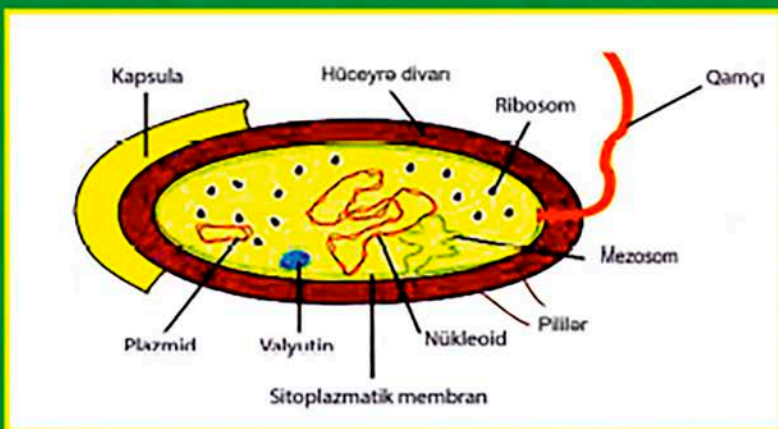
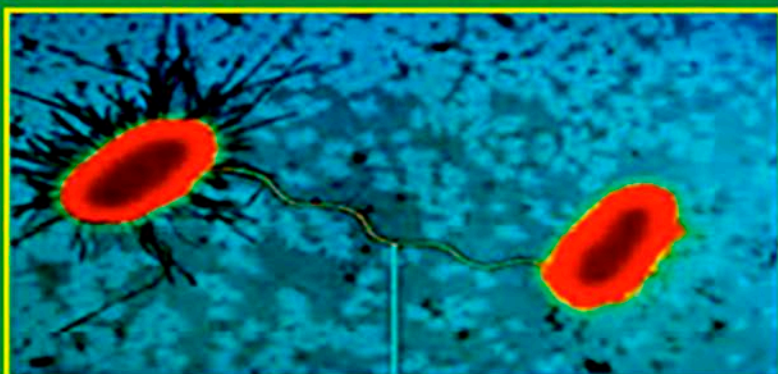


Xudaverdi Qənbərov
Mirmusa Cəfərov
Sənəm Hüseynova

MİKROORQANİZMLƏRİN GENETİKASI



**Xudaverdi Qənbərov,
Mirmusa Cəfərov,
Sənəm Hüseynova**

MİKROORQANİZMLƏRİN GENETİKASI

*BDU-nun 06.03.2024-cü il tarixli
3-29-45/3 1R-30/2024 nömrəli
əmri ilə dərslik kimi nəşrə tövsiyə edilmişdir.*

Bakı – “Elm” - 2024

Elmi redaktor: *ETN-in Mikrobiologiya İnstitutunun baş direktoru, AMEA-nın müxbir üzvü, professor b.e.d.*
P.Z.Muradov

Rəyçilər: *Bakı Dövlət Universitetinin Genetika kafedrasının professoru, b.e.d.*
M.Ş.Babayev

ETN-in Mikrobiologiya İnstitutunun laboratoriya müdiri, b.e.d.
K.F.Baxşəliyeva

Xudaverdi Qənbər oğlu Qənbərov, Mirmusa Miriş oğlu Cəfərov, Sənəm İsmayıl qızı Hüseynova. Mikroorqanizmlərin genetikası. Dərslik. Bakı: Elm, 2024, – 236 səh.

ISBN 978-9952-569-50-6

Dərslik biologiya, mikrobiologiya, biotexnologiya, sənaye mikrobiologiyası və gen mühəndisliyi ixtisasları üzrə təhsil alan bakalavr və magistrantlar üçün nəzərdə tutulan “Mikroorqanizmlərin genetikası” kursu üzrə tərtib olunmuş proqrama əsasən hazırlanmışdır. Kitab 11 fəsildən ibarətdir. Bu fəsillərdə, mikroorqanizmlərin genetikasının inkişaf tarixi, mikroorqanizmlərin quruluşu və həyat tsikli, genetik strukturları, genetikasının molekulyar aspektləri, selleksiyanın genetik əsasları, genetik rekombinasiya və əlamətlərin ötürülmə yolları, hüceyrədaxili genetik proseslərin tənzimi, gen mühəndisliyi, mikroorqanizmlərin genetikasının və gen mühəndisliyinin nailiyyətlərinin praktiki tətbiqi barədə müasir məlumatlar verilir.

Kitab ali təhsil müəssisələrinin müəllim və tələbələri (bakalavr və magistrantlar) üçün nəzərdə tutulub. Bununla belə, dərslikdən mikrobiologiya, biotexnologiya və gen mühəndisliyi sahəsində çalışan elmi işçilər və doktorantlar faydalana bilərlər.

© Xudaverdi Qənbərov, Mirmusa Cəfərov, Sənəm Hüseynova, 2024

MÜNDƏRİCAT

GİRİŞ	7
I FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRİN	
GENETİKASININ İNKİŞAF TARİXİ ...	10
1.1. Genetikanın yaranması və inkişafı	10
1.2. Mikroorqanizmlərin genetikasının	
inkişafının müasir mərhələsi.....	14
1.3. Mikroorqanizmlərin genetikasının əsas	
problemləri.....	21
II FƏSİL. MİKROBLARIN MORFOLOGİYASI,	
QURULUŞU VƏ KİMYƏVİ	
TƏRKİBİ	24
2.1. Göbələklərin morfolojiyası və hüceyrə	
quruluşu	24
2.1.1. Selikli göbələklərin morfolojiyası və quruluşu ...	25
2.1.2. İbtidai göbələklərin morfolojiyası və quruluşu ..	27
2.1.3. Ali göbələklərin morfolojiyası və quruluşu.....	31
2.1.4. Göbələk hüceyrəsinin quruluşu	38
2.2. Bakteriyaların morfolojiyası və hüceyrə	
quruluşu	42
2.2.1. Bakteriyaların morfolojiyası	42
2.2.2. Bakteriya hüceyrəsinin quruluşu	54
2.2.3. Rikketsilər və xlamidilər	66
2.2.4. Bakteriyaların hərəkəti	67
2.3. Virusların morfolojiyası və quruluşu	70
2.4. Mikrobların kimyəvi tərkibi.....	71
2.5. Mikrobların sükunət (anabioz) formaları	72
III FƏSİL. MİKROBLARIN GENETİK	
STRUKTURLARI	78
3.1. Göbələklərin genomu	78

3.2. Bakteriyaların genomu	79
3.3. Virusların genomu.....	83
IV FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRDƏ	
DƏYİŞKƏNLİK VƏ ƏLAMƏTLƏRİN	
İRSİLİYİ.....	87
4.1. Canlı orqanizmlərdə dəyişkənliyin tipləri	87
4.2. Genotipin mühitlə kəmiyyət və keyfiyyət	
cəhətdən qarşılıqlı əlaqələri	89
4.3. Genetik parametrlər və onların faydası	92
4.4. İrsi dəyişkənliklərin homoloji sıralar	
qanunu	94
4.5. Populyasiya dəyişkənliyi.....	96
4.6. Fəqa davamlı variantların alınması.....	102
V FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRDƏ	
ADAPTASIYANIN ƏSAS TIPLƏRİ	
VƏ GENETİK TƏBİƏTİ.....	118
5.1. Modifikasiya və genotipik adaptasiyalar	119
5.2. Müxtəlif mühitlərə adaptasiyalar	120
5.3. Plastiklik, sabillik, homeostaz və buferlik.....	123
5.4. Mutasiyaların adaptasiyada rolu	125
5.5. Rekombinasiyaların adaptasiyada rolu	130
5.6. Adaptasiyanın genetik təbiəti	133
5.6.1. Adaptiv reaksiyaların integrasiyası	133
5.6.2. Adaptiv reaksiyaların integrasiyasının	
genetik təbiəti	136
5.6.3. Heterogenliyin adaptasiyada rolu	138
VI FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRİN	
GENETİKASININ MOLEKULYAR	
ASPEKTLƏRİ	141
6.1. DNT və RNT-nin xarakteristikası	141

6.2. DNT-nin tərkibində nukleotidlərin yerləşmə qanunauyğunluqları. Genetik kod.....	143
6.3. Mikroorqanizmlərin genetik xəritələnməsi....	144
VII FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRİN SELEKSİYASININ GENETİK ƏSASLARI	
	145
7.1. Mikroorqanizmlərin mərhələli seleksiyasının prinsipləri	147
7.2. Mutasiyalar və onların yaranması.....	148
7.2.1. Mutasiyaların qeyri-istiqamətli xarakteri	148
7.2.2. Spontan mutasiyalar	150
7.2.3. İnduksiya olunan mutasiyalar	153
7.2.4. Spontan və induksiya olunan mutasiyaların fərqi.....	159
7.2.5. Mutagen amillər və onların spesifikliyi	160
7.2.6. Mutasiyanın tezliyi və təyin olunması.....	163
7.2.7. Mutasiyaların seçilməsi və auksotrof mutantlar	164
7.3.Genotipin seleksiyada rolu	169
VIII FƏSİL. GENETİK REKOMBİNASİYA VƏ ƏLAMƏTLƏRİN ÖTÜRÜLMƏSİ YOLLARI	
	172
8.1. Genetik rekombinasiya.....	172
8.2. Genetik əlamətlərin ötürülməsi yolları.....	174
8.2.1. Konyuqasiya	175
8.2.2. Transduksiya.....	179
8.2.3. Transformasiya	182
8.2.4. Restriksiya və modifikasiya	184
8.2.5. Molekulyar klonlaşdırma metodları	187
8.2.6. Protoplastların qovuşması	188

IX FƏSİL. HÜCEYRƏDAXİLİ GENETİK	
PROSESLƏRİN TƏNZİMİ	190
9.1. İnduksiya	190
9.2. Represiya	193
9.3. İnduksiya və represianın mexanizmi.....	196
X FƏSİL. GEN MÜHƏNDİSLİYİ	201
10.1. Gen mühəndisliyinin metodları.....	202
10.2. Rekombinat DNT molekulaların quraşdırılması.....	204
10.3. Rekombinat DNT molekulaların enzimologiyası.....	211
10.4. Genlərin alınması	213
10.5. Molekulyar klonlaşdırma vektorları	216
XI FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRİN	
GENETİKASININ VƏ GEN	
MÜHƏNDİSLİYİNİN	
NAİLİYYƏTLƏRİNİN	
PRAKTİKADA TƏTBİQİ	222
11.1. Mutant produsentlərin seleksiyası və onların təbii produsentlərdən fərqi.....	222
11.2. Mikroorqanizmlərin seleksiyasının strategiyası və gen mühəndisliyi.....	223
11.3. Rekombinat molekulaların tətbiqi	224
11.3.1. İnsulinin alınma biotexnologiyası	225
11.3.2. İnterferonların biotexnologiyası.....	226
11.3.3. Vaksinlərin alınması.....	227
11.3.4. İnterferonların alınması.....	231
ƏDƏBİYYAT	234

GİRİŞ

XX əsrin ikinci yarısında mikroorqanizmlərin biokimyəvi fəaliyyətinin praktikada istifadə olunması böyük əhəmiyyət kəsb etmiş və nəticədə yeni mikrobiologiya sənayesi yaranmışdır. Mikrob sintezinin məhsulu kimi antibiotiklər, steroidlər (hormonlar), alkaloidlər, vitaminlər, qibberellinlər (boy maddələri), aminturşular, enzimlər, entomopatogen preparatlar və bakterioloji gğbrələr kənd təsərrüfatında və xalq təsərrüfatının mğxtəlif sahələrində geniş tətbiq sahəsi tapmışlar. Lakin sənaye (və ya texniki) mikrobiologiyasının inkişaf perspektivləri zox böyükdür. Belə ki, Yer üzərində faydalı mikroorqanizmlərin miqdarı praktiki olaraq tğkənməzdir və mikrobioloqlar qarşısında duran mğhğm vəzifə tğkənməz mikroorqanizmlər aləmini bəşəriyyətin mənafeyi gğzn istifadə etmək məqsədilə tədqiq etməkdir.

Mğasir dövrdə mikrobiologiya sənayesinin inkişafı gğzn mğtləq şərtlərdən biri yğksək aktivliyə malik produsentlərin alınması və istehsalın rentabelliyyətinin təmin edilməsidir. Yeni, praktik cəhətdən faydalı produsentlərin-şamların alınmasının həlledici amili mikroorqanizmlərin genetikasının nəzəri əsaslarının tətbiq edilməsidir. Deməli, mikroorqanizmlərin genetikasının bir elm sahəsi kimi formalaşmasında sənaye mikrobiologiyasının yaranması həlledici rol oynamışdır.

Genetikanın inkişafındakı gğz kəşf mikroorqanizmlərin genetika və seleksiyasının inkişafına böyük təsir gğstərmişdir. Birinci, rentgen şüalarının mutagen təsirə malik olmasının kəşf edilməsidir. Sonralar ultrabənövşəyi şüaların və bir zox kimyəvi maddələrin mutagen təsirə malik olması mğəyyən edildi. Bunların tətbiqi ilə aparılan seleksiya nəticəsində aktivliyi ilkin ştama nisbətən 100-1000 dəfədən artıq olan mutant şamlar almaq mğmkğn olmuşdur.

İkinci kəşf, orqanizmin biokimyəvi fəaliyyətinin onun genotipi ilə mğəyyən olunmasının aşkar edilməsidir. Bu kəşf biokimyəvi mutantların alınması sayəsində gğzə xızarıldı. Belə mutantların küməyi ilə həm də spesifik biokimyəvi reaksiyaları

məhdudlaşdırmaq imkanı yarandı. Beləliklə, biokimyəvi mutantların küməyi ilə həceyrədə gedən bir zox biosintez proseslərinin ardıcılığı məğəyyən edildi və biosintezin aralıq məhsullarının – spesifik metabolitlərin toplanması məmkən oldu.

Ğzğncğ əsas vacib genetik kəşf, enzimlərin sintezinin genetik tənziminin aşkar olunmasıdır. Bu kəşf mikrob həceyrəsinin ətraf məhitin dəyişən şəraitinə uyğunlaşma mexanizminin izahını verdi.

Mikroorqanizmlərin genetikası elmin nisbətən yeni bir sahəsidir. Lakin buna baxmayaraq mikroorqanizmlərin genetikası böyük bir populyarlıq əldə etmişdir. Bu da həm bu elimin üzgəngin inkişafına, həm də digər elmlərin inkişafına məsbət təsir göstərmişdir. 40-cı illərin əvvəllərindən mikroorqanizmlərin genetikası bir zox anlaşılmayan və məbahisəli məqamlara aydınlıq gətirməklə yanaşı üzgəngin inkişafına böyük təkan vermişdir. Bu elm biokimyayın böyük bir hissəsini “qidalandırmış”, molekulyar biologiyayın yaranmasına səbəb olmuşdur. Qazanılan uğurun əsas iki səbəbi müvcuddur.

Birinci, məlum oldu ki, genetikayın əsas prinsipləri – irsiyyət elmidir, eyni dərəcədə bğtğn orqanizmlərə tətbiq oluna bilər. Bu gğnə qədər toplanan bğtğn məlumatlar onu sğbut edir ki, bakteriya və bitki orqanizmləri eyni determinant irsi əlamətlərə malikdirlər. Bu eynilik determinantların təbiətinə, yerləşməsinə, nəsil ilə ütgğlməsinə gürə geniş yayılır.

İkinci, irsiyyətin üyrənilməsində milzək, sizan və qarğıdalı kimi orqanizmləri bakteriyalar əvəz etdi, zğnki onlar tez bir zamanda zoxalaraq populyasiyalar əmələ gətirirlər. Həminin, bakteriyalar bioloji hadisələri həceyrə səviyyəsində üyrənməyə imkan verirlər.

Mikroorqanizmlərin genetikasının əsas məqsədi gübələklərin, bakteriyaların və virusların inkişafında irsi əlamətlərin rolunu, nəsildən-nəslə ütgğlmə mexanizmlərini, qarşılıqlı əlaqəsini, irsiyyət və dəyişkənlik qanunlarını üyrənmək, onların praktiki xassələrini yaxşılaşdıraraq cəmiyyətin faydasına yönəltməkdən ibarətdir.

Dərsliyin girişi, III, IX və X fəsilləri X.Q.Qənbərov, I, IV və VI fəsilləri M.M.Cəfərov, II, V, VII, VIII və XI fəsilləri S.İ.Həşeynova tərəfindən tərtib edilmişdir.

Kitab bu müvzuda Azərbaycan dilində yazılmış ilk dərslik olmasını nəzərə alıb, üz dəyərli irad və təkliflərini bildirən oxuculara əvvəlcədən təşəkkürrəmişə bildiririk.

I FƏSİL

MIKROORQANİZMLƏRİN GENETİKASININ İNKİŞAF TARİXİ

1.1. Genetikanın yaranması və inkişafı

XX əsrin əvvəllərində bitkizilikdə və heyvandarlıqda tədqiqatlar nəticəsində əlamətlərin valdeynlərdən nəslə kezməsi haqqında zoxlu məlumatlar toplanmışdı. XVIII əsrin ikinci yarısında alman alimi İ.Kelreyter 54 bitki hibridlərini tədqiq edərək əlamətlərin nəslə kezməsinin bəzi qanunauyğunluqlarını müəyyən etmişdi. O, ilk dəfə olaraq bitkilərdə müxtəlif cinsiyyətlik aşkar etmişdir. Bundan əlavə Fransada O.Sajre və Ş.Noden, İngiltərədə T.Nayt, Almaniya da A.Qartner bitkizilikdə nüvlərarası və nüvdaxili zarpazlaşmalar nəticəsində xüsusi əhəmiyyət kəsb edən nəticələr əldə etmişlər. Lakin bu alimlər əsasən əlamətlərin kompleks şəkildə valideynlərdən nəslə kezməsini öyrənir, ayrı-ayrı əlamətlərin nəslə kezmə xassəsinə fikir vermirdilər. Buna görə də irsiyyətin qanunauyğunluqları üz dəzgəgn həllini tapa bilmirdi. Z.Darvin (1809-1882) “Nüvlərin mənşəyi” və sonrakı əsərlərində irsiyyət və dəyişkənlik hadisəsilə məşğul olan alimlərin, təbiətşünasların təcrübələrini ümumiləşdirərək müəyyən etmişdir ki, təbii seçmə ilə yanaşı irsiyyət və dəyişkənlik təkamüləgn hərəkətverici qüvvələridir. Darvinin təkamül nəzəriyyəsi genetikanın inkişafında mühüm rol oynayaraq irsiyyət və dəyişkənlik hadisəsinin mahiyyətini izah edən bir sıra fərziyyə və nəzəriyyələrin meydana çıxmasına səbəb olmuşdur. Onlardan biri Darvinin üzəngn irəli sürdüyü “müvəqqəti pangenesis fərziyyəsi” idi. O, güman edirdi ki, orqanizmin bədən hüceyrələrindən xüsusi cisimciklər (hemmulalar) ayrılır, qanın axarı ilə cinsi hüceyrələrə ötürülür və sonrakı nəslin fərdi inkişafı zamanı həmin tipli hüceyrələrə zəvrilir. Cinsi hüceyrələrin tərkibində olan xüsusi hissəciklərin gələcək nəslin əlamət və xüs-

susiyyətlərinin inkişafını təmin etməsi fikri bu fərziyyənin əsasını təşkil edirdi və dəzgəgn idi. Lakin bu hissəciklərin cinsi hüceyrələrə qeyd olunan yolla kezməsi təsəvvürgə dəzgəgn deyildi.

Genetika elminin banisi zex alimi Q.Mendel (1822-1884) hesab olunur. O, ilk dəfə irsiyyətin öyrənilməsində elmi ğsul işləyib hazırlamış və bitki hibridlərinin ğzərində apardığı tədqiqatlarında əlamətlərin irsən kezməsinin ən mğhğm qanunlarını mğəyyən etmişdir. Mendel tədqiqatlarının nəticələri ilə ilk dəfə Zexoslovakiyanın Brno şəhərində təbiətsünaslar cəmiyyətinin iclasında “Bitki hibridləri ğzərində tədqiqatlar” adlı məruzə ilə zıxış etmiş və bu əsər 1865-ci ildə həmin cəmiyyətin “Elmi əsərlərində” dərc edilmişdir. Təəssğflər olsun ki, mğasirləri bu işə lazımı qiymət verməmiş və XIX əsrin ikinci yarısında genetika elminin inkişafına təsir ğüstərə bilməmişlər.

1900-cğ ildə Q.de-Friz (1848-1935) Hollandiyada, K.Korrens (1864-1933) Almaniya və E.Zermak (1871-1962) Avstriya mğxtəlif bitkilər ğzərində (lalə, qarğıdalı, noxud) bir-birindən xəbərsiz 35 il öncə, Q.Mendelin aldığı nəticələri yenidən təkrar etmişlər. Q.de-Friz, Q.Mendelin mğəyyən etdiyi irsi qaydaları əlamətlərin irsən kezmə qanunu adlandırmağı təklif etmişdir. Sonralar genetikanın inkişafı mərhələlərlə getmişdir.

1900-1912-ci illər genetika elminin inkişafında şərti olaraq birinci mərhələ sayıla bilər.

1900-cğ ildən “irsiyyət və dəyişkənlik” mğstəqil bioloji elm kimi yaranmış və intensiv inkişafa başlamışdır. 1906-cı ildə ingilis alimi U.Betsonun (1861-1926) təklifi ilə bu elmə “genetika” adı verilmişdir (latınca “geneo” süzğ-“türədirəm” deməkdir). Bu illər ərzində mğxtəlif növ heyvan və bitki orqanizmləri ğzərində Q.Mendelin kəşf etdiyi qanunlar sınaqdan zıxmış və bu qanunların universallığı təsdiq edilmişdir. U.Betsonun toyuqlar, kəpənəklər, laboratoriya ğəmiriciləri ğzərində, İsvez alimi Q.Nilson – Elenin dənli bitkilər ğzərində polimeriya və kəmiyyət əlamətlərinin irsiliyi, danimarka alimi V.İohansenin (1857-1927) taxıl bitkiləri ğzərində apardığı işlər genetika elminin inkişafında mğhğm rol oynamışdır. 1909-cu ildə V.İohansen

“gen”, “genotip”, “fenotip” terminlərini təklif etmiş, təmiz xətlər və populyasiya haqqında təlim yaratmışdır.

Genetikanın inkişafında ikinci mərhələnin (təxminən 1912-1925) əsas xüsusiyyəti irsiyyətin xromosom nəzəriyyəsinin yaranması və təsdiqi ilə səciyyələndir. Burada amerikalı genetik T.Morqan (1861-1945) və onun tələbələri A.Stertevant (1892-1970), K.Bridces (1889-1938) və G.Mğllərin (1890-1967) drozofil milzəyi üzərində apardıqları tədqiqat işləri həlledici rol oynamışdır. Bu tədqiqatlar nəticəsində müəyyən olunmuşdur ki, irsi faktorlar – genlər hüceyrə nüvəsinin xromosomlarında cəmlənmişdir. Bu alimlər genetik xəritənin tərtib edilməsi işini müəyyən etmiş və cinsiyyətin təyin olunmasında xromosom mexanizmini sübut etmişlər. İrsiyyətin xromosom nəzəriyyəsi genetikanın ən böyük nailiyyətlərindən biri olaraq onun gələcək inkişafında və molekulyar biologiyanın yaranmasında aparıcı rol oynamışdır.

Genetika elminin tarixi inkişafının (1925-1940) gəzincə mərhələsi səni yolla yeni mutasiyaların alınması ilə səciyyələndir. İrsi dəyişkənliklərin spontan yolla əmələ gəlməsi, mutasiyalar zoxdan məlum idi, onlar haqqında hələ Darwin üz əsərlərində məlumat vermişdi.

Genetika elminin yaranmasının ilk illərində, 1901-ci ildə Q.de-Friz mutasiya nəzəriyyəsinin əsas müddəalarını dərc etmişdir. 1925-ci ildə Sankt-Peterburqda ilk dəfə olaraq Q.A.Nadson və onun şagirdi Q.E.Filippov səni yolla maya gübələyinə radium şüaları ilə təsir edərək onlarda mutasiya dəyişkənlikləri müşahidə etmişlər. 1927-ci ildə ABŞ-da G.Mğllər drozofil milzəklərinə (*Drosophila melanogaster*) rentgen şüaları ilə təsir edərək mutasiya dəyişkənlikləri əldə etmişdir. Bu işlər mutasiya dəyişkənliyinin üyrənilməsində, onları almaq üçün yeni şüaların işlənilib hazırlanmasında, mutasiya dəyişkənliyinin alınması üçün yeni faktorların yoxlanıb aşkar edilməsi istiqamətində geniş tədqiqatların başlanması üçün əsas olmuşdur.

Mutagenəzin inkişafında və onun tətbiqi istiqamətində Rusiyada gürcəmli genetiklər N.P.Dubinin, V.V.Saxarov,

M.E.Lobaşev, S.M.Qerşenzon, İ.A.Rapoport, İngiltərədə Ş.Auerbax, Azərbaycanda Ə.M.Quliyev zəngin işlər aparmışlar. Bitki hüceyrələrində xromosom sayının dəyişməsi ilə əlaqədar – poliploidiya – genom mutasiyalarının alınması istiqamətində yeni şüallardan istifadə olunmasında belarus alimləri A.R.Jerbrak və L.P.Breslavetsin, Azərbaycanda isə İ.K.Abdullayevin işləri təqdirə layiqdir. Q.D.Karpezenko allopolipoidiya şsulundan istifadə edərək tətbiqi yolla dülsəzlişyən aradan qaldırılması ilə yeni nüv bitkilərin alınmasını güstərmişdir. Bu mərhələdə təkamşldə genetik proseslərin üyrənilməsi istiqaməti yaranıb inkişaf etmişdir. Həmin istiqamətin əsası rus alimi S.S.Zetverikov (1880-1959), ingilis alimləri R.Fişer və C.Xoldeyn, ABŞ alimi S.Rayt tərəfindən qoyulmuşdur.

Genetikanın inkişafının dürdəncə mərhələsinin xarakterik xşsusiyyəti irsiyyət və dəyişənliyin molekulyar səviyyədə üyrənilməsi hadisəsi ilə səciyyələnilir. Bu zaman genetik tədqiqatların sırasına yeni obyektlər – virus və bakteriyalar daxil edilmişdir. Həmin obyektlər genetik analizlər əsasında irsiyyətlə bağı olan bir zox məsələlərin həllini xeyli şğrətləndirmişdir. Bu obyektlərdən istifadə edərək 1944-cə ildə amerika alimi O.Everi əməkdaşları ilə birgə irsi informasiyanın saxlanılmasında və ütgşrlməsində həlledici rolun DNT-yə mənsub olduğunu şğbut etmişdir. Bu kəşf molekulyar genetikanın başlanğıcını qoymuşdur.

Molekulyar genetikanın inkişafında Rusiyada V.A.Enqelqartın əməkdaşları ilə birgə və Amerikada E.Zarqrafın nuklein turşularının biokimyası sahəsində apardıqları işlərin nailiyyətləri büygk əhəmiyyət kəsb edir.

Genetikanın tarixi inkişafında beşinci – sonuncu mərhələ ingilis alimi F.Krik və amerikan alimi D.Uotson tərəfindən DNT molekulu modelinin struktur quruluşunu mğəyyənləşdirməklə başlanmışdır (B-modeli).

Bundan sonra 1961-1965-ci illərdə amerika alimləri S.Ozao və M.Nurenberq genetik kodun şifrini azmışlar. Mğəyyən olunmuşdur ki, dezoksiribonuklein turşusu (DNT) hər bir

nüv və fərdə məxsus olan spesifik irsi informasiyanı üzgəndə saxlayır və genlər nəhəng DNT molekulunun funksional vahidləridir. DNT molekulu üz-üzəgəgən surətini xızarmaq qabiliyyətinə malik olduđu gəzgən nəsillərdə əlamətləri saxlayır. İrsi informasiya zğlalın sintezi prosesi nəticəsində realizə olunur, mğxtəlif ribonuklein turşuları (məlumat – m RNT, nəqliyyat – n RNT və ribosomal – r RNT) bu prosesdə mğhğm rol oynayırlar. 1969-cu ildə ABŞ-da Q.Korana əməkdaşları ilə birlikdə ilk dəfə *in vitro* şəraitdə kimyəvi yolla maya gübələyinin kizik bir genini sintez etmişdir. 70-ci illərin əvvəllərindən dğnyanın bir zox ül-kələrində, o cğmlədən keçmiş SSRİ-də spesifik “revertaza” enziminin küməyi ilə mğxtəlif prokariot və eukariot orqanizmlərin genləri *in vitro* şəraitdə sintez olunmuşdur. Genlərin *in vitro* sintezi, onları ayırıb digər bakteriya hğceyrələrinə küzğrgəlməsi amin turşularının, enzimlərin, bioloji aktiv maddələrin, hormonların alınmasına geniş imkanlar verir. Genetikanın inkişafının bu istiqaməti “genetik mğhəndisliyi” adını almışdır.

1.2. Mikroorqanizmlərin genetikasının inkişafının müasir mərhələsi

Mikroorqanizmlərin genetikasının inkişafının mğasir düv-rğ XX əsrin ortalarına yaxın vaxtlardan, elektron mikroskopunun və fiziki-kimyəvi metodların mikroorqanizmlərin üyrənilməsinə tətbiqindən başlayır. Bu düvrdə mikroorqanizmlərin orqanoidləri, komponentləri və metabolizm prosesləri molekulyar səviyyədə tətqiq olunmağa başlandı.

Amerika virusoloqu Vendel Stenli (Wendell Stanley, 1904-1971) tğtğgəgən mozaikası virusunu kristal şəklində aldı və rentgen strukturunu tam mğəyyən etdi. O, 1934-cğ ildə virusun tərkibində zğlalın, 1937-ci ildə isə nuklein turşusunun olduğunu güstərdi. Digər Amerika alimi Con Nortrop (John Nortrop, 1891-1987) 1938-ci ildə bakteriofaqın da nukleoproteoid olduğunu aşkar etdi. V.Stenli və C.Nortrop virusların komponent

tərkibini aşkar etdiklərinə görə 1946-cı ildə Nobel mükafatı aldılar.

Amerika alimləri Coşua Lederberq (Joshua Lederberg, 1925-2008), Georq Bidl (George Beadle, 1903-1989) və Edvard Teytum (Edward Tatum, 1909-1975) 1941-ci ildən başlayaraq mikroorqanizmlərin genetikası sahəsində mühüm tədqiqat işləri apardılar. *Escherichia coli* bakteriyası və *Neurospora crassa* gübələyinin mutant ştamları üzərində işləməklə genlər və enzimlər arasında qarşılıqlı əlaqəni aşkar etdilər və bir gen - bir enzim fərziyyəsini irəli sürdülər. Sonralar bu fərziyyəni sübut etdiklərinə görə 1958-ci ildə Nobel mükafatı aldılar.

C.Lederberq və E.Teytum 1952-58-ci illərdə *Escherichia coli* bakteriyasında koniyuqasiya prosesini kəşf etdilər və bu prosesdə DNT-nin bir hissəsinin bir hüceyrədən digərinə keçməsinə (genetik rekombinasiyanı) sübut etdilər. C.Lederberq 1952-ci ildə bakteriyalarda xromosomdan kənar irsiyyət elementlərin plazmidlərin olmasını kəşf etdi və bakteriyalarda mutasiyanın spontan və induksiya yolu ilə baş verə bildiyini göstərdi.

C.Lederberq əməkdaşı Norton Zinder (Northon Zinder, 1928- 2012) ilə birgə *Salmonella typhimurium* bakteriyasında genetik materialın məğlayim bakteriofaqlar vasitəsilə ötürülmə bilməsini aşkarladılar və bu prosesi transduksiya adlandırdılar. C.Lederberq məəyyən etdi ki, bəzi hallarda faq bakteriya hüceyrəsinə daxil olur, lakin onu tələf etmir. Faqın DNT-si bakteriya DNT-sinə birləşir və bakteriya zoxaldıqda faq da zoxalaraq yeni hüceyrələrə keçir. Bakteriofaqı üzəndə daşıyan belə bakteriya hüceyrəsinə lizogen bakteriya adı verildi. Məəyyən şəraitdə bu faq bakteriya hüceyrəsini lizisə uğrada bilir.

Amerika mikrobioloqları Osvald Everi (Oswald Avery, 1877- 1955), Kolin Makleod (Colin Macleod, 1909-1972), genetik Maklin Makkarti (Maclyn McCarty, 1911-2005) 1944-cü ildə göstərdilər ki, ingilis mikrobioloqu Fredrik Grifftin (Fredrick Griffith, 1879-1941) 1928-ci ildə pnevmokoklarda müşahidə etdiyi transformasiya hadisəsinin əsasında DNT durur. Pnevmonokokların R (rough-qırıxıqlı) formasının S (smooth-

hamar) formaya kezməsinin (transformasiyanın) səbəbi nuklein turşusudur. Sonralar transformasiya hadisəsi *Escherichia coli* bakteriyasında da müşahidə edildi. Bununla sığbut olundu ki, mikroorqanizmlərdə dəyişkənliyin maddi əsası və ütgərgəsg DNT-dir.

Amerika virusoloqları Con Enders (John Enders, 1887-1985), Tomas Veller (Thomas Weller, 1915-2008) və Fredrick Robbins (Fredrick Robbins, 1916-2003) *in vitro* hğceyrə kulturalarında poliomelit viruslarının becərdilməsinin və zoxaldılmasının mğmkğnlğyğng göstərdilər. Buna güərə 1954-cğ ildə Nobel mğkafatına layiq gürgldğlər.

Amerika alimi Ervin Zarqaff (Erwin Chargaff, 1905-2002) əməkdaşları ilə birgə 1950-ci ildə göstərdi ki, bakterifaqların DNT- sində nukleotid əsaslar cğt-cğt birləşirlər və adeninin qarşısında həmişə timin (A-T), quaninin qarşısında isə həmişə sitozin (Q-S) olur.

İngilis virusoloqu Alik İsaks (Alick İsaks, 1921-1967) və İsvezrə virusoloqu Cin Lindenman (Jean Lindenman, 1924-2015) 1957-ci ildə insan orqanizmində antivirus maddəsinin - interferonun yaranmasını kəşf etdilər.

Amerika alimi Robert Holı (Robert Holley, 1922-1993) 1957-ci ildə bakteriya hğceyrələrində nəqliyyat RNT-nin müvcudluğunu aşkar etdi.

Fransız mikrobioloqları (Paster inistitutunun əməkdaşları) Frensis Cakob (Francois Jacob, 1920-2013) və Caknes Monod (Jacqnes Monod, 1910-1976) 1961-ci ildə bakteriyalarda zğlalın sintezinin bilavasitə DNT vasitəsilə deyil, DNT əsasında sintez olunan RNT vasitəsilə tənzimlənməsi hipotezini irəli sğrdğlər.

Amerika alimi Marşal Nirenberq (Marshall Nirenberq, 1927- 2010) 1961-ci ildə *Escherichia coli* bakteriyası ğzərində apardığı təcrğbələr nəticəsində mRNT-nin varlığını aşkar etdi. Bununla o, F.Cakobun və C.Monodun hipotezini təsdiq etdi.

M.Nirenberq, R.Holı və Amerikada işləyən hindli alim Har Qobind Korana (Har Gobind Khorana, 1922-2011) DNT-də nukleotidlərin tripletlərinin (genetik kodun) varlığını və mRNT-

dən başqa həcyrədə nRNT-nin olduğunu göstərdilər. Sonuncunun 3 nukleotiddən (tripletdən) ibarət olduğunu və amin turşularını zəlal olan yerə (ribosoma) daşdığını məyyən etdilər. mRNT-dəki nukleotid tripletinə kodon, nRNT-sindəki tripletə isə antikodon adları verildi. Aşkar olundu ki, zəlalın sintezi gəzən informasiya aşağıdakı kimi ütgəlgər: DNT→RNT→zəlal→. Bu alimlər 1968-ci ildə Nobel məkafatına layiq gürəldilər.

F.Cakob və C.Monod *Escherichia coli* bakteriyasında aparılan təcrübələrlə göstərdilər ki, bakteriya tərəfindən laktozanın mənimsənilməsi gəzən 3 enzim lazımdır. Bu enzimlər yalnız laktoza olan qidalı məhitdə sintez olunur. Laktozasız məhitdə enzimlərin sintezinin baş verməməsi həcyrədə repressorun olması ilə izah edildi. Onlar, DNT-də tənzimləyici, operator və struktur genlərin olması hipotezini irəli sğrdilər. Repressor, tənzimləyici və operator genlərə təsir etməklə struktur genlərin işini tənzimləyir. *Escherichia coli* bakteriyasında enzimlərin konstitutiv və indusibel olmasını və biosintez proseslərinin induksiya və repressiya mexanizmləri aşkar edildi. Məyyən olundu ki, katabolizm enzimləri induksiya, anabolizm enzimləri isə repressiya mexanizmi ilə tənzimlənilir. Onlar, Andre Lwoff (Andre Lwoff, 1902-1984) ilə bir yerdə bakteriya genlərinin tənzimi mexanizminin modelini hazırladılar və əldə olunan nəticələrə gürə 1965-ci ildə Nobel məkafatına layiq gürəldilər.

Amerika alimləri Valter Gilbert (Walter Gilbert, 1932-1980) və Beno Məller-Hil (Benno-Məller-Hill, 1933) 1966-cı ildə *Escherichia coli* bakteriyasından repressoru ayıraraq onun zəlal təbiətli olduğunu göstərdilər. Digər Amerika mikrobioloqu Con Bekvit (Jon Beckwith, 1935) *E.coli* bakteriyasından laktoza operonunu ayırdı və onun varlığını sğbut etdi. Beləliklə, F.Cakob və C.Monodun irəli sğrdəkləri hipotez üz eksperimental təsdiqini tapdı.

İngilis alimləri Frensis Krik (Francis Crick, 1916-2004) və Moris Vilkins (Maurice Wilkins, 1916-2004), Amerika alimi Ceyms Vatson (James Watson, 1928) bakteriya həcyrəsində DNT-nin ikiqat spiralvari struktura malik olduğunu kəşf etdilər

və buna görə 1962-ci ildə Nobel mükafatına layiq görüldü. Onlar eyni zamanda DNT-nin həceyrədə üz-üzə ikiləşməsi-replikasiya olunması barədə fərziyyə irəli sürdülər.

Amerikalı alim Artur Kornberq (Arthur Kornberg, 1918-2007) *Escherichia coli* bakteriyasında DNT-ni reduplikasiya edən DNT- polimeraza enzimini, Amerikada işləyən İspaniyalı alim Severo Oza (Severo Ochoa, 1905-1993) isə RNT-ni sintez edən RNT-polimeraza enzimini kəşf etdilər və həceyrədə DNT-nin biosintez mexanizmini üyrəndilər. Mğəlliflər əldə etdikləri bu nəticələrə görə 1959-cu ildə Nobel mükafatı aldılar. Bu tədqiqatlar F.Krik, M.Vilkins və C.Vatsonun DNT-nin replikasiya olunması barədə hipotezini eksperimental olaraq təsdiq etdi.

Amerika alimləri Matyu Meselson (Matthew Meselson, 1930- 2016) və Franklin Stal (Franklin Stahl, 1929) 1958-ci ildə *E.coli* bakteriyasını radioaktiv azotlu qidalı mğhitdə becərməklə DNT-nin replikasiyasının yarımkonservativ yolla ikiləşdiyini göstərdilər. Başqa sözlə, mğəyyən etdilər ki, yeni əmələ gələn DNT zəncirlərindən biri ana DNT-yə, digəri isə ona komplementar sintez olunan zəncirdən ibarət olur.

Amerika virusoloqu Frensis Rous (Francis Rous, 1879-1970) bəd xassəli şiş əmələ gətirən virusları aşkar etdi və buna görə 1966-cı ildə Nobel mükafatı aldı.

Amerika alimləri Alfred Herşey (Alfred Hershey, 1908-1997) və Marta Zeyz (Martha Cheyz, 1927-2003) 1952-ci ildə radioaktiv metodla sğbut etdilər ki, bakteriofaqlar *E.coli* bakteriya həceyrəsinə üz nukleinin turşusunu daxil edirlər. Bakteriya həceyrəsində parazitlik edən T2 bakteriofaqın quruluşunu elektron mikroskopunda tam üyrəndilər və faqın DNT-sinin həceyrəyə daxil olma mexanizmini aşkar etdilər.

Yapon mikrobioloqları 1959-cu ildə mğəyyən etdilər ki, bakteriyalara antibiotiklərə qarşı rezistentlik verən xromosomdan kənar irsiyyət elementləridir (plazmidlər, episomlar). Bakteriyalara davamlılıq verən bu elementlər R (resistant) faktor adlandırıldı. Rezistentliyin mexanizmi üyrənildi və mğəyyən edil-

di ki, R faktorda olan genin nəzarəti altında antibiotiki zərər-sizləşdirən enzim sintez olunur.

Amerika mikrobioloqları Maks Delbruk (Max Delburck, 1906-1981), Alfred Herşey (Alfred Hershey, 1908-1997) və Salvador Luria (Salvador Luria, 1912-1991) 1969-cu ildə canlı hğceyrələrdə virus infeksiyasının mexanizmini aşkarladılar. On-lar bakteriofaqın genetik strukturunu və replikasiya mexaniz-mini üyrəndikləri ğzğn 1969-cu ildə Nobel mğkafatına layiq gürğldğlər.

S.Luriya dğnyanın tanınmış virusoloqudur və o, hesab edir ki, viruslar genetik səviyyədə parazitlik edən canlılardır. O, əməkdaşları ilə birgə viruslarda mutasiyanın baş verdiyini, yəni onların da dəyişkənliyə məruz qaldığını sğbut etdi. Gübələk və bakteriyaları induksiya (sğni) yolu ilə mutasiyaya uğratmağın mğmkğnlğyğ güstərildi. Alim mutasiya ilə əlaqəli bir zox tədqiqatları *Neurospora crassa* gübələyi ğzərində aparmışdır. Bu zaman əmələ gələn mutasiya nəticəsində gübələyin bir zox xassələrinin fenotipdə təzahğr etmədiyi mğəyyən olunmuşdur. Bu hal ressessiv mutasiya adlandırıldı.

Alman alimi Hans Frankel (Hans Frankel, 1916-2003) tğtğn mozaikası virusunun zğləl hissəsini RNT-dən ayırdı və güstərdi ki, yalnız RNT hissəsi xəstəlik türədə bilir. O, ayrılmış hissələri yenidən birləşdirdi və əmələ gələn virusda virulentliyin tam saxlandığını güstərdi. Virus hissəciklərinin belə ayrılıb, birləşməsinə rekonstruksiya adı verildi.

Amerika alimləri V.Gilbert və Paul Berq (Paul Berg, 1926), ingilis alimi Fredrik Sanger (Fredrik Sanger, 1918-2013) nuklein turşularında əsasların ardıcılığını mğəyyən etdilər və 1980-ci ildə Nobel mğkafatı aldılar.

Amerika virusoloqu Hovard Temin (Howard Temin, 1934-1994) 1970-cı ildə onkogen virusların tərkibində RNT-dən DNT-ni sintez edən revertaza enzimini, DNT-ni fraqmentlərə parzalayan endonukleaza enzimini, sonralar isə DNT fraqment-lərini birləşdirən liqaza enziminin mövcudluğunu aşkar etdilər.

Sol Spigelman (Sol Spiegelman, 1914-1983) onkogen viruslarda DNT-polimeraza enziminin olduğunu aşkarladı.

Amerika virusoloqu David Baltimor (David Baltimor, 1938) və Amerikada işləyən italiyalı alim Renato Dulbeko (Renato Dulbekko, 1914-2012) onkogen virus ilə sahib hüceyrənin qarşılıqlı münasibətini üyrəndilər. Mğəyyən etdilər ki, virus DNT-si (və ya RNT-si) sahib hüceyrənin genotipinə daxil olur və onu şiş hüceyrəsinə zəvirir. Bu nəticələrə görə hər iki mğəllif 1975-ci ildə Nobel mğkafatı almışdır.

Virusoloqlar 1970-ci ildə mğəyyən etdilər ki, bəzi viruslar RNT tərkibli dir. Virus RNT-si sahib hüceyrədə replikasiya oluna bilir və virus zğlının biosintezi zğn lazım olan DNT-nin sintezini yaradır.

Beləliklə, mğəyyən olundu ki, RNT tərkibli viruslarda zğlın sintezi zğn genetik informasiya aşağıdakı sxem zgrə gedir: RNT→DNT→RNT→zğl.

Amerika fitopatoloqu Teodor Diener (Theodor Diener, 1921) 1971-ci ildə zğlal ürtgə (kapsidə) malik olmayan virusları kəşf etdi və onları viroidlər adlandırdı. Viroidlərin yalnız bitkilərdə xəstəlik törətməsi mğəyyən olundu.

Amerika virusoloqları Daniel Qacdusek (Daniel Gajdusek, 1923-2011) və Baruz Blumberq (Baruch Blumberq, 1925-2011) hepatit virusunun diaqnostikası zğn test hazırladılar və bu xəstəliyə qarşı vaksin yaratdılar. Bu işə görə 1976-cı ildə Nobel mğkafatına layiq bilindilər.

Alman virusoloqu Harald Hayusen (Harald zur Hausen, 1936) insanda xərzəng şişi əmələ gətirən papiloma virusunu aşkar etdi. Fransız virusoloqları Lyuk Montagnier (Luc Montagnier, 1932) və Frankois Bari-Sinusi (Francoise Barre-Sinussi, 1947) insanda QİZS (qazanılmış immun zətışmazlığı sindromu) xəstəliyi türədən insan immun zətışmamazalığı virusunu (HIV) ayırdılar və onun identifikasiyasını apardılar. Bu nəticələrə görə alimlər 2008-ci ildə Nobel mğkafatı aldılar.

Amerika mikrobioloqu Karl Veis (Carl Waese, 1928-2012) 1977-ci ildə arxeobakteriyaları kəşf edərək, molekulyar-

genetik şulla mğəyyən etdi ki, onlar əsl bakteriyalardan kəskin fərqlənirlər və xarakter xşsusyyətlərinə görə sərbəst qrup hesab edilməlidirlər. O, molekulyar filogenetikanın əsasını qoydu və göstərdi ki, həm mikroorqanizmlərdə, həm də digər canlılarda ribosomal RNT-nin (rRNT) 16 S rRNT hissəsi digər hissələrə nisbətən sabit (dəyişməz) qalır. 16 S rRNT hissə 1500 nukleotiddən ibarətdir. Bu nukleotidlərin ardıcılığı hər bir nüv şzğn fərqlidir və bunun əsasında nüvş dəqiq təyin etmək mğmkşndşr. O, uzun mğddət apardığı molekulyar-genetik tədqiqatlar nəticəsində 1978-ci ildə canlıların 19 filogenetik təsnifatını yaratdı və onları 3 domeynə böldş: Bakteriya, Arxeya və Eukarya. Belə ki, o, sonuncuya şübəklər, bitkilər və heyvanlar aləmini daxil etdi.

Amerika alimi Stenli Prusiner (Stenly Prusiner, 1942) 1982-ci ildə insanda və məməli heyvanlarda xəstəlik türədən şğlal təbiətli varlıqları kəşf etdi və onlara prionlar adını verdi. Viruslardan fərqli olaraq onlarda nuklein turşusu yoxdur. Bu kəşfə görə S.Prusiner Nobel mğkafatı aldı.

Virusların ilk təsnifatını Amerika alimləri A.Lvov, R.Horn və P.Turne 1962-ci ildə verdilər. Lakin virusların mğasir son təsnifatı mRNT-nin əmələ gəlmə mexanizminə əsaslanır və bu təsnifatı 2015-ci ildə Amerika virusoloqu David Baltimor (David Baltimore, 1938) yaratmışdır.

1.3. Mikroorqanizmlərin genetikasının əsas problemləri

Genetika mğasir biologiyada əsas yer tutaraq iki məqsəd şğdşr: birinci - irsiyyət və dəyişkənliyin qanunauyğunluğunu dərk etmək və ikinci - bu qanunauyğunluqların praktiki istifadəsi şzğn yeni yollar tapmaq. Hər iki məqsəd bir-biri ilə sıx bağlıdır. Yuxarıda qeyd edilən birinci məqsədin həlli şzğn genetika dürd əsas problemi üyrənir:

Birinci - genetik məlumatın saxlanması problemi, yəni hğceyrənin hansı maddi strukturunda genetik məlumat saxlanılır.

İkinci - genetik məlumatın ütgərgləməsi problemi. Genetik məlumatlar hğceyrədən-hğceyrəyə, nəsilədən-nəsilə hansı mexanizmlər və qanunauyğunluqlar əsasında ütgərglğr.

Ğzgncğ - genetik məlumatın realizə olunması problemi. Burada genetik məlumatın, inkişafda olan orqanizmin konkret əlamətlərində, xarici mğhitin təsiri ilə mğbadilə əsasında necə təzahğr etdiyi üyrənilir.

Dürdğncğ - genetik məlumatın dəyişməsi problemi. Burada genetik məlumatın dəyişkənliyinin tipləri, onu yaradan səbəblər və mexanizmlər mğəyyənləşir. Genetikada bğtğn bu problemlər molekulyar, hğceyrə, orqanizm və populyasiya səviyyələrində üyrənilir.

İrsiyyət və dəyişkənliyin nəzəri problemlərinin üyrənilməsi əsasında alınan nəticələr, genetikanın qarşısında duran təbii məsələlərin həllinin istiqamətində istifadə olunur. Bunlardan əsasları aşağıdakılardır:

- genetikanın nailiyyətlərindən ən əlverişli tip zarpazlaşmaları sezmək ğzgñ istifadə etmək. Mğxtəlif zarpazlaşmalar (nüvdaxili, nüvlərarası, qohum, qeyri-qohum) nəsilərin əlamətlərində mğxtəlif cğr əks olunur. Bu mğxtəliflikləri bilmək bitkizilikdə və heyvandarlıqda, hər bir konkret halda, bu və digər tip zarpazlaşmaların dğzgğn istifadəsinə imkan verir.

- genetikanın nailiyyətlərindən ən effektiv, sezmə ğsulunu mğəyyən etmək ğzgñ istifadə etmək. Mğxtəlif sezmə ğsullarının irsi əlamətlərə təsirini bilmək bitkizilikdə və heyvandarlıqda lazımi ğsuldan istifadə edib, əlamətləri tez bir zamanda lazım olan istiqamətdə dəyişməyə imkan verir.

- genetikanın nailiyyətlərindən irsi əlamətlərin idarə olunması istiqamətində istifadə etmək. Ontogenezdə, genetik məlumatın realizə olunması yollarını dərk etmək və bu proseslərə xarici mğhitin təsirini başa düşmək lazımi şəraitin sezilməsinə kömək edərək orqanizmdə əsas əlamətlərin formalaşmasına imkan verir. Bu da üz nüvbəsində mədəni bitki və ev heyvanlarının məhsuldarlığının artmasında böyğk əhəmiyyət kəsb edir.

- genetikanın nailiyyətlərindən mutasiyanın üyrənilməsi istiqamətində istifadə etmək. Fiziki və kimyəvi mutagenlərin təsir mexanizmini bilmək, səni yolla kəlli miqdarda yeni irsən dəyişmiş formalar almağa imkan verir, bu da üz nüvbəsində yeni mikroorqanizm ştamlarının və yğksək məhsuldar bitki sortlarının yaranmasına gətirib zıxarır.

Genetikanın tətbiqi məsələlərinin həlli ğzrə elmi-tədqiqat işləri bğtğn dğnyada aparılır. Bu işlərin nəticəsində xalq təsərrəğfatı və tibdə zox qiymətli nailiyyətlər əldə olunmuşdur. Şğb-həsiz ki, gələcəkdə bu işlərlə yanaşı, tətbiqi genetikanın yeni yaranmış istiqamətlərindən olan “genetik mğhəndislik”dən də istifadə ediləcəkdir. Genetikada yeni istiqamətin həddindən artıq məhsuldar olmasını güzləmək ğzğn əlimizdə əsas vardır. Bu istiqamət, üz nüvbəsində tətbiqi nəticələrini vermişdir. Hər bir genetik işlərin mğvəffəqiyyəti ğzğn, irsiyyətin ğmumi qanunları ilə yanaşı mğxtəlif orqanizmlərin fərdi genetikası üyrənilməlidir.

Genetika elminin əsasında mğəyyən olunmuş qanunların universal xarakter daşmasına baxmayaraq, mğxtəlif orqanizmlərdə bu qanunların işləməsi, orqanizmlərin spəsifikliyi ilə, həmzinin zoxalmanın biologiyası və xromosomların quruluşu ilə sıx əlaqədardır.

II FƏSİL

MİKROBLARIN MORFOLOGİYASI, QURULUŞU VƏ KİMYƏVİ TƏRKİBİ

Mikroorqanizmlərin genetikasını yaxşı anlamaq üçün gübələklərin, bakteriyaların və virusların morfolojiyasını, quruluşunu və kimyəvi tərkibini bilmək vacibdir.

2.1. Gübələklərin morfolojiyası və hüceyrə quruluşu

Elmə məlum olan nüvlərin sayına görə gübələklər aləmi heyvanlar və bitkilər aləmindən sonra 3-cü yerdə durur. Gübələklər ümumiyyətlə gübrə bakteriya və viruslardan çox böyükdür. Gübələk hüceyrəsinin diametri 5-50 mikrometr arasında dəyişir. Bəzi gübələklərdə hüceyrənin diametri daha çox olur.

Morfolojiyasına görə gübələklər çox müxtəlifdir. Xarici görünüşünə görə onlar 3 qrupa bölünür: **selikli gübələklər, ibtidai gübələklər və ali gübələklər.**

Gübələklərin ontogenezində iki əsas faza vardır: vegetativ və reproduktiv (çoxalma) fazalar. Hər bir fazada gübələklər morfoloji cəhətdən müxtəlif strukturlar və ultrastrukturlar əmələ gətirirlər. Buna görə də gübələklərin morfoloji strukturları ilə tanış olmaq üçün hər 2 fazanı nəzərdən keçirmək vacibdir.

2.1.1. Selikli göbələklərin morfologiyası və quruluşu

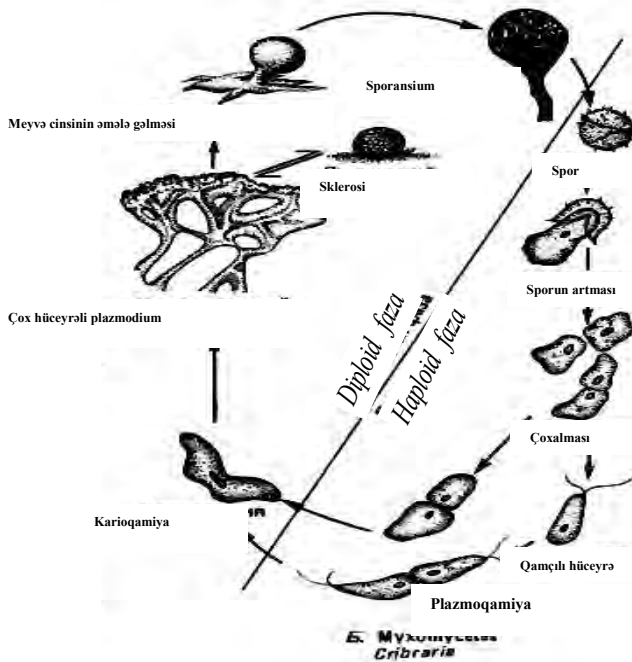
Selikli gübələklər 2 qrupa bölünür: **psevdogöbələklər** (yalnız gübələklər) və ya **akraziomisetlər** və **əsl selikli göbələklər** və ya **miksomisetlər**.

Psevdogöbələklər (Akraziomisetlər)

Psevdogöbələklər, əsl selikli gübələklər üçün xarakterik plazmodium əmələ gətirmirlər və sərbəst amübsəkilli haploid həcyrələr şəklində mövcud olurlar. Buna görə də onlara həcyrəvi quruluşa malik selikli gübələklər də deyilir. Rigid qılafa malik olmadıqları üçün onlara lət həcyrələr də deyilir. Amüblər kimi psevdopodiumlar (yalnız ayaqlar) əmələ gətirərək bərk səthdə hərəkət edirlər və faqositoz yolla bakteriyaları tutub qidalandırırlar.

Əsl selikli göbələklər (Miksomisetlər)

Miksomisetlər akraziomisetlərin və miksobakteriyaların meyvə cisimlərinə bənzər meyvə cismi əmələ gətirilir. Gübələyin zoxnğvəli həcyrəsi əvvəlcə **plazmodium** adlanan struktura zəvrilir. Sonra onun üzərində meyvə cismi əmələ gəlir (şək.1). Meksomisetlərin meyvə cismi akraziomisetlərin meyvə cismindən fərqli olaraq zoxnğvəli təkhəcyrədən ibarət olub ülzğcə büyükdür (0,5-1,0 sm).



Şəkil 1. Miksomisetlərin inkişaf sikli, 1- plazmoqamiya, 2 - karioqamiya, 3 - çox hüceyrəli plazmodium, 4 - sklerosi, 5 - meyvə cisinin əmələ gəlməsi, 6 - sporangium, 7 - spor, 8 - sporun cücərməsi, 9 - çoxalması, 10 - qamçılı hüceyrə

Məsələn, *Lycogala epidendron* gübələyinin əmələ gətirdiyi meyvə cismi yabarı albalı meyvəsi boyda olub, əlvan qırmızı rəngi ilə diqqəti cəlb edir. Bunların da meyvə cismi, ayaqcıqdan və başcıqdan ibarət olan **sporangiyə** zəvrilir və izərində haploid təkqəvəli sporlar yetişir. Sporlar əvvəlcə qamçılı olub **miksoflagellat** adlanır. Onlar suda həll olmuş maddələrlə qidalanır və ya faqositoz yolu ilə bakteriyaları, maya gübələklərini və gübələk sporlarını udurlar.

2.1.2. İbtidai göbələklərin morfolojiyası və quruluşu

Gübələklərin böyük bir qrupu ibtidai göbələklərə aid edilir. Onların miseliumu (vegetativ bədən) şaxələnmiş hiflərdən ibarət olub arakəsməsiz və zoxnəvəlidir. Belə miseliuma (və ya talloma) **senosit** tallom deyilir. Onların bəzi nüvlərində (məsələn, *Leptomit* *lacteus* nüvəndə) tam olmayan arakəsmə var (şək.2).

İbtidai göbələklərin əksəriyyətində sporlar sporangiumda əmələ gəlir. Göbələyin nüvəndən asılı olaraq sporangiumlar müxtəlif formada olur. Suda yaşayan göbələklərin sporangiumunda formalaşan sporlar qamzılı olub **zoosporlar** (və ya **qametlər**) adlanır. Cinsi zoxalma zamanı onların miseliumunda dairəvi formalı **ooqonium** adlanan yumurtahəccəyrə (dışi cinsi orqan) və hif şəklində **anteridium** adlanan erkək cinsi orqan yaranır.

İbtidai göbələklərin xarakterik qrupları *Chitridiomycota*, *Oomicota* və *Zigomicota* şöbələridir.



Şəkil 2. *Leptomit* *lacteus* göbələyinin hifində tam olmayan arakəsmələr

Xitridiomikotalar (Chytridiomycota şöbəsi)

Bu göbələklər, əsasən, suda yaşayanlardır. Lakin onların bəzi nüvlərinə torpaqda rast gəlinir. Onların həccəyrə divarı əsasən xitin polimerindən (polisaxariddən) təşkil olunub. Xitridiomikotaların bir zox nüvləri yosunlarda və su bitkilərində parazitlik edirlər. Onların bəziləri torpaqda bitən bitkilərdə də parazitlik edə bilirlər. Məsələn, *Rizophidium pollinis* şam ağacının tu-

murcuqlarında, *Synchytrium endobioticum* gübələyi isə kartofda xərzəng xəstəliyi törədirlər.

Xitridiomikotalar müxtəlif vegetativ bədənə malikdirlər: miselioma malik olmayan primitiv formalı və arakəsməsiz miseliumlu forma. Primitiv formaların vegetativ bədəni amübvari protoplazmadan ibarətdir. Bu gübələk formaları həcyrədaxili parazitdirlər. Bəzi formaları həcyrə qılfına malik olub, rizoidlər əmələ gətirirlər. Rizoidlər vasitəsilə onlar substrata yapışırlar və qida maddələrini alırlar. Belə həcyrələr əvvəlcə təkngvəli olur, sonralar birləşib çoxngvəli həcyrəyə zəvrilirlər.

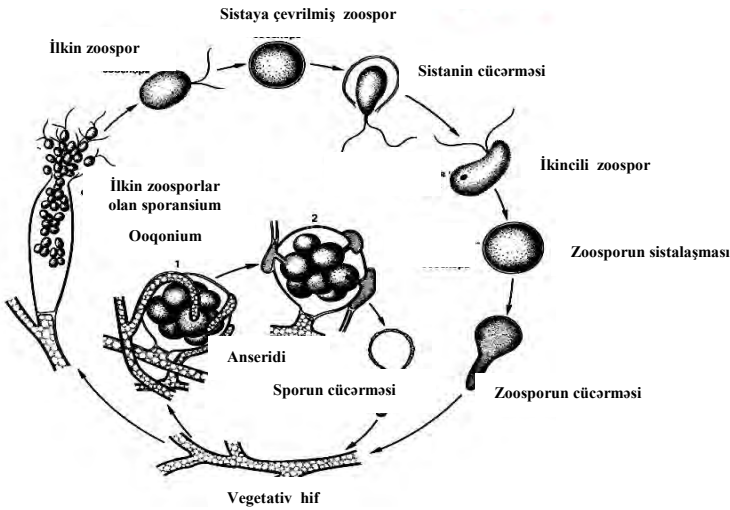
Qeyri-cinsi zoxalma zamanı vegetativ bədəndə zoosporangi əmələ gəlir və onun izərisində təkqamzılı zoosporlar formalaşır. Cinsi zoxalma zoosporların birləşməsi nəticəsində baş verir və izoqamiya və ya anizoqamiya (planoqamiya) müşahidə olunur. Bəzi hallarda cinsi proses 2 vegetativ bədənin birləşməsi nəticəsində baş verir. Buna holoqamiya deyilir. Bəzi hallarda cinsi prosesdən sonra əmələ gələn ziqot spora halına keçir.

Oomikotalar (Oomycota şöbəsi)

Bu qrup gübələklərin həm suda, həm də torpaqda yaşayan nüvləri vardır. Suda yaşayan nüvlərin əmələ gətirdiyi zoosporlar xitridiomikotaların zoosporlarından fərqli olaraq ikiqamzılı olurlar. *Saprolegnia* və *Leptomit* cinsli gübələklər ancaq suda yaşayırlar, lakin *Peronosporales* sırası gübələkləri quruda yaşamağa uyğunlaşmışlar. Bunlar obliqat parazitlərdir və həyat tsikli ali bitkilərin orqanizmində gedir. Bununla belə zoosporlar əmələ gətirirlər. Oomikotaların kənd təsərrüfatına böyük ziyan vuran nımayəndələri vardır. Məsələn, *Phytophthora infestans* kartofda fitofora xəstəliyini və *Plasmopora viticola* üzümün unlu şəh xəstəliyini törədirlər.

Əksər nımayəndələri homotallik olub hər iki cinsi orqan (oogonium və anteridium) bir vegetativ bədəndə əmələ gətirirlər. Oogonium şarşəkilli və qalın divarlı olub, izərisində bir neçə yumurtahəcyrəsi (oospor) olur. Anteridiumlar ülgücə oogoni-

umlardan kizik olub, hiflərin ucunda əmələ gəlirlər. Onlar ooqoniuma yapışırlar və xüsusi borucuqlar vasitəsilə nəvəni ooqoniumda olan yumurtahüceyrələrin birinə daxil etməklə onu mayalayırırlar. Nəticədə diploid ziqot əmələ gəlir. Sonuncu qalın divarla ürtülərək oospora zəvrilir və sığınət halına keçir. Əlverişli şəraitdə oospor cücərərək reduksion bülğünməyə məruz qalır və sporangium əmələ gətirir (şək.3).



Şəkil 3. Saprolegnia sp. göbələyinin inkişaf sikli.

1-ci qeyri-cinsi çoxalma inkişaf sikli, 1.Vegetativ hif, 2. İlkin zoosporlar olan sporangium, 3. İlkin zoospor, 4. Sistaya çevrilmiş zoospor, 5. Sistanın cücərməsi, 6. İkincili zoospor, 7. Zoosporun sistalaşması, 8. Zoosporun cücərməsi, 2-ci cinsi çoxalma inkişaf sikli: 1a-Ooqonilər, 2a-Anteridiumlar, 3a-sporun cücərməsi (yumurtahüceyrəsindən əmələ gələn)

Ziqomikotlar (Zygomycota şöbəsi)

Bu şöbəyə aid olan gübələklər cinsi zoxalma zamanı ziqosporlar əmələ gətirdikləri özünə onlara *Zigomikota* adı verilmişdir. Onlar ibtidai gübələklərin nisbətən yüksək inkişaf etmiş formalarıdır. Bu gübələklər 3 sıraya bölünür: *Mucorales*, *Entomophthorales* və *Zoopogales*. Ziqomikotaların əmələ gətirdikləri mikrostrukturları *Mucorales* sırasına aid olan gübələklər misalında nəzərdən keçirəcəyik. *Mucorales* sırası gübələkləri əsasən zərgərmüş üzvi substratlar (məsələn, peyin) üzərində rast gəlinir.

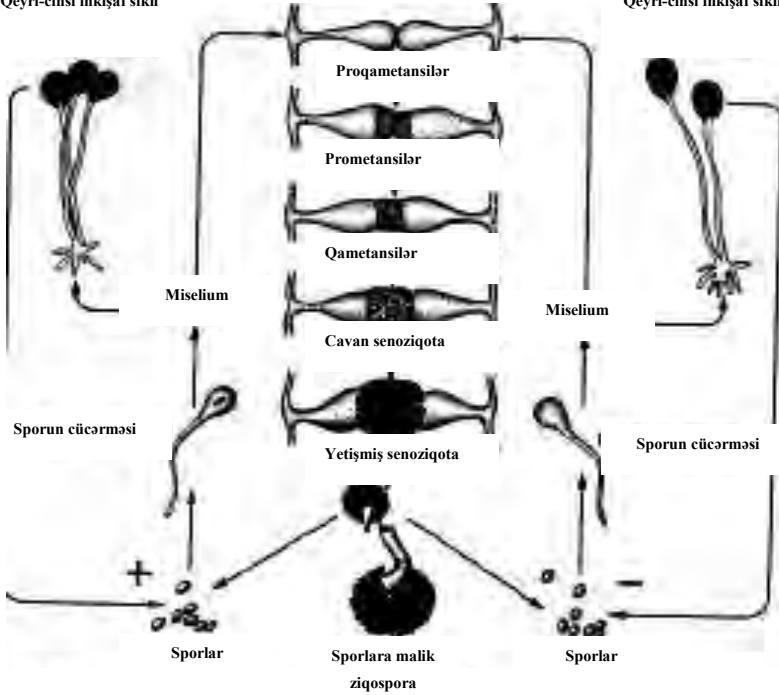
Qeyri-cinsi zoxalma zamanı onlar sporangium və sporangiosporlar əmələ gətirirlər. Miseliumdan vertikal olaraq yan budaqlar şəklində hiflər-sporangiumdaşıyıcılar qalxır. Sporangium daşıyıcıların ucu ilə hif arasında kündədən arakəsmə əmələ gəlir və uc hissə şişərək başcıq şəklində olan sporangiuma zəvrilir. Sporangium izərisində yığılmlarla bəzəndə yerləşir və hər bir bəzəndə ətrafında sitoplazmaya toplaşaraq sporangiospora zəvrilir. *Mucorales* sırası gübələklərin bəzi nüvlərində sporangiumdaşıyıcı hiflər şaxələnmiş olur və nisbətən xırda sporangiumlar əmələ gətirirlər. Belə sporangiumlarda bir və ya bir neçə spor əmələ gələ bilər.

Pilobolus cinsli gübələklərdə sporangium başqa formada olur. Sporangium daşıyıcı hif şişib qovuqcuğa zəvrilir. Qovuqcuğun üstündə qapaq şəklində sporangium əmələ gəlir. Sporangium yetişəndən sonra sporangium daşıyıcının (sporangioforun) üst hissəsi, qovuqcuğun daxilində toplanan suyun hesabına əmələ gələn təzyiqdən partlayır və sporangiumu 2 metrə qədər kənara atır. Sporangiofor müsbət fototropizmə malik olduğu üçün sporangiumu işığa tərəf atır.

Mucorales sırası gübələklərindən olan *Rhizopus nigricans* nüvəndə sporangiosporlar çoxnövəlidir. Əlverişli şəraitdə sporlar çəçərək budaqlanmış hava miseliumu əmələ gətirirlər. Bərk substrata (məsələn, torpağa) toxunan yerlərdə hiflər substratın daxilində keçərək **rizoidlər** əmələ gətirirlər. *Mucorales* sırası gübələklərin bəzi nüvləri homotallik olub cinsi zoxalma zamanı üz-üzəngə mayalandırırlar (şək.4).

Qeyri-cinsi inkişaf sikli

Qeyri-cinsi inkişaf sikli



Şəkil 4. *Rhizopus nigricans* göbələyinin inkişaf sikli

A-qeyri-cinsi inkişaf sikli - 1. sporlar, 2. sporun cücərməsi, 3. miselium, 4. sporları olan sporangium

B-cinsi inkişaf sikli (qametangeoqamiya) -

1. proqametangilər, 2. proqametangilər, 3. qametangilər, 4. cavan senoziqota, 5. yetişmiş senoziqota, 6. sporlara malik ziqospora

2.1.3. Ali göbələklərin morfolojiyası və quruluşu

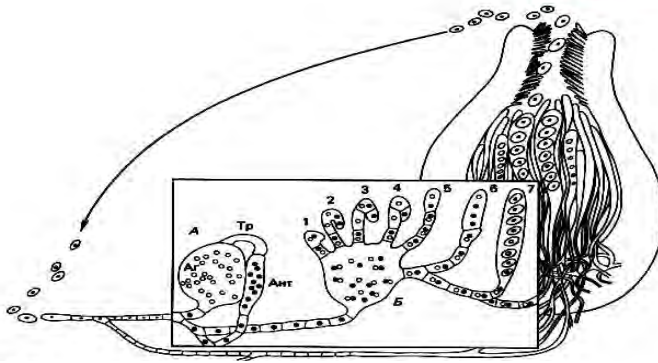
Ali göbələklərə *Ascomycota*, *Basidiomycota* və *Deyteromycota* göbələkləri daxildir. Bu göbələklərin xarakterik cəhəti miseliumdakı hiflərin arakəsməli (zoxhğceyrəli) olması və konidiosporlar əmələ gətirməsidir.

Kisəli gübələklər (Ascomycota şöbəsi)

Askomikotaların əsas spordaşıyıcı orqanı ask kisədir. Kisənin izərisində karioqamiya və meyoza prosesləri gedir və askosporlar əmələ gəlir. Bu gübələklərdə askın əmələ gəlməsi cinsi zoxalmanın son mərhələsidir.

Kisəli gübələklərin əksəriyyəti qeyri-cinsi yolla konidium əmələ gətirməklə zoxalırlar. Buna zoxalmanın natamam mərhələsi deyilir. Konidiumları yalnız natamam (qeyri-cinsi) yolla əmələ gələn gübələklər natamam gübələklər (*Deyteromycota*) şöbəsi adı altında birləşdirilir. Askosporlar cəcərərək budaqlanan hiflərdən ibarət zoxhəceyrəli miselium əmələ gətirirlər. Miselium üzərində zoxlu konidiumları olan konidiumdaşıyıcılar əmələ gəlir. Konidiumlar da cəcərərək miselium əmələ gətirirlər və onların miseliumu askosporların cəcərməsindən əmələ gələn miseliumla eynilik təşkil edir. Konidiumlar əmələ gətirən miselium bir müddətdən sonra cinsi zoxalma mərhələsinə keçir. Bu mərhələ **askoqonium** adlanan xüsusi strukturların əmələ gəlməsi ilə başlanır (şəkl.5). Askoqonium **trixogen** adlanan xüsusi borucuq əmələ gətirir. Bu borucuq digər ucu ilə anteridiuma (erkək cinsi orqan) birləşir və erkək nəvələr borucuq vasitəsilə **ooqonium**a daxil olub orada diş nəvələrlə cətləşirlər (lakin qovuşmurlar). Bu mərhələ plazmoqamiya adlanır. Sonra askoqoniumdan 2 nəvəli hiflər inkişaf edir. Hiflərin hər bir həcyrəsində bir diş və bir erkək nəvə olur. Belə həcyrəyə **dikarion hüceyrə** (iki nəvəli həcyrə), hifə isə **dikarion hif** deyilir. Həcyrə bölünərkən, nəvələrin hər biri ayrılıqda (həm də eyni zamanda) bölünürlər. Dikarion həcyrələrdə nəvələr qovuşmazdan əvvəl həcyrələr bölünərək qarmaq (qarmaqvəri əyilmiş hif) əmələ gətirirlər. Cətləşmiş nəvələr eyni zamanda bölünürlər və yeni əmələ gəlmiş nəvə cətləşmə ilə aşağıdakı həcyrədən və qarmağın uc hissəsindən ayrılır. Aşağıdakı və qarmağın ucundakı həcyrələrin hər birində bir nəvə qalır. Bu həcyrələr qovuşaraq yenidən iki nəvəli həcyrəyə zəvrilirlər. Təpə hissədə qalan iki nəvəli həcyrə böyüyərək tədricən

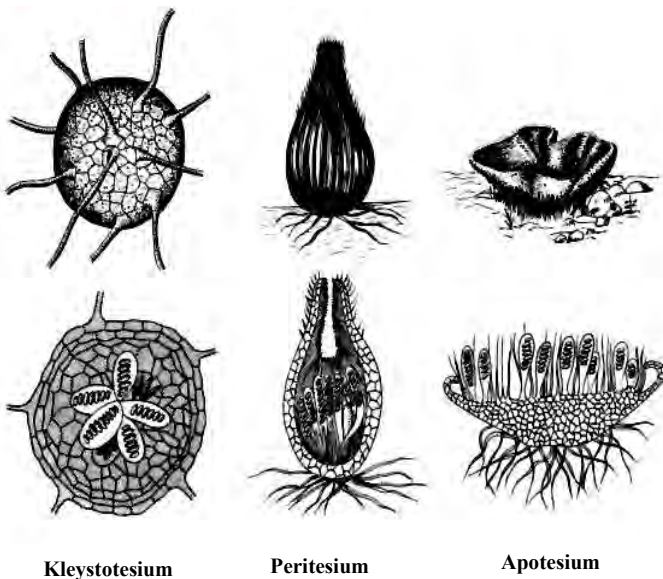
aska (kisəyə) zəvrilir və onun izərisində olan nəvə cətləyğ qovuşur. Bu qovuşma prosesi **karioqamiya** adlanır. Əmələ gələn diploid nəvə meyoza yolla bülğnəb iki haploid nəvə əmələ gətirir. Bu nəvələrin hər biri adi yolla iki dəfə bülğnərək 8 haploid nəvə əmələ gətirirlər ki, bunların da hər birindən spor formalaşır. Nəticədə 8 spor əmələ gəlir. Nəvələrin bülğnmə sayı az və zox ola bilər. Bülğnmə sayı az olduqda 4 spor, zox olduqda isə 1000-dən zox spor əmələ gələ bilər. Yetişmiş sporlar ask partladıqdan sonra zıxıb hər biri haploid miselium əmələ gətirir.



Şəkil 5. Askomisetlərin inkişaf sikli:

A-askoqon (plazmoqamiyadan əvvəl), B-anteridi ilə trixoqonun plazmoqamiyadan sonra əmələ gələn dikarion hüceyrə, Tp-trixogen, Ant-anteridi, 1-qarmağın əmələ gəlməsi, 2-cüt nüvələrin bölünməsindən sonra olan qarmağ, 3-qarmaq hüceyrəsində köndələn arakəsmənin əmələ gəlməsi, 4-karioqamiyanın baş verdiyi qarmağ hüceyrəsi, 5, 6 və 7-ilkin nüvənin meyoza bölünərək askosporları əmələ gətirməsi.

Kisəli g b l kl rin  ks riyy tində asklar **askokarp** adlanan x susi meyv  cismi daxilində  m l  g lirl r. Askokarp, daxilində g b l yin cinsi orqanlarını yeti dir n x susi strukturdur (meyv  cismidir). Bu orqan hi l rin birl  m si n tic sində m xt lif formada  m l  g lir. Kis li g b l kl rin  m l  g tirdikl ri meyv  cisiml rinin 3 forması m lumdur (  k.6). Tamam qapalı olan meyv  cismi **kleystotesium**, butulka   killi dar bo aza malik olan meyv  cismi **peritesium** v  kasa   killi azıq olan meyv  cismi **apotesium** adlanır. Kleystotetsium tipli meyv  cismi plektomis tl r, butulka   killi meyv  cismi pirenomis tl r v  apotesium is  diskomis tl r  z n xarakterikdir. Bununla bel  b zi kis li g b l kl rd  meyv  cismi  m l  g lmir v  izində sporlar olan asklar (kis l r) miselium  z rində s rb st yerl  ir.



  kil 6. Aktomis tl rin  m l  g tirdiyi meyv  cisiml rinin xarici g r n    (yuxarıda) v  en k siyinin g r n    (a a ıda)

Bazidiumlu gübələklər (Basidiomycota şöbəsi)

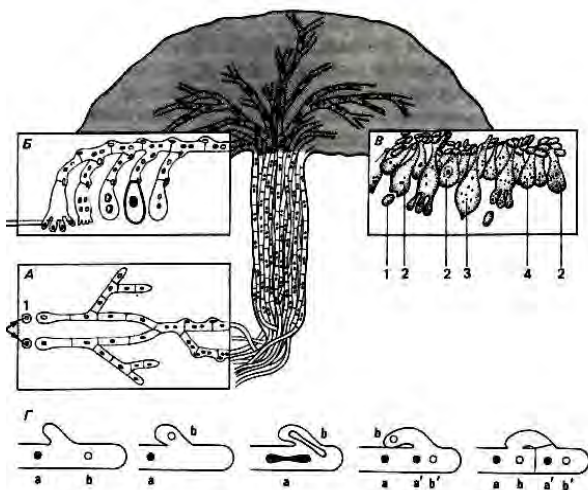
Basidiomycota şöbəsinin nğmayəndələri kifayət qədər yğksək inkişaf etmiş gübələklərdir. Onların xarakterik əlaməti **bazidium** adlanan spordaşıyıcı orqanın olmasıdır. Bazidium hi-fin ucunda əmələ gələn şişkinləşmiş hğceyrədir. Bazidiumun ğzərində 4 təkngvəli haploid spor əmələ gəlir ki, bunlara **bazidiosporlar** deyilir. Bazidiosporlar yalnız cinsi zoxalma nəticəsində əmələ gəlir. Kisəli gübələklərdə olduğu kimi bazidiumlu gübələklərdə də cinsi zoxalma 3 mərhələdən: plazmoqamiya, karioqamiya və meyozdan ibarətdir. Karioqamiya və meyoz prosesləri bazidiumda (kisəli gübələklərdə isə askda) gedir.

Bazidiumlu gübələklərin miseliumu kündələn arakəsmələrə malik hiflərdən ibarətdir. Meşə döşənəyi ğzərində onların ağ saplar şəklində olan hiflər topasını adi güzlə gürmək olur. Bu saplar xaricdən ğmumi ürtğklə ürtğlmüş hiflər yığımından ibarət olub **rizomorf** adlanır. Rizomorfların əsas funksiyası suyu və qida maddələrini sorub miseliuma (gübələyin orqanizminə) zatdırmaqdır.

Bazidiosporlar cğcərərək birincili (ilkin) miseliumu əmələ gətirirlər. Bu miselium kündələn arakəsmələrdə təkngvəli hğceyrələrə bülğnmüş hiflərdən təşkil olunub. Birincili miselium haploid hğceyrələrdən ibarət olur. İki haploid hğceyrənin protoplastlarının qovuşması (plazmoqamiya) nəticəsində ikincili miselium əmələ gəlir. İkincili miseliumun hər hğceyrəsində 2 ngvə olur və dikariotik hğceyrə və ya dikariotik miselium adlanır. Dikariotik hğceyrə bülğnərkən daxilində olan ngvələr də bülğnğr. Əksər bazidiumlu gübələklərdə hğceyrənin və ngvələrin bülğnməsi zamanı **kəmər daha yaxşı olar** toqqa adlanan (toqqaya oxşar) struktur əmələ gəlir (şək.7).

Bülğnməyə başlayan hğceyrədə qarmağa bənzər zıxıntı yaranır və bu zıxıntı arxa tərəfə əyilir. Ngvənin biri əyilmiş zıxıntıya daxil olur, sonra hər iki ngvə eyni zamanda bülğnğr. Zıxıntının ucu hğceyrənin arxa tərəfinə birləşir və zıxıntıda olan

nəvə arxa həcyrəyə daxil olur. Nəticədə həcyrənin həm arxa, həm də ön hissəsində 2 nəvə olur. Bu halda həcyrənin arxa və ön hissələri arasında yaranan arakəsmə onu 2 yerə bölür. Hər bir yeni həcyrə yenə 2 nəvəli (dikarion) olaraq qalır. Toqqaya malik dikariotik miselium (məsələn, papaqlı və qov gübələklərində) mğrəkkəb meyvə cismi əmələ gətirir. Bazidiumlar meyvə cisminin himenium adlanan xüsusi qatında (papağın alt hissəsində) əmələ gəlir. Himeniumda bazidiumlardan başqa ona oxşar steril (sporsuz) hiflər olur. Steril hiflərin bəziləri bazidiuma nisbətən qısa olur və **parafiz** adlanır. Bazidiuma nisbətən uzun olan steril hiflər isə **sistid** adlanır. Bazidium, hifin uc həcyrəsinin şişməsi nəticəsində əmələ gəlir. Karioqamiya və meyoza prosesləri məhz bazidiumda gedir. Nəticədə 4 haploid nəvə əmələ gəlir.



Şəkil 7. Bazidiumlu göbələyin inkişaf tsikli: a-çərçivə daxilində - bazidi sporların hifə çevrilməsi, inkişafı və toqqa əmələ gətirməsi, b-çərçivə daxilində böyüdülmüş hiflər və bazidilər, v-toqqanın əmələ gəlməsi, 1-bazidiospor, 2-bazidium, 3-sistit, 4-parafizm

Eyni zamanda bazidiumun ucunda 4 steriqma əmələ gəlir ki, bunların hər birinə bir haploid nəvə daxil olur. Haploid nəvəli steriqma yetişərək bazidiospora zəvrilir. Bazidiosporlar meyvə cismi tərəfindən ətrafa atılır. Bazidiosporlar müxtəlif rəngdə olurlar. Bu rəngləri (qəhvəyi, bənövşəyi, sarı, qırmızımtıl və s.) yalnız sporlar yığımında müşahidə etmək olur. Sporların rəngi bazidiumlu gübələklərin nüvənin təyininə müəyyən əlamət kimi istifadə olunur.

Natamam gübələklər (Deuteromycota şöbəsi)

Bu gübələyə cinsi zoxalmaya malik olmayan və ya cinsi zoxalması hələ müşahidə olunmayan ali gübələklər aid edilir. Bunların qeyri-cinsi zoxalması *Ascomycota* şöbəsinə aid olan gübələklərin qeyri-cinsi zoxalmasına zox oxşardır. Buna görə də elə hesab olunur ki, natamam gübələklər, cinsi zoxalması hələlik müşahidə olunmayan və ya təkamül prosesində cinsi zoxalma mərhələsinə itirən kisəli gübələklərdir. Bununla belə, demək olmaz ki, natamam gübələklərdə cinsi proses hez yoxdur. Digər ali gübələklərdə olduğu kimi bunların bəzilərinə paraseksual prosesə (əsl cinsi prosesin analogu) rast gəlinir. Lakin natamam gübələklərdə plazmoqamiya, karioqamiya və meyoz prosesləri vegetativ bədənə müəyyən hissəsində və müəyyən mərhələsində baş vermir. Bunların əmələ gətirdikləri birincili (ilkin) miselium homokariotikdir, yəni hüceyrələri bir tip nəvəlidir. Bəzən müxtəlif tip nəvəyə malik protoplastların birləşməsi nəticəsində **heterokarionlar** yaranır. Hüceyrəyə daxil olmuş yad nəvə bülünür və əmələ gələn qız nəvələr miseliuma yayılır. Müəyyən vaxtlarda karioqamiya və meyoz baş verə bilər. Beləliklə, paraseksual prosesdə əsl cinsi prosesdə olduğu kimi nəvə materialının rekombinasiyası baş verir. Bununla belə, əksər natamam gübələklərdə paraseksual proses məlum deyildir.

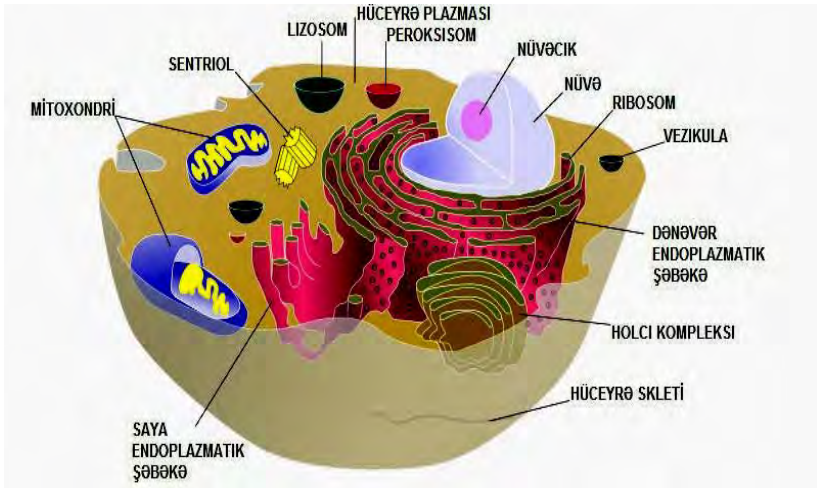
Məhz bu gübələklər sərbəst taksonomik qrup kimi baxılır və bu qrupa *Deuteromycota* şöbəsi adı verilib.

Natamam gübələkləri biri-birindən fərqləndirən əsas xarakterik əlamət konidial aparatın (konidiumların və konididaşıyıcıların) quruluşundadır. Konididaşıyanlar bəzi gübələklərdə sərbəst şəkildədir (tək-təkdir). Əksər natamam gübələklərdə konididaşıyanlar bir-birilə birləşərək dəstə şəklində olurlar. Belə zoxalma aparatı **koremiya** adlanır. Konidial aparatın digər bir forması loja (yataq) adlanır. Yataq zoxlu sayda konididaşıyanların bir-biri ilə birləşmədən paralel şəkildə yerləşməsi nəticəsində əmələ gələn strukdur. Konidial aparatın nisbətən mğrəkkəb forması piknidia adlanır. Piknidia, təpə hissəsində dəlik olan xğ-susi strukturdur, konididaşıyanlar bu dəlikdən xaricə zıxaraq, yerləşirlər.

2.1.4. Göbələk hüceyrəsinin quruluşu

Gübələklər xlorofilsiz orqanizmlərdir. Onların vegetativ bədəni bir zox gübələklərdə (ibtidai gübələklərdə) bir hğceyrədən ibarət zoxnğvəli miseliumdur (tallomdur). Əksər gübələklərin orqanizmi isə zoxhğceyrəli miseliumdan ibarətdir. Bunlardan başqa təkhğceyrəli şarşəkilli orqanizmlər də vardır ki, bunlar maya gübələkləri adlanırlar.

Gübələk hğceyrəsi, hğceyrə divarından, sitoplazmatik membrandan və sitoplazmadan ibarətdir. Sitoplazmanın tərkibində hğceyrədaxili orqanoidlər: nğvə, mitoxondri, endoplazmatik şəbəkə, holci aparatı, ribosom, lizosom (lomosom) və s. yerləşir (şək.8). Nğvə aparatının quruluşuna gürə gübələklər eukariotlara aiddirlər.



Şəkil 8. Göbələk hüceyrəsinin quruluşu

Hüceyrə divarı

Hüceyrə divarı sitoplazmatik membranı xaricdən əhatə edən rigid bir qat olub, hifin hüceyrələrinə və zoxalma orqanlarına mğəyyən forma verir. O, əsasən, zoxqatlı mikrofibrillərdən ibarət olan sistemdir. Göbələyin nüvədən asılı olaraq mikrofibrillər sellülozadan, xitindən və qlğkandan təşkil olunur. Digər polisaxaridlər, zəhləllər, lipidlər, polifosfatlar, piqmentlər mikrofibrillərə kimyəvi rabitələrlə birləşərək hüceyrə divarının matiksini təşkil edirlər. Belə struktur hüceyrə divarına həm mühkəmlik, həm də küvrəklik verir. Hüceyrə divarının qalınlığı 0,2 millimikrondur. Göbələyin nüvədən və becərilmə şəraitindən asılı olaraq hüceyrə divarının qalınlığı və tərkibi bir qədər dəyişir. Bununla belə, hüceyrə divarının 80 – 90%-ni polisaxaridlər təşkil edir. Hüceyrə divarının tərkibində Ziqomikotalarda sellüloza – xitin kompleksi, Oomikotalarda sellüloza-qlğkan kompleksi, kisəli, bazidiumlu və natamam göbələklərdə xitin-qlğkan

kompleksi, maya gübələklərində mannan – qlğkan kompleksi ğstğnlğk təşkil edir.

Beləliklə, gübələyin hğceyrə divarının əsas tərkib hissəsi xitin, sellğloza, qlğkan, zğlal və lipidlərdən ibarətdir. Bu polimerlər hğceyrə divarında mğrəkkəb kompleks şəklində müvcudurlar.

Sitoplazmatik membran

Sitoplazmatik membran sitoplazmanı əhatə edən zox nazik bir qat olub, yalnız elektron mikroskopunda gürğnğr. Onun 40%-nə qədəri lipidlərdən, 38%-ə qədəri zğlallardan ibarətdir. Onun əsas funksiyası maddələrin sitoplazma daxilinə və xaricinə sezici olaraq nəql olunmasını həyata keçirməkdir. Bundan başqa, sitoplazmada mğxtəlif funksiyalar yerinə yetirən enzimlər lokalizə olunmuşdur. Bu enzimlər maddələrin nəql olunmasında, sadə molekullara qədər parzalanmasında və hğceyrə divarının sintezində iştirak edirlər.

Sitoplazmatik membran 2 zğlal və 1 fosfolipid qatından ibarətdir. Zğlal qatları fosfolipid qatını hər 2 tərəfdən (ğstdən və altdan) əhatə edir.

Sitoplazma

Sitoplazma üzlğ kolloidal məhlul olub, tərkibində orqanoidlər: nğvə, mitoxondrilər, Holci aparatı, endoplazmatik şəbəkə, lizosomlar, ribozomlar yerləşir. Bunlardan başqa sitoplazmada vakuollar, zğlallar, amin turşuları, sulu karbonlıar, lipidlər, ehtiyat qida maddəsi kimi qlikogen və bir zox qeyri-ğzvi maddələr müvcuddur.

Nüvə. Hğceyrənin nğvəsi xaricdən 2 qat membrandan ibarət olan qlafla əhatə olunub. Daxilində xromosom, nğvə şirəsi (nukleoplazma) və adətən 1 nğvəcik vardır. Nğvə hğceyrənin

əsas genetik informasiyasını daşıyan orqanoiddir. Gübələk nəvəsində bir neçə xromosom olur.

Mitoxondri (xondriosom). Həceyrədə adətən bir neçə mitoxondri ola bilər. Mitoxondrinin üzgəndə həlqəvi xromosom şəklində DNT molekulu var və bu, onun sərbəst (nəvədən asılı olmayaraq) zoxalmasını təmin edir. Həceyrənin əsas metabolik reaksiyaları mitoxondridə baş verir və tənəffüs zənciri burada yerləşir.

Endoplazmatik şəbəkə (və ya retikulum). Bu orqanoid borucuq və şarşəkilli hissəciklər şəklində olub, ikiqat membran şəbəkəsindən ibarətdir. Onun əsas tərkib hissəsi lipidlərdən, zğlallardan və lipoproteidlərdən ibarətdir. Ribosomlar onların səthinə həm birləşə bilirlər, həm də ondan ayrılı bilirlər. Maddələrin sitoplazma daxilində nəqlində və paylanması mğhəm rol oynayır.

Ribosom. Həceyrədə zoxlu sayda ribosomlar mövcuddur. Onlar zğlalın sintezini həyata keçirilən orqanoidlərdir. Ribosomun əsas tərkib hissəsi RNT-dir. Ribosomlara nəvədə, endoplazmatik şəbəkədə, mitoxondridə, sitoplazmada sərbəst şəkildə və digər orqanoidlərə birləşmiş şəkildə rast gəlinir.

Holci aparatı (və ya diktosom). Holci aparatı, lüvhəcikli membran strukturlu orqanoiddir. Əsasən gübələyəoxşar protistlərdə (pseudogübələklərdə), daha zox onların sporogilərində mğşahidə olunur. Bu orqanoid həceyrə divarının sintezində mğhəm rol oynayır.

Lizosom. Lizosom birqat membranla əhatə olunmuş, mğxtəlif formaya malik orqanoiddir. Holci aparatında qovuqucuq şəklində zoxlu sayda əmələ gəlib ayrılırlar və sitoplazmada sərbəst şəkildə yerləşirlər. Onların tərkibində enzimlər və metabolismin aralıq və ziyanlı məhsulları toplanır.

Vakuol. Sitoplazmada zoxlu sayda şarşəkilli və ya qeyri-dəzgəgn formaya malik qovuqucuğa bənzər strukturlar əmələ gəlir ki, bunlara vakuollar deyilir və işıq mikroskopunda zox rahat gürəng. Vakuolun daxilində ehtiyat qida maddələri, metabolism prosesində yaranan zəhərli maddələr toplanır.

Gübələyin sitoplazmasında ehtiyat qida maddəsi kimi sərbəst şəkildə qlikogen danəsi də müvcud olur.

2.2. Bakteriyaların morfologiyası və hüceyrə quruluşu

2.2.1. Bakteriyaların morfologiyası

Bakteriyaların orqanizmi bir hücyrədən ibarətdir və eukariotik hücyrədən təqribən 10 dəfə kizikdir. Əksər bakteriyaların ülzğsğ 0,1 mkm-dən 18 mkm arasında dəyişir. Ən kizik zöpşəkilli *Dialister pneumosintes* bakteriyasının ülzğsğ 0,1-0,3 mikm-dir. Ülzğcə ən büygk olan *Beggiatoa mirabilis* bakteriyasının diametri 16-45 mkm, uzunluğ 80 mkm-dir.

Bakteriyaları digər canlı orqanizmlərdən fərqləndirən xarakterik xğsusiyətlər aşağıdakılardır:

1) hücyrəsində formalaşmış nğvə, mitoxondri, Holci aparatı, endoplazmatik şəbəkə, lizosom kimi hücyrədaxili orqanoidlər yoxdur;

2) təbiətdə hər yerdə: torpaqda, suda, havada, bitkilərin səthində, insan və heyvanların bədən boşluqlarında və dəri səthində, qaynar bulaqlarda və buzlaqlarda rast gəlinirlər;

3) zox mğxtəlif qidalanma tiplərinə malikdirlər;

4) əsas genetik materialı təkzəncirli həlqəvi xromosomdan ibarətdir;

5) DNT-sində histon zğlalı yoxdur;

6) bəzi bakteriyalarda hücyrə membranı invaginasiya olaraq mezasom adlanan membran struktur əmələ gətirir;

7) fototrof bakteriyalarda lamella və ya tilakoid adlanan membran strukturlar əmələ gəlir ki, bunlar bakteriyaların fotosintetik aparatını təşkil edirlər;

8) enzimatik reaksiyalar əsasən hücyrə membranının daxili və xarici səthində gedir;

9) cinsi zoxalma prosesi yoxdur

10) əsasən sadə bülğnmə yolu ilə zoxalırlar.

Xarici gürgnğşünə güre bakteriyaların aşağıdakı formaları vardır:

- 1) şarşəkilli (koklar);
- 2) zöpşəkilli;
- 3) əyilmiş və ya burulmuş formalı;
- 4) budaqvari;
- 5) ulduzvari və ya prostekobakteriya;
- 6) həlqəşəkilli;
- 7) güvdəcikli;
- 8) sapşəkilli;
- 9) hğceyrə divarı olmayanlar (mikoplazmalar);
- 10) miksobakteriyalar.

Şarşəkilli bakteriyalar (koklar)

Kok yunanca “kokkos” süzğndən olub “giləmeyvə” deməkdir. Koklar qamzıya malik olmayan bakteriyalardır. Formaca sferik, şarşəkilli, ellipsoidal, bəzən lobyə şəkilli olurlar. Bülğnmədən sonra hğceyrələrin yerləşmə qaydasına güre 6 qrupa bülğnğrlər:

1) bülğnmə zamanı əmələ gələn hğceyrələr tək-tək qaldıqda **monokok** və ya **mikrokok** adlanır;

2) bülğnmə bir mğstəvi ğzərində getdikdə və hğceyrələr cğt-cğt birləşmiş şəkildə qaldıqda **diplokok** adlanır.

3) bülğnmə bir mğstəvi ğzərində getdikdə və hğceyrələr bir-birilə zəncirvari birləşmiş şəkildə qaldıqda **streptokok** adlanır;

4) bülğnmə bir-birinə perpendikulyar olan iki mğstəvi ğzərində getdikdə və hğceyrələr dürd-dürd birləşmiş şəkildə qaldıqda **tetrakok** adlanır;

5) bülğnmə bir-birinə perpendikulyar olan ğz mğstəvi ğzərində getdikdə və hğceyrələr kub şəkilli dğzğldğkdə **sarsina** adlanır;

6) bülğnmə bir-birinə perpendikulyar olmayan mğxtəlif mğstəvilərdə getdikdə nizamsız şəkildə birləşmiş hğceyrələr yı-

ğımı alınır. Buna **stafilokok** deyilir. Belə yığım zox vaxt gözüm salxımına oxşayır.

Koklar qram-məğsbət və qram-mənfi ola bilirlər. Qram-məğsbət koklar izərisində fakğltətiv aeroblar (*Streptococcus*, *Leuconostok*, *Pedicoccus* cinsli sğdturşusu bakteriyaları), fakğltətiv anaeroblar (*Sarcina*, *Peptococcus*, *Ruminococcus* cinsli bakteriyalar) və obliqat aeroblar (*Micrococcus* cinsli bakteriyalar) vardır.

Qram-mənfi koklar işərisində aerob və anaerob formalar müvcuddur. Bura həm həqiqi koklar, həm də kokobasillər (koklara oxşayan zox qısa zöpşəkilli bakteriyalar) aiddir. Aerob koklara *Neisseria gonorrhoeae* (qonoreya xəstəliyini türədən) bakteriya aiddir. Aerob kokobasillərə *Acinetobacter calcoaceticus* bakteriyası aiddir. Qram-mənfi obliqat anaeroblara (*Veillonella alcalescens* və *Megasphaera elsdenii* bakteriyalara) gövşəyən heyvanların mədəsində və insanların ağız suyunda rast gəlinir.

Çöpşəkilli bakteriyalar

Zöpşəkilli bvakteriyalar basillər (yunanca “bacilli” züp deməkdir) adlanır. Bunlar həm qamzılı, həm də qamzısız olurlar. Hğceyrənin ucları yarım dairəvi kğt və ya iti olur. Hğceyrələrin quruluşuna görə 3 qrupa bülğnğrlər:

1) Bülğnmədən sonra hğceyrələr tək-tək qaldıqda **monobacil** adlanır;

2) Bülğnmədən sonra hğceyrələr cğt-cğt birləşmiş şəkildə qaldıqda **diplobasil** adlanır;

3) Bülğnmədən sonra hğceyrələr zəncirvari birləşmiş şəkildə qaldıqda **streptobacil** adlanır.

Zöpşəkilli bakteriyalar qram-məğsbət və qram-mənfi olmaqla 2 yerə bülğnğrlər. Qram-məğsbət zöpşəkilli bakteriyalara *Lactobacillus* və *Bifidobacterium* cinsli fakğltətiv aerob spor əmələgətirməyən orqanizmlər aiddir. Spor əmələgətirən züpşəkilli qram-məğsbət bakteriyalara *Bacillus*, *Sporosarcina* və *Sporolactobacillus* cinsli fakğltətiv anaeroblar aiddir.

Qram-mənfi zöpsəkilli bakteriyalar aerob həyat tərzini sığrən *Nitrozomonas*, *Methylomonas*, *Pseudomonas*, *Rhodopsudomonas* (fotobakteriyalar), *Xanthomonas*, *Acetobacter*, *Rhizobium*, *Agrobacterium* və b. aiddir. *Pseudomonas aeruginosa* tipik qram-mənfi bakteriya olub hər yerdə (torpaqda, suda, havada və s.) rast gəlinir. Şərti patogen bakteriya olub irinli yara əmələ gətirir. Qram-mənfi fakəltətiv anaerob bakteriyalara *Escheichia*, *Salmonella*, *Shigella* cinsli və *Enterobacteriaceae* fəsiləsinə aid olan bakteriyalar daxildir. *Bacterioides* və *Fusobacterium* cinsli bakteriyalar isə qram-mənfi anaerob zöpsəkilli orqanizmlərdir.

Əyilmiş və burulmuş bakteriyalar

Bu bakteriyaların 3 forması məlumdur: **vergölvarilər**, **ilanvarilər** və **spiralvarilər**.

Vergölvarilər, əyilmiş bakteriyaların zox sadə forması olub, vibrionlar adlanır. Bunların həcyrəsində bir əyrilik olur və vergəllə bənzəyirlər. Suda yaşayan vibrionalar qamzılara malik qram-mənfi bakteriyalardır. Onlar qamzılar vasitəsilə suda aktiv hərəkət edirlər. Onların izərisində aerob, anaerob və fakəltətiv anaeroblar rast gəlinir. Xarakterik nəmayəndəsi vəba xəstəliyi türədən *Vibrio cholerae* bakteriyasıdır. Fakəltətiv anaerobdur. *Bdellovibrio bacteriovorus* aerob bakteriya olub digər bakteriyalara qarşı yırtıcılıq edir. *Desulfovibrio*, *Solenomonas*, *Butyrivibrio* və *Succinivibrio* cinsli bakteriyalar obliqat anaerobdurlar. *Selenomonas sputigena* insanın ağız boşluğunda, diş ərpində, *Selenomonas ruminantium* nüvə isə gövsəyən heyvanların mədəsində rast gəlinir.

İlanvarilər, həcyrəsində 2-dən 7-yə qədər əyrisi olan ilanabənzər bakteriyalar olub, sprillər adlanır. Bipolyar qamzılı olub, suda yaşayırlar və qram mənfidirlər. Xarakterik nəmayəndəsi qiqant bakteriya sayılan *Sprillum volutans* nüvədgər. Zərgəməkdə olan donuz peynində həmişə rast gəlinir. Sprillər

mikroaerofil olub molekulyar oksigenin az qatılığında (5%) inkişaf edirlər.

Spiralvarilər, həcyrəsində hədsiz dərəcədə zoxlu və kizik əyriliklər olan bakteriyalardır. Bu bakteriyalara **spiroxetlər** deyilir. Xarici gürgnüscə şərab butulkasının ağzında olan mantar tıxacı zıxarmaq üçün istifadə olunan yivli butulka azana oxşayırlar. Qamzıları yoxdur. Rigid həcyrə divarına malik olmadıqları üçün həcyrəsi zox elastikdir. Bu bakteriyaların diametri 0,1-0,6 mkm olub, bakterial filtdən zox asanlıqla keçirlər.

Spiroxetlər əsasən suda yaşayan bakteriyalardır. Bəzi hallarda məməlilərin bağırsağında rast gəlinir. Xarakterik nğməyəndəsi *Spirochaeta plicatilis* nüvəddır. Bəzi nüvləri patogen-dir. Məsələn, *Treponema pallidum* sifilis xəstəliyinin törədicisidir. *Treponema* cinsinin bəzi nüvlərinə ağız boşluğunda diş ərpində rast gəlinir. Spiroxetlərin əksər nüvləri anaerobdur. *Leptospira* cinsinin nüvləri isə aerobdur, bir zoxları insanlar üçün patogendir.

Budaqlanan bakteriyalar

Budaqlanan bakteriyalara **aktinomisetlər, korinoformalar (sancaqşəkilli)** və **mikobakteriyalar** kimi qrammğsbət bakteriyalar daxildir.

Aktinomisetlər əsasən torpaqda rast gəlinir və gübələyəbənər miselium əmələ gətirirlər. Lakin bunların miseliumu zox nazik olub arakəsməsizdir. Bərk qidalı mğhitdə 2 növ: hava və substrat miseliumu əmələ gətirirlər. Hava miseliumu zoxalma, substrat miseliumu isə qidalanma funksiyası daşıyır. *Nocardia* cinsli proaktinomisetlər də hava və substrat miseliumu əmələ gətirirlər. Bunlarda yaşlı miseliumun hifləri parzalanaraq züpşəkilli həcyrələrə zevrilir və bu yolla zoxalırlar.

Streptomisetlərdə hava miseliumu yaxşı inkişaf etmiş olub, spordaşıyanlar əmələ gətirirlər. Spordaşıyanlar üzərində konidilər formalaşır. *Mikromonospora* cinsli aktinomisetlər

hava miseliumu əmələ gətirmirlər. Sporlar zəif inkişaf etmiş sporoforlar üzərində tək-tək yerləşirlər. *Mikrobispora* cinsli bakteriyalar mikromonosporlara oxşayır, lakin hava miseliumu əmələ gətirirlər və hiflər üzərində konidiumlar iki-iki yerləşir.

Actinopolans, *Streptosporangium* və *Ampullariella* cinsli aktinomisetlərdə sporlar hava hifləri üzərində deyil, sporangium daxilində formalaşırlar. Bərk qidalı məhittə əmələ gələn hava hiflərinin ucu şişir və şarşəkilli sporangiuma zəvrilir. Sporangium daxilində nəfuz edən hif spiralvari burulur və arakəsmələr əmələ gətirməklə sporlara zəvrilir. *Actinoplanes* və *Dermatophilus* cinsli bakteriyaların əmələ gətirdikləri sporlar bir dəstə qamızıya malik olub hərəkət edirlər. **Korinoformalar.** Bu bakteriyalar sancağa oxşar olduqları üçün onlara yunanca “coryne” (sancaq) adı verilib. Xarakterik nəmayəndələri *Corynebacterium diphtheriae* difteriya xəstəliyini törədir. Bir zox nüvləri heyvanlarda və bitkilərdə xəstəlik törədirlər. Korinoformaların həcyrələri budaqlanmaya zox meyllidir. Budaqlanmış həcyrələr (hiflər) qeyri-əlvərişli məhittə parzalanaraq koklara zəvrilirlər və spor əmələ gətirmirlər.

Mikobakteriyalar. Morfologiyasına görə bu bakteriyalar korinobakteriyalarla proaktinomisetlər arasında aralıq müvqə tuturlar. Miselium əmələ gətirmirlər, lakin həcyrələri zəif şaxələr əmələ gətirməklə inkişaf edir. Bir məddətdən sonra şaxələnmiş hiflər (həcyrələr) parzalanaraq sərbəst züplərə zəvrilirlər. Xarakterik nəmayəndəsi *Mycobacterium tuberculosis* vərəm xəstəliyinin törədicisidir.

Ulduzvari bakteriyalar (prostekobakteriyalar)

Prostekobakteriyalar üçün xarakterik cəhəti həcyrəsindən zıxıntıların əmələ gəlməsidir. Bu bakteriyaların həcyrə divarı tam rigid olmadığı üçün həcyrə divarı və membranı bir neçə tərəfə zıxıntı şəklində uzanır. “Prosteki” süzgeci də məhz buradan güthürlmüşdür (yunanca “prosteki”-“zıxıntı” deməkdir). Bəzi bakteriyalarda (məsələn, *Caulobacter* cinsli bakteriya-

larda) bu zıxıntı bir ədəd olur. Bakteriya qamzı olan tərəfdən bərk səthə (və ya başqa bakteriyanın hğceyrə divarına) birləşir və bu hissədən zıxıntı əmələ gətirir. Zıxıntı ğzərində yerləşən hğceyrə adi bülğnmə yolu ilə yeni qamzılı qız hğceyrə əmələ gətirir. Denitratlaşdırıcı bakteriya *Hyphomikrobium vulgare* tumurcuqlanma yolu ilə zoxalan bakteriyadır. Bu bakteriyanın bir ucunda əvvəlcə hif şəklində zıxıntı əmələ gəlir. Zıxıntının ğzərində tumurcuq şəklində kizik qız hğceyrə yaranır və böyğ-yğb ana hğceyrə ülzğşğnə zatandan sonra ayrılıb sərbəstləşir. Buna oxşar şəkildə kğkğrdsğz purpur *Rhodomikrobium vanielii* bakteriyasında da bir zıxıntı əmələ gəlir və bu zıxıntı bəzən şaxələnə bilir. Zıxıntının ucunda tumurcuqlanma yolu ilə əmələ gələn yeni hğceyrə, bir zox hallarda ayrılmadan yeni zıxıntı əmələ gətirir ki, bunun da ğzərində yeni tumurcuqlanma baş verir. Bu bakteriyalarda hğceyrələr zıxıntılar vasitəsilə birləşərək zəncir əmələ gətirirlər.

Bəzi bakteriyalarda zıxıntıların sayı zox olur və hğceyrə ulduzabənzər forma alır. Belə zıxıntılar *Prostecomikrobium* və *Ancalomikrobium* cinsli bakteriyalar ğzğn xarakterikdir (şək. 9).



Şəkil 9 Prostekobakteriyalar(ulduzvari)

1. *Ancalomikrobium*, 2. *Prostecomikrobium*

Gövdəcikli bakteriyalar

Bəzi geniş yayılmış paxlaşəkili bakteriyalar (məsələn, dəmir bakteriyaları) üzlərindən selik ifraz edərək güvdəciyə bənzər struktur əmələ gətirirlər və hğceyrə güvdəciyin ğstğndə (ucunda) yerləşir (oturur). Bu bakteriyaların xarakterik nğma-

yəndəsi *Gallionella ferruginea* bakteriyasıdır. *Nevskia ramosa* bakteriyasında əmələ gələn selik şaxələnməmiş güvdəciyə bənzər şəkildə olur və hər bir şaxənin ucunda həcyrə yerləşir (şək.10).



Şəkil 10. *Gallionella* (gövdəcikli bakteriya)

Həlqəvi bakteriyalar

Həlqəşəkilli bakteriyalar ilk dəfə 1887-ci ildə Amerika alimi E.Veibel (E. Weibel) tərəfindən aşkar olunmuşdur. Alman alimi V. Miqula (V. Migula, 1863-1938) 1894-cü ildə bu bakteriyaları *Spirosoma* cinsinə aid etmişdir. Danimarka alimi C.Orskov (J.Orskov) 1928-ci ildə bu bakteriyaları *Microcycilus* cinsində birləşdirmişdir. Bu orqanizmlərin xarakterik nüvə *Microcycilus flavus* bakteriyasıdır. Məğəyyən olunmuşdur ki, vibrionlar bəzi halda iki-iki birləşib, həlqəvi forma alırlar. Bəcə-rilmə şəraitindən asılı olaraq *Microcycilus flavus* və *M. aquaticus* bakteriyaları həlqəvari və yarımdairəvi əyilmiş şəkildə olurlar. Yarımdairəvi əyilmiş bakteriyaların bəzilərində qamzılar müşahidə olunur. Həlqəvi bakteriyalar hələlik çox az öyrənilmişdir.

Sapşəkilli bakteriyalar

Bəzi bakteriyalar birləşib, **trixoma** adlanan sapşəkilli strukturlar-aqreqatlar əmələ gətirirlər. Ən çox məlum olan sapşəkilli bakteriya xlamidiobakteriyalara aid olan *Sphaerotilus natans* nüvədgər. Əslində bu bakteriya qram-mənfi lofotrixial

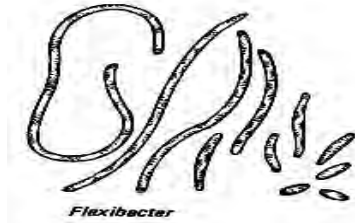
qamızıya malik təkhğceyrəli orqanizmdir. Lakin onlar təbiətdə uzun saplar şəklində inkişaf edirlər. Bu saplar, izərisində eyni ülzğlg hğceyrələr zəncirindən ibarət boruşəkilli strukturdur (ürtğkdğr). Bu ürtğk daxilində hğceyrələrin hər biri sərbəst olmasına baxmayaraq, “vahid orqanizm” kimi fəaliyyət göstərirlər. Ürtğk (trixoma) heteropolisaxarid tərkibli olub, kapsulanın bir forması kimi baxılır. Hğceyrələr ürtğyğn daxilində adi bülğnmə yolu ilə zoxalırlar və hərəkətli (qamzılı) hğceyrələr kimi bir-bir ürtğyğ tərk edirlər. Əmələ gələn hğceyrələr yeni trixoma əmələ gətirirlər. Sapşəkilli bakteriyalar suda, bataqlıqlarda, dəmir zox olan su axarlarında rast gəlinir. *Leptothrix achracea* bakteriyanın əmələ gətirdiyi sapın tərkibində dəmir birləşmələri (məsələn, $\text{Fe}(\text{OH}_2)$) zox olur.

Beggiatoa və *Thiothrix* cinsli kğkğrd bakteriyaları da trixoma əmələ gətirirlər. *Beggiatoa* cinsli bakteriyaların trixoması bərk səthdə sürüşməklə hərəkət edirlər. *Thiothrix* cinsli bakteriyaların trixomaları isə hərəkətsizdir. Onların trixomaları bir ucdan dəstə şəklində bərk substrata birləşir (şək.11), zoxalması trixoma daxilində olan hğceyrələrin bülğnməsi yolu ilə gedir. Yeni əmələ gəlmiş hər bir hğceyrə qonidium adlanır. Xaricə zıxan qonidiumlar bərk substrata yanaşaraq yeni zoxhğceyrəli trixoma əmələ gətirirlər. Bu bakteriyalara əksər su hüvzələrində rast gəlinir. *Vitreoscilla* cinsli aerob bakteriyalar da zoxhğceyrəli sap əmələ gətirirlər və bərk səth üzərində sürüşməklə hərəkət edirlər. Sapın parzalanması nəticəsində hğceyrələr sərbəstləşir.



Şəkil 11. Sapşəkilli *Thiothrix* seonobakterin xarici görünüşü

Miksobakteriyalara aid olan, lakin meyvə cismi əmələ gətirməyən *Flexibacter* cinsli bakteriyaların bir nezə həcyrəsi birləşib arakəsməsi olmayan, aktiv hərəkətli, 100 mkm uzunluğunda sap əmələ gətirirlər. Bir mğddətdən sonra bu saplar ülzğcə kizik saplara və daha sonra şarşəkilli həcyrələrə qədər parzalanırlar (şək.12).



Şəkil 12. *Flexibacter* cinsli bakteriyaların xarici görünüşü

Mikoplazmalar

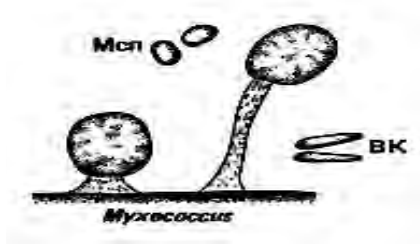
Mikoplazmalar həcyrə divarına malik olmayan bakteriyalardır. Həcyrəvi quruluşa malik olan canlılar arasında ülzğcə ən kiziyi (0,10-1,15mkm) mikoplazmalardır. Onların sitoplazması membranla əhatə olunub. Bəzi mikoplazmalar ülzğcə 125-220 nm olub, viruslardan da kizikdir (məsələn, iribuynuzlu heyvanlarda vəba türədən virusların ülzğşğ 300-750 nm-dir). Buna gürə də onları adi işıq mikroskopunda gürmək olmur. Bunlar hərəkətsiz və sporəmələgətirməyən bakteriyalardır. Sərbəst zoxala bilirlər. Həcyrə divarı olmadığı gğğn onlara pleomorfizm (formadəyişkənliyi) xasdır. Eyni nüvdən olan mikoplazma şarşəkilli, ellipsvari, sancaqşəkilli, salxımşəkilli, həlqəşəkilli, sapşəkilli və kolbaşəkilli olur. Mikoplazmalar (*Mycoplasma*, *Acholeplasma*, *Spiroplasma* cinslərinin nğmayəndələri) əsasən parazit bakteriyalardır. İnsanlarda və heyvanlarda, həm də bitkilərdə parazitlik edirlər.

Sğni surətdə hğceyrə divarı dağıdılmış və sərbəst protoplast şəklində zoxalaraq yaşaya bilən orqanizmlərə **L-formalar** deyilir. Bu formalar ilk dəfə 1934-cğ ildə *Streptobacillus moniliformis* bakteriyasından Lister İnstitutunun əməkdaşları tərəfindən alınmış və institutun şərəfinə onlara “**L-forma**” adı verilmişdir. Bir zox (*Salmonella*, *Escherichia*, *Proteus* cinsli) bakteriyaları penisillin antibiotiki olan mğhitdə becərdikdə onların L-forması yaranır. Bu bakteriyaların bəziləri penisillin olmayan mğhitdə hğceyrə divarını bərpa edə bilirlər. Bunlara labil (dəyişən) L-formalar deyilir. Lakin bəzi bakteriyaların L-forması stabil olaraq qalır.

Miksobakteriyalar

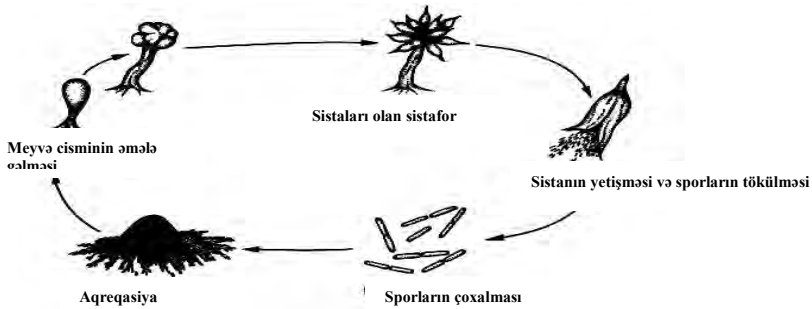
Miksobakteriyalar, morfoloji strukturlarına görə digər bakteriyalardan kəskin fərqlənən, obliqat aerob və bərk səthdə sürüşməklə hərəkət edə bilən orqanizmlərdir. Bunlar, əsasən torpaqda yaşayan bakteriyalar olub, zox kizik ülzğlg (1mm-dən kizik) meyvə cismi əmələ gətirmələri ilə xarakterizə olunurlar. Onların meyvə cisimlərinə zğrgməkdə olan bitkilərin qalıqlarında, oduncağında və qabığında rast gəlmək olur. Bərk qidalı mğhitdə miksobakteriyaların yastı koloniyası formalaşır və koloniyanın bir nezə yerində vegetativ hğceyrələr birləşib, meyvə cismi əmələ gətirirlər. Meyvə cisimləri bir-birindən formasına, ülzğsgnə və rənginə görə fərqlənirlər. Onların əksəriyyəti əmələ gətirdikləri ekzoenzimlərlə digər bakteriyaları lizisə uğradıb onların mühtəviyyatı ilə qidalanırlar.

Myxococcus, *Cystobacter*, *Archangium*, *Podengium*, *Meliterangium* və *Stigmatella* cinsli bakteriyaların vegetativ hğceyrələri ucu iti milşəkilli olsalar da, əmələ gətirdikləri meyvə cisminə görə fərqlənirlər. Meyvə cismi daxilində əmələ gələn hğceyrələr yetişərək sğkunətdə olan hğceyrələrə - **miksosporlara** zevrilirlər. Miksosporlar züp və ya şarşəkilli olub, sistaya zevrilə bilirlər (şək.13).



Şəkil 13. *Myxococcus* bakteriyasının meyvə cismi və sporunun xarici görünüşü

Miksobakteriyaların həyat tsiklində müxtəlif morfoloji strukturlar əmələ gəlir. Bu strukturların əmələ gəlməsini *Chondomyces apiculatus* bakteriyasının həyat tsiklində müşahidə etmək olar (şək.14).



Şəkil 14. *Chondomyces apiculatus* bakteriyasının meyvə cismi əmələ gətirməklə gedən həyat sikli:

1. Aqreqasiya (bakteriya hüceyrəsinin yığılması);
2. meyvə cisminin əmələ gəlməsi;
3. Sistaları olan sistəfor,
4. Sistanın yetişməsi və sporların tökülməsi;
5. Sporların çoxalması

2.2.2. Bakteriya hüceyrəsinin quruluşu

Bakteriya nüvlərinin əksəriyyətinin hüceyrəsi züpsəkillidir və 1x5 mkm ülzğyə malikdir. Bakteriya hüceyrəsi sitoplazmadan və onu əhatə edən qlafdan ibarətdir. Qlaf ən azı iki qatdan: hüceyrə divarından və sitoplazmatik membrandan təşkil olunub. Bir zox bakteriyalarda hüceyrə divarı xaricdən xəgsusi strukturla ürtğlmüş olur. Bu strukturlara kapsula, selik qatı, gzlğk, zğlali küynək və ya S-qatı aiddir. Bəzi bakteriyalarda hüceyrə divarı kiprikciklərlə əhatə olunur. Əksər hərəkətli bakteriyalarda hüceyrə divarı xaricində hərəkət orqanı kimi qamzılar olur.

Hüceyrə divarını əhatə edən strukturlar

Kapsula. Kapsula, hüceyrə divarını əhatə edən yğksək optik sıxlığa malik strukturdur. Bakteriyaların kapsulası əsasən polisaxarid tərkiblidir. Kapsulalı bakteriyalara *Streptococcus mutans*, *S.salivarius*, *Xantomonas* və *Corynobacterium* cinsli nğmayəndələri göstərmək olar. Bunların kapsulasının tərkibində polisaxariddən başqa aminşəkərlər, uron, piroğzğm və sirkə turşuları olur. *Bacillus* cinsli (*B.anthraxis*, *B.subtilis*) bakteriyaların kapsulası polipeptid tərkiblidir və onun tərkibində poliqlğtamin turşusu zoxluq təşkil edir. Kapsula hüceyrəni ətraf mğhit amillərinin mexaniki təsirindən, susuzlaşmadan qoruyur. Kapsula hüceyrənin mğtləq komponenti deyildir. Belə ki, kapsulanı hüceyrədən rahat ayırmaq olur və bu halda hüceyrə normal fəaliyyət göstərməkdə davam edir. Kapsulanın olması bəzi bakteriyaların virulentliyini artırır. Məsələn, *Streptococcus pneumoniae* bakteriyasının kapsulalı forması patogendir, kapsulasız forması isə xəstəlik türədə bilmir və onu faqositlər tez tələf edirlər.

Selik. Selik, kapsulaya nisbətən zəif optik sıxlığa malik strukturdur və hüceyrədən zişansız ayrıla bilir. Tərkibində selikli bakteriya olan maye qidalı mğhiti zalxaladıqda selik bakteriya hüceyrəsindən asanlıqla ayrıla bilir. Bakteriyanın zoxlu miqdar-

da selik əmələ gətirməsi saxaroza olan qidalı mğhitdə müşahidə olunur. *Leuconostoc mesenteroides* (heterofermentativ sğdturşusu bakteriyası) nüvğ qamış şəkəri olan mğhitdə dekstrandan ibarət selik sintez edir. Dekstran D-qlğkoza qalıqlarından ibarət olan polisaxariddir və ondan tibbdə qanəvəzləyici vasitə kimi istifadə olunur. Üzlğ məhlul hazırlamaq ğzğn də dekstrandan istifadə olunur. Selik hğceyrəni susuzlaşmadan qoruyur, onun bərk səthə adheziyasını təmin edir və həm də ehtiyat qida maddəsi rolunu oynayır. Bərk qidalı mğhitdə sürüşməklə hərəkət etmək qabiliyyətinə malik bakteriyaların hamısı selik əmələ gətirirlər. Deməli, seliyn funksiyalarından biri də hğceyrənin sürüşməklə hərəkətini təmin etməkdir.

Cytophaga hutchinsonii bakteriyasının seliyi arabinoza, qlğkoza, mannoza, ksiloza və qlğkon turşusundan ibarət heteropolisaxariddir. *Flavobacterium johmsoniae* bakteriyasının seliyində polisaxariddən başqa kğkğrd və lipid olduğu məlumdur. *Asetobacter xylinum* bakteriyasının hğceyrəsi ətrafında olan polisaxarid sellğloza kimi təyin olunur. Bu bakteriya, hğceyrəsində sellğloza olan yeganə prokariotdur.

Üzlük (və ya kilif). Bəzi bakteriyaların hğceyrəsi kapsula və seliyə nisbətən daha zox sıxlığa malik strukturla əhatə olunur. Yğksək sıxlığa malik belə struktura **üzlük (və ya kilif)** deyilir. Ğzlğyğn tərkibi zox mğrəkkəb olub, kapsula və selikdən fərqlənir. Onun tərkibində polisaxaridlərdən başqa aminşəkərlər və amin turşuları vardır. Ğzlğk, adətən, boruşəkilli olub izərisində hğceyrələr zəncirvari yerləşir. Belə ğzlğklğ hğceyrələr zənciri sapşəkilli olub **trixoma** da adlanır. Ğzlğyğn əsas funksiyası hğceyrələri zədələnməkdən qorumaq və əlverişli mğhit şəraitində ilişib qalmasını təmin etməkdir.

Zülali köynək və ya S qatı. Bir zox (məsələn, *Spirillum cinsli*) bakteriyaların hğceyrəsi xaricdən zğlal qatı ilə ürtğlğr. **Buna zülali köynək və ya S qatı** deyilir. Bu qat, yğksək sıxlığa və struktura malik olub, əsasən arxeobakteriyalarda rast gəlinir. Bu qatın funksiyası tam aydın deyildir. Bəzi arxealarda bu qat bilavasitə hğceyrə membranını əhatə edir və hğceyrə divarı

funksiyasını yerinə yetirir. Həceyrə divarına malik bəzi bakteriyalarda (məsələn, *Spirillum* və *Cyanobacteria*) S qata rast gəlmək olur. S qatın səthində bakteriofaqların adheziyasını təmin edən həssas sahələrin olması aşkar edilmişdir.

Kirpikciklər

Bəzi bakteriyaların həceyrə divarı xaricindən qalınlığı 3-25 nm, uzunluğu 12 mkm olan kirpikciklərlə örtülg olur. Bunlar həm qamzılı, həm də qamzısız həceyrələrdə rast gəlinir. Qamzılara nisbətən zox nazik və qısadırlar. Onların sayı 10-dan bir neçə minə qədər olur. Kirpikciklər, qram-mənfi bakteriyaların əksəriyyətində və qram-məsbət bakteriyaların bəzilərində müvcud olur. Onlar, həm şarşəkilli, həm də zöpşəkilli bakteriyalarda, eləcə də bəzi arxeobakteriyalarda rast gəlinir. Kirpikciklərə **pili** və ya **fimbri** (latınca “məxmər” deməkdir) də deyilir. Fimbilər, izərisi boş olan boru şəklindədir və zəhlədən təşkil olunub. Onların aşağıdakı funksiyaları məlumdur:

- 1) həceyrənin bərk səthdə adheziyasını təmin edir;
- 2) maddələrin həceyrə daxilinə və xaricinə nəqlində iştirak edir;
- 3) cinsi prosesdə (konyuqasiyada) iştirak edir. Cinsi prosesdə iştirak edən kirpikcik F pili (və ya cinsi pili) adlanır. (F-fertilization süzəndən olub, mayalanma deməkdir). F pili ilk dəfə *Escherichia coli* bakteriyasında müşahidə olunmuşdur. Hər bir həceyrədə 1 və ya 2 F pili ola bilər;
- 4) patogen bakteriyaların virulentliyini (antigen xassə daşıyır) təyin edir. Həceyrəni sahib həceyrənin toxumasına yapışdırır və onu faqositlərə qarşı davamlı edir;
- 5) bakteriofaqlar üçün reseptor rolunu oynayır.

Qamçılar

Qamzılar bakteriyaların həceyrə divarından kənara zıxan spiralvari burulmuş sapşəkilli türəmələndir. Onların uzunluğu

hüceyrənin uzunluğundan bir neçə dəfə zox olur. Qamzılar yalnız zöpsəkili bakteriyalarda, vibrionlarda və spirillərdə mövcud olur. Əsas funksiyası hüceyrənin suda hərəkətini təmin etməkdir. Qamzıların diametri 12-18 nm, uzunluğu 20 mkm olur. **Flagellin** adlanan zəldən təşkil olunub. Hər bir qamızı 3 hissədən: **qamçıyabənzər sapdan, hüceyrə qılıfına keçən qarmaqdan** və **bazal cismikdən** ibarətdir. Sap qarmaq vasitəsilə bazal cismə birləşir. Bazal cisim 1 mildən və 2 cəhət həlqədən ibarətdir. Bazal cisim, qram-mənfi bakteriyalarda 1-ci cəhət həlqələr vasitəsilə hüceyrə divarına, 2-ci cəhət həlqələr vasitəsilə hüceyrə membranına birləşir. Qram-məsbət bakteriyalarda isə bazal cisim bir cəhət həlqə ilə hüceyrəyə qılıfına birləşir. Həlqənin biri hüceyrə divarına, digəri isə membrana birləşmiş olur.

Qamzıların yerləşməsinə və sayına görə bakteriyalar 6 tipə bölünürlər:

1) Monotrixlər - hüceyrənin bir cəhətdə bir qamızıya malik olanlar (məsələn, *Vibrio* və *Caulobacter* cinsli bakteriya nüvlərində). Monotrixial qamzılanmaya malik olan bakteriyalarda qamızı nisbətən yoğun olur;

2) Amfitrixlər - hüceyrənin hər iki cəhətdə bir qamızıya malik olanlar;

3) Sefalotrixlər - hüceyrənin bir cəhətdə bir dəstə (4-5 ədəd) qamzısı olanlar (məsələn, *Pseudomonas* və *Chromatium* cinsli bakteriya nüvlərində);

4) Lofotrixlər - hüceyrənin hər iki cəhətdə bir dəstə qamızıya malik olanlar (məsələn, *Spirillum* cinsli bakteriya nüvlərində);

5) Peritrixlər - hüceyrənin bütün səthi boyu zoxlu qamzılara malik olanlar (məsələn, *Proteus mirabilis* nüvəndə, *Bacillaceae* və *Enterobacteriaceae* fəsiləsinin nımayəndələrində)

6) Lateral qamçılılar - hüceyrənin bir cəhətdə bir dəstə qamızıya malik olanlar (məsələn, *Selenomonas ruminantum*, *Thiospirillum jenense* nüvlərində).

Qamzıların olması yalnız mğəyyən qrup (zöpşəkili və əyilmiş) bakteriyalara xasdır və buna gürə də taksonomik əhəmiyyət kəsb edir.

Hüceyrə divarı

Bakteriya hüceyrəsinin divarı bir tərəfdən zox mühkəmdir (bərkdir), digər tərəfdən, futbol topunun dərisi kimi elastikdir. Kizik molekuldu maddələr və duzlar hüceyrə divarının məsamələrindən maneəsiz asanlıqla daxilə keçə bilirlər. Hüceyrə divarı hüceyrəni xarici mexaniki təsirlərdən qoruyur və ona mğəyyən forma verir.

Adi şəraitdə hüceyrənin daxilində olan maddələrin (şəkərlərin və duzların) qatılığı ətraf mğhitdən zox olur. Deməli, hüceyrə daxilində osmotik təzyiq ətraf mğhitə nisbətən zox olur və bu təzyiq, adətən 10-20% saxaroza məhlulunun yaratdığı osmotik təzyiqə bərabər olur. Belə halda su xaricdən hüceyrəyə daxil olur və bu proses hüceyrə divarı tam dartılmış vəziyyətə gələnə qədər davam edir. Hüceyrə hipotonik məhlulə (məsələn, distillə suyuna) salındıqda suyun hüceyrə daxilinə hədsiz dərəcədə zox keçməsi baş verir. Bəzi hallarda hüceyrə divarı daxilə yaranan osmotik təzyiqə düzə bilməyib partlayır. Bu hadisə **plazmoptiz** adlanır. Hüceyrəni hipertonic (zox qatı) məhlulə saldıqda qatılıq qradientinə əsasən su onun daxilindən xaricə zıxır, hüceyrə su-suzlaşır, sitoplazmatik membran bğkğlğr və hüceyrə divarından tam ayrılır. Bu hadisə **plazmoliz** adlanır. Belə hüceyrəni hipotonik məhlulə saldıqda, su əksinə olaraq hüceyrə daxilinə keçir və sitoplazmatik membran normal vəziyyətinə qaydır. Bu hadisə **deplazmoliz** adlanır.

Bakteriyalar hüceyrə divarının kimyəvi tərkibinə və quruluşuna gürə 2 böyük qrupa bölğnğr: qram-mğsbət və qram-mənfə bakteriyalar. Qram-mğsbət bakteriyaların hüceyrə divarının əsasını peptidoqlikan adlı heteropolimer təşkil edir. Peptidoqlikan həll olmayan məsaməli riqid polimerdir və yalnız prokariotların hüceyrə divarında rast gəlinir. Peptidoqlikan hüceyrə divarının quru zəkisinin 90-95%-ni təşkil edir. Bu bakteri-

yalarda h ceyr  divarının t rkibində peptidoqlikandan başqa teyxoa turşusu vardır. Bel  h ceyr  divarına **murein karkası** da deyilir.

Qram-m nfi bakteriyaların h ceyr  divarı qram-m gsb t bakteriyaların h ceyr  divarına nisb t n m gr kk bdir v  3 qatdan: xarici **lipopolisaxarid qatından**, onun altında yerl ş n **lipoprotein qatından** v  n hay t, **peptidoqlikan qatından** ibar tdir. Peptidoqlikan qatı qram-m gsb t bakteriyalara nisb t n zox nazikdir v  h ceyr  divarının quru z kisinin 5-10%-ni t şkil edir.

Bakteriyaları h ceyr  divarının kimy vi t rkibinə g r  ilk d f  f rql ndir n Almaniyada i l y n Danimarka alimi Hans Gram olmu dur. O, 1884-c  ild  h ceyr  divarına g r  bakteriyaları f rql ndirm k  z n x susı r ngl m   sulu t klif etmi dir. Bu  sul, **“Qrama g r  r ngl m ”** adı il  hazırkı d vrd  d  taksonomik  lam t kimi geni  t tbiq olunur. Qram  sulu il  r ngl n n bakteriyalar **“qram-m sb t”**, r ngl nm y nl r is  **“qram-m nfi”** adlanır.

Qram-m gsb t v  qram-m nfi bakteriyaların h ceyr  divarındakı  sas f rqli c h tl r c dv l 1-d  g st rilmi dir. Qram-m gsb t bakteriyaların h ceyr  divarında olan **teyxoa turşusu** qram-m nfi bakteriyalarda yoxdur. Qram-m nfi bakteriyaların h ceyr  divarında olan **lipopolisaxarid** v  **lipoproteid** qatları is  qram-m gsb t bakteriyalarda yoxdur. Qram-m gsb t bakteriyaların h ceyr  divarı qram-m nfi bakteriyaların h ceyr  divarından xeyli qalındır.

C dv l 1

**Qram-m sb t v  qram-m nfi bakteriyaların
h ceyr  divarındakı f rql r**

�lam�tl�r	Qram-m�gsb�t	Qram-m�nfi
Peptidoqlikan	90-95%	5-10%
Teyxo� turşusu	+	-
Lipopolisaxarid	-	+
Lipoproteid	-	+
H�ceyr� divarının qalınlı�ı	20-25 nm	10-15 nm

Qeydl r: “+” vardır; “-” yoxdur

Periplazma

Bakteriyaların hğceyrə divarı ilə sitoplazmatik membran bir-birinə yapışmış şəkildə deyil və onların arasında mğəyyən boşluq vardır. Bu boşluq **periplazma** və ya **periplazmatik** boşluq adlanır. Qram-mənfi bakteriyalarda bu boşluq elektron mikroskopunda daha aydın nəzərə zarpır. Bu boşluqda zoxlu hğceyrəxarici enzimlər yerləşir. Hğceyrə divarından bu boşluğa daxil olan iri molekullu maddələr buradakı enzimlər tərəfindən kizik molekullara qədər parzalanır və suda həll ola bilməyən maddələr isə həll ola bilən hala zevrilir. Bu proseslər nəticəsində yaranan kizik molekullu və suda həll olan maddələr sitoplazmatik membrandan sitoplazmaya kezə bilirlər.

Sitoplazmatik membran

Sitoplazmatik (və ya plazmatik) membran sitoplazmanı bilavasitə əhatə edən zoxqatlı membran strukturdur. Quruluşuna gürə heyvan və bitki plazmatik membranlarına oxşardır. Hğceyrənin tərkibindən olan lipidlər 70-90%-i plazmatik membranda yerləşir. Plazmatik membran 2 lipid qatından və 1 zğlal qatından ibarətdir. Lipidlərin hidrofob ucları daxilə, hidrofily ucları isə xaricə doğru istiqamətlənmişdir. İkiqat lipid layına zğllar inteqrasiya olmuş şəkildədir. Bunlara membranın inteqral zğlları da deyilir. Digər zğllar membranın səthinə birləşmiş şəkildədir və periferik zğllar adlanır .

Plazmatik membran hğceyrənin metabolizmində mğhğm rol oynayır. O, hğceyrənin osmotik baryeri olub, maddələrin seziyi olaraq hğceyrə daxilinə və hğceyrədən xaricə nəql olunmasını tənzimləyir. Membranda maddələrin aktiv nəqlini təmin edən spesifik enzimlər-**permeazalar** vardır. Hesab olunur ki, lipid qatlarına inteqrasiya olunmuş zğllar membranda məsələlər əmələ gətirir ki, bu məsələlərdən maddələrin nəqli həyata kezirilir. Oksidləşdirici fosforlaşmada iştirak edən bğtğn enzimlər plazmatik membranın daxili səthində (bəziləri isə

daxilində) yerləşir. RNT-nin replikasiya mexanizmi də membranda yerləşir. Həceyrənin kirpikcikləri və qamzıları da plazmatik membrana birləşmiş olurlar. Həceyrə divarının və həceyrəxarici ürtəklərin (kapsula, selik və s.) sintezində də membranda yerləşən enzimlər iştirak edirlər.

Sitoplazma

Sitoplazma süzəg yunancadan “**hüceyrənin tərkibi**” deməkdir. O, həceyrənin membran ilə əhatə olunmuş yarımmayə (jele) tərkibli daxili mğhitidir. Əsas tərkib hissəsi suda həll olmuş ğzvi və qeyri-ğzvi maddələrdir. Sitoplazmanın izərisində həceyrənin mğxtəlif orqanoidləri yerləşir. Onun əsas funksiyası həceyrənin daxili mğhitini vahid bir sistem kimi birləşdirməkdir. Bununla belə, sitoplazmanın aşağıdakı funksiyaları da vardır: həceyrənin boşluğunu doldurur; həceyrədaxili komponentlər arasında əlaqə yaradır; həceyrədaxili orqanoidlərin yerini mğəyyən edir; həceyrənin daxili təzyiqini saxlayır və həceyrədaxili fiziki-kimyəvi proseslərin getməsinə təmin edir. Bakterial sitoplazma, əsasən heterogen zğlali məhlul olub tərkibində nğkleoid, ribosomlar, membran strukturlar, DNT, RNT, ehtiyat qida maddələri, qaz vakuolları vardır.

Nükleoid. Bakterial sitoplazmanın mərkəzi hissəsində diffuz şəkildə həceyrənin əsas genetik aparatı olan həlqəvi struktura malik DNT yerləşir. Buna **nükleoid (nüvə maddəsi)** deyilir. Nğkleoid, uzunluğu orta hesabla 1mm olan bir ədəd həlqəşəkilli sapdan (xromosomdan) ibarətdir. Bağırsağ züpğ (*E.coli*) bakteriyasında xromosomun uzunluğu 1,4 mm-dir. Əksər bakteriyaların sitoplazmasında xromosom DNT-sindən başqa digər irsiyyət elementləri: **plazmidlər, transpozonlar və İS elementləri** ola bilər. Bunlara **xromosomdankənar irsiyyət elementləri** deyilir. Plazmidlər təkzəncirli həlqəvi DNT-dən ibarət sərbəst replikondur. Ülzğcə xromosom DNT-sindən xox kizik, lakin transpozon xə İS elementlərdən xox büyğkdğr.

Ribosomlar. Həceyrə daxilində olan RNT-nin 80-85% ribosomlarda yerləşir. Bakteriya həceyrəsində 5000-dən 50000-ə qədər ribosom olur və onların əsas funksiyası zəhləllərin sintezini təmin etməkdir. Zəhləllərin sintezi zamanı ribosomlar zəncirvari dğzğlğrlər və bunlara **poliribosomlar** və ya **polisomlar** deyilir. Bakterial ribosom (70s) eukariotik ribosomdan (80s) bir qədər fərqlidir. Bu fərq patogen bakteriyalara qarşı mğbarizədə mğhəm əhəmiyyət kəsb edir. Belə ki, bir zox antibiotiklər 70s ribosoma təsir edərək zəhləllərin sintezini tormozlayır və bakteriya həceyrələri tələf olur, lakin 80s ribosoma təsir güstərmirlər.

Hüceyrədaxili membran strukturlar. Bəzi bakteriyalarda sitoplazmatik membran sitoplazmaya ivanginasiya olunaraq (zükərək) onun daxilinə kezir və mğəyyən strukturlar əmələ gətirir. Bunların zoxu membranla bitişik halda qalır və membran strukturlar adlanır. *Lactobacillus fermentum* bakteriyasında **mezosom** adlanan struktur müvcuddur. *Nitrobacter* və *Nitrozomonas* cinsli bakteriyalar paralel dğzğlmüş yastı qovuquqlar formasında *lamella* adlanan struktur əmələ gətirirlər.

Membran strukturlar fototrof bakteriyalarda (məsələn, *Rhodospirillum rubrum*) daha zox rast gəlinir. Onlar borucuq və qovuquq topası şəklində müvcud olurlar. Belə topaşəkilli strukturlara **tilakoidlər** deyilir. Bu strukturlarda bakterioxlorofillər yerləşir və onlar fotosintetik aparat rolunu oynayır.

Qaz vakuolları. Bakteriyaların bir zoxunda (məsələn, fototrof bakteriyalarda, holobakteriyalarda, *Clostridium* cinsli bakteriyalarda) vakuollara rast gəlmək olur. Bu vakuollar qaz qabarcıqlarından ibarət olub, qaz vakuolları da adlanır. Qaz vakuolu 2 nm qalınlığında təmiz zəhləldən ibarət olan qılafla əhatə olunur. Bu vakuollar vasitəsilə sitoplazmada sıxlıq dəyişir. Bunun sayəsində bakteriya onun gğğn əlverişli olan su qatında qala bilir. Həceyrədə qaz vakuolları zoxlu miqdarda bir-birinə paralel şəkildə dğzğlmüş vəziyyətdə olurlar.

Bakterial hüceyrənin ehtiyat qida maddələri

Bakteriya sitoplazmasında mğəyyən mğhit şəraitində mğx-təlif maddələr toplanır ki, bunlara ehtiyat qida maddələri kimi baxılır. Bu maddələr (polisaxaridlər, lipidlər, polifosfatlar, kğ-kğrd və b.) sitoplazmada həll olmayan inert maddə kimi müv-cuddurlar. Lakin bu maddələrə ehtiyac olduqda onlar hğceyrə metabolizminə daxil olurlar. Polisaxaridlər, lipidlər və poliyağ turşuları karbon və enerji mənbəyi kimi, polifosfatlar fosfor mənbəyi kimi, kğkğrd isə potensial elektron donoru kimi istifadə olunur.

Polisaxaridlər. Bakteriya sitoplazmasında **qranulyoza** adlanan nişastayabənzər polisaxarid vardır. Bu polisaxarid *Clostridium butyricum*, *Acetobacter pasteurianus* və *Neisseria* cinsli bakteriyalarda kizik qranulalar şəklində olur. Bakteriya hğceyrələrində **amilopektin** adlanan qlikogenəbənzər polisa-xarid nişastaya nisbətən daha zox rast gəlinir və *Escherichia coli*, *Bacillus polymyxa*, *Micrococcus luteus* nüvlərində, *Salmonella* və *Azotobacter* cinslərinin nğmayəndələrində müşahidə olunur.

Lipidlər (və ya yağabənzər maddələr). Bakteriya sitoplazmasında yağ damcıları və qranulaları tez-tez rast gəlinir. Əksər bakteriyalarda onların tərkibini poli hidroksi yağturşusu təşkil edir. Mikobakteriyalar, nokardiyalar və aktinomisetlərdə yağabənzər maddələr sitoplazmada toplanır və hətta hğceyrə xaricinə ifraz olunur. Mikobakteriyaların quru zəkisinin 40%-ə qədərini yağturşularının mğrəkkəb efiri olan **mum** təşkil edir.

Polifosfatlar. Bir zox bakteriyalar fosfat turşusunu sito-plazmada polifosfat qranulası şəklində toplayırlar. *Spirillum volutans* bakteriyasında ilk dəfə tapılan bu maddəyə **valyutin qranulası (dənəsi)** adı verilmişdir. Valyutin dənələri hğceyrədə fosfor ehtiyatı rolunu oynayır.

Kükürd. Sulfidi sulfata qədər oksidləşdirən bir zox bakte-riyalarda kğkğrd həm hğceyrə daxilində, həm də hğceyrə xari-cində toplana bilər. Hidrogen-sulfid olmayan mğhitdə bakteri-

yalar kərkərdə sulfat turşusuna qədər oksidləşdirirlər. Aerob kərkərd bakteriyaları (*Beggiatoa*, *Thiothrix* və *Achromatium* cinslərinin nəmayəndələri) özünə kərkərd enerji mənbəyi rolunu oynayır. Anaerob fototrof purpur kərkərd bakteriyalarında (*Chromatium* cinsinin nəmayəndələrində) isə kərkərd elektron donoru rolunu oynayır.

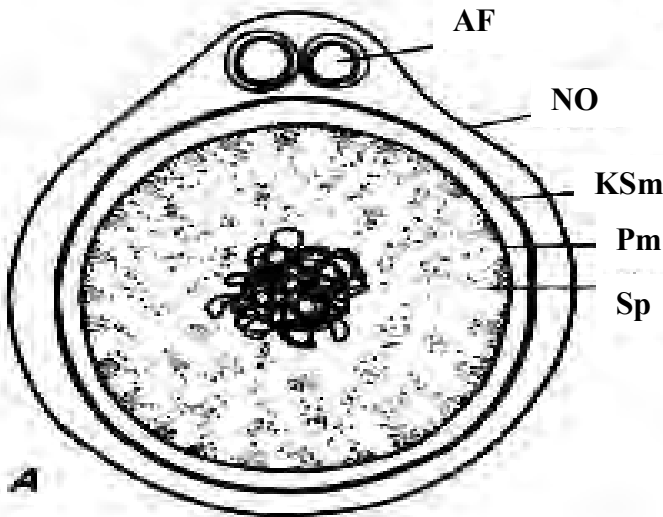
Bakteriyaların pigment əmələ gətirməsi

Bakteriya koloniyaları bir-birindən rəngləri ilə sevilirlər. Bu rəng, həcyrələr tərəfindən ikincili metabolit kimi sintez edilən rəngli maddələrlə (pigmentlərlə) bağlıdır. Hər hansı bir növ bakteriyanın pigment əmələ gətirməsi onun genetik xassəsidir və təsnifat əlaməti kimi istifadə olunur. Pigmentlər kimyəvi tərkibinə görə məxtəlif sinif maddələrə aid ola bilirlər. *Micrococcus*, *Corynebacterium*, *Mycobacterium* və *Nocardia* cinsli bakteriyalar sarı, qırmızı, narıncı rəngli pigmentlər sintez edirlər və nəticədə onların koloniyası müvafiq rəngə boyanır. Pigmentlərin əsas funksiyası həcyrələri gənəşin gürənən və ultrabənövşəyi şüalarından qorumaqdır. Buna görə də rəngsiz (pigmentsiz) bakteriyalar gənəş şüalarının təsirindən tez tələf olurlar. Gənəş şüasının bakteriosid təsiri onunla bağlıdır ki, oksigen olan məhiddə şüanın təsirindən fotooksidləşmə prosesi gedir və həcyrə zədələnərək tələf olur. Bununla belə bəzi rəngləyici maddələr bakteriyaların ülməngə sərtləndirir. Metil güyü ilə rənglənmiş bakteriyalar rənglənməmiş bakteriyalara nisbətən gənəş şüası altında tez tələf olurlar. Bu hadisə **fotosensibilizasiya** adlanır. Fotosensibilizasiyadan heyvandarlıqda, zooparklarda antiseptik vasitə kimi istifadə olunur. Heyvanların izməli suyuna metil güyü qatmaqla patogen mikroblardan zərərsizləşdirirlər.

Spiroxtlərin hüceyrə quruluşu

Spiralvari burulmuş formaya malik olan spiroxtlərdə həcyrə divarı zox nazik, yumşaq və elastikdir. Həcyrənin diametri 0,1-0,6 mkm, uzunluğu 5-500 mkm-dir. Buna görə də onlar bakterial filtdən asanlıqla kezə bilirlər. Qalınlığı (diametri) zox nazik olduğu gözün adi işıq mikroskopunda görünmür. Spiroxetin həcyrəsi əsas 3 hissədən ibarətdir: **protoplazmatik silindr, aksial fibrillər (saplar)** və **xarici qılafl** (şək.15). Spiralvari burulmuş protoplazmatik silindr xaricdən sitoplazmatik membranla və həcyrə divarı ilə əhatə olunub. Aksial fibril adlanan saplar protoplazmatik silindrə burularaq həcyrə boyu uzanır. Fibrillərin bir ucu həcyrənin bir ucunda protoplazmatik silindrə birləşir, sərbəst ucu ilə isə həcyrənin digər ucuna qədər uzanır. Fibrillərin sayı bakteriyanın nüvəndən asılı olaraq 2 və daha zox ola bilər. Məsələn, *Treponema pallidum* bakteriyasında 4 fibril, *Borrelia* cinsinin nüvlərində isə 18 fibril, *Cristispira* cinsinin nüvlərində isə 100 – dən zox ola bilər. Protoplazmatik silindr və fibrillər bəttüvləkdə xarici qıllafla əhatə olunur. Deməli, bu bakteriyaların sitoplazması membranla əhatə olunaraq protoplazmatik silindri əmələ gətirir, membran həcyrə divarı ilə, həcyrə divarı isə xarici ürtəklə əhatə olunur.

Aksial fibrillərin əsas funksiyası həcyrəni hərəkət etdirməkdir. Belə ki, spiroxtlər, qamzılara malik olmadıqları halda suda aktiv gözə bilirlər. Fibrillərin kimyəvi tərkibi və quruluşu bakterial qamzıya zox bənzəyir. Həm qamzılar, həm də fibrillər flagellin zğlalından təşkil olunub. Fibrillər yığılmaqla həcyrəni ilanvari hərəkət etdirir və onu gözə vadar edir. Spiroxtlərə şirin və duzlu suların lilində, suda yaşayan heyvanların həzm sistemində, hətta insanın diş ərbində rast gəlmək olur. Onların həm aerob, həm də anaerob nüvləri var. Əksər nüvləri heyvan və insanlar gözün patogendir. Məsələn, *Treponema pallidum* insanda sifilis xəstəliyini törədir.



Şəkil 15. Spiroket hüceyrəsinin quruluşu AF-bir ucu protoplazmatik silindirə birləşmiş əsas fibrillər, NO-protoplazmatik silindiri əhatə edən xarici qılaf, KSm-hüceyrə divarı, PM-plazmatik membran, SP-sitoplazma

2.2.3. Rikketsilər və xlamidilər

Rikketsilər, əsasən zəpşəkilli, qram-mənfi, obliqat həcyrədaxili parazit bakteriyalardır. Bccərilmə şəraitindən asılı olaraq forma və ülzğlərini dəyişib züp, şar və qeyri-dğzgğn formada ola bilirlər. Bu bakteriyanın adı onu kəşf etmiş alimin-Rikketsinin adı ilə bağlıdır. Onlar, təbiətdə buğumayaqlı heyvanların ağız suyunda yayılmışlar və insan orqanizminə bit, birə və gənələr vasitəsilə ütğrğlğrlər. *Rickettsia provazekii* insanda qarın yatalağı xəstəliyini türədir. Həcyrələrinin ülzğşğ (0,3-2,0 mkm) virusların ülzğşğ qədər zox kizikdir və bakterial filtrdən asanlıqla şğzğlğrlər. Viruslardan fərqli olaraq həcyrəvi quru-

luşa malik parazitlərdir. Tərkibində murein turşusu olan həcyrə divarına malikdirlər. Onlarda nuklein turşularının hər ikisi (DNT və RNT) müvcuddur. Viruslar kimi yalnız həcyrə daxilində inkişaf edə bilirlər. Onları quş (yumurta) embrionunda və heyvanın toxuma kulturalarında zoxaltmaq mümkündür. Rikketsi-lərin hamısı parazitlərdir və onların yaratdıqları xəstəliklər **rikketsioz** adlanır.

Xlamidilər də rikketsilər kimi obliqat həcyrədaxili parazitlərdir. Əsasən, şarşəkilli, qram-mənfi olub, ülzəcə (0,3 mkm) rikketsi və viruslara zox yaxındır. Bakterial filtrdən asanlıqla keçirlər. Onların həcyrə divarında muram və diaminpimelin turşuları vardır. Genomunda hər iki növ nuklein turşuları müvcuddur.

Həm rikketsilərə, həm də xlamidilərə repressiv təkamülün nəticəsi kimi baxılır. Repressiv təkamül nəticəsində onlarda bir zox metabolizm reaksiyaları itirilmişdir. Belə ki, onlarda ATF-nin regenerasiya sistemi yoxdur. Buna görə də bu bakteriyalara “**energetik parazit**” kimi baxılır. Onlar spor əmələ gətirmirlər, sadə bölünmə yolu ilə zoxalırlar və ribosomlara malikdirlər.

2.2.4. Bakteriyaların hərəkəti

Bakteriyalar hərəkətli və hərəkətsiz olmaqla iki böyük qrupa ayrılır. Əksər bakteriyalar sərbəst hərəkət etmək qabiliyyətinə malik deyillər. Bu bakteriyalar bir yerdən başqa yerə hava və su axını vasitəsilə yayılırlar (yerlərini dəyişirlər).

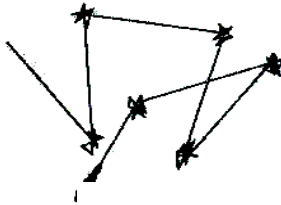
Aktiv hərəkət etmək qabiliyyətinə malik olan bakteriyalar da hərəkət formasına görə iki qrupa bölünürlər: **üzməklə** suda hərəkət edənlər və bərk səth üzərində **sürüşməklə** hərəkət edənlər.

Suda üzməklə hərəkət edən əksər bakteriyaların hərəkət orqanları **qamçılardır**. Qamzılar üz oxu ətrafında fırlanmaqla bakteriyayı hərəkətə gətirirlər. Qamzının fırlanma sürəti zox böyük olub, bakteriya nüvəndən asılı olaraq 2500-3600

düvr/dəq arasında dəyişə bilir. Bu sğrət adi elektromotorun fırlanma sğrətinə bərabərdir. Bakteriya hğceyrəsi qamzının fırlanma istiqamətinin əksinə hərəkət edir (gəmilərin hərəkətində olduğu kimi). Zoxqamzılı bakteriyalarda bəzən qamzılar mğxtəlif istiqamətdə fırlanırlar və nəticədə bakteriya hğceyrəsi yerində fırlanır (mayallaq aşır). Peritrixial qamzılanmaya malik *Bacillus megaterium* bakteriyasının hərəkət sğrəti 1,6 mm/dəq, monotrixial qamzılanmaya malik *Vibrio cholerae* bakteriyasının hərəkət sğrəti 12 mm/dəq təşkil edir. İkinci bakteriyada bu məsafə onun hğceyrəsinin uzunluğundan 3000 dəfə zoxdur. Deməli, monotrixial qamzılanmaya malik bakteriyalar daha sğrətlə hərəkət edə bilirlər. Qamzılar əsasən cavan hğceyrələrdə müvcud olur. Hğceyrələr yaşlandıqca qamzılarını itirib passivləşirlər.

Suda ğzməklə hərəkət edən spiroxetlərin qamzısı yoxdur və onlarda üzgnəməxsus hərəkət ğsulu var. Bildiyimiz kimi spiroxetin hğceyrəsi sitoplazmatik membranla əhatə olunmuş protoplazmatik silindrdən, onu əhatə edən hğceyrə divarından və hğceyrə divarını əhatə edən xğsusi ürtğkdən ibarətdir. Sitoplazmatik silindr ətrafındakı periplazmatik boşluqda **aksial fibril** adlanan sapvari strukturlar yerləşir. Bu fibrillər qamzılarda olduğu kimi **flagellin** zğlalından ibarətdir. Fibrillər yığılıb azılmaqla spiroxetin hğceyrəsini ilanvari hərəkətə gətirir. Bu yolla onlar həm suda, həm də yarımmaye mğhitdə hərəkət edə bilirlər.

Suda ğzə bilən bakteriyaların hərəkətinə mğxtəlif amillər (manəələr) təsir edir və onların hərəkəti tez-tez dəyişən dğz xətt boyunca baş verir. Buna gürə də bakteriya hğceyrəsi hərəkət edə - edə bəzən əvvəl olduğu yerə qayıda bilir (şək.16).



Şəkil 16. Bakteriyaların hərəkəti

Bir zox bakteriyalar bərk səthdə sğrüşməklə hərəkət edirlər. Bunlara miksobakteriyalar, mikoplazmalar, sianobakteriyalar, sapşəkilli bakteriyalar aiddir. Bakteriyaların sğrüşməklə hərəkət sğrəti 2-60 mkm/san ola bilir. Bu bakteriyalar selik əmələ gətirməklə bərk səthdə sğrgşə bilirlər. Bakteriyaların sğrüşməklə hərəkət mexanizmi tam azıqlanmayıb, lakin bir nezə hipotez irəli sğrglğb. Birinci hipotezə gürə bakteriya selik ifraz etməklə hğceyrəni əks istiqamətə itəliləyir (reaktiv hərəkət mexanizmi gğzrə). İkinci hipotezə gürə bu bakteriyaların hğceyrə divarının izərisində fibrillərdən ibarət zğlal qatı vardır. Fibrillərin yığılıb azılması sayəsində bakteriya bərk və ya üzlg səthdə aktiv hərəkət edə bilir. Mikoplazmaların hərəkəti digər bakteriyaların hərəkətindən zox fərqlidir. Onlar, membran zğlalları vasitəsilə bərk substrata yapışırlar (adheziya) və sitoskeletin mikroborucuqlarının yığılması sayəsində səthdə zox zəif hərəkət edə bilirlər.

Hərəkətə təsir edən amillərə qarşı bakteriyaların cavab reaksiyası **taksis** adlanır. Təsir edən amillərdən asılı olaraq taksisin aşağıdakı nüləri məlumdur:

1. Xemotaksis – kimyəvi maddələrə qarşı olan taksisdir. Taksisi yaradan kimyəvi maddəyə **effektor** deyilir. Bakteriyaları üzgnə cəlb edən effektor **attraktant**, üzgndən uzaqlaşdıran effektor isə **repellent** adlanır;

2. Fototaksis (və ya **heliotaksis**) – işığa qarşı olan taksisdir. Fototaksis əsasən işığa ehtiyacı olan fototrof bakteriyalar gğzn xarakterikdir;

3. Maqnitotaksis – maqnit sahəsinə qarşı olan taksisdir. Maqnitotaksis, hğceyrəsi daxilində dəmir birləşmələri olan bakteriyalara xasdır. Bu birləşmələr hğceyrə daxilində kristal şəklində olur və onlara **maqnitosomlar** deyilir. Daxilində maqnitosomlar olan bakteriyalara isə **maqnitobakteriyalar** deyilir;

4. Aerotaksis - oksigenə (havaya) qarşı olan taksisdir. Bu taksisi canlı preparatlarda mğşahidə etmək olar. Aerob bakteriyalar ürtğcğ şüşənin kənarlarında (hava zox olan sahədə) anaerob bakteriyalar ürtğcğ şüşənin mərkəzində (hava olmayan və ya zox az olan sahədə) mikroaerofil bakteriyalar isə ürtğcğ şüşənin

mərkəzi hissəsi ilə kənar hissəsi arasında (hava az olan sahədə) toplanırlar;

5. Trofotaksis – qida maddələrinə qarşı olan aktiv hərəkətdir;

6. Barotaksis – təzyiqin dəyişməsinə qarşı olan taksisdir;

7. Reotaksis – su axını istiqamətinin əksinə olan hərəkətdir;

8. Termotaksis – bakteriya özünə optimal olan temperatura doğru hərəkət reaksiyasıdır;

9. Sitotaksis – canlı hüceyrələrin biri-birinə təsiri nəticəsində yaranan taksisdir;

10. Geotaksis (və ya **qavitaksis**) – yerin cazibə qüvvəsinə qarşı olan taksisdir;

11. Hidrotaksis – rəgtubətə (suya) qarşı olan taksisdir;

12. Özlütaksis – mğhitin üzləlgəyğnğn dəyişməsinə qarşı olan taksisdir.

Qeyd etmək lazımdır ki, gübələklər və budaqlanan bakteriyalar hərəkətsiz orqanizmlər olsalar da, onların bəziləri hərəkətə malik olan qamzılı sporlar (zoosporlar) əmələ gətirirlər. Zoosporlar suda gzməklə yayılırlar.

2.3. Virusların morfolojiyası və quruluşu

Viruslar hüceyrə daxili obliqat parazitlərdir. Virusların iki forması vardır:

1. Sahib hüceyrənin daxilində olan reproduktiv və ya vegetativ forma.

2. Sahib hüceyrənin xaricində olan şgkunət və ya anabioz forma. Hüceyrədən xaric virus hissəciyi “virion” adlanır.

Virionların morfoloji quruluşları mğxtəlifdir. Onlar quruluşlarına görə bir neçə qrupa bölünürlər:

Sferik və ya dairəvi formalı viruslar (qrip, herpes, parotit, qızılca, **QİÇS** və s.);

Çoxtilli dairəvi (poliomyelit virusu);

Kubvari formalı viruslar (adenoviruslar);

Düzbucaq formalı (zizək virusu);

Basil formalı viruslar (arpanın xətli virusu);

Çöp formalı viruslar (tətişən, kartofun alabəzək xəstəlikləri virusları);

Sapvari formalı viruslar (kartof virusu, şəkər zuğundurunun saralması virusu);

Spermatazoid formalı bakteriya virusları (bakteriofaqlar).

Virusların ölçüləri. Virionlar ölçülərinə görə də bir-birindən fərqlənir və təsnifatın aparılmasının böyük əhəmiyyəti vardır. Viruslar bakteriyalarla müqayisədə çox xırda ölçülüdür. Onların ölçüləri nm-lə hesablanır. Ən kiçik ölçüyə malik olan viruslar 17-30 nm-ə, orta ölçülü viruslar 80-200 nm-ə, iri ölçüyə malik olanlar isə 300-500nm bərabərdir.

2.4. Mikrobların kimyəvi tərkibi

Gübələk hüceyrəsinin kimyəvi tərkibi. Gübələyin vegetativ hüceyrəsinin tərkibində 90%-ə qədər su olur. Lakin, gübələyin əmələ gətirdiyi bəzi strukturlarda suyun miqdarı müxtəlif olur. Məsələn, qov gübələklərinin meyvə cisminin 60-80%-i sudur. Zovdar məhmızında suyun miqdarı 4-5% təşkil edir. Gübələk hüceyrəsinin quru zəkisinin 25-41%-ni zülallar, 21-31%-ni polisaxaridlər, 1-2%-ni yağlar (lipidlər), 6-14%-ni xitin və ya sellüloza, az miqdarda nuklein turşuları təşkil edir. Bununla belə, gübələk hüceyrəsində nuklein turşularının miqdarı, bakteriya hüceyrəsinə nisbətən 3-10 dəfə çox, bitki və heyvan hüceyrəsinə nisbətən 200-300 dəfə azdır.

Gübələk miseliumunun element tərkibi təqribən aşağıdakı kimidir (%): karbon-40, oksigen-40, azot-7-8, hidrogen-2-3, kəş elementləri - 6-10. Kəşdə 50-yə qədər element aşkar olunur, lakin onun əsas hissəsini Fe, K, S, Mg, Fe, Zn, Mn və Cu təşkil edir. Məsələn, maya gübələklərində kəş elementlərinin 50%-ni fosfor və 25%-ni kalium əmələ gətirir. Miseliumlu gübələklərdə kəşli tərkibində fosfor 25%, kalium isə 50% olur.

Bakteriya hüceyrəsinin kimyəvi tərkibi. Bakteriya hüceyrəsinin 70-85%-ni su, 15-30%-ni quru kütləsi təşkil edir. Onun quru zəkisinin əsas hissəsi polimer birləşmələrdən ibarətdir: zəhləllər-50%, polisaxaridlər-10-20%, lipidlər-10%, DNT-3-4%, RNT-10-20%. Canlılar ɢzɢn vacib olan 10 kimyəvi elementlərin miqdarı bakteriya hüceyrəsində təqribən aşağıdakı kimidir: karbon – 50%, oksigen-20%, azot-14%, hidrogen-8%, fosfor-3%, kəkkərd – 1%, kalium-1%, kalsium-0,5%, maqnezium-0,5% və dəmir-0,2%.

Virusların kimyəvi tərkibi. Virusların əsas tərkib hissəsi zəhləllər, nuklein turşuları (DNT və ya RNT) və kəl elementləridir. Bu ɢz komponent bəttə viruslar ɢzə xarakterikdir. Bəzi viruslarda karbohidratlar və lipidlərə rast ɢəlinir. Tərkibində əsas komponentlərdən başqa karbohidratlar və lipidlər olan viruslara **mürəkkəb viruslar** deyilir. Bəttə virus zəhləlləri yalnız L-amin turşusundan ibarət olur. Virus DNT-sini əhatə edən və onu qoruyan zəhlələrə **struktur** zəhlələr deyilir. Bunlardan başqa virusun tərkibində enzimatik xassəyə malik zəhlələr də var ki, bunlara **qeyri-struktur** zəhlələr deyilir. Mərrəkkəb virusların quru zəkisinin 15-35%-ni lipidlər, 10-13%-ni isə karbohidratlar təşkil edir.

2.5. Mikrobların sükunət (anabioz) formaları

Mikroorqanizmlər də heyvan və bitkilər kimi qeyri-əlvərişli məhitdə (soyuqda, yəksək temperaturda, quraqlıqda, acılıqda, fiziki və kimyəvi təsir altında və s.) anabioz (səkunət) halına keçə bilirlər. Canlıların anabioz halı, ətraf məhitin qeyri-əlvərişli şəraitinə bioloji uyğunlaşmadır. Gəbələklərin, bakteriyaların və virusların əmələ ɢətirdikləri səkunət formalar zox fərqlidir.

Gübələklərin sükunət formaları

Gübələklər qeyri-əlverişli mğhitdə sist, xlamidospor, oidispor və artrospor kimi sğkunət formaları əmələ gətirirlər.

Sist. Sistin əmələ gəlməsi, əsasən, ibtidai gübələklərdə mğşahidə olunur. İbtidai gübələyin zoosporu qalın qlafla ürtğlə-rək **sistə** zevrilir. Bir mğddətdən sonra (əlverişli mğhitdə) sistin qlaflı partlayır, zoospor xaric olur. Sistin əmələ gəlməsi ibtidai gübələklərin həyat tsiklinin bir elementinə (mərhələsinə) zevril-mişdir.

Xlamidospor. Gübələk miseliumunun bir zox hğceyrələri qeyri-əlverişli mğhitdə qalın divarla (qlafla) ürtğlğr və onların diametri hifin diametrindən böyğk olur. Miseliumun bu hğcey-rələri mikroskop altında şişmiş və səthi kobudlaşmış şəkildə gü-rğnğrlər. Belə hğceyrə **xlamidospor** adlanır.

Artrospor. Bəzi gübələklərin hifləri fraqmentlərə bülğnğr və qlaflı qalınlaşır. Lakin onun diametri hifin diametrindən fər-q-lənmir. Hər bir fraqment **artrospor** və ya **oidispor** adlanır.

Eyni bir gübələk orqanizmində (miseliumunda) zoxlu say-da xlamidosporlar, oidisporlar və artrosporlar əmələ gəlir və on-ların hər biri yeni miseliyuma başlanğıc verir. Deməli, xlamidos-porlar, oidisporlar və artrosporlar eyni zamanda zoxalma funksi-yası daşıyırlar.

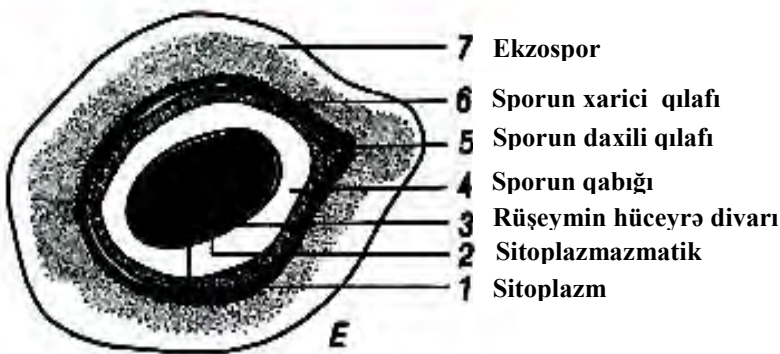
Qeyd etmək lazımdır ki, gübələklər, əlverişli şəraitdə zo-xalma zamanı zoxlu sporlar və konidilər əmələ gətirirlər. Bun-lar, əsasən zoxalma funksiyası daşısalar da, miseliyuma nisbətən qeyri-əlverişli mğhitə davamlılıq güstərərək tələf olmur.

Bakteriyaların sükunət (anabioz) formaları

Bakteriyalar digər canlılar kimi qeyri-əlverişli mğhitə düş-dğkdə **anabioz (sükunət)** halına keçirlər. Bakteriyaların anabioz halının 3 forması məlumdur: **endospor**, **ekzospor** və **sist**.

Endosporlar. Endospor əmələ gətirmək xassəsi yalnız mğəyyən qrup bakteriyalara xasdır. Onlar qeyri-əlverişli mğhitə düşdükdə hğceyrə daxilində spor əmələ gətirirlər və bunlara **endospor** deyilir.

Spor əmələ gətirmək qabiliyyəti əsasən qram-mğsbət züp-şəkilli aerob (*Bacillus* cinsinin nğmayəndələri) və anaerob (*Clostridium*, *Desulfatomaculum*, *Sporolactobacillus* cinsli) bakteriyalara xasdır. Mğstəsna hal kimi şarşəkilli bakteriya olan *Sporosarcina* cinsli bakteriyalar da endospor əmələ gətirə bilirlər. Endospor susuzlaşmış bakteriya hğceyrəsidir və onun tərki-bində hğceyrənin bğtğn quru maddəsi müvcuddur. Sporəmələ-gəlmə prosesində hğceyrə daxilində olan ehtiyat qida maddələri (aeroblarda Ə hidroksi yağ turşusu, anaeroblarda isə polisaxaridlər) sərf olunaraq, dipikalin turşusu əmələ gəlir. Vegetativ hğceyrələrdə bu turşu hez vaxt olmur. Sporlar yğksək temperatura, quraqlığa və digər ekstremal şəraitə davamlı olan strukturlardır. Bakteriyaların vegetativ formaları 80°C temperaturda 10 dəqiqə ərzində tam tələf olduqları halda, sporlar qaynama temperaturunda belə salamat qala bilirlər. Hesab olunur ki, dipikalin turşusu hğceyrələrə termodavamlılıq verir. Sporəmələgəlmə prosesi hğceyrənin susuzlaşması ilə başlayır. Əvvəlcə, protoplast yığılmağa başlayır, bir tərəfdən hğceyrə divarından aralanır və bu hissə arakəsmə ilə ana hğceyrənin protoplastından ayrılır. Sonra, ayrılmış hissə ana hğceyrənin protoplastının membranı ilə əhatə olunur. Nəticədə **prospor (ilkin spor)** ikiqat membranla əhatə olunur. Bu ikiqat plazmatik membran sporun əsas divarının sintezində iştirak edir. Prosporu əhatə edən daxili membran gələcək hğceyrənin (rüşeymin) divarının, xarici membran isə sporun əsas divarının (**korteksin**) sintezində iştirak edir (şək.17).



Şəkil 17. Bakterial endosporun quruluşu: 1, 2-sitoplazmatik membran, 3-rüşeymin hüceyrə divarı, 4-sporun qabığı, 5-sporun daxili qılaflı, 6-sporun xarici qılaflı, 7-ekzospor

Endosporlar formaca dairəvi, oval və silindrik olurlar. Bəzi hallarda endosporun diametri hücyrənin diametrindən zox olur və bu halda spor olan nahiyədə şişkinlik yaranır. Hücyrədə yerləşməsinə görə 3 cür sporlar ayırd edilir: **terminal**, **sentral** və **subterminal**. Endospor, hücyrənin uc hissəsində yerləşirsə, buna terminal spor deyilir. Terminal sporun diametri hücyrənin diametrindən kizik və ya böyğk ola bilir. Bu cür yerləşmənin 3 forması məlumdur. Birinci halda hücyrənin ülzğsğ dəyişmir (Məsələn, *Bacillus thuringiensis* bakteriyasında). İkinci halda hücyrənin uc hissəsi sancaqvari formada şişir (məsələn, *Bacillus macerans* bakteriyasında). Ğzğncğ halda uc hissədəki şişkinlik dairəvi formada olur və hücyrə təbil züplərini xatırladır (məsələn, *Bacillus spharicus* nüvğndə). Sonuncuya **plektridial** forma da deyilir. Sporun hücyrənin ortasında yerləşməsinin də 3 forması məlumdur. Birinci halda, sporun diametri hücyrənin diametrindən kizik olur (Məsələn, *Bacillus megaterium* bakteriyasında). İkinci halda, onun diametri hücyrənin diametrindən

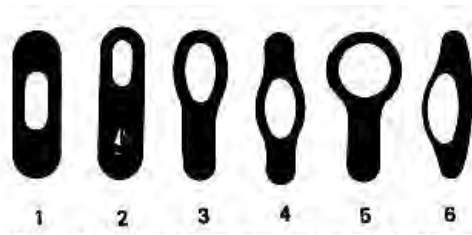
büyük olur və həcyrənin mərkəzində simmetrik şişkinlik yaranır (məsələn, *Bacillus polymyxa* nüvəndə). Gəzəncə halda, mərkəzdə yerləşən spor həcyrənin bir tərəfində (qeyri-simmetrik) şişkinlik yaradır (məsələn, *Bacillus laterosporus* nüvəndə). Sonuncuya **lateral spor** da deyilir (şək.18).

Ekzosporlar. Metan mənimsəyən bakteriya *Methylosinus trichosporium* mğstəsna hal kimi qeyri-əlverişli mğhitdə **ekzospor** əmələ gətirir. Ekzospor, vegetativ həcyrədən tumurcuqlanma yolu ilə əmələ gəlir və bəğtən xassələrinə görə endosporlara oxşardır.

Hər bir bakteriya həcyrəsində yalnız bir spor əmələ gəlir və əlverişli mğhitdə spor cəcərib bir vegetativ həcyrə əmələ gətirir. Deməli, endospor əmələgətirmə, zoxalma funksiyası daşıyır və həcyrənin qeyri-əlverişli mğhitdən qorunub salamat qalmasını təmin edir. Əlverişli şəraitə dğşən endospor cəcərib vegetativ həcyrəyə zəvrilir. Əvvəlcə sporun daxilinə su daxil olur və o, şişir. Sonra sporun divarı partlayır və xaric olur.

Qeyd etmək lazımdır ki, budaqlanan və onlara bənzər bakteriyalar da zoxlu sporlar və konidilər əvələ gətirirlər. Lakin bu spor və konidilər, bakteriyaların inkişafı gəzən əlverişli olan şəraitdə əmələ gəlirlər və əsasən zoxalma funksiyası daşıyırlar. Onlar termolabil olub, yalnız quraqlığa davamlılıq göstərə bilirlər (bax fəsil).

Sist. Bəzi bakteriyalar, məsələn, *Azotobacter*, *Methylocystis*, *Micrococcus* və *Sporocytophaga* cinsinin nğmayəndələri qeyri-əlverişli mğhitdə sistaya zəvrilirlər. Bu halda vegetativ həcyrə bəğtəvləkdə xaricdən qalın qlafla ürtəlgə, anabioz hala keçir və qeyri-əlverişli şəraitdə həyat qabiliyyətini saxlayır.



Şəkil 18. Bakteriya hüceyrəsində sporun yerləşmə tipləri:

1. Hüceyrənin diametrindən kiçik olan sporun mərkəzdə yerləşməsi və hüceyrənin diametrindən kiçik olması (*Bacillus megaterium* bakteriyasında); 2. Diametri hüceyrənin diametrindən kiçik olan sporun terminal (ucda) yerləşməsi (*Bacillus thuringiensis* bakteriyasında), 3. Diametri bakteriya hüceyrəsinin diametrindən böyük olan sporun terminal yerləşməsi (*Bacillus macerans* bakteriyasında), 4. Diametri hüceyrənin diametrindən böyük olan sporun mərkəzdə yerləşməsi (*Bacillus polymyxa* bakteriyasında), 5. Diametri hüceyrənin diametrindən çox böyük olan şarşəkilli sporun hüceyrənin ucunda yerləşməsi (*təbir çöplərinə bənzər forma*) (*Bacillus sphaericus*), 6. Diametri hüceyrənin diametrindən böyük olan sporun lateral hüceyrənin böyründə formada mərkəzdə yerləşməsi (*Bacillus laterosporus* növündə)

Endo– və ekzo– sporların əmələ gəlməsində həcyrənin yalnız mğəyyən bir hissəsi iştirak edir, sistələşmədə isə həcyrə bğtövlğkdə anabioz hala keçir.

Virusların sükunət forması

Bildiyimiz kimi viruslar obliqat həcyrədaxili parazitlərdir və canlı həcyrədən kənarda istənilən mğhit onlar ğzğn qeyri-əlverişlidir. Deməli, canlı həcyrədən kənarda virus anabio (şğkunət) halda olur və həcyrə daxilinə düşəndən sonra vegetativ formaya zəvrilərək zoxala bilir. Virusların anabioz halı **virion** adlanır və o bu halda uzun mğddət həyat qabiliyyətini saxlaya bilir.

III FƏSİL

MİKROBLARIN GENETİK STRUKTURLARI

Mikroorqanizmlərin genetikası onların genetik strukturlarını, xüsusiyyətlərini və təkamülünə uyğunlaşdırır. Mikroblar çox kiçik ölçüyə malik olduğundan onların genomları da hədsiz dərəcədə kiçikdir. Buna görə də mikrob kulturalarından genetik tədqiqatlar üçün obyekt kimi istifadə edilir. Bunların genetik materialı DNT molekulu şəklində olur və bu molekul genlərdən təşkil olunmuşdur. Gübələk və bakteriyalarda DNT molekulu xromosomda yerləşir. Mikrobların genomları, digər orqanizmlər kimi əsas cəhətlər adlanan dörd nukleotiddən ibarətdir: adenin, timin, qüanin və sitozin. Onların genetik materialı ətraf mühit amillərinin təsiri altında dəyişə bilər. Qeyd etmək lazımdır ki, prokariot və eukariot mikroorqanizmlərin və eləcə də bəzi bitki və heyvanların xromosomları eyni genetik əsasdan – DNT-dən təşkil olunmuşdur və onların genetik xəritəsinin quruluşu prinsipi və genetik məlumatın yazılması (şifrələnməsi) eynidir. Lakin virusların genetik materialı kiçik molekuldu ya DNT-dən, ya da RNT-dən ibarət olur.

3.1. Gübələklərin genomu

Gübələklər eukariot orqanizmlərdir və mürəkkəb hüceyrəvi quruluşa malikdirlər. Gübələk hüceyrələrinin əsas genetik materialı onun nüvəsində yerləşən xromosomdur. Bəzi gübələklərdə bakterial plazmidlərə oxşar struktur da olur. Gübələk hüceyrələrində həminin mitoxondri, endoplazmatik retikulum və Holci aparatı da daxil olmaqla mürəkkəb daxili membranlar sistemi vardır. Gübələklərdə mitoxondrilərdə sərbəst DNT molekulu vardır ki, bu da mitoxondrilərin çoxalmasını və orada gedən prosesləri tənzimləyir. Buna sitoplazmatik irsiyyət deyilir. DNT tikinti blokları olan nukleotidlərdən ibarətdir. Bu nukleo-

tidlərə adenin, timin, qüanin və sitozin daxildir. Bunlar genetik kodu yaratmaq üçün xüsusi şəkildə birləşirlər. Nukleotidlərin ardıcılığı DNT-də olan genetik məlumatı təyin edir. Gübələk DNT-si gübələklərin genetikasını, təkamülünə və biologiyasını öyrənmək üçün vacibdir. Müxtəlif gübələk nüvlərini müəyyən etmək və onların digər orqanizmlərlə əlaqələrini araşdırmaq üçün DNT-də nukleotidlər ardıcılığının təyini üsullarından istifadə olunur.

Gübələk RNT-si genlərin tənzimlənməsində, hüceyrənin böyüməsi, inkişafı və patogenliyi üçün vacib olan zülalların sintezində mühüm rol oynayır. Genetik məlumatın DNT-dən RNT-yə köçürülməsi prosesi transkripsiya adlanır. Sintez olunan RNT molekulları funksiyalarına və quruluşlarına görə müxtəlif nüvlərə bölünür. Məsələn, məlumat RNT-si (mRNT) genetik məlumatı DNT-dən ribosomlara daşıyır və burada protein sintezi baş verir. Nəqliyyat RNT-si (nRNT) və ribosom RNT-si (rRNT) də zülal sintezi üçün vacibdir. Gübələklərin biologiyasını öyrənmək üçün RNT əsas vasitələrdən biridir.

Beləliklə, gübələklərin genomu əsasən nüvədə və mitoxondrilərdə olan DNT-dən (sitoplazmatik irsiyyətdən) ibarətdir. Bəzi gübələklərdə bunlardan başqa xromosomdan kənar irsiyyət elementləri-plazmidlər də ola bilər.

3.2. Bakteriyaların genomu

Prokariot hüceyrədə diferensiasiya olunmuş nüvə yoxdur və tərkibində DNT molekulu olan xromosomdan ibarətdir. Bu xromosom həlqəşəkilli olub, sitoplazmanın mərkəzi hissəsində diffuz şəkildə yerləşmişdir. Belə nüvə materialına nukleoid deyilir. Elektron mikroskopunda nukleoidin yığılmış həlqə şəklində olduğu müəyyən olunub ki, bu da bakteriyanın tək haploid xromosomunu təşkil edir. Onun qalınlığı $25-30\text{\AA}$ -dır, uzunluğu isə 1,4 mm (bakteriya hüceyrəsinin uzunluğundan 1000 dəfə böyük) olub, cəmi bir DNT molekulundan ibarətdir.

Qeyd etmək lazımdır ki, bakteriya hücyrəsinin DNT-si gübələk hücyrəsinin DNT-sindən 18,4 dəfə kizikdir.

DNT molekulunun tərkibində 4 azot əsası (adenin, quanin, timin və sitozin) dezoksiriboza şəkəri və fosfor turşusu vardır. DNT həlqəsi ikiqat spiral formaya malik iki polinukleotid zəncirindən ibarətdir (şək.19)



Şəkil 19. Polinukleotid zənciri

Hər bir polinukleotid zəncirdə olan azot əsaslarının molekulu spiralın oxuna kündələn (perpendikulyar) yerləşmiş və daxilə zəvrilmiş şəkildə olub, bir-birilə komplementarlıq (həndəsi üzləşləri uyğun gəlmə) prinsipinə əsasən hidrogen rabitəsi ilə birləşmişlər. Yəni, adenin (A) timinlə (T), quanin (Q) isə sitozinlə (S) birləşmiş olur. DNT molekulu A+T və Q+S cətlərinin miqdarı hər bir nüv orqanizm üçün sabitdir və vacib diaqnostik əlamət kimi istifadə olunur.

DNT molekulunda prokariot hücyrənin əsas genetik məlumatı yerləşir. DNT-nin ikiləşməsi (onun replikasiyası) yarım-konservativ mexanizm əsasında gedir və bu, həmişə hücyrə bölünməsindən əvvəl baş verir. Replikasiya, nukleotidin sitoplazmatik membran ilə birləşmiş nahiyyəsindən başlayır. Məgər elmi baxışa görə bu nahiyyədə nukleotidin bölünməsini türədən xüsusi

aparat yerləşir. DNT zox vaxt membran strukturu olan mezosom vasitəsilə sitoplazmatik membran ilə əlaqələninir. DNT molekulu-
nun replikasiya gedən yerində replikasiyanı türədən gen-replika-
tor adlanan xüsusi gen yerləşir. DNT-nin sonrakı replikasiyası
membranın sintezi ilə paralel gedir və bu zaman qız DNT mole-
kulların seqreqasiyası (ayrılması) baş verir və yeni nukleoid for-
malaşır.

Bakteriya hüceyrəsində nukleotiddən başqa xromosomdan
kənar irsiyyət elementləri: plazmidlər, transpozonlar və İS (in-
sersiya) elementlər ola bilər.

Xromosomdankənar irsiyyət elementləri

Bakteriya hüceyrəsinin əsas və mütləq genetik elementi
replikon şəklində olan xromosomdur. Lakin bakteriya hüceyrə-
sində xromosomla yanaşı digər genetik materiallara da rast gəli-
nir. Sərbəst və stabil olaraq nəşildən-nəslə keçən xromosomdan
kənar replikonlara plazmidlər deyilir. Plazmidlər hüceyrənin
mütləq zəruri olmayan genetik elementləri olub sitoplazmada
yerləşir. Onlar ikizəncirli həlqəvari DNT molekulundan təşkil
olunmuşlar. Üzlüçə xromosmdan zox kizikdirlər. Xromosomla-
rın üzlüçə isə 1,5-300 meqadaltondur.

Daşdıqları funksiya ilə əlaqədar olaraq plazmidlərə mux-
təlif adlar verilmişdir:

Bakteriyalarda ən zox rast gəlinən D-plazmidlər, R-plaz-
midlər və F-plazmidlərdir.

1. D-plazmidlər (*ingilscə “degradation”-“parçalanma”*)
sintetik gözvi maddələrin parçalanması gözün lazım olan enzimlə-
rin sintezini türədir. Bu plazmidlər hesabına bakterial hüceyrələr
müxəlif sintetik maddələr və ksenobiotikləri parçalayıb mənim-
səyirlər;

2. R-plazmidlər (*ingilscə “resistance”-“davamlıq”*) bak-
teriya hüceyrəsinə antibiotiklərə qarşı davamlılıq verir. Bu plaz-
mid sayəsində patogen bakteriyalar dərman vasitələrinə, o cüm-
lədən antibiotiklərə qarşı davamlılıq qazanırlar.

3. F-plazmidlər (ingliscə “fertiley”- “mayalanma”) bakteriya hüceyrəsində cinsi prosesin (konyuqasiyanın) getməsinə nəzarət edir.

F-plazmidlər və ya cinsi amillər Bakteriya hüceyrələri arasında anastomozlar əmələ gətirməklə cinsi zoxalmanı təmin edirlər.

Plazmidlər konyuqativ və qeyri-konyuqativ olmaqla iki yerə ayrılırlar. Konyuqasiya vasitəsilə donordan resipient hüceyrəyə sərbəst keçə bilən plazmidlər konyuqativ, keçə bilməyənlər isə qeyri-konyuqativ plazmidlər adlanır.

Plazmidlər uyğun gələnlər və uyğun gəlməyənlər olmaqla iki qrupa bölünürlər. Bir hüceyrə daxilində eyni zamanda fəaliyyət göstərə bilən plazmidlərə uyğun gələn plazmidlər deyilir. Bəzən hüceyrəyə kənar plazmidlər daxil etdikdə hüceyrədəki plazmidlər onun fəaliyyətini tormozlayır və ya əksinə, kənar plazmid hüceyrədəki plazmidin fəaliyyətinin tormozlanmasına səbəb olur. Belə plazmidlər uyğun gəlməyən plazmidlər adlanır.

Plazmidlər hüceyrənin mütləq vacib elementi olmadığı üçün onların daşıdıqları genetik xassə də hüceyrə üçün mütləq lazım olmayandır. Məsələn: dərman maddələrinə qarşı davamlılıq plazmidi olan bakterial hüceyrə bu maddələrin olmadığı mühitdə plazmidə ehtiyac duymadan yaşayır. Plazmidin hüceyrədə olması zox vaxt onun inkişaf sürətini aşağı salır.

Bakteriya hüceyrəsi bölünmə zamanı zox vaxt hez bir zərər zəkmədən plazmidi itirə bilər. Bu hala plazmidin spontan eliminasiyası deyilir.

Plazmid replikonunun əsas xüsusiyyəti sərbəst replikasiya-ya malik olmasıdır.

Bəzən hüceyrədə bir neçə plazmidin birləşməsindən ibarət sistemə təsadüf olunur. Bu birləşmə kontekstə plazmidlər adlanır.

Hüceyrədə iki və daha zox müxtəlif plazmid olduqda ona aqreqat deyilir.

Bakteriya hüceyrəsində plazmidlərdən əlavə daha kizik ölçüyə malik genetik elementlərə də rast gəlinir. Bunlar miqrasiya olunan genetik elementlər adlanır. Bu elementlər zox asanlıqla müxtəlif genomlara daxil olurlar və onların bu tipi məlumdur:

1) İS elementlər, 2) transpozonlar və 3) miqrasiya olunan bakteriofaqlar.

Transpozonlar DNT seqmentləridir və plazmiddən zox kizik strukturlardır, onun tərkibində olan genlər hğceyrəyə toksinlərə və antibiotiklərə qarşı davamlılıq verir, hğceyrə metabolizminin bəzi proseslərində iştirak edən enzimlərin sintezini türədir.

İS elementlər (*ingiliscə “insertion sequences” - “qoyulan ardıcılıq”*) də transpozonlar kimi DNT seqmentləridir, lakin transpozonlardan zox kizikdir. İS elementlər DNT-nin bir sahəsindən digər sahəsinə kezə bilir və buna transpozisiya deyilir.

Deməli, bakteriyaların genomu əsasən nukleotiddən ibarət olub, bəzi hallarda xromosomdan kənar irsiyyət elementlərini də üzgəndə ehtiva edir.

3.3. Virusların genomu

Bğtğn canlı orqanizmlər iki nuklein turşusu tipinə - DNT və RNT-yə malikdirlər. Onlardan fərqli olaraq viruslar, genom funksiyasını daşıyan yalnız bir nğklein turşusu tipinə malikdir. Virus nuklein turşuları qeyri-adi forma mğxtəlifliyinə malikdirlər. Belə ki, virus genomu 4 tipdə olur: təkzəncirli DNT, cğtəncirli DNT, təkzəncirli RNT və cğtəncirli RNT.

Virionda nuklein turşusu spiralvari burulmuş şəkildə olur. Nuklein turşusu zəncirinin uzunluğu mğxtəlif viruslarda mğxtəlifdir. Belə ki, zizək virusunda onun uzunluğu 83 mkm, iri bakteriofaqlarda, məsələn T₄-də-70 mkm-dir. Xırda bakteriofaqlarda nuklein turşusunun zənciri 2 mkm-ə yaxın olur. Nuklein turşusunun lifinin uzunluğundan (bu, virusun irsi məlumatının həmini güstərir) asılı olaraq, sahib hğceyrənin mğxtəlif hissələrinin, virusun zoxalmasında və yığılmasında iştirak dərəcəsi mğxtəlifdir. Uzun nuklein turşusu zənciri olan viruslar, zox maddələrin sintezinə nəzarət edə bilirlər. Belə ki, bəzi bakteriofaqlar hğceyrədə onlarla mğxtəlif zğlalların sintezini türədir. Bğtğn DNT tərkibli viruslar üzgə məxsus RNT sintez edirlər. Hətta, sahib hğceyrə, virus gğzğn lazım olan enzimlərə malik olmadıq-

da, virus genomu əsasında uyğun təsirə malik enzimlər sintez olunur. Xırda bakteriofaqlar, ancaq üzgənə məxsus 3 zəğlalin sintezi gəzən məlumata malik olur. Məsələn, faq MZ-3, RNT-dən asılı olan polimerazanı və virionların qurulması gəzən lazım olan 2 zəğlali sintez edir. Beləliklə, virusun sahib hğceyrə enzimlərinədən asılılıq dərəcəsi mğxtəlifdir.

Tək və iki zəncirli DNT. Əksər virus DNT-si spiralşəkilli antiparalel iki zəncirdən ibarətdir. Virus DNT-nin molekulyar zəkisi 1×10^6 -dan 250×10^6 daltona qədərdir. Ən iri virus genomu bir nezə yğz genə, ən xırda virus genomu isə bir nezə zəğlalların sintezini kodlaşdıran məlumata malik olur. Virusun DNT molekulu xətti və ya həlqəvi, qoşa zəncir və ya təkzəncir, bəzi hallarda yalnız sonluqda təkzəncir ola bilir. Bundan başqa, mğəyyən olunub ki, virus genomunda əksər nukleotid ardıcılığı bir dəfə aşkar olur, amma sonluqda təkrar olunan (“zəngin”) sahələr ola bilir.

DNT tərkibli viruslar DNT-nin formasına və zəncirlərin sayına gürə təsnifləşdirilir. Formasına gürə xətti və həlqəvi, zəncirlərin sayına gürə isə təkzəncirli və cəgtəncirli olurlar. Təkzəncirli DNT-yə malik olanlara paravirusları və bakteriofaqları, cəgtəncirli DNT-yə malik olanlara isə adenovirusları, herpesvirusları və poksvirusları güstərmək olar. Bəzi viruslarda DNT seqmentləşmiş şəkildə ola bilir. Yəni virionun tərkibində bir DNT yox, bir nezə DNT ola bilir. Bu fraqmentlər bir yerdə virusun genomunu təşkil edirlər. Hər bir fraqment mğəyyən əlamətə nəzarət edir.

Təsvir olunan viruslar arasında *herpes* virusunun DNT-si mğrəkkəb quruluşa malikdir. Onun genomu, təkrar olunmuş sonluğa malik iki birləşmiş böyğk seqmentlərdən ibarətdir. Məlum viruslardan ən böyğyğ, genomu 15-108 daltona bərabər zizək virusudur. Həlqəvi formanın əmələ gəlməsi viruslar gəzən böyğk əhəmiyyət kəsb edir. Həlqəvi forma, DNT-nin ekzonukleazalara qarşı davamlığını təmin edir. Həlqəvi forma, DNT-nin hğceyrə genomu ilə inteqrasiyası prosesi gəzən mğtləq mərhələdir.

İkizəncirli DNT ilə təmsil olunan genomlarda adətən, irsi məlumat DNT-nin hər iki zəncirində kodlaşmış olur.

Molekulun forması, DNT-nin sonluq sahələrində olan fərqlərdən başqa, virus genomunun ülzğlərində də böyük fərq nəzərə zarpır. Zox kizik (sahib hğceyrədə zoxala bilən) viruslara X174 faqı, parvovirusları, pikornovirusları, polioma viruslarını və SV40 virusunu aid etmək olar. Digər tərəfdən, insan və heyvanların viruslarında və bakteriofaqlarda genom (DNT)nisbətən (1-dən $1,5 \times 10^8$ daltona qədər) böyükdğr. Belə ki, onların DNT-si 100-dən artıq zğlalı kodlaşdırı bilir. T4 bakteriofaqında, hal-hazırda yğzdən artıq gen identifikasiya olunmuşdur.

Tək və iki zəncirli RNT. Virus RNT-sinin tədqiqi, virusologiyanın molekulyar biologiyaya ən böyük təhvəsidir. Bitki viruslarında replikasiya edən genetik sistem ancaq RNT-dən ibarətdir və bu, aydın göstərir ki, RNT genetik məlumatın daşıyıcısı ola bilir. Tğtğnğn alabəzək xəstəliyini türədən virus RNT-sinin infeksiya olması gçğn molekulun bğtöv olması vacib şərtidir.

Virion RNT-lərinin ülzğləri zox mğxtəlif olub, pikornoviruslarda 7×10^6 , retroviruslarda 2×10^8 dalton arasında dəyişir, amma RNT-nin ülzğşğ və onda yerləşən məlumatın həcmi az dərəcədə fərqlənir. Pikornavirusların RNT-si 7500 nukleotiddən ibarətdir və ən kizik viruslardır, paramiksovirusların RNT-si ən böyük virus olaraq 15000 nukleotidə malikdir.

Təzəncirli RNT-yə malik viruslar iki qrupa bülğnğrlər. Birinci qrupun viruslarında, virus genomu məlumat RNT funksiyasına malikdir, yəni onda kodlaşan məlumatı bilavasitə ribosomlara küzğrə bilir. Belə RNT-lər, şərti olaraq "mğsbət" və belə genoma malik viruslar (pikornaviruslar, toqaviruslar, koronavirular və retroviruslar) "mğsbət-saplı" viruslar və ya pozitiv genomlu viruslar adlanırlar.

İkinci qrup viruslar, mRNT funksiyasına malik olmayan təzəncirli RNT-dən ibarətdir. Bu zaman, genoma komplementar RNT, mRNT funksiyasını yerinə yetirir. Bu RNT-nin sintezi (transkripsiyası), yoluxmuş hğceyrədə matrisa (qəlib) olan genom RNT-si gğzərində virusspesifik enzim olan transkriptaza

vasitəsilə yerinə yetirilir. Bu virusların tərkibində mğtləq genom olan RNT-nin transkripsiyasını yerinə yetirən üzğnəməxsus enzimin olması mğtləqdir, zğnki hğceyrələrdə belə enzimin analoqu yoxdur. Bu virusları "mənfi-zəncir" və ya neqativ genomlu adlandırırlar. Bunlara ortomiksoviruslar, paramiksoviruslar, bunyaviruslar və rabdoviruslar aiddir. Bu virusların RNT-si infeksiya prosesində iştirak edir.

Virus üzğn qeyri-adi nuklein turşusu tipi, ilk dəfə reoviruslarda aşkar olunmuş və heyvani, bitki və bakteriya virusları arasında geniş yayılmışdır. İkizəncirli RNT tərkibli viruslara diplornaviruslar aiddir.

Diplornavirusların ümumi xassələrindən biri onların genomunun fragmentləşmiş olmasıdır. Məsələn, reovirusların genomu 10 fragmentdən, rotavirusların genomu isə 11 fragmentdən ibarətdirlər.

IV FƏSİL

MİKROORQANİZMLƏRDƏ DƏYİŞKƏNLİK VƏ ƏLAMƏTLƏRİN İRSİLİYİ

Canlı orqanizmlər bir qayda olaraq, yaşadıkları mğhiti təşkil edən biotik və abiotik amillərin təsirinə məruz qalırlar, bu zaman orqanizm ilə onu əhatə edən mğhit arasında qarşılıqlı əlaqələr formalaşır. Həmin əlaqələrin yaranmasında bioloji dəyişkənliklər mğhgm rolu oynayır və bunların mğxtəlif tipləri orqanizmlərin yaşamaq qabiliyyətini artırır.

4.1. Canlı orqanizmlərdə dəyişkənliyin tipləri

Dəyişkənlik bğtğn canlılarda zox geniş yayılmış bir hadisədir. Buna görə də canlılar aləmində iki, bir-birinə tam mənada oxşar fərdlərə rast gəlmək mğmkğn deyildir. Bir süzlə, canlı orqanizmlər xarici və daxili amillərin təsiri altında daim dəyişkənliyə uğrayırlar. Mğəyyən edilmişdir ki, genin fenotipik təzahğri «genotipik mğhitdən» asılıdır və mğxtəlif genlərin xarici mğhitin dəyişkənliyinə qarşı reaksiyası eyni deyildir.

Populyasiyalarda fərdlər arasında fenotipik mğxtəlifliyə səbəb olan bioloji dəyişkənliyin genotipik və ekoloji tipləri fərqləndirilir. Mğəyyən əlamətin fenotipik dəyişkənliyi kəmiyyət və ya keyfiyyət ola bilər. Fenotipik dəyişkənliyin ülzğsğ kimi dispersiyadan istifadə olunur. Fenotipik dispersiya komponentləri dəyişkənliyin iki əsas mənbəyinə mğvafiq olaraq genotipik dispersiya (V_g simvolu ilə işarələnir) və ekoloji və ya paratipik dispersiya (V_e) adlanır. Fenotipik dispersiya (V_p) sadələşdirilmiş halda genotipik və ekoloji dispersiyaların cəmi kimi ifadə olunur, yəni:

$$V_p = V_g + V_e \quad (1)$$

Genotipik dispersiya-additiv dispersiya (V_a), dominant dispersiya (V_d) və epistaz dispersiya (V_n) kimi komponentlərdən ibarətdir, yəni:

$$V_g = V_a + V_d + V_n \quad (2)$$

Əgər genotipik dispersiya komponentlərini 1-ci formulda nəzərə alsaq, fenotipik dispersiya aşağıdakı dğsturla ifadə olunur:

$$V_p = V_a + V_d + V_n + V_e \quad (3)$$

Başqa süzlə desək, fenotipik dispersiya additiv, dominant, epistaz və ekoloji dispersiyaların cəminə bərabərdir.

Ətraf mğhit amillərinə qarşı fenotipik reaksiyalar fərdi xarakter daşıyır. Bir zox kəmiyyət əlamətlərinin fenotipik dispersiyası mənşəyinə güvrə ekoloji (paratipik) olur. Genotipik dəyişkənliyin əsas komponenti isə, adətən, additiv dəyişkənlik olur. Hər bir genotipə cinsdən, yaşdan, əlamətlərin xğsusiyyətlərindən, ətraf mğhit amillərindən asılı olan fərdi dəyişkənlik ülzğsğ mənsubdur. Eyni bir genotipin mğxtəlif əlamətləri ətraf mğhit amillərinin təsiri altında fərqli olaraq dəyişilir. Hər bir əlamətin mğəyyən dəyişkənlik sərhədləri vardır.

Belə hesab edilir ki, populyasiya daxilində dəyişkənlik genotipin quruluşundan asılıdır və iki əsas tipə bülğnğr: genotipik dəyişkənlik və üzğndə fərdi və ekoloji dəyişkənlikləri birləşdirən qeyri-genetik dəyişkənlik. Qeyri-genotipik dəyişkənlik fərdin, genotipik dəyişkənlik populyasiyanın və nüvğn uyğunlaşmasını təmin edir. Adətən, dəyişkənliyin tiplərini təyin edərkən onların mənşəyi nəzərə alınmır. Məsələn, irsi və ya genotipik dəyişkənliyi kombinasiya (yaxud hibrid) və mutasiya dəyişkənliklərinə bülğrlər. Populyasiya daxilində xarici amillərin təsiri altında baş verən dəyişkənliyi isə ekoloji dəyişkənlik adlandırırlar. Nüvğn adaptiv sistemində hər tip dəyişkənlik mğəyyən yer tutur.

4.2. Genotipin mühitlə kəmiyyət və keyfiyyət cəhətdən qarşılıqlı əlaqələri

Genotip orqanizmlərin irsi amilləri olan genlərin birliyinə, fenotip isə genotiplə ətraf mühitin qarşılıqlı təsiri nəticəsində əmələ gələn xarici əlamətinin cəminə deyilir. Fenotip mğrəkkəb, integrasiyalaşmış sistemin məhsulu, genotip isə fenotipin formalaşması prosesində ətraf mühitlə qarşılıqlı əlaqələri olan orqanizmin «reaksiya norması» kimi təsəvvür edilir. Hər bir əlamətin təzahğrğ mühitlə genotip arasında yaranan mğrəkkəb qarşılıqlı əlaqələrin nəticəsidir. İrsən əlamət deyil, genetik cəhətdən təyin olunan reaksiya norması ütğrğlğr. Ətraf mühitin mğxtəlif şəraitində eyni genotipin imkanları eyni cğr təzahğr etmir. Genetik informasiyanın fenotipik təzahğrğ genetik transkripsiya və translyasiya proseslərinə əsaslanır, həmin proseslər isə orqanizmin daxili mühitindən və ətraf mühitin təsirindən asılıdır. Ətraf mühitin mğxtəlif şəraitindən asılı olaraq eyni genotipin reallaşma imkanları dəyişilir və nəticə olaraq mğxtəlif fenotiplər əmələ gəlir. Bu cğr dəyişkənliklər modifikasiya adlanır və əsasən, adaptiv xarakter daşıyır. Digər tərəfdən mğxtəlif orqanizmlər ğzğn mühit eyni ola bilməz, yəni mğxtəlif orqanizmlər eyni bir mühitdə fərqli yer tutur və ona eyni cğr mğnasibət bəsləmirilər. Yeni formaların, sortların, cinslərin alınması istiqamətində meydana zıxan zətinliklərdən ən əsası həmin formaların mğəyyən mühit şəraitinə uyğunlaşma imkanlarıdır. Yeni alınmış formalar nə kimi mğsbət xğsusiyyətlərlə fərqlənsələr də və nə cğr yğksək keyfiyyətlərə malik olsalar da son nəticə olaraq onların mğqəddəratını adaptasiya potensialı həll edir. Genotiplə mühit arasında mğəyyən uyğunlaşma baş verdikdə, yəni hormoniya yarandıqda orqanizm normal inkişaf edə bilir. Şğbhəsiz ki, burada həlledici rolunu genotipin quruluşu, onun spesifik xğsusiyyətləri oynayır. Lakin bğtövlğkdə gütğrğldğkdə əsas məsələ keyfiyyətli və ətraf mühit şəraitinə davamlı formaların yaranmasıdır. Həm təkamğl prosesində, həm də orqanizmlərdə fərdi inkişaf zamanı ətraf mühit faktorlarının təsirinə qarşı mğqavimət güstərən genetik

sistemlər formalaşır. Məxtəlif mühit amillərinə qarşı davamlılığın təmin edilməsi üçün bir sıra genlərin birgə fəaliyyəti tələb olunur və beləliklə, «koadaptiv» gen blokları adlanan adaptiv sistemlər yaranır.

Plastiklik şəraitdən asılı olaraq həm adaptiv, həmçinin qeyri-adaptiv ola bilər. Bir əlamətin stabilliyi digər əlamətlərin stabilliyi ilə əlaqədar olmaya bilər və hətta əksinə, onların yüksək plastikliyinə səbəb ola bilər. Qeyd olunmuşdur ki, ətraf mühitin dəyişkən şəraitinə qarşı ayrı-ayrı genotiplərin uyğunlaşması modifikasiya və genotipik dəyişkənliklərin hesabına baş verir.

Adaptiv reaksiyaların əksəriyyətinə bir sıra genlərin birgə fəaliyyəti ilə nəzarət olunur. Adaptiv quruluş və funksiyaların əksəriyyəti genetik təbiətinə görə kəmiyyət əlamətləridir. Kəmiyyət əlamətlərinə nəzarət edən genlər bəzi genomda və bir xromosom daxilində qeyri-məntəzəm paylanaraq kompakt bloklarda birləşir. Kəmiyyət əlamətlərinin təbiətinin, onların dəyişkənlik və irsilik qanunauyğunluqlarının tədqiqində hər obyektə görə mənasib genetik parametrlərin və xüsusi statistik göstəricilərin seçilməsi tələb olunur. Bu zaman genlərin additiv və multiplikativ, epistaz təsirinin, habelə modifikator genlərin təsirinin nəzərə alınması lazım gəlir. Homo- və heteroziqotlarda keyfiyyət əlamətlərinə nəzarət edən genlərin fəaliyyətinin fenotipik təzahürə zəif zaman modifikator genlərdən asılı olur və keyfiyyət əlamətlərinə nəzarət edən ressesiv genlər ilə kumulyativ effekt göstərir. Bir sıra genlər pleyotrop effektlə xarakterizə olunur. Əlamətlərin təzahüründə penentranlıq, digərlərində epistatik təsir, bəzilərində isə genlərin komplementar təsiri mühüm rol oynayır. Kəmiyyət əlamətlərindən bir zoxunun fəaliyyətində polimer genlər əsas rol oynayır. Kəmiyyət əlamətlərinə nəzarət edən amillərin xüsusiyyətləri drozofil bitkilərdən buğda, arpa, tomat üzərində ətraflı öyrənilmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, tomatın zəkisi 30, istiotun zəkisi isə 20-33 genlə nəzarət olunur.

Poligenlər müvcud, həmçinin dəyişkən şəraitə qarşı daha yüksək uyğunlaşma imkan yaradır. Poligenlər tədricən adaptiv dəyişkənliklərin əmələ gəlməsini təmin edir və nüvəmələgəlmə

prosesində əsas rol oynayır. Gəman olunur ki, poligen sistemlərin və DNT duplikasiyalarının (təkrarların əmələ gəlməsinin) bir-birilə əlaqəsi vardır, belə ki, duplikasiyalar poligen sistemlərin fiziki əsaslarını təşkil edir. Genetik nəzarət sistemləri sırasındada poligen sistemlər orqanizmlərin müvcud olan şəraitə qarşı uyğunlaşması ilə bərabər, onların gələcəkdə, yeni şəraitdə dəyişilmə imkanlarını da təmin edir. Kəmiyyət əlamətlərinin yüksək variabelliyində və onların genetik homeostazla əlaqələrində ziddiyyət baş vermir və bu səbəbdən dəyişkən ətraf mühit şəraitində homeostaz orqanizmlərin genetik funksiyalarının stabilliyini təmin edir. Keyfiyyət əlamətləri bir zox adaptiv reaksiyaların artmasında mühüm rol oynayır. Burada keyfiyyət əlamətlərinin orqanizmlərin xəstəliklərə və zərərvericilərə qarşı davamlılığının artmasında rolunu qeyd etmək lazımdır.

Adaptiv reaksiyaların kəmiyyət və keyfiyyət əlamətlərinin qiymətləndirilməsində zox zaman müxtəlif modellərdən istifadə olunur. Kəmiyyət əlamətlərinə nəzarət edən genlərin xəritələnməsi məqsədilə marker-genlər tətbiq olunur. Bəşüvlükdə kəmiyyət əlamətlərinə nəzarət edən amillərin lokallaşması adaptiv reaksiyaların həm ontogenezdə, həmzinin filogenezdə genetik təbiətinin daha dərindən üyrənilməsinə imkan yaratmışdır. Qeyd etdiyimiz kimi dəyişkən şəraitə, o cümlədən streslərə qarşı orqanizmlərin davamlılığını təmin edən koadaptiv gen blokları müvcuddur. Kəmiyyət əlamətlərinin genetik təbiətinin tədqiqinin və xüsusiə müvafiq xromosomlarda onlara nəzarət edən əsas amillərin lokallaşmasının və həmzinin onların arasındakı ilişiklik və korrelyasiyalar haqqında məlumatların alınmasının nüvlərin ontogenetik və filogenetik adaptasiyalarının xüsusiyyətlərinin dərk edilməsində və adaptivliyə güre kəmiyyət və keyfiyyət əlamətlərinin qiymətləndirilməsində mühüm rolu vardır.

Müəkkəb kəmiyyət (o cümlədən adaptiv) əlamətlərinin komponentlərə və onları təşkil edən hissələrə bölünməsi adaptiv reaksiyaların integrasiyalaşmasının (birləşməsinin) əsas yollarının müəyyən olunmasına və ətraf mühit amillərinin təsirinin dərindən üyrənilməsinə imkan yaradır. Bu baxımdan həmin genlə-

rin lokalizə olunmasının, yəni xromosomlarda yerlərinin təyini də mğhğm rol oynayır. Genetik analizdə geniş istifadə olunan ğsullarla (məsələn; marker-genlər olan genetik xətlərin, delesiyaların, inversiyaların, translokasiyaların, xromosom mğbadilələrinin və s.) yanaşı xğsusi diqqət ğmumi və spesifik adaptivliyə nəzarət edən koadaptiv gen bloklarının xəritələnməsinə, yəni səmərəli ğsulların işlənilib hazırlanmasına yetirilməlidir. Adaptiv reaksiyaların təbiətinin daha dərindən tədqiqi ğzğn molekulyar və populyasiya genetikasının, təkamğlğn sintetik nəzəriyyəsinin, fiziologiyanın, biokimyanın, kibernetikanın, ekologiyanın və digər elm sahələrinin nailiyyətlərindən geniş istifadə olunur. Bu isə bğtövlğkdə biologiya təliminin proqnozlaşdırıcı imkanlarını xeyli artırır.

4.3. Genetik parametrlər və onların faydası

Kəmiyyət və keyfiyyət əlamətlərinin adaptiv dəyərinin qiymətləndirilməsində bəzi genetik parametrlərin geniş istifadə edilməsi mğmkğndğr, məsələn, variasiya əmsalı, korrelyasiya əmsalı, irsilik əmsalı, dominantlıq dərəcəsi və s.

Variasiya əmsalı. Variasiya əmsalı fərdi və populyasiya dəyişkənliklərinin irsi potensialını xarakterizə edir. Əlamətin dispersiya orta qiyməti (V) və variasiya əmsalı (CV) ətraf mğhitin dəyişkən şəraitində mğxtəlif nüvlərin dəyişkənliyini kifayət qədər xarakterizə edir. Dəyişkənlik əmsalı aşağıdakı düsturla təyin olunur:

$$CV = \frac{K \cdot 100}{\bar{X}}$$

burada: K - orta kvadratik kənarlanma, $\bar{X}$ -orta riyazi kəmiyyətdir

Mğəyyən obyektlər ğzərində aparılan bir zox təcrğbələr variasiya əmsalının, dispersiyanın, orta kvadratik kənarlanmanın və digər parametrlərin adaptiv əlamətlərin irsiliyinin və dəyişkənliyinin üyrənilməsində geniş imkanlarını təsdiq edir.

Korrelyasiya əmsalı. İki dəyişkən əlamətin bir-birilə əlaqəsini və dəyişkənliyini korrelyasiya və reqressiya əmsalı ilə ölçmək olar. Bir zox bitkilərin və heyvanların korrelyativ reaksiyaları Zarl's Darvin tərəfindən təsvir olunmuşdu. Z.Darvin «Nüvlərin mənşəyi» əsərində yazırdı: «İnsan sezməni davam etdirdikdə, mğəyyən xğsusiyyətləri gğcləndirir və demək olar ki, həmişə korrelyasiyanın sehrli qanunlarına tabe olaraq qeyri-ixtiyari digər quruluşları modifikasiya edir».

Fenotipik korrelyasiya genotipik korrelyasiyanın və xarici mğhitin təsirindən asılı olur və ikili xarakter daşıyır. Genotipik korrelyasiya genlərin pleyotrop təsiri, onların qarşılıqlı təsiri və əlaqədarlığı ilə əlaqədardır. Adaptiv kəmiyyət əlamətlərinin sezişməsində fizioloji və biokimyəvi mexanizmlərin qarşılıqlı əlaqələrini və mğxtəlif adaptiv sistemlərə ekoloji təsiri nəzərə almaq lazımdır. Xarici mğhitin təsirinə qarşı uyğunlaşmanı təmin edən poligen əlamətlərdə bir əlamətə gürə sezmənin aparılması digər əlamətlərin dəyişilməsinə səbəb olur. Genetik sistemin inteqrasiyalaşması, habelə bir zox genlərin pleyotrop təsiri, əlamətlər arasında korrelyativ əlaqələrin əsasını təşkil edir. Zox zaman əlamətlər arasındakı korrelyativ əlaqələr, gen sistemlərini əmələ gətirən və nüvlərin təkamül prosesində təşəkkül edən bir zox genlərin pleyotrop təsiri nəticəsində baş verir. Adaptiv əlamətlər arasında korrelyativ əlaqələrin tədqiq edilməsinin həyatın mğtəşəkillik səviyyəsindən asılı olmadan (subhğceyrəvidən biose-naza qədər) mğhğm əhəmiyyəti vardır.

İrsilik əmsalı. İrsilik əmsalı zox zaman praktiki və nəzəri məsələlərin həllində bu və ya digər əlamətlərin nə dərəcədə genetik səbəblərdən və nə dərəcədə ətraf mğhitin təsiri altında baş verməsinin mğəyyən edilməsi lazım gəlir. Belə hallarda irsilik əmsalından istifadə edilir. Hər bir kəmiyyət əlamətinin dəyişkənliyi genetik amillərin və ətraf mğhitin mğxtəlif şəraitinin birlikdə təsiri nəticəsində meydana zıxır. İrsilik əmsalı fenotipik dəyişkənlikdə genetik komponentin iştirakını göstərir.

İrsilik əmsalı aşağı dğstur ilə mğəyyən olunur.

$$h^2 = \frac{\sigma^2 G}{\sigma^2 p}$$

İrsilik əmsalının miqdarı bir zox amillərdən - üyrənilən əlamətin təbiətindən, fərdlərin genetik mğxtəlifliyindən, ətraf mğhit şəraitindən asılıdır.

4.4. İrsi dəyişkənliklərin homoloji sıralar qanunu

N.İ.Vavilov mğxtəlif nüvlərin dəyişkənliklərini mğqayisəli surətdə üyrənərək 1920-ci ildə homoloji sıralar qanununu kəşf etdi. Vavilovun qanununa gürə genetik cəhətdən yaxın nüvlərdə və cinslərdə bir sıra irsi dəyişkənliklər də oxşar olur. Ğmumi sistemdə cinslər bir-birinə nə qədər yaxın olsalar, onların arasındakı dəyişkənliklər də o qədər oxşar olacaq. Üz qanununu N.İ.Vavilov aşağıdakı dğsturla ifadə etmişdir.

$$G_1 (a + b + c...), G_2 (a + b + c...), G_3 (a + b + c...)$$

Burada: G_1 , G_2 , G_3 - nüvləri, a, b, c - mğxtəlif, dəyişkən əlamətləri göstərir. Vavilov qanununun böyğk nəzəri əhəmiyyəti vardır. Vavilov qanunu kəşf olunan dövrdə və sonrakı illərdə biologiya elminin inkişafına böyğk təsir göstərmişdir. O, yaxın nüvlərdə irsi dəyişkənliyin homologiyasında genlərin homologiyasının meydana zıxmasını mğəyyən etmişdir. Doğrudan da, bir zox illər keçdikcə genlərin ayrılması və molekulyar quruluşunun təyini mğmkğn olduqdan sonra mğəyyən olunmuşdur ki, mğxtəlif taksonlara daxil olan canlılarda homoloji funksiyalar homoloji nukleotid ardıcılıqları olan genlərlə idarə olunur.

N.İ.Vavilov diqqətini əlamətlərin daha zox ekoloji-coğrafi dəyişkənliyinə yetirmişdir. O, dominant və resessiv genlərin coğrafi paylanması və mərkəzləşməsi qanuna uyğunluğunu kəşf etmişdi. N.İ.Vavilovun tədqiqatlarında adaptiv əlamətlərin paylanması və homoloji xğsusyyətlərin üyrənilməsi mğhğm yer tutmuşdur. Kəmiyyət əlamətlərinə nəzarət edən amillərin mar-

ker-genləri vasitəsilə lokalizəşməsi bir zox kəmiyyət əlamətlərinin koadaptiv genlərlə əlaqələrini göstərmişdir.

İrsi dəyişkənliklərdə homoloji sıralar qanunu, gürgnğr ki, daha zox kəmiyyət əlamətlərinə tətbiq edilir. Bu işə yaxın qohum və cinslərin təkamül prosesində hər bir adaptiv blokda baş verən makromutasiyaların təsiri və təbii sezmə zamanı «yeni» genotiplərin məhv olması ilə izah oluna bilər. Eyni zamanda mikromutasiyalar adaptiv sistemlərə və ümumiyyətlə, orqanizmə zəif təsir göstərdiklərinə görə uzun zaman saxlanılır, yaxud yox olur.

N.İ.Vavilovun tədqiqatlarının əsas nəticələrini yekunlaşdıraraq qeyd etmək olar ki, irsi dəyişkənliklərdə homoloji sıralar qanunu:

1) ətraf mühitə qarşı bitkilərin reaksiyalarını, o cümlədən koadaptiv gen blokları ilə nəzarət olunan adaptiv əlamətlərin homojiliyini;

2) kəmiyyət və keyfiyyət əlamətlərinin korrelyativ əlaqələrinin homojiliyini; bu zaman korrelyativ əlaqələr bəzi bitki sistemlərinin inteqrasiyalaşmasını, həmçinin adaptiv sistemləri gəcləndirir.

3) bir zox kəmiyyət və bəzi keyfiyyət əlamətlərinin (o cümlədən adaptiv reaksiyaların) təzahürünə homojiliyini;

4) hüceyrələrin müdafiə reaksiyalarını, o cümlədən reparasiya proseslərinin homojiliyini;

5) genomun xromosomlarında adaptiv reaksiyalara nəzarət edən koadaptiv gen bloklarının paylanması homojiliyini əhatə edir.

Gərmək olar ki, adaptiv reaksiyaların homojiliyi cins, nüv, populyasiya, sort və ştam səviyyəsində genomun quruluşunun xüsusiyyətindən asılıdır.

N.İ.Vavilovun tədqiqatlarından uzun müddət keçməsinə baxmayaraq onun dahiyənə qabaqgürənliyi bir zox tədqiqatlar nəticəsində təsdiq olunmuşdur. N.İ.Vavilov irsi dəyişkənlik dedikdə yalnız morfoloji, fizioloji əlamətləri nəzərdə tutmamış, həmin hadisəni daha geniş miqyasda görmüşdür. O, qeyd etmiş-

dir ki, «məsələ yalnız xarici oxşarlıqda deyil, qohum orqanizmlərin daha dərin, təkamül mahiyyəti olan irsi dəyişkənliklərinin oxşarlığındadır». Vavilov qanunu irsi dəyişkənliklərdə mutasiyaların rolunu da dögzgön təyin etmiş və mğəyyən etmişdir ki, irsi cəhətdən oxşar orqanizmlər eyni tipli mutasiyalara uğrayırlar. Həmin nəticə N.P. Dubinin tərəfindən də təsdiq edilmişdir. O, qeyd etmişdir ki, «nüv sistemində mutasiyalar ğmumi qanun, ğzrə baş verir». Şğbhəsiz ki, genetika, seleksiya, fiziologiya, biokimya, mikrobiologiya və digər sahələrdə toplanmış zox geniş, faktiki materialın sistemləşdirilməsi, irsi dəyişkənliklərin homoloji sıralar qanununun proqnozlaşdırıcı imkanlarını xeyli artırır. Yaxın nüv və cinslərin eyni tipli makrosistemlər kimi mğqayisəli üyrənilməsi və bir zox proseslərin ğmumiliyinin (universallığının) mğəyyən edilməsi, tətbiqi genetikada və adaptiv seleksiyada əsas istiqamət kimi inkişaf edə bilər.

XX əsrin əvvəllərindən irsi dəyişkənlikdə homoloji sıralar qanununun kəşfi dğnya miqyasında lazımi gendaşıyıcılarının axtarışına, mutagenlərdən istifadə edərək təkamül prosesində yox olmuş gen mənbələrinin bərpa olunmasına və yeni sortların və ştamların alınması zamanı əvvəlcədən güzlənilən əlamətlərin meydana zıxmasını proqnozlaşdırmağa geniş imkan yaratdı.

4.5. Populyasiya dəyişkənliyi

Bu ğğnə kimi yalnız ayrı ayrı hğceyrələrin genetik sistemlərində baş verən dəyişikliklər tədqiq olunub. Bu tədqiqatlar nəticəsində mğəyyən olmuşdur ki, süzğgedən dəyişiklikləri, ana tip hğceyrələrin sağ qala bilməyəcəyi və yalnız genetik dəyişikliklərə məruz qalan nüvbəti nəsil hğceyrələrin sağ qalacağı ətraf mğhitdə daha zox mğşahidə etmək olar. Belə spesifik selektiv ğsullara təbiətdə tez tez rast gəlsək də (məsələn, antibiotiklərin patogen mirkoblara olan təsiri), onlar istisna hallar hesab olunur. Mğxtəlif genotiplərə malik hğceyrələr, adətən, populyasiya daxilində bir biri ilə rəqabət aparır.

Spesifik mutantlar orta hesabla 10^9 həcyrədən 10^9 tezliyi ilə yarana bildiyindən və əksər bakteriya populyasiyaları zox tez belə bir sıxlığa zədatdığından, aydındır ki, qısa bir böyümə dövründən sonra demək olar ki, bəzi bakteriya populyasiyaları, o cümlədən zoxalma zamanı bir həcyrədən əmələ gələn populyasiyalar, bir və ya daha zox mutant həcyrədən ibarət olacaq. Əgər mutant həcyrə mövcud ətraf mühit şəraitinə üz ana həcyrələrindən daha yaxşı uyğunlaşarsa (yəni mutant həcyrənin sağ qalma şansı və zoxalma sürəti daha yüksəkdirsə), onda zoxalma zamanı belə həcyrənin nəslə populyasiyanın daim artan hissəsinə zəvirlənəcək və bu da üz nüvbəsində, populyasiyanın genotipik tərkibinin və fenotipik təzahürünün dəyişməsi ilə nəticələnəcək. Beləliklə, bakteriyalarda, hətta ilkin material olaraq klonlardan, yəni spora materialı yalnız genetik cəhətdən eyni həcyrələrdən ibarət homojen populyasiyadan istifadə etdikdə belə, müəyyən dərəcədə ehtimalla populyasiyanın dəyişməsi baş verir. Spora materialı heterogen, yəni müxtəlif genotipli həcyrələrdən ibarət, populyasiya olduqda, vəziyyət daha da gərginləşir. Bakterioloji praktikada məhz bu, sonuncu qeyd olunan hallar tez tez baş verir. İlkin heterogen mühitdə iki növ mutantların seleksiyasını müşahidə etmək olar: həm populyasiyanın artımı zamanı əmələ gələn mutantlar, həm də bu populyasiya daxili artıq müvəqəd olan və selektiv zoxalma prosesinə hazır olan mutantlar. Burada, seleksiya dedikdə, sezmə nəticəsində, bəzi həcyrələrin populyasiya daxili payının artması nəzərdə tutulur. Yuxarıdakıları nəzərə alaraq, belə nəticəyə gəlirik ki, heterogen spora materialından istifadə etdikdə populyasiya dəyişikliyi daha böyük ehtimalla və daha sürətli keçir, nəinki, homogen spora materialından istifadə etdikdə. Bakteriyaların populyasiya dəyişkənliyi problemi məsələn düvrdə də mövcuddur. Buna görə də, bakteriyaların tədqiqatına həsr olunan bəzi elmi işlərin mütləq tərkib hissəsinə, populyasiya dəyişkənliyi və populyasiyanın dinamika-sına təsir edən bəzi proseslərin analizi daxil edilməlidir.

Seleksiya zamanı populyasiya daxili genetik dəyişkən variantların yaranması nəticəsində üzgən biruzə verən dəyişkənlik

zamanı, ortaya iki cərr proses çıxır: 1) nisbətən sabit mğhitdə yaranan dəyişikliklər və 2) mğhitdə baş verən davamlı dəyişikliklər nəticəsində və ya, becərmənin yeni şərtlərinin bakteriyalara olan təbii və ya sğni təsiri nəticəsində, və yaxud bu bakteriyaların metabolik aktivliyinə gücrə yaranan becərmə şərtlərinin əsasında yaranan dəyişikliklər.

Nisbətən sabit mühit şəraitində populyasiya dəyişiklikləri

Ətraf mğhitin daimi şəraiti təbiətdə uzun mğddət ərzində sabit qala bilər. Lakin, laboratoriya daxilində bu həmişə belə olmur. Bakteriyal kulturanı tez tez, məsələn hər gğn, yeni qidalandırıcı mğhitdə becərsək, bununla biz, bir azda olsa, daimi şəraitə yaxınlaşırıq. Daimi şəraiti əldə etməyin daha uğurlu yolu var. Bu da, xemostat adlı, davamlı kultivasiya gğgn aparatın istifadəsidir. Bu aparatda, loqariemik fazanın artması zox uzunmğddətli ola bilər. Əgər belə daimi şərtlərdə zoxalan populyasiyada mutantlar əmələ gəlsə, və bu mutantların zoxalma sğrəti ana hğceyrələrin zoxalma surətinə bərabərdisə, populyasiyada mutantların yaranma sğrəti mutasiyaya uğrama sğrətinə proporsional olacaq. Faktiki olaraq isə, bu sğrət vaxt aşırı azalır, zğnki ilkin tip hğceyrələrin nisbi getdikcə aşağı dğşəcək.

Mutasiya təzyiqi termini, populyasiya dəyişikliklərinin yaranma səbəblərinin təyin olunması gğgn istifadə olunur. Bu dəyişikliklər populyasiyada mutantların daimi peyda olması səbəbindən yaranır. Bu halda, hər iki tip hğceyrələr (həm ana, həm də mutant) eyni sğrətlə zoxaldığı gğgn, onların hez biri spesifik selektiv gğstğnlğlərə malik deyil. Üncəki elmi işimizdə biz, əks mutasiyanı nəzərdən kezirmişdik. Belə əks mutasiyalar ancaq mutant hğceyrələrin onların yaranması gğgn kifayət gəddər saya zatdıqda, yaranır və, zoxalan populyasiyanın tərkibindəki mutantların yaranma sğrətini azaldır. Bu prosesin nəticəsi olaraq, ana və mutant hğceyrə tiplərinin sayları arasında tarazlıq yaranır. Bantıq bu prosesi, *Serratia marcescens* tipli rəngli mutantların tədqiqatına həsr olunmuş elmi işində qeyd etmişdir. Ban-

tinq göstərmişdir ki, bu tarazlıq yaranan an, bu iki həcyrə nüvənin nisbi populyasiya daxilində onların mutasiyaya uğrama sürətinin nisbinə bərabər olacaq. Belə ki, həcyrələrin mutasiyaya uğrama sürəti – m , əks mutasiyanın sürəti isə – b olduqda, populyasiyada tarazlıq yarandığı anda, aşağıdakı formula qüvvədə olur:

$$\frac{\text{Anatip hüceyrənin sayı}}{\text{Mutant tip hüceyrənin sayı}} = \frac{b}{m}$$

Yuxarıda göstərilən tənlik yalnız ana tip və mutant tip həcyrələrin zoxalma sürəti eyni olduqda aktualdı. Bu hala isə gec gec rast gəlmək olur. Bu tənliyin ərsəyə gəlməsi gözün, mutasiyalar yığsək tezliklə yaranmalıdır, zənkı mutasiyaya uğrama tezliyi $1 \cdot 10^{-4}$ olduqda, populyasiya tarazlığının yaranması gözün 400-dən zox nəsil lazım olacaq. *S.typhimurium*-un tərkibindəki *H*-antigenlərin mutasiyaya uğrama sürətini tədqiq edən alim Stoker, dğz və əks mutasiyaların sürət nisbi ilə idarə olunan populyasiya tarazlığının müvcədlüğünü şğbut edə bildi. Məsələn, davamlı zoxalma zamanı, ştammların birinin populyasiyasında, loqarifmik fazada 600-cğ nəsildən sonra, həcyrələrin 14%-in tərkibində qrup antigeni, 86%-də isə tipospesifik antigenin yaranması mğşahidə olunmuşdu. Bu proses, ilkin kulturada göstərilən iki tip antigenlərdən hansının olmasından asılı deyil. Qeyd olunan proses, qrup antigenindən tipospesifik antigenə doğru $5,2 \cdot 10^{-3}$ nisbi, və əks istiqamətdə- $8,8 \cdot 10^{-4}$ nisbi ilə mutasiyaya uğrayan həcyrələrdən ibarət populyasiyanın ehtimal edilən tarazlığını bir daha təsdiq edir. Təcrğbə zamanı mğşahidə olunan mutasiyaya uğrama tezlikləri, bu nəzəri ülzğlərlə demək olar ki, eynidir: $4,7 \cdot 10^{-3}$ və $8,6 \cdot 10^{-4}$.

Qeyri-sabit mühitdə populyasiya dəyişiklikləri

Üncəki hissədə qeyd olunduğu kimi də, bakteriya populyasiyaların zoxalması sabit mğhitdə belə uzunmğddətli olmur. Zox zaman, istər laboratoriya, istərsə də təbii mğhitdə, bakteriya

populyasiyalarının zoxalma sğrəti daimi olmur. Bakteriyaların sonrakı zoxalmasına mane olan amillərdən bəziləri bunlardı: qidalandırıcı maddələrin tğkənməsi, zəhərli metabolik məhsulların zoxalması, bakteriyaların metabolik aktivliyi nəticəsində əmələ gələn mğhitin turşuluq dəyişkənliyi, ana organizmin qoruyucu mexanizmlərinin işə düşməsi (pategonen bakteriyalar olduqda) və s. Məhz buna görə də, əksər hallarda ilkin homogen populyasiyaların zoxalması, mutasiya təzyiqi altında yarana biləcək dəyişikliklərdən əvvəl dayandırılır. Ana tip hğceyrələrin zoxalma sğrəti az olduqda, populyasiya dəyişkənliyinə təsir edən əsas iki amil ortaya zıxır: selektiv zoxalma və ətraf mğhitə daha zox düzğmğ olan mutantların sağ qalması.

Bərk mühidə populyasiya dəyişiklikləri

Bakteriya koloniyalarının bərk mğhitdə inkişafı zamanı bir hğceyrədən 10^7 - 10^8 sayda yeni hğceyrə əmələ gəlir. Buna görə də, ayrı ayrı koloniyaların tərkibində yğksək zoxalma əmsalına malik mutantlar yaranır. Bunun gğzğn, mutantların zoxalma sğrəti, mutasiyaya uğramayan ana tip hğceyrələrin zoxalma sğrətinə bərabər və ya ondan zox olmalıdır. Mutasiya nəticəsində morfologiya, koloniya rəngi və ya substratı fermentasiya etmə qabiliyyəti kimi xğsusiyyətlər dəyişəcəksə, bu populyasiya dəyişikliklərini mğvafiq mğhitdə aydın gürmək olur. Əgər mutantlar ana tip hğceyrələrin aktiv zoxalması vaxtı yaranırsa, bu sektor koloniyalarının yaradılmasına gətirib zıxarır. Mutasiyanın yaranma vaxtı, və mutanların zoxalma sğrəti və sabitliyindən asılı olaraq, koloniyalar mğxtəlif tip sektorlardan ibarət ola bilər. Şəkildə, *lac*⁺ hğceyrələrdən yaranan koloniyaların tərkib hissəsi olan *lac*⁻ (laktozanı fermentasiyaya məruz qoya bilmə qabiliyyəti olmayan) sektorlar güstərilib. Onların mutasiyalarının tezliyini artırmaq gğzğn, *lac*⁻ hğceyrələri UV-şüalanmaya məruz qalır.

Sektorları koloniyanın mərkəzində başlayıb, onun yarısını və ya dürddə birini tutan koloniyalar, yalnız onların ilkin hğceyrəsinin zoxalmasından sonrakı mutasiya nəticəsində yaranmır. Onlar həmdə, bir “mutasiyalı nğvə” si olan ilkin zoxnğvəli hğ-

ceyrənin zoxalması nəticəsində baş verən nəgəvə bülğğsğ zamanı yaranır.

Mutant hğceyrələrin aktiv zoxalması gğğn şərait yoxdursa, onlar aktiv zoxalan ana tip hğceyrələrlə rəqabət aparır, və bu zaman, onların selektiv əhəmiyyəti aşağı dğğşür. Qeyri mutant hğceyrələrin aktiv zoxalması bitənədək, vəziyyət belə qalır. Qeyd olunan şərtlər zamanı, mutant hğceyrələr ikinci dərəcəli koloniyalar yarada bilər və bu koloniyalar kühnə koloniyanın gğstğndə giləciklər şəklində büüyğğr. *Bacillus subtilis* hğceyrələri gğzərinde aparılan tədqiqatlar belə ikincidərəcəli koloniyaların yaranma misalı kimi qeyd oluna bilər. Bu tədqiqatlar nəticəsində aşkar olunmuşdur ki, koloniyanın inkişafı zamanı, qlukozadan yaranan turşuların və ətraf mğhitdəki aminturşuların təsiri altında, ana tip hğceyrələrin zoxalması yavaş yavaş məhdudlaşdırılır. Mğəyyən olunmuşdur ki, mutantlar, ana tip hğceyrələrinə nisbətən daha tez, əks pH dəyişikliklərə səbəb olur. Bu, onların amin turşuları dekarboksilləşməsi və gələvi aminlər yaradması sayəsində baş tutur. Və mutant tip hğceyrələrin hğceyrələr yğksək turşulu mğhitdə olduğundan, dekarboksilləşmə aktivliyi daha zox olduqdan, sonuncular daha zox selektiv əhəmiyyətə malik olur. pH səviyyəsinin sabit qorunması ikinci dərəcəli koloniyaların yaranmasına imkan vermir.

Mutant sektorları və yaxud ikinci dərəcəli koloniyalardan yaranan subkulturalar, bir qayda olaraq, üz xğsusiyyətlərini nüvbəti nəsilərdə qoruyub saxlayır. İstisna hallarda, məsələn mutant tip hğceyrələrin zoxalma sğrəti, ana tip hğceyrələrin metabolizm pürosesindən asılı olduqda, bu belə olmur. Belə hallarda, klonların koloniyanın mutant hissəsindən ayrılıb başqa hissədə becərilməsi zamanı ya onlar gğmumiyyətlə zoxalmır, ya da ki, onlarla birgə təsadğfən küzğrglən ana tip hğceyrələrin aktiv zoxalmasına gətirib zıxarır.

Ana tip hğceyrələrə təsir edən, amma mutant tiplərin zoxalmasına təsir gğstərməyən metabolitlər, ikinci dərəcəli koloniyaların yaranmasında da mğhim rol oynaya bilər. Məsələn, istifadə olunan karbohidratlar mənbəsinin təbiəti, *Bacillus megathe-*

rium tipinin ikinci dərəcəli koloniyalarının yaranma tezliyinə birbaşa təsir göstərə bilər. Bu təsir, maye məğhitində yaranan təsiri oxşayır. Belə ki, maye məğhitində, qidalanma mənbəsinin əvəzlənməsi populyasiya dəyişikliklərinin sürətinə təsir göstərə bilər. Həmçinin bu proses, populyasiya daxilində mutant tip hüceyrələrin yaranmasına təkan verən metabolitlərin sayına və keyfiyyətinə də təsir göstərir.

Ümumilikdə, bərk məğhitdə populyasiya dəyişiklikləri, maye məğhitdən fərqli olaraq, daha az rast gəlinir. Bərk məğhit populyasiyalarının belə sabitliyini təmin edən amillər çox az tədqiq olunub. Böyük ehtimalla, bunlardan biri də populyasiya dəyişikliklərinə səbəb olan metabolitlərin effektivliyinin aşağı düşməsidir. Məsələn olaraq, *Brucella abortus* bulyon kulturasında, hamar hüceyrələrin toxalmasının qarşısını almaq üçün 100 mq/ml *dl*-alanin kifayət edir. Bundan fərqli olaraq, eyni proses üçün 2% agar tərkibli bərk məğhitdə isə *dl*-alaninin sayı yuxarıda qeyd olunanlardan 10 dəfə çox olmalıdır.

Bərk məğhit şəraitində müşahidə olunan bakteriya populyasiyalarının yüksək sabitliyi, onları muzey kulturalarını saxlamaq üçün ən əlverişli maddəyə zəvahir. Bərkəlmə üçün istifadə olunan materialın eyni koloniyalardan götürülməsi daha məqsədə uyğun hesab olunur. Bu ona gürədir ki, eyni koloniyadan götürülməmiş hüceyrələr genetik olaraq, müxtəlif koloniyalardan və ya maye kulturadan alınan hüceyrələrdən daha homogen olur.

4.6. Faqodavamlı variantların alınması

Faqlar və mikroorganizmlərin hüceyrələrinin arasındakı qarşılıqlı əlaqələrinin tədqiqatı zamanı faqodavamlı ştammların alınma üsulları ərsəyə gətirilmişdir.

Bildiyimiz kimi, müəyyən faqların iki əsas əlaməti var: onlar hüceyrələri həm əridir, həm də onlarla xüsusi simbiotik əlaqəyə girə bilər. Mikroorganizmlərin faqodavamlı ştammların (antibiotik produsentlərinin) alınmasında lizogenəzin müəyyən rolunu olduğundan, bu prosesin iki xüsusiyyətini vurqulamaq çox vacib-

di. Birincisi, mikroorganizmlərin həcyrələri bir neçə faq vasitəsi lizogeneçə uğraya bilər. İkincisi, lizogeneçə məruz qalan həcyrələr onları bu prosesə məruz edən faqlara qarşı sabitlik əldə edirlər. Lizogen şammların immuniteti faktı Jakob və Volman tərəfindən, onların *E.coli* ziqotik induksiyanı tədqiq etməsi zamanı aşkar edilib. Lizogen şammların geyrilizogen şammlarla birləşməsinin nəticəsi, bunlardan hansının lizogen olmasından (yəni profaq olması) asılıdır. Hfr lizogen həcyrənin F^- qeyri-lizogen həcyrə ilə birləşməsi zamanı, profaq qadın həcyrəsinə (F^-) daxil olan kimi, o vegetativ mərhələyə keçir, zoxalmağa başlayır, və son nəticə olaraq, meroziqotanın lizisinə və faqın yetkin hissələrinin azadolmasına gətirib çıxarır. Lizogen və geyri-lizogen həcyrələrin müxtəlif birləşmə kombinasiyalarının tədqiqi göstərir ki, ziqotik induksiya (faqın spesifik birləşmə təcrübələri zamanı induksiya) ziqotların genotipinin lizogenliyindən asılı deyil.

Bu birləşmələrin nəticəsi olaraq əmin oluruq ki, ziqotik induksiya qadın həcyrəsinin sitoplazması ilə təyin olunur. Başqa sözlə, profaq yalnız o halda vegetativ faqa düşür ki, o qeyriimmün bakterianın sitoplazmasına yeridilir. Buda onu bildirir ki, lizogen bakteriyalarda immunnuluğun sitoplazmatik maddəsi profaqın nəzarəti altında sintezə uğrayır. Bu maddə, həm eyni faqa yoluxmanın qarşısını alır, həm də profaqın üzgün müvcudluğunu təmin edir, yəni sabit lizogen kulturasının qorunmasını təmin edir.

Həcyrədə immün maddə olmadıqda, profaq avtomatik olaraq tez bir zamanda faqa zəvrilir və həcyrənin üzg lizogeneçə məruz qalır.

Qeyri-lizogen (faqadavamlı olmayan) həcyrənin lizogen həcyrəyə (faqadavamlı) zəvrilməsini təmin edən bəzi mexanizmlər, yuxarıda qeyd olunan amillərlə tənzimlənir. Həcyrələrin lizogeneçə uğrama qabiliyyəti vasitəsilə faqodavamlı şammların alınması İlyina və Jdanovun *Act.erythreus* – eritromisin produsenti – ilə bağlı elmi işində müzakirə olunmuşdur.

Antibiotiklərin istehsalı zamanı tez tez aktinofaqlar əmələ gəlir. Eritromisinin JIC-Ə2577 *Act.erythreus* ştamminin biosintezi nəticəsində SV aktinofaqı əmələ gəlir. Faqolizisin ilk dəfə üzəngü biruzə verdiyi fermentləşdiricilərdə antibiotik yaranma prosesi baş vermir. Yəni, daha aktiv İAƏ-1Ə ştammi *Act.erythreus* bu antifaqa qarşı daha da həssasdır. Bərk aqar tərkibli mğhitdə SV faq ştamminin tam lizisinə səbəb olur və kulturanın təkrar zoxalmasına imkan yaratmır. Zox nadir hallarda, dürdüncü-beşinci gğn, deformasiyaya uğrayan və normallardan morfoloji cəhətdən zox fərglənən koloniyalar yaranır. Faqın eyni zamanda həm JIC-Ə2577 həm də İAƏ-1Ə ştammların ilə böyüdülməsi zamanı, onları daha sonra aqar tərkibli mğhitdə becərərəkən, normal koloniyaların yaranması mğşahidə olunmurdu. Sağ qalma əmsalı zox aşağı olurdu, cəmi $3 \cdot 10^{-6}$. Belə koloniyalar faqla faqohəssas miseliyin qarışığı olur. Faqolizətdən yaranan koloniyaların hez biri faqodavamlı deyildir. Kulturanı lizogeneyə məruz qoymaq qabiliyyətinə malik mğlayim faqların təsir etdiyi faqohəssas kulturaların tədqiqatı zamanı alınan nəticələr, yuxarıda qeyd olunanlardan fərglənir. SV faq, virulent (zərərli) faq olduğu gğn, bu qrup faqlara aid iki xğsusiyyətə malikdir: ikinci dərəcəli zoxalmanın və kulturanı lizogeneyə məruz qoyma qabiliyyətinin yoxluğu. Buna görə də, bu faqı lizogeneyə və ona qarşı davamlı olan aktinomiset kulturalarının alınmasında istifadə etmək mğmkğn deyil. Virulent faqdan yoluxmuş İAƏ-1Ə ştamminin lizatından alınan koloniyalar, xarici faqdan təmizlənərək, faqodavamlılıq xğsusiyyətlərinə görə seziilir. Bu proses zamanı onların aktivliyi zox aşağı dərəcədə olur. Virulent ştammların mğşahidəsi zamanı aşağıdakılar aşkar olunmuşdur: 1) virulent faqın faqolizatından alınan koloniyalarda belə davamlı formalar almaq olur; 2) virulent aktinofaqların faqolizatından alınan koloniyaların zoxalma tezliyi zox aşağı olur; 3) bu təcrübələr zamanı yaranan faqodavamlı formalar lizogenizasiya nəticəsində yaranmır. Zox gğman ki, sağ qalma ehtimalının az olduğu mğhitdə (sağ qalma əmsalı $1 \cdot 10^{-6}$) bərabər olur), faqodavamlılıq qabiliyyətinə malik spontan yaranan aktinomiset mutantların seziimi baş

verir; 4) bu cərgə koloniyaların zoxsunda antibiotik yaratma qabiliyyəti kəskin şəkildə zəifləyir. Belə faqodavamlı variantların gələcəkdə istifadə olunması məqsədəuyğun deyil, zəngi ilkin mərhələyə təkrar zatmaq gəzğn uzunmğddətli seleksiyaya ehtiyac duyulur. Mğlayim faqın istifadəsi zamanı başqa cərgə amillər ortaya zıxır. Bu zaman, faqolizətdən əmələ gələn koloniyaların bir hissəsi ilkin ştammdan lizogenliyi ilə fərglənmişdir. Başqa süzlə desək, belə variantların genomundakı dəyişikliklər bu amillərə bağlıdır: profaqın yaranması, antibiotiki sintez etmə bacarığı kimi başqa xəsusyyətlərin saxlanılması.

Bu ehtimalın yoxlanılması gəzğn, Rautenşteyn və Retinska-ya tərəfindən, mğlayim aktinofaq №121 istifadə olunmuşdur. Qeyd olunan ştamm, eyni produsentdən - *Act.erythreus* - №8594 nümrəli lizogen ştammdan ayrılmışdır. №121 nümrəli faqın təsiri altında yaranan JIC-Ə2577 və İAƏ-1Ə ştammların faqolizətdə becərməsi zamanı iki nüv koloniyalar yaranır: həm morfoloji dəyişikliklərə məruz qalan nüv, həm də həmən bu *Act.erythreus* ştammlarından fərglənməyən və aktinofaqın təsirinə məruz qalmayan nüvğ. Başqa virulent SV faqına davamlı variantların alınması gəzğn №121 nümrəli faq vasitəsilə bu ştammların lizogenizasiyası keçirilir. İlyina və Jdanov ehtimal etmişlər ki, JIC-Ə2577 lizogen ştamminin kultivasiyası nəticəsində yaranan aktinofaq SV – mğlayim aktinofaqın virulent mutantıdır. Həmin bu aktinofaq isə, üz nüvbəsində, lizogen kulturada profaq rolunda zıxış edir. Buna əsas olaraq, JIC-Ə2577 ştamminin, №8594 nümrəli ştammla olan nəsillik əlaqəsi göstərilir. Sonuncu, mutagenlərin uzunmğddətli təsiri altında profaqını itirir və faqa qarşı həssas olmağa başlayır. Bu ehtimalı dğzgğn hesab etsək, onda belə zıxır ki, SV aktinofaqına qarşı davamlı ştammlar eyni zamanda həm də №121 nümrəli faqa da davamlı olmalıdır. Yuxarıda qeyd olunan 67 faqodavamlı, SV faqolizətdə becərməsi zamanı əmələ gələn variantların №121 nümrəli aktinofaq da davamlı olmasını nəzərə alsaq, bu ehtimalın dğzgğn olduğunu anlayırıq. İAƏ-1Ə ştammların sporaları №121 nümrəli aktinofaqla eyni maye mğhitdə əkilmişdir. Daha sonra, onlar 48 saat

ərzində inkubasiya olunmuş və agar tərkibli mğhitdə becərilmişdir. Bu zaman, sporaların yalnız 30% sağ qalır və onların hər biri yeni koloniya yaradmışdır. ИАЭ-1Э ştammlarının koloniyaları adi becərmə prosesində zoxalır və onların tərkibi tğnd-gəhvəyi substrat miseliydən ibarət olur. Bu koloniyalar boz yğngğl miseliy və tğnd-albalı piqment əmələ gətirir və bu maddələr qidalandırıcı mğhitə ayrılır. Faqolizatın əkilmə prosesi zamanı isə təxminən 70% asporogen pigmentsiz koloniyalar yaranır. Qalan 30% demək olar ki, ИАЭ-1Э ştammlarından fərqlənmirdi. Təkrar əkilmə zamanı bu koloniyalar morfoloji xəsusyyətlərinin qoruyub saxlamışdır. №121 nümrəli və SV tipli faqlara qarşı davamlılığına görə, bu koloniyalar belə bülğnğrdğ: sağ qalmış koloniyaların 70% hər iki nüvə davamlı, 7.4% isə yalnız №121 nümrəli faqa qarşı immunitet əldə etmişlər. Qalan 14.6% koloniyalar isə hər iki faqa qarşı həssaslıq göstərib.

Faqolizətdən yaranmış 1000 ədəd koloniyanın eritromisini sintez etmə qabiliyyəti yoxlanılmışdır. Həm antifaqa qarşı həssas olan, həm də təbii variantların dəyişikliyi iki histogrammda göstərilib.

Buradakı məlumata əsasən, variantların böyük hissəsi ilkin ştammin aktivlik səviyyəsini saxlamışdır. Bunlardan, ilkin faqohəssas ştamminin aktivlik səviyyəsindən aşağı olmayan faqodavamlı varinətə sezmək lazım idi. 1000 variantdan 118 ilkin ştammin aktivlik səviyyəsini saxlamışdır. Bu 118-dən isə 9 variant sezilmişdir. Bu 9 variantdan hər birinin 25 koloniyası tədqiq edildikdən sonra, onlardan biri, №370-18 sezilmişdir. Göstərilən bu variant həm ilkin ştammin aktivlik səviyyəsini saxlamış, həm də faqodavamlı olmuşdur.

Vurğulamaq vacibdi ki, ИАЭ-1Э və ИАЭ-1ЭФУ ştammlarının 2% soya unu tərkibli mğhitdə becərməsi zamanı, bu ştammların koloniyaları bir birindən fərqlənirdi. Belə ki, ИАЭ-1Э ştammi, sarı substrat miselili, yğngğl miseli olmayan, asporogen, 9mm-lik koloniyalar yaradmışdır. Bundan fərqli olaraq, ИАЭ-1ЭФУ ştammi, iri, 19-20mm-lik diametrli, bakteriyayaoxşar, piqment yaradan, asporogen koloniyalar yaradmışdır.

Faqodavamlı İAƏ-1ƏΦΥ ştamminin faqodavamlılığını və morfoloji dəyişikliklərini təmin edən amilləri anlamaq üçün, ilk nüvbədə, bu ştammi lizogenlik baxımından üyrənmək lazımdır.

Bunun üçün, hər iki ştammdan, hər 24 saat inkubasiyadan bir proplar götürülmüşdür. Problardakı miselini sentrifugaya, 4000 d/dəq yerləşdirmişdilər. Alınan zükəntə mayeni, İC-Ə2577 faqohəssas ştammi sporasından alınan təzə qazonun üzəri-nə tökmüşlər. Problemlərdə faq olduqda, burada lizis zonaları aşkarlanmışdır. Bu zonalar, həm İAƏ-1Ə, həm də İAƏ-1ƏΦΥ ştammlarının zükəntə mayesinin İC-Ə2577 ştammi qazonuna yerləşdirdikdə müşahidə olunmuşdur. Bu ştammlara uyğun adlandırılan faqlar, bu zonalarda lizisin yaranmasına səbəb olmuşdur. Məlum olmuşdur ki, bu iki faq, bəzi xüsusiyyətlərinə görə bir-birindən fərqlənir. İAƏ-1Ə aktinofaq, İC-Ə2577 ştammi qazonunda şəffaf lizis zonası yaradır, və bu zonada ikinci dərəcəli kultura bitmir. Bu faq yalnız iki ştammi lizis prosesinə məruz qoyur: İC-Ə2577 və İAƏ-1Ə. İAƏ-1ƏΦΥ aktinofaq, İC-Ə2577 ştammi qazonunda bulanıq lizis zonası yaradır, və bu zonada, inkubasiyanın üçüncü-dördüncü günləri, 34C temperaturda tamamilə ikinci dərəcəli kulturalarla örtülür. Bu faq da yalnız iki ştammi lizis prosesinə məruz qoyur: İC-Ə2577 və İAƏ-1Ə. Hər iki faq, İAƏ-1ƏΦΥ ştammini lizis prosesinə məruz qoya bilmir. Bu aktinomiset ştammları ilə qarşılıqlı əlaqə yaratma xüsusiyyətinə görə bu faqlar №121 nümrəli aktinofaqla oxşardır. Bu ştammlar, üzlərinin zoxsaylı əkilməsi nəticəsində eyni tip aktinofaq əmələ gətirib. Həm dərin, həm də üst kulturaların eyni faq ifraz etməsi, onların xarici aktifaqla zirkəlməsi üçün deyil, bu kulturaların lizogenliyindən asılı ola bilər. Bu tədqiqatlar nəticəsində müşahidə olunmuşdur ki, İAƏ-1ƏΦΥ aktinofağın populyasiyasında, SV aktinofağına oxşar aktinofaq mövcud deyil. Nə vaxtsa, SV fağın ayrıldığı, İAƏ-1Ə ştamminin, №121 tipli aktinofaqla eyni zamanı, bir profağın o biri ilə əvəzlənməsi baş vermişdir.

Jakob və Volmanın sxeminə əsasən, İAƏ-1ƏΦΥ kulturalarından ayrılmış aktinofaq, öz şəxsi kulturalarını lizogeneza məruz qoya bilmir. Lakin, bildiyimiz kimi, bəzi lizogen aktinomisetlər,

üzlərinin ayrıldığı lizogen kulturanın immunitetinə qalib gələn faqları, induksiya edə bilir. JIC-Ə2577 və IAA-1Ə ştammlarının SV faqı ilə qarşılıqlı əlaqəsi zamanı bu prosesin şahidi ola bilərik.

Yuxarıda qeyd olunduğu kimi, SV faqın induksiyası zamanı, №121 tipli faqın mutasiyası baş vermişdir.

Eyni yolla, yəni mikroorganizmlərin (məğlayim faqlı antibiotik produsentləri) birgə becərilməsi yolu ilə, xlorotetrasiklinin produsenti olan *Act.aureofaciens* (Kozazenko, Qoldat, 1965) və, streptomisin produsenti olan *Act.streptomycin* (Fedorova, Yexoxina, Teteryatnik, 1963), faqodavamlı ştammlar ayrılmışdır. Bu ştammların ayrılması prinsipi, daha öncə qeyd etdiyimiz *Act.erythreus* faqodavamlı ştamminin alınması prinsipinə oxşayır.

Nəzərə almalıyıq ki, məğlayim aktinofaqlı aktinomisetin becərilməsi zamanı, antibiotik yaradma qabiliyyətini qoruyub saxlayan lizogen formaları ayırmaq elədə asan deyil.

Florimisin produsenti olan *Act. floridae* -nin (Teteryatnik, Mixaylova, 1964) faqodavamlı formalarını almaq üçün eyni kulturanın faqolizatlarından alınan polifaq III dən istifadə olunub. Eyni faq, həm də digər növ kulturanı - *Act. levoris* -i lizisə məruz qoyur. *Act. floridae* sporaları və faq III maye məğhitli kolbada birgə inkubasiya etmişlər. Daha sonra, onları agar tərkibli məğhitdə əkməmişlər, bundan alınan koloniyaları bizilmiş agar tərkibli kolbalarda becərmişlər və antibiotik yaradma qabiliyyətinin dəyişkənliyini öyrənmişlər. Aktinofaqlı təsiri altında, bu qabiliyyətin dəyişkənliyi sıfırlı variantların yaranmasına doğru inkişaf edir. Ümumi dəyişkənlik qabiliyyətinə görə, faqolizattan alınan koloniyalar üç qrupa bölünür.

Birinci qrup koloniyaların 60% aiddi. Bu qrup faqodavamlı, sporogen və antibiotik yaradma aktivliyini bəxtüvlükdə itirən variantlardan ibarətdir.

İkinci qrup, zəif sporogen və aşağı antibiotik yaradma aktivliyi olan koloniyalardan ibarətdir. Bu qrup koloniyaların qazonunda aktinofaqlı lizis prosesi yaranmır. Faqodavamlılıq amilinə görə, bu qrup sabit deyil. Təkrar əklmə zamanı onlar iki qrupa bölünür. Bir qrup – qeyri aktiv və faqodavamlı variantları

yaradır. Digəri isə - yğksək aktivli, amma faqohəssas variantların əmələ gətirir. Koloniyaların 40% ikinci qrupa aiddi.

Ğzğncğ qrup (cəmi 1%), morfoloji xğsusiyyətləri və anti-biotikyaradma ilə ilkin ştammdan zox fərglənilir. İlkin ştammlar, 6-8mm diametri olan iri koloniyalar yaradır, və bu koloniyalar sporogen, azıq-boz, yğngğl, dğz və uzun spordaşıyıcıları olan miseliy əmələ gətirir. Bundan fərgli olaraq, ğzğncğ qrupa aid koloniyalar cəmi 2-4 mm diametrdə olur və, yastı, zəhrayi-yasəmən rəngli substrat miseliy əmələ gətirir. Bu qrup koloniyaların aktivliyi ilkin ştammin aktivliyindən daha zox olur.

Bu qrupun variantlarını üzğnəməxsus xğsusiyyətləri olur. Bu variantların qazonuna aktinofaq əlavə etdikdə lizis zonalar yaranır. Lakin, daha dərin hissələrdə üz reaksiyasına gürə onlar ilkin ştammdan fərglənilir. Aktinofaqa qarşı həssas olan *Act. floridae* ştamminin inkişafı və mikromorfologiyası bu faqın təsiri nəticəsində dəyişir. Eyni zamanda, ğzğncğ qrup variantları maye mğhitdə bu aktinofaqlara demək olar ki reaksiya güstərmir.

Aktinofaqın bu qrup variantlara olan təsirinin üyrənilməsi nəticəsində belə qərara gəlirik ki, ğzğncğ qrup ştammda III aktinofaq zox zəyif inkişaf edir. O, yğksək dərəcəli adsorbsiyaya məruz qalmağına baxmayaraq, titr cəmi 5 dəfə zoxalır.

Əsas ştammda titr 1000 dən zox dəfə zoxalır. Bu məlumata əsasən ehtimal olunur ki, ğzğncğ qrup ştammlarda hansısa dəyişikliklər baş verib və bu dəyişikliklər faqların, daha dərin hissələrdə zoxalmasını pozur. Beləliklə, bu kulturaların faqına qarşı “davamlılıq” anlayışı yaranır.

Lomovskaya və Alixanyan (1965), novobiosinin producenti olan *Act. spheroides*-də eyni vəziyyətin dəqiq tədqiqatlarını aparmışlar.

Bu tədqiqat işində aşağıdakı agentlərdən istifadə olunmuşdur: *Act. spheroides*-in №35 ştammindən və iki aktinofaqdan: Rautenşteyn tərəfindən 1957-ci ildə mğzakirə olunmuş №105 polifaqdan və *Act.streptomycini* ştamminin induksiya zamanı yaranan aktinofaq P11-dən. Aktinomisen sporaları (bir kəsaya $2 \cdot 10^6$ spor nisbində) və aktinofaqın qarışıq məhlulunu mğlayim

aqara əlavə etmişlər. Bu zaman, infeksiya zoxluğu bir sporaya 100-dən 0.02 faq hissəciyi olmuşdur. Bu şəraitdə, yoluxan kulturanın tam lizisi baş verir. Yoluxmadan sonra, 1000 dəfə konsentrasiya olmuş spora suspenziyası (1 kəsaya $1.4 \cdot 10^9$ spor nisbi) şəraitində belə, sağ qalan koloniyalar mğşahidə olunmamışdır. Məlum olmuşdur ki, №105 tipli aktinofaq, *Act. spheroides*-in №35 ştammina qarşı virulentdir. Bu halda, faqodavamlı formaların yaranma tezliyi $1.4 \cdot 10^9$ -dan azdı. Digər aktinomisetlərdə becərilən aktinofaq №105 eyni nəticəni vermişdir.

Act. spheroides-in, maye mğhitdə P11 aktinofağı ilə yoluxması zamanı başqa vəziyyət yaranır. 24 və 48 saatlıq inkubasiyadan sonra, nə böyük nə də kizik doza faqlarda lizis prosesi mğşahidə olunmurdu.

Maye kulturanın Petri kəsalarında təkrar əkilməsi zamanı yğksək dərəcəli zoxluq olduqda, gğclğ lizis prosesi baş verirdi və aktinomiset sporalarının 99.8% məhv olurdu. Aşağı dərəcəli zoxluq olduqda isə, qazonun gğzərində, faq tərəfindən yeyilmiş yeni qazon bitirdi. Bununla, №105 aktinofağın, maye mğhitdə inkubasiya zamanı, *Act. spheroides* kulturasını lizisə məruz qoyma qabiliyyətinin olmaması aşkarlanmışdır. Bu şəraitdə aktinofaq adsorbsiya ola bilmədiyindən belə vəziyyət yaranır. Bunu yoxlamaq gğzğn bu eksperimentdən istifadə etmişlər: adsorbsiya zamanı, bir saat ərzində kolbaları hərəkətsiz saxlamışlar. Daha sonra, onları yenə kolba yellədənə yerləşdirmişdilər. Nəticədə, maye mğhitdə, yellənmə zamanı yeridilmiş fağın 69% adsorbsiyaya uğraması, yelləndikdə isə - cəmi 25% adsorbsiyaya uğraması məlum olmuşdur. Bu şəraitdə, 24 saatlıq inkubasiyadan sonra, infeksiyanın zoxluğu bir sporaya 50-100 faq hissəciyi olduqda, 99.97% məhv olmuş, bir sporaya 1 olduqda isə - 99.80%. 48 saatlıq əkilmə zamanı 10.0% kultura məhv olmuşdur. 72 saatlıq inkubasiya zamanı isə lizis prosesi baş tutmamışdır, yəni, təkrar zoxalma baş vermişdi. Sağ qalmış bğtğn kulturalar faqohəssas olmuşlar. Onların zoxalması isə, yellənmə zamanı yaranan, adsorbsiyaya uyğun olmayan şəraitin olması ilə bağlıdır.

Beləliklə, belə qərara gəlirik ki, №105 tipli aktinofaq *Act. spheroides* kulturasını lizisə məruz qoya bilmir, və onun davranış xüsusiyyətləri adsorbsiyanın baş tutduğu şəraitdən asılıdır.

Aktinomiset həcyrəsi və aktinofaq arasında yaranan spesifik mğnasibətlər, aktinofaq ΦII-in *Act. spheroides*-in №35 ştammina olan təsiri nəticəsində mğəyyən olunur. Aktinofaq ΦII adətən, *Act. streptomycini* ştammina zoxalır. Maye mğhitdə zoxaldıqda, onun titri təxmini, 1 ml-yə $1-4 \cdot 10^{10}$ faq hissəciklərinə bərabər olur. 5%-li agar mğhitdə, aktinofaq ΦII-lə ştamm II-nin konsentrəolunmuş spora suspenziyası ilə qarışığı zamanı, ştamm II-nin kulturaları bğtüvləkdə lizisə uğramışlar. Bu məhlulu ştamm II-nin qazonuna əlavə etdikdə, iri negativ koloniyalar yaranmışdır. *Act. spheroides*-in №35 kulturasının ΦII aktinofaqla yoluxması zamanı, bu kulturanın lizisi həm kasalarda həm də maye mğhitdə mğşahidə olunur. Ştamm №35-in qazonundakı ΦII aktinofağın titrini araşdırdıqda mğəyyən olmuşdur ki, mğvafiq məhlulu əlavə etməzdən öncə, qazon tamamilə lizisə uğramışdı. Nüvbəti qarışım zamanı suspenziyaya nüvbəti aktinofaq məhlulunun sporaları əlavə olunduqda, burada negativ koloniyalar üzəng biruzə verməmişdir. Beləliklə, birinci zoxalmadan öncə, ştamm №35-in qazonu tamamilə lizisə uğramış, nüvbəti zoxalmada isə yeni aktinomiset qazonu əmələ gəlmişdir.

Faq hissəciklər, sentrifuqada, 15000 d/dəq bir nezə dəfə təkrar əkilmiş və təkrar suspenziya olmuş, lakin hər dəfəsində ştamm №35-in kulturalarını lizisə məruz qoymuşdur. Buna görə də, ştamm №35-ə faq hissəciklərin yox, hansısa litik faktorun təsir etməsi təsdiqlənməmişdir.

Məlumdur ki, faq hissəciklər ana-həccyrədə adsorbsiyaya uğramadıqda və ya, adsorbsiya baş verdikdə, amma həccyrələr faq nəslə yaradmadıqda, negativ koloniyalar yaranmır. Buna görə də, ΦII aktinofağın ştamm №35-də adsorbsiya olunub olunmaması, eləcə də, olunursa, bu zaman yoluxmuş aktinomiset həccyrələrin aktinofaq ayırıb ayırmaması, üyrənilməlidir. Ştamm II, ΦII aktinofağına yoluxursa, yoluxma prosesi normal gedir. Bəcərmış sporalarda adsorbsiyaya uğrayan ΦII fağın sayı, yo-

luxmadan bir saat sonra 93% zatmışdır. Təxmini 1,5 saatdan sonra, yoluxmuş kulturadan ayrılmış aktinofaq nəslinin zıxışı hesabına, hğceyrədən kənar faqların sayı kəskin dərəcədə artmışdır. *Act. spheroides*-in №35 ştamminin becərmiş sporaları ФII aktinofağına yoluxduqda, bu aktinofağın intensiv adsorbsiyanı baş vermişdi. Bir saat ərzində №35 ştamminin becərmiş sporalarında, daxil olunan fağın 85%-i adsorbsiya olmuşdur. Yoluxmadan 1,5 saatdan sonra, infeksiyanın zoxluğunun bir becərmiş sporaya 10 fağ hissəcik olduqda, məhv olmuş sporaların sayı 60% zatmışdı. Buna baxmayaraq, adsorbsiya olmayan faqların sayında güzlənilən artım mğşahidə olunmamışdır. Yəni, *Act. spheroides*-in №35 ştamminin yoluxması zamanı, yoluxmuş kulturadan aktinofaq ayrılır. Aktinomiset hğceyrələr məhv olduqda fağ nəslı ayrılmırsa, ФII aktinofağının negativ koloniyalar yaradması səbəbi aydın olur.

ФII aktinofağı və №35 ştamminin mğnasibətlərinin tədqiqatının nüvbəti mərhələsində aydın olur ki, ФII təsirindən yaranan faqolizatın №35 ştamminin kulturasında, maye qıdalandırıcı mğhitdə əkilməsi zamanı, böyğk sayda faqohəssas variantlar sağ qalır və onların sayı, infeksiyanın zoxluğundan asılı olaraq, dəyişir. Eyni nəticə, kulturanın, agarın ğst yumşaq qatında, faqla yoluxması zamanı alınır.

Ğz mğxtəlif ştamm aktinomisetlərin (*Act. spheroides* №35, *Act. olivaceus* H-6, *Act. streptomycini* II) ФII aktinofağı ilə yoluxması zamanı sağ qalan və yaranan faqodavamlı koloniyaların saylarının üyrənilməsi zox vacibdi. Bunun ğzgən, mğvafiq kulturanın və aktinofağın qarışıq məhlulunu Petri kasalarındakı agarın yumşaq ğz layına əlavə etmişdilər. Ştamm II-in ФII aktinofağı ilə yoluxması zamanı, mğxtəlif infeksiya zoxluğu olsa belə, bğtğn hallarda sağ qalma ehtimalı zox az olub. Yoluxmadan sonra sağ qalan ştamm II-in bğtğn koloniyaları ФII aktinofağına qarşı davamlı olmuşdur. *Act. olivaceus* H-6 ştamminin ФII aktinofağına yoluxması zamanı da, nəticə eyni olmuşdur. Buna baxmayaraq, ФII aktinofağın infeksiyasının zoxluluğu H-6 ştamminin sağ qalmasına daha zox təsir güstərmişdi, nəyinki ştamm II-in. Bu aşağıdakı səbəbdən baş verir: ФII aktinofaq H-6

ştammina mğlayim aktinofaq olaraq təsir göstərir və, kulturanın bəzi hissələrinin lizogenezi sayəsində, sağ qalan faqodavamlı variantların sayı artır.

ΦII aktinofaqın, №35 ştammina təsiri nəticəsində sağ qalan bğtğn koloniyalar, bu aktinofaqa qarşı davamlı olub. Bir sporaya dğşən faq hissəciklərinin sayını azaltdıqda, kəsalarda, faqodavamlı koloniyalarla bərabər, həmdə ΦII aktinofaqa qarşı həssas olan koloniyalar da əmələ gəlib. İnfeksiyanın zoxluğu əmsalı azaldıqda, qeyd olunan koloniyaların faizi zoxalırdı. Bunun əsas səbəbi belədir: infeksiyanın yğksək zoxluq əmsalı şəraitində, faqolizatda böyük miqdarda təmsil olunan aktinofaq, bğtğn faqohəssas hğceyrələri lizis prosesinə məruz qoyur. Bu zaman, yalnız faqodavamlı gğceyrələr sağ qalır. Əgər zoxluq əmsalı aşağıdırsa, onda aktinofaq, aktinomiset kulturasının yalnız bir hissəsini məhv edə bilir. Nəticə olaraq, faqolizatın tərkibində, faqodavamlı hğceyrələrlə birgə, həm də aktinofaqa qarşı həssas olan zox miqdarda hğceyrələr olur.

Buna görə də, infeksiyanın zoxluq əmsalının azalması zamanı, iki məqam ortaya çıxır: sağ qalma əmsalı artır, faqodavamlı koloniyaların faizi azalır, faqohəssasların isə - zoxalır.

Maye mğhitdə, faqodavamlı koloniyaları yalnız infeksiyanın zoxluq nisbi bir becərən sporaya 300 faq hissəciklər olduğu zaman mğşahidə etmək olur. Mğqayisə gğzğn, 69 sayılı cədvəldə, *Act. olivaceus* H-6 ştamminin ΦII aktinofaq tərəfindən lizisə uğraması zamanı alınan məlumatlar əks olunub.

ΦII aktinofaqın, №35 ştammina olan təsiri, Delbryukun (Delbrück 1940) təsvir etdiyi “xarici lizisə” oxşayır. “Xarici lizis” zamanı, T2 bakteriofağın zoxsaylı hissəcikləri bakteriyalara təsir göstərir və, nəticədə, bu bakteriyaların lizisi baş verir. Lakin, bu proses zamanı faq nəslı ayrılır. Bu zaman, ΦII aktinofaqın №35 ştammi ilə əlaqəsi zamanı olduğu kimi də, qazon negativ koloniyalar yaradmır. Bakteriofaqa yoluxma az nisbi zoxluq zamanı baş verdikdə, onun zoxalması normal qaydada gedir. Bundan fərgli olaraq, №35 ştammin aktinofağı ilə yoluxma zamanı, nə az, nə də ki zox nisbi zoxluq zamanı, faq ayrılması baş vermir.

№35 və ΦII aktinofaqlar ilə *Act. spheroides* arasındakı mğnasibətlərin xğsusiyyətlərini nəzərə alaraq, bu mğnasibətlər hər konkret sistemdə, həm aktinofağın, həm də aktinomisetin spesifikliyi daxil, ayrı ayrılıqda üyrənilməlidir.

Bəs bu halda, kulturanın lizogenezasıyasına və faqodavamlı ştammların yaranması mane olan, aktinofaq və aktinomisetin arasındakı spesifik mğnasibətlərə necə yanaşmalı? Konkret faqına əsasən lizogen olan kulturaların ayrılması, zox zaman kulturanın həməən faqa qarşı immunitetinin yaranması və başqa faqlara həssas olmağı ilə nəticələnir. Belə hallar ən zox, streptomisin, biomisin və eritromisinin istehsalı zamanı baş verir.

Faqodavamlı ştammların əmələ gəlməsinə mane olan bu iki məhdudiyyəti, ana-kulturadan induksiya edilmiş mutasiyaların alınması ilə aradan qaldırmaq olar. Padxa və Ayer, streptomisin produsentindən UV-şüaları vasitəsilə faqodavamlı mutasiyaların alınmasına cəhd ediblər. Amma, onların aldığı variantlar antibiotiki sintez etmə qabiliyyətini tamamilə itirmişlər. Ehtimal olunur ki, bu mğəlliflərin istifadə etdiyi metodika oxşar mutantların sezinə imkan verməyib.

Bildiyimiz kimi, virulent bakteriofaqlara davamlı mutasiyaların yaranma tezliyi 10^{-8} - 10^{-9} dir. Novobiosin produsentinin $1,4 \cdot 10^9$ sayda əkilməsi zamanı spontan faqodavamlılıq mutasiyası yaranmamışdır. Mutagenlərin istifadəsi mutantların yaranma tezliyini 3-4 dəfə artırma bilər.

Ən yaxşı halda, spontan tezliyi $1 \cdot 10^{-9}$ kimi nəzərə alsaq belə, hər 100 000 koloniya gğğn yalnız 1 induksiya olunmuş mutasiyanın baş verməsini ehtimal etmək olar. Belə az tezlik nisbində, mutantların seziyi spesifik metodikanın istifadəsini nəzərdə tutur.

Jdanov, bunun gğğn, replikalar metodundan istifadə etməyi təklif etmişdir. Bu metodun mənası belədi: mutagenin təsirindən sonra, ştammin spora suspenziyası, Petri kasalarında, agar tərkibli qidalandırıcı mğhitdə əkilir. İnkubasiyadan bir neçə gğğn sonra, hələ cavan olan sporaları, metal iynələri olan xğsusi fırça ilə iki kasaya kezirmək lazımdı: birinci - faqsız mğhit (koloniya-

ların ardıcıl olması (ğzğn), ikinci – mğlayim və ya virulent faq olan mğhitdə (bu faqa davamlı olan koloniyaları aşkar etmək (ğzğn)). Faq tərkibli mğhitdə büyyən koloniyaların zoxu faqodavamlı olur. Bu koloniyalar arasında mutantları aşkar etmək (ğzğn), faq tərkibli kasada olan koloniyaların replikasını başqa kasaya təkrar əkirik və yoxlayırıq. Lizogenizasiya nəticəsində, bu koloniyaların bir hissəsi davamlı olmalıdır. Digər hissəsi isə - mutant olmalıdır. 3 sayılı kasada, faqla olan əlaqə nəticəsində immunitətləri yaranan koloniyalar, 2 sayılı kasada faqohəssas olmalıdır. Mutasiya nəticəsində immunitətləri yaranan koloniyalar isə, 2 sayılı kasada da davamlı olmalıdır. V.Q.Jdanov və M.V. Torosyan (1965), bu sxemə əsasən, aşağıdakı maddələrlə eksperiment keçirmişdir: 121 və SV ştammlarına qarşı həssas olan *Act.erythreus* HАЭ-1Э ştammi və qeyd olunan ştammlara davamlı, lakin SV -2 ştammina qarşı həssas olan №11449 tipli ştammi. Hər iki ştammin sporaları mğxtəlif mutagenlərin təsirinə məruz qalıb, Petri kasalarında əkilmiş və digər kasalara kezi-tilmişdir. Bunların nəticəsi 70 sayılı cədvəldə göstərilib.

Bu cədvəldən məlum olur ki, bu metodika vasitəsilə baş verən faqodavamlı mutantların sezilmə nisbi, spontan yaranan eyni mutantların nisbindən 3-4 dəfə zoxdu. №121 ştammindan alınan HАЭ-1Э ştamminin faqodavamlı mutantları həm də Sv və SV-2 aktinofaqlarına qarşı davamlıdır. SV-2 ştammindan alınan №11449 ştamminin faqodavamlı mutantları isə, həm də №121 və SV faqlarına qarşı davamlıdır. Bu ştammların təbii becərmə koloniyalarının aktivliyi yğksək dəyişkənliyə malikdir. Bunlar arasında, HАЭ-1Э ştammindan 10-20% daha aktiv ştammlar sezilmişdir.

Dərin mğhitdə zoxalan bğtğn faqodavamlı mutantlar, kultura mayesinə, mğxtəlif xğsusuiyyətli faqlar ayırırdı.

Alınan mutantların təbiəti necə olmalıdı? Əgər onların davamlılığı lizogenizasiya prosesi zamanı yaranmırsa, onun təbiyəti necə olmalıdı? *Act.erythreus* mutantlarının davamlılıq təbiyəti dərin analizə məruz qalmışdır.

Alınan faqodavamlı mutantlar, bəzi xəşsiyyətlərinə görə ilkin ştammdan fərqlənə bilər: faq hissəcikləri adsorbsiya etmə qabiliyyəti, faq DNT-nin yaranması qabiliyyəti, həcyrədaxili inkişaf və, nəhayət, faqın həcyrədən zıxışı. Əgər aksinomisetin göstərilən mexanizmlərindən biri belə pozulursa, belə ştamm bir sıra aktinofaqlara, əsasən də, aktinomisetin lizogenezinə təkan verən aktinofaq mutantına, davamlı olacaq. Faqodavamlı ştammlar, onların faqına qarşı davamlı faqolizatdan alınarsa, onda bu ştammlar, həm xarici mğhitdə ayrılan yeni aktinofaqlara qarşı, həm də onların üzğndən induksiya olmuş faqlara qarşı həssas olacaq.

Y və UV-şüalarını təsiri altında yaranan bəzi *Act. erythreus* mutantları, alınan xəşsiyyətləri qoruyub saxlayır. Onlar üz aralarında, kultural-morfoloji xəşsiyyətləri ilə fərqlənir. Torosyan geyd etmişdir ki, bu mutantlar, ilkin faqodavamlı ştammların antibiotik aktivlik səviyyəsini saxlamışdır. SV-2 aktinofaqın həssas №11449 ştammda zoxalması zamanı, 30 dəqiqədən sonra faqın 99.7% adsorbsiyaya uğrayır və latent düvrğ 120 dəqiqə davam edir. Daha sonra, 3,5 saat ərzində, yoluxmamış hüceyrələrin təkrar yoluxması olmadan, faqın titri kəskin qalxır. Faqodavamlılıq baxımından, SV-2 mutant-ştammlarda üzğnğ başqa cğr aparır. Birincisi, o zox gec adsorbsiyaya uğrayır. Həcyrələrdə adsorbsiyaya uğrayan faqın hissəsi, hez 24-48 saat sonrada desorbsiya olur. 0.5 M NaCl əlavə etdikdə belə, desorbsiya baş vermir. Ehtimal olunur ki, faq həcyrəyə daxil olur, amma oradan zıxmır. SV-2 faqın ən zox dəyişkiliyi, №107 faqodavamlı mutantla əlaqə zamanı baş verir.

Yoluxmadan 10 saat sonra, bu ştammin həcyrələrindəki faq bğtövlğkdə adsorbsiyaya uğrayır. Yalnız 22-26 saat sonra faqın zıxışını gürmək olar. SV-2 faqının №11449 ştammda latent düvrğ 1,5-2 saat davam edir, mutant-ştammda isə - 22-26 saat, yəni birincisindən 10 dəfə zox. Beləliklə, №107 ştamm, faqodavamlı və faqhəssas ştammlar arası aralıq ştammi sayılır.

SV-2 faqın bir nezə mutantının üyrənilməsi nəticəsində təsdiq olundu ki, faqodavamlı mutantlar, həmzinin bu mutantın mğxtəlif faqlarına qarşı da davamlı olmalıdır. SV-2 faqının

4 mutantı, bu faqın üzg kimi, №100-9 ştamında adsorbsiyaya uğramır. №13-1 ştamında, SV-2 ştamının mutantları üzng eyni aparır.

Beləliklə, mutantların faqodavamlılığı, faqların zoxalması gzn vacib olan proseslərə qarşı zıxması ilə bağlıdır. Belə ki, №100-9 mutantı faqı adsorbsiya etmə qabiliyyətini, faqoresep-torlarının korlanması nəticəsində itirir. №13-1 mutant faqları de-sorbsiya edir, amma bu proses, faqodavamlı ştammlardan fərgli olaraq, daha zox davam edir. Desorbsiya və faqların cıxışı isə hez qeyd olunmur. Demək ki, mutasiya hğceyrədaxili zoxalmanı pozur. №107 mutantının, normadan 10-12 dəfə daha zox gedən faq reproduksiya mexanizmi pozulub. Digər faqların – SV-2, SV2/107, SV2/107/11-2 və SV2/11-2/107)- reproduksiya mexa-nizmi qalır, amma biraz gecikir (3,5 saat).

Bu göstərilən hallar, mutant aktinomisetlərin faqodavamlı-lığının mğxtəlif səbəbləri olmasını bir daha şğbut edir. Bu mğx-təliflik nəticəsində, onlar daha zoxspektrli aktinofaqlara qarşı davamlı olur.

V FƏSİL

MİKROORQANİZMLƏRDƏ ADAPTASIYANIN ƏSAS TIPLƏRİ VƏ GENETİK TƏBİƏTİ

Adaptiv sistemlər daima dəyişən ətraf mühit şəraitində canlı orqanizmlərin uyğunlaşma imkanlarını genişləndirir. Uyğunlaşma təbii sezmə nəticəsində baş verir. Belə ki, təbii sezmə orqanizmlərin müxtəlifliyini azaldır, bəzi genotipləri saxlayır, digərlərini-müvcud mühit şəraitinə uyğunlaşa bilməyənləri isə məhv edir. Bu yolla, zaman keçdikcə yeni adaptiv allellər, gen kombinasiyaları toplanır və nəticə olaraq müvcud mühit şəraitinə uyğun yeni özvi formalar və funksiyalar meydana gəlir.

Canlılar aləminin əsas xüsusiyyətlərindən biri onların filogeneza və ontogeneza yaranmış uyğunlaşma qabiliyyətidir ki, bu da orqanizmlərin digər həyatı funksiyalarını, onların yaşama və nəsil vermə imkanlarını və ətraf mühitin daim dəyişkən şəraitində təkmilləşməsinə təmin edir. Təbii sezmə prosesində hər bir populyasiya müəyyən ərazini tutur və bu zaman populyasiya ilə yaşama şəraiti arasında harmonik qarşılıqlı əlaqələr yaranır. Beləliklə, orqanizmlərin yaşadıqları mühitə uyğunlaşması-adaptasiya baş verir. Lakin şərait dəyişdikdə, orqanizmlərin yeni yaranmış şəraitə uyğunlaşma imkanları azalır, bu isə orqanizmlərin quruluşunda və funksiyasında yeni, adaptiv dəyişikliklərin əmələ gəlməsinə zəruri edir. Deməli, adaptasiya nisbi xarakter daşıyır, yəni adaptasiya müəyyən zaman və məkanda müvcud olan bioloji hadisədir. Adaptasiya anlayışı altında orqanizmlərin quruluş və ya funksiyasmdakı xüsusiyyətlər, onların müəyyən şəraitə uyğunlaşmasını təmin edən proses və yaxud prosesin nəticəsi nəzərdə tutulur. Quruluş və funksiyada baş verən adaptiv dəyişikliklər, adətən, bəxtüv orqanizmə təsir güstərir və universal xarakter daşıyır. Adaptasiya termini ilə orqanizmlərin müəyyən və yaxud müxtəlif şəraitə uyğunlaşması ifadə edilir. Orqanizmin həyatilik, yaşama qabiliyyətini, zoxalma imkanlarını artıran qu-

ruluş və funksional dəyişkənliklər adaptasiya adlanır. Canlıların mğtəşəkillik səviyyəsinə uyğun olaraq adaptasiyalar ontogenetik, genotipik, filogenetik, populyasiya-nüv, biogeosenotik formalara bölünür.

5.1. Modifikasiya və genotipik adaptasiyalar

Uyğunlaşma prosesinin əsasını bir-birinin əksi olan əlamətlər-dəyişkənlik və sabillik təşkil edir. Ətraf mğhit amillərinin təsiri altında modifikasiya dəyişkənliyi baş verir. O zaman ki, ətraf mğhit amillərinin təsiri modifikasiya dəyişkənliyinin imkanı dairəsindən kənara çıxır, həlledici rolunu genotipik dəyişkənlik oynayır. Bu zaman yeni reaksiya norması, yəni yeni genotip əmələ gəlir. Əgər təsiredici amilin qəvvəsi genotipik potensialdan yüksək olarsa, populyasiyanın məhv olması zəruridir. Mğəyyən edilmişdir ki, modifikasiya dəyişkənliyinin xarakteri mğxtəlif ola bilər, bu da orqanizmin yaşadığı mğhitdən asılı olaraq tarixi inkişaf zamanı təyin olunur. Orqanizmin irsi quruluşundan asılı olan və təbii sezmə prosesində mühəkmələnən adaptiv modifikasiyalar «ilk sınaq reaksiyası olur ki, onun küməyi ilə orqanizm ətraf mğhitdən daha səmərəli istifadə etmə imkanlarını yoxlayır». Lakin qeyd etmək lazımdır ki, modifikasiya o zaman adaptiv xarakter daşıyır ki, xarici mğhit amillərinin dəyişilməsi müvcud yaşama şəraitindən kənara çıxmasın. Əks halda onlar məqsəduyğun hesab olunmur və dəyişkənliklər (morfoloji, fizioloji və s.) anomal xarakter daşıyır.

Modifikasiya və genotipik adaptasiyalar arasında ziddiyyət və oxşarlıq vardır. Birinci ontogenetik və fitogenetik uyğunlaşmaya qarşı təbii sezmə eyni zamanda baş verir. İkinci modifikasiya dəyişkənliyi genetik cəhətdən mğəyyən olunur. Modifikasiya və genotipik adaptasiyalar arasında olan ziddiyyət rekombinasiya prosesinə nəzarət edən genetik mexanizmlərlə idarə olunur. Bir çox alimlər qeyd etmişlər ki, populyasiyaların daha yüksək modifikasiya dəyişkənliyi xarici mğhitin konkret şəraitində onların daha yüksək genotipik sabilliyini təmin edir.

Uzun səhrən modifikasiyalar əlamətlərin dəyişilməsini mümkün edən reaksiya normasına əsaslanır. Məhətlə əlaqədar əlamətin modifikasiyası, genokopiyaların sezilməsinə əlverişli şərait yaradır, bu isə yeni reaksiya normasının əmələ gəlməsinə səbəb olur .

Modifikasiya və genotipik dəyişkənliklərlə adaptasiya arasında mövcud olan əlaqələrin əhəmiyyəti daha aydın hetero- və homoqamet bitkilərin adaptiv xəsusyyətlərini məqayisə etdikdə gürəngər. Bir zox obyektlər gərəində aparılmış təcrəbələr nəticəsində məyyəyən olunmuşdur ki, heterozioqotlar dəyişkən ətraf məhit şəraitinə qarşı daha yğksək uyğunlaşma imkanlarına malik olurlar və əlamətlərin daha geniş dəyişkənlik amplituduna gürə fenotipin stabilliyini (o cəmlədən məhsuldarlığı) təmin edirlər. Beləliklə, daha yğksək ekoloji uyğunlaşma qabiliyyəti orqanizmlərin genotipik potensialını qoruyur. Yəni adaptiv genotipik variantların əmələ gəlməsi artıq genotipik potensialın sərf olunması ilə əlaqədardır. Şərait kəskin dərəcədə dəyişildikdə və modifikasiya dəyişikliyi potensialı kifayət etmədikdə böyğk genotipik dəyişkənlik ehtiyatı olan heterozioqot populyasiyalar adaptiv rekombinantların daha geniş spektrinin alınması hesabına homozioqotlara nisbətən yeni şəraitə daha yğksək uyğunlaşma qabiliyyətinə malik olurlar.

Təbii populyasiyalar yaşadıqları ətraf məhətdə məxtəlif amillərin təsirinə məruz qalır, bu da rekombinatların və məxtəlif genotipik adaptasiyaların saxlanılmasına səbəb olur. Səni şəraitdə modifikasiya dəyişkənliyinin amplitudu xeyli azalır. Nəticədə, sonuncuların ətraf məhətdən asılılığı artır, davamlığı isə azalır.

5.2. Məxtəlif məhitlərə adaptasiyalar

Ontogenetik adaptasiya modifikasiya dəyişkənliyinin hesabına baş verir, orqanizmin dinamik, funksional, melabolik dəyişkənliyini güstərir və fərdi inkişaf zamanı orqanizmin uyğunlaşma imkanlarını təmin edir. Adaptiv modifikasiya orqanizmin birinci sınağı kimi baxılır və orqanizm onun küməyi ilə ətraf

mğhitdən daha səmərəli istifadə etmə imkanlarını yoxlayır. Əks halda dəyişkənliklər məqsədəuyğun olmur və qeyri-normal xarakter daşıyır. Modifikasiya dəyişkənliyi ətraf mğhit amillərinə qarşı lazımı reaksiyaları təmin edə bilmədikdə, genotipik adaptasiya baş verir.

Orqanizmlərin təkamülg prosesində «adaptasiyaların arasıkmədən dəyişilməsi «adaptasiomorfoz», orqanizmlərin xarici mğhitin yeni şəraitinə uyğunlaşması nəticəsində əmələ gələn xğsusi adaptasiyalarını «adaptasiogenezz» terminləri ilə ifadə edilir.

Bir zox canlılarda spesifik, ğmumi, genotipik və populyasiya adaptasiya tiplərini qeyd olunur. Əgər spesifik adaptasiya genotipin mğəyyən məhdud şəraitdə yğksək məhsuldarlığını təmin edirsə, ğmumi adaptasiya (yaxud fenotipik dəyişkənlik) mğxtəlif mğhitə qarşı adaptivliyi yə bir sıra fenotiplərin əmələ gəlməsini mğmkğn edir. Spesifik populyasiya adaptasiyası mğəyyən mğhit şəraitində heterogen populyasiyalara mənsub olur, populyasiya komponentləri arasında qarşılıqlı əlaqələrlə mğəyyən olunur. Ğmumi populyasiya adaptasiyası heterogen populyasiyanın mğxtəlif mğhitə uyğunlaşmasını və mğxtəlif şəraitdə stabil məhsuldarlığı təmin etmə qabiliyyətini güstərir.

Genotipik adaptasiya yeni reaksiya normasının əmələ gəlməsini, fərdin və ya populyasiyanın yeni ekoloji şəraitə uyğunlaşmasını təmin edir. Təbii sezmə nəticəsində adaptiv genotipik dəyişikliklər nəsilər boyu toplanaraq filogenetik adaptasiyaları əmələ gətirir.

Filogenetik adaptasiya orqanizmlərin və populyasiyaların ətraf mğhitin uzun mğddətli dəyişkənliyinə qarşı yeni reaksiya normasının, yəni yeni genotipin əmələ gəlməsi ilə nəticələnir və uyğunlaşma prosesini təmin edir.

Təkamülg zamanı orqanizmlərdə daima mğhğm əhəmiyyətli olan adaptiv əlamətlərin akkumulyasiyası baş verir və universal tipli adaptasiyalar təkamülg prosesində son dərəcə dayanıqlı olur.

Yeni şəraitə uyğunlaşma niodifikasiya və genotipik dəyiş-kənlikləri hesabına, yəni fizioloji-biokimyəvi əlamətlərin dəyişilməsinin, həmçinin təbii və sğni sezmə zamanı yeni reaksiya normalarının əmələ gəlməsi nəticəsində yaranır.

Adaptiv effekt təkamül prosesində yaranaraq, nüvdən, sortdan, cinsdən asılı olur və hər bir həyat səviyyəsində: submolekulyar, molekulyar, hğceyrə, toxuma, fərd, populyasiya, nüv daxilində əldə edir. Genotipik adaptasiya orqanizmin bğtövlğkdə genotip səviyyəsində mğhitə uyğunluğunu xarakterizə edir. Məlumdur ki, orqanizm sadəcə genlərin cəmi olmayıb, genetik sistem şəklində formalaşır. Yəni mğxtəlif ğzvlər bir-birinə uyğun gəlirsə, həmin orqanizm müvcud mğhit ğzgən uyğun hesab edilə bilər. Koadaptasiyanın əsasını mğxtəlif korrelyasiyalar təşkil edir ki, bu da ontogenetik differensiasiyayı tənzimləyir. Beləklə, adaptasiya ilk nüvbədə ontogenetik səviyyədə baş verir, lakin hər bir orqanizm biosferdə təcrid olunmuş şəkildə yox, populyasiya və ya nüv sistemində müvcud olur. Təkamül prosesində adaptiv reaksiyaları idarə edən genlər bloklarda birləşir ki, bu cğr gen qrupları koadaptiv gen blokları adlanır. Qeyd etdiyimiz kimi adaptasiya populyasiya və ya nüv səviyyəsində də baş verir.

Populyasiya-nüv adaptasiyaları populyasiya və ya nüv səviyyəsində baş verir, yəni bu tip adaptasiyalar populyasiya və ya nüv hğdudunda fərdlərin qarşılıqlı təsirində təzahğr edir. Populyasiya (nüv) uyğunlaşmalarına cinsiyyət prosesini, heteroziqotluğu, genetik homeostazı, populyasiya sıxlığını və s. misal ğüstərmək olar. Populyasiyanın zoxalması, fərdlərin yaşama mğddəti, mğxtəlif davranış formaları populyasiya-nüv adaptasiyaları tipində formalaşır. Burada mğhğm rolu nüvdaxili rəqabət də oynayır.

Biogeosenotik adaptasiyalar isə biogeosenozda mğxtəlif nüvlərin qarşılıqlı təsirində təzahğr edir və onların birlikdə yaşamasına kümək edir. Biogeosenotik mğhit biosenozda abiotik amillər fonunda mğxtəlif bitki, heyvan və mikroorqanizmlərin qarşılıqlı təsiri nəticəsində əmələ gəlir. Biosenozlarda nüvlərin qarşılıqlı təsiri mğxtəlif formalarda müvcud olur: amensalizm,

komensalizm, protokooperasiya, mutalizm, yırtıcılıq, parazitlik, saprofitlik və s. nüvlərarası adaptasiyalar nəticəsində yaranır.

Göstərilən adaptasiya tipləri arasında kəskin fərq qoymaq olmaz. Onlar bir-birilə sıx əlaqədardır. Belə ki, fərdlər populyasiyada, populyasiyalar mğəyyən biosenozda müvcud olur. Biosenozun növ tərkibi nüvlərarası mğnasibətlərin xarakterini mğəyyən edərək, həm genotipik, həm də populyasiya mğhitinə təsir göstərir: təbii sezmə populyasiyaya təsir göstərir və nəticə olaraq biosenotik mğhit dəyişilir. Biosenotik mğhitin dəyişilməsi buradakı nüvlərarası mğnasibətlərin xarakterini dəyişdirir. Bəğtəgn bunlar isə mğxtəlif mğhitdə adaptasiyaların vaxtaşırı dəyişilməsinə səbəb olur.

5.3. Plastiklik, stabillik, homeostaz və buferlik

Adaptasiya formaları zox mğxtəlifdir. Ayrı-ayrı genotipləri və populyasiyaları təsvir edərkən zox zaman plastiklik, davamlılıq, stabillik, homeostaz, kanalizasiya, buferlik kimi göstəricilərdən istifadə edirlər.

Plastiklik zox zaman adaptiv xarakter daşıyır və mğhit dəyişdikdə orqanizmin dəyişmə qabiliyyətini xarakterizə edir. Əlamətin plastikliyi, əsasən, fizioloji xarakter daşıyır; əlamətə, ətraf mğhitin təsirinə və istiqamətinə güvrə spesifik olur; genetik sistem tərəfindən idarə olunur; sezmə nəticəsində tamamilə dəyişilə bilər. Plastikliyi modifikasiya dəyişkənliyi kimi ətraf mğhitin orqanizmin mğəyyən inkişaf mərhələlərinə spesifik təsiri kimi hesab etmək olar. Plastiklik dominantlıq kimi genotipik dəyişkənliyi gizli saxlayaraq fenotipik eyniliyi təmin edir. Mğxtəlif əlamətlərin plastikliyi arasında qarşılıqlı əlaqələr yaranır və zox vaxt bir əlamətin daha artıq plastikliyi digərinin stabilliyini təmin edir. Əlamətlərin plastiklik səviyyəsi eyni genotipin mğxtəlif mğhit şəraitində istifadə oluna bilməsini göstərir. Qeyd etmək lazımdır ki, ən mğhəgm genetik, biokimyəvi, fizioloji, həmçinin morfoloji quruluşların stabilliyinin saxlanması, adətən, kizik və əhəmiyyəti az olan dəyişkənliklərin hesabına baş verir.

Stabillik (mğəyyən əlamətin sabit qalması). Bəzi əlamətlər gəzgn stabillik daha artıq adaptiv əhəmiyyət kəsb edir. Məsələn, bitkilərdə toxumun, zizəklərin ülzəsgnə və quruluşunun, mikrobardan biokimyəvi xassələrin sabit qalması daha əlverişlidir. Zarpaz tozlanan bitkilərdə zizəyin quruluşu dəyişildikdə tozlanma prosesi pozula bilər. Beləliklə, yğksək adaptasiya həm yğksək, həmçinin zəif stabilliklə əlaqədar ola bilər. Ontogenez zamanı adaptasiya mğəyyən dərəcədə baş verən modifikasiya dəyişkənliyi, plastiklik və stabillik hesabına təmin olunur. Yeni plastiklik və stabillik səviyyəsinin yaranması gəzgn yeni genetik variantların (reaksiya normasının) əmələ gəlməsi tələb olunur.

Homeostaz termini ilk dəfə olaraq 60-cı ildə Bernar adlı alim tərəfindən elmə daxil olunmuşdur. Homeostaz üz nisbi sabitliyini saxlayan və o pozulduqda daxili tənzimlənmə mexanizmləri ilə bərpa olunan sistemdir. Homeostazın inkişafı orqanizmin ontogenezi zamanı ətraf mğhit şəraitinin dəyişkən olmasına baxmayaraq fizioloji proseslərinin sabit saxlanılmasına səbəb olur. Genetik homeostaz isə ətraf mğhitin, yaxud sğni sezmənin təsirinə baxmayaraq populyasiyada genlərin sıxlığının dəyişilməsi hesabına dinamik sabitliyin saxlanılması və təbii sezmənin təsiri nəticəsində əlamətin əvvəlki vəziyyətə qayıtmasıdır. İlk olaraq genetik homeostaz hadisəsi 1978-ci ildə N.P.Dubinin tərəfindən əsaslandırılmışdır. O, genetik homeostazı ətraf mğhitin dəyişkən şəraitində və təbii sezmənin təsiri nəticəsində populyasiyada genlərin nisbi sıxlığının saxlanılması kimi xarakterizə etmişdir. Genetik homeostaz populyasiyada olan genetik variabelliklə əlaqədardır, genofondun sezməyə qarşı mğmkgn reaksiya dərəcəsini təyin edir və populyasiyada mğəyyən əlamətə olan təzyiqin azalması ilə onun əvvəlki vəziyyətə qayıtma potensialını təmin edir. Genetik homeostazın müvcudluğuna gürə populyasiya ətraf mğhitin təsirinə qarşı tezliklə reaksiya göstərmir. Populyasiyanın ətraf mğhitin təsirinə qarşı davamlılığı və genetik sisteminin tarazlıq vəziyyətində saxlanılması «genetik inersiya» adlanır. Hər bir orqanizmin təkamgldə əldə etdiyi mğvəffəqiyyəti ətraf mğhitin dəyişkən şəraitinə bax-

mayaraq, genotipin stabil vəziyyətdə saxlanılması və yeni, selektiv əhəmiyyətli genotiplərin hesabına bərpa olunmasıdır. Ümumi homeostaz hadisəsinin bir hissəsi inkişafın kanalizasiyasıdır.

Buferlik termini sistemin inkişafının ilk və sonrakı mərhələlərində baş verən dəyişikliklərin aradan qaldırılmasını və standart fenotipin bərpa olunmasını xarakterizə edir. Yəni fərdi inkişafın hər hansı bir mərhələsində dəyişkənliyin baş verməsinə baxmayaraq, daxili tənzimədi mexanizmlər fəaliyyətə başlayır və standart lazımi fenotipin əmələ gəlməsini təmin edir. Buferlik genetik sistemi müəyyən vəziyyətdə saxlayır və fenotipi təsadüfi pozğunluqlardan qoruyur. Bu zaman genetik cəhətdən fərqlənən müxtəlif fərdlər standart fenotipin formalaşmasına meyillik göstərir.

Plastiklik, sabitlik, buferlik genetik cəhətdən müəyyən olunan, populyasiyanın davamlılığını təmin edən və bəstən canlılara bitki, heyvan və mikroorqanizmlərə xas olan əlamətlərdir. Həmin terminləri daha dəqiq təsəvvür etmək üçün onları ontogenez və filogenez proseslərinə tətbiq etmək lazımdır. Ontogenezdə həmin göstəricilər orqanizmin modifikasiya hesabına dəyişilməsini xarakterizə edir. Filogenezdə isə orqanizmlərin adaptiv imkanları nəsillərin nüvbələşməsi prosesində mutasiyaların və rekombinasiyaların hesabına yeni genetik variasiyaların əmələ gəlməsi nəticəsində təzahür edir.

5.4. Mutasiyaların adaptasiyada rolu

Mutasiyalar onları daşıyan fərdlər üçün zərərlikdən və ya faydalılığından asılı olmadan meydana gəlir. Yeni əmələ gələn mutasiyalar daha çox mənfi xarakter daşıyır və təbii seçmənin təsirinə məruz qalır. Populyasiyada daha sıx rast gəlinən allellər adaptiv xarakter daşıyır və selektiv üstünlüğüne görə orada geniş yayılır. Bir sıra alimlərin mülahizəsinə görə hər bir yeni mutasiya, yəqin ki, populyasiyanın tarixində nə zamansa

əmələ gəlmiş olur, lakin mənfi təsirlə əlaqədar ya aşağı sıxlıqda saxlanılır, yaxud da təbii sezmə tərəfindən eliminasiya olunur.

Mutasiyaların təsir xarakteri yəni zərərli və ya faydalı olması yalnız mğəyyən mğhit şəraitində mğəyyən olunur. Məsələn; tğk ürtğyğğn artması Alyaskada yaşayan məməlilərin populyasiyası gğğn faydalı olub, Florida populyasiyalarında mənfi sezməyə məruz qalacaq. Antibiotiklərə davamlıq qazanan bakteriya antibiotik olan mğhitdə rahat inkişaf edir.

Piqmentasiyanın artması tropik Afrikada yaşayan insanlar gğğn faydalıdır, belə ki, tğnd dəri orqanizmi gğğnəşin ultrabənövşəyi şüalarından qoruyur, lakin Skandinaviyada azıq rəngli dəri gğğnəş şüasının təsirlə baş verən D vitaminin sintezinə şərait yaradır. Bakteriyalarda piqmentin əmələ gəlməsi onların gğğnəşin öldğğğcğ təsirindən qoruyur.

Mikroorqanizmlərin mğxtəlif preparatlara qarşı davamlılığına və auksotrofluğuna səbəb olan mutasiyaların adaptiv dəyəri onların yaşadığı mğhit ilə təyin olunur, auksotroflar qida maddələri ilə zənginləşdirilmiş şəraitdə zoxalaraq yeni nüvlərin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Məsələn; populyasiyalarda adaptiv xarakter daşıyan inversiyaların əhəmiyyəti təbii sezmə zamanı xromosomların inversiya olunan hissələrində adaptiv xarakterli gen komplekslərinin əmələ gəlməsindən ibarətdir; həmin əlamətə gürə homoziqotlar mğhitin spesifik şəraitinə qarşı uyğunlaşma imkanlarına malik olurlar. Adaptasiya gğğn əhəmiyyəti olan mutasiyaların zoxu tamamilə yeni tiplər əmələ gətirmir, lakin alınan variantlarda adaptivlik ehtiyatını artırırırlar.

Məlumdur ki, mutasiyalar üz təsirinə gürə letal, neytral və mğsbət olur. Mutantların adaptiv dəyərini təyin edərkən, mğəyyən edilib ki, mutantların 99%-nin adaptiv dəyəri azalır, yalnız 0,1-0,2%-i valideyn formalardan gğğn olur. Lakin mutantlar həm homoziqot, həm də heteroziqot halda yğksək generativ və vegetativ məhsuldarlığa malik olurlar. Baxmayaraq ki, mutasiyaların əksəriyyəti ətraf mğhit amillərinə qarşı genotiplərin davamlılığını azaldır, hesab olunur ki, mutabilliyin xarakteri və səviyyəsi nüvğn adaptiv xğsusiyyətini xarakterizə edir .

Kizik effekti olan mikromutasiyalar kəmiyyət əlamətlərinin. o cəmlədən populyasiyaların uyğunlaşmasının genetik variabelliyini artırır. Cinsi yolla zoxalan orqanizmlərdə genlərin rekombinasiya imkanları zox genişdir, lakin canlı orqanizmlərdə baş verən mutasiyaların əsas mənbəyi gen mutasiyalarıdır. Orqanizmlərdə spontan mutasiyaların sıxlığı təxminən 10^{-5} -ə bərabərdir, lakin bu rəqəm 10^{-4} -dən 10^{10} -dək dəyişilə bilər. Mutasiyalar əlamətlərin təsadüfi, istiqaməti olmayan dəyişiklikləri ilə nəticələnir, bunların yalnız az hissəsi təbii və sğni sezmə prosesində saxlanılır. Mutasiyalar xromosom və genom səviyyəsində də baş verir.

Adətən, genotipik dəyişkənliklər fərdlərin zarpazlaşma və həyatilik imkanlarını azaldır, dülsğzlğyə səbəb olur. Lakin bəzi xromosom dəyişiklikləri - translokasiyalar, inversiyalar, duplikasiyalar adaptivliyi artırır. Bu zaman yaşayış şəraitinə daha artıq uyğunlaşa bilən fərdlər əmələ gəlir və bunlar populyasiya daxilində normal büyyğğr, lakin minimal mğhitdə inkişaf edə bilər. Bakteriyalarda streptomisinə qarşı davamlılıq əmələ gətirən mutasiyalar yalnız mğhitdə streptomisin olduqda faydalı olur.

Göstərilən misallardan aydın gürğğr ki, mutasiyaların adaptivliyi yaşayış şəraitindən asılıdır. Yeni əmələ gələn mutasiyalar fərdlərin uyğunlaşmasına və yaşayış mğhitini mənimsəməsinə daha zox imkan yaratdıqda selektiv gğstğnlğk təşkil edir. Yaşayış şəraiti dəyişdikdə populyasiyaların uyğunlaşması optimal səviyyədə aşağı olur və onlara mğhit tərəfindən yeni tələblər irəli sğrğlğr. Gğman olunur ki, yeni əmələ gələn formalar adaptiv imkanlarının artıq olmasına gürə mğhitin mənimsənilməsində daha mğhğm rol oynaya bilər. Təkamğl tarixi göstərir ki, xarici mğhitdə baş verən qlobal dəyişikliklər canlıların təkamğlğndə mğhğm rol oynayır.

Mutantların sğni alınması da orqanizmlərin mğxtəlifliyini xeyli artırır. Seleksiyada ətraf mğhit amillərinə qarşı adaptasiya imkanlarını artıran mutasiyalar mğhğm əhəmiyyət kəsb edir. Mutantlarda zox zaman reaksiya norması dəyişilir. Mğxtəlif ekoloji şəraitdə mutantları yetişdirdikdə mutant genin fenotipik

effektini dəyişmək mümkündür. Bəzi alimlərin mülahizəsinə görə adaptiv potensialın artmasında daha böyük rol mikromutasiyalar oynayır. Adaptiv potensialı daha yüksək olan genetik variantların yaradılmasında xüsusi diqqət fermentativ sistemlərə toxunan fizioloji mutasiyaların induksiyasına yetirilir. Rapoportun fikrinə görə yeni fizioloji mutasiyaların alınması makromutasiyalara nisbətən 10 dəfə yüksək olur və nüvə müxtəlifliyi səviyyəsində hər yeni mutasiyaya 750 yeni fizioloji mutasiya düşür. Beləliklə, yüksək adaptivliyə malik olan yeni genetik variantların yaranmasında əsas yeri ferment sisteminə təsir edən fizioloji mutantların alınması tutur.

Genotipik dəyişkənliyi artıran əsas mexanizmlərdən biri poliploidiya və aneuploidiyadır. Bir sıra tədqiqatlar nəticəsində müəyyən olunmuşdur ki, təbii şəraitdə poliploidlər daha davamlı olub, yayılma arealının ən ucaq sahələrində yerləşirlər. Bu isə poliploidlərin daha artıq uyğunlaşma qabiliyyətinə malik olmaları ilə izah olunur. Məlumdur ki, əlverişsiz iqlim şəraitində diploid nüvələr məhv olduğu halda, poliploid formalar daha davamlı olaraq yaşayır.

Poliploidlər bir sıra əlamətlərinə, o cümlədən adaptiv potensiala görə diploidlərdən üstünlüklər. Bu səbəbdən bir zox mədəni bitkilər səni yolla poliploid səviyyəsinə keçirilir. Ən əhəmiyyətli mədəni bitkilərin əksəriyyəti: buğda, vələmir, tritikale, hind darısı, kartof, şəkər qamışı, pambıq, gavalı, ananas, banan, tütün və s. spontan poliploidlərdir. Bu hal mikroorqanizmlərdə ümumi göstərir.

Poliploidyanın əsas üstünlüklərindən biri isə hibridlərdə daha davamlı kombinasiyaların əmələ gəlməsinə və zox zaman heterozis effektinin və homeostaz vəziyyətinin yaranmasına səbəb olmasıdır.

Poliploidyanın adaptiv əhəmiyyətini göstərən tədqiqatlar, adətən, bu hadisənin mexanizmlərini azıqlamağa cəhd edir, zox zaman bunu poliploid hüceyrələrdə DNT-nin yüksək səviyyədə olması ilə əlaqələndirirlər. Sparrow və Naymarın (1976) minə qədər virus, gübələk, bakteriya, bitki, heyvan hüceyrələrini təd-

qiq edərkən mğəyyən etmişlər ki, orqanizmlərin daha mğrəkkəb quruluşu və funksiyaları DNT-nin miqdarının artması ilə mğşayət olunur, əgər viruslarda nukleotidlərin sayı 13×10^3 -dğrsə, eukariotların haploid dəstində həmin rəqəm 40×10^{11} -ə bərabərdir. Tədqiqatlar göstərir ki, təkamül zamanı yaranan bioloji mğrəkkəbliyin artması genomun ülzğsğnğn artması ilə əlaqədardır.

Həmin mğlahizələrə güərə DNT-nin miqdarının yğksək olması ətraf mğhitin bühran şəraitində və həyat tsiklinin mğxtəlif fazalarında mğəyyən ferment və zğlların artması ilə selektiv gštğnlğyg təmin edir . Lakin poliploidlərin gštğnlğyg yalnız genomun ülzğsğnğn artması ilə izah olunmur.

Poliploidiya genlərin geniş divergensiyasına, genetik heterogenliyin və heterozisin mühkəmləndirilməsinə imkan yaradır. Təbiətdə və seleksiyada hibrid materialın əsasında yaranan poliploidlər yayılma və sezmədə gštğnlğk təşkil edir. Hibridləşmə və ya mutasiyaların hibrid effekti-poliploidlərdə əmələ gələn heterozis vəziyyətinin əsas səbəbidir. Bununla əlaqədar olaraq heterozis problemlərinin həllində poliploid orqanizmlərin yğksək həyatiliyinin və qğvvəsinin səbəblərinin mğəyyən olunmasına xğsusi diqqət yetirilir.

Heteroziqotluğun yaranmasında mğhğm rolu avtopoliploidiya, yəni eyni genomun artması oynayır. Diploidlərdə bir cğt xromosoma güərə parzalanma 3:1 nisbətində baş verir: 1AA:2Aa:1aa. AAaa tetraploidlərinde gğz tip qamet hazırlanır: 1AA:4Aa:1aa və parzalanma 35:1 nisbətində baş verir.

Poliploidiya hğceyrə səviyyəsində də baş verir. Buna hğceyrə poliploidiyası deyilir. Eukariotik orqanizmlərdə bir sıra əsas funksiyaları daşıyan, qidalanmada və daxili ifrazat vəzilərinin fəaliyyətində iştirak edən hğceyrələr zox zaman poliploid olur. Poliploidianın bu tipi endomitoz zamanı meydana zıxır və endopoliploidiya adlanır. Heyvanlarda sinir sistemi, qaraciyər və digər bəzi hğceyrələrində, habelə funksional cəhətdən yğksək aktivliyi olan başqa hğceyrələrdə ploiddliyin səviyyəsi və DNT-nin miqdarı dəfələrlə artmış olur. Bitkilərdə tozluqların divarını ürtən hğceyrələrdə, kükğn uc hissəsində, ehtiyat və ifrazat toxu-

malarında poliploidlik səviyyəsi yüksək olur. Bu hadisə yeni ploidlik dərəcəsinin və həcyrə DNT-sinin artması təkamül prosesində əmələ gəlmiş bir uyğunlaşmadır ki, həmin həcyrələrin yüksək həyat fəaliyyətini təmin edir. Poliploidiya hadisəsi yaşlanma ilə əlaqədar elə həcyrələrdə baş verir ki, orada mitoz prosesi tədricən sünmüş olur. Bu zaman həcyrə populyasiyası əksər hallarda differensasiya olunmuş və bəzən zədələnmiş həcyrələrdən ibarət olur. Həmin həcyrələrdə həyat fəaliyyətini lazımi səviyyədə saxlayan yeganə mexanizm poliploidləşmə prosesidir.

Plazmidlərin, episomların və simbiontların kəşfi sitoplazmanın genetik sistemlərinin mğhəm dəyişənlik mənbəyi kimi istifadə edilməsinə imkan yaratdı. Sitoplazmanın genetik sistemləri bir sıra əlamətlərə nəzarət edir və genotipik dəyişkənliyin potensial ehtiyatı kimi istifadə oluna bilir. Bəzi gübələklərdə və bakteriyalarda xromosomdankənar irsiyyət elementləri onlara ətraf mğhitə davamlıq verir.

5.5. Rekombinasiyaların adaptasiyada rolu

Genotipik dəyişkənliklərin əsas mənbələrindən biri rekombinasiyalardır. Rekombinasiyalar bğtöv xromosom səiyyəsində, xromosomlararası mğbadilədə-homoloji (krossinqover) və qeyri-homoloji (translokasiya), xromosom lokusları arasında, nukleotidlər arasında (gendaxili krossinqover, konversiya) baş verir. Rekombinasiya nəticəsində əmələ gələn variabellik yeni adaptiv formaların yaranmasına səbəb olur.

Yeni rekombinasiyaların alınmasında tətbiq olunan əsas ğsul (nüvdaxili və nüvarası) hibridləşmədir. Bir nüvğn mğxtəlif populyasiyaları arasında baş verən mğbadiləni Mayr (genlərin axını) termini ilə, bir nüvğn genlərinin digərlərinin gen kompleksinə daxil olmasını - introqressiya (introqressiv hibridləşmə) adlandırmışdır. Hibridləşmə genlərin parzalanması, rekombinasiyası və yeni genetik variantların alınması hesabına nüvlərin adaptiv potensialını artırır.

Məxtəlif tipli rekombinasiyaların, o cümlədən, meiotik-mitotik, xromosomlararası-genlərarası-gendaxili, homoloji-heteroloji, resiprok-qeyri-resiprok rekombinasiyaların məxtəlif sinif orqanizmlərin təkamülündə rolu eyni deyil, onlar sıxlığına, genetik cəhətdən nəzarət olunmasına əlamətlərin fenotipik təzahürünə görə fərqlənilir. Məxtəlif tipli rekombinasiyaların sırasındakı ən mühüm rol krossinqover oynayır. Krossinqoverin mexanizmi haqqında məxtəlif fərziyyələr irəli sürülür, bunlar haqqında ətraflı məlumat ümumi genetikə dərslərlərində verilmişdir. Lakin son zamanlar krossinqoverin əsas mexanizmi kimi daha çox «qırılma-birləşmə» modeli qəbul olunur.

Həmin modelə əsasən məxtəlif enzimlərin iştirakı ilə və ardıcıl olaraq DNT zəncirinin qırılması, degradasiyası, birləşməsi və reparativ sintezi baş verir. Bu proseslər nəticəsində əmələ gələn hibrid DNT molekulunda rekombinasiyalar baş verir.

Rekombinasiya prosesinin ümumi intensivliyi meyozun mərhələlərinin gedişini, xromosomların konyugasiyasını, xiasmaların əmələ gəlməsini idarə edən genetik sistemin nəzarəti altında, həmçinin rekombinant genlərin iştirakı ilə yerinə yetirilir.

Genotipik dəyişkənlik mənbələrindən biri mitotik krossinqoverdir. Məlum olduğu kimi krossinqover meyoza homoloji xromosomlar arasında baş verir. Mitotik krossinqover isə somatik hüceyrələrdə baş verir və meiotik krossinqoverə nisbətən 1000 dəfə seyrək olur. Aparılan tədqiqatlar nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, mitotik krossinqover genotipik variabelliği artıraraq adaptiv potensialın genişlənməsində müəyyən rol oynayır. Çox zaman həqiqi gen mutasiyalarının krossinqoverdən seçilməsi zəiflik təşkil edir. İntroqressiya zamanı əmələ gələn «mutasiya» hesab olunan dəyişikliklər həqiqətdə krossinqoverin nəticəsi ola bilər. Hibridləşdirilən formalar nə qədər filogenetik cəhətdən uzaq olsalar yeni morfoloji kənarlanmaların krossinqoverin hesabına əmələ gəlmə ehtimalı artır. Uzaq hibridləşmə zamanı krossinqover «mutasiya» dəyişkənliyi mənbəyi olaraq qeyri-bərabər mübadilənin hesabına əmələ gələn duplikasiya və deleksiya ilə nəticələnə bilər.

Mutasiya və rekombinasiya proseslərində əlaqələrin yaranmasına drozofildə və başqa orqanizmlərdə müvcud olan mutatorgenlər təsir göstərir. Hesab olunur ki, rekombinasiya və reparasiya proseslərinə nəzarət edən genlər mutator xassələrə malik ola bilər.

Mikroorqanizmlərdə reparasiya-rekombinasiya proseslərinin ayrı-ayrı mərhələlərinə təsir göstərən spontan mutasiyalarının sıxlığı ilə rec genləri arasında qarşılıqlı əlaqələr qeyd olunmuşdur. Rekombinasiyaların nəzarət sisteminə daxil olan genlərin mutasiyası mutabilliyi artırır. Bir zox bitkilərdə meyoz prosesinə nəzarət edən zoxlu meimutasiya məğəyyən olunmuşdur. Baker və əməkdaşları (1976) qeyd edirlər ki, mutasiyalar meyozda və mitozda rekombinasiyaların sıxlığına, reparasiya proseslərinə təsir göstərə bilər və rekombinasiya prosesinin mutasiyalara qarşı həssaslığını artırır. Onlar hesab edirlər ki, induksiya olunmuş mutageniz rekombinasiya aktivliyinin səviyyəsi ilə təyin olunur. Mutagen faktorların bir zoxu mutasiya, rekombinasiya, o cümlədən translokasiya əmələ gəlirə bilər.

Populyasiyalarda rekombinasiyaların yoxluğu zərərli mutasiyaların sayını (mutasiya yığkığı) artırır. Məsələn, populyasiyaların bəzi fərdlərində məğəyyən səbəbə görə genomun bir sahəsində rekombinasiyaların dayandırılması zərərli mutasiyaların toplanmasına və nəticədə genetik inert zonaya zəvrilməsinə səbəb ola bilər.

Hesab olunur ki, meyoz təkcə ali orqanizmlərdə deyil, bəzi mikroorqanizmlərdə də ontogenezi zamanı toplanmış kətləvi mutasiya dəyişikliklərini reparasiya edərək «cavanlaşma» prosesini təmin edir. Gəman etmək olar ki, analoji rolu ali orqanizmlərin ontogenezinə mutasiyaların qarşısını alan mitotik krossinqover oynayır.

Genotipik dəyişkənliyin əsas mənbələrindən biri gendaxili rekombinasiyalardır. Gendaxili rekombinasiyaların qeyri-resiprok prosesi «gen konversiyası» nəticəsində baş verir və krossinqoverin dayandırılmasına və başlanmasına təsir edir. Gendaxili rekombinasiyalar populyasiyada lokuslar arasında baş verən re-

kombinasiyalardan fərqlənir. Lokuslararası rekombinasiya nəticəsində müvcud olan gen məhsullarının yalnız yeni genotipik kombinasiyaları, gendaxili rekombinasiyalar zamanı isə yeni gen məhsulları əmələ gəlir. Gendaxili rekombinasiyalar yeni allellərin əmələ gəlməsini standart mutasiya prosesinə nisbətən bir neçə dəfə sürətləndirir və bu zaman müxtəlif əhəmiyyətli yeni genetik variantlar alınır. Gendaxili rekombinasiyalar nəticəsində əmələ gələn genetik variantlar populyasiyaların üzləşməsindən, seçmə sistemindən və digər faktorlardan asılı olaraq müxtəlif adaptiv əhəmiyyətə malik olur.

5.6. Adaptasiyanın genetik təbiəti

Adaptasiyanın genetik təbiəti iki əsas xüsusiyyətlə:

- 1) adaptiv reaksiyaların inteqrasiyası (birliyi) və
- 2) bioloji sistemlərin heterogenliyi, xüsusilə orqanizmlərin heteroziqotluğu və populyasiyaların genetik polimorfizmi ilə xarakterizə olunur.

5.6.1. Adaptiv reaksiyaların inteqrasiyası

Orqanizm və mühit arasında müvazinət yaradan əsas faktor təbii seçmə prosesidir. Təkamül və populyasiya genetikası sahəsində aparılan tədqiqatlar göstərmişdir ki, təbii seçmə ayrı-ayrı əlamətlərə görə deyil, orqanizmin ümumi uyğunlaşma qabiliyyətinə görə baş verir.

Orqanizm və onun genetik sistemi bütöv bir varlıqdırsa da onun daxilində olan hər bir sistem ayrılıqda öz quruluşu və fəaliyyətinə görə fərqlənir. Hər bir əlamətin, o cümlədən adaptivliyin inkişafı bütöv genomdan asılıdır. Genomun fəaliyyəti isə ayrı-ayrı genlərin qarşılıqlı təsiri altında baş verir.

Z. Darvin (1939) korrelyasiyaların seyrli qanunlarını ali orqanizmlərdə izləyərək yazmışdır: «...Həmin ifadə ilə mən orqanizmi böyümə və inkişaf zamanı bütöv bir sistem kimi təsəvvür edirəm, əgər onun bir hissəsində cəzi variasiyalar baş versə və

təbii sezmə nəticəsində bunlar saxlanılırsa, onda onun digər hissələri də modifikasiya olunur». Məlumdur ki, «Uyğunlaşma gəzən, adətən, bir əlverişli variasiya kifayət etmir, bunların bəttüv kombinasiyaları tələb olunur».

Zetverikov (1922) genlərin təsirinin birgə effektini güstərən ilk genetiklərdən biri olmuşdur. O qeyd etmişdir ki, «Fərd yalnız somaya güərə yox, hər genin təzahğrğnə güərə də bülğnməzdir». Qəbul olunub ki, «Orqanizmin hər geni, gürgnğr ki, bəttüv genetik kompleksə təsir güstərir və üz nüvbəsində onun təsirini hiss edir».

Orqanizmin bəttüvlğyğ problemi Şmalhauzenin işlərində də üz əksini tapmışdır. O qeyd etmişdir ki, ayrı-ayrı əlamətlər deyil, bəttüv orqanizmlər təkamğl edir. Şmalhauzen yazırdı: «Demək olar ki, hər bir əlamətin inkişafı bəttüv genomdan asılıdır, digər tərəfdən isə ayrıca bir genin dəyişilməsi, bir mutasiya bir əlamətin dəyişilməsi deyil, orqanizmin bəttüvlğkdə dəyişilməsidir». O, adaptasiyada gen bloklarının rolunu mğəyyən edən tədqiqatları qabaqlayaraq qeyd etmişdir ki: «Təkamğl prosesində zox zəif, lakin daima korrelyativ, yəni ğmumi əhəmiyyəti olan integrasiya mexanizmlərinin akkumulyasiyası baş verir».

Adaptiv reaksiyaların birliyi hal-hazırda molekulyar, submolekulyar, hğceyrə, toxuma, fərd səviyyəsində üyrənilmişdir.

Təkamğl prosesində genetik materialın integrasiyası mğxtəlif yollarla baş vermişdir. Genlərin xromosomlarda birləşərək ilişikli qrup əmələ gətirməsi və bununla əlverişli kombinasiyaların saxlanması həmin mexanizmlərdən biridir. Genlərin mğxtəlif tipli qarşılıqlı əlaqələrinin-allel genlərin (dominantlıq, natamam dominantlıq, resessivlik, kodominantlıq) və qeyri-allel genlərin (epistaz, komplementarlıq, polimeriya, pleyotropiya)-adaptiv reaksiyaların formalaşmasında mğhğm rolu vardır. Koadaptiv gen bloklarının əmələ gəlməsi orqanizmlərin və populyasiyaların adaptiv imkanlarını artırır.

Ətraf mğhitin mğxtəlif amillərinə, xəstəliklərə qarşı davamlılığı, zoxalma, nəsilvermə, biokimyəvi və s. əlamətləri, o cğmlədən adaptiv əlamətləri kodlaşdıran genlər birləşərək su-

pergenlər əmələ gətirir. Bitkilərdə koadaptiv genlər böyüməni, zizəkləməni, məhsul verməni, bəzi morfoloji əlamətləri və həmzinin davamlılığı idarə edir. Xəsusilə ekotipik adaptasiya böyükləşməyə bağlı qruplar və poligen sistemlərin hesabına baş verir. Bitkilərin qısa və uzun şüurluqluluq əlamətlərini təyin edən genlər sıx əlaqəli qruplar-supergenlər əmələ gətirir. Bitkilərin *Primula* cinsində supergenlərin əmələ gəlməsi və nəsil-dən-nəslə allellər dəstəsinin birlikdə ümumiləşməsi adaptiv fenotiplərin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Supergenlərə digər geniş məlum olan misal kimi balıqulağının rənginə və *Sepala nemoralis* ilbizinin gözündə zolaqların əmələ gəlməsinə nəzarət edən allellər lokusunu göstərmək olar. Bakteriyalarda supergenlər operon adlanır. Bir mürəkkəb biokimyəvi funksiyanın mürəkkəf mərhələlərini idarə edən, məsələn; triptofanın sintezinə nəzarət edən genlər zox zaman bir yerdə cəmləşərək genom daxilində sıx əlaqəli bloklar əmələ gətirir.

İnsanda supergenlərə misal olaraq hemoqlobin genlərinin klasterlərini göstərmək olar, a-tipli genlər polipeptid zəncirlərin bir tipini kodlaşdıraraq 30 min n.c. uzunluğunda sıx əlaqəli ardıcılıqlardan ibarət olub, 16-cı xromosomda lokallaşır. p-tipli genlər 60 min n.c. uzunluğunda ardıcılıqlardan ibarət birinci xromosomda əlaqəli qrup əmələ gətirərək ikinci tip polipeptid zəncirləri kodlaşdırır. İmmunoglobulin genləri də həmzinin klasterlər və ya supergenlər əmələ gətirir. 6-cı xromosomda yerləşən, histouyğunluq antigenlərini kodlaşdıran həmzinin bəzi oxşar funksiyaları yerinə yetirən HLA supergeni 4 lokusu əhatə edir.

Zəğallərin dəyişənliyi DNT-nin nukleotid ardıcılıqlarında mövcud olan fərqlərin yalnız bir hissəsini əks edir. Bunun bir nəzə səbəbi vardır, əsasları isə: kodonların sinonimik olması və kodlaşan amin turşularını dəyişdirməməsi və DNT-nin 90%-dən artığının translyasiya olunmamasıdır. Bunlara genlərarası nukleotid ardıcılıqları, həmzinin intronlar aiddir. Buradan genetik dəyişənliyin dərəcəsi haqqında ümumi bir nəticə çıxarmaq olar: amin turşularının dəyişənliyinə təsir göstərməyən DNT-nin nukleotid ardıcılıqlarında baş verən dəyişikliklər zəğalləyə

toxunan dəyişikliklər ilə mğqayisədə daha az adaptiv əhəmiyyət kəsb edir.

Zox zaman bəzi yğksək ixtisaslaşmış nüvlərdə adaptosio-genez iri koadaptiv gen bloklarının əmələ gəlməsi ilə nəticələnir. Bu cəgr krossinqoverdən azad olan gen blokları böyük ilişikli qrup əmələ gətirərək, hətta xromosom ülzğsğnə də zata bilər.

Supergenlər bir zox növ və cinslərə mənsubdur. Onlar təkamğlğn uzun sğrən düvrlərini xarakterizə edir. Hələ T.X.Morqan 1920-ci illərdə mğxtəlif növ drozofillərin genetik xəritəsinin oxşarlığını (sinteniya) qeyd etmişdi. Hal-hazırda mğəyyən olunmuşdur ki, məməlilərdə X- xromosomuna gürə şinteniya artıq 120 mln ildir ki, saxlanılır.

Ədəbiyyat məlumatlarına əsasən qan albuminlərinin genləri və D vitaminini birləşdirən qan zğlalını kodlaşdıran genlər insanlarda, toyuqlarda və atlarda 300 mln il ərzində ilişikli olaraq qalır. Dehidrogenaza lokusları drozifildə, balıqda, sizanda, qurbağada ilişikli olur.

Ğmumiyyətlə, təkamğl prosesində ali orqanizmlərin genetik sistemində mğhit haqqında «yaddaş bankı» yaranır. Həmin bankın əsas vahidləri ətraf mğhitin dəyişkən amillərinə qarşı orqanizmlərin adaptivliyini təmin edən koadaptiv gen bloklarıdır. Koadaptiv gen blokları adaptiv reaksiyalara nəzarət edir və bununla orqanizmin və onun adaptiv sisteminin bğtöv simasını təmin edir. Koadaptiv gen blokları mikroorqanizmlərdə ətraflı üyrənilməsə də onların rolunun bu canlılar gğzn də əhəmiyyətli olduğuna şübhə yoxdur.

5.6.2. Adaptiv reaksiyaların integrasiyasının genetik təbiəti

Adaptiv reaksiyaların birliyi canlı orqanizmlərin hər bir quruluş səviyyəsində təzahğr edir və mğxtəlif mexanizmlərlə idarə olunur. Bunun əsasını irsi amillərin funksional birliyi təşkil edir. İlk dəfə olaraq Dubinin (1948) bğtöv genetik sistemlərin təkamğldə integrasiyasını güstərmiş və onların qarşılıqlı mğnasibətə girərək optimal uyğunlaşan normal fenotiplər əmələ gə-

tirdiyini qeyd etmişdi. Dobzhansky (1945) drozofillərin təbii populyasiyalarında xromosomlarda ilişkili genlər kompleksini aşkar etmişdir. Həmin genlər kompleksi genotipin dəyişkənlik ehtiyatını əmələ gətirir. Krossinqover nəticəsində genlər arasında olan ilişiklilik pozula bilir və genlər sərbəst vəziyyətə keçir. Lewis (1950) mğəyyən məsafədə yerləşən genlər arasında «müvqə effektini» genlərin qarşılıqlı təsiri kimi izah edir. Genlərin birləşmiş komplekslərinin əmələ gəlməsi «inteqrasiya» və ya «koadaptasiya» adlanır. Genlərin koadaptiv sistemləri lokusların rekombinasiyası nəticəsində əmələ gəlir və bu zaman heteroziqotluğun artması adaptiv potensialın yüksəlməsinə səbəb olur. Genlərin bu cəgr birləşməsi təbii sezmə tərəfindən saxlanılır və nəticə olaraq tarazlaşdırılmış sistemlər əmələ gəlir. Bir sıra tədqiqatlar nəticəsində mğəyyən olunmuşdur ki, xromosomlar genetik informasiyanın uzlaşdırılması və genetik tənzimlənmə funksiyalarını yerinə yetirir. Mğxtəlif xromosomlarda yerləşən genlər arasında sıx funksional əlaqələr yaranır. Adaptiv reaksiyaların formalaşmasında mğhğm rolu genlərin epistatik təsiri oynayır. Bğtövlğkdə genetik materialın xromosomlarda yerləşməsi, genlərin ən faydalı kombinasiyalarının saxlanılmasında zox qğvvətli mexanizmdir. İnteqrasiyalaşmış gen komplekslərinin (iliskili poligenlərin blokları) subxromosom əmələ gətirməsi adaptasiyada mğhğm rol oynayır. Poligenlərin ilişkili qruplar əmələ gətirməsi populyasiyaların daha yğksək uyğunlaşmasını təmin edən ilkin şərtidir.

Bir zox tədqiqatçılar genlərin xromosomlarda zox mühkəm ilişkili qrup əmələ gətirməsini və əksər xromosomların me-yozun bğtğn mərhələlərində nəsildən-nəslə dəyişilmədən ütgrgilməsini və beləliklə, stabil quruluş əmələ gətirdiyini sğbut etmişlər. Həmin müvqə elektroforez ğsulu ilə üz təsdiqini tapmışdır.

Mğəyyən edilmişdir ki, dəyişkənliyə qarşı davamlı olan bir zox genlər tarazlaşmış komplekslərə daxil olur. Orqanizmlərin xarici mğhitin dəyişkən şəraitinə qarşı uyğunlaşması daha zox genlərin bğtöv kompleksindən asılıdır, nəinki funksional cəhətdən zox mğhğm rol oynayan ayrı-ayrı genlərin təsirindən.

Koadaptiv gen komplekslərinin digər göstənilməyən, onların genotipdə qeyri-adaptiv rekombinasiyaların qarşısını almasındadır.

Supergenlərin yaranması haqqında bir neçə fərziyyə irəli sürülmüşdür; Stebbinsə (1971) gübrə kariotipin assimetrik olması (xromosomların bir ziqninin uzun olması) və orada adaptiv ilişikli gen qruplarının yerləşmə ehtimalı, autbridinq və diploidlik yeni yaşayış şəraitinə qarşı uyğunlaşmağa imkan yaradır. Koadaptiv gen sistemləri təkamül zamanı inversiyaların, translokasiyaların, təkrar duplikasiyaların, qeyri-bərabər krossinqoverin hesabına əmələ gəlir. Təbii sezmə daha güclü təsirini bir zox lokuslarla nəzarət olunan kəmiyyət əlamətlərinə göstərir. Gəman olunur ki, adaptiv əlamətlərə 100 və daha zox lokus nəzarət edir. Həmin alimlərin mülahizələrinə gübrə poligenlər müəyyən şəraitdə supergenlər əmələ gətirir və təkamül zamanı koadaptiv gen sistemlərinin əmələ gəlməsi xarici mühitin dəyişkən şəraitinə qarşı adaptasiyaların yaranmasını təmin edir və bu zaman ekoloji şərait haqqında genetik sistemdə informasiya «yaddaş» əmələ gəlir.

Böhtüvlükdə genetik sistem böyümə, inkişaf və nəsil vermə proseslərini idarə etməklə bərabər, həm də mühitin spesifik xüsusiyyətləri haqqında informasiyanı toplayır və gələcəkdə həmin informasiyanın qəbul olunmasına və toplanmasına imkan yaradır.

5.6.3. Heterogenliyin adaptasiyada rolu

Adaptasiyanın genetik təbiətini xarakterizə edən digər xüsusiyyət orqanizmlərin və populyasiyaların heterogenliyidir. Bu hal üzgü mikrob populyasiyalarında daha zox göstərir. Orqanizmlərin və populyasiyaların genetik, morfoloji və biokimyəvi heterogenliyi (polimorfizmi) geniş yayılmışdır. Heterogenlik hər bir həyat səviyyəsində mövcuddur və adaptiv əhəmiyyətə malikdir. Təbii populyasiyalarda adaptiv əlamətlərin geniş genetik dəyişkənliyi hər zaman müşahidə olunur və onların genetik elastikliyi təmin edir. Orqanizmlərin heteroziqotluğu heterogenliyin ayrıca bir forması kimi qiymətləndirilir. Heteroziqotla-

rın yğksək adaptivliyi və heterozis effekti təkamül prosesində əmələ gəlmiş bir xəsusyyətdir. Məlumdur ki, adaptiv fenotip heteroziot genotiplərin əsasında əmələ gəlir. Adaptivlik mğxtəlif lokuslarda yerləşən genlərin epistatik təsirindən asılıdır və bir nezə cğt allelə gürə heteroziot olan genotiplərdə daha yğksəkdir. Bununla əlaqədar olaraq gen kombinasiyalarını heteroziot vəziyyətdə saxlayan sitogenetik mexanizmlər böyğk adaptiv əhəmiyyət kəsb edir.

Xromosom inversiyaları və translokasiyalar həmin mexanizmlərin əsas tipləridir. Heteroziotların yğksək adaptivliyi heterozis effekti kimi orqanizmlərin təkamüldəki inkişafının nəticəsidir.

Heteroziotların homoziotlarla mğqayisədə daha homeostatik olmasına baxmayaraq, bəzən elə homoziotlar müvcud olur ki, onlar mğəyyən mğhitə heteroziotlara nisbətən daha yğksək uyğunlaşmış olurlar, lakin onların həmin xəsusyyətləri məhdud bir şəraitdə təsir göstərir. Ətraf mğhit şəraiti dəyişildikdə isə heteroziotların homoziotlara nisbətən daha geniş adaptiv imkanları olur. Bu isə homoziotların eynitipli olması, homoloji lokuslarda hər iki allelin (AA və ya aa) eyni gen məhsulunu kodlaşdırması və beləliklə, ətraf mğhit dəyişikliklərinə qarşı birmənalı cavabı ilə izah olunur.

Uzun illər hesab olunub ki, genlərin əvəz olunması neytral xarakter daşıyır. Elektroforez şsulunun inkişafı ilə mğəyyən edilmişdir ki, təbii sezmə bir zox genlərə zəif təsir göstərir. Lakin mğəyyən olunmuşdur ki, populyasiyaların genofondunun dəyişilmə imkanları zox yğksək potensiala malikdir. Populyasiyalarda ətraf mğhit şəraiti dəyişilən zaman mğəyyən genlərin yeni kombinasiyaları və yaxud bir nezə nəsil ərzində yeni reaksiya norması olan genotiplərin əmələ gəlməsi mğmkğn olur.

Hal-hazırda hər bir populyasiyada gizli dəyişkənliyin böyğk ehtiyatının olması məlumdur. Göstərilmişdir ki, bir zox ali orqanizmlərdə funksional lokusların sayı 10^4 - 10^5 -ə yaxındır. Mğəyyən olunan genetik dəyişikliklərin sayı zox az olur, təxminən 1%-ə yaxın. İzofərmentlərin elektroforetik analizi göstər-

mişdir ki, drozofil, sizan və insan populyasiyalarında 50%-ə qədər lokuslar polimorfdur. Eyni zamanda fərdlərdə orta hesabla 10-30%-ə qədər heteroziqot lokuslar müvcuddur. Təbii populyasiyaların selektiv göstənilməsi 1%-ə qədər qiymətləndirmişdir. Hal-hazırkı məlumatlara görə həmin göstərici 20-30%-ə qədər olur. Bunun hesabına populyasiyaların dəyişkən şəraitdə tez bir zamanda adaptasiyası mümkündür. Onurğasız heyvanların təxminən 13%-i, onurğalılarda isə 6%-i lokuslarına görə heteroziqot ola bilər. Əgər həmin nəticələri bəzi genoma hesablasaq və nəzərə alsaq ki, hər bir orqanizmin genomu minlərlə və on minlərlə gen lokuslarından təşkil olunur, o zaman hər bir fərdin kəllə miqdarda müxtəlif qamət əmələ gətirmə potensialının olduğu aydın görünür. Məsələn, insan üçün həmin rəqəm 1065-dir. Bitki və heyvan izofermentlərinin elektroforez yolu ilə tədqiqi göstərmişdir ki, adaptiv fərqlər kəllə molekulyar dəyişikliklərin nəticəsi ola bilər.

Nüvələr daxilində genetik dəyişkənliklər çox genişdir və onların bir çoxu müxtəlif ekoloji şəraitə uyğunlaşma imkanlarını artırır. Populyasiya hər zaman kifayət qədər genetik ehtiyatla zəngin olur ki, bu da seçimin təzyiqi zəiflədikdən sonra populyasiyanın başlanğıc vəziyyətə qayıtmasını təmin edir. Beləliklə, populyasiyanın genetik polimorfizmi adaptasiyanın təzahür formalarından biridir və bu baxımdan dəyişkənlik ehtiyatının ümumi nüvənin ümumi adaptiv əlaməti kimi qəbul etmək olar.

Kultigenlərin eyni şəraitdə becərilməsi və yeni yaranmış formaların (sort, ştam) fenotipə bərabərliyi son nəticə olaraq ətraf mühitin əlverişsiz şəraitində orqanizmin davamlılığını zəiflədir. Məhdud ekoloji şəraitdə zərərli mutasiyaların toplanması təhlükəsi meydana çıxır və sortun ümumi adaptasiyası azalır.

DNT-nin polimorfizminə aid tədqiqatların nəticələrini yekunlaşdıraraq qeyd etmək lazımdır ki, nukleotid heteroziqotluğunun orta dərəcəsini daha dəqiq şüurla təyin edəndə, eukariotlarda, o cümlədən eukariot mikroorqanizmlərdən quruluş genlərinin və DNT-nin digər unikal ardıcılıqlarının heteroziqotluğunu 1-2% ümumi nüvədə qiymətləndirmək mümkündür.

VI FƏSİL

MİKROORQANİZMLƏRİN GENETİKASININ MOLEKULAR ASPEKTLƏRİ

Genetikadan biz artıq nuklein turşularının molekullarının unikal xüsusiyyətləri ilə tanış olmuşuq və məlumdur ki, nəyə görə məhz nuklein turşuları yeganə həceyrədaxili molekullardır ki, genetik informasiyanı nəsildən-nəslə ötürməkdən başqa, metabolism proseslərini tənzimləyirlər. Bu fəsildə nuklein turşularının kimyasının genetik informasiyanı həceyrədən həceyrəyə küzürə bilən, başqa süzlə nuklein turşularının strukturu və replikasiyası kimi müəyyən aspektləri haqqında məlumat veriləcək.

Məlum olduğu kimi, yalnız DNT bəzi informasiyanı saxlayır və ötürür. RNT isə yalnız həceyrədaxili məlumatın nəvədən ümumi sintez olunan yerlərə ötürülməsində. Bunun üçün əsas diqqəti yalnız DNT-nin kimyəvi strukturunun öyrənilməsinə yönəldəcəyik. Lakin bu zaman RNT-nin də kimyasının bəzi aspektlərinə diqqət yetirmək lazımdır, çünki birinci nüvbədə RNT-nin quruluşu DNT ilə oxşardır. İkinci, RNT-də irsi informasiyanın daşınmasında RNT tərkibli viruslarda olduğu kimi bilavasitə rol oynayır.

6.1. DNT və RNT-nin xarakteristikası

DNT və RNT nukleotidlərdən ibarət polimerləridir: DNT-polidezoksiribonukleotiddir, RNT isə poliribonukleotiddir. Hər bir nukleotid üç hissədən ibarətdir: azot əsasında, beşkarbonlu şəkərdən- pentozadan və fosfor turşusundan. RNT-nin tərkibində d-riboza, DNT-nin tərkibində isə dezoksiriboza şəkəri olur. Fosfat qrupu olmayan nukleotid nukleozid adlanır. Şəkər qlükozid rabitə ilə C1 vəziyyətində əsasla birləşir. Nukleotidlərdə əsaslar purin və pirimidin adlanır.

DNT-nin tərkibinə adətən aşağıdakı pirimidinlər daxildir: timin (2,6-dihidroksi-5-metilpirimidin) (T), sitozin (2-hidroksi-6-aminpirimidin) (S) və az rast gəlinən 5-metilsitozin, 5-hidroksimetilsitozin. Purinlərdən isə DNT- də zox rast gəlinən adenin (6-aminopurin) (A) və qvanindir (2-amino-6-hidroksipurin) (Q).

Purinlər və pirimidinlər RNT-də olur və DNT-dən yalnız onunla fərqlənir ki, RNT-də timinin əvəzinə urasildir (2,6-dihidroksipirimidin) (U). Adi əsaslardan başqa, nuklein turşularının hidrolizatlarında bu əsasların dəyişilmiş formaları (izomerləri) da tapılır, məsələn, 5-hidroksimetilurasil, 6-metil-aminopurin və 2-metiladenin.

Watson və Krik tərəfindən təklif olunmuş və hazırda qəbul olunmuş dezoksipentozanın fosfatla fəzada birləşməsi modelində əsasların mğəyyən miqdar göstəriciləri ğzə zıxmışdır. Belə ki, məlum olmuşdur ki, purin əsaslarına (A+Q) miqdarı həmişə pirimidin əsaslarına (S+T) bərabərdir, 6 (Q+T) halında ketoqruplu əsaslarının miqdar isə 6 (A+S)aminoqruplu əsasların miqdarına bərabərdir. Başqa süzlə:

adenin+qvanin=sitozin+timin.

adenin+sitozin=qvanin+timin.

Beləliklə,

adenin=timin.

qvanin=sitozin.

Yuxarıda DNT-nin bir neçə əsaslarının mğnasibətinin misalı göstərilmişdir. Gürmək mğmkğndğr ki, nüvğndən asılı olaraq A+T əsaslarının cəmi Q+S əsaslarının cəmindən fərqlənir. Bu fakt onu göstərir ki, adeninin miqdarı qvaninin miqdarından timinin miqdarı isə sitozinin miqdarından fərqlənir. Lakin (bəzən belə yazırlar: AT(QS) mğxtəlif nüvlər ğzğn eynidir.

50-ci illərin əvvəllərində Watson-Krik modeli kəşf edilməzdən öncə digər əsas məqamlar da mğəyyən edilmişdir. Enzimlərin iştiraki ilə gedən təcrgbələrdə mğəyyən olunmuşdur ki, sadalanan nukleotidlərin tərkibində olan əsaslar fosfoefir rabitələrlə birləşir və göstərilmişdir ki, onlar $3^1 - 5^1$ tipindədir.

6.2. DNT-nin tərkibində nukleotidlərin yerləşmə qanunauyğunluqları. Genetik kod

Yuxarıda üyrəndiyimiz faktlar əsasında Watson və Krik DNT-nin indi məlum olan ikizəncirli modelini kəşf etmişlər. Bu strukturda iki uzun polidezoksiribonukleotid zənciri spiral şəklində bir-birinə sarınmışlar, bir zəncirin purin və pirimidin əsasları digər zəncirin purin və pirimidin əsasları ilə hidrogen rabitələri ilə birləşmişlər. Hidrogen rabitələri əsasların arasında qeyri-müəyyən yaranır: A həmişə T ilə, S isə Q ilə birləşir. DNT molekulundakı bu zəncirlər antiparaleldir, yəni bir zəncirdə dezoksiribonukleotidlər fosfofir-rabitələrlə 3'-5' tipində, komplementar zəncirdə isə 5'-3' tipli rabitələrlə birləşirlər. Strukturun 180° zəvriilməsi onun zahiri gürğngüşüə dəyişdirmir. A və T, Q və S birləşmə xarakteri müxtəlifdir. A və T arasında 2 hidrogen rabitəsi ilə, Q və S isə üç hidrogen rabitəsi vasitəsi ilə birləşdikdə 10 000-ə qədər birləşmiş dezoksinukleotidə malik olur ki, onun da molekul kütləsi 6-dan 10 mln qədər olur.

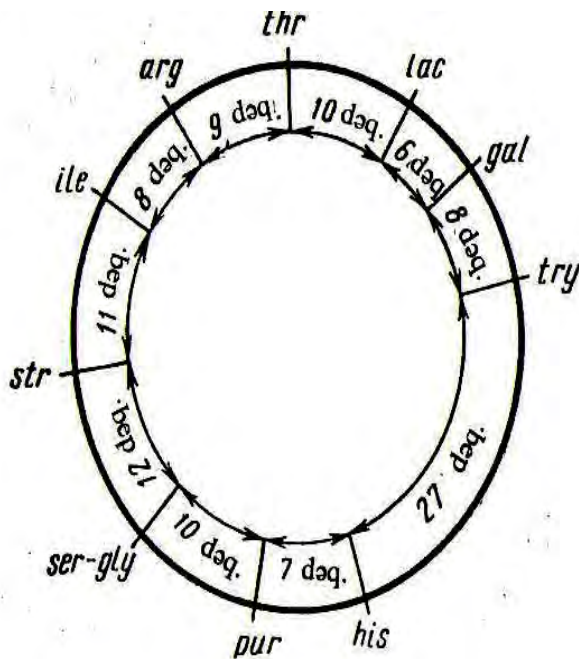
Belə müxtəlif üzlüğü DNT molekullarını müxtəlif hüceyrələrdən əldə etmək mümkündür. Bu da onu göstərir ki, əvvəllər istifadə olunan şullar zamanı DNT bilinmədən fraqmentasiyaya uğrayırdı. Buradan belə nəticəyə gəlmək olar ki, *in vivo* DNT molekulunu hüceyrədən çıxararkən uzun zəncirə malik olub, üz təbiətinə görə fərqli DNT molekulları bir-birilə birləşirlər. *E.coli*-nin konyuqasiyası zamanı üyrənilən genetik məlumatlar onu sübut edir ki, *in vivo* DNT bir uzun molekul şəklindədir.

Watson və Krikə görə DNT-nin replikasiyası əsasların birləşməsinin spesifikliyindən asılıdır (A-T, Q-S). Məsələn, ikiqat zəncirin parzalanması iki hissəyə hidrogen rabitələrinin qırılması ilə bağlıdır və yeni zənciri kühnə fraqmentlərin əsasında qurulur. A üzünə T-ni, Q isə S-ni ilə birləşdirir.

6.3. Mikroorqanizmlərin genetik xəritələnməsi

Zoxhğceyrəli orqanizmlərdə genlərin rekombinasiyası re-siprok şəkildə gedir. Mikroorqanizmlərdə isə bu proses birtə-rəfli olur. Belə ki, bir sıra bakteriyalarda, məsələn, bağırsaq zü-pğndə (*Escherichia coli*) genetik informasiyanın ütgərlməsi hğ-ceyrələrin konyuqasiyası zamanı baş verir. Bakteriyanın halqa şəkildə olan qapalı yeganə xromosomu, konyuqasiya zamanı hə-mişə mğəyyən nüqtədən qırılır və bir hğceyrədən digərinə keçir.

Bir hğceyrədən digərinə ütgərlən xromosomun uzunluğu, konyuqasiyanın mğddətindən asılıdır. Genlərin xromosomda ar-dıcılığı daimidir. Bununla əlaqədar olaraq belə həlqəvi xəritədə genlərarası məsafə, krossinqover faizi ilə yox, dəqiqələrlə ülzğ-lğr. Bu da konyuqasiyanın mğddətini əks etdirir (şək.20).



Şəkil 20. Konyuqasiyanın müddətdən asılılığı

VII FƏSİL

MIKROORQANİZMLƏRİN SELEKSIYASININ GENETİK ƏSASLARI

Populyasiya qanunauyğunluqları. Mikroorqanizmlərlə seleksiya işinin gedişində həcyrələrin, spor və ya konidilərin kətləvi surətdə əkilmə, becərmə prosesləri ilə bağlı olan zoxlu əməliyyatların aparılması tələb olunur. Kulturanı bir mğhitdən digərinə əkərkən bakterial qələmlə gütgərlmiş kətlədə və ya 1 ml suspenziyada təqribən 10^5 - 10^8 həcyrə və ya spor olur. Bərk qidalı mğhitin səthində və duru qidalı mğhitdə inkişaf nəticəsində bu rəqəm astronomik səviyyəyə yğksəlir. Bğtğn bu dediklərimizin seleksiya işlərində nə qədər əhəmiyyətli olduğunu dərk etmək gğğn bir zox məsələlərə diqqət etmək vacibdir. Belə ki, populyasiyada olan hər bir həcyrə tam sərbəst orqanizmdir və zoxalma zamanı üz klonunu və ya xəttini yaradır. Aşağı tezliklə baş verən spontan mutasiya zamanı belə həcyrə, şəzmə aparılmayan mğhitdə, ilkin kulturada mğəyyən vəziyyətə malik olur. Populyasiyadakı spontan mutantların sonrakı taleyi mğxtəlif amillərdən asılı olaraq fərqli ola bilər. Əgər bu, mutantdırsa, əslində mutasiya hesab olunur. Birincisi qidalı mğhitin tərkibindən, ikincisi həcyrənin bülğnmə sğrətindən, gğğncğsğ yaranmış mutasiyanın həyat qabiliyyətindən və nəhayət, sporlama xarakterindən asılı olur.

Seleksiya gğğn mutasiya nəticəsində “*mədəni*” ştamda zox vaxt geri dünən mutasiya (ilkin və ya “yabanı” ştamın xassəsinə qayıtma) baş verir. İlkin formaya qayıtma, adətən, sporəmələgə-tirmə və həyat qabiliyyətinin artması ilə mğşahidə olunur. Belə geri dünən mutasiya ilkin mutasiyalı populyasiyada zoxluq təşkil edir. Bu isə yabanı populyasiyaya qayıtma deməkdir. Populyasiyanın belə dəyişkənliyi ştamın genetik təyin olunan xassəsidir. Bəzi şamlar zox tezliklə geri dünən mutasiyaya uğrayırlar, digərləri isə büygk tezliklə geri dünən mutasiya ilə xarakterizə

olunmaqla ilkin xassələrini üz genotipinin təsiri altında saxlayır. Belə genotipik təsir ilkin genotip daxilində populyasiyanı sabit saxlayır və buna görə də ilkin ştamm həmişə stabilliyi ilə xarakterizə olunur. Demək lazımdır ki, faydalı mikroorqanizmlərdə geri dönən mutasiya zox vaxt seleksiya olunan əlamətə toxunur. Məsələn, yüksək aktivliklə penisilin əmələ gətirən mutant *Penicillium chrysogenum* gübələyinin populyasiyasında əmələ gələn geri dönən mutasiya populyasiyalarında penisilin əmələ gətirmə xassəsi zox aşağı olur. Geri dönən mutasiya nəticəsində əmələ gələn ştamlara revertantlar deyilir. Revertant koloniya xarici gürgünüşcə fərqləndiyi gözün digərlərindən asanlıqla sezilir.

Mikrobiologiyada “davamlı ştamm” anlayışı müvcuddur. Buna görə də genetik yolla yeni aktiv ştamm alındıqda ilk nüvbədə onun nə dərəcədə davamlı olmasına diqqət edilir. Adətən, alınan mutant ştamların məğəyyən məddətdən sonra aktivliyi ya itir, ya da zox aşağı olur. Kulturanın davamlılığı, yəni onun xassəsinin dəyişməsinə gətirib çıxaran genetik populyasiya az üyrənilməmişdir. Davamlılıq ayrı-ayrı həcyrə və sporlardan zoxlu klonların alınması yolu ilə üyrənilir.

Eksperimentlər nəticəsində *E.coli* bakteriyası gözərində penisilinə qarşı davamlılığın üyrənilməsi göstərmişdir ki, davamlı ştamları bir nezə ardıcıl baş verən mutasiya nəticəsində almaq məmkəndə. Yəni alınan mutant yenidən 2-3 dəfə mutasiyaya uğradılır. Əgər birinci mutantda mutasiya 1-2 genin dəyişməsi əsasında alınmışdısa, sonrakı mutasiyalar daha zox genlərdə dəyişikliklər yaradır, nəticədə mutasiyanın geri qayıtması zətinləşir və davamlı mutant alınır.

Populyasiyada əmələ gələn faydasız spontan mutasiya məhəmə daha zox uyğunlaşma qabiliyyətinə malik olduqda, sğrətlə zoxalıb ilkin populyasiyanı sıxışdırır və nəticədə kultura əsasən yeni əmələ gələn cırlaşmış populyasiyadan ibarət olur.

Beləliklə, ilkin ştammın faydalı xassəsini saxlamaq gözün kulturanın sporlarını tez-tez əkmək yolu ilə ona nəzarət etmək lazımdır, yəni populyasiyada spontan dəyişikliklərin əmələ gəlmə tezliyi üyrənilməlidir.

7.1. Mikroorqanizmlərin mərhələli seleksiyasının prinsipləri

Mərhələli seleksiya üsulu ilə mikrob hüceyrəsinin maddələr mübadiləsini kəskin sürətdə dəyişmək mümkündür. Bu üsulla alimlər mikroorqanizmlərin dəyişkənliyinin müəyyən məcəllələrini (“induksiyasını”-türədilməsi və ya yaradılmasını) həll etməyə çalışmışlar. Mikroorqanizmlərin dəyişkənliyinin induksiya həm keyfiyyət, həm də kəmiyyət xarakteri daşıyır. Keyfiyyət dəyişkənliyi, yəni mikrob hüceyrənin hər hansı bir xassəsinin olub-olmaması “böyük” mutasiya nəticəsində yarana bilər. Lakin, seleksiyazını əksər hallarda, əsasən mikrob hüceyrəsində olan xassənin miqdarı cəhətdən zoxalması maraqlandırır. Deməli, faydalı mikroorqanizmlərin seleksiyası zamanı sezmə əsasən kəmiyyət əlaməti üzrə aparılır.

Ştəmin məhsuldarlığının artması onun genetik sistemində yalnız bir və ya bir neçə genin mutasiyaya uğraması nəticəsində baş verir. Buna “kizik” mutasiya da deyilir. Yüksək aktivliyə malik ştəmlərin alınması bir neçə mərhələdən ibarət olur və hər bir mərhələdə yüksək aktivliyə malik variantlar seçilir. Yəni, birinci mutant yenidən mutasiyaya uğradılır və onların izərisindən də daha aktivləri seçilir. Beləliklə, orqanizmin məhsuldarlığı mərhələdən mərhələyə artırılır.

Təsərrüfat əhəmiyyətli xassələrin seleksiyası genotipdə olan irsi amillərin təzliyinin artırılması kimi qarşıda durur. Buna görə də mikroorqanizmlərin seleksiya olunma metodlarının hazırlanması və tədqiqi zamanı hər şeydən əvvəl əsas qüvvəni miqdarda əmələ gələn kizik mutasiyaları sezməyə cəlb etmək lazımdır. Deməli, kəmiyyət əlamətlərinin seleksiyası ümumi həssas və səmərəli metodların istifadə olunması ilkin şərtlərdən biridir. Yüksək aktivliyə malik variantların mutagenlərin zoxsaylı tətbiqinə əsaslanan zoxmərhələli sezmə üsulu imkan verir ki, hər mərhələdə aktivliyin azacıq dəyişməsi, toplanılması və tədricən artırılması yolu ilə məhsuldar ştam alınsın. Məsələn, *Penicillium chrysogenum* gübələyində antibiotik sintez etmək xassəsi sez-

mənin hər mərhələsində 8 – 12 % -ə qədər artmışdır. Beş mərhələdən sonra ilkin ştamın aktivliyini 64 % artırmaq mümkün olmuşdur.

7.2.Mutasiyalar və onların yaranması

Mutasiya mənsəcə iki tipə ayrılır: spontan və induksiya olunan mutasiyalar. Hər hansı bir amilin nüvədən və təsirindən asılı olmayaraq üz-üzə yaranan mutasiyalara təbii və ya spontan mutasiyalar deyilir. Spontan mutasiya prosesində hez də ətraf mühit amillərinin rolu inkar edilmir. Lakin spontan mutasiya prosesində həlledici rol hər hansı bir amilin sən sürətdə təsir edilməsi ilə bağlı deyildir.

Sən mutasiyalar mikrob həcyrələrinə mutagen adlanan xüsusi amillərlə təsir etməklə yaranır. Bunlara eksperimental (sən) və ya induksiya olunan mutasiyalar deyilir.

7.2.1. Mutasiyaların qeyri-istiqlamətli xarakteri

Mikroorqanizimlərdə sızrayışlı dəyişənliyin-mutasiyanın olmasını zox zətinliklə sğbuta yetirmişlər. Təmiz kultura şsulunun yaranmasına qədər bir zox alimlər (Alman alimləri Neqeli, Tsopf) bakteriyaların morfoloji və fizioloji xüsusiyyətlərinin zox dəyişən olması fikrini irəli (pleomorfizm nəzəriyyəsini) sğrmüşdğlər. Belə hesab edilirdi ki, təbiətdə rast gəldiyimiz bakteriyaların böyğk əksəriyyəti zox az nüvlərin həyat tskilinin mğxtəlif mərhələləridir və bunu pleomorfizm nəzəriyyəsi adlandırmışlar. Bunun əleyhinə zıxaraq yeni şsullara və təmiz kulturaların alınmasına əsaslanan digər alimlər (məsələn, alman alimi Kox) monomorfizm nəzəriyyəsini irəli sğrdğlər. Bu nəzəriyyəyə gürə bakteriyaların morfoloji, fizioloji xüsusiyyətləri sabitdir və bu əlamətlərə gürə nüvləri təsnifləşdirmək olar. Bakteriyalarda da genotip və fenotipi ayırd etməyi üyrənmək lazımdır. Genotip həcyrənin irsi əlamətlərinin cəmi, fenotipi isə aşkar

oluna bilən əlamətlərin cəmi hesab olunur. Məxtəlif məhitlərdə eyni genetik əlamətlər məxtəlif formada gəzə xız bilır.

İrsi əlamətlərin sıızayışı dəyişməsinı güstərən “mutasiya” termini bitkilərdə irsiyyət və dəyişkənliyi üyrənən holland alimi De-Friz tərəfindən irəli sğrgılmış, sonralar bu termini holland alimi Beyerinq bakteriyalara da aid etmişdir.

Zəhərli maddələrin təsiri ilə bakteriyalarda dəyişikliyin yaranması diqqəti cəlb etmişdir. Uzun zaman zəhərlərə qarşı rezistent hğceyrələrə adaptasiyanın nəticəsi olduğunu deyirdilər. Fenotipik dəyişkənliyi genotipik dəyişiklikdən ayırmaq asan iş deyil, amma onları fərqləndirmək kriteriyası sadə işdir. Müvcud kulturanın əksər nğmayəndələrində fenotipik dəyişikliyə bu kulturanın bğtğn hğceyrələrində təsadğf etmək olur, lakin genotipik dəyişkənliyi zox az hğceyrələrdə mğşahidə etmək olar. Hğceyrələr məhitə zox yaxşı uyğunlaşma ilə əlaqədar olaraq irsi davamlı formaya zevrilərək, sğrətlə inkişaf edirlər və ilkin ştamın hğceyrələrini sıxışdırıb məhitdən xızarırlar.

Belə bir sual meydana xızır: dəyişkənlik selektiv faktorun genlərə istiqamətlənmiş təsirinin nəticəsində yaranır, yoxsa məhit amilindən asılı olmayaraq yaranır və istiqamətlənməyən xarakter daşıyır? Adaptiv əlamətlərin irsi qazanılması barədə Larmarkın nəzəriyyəsi ali orqanizimlərə mğnasibətdə üzğnğ doğrultmadı. Yeni nüvə və tiplərin, mutasiyalar nəticəsində əmələ gəlməsi barədə Darvin nəzəriyyəsi üzğnğ doğrultdu və qəbul edildi. Bu nəzəriyyəyə gürə yeni nüvlər və tiplər mutasiya nəticəsində yaranır və sonra ətraf məhit amilləri tərəfindən (təbii sezmə) sezilir.

Bir sıra eksperimentlərin nəticəsində, məğyyən olunub ki, bakteriyalarda yaranan mutasiyalar spontan və istiqamətlənməyən xarakter daşıyır. Bunu başa düşmək gğzğn biz aşağıda yalnız bir klassik eksperimenti nəzərdən kezirəcəyik.

Mutantların dolayı replik üsul ilə seçilməsi. Bu zox dəqiq və sadə gğsul 1952-ci ildə Lederberq tərəfindən təklif edilmişdir və hazırda geniş tətbiq olunur. Diametri petr qabından kizik olan və gğzərinə məxmər zəkilmiş ştam (mühğr), gğzərində

bakterial koloniya bitmiş petr qabındakı qidalı mğhitə sıxılır. Bu zaman hğceyrələrin bir qismi məxmərin zıxıntılarına yapışır və belə şamp petri qabında olan, təmiz qidalı mğhitin səthinə sıxıldıqda, əvvəlki petr qabında olan koloniyaların sürəti alınır.

Qeyd olunan petr qabında faqa həssas bakteriya əkilmişdir. Replik şsul ilə I petr qabından II petr qabında olan qidalı mğhitə və qabaqcadan faq əkilmiş III petr qabındakı qidalı mğhitə əkilir. Faq olmayan II petr qabında bğtğn hğceyrələr bitir, lakin faq olan III petr qabında yalnız faqa davamlı hğceyrələr bitir. Faq olmayan II petr qabındakı hğceyrələrdən suspenziya hazırlayıb, yeni I petr qabına əkilir və koloniyalar əmələ gələndən sonra replik şsul ilə yenidən faq olmayan və faq olan petr qablarına əkilir. Faq olan qidalı mğhitdə yalnız faqa davamlı hğceyrələr inkişaf edir. Faq olmayan petr qabındakı hğceyrələrdən yenə suspenziya hazırlayıb qidalı mğhitə əkilir və bitəndən sonra replik şsul ilə həm faq olan və faq olmayan mğhitlərə əkilir. Bu təcrəbəni bir neçə dəfə təkrar etdikdə, nəhayət faqla hez vaxt təmasda olmayan hğceyrələr izərisində faqa davamlı hğceyrələrin əmələ gəldiyinin şahidi oluruq. Bu, onu göstərir ki, faqla hez vaxt təmasda olmayan hğceyrələrdə spontan olaraq faqadavamlı hğceyrə əmələ gəlir, yəni spontan mutasiya baş verir.

7.2.2. Spontan mutasiyalar

Bakterial populyasiyada hez bir kənar təsir olmadan mutasiyalar baş verə bilər. Belə mutasiyaların yaranma səbəbi aydın deyil və onlara spontan mutasiyalar deyilir. Spontan dəyişiklik baş verən hğceyrəyə isə spontan mutant deyilir. Belə hesab olunur ki, NT-nin replikasiyası prosesində nukleotidlərdən yeni zəncirin sintezi zamanı əsaslarda, elektronların tautomer hərəkəti zamanı səhvlər baş verə bilər. Adətən timin “okso formada” olub, adeninlə hidrogen əlaqələri yaradır. Əgər DNT replikasiyası zamanı əsasların cətləşməsində timin enol formasına keçirsə, onda o kvaninlə cətləşməyə gətirir. Nəticədə yeni sintez olun-

muş DNT molekulasında A – T cəftə əvəzinə Q – T cəftə meydana gəlir.

Spontan mutasiyanın tezliyi. Hər bir gendə spontan mutasiyanın baş vermə ehtimalı zox azdır. Məsələn, *Salmonella aertrycke* bakteriyasının R formadan S formaya mutasiyaya uğraması (kezməsi) 100 həcyrədən beşində mğşahidə olunur; *Salmonella marcescens* bakteriyasında isə 10000 həcyrədən birində piqment mutasiyası baş verir; *Staphylococcus aureus* bakteriyasının 1 milyard həcyrəsində sulfatizol maddəsinə qarşı davamlılıq mutasiyası bir həcyrədə təsadüf olunur.

Mutasiyanın sğrəti, yəni mutantların əmələ gəlmə sğrəti geniş mutasiyaya uğramaq imkanını göstərir. Bu imkan yuxarıda göstəriləyi kimi mğxtəlif genlər və mikroorqanizmlər gğğn mğxtəlifdir. Mutasiyanın tezliyi isə bir qədər fərqli anlayışdır. Həcyrə populyasiyasında bir generasiya mğddətində əmələ gələn mutantların sayına mutasiyanın tezliyi deyilir. Bakteriyada mutasiyanın sğrəti və tezliyi duru qidalı mğhitdə üyrənəlsə, onların ülzğşğ bir-birindən fərqli olur. Əgər həcyrənin hər bülğnməsi zamanı bir mutasiya yaranırsa, bu ülzğ mutasiyanın sğrətidir, mutantların bülğnməsi və populyasiyada onların sayının zoxalması ülzğşğ isə mutasiyanın tezliyidir.

Bakteriyalarda mutasiyanın sğrətini və tezliyini mğəyyən etməyə bir zox amillər (fenotipin gğə zıxması, selektiv amillərin təsiri və s.) mane olur. Bəzən həcyrədə fenotipin təzahğr etməsi ləngiyir. Əgər haploid həcyrədə reversiya baş verirsə, auktrotrof mutant həcyrəni prototrofa zəvirərsə, onda belə əks mutasiya dərhal fenotipdə gğə zıxır. Mğəyyən enzimi əmələ gətirmək xğsusiyətinin bərpasını mğəyyən şəraitdə dərhal aşkar etmək olar. Əksinə auktrotrof mutasiyalar vəziyyətinə səbəb olan mutasiyalarla məsələ başqadır, məsələn, mğəyyən amin turşusunun sintezinin itirilməsi. Belə mutasiyaları, bir nəzə generasiyanı əks etdirən bir nəzə həcyrə generasiyası düvrğ kezdikdən sonra aşkar edirlər. Ləngiyərək gğə zıxmanı onunla izah edirlər ki, mutasiya lazımı enzimin sintezini saxlayır, amma əvvəl sintez olunmuş enzim fəaliyyət göstərir. Yeni əlamət o za-

man g z  zıxır ki, h geyr  b l nm si n tic sində bu enzimin *durulaşması* baş versin. Fenotipin l ngiy r k d yişməsinin faqada-
vamlı bakteriyaların aşkar olunmasında da n z r  almaq lazımdır.  g r faqa h ssas bakteriyalar mutasiya n tic sində x gsusi reseptor madd l rin sintezinin itirilm sin  s b b olan davamlılıq  ld  edirl rs , bu davamlılıq yalnız bir sıra h geyr l rin b l nm si zamanı h min madd nin n z r  zarpacaq d r c d  durulaşdığı anda g z  zıxır. Zoxn v li h geyr l rd  d   lam tl rin  ld  olunması v  ya v zif sinin itirilm sin  g tir n mutasiyaları f rql ndirm k lazımdır.  ks r bakteriyalar bir nez  xromosoma malikdir. *E.coli*-nin h geyr l ri qida madd l ri il  z ngin m  hitd  s r tli inkişaf zamanı orta hesabla d rd xromosoma malik olurlar. Mutasiya zamanı v zif   ld  edilm si il  baş ver n mutant xromosom dominantlıq t şkil edir. O, d rhal yeni enzimin sintezin  s b b olur v  mutasiya d rhal fenotipd  g z  zıxır.  g r zoxn v li h geyr d  v zif nin gizli qalması il  mutasiya baş verirs , o, resessiv olur. H geyr l rin t krar b l nm si n tic sində n v l r m  xt lif qız h geyr l rd  paylanır. Q sur yalnız n v l ri mutasiyaya u ramış gen  malik olan h geyr d  n z r  zarpır. Bu h geyr nin n sli genetik t miz klondur.

Zoxh geyr li v  budaqlanan mikroorqanizml rd  (aktinomisetl r, hifli g b l kl r) mutasiyanın s r t v  tezliyinin t yini zamanı tamamil  başqa hal m  şahid  olunur. Bu mikroorqanizml rin sporlarında bir n v  yerl şir. Sporun duru qidalı m  hitd  inkişafı zamanı s rb st yaşıyan yeni h geyr   m l  g lir. H r spor yeni bir mikrokoloniyanın yaranmasına s b b olur. Bu koloniya vahid zoxh geyr li orqanizm kimi f aliyyət g st rir v  h r h geyr d ki n v  spordakı ilk n v  il  oxşar olur.  g r sporda mutasiya baş veribs , mutantlı n v  zoxalma zamanı başqa n v l rl  b rab r orqanizmd  qalır. Mikrokoloniyanı v  ya sporu aqarlı qidalı m  hit   kdikd  yeni koloniya  m l  g lir. Mutant koloniyaların sayını tapmaqla mutasiyanın s r tini t yin etmək olur. Bu halda g b l k v  aktinomisetl r g z n mutasiyanın s r ti onun tezliyinn  b rab r olur, z nki bakteriya h geyr si kimi zoxalma zamanı yeni s rb st h geyr  yaranmır. Bel likl ,

gübələk və aktinomisetlərdə mutasiyanın tezliyini mğəyyən etmək gğğn sporları əkdikdən sonra əmələ gələn mutant koloniyaların sayını, koloniyaların gğmumi sayına bəlmək lazımdır.

Populyasiyada mutantların payı və tezliyi. Hğceyrə populyasiyalarında mutantların payı mğxtəlif əlamətlər gğğn mğxtəlif olub 10^{-4} -lə 10^9 arasında dəyişir. Bu gğstərici mutasiyanın əmələ gəlmə tezliyindən, mğhitdən, hğceyrə suspenziyasının yaşından və digər əlamətlərdən asılıdır. Bir hğceyrəyə gürə hesablanmış mutasiya ehtimalı, bir generasiyaya gürə mutasiyanın tezliyi adlanır. Zox sğrətli inkişaf zamanı o, sabitdir və optimal şəraitdə eksponensial inkişaf fazasında olan tezliyi 10^{-4} -ə, mğəyyən cğt nukleotidlər isə -10^{-4} -ə bərabərdir.

7.2.3. İnduksiya olunan mutasiyalar

“Susan” mutasiyalar. Əgər mutasiya dedikdə əlamətin sızrayışla dəyişilməsi nəzərdə tutulursa, yəni fenotipdə gğzə zıxan genotipin dəyişilməsidirsə, onda molekulyar səviyyədə DNT-nin hər hansı stabil dəyişilməsinə mutasiya kimi baxılır. Amma genetik kodun anadan gəlmə olması ilə bağılı aydındır ki, hər mutasiya fenotipdə təzahğr etmir. Əksər tripletlərdə gğğncğ əsasın dəyişilməsi nəticəsiz olur (“susan” mutasiya). Hətta tripletin birinci və gğğncğ əsasının dəyişilməsi əksər hallarda nəzərə zarpan nəticələrə səbəb olmur. Baxmayaraq ki, ali sıranın (gğğncğ, dğrdğncğ) quruluşu zğlalın ilkin quruluşu ilə təyin olunur (yəni amin turşularının ardıcılığı ilə), bu quruluşda mğxtəlif amin turşuları eyni mğhğm əhəmiyyətə malik olmur. Məsələn, mutasiya AUS-QUS-da olan mutasiya izoleysininin valinlə əvəz edilməsinə səbəb olur, nəticədə polipeptid zəncirinin normal fəza konfiqurasiyasının dəyişilməsinə, bu isə ali sıranın quruluşunun dəyişilməsinə səbəb olur. Buradan aydın olur ki, mğəyyən enzimin eyni quruluş genində baş verən mğxtəlif mutasiyalar, onun aktivliyində katalitik təsirin cğzi aşkar olunmasında və tam inaktivasiyaya qədər ən mğxtəlif dəyişkənliklərdə təzahğr edir.

Əks mutasiya və reversiya. Yuxarıda deyilənlərdən aydın olur ki, mutantda əks mutasiyanın baş verməsi nəticəsində ştamin ilkin əlamətləri bərpa oluna bilər. Əks mutasiya barədə o vaxt danışmaq olar ki, ikinci mutasiyada ilkin genetik əlamət olduğu kimi bərpa edilsin, yəni ilk mutasiya nəticəsində triplet əvələri amin turşusunu kodlaşdırsın. Əgər ilkin fenotip bərpa olunursa (məsələn, normal fəaliyyət göstərən enzimin bərpa olunması), onda buna reversiya, yaxud supressor mutasiya deyilir. Supressor mutasiyalar həm ilkin gəndə, həm də xromosomun hər hansı digər sahələrində (intragen və ekstragen supressor mutasiyalar) baş verə bilər.

Süni mutasiyalar. Həceyrələri mutagen maddələrlə işlədikdə mutasiyanın tezliyini artırmaq olar. Belə hallarda mutasiyanın induksiya barədə danışılır və bu təsir nəticəsində əldə olunan mutantlara induksiya olunmuş mutantlar deyilir. Fiziki, kimyəvi, hətta bioloji amillər mutagen ola bilərlər. Onların yaranma mexanizmini bir neçə misalla izah edək.

Mutant nədir? Bu, mutasiyaya uğradıqdan sonra stabil halla keçmiş orqanizmdir.

Genetik quruluşa mğnasibətdə aşağıdakı qğsurlara malik 3 tip mutant olur: 1) bir cğt nitrit əsası digəri ilə, məsələn, ATQ ilə, əvəz olunur; 2) nukleotid ardıcılığına yeni cğt əlavə olunur, yaxud müvcud cğtlərdən biri itirilə bilər; 3) əsas və genlər qrupu itirilə bilər (delesiya), xromosom boyu yerini dəyişər yaxud kənar DNT-nin əlavə olunması hesabına “**dağılar**” (**inseriyası**).

Nüqtəvi mutasiya adlanan birinci sinif mutasiyalar gğğn yğksək reversiya tezliyi xasdır. İkinci sinif mutasiyaya zərziyənin sğrüşməsilə gedən mutasiya aiddir. Bu halda revertantlar demək olar ki, revertant olmur və ya cğzi sayda olur, 3 sinif mutasiyalarda isə revertsiya mğğşahidə olunmur (mğstəsna hallardan başqa).

Morfoloji mutasiyalar. Mikroorqanizmlərlə işləyərkən seleksiya (sezmə) mğəyyən mutasiya gğrə aparılır. Məsələn, xalq təsərrğfatı gğğn əhəmiyyətli maddələrin biosintezini mğəyyən edən əlamətlər gğrə mutasiyanın sezilməsi.

Bununla bərabər zox vaxt mikrob koloniyalarının rənginin dəyişilməsi ilə bağlı olan mutasiyalar da baş verir. Məsələn, *Penicillium* cinsi gübələklərin yabanı tipinin yaşıl rəngi mutasiyalarda ağ, sarı, zəhrayı, mavi və s. rənglərlə əvəz oluna bilər. Bu gübələyin bəzi yabanı tipləri qızılı pigment ifraz edə bildiyi halda mutantlar rəngsiz, qonur, zəhrayı rəngdə ola bilərlər. Rəngli mutasiyalara aktinomisetlərdə də zox rast gəlmək olur. Bəzi mutant formalarda spor əmələ gəlmə intensivliyi, sporangilərin və sporların forması dəyişə bilər. Bütün bunlar fenotipik təyin olunan morfoloji mutasiya tipləridir.

Biokimyəvi mutasiyalar. Hər hansı mutasiya ilk nüvbədə orqanizmdə gedən biokimyəvi proseslərin dəyişməsi ilə bağlıdır. Bununla belə “biokimyəvi mutasiya” anlayışı xüsusi olaraq məğyyən mutasiyaları nəzərdə tutur. Belə mutasiyalar ilk nüvbədə mikrobun məğyyən inkişaf amilinə (məsələn, amin turşusu və ya vitaminlərə) qarşı tələbatın itməsi və ya yaranması ilə bağlı olur.

Genotipində belə mutasiya olan şamlara auktrotrof mutantlar deyilir. Deməli, auktrotrof mutasiyalar ilkin (prototrof) şammdan fərqli olaraq məğhitdə inkişaf etmək üçün boy amilinin (vitaminlər və ya amin turşusu) olmasını tələb edirlər.

Biokimyəvi mutasiyaların əhəmiyyəti həm də ondan ibarətdir ki, onlar gen məğhəndisliyi sahəsində markerlər kimi istifadə olunur.

Auktrotrof mutasiyaları məxtəlif şulla məğyyən etmək olur. Auktrotrof mutasiyaları almaq üçün mikrob həceyrələri və ya sporları mutagenlə işlədikdən sonra tam zəngin (inkişaf üçün bütün maddələr olan) qidalı məğhitə əkilir. Bitən hər bir koloniya yeni minimal (amin turşusu və ya vitaminlər olmayan) qidalı məğhitə əkilir. Əgər koloniya minimal məğhitdə bitmirsə, deməli, o auktrotrof mutasiyaya uğrayıb.

Başqa bir şulda mutagenlə işlənmiş həceyrə və sporlar aqarlı minimal qidalı məğhitə əkilir, ştdən nazik aqar qatı ilə örtülür və becərilir. Bu zaman məğhitdə ancaq prototrof koloniyalar bitir. Bu koloniyaların vəziyyəti qeyd edilir və sonra petr

qabına yeni aqarla zəngin qidalı mğhit əlavə edilir. Bu zaman qidalı maddələr nazik aqar qatından diffuz olunub mikrob əkilən qidalı mğhitə kezir və auksotrof mutantların inkişafına səbəb olur. Auksotrof mutantların koloniyaları prototroflardan sonra əmələ gəldiyi gözün üzəgə zox kizik olub asan sezilir.

Auksotrof mutantları təyin etmək gözün Lederberqin hazırladığı **ləpirlər üsulu** geniş tətbiq olunur. Bu şsulda mutagenlə işlənmiş hğceyrələr tam dəyərlə aqarlı qidalı mğhitdə bitdikdən sonra onun əksi (ləpirləri) məxmər balınc vasitəsilə gütğrğlğb, eyni zamanda həm minimal, həm də tam zəngin qidalı mğhitə əkilir. Minimal mğhitdə yalnız prototroflar, tam dəyərlə mğhitdə isə həm prototrof, həm də auksotroflar bitir və hər iki qidalı mğhiti fərqləndirməklə auksotrof mutantlar sezilir.

Son illər antibiotik (penisilin) tətbiq etməklə daha bir şsul hazırlanmışdır. Bunun gözün mutagenlə işlənmiş hğceyrələr duru minimal qidalı mğhitə əkilir və antibiotik əlavə olunur. Antibiotik yalnız bülğnən hğceyrələrə təsir etdiyi gözün inkişaf etməyə başlayan prototrof hğceyrələr antibiotikin təsirindən uğrlər, auksotroflar isə həyat qabiliyyətini saxlayırlar. Sentrifuqada bu hğceyrələri antibiotikdən ayırıb zəngin qidalı mğhitə əkməklə auksotrof mutantlar alınır.

Yuxarıda göstərilən şsullarla mğxtəlif biokimyəvi mutasiyalar almaq olur. Biokimyəvi mutasiyanı ayırd etməyin əsas prinsipi onların boy amili (maddəsi) olan qidalı mğhitə əkilməsidir. Bundan uğrğ əvvəlcə auksotrofların hansı maddələrə (amin turşular, vitaminlər, purinlər, primidinlər) tələbatının olduğu mğəyyən edilməlidir. Bu, aoksopofarik şsulla mğəyyən edilir, yəni hğceyrələr əridilmiş aqarlı minimal qidalı mğhitə daxil edilir və Petr qabına tükğlğr. Aqar bərkidikdən sonra onun səthinə bir damla amin turşusu (və ya vitamin) məhlulu tükğlğr. Əgər həmin nahiyədə koloniya əmələ gəlırsə, deməli, mutant amin turşusu gözrə auksotrofdur, yəni onun inkişaf gözün amin turşusu tələb olunur.

Mutantların genetik analizi göstərmişdir ki, hər bir mutasiya mğxtəlif genlərin zədələnməsi ilə əlaqədardır. Bu mutantlar

bir-birindən və təbii (yabanı) ştamdan fenotipik və genotipik cəhətdən fərqlənilirlər. Əksər biokimyəvi mutasiyalar hər hansı bir enzimin aktivliyinin itməsi ilə nəticələnir. Lakin, bəzən enzimin aktivliyi tam itmir, sadəcə zəifləyir, yəni mutasiya elə keyfiyyət dəyişikliyi yaradır ki, nəticədə enzimin aktivliyi azalır. Bu mutasiyaya “qeyri-tam” mutasiya deyilir. Belə mutant ştamlarının bülğnmə və zoxalma sğrəti də zox zəif olur.

Düzünə və geri dönən mutasiyalar, supressiya. Bəzən mutant ştamlarda təbii ştamın əlamətinə qayıtma (bərpa olunma) mğşahidə olunur. Belə mutasiyalara əks (geri dönən) mutasiyalar və ya revertant deyilir. Son zamanlara qədər belə hesab edilirdi ki, geri dönən mutasiya, mutasiyaya uğramış genin bərpası nəticəsində yaranır. Lakin, revertant ştam ilkin təbii ştama tam oxşamır və mğəyyən əlamətlə ondan fərqlənir. Digər tərəfdən mğəyyən edilmişdir ki, əks mutasiyanın tezliyi dğz mutasiyanın tezliyindən zox aşağı olur. Bəzi hallarda revertant ştamla prototrof (ilkin) hğceyrənin zarpazlaşmasından alınan nəsl yenidən dğz mutasiyaya uğramış auksotrof ştam formasına qayıdır (ona oxşayır). Rekombinasiya nəticəsində dğz (ilkin) mutasiyanın “bərpası” revertant hğceyrə ilə prototrof ştamın xromosomlarının iştirakı ilə gedir, deməli, fərz etmək olar ki, əks mutasiya başqa genin təsiri nəticəsində baş verir. Buna supressor gen deyilir. Supressor genin reversiya prosesində əsas fəaliyyəti, dğzgğ-nə mutasiyaya uğramış genin fəaliyyətinə tormozlayıcı təsir göstərməsidir. Deməli, bğtğn əks mutasiyaları, mutasiyaya uğramış genin ilkin vəziyyətinə qayıtması ilə izah etmək dğzgğn deyildir. Əgər reversiya, mutasiya olunmuş genin ilkin vəziyyətə qayıtması nəticəsində baş verirsə, revertant ilkin prototrof (təbii) ştamdan fərqlənmir. Lakin supressor genin təsirindən yaranan revertant ilkin təbii ştamdan mğəyyən əlamətləri ilə fərqlənir. Belə ştamların fəaliyyəti zox zəif olur və qidalı mğhitdə zox kizik koloniyalar şəklində bitirlər. Bunlara supressorlu auksotroflar da deyilir.

İki tip supressor genlər məlumdur:

1) Ğmumi supressor genlər. Bunlar eyni zamanda bğtğn genlərə ləngidici təsir göstərirlər;

2) Spesifik supressorlar yalnız mğəyyən bir genə ləngidici təsir göstərirlər. Supressorlar xromosomda təsir ediləcək genin üzərində və ya ondan kənarda yerləşə bilirlər. Supressor genlərin üzələrini mutasiyaya uğratmaqla mikrooqanizmlərdə metabolizm proseslərini xeyli dərəcədə dəyişmək mğmkğndğr.

Mutasiyanın molekulyar nəzəriyyəsi, genetik materialın DNT olduğunun və eləcə də DNT molekulunun modelinin kəşfi, mutasiyanın molekulyar təbiətinin üyrənilməsinə, yəni mutagenin molekulyar nəzəriyyəsinin yaradılmasına imkan verdi.

Mutasiyanın mğmkğn olan mexanizmlərindən biri ondan ibarətdir ki, DNT molekulunun strukturunda dəyişikliklər baş verir, məsələn, bir əsas digəri ilə əvəz olunur. Vatson və Krik fərz etmişlər ki, mutasiya əsasların səhv cğtləşməsi nəticəsində də ola bilər. Məsələn, adenin timinlə yox, qvaninlə, timin isə sitozinlə birləşə bilər. Bu fərziyyəni sğbut etmək ğzğn DNT-dəki əsaslarla spesifik təsirə girə bilən mğxtəlif kimyəvi birləşmələrdən istifadə edilmişdir. Bu birləşmələr aşağıdakılardır:

1) DNT-nin replikasiyası zamanı onun əsaslarını əvəz edə bilən əsasların analoqları;

2) DNT molekulundakı əsasları kimyəvi dəyişdirə bilən maddələr;

3) Bəzi əsasları qırıb DNT-dən kənar edə bilən maddələr.

Azot əsasların analoqlarından biri 5-bromurasil (BU) asanlıqla adeninlə birləşib A-T əvəzinə A-BU cğtğnğ əmələ gətirir. Bromurasil timinə nisbətən qvaninlə də səhvən birləşə bilər və Q-BU cğtğnğ əmələ gətirir. Bu dəyişiklik genin dəyişilməsinə və nəticədə mutasiyaya səbəb olur.

DNT molekulundakı əsasları kimyəvi dəyişdirə bilən maddələrə nitrit turşusunu və hidroksilamini misal göstərmək olar. Birinci maddə əsasları oksidləşdirməklə aminsizləşdirə bilər və nəticədə: 1) adenin hipoksantinə zəvrilir. Hipoksantin isə timin əvəzinə sitozinlə daha asan birləşir; 2) sitozin urasilə zəvrilir, o da üz nüvbəsində qvaninlə yox, adeninlə birləşir; 3) qua-

nin həm qvanin, həm də sitozinlə birləşə bilən ksantana zevrilir. Bu zevrilmələr nəticəsində DNT-nin normal replikasiya olunması pozulur, bu da nukleotidlərin təbii ardıcılığını pozur.

Replikasiya prosesinə hidroksilamin də təsir göstərir. Hidroksilamin sitozinlə reaksiyaya girə bilir və nəticədə sitozin adeninlə birləşmə qabiliyyətinə malik olur. Bu da DNT molekulunda dəyişikliyə, yəni mutasiyaya səbəb olur.

Ğzğncğ qrup maddələr DNT-dən əsasları ayırırlar. Bunlar (inzitin azotlu və kğkğrdlğ analoqları, etilenoksidlər, etiletansulfonat, etilmetansulfonat) alkilləşdirici aminlərdir. Onlar spesifik olaraq qvaninə təsir edir.

Nukleotidlərin ardıcılığı ilə zğlalın quruluşunun sıx əlaqədə olması, mutasiyanın molekulyar mexanizmini DNT molekulunda nukleotidlər ardıcılığının pozulması kimi başa düşməyə əsas verir. Bunu, mutasiya yaranarkən DNT-də əsasların ardıcılığının dəyişilməsini yoxlamaq yolu ilə sğbut etmək olar. Tğtğn mozaikası virusu ğzərində aparılan tədqiqatlar göstərdi ki, azot turşusu ilə işlədikdə RNT-nin kimyəvi dəyişilməsi, yəni əsasların deaminsizləşməsi sayəsində mutasiya baş verir. Virusun zğlalının struktur quruluşu və amin turşuların ardıcılığı tam üyrənilmişdir. Bu da əsasların deaminsizləşməsi ilə zğlalın quruluşundakı dəyişikliklərin əlaqəli olduğunu mğəyyən etməyə imkan verdi. Daha doğrusu, mğəyyən olundu ki, mutant ştamin zğlalında prolin amin turşusu qalığı leysinlə əvəz olunub.

7.2.4. Spontan və İnduksiya olunan mutasiyaların fərqi

İnduktiv və spontan mutasiyalar, həmişə olmasada, zox vaxt, dəyişən əlamətlərinin xğsusyyətləri ilə fərglənir. Belə ki, bir qrup spontan yaranan faqodavamlı mutantların hamısını triptofandan asılı auktroflar olduğu mğəyyən edilmişdir. Buna baxmayaraq, bir nezə faqodavamlı mutantlar, UV-şüa təsirindən sonra artma faktorunun tələblərini tamamilə dəyişdi. Bir nezə vaxt bundan əvvəl, Bome başqa bir misal gətirib: streptomisinasilili *Proteus mirabilis* ştammindən ayrılmış, spontan yaranmış

streptomisinasilı mutantların 72%-da əlavə artma faktoruna ehtiyac duyulurdu. MnCL₂ vasitəsilə induksiya olunmuş streptomisinasilı mutantların isə yalnız 30%-də əlavə artma faktoru istifadə olunmuşdur.

7.2.5. Mutagen amillər və onların spesifikliyi

Mutagen amillər

Mutagen amillər kimi fiziki amillərdən və müxtəlif kimyəvi birləşmələrdən istifadə edilir. Zox geniş tətbiq olunan mutagen amillər aşağıdakılardır:

1) alkilləşdirici agentlər və ya maddələr (bu maddələr alkil qrupunu başqa birləşmələrə birləşdirə bilirlər. Bunlara spirtin azotlu analoqu, dietilsulfat, etilenamin, nitrozoquanidin, nitrozo-metil sitin turşusu, sarkolizin, xlorambusil);

2) rentgen şüaları, neytronlar və başqa radioaktiv şüalar;

3) ultrabənövşəyi şüalar (dalğa uzunluğu **2560Å⁰** (anqestrim) olan). Bu mutagenlər bəzi canlı orqanizmlərdə (viruslar, bakteriyalar, gübələklər, bitki, heyvan və insanlarda) mutasiya yarada bilirlər. Bunlardan başqa mikroorqanizmlərlə işləyərkən mutagen amil kimi müxtəlif azotlu birləşmələrdən də istifadə edilir. Bunlardan nitrat turşusunu və akridinli rəngləyicini güstərmək olar.

Mutagen amillər bilavasitə DNT-yə, DNT-nin sintez olunaçağı ilkin maddələrə, DNT sintez olunan sistemə təsir etməklə mutasiya yarada bilirlər. Mikroorqanizm həceyrələrini və sporlarını mutagenlə işləməklə alınan mutasiya prinsip etibarlı ilə spontan mutasiyadan fərqlənir. Zənni hər iki halda irsi dəyişikliklər nukleotidlərin dəyişilməsi əsasında baş verir. Spontan və induksiya olunan mutasiyalar biri-birindən şərətə və tezliyinə görə fərqlənirlər.

Mutagenlərin spesifikliyi

Məxtəlif mutagenlərin xüsusiyyətlərini nəzərdən keçirdikdə aydın olur ki, bu mutagenlərin bir hissəsi purinlərə təsir göstərir, digərləri isə - pirimidinlərə (ultrabənövşəyi şüalar). Bakterial DNT-nin polinukleotid zəncirinin məxtəlif sahələri, purin və pirimidin əsaslı tərkibinə görə bir-birindən əhəmiyyətli dərəcədə fərqləndiyinə görə, güman edilir ki, spesifik mutagenlər genomun bir sahəsini digər sahəsindən daha çox dəyişir. Məsələn, yüksək sitozin tərkibli polinukleotid zəncir sahəsi, azot turşusu təsiri altında daha çox dəyişir, nəinki qızdırılma prosesi zamanı. Buna əks olaraq, çox sayda adenin tərkibli polinukleotid zəncir sahəsi isə, yüksək hərarət təsiri nəticəsində daha çox dəyişir. Mutagenlərin məxtəlif determinantlara qarşı göstərdiyi bu nisbi spesifikliyi məxtəlif eksperimental müşahidələr vasitəsilə təsdiqlənir. Bu göstəricilər, müəyyən xüsusiyyətlərə nəzarət edən məxtəlif genetik sahələrdə (lokuslar) induksiya edən mutagenlərin hərəkətlərindəki məxtəlifliyi bir daha vurğulayır. Triptofan sintezinə nəzarət edən lokuslarda UV-şüaları reversiyanı daha yüksək faizdə induksiya edir. Lakin, fenilalanin sintezinə nəzarət edən lokuslara gəldikdə isə, bu şüalar daha zəif mutagen təsiri göstərir. Buna əks olaraq, ipritin azotlu analoqu fenilalanin sintezinə nəzarət edən lokuslara çox yüksək təsir göstərir. Eyni zamanda, bu azotlu analoq triptofan sintezinə nəzarət edən lokuslara demək olar ki, təsir göstərmir.

Qeyd etmək vacibdi ki, mutagenlərin məxtəlif genlərə qarşı göstərdiyi bu nisbi spesifikliyi yalnız mutantların reversiya yaratma qabiliyyətinin tədqiqatı zamanı aşkarlanır. Məsələn, əlavə artma faktoru tələb edən mutantlar (auksotroflar) vəhşi nüvə (prototoplar) reversiya etdikdə, bu spesifikasiylik üzgüçü biruzə verir. Prototoplar auksotroplara reversiya etdikdə isə, bu mutagen spesifikasiylik qeyd olunmur. Bunun səbəbi isə çox sadədir: xüsusi funksiyaya nəzarət edən genlərin hər biri böyük sayda (təxminən bir neçə yüzlə) purin və pirimidin nukleotidlərindən ibarətdir. Bu nukleotidlərdən hər hansıdasa dəyişiklik baş verərsə, bu funksiyanın itiril-

məsinə gətirib zıxarır (məsələn, əlavə artma faktoruna olan tələbatın yaranması). Bundan fərqli olaraq, bir nukleotidin dəyişikliyinə yaranan auktotrof isə, yalnız bu nukleotidin ilkin halına qayıtdığında, yəni ilkin məlumatın bərpası zamanı, vəhşi nüvə reversiya edir. Auktotrof ştamminin müxtəlif mutagenlər təsiri altına salınması və bu prosesdən yaranan prototrof mutantların sayının müəyyən olunması vasitəsilə məhz hansı spesifik cütlə (A-T, T-A, S-Q və ya Q-S) dəyişikliklərə məruz qaldığını öyrənmək olar. Mutagenin hansı hissəyə - pirimidin və ya purin – təsir göstərməsindən əvvəl olmayaraq, tədqiq edilən genom hissəsində hər hansı bir nukleotid cütlüyündə baş verən dəyişiklik eyni nəticəni verdiyi üçün, mutasiyanın prototrofluqdan auktotrofluğa qarşı getməsində mutagen təsirinin spesifikliyi aşkarlanmır. Mutagenlərin hərəkət spesifikliyi onların əsaslarının tərkib fərqliliyindən və ardıcılığından asılı olması aşağıdakılarla təsdiq olunur. Birincisi, müxtəlif genlərin öyrənilməsi zamanı, eyni mutagenin istifadəsində mutagen effektivliyinin dozadan asılılığının müxtəlif güstəriciləri üçün zəifdir. İkincisi, UV-şüaların izolasiya olunmuş DNT-yə olan təsiri müxtəlif genetik markerlərin (məsələn, streptomisinə davamlılıq, eritromisinə davamlılıq, kapsulayaratma qabiliyyəti və s.) və hətta, müxtəlif ştammlardan ayrılan eyni markerlərin (məsələn, streptomisinə davamlılıq,) müxtəlif inaktivasiya dərəcəsi ilə müəyyən edilir.

Alimlərin çoxu belə düşünür ki, əsaslara spesifik təsir göstərən və hətta onların əvəzlənməsinə gətirib çıxaran mutagenlərin istifadəsi, və eyni zamanda, müxtəlif lokusların bu mutagenlərə qarşı həssaslığının öyrənilməsi, nəticə olaraq, genetik müxtəlif olan DNT sahələrinin əsaslarının ardıcılığını təyin etmək imkanı verəcək. Benzer üz tədqiqatlarında bu müəhəm posesin ilk addımlarını atmışdı. Belə ki o, “qızcın nöqtələri” lokalizasiya etməklə, faqat T4 üçün iki sistronun ibarət xəritə hazırlamışdır. Bu “qızcın nöqtələr” bir qrup mutagenlərdən yalnız bir mutagenin təsiri altında mutasiyaya uğrayan genom sahəsidir. Bu halda, bu qrupa azot turşusu, etilmetansulfonat, 2-aminopurin, 5-bormurasil və proflavin daxil idi.

7.2.6. Mutasiyanın tezliyi və təyin olunması

İnduksiya edilmiş mutasiyaların tezliyinin müəyyən edilməsi

Mutagen agentlərin təsiri nəticəsində yaranan mutasiyaların tezliyini dalğalanma (fluktuasiya) testi vasitəsilə müəyyən etmək olar. Qeyd olunan test, mutagen təsirə məruz qalan həcyrələr və ya onların nəslindən olan sonradan yaranan həcyrələr üçün istifadə olunur. *E.coli* ilə keçirilən bəzi tədqiqatlarda mutagen təsir Bertani metodu ilə yoxlanılmışdır: streptomisin asılı həcyrələri, əvvəlcədən mutagen təsirinə məruz qoyulan və tərkibində streptomisin olmayan mühitədə ökmüşlər. Daha sonra mutasiyaların tezliyini aşağıdakı üsulla müəyyən etmişlər. Antibiotik tərkibsiz mühitədə, böyük koloniyalar yaranan streptomisin asılı həcyrələrin bülənmə zamanı onların sayını hesablamışlar.

Bu metodun geniş miqyaslı istifadə olunan modifikasiyasında spesifik artma faktoru tələb edən mutantlar (auksotroflar) istifadə olunur. Auksotrof həcyrələr az sayda artma faktoru olan mühitədə öklir və mutasiyaların tezliyi, auksotrof həcyrələrin məhdud reproduksiyası zamanı yaranan prototrof mutantların (artma faktoruna ehtiyacı olmayan həcyrələrdən yaranan koloniyalar) sayı ilə müəyyən edilir.

Öldürücü təsirlər və mutasiya nisbətləri

Bəzi maddələr, məsələn $MnCl_2$ (etilmetansulfonat) hətta toksik təsir göstərməyən məhlullarda belə güclü mutagen kimi xizmə edir. Mutagenlərin zoxsu isə həm mutagen həm də toksik təsirə malikdi. UV-şüaların təsiri altında məhv olan həcyrələrin sayı nə gədər zoxdursa, mutasiyaların nisbəti də bir o gədər yüksəkdir. Buna görə də, mutagen agentlərin tədqiqatı zamanı, məhz sağqalmış həcyrələr arasında mutasiya nisbətini qeyd etmək daha diqqətə layiqdir. Daha öncə mutagen sayılan bəzi agentlər əslində, onların toksik təsirinə vəhşi tiptən daha az həssas olan mutantların nisbi sağqalmasını təmin edir.

Üldügrğcğ effekt verən reaksiyalar mutasiyaları yaradan reaksiyalarla həmişə eyni olmur. Buna baxmayaraq, həm üldügrğcğ həm də mutagen effektlərin bir hissəsi DNT-yə olan eyni təsirdən əmələ gəlir.

Aşağı dozalı UV-şüaların bakteriyalara təsiri nəticəsində induksiya olunan həm üldügrğcğ həm də mutagen effektlər, gürg-nən işıq vasitəsilə (fotoreaktivasiya) neytrallaşdırılır. Bu doza yğksək olduqda isə, mutagen effekti, üldügrğcğ effektdən fərqli olaraq, fotoreaktivasiya ilə belə neytrallaşmır.

7.2.7. Mutasiyaların seçilməsi və auktrotrof mutantlar

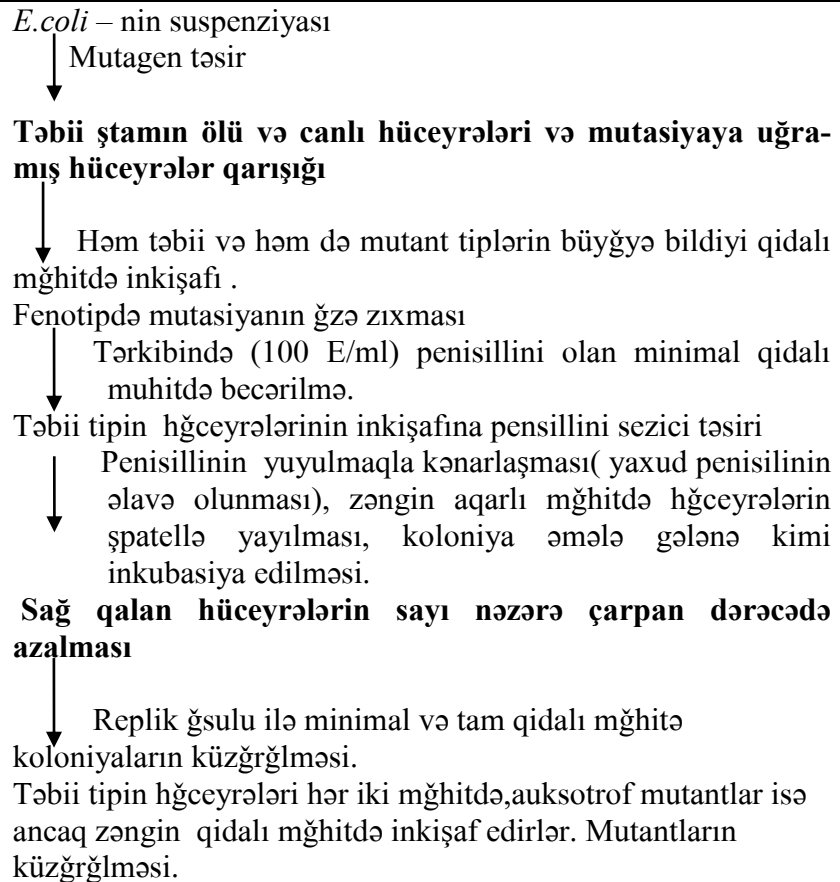
Adi bərk qidalı mğhitlərdə zox cğzi mutasiyaları piqmentlərin dəyişməsilə, koloniyaların böygməsi və yaxud digər əlamətlərinə güərə aşkar etmək olur. Bəzi mutant əlamətlər indikatorlar yaxud rəngləyicilər əlavə etməklə aşkar edilir. Valideyn hğceyrələrindən qidalanmaya az, yaxud zox tələbi ilə fərqlənən mutantların identifikasiya gğzn onların hər ikisinin iki qidalı mğhitdə inkişafı mğqayisə edilir. Əgər, məsələn, mutant, leysin sintezini itirirsə, o, yalnız qidalı mğhitə həmin amin turşusu əlavə olunduqda inkişaf edir. Bu mutant leysinə güərə auktrotrof, yəni leysinə ehtiyac duyan (leu^-) adlanır. Onun əksi olan təbii tip (leu^+) isə prototrof adlanır. Əgər hğceyrə suspenziyasında eyni vaxtda mutant hğceyrələri leu^- və təbii tipin prototraf hğceyrələri olarsa, onda bu iki tipi qidalı mğhitdə inkişafına güərə fərqləndirmək mğmkğndğr. Ğsul, adətən, defektli mutantların aşkar olunmasında istifadə edilir.

Qeyd olunduğı kimi əksər əlamətlər gğzn mutasiyanın tezliyi zox cğzidir. Metabolizm tipi ilə bağılı tədqiq olunmuş fizioloji əlamətlər 10^{10} - 10^5 arasında dəyişir. Baxmayaraq ki, mutagenlərin təsiri altında mutasiyanın tezliyi zox artır, onların aşkar olunması gğzn böyğk zəhmət tələb olunur. Ona güərə bilavasitə sezmədən əvvəl populyasiyanı mutantlarla zənginləşdirirlər.

Antibiotiklərə, zəhərlərə, bakteriofaqlara davamlı mutantların kumulyativ kulturalarını almaq asandır. Qidalı mğhitə uyğun amil əlavə etməklə, yalnız ona davamlı mutantlar sağ qalır və təbii tipin hğceyrələri isə məhv olur (cədvəl 2).

Cədvəl 2

***E.coli* bakteriyasından auksotrof mutantlarının pensillin metodu ilə ayrılması**



Auksotrof mutantların alınması ğsulları bir ğmumi prinsipi əsaslanır: ğġceyrə suspenziyası ğzġn elə şərait yaradırlar ki, ayrılmalı olan mutantlar inkişaf etmirlər, inkişaf edən prototrof ğġceyrələr kənar olunur yaxud da məhv edilir. Elə vasitələr var ki, onlar yalnız inkişafda olan ğġceyrələrə təsir edir (məsələn, antibiotiklər). Antimikrob amilin kənar edilməsi və böyügmə faktorunun əlavə edilməsindən sonra auksotrof ğġceyrələrin inkişafı başlayır.

Penisilinin tətbiqi ilə mutantların ayrılması. *E.coli*-nin prototrof mutantlarının toplanmasında penisillindən istifadə edirlər. O, inkişafda olan təbii tipin ğġceyrələrini üldügr, inkişaf etməyən mutant ğġceyrələr sağ qalırlar. Belə ğsulların küməyi ilə mġxtəlif qġsurlara malik mutantları ayırmaq olur: substratın nəql olunma proseslərinin pozulması, aralıq mġbadilənin qġsurları, hərarətə yġksək həssaslıq. Cədvəl 3-də sezmənin ğsulları və mġxtəlif mutant tiplərin identifikasiyası, o cġmlədən qġsurlu tənziimi olan mutantlar verilmişdir.

Cədvəl 3

Müxtəlif mutantların ayrılması və təyini üsulları

Mutantların tipləri	Ayrılma və toplanma üsulları	İdentifikasiya
I	II	III
İngibitorlara, antibiotiklərə, zəhərlərə, yaxud bakteriofaqa davamlı mutantlar	İngibitor və ya bakteriosid amil olan aqarlı mğhitə kəllig miqdarda hğceyrələrin əkməli	Ancaq davamlı mutantlar inkişaf edirlər
Auksotrof mutantlar subtratdan başqa əlavə inkişaf amilinə (vitaminlərdə, amin turşularda və yaxud digər maddələrdə) ehtiyacı olanlar	Pensilin yaxud ona uyğun maddənin tətbiq üsul: hğceyrələri, uyğun inkişaf amili olmayan və pensilin və ya bakteriosit təsir göstərən digər amil olan mğhitə əkirlər	Hğceyrə suspenziyasının (A) boy faktoru olan qidalı mğhitə və replikasiya üsulu ilə minimal mğhitə (B) əkirlər. Yalnız (A) mğhitində inkişaf edən (B) mğhitində inkişaf etməyən koloniyalar auksotrof mutantlar olur.
Mğəyyən substratları mənimsəyə bilməyən mutantlar	Pensilin tətbiq edilməsilə, yaxud kizik koloniyaların ayrılması ilə tətbiq edilən üsul. Suspenziyanı elə qidalı mğhitə əkirlər ki, orada yabani tip gəzən substrat normal qarılıqdadır, amma arzu olunan mutant gəzən isə zox aşağı qatılıqdadır. İnkubasiyadan sonra xırda koloniyaları ayıraraq təyin edirlər.	Auksotrof mutantlarda olduğu kimi edirlər. Qıcırma yaradan və yaxud hər hansı maddə ifraz edən bakteriyaları fərqləndirmək gəzən mğvafiq rəngləyici indikatorlardan istifadə olunur.

Cədvəl 3-ün ardı

I	II	III
Temperaturaya həssas olan mutantlar(şerti metal)	Pensilinin tətbiqi ğsu-lu: yġksək temperatu-rada inkişaf edə bilən təbii tipi antibiotik məhv edir, məsələn 37 ⁰ C	Auksotrof mutantlar-da olduğu kimi. Mġx-təlif temperaturada inkubasiya həyata ke-zirir və yalnız 25 ⁰ C də inkişaf edən, lakin 37 ⁰ C də inkişaf etmə-yən koloniyalar sezi-lir.
Katablit enzimlərini konstitutiv sintez edən mutantlar	a) İnkişafı limitləşdirən substrat qatılığında uzun zaman becərmə. b) Nüvbə ilə iki substratda becərmə. c) Enzimlərin induksiyasını tormozlayan maddə olan mġhitdə becərmə.	Hġceyrə suspenziya-sının induksiya yarat-mayan maddə olan qidalı mġhitdə becə-rilməsi. Konstitutiv fermentli mutantlar dərhal substrata təsir edir və indikatorun rəngi dəyişilir.
Anabolit enzimlərini konstitutiv sintez edən mutantlar.	Antimetabolit olan mġhitdə becərmə: antimetabolitlər ya-banı tipin inkişafını tormozlayırlar. Davamlı kaloniyalar arasında elələri olur ki, son məhsul ilə rep-ressiya və ingibirləş-mə baş vermir.	Ancaq davamlı mu-tantlar inkişaf edirlər. Fermentin konstitutiv sintezini adətən “satelit” koloniyaların inkişafı ilə aşkar edirlər. Bunu onunla izah edirlər ki, da-vamlı hġceyrələrin son məhsulunun dif-fuziya zamanında, antimetabolit təbii ti-pin hġceyrələrinin in-kişafına təsir güstərə bilmir.

7.3. Genotipin seleksiyada rolu

Genetik fonun təbii sezmədə olan rolunun tədqiqatı həm nəzəri, həm də məhim praktiki mənaya malikdir. Bir sıra ştammların seleksiyası zamanı rast gəlinən zəifliklər və təbii sezmənin zəif olması, onların mutagenlərinin təsirinin azalması yox, genetik xüsusiyyətlərinin göstəricisidir.

Yüksək aktivliyə malik olan ştammların sezmə tempinin kəskin aşağı düşməsi, onların genotipinin uzunmüddətli mutagen təsiri altında olmasına bağlıdır.

Məhsir dövrdə mutagenəzin xüsusiyyətlərinə aid olan məlumatları nəzərə alsaq, səni sezmə zamanı dğz və əks mutasiyanın nisbətində dəyişiklik olduğunu gümrğrk. Təsəvvğr edək ki, antibiotikin yaranma xüsusiyyəti 10 gəndən asılıdı (genlərin sayı 20 də olar bilər, 100 də). Uzunmüddətli, bəzən 10-20-30 pillədən ibarət (pillələr mikroorganizmlərin ən yğksək formasına bərabərdir) seleksiya prosesi zamanı, hər pillədə mğsbət mutasiyaları sezsək, nəticədə, bğtğn genləri bitirmiş oluruq.

Yuxarıda qeyd olunan mğsbət mutasiyalar vasitəsilə bğtğn genlər bitirildiqdən sonra, seleksiyanın mğəyyən mərhələlərdən birində, mutagenlərlə emal prosesində artıq əks mutasiya əmələ gəlir. Ştammların aktivliyi plato effektinə məruz qalır, mğsbət mutasiyaların rast gəlmə əmsalı isə ən minimal göstəriciyə enir, və bəzən, hətta sıfıra bərabər olur.

Bundan öncə vurğuladığımız uzunmüddətli seleksiya nəticəsində ştammların genomunun mğsbət mutasiyalarla doyması qipotezası, sezmənin effektivliyinin eyni mutagenin təsiri nəticəsində azalmasını təsdiq edir. Bu fikrə daha bir əsaslandırma gətirmək olar. Eyni mutagenin təsiri nəticəsində yaranan zoxsaylı qeyri effektiv sezmələr mutasiyaların eyni sahədə yığılmasına gürə ortaya zıxır. Bu sahə, “qızğın nüqtə” adlanır. Başqa süzlə desək, eyni mutagen gğğn biz yalnız mğəyyən genlərdən, və ya, onların nəzdində olan mğəyyən sahələrdən istifadə edirik. İsi-

fadə etdiyimiz mutagenin təsiri altında mutasiyaya uğraya biləcək bəzi genlər bu prosesə uğramış və buna görə də, eyni mutagenin təkrar istifadəsi artıq lazımi effekti vermir.

Genotipin effektiv nəticə əldə edilməsində böyük rol oynaması, seleksiya üçün hansı mutagenin seçilməsi gərəmini zətiyləşdirir. Eyni mutagen bir nüvə produsentlər üçün effektiv olduqda, onların başqa nüvə üçün qeyri effektiv ola bilər.

Mutagenin belə differensiallığını həətə eyni mikroorganizmin (eyni antibiotikin produsenti) müxtəlif ştammlarına olan təsirində də görmək olar.

Misal olaraq, ədəbiyyatda təsvir olunan Streptomisin LS-1 produsentinin üç nüvə ştamminin - №1385, №1860 və №2763 - iki mutageninin effektivliyinin müqayisəvi tədqiqatına nəzər yetirək. Bu ştammlar UV- şüalarının müxtəlif dozə təsiri altında yaranmışlar və bir birindən bir sıra morfoloji əlamətlər, eləcədə, antibiotik yaranma prosesi zamanı təbiəi dəyişənlik xüsusiyyətləri ilə fərqlənir.

Yuxarıda qeyd olunan üç nüvə ştamminin hamısının sporları UV-şüalarının ən effektiv dozəsi və etileniminin təsirinə məruz qalmışdılar. Daha sonra, mutagenin təsiri altında yaranan spor koloniyalarının antibiotik yaranma zamanı göstərdikləri dəyişənliyin paylanma nüvələri müəyyən edilmişdir.

UV-şüa təsirinə məruz qalan №1385 ştammin nüvəndə müsbət variantların elədə çox artması müşahidə olunmamışdır. Bundan fərqli olaraq, №1860 ştammin nüvəndə müsbət variantların kəskin artımının şahidi oluruq. №2763 ştammin nüvəndə isə müsbət variantların cəzi artımına rast gəlmək olur. İki mutagenin effektivliyinin dözgən qiymətləndirilməsi üçün, hər variantın dozə fərgini nəzərə almaq lazımdı. №1860 ştammin nüvəndə, müsbət variantların ən çox artması 100 erg/mm² UV-şüa təsiri altında mümkün olmuşdur. Bu nüvdən fərqli olaraq, №2763 ştammin nüvəndə isə, müsbət effekti daha yüksək dozalı şüa təsirindən almaq olar.

Etileniminin təsiri altında isə fərqli nəticələr əldə olunmuşdur. Süzgedən maddə, UV-şüadan daha az effekt göstər-

mişdir. №1860 ştammi nüvəndə etilenimin, ĞV-şüasının təsirinə tam əks təsir göstərir. Həm yəksək həmdə aşağı dozalarda, mğsbət-variantların sayı, ĞV-şüasının təsiri zamanı yaranan variantların sayı ilə mğqayisə oluna bilməyəcək gədər azdır. Beləliklə, hətta eyni ştammi nəzdində belə, qeyd olunan ğz nüv mutagenlərin təsiri altında yaranan dəyişkənlik ğzrə mğxtəlif nəticələr verir.

Əldə olunan məlumatlara əsasən, ştammin genotipini gəfil dəyişərək, onun təbiyi və induktiv dəyişkənlik xğsusiyyətlərini də dəyişmək olar. Bunun əsasında isə, dəyişilmiş genotipin küməyi ilə, sezmənin tempini artırmaq olar.

VIII FƏSİL

GENETİK REKOMBİNASIYA VƏ ƏLAMƏTLƏRİN ÖTÜRÜLMƏSİ YOLLARI

8.1. Genetik rekombinasiya

Hal-hazırda bakterial xromosomla həcyrəyə dğşən kənar DNT ilə (yaxud plazmidlə) rekombinasiyanın ğz mğxtəlif mexanizmi məlumdur: 1) ğmumi homoloji rekombinasiya, 2) sayt-spesifik rekombinasiya və 3) qeyri-homoloji rekombinasiya.

Ümumi homoloji rekombinasiya. Bu halda xaricdən daxil olan DNT və həcyrə DNT-si ilə uyğun sahələrinin resiprok (qarşılıqlı) mğbadiləsilə rekombinasiya baş verir. Rekombinasiya ğzrə partnyorlar eyni nukleotid ardıcılığına malik olmalıdır, yəni maksimal homoloji olmalıdır. Homoloji rekombinasiya *recA* geninin nəzarəti altında olur və bu genin qğsuru ilə bağlı olan (*rec⁻*) mutantlar homoloji rekombinasiya qabiliyyətinə malik deyillər. Bu mexanizmin bir nəzə modeli müvcuddur. Fərz edirlər ki, cğtləsmə, əsasən, ikiqat DNT zəncirinin despirallaşmış təkzəncirli sahələrində baş verir, ikinci zəncir isə bəlkə də replikasiya və reparasiya nəticəsində əmələ gəlir.

Sayt-spesifik rekombinasiya. Bu proses homoloji rekombinasiyadan asılı olmadan həyata keçir, yəni həmin *rec⁻* mutantlarında da mğmkğndğr. Qısa cğt zəncir DNT mğəyyən sahədə uzun cğt zəncir spirala birləşir, bu zaman kizik partnyor avtonomluğunu itirir. Sayt-spesifik rekombinasiyanın tipik timsalı kimi λ (lyamda) bakteriofaqının integrasiyasını güstərmək olar (şək.21)



Şəkil 21. Sayt – spesifik rekombinasiya

Genetik eksperimentlər göstərir ki, faq profaq halına keçərkən sahib hüceyrənin xromosomuna mğəyyən sahədə qal operonu ilə biotin sahəsi arasında birləşir. Fraqın xromosoma qovuşması onun bakterial DNT-nin mğəyyən sahəsinə birləşməsi sayəsində baş verir. Əvvəllər hesab edirdilər ki, o, nukleotid ardıcılığının yığsək homoloqluğu ilə mğəyyən olunur, amma bu homolojiya zox cəzi olduğu gözə, yəqin ki, burada əsas rolu faq tərəfindən kodlaşan inteqraza adlanan faq zğlalı oynayır.

Faq DNT-sinin mğəyyən sahəsində (attB) və bakterial DNT- nin uyğun sahəsində (attA) bu zğlal sahib hüceyrə ilə faq genomunun arasında qırılma və zarpaz birləşməsini kataliz edir.

Qeyri-homoloji rekombinasiya. DNT-nin seqmentləri iştirak edən, genetik homolojiya aşkar olunmayan rekombinasiya prosesləri qeyri-homoloji rekombinasiya adlanır. Sayt-spesifik rekombinasiyada olduğu kimi o, rekombinasiyanın inteqrasion formasıdır, yəni DNT-nin birləşməsidir. Qeyri-homoloji rekombinasiya recA genindən asılı deyil. **Belə rekombinasiyanı daxil olan ardıcılıqlar (İS-elementləri), transpozonlar (Tn) və bakteriofaq M (myu).** Qeyri-homoloji rekombinasiyanın molekulyar mexanizmi hələlik tam aydınlaşdırılmamışdır.

Əvvəllər mğəyyən olunduğu kimi *E.coli* bakteriyasında spontan yolla əmələ gəlmiş bəzi mutasiyalar yad DNT-nin birləşməsi kimi izah olunurdu. Belə mutasiyalar bğtğn xromosom boyu quruluş və tənzim genlərində baş verir. Yad DNT insersion ardıcılıqlara malikdir (İS-elementləri), onlara həm bakterial xromosomlarda və həm də plazmidlərdə rast gəlinir. İS-elementləri 800-1400 nukleotid cətlərindən ibarətdir; onlar fenotipik əlamətləri kodlaşdırmırlar və vəzifələri barədə məlumat kifayət qədər deyildir. Onların mutagen təsiri transkripsiya prosesini pozan kənar DNT-nin birləşməsi ilə izah olunur. Fərz etmək olar ki, İS-elementləri genetik materialın quruluşunun dəyişilməsində xğsusi rol oynayır.

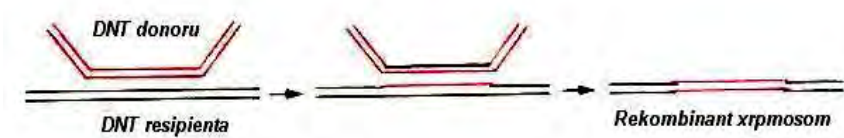
Transpozonlar. Bu, genomun əksər sahələrinə birləşə bilən plazmiddən bakterial xromosoma, oradan digər plazmidə, yaxud mğlayim faqa “sızraya” bilən DNT ardıcılıqlarından iba-

rətdir. Transpozonlar elə genlərə malikdirlər ki, onların vasitəsi ilə xarici aşkar oluna biləcək əlamətlər, məhz penisilin, tetrasiklin və kanamitsin kimi antibiotiklərə davamlılıq mğəyyən edilir. Bununla əlaqədar onları İS-elementlərinə nisbətən asanlıqla aşkar etmək olur. Transpozonun daxilində olan davamlılıq geninin hər iki tərəfində iki eyni ardıcılıq var, onlar eyni, yaxud bir-birinə əks istiqamətdə gedə bilirlər. Təkrar olunan DNT əsaslarının ardıcılığı İS-elementlər ilə oxşardır. DNT-nin bu kəsiklərini elektron mikroskopda mğşahidə etmək olar.

Bakteriofaq M (myu) bakterial xromosomla birləşmə formasına güre İS-elementləri və transpozonlarla oxşardır. O, faqın tipik xğsusiyyətlərinə malikdir və eyni zamanda ona nəhəng transpozon kimi də baxmaq olar.

8.2. Genetik əlamətlərin ötürülməsi yolları

Eukariot orqanizmlərdə mayalanma zamanı genlərin haploid dəsti birləşir və diploid ziqot əmələ gəlir. Qız diploid orqanizmdə bir sıra, yaxud zoxsaylı mitotik bölünmədən sonra reduksion bölünmə prosesində (meyoz) xromosomların perekombinasiyası baş verir, iki valideyn dəstə məxsus olan və yenidən haploid gen dəstəsinə malik hğceyrə əmələ gəlir (qamətlər). Genetik materialın belə cinsi “yerdəyişmə” ğsuluna paraseksual proseslər əks qoyulur, bunlara prokariotlarda olan əlamətlərin rekombinasiyasını aid edirlər. Bakteriyalar demək olar ki, həmişə haploiddirlər və onlarda yalnız bir dəst gen müvcuddur. Ziqot bakteriyalarda da əmələ gəlir, amma onlar hez vaxt hğceyrələrin tam birləşməsinin məhsulu olmur. Adətən, donor hğceyrədən resipient hğceyrəyə genetik materialın yalnız bir qismi keçir, yəni qeyri-tam ziqot (meroziqot) əmələ gəlir. Resipientin xromosomu donorun xromosom fraqmentləri ilə qovuşur və onlar ayrı-ayrı sahələri ilə mğbadilə edirlər. Nğvənin və hğceyrənin sonrakı bölünməsində yalnız rekombinant xromosoma malik hğceyrə əmələ gəlir (şək.22).



Şəkil 22. Ümumi homoloji rekombinasiya

Bakteriyalarda əlamətlərin kezirilməsinin üç üsulu mövcuddur: konyuqasiya, transduksiya və transformasiya. Bu üç prosesin nəticəsində DNT donor bakteriyadan bakteriyaya resipient nəql olunur. Bu proseslər bir-birindən DNT-nin nəql olunma üsulu ilə fərqlənirlər. DNT-nin küzürülməsindən sonra resipient hüceyrədə rekombinasiya baş verir. Bu zaman donorun DNT-si resipientin DNT-nə birləşir. Rekombinasiya baş vermiş hüceyrələr rekombinant adlanır.

8.2.1. Konyuqasiya

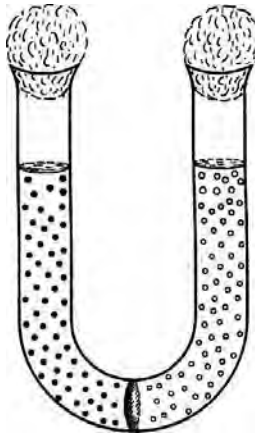
Konyuqasiya prosesi ilk dəfə *E. coli* bakteriyasında aşkar olunub. Bu proses bakteriyalarda bir neçə mərhələdən ibarətdir. Birinci, iki hüceyrənin bir-birinə toxunması nəticəsində kürpəcik və ya anastomoz əmələ gətirməsidir. İkinci, kürpəcikdən genetik materialın bir hüceyrədən (donordan) digərinə (resipientə) keçməsidir. Gənc, hüceyrəyə daxil olan DNT fraqmenti resipient xromosoma inteqrasiya olunur (birləşir). Bu prosesə rekombinasiya deyilir (şəkil 23).



Şəkil 23. *E.coli*nin hüceyrələri arasında F pili vasitəsilə konyuqasiya prosesi

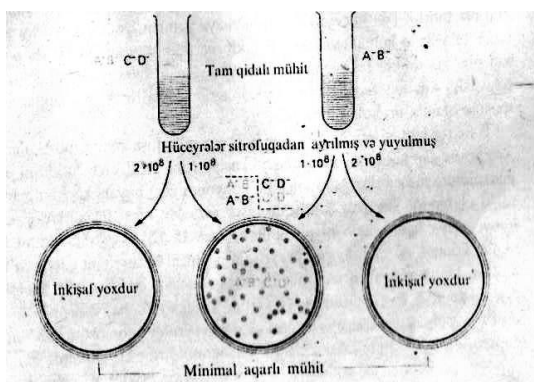
Bakteriya (*E. Coli*, K-12) h ceyr sinin zarpazla ması h ceyr d  olan F cinsiyy t amilinin olması say sində ba  verir. Cinsi amil olan h ceyr  F^+ amil olmayan h ceyr  is  F^- il  i ar  olunur. Birincisi donor ikincisi is  resipient adlanır. $F^+ \times F^-$ il  v  $F^+ \times F^+$ -l  zarpazla dıqda d ll  hibrid, $F^- \times F^+$ - l  zarpazla dıqda is  d ls z hibrid alınır.

Rekombinasiyanın hibridl  m si say sində ba  verdiyini s gbut etmək  z  n U  akilli      borudan istifad  edilir (  k 24). Boruya qidalı m  hit t k b onun dib hiss sində bakterioloji filtr s  zg c yerl   dirilmi dir ki, bakteriya h ceyr si bir t r fd n  ks t r f  kez  bilm sin.      borunun bir t r fin  auksotrof  tam (F^+), dig r t r fin  is  ba qa  amların h ceyr l ri (F^-) qidalı m  hit   kilir. H ceyr l r bakterial filtri kez  bilm dikl ri  z  n bir - birin  toxunurlar. Bel , m  hitd n olan bakteriyaları  kdikd  prototrof koloniyalar bitmir. Lakin, h r iki n v  amları      borunun bir t r find   kdikd  (h ceyr l r biri-birin  toxunma imkanına malikdirl r) burada prototrof kaloniyalar yaranır.



  kil 24. Rekombinasiyanın hibridl  m sini s but ed n U  akilli boru

Sonralar Anderson, Jakob və Bolman elektron mikroskopunda morfoloji cəhətdən fərqli (dairəvi və züp şəkilli) olan bakteriya həcyrələri arasında konyuqasiya baş verdiyini sğbut etmişlər. Zarpazlaşmada F^+ və F^- ştamların rolu eyni deyildir. Məsələn, $AF^+ \times BF^-$ həcyrələrinin zarpazlaşması zamanı B əlamətini daşıyan ştamların sayı 80%, A əlamətini daşıyanlar isə - 20 % olmuşdur. Əgər B əlamətli ştamlar cinsi amili daşıyırsa onda onun sayı 20%, A əlamətli ştamların miqdarı isə 80% olur. Digər tərəfdən resipient həcyrələri Ultrabənövşəyi şüalarla və ya streptomisinlə işlədikdə rekombinasiyanın tezliyi xeyli azalır. Donor həcyrələri uyğun sğrətdə işlədikdə rekombinasiya tezliyi ya artır ya da hez dəyişmir. Bu təcrəbələr onu güstərir ki, rekombinantın genetik quruluşu əsasən resipientin genetik quruluşu ilə mğəyyən edilir. Lakin, bu qayda cinsi amilə şamil edilmir, belə ki, $F^+ \times F^-$ zarpazlaşmasından alınan bğtğn rekombinant həcyrələr F amili daşıyırlar. Bu onu güstərir ki, cinsi amil sitoplazmatik təbiətlidir və başqa genetik elementlərdən fərqli olaraq, konyuqasiya zamanı yğksək tezliklə ütgrğlğr (şək 25).



Şəkil 25. *E.coli* K 12-nin mutantı ilə müxtəlif biokimyəvi qüsuru olan mutant cütüklə konyuqasiyasının rekombinasiyası

Konyuqasiya zamanı hğceyrə genomunun 5/1-dən 3/1-ə qədər olan hissəsi başqa hğceyrəyə keçir. Lakin, $F^+ \times F^-$ zarpazlaşması zamanı genetik rekombinasiya tezliyi zox aşağı olub, 10^{-6} -ya bərabərdir. Yğksək rekombinasiya tezliyinə malik donor hğceyrələr kəşf edildikdən (bu hğceyrələri Lederberq, Kabali və Kefs kəşf etmişlər) sonra genetik rekombinasiya tezliyi 10^{-1} - 10^{-2} -ə qədər yğksəldilmişdir. F^+ hğceyrələr həlqəvi xromosoma malkidir və onun resipient hğceyrəyə daxil olması ğzğn parzalanması və cinsi amillə birləşməsi vacibdir. Donor hğceyrələr isə resipient hğceyrəyə daxil ola bilən parzalanmış xromosoma malkidir. F^+ şamlarda rekombinasiyanın tezliyi xromosomların parzalanma tezliyinə və F^+ hğceyrədən donor hğceyrə əmələ gəlmə tezliyinə uyğun gəlir.

Deməli, F^+ hğceyrədə rekombinasiya tezliyinin aşağı olması həlqəvi olan xromosomun parzalanma tezliyinin aşağı olması ilə əlaqədardır. F amili resipientin xromosomuna istənilən nəhiyədən ixtiyari birləşə bilir.

Resipient hğceyrəyə donor hğceyrənin genomu daxil olduqda o, heteroziqot hğceyrəyə və ya meroziqota zəvrilir. Sonra isə resipient hğceyrədə genetik rekombinasiya mərhələsi başlayır, yəni donorun genetik materialı resipientin xromosomuna inteqrasiya edir.

Konyuqasiya prosesinin həm praktiki, həm də böyük nəzəri əhəmiyyəti vardır. Belə ki, konyuqasiya sistemi bakteriya xromosomuna genlərin yerləşmə ardıcılığını və genlər arasında məsafəni təyin etmək imkanı verir. Beləliklə, buna əsasən genlərin xəritəsini mğəyyən etmək olur. Genlərin xəritəsinin tərtib olunması bir nezə ğsulla mğmkğndğr. Birinci ğsul markerlərin (nişan) R ütğrğlmə qradientinə əsaslanır. Donordan gəlmiş düllğ markerli olan rekombinantların sayı markerdən 0 (xromosomun qabaq ucu) nüqtəsinə qədər olan məsafə ilə mğəyyən edilir. Marker 0 nüqtəsindən nə qədər uzaqda yerləşibsə bu markeri daşıyan rekombinantların sayı bir o qədər az olur. İkinci ğsul konyuqasiya vaxtına əsaslanır. Əgər xromosomun ütğrğlmə sğrəti sabit qalırsa markerlər arasında məsafəni zaman vahidi ilə ifadə etmək olur.

Ğzğncğ ğsul rekombinasiya tezliyinin analizi əsasında həyata keçirilir. Bu ğsul o halda istifadə olunur ki, istifadə olunan markerlər bir-biri ilə yaxın birləşmiş şəkildə olsun. Məsələn, tutaq ki, zarpazlaşmada A, B və C markerləri iştirak edir və onların arasındakı rekombinasiya tezliyi A və B markerlərinin C markerinə nisbətən yerləşmə ardıcılığından asılı olur. Əvvəlcə A və B genlərin yerləşmə ardıcılığı təyin edilir, sonra ABC rekombinantlarının və bəğtğn C rekombinantlarının faizlə nisbəti əsasında A və B genləri arasında məsafə tapılır. Bu halda genetik xəritədə məsafə rekombinasiya vahidi ilə ifadə olunur.

8.2.2. Transduksiya

Genetik rekombinasiyanın bu növğ faqların iştirakı ilə gedir. Bununla əlaqədar olaraq faq ilə hğceyrə arasındakı bəzi qarşılıqlı əlaqəyə nəzər yetirək. **Faqların virulent (xəstəlik törədən) və virulent (zəifləşdirilmiş) formaları var.** Virulent faqlar yoluxmuş bakteriya hğceyrələrini lizisə uğradırlar. Mğlayım faqlar isə üzlərini iki cğr aparırlar. 1) Hğceyrəyə daxil olurlar, lakin həmişə lizis türədə bilmirlər, yəni bəzi hğceyrələr lizisə uğramırlar, lakin yoluxmuş hğceyrələrin əksəriyyəti zoxalmaqda davam edirlər. Bu zaman əmələ gələn koloniya faqla təkrarən yoluxmaya davamlı olur, yəni onlarda yoluxmaya qarşı immunitet yaranır və bəzi hğceyrələrin lizisi nəticəsində faqlar azad olur. Deməli, bakteriya hğceyrəsi ilə faq arasında sanki simbioz yaranır. Faqla hğceyrə arasındakı belə mğnasibətə lizogeniya, faqın hğceyrəsinə lizogen hğceyrə və lizogen bakteriyalardakı faqa profaq deyilir.

Beləliklə, lizogen kulturanın hğceyrəsi irsi olaraq faqları zoxaltma qabliyyətinə malik olur. Bəzi hallarda lizisi türətmək (induksiya etmək) mğmkğndğr. Bundan ütrğ ultrabənüvşəyi şüalardan, spirtin azotlu analoqlarından istifadə edilir. Bəzi faqlar, məsələn λ -adlanan faqlar zox yaxşı induksiya olunurlar, P 1 və P 22 faqlar zəif induksiya olunurlar, P 2 faqı isə induksiya olunmur.

Transduksiya ilk dəfə 1952-ci ildə Sinder və Lederberq tərəfindən *Salmonella typhimurium* bakteriyalarında müşahidə edilmişdir. Göstərilmişdir ki, bakterial kulturadan başqa resipient bakteriyaya donorun əlamətini keçirir. Triptofana ehtiyacı olan mutant *S. typhimurium* hüceyrəsini faqla yoluxdurduqda və sonra triptafana görə prototrof olan şamla birgə becərdikdə tezliyi 10^{-6} olan prototrof şamlar yaranır. Beləliklə, mğlayım faqlar genetik fraqmentləri bir hüceyrədən digərinə keçirir. Burada DNT fraqmentləri “sərnişin”, faqlar isə “araba” rolunu oynayırlar.

Hazırda transduksiyanın üç növü müəyyən edilmişdir; a) lokalizə olunmuş və ya spesifik transduksiya; b) ümumi və ya qeyri-spesifik transduksiya və c) abortiv transduksiya.

Spesifik transduksiya zamanı yalnız müəyyən bir genetik marker resipient hüceyrəyə ötürülür. Məsələn, *E.coli* bakteriyasında lizis türədən λ faqı bakteriyadakı xromosomun müəyyən sahəsini (qalaktoza lokuslarını) transduksiya edə bilir. Transduksiyanı yalnız o faq həyata keçirə bilir ki, ultrabənövşəyi şüalarla lizogen kulturalarda induksiya olunsunlar.

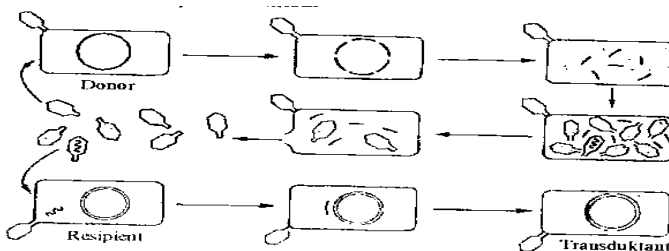
Spesifik transduksiyanın mexanizminin ümumi xarakterik xüsusiyyətləri vardır. Belə ki, spesifik transduksiya zamanı transduksiya olunan marker üz allelini resipientlə dəyişmir, lakin resipientin genomuna əlavə olunur. Deməli, heterogen hüceyrələr və ya diploidlər alınır. Digər bir xüsusiyyət ondan ibarətdir ki, heterogenlər ultrabənövşəyi şüalarla induksiya edildikdə elə faqlar əmələ gəlir ki, onların 50% qal⁺ (qalaktoza) əlamətini transduksiya etmək xassəsinə malik olur. Belə faq populyasiyası çox yüksək tezlikli transduksiya həyata keçirə bilir və ona *Hif faqlar* deyilir.

Transduksiyanın bu xüsusiyyətləri onun mexanizmini başa düşməyə imkan verir. Orta hesabla milyondan bir halda donorun lizogen populyasiyasında qalaktoza sahəsi (qal⁺) faqın genomuna daxil olur və faqın genomu vahid struktur kimi replikasiya olunur. Nəticədə qız faq hissəciklərində λ genomu əvəzinə λ qal genomu olur. Bu strukturda qal⁻ (qalaktoza lokusu

olmayan) resipient h ceyr y  daxil olaraq onun xromosomu il  birl   ir v  heterogen populyasiya yarad r.

Bel  heterogenl rin induksiyası zamanı λ qal⁺faq hiss cikl rinin  m l  g lm  tezliyi zox y ks k olacaqd r, daha do rusu milyonda bird n y ks k olacaq. Bel likl , y ks k tezlikl  transduksiya qabiliyy tin  malik lizatlar alın r. Bakterial xromosomun qal sah si **Y faqın** genomuna birl   m s  b z n faqın b zi xass l rini d yi    bilir. Bu, onunla izah olunur ki, faqın xromosomunun bir hiss s  qal sah  il   v z olunur v  hibrid xromosom yaran r.

Qeyri-spesifik transduksiyanı *Salmonella* bakteriyasında P 22 faqı h yata kezirir. Bu prosesd  donurun xromosomunun h r hansı bir sah s  (geni) resipient   t  r    r. Transduksiyanı vegetativ faqlar da h yata kezir  bilirl r. Dem li, genin  t  r  m s  h m d vr tsikl zamanı, h m d  lizogen h ceyr l rin induksiya-sından sonra ba  verir (  k.26).



  kil 26. Qeyri-spesifik transduksiya

Abortiv transduksiya *Salmonella typhimurium* bakteriyası yoxlama testi zamanı sistrona inki af edir. Bu transduksiya zamanı  t  r  l n fraqment resipientin genomuna v  replikasiyaya daxil olmur. N tic d  b l  nm  zamanı iki qız h ceyr nin birində qalır. O biri h ceyr d  is  donordan g l n fraqment olmur.

Abortiv transduksiya zamanı auktrotrof resipient donordan  z itirdiyi funksiyanı b rpa ed  bil n fraqment alarsa, onda on-

ları lipidli qidalı mğhitdə xırda koloniyalar şəklində mğşahidə etmək olar.

Transformasiya zamanı genetik marker bir hğceyrədən digərinə kimyəvi təmiz DNT fraqmentləri vasitəsilə keçir. Bu ğsul 1928-ci ildə Qriffit tərəfindən üyrənilmişdir. O, ilk dəfə göstərmişdir ki, patogen pnevmakokların kapsulasız mutantları üz xassələrini dəyişə bilirlər. Bu mutantlar qeyri patogen olur, lakin, onları qızdırmaqla üldğrğlmüş kapsulalı patogen formalarla birlikdə sizan orqanizminə daxil etdikdə, sizan xəstələnir və xəstə orqanizmdə aktiv kapsulalı pnevmokoklar olduğu mğəyyən edilir.

8.2.3. Transformasiya

Sonralar mğəyyən edilmişdir ki, bu ştamın əlaməti o birinə birinci ştamdan alınan ekstrakt vasitəsilə də keçir. Everi, Makleod və Makarti göstərdilər ki, transformasiya zamanı əlamətin aktiv ütgğcğsğ DNT molekuludur. Transformasiyanın ilk mərhələsi DNT-nin hğceyrə səthinə toxunma əlaqəsidir. Bu mərhələ geriye dənəndir və dezokcirubonukleaza enzimi vasitəsilə transformasiyanı bu mərhələdə kəsmək olar.

İkinci mərhələ DNT-nin hğceyrəyə daxil olmasıdır. Bu mərhələdə DNT-nin mğəyyən miqdarı resipient hğceyrədə ilişib qalır (fiksə olunur) və buna gürə də bu proses geri dənən deyil (dezokciribonukleaza enzimi bu halda DNT-yə təsir etmir). DNT mğvəqqəti olaraq bioloji qeyri-aktiv forma alır.

Ğzğncğ mərhələ transformasiya olunan DNT-nin resipientin xromosomuna birləşməsidir (cğtləşmə və ya sinansis). Bu mərhələdə DNT bioloji aktivliyə malik olur. Transformasiyanın son mərhələsi donor DNT-si birləşmiş xromosomun replikasiyasıdır. Bu mərhələ yeni klonun inkişafına uyğun gəlir.

Transformasiyanın həyata keçməsi ğzğn molekul zəkisi 10^5 -dən az olmayan DNT-nin hğceyrəyə daxil olması vacibdir. DNT-nin molekul zəkisi aşağı olduqda onun transformasiya etmək aktivliyi azalır.

Genetik baxımdan transformasiyanın mexanizmi belədir: xromosom fraqmentləri resipientin xromosomunun homoloji sahələri ilə cətləşir. Sonra fraqmentlər üz allellərini resipientin xromosomunda əvəz edirlər (yerləşdirirlər). Nəticədə haploid rekombinantlar əmələ gəlir.

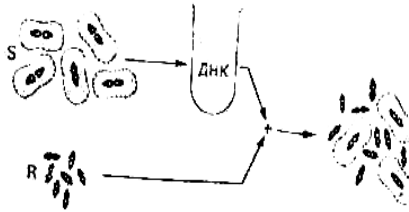
Konyuqasiyada olduğu kimi transformasiyada da əsas şərtlərdən biri donorun xromosomunun homoloji nahiyəsinin resipientin xromosomu ilə cütləşməsidir. Heteroloji DNT molekulu resipient hücəyrəyə bəzən asan daxil ola bilər, lakin onun xromosomla birləşmə ehtimalı zox azdır.

Markerin ütgərilməsi zamanı genetik mğbadilə məsələsinin həlli vacib məsələlərdən biridir. Bu zaman həqiqi rekombinasiya gedir, yoxsa ütgərlən genetik material xromosoma əlavə olunur və stabil heterogen (diploid) hücəyrələr alınır. Bunu sğbut etmək gğzən zarpazlaşma və ilişikli marker gğzrə transformasiya təcrgbəsi aparılmış və göstərilmişdir ki, donorun DNT-sinin əsasında resipient (A) donorun onun xassəsini (B) daşıyır. Eyni zamanda A hücəyrə onun DNT-sinin transformasiyası əsasında a formaya zevrilə bilər. Bu, onu göstərir ki, transformasiya olunan marker üz allelini resipientin genomunun alleli ilə əvəz edir. Əgər transformasiya nəticəsində heterogen hücəyrə yaran saydı, onda hücəyrələr hər iki alleli (Aa) daşıyardılar və fenotipik cəhətdən eyni olardılar.

Transformasiya gğsulundan istifadə etməklə genlərin ilişikli kezməsini təmin etmək mğmkğndğr. Əgər A və B genləri ilişikli deyilsə və ayrı-ayrı DNT molekulunda yerləşiblərsə, onların transformasiyası zamanı hər iki genin ütgərilməsi ehtimalı zox az olur. Əgər A və B genləri eyni bir DNT molekulunda (xromosomda) yerləşmişlərsə, yəni ilişiklidirsə, onda onların qatılığının azalması bu əlamətlərin transformasiya olunma ehtimalını dəyişmir.

Transformasiya gğsulu ilə, fenotipik cəhətdən oxşar olan mutantların genetik təbiətini və eləcə də onlarda iki gen arasında olan məsafəni mğəyyən etmək olar. Bu da genetik xəritənin yaradılmasında transformasiya gğsulundan istifadə etməyə imkan

verir. Transformasiya prosesi mǵxtǵlif nǵv bakteriyalarda, o cǵmlǵdǵn budaqlanan bakteriyalarda da ǵyrǵnılmıřdır (řǵk.27).



řǵkil 27. *Streptococcus pneumoniae* bakteriyasında transformasiya

8.2.4. Restriksiya vǵ modifikasiya

Modifikasiya dǵyiřkǵnliyi-xarici mǵhitin tǵsiri altında orqanizmdǵ ǵmǵlǵ gǵlǵn, nǵslǵ ǵtǵrgǵlmǵyǵn dǵyiřkǵnlikdir. Bu, mikroorqanizmlǵrın mǵxtǵlif xassǵlǵrına aid ola bilǵr. Mǵs: koloniyanın formasını, selik ǵmǵlǵ gǵtirmǵsını (M-*mucous* – selikli), pıqment ifraz etmǵsını, biokimyǵvi aktivliyi, bakteriya hǵceyrǵsının morfologiyasını vǵ s. ǵlamǵtlǵri dǵyiřǵ bilǵr. Mǵǵy-yǵn edilmiřdir ki, eyni bakteriya nǵvǵnǵn kulturaları bir-birindǵn fǵrqlǵnǵ bilir vǵ ǵsasǵn, iki formalı koloniyalar halında nǵzǵrǵ zarpır. Mǵsǵlǵn, bir zox maya gǵbǵlǵklǵri, bakteriyalar iki mǵxtǵlif tip koloniyalar ǵmǵlǵ gǵtirǵ bilir: hamar – S (*Smooth* – ingiliscǵ) vǵ qırıřıqlı, kǵlǵ-kǵtǵr-R (*rough- ingiliscǵ*). Bakteriyalar formaları dairǵvi, hamar, nǵm, qabarıq, řǵffaf, kǵnarları dǵǵz olan koloniyalar ǵmǵlǵ gǵtirir.

R-formalara gǵldikdǵ bunlar řǵffaf olmayan, sǵthi vǵ kǵnarı girintili-zıxıntılı, quru konsistensiyalı koloniyalar verir.

S-formalar, ǵsasǵn, duru qıdalı mǵhitdǵ bulanıq, R-formalar isǵ ya zǵkǵntǵ vǵ ya qaysaq ǵmǵlǵ gǵtirir. Burada S-formalar hǵrǵkǵtli, R-formalar isǵ hǵrǵkǵtsizdir (hǵrǵkǵtli olanları da vardır).

Hər iki formaya aid bakteriyalar mǵxtəlif şəkərləri mənimsəmə xǵsusıyyətinə və əmələ gətirdikləri məhsulların kəmiyyət və keyfiyyətlərinə görə də fərqlənirlər.

S və R koloniyaların hǵceyrələri kimyəvi tərkibləri ilə də fərqlidir. S-formada bakteriya hǵceyrəsinin ğzəri karbohidratlardan, digərində (R-formada) isə polipeptidlərdən ibarət seliklə ürtǵlǵdǵr. Əksər mikrob nüvlərində S-forma R-formaya və tək-tək hallarda əksinə keçə bilər. Bakteriyalar arasında bir-birindən fərqlənən mǵxtəlif variantlara parzalanma prosesinə (S-O-R) dissosiasiya deyilir.

Bəzən daha çox xırda hǵceyrələrdən ibarət, kizik M (*minute*) və karlik (cırıdan) koloniya əmələ gətirən variantlara da təsadǵf olunur. Bunlara «g» variant ("*gonidia*" süzǵndən gütǵrǵr) adı da verilir.

Piqment əmələgətirmə bir çox mikroorqanizmlərdə daimi əlamət deyildir. Mǵhit şəraiti dəyişdikdə tamamilə rəngsiz olan koloniya xǵsusı rəngə boyana bilər.

Qidalı mǵhitin tərkibinin dəyişilməsi də mikroorqanizmlərdə səthi dəyişkənlik əmələ gətirir. Əgər mikrob əvvəlcə qlǵkoza, sonra isə arabinoza olan mǵhitdə becərilibsə, onda bir mǵddətdən sonra, yəni laq faza-dan sonra, həmin mikrobda arabinozanı parzalayan enzimlərin əmələ gəlməsi sǵrətlənir, beləliklə, mikrobda arabinozanı mənimsəməyə adaptasiya baş verir. Belə adaptasiya mǵvəqqəti, fizioloji xarakter daşıyır. Əgər yenidən mikroba qlǵkoza vermiş olsaq, onda əksinə, qlǵkozanı parzalayan enzimlər çoxalar, digəri isə azalar. Adaptasiyada enzimlərin azalıb, çoxalmasından başqa, nüvǵ də dəyişə bilər. Mikroorqanizmlər mǵxtəlif fiziki-kimyəvi amillərə uyğunlaşa bilirlər ki, bu da əlbəttə, onların enzim sistemində mǵəyyən dəyişkənlik əmələ gəlməsilə əlaqədardır. Belə adaptasiyaya mǵəyyən xəstəliklərdə uzun mǵddət nəzarətsiz olaraq antibiotik maddələr tətbiq olunduqda da rast gəlmək olur. Nəticədə, mikroblarda kimyəvi terapevtik dərmanlara və antibiotiklərə qarşı davamlı olan variantlar meydana çıxır.

Mikroorqanizmlərdə əmələ gələn dəyişkənlikdən hazırda geniş istifadə olunur. İrsiyyəti istənilən istiqamətdə dəyişilmiş yeni mikrob formalarının alınmasının nəzəri əhəmiyyətindən başqa böyük təcridi əhəmiyyəti də vardır. Müxtəlif sezmə və hibridləşmə yolu ilə əldə edilən mutantlar arasında zoxlu antibiotik maddələr: zəhləllər, amin turşuları, vitaminlər və başqa qəzvi maddələr biosintez edən şamlar əldə edilir. Belə xəsusiyətə malik mutantlardan, şğırtlə inkişaf edən mikrobiologiya sənayesində, yəni zavod miqyasında zəhləllər, vitaminlər, dərman maddələri və s. istehsalında istifadə edilir.

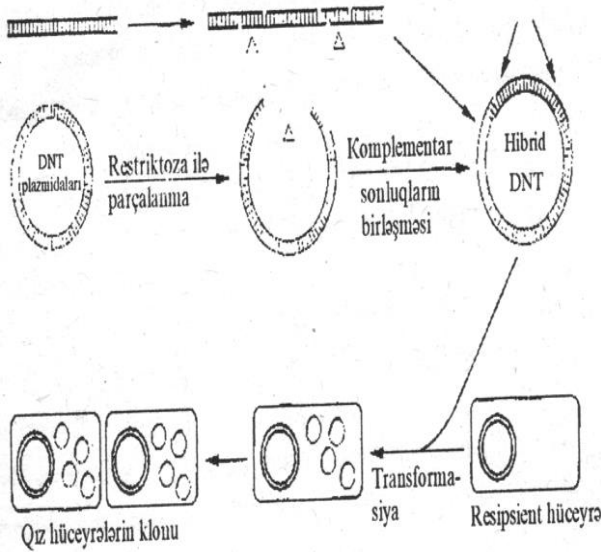
Restriktazalar-nəinki bakterial genom ilə, eləcə də bakteriofaq və plazmidlərlə kodlaşa bilər. Onların hamısı DNT-ni parzalayırlar. Restriktaza enzimlərinin bir nəzə sinifləri mövcuddur. 1-ci sinfə aid enzimlər nukleotidlərin mğəyyən ardıcılığını mğəyyən edir, amma DNT-ni qeyri-spesifik yolla parzalaya bilərlər. Bunlara bakteriofaq R1-dən ayrılmış restriksion endonukleaza aiddir. 2-ci sinfə aid olan enzimlər DNT zəncirini spesifik olaraq mğəyyən sahələrdən (nəqtələrdən) parzalayırlar. Bu isə yalnız mğəyyən DNT fraqmentlərinin əmələ gəlməsinə səbəb olur. 2-ci sinfdən olan restriksion nukleazalar molekulyar klonlaşdırmada istifadə edilir. 2-ci sinfə aid restriktazalara misal olaraq DNT-ni spesifik parzalanmasını həyata keçirən *E.coli* R1 restriktazasını misal göstərmək olar.

DNT-nin ikiqat zəncirinin parzalanmalı olan yerləri simmetrik olmur. Nəticədə kəsilən yerlərin uyğun gəlməməsi səbəbindən dürd əsasdan ibarət təkzəncir sonluqlar əmələ gəlir.

Məlum və xarakterizə olunmuş restriktazaların sayı durmadan artır, zəunki bu enzimlər molekulyar genetikada aparılan fundamental və təcridi işlərdə böyük əhəmiyyət kəsb edir. Məsələn, onların küməyi ilə alınmış DNT fraqmentlərini (restriksion fraqmentləri) elə ardıcılıqla dğzmək olar ki, bu, genetik materialın fiziki xəritəsini yaratmağa imkan versin.

8.2.5. Molekulyar klonlaşdırma metodları

Əvvəlki bۆlmələrdə nəzərdən keçirdiyimiz bakteriyaların xromosom DNT-sinin sahələrinin mğbadiləsi nüvdaxili tədqiqatlarla məhdudlaşdı. Molekulyar klonlaşma zamanı daşıyıcı (vektor) kimi plazmidlərdən istifadə edilməsi bakterial hğceyrəyə yad, hətta eukariot mənşəyə malik ola bilən DNT-nin küzğrğlməsi imkanını verir. Bu məqsədlə plazmid və yad DNT-ni spesifik restriktaza ilə işləyirlər (məs. E.coR1-lə). Nəticədə hər iki DNT preparatından təkcəncir sonluqlara malik DNT-nin AATT və ya xud TTAA ardıcılığından ibarət xətti fraqmentləri alınır. Bu və ya digər DNT-nin fraqmentlərini qarışdırsaq, onda əsasların cğtləşməsindən sonra komplementar sonluqların birləşməsi baş verər. Birləşmiş yerləri bağlamaq (bərkitmək) gğzğn polinukleotidlə qaza enzimindən istifadə edirlər. Bu mərhələ rekombinant DNT molekulunun yaradılması ilə, başqa süzlə desək, hibrid plazmidin (xımer DNT) əmələ gəlməsi ilə başa çatır (şək.28).



Şəkil 28. Eukariot DNT fraqmentinin bakterial plazmidə birləşdirməklə DNT-nin alınması

Hibrid plazmidin genetik məlumatın aşkar olunması özgən bakterial hüceyrənin zəhlal sintezedici aparatı vacibdir. Buna gürə də plazmidi bakterial hüceyrəyə transformasiya yolu ilə daxil edirlər. Əgər hüceyrədə hibrid plazmid zoxlu sayda müvcuddursa, onda yad DNT plazmid ilə bir yerdə təkrar olaraq yaranaçaqdır (zoxalacaq). Hibrid DNT-yə malik hüceyrənin nəslı genetik eynicinsli klon əmələ gətirir.

Klonlaşdırma metodunun bir sıra yeni tətbiq sahələri vardır. Onu öyrənmək özgən mikroorqanizmlərin küməyi ilə zoxlu yad DNT almaq olur. Bakteriya hüceyrəsində bu DNT-lərin ekspressiyası sayəsində mikrobioloji yolla hormon və vitaminlərin alınması mğmğkğndğr. Bu metoddan hənzinin insanın faydası özgən də istifadə oluna bilər. Lakin yeni DNT-nin dğşünğlmədən quraşdırılması gəzlənilməyən nəticələr verə bilər. Ona gürə də yeni metodun tətbiqi zox ehtiyatlı davranmağı tələb edir.

8.2.6. Protoplastların qovuşması

Protoplast hüceyrə divarı dağıdılmış, lakin plazma membranına və qalan bğtğn hüceyrə komponentlərinə malik hüceyrədir. Hüceyrə divarının gütğrğlməsi protoplastın başqa bir protoplastla birləşməsinə (qovuşmasına) imkan verir. Protoplastların qovuşması genetik məlumatın qarışmasına səbəb olur.

DNT strukturları arasında rekombinasiya protoplastın birləşməsi zamanı baş verir və rekombinantların məhsuldarlığı və xassələri protoplastın reversiyasından sonra qiymətləndirilir. Bir zox hallarda rekombinantların əldə edilməsi tezliyi aşağı olsa da, “protoplastların qovuşması” ğsulu təbii bakterial hibridləşmə sistemləri ilə mğqayisədə, hətta konyuqasiya ilə mğqayisədə bir sıra ğstğnlğklərə malikdir. Birinci, protoplastların birləşməsi vəziyyətində sistemətik cəhətdən zox uzaq olan bakteriyalar birləşdikdə belə, hez bir maneə olmur. İkinci, bu halda birləşmiş hüceyrələrin tam genomları və sitoplazmaları qarşılıqlı əlaqədə olur. Nəticədə protoplastların birləşməsi yğksək tezlikli genetik

materialın rekombinasiyası imkanını yaradır. Gözəncə, onların küzərgəlməsi gözəncə təbii sistemləri olmayan bakteriyalarda hər hansı plazmidin birbaşa mğbadiləsi mğmkğndə. Protoplastların qovuşması gözəncə onları polietilen qliko işləyirlər və nəticədə stabil rekombinatlar alınır. Protoplastların birləşməsi zamanı rekombinantların əmələ gəlmə tezliyi arta bilər.

IX FƏSİL

HÜCEYRƏDAXİLİ GENETİK PROSESLƏRİN TƏNZİMİ

Hüceyrənin böyüməsi və müxtəlif maddələrin sintezi üçün lazım olan mübadilə proseslərinin rəngarəngliyi onların bir-biri ilə sıx əlaqəsini və koordinasiyasını tələb edir. Mikroorqanizmlərdə maddələr mübadiləsinin belə koordinasiyası metabolizmin tənzimi yolu ilə aparılır. Mikroorqanizmlərdə metabolizmin 3 tənzim yolu (səviyyəsi) məlumdur:

- 1) hüceyrə səviyyəsində həyata keçən fizioloji tənzim;
- 2) enzim səviyyəsində həyata keçən biokimyəvi tənzim;
- 3) gen və ya genlər səviyyəsində həyata keçən genetik tənzim.

Genetik tənzim gen və ya genlər səviyyəsində həyata keçirilir. Genə (və ya genlərə) təsir etməklə enzimin (və ya enzimlərin) sintezi tənzim olunur (tormozlanır). Deməli, metabolizmdə iştirak edən zoxlu enzimlərin sintezi induksiya və repressiya mexanizmi ilə tənzimlənir.

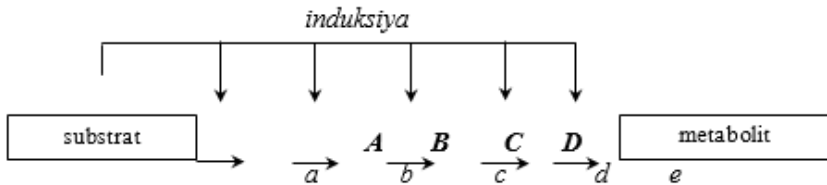
9.1. İnduksiya

İnduksiya yolu ilə katabolitik enzimlərin sintezi tənzim olunur. Bakteriya və gübələklər müxtəlif qida birləşmələri mənimləyərək inkişaf edə bilirlər. Deməli, onlar bu substratların zəvriilməsi üçün lazım olan müxtəlif enzimləri sintez etmək qabiliyyətinə malikdirlər. Qidalı mühitdə bir substrat varsa, hüceyrədə yalnız onun parzalanmasında iştirak edən enzimlər sintez olunur (şək.29). Bu halda substrat enzimlərin sintezini yaradır. Başqa sözlə, enzimin induksiya baş verir. Enzimin və ya bir qrup enzimlərin sintez sürətinin artmasına induksiya deyilir.

Mikrob hüceyrələri olan qidalı mühitə substrat və ya müəyyən maddə daxil olduqda onu parzalayan enzimin induksiya

baş verir. Enzimin induksiyanı t r d n madd  induktor adlanır.  g r enzim yalnız induktorun i tirakı il  sintez olunursa, buna indusibel enzimlər deyilir. Enzimin sintez prosesin  is  induksiya deyilir.  g r enzim substratın i tirakından asılı olmaya raq sintez olunursa, buna konstitutiv sintez deyilir. Bel  enzimlər is  konstitutiv enzimlər adlanır.

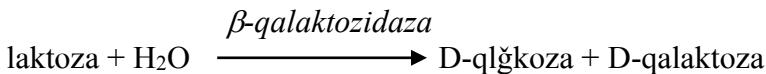
H ceyr d  metabolizmin s m r liliyi baxımından, substratın m nims nilm sində i tirak ed n enzimlər substrat h ceyr y  daxil olduqdan sonra sintez olunması vacibdir.



 kil 29. Substrat (induktor) vasit sil  enzimin induksiyanı
A, B, C v  D – aralıq m hsullar
a, b, c, d v  e – enzimlər

H ceyr nin sintez ed  bil c yi dig r katabolik enzimlər, onlara h l lik ehtiyac olmadı ından, sintez olunmurlar.

Enzimlərin sintezinin induksiyanı *Escherichia coli* bakteriyası h ceyr lərində laktozanı m nims y n enzimin sintezi misalında yax ı  yr nilib. Disaxarid olan laktoza-qalaktozidaza enzimi t r find n ql koza v  qalaktozaya parzalanır:



Laktoza olan m  hitd  bit n *Escherichia coli* h ceyr lərində -qalaktozidaza aktivliyi 1000 d f  artır v  bu enzim h ceyr  z  lalinin 3%-ni t  kil edir.

A madd sinin parzalanması zamanı B, C, D, E v  b. aralıq m hsullar  m l  g lirs  v  bu proseslərd  a, b, c, d, e v  b. enzimlər i tirak edirs , onda n z ri olaraq enzimlərin induksiyanın bir nez  sxemi m  k nd r:

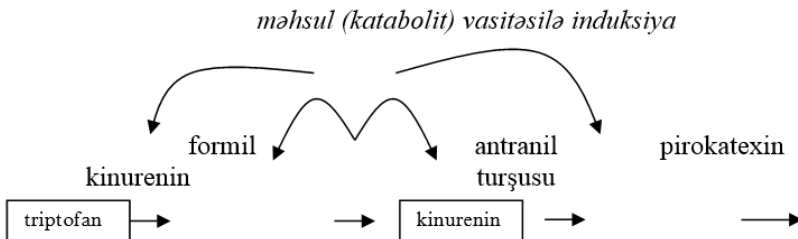
1) hər bir enzimin sintezi ardıcıl və ya mərhələli baş verə bilər. Bu halda hər bir enzim onun substratı tərəfindən induksiya edilir. Buna ardıcıl induksiya deyilir;

2) reaksiya zəncirinin bəzi enzimləri koordinasiyalı şəkildə induksiya oluna bilərlər. Başqa sözlə, substrat a, b, c, d, e və b. enzimlərin eyni vaxtda sintezini induksiya edir. Buna tam koordinasiyalı induksiya deyilir;

3) başlanğıc reaksiyaların bir neçə enzimi (məsələn, a, b və c) eyni zamanda substrat tərəfindən induksiya olunur, sonrakı reaksiyaları aparan enzimlər isə (məsələn, d və e) başqa substrat (məsələn, C) tərəfindən induksiya olunur. Buna koordinasiyalı şəkildə tənzimlənən enzim qruplarının ardıcıl induksiyası deyilir.

Hər hansı bir substratın mənimsənilməsi üçün lazım olan enzimlərin sintezi nəticəsində həccəyə substratın möhtədə olmasına dərhal reaksiya vermə tələbi əldə edir və sürətlə zoxalır. Mərhələli induksiya zamanı substratın parzalanma sürəti və eləcə də həccənin zoxalma sürəti nisbətən zəif gedir. Zənni, sonrakı enzimin sintezi üçün birinci reaksiyadan əmələ gələn maddənin (metabolitin) toplanıb müəyyən qatılığa çatması tələb olunur.

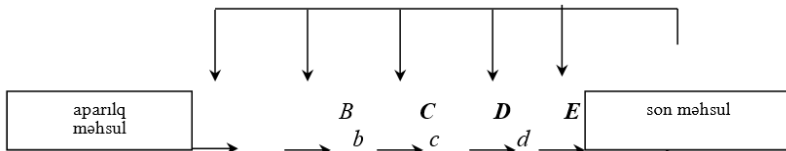
Bakteriyalarda bəzi enzimlərin biosintezi birinci və ya sonrakı reaksiyanın məhsulu ilə induksiya olunur. Bu halı triptofanın parzalanması zamanı müşahidə etmək olur. L-triptofanın oksidləşməsi prosesi L-formilkinurenin, L-kinurenin və antranil turşusunun əmələ gəlməsi ilə gedərək, sonda pirokatexinə çevrilir. Müvafiq qrup enzimlərin induksiyası kinurenin tərəfindən həyata keçirilir:



Bu tip induksiya zamanı triptofanın kinureninə zəvrilmə-sində iştirak edən enzimlərin bazal səviyyəsi kifayət qədər ol-malıdır ki, substratın (triptofanın) yüksək qatılığında cəzi miq-darda kinurenin əmələ gətirə bilsin.

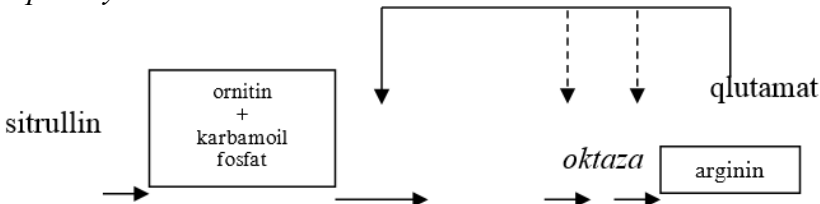
9.2. Repressiya

Anabolizm prosesində, məsələn, pirimidinlərin, purinlərin və aminurşuların biosintezində iştirak edən enzimlərin əmələ gəlməsi repressiya yolu ilə tənzim olunur. Əksər hallarda meta-bolitmlərin biosintezinin tormozlanması prosesinin son məhsul-ları ilə həyata keçir. Başqa süzlə, son məhsul ilə repressiya baş verir. Buna görə də son məhsulun iştirakı və ya onun toplanması ilə biosintetik yolun bəzi enzimlərinin sintez sürəti azalır:



Həceyrənin əsas struktur komponentlərinin sintezi üçün lazım olan enzimlər, adətən fasiləsiz əmələ gəlsə də, son məhsul kifayət qədər toplandıqda onların sintezi tormozlanır (repressiya olunur). Buna son məhsul ilə repressiya deyilir.

Biosintez yolunun son məhsulunun enzimlərin qatılığına təsirini argininin sintezi misalında daha aydın təsəvvür etmək olar. Arginin qlutamatdan ornitin, sitrullin və argininsuksinat kimi aralıq məhsulların əmələ gəlməsi ilə sintez olunur:
repressiya



Escherichia coli bakteriyası hğceyrələrini minimal qidalı mğhitdə becərəkən argininin biosintezində iştirak edən enzimlərin birinin (ornitin-karbamiltransferaza (oktaza)) qatılığı kifayətdir ki, sintez prosesi getsin. Bu qidalı mğhitə arginin daxil etdikdə ornitin-karbomiltransferaza enziminin əmələ gəlməsi dərhal repressiya olunur. Hğceyrələri arginindən ayıraraq argininsiz minimal mğhitə daxil etsək, derepressiya baş verəcək və enzimnin sintezi bərpa olunacaq. Mğhitdə arginin kifayət qədər əmələ gəlib toplandıqdan sonra ornitin-karbamiltransferaza enzimnin sintezi tormozlanacaq.

Haçalanan yollarda enzimlərin sintezinin repressiyası

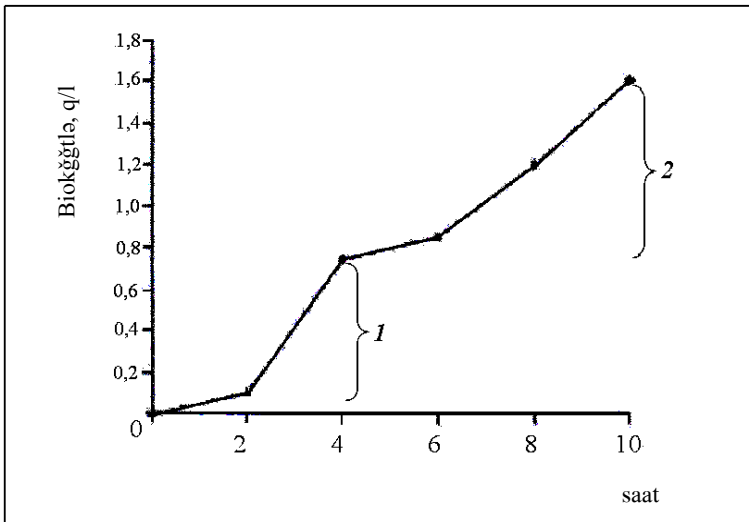
Biosintezin haçalanan yollarında iştirak edən enzimlərin tənziimi zox mğrəkkəbdir. Buna misal olaraq aromatik turşuların, asparagin turşusu türəmələrinin, piruğzğm turşusu türəmələrinin sintezini həyata keçirən sistemləri güstərmək olar. Aydın dır ki, hər bir son məhsul yalnız spesifik biosintez yolunda əmələ gələn enzimləri repressiya edə bilər. Haçalanan (şaxələnen) yollar qarşısında duran enzimlər bğtğn son məhsullar tərəfindən repressiyaya məruz qalır.

Bu enzimlərin repressiyası, qidalı mğhitdə eyni zamanda bğtğn son məhsullar kifayət qədər olduqda baş verir. Son məhsulların hər biri ayrı-ayrılıqda bu təsiri güstərə bilmir.

Katabolit repressiyası

Qidalı mğhitdə iki mğxtəlif substrat olduqda mikroorqanizm onlardan əvvəlcə yalnız birini-daha asan mənimsəniləni istifadə edir. Bu substrat (asan mənimsənilən) qidalı mğhitdə olan ikinci substratın parzalanmasını türədən enzimlərin sintezini repressiya edir. Belə repressiya katabolit repressiya adlanır. Katabolit repressiya diauksiya hadisəsinin əsasını təşkil edir. Diauksiya eyni vaxtda qidalı mğhitdə iki substratın nüvbəli sğrətdə istifadəsi hadisəsinə deyilir. Məsələn, qidalı mğhitdə eyni vaxt-

da «qlğkoza+sorbit» və ya «qlğkoza+sirkə turşusu» olduqda *Escherichia coli* bakteriyası bu iki maddədən eyni zamanda deyil, nüvbə ilə (ardıcıl) istifadə edir. Əvvəlcə daha asan oksidləşə bilən qlğkoza istifadə olunur və bu zaman qlğkoza ikinci substratın (sorbitin və ya sirkə turşusunun) parzalanmasını türədən enzimlərin sintezini tormozlayır. Qidalı mğhitdə qlğkoza tam parzalanıb mənimsənildikdən sonra sorbit (və ya sirkə) turşusunu parzalayan enzimlərin katabolit repressiyası aradan qalxır və bundan sonra *Escherichia coli* bakteriyası sorbiti (və ya sirkə turşusunu) parzalaya bilən enzimləri sintez edə bilər. Birinci halda (qlğkoza tam parzalandıqda) bakteriyanın inkişafı mğvəqqəti olaraq dayanır və bir mğddətdən sonra ikinci substratın parzalanması hesabına inkişaf yenidən başlayır. Nəticədə, *Escherichia coli* bakteriyasının inkişafında diauksiya adlanan pilləli bğymə mğşahidə olunur (şək.30).



Şəkil 30. «Qlükoza+sorbit» olan qidalı mühitdə Escherichia coli bakteriyasında diauksiya hadisəsi
1 – qlükozada olan inkişaf; 2 – sorbitdə olan inkişaf

Substrat (məsələn, aminturşusu) bakteriya həceyrəsi üçün təkcə karbon mənbəyi deyil, həm də azot mənbəyi kimi istifadə olunduqda məhrəkəlik yaranır. Məsələn, *Enterobacter aerogenes* bakteriyası «qlğkoza+histidin» olan məhətdə qlğkozanı karbon və enerji mənbəyi kimi, histidini isə azot mənbəyi kimi mənimsəyir, yəni qlğkoza histidini parzalayan enzimlərin sintezini tam repressiya etmir. Qidalı məhətdə əlavə azot mənbəyi, məsələn, NH_4NO_3 olduqda, onda qlğkoza və NH_4NO_3 bir yerdə histidini parzalayan enzimlərin tam repressiyasını törədir. Deməli, qidalı məhətdə əlavə azot mənbəyi olmadıqda qlğkoza histidini parzalayan enzimləri tam repressiyaya uğrada bilmir və histidin parzalanaraq azot mənbəyi kimi istifadə olunur. Buradan aydın olur ki, qidalı məhətdə azot zətişmədiqda qlğkoza tərəfindən törədilə bilən katabolit repressiya qismən aradan gütərlə. Deməli, katabolitik enzimlərin sintezi təkcə induktordan və enerji mənbəyindən deyil, həm də azot mənbəyindən asılıdır.

9.3. İnduksiya və repressiyanın mexanizmi

Enzimlərin sintezinin tənzihi həm transkripsiya, həm də translyasiya səviyyəsində həyata keçə bilir. Bakteriyalarda genlərin ekspressiyası əsasən transkripsiya səviyyəsində tənzimlənir. Belə tənzihi üçün DNT-yə həceyrənin digər hissəsindən məğəyən siqnalların daxil olması tələb olunur. Siqnal maddələr və ya effektorlar kizik molekullu birləşmələrdir. Məsələn, şəkərlər və ya onların törəmələri, aminturşular və ya nukleotidlər. Belə effektorlar DNT ilə bilavasitə qarşılıqlı əlaqədə ola bilmədikləri üçün, onların hər biri üçün tənzimləyici zəhlal adlanan vasitəzi birləşmə müvcuddur. Effektor həceyrədə kifayət qədər (yüksək qatılıqda) olduqda, o, tənzimləyici zəhlalla birləşərək onun konformasiyasını dəyişir və nəticədə onun DNT ilə əlaqəsini pozur. Effektor (induktor) olmayan halda DNT ilə əlaqədə olan tənzimləyici zəhlala repressor deyilir. Əgər tənzimləyici zəhlal effektorun iştirakı ilə DNT ilə əlaqəsi olursa, onda ona aporepressor, effektora isə korepressor deyilir. Deməli, bu halda repressor iki hissədən aporepressor və korepressorlardan ibarət olur.

İnduksiya (və ya derepressiya) zamanı enzimlər *de novo* sintez olunurlar. Həm induksiya, həm də repressiyanın küməyi ilə mǵxtəlif qrup enzimlərin sintezi tənzim oluna bilir. Enzimlərin induksiyası və repressiyası mexanizmlərinin modeli ilk dəfə 1961-ci ildə Jakob və Mono tərəfindən irəli sǵrǵılmışdır. Bu modelin irəli sǵrǵılmasına əsas səbəb *Escherichia coli* bakteriyasının mutant hǵceyrələri ğzərində aparılan genetik tədqiqatlar olmuşdur. Bu mutant hǵceyrələrdə laktozanı parzalayan enzimlərin sintezinə nəzarət edən genlər dəyişilmişdir. Bu genlər struktur genlər adlanır və ğmumi tənzimləyici təsirə tabe olurlar (şək.31).

Tənzimləyici zǵlallar bilavasitə struktur genlərlə əlaqəli olmur. Onlar DNT-nin struktur genlərinə yaxın olan sahələrlə əlaqədə ola bilirlər. Bu sahələrə operator və promotorlar deyilir. Bilavasitə genlərlə sərhəd olan sahə operator və sonuncu ilə sərhəd olan sahə isə promotor adlanır. Promotor, operator və genlər bir yerdə operon adlanır. Operon DNT zəncirində sintez funksiyasını yerinə yetirməyə məsul olan sahədir.

Operator-operonun sitoplazmatik tənzimləyici zǵlalı (repressor) ğzgən spesifik reseptor rolunu oynayan hissəsidir.

Promotor-operonun DNT asılıqlı RNT-polimeraza enzimini tanıyan sahəsidir. RNT-polimeraza məhz bu sahəyə birləşir və buradan transkripsiya prosesi başlayır (şək.31). Bir operonun genləri tərəfindən kodlaşdırılan zǵlallar (enzimlər), bir qayda olaraq, bir metabolik yolun mǵxtəlif mərhələlərini katalizə edir.

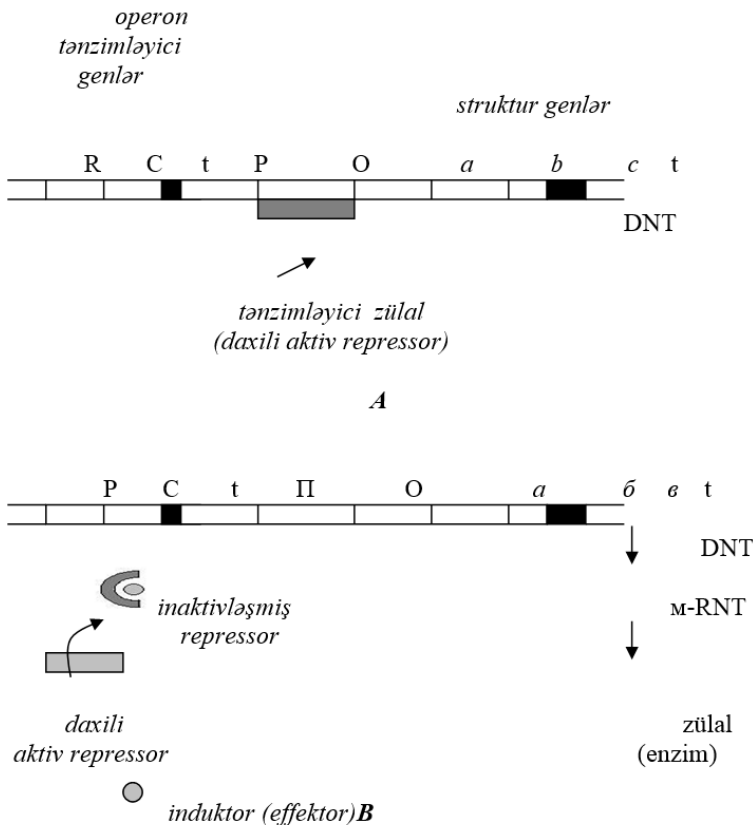
Operonun genlərinin transkripsiyası bir ğmumi m-RNT molekulunun sintezinə səbəb olur. M-RNT-nin sintezinin dayanmasına məsul operonun sonunda struktur genlərlə sərhəd olan DNT-nin terminator (t) sahəsidir.

Tənzimləyici zǵlalların (repressorların) sintezinə tənzimləyici P və C genləri məsuldur və onların sintezi konstitutiv xarakter daşıyır. Bu genlər, adətən, operonla qonşu sahədə yerləşirlər (şək.31).

Operonlar indusibel və repressibel olurlar. Məsələn, laktoza, qalaktoza və arabinoza katabolizmini (parzalanmasını) idarə edən operonlar indusibel operonlardır. Başqa süzlə desək, indu-

sibəl operonların transkripsiyasının maksimal tezliyi mǧhitdə xarici effektor (laktoza, qalaktoza və ya arabinoza) olduqda baş verir. Xarici effektorlara induktorlar da deyilir.

Anabolizm proseslərini, məsələn, arginin, histidin və ya triptofanın sintezini idarə edən operonlara repressibəl operonlar deyilir. Bu operonların transkripsiyasının maksimal tezliyi hǧceyrədə effektorların (arginin, histidin və ya triptofanın) olduǧu halda baş verir.



Şəkil 31. İnduksiya mexanizmi üzrə operonun işinin tənzimi modeli

**P – promotor, O – operator, t- terminator,
A – induktorsuz, B – induktorlu**

Operonun transkripsiyası (m-RNT-nin sintezi) promotorlardan başlayır. Operondan kənarda yerləşən tənzimləyici genlər, zox gəgman ki, enzimlərin indusibelliyni təyin edir.

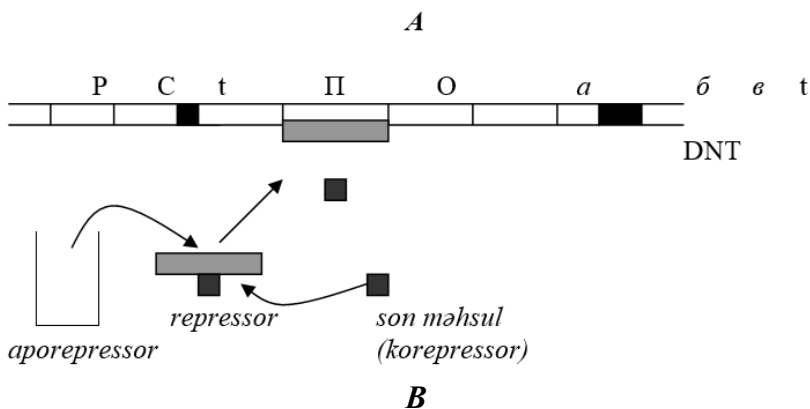
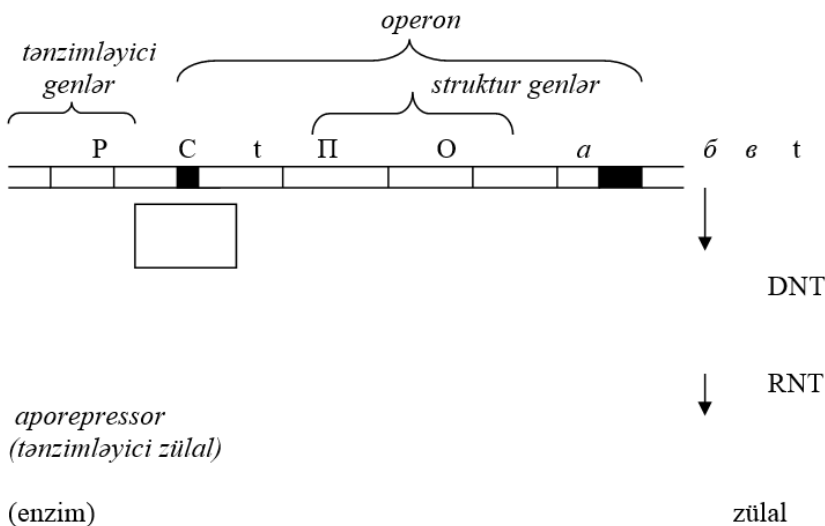
İnduksiya mexanizmi gəzrə mğhitdə induktor (məsələn, laktoza) olmadıqda, daxili aktiv repressor (tənzimləyici zğlal) operatorla əlaqəyə girib onun işini qapayır və operonun transkripsiyasına (m-RNT-nin sintezinə) mane olur (şək.32A).

Mğhitə induktor (məsələn, laktoza) daxil olduqda aktiv repressorun (tənzimləyici zğlalın) inaktivasiyası baş verir, operonun transkripsiyası (m-RNT-nin sintezi) həyata keçir. m-RNT əsasında translyasiya prosesi (enzimin sintezi) gedir. İnaktivasiya prosesi induktorun, məsələn, laktozanın aktiv repressora birləşməsi yolu ilə gedir. İnduktor repressora birləşərək onun konformasiyasını dəyişir və o, operatorndan ayrılır. Başqa süzlə, operator daxili repressorun qapanmasından azad olur (şək.32 B).

Metabolizmin repressiya yolu ilə tənzimi induksiya modelinə oxşar gedir. Tənzimləyici genlər (R, C) tənzimləyici zğlal-aporepressor əmələ gətirirlər. Aporepressor reaksiyanın son məhsulu ilə birləşdikdən sonra əsl repressora zevrilir. Əgər hğceyrə son məhsula (məsələn, arginin və histidinə) ehtiyac duyursa və hğceyrədə onun artıq toplanması baş vermirsə, onda son məhsul aporepressorla birləşmir və o, qeyri-aktiv vəziyyətdə qalır. Bu halda operonun transkripsiyası (m-RNT-nin sintezi) və translyasiya prosesi (enzim zğlalının sintezi) davam edir (şək.32 A).

Əgər son məhsul (zğlalın sintezi gəzğn istifadə olunan arginin və ya digər aminturşular) hğceyrədə kifayət qədər əmələ gəlsə, o zaman artıq əmələ gələn molekul korepressor rolunu oynayır və aporepressorla birləşir. Nəticədə aktiv repressor əmələ gəlir. Sonuncu, operatorla birləşib, onun işini bağlayır və operonun transkripsiyasına mane olur (şək.32 B).

Enzimlərin sintezinin induksiya və repressiya gəzrə tənzim mexanizmlərindən aydındır ki, metabolizmin tənzimi genlər səviyyəsində baş verir. Buna gürə də buna genetik tənzim deyilir.



Şəkil 32. Repressiya mexanizmi üzrə operonun işinin tənzimi modeli: P – promotor, O – operator, t- terminator, A – son məhsulun (korepressorun) iştirakı olmadan, B – son məhsulun (korepressorun) iştirakı ilə

X FƏSİL

GEN MÜHƏNDİSLİYİ

Gen mühəndisliyi molekulyar genetikanın yeni sahəsi olub, fəal genetik strukturların (rekombinat DNT molekulu-nun) *in vitro* şəraitdə alınmasını (quraşdırılmasını) öyrənir. Onun formalaşması, hər şeydən əvvəl, genetik enzimologiya və nuklein turşuları biologiyasının yüksək inkişafı sayəsində baş vermişdir. Genetik mühəndisliyin inkişaf tarixini şərti olaraq üç mərhələyə bölmək olar: 1869-1943-cü illər, 1944-1960-cı illər, 1960-cı ildən sonrakı dövr.

Birinci mərhələ rekombinat DNT molekulunun *in vitro* şəraitdə alınmasının sığbut oınması ilə bağlıdır. Bu mərhələdə müxtəlif plazmidlər, plazmid və faqlardan ibarət hibridlərin alınması öyrənilmişdir. Belə hibridlərə başqa süzlə vektor mole-kulları da deyilir. Birinci mərhələdə genetik mühəndisliyin aşağıdakı məsələləri həll olunmuşdur:

- 1) müxtəlif növ bakteriyaların DNT molekullarından istifa-də edərək rekombinat molekul yaradılması;
- 2) rekombinat molekulun həyat qabiliyyətinə malik olması;
- 3) rekombinat molekulun stabilliyi;
- 4) onun hıcceyrə daxilində fəaliyyət güstərə bilməsi.

İkinci mərhələdə prokariot orqanizmlərin (bakteriyaların) xromosom genləri və müxtəlif plazmid DNT-lərinin hibridləş-məsi ilə yeni rekombinat molekulaların alınması sığbut edilmiş-dir. Eyni zamanda bu molekulaların həyat qabiliyyətinə malik ol-maları və stabilliyi öyrənilmişdir.

Üçüncü mərhələdə eukariot və eləcə də ali orqanizmlərin DNT-lərindəki genlərin vektor molekulalarını birləşdirməklə yeni rekombinat DNT alınması sığbut edilmiş və prokariot hıcceyrədə DNT molekulunun transkripsiya olunması (DNT və RNT sinte-zi) da güstərilmişdir. Lakin DNT translasiyası (metabolitin sin-tezi) öyrənilməmiş qalırdı. Ona görə də genetik mühəndisliyin

sonrakı inkişaf düvrğ heyvan genlərinin bakteriya hğceyrəsində klonlaşdırılması və ekspressiyası ilə bağlıdır.

Son 30 il mğddətində molekulyar biologiya, genetika, botanika, virusologiya, biokimya sahəsində əldə edilən nailiyyətlər sayəsində genetik mğhəndislik zox büyrğk sğrətlə inkişaf etməyə başlamışdır. Bu səbəbdən də onun inkişaf mərhələləri bir-birindən vaxt etibarı ilə zox az (1-2 il) fərqlənir.

1972-ci ildə Berq əməkdaşları ilə birlikdə qamma bakteriofaq (virus) DNT fraqmenti və *E.coli* bakteriyası DNT-nin qalaktoza operonundan ibarət ilk bioloji fəal rekombinat DNT molekulunu almışdır. Bu tarix genetik mğhəndisliyin yaranma tarixi kimi qeydə alınmışdır.

10.1. Gen mühəndisliyinin metodları

Molekulyar səviyyədə olan genetik mğhəndmelik əməliyyatlarının aparılmasında əsasən iki tip fermentdən istifadə edilir:

1) DNT molekulunu mğəyyən nahiiyyətlərdən parzalayan endonukleaza və ya restriktaza və 2) DNT fraqmentlərini birləşdirən (tikən) lizaqa fermentləri.

Bunlardan başqa gen mğhəndisliyində mğxtəlif nukleazalar, əks-transkriptaza, DNT-polimeraza, terminal (uc) nukleotidiltransferazalardan da istifadə edilir. Gen mğhəndisliyində istifadə olunan fermentlər nüv spesifikliyinə malik olmadığı ğzğn mğxtəlif mənşəli DNT fraqmentlərindən istənilən ardıcılıqla DNT molekulunu almaq mğmkğndğr. Deməli, genetik mğhəndislik ğsulu ilə istənilən nüvlərarası zarpazlaşma aparmaq mğmkğndğr. Bu usulla nəinki bir-birinə yaxın, hətta təkamğlcə daha uzaq orqanizmlər (bakteriya və heyvanlar) arasında da zarləşmə aparmaq mğmkğndğr.

Beləliklə, genetik mğhəndislik ğsulu ilə nüvlərarası zarpazlaşmanın mğmkğnlğyğ bir daha isbat edildi.

Genetik mğhəndislik ğzğn büyrğk əhəmiyyət kəsb edən şərtlərdən birincisi nuklein turşularının (DNT və RNT) kimyəvi quruluşu, ilk nüvbədə, DNT molekulunda nukleotidlər ardıcılı-

ğının üyrənilməsidir. Genetik mğhəndislik ğzğn mğhğm əhəmiyyətə malik ikinci şərt kimyəvi və fermentativ sintez yolu ilə dezoksipolinukleotidlərin alınmasına əsaslanır. Genlərin kimyəvi sintezinin əsasını Amerikada yaşayan Hind alim Korana qoymuşdur. O, 207 nukleotiddən ibarət dezoksipolinukleotidi – RNT-də yerləşən tirozin genini sınaq şüşəsində (in vitro) sintez etmişdir.

Genetik mğhəndislik əməliyyatının əsas obyektləri DNT fraqmentləridir. Onlar funksional irsiyyət vahidi olan gen və ya genlərdən təşkil olunmuşlar.

Hər bir genetik struktur (xromosom, plazmid və ya bakteriofaq) replikasiya vahidini təşkil edir və sərbəst yaşayıb fəaliyyət güstərmək (üz oxşarını yaratmaq, zoxalmaq, m-RNT sintez etmək, metabolitlərin sintezini təmin etmək xassəsinə malikdir. Səbəst replikasiyaya malik belə genetic strukturlara replikonlar deyilir.

Yeni rekombinat molekulların quraşdırılmasında istifadə olunan genləri fermentativ sintez yolu ilə bilavasitə təbii mənbələrdən ayırmaq və m-RNT əsasında dezoksipolinukleotid replikon yaratmaqla almaq mğmkğndğr.

Gen, və ya hər hansı bir polipeptid (zğlal) zəncirinin sintezinə lazım olan ardıcılıqdan təşkil olunmuş DNT fraqmenti passiv məlumat daşıyır və onda məlumatı aktivləşdirmək, yəni genetik strukturun hüceyrədə fəaliyyətini bərpa etmək ğzğn tələb olunan sistem olmur. Hğceyrəyə daxil edilmiş istənilən məlumatı daşıyan yeni DNT fraqmenti fəaliyyət güstərmək ğzğn ya sərbəst replikasiya olunmalı, hüceyrə xromosomu ilə birləşməli, ya da hüceyrə genomundakı replikasiya aparatının nəzarəti altına düşməlidir. Ona gürə də replikasiya və transkripsiya siqnallarını üzğndə daşıyan dezoksipolinukleotid molekulunun yaradılması genetik mğhəndislik ğzğn zox zəruridir. Belə genetik struktur vektor adlanır.

Geni aktivləşdirmək məqsədilə onu vektorla birləşdirib resipient hüceyrəyə daxil edirlər. Vektor və gəndən quraşdırılmış DNT molekuluna rekombinat molekul deyilir.

İlk rekombinat molekullar *E.coli*, *Staphylococcus aureus* kimi prokariot mikroorqanizmlər əsasında alınmışdır. Sonralar eukariot hüceyrənin DNT genindən təşkil olunmuş rekombinat molekul yaradılmışdır. Bunun üçün ECoRI (*E.coli* hüceyrəsindən alınır) restriktaza fermenti vasitəsilə eukariot DNT-dən alınmış fraqment (gen) liqaza fermenti vasitəsilə PSC101 vektoruna (*Pseudomonas* bakteriyası plazmidinə) tikilmiş və *E. coli* hüceyrəsinə daxil edilmişdir.

Yeni xassəli orqanizm alınmasının son mərhələsi rekombinat molekulun bakteriya hüceyrəsində klonlaşdırılması və ekspressiyasıdır (gözə xıxarılmasıdır).

Genetik mühəndislik sahəsində aparılan ilk məvəffəqiyyətli iş Boyer tərəfindən somatostatin genini bakteriya hüceyrəsində klonlaşdırılmasıdır. Somatostatin insan hüceyrəsində sintez olunan 14 amin turşusundan ibarət kizik polipeptid zəncirli birləşmədir.

Beləliklə, yuxarıdakı qeyd edilən elmi kəşflər və axtarışlar irsiyyət haqqında əvvəlki fikirlərlə inqilabi dönüş yaratdı.

10.2. Rekombinat DNT molekulların quraşdırılması

İstənilən mənbədən alınan DNT fraqmentlərinin və ya genlərin *in vitro* şəraitdə birləşməsindən alınan DNT molekuluna rekombinat molekul deyilir.

İstənilən genetik sistemlərin hüceyrə xaricində məqsədyonlu quraşdırılması və onların sonradan resipient hüceyrəyə daxil edilməsi genetik mühəndisliyin mahiyyətini təşkil edir. Hüceyrəyə daxil olan rekombinat DNT molekulunu resipientin genetik aparatının tərkib hissəsinə zəvrilərək ona yeni biokimyəvi və fizioloji xassələr verir.

Genetik mühəndisliyin məqsədi elə rekombinat DNT molekulları yaratmaqdır ki, onlar resipient orqanizmə insanlar üçün faydalı olan xassə versinlər. Məsələn: təbabətdə istifadə olunan hormonlar, zəğlallar, fermentlər sintezdən, yem və qida məqsədi daşıyan zəğlalı əmələ gətirən, ətraf mühiti zəhərli maddələrdən təmizləyən orqanizmlərin yaradılması.

Rekombinat moleklların alınması əməliyyatı aşağıdakı mərhələlərdən ibarətdir:

1. istənilən (axtarılan) gen və ya genlərdən ibarət DNT fraqmentinin alınması;
2. sərbəst replikasiyaya malik strukturlar və ya vektorların alınması;
3. rekombinat DNT molekulunun (hibridin) in vitro şəraitdə quraşdırılması (alınması)
4. hibrid molekulun respient hücəyrəyə daxil edilməsi;
5. molekulyar klonlaşdırma və ya seleksiya;
6. amplifikasiya (zoxalma).

Rekombinant DNT molekulun quraşdırılması və ya genlərin tikilməsi adi biokimyəvi reaksiya olub DNT-liqaza fermentinin iştirakı ilə gedir. Liqaza normal hücəyrədə replikasiya zamanı sintez olunan DNT fraqmentlərini bir-birinə tikən fermentdir. Genetik mühəndislikdə isə liqaza vasitəsilə DNT fraqmentlərini və ya genləri hücəyrədən kənar in vitro şəraitdə birləşdirirlər.

DNT fraqmentlərinin və ya genlərin alınması endonukleaza fermentlərinin iştirakı ilə gedən biokimyəvi reaksiya vasitəsilə həyata keçirilir. Hücəyrədəki endonukleaza fermentləri və ya restriktazalar DNT-ni spesifik olaraq müəyyən nahiyyələrdən parçalamaqla adətən 4 və 6 cüt nukleotidlərdən ibarət fraqmentlər əmələ gətirirlər. Nukleazaların təsiri ilə DNT zəncirinin parçalanması dğz xətt üzrə deyil, pilləli şəkildə gedir, nəticədə sərbəst uclara malik fraqmentlər alınır (şəkil 33).

Fraqmentlər sərbəst uclar vasitəsilə bir-birinə yapışdıqları üçün onlara "yapışqanlı" uclar deyilir.

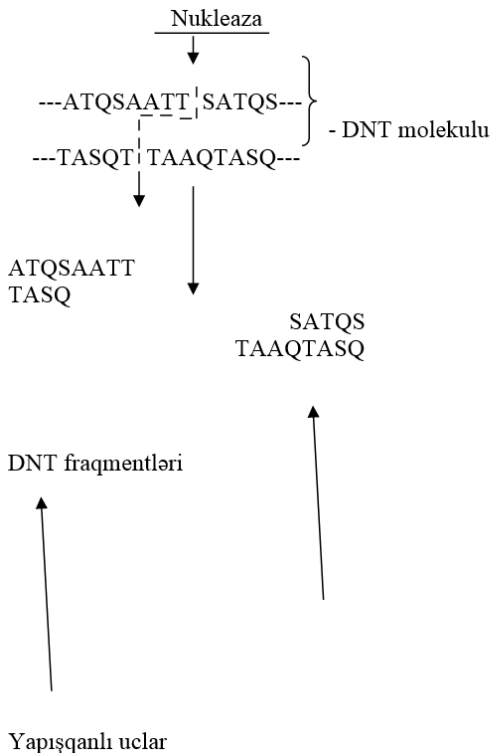
Konkret olaraq bir restriktazanın əmələ gətirdiyi fraqmentlər eyni "yapışqanlı" uclara malik olurlar. Belə fraqmentləri bir-birinə qapışdırdıqda komplementar (uyğun gələn) uclarda yerləşən nukleotidlər arasında hidrogen rabitəsi yaranır. Uclarda yapışqanlılığı yaradan məhz bu əlaqədir. Daha sonra hidrogen rabitəsi DNT-liqaza fermentinin küməyi ilə yaranan kovalent rabitə hesabına mühkəmlənir (tikilir).

Müxtəlif restriktazaların əmələ gətirdikləri fraqmentlərin yapışqanlı ucları bir-birindən fərqlənir. Qeyri-komplementar uc-

lara malik fraqmentləri birləşdirmək üçün linker adlanan vasitəzi fraqmentdən istifadə edilir (şəkil 33). Linkerləri kimyəvi sintez yolu ilə alırlar.

DNT fraqmentləri bir-birinə tikildikdən sonra alınan rekombinat DNT resipient hüceyrə daxilində kezirilir. Əgər rekombinat DNT molekulu replikasiya etmək qabiliyyətinə malik deyilsə, fəaliyyətsiz qalır və resipient hüceyrədəki nukleazalar tərəfindən parzalanır.

Quraşdırılmış DNT molekulunun hüceyrədə fəaliyyət göstərməsi üçün o, resipientin genetik aparatının tərkibinə - xromosoma birləşərək onun hesabına replikasiya məruz qalmalı, ya da özə sərbəst replikasiya olunmalıdır.



Şəkil 33. DNT zəncirinin nukleaza enzimi vasitəsilə fraqmentlərə parçalanma sxemi

Quraşdırılan DNT molekulu replikasiya xassəsinə malik olmur və zox vaxt hüceyrə xromosomu ilə birləşmir. Ona görə də istənilən geni replikasiya xassəsinə malik DNT molekulu ilə birləşdirib resipient hüceyrəyə daxil edirlər. Yad DNT fraqmentini və ya geni üzgünə birləşdirən və sərbəst replikasiyaya malik DNT molekulu vector adlanır. Vector kimi heyvan virusları, bakteriofaqlar və plazmidilərdən istifadə edilir.

Vektor aşağıdakı xassələri daşmalıdır:

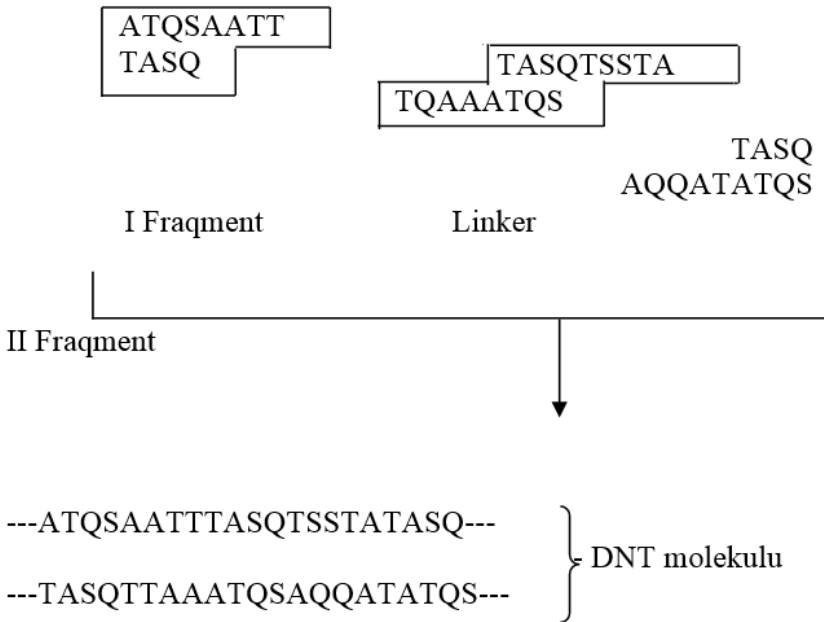
1) mğəyyən restriktazaya qarşı həssas olmalıdır. Bu restriktaza vasitəsilə onun mğəyyən nahiyyəsi “kəsilir” və ora yad DNT fraqmenti və ya gen “tikilir”.

2) mğəyyən hüceyrə daxilində replikasiyaya malik olmalıdır. Resipient hüceyrədəki nukleazalara qarşı davamlı olmalı və fəaliyyət güstərə bilməli;

3) resipient hüceyrəyə yeni fenotip verən marker (nişanlı) genə malik olmalıdır, əks halda hüceyrəyə rekombinat molekulun fəaliyyətini mğəyyən etmək və quraşdırılmış genetik sistemə malik hüceyrələri sezmək mğmkğn olmur. Marker gen kimi adətən antibiotiklərə qarşı davamlılıq xassəsi daşıyan gendən istifadə edilir.

DNT fraqmentləri və vektorlar alınandan sonra onları birləşdirdikdə hibrid DNT molekulu yaranır (şəkil 34).

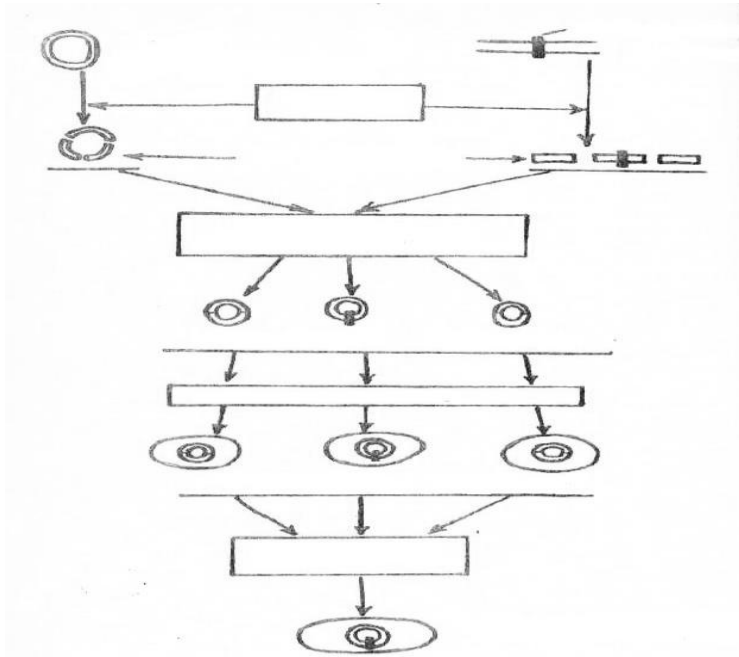
Vektor DNT-si hüceyrədən ayrıldıqdan sonra restriktaza vasitəsilə mğəyyən bir nahiyyədən kezilir və həlqəvari DNT molekulu xətti forma alır. Xətti DNT-yə liqaza fermenti vasitəsilə axtarılan gen nə ya genlər olan DNT fraqmenti tikilir. Bunlan ütrğ DNT fraqmenti (gen) vektorla eyni mğhitdə qarışdırılır və mğhitə liqaza fermenti əlavə edilir. Xətti DNT molekuluna gen tikildikdən sonra onun uclarını yenidən liqaza vasitəsilə birləşdirməklə həlqəvari forma alınır. Buna hibrid molekul deyilir. Nəticədə zoxlu hibrid molekullar əmələ gəlir, lakin axtarılan gen yalnız onlardan birində olur.



Şəkil 34. Qeyri-komplementar DNT fraqmentlərinin linker vasitəsilə birləşdirilməsi

Hibrid molekulların izərisindən axtarılan gen olan molekulu sezmək məmkün deyildir. Ona görə də alınan bəzi hibrid molekullar genetik transformasiya yolu ilə resipient orqanizm hüceyrələrinə (bakteriya, gübələk, bitki və ya heyvan hüceyrələrinə) keçirilir. Axtarılan geni resipient hüceyrələrdən yalnız biri daşıyır. Bu hüceyrəni seçib ayırmaq məqsədilə hüceyrələri selektiv qida məhditində əkilir. Bakteriya hüceyrələri üçün adətən antibiotikli qida məhditindən istifadə edilir. DNT fraqmenti eyni zamanda antibiotikə qarşı davamlılıq xassəsi daşıyan genlə nişənlənibsa, antibiotikin selektiv məhditdə yalnız axtarılan geni daşıyan hüceyrələr bitirir. Rekombinat DNT molekulunun bu şülla sezilməsinə klonlaşdırma deyildir. Quraşdırılmış genetik

sistemə mzlük hüceyrənin selektiv qida mğhitində bir nezə dəfə təkrar əkilib zoxaldılması amplikasiya adlanır(şəkil 35)



Şəkil 35. Rekombinat DNT molekulunun alınma sxemi

Molekulyar klonlaşdırma sistemin E.coli bakteriyası təmsilində həyata keçirilmişdir. Hazırda prokariotlardan *Bacillus subtilis*, eukariotlardan *Saacharomyces cerevisiae* nüvlərini bu cəhətdən E.coli ilə bir sıraya qoymaq olar.

Bac. Subtilis qeyri-patogen aerob şəraitdə bitən torpaq bakteriyasıdır. Onun hüceyrə divarı sadə quruluşa malik olub zğlalları hüceyrədən xaricə asanlıqla buraxır. Bu bakteriyalar vasitəsilə sənaye əhəmiyyətli fermentlər (α -amilaza, proteaza və s.) alınır. Onların genetik sistemi hərtərəfli öyrənilmiş, hüceyrələrində plazmidlər və faqlar olduğu mğəyyən edilmişdir. Beləliklə, *Bac. subtilis* hüceyrəsində DNT molekulunun klonlaşdırıl-

ması problemi demək olar ki, həll olunmuşdur ki, bu da ondan biotexnologiya, o cəmlədən genetik mühəndislikdə istifadə etməyə imkan verir.

Hazırda maya gübələyinin protoplastına transformasiya olunmaq xassəsinə malik plazmidlər alınmışdır. Belə plazmidlər maya gübələyi hüceyrəsinə yeni xassəli rekombinat DNT molekulu daxil etməyə imkan verir. Bu şülla insan α - interferonunu sintez edən maya gübələyi hüceyrəsi alınmışdır.

Son zamanlar heyvan hüceyrəsində replikasiya olunan rekombinat DNT molekulları və onların rekombinat türəmələri alınmışdır. Məməli heyvanların hüceyrələrində DNT molekulu-nun klonlaşdırılması genlərin ekspressiyasının tənzim mexanizmi, heyvan və insan hüceyrələrinin genetik aparatın məqsədyünlü dəyişdirilməsini üyrənməyə imkan verir.

Rekombinat DNT molekulu quraşdırılmasının əsas zərflərindən biri də onun resipient hüceyrədə uzun müddət stabil qalmasını təmin etməkdir. Bu məsələ genetik mühəndisliyin hələlək tam həll olunmamış problemi kimi qalır.

Rekombinant DNT molekulları təsnifatca bir-birindən uzaq olan nüvlərin genomu əsasında alınan yeni genetik sistemlərdir. Bu işə üz nüvbəsində laboratoriya şəraitində potensial bioloji təhlükəyə malik orqanizmlərin yaradılması deməkdir. Başqa süzlə desək, genetik mühəndisliyin bioloji silah yaradılmasında istifadə olunma təhlükəsi meydana zıxmışdır.

Ona güərə də genetik mühəndislik sahəsində aparılan tədqiqatlara müəyyən hüdudlar qoymaq gəzən 1973-cü ildə ABŞ alimi prof. Berqin rəhbərliyi altında xəsusı elmi komissiya yaradıldı. Komissiyanın qərarı ilə aşağıdakı təcrübələrin poteneial bioloji təhlükəyə malik olduğı müəyyən edilmişdir:

1. antibiotiklərə qarşı davamlı və toksinlər əmələ gətirən qeyri-təbii bakteriya nüvlərinin yaranmasına səbəb olan sərbəst replikasiyaya malik bakterial plazmidlərin yaradılması;

2. onkogen və başqa heyvan viruslarının DNT fraqmentlərinin sərbəst replikasiya olunan plazmidlərə və ya virus DNT-sinə birləşdirilməsi;

3. heyvanların DNT fraqmentlərini bakterial plazmid və virus-DNT-si ilə birləşdirilməsi. Belə ki, heyvan mənşəli DNT onkogen RNT-yə oxşar nukleotidlər ardıcılığına malikdir.

Bəzi Qərb ölkələri təşkilatlarının genetik mühəndislik sahəsində elmi-tədqiqat işlərini qadağan edilməsini tələb etmələri ilə əlaqədar olaraq elmi komissiya belə qərara gəldi ki, yeni rekombinat DNT molekulların yaradılması molekulyar biologiya və genetikanın aparıcı qolu olub, bəşəriyyəti xərzəng, virus xəstəlikləri və irsi xəstəliklərin müalicəsinin həllinə yaxınlaşdırır.

10.3. Rekombinat molekulların enzimologiyası

Rekombinant DNT molekulların quraşdırılmasında iştirak edən fermentlər beş qrupa bölünür:

- 1) DNT fraqmenərtlərinin alınmasında istifadə olunan fermentlər;
- 2) DNT matriksi əsasında DNT fraqmentini sintez edən fermentlər;
- 3) DNT fraqmentlərin "tikən" fermentlər;
- 4) DNT fraqmentlərinin uçlarının quruluşunu dəyişən fermentlər;
- 5) hibridləşmiş nümunələrin hazırlanmasında istifadə olunan fermentlər.

DNT-ni fraqmentlərə parzalayan endonukleaza fermentləridir. Onlar DNT molekulundakı nukleotidləri tanımaq və müəyyən nahiyyədə parzalamaq qabiliyyətinə malikdirlər. Endonukleazaların hərtərəfli tədqiqi nəticəsində DNT-dən ayrı-ayrı genlər və gen qrupları alınmışdır. Xüsusi spesifikliyə malik olub DNT-ni ancaq müəyyən nahiyyələrdən parzalaya bilən endonukleazalara restriktazalar deyilir. Onların genetik mühəndislik üçün əhəmiyyətindən danışarkən qeyd lazımdır ki, restriktazaları kəşf etmiş bir qrup alim 1978-ci ildə Nobel mükafatına layiq görülmüşdür.

RNT matriksi əsasında DNT fraqmentlərini sintez edən fermentlərə DNT polimerazlar deyilir. Proses əks transkripsiya adlandırıldığı üçün DNT-polimerazlara əks transkriptazalar da deyilir.

İlk DNT-polimeraza fermenti *E.coli* bakteriyasından alınmışdır. Bu ferment preparatının tərkibində eyni zamanda zoxlu nukleazalar olduğu üçün təmizləmə prosesində DNT-polimeraza zıxımı xeyli azalır. Son illər DNT-polimeraza almaq üçün *Bacillus subtilis* və *Micrococcus luteus* bakteriyalarından da istifadə edilir. *E.coli*-dən fərqli olaraq bu bakteriyalarda zox az miqdarda nukleazalar sintez olunur və alınan ferment preparatının xeyli hissəsini DNT-polimeraza təşkil edir. Belə preparatdan zoxlu təmiz DNT-polimeraza almaq olduqca asan başa gəlir. Lakin *B.subtilis* və *M.luteus*-dən alınan DNT – polimerazalar *E.coli*-dən alınan nisbətən qeyri-stabillik və zəif aktivlik göstərir.

DNT fraqmentlərinin bir-birinə tikən fermentlər DNT-liqazalar adlanır. Bu fermentlər fosfor-efir əlaqəsi şəklində olan kovalent rabitə ilə istənilən DNT fraqmentlərini *in vitro* şəraitdə bir-birinə və ya DNT fraqmentini vektor ilə mühkəm birləşdirirlər (tikirlər). DNT – liqazalar fraqmentləri təkcə “yapışqanlı” uclardan deyil, istənilən nahiyyədən birləşdirə bilirlər.

Genetik mühəndislik zamanı zox vaxt DNT fraqmentini və ya geni vektora birləşdirərkən komplementarlığı təmin etmək üçün ondan nukleotidlərin müəyyən hissəsini parzalayıb ayırmaq tələb olunur. Bu halda nukleazalardan və ya ekzonukleaza ilə endonukleaza qarışığından ibarət ferment kompleksindən istifadə edilir.

Hibridləşdirilmiş nümunələrin *in vitro* şəraitdə hazırlanması üçün DNT-aza-1, metilaza-E Cor 1, α - ekzonukleaza, RNT – polimeraza fermentlərindən istifadə edilir. Onların köməkliliyi ilə DNT molekulunun istənilən nahiyyəsindən nukleotidləri ayırmaq və ya birləşdirmək mümkündür.

Genetik mühəndislikdə istifadə olunan fermentlər biq qayda olaraq bakteriyalardan alınır.

10.4. Genlərin alınması

Hər şeydən əvvəl genin struktur quruluşuna nəzər salaq.

DNT və RNT ardıcıl yerləşən nukleotidlərdən təşkil olunmuşdur. Hər göz nukleotid məğəyyən məlumat daşıyır, məsələn: hər nukleotid üçlüyü və ya triplet məğəyyən amin turşusuna uyğun gəlir. Belə triplet kodon adlanır. Amin turşularından ibarət zox böyük olmayan təkzəncirli polipeptid molekulunun (sadə zəğlalın) sintezində zoxlu miqdarda kodonlar iştirak edir. Bir polipeptid zəncirini sintez edən kodonlar yığımı sistron adlanır.

Bir nəzə polipeptid zənciri (məğrəkkəb zəğlal) sintez etmək üçün zoxlu sayda sistronlar lazım gəlir. Belə sistronlar zoxluğu na gen deyilir. Zəğlal və ya başqa metabolit sintezini kodlaşdıran gen DNT zəncirinin məğəyyən bir sahəsidir.

Bioloji fəal maddələrin sintezini kodlaşdıran genlərin alınması genetik məğhəndisliyin ilk məğhəgm mərhələsidir. Bu mərhələnin məğvəffəqiyyətli həlli aşağıdakı şərtlərə əməl olunmasından asılıdır:

1. gen və donor genomunda onun vəziyyəti;
2. gen tərəfindən kodlaşdırılan məlumat RNT-nin ayrılma şəğsullarının hazırlanması;
3. gen məhsuluna görə onun aktivliyinin məğəyyən edilməsi metodları;
4. gen və genomun ona yaxın olan nəhiyyələrinin quruluş xəğsusiyyətləri;
5. gen tərəfindən kodlaşdırılan mRNT-nin miqdarı.

Genləri göz məğxtəlif şəğsulla alırlar.

1. kimyəvi-fermentativ sintez yolu ilə;
2. geni təbii mənbələrdən bilavasitə ayırmaqla;
3. məlumat-RNT əsasında genlər sintez etməklə.

Genlərin kimyəvi-fermentativ sintezi

Əgər genin kodlaşdırdığı zəğlal və ya polipeptid zəncirinin ilkin quruluşu məlumdursa, onu kimyəvi-fermentativ sintez yolu

ilə alırlar. Zəhləlin ilkin quruluşunu DNT zəncirindəki nukleotidlər ardıcılığı təmin edir. Deməli, ilkin quruluşu bilməklə zəhləli kodlaşdırən gendə nukleotidlər ardıcılığını mğəyyən etmək mğmkğndğr. Bu ardıcılığı bildikdən sonra genin laboratoriya şəraitində sintez etmək imkanı yaranır.

Genin kimyəvi sintezini aparmaq ğzğn iki məsələnin həlli tələb olunur. Birincisi, mononukleotiddəki fosfor qrupunu kimyəvi fəallıqdırmaq ğzğn agentin (amilin) tapılmasıdır. Bu aktivlik hecəbə fosfodiefir rabitəsi və ya nukleotidlərarası əlaqə yaranır. Adətən nukleotidlərin birləşməsinə təmin edən aktivləşdirmə kimi disikloheksilkarbodiimid, mezeitilsulfonilxlorid və triizopropil-benzolsulfonilxloriddən istifadə edilir. İkincisi, purin və pirimidin əsaslarında olan 3-hidroksil, 5-hidroksil, amin və fosfat qruplarının üzlərini mğhafizə edən xğsusi qruplar sezmək tələb olunur.

Mğhafizə qrupları elə mğddəalardan təşkil olunmalıdır ki, onlar nukleotidlərə zərər vurmamalı, nukleotidə zox asanlıqla birləşmək və ondan ayrılmaq xassələrinə malik olmalıdır. Sintezi prosesi inlləli aparılır: əvvəlmə, di-, tri- və tetranukleotidlər y.q.p.h.,': eənra iəə ayrı-ayrı qətranukleotid blokları liqaza fermenti vacitəəqlə bir-birinə birləşdirilir).

Bir zəncir sintez olunduqdan sonra ona komplementar olan ikinci zəncir də sintez edilir. Beləliklə, gen və ya iki zəncirli DNT molekulu fraqmenti alınır.

Genlərin təbii mənbələrdən bilavasitə alınması

Təbii mənbələrdən bilavasitə gen almaq ğzğn DNT molekulu hüceyrədən ayrılır və axtarılan gen endonukleaza fermentlərinin küməyi ilə "kəsilib" gütdğrğrlər. Lakin bu ğsulun bir sıra zətləşməyən cəhətləri vardır. Birincisi, lazım olan geni ayırmaq ğzğn istənilən nəhiyyədən DNT molekulu parçalayan fermenti tapmaq zox zətin başa gəlir. Adətən ferment DNT-ni elə fraqmentlərə parçalayır ki, axtarılan gen yerləşən fraqmentdə lazım-sız nukleotidlər ardıcılığı da olur, bu da gəndəən istifadə olun-

masına manezilik türədir. Bəzən də ferment DNT-ni elə fraqmentlərə parzalayır ki, bir genin ayrı-ayrı hissələri mǵxtəlif fraqmentlərə birləşmiş olur, daha doğrusu, gen ferment tərəfindən iki yerə bölünǵr, nəticədə isə tam funksional gen almaq mǵmkun olmur.

İkincisi, eukariot orqanizmlərin genləri mozaik quruluşa malikdir, yəni gendə fəal (ekzon) və qeyri-fəal (intron) nahiiyələr vardır. Ekzon nahiiyələr kodlaşmada iştirak etdikləri ğzǵn onlara fəal nahiiyələr deyilir. İntronlar isə əksinə passiv olub, kkodlaşmada iştirak etməyən nahiiyələrdir. İntron nahiiyələr bakteriya hǵceyrəsində ayrılmadıqları ğzǵn belə genlərin prokariot (bakteriya) hüceyrədə normal fəaliyyəti bərpa olunmur.

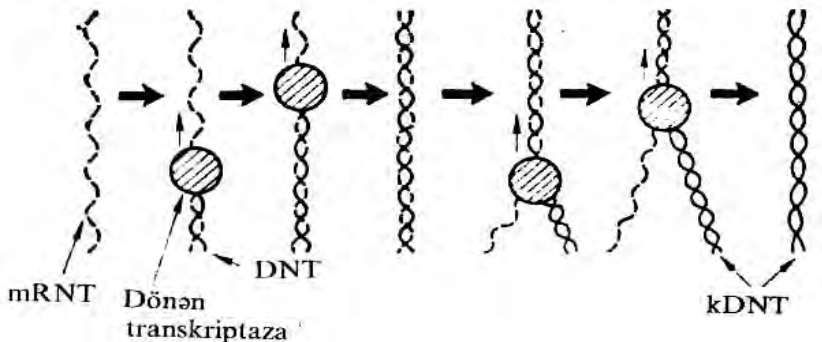
Ğzǵncǵşǵ, gen DNT zəncirinin zox kizik bir hissəsini təşkil etdiyindən onun DNT-dən ayrılması və təyin edilməsi bir sıra metodik zətinliklərlə baǵlıdır.

Məlumat - RNT əsasında genlərin sintezi

Genlərin fermentativ sintez yolu ilə alınması praktikada zox geniş yayılmış və tətbiq olunan ğsuludur. Əvvəlcə m-RNT hüceyrədən ayrılır, sonra xǵsusı şəraitdə onun əsasında əks transkriptaza (revertaza) fermentinin küməyi idə oliqonukleotidlərdən DNT sintez olunur.

Buna komplementar DNT (k-DNT) deyilir. Daha sonra hidroliz yolu ilə k-DNT-ni ayırub təmizləyir və yeni DN molekulu sintezi ğzǵn matriks (qəlib) kimi istifadə edirlər. DNT-nin komplementar DNT əsasında sintezi bakteriyalardan alınan revertaza və DNT-polimeraza fermentləri vasitəsilə aparılır. Bu proses şəkil 36-da göstəridliyi kimi ğz istiqamətdə gedir. Birinci halda (A) genin sancaqvari sintezi gedir və zəncirləri bir-birinə birləşdirən nahiiyə gen tam sintez olunduqdan sonra təmiz nukleaza ferment vasitəsilə "kəsilir" və axtarılan gen alınır. İkinci ğsulda (B) başlanǵız nukleotid kimi sintetik nukleotidlərdən istifadə olunur və ikizəncirli gen alınır. Ğzǵncǵ ğsulda (V) başlanǵız nukleotid kimi heteropolimer oliqonukleotiddən istifadə olunur.

Şəkil 36-da göstərilən şsullarla insulin, boy hormonu, interferon, qlobin, albumin, immonoqlobulinlər, paratohormon, ximozin və digərlərini kodlaşdıran genlər alınmışdır.



Şəkil 36. Əks transkriptaza (revertaza) enziminin iştirakı ilə genin enzimativ sintezi: qırıq-qırıq xətt – RNT; düz xətt – DNT

Alınan DNT fraqmentinin həqiqi axtarılan gen olmasını mğəyyən etmək gğzn mğxtəlif şsullardan istifadə edilir. Əgər gen tərəfindən kodlaşdırılan zğlalin ilkin quruluşu məlumdursa, onda alınan DNT fraqmentinin nukleotidlər ardıcılığını üyrənir və onun zğlalin ilkin quruluşuna uyğun gəlib-gəlməməsi yoxlanılır. Başqa bir alınacaq geni istənilən zğlal sintezini təmin edən m-RNT ilə hibridləşdirməyə əsaslanır. Bu zaman gen m-RNT ilə komplementardırsa, onda istəniləndir.

10.5. Molekulyar klonlaşdırma vektorları

Genetik mğhəndisliyin əsas əməliyyatlarından bir genetik məlumatı hüceyrəyə daxil edib onun orada fəalliyət küstərməsini təmin etməkdir. Bunu bilavasitə vektor molekullarının küməyi ilə həyata keçirmək mğmkğndğr. Adətən vektorsuz DNT molekulu bakteriya hüceyrəsinə daxil edildikdə o, ya hüceyrədəki nukleazaların təsirinə məruz qalıb nukleotidlərə qədər parzala-

nır, ya da parzalanmasına baxmayaraq həcyrənin bğülğnməsi zamanı bir nəsildən başqa nəslə verilmir və beləliklə də itirilir.

Bğtğn bunları aradan qaldırmaq məqsədilə vektor adlandırılan DNT molekulundan istifadə olunur, daha doğrusu, axtarılan gen vektor molekulunu ilə birləşdirilib həcyrəyə daxil edilir. Vektorlar sərbəst yaşamaq və replikasiya qabiliyyətinə malik olduqları ğzğn həcyrəyə daxil edilmiş rekombinat molekulun fəaliyyətini təmin edirlər. Yad DNT-ni hüceyrəyə keçirən və onun amplifikasiyasını (zoxalmasını) təmin edən DNT molekuluna vektor deyilir. Vektor kimi heyvan virusları, bakteriofaq DNT-ləri və plazmidlərdən istifadə olunur. Onlar sərbəst yaşamaq və replikasiya olunmaq qabiliyyətinə malik olduqları ğzğn həcyrəyə daxil edilmiş rekombinat molekulun fəaliyyətini təmin edirlər.

Vektorlar eyni zamanda rekombinat molekul olan hüceyrələri sezmək ğzğn genetik məlumat daşıyırlar. Bunlara marker (nişanlanmış) vektorlar deyilir. Marker vektorlar adətən antibiotiklərə qarşı davamlılıq göstərən genlər daşıyır, məsələn, β -laktamaza geni hüceyrələrə penisillinə qarşı davamlılıq verir. Əgər vektor β -laktamaza geni ilə markerlənilsə, genomunda bu vektor olan hüceyrə penisillinli mğhitdə bitir. Nəticədə axtarılan gen olan hüceyrələri sezmək imkanı yaranır.

Qarşıya qoyulan məqsəddən asılı olaraq iki qrup vektorlar alınır:

1) adi klonlaşdırma vektorları. Onların küməyi ilə gen yığımından lazımi gen seçilir;

2) xəsusiləşdirilmiş vektorlar. Klonların alınması və genlərin ekspressiyası (ğzə zıxması) bu vektorlar vasitəsilə həyata keçirilir. Genetik mğhəndislikdə adi vektorlar kimi ən zox *E.coli* bakteriyasından alınan plazmidlərdən istifadə edilir. Klonlaşdırma və amplifikasiya ğzğn istifadə olunan plazmid vektorları aşağıdakı tələblərə cavab verməlidir:

1) plazmid zox kizik ülzğyə və hüceyrənin zəifləşmiş nəzarəti altında replikasiya xassəsinə malik olmalıdır;

2) plazmiddə bir və ya bir neçə genetik marker olmalıdır ki, onun bakteriya populyasiyasında qalması və sezmə aparılmasını təmin etməlidir;

3) plazmidin replikasiyaya mane olmayan sahəsində bir və ya bir neçə restriktaza fermenti gəzən vahid sayt (fermentin təsir edəcəyi nüqtə) olmalıdır.

Hazırda *Bacillus subtilis*, *B.cereus* və *Staphylococcus*, *streptococcus* cinsli bakteriyaların plazmidlərindən ibarət vektorlar da alınır. Onlar kizik fraqmentlərdən (10 min əsaslardan) ibarət genomların klonlaşdırılması üçün əlverişlidir.

Bitki və heyvan (ülzğləri zox büyük - 40 min və daha zox cəz əsaslardan ibarət olan) genlərinin klonlaşdırılması gəzən plazmid vektorlar yaramır və bu məqsədlə əsasən λ adlanan bakteriofaqadan (DNT-dən) istifadə olunur.

Vektor aşağıdakı xassələri daşmalıdır:

1) mğəyyən restriktazaya qarşı həssas olmalıdır. Bu restriktaza vasitəsilə onun mğəyyən nahiyyəsi “kəsilir” və ora yad DNT fraqmenti və ya gen “tikilir”;

2) mğəyyən hğceyrə daxilində replikasiyaya malik olmalıdır. Resipient hğceyrədəki nukleazalara qarşı davamlı olmalı və fəaliyyət gəstərməlidir;

3) resipient hğceyrəyə yeni fenotip verən marker (nişanlı) genə malik olmalıdır, əks halda hğceyrədə rekombinat molekulun fəaliyyətini mğəyyən etmək və quraşdırılmış genetik sistemə malik hğceyrələri sezmək mğmkən olmur. Marker gen kimi, adətən, antibiotiklərə qarşı davamlılıq xassəsi daşıyan gendən istifadə edilir.

DNT fraqmentləri və vektorlar alınandan sonra onları bir-birinə birləşdirdikdə hibrid DNT molekulu yaranır.

Vektor DNT-si hğceyrədən ayrıldıqdan sonra restriktaza vasitəsilə mğəyyən bir nahiyyədən kəsilir və həlqəvari DNT mo-

lekulu xətti forma alır. Xətti DNT-yə liqaza fermenti vasitəsilə axtarılan gen və ya genlər olan DNT fraqmenti tikilir. Bundan ütrğ DNT fraqmenti (gen) vektorla eyni mğhitdə qarışdırılır və mğhitə liqaza fermenti əlavə edilir. Xətti DNT molekuluna gen tikildikdən sonra onun uclarını yenidən liqaza vasitəsilə birləşdirməklə həlqəvari forma alınır. Buna hibrid molekul deyilir. Nəticədə zoxlu hibrid molekullar əmələ gəlir, lakin axtarılan gen yalnız onlardan birində olur.

Hibrid molekulların izərisindən axtarılan gen olan molekul sezmək mğmkğn deyildir. Ona gürə də alınan bğtğn hibrid molekullar genetik transformasiya yolu ilə resipient orqanizm hğceyrələrinə (bakteriya, gübələk, bitki və ya heyvan hğceyrələrinə) kezirilir. Axtarılan geni resipient hğceyrədən yalnız biri daşıyır. Bu hğceyrəni sezib ayırmaq məqsədilə hğceyrələri selektiv qida mğhitində əkirlər. Bakteriya hğceyrələri ğzğn antibiotikli qida mğhitindən istifadə edilir. DNT fraqmenti eyni zamanda antibiotikə qarşı davamlılıq xassəsi daşıyan genlə nişanlanıbsa, antibiotikli selektiv mğhitdə yalnız axtarılan geni daşıyan hğceyrələr bitirlər. Rekombinat DNT molekulunun bu ğsulla sezil-məsinə klonlaşdırma deyilir. Quraşdırılmış genetik sistemə malik hğceyrənin selektiv qida mğhitində bir nezə dəfə təkrar əkilib zoxaldılması amplikasiya adlanır (şək 35).

Molekulyar kolonlaşdırma sistemi *E.coli* bakteriyası tim-salında zox mğvəffəqiyyətlə həyata kezirilmişdir. Hazırda pro-kariotlardan *Bacillus subtilis*, eukariotlardan *Saccharomyces ce-revisiae* nüvlərini bu cəhətdən *E.coli* ilə bir sıraya qoymaq olar.

Bacillus subtilis qeyri – patogen aerob şəraitdə bitən tor-paq bakteriyasıdır. Onun hğceyrə divarı sadə qurluşa malik olub zğlaları hğceyrədən xaricə asanlıqla buraxır. Bu bakteriyalar va-sitəsilə sənaye əhmiyyətli enzimlər alfa – amilaza, proteaza və s. alınır. Onların genetik sistemi hər tərəfli üyrənilmiş, hğceyrələ-rində plazmidlər və faqlar olduğu mğəyyən edilmişdir. Beləliklə, *Bacillus subtilis* hğceyrəsində DNT molekulunu klonlaşdırılma-

sı problemi demək olar ki, həll olunduğu gözün ondan biotexnologiyada, o cəmlədən genetik mühəndislikdə istifadə etməyə imkan verir.

Hazırda maya gübələyi protoplasına transformasiya olunmaq xassəsinə malik plazmidlər alınmışdır. Belə plazmidlər maya gübələyi hüceyrəsinə yeni xassəli rekombinant DNT molekulu daxil etməyə imkan verir. Bu şüulla insan alfa-interferonunu sintez edən maya gübələyi hüceyrəsi alınmışdır.

Son zamanlar heyvan hüceyrəsində replikasiya olunan rekombinat DNT molekulları və onların rekombinat türəmələri alınmışdır. Məməli heyvanların hüceyrələrində DNT molekulu-nun klonlaşdırılması genləri ekspressiyasının tənzim mexanizmi, heyvan və insan hüceyrələrinin genetik aparatın məqsədyünlü dəyişdirilməsini üyrənməyə imkan verir.

Rekombinat DNT molekulu quraşdırılmasının əsas şərtlərindən biri də onun resipient hüceyrədə uzun müddət sabit qalmasını təmin etməkdir. Bu məsələ genetik mühəndisliyin hələlik tam həll olunmamış problemi kimi qalır.

Rekombinat DNT molekulları təsnifatca biri-birindən uzaq olan nüvlərin genomu əsasında alınan yeni genetik sistemləridir. Bu isə üz nübəsində laboratoriya şəraitində potensial bioloji təhlükəyə malik orqanizmlərin yaradılması deməkdir. Başqa süzlə desək, genetik mühəndisliyin bioloji silah yaradılmasında istifadə olunma təhlükəsi meydana çıxmışdır.

Ona görə də genetik mühəndislik sahəsində aparılan tədqiqatlara müəyyən hədudlar qoymaq üçün 1973-cü ildə ABŞ alimi prof. Berqin rəhbərliyi altında xüsusi elmi komissiya yaradıldı. Komissiyanın qərarı ilə aşağıdakı təcrübələrin potensial bioloji təhlükəyə malik olduğu müəyyən edilmişdir:

1) antibiotiklərə qarşı davamlı və toksinlər əmələ gətirən qeyri – təbii bakteriya nüvlərinin yaranmasına səbəb olan sərbəst replikasiyaya malik bakterial plazmidlərin yaradılması;

2) onkogen və başqa heyvan viruslarının DNT fraqmenlərinin sərbəst replikasiya olunan plazmidlərə və ya virus DNT-sinə birləşdirilməsi;

3) heyvanların DNT fraqmentlərinin bakterial plazmid və virus DNT-si ilə birləşdirilməsi. Belə ki, heyvan mənşəli DNT onkogen RNT-yə oxşar nukleotidlər ardıcılığına malikdir.

Bəzi Qərb ölkələri təşkilatlarının genetik mühəndislik sahəsində elmi-tədqiqat işlərinin qadağan edilməsini tələb etmələri ilə əlaqədar olaraq elmi komissiya belə qərara gəldi ki, yeni rekombinat DNT molekulların yaradılması molekulyar biologiya və genetikanın aparıcı qolu olub, bəşəriyyəti xərzəng, virus xəstəlikləri və irsi xəstəliklərin müalicəsinin həllinə yaxınlaşdırır.

XI FƏSİL

MIKROORQANİZMLƏRİN GENETİKASININ VƏ GEN MÜHƏNDİSLİYİNİN NƏİLİYYƏTLƏRİNİN PRAKTİKADA TƏTBİQİ

11.1. Mutant produsentlərin seleksiyası və onların təbii produsentlərdən fərqi

Uzun illər ərzində nəzəri molekulyar genetika və mikroorqanizmlərin seleksiyası eyni zamanda inkişaf etmələrinə baxmayaraq onların tədqiqat obyektləri müxtəlif olmuşdur. Nəzəri genetika sahəsində tədqiqatlar, əsasən, *E.coli* və onun bakteriofaqları üzərində aparıldığı halda, sənaye üçün mikroorqanizmlərin seleksiyası zox geniş dairəyə malik və hətta indiyə kimi genetikası üyrənilməyən mikroorqanizmlər üzərində aparılmışdır.

Son dövrdə seçkiyanın strategiyası müxtəlif faydalı məhsullar əmələ gətirən təbii ştamların axtarılması və seleksiya işulları ilə onların xassələrinin yaxşılaşdırılmasından ibarət idi. Əgər mikroorqanizmlərin biokimya və genetikası kifayət qədər üyrənilməyibse, məhsuldar ştamlar alınmasının yeganə yolu seleksiya işullarıdır. Seleksiya işulları dedikdə aşağıdakılar nəzərdə tutulur:

- 1) təbii ştamlar arasında məhsuldar spontan mutant formaların sezilməsi;
- 2) məhsuldar mutant formaların alınması;
- 3) avtoseleksiya;
- 4) müxtəlif hibridləşmə yolu ilə məhsuldar formaların alınması.

Bununla bərabər yüksək fəallığa malik ştamların alınmasının digər yolu da vardır. Mikrobiologiya sənayesi xammal, mikroorqanizmlərin becərmə prosesləri və məhsul zıxımına qarşı üzünən spesifik tələblərini irəli sürən. Adətən, bir sıra məsəl

xassələrə (zərərsizlik, yüksək böyülmə sürəti və s.) malik ştam istənilən metaboliti sintez edə bilmir və əksinə, zoxlu miqdarda istənilən maddə əmələ gətirən orqanizmlər zərərli və mənfi xassəyə malik olur. Belə halda istənilən faydalı xassəni bir həcyrədən digərinə genetik mğhəndislik əməliyyatları vasitəsilə keçirmək olur. Bu, yuxarıda qeyd edilən rekombinat DNT molekulalarının alınma gşsuludur.

Mikrob həcyrəsi gşzərində genetik mğhəndislik əməliyyatı aparılması ilk nüvbədə həcyrənin genetik və biokimyəvi xassələrinin üyrənilməsini tələb edir.

11.2. Mikroorqanizmlər seleksiyasının strategiyası və gen mühəndisliyi

Uzun illər ərzində nəzəri molekulyar genetika mikroorqanizmlərin seleksiyası eyni zamanda inkişaf etmələrinə baxmayaraq onların tədqiqat obyektləri mğxtəlif olmuşdur. Nəzəri genetikada sahəsində tədqiqatlar əsasən E.coli və onun bakteriofaqları gşzərində aparıldığı halda sənaye gşzən mikroorqanizmlərin seleksiyası zox geniş dairəyə malik və hətta indiyə kimi genetikası üyrənilməyən mikroorqanizmlər gşzərində aparılmışdır.

Son düvrədək seleksiyanın strategiyası mğxtəlif faydalı məhsullar əmələgətirən təbii ştammların axtarılması və seleksiya gşsulları ilə onların xassələrinin yaxşılaşdırılmasından ibarət idi. Əgər mikroorqanizmlərin biokimya və genetikası kifayət qədər üyrənilməyibsə, məhsuldar ştammlar alınmasının yeganə yolu seleksiya gşsullarıdır. Seleksiya gşsulları dedikdə aşağıdakılar nəzərdə tutulur:

- 1) təbii ştammlar arasında məhsuldar spontan mutant formaların sezilməsi;
- 2) məhsuldar mutant formaların alınması;
- 3) avtoseleksiya;
- 4) mğxtəlif hibridləşmə yolu ilə məhsuldar formaların alınması.

Bununla bərabər yüksək fəallığı malik ştammlar alınmasının digər yolu da vardır. Mikrobiologiya sənayesi xammal, mikroorqanizmlərin becərilmə prosesləri və məhsul zıxımına qarşı üzngn spesifik tələblərini irəli sğrğr. Adətən bir sıra mğsbat xassələrə (zərərsizlik, yüksək böygmə sğrəti və s.-yə) malik ştamm istənilən metaboliti sintez edə bilmir və əksinə, zoxlu miqdarda istənilən maddə əmələgətirən orqanizmlər zərərli və mənfi xassələrə malik olur. Belə halda istənilən faydalı xassəni bir hğceyrədən digərinə genetik mğhəndislik əməliyyatları vasitəsilə keçirmək olar. Bu, yuxarıda qeyd edilən rekombinant DNT molekulalarının alınma ğsuludur.

Mikrob hüceyrəsi ğzərində genetik mğhəndislik əməliyyatı aparılması ilk nüvbədə hüceyrənin genetik və biokimyəvi xassələrinin üyrənilməsini tələb edir.

11.3. Rekombinat molekulaların tətbiqi

Rekombinat DNT molekulunun alınma texnikasının inkişafı eukariot orqanizmlərin genlərinin cyrokariot hüceyrələrdə ekspressiyasına gətirib zıxartdı. Nəticədə yeni xassələrə malik orqanizmlər, məməsələn, insan və heyvan zğlalı sintezdən bakteriya hüceyrələri yaradıldı.

Hormonlar böyğk bioloji əhəmiyyətə malik eukariot zğlalardır (hipofizar, qalxanabənzər və mədəaltı vəzilərin hormonları). Son düvrədək təbabətdə istifadə edilən hormonlar heyvan orqanlarından və kimyəvi sintez yolu ilə alınırdı. Boy hormonu somatotropin isə ülmüş insan orqanlarından ayrılırdı.

Somatotropin polipeptidli hormon olub 191 amin turşusundan ibarətdir. Bu maddə böyğk nüvspesifikliyinə malik olduğundan onun heyvanlardan ayrılmış analoqları insanlar ğzğn istifadəyə yararsızdır. Somatotropinin kimyəvi sintez yolu ilə alınması zox baha başa gəlir. Ona gürə də genetik mğhəndislik ğsulu ilə alınan ilk hormon somatotropin olmuşdur. Rus alimi A.A.Ba-

yevin rəhbərliyi ilə somatotropin genindən ibarət rekombinat DNT molekulu alınmış və E.coli bakteriyasına kezirilmişdir.

Beləliklə, yeni qeyri-təbii xassəli produsentlər yaradılmışdır. Hazırda somatotropini mikrobioloji sintez yolu ilə alınma texnologiyası həyata keçirilir.

11.3.1. İnsulinin alınma biotexnologiyası

İnsulin mədəaltı vəzin hormonu olub orqanizmdə karbohidrat mğbadiləsi və qanda şəkərin səviyyəsini tənzim edir. Orqanizmdə insulin çatışmamazlığı nəticəsində şəkərli diabet xəstəliyi yaranır. İnsanın ülgmğnə səbəb olan xəstəliklər izərisində grək-damar və xərzəng xəstəliyindən sonra diabet gğzğncğ yeri tutur. İnsulin somatotropinin və interferonlardan fərqli olaraq nüvəspesifikliyinə malik olmadığına gürə mğalicə məqsədlə heyvan insulinindən də istifadə etmək olar.

Genetik mğhəndislik yolu ilə insulin alınması ilk dəfə 1978-ci ildə Amerikada həyata kezirilmişdir. əvvəlcə qırmızı proinsulin, sonra isə insan insulini sintezdən E.coli bakteriyası alınmışdır. İnsulin sintezini mğəyyən edən gen kimyəvi yolla sintez olunmuş E.coli bakteriyasında klonlaşdırılmışdır. İnsan insulini sintezdən bakteriyanın alınması sxemi şəkil 37-də verilmişdir. 1980-ci ildə Amerika alimləri insulin genini sintezdən RNT əsasında əks transkripsiya yolu ilə DNT molekulu almış və onu parzalamqla insan insulini genini ayırmışlar. Sonra isə onu E.coli hğceyrəsində klonlaşdırmışlar.

Genetik mğhəndislik gşulu ilə insulin sintezdən bakteriya hğceyrəsi Rusiyada da alınmışdır. Lakin onun ilk sənaye istehsalı İngiltərədə həyata kezirilmiş və dğnya bazarına zıxarılmışdır. İnsulin hələlik genetik mğhəndisliyin tətbiqi ilə alınmış, təbabətdə geniş istifadə olunan yeganə biotexnoloji məhsuldur.

11.3.2. İnterferonların biotexnologiyası

London alimləri İsaaks və Lindemani 1957-ci ildə mğəy-yən etdilər ki, viruslar təsirinə məruz qalmış heyvan hğceyrələri onlara virus yoluxmasına qarşı davamlılıq verən xğsusi maddələr ifraz edirlər. Yoluxucu virusların zoxalmasının qarşısını alan bu maddələrə interferonlar deyilir (interferon ingiliscə “interfe-re” süzğndən olub, “mane olmaq” deməkdir.

Bu elmi kəşf yoluxucu viruslara qarşı mğbarizə gğzğn yeni yollar azdı. Interferonların kimyəvi quruluşu, biosintez yolları, virusları təsir mezanizmi, klinikada istifadə etmək gğzğn lazım olan bioloji xğsusiyyətləri üyrənildi. Onlar qısa zəncirli zğlallar olub 146-166 amin turşularından təşkil olunmuşlar. Gğz qrup in-terferonlar məlumdur:

1. Virusların leykositlərə təsirindən əmələgələn α - inter-feronlar;

2. Virusları fibroblastlara təsirindən əmələgələn β - inter-feronlar;

3. İmmunitet xassəsi daşıyan γ - interferonlar.

İnterferonlar virus xəstəlikləri, sxleroz, ocreosarkoma, nio-lem, udlaq, ciyər və beyin şişlərinə qarşı mğsbət mğalicəvi təsirə malikdirlər. onlar nüvspesifikliyinə malik olub, insanların mğa-licəsində ancaq insan hğceyrələrindən alınmış olanları kara gəlir. 1 l insan qanından 1 mkq interferon alınır. Deməli, interferon al-maq gğzğn başqa səmərəli mənbə axtarmaq lazımdır.

İnsan hğceyrələrində interferonları sintezdən RNT zox az olub, mğxtəlif zğlallar sintezdən RNT-nin gğmumi miqdarını 0,1%-ni təşkil edir. Ona gürə də insan interferonu geninin klon-laşdırılması xeyli zətin başa gəlir.

Bu zətinliyə baxmayaraq, genetik mğhəndislik yolu ilə in-terferon (leykositlər, fibroblast və immunogen) genləri E.coli hğceyrəsində klonlaşdırılmışdır. Həmin gğsulla alınan E.coli bak-teriya kulturası qida mğhitinin 1 litrində 5 mq interferon sintez edib toplayır ki, bu miqdar 1 l insan qanında olan interferondan

5 min dəfə zoxdur. Amerika, İsvezrə, Almaniya, Yaponiya, İngiltərə və eləcə də Rusiyada E.coli bakteriyasından sənayedə interferonların istehsalı texnologiyası həyata keçirilir.

Son illər Amerika alimləri Saccharomyces cerevisiae maya gübələyi həcyrəsinə mğvafiq rekombinat molekulu kezirmək və təsir etmə şsullarını üyrənməklə interferon sintezdən maya gübələyi almışlar.

İnterferonların ətraflı tədqiqi güstərir ki, onların şmumi xassələri ilə yanaşı, hər birinin üzğnəməxsus xşsusiyyətləri də vardır. Onların aşkar edilməsi səyəsində mğvafiq genlərin məqsədyünlğ dəyişməklə interferonların xassələrini dəyişmək mğmkğn olmuş, nəticədə yeni xassəli interferonlar alınmışdır.

İnterferonların biotexnologiyası hələlik üz inkişafının başlanğıc nüqtəsindədir. Bəşəriyyəti narahat edən bir zox xəstəliklərin mğalicəsində interferonlara büygk şmid bəslənilir.

11.3.3. Vaksinlərin alınması

Bu gğnə qədər istifadə vaksinlər mğsbət və mənfi xassələrə malikdirlər ki, onlar vaksinlərin istehsalı və təsiretmə xşsusiyyətləri ilə bağılıdır. Bəzi canlı və üldğrğlmüş mikroorqanizmlər, məsələn, hepatit B viruslar, papoviruslar, herpesviruslar potensial onkogen xassəyə malik olduqları gğğn onlardan vaksin almaq mğmkğn deyildir. Zox vaxt adi şsulla kifayət qədər antitgenləralınmasının qeyri-mğmkğnlğyğ vaksinlərin alınmasında zərinlik türədir (məsələn, hepatit A və B arenovirusların, malyariya və mieloidoz viruslarının antigenləri).

Genetik mğhəndislik metodları ilə alınan vaksinlər aşağıdakı gştğnlğklərə malikdir: 1) preparatlarda ballast (lazımsız) komponentlərin olmaması və ya cğzi miqdarda olması; 2) preparatların tam zərərsizliyi (antigenlər virulent olmayan rekombinat həcyrələrdən alındığı gğğn preparatda həcyrələrin olması təhlğkə türətmir); 3) preparatın ucuz başa gəlməsi.

Genetik mğhəndisliyin geniş imkanlara malik olması ondan yoluxucu xəstəliklərə, ilk nüvbədə, yoluxucu viruslara qarşı vaksinlərin alınmasında istifadə etmək imkanını yaratdı. Virus genomu prokariot hğceyrə genomuna nisbətən zox sadə və kizik ülzğyə malik olduğundan virus DNT-sində yerləşən geni klonlaşdırmaq nisbətən asan başa gəlir. Lakin bu ğsulla asanlıqla hepatit, qrip və poliomielit virusları genini daşıyan rekombinat bakterial plazmidlər (DNT molekulu) alınmasına baxmayaraq, onların bakteriya hğceyrəsində ekspressiyasını yaratmaq mğmkğn olmurdu. Bu, hər şeydən əvvəl, həmin virusların uzun sğrən təkamğl prosesində insan və ali heyvanların orqanizmində parazitliyə uyğunlaşması ilə əlaqədardır. Zoxalma məqsədilə onlar parazitik etdikləri hğceyrənin biosintetik sistemindən istifadə edirlər. Bu biosintetik sistem prokariot orqanizmlərin biosintetik sistemindən kəskin fərqlənir. Deməli, yoluxucu viruslar ğzğn re-siüient hğceyrə rolunu eykariot mikroorqanizmlər oynamalı idi. Lakin maya gübələkləri və digər ibtidai eykariot orqanizmlərdən istifadə etdikdə belə istənilən nəticə alınmadı.

Ali eukariot hğceyrələrdə (toyuq embrionu, heyvan və insan hğceyrəsi kulturaları) təcğbələr vasitəsilə rekombinat virus DNT-sini zoxaltmaqla virusa qarşı antigenlərdən ibarət faydalı vaksinlərin alınması sğbut olundu.

Antigen xassəyə malik immunogen zğlalların gen mğhəndisliyi ğsulu ilə alınması da büygk əhəmiyyət kəsb edir. İmmunogen zğlallara bğtğn virus zğlalları və bir zox mikrob vaksinləri aiddir. İmmunogen zğlalların əsas xğsusiyyəti onların orqanizmində antitellər əmələ gətirməsidir.

Bakteriya və gübələk hğceyrəsində virus zğlalı polipeptidli monomerlər şəklində sintez olmasına baxmayaraq, onlar birləşib ğzğncğ və dürdğncğ (fəza) quruluşu yaratmaq imkanına malik deyillər. Buna gürə də prokariot və ibtidai eykariotlarda sintezolunan zğlallar immunogen xassə daşıyırlar.

Lakin mikrobioloji sintez yolu ilə viruslara qarşı vaksinlərin alınması eykariot sistemlərdəki sintezə nisbətən zox büygk

səmərə ilə başa gəlir. Gen mğhəndisliyi ğsulu ilə belə xassəyə malik mikroorqanizmlərin alınması ğzğn mğəyyən fundamental elmi problemlər həll olunmalıdır. Bununla bərabər viruslar tərəfindən xəstəliklərə qarşı gen mğhəndisliyi vaksinləri alınması nəticəsində mğəyyən mğvəffəqiyyətlər əldə edilmişdir.

Hepatit A virusları. Hepatit A və ya yoluxucu hepatit zox geniş yayılmış virus xəstəliklərindəndir. Bu xəstəliklə mğbarizədə qanında hepatit A virusuna qarşı antitellər olan insan zərərindən istifadə edilir. Son illər hepatit A viruslarını heyvan və insan hğceyrələrində yetişdirməklə vaksinlər alınmışdır, nəticədə viruslar və onların fərdi struktur zğlallarının preparativ alınması mğmkğn olmuşdur. Fərdi struktur zğlalların təsirindən sintez edilən antitellər bğtöv viruslara qarşı həssas olurlar.

Gen mğhəndisliyi ğzulları ilə bakteriya hğceyrələrindən hibrid antitellər alınmışdır. Lakin onlar da hepatit A viruslarına qarşı mğbarizədə istifadə olunmağa yararsızdırlar. Bu sahədə elmi axtarışlar davam etdirilir.

Poliomielit virusları. Poliomielit virusları insanların əsəb sisteminə təsir edib paralic əmələ gətirirlər. Canlı və cansız vaksinlərin alınması və birgə tətbiqi demək olar ki, xəstəliyin qarşısının alınmasına səbəb olur. Poliomielit əleyhinə vaksinlər alınmasının ən əlverişli yolu gen mğhəndisliyi ğsuludur. Bunun ğzğn aşağıdakı məsələlərin həlli tələb olunur:

1) poliomielit xəstəliyini türədən pirusun biomolekulyar və genetik xğsusyyətlərinin üyrənilməsi;

2) poliomielit virusu zğlalının sintezini türədən ğğzlu promotora malik vektorun quraşdırılması və bakteriya hüceyrəsinə kezirilməsi;

3) hüceyrədə rekombinat molekulun stabilliyi və təsirinin təmin olunması;

4) virus zğlalının hüceyrədən xaricə ifraz olunması.

Hazırda poliomielit virusu (YPİ) zğlalını sintezdən gəndən ibarət hibrid plazmid alınmış β -laktamaza geni vasitəsilə nişanlanmış E.coli bakteriyası hüceyrəsində klonlaşdırılmışdır. Lakin bakteriya hüceyrəsinin sintez etdiyi YPI zğlalı virusun an-

ti zərflərinə qarşı reaksiya göstərməmişdir. Bu, ilk nüvbədə sintezolunan III struktur quruluşunun YPI zəğləlinin III struktur quruluşundan fərqli olması ilə əlaqədardır.

Dabaq xəstəliyi törədən viruslar. Dabaq heyvan xəstəliyi olub kənd təsərrüfatına böyük ziyan vurur. Xəstəliyə qarşı formalinlə üldürlənmiş dabaq virusları əsasında alınan vaksinlərdən istifadə olunur. Lakin bu şsulla alınan vaksinlər bəzən zəif də olsa virulentlik göstərir və xəstəliyin daha da gəclənməsinə səbəb olur.

Məlumdur ki, dabaq virusları heyvanlarda virusları neytrallaşdıran antitellərin sintezinə səbəb olur. Lakin heyvanlardan zoxlu miqdarda belə antitellərdən ibarət vaksinin alınması böyük çətinliklər tələb edir.

Bir zox ölkələrdə artıq gen mğhəndisliyi şsulı ilə dabaq virusu zəğləlini sintezdən E.coli bakteriyası alınmışdır. Bakteriyadan alınan zəğləl aktivləşdirilmiş dabaq viruslarına nisbətən virulent xassəyə malik deyil və heyvanlar gəzən tam təhlükəsizdir. Bu şsulla asanlıqla zoxlu vaksın alınması onun tezliklə dabaq xəstəliyinə qarşı mğbarizədə tətbiqinə səbəb olmuşdur.

Hepatit xəstəliyini törədən viruslar. Yoluxucu xəstəlik türədən hepatit bir nezə qrupa bülğnğr (Hepatit A, hepatit B və s). Bunların izərisində ən geniş yayılanı və təhlükəli olanı hepatit B virusudur. Onun türətdiyi xəstəlik kəskin respirativ xəstəliklərdən sonra ikinci yeri tutur. Xəstəlik əleyhinə vaksın almaq gəzən antitellər kimi xəstə qan plazmasından istifadə olunur ki, nəticədə onun tətbiqi məhdudlaşır. Birincisi, plazmadan antitelləri ayırmaq səylə təmizləmək lazım gəlir (zox vaxt vaksində zülalın qarışığı olur ki, bu da pevvənd zamanı allergiya və antiimmunogen reaksiyalara səbəb olur); ikincisi, vaksın almaq gəzən zoxlu qan plazması tələb olunur.

Gen mğhəndisliyi şsulı ilə hepatit B virus xəstəliyi əleyhinə vaksın alınması tam həll olunmamışdır. Zoxlu hibrid vektor molekulaları alınmış və E.coli bakteriyası hğceyrəsində klonlaşdırılmışdır. Bğtğn hallarda E.coli bakteriyası zox zəif bitmək

və az miqdarda virus sintez etmək xassələrinə malik olmuşdur. Bu, antigenin bakteriya hüceyrəsi üçün zəhərli olması ilə izah edilir.

11.3.4. İnterferonların alınması

1957-ci ildə, London Milli Tibbi Tədqiqatlar İnstitutunun üzvləri İsaaks və Lindemann bu nəticəyə gəlmişlər: virus təsirinə məruz qalan heyvan hüceyrələri, ətraf mühitə xüsusi maddə ayırır. Bu maddə, virusla təmasda olmayan yeni hüceyrələrdə, ona qarşı davamlılıq yaradır. Qeyd olunan maddə, virusun hüceyrələrdə zoxalmasının qarşısını alırdı və interferon adlandırılmışdır. İnterferonun aşkarlanması, virus infeksiyaları ilə mübarizədə zox mühim rol oynamışdır. İlk tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, interferon, soyuqdeymə, hepatit və herpes kimi xəstəliklərin sağlamlığını təmin edə bilər. O, həmçinin, müxtəlif anomal hüceyrələri məhv edərək, şislərə qarşı effektiv mübarizə aparır. Bu maddə, həm insan organizmində, həm də bir zox onurğalılarda əmələ gəlir. Lakin, heyvan mənşəli interferon, insan xəstəliklərini müalicə etmir. Elmi tədqiqatlar əsasında, interferon üç qrupa bölünmüşdür: virusların leykositlərə olan təsirindən yaranan α –interferon; virusların fibroblastlara olan təsirindən yaranan β –interferon; bakteriya və virus antigenlərinin və ya antiserumlarının, limfositlərin səthi determinantına olan təsirinə cavab olaraq T-limfositlər vasitəsilə yaranan γ -interferon. Üçüncü qrup həm də immun interferon adlanır. Bu üç qrupa aid bütün interferonlar bir birindən fiziki-kimyəvi xüsusiyyətləri və seroloji tərkibi ilə fərqlənir. İnsan organizmində yaranan əlavə interferonların tədqiqatı nəticəsi olaraq müəyyən edilmişdir ki, α –interferon üz nüvbəsində bir neçə proteindən ibarətdir, və bu proteinləri, 20-yə yaxın genlər kodlaşdırır. Digər tərəfdən isə, γ -interferon individual protein kimi tanınır və onun cəmi bir geni var. β –interferona gəldikdə isə, burada məlumat daha az informativdir. Bu günə kimi, insan interferonuna aid yalnız bir

protein aşkar edilmişdir, bu da β_1 - interferondur. Fibroblastların induksiyaşından sonra əmələ gələn virus əleyhi aktivlik, bğ-tüvlğkdə bu nüv interferona uyğundur. Lakin, belə bir fikir də var ki, mğxtəlif nüv β –interferonları kodlaşdırən bir sıra gen müvcuddur.

İnsan organizmində müvcəđ olan bğtğn α -tipli interferonlar, tərkibində şəkərin olmaması ilə fərglənir. Onlardan fərgli olaraq, β və γ tipli interferonlar glikolizə uğramış olur. İnterferonla aparılan bğtğn parəlləll kliniki sınaqlar, preparatın az miqdarda olmasına gürə, zəyif nəticə vermişdir. Buna baxmayaraq, onların nəticəsində mğəyyən olunmuşdur ki, interferon nəyinki bir sıra xəstəliklər zamanı faydalı olur, əlavə olaraq, mğxtəlif başqa məqamlarda da ondan istifadə olunur. Bu maddənin fəaliyyət mexanizmi mğrəkkəb olduğundan, onun dozası zox astəliqlə sezilir və organizmə yeridilir. Bu da, üz nüvbəsində, həttə kliniki sınaqlarda belə, interferonun zox həcmdə istifadəsinə gətirib çıxarır. Bioloji sınaqlar nəticəsində mğəyyən olmuşdur ki, interferon tipospesifik maddədir və insanların mğəlicəsi gğzn yalnız insan hğceyrəsindən alınan interferon istifadə oluna bilər. Məhz buna gürə də, tibbi vasitə qisminə, bu maddə zox nadir hallarda tapılır. Belə ki, bir litr insan qanından cəmi 1 mkg, yəni bir dozalıq interferon əldə etmək olur. Bunu nəzərə alaraq belə nəticəyə gəlirik ki, interferonun alınması gğzn yeni mənbələr gərəkdir. Son zamanlar, bu mənbələrdən biri, genetik mğhəndisliyi vasitəsilə əmələ gələn mikroorganizmlərdir ki, bunlar insan interferonunu yğksək effektivliklə sintez edə bilər.

İnsan interferonunun klonlaşdırılması zox mğrəkkəb prosesdir. Buda ona bağılıdır ki, mğxtəlif proteinləri sintez edən iRNT qarışığında, məhz interferonu sintez edən iRNT sayı zox azdır - cəmi 0.1%. Buna baxmayaraq, leykosit, fibroblast və immun interferonlarının genləri mğvəffəgiyyətə *E.coli*-yə klonlaşdırılmışdır. Bu, interferonların həm fundamental, həm də tətbiqi tədqiqatlarında inqilaba səbəb olmuşdur.

1980-1982-ci illərdə, interferonların strukturu və onların genləri haqda mǧhǧm məlumatlar əldə edilmişdir. Mǧəyyən olunmuşdur ki, interferonlar -146-166 aminturşusu qalıqlarından ibarət qısa proteinlərdir. Onların zoxunun ardıcılığı, klonlaşdırılmış genlərin ardıcılığından ayrılmışdır və individual ayrılmış proteinlərin analizi vasitəsilə təsdiq edilmişdir. İlk mərhələdə, interferonlar, polipeptid zəncirinin N-sonluǧunda siqnal peptidi olan sələfi qismində sintez olunur. Bu siqnal peptid daha sonra ayrılır, və nəticədə, tam bioloji aktivliyə malik yetkin interferon əmələ gəlir.

Bildiyimiz kimi, bǧtǧn interferonların ortaq xǧsusiyyətləri olduǧu kimi, onlar arasında bir sıra fərqlilik də var. Məsələn, α -tipli interferonlar, mǧxtəlif mənşəli hǧceyrələrə təsirinə gürə, bir birindən fərqlənir. Əgər genlərin hər birini, mǧvafiq yerdən, restriksion endonukleyaza vasitəsilə bəlsək, daha sonra, N və C-sonluqlu gen fragmentlərini ayırsaq, və, bir genin N-sonluǧunu digər genin C-sonluǧuna və əksinə, birləşdirsək, bu halda hibrid genlər ala bilərik. Bu hibrid genlər, bakteriya, maya və yaxud hər hansı başqa ana hǧceyrəyə yerləşdirildikdə, hibrid interferonların sintezini proqramlaşdıracaq. Belə hibrid interferonlar, α -A və α -D tipləri ǧzǧn isvezrə alimləri, α -A, α -D və α -F tipləri ǧzǧn isə, rus alimləri tərəfindən aşkarlanmışdır.

ƏDƏBİYYAT

1. Axundova E.M., Salayeva S.C. Genetik suallar və cavablar. Bakı, 2019, 381 s.
2. Axundova E.M. Ekoloji genetik. Bakı, 2004, 263 s.
3. Qənbərov X.Q., Cəfərov M.M. Sənaye mikrobiologiyasının əsasları. Dərslik, Bakı, 2017, 208 s.
4. Qənbərov X.Q., Abuşev R.A., Sığeymanova G.Z., Həsənova S.A. Virusologiya. Dərslik, Bakı, 2013, 191 s.
5. Qənbərov X.Q., Cəfərov M.M., Əbdülhəmidova S.M., Hüseynova S.İ. Maya gübələklərinin biologiyası. Dərslik, Bakı, 2016, 204 s.
6. Qənbərov X.Q., Abdullayeva N.A. Mikroorqanizmlərin biokimyası. Dərslik, Bakı, 2013, 173 s.
7. Nəcəfov C.Ə., Əliyev R.Ə., Əzizov Ə.P., Əliyev N.İ., Kərimov V.M. Tibbi biologiya və genetika. Dərslik, Bakı, 2011, 455 s.
8. Айала Ф., Кайгер Д. Современная генетика. М: Мир, 1987, том 1, 295 с.
9. Ганбаров Х.Г., Тагизаде З.А., Кулиева Н.А. Биотехнология. Баку, 2005, 360 с.
10. Котова И.Б., Зинченко В.В., Нетрусов А.И., Цавкелова Е.А. Практикум по микробиологии и генетики микроорганизмов. М: Академия, 2005, 608 с.
11. Джамбетова П.М. Генетика микроорганизмов. Москва: Издательство Юрайт, 2023, 122 с.
12. Квитко К.В., Захаров И.А. Генетика микроорганизмов. Санкт Петербург: Издательство Санкт Петербург, 2012, 269 с.
13. Лисак В.В. Микробиология. Минск; Изд-во БГУ, 2007, 430 с.

14. Максимова Н.П. Молекулярная генетика. Минск: БГУ, 2003, 532 с.
15. Петухов В.Л., Короткевич О.С., Стамбеков С.Ж., Генетика. Новосибирск, 2007, 632 с.
16. Патрушев Л.И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000, 526 с.
17. Brown T.A. Gene cloning and DNA analysis, Wiley-Blackwell publication, UK, 2010, 338 p.
18. Brandenberg O., Dhalmini Z., Sensi A., Ghosh K., Sonnino A. Introduction to Molecular Biology and genetic engineering. 2013, 146 p.
19. Babic A., Berkmen M.B., Lee C.A., Grossman A.D. Efficient gene transfers in bacterial cell chains, 2011, mBio 2: e 000 27-11.
20. Chen I., Dubnau D. DNA uptake during bacterial transformation // Nat. Rev. Microbiol., 2004, v. 2, p.241-249.
21. Galiksam M. Genetik diversity in microorqanisms. Rijeka, Crvatiya, 2012, 370 p.
22. Johnsberg, O., Eldholm V., Haverstein L.S. Genetic transformation: prevalence, mechanisms and function // Res. Microbiol., 2007, v.158, p.767-778
23. Jianping Xu, Microbial Population Genetics. Horizon Scientific Press, 2010, 213 p.
24. Jizhong Zhou, Dorothea K. Thompson, Ying Xu, James M. Tiedje, Microbial Functional Genomics, John Wiley & Sons, 2004, 624 p.
25. Nancy Trun, Janine Trempy, Fundamental Bacterial Genetics. John Wiley & Sons, 2009, 304 p.
26. Snyder L., Champness W. Molecular genetics of bacteria. ASM Press, USA, 2013, 758 p.



Nəşriyyatın direktoru: *Səbuhi Qəhrəmanov*
Kompüter tərtibzisi: *Rəvanə İlmanqızı*
Bədii tərtibat: *Şəlalə Məmməd*

Formatı 60x84 $\frac{1}{16}$
Həcmi 14,75 z.v.
Tirajı 300

Ənvan: Bakı şəh., İstiqlaliyyət kəğz. 28