

**AZƏRBAYCAN RESPUBLİKASI TƏHSİL NAZİRLİYİ
BAKİ DÖVLƏT UNİVERSİTETİ**

L.N. MEHDİYEVA

GÖBƏLƏKLƏRİN FİZİOLOGİYASI

(dərs vəsaiti)

Bakı – 2006

M44

Elmi redaktor: b.e.n., dos. Z.A. Abdulova

58
*
M34

Rəyçilər: b.e.d., prof. E.M. Qurbanov
b.e.n. S.M. Abduyeva

L.N.Mehdiyeva. Göbələklərin fiziologiyası. Dərs vəsaiti.
B. 2006, 140 səh.

Azərbaycan dilində ilk dəfə yazılan bu dərs vəsaitində, göbələklərin fiziologiyasının ən mühüm problemlərinə aid müasir məlumatlar verilmişdir.

Dərs vəsaitində, göbələklərin hüceyrəvi quruluşu, qidalanmaları, metabolizmi, su rejimi, böyüməsi, inkişafı, hərəkətləri və çoxalmaları barəsində ayrıca fəsillər vardır.

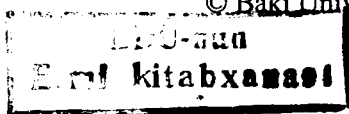
Dərs vəsaiti, məzmununa görə, nəinki universitetlərin bakalavr və magistratura şöbələrinin tələbələri üçün, həm də mikologiya sahəsində çalışan mütəxəssislər üçün də faydalıdır.

1906000000-10

M ————— 020-2006

M-658(07)-020

© Bakı Universiteti nəşriyyatı, 2006



Ön söz

Göbələklərin öyrənilməsinin morfoloji, sistematik, biokimyəvi və s. aspektləri ilə yanaşı, fizioloji aspekti də sürətlə inkişafa başlamışdır. Bu, hər şeydən əvvəl, göbələklərin fiziologiyasının qarşısına qoyulan problemlərin vacibliyi ilə əlaqədardır. Lakin, təəssüflə qeyd etmək olar ki, göbələklərin fiziologiyasına dair dərslik və dərs vəsaitləri çox azdır və həm də onlarda müasir məlumatlar kifayət qədər deyildir.

Azərbaycan dilində ilk dəfə hazırlanmış bu dərs vəsaiti, əsasən universitetlərin magistratura şöbəsi tələbələri üçün nəzərdə tutulmuşdur. Belə ki, «göbələklərin fiziologiyası» adlı xüsusi ixtisas kursu, artıq bir neçə ildir ki, tədris olunur. Odur ki, tələbələrin bu sahədə hazırlıq səviyyəsini daha da yaxşılaşdırmaq üçün belə dərs vəsaiti və dərsliklərə böyük ehtiyac vardır. Dərs vəsaitinin əlyazmasının ilk variantı BDU-nun mikrobiologiya kafedrasının professoru, X.Q. Qəmbərov tərəfindən çox diqqətlə oxunmuş, bir sıra faydalı tövsiyələr verilmiş və iradlar bildirilmişdir. Bunun üçün müəllif, prof. X.Q. Qəmbərova öz səmimi təşəkkürünü bildirir və göstərilən iradları məmnuniyyətlə nəzərə almışdır.

Dərs vəsaiti bir müəllif tərəfindən yazıldığından, təbiidir ki, onda qüsurlar olacaqdır. Odur ki, aşkar olunan nöqsanlar barəsində öz arzu və təkliflərini bildiren oxuculara müəllif əvvəlcədən təşəkkür edir.

B.e.n. L.N. Mehdiyeva

GİRİŞ

Göbələklərin fiziologiyası, onun predmeti və problemləri

Canlı orqanizmlərin ənənəvi bölgüsü zamanı göbələkləri adətən bitkilər aləminə aid edirdilər. Bunun əsas səbəbi, bitkilərdə olduğu kimi, göbələklərdə də qida maddələrinin məhlullardan (mühitdən) bütün səthi ilə absorbsiya olunması, yaxşı formalaşmış hüceyrə qılafları (divarları), vegetativ vəziyyətdə hərəkətsizlik və s. olmuşdur. Lakin, bitkilərdən fərqli olaraq göbələklər heterotrof qidalanmağa qabildir və bu xüsusiyyət onlarda maddələr mübadiləsinin xarakterində də özünü göstərir. Belə ki, metabolik proseslərdə sidik cövhərinin əmələ gəlməsi, ehtiyat qida maddəsi kimi nişasta deyil, qlikogenin toplanması, həmçinin də, xitin maddəsinin olması göbələklərin heyvanat aləminə oxşarlığını sübut edən dəlillərdəndir.

Beləliklə də, bir sıra fizioloji və biokimyəvi xüsusiyyətlərinə görə göbələklərin həm bitkilərlə, həm də heyvanat aləminə oxşarlığı vardır. Bunları nəzərə alaraq hazırda göbələkləri müstəqil aləm kimi eukariot orqanizmlərə aid edirlər. Göbələkləri, bitki və heyvanlardan əsaslı şəkildə fərqləndirən cəhətlər də, mövcuddur. Bunlara: əsasən sporlarla çoxalma, qeyri-məhdud böyümə, özlərinə xas olan sitoxrom «C», sürətlə böyümə, səthin həcmə olan nisbətinin çox böyük olması və s. aiddir.

Hazırda mövcud məlumatlara görə göbələklərin 120.000-dən çox növü məlumdur. Göbək orqanizmində maddələr mübadiləsindəki spesifikliyin müəyyən edilməsi, həmçinin də, bu orqanizmlərdən praktiki məqsədlər üçün istifadənin effektivliyi, onların fiziologiyasının daha ətraflı öyrənilməsi ilə bilavasitə bağlıdır. Məlumdur ki, fiziologiya, sözün geniş mənasında «orqanizmlərin həyat fəaliyyətinin qanunauyğunluqları haqqında elmdir». Həyat fəaliyyəti anlayışı isə,

canlı ilə onun mövcud olduğu mühit arasında spesifik münasibətlərin məcmuunu nəzərdə tutur. Belə bioloji münasibətlər çoxlu sayda fizioloji funksiyalarla müəyyən edilir.

Göbələklərin fizioloji xassələrinin, xüsusilə də, qidalanmalarına aid nəticələrin, XIX əsrin ikinci yarısından başlayaraq (L. Pasterin və başqalarının işləri) toplanmasına baxmayaraq, onların müasir fiziologiyası, əsas etibarilə, XX əsrin ikinci yarısından daha sürətlə inkişafa başlamışdır. Bunun başlıca səbəbi, hər şeydən əvvəl, biotexnoloji sənayenin inkişafı, həmçinin də göbələk xəstəliklərinin daha ətraflı öyrənilməsinə olan zərurətdən irəli gəlir. Belə ki, göbələklərdən istifadə etməklə, üzvi turşuların biosintezi, vitamin və digər preparatların alınması, bəzi ərzaq məhsullarının hazırlanması, antibiotiklərin istehsalı və s. üzrə güclü sənaye sahələrinin yaradılması üçün əlverişli imkan yarandı. Bütün bu problemlərin uğurlu həlli, göbələklərin fiziologiyasının dərinədən öyrənilməsini tələb edir. Digər tərəfdən, fizioloji, biokimyəvi, genetik və seleksiya sahəsindəki tədqiqatlar, göbələklərdə maddələr mübadiləsini arzu olunan istiqamətə yönəltməyə də imkan verir ki, bunun da sayəsində daha məhsuldar növlər yaratmaq mümkün olur.

Beləliklə, göbələklərin fiziologiyası, elmi biliklərin çox geniş sahəsini əhatə edir. Göbələklərin fiziologiyasında ən mühüm problem bu orqanizmlərdə maddələr mübadiləsinin ətraflı öyrənilməsidir. Göbələklərin böyüməsi və inkişafı, qidalanması, çoxalması, su rejimi və s. qarşıya qoyulan problemlərdəndir. Artıq indi göbələklərin fiziologiyasını, digər bioloji fənnlər sırasına qaldırmağın vaxtı çatmışdır.

Beləliklə də, mikologiyanın morfoloji, ekoloji və fizioloji aspektlərinin qarşılıqlı əlaqə prinsipi təcrübi işlər üçün də böyük əhəmiyyət kəsb edir.

I FƏSİL

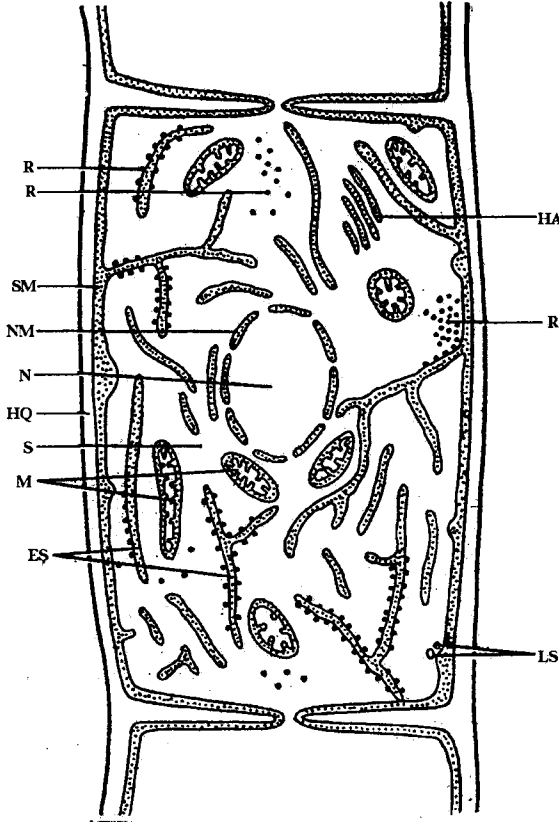
GÖBƏLƏKLƏRİN HÜCEYRƏVİ QURULUŞU VƏ YÜKSƏKMOLEKULLU KOMPONENTLƏRİ

1.1. Göbələk hüceyrəsinin quruluşu və funksiyası

Göbələk hüceyrələri çox müxtəlif görkəmdə olmalarına baxmayaraq, əsas quruluşları, xüsusilə də, hüceyrə orqanoidləri səviyyəsində bir-birlərinə çox oxşardır (şəkil 1). Bu xüsusiyyət, nəinki göbələklər, həm də eukariotların əksəriyyəti üçün də səciyyəvidir. Bununla belə, hüceyrələrin təşkilində ayrı-ayrı göbələk taksonları arasında müəyyən fərqlər də aşkar olunur. Əksər göbələklərin hüceyrələri qalınlığı adətən 0,2mkm-ə qədər olan və yaxşı görünən qılafa (hüceyrə divarına) malikdir. Hüceyrə quruluşunun öyrənilməsinə onun qılafından başlamağın əsas səbəblərindən biri də, onun ilk «hüceyrə» quruluşu kimi hələ 1665-ci ildə R. Huk tərəfindən aşkar edilməsi və hazırda ən çox öyrənilmiş sitoloji obyekt olmasıdır. Qılaf özü bir neçə təbəqədən ibarətdir. Onun xarici (birinci) təbəqəsi amorf xassəyə malikdir, daxili təbəqələri isə müəyyən qaydada səmtlənmiş və matriksin içərisində yerləşmiş mikrofibrillərdən təşkil olunmuşdur. Bəzən göbələk hüceyrəsinin qılafı daha mürəkkəb quruluşa da olur. Belə ki, neyrosporlarda – (*Neurospora*), qılaf yaxşı diferensasiya etmiş dörd təbəqədən ibarətdir.

Onu da qeyd etmək lazımdır ki, hüceyrənin böyümə və inkişafı zamanı qılaf həmişə genişlənir və dəyişikliyə uğrayır. Qılaf mahiyyətə ekskretor orqanoid olub, paraplazmaya aiddir, lakin özündə ferment və digər bioloji aktivliyə malik olan maddələri də saxlaya bilir. Odur ki, şəraitdən asılı olaraq, qılaf yenidən maddələr mübadiləsində iştirak etməyə qabildir. Qonşu hüceyrələrin, həmçinin də, hüceyrədaxili

turqor təzyiqinin (hidrostatik təzyiq) təsiri altında qılf göbələk hüceyrəsinə konkret forma verir və onun quruluşca sabitliyini və müstəqilliyini müəyyən edir.



Şəkil 1. Göbələk hüceyrəsinin quruluş sxemi.
R - ribosomlar, HA - holci aparatı, LS - lomasomlar,
SM - sitoplazmatik membran, NM - nüvə membranı,
N - nüvə, HQ - hüceyrə qılaftı, S - sitoplazma,
M - mitoxondrilər, EŞ - endoplazmatik şəbəkə

Göbələk hüceyrəsi qılafının 80-90%-ə qədəri zülal və lipidlərlə birləşmiş polisaxaridlərdən ibarətdir. Bundan başqa, qılafın tərkibinə polifosfatlar, piqmentlər (məsələn, melaninlər) və digər maddələr də daxil olur. Qılafın təbəqələrindəki mikrofibrilyar komponentlər kimyəvi tərkibinə görə sellüloza və ya xitindən təşkil olunur. Maya göbələklərinin çoxunda qılafın mikrofibrilləri sellülozadan fərqli olaraq, qlükan və mannandan ibarət olur. Qılafın amorf matriksi isə əsas etibarilə qlükanlardan əmələ gəlir.

Qılafın polisaxarid tərkibi, göbələklərin iri taksonomik qruplarının nümayəndələri üçün səciyyəvidir (cədvəl 1).

Cədvəl 1.

Qılafın polisaxarid tərkibi və onun göbələklərdə yayılması

Polisaxaridlər (əsas komponentlər)	Əlavə mühüm monomerlər	Taksonlar
Sellüloza – qlükan Sellüloza – xitin Xitin - xitozan	Fukoza, qlükozamin qlükuron turşusu	Oomisetlər Hifoxitriomisetlər Mucorales (Ziqomisetlər)
Xitin - qlükan Qlükan-mannan	Qalaktoza, qalaktozamin fukoza	Xitridiomisetlər, Entomophthorales (Ziqomisetlər), Askomisetlər
Xitin- qlükan Xitin - Mannan	Ksiloza Fukoza	Bazidiomisetlər, Endomisetlər Sporobolomycetaceae

1-ci cədvəldən görüldüyü kimi, Oomisetlərdə qılafın əsas komponentləri – sellüloza - qlükan; Hifoxitriomisetlərdə – sellüloza və xitin; ziqomisetlərdə – xitin və xitozan; xitridiomisetlərdə – xitin və qlükan; Bazidiomisetlərdə və digərlərində isə xitin və qlükan olur.

Həm ali, həm də ibtidai göbələklərin çoxunda qılaf bəzən kutinləşir. Qılafda liqnin və suberinin olması faktı hələ-

lik tam aydınlaşdırılmamışdır. Marafıdır ki, hif əmələ gətirməyən miksomisetlərdə qılaf yalnız sükunət və reproduktiv mərhələlərdə əmələ gəlir.

Ümumiyyətlə hüceyrə qılaflı, hüceyrədaxili hidrostatik (turqor) təzyiqinə tab gətirməklə hüceyrəni osmotik qüvvələrin təsiri ilə dağılmaqdan qoruyur. Hüceyrə qılaflı, bir tərəfdən yüksək dərəcədə möhkəmliyə, digər tərəfdən isə böyümə qabiliyyətinə (ilk mərhələlərdə) malik olmalıdır. Hər iki şərtin ödənilməsi ona görə mümkündür ki, hüceyrə qılaflı, stabil elastik komponent – mikrofibrillərdən və plastik komponent – amorf matrisdən təşkil olunmuşdur. Hüceyrənin böyüməsi ilə əlaqədar olaraq, mikrofibrillərin sayı çoxalır ki, bunun da nəticəsində hüceyrə plastikliyini və böyümə qabiliyyətini itirir. Bu zaman hüceyrə qılaflının elastikliyi artır. Beləliklə də, qılaf şişmiş (gərilmiş) vəziyyətdə olduğundan, onun suya və onda həll olmuş maddələrə qarşı müqaviməti azalır və başqa sözlə, qılaf onlar üçün keçirici rol oynayır.

Hüceyrənin ən mühüm elementlərindən biri də protoplazmadır. Göbələk hüceyrəsinin protoplazması özünün quruluşu və funksiyasına görə digər orqanizmlərdəkindən bir o qədər də fərqlənir.

Aparılan tədqiqatlarla müəyyənləşdirildi ki, protoplazma çox mürəkkəb sistemdir o, müxtəlif zülallardan, nuklein turşularından, yağlardan, karbohidratlardan, sudan və bir çox kiçikmolekullu üzvü birləşmələrdən və mineral duzlardan təşkil olunmuşdur.

Protoplazmanın kimyəvi tərkibinin, quruluş və funksiyasının öyrənilməsi əsasında, onun aşağıdakı əlamətləri müəyyən edilmişdir.

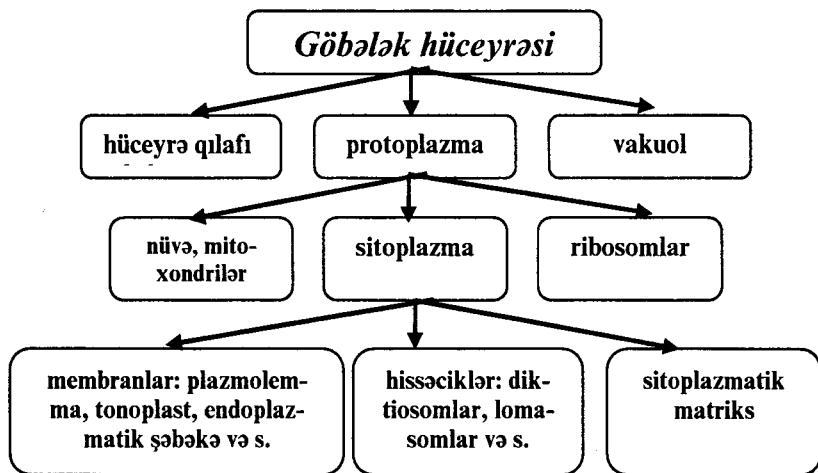
1. Kimyəvi əlamət – sulu-duzlu mühitlə sıx əlaqə şəraitində fəaliyyət göstərə bilən spesifik liponukleoproteid kompleksi.

2. Fiziki əlamət – həm hüceyrənin özünü, həm də onun ayrı-ayrı elementlərinin mürəkkəb tərtibatını yaradan polimer törəmələrinin spesifik xarakteri.

3. Bioloji əlamət – hüceyrə sistemində iki tip proseslərin – assimilyasiya və dissimilyasiyanın vəhdəti və fasiləsiz gedişi.

Beləliklə, müasir təsəvvürlərə görə protoplazma dedikdə «molekuldan böyük olan, müxtəlif quruluş elementləri əmələ gətirən və fasiləsiz yeniləşmə istiqamətində duzlu məhlullarla sıx əlaqə şəraitində fəaliyyət göstərən olduqca mürəkkəb liponukleoproteid kompleksi» başa düşülür. Bu tərifdə göründüyü kimi, protoplazmanın kimyəvi, fiziki və bioloji əlamətləri birləşdirilmişdir.

Protoplazmanın quruluş elementlərinin təsnifatı aşağıda sxem formasında göstərilmişdir.



Bu təsnifat qəbul olunmuş təsnifatdan bir qədər fərqlənir. Belə ki, əvvəlki təsnifata görə, hüceyrə nüvəsindən başqa, hüceyrənin bütün komponentləri sitoplazma adı altında birləşdirilmiş, mitoxondrilər isə sitoplazmanın orqanoidləri kimi nəzərdə tutulmuşdur. Lakin bu quruluş elementlərinin də nüvə kimi, xüsusi genetik aparatı və plazması (matriksi)

olduğundan, onları sitoplazmadan fərqləndirmək mümkündür.

Protoplazmanın quruluş baxımından mürəkkəb təşkilinin öyrənilməsi, yalnız onun quruluş elementlərinin funksiyası ilə sıx əlaqə şəraitində mümkündür. Nəzərə almaq lazımdır ki, submikroskopik səviyyədə quruluşla funksiya arasında hədd silinir.

Göbələk hüceyrəsinin ən mühüm quruluş elementlərindən biri nüvədir. Nüvə aşağıdakı əsas funksiyaları yerinə yetirir: 1) genetik informasiyanın saxlanması; 2) informasiyanın hüceyrədən hüceyrəyə ötürülməsi; 3) informasiyon RNT-nin sintezi vasitəsilə informasiyanın sitoplazmaya verilməsi.

Nüvənin əsas komponenti xromosomlardır. Göbələk hüceyrələrinin nüvəsində onların sayı həmişə bir neçə olur (bakteriya hüceyrələrində isə xromosom yalnız birdir). Nüvədə həmçinin nüvə şirəsi – nukleoplazma da vardır və adətən bir ədəd nüvəciyə rast gəlinir. Nüvə, çox məsələli və ikiqat membranla əhatə olunmuşdur. Nüvə membranlarında həm məsələlərin sayı çox olur, həm də onların diametri kifayət qədər böyükdür. Özünün elektron-optiki xüsusiyyətinə görə homogen olan nüvə plazması (nukleoplazma və ya kariolimfa), sitoplazmatik matriksə oxşayır, lakin ondan sıxlığının böyüklüyünə və daha güclü işıqsındırma qabiliyyətinə görə fərqlənir.

Nüvənin daxilində nüvəcik yerləşir. Nüvəcik, yüksək dərəcədə sıxlığa malik olan törəmədir. Bu da onun tərkibində suyun az olduğunu göstərir. Nüvəcik zülalın sintezində və ribosomların əmələ gəlməsində də mühüm rol oynayır.

Hüceyrə protoplazmasının mühüm quruluş elementlərindən biri də mitoxondrilərdir. Mitoxondrilərin də ikiqat membranı vardır: xarici və daxili. Daxili membranın quruluşu və xassələri, xaricinkindən fərqlənir. Belə ki, daxili membran borucuq və ya kristlər şəklində çıxıntılar əmələ gətirir. Özünün parametrlərinə görə xarici və daxili mem-

branlar, elementar membrana müvafiq gəlir (qalınlığı 7-8 nm). Xarici membran tək quruluşuna görə yox, funksiyasına əsasən də daxili membrana oxşamır. Belə ki, xarici membran bir sıra maddələr üçün yaxşı keçirici olduğu halda, həmin maddələr daxili membrandan ya heç keçmir, ya da fəal mexanizm vasitəsilə keçir. Mitoxondrilərdə tənəffüs dövrəsinin ferment sistemləri, oksidləşdirici – fosforlaşma və Krebs tsikli (limonturşusu tsikli) komponentləri yerləşmişdir. Mitoxondrilər özlərinə xas olan DNT-yə malikdirlər (həlqəvi xromosom şəklində) və avtonom olaraq çoxala bilərlər. Oomisetlərdə və hifoxitriomisetlərdə mitoxondrilərin daxili quruluşu (kristlər) boruşəkili (tubulyar), qalan tip göbələklərdə isə lövhəşəkili (lamellyar) formadadır.

Göbələk hüceyrəsinin plazması – sitoplazma mürəkkəb törəmə olub, sitoplazmatik matriksdən, hissəciklərdən və membran quruluşundan ibarətdir. Sitoplazmatik matriks, elektron-optiki homogen sistem olub, sitoplazmanın əsasını təşkil edir. İlk baxışda, matriksə zülalların kolloid məhlulları kimi baxmaq olar. Qlobulyar züllalar, sitoplazmada gədən mühüm metabolik prosesləri kataliz edir (məsələn, qlikolizi) sitoplazmatik matriks hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir. Belə hərəkətə protoplazmanın bütün quruluş komponentləri də cəlb olunur.

Lakin hərəkət yalnız endoplazmaya xasdır (3 mm/dəq.), sitoplazmanın ən kənar nazik təbəqəsi – ektoplazması hərəkət etmir.

Hüceyrənin plazması və vakuolu arasında membran – tonoplast yerləşir. Tonoplastla, plazmalemma (xarici membran) arasında isə endoplazmatik şəbəkə adlanan törəmə vardır. Göbələk hiflərinin böyümə zonasında endoplazmatik şəbəkə çoxlu sayda diktiosomlar əmələ gətirir ki, bunların da məcmuu Holci aparatı adlanır. Lakin, göbələklərin heç də hamısında diktiosomlar yaxşı görünür. Göbələklərin əksəriyyətində diktiosomlar pəncəşəkili, zigomisetlərdə isə düzgün olmayan həlqə formasındadır. Holci aparatı

təxminən 3-12 diskdən – Holci çənlərindən (sisternlər) əmələ gəlmişdir. Bu çənlər yan tərəflərdən çoxlu miqdarda qabarcıqlarla əhatə olunur. Çənlər diktiosomun ancaq sekresiya hasil edən tərəfində yaranır və qabarcıqlar əmələ gəldikcə, onlar itir. Diktiosomun digər tərəfində (regenerativ) yeni çənlər yaranır. Diktiosomların funksiyası, şirə sintez və ifraz etməkdən ibarətdir.

Endoplazmatik şəbəkə (retikulum) qalınlığı təxminən 8 nm (80A⁰) olan elementar membrandan təşkil olunmuşdur. Elementar membranın tərkibi əsas etibarilə zülallar, lipidlər və s.-dən ibarətdir. Hüceyrələrdə ribosomlar endoplazmatik şəbəkəyə birləşərək «girintili-çıxıntılı» quruluş əmələ gətirir. Ribosomlar olmayan şəbəkə isə hamar vəziyyətdədir. Mahiyyəti etibarilə endoplazmatik şəbəkə hüceyrə daxilində maddələrin nəqlində iştirak etməklə, həm də sitoplazmanın bütün həcmi əhatə edir.

Holci qabarcıqları hüceyrənin yenicə əmələ gəlmiş sərhədinə toplanır və bir-birilə qarşılaşaraq, hüceyrə qılafının ilk (rüşeym) quruluşunu yaradır, qabarcıqların daxilindəki kütlə isə, hüceyrə qılafının ilk quruluşu üçün başlanğıc material hesab olunur. Qabarcıqların membranı, endoplazmatik şəbəkənin müəyyən sahəsi ilə birlikdə plazmolemmaya çevrilir.

Sitoplazmatik hissəciklərə, diametri təxminən 18-30nm olan mikroböhrəciklər də aiddir. Adətən onlar, hüceyrə qılafına paralel halda ektoplazmada plazmolemmadan təxminən 10nm məsafədə yerləşir. Hər bir mikroböhrəcikdə, mərkəzi ox ətrafında spiralvari düzülən 13 fibrilyar tel vardır.

Qamçı lifləri bütöv hüceyrəni, vətər sapları isə nüvənin bölünməsi zamanı xromosomları hərəkətə gətirir. Ümumiyyətlə, güman edilir ki, mikroböhrəciklər müxtəlif cür istiqamətlənmiş hərəkətlərin yerinə yetirilməsinə kömək edir.

Göbələklərin sitoplazmatik membranı – plazmolemma ilə onların qılafı arasında çoxsaylı qabarcıqlar şəklində tö-

rəmələr – lomasomlar aşkar edilir. Bu quruluşlar plazmo-
lemmanın törəmələri hesab olunurlar.

Digər orqanizmlərdəki kimi, göbələklərdə də ribosom-
lar, zülalların sintezini həyata keçirən orqanoiddir. Onların
ölçüləri 20-80nm-ə çatır və yalnız elektron mikroskopunda
görünürlər. Ribosomların əsas komponenti olan RNT,
nüvədəki DNT üzərində əmələ gəlir (transkripsiya) və zülal-
larla birlikdə nüvəcikdə toplanır. Ribosomların bir hissəsi
sitoplazmada qarmaqarışıq halda, əksəriyyəti isə endoplaz-
matik şəbəkənin membranlarına, mitoxondrilərə və digər
orqanoid və hissəciklərə birləşmiş halda yerləşir. Prokariot
və eukariot hüceyrələrin ribosomları, nəinki yalnız sedimen-
tasiya (çökmə) xassələri ilə, həm də səth zülallarının qurulu-
şu və onların inhibitorlara münasibətinə görə də fərqlənirlər.

Hüceyrənin ən ümumi submikroskopik quruluş elementi
membran hesab olunur. Membran molekulyar səviyyə ilə,
molekuldan böyük səviyyə arasında keçid mərhələsini təşkil
edir. Hüceyrə membranlarında əsas metabolik tsikllər: tə-
nəffüs, oksidləşdirici fosforlaşma, nuklein turşularının,
zülalların, yağ turşularının, steroidlərin, polisaxaridlərin və
s.-nin biosintezi gedir.

Protoplazmanın quruluşsuz hissəsi katalitik funksiya da-
şımır, ancaq qanın plazması kimi, əsas etibarilə bufer rolunu
 oynayır. Son zamanlar müəyyən edilmişdir ki, qlikoliz pro-
sesi də məhz membranla əlaqədardır. Beləliklə də, mem-
branlar hüceyrə üçün nəinki tək-cə arakəsmə rolunu oynayır,
onlar həm də, maddələr mübadiləsinin getməsi üçün başlıca
mərkəz hesab olunur. Nəhayət, membran autoreproduksiya
funksiyasına da malikdir. İrsi məlumatların verilməsi zama-
nı, matriks üzərində nuklein turşularının funksiyası ilə əla-
qədar sintetik proseslər də membranda həyata keçirilir. Bu-
radan aydın olur ki, membran, bioloji quruluşun ən sadə
formasıdır və burada metabolizmin katalitik prosesləri ilə
biosintez və reproduksiya prosesləri müəyyən bir vəhdət təş-
kil edir. Bu nöqtəyi-nəzərdən membran hüceyrədə çox

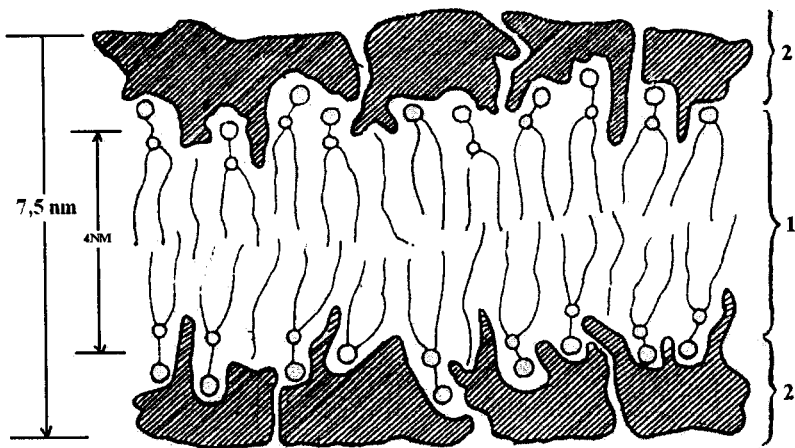
mühüm integrativ (ümumiləşdirici) rol oynayır. Membranın integrativ funksiyası, aşağıdakı sistemlərlə əlaqədardır: 1) enerjinin yarandığı; 2) nəqliyyat; 3) autoreproduksiya.

Təcrid olunmuş orqanoidlər üzərində müşahidələr göstərir ki, hər üç sistem arasında sıx əlaqə və qarşılıqlı təsir mövcuddur. Belə ki, sistemlərdən birinin fəallığı digərlərindən asılıdır.

Hüceyrədə kompartmentləşmə üçün membranın əhəmiyyəti xüsusilə böyükdür. Membranlara: hüceyrəni xarici mühitlə məhdudlaşdıran plazmolemma, vakuolu məhdudlaşdıran tonoplastı, nüvənin, mitoxondrilərin, hissəciklərin membranlarını və sitoplazmadaxili membranı – endoplazmatik şəbəkəni aid edirlər.

Membranlar, zülallar və lipidlərdən təşkil olunmuşdur. Elektron mikroskopunda bütün membranlar üçtəbəqəli törəmə kimi görünür: iki tünd hidrofil təbəqə arasında açıq rəngli təbəqə yerləşir. Bu cür «elementar membran» ümumi qalınlığı 6-10 nm-ə bərabərdir (şəkil 2).

Elementar membranın mühüm quruluş komponentlərindən biri də lipidlərdir. Lipid molekulunda hidrofob (karbohidrogen qalığı) və hidrofil hissələr vardır. Membranda lipidlərin əmələ gətirdiyi bimolekulyar təbəqənin daxili tərəfi molekulun hidrofob hissələrindən təşkil olunur. Lipid molekulunun xaricə doğru çevrilən hidrofil hissəsi zülal molekulları ilə birləşərək membranın kənar təbəqələrini əmələ gətirir. Elementar membranlar yarımkeçirici xassəyə malikdir. Membranın xüsusiyyətlərindən biri də, qırıldığı yerdə yenidən qapanmasıdır. Əgər hüceyrədə bir neçə vakuol varsa, onlardan hər biri tonoplastla protoplazmadan məhdudlanı bilər. Plazmalemma və tonoplast keçiriciliklərinə görə fərqlənir. Bu da onların quruluşları arasındakı müxtəlifliklə əlaqədardır.



Şəkil 2. Elementar membranın quruluş modeli.
1 - lipid təbəqə; 2 - zülal təbəqələr.

1.2. Protoplazmanın fiziki xassələri

Protoplazmanın fiziki xassələri, onun quruluşu və koloidal-kimyəvi xüsusiyyətləri ilə sıx əlaqədardır. Protoplazmanı mayelərə yaxınlaşdıran onun axıcılığı və çox da yüksək olmayan özlülüyüdür. Özlülük, mayelərə (qazlara) xas olub, bir qrup hissəciklərin digərlərinə nisbətən yerdəyişməsinə mane olan müqavimət qüvvəsinə deyilir. Beləliklə də özlülük molekullararası gərilmə qüvvəsi kimi, axıcılığın tamamilə əksinədir. Özlülük vahidi puazadır.

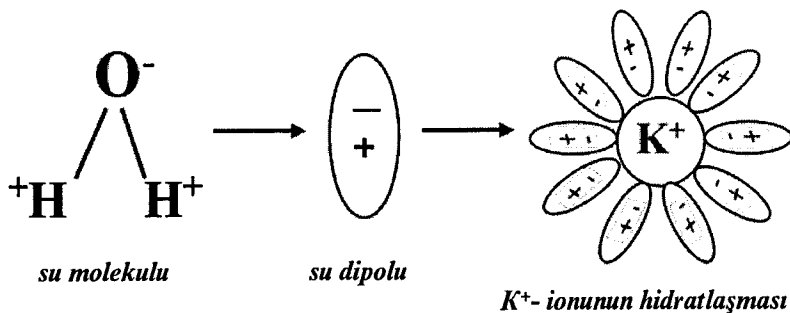
$$1 \text{ puaza} = 1 \text{ q. sm}^{-1} \text{ san}^{-1}$$

$$1 \text{ santipuaza} = 10^{-2} \text{ puaza}$$

Özlülük, protoplazmanın funksional və patoloji halının ən mühüm fiziki-kimyəvi göstəricilərindən biridir.

Protoplazma yüksək dərəcədə elastikliyə də malikdir. Adi mayelərdən fərqli olaraq protoplazmada quruluş özlülüyü müşahidə olunur. Quruluş özlülüyü, protoplazmadakı komponentlərin qarşılıqlı səmtlənməsini və həmçinin protoplazma daxilində müəyyən quruluşun (kompartmentləşmənin) olmasını göstərir.

Quruluş özlülüyü, protoplazmanın sabit xassəsi deyil, hüceyrənin qocalması zamanı o, artır. Protoplazmanın quruluş özlülüyünə fiziki-kimyəvi amillər (temperatur, pH və s.) güclü təsir edir. Protoplazmanın mühüm xassələrindən olan özlülük bilavasitə hidratlaşmadan asılıdır. Hidratlaşma hadisəsi – suyun müxtəlif ionlara, molekulalara kolloid mitsellərinə birləşməsi isə onun polyarlığı ilə əlaqədardır. Polyarlıq su molekulunda hidrogen və oksigenin elektronlarının simmetrik yerləşməməsi, bununla da müsbət və mənfi yüklərin qeyri-bərabər paylanması hesabına meydana çıxır. Bunu aşağıdakı kimi göstərmək olar.



Belə qeyri-bərabər paylanma sayəsində su molekulu dipol əmələ gətirir.

Kolloid mitsellər, nəinki tək-cə su molekulunun, onların kənar tərəflərində yerləşən hidrofil qruplara birləşməsi yolu ilə hidratlaşa bilər («mitselyar hidratlaşma»). Bundan başqa, onlar su molekulunun mitsellərin daxilindəki fəal, hidrofil radikallarla da birləşməsindən hidratlaşırlar. Belə birləşməyə «permutoid» hidratlaşma deyilir.

Hüceyrədə zülallar ən yüksək hidratlaşma qabiliyyətinə malikdir. Zülal molekulaları suyu udduqda şişir. Suyun zülallar tərəfindən udulması prosesinə kationlar, anionlar, pH və s. böyük təsir edir. Belə təsir, ilk növbədə, suyun dielektrik sabitinin dəyişməsi ilə əlaqədardır. Elektrolitlər, polyaradikalın polyarizasiyasına təsir etdiyindən, həmin radikalın su dipolu ilə qarşılıqlı əlaqəsi də dəyişir.

Məlumdur ki, zülallar suda həqiqi məhlullar əmələ gətirmirlər, onlar ancaq kolloid vəziyyətdə olur. Kolloid məhlullar özləri də iki qrupa bölünür: a) liofob; b) liofil. Əgər dispers mühiti sudan ibarətdirsə, bu halda müvafiq olaraq «hidrofob» və «hidrofil» terminləri işlədilir. Liofob (hidrofob) kolloid məhlullarda, dispers mühitin və dispers fazanın hissəcikləri bir-birini itələdikləri halda, liofil (hidrofil) sistemlərdə onlar bir-birini cəzb edir. Bundan başqa, liofil kolloidlər hidratlaşma sayəsində daha da sabitləşir.

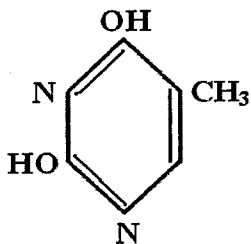
1.3. Hüceyrənin yüksəkmolekullu komponentləri

Hazırda hüceyrə fiziologiyasının tədqiqində ən mühüm məsələlərdən biri də, hüceyrə quruluşunun molekulyar səviyyədə öyrənilməsidir. Protoplazmanın tərkibində təxminən 75-85% su, 10-20% zülal, 2-3% lipid, 1% karbohidrat, 1% duz və başqa maddələr olur. Beləliklə də, hüceyrə kütləsinin çoxunun su olmasına baxmayaraq, protoplazmanın əsas xassələrini nuklein turşuları, zülallar, lipidlər və karbohidratlar (polisaxaridlər) kimi ən mühüm yüksəkmolekullu birləşmələr müəyyən edir.

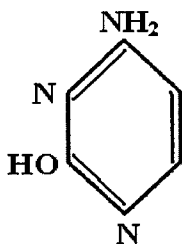
Nuklein turşuları – yüksəkmolekullu mürəkkəb birləşmələr olub, tərkibcə fosfor turşusunun qalığından, karbohidratlardan və həmçinin də purin və pirimidin əsaslarından ibarətdir. Funksional baxımdan nuklein turşuları iki cürdür: dezoksinuklein turşusu (DNT) və ribonuklein turşusu

(RNT). Bu turşular, bir-birindən karbohidrat tiplərinə, pirimidin və purin əsasları zəncirindəki yan qrupların tiplərinə, habelə növbələşməsi xarakterinə görə fərqlənirlər. Bunlardan DNT xromosomlarda və mitoxondrilərdə rast gəlinədiyi halda, RNT isə göbələk hüceyrəsinin mühüm quruluş komponentlərində (nüvə, mitoxondrilər, sitoplazma və s.) olur. Nuklein turşularının hər ikisi makromolekulyar birləşmələrə aiddir və kimyəvi tərkibinə görə polinukleotidlərdir. Bütövlükdə polinukleotidlər, təkrar olunan mononukleotidlərdən təşkil olunmuşdur, onlar isə nukleozidlərin fosforlu efiirləridir. Nukleozidlər pirimidin və ya purin əsaslarının N – qlükozidləri olub iki qrupa bölünür: ribonukleozidlər və dezoksinukleozidlər. Hər iki tip nukleozidlər spesifik nukleozidazaların təsiri ilə hidroliz olunur. Nukleozidlərin pirimidin və purin əsasları aşağıda göstərilmişdir.

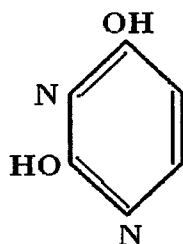
Pirimidin əsasları



timin
(2,6-dioksi, 5 metilpirimidin)

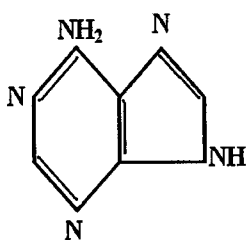


sitozin
(6-aminopirimidin)

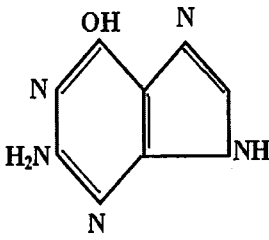


urasil
(2,6 – dioksipirimidin)

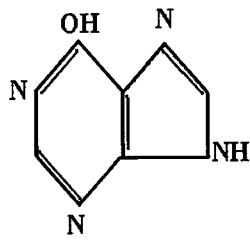
Purin əsasları



adenin
(6-aminopurin)



quanin
(2-amino, 6-oksipurin)



hipoksantin
(6-oksipurin)

Polinukleotid zəncirinin ən mühüm xüsusiyyətlərindən biri əsaslar arasında hidrogen rabitəsi əmələ gətirməklə, sərbəst nukleotidləri özünə birləşdirməkdir (əsasların qoşalaşması). Bu halda ancaq komplementar əsaslar qoşalaşır. Yəni:

*Adenin – timin; Quanin – sitozin və ya
Timin – adenin; Sitozin – quanin*

DNT-nin ikinci quruluşu ikiqat spiraldan ibarətdir. Spiralın hər bir tam sarğısına 10 cüt nukleotid düşür. Nuklein turşularında nukleotidlərin azotlu əsasları və onların hibridləşməsi sayəsində müxtəlif mənşəyə malik DNT-ləri müqayisə etmək mümkündür. Göbələk hüceyrəsi (həcmi təxminən 50mkm^3 -dir) orta hesabla, bakteriya hüceyrəsindən (həcmi $1\text{-}2\text{mkm}^3$) 2,5-10 dəfə çox, bitki və heyvan hüceyrələrindən (həcmi $5000\text{-}50000\text{mkm}^3$) isə 200-300 dəfə az DNT-yə malikdir. Bu qrup orqanizmlər arasında fərq, təkcə kəmiyyətə görə yox, həm də keyfiyyətə görədir. Belə ki, DNT-nin təkrar olunmayan hissələri, Oomisetlərdə – 82%, Deuteromisetlərdə – 97%, Ascomisetlərdə isə 90% olduğu halda, iribuynuzlu heyvanlarda yalnız – 55%, buğdada isə 25%-dir. Göbələk xromosomlarındakı hər bir nukleosomda təxminən 140 cüt nukleotid vardır. Hər bir gendə olan nukleotid cütlərinin miqdarı 120-yə çatır. İndiyədək toplanmış nəticələrin əksəriyyəti, göbələk DNT-sində quanin – sitozin (QS) cütünün payına aiddir (cədvəl 2).

RNT molekulu DNT molekulundan xeyli kiçikdir. Kiçikmolekullu RNT-yə xromosom (76-85 nukleotiddən ibarətdir) və nəqliyyat RNT-si (təxminən 120 nukleotid) aiddir. Böyük molekululu RNT-yə isə (2000 və 4000 nukleotid) ribosom və məlumat (informasion) RNT-si daxildir.

Bir qayda olaraq RNT molekulu ikiqat spiral əmələ gətirmir. Əksinə, çox hallarda bir polinukleotid hüdudunda azotlu əsasların komplementar ardıcılığında qoşalaşma nəzərə çarpır ki, bu da molekulun qatlanmasına səbəb olur.

Müxtəlif göbələklərin DNT əsaslarında qvanin-sitozin cütünə düşən payın faizlə miqdarı

Taksonlar	%
<i>Oomycetes</i>	
Phytophthora	47,5
<i>Zygomycetes</i>	
Mukor, Zygorhynchus	35-41
Phycomyces	39-44
Absidia, Rhizopus	44-49
Syncephalastrum	47-48
<i>Endomycetes</i>	
Debaryomyces, saccharomyces	36-46
S. Cerevisiae	36-41
Dipodascus (Endomyces)	39-43
Pichia	40-46
Metschinikowia	42-48
Saccharomycopsis	50
<i>Müqayisə üçün</i>	
Bütövlükdə mikroorqanizmlər	22-74
Ali bitkilər	28-49

RNT molekulları (ribosom – rRNT, matrisa və ya məlumat – mRNT və nəqliyyat nRNT) zülalların sintezində bilavasitə iştirak edirlər. Metabolik proseslərin, xüsusilə zülalların biosintezinin intensiv getdiyi hüceyrələrdə RNT:DNT nisbəti də böyük olur.

Zülallar – hüceyrənin bütün quruluş elementlərinin əsas komponentini təşkil edir. Digər tərəfdən fermentlər də zülal təbiətli olduqlarından onlar (zülallar) hüceyrənin təkə quruluş yox, həm də funksional elementi kimi də mühüm rol oynayır.

Zülallar, makromolekullar olub, aminturşularından təşkil olunur. Aminturşularının sayının 100-dən çox olmasına baxmayaraq onlardan ancaq 20-si zülal molekullarının qu-