N.A.QASIMOV

BİTKİ FİZİOLOGİYASI

ALİ MƏKTƏBLƏR ÜÇÜN DƏRSLİK

(2-ci nəşr)

Azərbaycan Respublikası Təhsil nazirinin 04.12.2007-ci il 1219 №-li əmri ilə dərslik kimi təsdiq edilmişdir.

BAKI - 2008

Rəyçilər: **Xəlilov R.İ.**
fizika-riyaziyyat elmləri doktoru, professor
Rzayev Q.Ə.
biologiya elmləri namizədi, dosent

N.A.Qasımov. Bitki fiziologiyası. Dərslik. Bakı, «Bakı Universiteti» nəşriyyatı, 2008, 484 s.

Dərslikdə bitki fiziologiyasının biokimya, biofizika, genetika, molekulyar biologiya, mikrobiologiya, biokibernetika və s. sahələrlə qarşılıqlı əlaqəsini əks etdirən müasir məlumatlar verilmişdir.

Kitabda aşağıdakı fəsillər vardır: 1) Bitki hüceyrəsinin fiziologiyası; 2) Metabolik proseslərin energetikası və dinamikası; 3) Fotosintez; 4) Tənəffüs və qıcqırma; 5) Bitkilərdə su mübadiləsi; 6) Bitkilərdə qeyri-üzvi və üzvi maddələrin metabolizmi; 7) Bitkilərin böyüməsi, inkişafı və hərəkətləri; 8) Bitkilərin ekstremal təsirlərə davamlılığı; 9) Canlı sistemlərdə metabolizmin filogenezi; 10) Bitkilərdə metabolizmin avtotənzimi.

Kitab, məzmunu və həcminə görə nəinki universitet tələbələri, aspirantlar və müəllimlər üçün, həm də nəzəri və təcrübi biologiyanın müxtəlif sahələrində çalışan mütəxəssislər üçün də faydalıdır.

$$Q\frac{1906000000-01}{658(07)-001}-001-2008$$

© «Bakı Universiteti» nəşriyyatı, 2008

MÜƏLLİFDƏN

XX əsrin ikinci yarısını bəzən biologiyanın «qızıl əsri» adlandırırlar. Doğrudan da son 50-60 ildə bir sıra olduqca mühüm kəşflər edilmişdir. Bunlardan: zülalların və nuklein turşularının molekulyar quruluşunun öyrənilməsini, irsi əlamətlərin verilmə kodunun aydınlaşdırılmasını, hüceyrədə ən mühüm funksiyalarda membranın rolunu, virusların quruluşunun və reproduksiyalarının öyrənilməsini və s. göstərmək olar.

Müasir biologiyanın sürətli inkişafı onun bütün sahələrinə eyni dərəcədə təsir etməmişdir. Belə ki, eksperimental sahələrlə müqayisədə təsnifat və təsviri məsələlərlə məşğul olan sahələr (bitki və heyvanların sistematikası, morfologiyası və s.) nisbətən az dəyişikliyə uğramışdır. Biologiyanın digər sahələri – biokimya, biofizika, virusologiya, genetika daha sürətlə inkişafa başlamış, biometriya, biokibernetika, molekulyar biologiya və s. isə yeni sahələr kimi əmələ gəlmişdir.

Bitki orqanizmlərinin həyat fəaliyyətinin qanunauyğunluqlarını öyrənən elm – bitki fiziologiyası da biologiyanın o sahələrindəndir ki, son illərdə onun da inkişafı daha geniş vüsət almış, malik olduğu qanunauyğunluqlar və tətbiq etdiyi metodlar yeniləşmiş, dəqiqləşmiş və zənginləşmişdir.

Bitki fiziologiyası tarixən botanikanın bir qolu kimi meydana gəlmiş, biokimya və mikrobiologiya elmlərinin inkişafına zəmin yaratmışdır.

Bitkilərin quruluşundakı və qidalanmasındakı spesifikliyə baxmayaraq, onlarla digər canlı orqanizmlər arasında təkamül baxımından ümumi cəhətlərin olması fitofizioloqlara çoxdan məlum idi. Bu cür ümumi cəhətlərin müəyyən edilməsində heyvan fiziologiyasında əldə edilən nailiyyətlər, o cümlədən K.Bernarın, İ.İ.Meçnikovun, İ.M.Seçenovun, N.E.Vvedenskinin, A.A.Uxtomskinin, İ.P.Pavlovun və s. tədqiqatları mühüm rol oynamışdır. Belə ki, heyvan fizioloqları tərəfindən ilk dəfə qıcıqlanma və fizioloji proseslərin ritmikliyi hadisələri aşkar edilmiş, bu da sonralar bitki fizioloqlarının tropizm və nastik hərəkətləri izah etmələrinə imkan vermişdir.

Bitki fiziologiyası bir elm kimi XIX əsrdə formalaşmış və onun inkişafında K.A.Timiryazyevin, J.Saksın, Libixin, A.S.Famitsının, İ.İostun, A.A.Rixterin, Baxın, V.İ.Palladinin, S.P.Kostıçevin, D.İ.İvanovskinin, N.A.Maksimovun və b. xidmətləri çox böyükdür.

Hazırda bitki fiziologiyasında qazanılan nailiyyətlər digər elmlərlə sıx əlaqəli şəraitdə mümkün olmuşdur. Belə ki, hüceyrədə ayrı-ayrı fəal sahələrin (kompartmentlərin), işıq enerjisinin çevrilməsi və toplanmasında piqment sistemlərinin rolu, karbon qazının mənim-

sənilmə yolları, tənəffüs və digər fizioloji funksiyalarda ferment sistemlərinin fəaliyyəti və s. biokimya, biofizika, fiziki-kimya və s. elmlərin köməyilə ətraflı öyrənilmişdir.

Torpaq-bitki-atmosfer sistemində bitkilərdə su mübadiləsinin və mineral qidalanmanın qanunauyğunluqlarının öyrənilməsində fiziki, fiziki-kimyəvi, biokimyəvi metod və prinsiplər mühüm rol oynayır. Son illərdə bitki fiziologiyasının molekulyar biologiya, genetika və s. sahələrlə əlaqəsi böyümə və inkişafın, o cümlədən, morfogenez və ontogenezin gedişini, bitkilərin ekstremal şəraitlərə davamlılığını (rezistentliyi) daha dərindən başa düşməyə imkan vermişdir. Beləliklə də, müasir dövrdə bitki fiziologiyası üçün fizioloji, biokimyəvi və biofiziki inkişaf aspektləri daha çox səciyyəvi hesab olunur.

Azərbaycan dilində bu sahədə prof. M.H.Abutalıbovun 1956-1960-cı illərdə nəşr olunmuş iki hissədən ibarət «Bitki fiziologiyası», prof. B.A.Rubinin 1965-ci ildə ruscadan tərcümə edilmiş «Bitki fiziologiyası kursu», həmçinin prof. T.İ.Qazıyevin 1974-cü ildə çap olunmuş «Bitki fiziologiyası» kitabları uğurlu dərslik və dərs vəsaitləri olmalarına baxmayaraq, onların nəşrindən xeyli vaxt keçmiş və bu müddətdə bitki fiziologiyasında bir sıra yeni sahələr əmələ gəlmiş, təsəvvürlər dəyişilmiş və irəliləyiş əldə edilmişdir. Bütün bu dəyişikliklər rus və bir sıra xarici dillərdə (ingilis, alman və s.) nəşr olunmuş dərslik və dərs vəsaitlərində, monoqrafiyalarda müxtəlif tərzdə öz əksini tapmışdır. Məhz buna görə də, bitki fiziologiyasının müasir inkişaf istiqamətlərini əks etdirən dərslik və dərs vəsaitlərinə Azərbaycan dilində çox böyuk ehtiyac hiss olunur.

Dərslikdə müəllif bitki fiziologiyasına dair yeni proqrama əsaslanaraq, həmin sahədə çalışan rus və bir sıra xarici ölkələrin tanınmış mütəxəssislərinin əsərlərindən geniş istifadə etmişdir. «Bitki hüceyrəsinin fiziologiyası», «Fotosintez», «Tənəffüs və qıcqırma» fəsillərinin bir qədər əhatəli yazılması, bu sahələrə dair məlumatların çoxluğu və onların digər bioloji fənlər (biokimya, mikrobiologiya, biofizika və s.) üçün də vacib olması və həmçinin də tələbələr tərəfindən qismən çətin mənimsənilməsi ilə əlaqədardır.

Kitabın birinci nəşri çap olunduqdan sonra tezliklə satıldığından bu sahədə lazımi təlabatı ödəmək üçün kitabın ikinci nəşrinin çap olunmasına böyük ehtiyac vardır. Odur ki, kitabın ikinci nəşrində bir sıra əlavələr və düzəlişlər edilmiş, həmçinin birinci nəşrə aid oxucuların tənqidi qeydləri və təklifləri nəzərə alınmışdır.

Kitabda bəhs olunan məsələlər barəsində öz arzu və təkliflərini bildirən oxuculara müəllif əvvəlcədən təşəkkür edir.

***prof.* N. A. Qasımov**

GİRİŞ

BİTKİ FİZİOLOGİYASI, ONUN PREDMETİ VƏ PROBLEMLƏRİ

Təbiətşünaslığın müasir dövrdə inkişafının xarakterik xüsusiyyətlərindən biri də ayrı-ayrı elm sahələri arasında əlaqələrin genişlənməsidir. Bu mütərəqqi mövqe, həm bütövlükdə biologiyanın, həm də onun müxtəlif bölmələrinin inkişafına müsbət təsir edir.

Göstərilən ümumi qanunauyğunluğa müvafiq olaraq, bitki fiziologiyası da, biokimya, biofizika, molekulyar biologiya, genetika və s. elmlərlə əlaqələrini daha da möhkəmləndirir. Fizika, kimya, riyaziyyat, kibernetika və s. sahələrin hazırladıqları metodlardan, ideyalardan daha çox istifadə edir. Bitki fiziologiyasının digər elmlərlə yaradıcılıq əlaqələri bitki orqanizminin həyat fəaliyyətinə dair mövcud bilikləri zənginləşdirməklə yanaşı, həm də indiyə qədər qəbul olunmuş bir sıra təsəvvürlərin dəqiqləşdirilməsinə, bəzən isə həmin təsəvvürlərin əsaslı surətdə dəyişdirilməsinə imkan verir.

Bitki fiziologiyasının predmeti bitki orqanizmlərinin həyat fəaliyyətinin ümumi qanunauyğunluqlarının öyrənilməsindən ibarətdir. Fiziologiya – bitkilərin, onların orqanlarının, toxumalarının, hüceyrələrinin və hüceyrə komponentlərinin malik olduqları müxtəlif funksiyaları: fotosintez, tənəffüs, ionların daşınması, böyümə, inkişaf və s. tədqiq edir. Bu funksiyalar əsasında bitki orqanizmi quruluşunu uzun muddət saxlamağa və nəsil verməyə qabil olur.

Deməli, fiziologiya canlı materiyada gedən proseslər haqqında təlimdir. Bu proseslərin, bitkinin yaşadığı şəraitdən asılılığını və onların orqanizm ilə xarici mühit arasında qarşılıqlı əlaqələrin yaranmasındakı rolunu aydınlaşdırmaqla, fiziologiya, bitkilərin ümumi məhsuldarlığının, qidalıq keyfiyyətlərinin artırılmasının nəzəri əsaslarını müəyyənləşdirir, «Canlı materiya» anlayışı tədqiqat obyektinə fəlsəfi baxımdan yanaşmağı nəzərdə tutur. Mahiyyətinə görə, bu anlayış materiyanın və ya ruhun birincilik məsələsini əks etdirir. Qədim dünya və orta əsr mütəfəkkirlərinin fikrincə həyat, qeyri-material başlanğıcdan – entelexiyadan əmələ gəlmişdir. Lakin XX əsrdə həyati hadisələri belə izah etmək təkcə təbiətşünasları deyil, həm də başqa ixtisas sahiblərini də qane edə bilməzdi. Hələ keçən əsrlərdə (XVIII, XIX) təbiət elmləri sahəsində əldə edilən nailiyyətlər sayəsində həyatın entelexiyadan başlanması fikrinə qarşı etiraz edənlər də çox ol-

muşdur (Dekart, Lametri, Ru, Driş və s). Bu dövrdə, bioloji hadisələri yalnız fiziki və kimyəvi qanunlar əsasında izah etməyə cəhd edənlərin sayı getdikcə artırdı. Beləliklə, keçən əsrlərdəki mütərəqqi fəlsəfi baxışlar qədim dünya və orta əsr mistikasına son qoydu. Lakin bu fəlsəfi baxışlar canlı materiyanın spesifik xüsusiyyətlərini tamamilə inkar etməklə, vitalizmin müasir variantının inkişafına bir növ zəmin yaratmış oldu.

Köhnə vitalizmə görə, orqanizmdə gedən çoxlu miqdarda prosesləri «yaradıcı quvvələr» «X» idarə edir. Yeni vitalizm «X» amilinə tənzimləyici prinsip kimi baxır. Guya bu amil, fiziki-kimyəvi prosesləri istiqamətləndirir, lakin özü həmin proseslərdə iştirak etmir, məsələn, A. Şopenhauer qeyd edir ki, «həyati qüvvə» -«X», qeyri-üzvi aləmdəki qüvvələrdən istifadə edir, lakin özü onlardan ibarət deyildir.

Ümumiyyətlə, vitalizmə görə, məqsədəuyğunluğu, yaradıcı qabiliyyəti, tənzimlənmə və s.-ni elmi metodlarla öyrənmək mümkün deyildir. Dialektik materializm isə yuxarıda adları çəkilən fəlsəfi baxışlardan fərqli olaraq canlı sistemin spesifik xüsusiyyətlərini inkar etmir, bu xüsusiyyətlərin maddi əsasını müəyyənləşdirməyə çalışır. Məsələn, hidrogen və oksigen qazlarının qarşılıqlı təsiri nəticəsində tamamilə yeni xassəli bir maddə – su alınır. Suyun mayelərə xas olan xassələri onun tərkib elementlərindəkindən fərqlənir. Bu baxımdan canlı materiya da, ümumiyyətlə, materiyanın xüsusi hərəkət və inkişaf formasını təşkil edir və özündə fiziki, kimyəvi, mexaniki və s. formaları birləşdirir. Buna görə də, canlı sistemlərdə fiziki və kimyəvi qanunlar öz əhəmiyyətini saxlamaqla yanaşı, həm də onlarda materiyanın yalnız bioloji hərəkət formasına məxsus qanunlar və xüsusiyyətlər də meydana çıxır.

Canlı sistemlərin malik olduqları spesifik xüsusiyyətlərdən biri, onların quruluş və funksiyalarının yüksək dərəcədə nizamlılığı və mütəşəkkilliyidir. Belə nizamlılıq, nəinki orqanizm və huceyrə səviyyəsində, həmçinin də, ən kiçik quruluş komponentlərində, ayrı-ayrı reaksiyalarda da özünü göstərir, onu bəzən yalnız fiziki, kimyəvi qanunlarla izah etmək mümkün olmur (məsələn, termodinamiki entropiya ilə).

Canlı orqanizmlərin quruluşundakı nizamlılığı, onlardakı ierarxiyada da görmək mümkündür: orqanizm – orqanlar – toxumalar – huceyrələr – protoplazma – polimerlər – monomerlər – molekullar – atomlar. Bu cür məkanca dəqiq mütəşəkkillik, canlı sistemdə metabolik proseslərin də nizamlılığını müəyyənləşdirir. Sistemin nizamlı-

lıq ölçüsü ondan alınan informasiyadır. İnformasiyalar nə qədər çoxdursa, deməli, sistem bir o qədər nizamlıdır. Canlılarda informasiya iki cür ola bilər: potensial və təzahür edən. İnformasiyaların bu iki forması qıcıqlanma ilə reaktivlik arasındakı fərqlə əlaqədardır. Mahiyyətçə qıçıqlanma canlının təzahür formasıdır. Odur ki, sistemin nizamlılığı haqqında reaktivliyə görə daha dəqiq mühakimə yürütmək mümkündür.

Canlı sistemlərdə nizamlılıq və mütəşəkkilliyin olmasını hər şeydən əvvəl, onların quruluş komponentlərinin müntəzəm dəyişilməsinə baxmayaraq formalarının oxşar saxlanmasında görmək olar. Bu cəhətdən canlı orqanizmləri, məcazi mənada, su axını və ya alovla müqayisə etmək mümkündür, çünki bu halda hissəciklər müntəzəm şəkildə dəyişilsə də forma əvvəlki kimi saxlanılır. Beləliklə də, canlılarda formanın saxlanılması maddələr mübadiləsinin «öz-özünə yeniləşməsi» sayəsində əldə edilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, canlılar xarici mühiti, cansız sistemlərdən prinsipcə fərqli əks etdirir. Qıçıqlanma əsasında bu cür əks olunma aktivdir. Aktivlik heyvanlarda sinir sistemi, ibtidai orqanizmlərdə və bitkilərdə isə taksis, tropizm, nastik hərəkətlər vasitəsilə təzahür olunur.

Orqanizmin mühitə uyğunlaşması o vaxt mümkün olur ki, təsir edən amil bir dəfə yox, dəfələrlə təkrar olsun. Bu halda canlılar mühitin təsirinə daha tez reaksiya verir. Buna görə də, zaman amili canlı və cansız sistemlərin nisbətini müəyyən edən ölçüdür. Bu baxımdan müasir biologiyada «fizioloji vaxtın» və ya «bioloji saatların» olması faktının aydınlaşdırılması, yuxarıda deyilənləri bir daha təsdiq edir. Orqanizmlərin, endogen (daxili) və ekzogen (xarici) amillərin dəyişilməsinə qarşı reaksiyaları, onlardakı mürəkkəb tənzimləyici mexanizmlər vasitəsilə yerinə yetirilir. Tənzimləyəci mexanizmlər müxtəlif səviyyələr üçün müxtəlif spesifikliyə malikdir. Məsələn, hüceyrə səviyyəsində bir sıra mühüm proses (bölünmə, zülalların sintezi və s.), hüceyrə nüvəsinin nəzarəti altında olduğu halda, bəzi fermentlərin aktivliyi isə molekulyar səviyyədə tənzim edilir (məsələn, allosterik fermentlər). Bu baxımdan canlı sistemləri kibernetik maşınlara bənzətmək olar.

Hazırda orqanizmlərdə mövcud olan reaksiya tipləri, tənzimləyici mexanizmlər və onların quruluşundakı nizamlılıq məqsədəuyğundur. Lakin məqsədəuyğunluq öz-özlüyündə orqanizmdə heç bir tənzimləyici rol oynamır. Odur ki, bu və ya digər hadisənin izahı, onun nə məqsədlə yox, hansı səbəbdən baş verməsini dərk etməyə kömək

edir. Məsələn, fototropizm (bitkilərin işıq mənbəyinə doğru əyilməsi) izah edilərkən, nəzərə alınmalıdır ki, bitkilərin işığa tərəf əyilməsi, fotosintez prosesinin getməsi üçün yox (teleoloji izah), fitoxrom sisteminin fəaliyyəti – yəni işığın, böyümənin intensivliyinə təsiri ilə əlaqədardır (səbəbiyyət izahı). Fəlsəfi anlayış kimi səbəbiyyətin başlıca prinsipi – hadisə ilə onu törədən təsir arasında qanunauyğun əlaqəni izah etməkdən ibarətdir.

Digər elm sahələrində olduğu kimi, bitki fiziologiyasında da hər hansı öyrənilməmiş prosesi tədqiq edərkən əvvəlcə bir və ya bir neçə hipotez hazırlanır. Bu hipotezlərə əsasən prosesin güman edilən mexanizmi haqqında müəyyən mühakimələr yürüdülür. Əgər bu və ya digər hadisəni izah etmək üçün bir neçə hipotez irəli sürülmüşsə, onda ilk növbədə işçi hipotez kimi bunlardan ən sadəsi seçilir. Sadə hipotez isə o hipotezdir ki, onda qeyri-maddi və ya dərk olunmayan amillər (elementlər) mövcud deyildir.

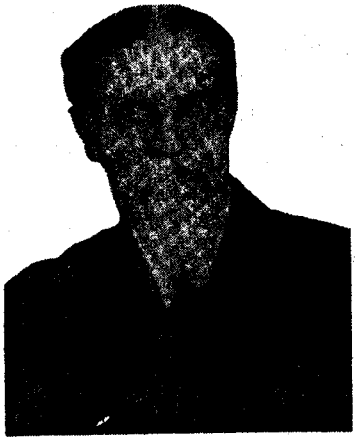
İrəli sürülən hər bir hipotez təcrübədə yoxlanır, məqsədəuyğun olmayanlar kənar edilir, özünü doğruldanlar isə qəbul olunur.

Bitki fiziologiyasının öyrəndiyi məsələlər əsasən, yaşıl bitkilərin spesifik xüsusiyyətləri ilə müəyyənləşdirilir. Yaşıl bitkilərin digər canlı sistemlərdən fərqli xüsusiyyəti, onların işıq enerjisini potensial kimyəvi enerjiyə çevirmək qabiliyyətinin olmasıdır. Bununla da, yaşıl bitkilər Yer kürəsində bütün canlıların mövcud olması üçün lazım gələn maddi və energetik bazanın yaranmasında həlledici rol oynayır.

Bitkilərə xas olan qidalanma xüsusiyyəti, onların ümumi quruluşlarına və morfologiyasına da kəskin təsir göstərir. Belə ki, bitkilər heyvanlar kimi yığcam quruluşlu deyil. Bitkilərdə səthin həcmə olan nisbəti heyvanlarınkından dəfələrlə böyükdür. Bitkilərdə səthin böyüklüyü, yerüstu və yeraltı orqanların şaxələnmə qabiliyyəti ilə əlaqədardır. Bu xassə bitkinin bütün həyatı boyu davam edir. Şaxələnmə, bitki orqanizmində həmişə cavan, fizioloji cəhətdən olduqca fəal toxumaların (meristemanın) olması ilə əlaqədardır. Buna görə də, bitkilərdə böyümə prosesi onların bütün həyatı boyu gedir. Məlumdur ki, heyvanlarda böyümə prosesi, onların təbii ölümündən xeyli əvvəl dayanır.

K.A.Timiryazyev fizioloji proseslərin öyrənilməsi ilə yanaşı bitkilərin morfoloji və anatomik xüsusiyyətlərinin də tədqiqinin vacibliyini qeyd etmişdir.

Təkamül təlimi sübut edir ki, canlı aləmin keçmiş, hazırkı və gələcək inkişaf istiqaməti vardır. Bu tarixi inkişaf formalarına da uyğun fizioloji xüsusiyyətlər mövcud olmalıdır. Beləliklə də, orqanizmlərin həyat şəraitinin dəyişməsi ilə əlaqədar olaraq, onlarda fizioloji proseslərin öyrənilməsi, müqayisə metodunun həmçinin də, təkamülün fiziologiyası kimi yeni istiqamətin yaranmasına səbəb olmuşdur. Təkamülün fiziologiyası, filogenetik inkişafın müxtəlif mərhələlərində olan orqanizmlərdə maddələr mbadiləsinin spesifik xüsusiyyətlərini öyrənir.



K.A.Timiryazyev (1843-1920)

Müasir bitki fiziologiyasının əldə etdiyi faktlar, həyati proseslərin üç kateqoriyası arasında sıx əlaqənin olmasına tam inam yaradır. Bunlara: maddənin, enerjinin və formanın çevrilməsi aiddir. Həmin proseslər arasında qarşılıqlı əlaqə olduğundan bitki xarici mühitin müntəzəm dəyişilən şəraitinə uyğunlaşa bilir.

Hazırda mövcud olan elmi məlumatlar göstərir ki, Yer kürəsində canlılarda fizioloji funksiyalar heç də sabit şəkildə qalmamışdır. Təkamül nəticəsində orqanizmdə qanunauyğun olaraq qidalanmanın xarakteri, su rejimi və digər fizioloji proseslər dəyişilmişdir. Beləliklə, təkamül prosesində üzvi aləmin dəyişkənliyi, funksional istiqamətdə, başqa sözlə, fizioloji əsas üzrə həyata keçirilmiş və indi də keçirilir.

Canlı orqanizmlərə sistem nöqteyi-nəzərdən yanaşılması, müasir biologiyada nəzəri təfəkkürün inkişafına çox böyük təsir göstərmişdir. İndi biologiya empirik formadan daha çox nəzəri formaya çevrilir. Bəziləri sistemi «bir-birilə qarşılıqlı əlaqədə olan elementlərin kompleksi» (Bertalanfi) kimi, digərləri isə «elementlərin özləri və onların atributları (xassələri) arasındakı əlaqələri nəzərə almaqla elementlər çoxluğunu» sistem adlandırırlar (Holl və Feycin). Lakin bu tərifl ərdən heç biri slstemin təşkilinin ümumi prinsiplərini əks etdirmir. Burada çətinlik onunla əlaqədardır ki, sistemlər öz xüsusiyyətlərinə görə çox müxtəlifdir (atom, molekul, orqanoid, hüceyrə və s). Bir tərəfdən bir sistem başqasının – daha yüksək səviyyəlinin elementi, digər tərəfdən isə özü müstəqil bir komponent kimi fəaliyyətdə olur. Məsələn, hüceyrədə xloroplastlar, mitoxondrilər və s. orqanoid kimi həm müstəqil, həm də hüceyrə kimi inteqrativ sistemin elementi

olmaqla fəaliyyət göstərirlər. Bəzi sistemlər isə, yalnız digər sistemə daxil olduqda fəaliyyət göstərir. Beləliklə, viruslar ancaq hüceyrə mühitində və onun elementinə çevrildikdən sonra hüceyrə tərəfindən çoxaldılır. Beləliklə, canlılarda da sistemlər ierarxiyası mövcuddur.

Canlı orqanizmləri mühitsiz təsəvvür etmək olmaz. Ona görə də, canlı ilə mövcud olduğu mühit arasında spesifik münasibət olmalıdır. Bu baxımdan «canlı sistem mahiyyətcə bioloji münasibətlərin məcmuundan ibarətdir». Bioloji münasibətlər dedikdə, canlı sistem və onu əhatə edən mühit arasında fəal şəkildə olan vəhdət nəzərdə tutulur.

Mürəkkəb sistemlərin, o cümlədən canlı orqanizmlərin öyrənilməsi prinsipcə iki yolla həyata keçirilə bilər: umumi sistemin ayrı-ayrı xüsusilərə parçalanması (diferensial yol); ayrı-ayrı xüsusilər əsasında ümumi sistemin öyrənilməsi (inteqrativ yol). Bitki fiziologiyasında birinci yol, uzun müddət üstünlük təşkil etmişdir. Lakin əldə edilən elmi məlumatlar əyani şəkildə göstərir ki, canlı hüceyrə və ya toxumalara ancaq diferensial və ya anatomik mövqedən yanaşmaq düzgün deyil. Ona görə ki, canlı sistemlər yüksək dərəcədə tamlığa malikdir. Bunlarda həm quruluş komponentləri, həm də ayrı-ayrı funksiyalar arasında sıx əlaqələr mövcuddur. Bu xüsusiyyət hüceyrə inteqratizmi kimi ifadə olunur.

Qeyd etmək lazımdır ki, metodoloji və ümumi-nəzəri problemlər içərisində müasir biologiya üçün tamlıq problemi xüsusi yer tutur. Belə ki, həyat fəaliyyətinin bu və ya digər cəhətinə dair irəli sürülən hər hansı nəzəriyyə mahiyyətcə tamlığı nəzərə almırsa, onun müasir biologiya üçün əhəmiyyəti yoxdur.

Canlılıq xüsusyyəti ancaq açıq dinamik sistemlərə xasdır. Bu cür sistemlərdə mühitlə fasiləsiz surətdə maddələr və enerji mübadiləsi gedir. Belə sistemlərdə sabitlik dəyişkənliklə, davamlılıq isə davamsızlıqla çulğalaşır. Buna görə də, canlı orqanizmləri, davamlı-davamsız sistem kimi də qəbul etmək olar. Beləliklə də, canlılarda dinamik davamlılıq maddələr mübadiləsi sayəsində əldə edilir və onlar, adətən, mühitlə termodinamik tarazlıq vəziyyətində olmur.

Müasir biologiyanın əldə etdiyi ən mühüm nailiyyətlərdən biri də, Yer kürəsində yaşayan bütün canlıların vahid plan əsasında təşkilinin müəyyən edilməsidir. Bu məsələnin həllində hüceyrə protoplazmasının kimyəvi komponentlərinin və katalitik sistemlərin təbiətinin aydınlaşdırılması həlledici rol oynamışdır. Məsələn, aşkar edilmişdir ki, elementar membranın quruluşu və tərkibi bütün orqanizmlərdə, hüceyrələrdə, orqanoidlərdə eyni prinsip əsasındadır, zülal molekullarının təşkilində 20 amin turşusu, nuklein turşularının əmələ gəlməsində isə yal-

nız 4 nukleotid iştirak edir. Müxtəlif orqanizmlər həyat fəaliyyəti proseslərində eyni növ enerjidən – sərbəst və ya kimyəvi enerjidən istifadə edirlər. Canlı hüceyrə izotermik olduğundan odur ki, o istilik enerjisindən bilavasitə iş görmək üçün istifadə edə bilmir. Bitki fiziologiyasının öyrəndiyi ən mühüm problemlərdən biri fotosintezdir. Bu problemlə əlaqədar olaraq xloroplastlarda piqment sistemlərində enerjinin miqrasiyası da diqqət mərkəzində durur.

Mitoxondrilərlə əlaqədar metabolik və energetik proseslərin (tənəffüs, fosforlaşma və s.) öyrənilməsi də bitki fiziologiyası qarşısında duran problemlərdən biridir.

Qeyri-əlverişli şəraitlərdə bitki orqanizminin malik olduğu müdafiə və uyğunlaşma mexanizmlərinin tədqiqi sahəsində də hələ bir çox məsələlər həll olunmamış qalır. Bitki fizioloqu bitkilərin şaxtaya, quraqlığa, şoranlığa, xəstəliklərə və s. qarşı davamlılığı problemlərinə xüsusi diqqət yetirməlidir. Bu problemlərin həllində nəzərə alınmalıdır ki, bitkilərin xarici mühitə uyğunlaşması (adaptasiyası) orqanizmdə gedən reaksiyalar kompleksi ilə müəyyən olunur. Bu cür mürəkkəb reaksiyalar kompleksinin məqsədəuyğun şəkildə tənzim olunması bitki orqanizminin müəyyən tarazlıq – homeostaz vəziyyətində qalmasını təmin edir.

Bitkilərin mineral maddələrlə qidalanması, onlarda su rejimi, böyümə və inkişaf prosesləri də, bitki fiziologiyasının öyrəndiyi problemlərdəndir.

Fizioloqlar qarşısında duran və ümumbioloji əhəmiyyətə malik olan problemlərdən biri də, bitkilərin həm sistem kimi, həm də sistemin (biogeosenozun) elementi kimi öyrənilməsidir.

Müasir bitki fiziologiyasının əsas istiqamətləri aşağıdakılardır:

1. Biokimyəvi istiqamət – bitki orqanizmində qeyri-üzvi və üzvi maddələrin quruluş və funksional baxımdan əhəmiyyətini, onların metabolizminin qanunauyğunluqlarını nəzərdə tutur.

2. Biofiziki istiqamət – hüceyrədə energetik və elektrik hadisələrinin fiziki-kimyəvi qanunauyğunluqlarını öyrənir.

3. Ontogenetik istiqamət – bitkilərin böyümə və inkişafının qanunauyğunluqlarını tədqiq edir.

4. Təkamül və ya müqayisəli istiqamət – bitki növünün, ayrı-ayrı fərdlərin filogenetik xüsusiyyətlərini öyrənir.

5. Ekoloji istiqamət – bitki orqanizmindəki metabolik proseslərin xarici mühit amillərindən asılılığını müəyyənləşdirir.

6. Sintetik və ya kibernetik istiqamət – bitki orqanizmində metabolik proseslərin qarşılıqlı əlaqəsinin və tənzim olunmasının prinsiplərini aydınlaşdırır.

I FƏSİL

BİTKİ HÜCEYRƏSİNİN FİZİOLOGİYASI

Bitki fiziologiyası bitki orqanizmlərinin, onların orqanlarının, toxumalarının, hüceyrələrinin və hüceyrə komponentlərinin funksiyasını, həmçinin bitkilərin həyat fəaliyyətinin bu və ya digər təzahürlərini öyrənir.

Maddələr mübadiləsini təşkil edən çoxlu miqdarda və cürbəcür reaksiyalar, ümumiyyətlə, iki tip proseslərin – assimilyasiya və dissimilyasiyanın məcmuundan ibarətdir. Bu proseslərin sıx birliyi, materiyanın həyat adlandırılan hərəkət formasının əsasıdır. Digər tərəfdən, assimilyasiya və dissimilyasiya, orqanizm ilə mühit arasında fasiləsiz qarşılıqlı təsirin mövcud olmasını da təmin edir.

Bitki orqanizmi, bir-birilə qarşılıqlı təsirdə olan orqanların və qarşılıqlı əlaqədə olan funksiyaların olduqca mürəkkəb sistemidir.

Canlı orqanizmlərdə tamlığın xüsusi, spesifik formada olmasını qeyd edərək, F.Engels yazırdı: «Nə sümüklərin, qığırdaqların, əzələlərin, toxumaların və s. mexaniki birləşməsi, nə də elementlərin kimyəvi birləşməsi hələ heyvanı yaratmır»[1]. Beləliklə də, orqanizmin olduqca mürəkkəb həyat fəaliyyətini dərk etmək üçün onun müxtəlif mərhələlərini seçməyə, ayrı-ayrı orqanlarda, hüceyrələrdə gedən proseslərə və funksiyalara diqqət yönəldilməlidir. Həyat fəaliyətinin bu qaydada öyrənilməsi, gerçəkliyin dərk edilməsindəki əsas prinsiplərdən olan ümumidən – xüsusilərə prinsipinə tamamilə müvafiqdir (diferensial və ya analitik yol). Lakin mürəkkəb sistemi tərkib elementlərinə parçalamaqla öyrənmək o vaxt müvəffəqiyyətli sayıla bilər ki, hər bir element təcrid edilmiş halda yox, başqa elementlərlə əlaqədə, tam orqanizmin tərkib hissəsi kimi tədqiq edilsin. Bitki orqanizmində olan xüsusiyyətlərin dərk edilməsi üçün hüceyrənin quruluşunun və funksiyasının öyrənilməsi xüsusi əhəmiyyətə malikdir.

Orqanizmin quruluşunun hüceyrə nəzəriyyəsi, enerjinin saxlanması qanunu və təkamül nəzəriyyəsi ilə birlikdə biologiyada metafizikaya və idealizmə son qoydu (F.Engels).

Elektron və fazatəzadlı mikroskopiyanın, ultranazik kəsiklər hazırlanması, həmçinin sentrifuqa metodunun bioloji tədqiqatlarda geniş tətbiqi, hüceyrənin quruluş elementlərinin və bu elementlərin

[1] F.Engels. «Təbiətin dialektikası», 1964, səh. 182.

hüceyrənin həyat fəaliyyətindəki rolunun daha ətraflı öyrənilməsinə imkan vermişdir.

Maddələr mübadiləsi dedikdə – orqanizm ilə mühit arasında (xarici maddələr mübadiləsi), həmçinin də, maddələrin orqanizmdə daşınması və çevrilməsi (daxili mübadilə və ya aralıq mübadilə) zamanı mövcud olan proseslər başa düşülür. Hüceyrədə maddələr mübadiləsi, zaman və məkan etibarilə vahid sistemdə birləşən çoxlu miqdarda fiziki və kimyəvi reaksiyaları əhatə edir. Bu cür sistemdə nizamlılıq və mütəşəkkillik, ancaq dəqiq tənzimləyici mexanizmlərin köməyi ilə həyata keçirilə bilər. Hüceyrənin ən mühüm tənzimləyici mexanizmlərinin fəaliyyətində fermentlər başlıca rol oynayır. Lakin hüceyrədə metabolik proseslərin tənzimlənməsində onun molekulyar ultraquruluşu və məkanca təşkilinin (kompartmentləşməsinin) də böyük əhəmiyyəti vardır.

HÜCEYRƏ QURULUŞUNUN MOLEKULYAR ƏSASLARI

Rənglənməmiş hüceyrəyə adi mikroskopla baxdıqda onun nisbətən quruluşsuz törəmədən ibarət olduğu görünür. Ən yaxşı halda, bu cür hüceyrədə ancaq nüvə, vakuol və bir qədər də yağ damlalarını, plastidləri aşkar etmək mümkündür. Əgər hüceyrə azca rənglənsə və ya fazatəzadlı mikroskopla baxılsa onun xeyli dərəcədə mürəkkəb quruluşlu olduğu görünür. Müşahidə üçün elektron mikroskopundan istifadə edilərsə, hüceyrənin ən kiçik quruluş komponentlərini belə görmək olar (tablo 1). Hazırda hüceyrə fiziologiyasının tədqiqində ən mühüm məsələlərdən biri də, hüceyrə quruluşunun molekulyar səviyyədə öyrənilməsidir. Bitki və heyvan hüceyrəsi protoplazmasının tərkibində 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, karbohidratlar və lipidlər kimi ən mühüm təbii kimyəvi birləşmələr müəyyən edir.

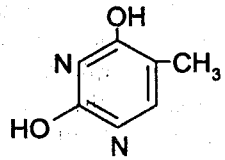
NUKLEİN TURŞULARI

Nuklein turşuları yüksəkmolekullu mürəkkəb birləşmələr olub, tərkibcə fosfor turşusunun qalığından, karbohidratlardan və həmçinin də, purin və pirimidin əsaslarından ibarətdir. Nuklein turşularının molekul çəkiləri çox böyükdür (6500000-13000000). Bu turşular bir-birindən karbohidrat tiplərinə, pirimidin və purin əsasları zənci-

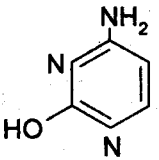
rindəki yan qrupların tiplərinə, habelə növbələşməsi xarakterinə görə fərqlənir.

Nuklein turşularının zülallarla kompleks birləşmələri bir ümumi adla – nukleoproteidlər adlanır. Bu birləşmələr canlı orqanizmlərin həyat fəaliyyətində başlıca rol oynayır.

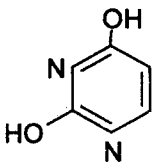
Pirimidin əsasları



timin (2,6-dioksi--5-metilpirimidin)

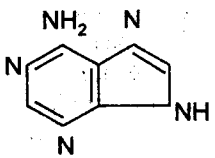


sitozin (2-oksi-6--aminopirimidin)

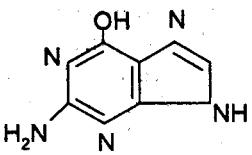


urasil (2,6--dioksipirimidin)

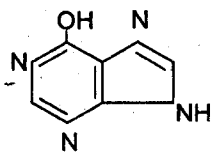
Purin əsasları



adenin (6-amino-purin)



quanin (2-amino-6--oksipurin)



hipoksantin (6-oksipurin)

Funksional baxımdan nuklein turşuları iki cürdür: dezoksiribonuklein turşusu (DNT) və ribonuklein turşusu (RNT). Bunlardan DNT xromosomlarda, xloroplastlarda və mitoxondrilərdə rast gəlindyi halda, RNT isə canlı hüceyrənin təxminən bütün quruluş komponentlərində olur. Nuklein turşularının hər ikisi makromolekulyar birləşmələrə aiddir və kimyəvi təbiətinə görə polinukleotidlərdir. DNT molekulu bir-birilə kovalent rabitələrlə birləşən dezoksiribonukleotidlərdən, RNT isə ribonukleotidlərdən ibarətdir.

Butövlükdə polinukleotidlər, təkrar olunan mononukleotidlərdən təşkil olunmuşdur, onlar isə nukleozidlərin fosforlu efirləridir. Nukleozidlər pirimidin və ya purin əsaslarının N – qlukozidləri olub iki qrupa bölünür: ribonukleozidlər və dezoksiribonukleozidlər.

Nukleozidlər, ilk azotlu əsaslara (purin, pirimidin) nisbətən suda daha yaxşı həll olur. Onları kağız xromatoqrafiya üsulu ilə asanlıqla

ayırmaq və öyrənmək mümkündür. Bütün qlukozidlər kimi, nukleozidlər də qələvilərə qarşı nisbətən davamlı olur. Lakin qızdırılmış turşularda asan hidroliz edilir. Hidroliz zamanı nukleozidlər sərbəst əsaslara və pentozalara parçalanır. Pirimidin nukleozidləri purin nukleozidlərinə nisbətən hidroliz prosesinə daha davamlıdır. Hər iki tip nukleozidlər spesifik nukleozidazaların təsiri ilə hidroliz olunur.

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

Adenin — timin, Adenin — urasil
A — T, A — U
Quanin — sitozin
Q — S

Hüceyrədə genetik məlumat DNT tərəfindən saxlanır. DNT molekulu iki komplementar əsaslı polinukleotid zəncirindən ibarət olub hidrogen rabitələri vasitəsilə sabitləşən ikiqat tel əmələ gətirir. Hər bir teldə fosfat və pentoza qalıqlarından başqa aşağıdakı cüt əsaslar da vardır.

Adenin — Timin, Timin — Adenin
Quanin — Sitozin, Sitozin — Quanin

DNT-nin ikinci quruluşu ikiqat spiraldan ibarətdir. Spiralın hər bir tam sarğısına 10 cüt nukleotid düşür. Xromosom DNT-nin üçüncü quruluşu məlum deyildir.

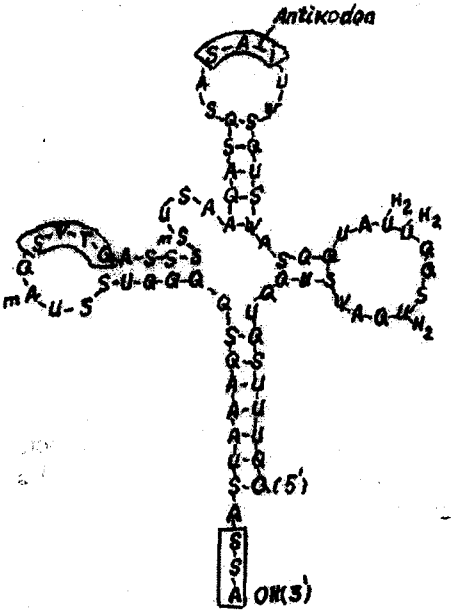
Ali bitkilərdən ilk dəfə DNT 1936-cı ildə alınmışdır (tablo 2).

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

Bir qayda olaraq RNT molekulu ikiqat spiral əmələ gətirmir. Əksinə, çox hallarda bir polinukleotid hüdudunda azotlu əsasların komplementar ardıcıllığında qoşalaşma nəzərə çarpır ki, bu da molekulun qatlanmasına səbəb olur. Nəqliyyat RNT-si (4S-RNT və ya nRNT) hüceyrədəki bütün RNT-nin təxminən 10%-ni təşkil edir və hialoplazmada həll olunmuş haldadır («həll olunan RNT»). nRNT-

si üçün yonca yarpağına bənzər ikinci quruluş səciyyəvidir (şəkil 1).

Ribosom RNT-si hüceyrədəki RNT-nin 85%-ə qədərini təşkil edir. Bu tipli RNT-nin ikinci quruluşu az öyrənilmişdir.



Şəkil 1. Valin nRNT-nin ilkin və ikinci quruluşu. A-adenozin, Q – quanozin, S – sitidin, U – uridin, ψ – psevdouridin, T – timin, İ – inozin, M – metil, H_2 – dihidro, Q və OH – müvafiq olaraq 5′ və 3′ sonluğu göstərir.

Məlumat (matrisa) RNT-nin ən mühüm əhəmiyyəti, genetik məlumatları DNT-dən ribosoma daşımasıdır. m RNT-si hüceyrədəki bütün RNT-nin 5%-ni təşkil edir və ancaq adi nukleozidlərdən-A, Q, S və U-dən ibarət olur.

NUKLEİN TURŞULARININ FUNKSİYALARI REPLİKASİYA (REDUPLİKASİYA), TRANSKRİPSİYA, TRANSLYASİYA

Hüceyrədə genetik məlumatlar, DNT→ zülal (ferment) → məhsul, dövrəsi üzrə verilir. Bu halda DNT lazım gəldikcə, tamamilə müəyyən zülalların sintezi üçün məlumatlar verir. Beləliklə, hüceyrənin ontogenez yolunun və maddələr mübadiləsinin xarakterində sa-

bitlik əldə edilir.

DNT-dən alınan məlumatlar sintez olunacaq zülalların aminturşuları ardıcıllığını kodlaşdırır. Beləliklə, ferment zülalında məlumatlar iyirmi hərfli kodla (20 müxtəlif aminturşusu) yazılmış olur.

DNT molekulunda məlumatlar dördhərfli kod (4 müxtəlif nukleotid) şəklində saxlanır. DNT-də nukleotidlərin ardıcıllığı zülaldakı aminturşularının ardıcıllığını müəyyən edir. Bir polipeptiddəki aminturşularının ardıcıllığını müəyyən edən DNT molekulunun sahəsi «gen» adlanır.

Gendə bir əsasın başqası ilə əvəz olunması, bir aminturşusu qalığının da başqası ilə əvəz olunmasına səbəb olur.

DNT-nin dördhərfli kodunun iyirmihərfli zülal koduna çevrilməsini, Morze mətninin (teleqrafda, işarələrlə) hərfli mətnə çevrilməsi ilə müqayisə etmək mümkündür. Bu halda məlumatların çevrilməsində RNT molekulu iştirak edir. Məlumat RNT-si, DNT molekulu üzərində onun müəyyən sahəsində nüsxə formasında sintez olunur (transkripsiya – üzünü köçürmə) və üzü köçürülmüş məlumatlar ribosoma keçirilir. Ribosomda həmin məlumatlar, zülalların sintezi prosesinə çevrilir (translyasiya). Beləliklə də, genetik məlumatlar aşağıdakı qaydada verilir.

$$\text{DNT} \xrightarrow{\textit{transkripsiya}} \text{m RNT} \xrightarrow{\textit{translyasiya}} \text{zülal (ferment)}$$

Bioloji maddələrdən ancaq DNT özüikiləşmə-replikasiya qabiliyyətinə malikdir (RNT-li viruslardakı RNT istisna olmaqla). Beləliklə, DNT-nin replikasiyası böyümə, inkişaf və irsiyyət proseslərinin əsasını təşkil edir. DNT molekulu iki dinamik funksiyaya-replikasiya və transkripsiyaya malikdir.

$$\begin{array}{l} \text{DNT} \rightarrow \text{RNT} \rightarrow \text{zülal} \\ \downarrow \\ \text{DNT} \rightarrow \text{RNT} \rightarrow \text{zülal} \\ \downarrow \\ \text{DNT} \rightarrow \text{RNT} \rightarrow \text{zülal} \end{array}$$

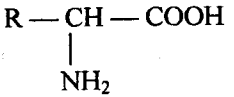
Molekulyar biologiyanın mərkəzi müddəasına görə məlumatların verilməsi yalnız nuklein turşularından zülallara doğru həyata keçirilir, əks istiqamətdə isə bu proses baş vermir.

Metabolik proseslərin, xüsusilə zülalların biosintezinin intensiv getdiyi hüceyrələrdə RNT:DNT nisbəti də böyük olur.

ZÜLALLAR – HÜCEYRƏNİN QURULUŞ VƏ FUNKSİONAL KOMPONENTİDİR

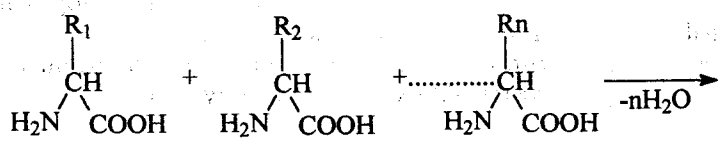
Zülallar hüceyrənin bütün quruluş elementlərinin əsas komponentini təşkil edir. Digər tərəfdən fermentlər də zülal təbiətli olduqlarından onlar hüceyrənin təkcə quruluş yox, həm də funksional elementi kimi də mühüm rol oynayır.

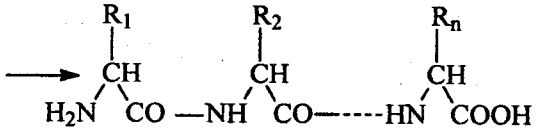
Zülallar makromolekullar olub, molekul çəkiləri 10000-dən bir neçə milyona qədər dəyişilə bilir. Zülal molekulları aminturşularından təşkil olunur. Bitkilərdə 100-dən artıq müxtəlif aminturşularının aşkar edilməsinə baxmayaraq, onlardan ancaq 20-si (bütün canlılarda) zülal molekullarının qurulmasında iştirak edir. Bunları, adətən, proteinogen aminturşuları adlandırırlar. Zülallarda rast gəlinən aminturşularının əksəriyyəti α-aminturşularıdır ki, onların da quruluşu aşağıdakı ümumi düsturla göstərilə bilər.



Aminturşuları tərkiblərindəki R-qalığına görə bir-birindən fərqlənir. Bu qalıq, hidrogen atomundan (qlisin), alifatik və ya aromatik karbohidrogenlərdən (alanin, valin, leysin, izoleysin, prolin, fenilalanin), polyar qruplardan (serin, treonin, tirozin, sistein, metionin, asparagin, qlutamin, triptofan), karboksil qrupundan (asparagin turşusu, arginin, histidin), ibarət ola bilər. Lakin prolində α-aminqrupu, α- iminqrupu ilə əvəz olunmuşdur ki, bunun da zülalların ikinci və üçüncü quruluşlarında əhəmiyyəti vardır. Zülalların ancaq az bir hissəsində oksiprolin olur.

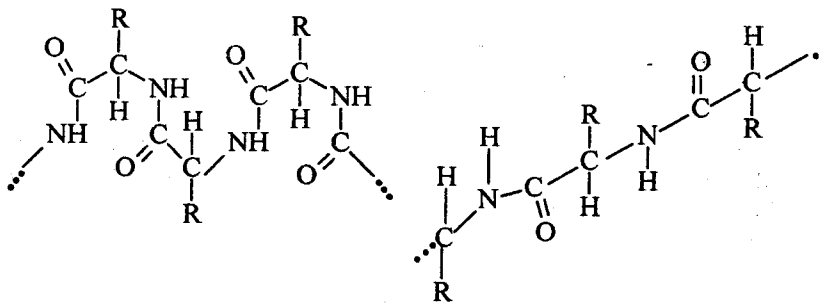
Bir aminturşusundakı karboksil qrupu, digər aminturşusundakı aminqrupu ilə qarşılıqlı təsirdə olduqda, su molekulu ayrılmaqla, bu aminturşuları arasında amid və ya, adətən, deyildiyi kimi, peptid rabitəsi yaranır.





Bu yolla əmələ gələn dipeptidlərdə 2-yə, tripeptidlərdə 3-ə, oliqopeptidlərdə 10-a, polipeptidlərdə 100-ə qədər, zülallarda isə 100-dən çox aminturşusu qalığı olur. Peptid rabitəsinin əmələ gəlməsində α – karboksil və α – aminqrupu iştirak edir.

U. Astburi 1930-cu ildə bir sıra fibrilyar zülalların və nuklein turşularının quruluşunu tədqiq edərək göstərdi ki, zülallar üçün təxminən iki tip konfiqurasiya mövcuddur. O, bunları α və β konfiqurasiya adlandırmışdır. Müəyyən edilmişdir ki, α-konfiqurasiya quruluş baxımından β-konfiqurasiyaya nisbətən daha yığcamdır. Bu konfiqurasiya tipləri aşağıdakı kimi göstərilə bilər:



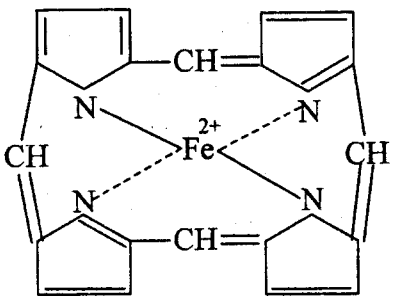
α-konfiqurasiya *β-konfiqurasiya*

Hüceyrədə müxtəlif funksiyaların həyata keçirilməsində mürəkkəb zülallar və ya proteidlər çox böyük rol oynayır. Qeyri-zülal komponetlərinin (prostetik qrupların) xarakterindən asılı olaraq mürəkkəb zülalları bir neçə yarımqrupa bölürlər.

Ən mühüm və maraqlı mürəkkəb zülallardan biri nukleoproteidlərdir. Nukleoproteidlər, protamin və histon adlanan zülaldan və yüksəkmolekullu prostetik qrupdan – nuklein turşusundan ibarətdir. Nukleoproteidlər canlı orqanizmin bütün hüceyrələrinin tərkibinə daxil olur və bu birləşmələr hüceyrədə (nüvədə) xromosomların mühüm tərkib hissəsini təşkil edir. Bu tipli birləşmələrə, bir sıra yo-

luxucu xəstəliklərin törədiciləri olan viruslar da aid edilə bilər.

Mürəkkəb zülalların digər qrupunu fosfoproteidlər əmələ gətirir. Fosfoproteidlərdə zülal, aminturşularının hidroksil qrupları vasitəsilə fosfor və ya pirofosfor turşusu ilə birləşir. Mürəkkəb zülalların xromoproteidlər adlanan yarımqrupunda prostetik qrup hem adlı rəngli maddədən ibarətdir. Hem, tərkibində metal olan porfirin sıralı birləşmədir.



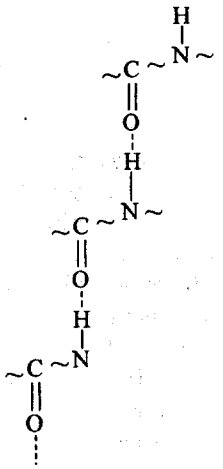
Hemin quruluşu

Lipoproteidlər qrupuna, duzlara münasibətinə, denaturatlaşma qabiliyyətinə və həll olmasına görə zülallara yaxın olan zülal və lipoid kompleksi aid edilir. Hazırda 30-a yaxın lipoproteid növü məlumdur.

Lipoproteid kompleksi kolloid hissəciyidir. Bu hissəciyin quruluşu, kiçikmolekullu lipid təbəqəsinin, böyükmolekullu zülal təbəqəsinin üzərində yerləşməsindən ibarətdir. Bu cür lipoproteid subvahidinin quruluşunu saxlamaq üçün bir qədər su lazımdır. Bu su protoplazmada olan və «birləşmiş su» adlanan suyun əksəriyyət hissəsini təşkil edir.

Adi xətti polimerlərdən fərqli olaraq bir sıra biopolimerlər, xüsusilə, zülallar öz quruluşlarının mürəkkəbliyi və onlardakı molekulyar qüvvələrin müxtəlif təsiri sayəsində ardıcıl olaraq bir neçə quruluş tipi əmələ gətirir.

Birinci quruluş tipi polipeptid zənciri – əsas valentlik zənciridir. Bu zəncir boyu kovalent və ya kimyəvi rabitələr təsir göstərə bilir. Polipeptid zəncirinin halqaları arasında hidrogen rabitəsi əmələ gəlir.



Bu zaman polipeptid zənciri elə yerləşməyə çalışır ki, halqalar arasında mümkün qədər çox hidrogen rabitələri yaransın. Beləliklə, polipeptid zəncirinin (makromolekulunun) spiralvari quruluşu, adətən, zülalların ikinci quruluşu adlanır.

Üçüncu quruluş – polipeptid zəncirinin spiralvarı nizamsız sahələrinin yığcam hissəciklərdə (fibrilyar və qlobulyar zülallar) yerləşməsindən ibarətdir. Bu cür quruluş, zəncirin yan aminturşuları radikallarının vandervaals qarşılıqlı təsirləri, həmçinin də, kimyəvi körpücüklərlə, məsələn, disulfid tikişləri ilə müəyyənləşdirilir.

Son zamanlar zülalların xüsusi quruluş tipi – dördüncü quruluşu öyrənilir. Bu quruluş, zülal qlobulunun səthində yerləşən funksional qruplar arasındakı mövcud qüvvələr nəticəsində yaranır. Zülallarda dördüncü quruluş, məsələn, müxtəlif yüklü qruplar arasındakı kulon elektrostatik qarşılıqlı təsiri ilə də əlaqədar ola bilər.

Yaxın vaxtlaradək makromolekulların quruluşu barəsində mütəxəssislər belə fikirdə idilər ki, zülallar (ola bilsin ki, həm da lipidlər) bir-birilə əsasən hidrogen rabitələrilə birləşirlər. Zülallarda hidrogen rabitələri atomlararası məsafə 2A°-dən çox olmadıqda karbonil qrupunun oksigen atomu ilə amid qrupunun hidrogen atomu arasında yaranır. Belə məsafə polipeptid zənciri qonşu zəncirin üzərində olduqda, və ya zəncir öz-özünə qatlandıqda meydana çıxır. Güman olunur ki, zülallarla lipidlərin komplekslərində hidrogen əlaqəsi yarada bilən və polyarlığı olan qruplar elə səmtlənir ki, onu hər tərəfdən sulu məhlul əhatə etmiş olsun. Qenford (1961) tərəfindən müəyyən

edilmişdir ki, su çox olduqda zülal molekullarında hidrogen rabitələri dərhal qırılır və onlar su molekulları ilə yaranan hidrogen rabitələri ilə əvəz olunur. Zülalların quruluşunun sabitliyi üçün, yalnız molekul daxilində və sulu mühit üçün əlçatmaz sayılan sahələrdəki hidrogen rabitələri müəyyən əhəmiyyət kəsb edir.

Hazırda tədqiqatçıların əksəriyyəti bu fikirdədir ki, zülal – lipid kompleksinin malik olduğu möhkəm sabitlik daha çox cazibə qüvvələrilə əlaqədardır. Belə qüvvələr, təxminən $10A^0$ məsafələrdə özünü göstərir. Bu qüvvələrə: I) elektrostatik, 2) polyarizasiya və induksiya, 3) London-Van-der-Vaals qüvvələri aid edilir.

Elektrostatik qüvvələr ionlaşmış molekulların əks yüklənmiş hissəcikləri arasında yaranan cazibə ilə əlaqədardır. Həm lipidlər, həm də zülalların aminturşularından ibarət yan zəncirləri ionlaşmış qruplarla zəngindir. Məsələn, zülalların tərkibinə daxil olan qlutamin və asparagin turşularının sərbəst karboksil qrupları, lizin və ya fosfatidiletanolaminin ε-amin qrupu bütün fosfolipidlərin fosfat qruplarını göstərmək olar. Bu cür ionlaşmış qruplar arasında ən yaxın məsafə təxminən 5A°-ə çatır və əks yüklənmiş hissəciklər arasındakı rabitə enerjisi 4-5 kkal/mol olur.

Məlumdur ki, molekulda yalnız kovalent rabitə yaradan elektronlar, digər rabitələrdəki elektronlara nisbətən daha mütəhərrikdir. Elektronların bu cür mütəhərrikliyi və ya polyarlığı rabitənin yaranmasında iştirak edən atomların təbiətindən, həmçinin də, ətrafdakı atomların təsirindən asılıdır. Sterinlərin hidrogen qrupları və bəzi zülalların aminturşulu yan zənciri və s. ... asanlıqla polyarizə olunurlar (qütbləşirlər). İonlaşmış və ya güclü polyar qrupların yaxınlaşması zamanı belə molekullarda elektronların yerdəyişməsi induksiya oluna bilər. Bunun sayəsində əks yüklər arasında cazibə qüvvəsi meydana çıxır və bunun enerjisi CH_2-qrupu üçün təxminən 0,002 kkal/mol çatır.

London-Van-der-Vaals qüvvələri, molekuldakı yüklərin sıxlığının ani və normal fluktuasiyasına (dəyişilməsinə) əsaslanır. Belə fluktuasiyalar hesabına əmələ gələn elektrik dipol momenti, qonşu molekullarda onlar polyar olmasalarda belə, elektrik momenti yaradır. London-Van-der-Vaals qüvvələri, polyarizasiya qüvvələri kimi cazibə qüvvəsidir və bir-birindən 5A°-məsafədə yerləşən CH_2-qrupları arasında 0,1 kkal/mol enerjili rabitələrin yaranmasına səbəb olur.

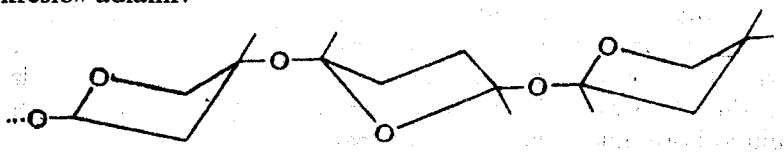
London-Van-der-Vaals qüvvələri zülalların hidrofob sahələri ilə lipoproteidlər arasında su molekulları vasitəsilə gücləndirilir.

POLİSAXARİDLƏR

Təbii polimer birləşmələrinin mühüm siniflərindən biri də polisaxaridlərdir. Polisaxaridləri iki böyük qrupa bölürlər: 1) homopolisaxaridlər, 2) heteropolisaxaridlər.

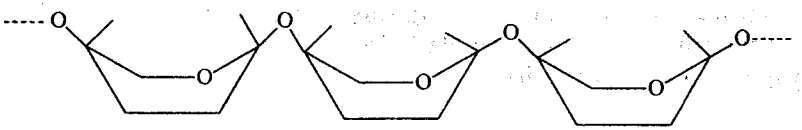
Homopolisaxaridlərə, polisaxaridlərin çox hissəsi, o cümlədən, sellüloza, nişasta və qlikogen də daxildir.

Hazırda konformasion təsəvvürlərin inkişafı sayəsində, polimer zəncirində yerləşən karbohidrat qalıqlarının bəzi quruluş tiplərini öyrənmək mümkün olmuşdur. Belə ki, sellüloza molekulunda qlükoza halqası elə konformasion vəziyyətdə olur ki, o polimerə öz oxu ətrafında burulmuş nazik sapvari forma verir. Polimerin bu quruluşu «kreslo» adlanır.



«kreslo» quruluşu

Amiloza molekulunda isə qlükoza halqası sterik səbəblərdən asılı olaraq «kreslo» formasında yox, «vanna» şəkilli konformasiyada müşahidə edilir.



«vanna» quruluşu

Homopolisaxaridlərin nümayəndələrindən biri də qlikogendir. Bu polisaxarid heyvan orqanizmində ehtiyat maddə kimi olur. Belə ki, qidada karbohidratların miqdarı artdıqca orqanizmdə qlükoza çoxalır və qlikogenə çevrilib, qaraciyərdə toplanır.

Heteropolisaxaridlərə – heparin, hialurin turşusu və s. aid etmək olar. Bu tipli polisaxaridlər də homopolisaxaridlər kimi təbiətdə geniş yayılmışdır. Bitkilər aləmində heteropolisaxaridlərə ən çox birləşdirici toxumalarda (hemisellüloza), ifrazlarda və s. rast gəlinir.

Heteropolisaxaridlər qlikoproteidlər adlanan birləşmələrin əsas tərkib hissəsini təşkil edir. Qlikoproteidlər isə zülallarla karbohidrat-

ların mürəkkəb kompleksi olub, bir sıra proseslərdə, o cümlədən, immunitet reaksiyasında spesifikliyi müəyyən edən amillərdən biridir.

Qlikopeptid tipli birləşmələrin orqanizmlərin funksional fəallığında mühüm rol oynamalarına baxmayaraq, hələlik onların qurulu-şu və funksiyası tamamilə aydınlaşdırılmamışdır.

LİPİDLƏR

Suda həll olmayan, canlı hüceyrələrdən isə qeyri-polyar həlledicilər (xloroform, efir və ya benzol) vasitəsilə ekstraksiya edilən üzvi maddələrə lipidlər deyilir. Orqanizmdə lipidlər dörd əsas funksiyanı yerinə yetirir: 1) onlar membranın quruluş komponentidir; 2) yüksək enerjili maddələrin ehtiyat halında hüceyrələrdə toplanma formasıdır; 3) yüksək enerjili maddələrin daşınma formasını təşkil edir; 4) müdafiə rolunu oynayır (ali bitkilərin yarpaqlarında, həşəratların xarici skeletlərində, onurğalı heyvanların dərisində və s.). Lipidlərə aid edilən bir sıra maddələr (bəzi vitaminlər, onların sələfləri və həmçinin də hormonlar), yüksək bioloji fəallığa malikdir.

Ali bitkilərdə olan lipidləri dörd əsas qrupa bölürlər: A – neytral lipidlər, B – mumlar, V – qliserofosfatid və ya fitosfinqolipidlər, Q - qlikolipidlər.

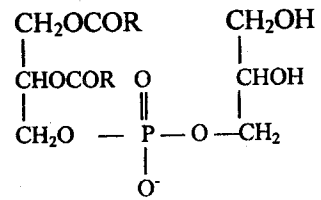
Ali bitkilərdə rast gəlinən neytral lipidlər, əsas etibarilə triqliseridlərdən ibarətdir. Diqliserid və monoqliseridlərə, adətən, az rast gəlinir. Kimyəvi quruluşlarına görə, triqliseridlər, üçatomlu spirt olan qliserinlə, bir və ya bir neçə yağ turşusunun əmələ gətirdiyi efirdir. Qələvi mühitdə onlar asanlıqla hidroliz olunaraq qliserin və sərbəst yağ turşuları əmələ gətirir.

$$\begin{array}{l} CH_2OCOR_1 \\ | \\ CHOOCR_2 \\ | \\ CH_2OCOR_3 \end{array} + 3H_2O \xrightarrow{OH} \begin{array}{l} CH_2OH \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH_2OH \end{array} + R_1COOH + R_2COOH + R_3COOH$$

Kimyəvi nöqteyi-nəzərdən mumlar ali yağ turşuları ilə alifatik spirtlərin efirlərindən ibarətdir. Mumlar, göründüyü kimi, əvvəlcə epidermis hüceyrələrində yağ damlaları şəklində əmələ gəlir və sonradan nazik kanallar ilə toxumanın səthinə çıxır. Mumların fizioloji

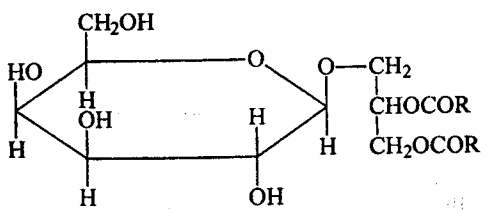
rolu çox az öyrənilmişdir. Fərz olunur ki, toxuma səthində mum örtüyü bitkilərdə su rejiminin tənzim olunmasında müəyyən rol oynayır.

Hazırda bitki toxumalarından bir sıra qliserofosfatidlər alınmış və kimyəvi tərkibi öyrənilmişdir. Bunlardan: fosfatidilxolinə, fosfatidiletanolaminə və fosfatidilinozitə ən çox toxumlarda rast gəlinir. Fosfatidilqliserin və fosfatid turşusu isə əsasən yarpaq toxumalarında olur. A.A.Bensonun aldığı nəticələrə görə (1964), yarpaq toxumasındakı fosfolipidlərin ümumi miqdarının təxminən 22%-ni fosfatidilqliserin təşkil edir. Onun kimyəvi quruluşu aşağıdakı kimi olur.



fosfatidilqliserin

Lipidlərin digər mühüm qrupu – qlikolipidlər, yarpaq toxumasının əsas lipid komponenti hesab olunur. Qlikolipidlərin ən mühüm nümayəndələrindən – monoqalaktozildiqliserid və diqalaktozildiqliseridi göstərmək olar.



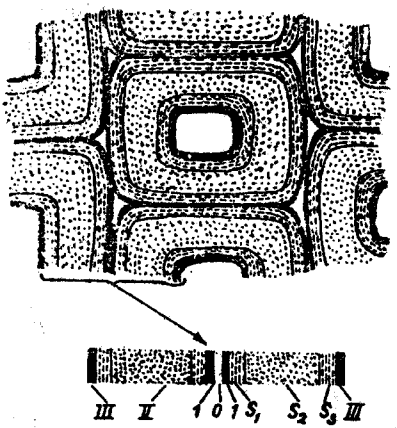
monoqaloktozil-diqliserid

Qlikolipid molekulunun diqliserid hissəsinə, adətən, linolen turşusu birləşir.

Xloroplast lipidlərindən ən mühümü anion sulfolipid – sulfoxinovozildiqliserid hesab olunur. Bu birləşmənin bitkilərin fotosintetik aparatında hansısa muəyyən rol oynamasına baxmayaraq, onun biosintezi və bioloji funksiyası haqqında hələlik məlumat yoxdur.

HÜCEYRƏ QILAFI VƏ POLİSAXARİDLƏR

Bitki hüceyrəsinin quruluşunun öyrənilməsinə onun qılafından[1] (və ya hüceyrə divarından) 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.



Şəkil 2. Bitki hüceyrəsi qılafının quruluşu. 0 – aralıq lövhə, I – ilk qılaf, II – S_1, S_2 və S_3 təbəqələrindən ibarət ikinci qılaf, III – üçüncü qılaf.

Qılaf, əsasən, sellülozadan ibarət olub, hüceyrənin özündən sintez olunur. Bir-birilə təmasda olan hüceyrələrin qılafları pektin maddəsi ilə yapışır. Bir çox toxumalarda hüceyrə qılafı mürəkkəb və yüksək dərəcədə diferensiasiyaya uğramış quruluş olub, müəyyən ardıcıllıqla əmələ gəlir. Belə ki, bəzi hallarda ilk, ikinci və üçüncü qılaf aşkar edilir və onlar hüceyrənin böyüməsi və diferensiasiyası prosesində bir-birinin üzərində təbəqə kimi əmələ gəlir (şəkil 2). Hüceyrə qılafının bu üç tipi «tikinti blokları» – mikrofibrillərin xüsusi düzülüşünə və həmçinin də kimyəvi tərkiblərinə görə bir-birindən fərqlənir. İlk qılafın tərkibində 30%-ə qədər sellüloza vardır və onun molekulları nisbətən qısa zəncirlər əmələ gətirir (təxminən 2000 qlükoza qalığı olur). Qılafın amorf və izotrop maddəsinin (matriks) içərisində mikrofibrillər yerləşir. Matriksin əsas kimyəvi komponenti hemisellülozadır, lakin onun tərkibində bir qədər də protopektin olur. Mikrofibrillər kifayət qədər qarışıq yerləşdiyindən və bir-birilə kimyəvi rabitələrlə birləşmədiklərindən, onların qılafda saxlanılması ancaq matriks sayəsində mümkündür. Beləliklə də, hüceyrənin plastikliyi təmin edilir.

İlk qılafda rast gəlinən zülalın – ekstensinin tərkibində hüceyrədəki oksiprolinin təxminən 90%-i olur və güman edilir ki, hüceyrənin uzanmasında mühüm rol oynayır.

[1] Kitabda qılaf adı altında yalnız bitki hüceyrəsinə xas olan hüceyrə divarı nəzərdə tutulur.

İkinci qılaf, birincidən aşağıdakı xüsusiyyətlərinə görə fərqlənir:

1) İkinci qılaf daha çox mikrofibrillərə malik olub, onda sellülozanın miqdarı 60%-ə çatır; 2) Sellüloza molekullarının uzunluğu ilk qılafdakından artıqdır. Bu qılafdakı sellüloza molekulları orta hesabla 14000 qlükoza qalığındandır; 3) Mikrofibrillər bir-birilə, demək olar ki, qarışmır; 4) Qılafın matriksində müxtəlif törəmələr ola bilir.

İlk qılaf üzərində tədricən çoxlu miqdarda ikinci təbəqə yaranır və o, birincidən mikrofibrillərinin yerləşmə istiqamətinə görə fərqlənir. İkinci qılafda mikrofibrillərin sıx və paralel yerləşməsi, qılafın möhkəmliyini təmin edir.

İlk və ikinci hüceyrə qılaflarının əmələ gəlməsi üçün lazım olan materialı (pektin turşusu və hemisellüloza), Holci qovuqcuqları verir.

İkinci qılafın hüceyrənin daxilinə doğru yerləşən hissəsinin ən nazik təbəqəsini quruluş və tərkib xüsusiyyətlərinə görə üçüncü qılaf adlandırırlar. Bu təbəqədə, sellüloza və propektinlə birlikdə çoxlu miqdarda hemisellüloza vardır. İkinci qılafdakı lifli-spirallı quruluşdan fərqli olaraq, üçüncü təbəqədə mikrofibrillər şəbəkəli (torvarı) quruluş əmələ gətirir. Üçüncü qılafın hüceyrənin daxilinə doğru olan səthi, adətən, submikroskopik xalşəkilli çıxıntılarla örtülü olur. Ümumiyyətlə, hüceyrə qılafı (ilk, ikinçi və üçüncü birlikdə), bitki hüceyrəsinin böyük mərkəzi vakuolunun yaratdığı yüksək osmotik təzyiqə tab gətirməklə, hüceyrəni osmotik qüvvələrin təsiri ilə dağılmaqdan qoruyur. Hüceyrə qılafı, bir tərəfdən yüksək dərəcədə möhkəmliyə, digər tərəfdən isə böyümə qabiliyyətinə (ilk mərhələlərdə) malik olmalıdır. Hər iki şərtin ödənilməsi ona görə mümkündür ki, hüceyrə qılafı, stabil elastik komponent – sellüloza mikrofibrilləri və plastik komponent – protopektin və hemisellülozadan ibarət amorf matriksdən, təşkil olmuşdur. Hüceyrənin böyüməsi ilə əlaqədar olaraq, sellüloz mikrofibrillərinin sayı çoxalır ki, bunun da nəticəsində hüceyrə plastikliyini və böyümə qabiliyyətini itirir. Bu zaman hüceyrə qılafının elastikliyi artır. Beləliklə də, qılaf şişmiş (gərilmiş) vəziyyətdə olduğundan, onun suya və onda həll olmuş maddələrə qarşı müqaviməti azalır, başqa sözlə, qılaf onlar üçün keçirici rol oynayır.

Hüceyrə qılafının mühüm kimyəvi komponentlərindən olan sellüloza: β—D—qlükoza homopolimerindən ibarətdir. Bir sellüloza molekulunda 10000-dən çox qlükoza qalığı ola bilər (molekul çəkisi təxminən 2 milyondur). Göbələklərdə sellülozanı xitin əvəz edir.

Hemisellüloza isə heteropolimer (nadir hallarda homopolimer) olub, müxtəlif monosaxaridlərdən: qalaktoza, mannoza, qlükoza,

ksiloza, arabinoza və s. əmələ gəlir.

Qılafın digər kimyəvi komponenti — propektin də polimer olub poliqalakturon (pektin) turşusu halqalarından təşkil edilmişdir. Propektinin molekulu, yan oliqosaxarid zəncirinin olması hesabına, güclü şaxələnmə yaradır.

Hüceyrə qılafının elastik xassəli quruluş elementi olan mikrofibrillərin en kəsikləri dairəvi formadadır (diametri 10-30 nm). Hər bir mikrofibril, onun oxu boyunca paralel yerləşən və aralarında hidrogen rabitəsi ilə birləşən bir neçə yüz sellüloza molekulundan təşkil olunmuşdur.

İki qonşu hüceyrənin arasında yerləşən və onları hüdudlandıran təbəqə aralıq lövhə adlanır. Bu təbəqənin üzərində ardıcıl olaraq ilk və ikinci qılaf əmələ gəlir. Aralıq lövhədə sellüloza və mikrofibrillər yoxdur, o elektron mikroskopunda amorf törəmə kimi görünür, tərkibində isə çoxlu miqdarda hemiselluloza var. Epidermis hüceyrələri xaricdən həm də, kutikula ilə örtülür.

PROTOPLAZMANIN QURULUŞU VƏ FUNKSİYASI

Protoplazma dedikdə, ilk baxımda bitki və heyvan hüceyrələrinin kütləsini təşkil edən, fiziki halına görə kolloid sistemlərə bənzədilən, müxtəlif maddələrin kompleksi başa düşülür.

«Protoplazma» termini ilk dəfə çex bioloqu Y.Purkinye (Y.E.Purkinye, 1839) tərəfindən heyvan rüşeymini göstərmək üçün təklif edilmişdir. 1846-cı ildə isə alman botaniki K.Mol (G.Mol) bitki hüceyrəsinin yaşamaq qabiliyyətinə malik olan özlü kütləsini «protoplazma» adlandırmışdır.

XIX əsrin axırlarından başlayaraq protoplazmanın quruluşu haqqında müxtəlif nəzəriyyələr irəli sürülmüşdür. Belə ki, 1875-ci ildə A.Froman (A.Froman) belə güman edirdi ki, protoplazma fibrilyar tordan ibarətdir. 1882-ci ildə A.Fleminq (A.Flemming) də, fiksə edilmiş və rənglənmiş materialların öyrənilməsinə əsasən protoplazmanın fibrilyar təbiətdə olmasını yenidən qeyd etdi.

R.Altman (R.Altman) isə amöb hüceyrəsinin və bir çox dəniz heyvanlarının yumurtalarının dənəvərliyinə əsaslanaraq protoplazmanın qranulyar nəzəriyyəsini irəli sürdü. Lakin sonradan məlum oldu ki, belə təsəvvür də, hələlik tam deyil. Nəhayət, 1925-ci ildə Y.Vilson (E.Wilson) protoplazmanın kolloid nəzəriyyəsini verdi. Bu nəzəriyyə hazırda da tədqiqatçılar tərəfindən qəbul edilir.

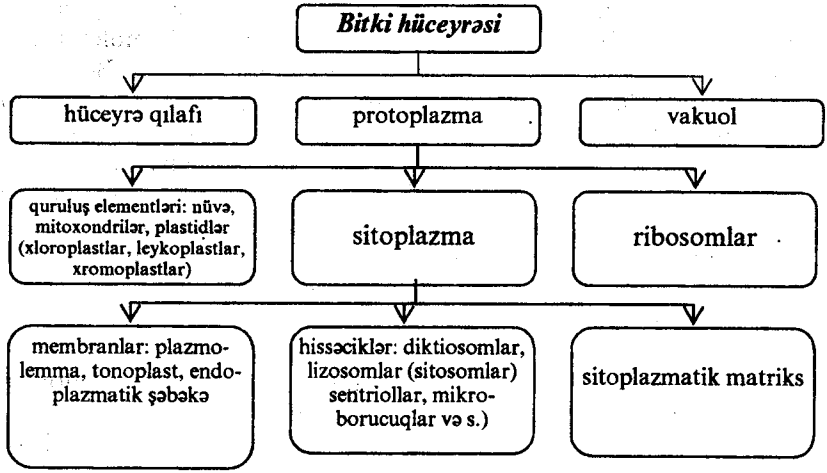
Aparılan tədqiqatlarla müəyyənləşdirildi ki, protoplazma çox

mürəkkəb sistemdir. O, müxtəlif zülallardan, nuklein turşularından, yağlardan, karbohidratlardan, sudan və bir çox kiçikmolekullu üzvi birləşmələrdən və mineral duzlardan təşkil olunmuşdur. Beləliklə də, sulu-duzlu mühitlə sıx əlaqə şəraitində fəaliyyət göstərə bilən spesifik liponukleoproteid kompleksi, protoplazmanın birinci, yaxud da kimyəvi əlaməti hesab edilir. Lakin iş təkcə protoplazmanın spesifik kimyəvi tərkibə malik olmasında deyil, həm də onun quruluş təşkilindən də asılıdır. Bu baxımdan, həm hüceyrənin özünü, həm də onun ayrı-ayrı elementlərinin mürəkkəb tərtibatını yaradan polimer törəmələrinin spesifik xarakteri protoplazmanın ikinci və ya fiziki əlaməti sayıla bilər.

Müasir təsəvvürlərə görə, protoplazma haqqında mövcud olan anlayışlar (onun kolloid sistem olması), ondakı böyükmolekullu komponentlərin fiziki hallarını heç də tamam əks etdirmir. Lakin nə kimyəvi, nə də fiziki əlamət, həm ayrı-ayrılıqda, həm də birlikdə, protoplazma barəsində ümumi anlayış yarada bilmir.

Protoplazmanın üçüncü – bioloji əlaməti hüceyrə sistemində iki tip kimyəvi proseslərin istiqamətcə bir-birinin əksinə, lakin vəhdətdə və fasiləsiz gedişini nəzərdə tutur. Bu proseslərdən biri assimilyasiya, digəri isə dissimilyasiyadır. 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 liponukleo-proteid kompleksi başa düşülməlidir. 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, plastidlər isə sitoplazmanın orqanoidləri kimi nəzərdə tutulmuşdur. Lakin bu quruluş elementlərinin də nüvə kimi, xüsusi genetik aparatı və plazması (matriksləri) olduğundan, onları sitoplazmadan ayırmaq (fərqləndirmək) mümkündür. Ribosomlar isə həm sitoplazmada, həm də hüceyrənin quruluş elementlərində və nüvədə də vardır.



Məlumdur ki, hüceyrə qılafı (divarı) və vakuol ancaq bitki hüceyrəsinə xas olan törəmələrdir. Kimyəvi tərkibinə görə, hüceyrə qılafı (əsas komponent – sellülozadır), protoplazma (əsas komponent – zülaldır) və vakuol (əsas komponent – sudur) bir-birindən fərqlənir.

Ən ibtidai quruluşlu orqanizmlərdə (bakteriyalarda, göy-yaşıl yosunlarda), nüvə membranı olmadığından, nüvə maddəsi protoplazma ilə ya bilavasitə təmasda olur və ya onunla qarışır. Protoplazmanın ayrı-ayrı orqanoidləri bu tip hüceyrələrdə nəzərə çarpmır. Belə orqanizmlərə prokariotlar (yunanca protos – ilk, karion – nıvə deməkdir) deyilir. Formalaşmış nüvəyə və aydın şəkildə ifadə olunan protoplazma orqanoidlərinə malik orqanizmləri isə eukariotlar (yunanca – «eu» yaxşı deməkdir), adlandırırlar.

Protoplazmanın məkanca mürəkkəb təşkili, onun hüceyrədə yüksək dərəcədə biokimyəvi aktivliyini təmin edir.

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.

PROTOPLAZMANIN QURULUŞ ELEMENTLƏRİ

Nüvə və nüvəcik

Bitki hüceyrəsinin ən mühüm orqanoidlərindən (quruluş elementlərindən) biri nüvədir. Nüvə kürəvarı və ya ovalvari yarımşəffaf

törəmədir. Endoplazmatik şəbəkənin elementləri vasitəsilə, nüvə membranı, hüceyrənin digər komponentləri ilə birləşir.

Nüvə aşağıdakı əsas funksiyaları yerinə yetirir: 1) genetik informasiyanın saxlanması; 2)informasiyanın hüceyrədən hüceyrəyə ötürülməsi (nüvənin və hüceyrənin bölünməsi, çoxalma, irsiyyət və s). Bu halda informasiyanın ötürülməsi özündə həmin informasiyanı saxlayan mutləq identik DNT-nin sintezi ilə həyata keçirilir; 3) İnformasion (həm də messencer) RNT-nin sintezi vasitəsilə informasiyanın sitoplazmaya verilməsi.

Qeyd etmək lazımdır ki, informasiyanı daşıyan DNT molekulu nəinki təkcə nüvədə, həmçinin də xloroplastlarda, mitoxondirlərdə və sitoplazmanın hələlik tam öyrənilməmiş bəzi quruluş elementlərində də vardır. Canlı hüceyrələrdə DNT-dən başqa, informasiya daşıyan başqa bir molekul məlum deyildir. Viruslarda bu funksiyanı RNT molekulu yerinə yetirə bilər. 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.

Hüceyrənin nüvəsində, tərkibində DNT olan xromosomlar və RNT olan nüvəcik vardır. Hüceyrə bölünərkən xromosomlar, onlar üçün səciyyəvi olan qalınlaşmış formada («nəqliyyat forması»), interfazada isə «işçi» formasında olur. Nüvədə, xromosomlar əsas rəngləyicilərlə rəngləndikdən sonra kifayət qədər formasız, şişmiş xromatin toplusu şəklində nəzərə çarpır. Xromosomların bu vəziyyəti onların «funksional» forması adlanır.

Xromosomların tərkibi ~35% DNT-dən, ~40% histon adlanan zülaldan, ~12% RNT-dən, ~10% ferment və digər zülallardan, az miqdarda lipidlərdən, polisaxaridlərdən, metal ionlarından və s. ibarətdir.

Xromosomların, xromotin və ya funksional formadan, nəqliyyat formasına keçməsi, hüceyrə nüvəsinin bölünmə prosesinin əvvəlində başa çatır va xromatidlərin superspirallaşması kimi nəzərdə tutulur.

Müasir məlumatlara görə, xromosomlarda DNT ilə zülallar arasında əlaqə, ən kiçikmolekullu RNT olan xromosom RNT-si vasitəsilə həyata keçirilir. Nüvəcik, yüksək dərəcədə sıxlığa malik olan dairəvi törəmədir. Bu da onun tərkibində suyun az olduğunu göstərir. Nüvənin bölünməsi zamanı nüvəcik həll olur və bölünmə qurtardıqdan sonra yenidən xromosomların müəyyən sahəsində meydana çıxır.

Nüvəcikdə 80%-dən çox zülal və 15%-dək RNT (əsasən ribosom RNT-si) vardır. Digər tərəfdən, nüvəcikdə çoxlu miqdarda ribosom

subvahidi, xüsusilə 60S fraksiyası olduğu halda, bütöv ribosomlar azdır. Nüvəcikdə RNT molekulları onların yalnız sitoplazmaya çıxması ərəfəsində toplanır. Bundan başqa, nüvəcik zülalın sintezində və ribosomların əmələ gəlməsində də mühüm rol oynayır. Nüvəcikdə çoxlu miqdarda ribosom zülalı, müxtəlif histonlar və həmçinin də, hüceyrə nüvəsinin digər zülalları sintez olunur.

Mitoxondrilər

Bunlar dairəvi və uzunsov formada olur. Hər birinin eni 0,5-1 mkm, uzunluğu 1-5 mkm arasında dəyişir. Mitoxondrilərin 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. Daxili membran vasitəsilə hüdudlanan sahəyə mitoxondrinin daxili matriksi deyilir. Xarici və daxili membran arasında, həmçinin də, kristlər və borucuqların daxilindəki sahəni isə mitoxondrinin xarici matriksi adlandırırlar. Özünün parametrlərinə görə xarici və daxili membranlar elementar membrana müvafiq gəlir (qalınlığı 7-8 nm).

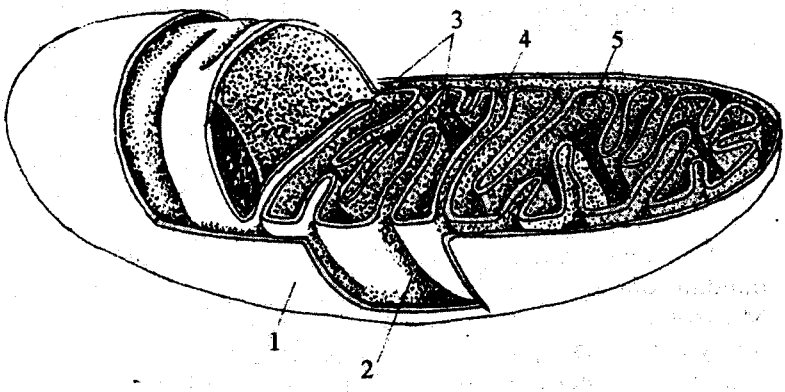
Mitoxondrinin daxili membranının içəriyə doğru olan hissəsinin səthi sıx şəkildə göbələyəbənzər hissəciklərlə örtülür. Bunlara Qrin hissəciyi və ya oksisomlar deyilir (şəkil 3 a, b). Bu hissəcikləri bəzi hallarda mitoxondriləri təcrid edərkən yaranan artefakt[1] hesab edirlər.

Mitoxondrilərin əsas funksiyası, hüceyrənin fəaliyyəti üçün onu enerji ilə təmin etməkdir. Mitoxondrinin daxili membranı ilə bir sıra mühüm bioenergetik reaksiyalar, o cümlədən, ATP-in sintezi, elektronların oksigenə daşınması və s. əlaqədardır. Lakin ATP-in sintezinin göbələyəbənzər hissəciklə, elektronların oksigenə verilməsinin isə membranın oturacağı ilə əlaqələndirilməsinə baxmyaraq, hazırda mitoxondrinin daxili membranının quruluşu barəsində umumqəbul-olunmuş hər hansı təsəvvür hələlik yoxdur.

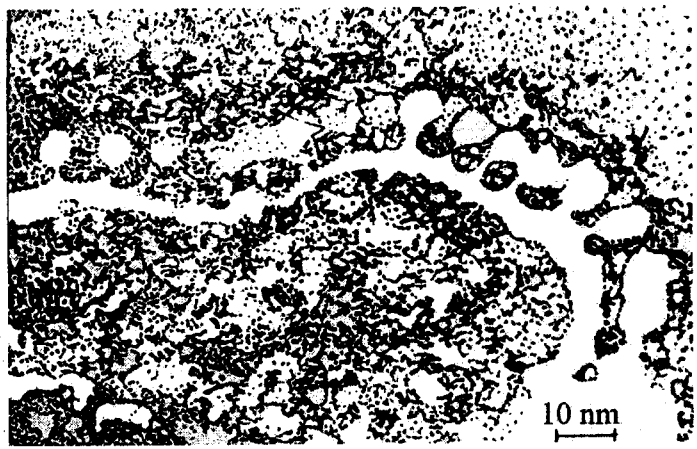
Mitoxondrinin daxili membranından xarici membranı ferment sistemlərinə görə fərqlənir. Xarici membran tək quruluşuna görə yox, funksiyasına əsasən də daxili membrana oxşamır. Belə ki, xarici membran bir sıra maddələr üçün yaxşı kecirici olduğu halda, həmin maddələr daxili membrandan ya heç keçmir, ya da fəal mexanizm vasitəsilə keçir.

---

[1] *Artefakt* - zədələnməmiş hüceyrələrdə olmayan quruluş və birləşmə.



Şəkil 3. a) Mitoxondrinin quruluşu.
1 – xarici membran, 2 – daxili membran, 3 – kristlər,
4 – xarici matriks, 5 – daxili matriks.



Şəkil 3. b) Göbələkvarı hissəciklə örtülmüş krist membranı sahəsinin elektron mikrofotoqrafiyası.

Mitoxondrilərin matriksində tənəffüs substratının kimyəvi çevrilməsi baş verir, lakin bu proseslərdə enerji bilavasitə ayrılmır. Bundan başqa, lipidlərin biosintezi də matriksdə həyata keçirilir. İonların matriksdə toplanması ilə əlaqədar olaraq, mitoxondrilər hüceyrədə, ümumiyyətlə, ionların daşınmasında fəal iştirak edir.

Hüceyrənin nüvəsindən asılı olmayaraq, mitoxondrilər zülal sintez etməyə qabildir, onların matriksində DNT, RNT və ribosomları olan genetik sistemləri vardır.

Mitoxondrilərin yaşama qabiliyyəti bir neçə gün davam edir, bundan sonra onlar bölunmə və ya tumurcuqlanma yolu ilə çoxalır. Mitoxondrilərin nüvədən, endoplazmatik şəbəkədən və həmçinin də hüceyrənin digər quruluş elementlərindən əmələ gəlməsi haqqında olan fikirlər inandırıcı deyildir. Beləliklə də, mitoxondrilər eninə bölünərək, əvvəlcə promitoxondriyə, sonra isə yetkin mitoxondrilərə çevrilir. Cinsiyətli çoxalma zamanı promitoxondrilər yumurta hüceyrəsi vasitəsilə nəslə ötürülür.

Plastidlər

Embrional bitki hüceyrələrində proplastidlər olur. Bu törəmələr, toxumanın tipindən asılı olaraq, rəngsiz leykoplastlara, karotinoidlərin olması hesabına xromoplastlara və ya xlorofil və karotinoidlərin sayəsində xloroplastlara çevrilə bilər. Plastidlərin ən qədim forması xloroplastlardır. Belə hesab edilir ki, xromoplastlar və leykoplastlar xloroplastlardan əmələ gələn ikinci formalardır.

Mitoxondrilər kimi, xloroplastlar da enerjinin çevrilmə mərkəzidir. Onların da ikiqat membranı vardır. Xloroplastların daxili quruluşu, qalınlaşmış ikiqat membran sistemindən – tilakoidlərdən əmələ gəlir. Mitoxondrilərdə olduğu kimi, xloroplastlarda da tilakoidlər, orqanoidin daxili membranından törəyir. İşıq kvantlarının udulmasından başlayaraq enerjinin çevrilməsi xloroplastlarda tilakoid membranında (fotokimyəvi proseslər), biokimyəvi reaksiyalar isə tilakoidlərarası sahədə – stromada və ya xloroplastların matriksində həyata keçirilir. Bu cəhətdən də xloroplastlarla mitoxondrilər arasında oxşarlıq nəzərə çarpır. Tilakoid membranı özündə də funksional kompleksi – kvantosomları birləşdirir. Məlumdur ki, işıq enerjisinin potensial kimyəvi enerjiyə çevrilməsi prosesləri kvantosomlarla əlaqədardır.

Elektron mikroskopunda tilakoidlərin əmələ gətirdiyi törəmələri – qranları aydın görmək olur. Tilakoid membranında xlorofil və ka-

rotinoidlər olduğundan onlar düşən işığı intensiv udur və adətən, işıq mikroskopunda qranlar tünd rəngdə görünür.

Xloroplastların matriksində tərkibində lipidlər və xinonlar olan qlobullara rast gəlinir. Bundan başqa, matriksdə, həmçinin nişasta dənəcikləri də olur («ilk nişasta»).

Qeyd etmək lazımdır ki, xloroplastların həm tilakoidləri, həm də matriksi (stroması) fermentlərlə zəngindir, xloroplast zülallarının 25%-i məhz fermentlərin payına düşür.

Xloroplastların xarici membranının kənar səthi nazik özlü sitoplazma təbəqəsi – peristromiumla örtülmüşdür. Bu təbəqə, görünür, xloroplastların sitoplazmada amöbvarı hərəkətində müəyyən əhəmiyyətə malikdir. Xloroplastlar kimi, leykoplastlar da prolamelyar cisimdən əmələ gəlirlər. Onlarda tilakoidlərin meydana gəlməsi genetik cəhətdən inaktiv (qeyri-fəal) olduğundan, odur ki, nəzərə çarpmır. Tipik leykoplastlarda (amiloplastlar), şəkərlərin daşınma forması – saxaroza, ehtiyat karbohidratlara – nişastaya çevrilir ki, bu da nişasta dənələrinin formalaşması ilə müşayiət olunur.

Plastidlərin digər tipi olan xromoplastlar, xloroplastlardan və ya leykoplastlardan əmələ gəlirlər. Xromoplastların formalaşması zamanı xloroplast tilakoidlərinin dağılması və matriksdə karotinoidlə zəngin qlobulların toplanması müşahidə edilir.

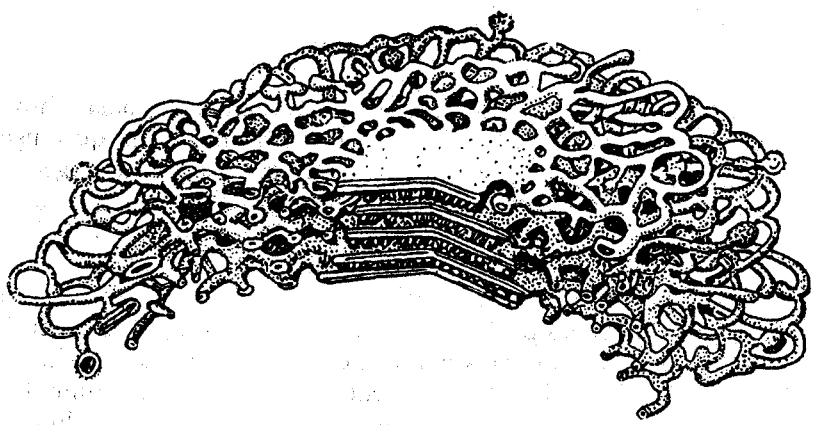
Sitoplazma

Sitoplazma (hüceyrə plazması) 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 zülallar, sitoplazmada gedən 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, sitoplazmanın ən kənar nazik təbəqəsi – ektoplazması hərəkət etmir. Bunlara elektron mikroskopu ilə baxdıqda, bir-birilə və qonşuluqda olan hüceyrələr arasında bir neçə yerdə körpücüklər nəzərə çarpır. Bu cür körpücüklərə plazmodesmalar deyilir. Beləliklə də, plazmodesmalar vasitəsilə, qonşu hüceyrələrin sitoplazması plazmatik membranların köməyilə fasiləsiz sistem əmələ gətirir. Buna da simplast deyilir. Bitki hüceyrəsinin qılafı və hüceyrəarası törəmələri vasitəsilə əmələ gələn

sistemini apoplast adlandırırlar.

Hüceyrələr arasındakı belə fasiləsiz əlaqə, tərkibində qida maddələri olan məhlulların hüceyrələrarası dövranını təmin edir. Digər tərəfdən, plazmodesmaların olması, bitki hüceyrəsində osmotik təzyiqin saxlanmasında da mühüm əhəmiyyətə malikdir.

Sitoplazmanın ən mühüm hissəciklərindən biri diktiosomlardır. Diktiosomlar və ya Holci cisimciyi ikiqat membranla əhatə olunmuş pəncəşəkilli quruluş törəməsi olub, 3-12 diskdən – Holci sisternlərindən əmələ gəlmişdir. Bu sisternlər, yan tərəflərdən çoxlu miqdarda qabarcıqlarla əhatə olunur (şəkil 4). 4-cü şəkildən göründüyü kimi, sisternlər diktiosomun ancaq sekresiya hasil edən tərəfində yaranır və qabarcıqlar əmələ gəldikcə onlar itir. Diktiosomun digər tərəfində (regenerativ) yeni sisternlər yaranır. Həm sisternlərin, həm də onlardan əmələ gələn qabarcıqların membranı elementar membrandan ibarətdir. Sisternlər arasında boruşəkilli törəmələr (kanalcıqlar) aşkar edilir. Diktiosomların diametri 0,2-1,5 mkm-ə çatır. Hüceyrədəki diktiosomların məcmuu (onların sayı bəzən bir neçə minə çatır), Holci kompleksi adlanır.



Şəkil 4. Bitki diktiosomunun fəza qurluşunun modeli (Mollenhauer və Morreyə görə).

Diktiosomların funksiyası, şirə sintez və ifraz etməkdən ibarətdir (məsələn, efir yağları və ya kök üsküyü hüceyrələrindəki selik ifrazı və s). Diktiosomun regenerativ tərəfində yeni sisternlər formalaşanda sekret (şirə) əmələ gəlir. Sisternlər ətrafında qabarcıqlar yarandıqda isə (sekretor tərəfdə), şirə ifraz olunur.

Hüceyrədə nüvənin bölünməsindən sonra, qılafın formalaşması zamanı Holci qabarcıqları hüceyrənin yenicə əmələ gəlmiş sərhədinə toplanır və bir-birilə qarşılaşaraq, hüceyrə qılafının ilk (rüşeym) quruluşunu yaradır, qabarcıqların daxilindəki kütlə isə (turş karbohidratlar), hüceyrə qılafının ilk quruluşu üçün başlanğıc material hesab olunur. Qabarcıqların membranı, endoplazmatik şəbəkənin müəyyən sahəsi ilə birlikdə plazmolemmaya çevrilir. Bitkinin böyümə zonasındakı hüceyrələrdə minlərlə diktiosomlar yığılır.

Diktiosomlar, şübhəsiz ki, bölünmə yolu ilə çoxalır. Diktiosomlar böləndüyü zaman onun sisternləri, nüvənin bölünməsi ilə sinxron şəkildə dağılmır. Diktiosomların yenidən əmələ gəlməsi prosesində, hüceyrədəki endoplazmatik şəbəkə iştirak edir.

Sitoplazmatik hissəciklərə, diametri 18-30 nm olan mikroborucuqlar da aiddir. Adətən, onlar, hüceyrə qılafına paralel halda ektoplazmada plazmolemmadan təxminən 10 nm məsafədə yerləşir. Bu quruluş elementləri, bitki və heyvan hüceyrələrində rast gəlinən qamçıların liflərinə bənzəyir. Hər bir mikroborucuqda, mərkəzi ox ətrafında spiralvarı düzülən 13 fibrilyar tel vardır.

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

Heyvan, həmçinin bir sıra yosun və göbələk hüceyrələrində vətər sapları sentriollardan inkişaf edir.

Sentriollar (bir hüceyrədə ikisi olur), diametri təxminən 70 nm-ə çatan yumaqdan və onun içərisində yerləşən ikispirallı DNT-dən ibarətdir. Onlar hər dəfə nüvə bölündükdə ikiləşir. Lakin bitki hüceyrələrinin əksəriyyətində sentriollar, ümumiyyətlə, olmur. Sentriollar hialoilazma (sitoplazma) ilə əhatə olmuşdur. Onlar ibtidai bitkilərdə və çılpaqtoxumlularda aşkar edilmişdir.

Mikrosomlar – ölçüləri 20-40 nm olan hissəciklərdir. Hazırda belə güman edilir ki, mikrosomlar endoplazmatik şəbəkənin elementlərindən biridir.

Mikrosomlar hüceyrənin nüvəsində əmələ gəlir və oradan sitoplazmaya keçir. Mikrosomlar aşağıdakı tərkib hissələrindən ibarət-

dir: 1) qranullar; 2) membranlar; 3) membranlararası sahədəki kütlə. Xüsusi metodlar vasitəsilə mikrosomlardan qranulyar fraksiyanı – ribosomları ayırmaq mümkündür.

Ribosomlar diametri $15 \cdot 10^{-7} - 35 \cdot 10^{-7}$sm olan sferik törəmələrdir. Hazırda müəyyən edilmişdir ki, ribosom qranullarına nüvədə, mitoxondrilərdə, xloroplastlarda və protoplazmanın endoplazmatik şəbəkəsində rast gəlinir.

Lizosomlar (sitosomlar) dairəvi formalı olub, ölçüləri müxtəlifdir (2 mkm-dək). Onlar birqat membranla əhatə olunmuş və tərkiblərində pH-ı turş sahədə yerləşən fermentlər (turş fosfataza və digər hidrolazalar) vardır.

Lizosomların funksiyası hüceyrədaxili həzm prosesini yerinə yetirməkdir. Bundan başqa, lizosomlar həm də, hüceyrə daxilində sitoplazmanın funksiyasız komponentlərinin parçalanmasında da iştirak edir. Bu halda lizosom membranının olması hesabına «həyat üçün təhlükəli» proseslər sitoplazmanın normal funksiyaedici sahələrindən məkanca ayrılır.

Lizosomlar Holci kompleksindəki qabarcıqlardan inkişaf edə bilir. Bu hissəciklər üçün ferment zülalları ribosomlarda sintez olunur, oradan endoplazmatik şəbəkə vasitəsilə diktiosomlara keçir. Holci kompleksindəki sisternlərdə onlar birləşərək tam lizosom ferment sistemini əmələ gətirir.

Son vaxtlar sitoplazmatik hissəciklərdən peroksisom və qlioksisomlar (mikrocisimciklər) aşkar olmuşdur. De Düv tərəfindən 1965-ci ildə heyvan obyektlərindən alınmış və qranulyar quruluşa malik, qalın membranlı orqanoidlərə peroksisom adı verilmişdir. Bu quruluş elementinin bitki hüceyrələrində olması 1968-ci ildə Tolbert tərəfindən müəyyən edilmişdir. Onlar ölçülərinə əsasən mitoxondrilərə yaxın olur, quruluşlarına görə isə onlardan fərqlənir.

Peroksisomlar diametri 0,5-1,0 mkm olan qabarcıq şəkilli törəmələr olub, birqat membranla əhatə olunur.

Peroksisomların əsas funksiyası «fototənəffüs» prosesində iştirak etməkdir. Məlumdur ki, fototənəffüs zamanı qlikol turşusunun oksidləşməsi baş verir. Bu tənəffusun, adi tənəffüslə bilavasitə əlaqəsi yoxdur. Birhüceyrəli yosunlarda hələlik peroksisomlar aşkar edilməmiş, lakin onlarda da qlikol turşusunun oksidləşməsi həyata keçirilir.

Peroksisomlar, sitoplazmada endoplazmatik şəbəkə (retikulum) ilə əlaqədardır. Bitkilərin meristem və diferensiasiya zonasındakı hüceyrələri peroksisomlarla daha zəngindir. Bu hüceyrələrdə peroksi-

somların miqdarı, mitoxondrilərinkinin 30-35%-i qədər olur və protoplazmadakı zülalların ümumi miqdarının təxminən 1-1,5%-ni peroksisomlar təşkil edir

Qlioksisomlar – yağlarla zəngin olan toxumların cücərməsinin ilk dövrlərində böyük sürətlə sintez olunan orqanoidlərdir. Onların hüceyrədəki funksiyası, ilk növbədə, yağ turşularının şəkərlərə çevrilməsində iştirak etmələridir.

Qlioksisomlar da peroksisomlar kimi endoplazmatik şəbəkə ilə sıx əlaqədar olub, birqat membranla əhatələnir.

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; tənəffüs, oksidləşdirici fosforlaşma, fotosintez, nuklein turşularının, zülalların, yağ turşularının, steroidlərin, polisaxaridlərin və s. n biosintezi gedir. Protoplazmanın quruluşsuz hissəsi katalitik funksiya daşımır, ancaq qanın plazması kimi, əsas etibarilə, bufer rolunu oynayır. Son zamanlar müəyyən edilmişdir ki, qlikoliz prosesi də məhz membranla əlaqədardır. Beləliklə də, membranlar hüceyrə üçün nəinki təkcə arakəsmə rolunu oynayır, onlar həm də, maddələr mübadiləsinin getməsi üçün başlıca mərkəz hesab edilir. Nəhayət, membran autoreproduksiya funksiyasına da malikdir. İrsi məlumatların verilməsi zamanı, matriks üzərində nuklein turşularının funksiyası ilə əlaqədar sintetik proseslər də membranda həyata keçirilir. Buradan aydın olur ki, membran, bioloji quruluşun ən sadə formasıdır və burada metabolizmin katalitik prosesləri ilə biosintez və reproduksiya prosesləri müəyyən bir vəhdət təşkil edir. Bu nöqteyi-nəzərdən membran hüceyrədə çox mühüm inteqrativ (ümumiləşdirici) rol oynayır. Membranın inteqrativ funksiyası aşağıdakı sistemlərlə əlaqədardır: 1) enerjinin yarandığı; 2) nəqliyyat; 3) autoreproduksiya.

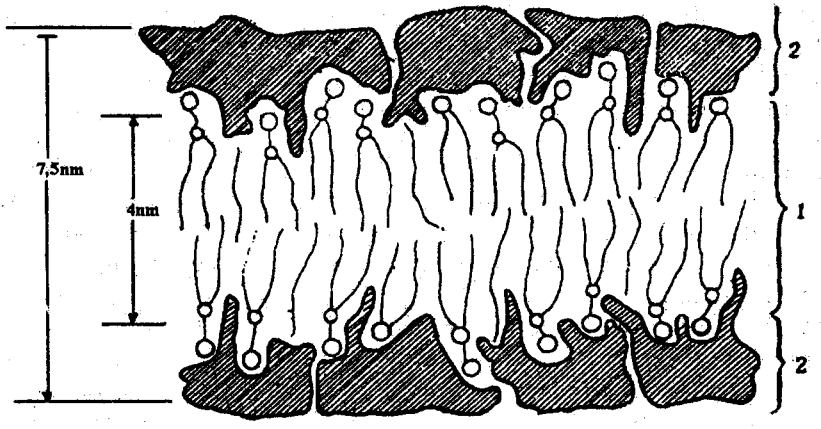
Təcrid olunmuş orqanoidlər üzərində müşahidələr göstərir ki, hər üç sistem arasında sıx əlaqə və qarşılıqlı təsir mövcuddur. Belə ki, sistemlərdən birinin fəallığı, digərlərindən asılıdır.

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

Membranların dinamikliyi haqda mövcud təsəvvürlərə müvafiq olaraq, mitoxondri və plastidlərin membranından başqa, qalan

membranların bir-birinə qarşılıqlı çevrilməsini qəbul etmək olar. Membranlar, zülallar və lipidlərdən təşkil olunmuşdur. Neytral yağlara (triasilqliserinlər) nadir hallarda membranda rast gəlinir. Burada ən çox nəzərə çarpan diasilqliserinlərdir (fosfatidilxolin, fosfatidilinozit və s).

Elektron mikroskopunda bütün membranlar üçtəbəqəli törəmə kimi görünür: iki tünd hidrofil təbəqə arasında açıq rəngli təbəqə yerləşir. Bu cür «elementar membranın» ümumi qalınlığı 6-10 nm-ə bərabərdir (şəkil 5).



Şəkil 5. Elementar membranın quruluş modeli.
1 – lipid təbəqə; 2 – zülal təbəqələr.

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 membranın təşkilində fibrilyar və ya qlobulyar zülalların iştirakı məsələsi hələlik tam aydınlaşdırılmamışdır. Optiki fırlanma dispersiyasının ölçülməsi və infraqırmızı spektroskopiya metodunun köməyilə, membranda qırışıq təbəqəli quruluş tipinə məx-

sus zülallar aşkar edilməmişdir, əksinə α-spirallı zülalların olması müəyyən edilmişdir.

Elementar membranlar yarımkeçirici xassəyə malikdir. Membranın xüsusiyyətlərindən biri də, qırıldığı yerdə yenidən qapanmasıdır. Protoplazma, həm xaricdən – qılaf (hüceyrə divarı), həm də mərkəzi vakuol tərəfdən membranla (müvafiq olaraq plazmalemma və tonoplast) məhdudlanır. Əgər hüceyrədə bir neçə vakuol varsa, onlardan hər biri tonoplastla protoplazmadan məhdudlana bilir.

Elektron mikroskopunda plazmalemma və tonoplast üçtəbəqəli törəmə kimi görünür, başqa sözlə, onlardan hər biri elementar membran tiplidir. Lakin plazmalemma və tonoplast keçiriciliklərinə görə fərqlənir. Bu da onların quruluşları arasındakı müxtəlifliklə əlaqədardır.

Sitoplazma membranlarına endoplazmatik şəbəkə də aiddir. Endoplazmatik şəbəkə, elementar membranla əhatə olunmuş sisternlər sistemindən ibarətdir. Endoplazmatik şəbəkənin membranları sitoplazmaya keçir.

Endoplazmatik şəbəkənin boşluğunu əmələ gətirən iki elementar membran bir-birilə elə birləşə bilir ki, aralarında boşluq qalmır, bəzən isə boşluq daha da böyüyərək qovuqcuğa çevrilir, yaxud uzanıb kanalcıqlar əmələ gətirir. Endoplazmatik şəbəkədəki membranlar nüvə membranı, bir sıra hallarda isə plazmalemma ilə əlaqədə olur. Qonşu hüceyrələr arasında mövcud olan körpücüklər – plazmadesmalar, endoplazmatik şəbəkənin kanalcıqlarından əmələ gəlir.

Endoplazmatik şəbəkə membranlarında az miqdarda RNT-nin olması haqda müəyyən faktlar əldə edilmişdir. Bu cür RNT özünün nukleotid tərkibinə görə digər tip RNT-lərdən fərqlənir.

Endoplazmatik şəbəkənin daxili boşluğu passiv diffuziyada və maddələrin fəal daşınmasında mühüm rol oynayır. Endoplazmatik şəbəkənin membranları, adətən, ribosomlarla sıx örtülü olur.

Endoplazmatik şəbəkə membranlarına hüceyrə nüvəsinin membranı da aid edilir. Hüceyrənin bölünməsi başa çatdıqdan sonra, endoplazmatik şəbəkənin membranı nüvə ətrafında qapanaraq, yeni nüvə membranı əmələ gətirir, lakin endoplazmatik şəbəkə ilə əlaqəsini itirmir. Beləliklə də, nüvə membranı, iki elementar membrandan təşkil olunmuş ikiqat membrandır. Nüvə membranında elektron mikroskopu altında iri məsamələr görünür. Onların diametri 30-100 nm, sayları isə təxminən bir nüvə üçün 1000-dir. Bu cəhətdən nüvə membranı digər membranlardan fərqlənir. Məsamələrin diametri kifayət qədər böyükdür, ondan makromolekullar, hətta ribosomlar

da asanlıqla keçə bilər.

Protoplazmanın ən mühüm xüsusiyyətlərindən biri də hərəkət etmək qabiliyətidir. Belə xassə nəinki təkcə protoplazmaya, həm də onun ayrı-ayrı quruluş elementlərinə də (nüvə, plastidlər, mitoxondrilər) aiddir. Bu proses ilk dəfə ingilis botaniki Robert Broun, sonralar isə V. Pfeffer, N. Kamiya və b. tədqiqatçılar tərəfindən ətraflı öyrənilmişdir.

XX əsrin 30-cu illərində müəyyən edildi ki, protoplazmanın hərəkəti, hüceyrənin həyat fəaliyyəti ilə sıx surətdə, ilk növbədə isə oksigenli tənəffüslə əlaqədardır. Sonralar öyrənildi ki, müxtəlif metabolik zəhərlərin təsirindən protoplazmanın hərəkəti dayanır, lakin böyüməni tezləşdirən maddələrin təsirindən isə bu hərəkət daha da güclənir. X.S. Koştoyants protoplazmanın hərəkəti prosesini, ondakı zülal molekullarında sulfhidril qruplarının (-SH) vəziyyəti ilə əlaqələndirirdi. Bu prosesin bütövlükdə hüceyrənin həyat fəaliyyətindəki rolu hələlik tam aydınlaşdırılmamışdır.

Protoplazmadakı quru maddənin ⅔ hissəsi zülallar və onların birləşmələrindən ibarətdir. Protoplazmada zülalların çox hissəsi digər üzvi birləşmələrlə əlaqədə olur (lipoproteidlər, nukleoproteidlər, qlukoproteidlər, xromoproteidlər və s).

Zülallarla yanaşı, protoplazmada quru maddənin təxminən 1/5 hissəsini lipofil maddələr (lipidlər, fosfatidlər və s.) təşkil edir.

Canlı bitki protoplazmasında suyun miqdarı orta hesabla 75-85%, vakuolda isə 98%-ə qədər ola bilər.

Bitkilərdə suyun rolu, hər şeydən əvvəl, onun fiziki-kimyəvi xüsusiyyətləri ilə təyin olunur. Suyun mühüm xassələrindən biri onun molekulunun polyarlığıdır (qütblüyüdür). Polyarlıq su molekulunda hidrogen və oksigenin eloktronlarının simmetrik yerləşməməsi, bununla da müsbət və mənfi yüklərin qeyri-bərabər paylanması hesabına meydana çıxır. Nəticədə su molekulu dipol əmələ gətirir.

Hidratlaşma hadisəsi – suyun müxtəlif ionlara, molekullara, kolloid mitsellərinə birləşməsi də, onun polyarlığı ilə əlaqədardır. Protoplazmanın mühüm xassələrindən olan özlülük isə bilavasitə hidratlaşmadan asılıdır.

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

A.M. Alekseyev ion və molekulları hidratlaşdıran suyu «osmotik

birləşmiş», mitselləri hidratlaşdıranı isə «kolloid birləşmiş» su adlandırır. Suyun bu formaları bir sıra xassələrinə əsasən, ilk növbədə, kimyəvi aktivliyinə görə bir-birindən fərqlənir.

Hüceyrədə zülallar ən yüksək hidratlaşma qabiliyətinə malikdir. Zülal molekulları suyu udduqda şişir. Suyun zulallar tərəfindən udulması prosesinə kationlar, anionlar, pH və s. böyük təsir göstərir. Belə təsir, ilk növbədə, suyun dielektrik sabitinin dəyişməsi ilə əlaqədardır. Elektrolitlər, polyar radikalların polyarizasiyasına təsir etdiyindən, həmin radikalların su dipolu ilə qarşılıqlı əlaqəsi də dəyişir.

Suyun hərəkətliliyi, aktivliyi, onun hüceyrədəki vəziyyəti ilə bilavasitə əlaqədardır. Bu baxımdan bitki fiziologiyasında «sərbəst» və «birləşmiş» su fraksiyalarının olması qəbul edilmişdir. Birləşmiş su dedikdə, bu və ya digər qüvvə ilə protoplazmanın kolloidləri, həmçinin də osmotik fəal maddələr tərəfindən saxlanılan su fraksiyası nəzərdə tutulur. Son illərdə aparılan tədqiqatlar göstərir ki, hüceyrədə birləşmiş suyun ayrı-ayrı formaları, həmçinin də birləşmiş su ilə sərbəst su fraksiyaları arasında kəskin sədd çəkmək doğru deyildir. Belə ki, mahiyyətcə hüceyrədə olan suyun hamısı, onun qılafının, protoplazmanın və vakuoldakı şirənin komponentləri ilə birləşmiş vəziyyətdə olur. Lakin suyun həmin komponentlərlə birləşmə xarakteri (rabitənin möhkəmlyi) və forması müxtəlifdir ki, bu da hüceyrənin tərkibinə daxil olan kimyəvi birləşmələrin xüsusiyyətlərindən və onların qarşılıqlı təsirlərindən asılıdır. Beləliklə, protoplazma kimyəvi tərkibinə, miqdarına və digər xassələrinə görə bir-birindən fərqlənən birləşmələrin olduqca mürəkkəb heterogen sistemindən ibarətdir.

Məlumdur ki, zülallar suda həqiqi məhlullar əmələ gətirmirlər, onlar ancaq kolloid vəziyyətdə olur.

Dispers fazanın (paylanan maddənin), dispers mühitdə (məsələn, suda) paylanmasından asılı olaraq «dispers sistemləri» üç tipə bölürlər. 1) Məhlullar; 2) kolloidlər; 3) suspenziyalar. Məhlullarda dispers fazanın molekulları və ya ayrı-ayrı ionları dispers mühitdə paylanır. Suspenziyalarda isə dispers fazanın hissəcikləri o qədər böyük olur ki, onlar dispers mühitdə tədricən çökür. Kolloid məhlullarda, suspenziyalardan fərqli olaraq, dispers faza hissəciklərinin orta ölçüsü 1-200 nm-ə çatır.

Əvvəllərə nisbətən hazırda protoplazmaya, onun yüksək dərəcədə heterogenliyinə görə, yalnız kolloid məhlul kimi baxılmır.

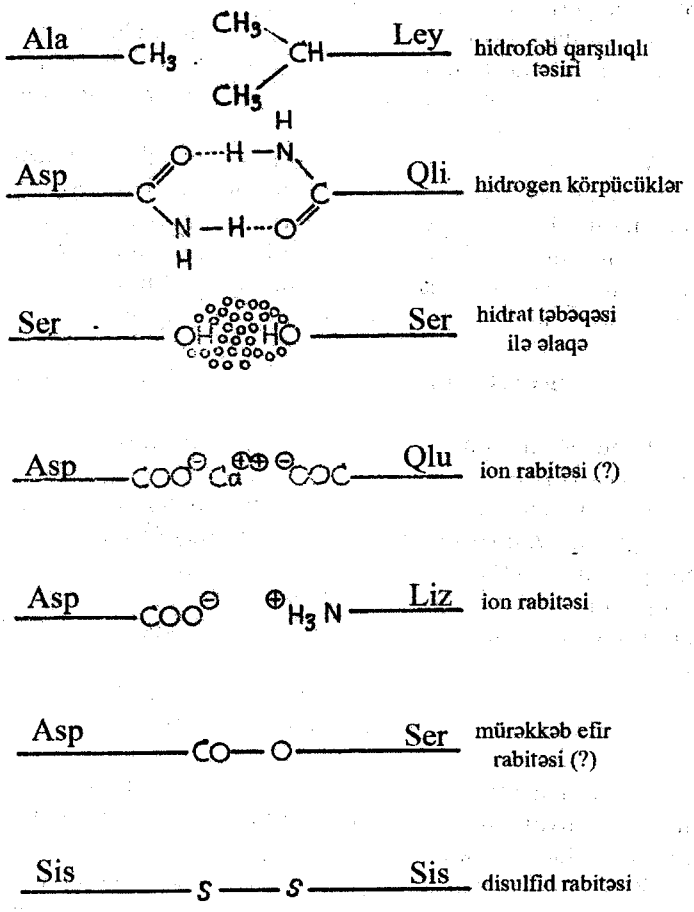
Kolloid məhlullar da iki qrupa bölünür: a) liofob; b) liofil. Əgər dispers mühiti sudan ibarətdirsə, bu halda müvafiq olaraq «hidrofob» və «hidrofil» terminləri işlədilir. Liofob (hidrofob) kolloid məh-

lullarda, dispers mühitin və dispers fazanın hissəcikləri bir-birini itələdikləri halda, liofil (hidrofil) sistemlərdə onlar bir-birini cəzb edir. Bundan başqa, liofil (hidrofil) kolloidlər solvatlaşma (hidratlaşma) sayəsində daha da sabitləşir. Zülalların kolloidləri hidrofildir. Zülalların ümumi elektrik yükü bir qayda olaraq mənfi olduğundan, onlar kationlar vasitəsilə neytrallaşır. Bunlardan çoxvalentli kationlar, məsələn, Al^{3+} xususilə effektivdir. Hidrofob kolloidlərdə isə elektrik yükünün itirilməsi fazaların ayrılması (çöküntünün əmələ gəlməsi, koaqulyasiya) ilə müşayiət olunur. Lakin hidrofil kolloidlərdə elektrik yükünün itirilməsi, fazaların tamamilə ayrılmasına gətirib çıxarmır. Bu zaman yalnız hidrat təbəqəsinin ölçüləri kiçilir. Polyar qruplar elektrik yüklərini itirmədiklərindən, hidrogen rabitələri də hidrofil kolloidlərdə saxlanmış olur. Zülal kolloidlərinin koaqulyasiyası üçün suçəkən vasitələrdən, məsələn, spirtdən, asetondan və ya neytral duzların (məsələn, $(NH_4)_2SO_4$) qatı məhlullarından istifadə olunur. Bu maddələrin molekulları hidrat təbəqəsi əmələ gətirdiklərindən onlar suyu zülallardan çəkir.

Qeyd edilən vəziyyətlərdə kolloid maye xassəsinə malik olub «zol» formalıdır. Hidrofil zollar «gel» vəziyyətinə də keçməyə qabildir (məsələn, jelatin). Bu halda onların quruluşu daha möhkəmdir. Hidrofil zollarda su molekullarının bir hissəsi dispers faza hissəcikləri ilə birləşmiş halda, digər hissəsi isə «sərbəst su» formasında olub, dispers faza hissəcikləri arasında yerini dəyişə bilir. Gellərdə su, birləşmiş formada olub, dispers fazası hissəciklərinin qarşılıqlı təsirindən əmələ gələn üçölçülü şəbəkəli quruluşun daxilində yerləşir. Bu sahəni bəzən «Birləşdirici nöqtələr» də adlandırırlar. Həmin nöqtələrin təbiəti hələlik qəti müəyyənləşdirilməmişdir. Birləşdirici nöqtələrin əmələ gəlməsində hidrogen rabitələri və vandervaals qüvvələri, bəzi hallarda isə hətta disulfid rabitələri də iştirak edir (şəkil 6).

Sitoplazma matriksində zülalların quruluşca ən çox qlobulyar olmalarına baxmayaraq, protoplazmada geləbənzər quruluşların olduğu da muəyyən edilmişdir. Güman edilir ki, protoplazmada geləmələgəlmə prosesi qlobulyar zülalların denaturatlaşmasından əvvəl baş verir. Bununla əlaqədar olaraq, fərz edilir ki, protoplazmada gelin formalaşmasını asanlaşdıran fibrilyar quruluş elementləri vardır. Frey-Vissilinq qeyd edir ki, belə quruluş elementləri, qlobulyar zülalların birləşdirici nöqtələr vasitəsilə bir-birilə birləşib uzun zəncirlər, beləliklə də, üçölçülü şəbəkəli quruluş əmələ gətirmələri hesabına yarana bilər. Zülal molekullarında birləşdirici nöqtələr olduqca labildir, onlar fasiləsiz itir və yenidən yaranır. Bununla da, protoplaz-

maya maye xassəsi verirlər.



Şəkil 6. Polipeptid molekullarının yan zəncirləri arasında mümkün olan rabitə tipləri.

Vakuollar

Bitki hüceyrələrinin protoplazması, heyvanınkına nisbətən su ilə daha zəngin olur. Bununla əlaqədar olaraq yaşıl bitkilərdə vakuolyar aparat güclü inkişaf etmişdir. Cavan hüceyrələrin sitoplazmasında

vahid (və ya mərkəzi) vakuol olmur, onlarda yalnız endoplazmatik şəbəkədə yerləşən kiçik sisternlər vardır.

Vakuollar sitoplazmadan tonoplast vasitəsilə ayrılır. Vakuolda maddələr mübadiləsinin müxtəlif məhsulları toplana bilər. Yetkin hüceyrələrdə mərkəzi vakuol çox böyük olub, hüceyrənin ümumi həcminin 70-90%-i qədərdir.

Vakuolda hüceyrə şirəsi çox qatı olduğundan o hüceyrənin əsas osmotik aparatı sayılır və turqor təzyiqinin, bitkilərin su rejiminin tənzim olunmasında mühüm əhəmiyyyəti vardır.

İndiki mülahizələrə görə, vakuollar yalnız hüceyrədə olan vakuollardan və ya hər hansı membranla əhatə olunmuş boşluqdan, məsələn, Holci qovuqcuqlarından və s. əmələ gələ bilər.

PROTOPLAZMANIN FİZİKİ XASSƏLƏRİ

Protoplazmanın fiziki xassələri, onun quruluşu və kolloidal-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 puaza = 1 q. sm^{-1} san^{-1}

1 santi puaza= 10^{-2} puaza

Kolloid məhlulların özlülüyü, onu adi məhlullardan, həmçinin də molekulyar və ion-dispers məhlullarından fərqləndirən bir sıra xüsusiyyətlərə malikdir.

Kolloid məhlulların özülülük əmsalı sabit qiymətdə olmur, belə ki, o, axının sürət qradiyenti artan hallarda, azalır, başqa sözlə, kolloid məhlullar Puazeyl qanununa tabe olmur.

$$\upsilon = \frac{\pi r^4 p}{8\eta l}$$

burada: υ – mayenin kapillyardan axma sürəti – sm-·san^{-1};

r – kapillyarın sm-lə radiusu;

l – kapillyarın sm-lə uzunluğu;

p – axmanın dinalarla quvvəsi;

η – özlülük əmsalı – q·sm^{-1} san^{-1};

Kolloid məhlullar üçün xarakterik cəhət odur ki, onlarda sürət qradiyenti, P – qüvvəsi ilə düz mütənasib şəkildə deyil, daha tez yüksəlir. Lakin sürət qradiyenti müəyyən həddə çatdıqda özlülük əmsalı daha dəyişmir və mayeyə təsir edən qüvvə ilə onun yaratdığı yerdəyişmə arasındakı asılılıq xətti xarakter alır.

Hidrofil kolloidlərin xüsusiyyətlərindəki ikinci anomaliya odur ki, onların özlülüyü həqiqi məhlulların özlülüyündən fərqli olaraq get-gedə artır.

Özlülük, protoplazmanın funksional və patoloji halının ən mühüm fiziki-kimyəvi göstəricilərindən biridir. Bir sıra əlamətlər, protoplazmanın aşağı özlülüyə və yüksək hərəkətlilik qabiliyyətinə malik maye olması haqdakı təsəvvürlərə uyğun gəlmir. Protoplazmada suyun çox olmasına baxmayaraq, o su ilə qarışmır. Bunun səbəbi bir tərəfdən, suyun protoplazmadakı xüsusi halı, digər tərəfdən isə protoplazmanın özünün quruluş xüsusiyyətləri ola bilər. 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 olmasını göstərir. Protoplazmada quruluş özlülüyünün mövcud olmasını bir sıra təcrübi faktlar sübut edir. Məsələn, yarpaq hüceyrələrindəki xloroplastların ilk dəfə sentrifuqada fırladıldıqda getdiyi yola sərf olunan vaxt, onun əks istiqamətdə getdiyi yola sərf olunan vaxtdan xeyli çox olur. Protoplazma orqanoidləri sentrifuqada ikinci dəfə fırladıldıqda yerlərini daha tez dəyişdirir. Bu isə sitoplazmadaxili quruluşun pozulması ilə əlaqədardır. Sitoplazmadaxili quruluşu protoplazmanın ikiqat şüasındırma qabiliyətinə görə də müəyyən etmək olar.

Quruluş özlülüyü, protoplazmanın sabit xassəsi deyil, hüceyrənin qocalması zamanı o artır. Protoplazmanın quruluş özlülüyünə fiziki-kimyəvi amillər (temperatur, pH və s.) güclü təsir edir.

Müxtəlif qıcıqlandırıcıların təsiri ilə sitoplazmada və nüvədə bir sıra dəyişikliklər baş verir. Bunu «paranekrotik» vəziyyət adlandırırlar. Bu vəziyyətdə, kolloidlərin dispersiyalılığı və hidratlaşma dərəcəsi azalır, vakuollaşma artır, elektrolitlərin adsorbsiyası zəifləyir və s.

Yuxarıda qeyd edilənlərdən aydın olur ki, protoplazmada eyni zamanda və bir-birinin əksinə olan iki xassə – olduqca yüksək hərəkətlilik və quruluş möhkəmliyi vəhdət təşkil edir.

Protoplazmanın polimer komponentlərinin bir sıra amillərin (mexaniki, kimyəvi və s.) təsiri ilə aqreqat hallarını dəyişdirmək xas-

səsinə «t i k s o t r o p i y a» deyilir. Tiksotropiya hadisəsi tütün yarpağında mozaika əmələ gətirən virusların məhlulunda, hüceyrənin protoplazmasında və s.-də müşahidə olunur. Tiksotropiya hadisəsi, hüceyrənin bölünməsi zamanı daha yaxşı nəzərə çarpır.

Səth hüceyrələrinin energetik xarakteristikasının göstəricilərindən biri də səthi gərilmədir. Səthi gərilmə dedikdə maye ilə onun buxarının ayrıldığı sahədə sərbəst enerjinin artığı nəzərdə tutulur. Bu cür enerji artığı mayenin səth təqəsindəki molekulyar qüvvələrin tarazlaşmaması sayəsində meydana çıxa bilər.

Hüceyrələrin əksəriyyətinin səthi gərilməsi çox az olur. Səthi gərilmə dina/sm və ya erq/sm^2-lə ölçülür.

Diffuziya və osmos

Maddələrin hüceyrəyə daxil olması (inflax) və ya hüceyrədən xaricə çıxması (efflax) proseslərində diffuziya və osmos böyük rol oynayır. Məlumdur ki, protoplazmanı təşkil edən maddələrin hissəcikləri müəyyən kinetik enerjiyə malik olurlar ki, bu da onların fasiləsiz hərəkət etmələrinə imkan verir.

Dispersiya olunmuş maddənin sistemin bir tərəfindən digər tərəfinə doğru yerdəyişməsinə «diffuziya» deyilir. Diffuziya prosesi, diffuziya olunan maddənin fəallığından, temperaturdan, mühitin özlülüyündən və s. asılıdır. Elektrolitlər içərisəndə ən yüksək diffuziyya qabiliyyətinə H+ və OH$^-$ ionları malikdir. Qeyri-elektrolitlər qrupunda isə diffuziyanın sürəti, molekulun kütləsi və ölçüləri ilə tərs mütənasibdir.

Fikin birinci qanunu

Fik, diffuziya prosesinə miqdari cəhətdən baxan ilk tədqiqatçılardandır. Miqdari analizlər aparılarkən, məhlulda olan hər hansı «c» maddəsinin qatılığını bilmək mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Fərz edək ki, bu maddənin qatılığı sistemin bir yerində digər yerdəkinə nisbətən azdır. Bu halda maddənin molekulları, qatılıq çox olan yerdən qatılıq az olan yerə doğru hərəkət edirlər, başqa sözlə, molekulların hərəkəti qatılıq qradiyenti istiqamətində həyata keçirilir. Maddələrin qatılıq qradiyenti üzrə hərəkətinin, istilik axınındakı hərəkətlə oxşar olmasına əsaslanaraq Fik belə nəticəyə gəldi ki, diffuziya zamanı hərəkətverici quvvə qatılıq qradiyentidir *(dc/dx)*. Fik Qanununa görə diffuziyanın sürəti *(dm/dt)*, qatılıq qradiyenti (dc/dx) və

diffuziyanın həyata keçirildiyi səthin sahəsi (s) ilə düz mütənasibdir, yəni:

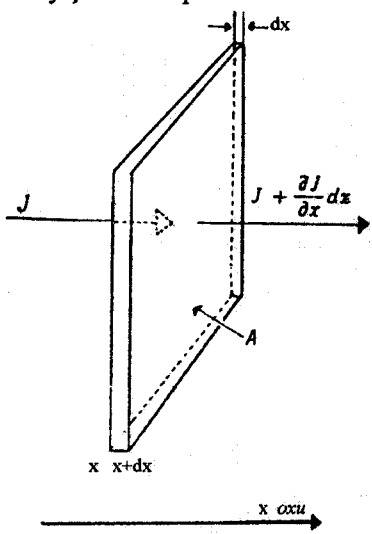
$$\frac{dm}{dt} = Ds\frac{dc}{dx} \text{ və ya } J = -D\frac{dc}{dx}$$

Burada D – diffuziya əmsalıdır (sm²/s.).

Sistemdə maddənin ümumi axını qatılıq az olan tərəfə doğru olduğundan odur ki, tənlikdə mənfi işarəsi yazılır.

Kəsilməzlik tənliyi və Fikin ikinci qanunu

Yuxarıda göstərildiyi kimi, məhlullarda sərbəst diffuziya həll olmuş maddələrin hüceyrə və toxumalarda hərəkətində mühüm rol oynayır. Bu prosesi daha ətraflı izah etmək üçün maddənin sistemdəki qatılığının zamandan və məsafədən asıllılığını bilmək lazımdır. Bu cür zaman-məkan nisbətini, öyrənilən proses üçün kəsilməzlik anlayışını tətbiq etməklə asanlıqla müəyyənləşdirmək mümkündür.



Şəkil 7. Kəsilməzlik tənliyinin həndəsi izahı.

Tutaq ki, hər hansı maddənin axını (J və ya $\frac{dm}{dt}$), «X» oxuna perpendikulyar yerləşən sahəni vahid zaman ərzində kəsib keçir. Ümumi halda belə qəbul etmək olar ki, J axını, «X» oxu boyunca vəziyyətdən asılı olaraq dəyişilə bilər. Bundan başqa, axının (J) getdiyi istiqamətdə qalınlığı dx və sahəsi A olan elementar həcmin olmasını da fərz edək (şəkil7). Əgər «X» nöqtəsində A sahəsindən keçən axın J-ə bərabərdirsə, onda x+dx nöqtəsində axın J + (dJ / dx) dx-ə bərabər olacaqdır (dJ/dx, x-oxu istiqamətində axının qradiyentidir). Təsəvvür etdyimiz elementar həcmdə (Adx) vahid zamanda toplanan maddənin miqdarı, sadəcə olaraq, vahid zamanda həcmə daxil olan maddənin miqdarı ilə, həcmdən çıxan maddənin

miqdarı arasındakı fərqə bərabərdir. $\left[JA-(J+\frac{dJ}{dx}dx)A\right]$. Bu fərqi, maddənin qatılığının zamana görə dəyişməsinin $\left(\frac{dc}{dt}\right)$, elementar həcmə (Adx) hasili kimi də yazmaq olar. Hər iki göstərilən fərqi bərabərləşdirməklə aşağıdakı ifadəni alırıq.

$$JA-\left(J+\frac{dJ}{dx}dx\right)A=\frac{dc}{dt}\cdot dxA$$

$$JA-JA-\frac{dJ\cdot dx\cdot A}{dx}=\frac{dc}{dt}\cdot Adx$$

Tənlyin sol tərəfindəki iki JA ifadəsi bir-birini qarşılıqlı ixtisar edir. Qalan ifadələri (sağ və soldakı) Adx-ə bölsək, kəsilməzlik tənliyi adlanan tənliyi alarıq. Yəni:

$$-\frac{dJA}{Adx}=\frac{dc}{dt}\frac{Adx}{Adx}$$

$$-\frac{dJ}{dx}=\frac{dc}{dt}$$

Bu tənlik göstərir ki, hər hansı bir maddənin axını, vəziyyətdən asılı olaraq dəyişilirsə, onun qatılığı müəyyən müddətdə sistemin müvafiq yerində ya artacaq, ya da azalacaqdır.

Fikin birinci qanununu, kəsilməzlik tənliyində yazsaq, onda Fikin ikinci qanunu alınar.

$$\frac{dc}{dt}=D\frac{d^2c}{dx^2}$$

Bu tənlik həll olan maddənin qatılığının vəziyyətdən və zamandan asılı olaraq diffuziya nəticəsində dəyişməsini göstərir.

Həll olan maddə molekullarının diffuziya vasitəsilə getdiyi məsafə, diffuziya əmsalı və diffuziyanın getməsinə sərf olunan zamanın hasilinin kvadrat kökü ilə duz mütənasibdir. Yəni:

$$S^2=4Dt \quad \text{və ya} \quad S=\sqrt{4Dt}$$

Buradan aydın olur ki, diffuziyaya sərf olunan vaxt, molekulların keçdiyi yolun kvadratına mütənasib şəkildə artır. Sonuncu bərabərlik diffuziya prosesinin əsas xassələrini xarakterizə edən çox mühüm nisbətdir. Bu nisbətin mahiyyətini daha yaxşı başa düşmək üçün aşağıda bir neçə misal göstərilir.

Məlumdur ki, kiçik ionların və molekulların sulu məhlulda diffuziya əmsalı (D), təxminən 10^{-5} sm^2/s-ə bərabərdir. Buradan da, yarpaq hüceyrələrinin en kəsiyinə bərabər olan məsafə (50 mkm) üçün, diffuziyaya sərf olunan vaxtı hesablamaq olar.

$$t = \frac{S^2}{4D} = (50 \cdot 10^{-4})^2 : 4 \cdot 10^{-5} \text{ və ya } 0{,}6 \text{ s}$$

Əgər, həmin maddənin 1m məsafəyə diffuziyasına sərf olunan vaxtı hesablamaq lazım gələrsə, onda aşağıdakı kimi alınar:

$$(100 \text{ sm})^2 : 4 \cdot 10^{-5} = 2{,}5 \cdot 10^8 \text{s və ya } 8 \text{ il}$$

Bu misallardan aydın olur ki, diffuziya hüceyrədaxili məsafələr üçün kifayət qədər sürətli olduğu halda, böyük məsafələr üçün olduqca ləng gedən bir prosesdir.

Əgər diffuziya olunan maddə, hərəkət yolunda həlledici və həll olan maddə üçün müxtəlif keçiriciliyə malik arakəsməyə rast gəlirsə, bu halda sistemdə maddənin hərəkət xarakteri kəskin dəyişərək mürəkkəbləşər. Bu onunla əlaqədardır ki, müxtəlif qatılıqdakı məhlullarda həlledicinin hissəcikləri bir-birindən fərqli sərbəst enerjiyə, başqa sözlə, müxtəlif fəallığa malik olur. Məhlulun qatılığı artdıqca, həlledicinin hissəciklərinin fəallığı azalır və əksinə olur.

Bir-birilə yarımkeçirici arakəsmə ilə ayrılan iki məhlulun olduğu sistemdə osmos hadisəsi meydana çıxır. Osmotik hadisələrin mahiyyəti hələlik qəti aydınlaşdırılmamışdır. Osmos, həll olan maddənin molekullarının qarışıq istilik hərəkətinin nəticəsi və belə hərəkət hesabına molekulların onlar üçün keçirici olmayan arakəsməyə zərbələrilə əlaqədardır. Yarımkeçirici arakəsmədən (membrandan) asanlıqla keçən maddə molekulları osmotik (kinetik) təzyiq yaratmır.

Təmiz həlledici hissəciklərinin məhluldakına nisbətən yüksək fəallığını dəf etmək və bununla da, onların hər iki istiqamətdə (həlledici məhlul) hərəkət sürətlərini bərabərləşdirmək üçün lazım olan təzyiq, məhlulun osmotik təzyiqinə ekvivalentdir.

Su ilə yarımkeçirici arakəsmə vasitəsilə ayrılan hər hansı maddənin sulu məhlulunun osmotik təzyiqi, məhlulun vahid həcmindəki maddənin miqdarına mütənasibdir və maddənin xassələrindən, molekulların böyüklüyündən və s.-dən çox az asılıdır.

Osmotik təzyiqləri bir-birinə bərabər olan məhlullar izotonik, çox olanlar aza nisbətən hipertonik, əksinə isə hipotonikdir.

Məhlulların osmotik təzyiqini Vant-Hoff tənliyi ilə təyin etmək olar.

$$\pi = icRT$$

burada: i – Vant-Hoff əmsalı və ya izotonik əmsal olub, həll olan maddə molekullarının dissosiasiya dərəcəsini, c – məhlulun qatılığını, R – qaz sabitini, T – mütləq temperaturu ifadə edir.

Osmotik təzyiqi müəyən etmək üçün, məhlulların donma nöqtəsindən istifadə olunur. Belə ki, müvafiq şəraitlərdə təmiz su 0°C-də donur. Suya əlavə olunan hər maddənin q-Mol-a miqdarı məhlulun donma temperaturunu 1,86°C aşağı salır. Bu qiymət məhlulun krioskopik sabiti adlanır.

Məlumdur ki, canlı hüceyrə ətraf mühitlə heç vaxt tam tarazlıq halında olmur. Molekulların plazmatik membrandan fasiləsiz hərəkəti hüceyrə daxilində maddələrin qatılığının artıb-azalmasına, bu isə hüceyrə kütləsinin osmotik təzyiqinin dəyişməsinə səbəb olur.

Hüceyrənin keçiriciliyi

Bitkilər, açıq dinamik sitem olduqlarından, onların normal funksiyası, ancaq mühitin biotik və abiotik amillərilə fasiləsiz surətdə qarşılıqlı təsir olduqda mümkündür.

Keçiricilik dedikdə, maddələrin hüceyrəyə daxil olması, onların ayrı-ayrı komponentlər arasında paylanması, orada toplanması və hüceyrədən xaricə çıxması prosesləri arasında nisbəti müəyyən edən fiziki-kimyəvi xassələrin məcmuu başa düşülür. Bitki hüceyrəsinə daxil olan və ondan xaric olunan molekulların hərəkət sürəti, onların plazmalemmadan diffuziya yolu ilə keçmələri nəticəsində azalır. Plazmalemmadan keçdikdən sonra məhlullar hüceyrə daxilində, həm duffuziya vasitəsilə, həm də protoplazmanın hərəkəti sayəsində tezliklə paylana bilir.

Elektrik yükünə malik olmayan molekulların hüceyrəyə və ondan kənar mühitə diffuziyası üçün hərəkətverici qüvvə plazmalemmadakı qatılıqlar qradiyentidir (qatılıqlar fərqi). Plazmalemmada və

ya istənilən membranda qatılıqlar qradiyentinin həqiqi qiyməti məlum olmadığından, onun təxmini orta qiyməti götürülür.

$$\frac{dc}{dx} \approx \frac{\Delta c}{\Delta x} = \frac{c_i - c_0}{\Delta x}$$

burada: c_0 – maddənin hüceyrədənkənar qatılığı (ingiliscə – outside sözünün ilk hərfi), c_i – həmin maddənin sitoplazmadakı qatılığı (ingiliscə inside), x – plazmalemmanın qalınlığıdır.

Kanada alimi C.Deynti göstərir ki, membran yaxınlığında qarışmayan maye təbəqəsinin olması hesabına, membranın hər iki tərəfində qatılıqların effektiv fərqi, bir qədər qeyri-müəyyən kəmiyyət kimi nəzərə çarpır (şəkil 8). Buna görə də, yuxarıdakı bərabərliyə düzəliş əmsalı daxil edilməlidir. Bu əmsal, paylanma əmsalı («K») kimi məlumdur və o, membranda həll olan maddənin qatılığının, həmin maddənin hüceyrə membranından kənardakı qatılığına olan nisbətini ifadə edir (Ci/C_0).

$$\frac{dc}{dx} = k\frac{c_i - c_0}{\Delta x},$$

Beləliklə, paylanma əmsalından istifadə etməklə, Fikin birinci qanununu aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$\frac{dm}{dt}\frac{1}{s} = Dk\frac{C_0 - C_i}{\Delta x}$$

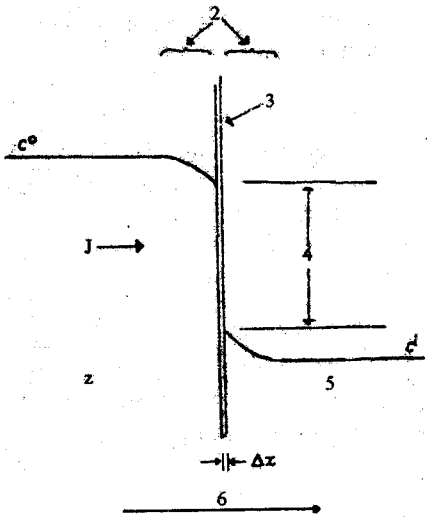
burada: S – hüceyrə membranının sahəsidir ki, burada da maddənin diffuzyası baş verir, *dm/dt* – maddənin vahid səthə görə diffuziya sürətidir. Qeyd etmək lazımdır ki, maddə hüceyrəyə daxil olduqda *dm/dt* müsbət, əksinə isə mənfi qiymət alır.

Membrandan keçən maddənin miqdarını müəyyən etmək üçün $Dk/\Delta x$ nisbətinin qiymətini bilmək lazımdır. Bu kəmiyyət, keçiricilik əmsalı («P») adlanır. Keçiricilik əmsalını nəzərə almaqla yuxarıdakı bərabərliyi aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$\frac{dm}{dt} = Ps(c_0 - c_1)$$

Aparılan təcrübələrdən alınan faktlar göstərir ki, molekulların plazmatik membrandan keçməsi zamanı rast gəldikləri real müqavimət, membranın lipid təbəqəsi deyil, su və lipid fazalarının sərhədidir.

Müəyyən edilmişdir ki, müxtəlif maddələrin hüceyrəyə daxil olma sürəti, həmin maddələrin molekullarının sulu məhlullarda əmələ gətirdikləri hidrogen rabitələrinin miqdarı ilə tərs mütənasibdir.



Şəkil 8. Hərəkətsiz təbəqənin membran yaxınlığında həll olmuş maddənin qatılığına təsiri: 1 – membranın xarici tərəfindəki mühit; 2 – hərəkətsiz təbəqələr; 3 – membran; 4 – qatılıqlar fərqi (qradiyenti); 5 – membranın daxili tərəfindəki mühit; 6 –X oxu.

Hüceyrənin anionlar üçün keçiriciliyi, duzların dissosiasiya dərəcəsi azaldıqca artır. Beləliklə də, ionun elektrik yükü çox olduqda, onun hüceyrəyə daxil olması da çətinləşir. Bundan başqa, ionların hidratlaşma dərəcəsinin artması da, onların hüceyrəyə keçməsinə mane olur.

Xarici mühit amillərinin (temperatur, işıq və s.) dəyişməsi də, ayrı-ayrı elementlərin hüceyrəyə daxil olmasına təsir göstərir, məsələn, K^+ arpa bitkisi tərəfindən, suyun udulma tezliyindən xeyli artıq sürətlə udulduğu halda, SO_4^{2-} ondan 2-3 dəfə yavaş udulur.

Müxtəlif ionların hüceyrəyə daxil olması duzların qatılığından da asılıdır. Belə ki, köklər tərəfindən udulan ionların mütləq miqdarı bəzən durulaşdırılmış məhlullarda qatı məhlullardakına nisbətən xeyli çoxdur.

Yuxarıda qeyd edilənlərdən aydın olur ki, hüceyrənin keçiriciliyi mürəkkəb prosesdir və o, protoplazmanın aktiv həyat fəaliyyətini sübut edən meyarlardan biridir.

HÜCEYRƏNİN KOMPARTMENTALLIĞI

Müasir elmi-tədqiqat işləri göstərir ki, heterogenlik prinsipi, nəinki təkcə protoplazmanın quruluş-morfoloji və funksional təşkilinin əsasını müəyyən edir, bu həm də protoplazmadakı metabolitlərə və katalitik mexanizmlərə də aid edilə bilər. Təcrübə yolu ilə müəyyən edilmişdir ki, canlı sistemlərdə metabolik proseslərin zaman və məkan etibarilə yüksək dərəcədə mütəşəkkilliyi, protoplazmadakı differensiasiya etmiş, yaxud ixtisaslaşmış və bir-birindən tərkiblərindəki kimyəvi birləşmələrin fəallıq dərəcəsinə görə fərqlənən sahələrin olması ilə əlaqədardır. Belə sahələr «k o m p a r t m e n t l ə r» adlanır.

Protoplazmanın kompartmentlərə bölünməsinə isə «kompartmentləşmə» deyilir.

Hüceyrənin kompartmentallığı haqqında əsas məlumatı, metabolik proseslərin kinetikasını öyrənməklə əldə etmək mümkündür. Hüceyrənin ayrı-ayrı kompartmentlərə bölünməsi, öz növbəsində, metabolik fondların (pulların) olması anlayışını da müəyyənləşdirir.

Metabolik fond (pul) dedikdə, istənilən metabolitin hüceyrədəki ehtiyatı nəzərdə tutulur. Metabolik fondun hüceyrəyə, toxumaya, orqana və ya bütöv bitkiyə, mənsub olmasından asılı olaraq həmin fondu hüceyrənin, toxumanın, orqanın və s.-nin fondu adlandırırlar.

Bəzən metabolitin molekulları hüceyrədə məkanca elə qaydada paylanır ki, həmin molekullardan istənilən biokimyəvi prosesdə istifadə oluna bilir. Buna bərabərimkanlı metabolik fond deyilir.

Metabolik fondların kompartmentallığının ən sadə formasına, məsələn, maddənin «sərbəst zonada» və həm də hüceyrənin fəal zonasında olduğu vaxt rast gəlinir. Birinci yarımfondu nisbətən asanlıqla təyin etmək mümkündür, çünki sərbəst zonadan maddələrin çıxması sadə diffuziya ilə həyata keçir. Lakin hüceyrənin fəal zonasında yerləşən metaboliti ayırmaq çətin olur.

Kompartmentallıq anlayışının bitkilərin fiziologiyası və biokimyası üçün çox böyük əhəmiyyəti vardır, belə ki, o hüceyrədə metabolitin ümumi miqdarını müəyyən etməyin hələ kifayət olmadığını göstərir. Bu baxımdan, hüceyrədə hər bir metabolitin malik olduğu yarımfondun həcmini də bilmək lazımdır.

Şərti olaraq hər hansı metabolitin (W) kompartmentləşmə dərəcəsini $W_{(r)}$ kimi yazsaq, onda həmin metabolitin hüceyrədəki ümumi fondunu aşağıdakı düsturla ifadə etmək olar:

$$W^{(n)} = \sum_{i=1}^{n} W_i ,$$

burada: W_i – həmin metabolitin ayrı-ayrı yarımfondlarının cəmidir. Məsələn, $Al^{(3)}$, alaninin hüceyrədə 3 yarımfondunun olduğunu göstərir.

Kompartmentallıq anlayışı maddələrin bitkilərdə daşınması mexanizminin öyrənilməsində mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Bu cür kompartmentallığı tədqiq etmək üçün əsas metod metabolitlərin «sərbəst zonadan» çıxmasının kinetikasının öyrənilməsidir. Son zamanlar, karbohidratların polimer formalarının ehtiyat halında toplanmasının öyrənilməsində kompartmentləşmənin olması müəyyən edilmişdir. Aydın olmuşdur ki, şəkər qamışında saxaroza, toplan-

mazdan qabaq əvvəlcə hüceyrə qılafındakı sərbəst zonada hidroliz olunur, sonra sitoplazmatik kompartmentdə onun fosforlu birləşməsi sintez olunur, nəhayət saxaroza – fosfat yenidən hidroliz olunur və saxarozaya çevrilməklə vakuola keçib, orada toplanır.

Metabolik fondların kompartmentallığı, hüceyrədə fermentlərlə onların substratlarının birbaşa təmasda olmasına imkan vermir və maddələrin hüceyrədaxili daşınma sistemləri ilə sıx əlaqə yaradır. Digər tərəfdən kompartmentallıq, hüceyrədə eyni substrata ehtiyacı olan müxtəlif biokimyəvi sistemlər arasında rəqabəti də zəiflədir (məsələn, ATP-in iştirakı ilə gedən reaksiyalar) və fermentlərin hüceyrədə fəaliyyətinin tənzim olunmasında (əks rabitə prinsipi üzrə) əsas rol oynayır.

II FƏSİL

METABOLİK PROSESLƏRİN ENERGETİKASI VƏ DİNAMİKASI

CANLI SİSTEMLƏRİN TERMODİNAMİKASI

Canlı orqanizmlərin mövcud olması və onlarda gedən bütün həyati hadisələr, «canlı orqanizm – xarici mühit», sistemindəki enerji balansının dəyişilməsi ilə sıx əlaqədardır. Buna görə də, termodinamik metodlar biologiyada geniş istifadə olunur. Termodinamika enerji, onun xassələri və bir haldan digər hala çevrilməsindən bəhs edən elmdir. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, cansız sistemlərin termodinamikasının bilavasitə biokimyəvi proseslərə tətbiqi, bəzən ciddi səhvlərlə nəticələnir. Ona görə ki, cansız sistemlərdən fərqli olaraq, canlı sistemlərdə fiziki və kimyəvi qanunlar və qanunauyğunluqlar spesifik xüsusiyyətə malikdir.

Çoxlu sayda hissəciklərdən ibarət olan hər hansı cisim, maddi obyekt termodinamiki sistem adlanır. Sistemin ölçüləri onu əmələ gətirən hissəciklərdən xeyli böyük olur.

Termodinamika onları əhatə edən mühitlə qarşılıqlı təsir xarakterinə görə fərqlənən üç tip sistemi nəzərdə tutur: 1) təcrid edilmiş sistemlər (ətraf mühitlə nə enerji, nə də maddələr mübadiləsi etmir); 2) qapalı sistemlər (ətraf mühitlə yalnız enerji mübadiləsi edir); 3) açıq sistemlər (ətraf mühitlə həm enerji, həm də maddələr mübadiləsi edir).

Termodinamik nöqteyi-nəzərdən canlı orqanizmlər açıq sistemlərə aiddir.

Sistemlərin fiziki və kimyəvi xassələrini bütövlükdə termodinamiki funksiyalar: temperatur, təzyiq, həcm, enerji, entropiya və s. ilə ifadə etmək olar. Sistemdəki mikrohissəciklərin miqdarından və kütləsindən asılı olan termodinamiki funksiyalar, ekstensiv funksiyalar və ya tutum amilləri (həcm, enerji, entropiya) adlanır. Sistemdəki hissəciklərin sayından və kütləsindən asılı olmayan termodinamiki parametrlərə intensiv parametrlər və ya potensial amillər deyilir (təzyiq, temperatur, entropiyanın dəyişilmə sürəti).

Sistemin işgörmə qabiliyyətini xarakterizə edən ölçüyə, onun enerjisi deyilir. Enerjini şərti olaraq intensivlik amili ilə ekstensivlik amilinin (potensial ilə tutum amilinin) hasili kimi təyin etmək olar.

Məsələn, mexaniki enerji – PV (P – təzyiq, V – həcm), istilik – TS (T – temperatur, S – entropiya), kimyəvi enerji μ m (μ – kimyəvi potensial, m – kütlə), elektrik enerjisi EJ (E – gərginlik, J – cərəyan şiddəti).

Termodinamikanın birinci qanunu. «Sistemin gördüyu iş, sistemə verilən istilik miqdarı ilə onun daxili enerjisinin dəyişilməsi arasındakı fərqə bərabərdir». Beləliklə, termodinamikanın birinci qanunu, miqdarı şəkildə enerjinin saxlanması qanununu əks etdirir:

$$\Delta A = \Delta Q - \Delta U$$

burada: ΔA – sistemin gördüyü iş;

ΔQ – sistemə verilən istiliyin miqdarı;

ΔU – sistemin daxili enerjisinin dəyişilməsi.

Birinci qanundan belə nəticə çıxır ki, iş ya sistemin daxili enerjisinin dəyişilməsi (U_1-dən U_2-dək $U_2-U_1=\Delta U$), ya da sistemə kənardan verilən istilik (ΔQ) hesabına görülə bilər. Canlı sistemlərdə iş, kənardan verilən istiliyə görə yox, sistemin daxili enerjisinin müxtəlif növ biokimyəvi proseslərdə çevrilməsi və ya entropiya amilinin dəyişilməsi (ΔS) sayəsində görülə bilər.

Termodinamikanın birinci qanunu, proseslərin getməsi istiqaməti haqqında heç bir göstəriş vermir. Bu barədə məlumatı, termodinamikanın ikinci qanunu vasitəsilə almaq olar.

Termodinamikanın ikinci qanunu. Bir enerji növünün işə və ya digər enerji növlərinə çevrilməsinin qanunauyğunluqlarını müəyyən edir, təbiətdə proseslərin getməsi istiqamətini göstərir və beləliklə də, müxtəlif termodinamiki sistemlərin işgörmə qabiliyyətlərini qiymətləndirməyə imkan verir. Bu qanuna görə: «hər iki sistemdə və ya onları əhatə edən mühitdə eyni zamanda dəyişiklik olmazsa, istiliyin soyuq sistemdən isti sistemə keçməsi mümkün olmur». Bu müddəanın mənası ona əsaslanır ki, istilik soyuq cisimdən, daha soyuq cismə, maddələr isə qatılıq çox olan yerdən, az olan yerə öz axımı ilə (spontan) keçə bilir, başqa sözlə, qradiyent üzrə hərəkət edir.

Riyazi qaydada qradiyent vektordur, yəni təkcə qiymətilə yox, istiqamətilə də, xarakterizə olunan funksiyadır. Sistemin hər hansı parametrinin qradiyenti, onun bir-birindən müəyyən məsafədə yerləşmiş iki nöqtəsi arasındakı fərqlə təyin edilir.

Canlı sistemlərdə çoxlu miqdarda qradiyentlər – osmotik, qatılıq, elektrik və s. mövcuddur. Hüceyrə məhv olduqda ondakı qradiyentlər də itir. Termodinamikanın ikinci qanunu ilə əlaqədar entropiya, sərbəst enerji, qradiyent və s. anlayışlar barədə aşağıda məlu-

mat verilir:

Enerjinin deqradasiyasını (səpələnməsini) göstərən ölçüyə entropiya (S) deyilir, yaxud entropiya sistemin nizamlılıq ölçüsüdür. Belə ki, entropiyanın azalması, sistemdə nizamlılığın yüksəlməsini, çoxalması isə aşağı düşməsini göstərir. Termodinamikanın ikinci qanununun riyazi ifadəsi aşağıdakı kimi yazılır:

$$dS = \frac{dQ}{T} \geq 0$$

Bu düsturdan aydın olur ki, qapalı sistemlərdə entropiya ya dəyişilmir (dönən proseslərdə), ya da artır (dönməyən proseslərdə).

Entropiya və qradiyent bir-biri ilə sıx əlaqədardır. Belə ki, dönməyən proseslərdə qradiyent azaldıqda, entropiya artır.

Canlı orqanizmlərdə kimyəvi, elektrik və mexaniki enerji, əsas enerji növləri olsalar da onlarda faydalı iş əmsalı 100%-lə gedən proseslər müşahidə edilmir. Bu, bioloji proseslərin dönməzliyi ilə izah olunur. Buna görə də, enerjinin tamamilə işə çevrilən hissəsini də müəyyənləşdirmək lazımdır. Prosesin dönməzliyi, başqa sözlə, entropiyanın qiyməti nə qədər böyük olarsa, onda enerjinin işə çevrilən hissəsi də bir o qədər azalmış olur. Termodinamikanın birinci və ikinci qanunlarına görə:

$$dF = dU - TdS \text{ və ya } dU = dF + TdS$$

kimi yazmaq olar. Bu düsturdan aydın olur ki, sərbəst və yaxud da tamamilə işə çevrilə bilən enerji (F), sistemin daxili enerjisi (U) ilə entropiya amilinin (TS) fərqinə bərabərdir.

Yuxarıda qeyd edilən bərabərlik, sistemdə sabit həcmdə, dəyişən təzyiq şəraitində gedən reaksiyalar üçün doğrudur. Bioloji proseslər isə sabit təzyiq və dəyişən həcm şəraitində getdiyindən bərabərliyə daxili enerji funksiyası yox, entalpiya funksiyası daxil edilir:

$$dH = dG + TdS$$

burada: H – entalpiya (kimyəvi enerjinin istiliyə çevrilən hissəsi), G – sərbəst entalpiya və ya Qibbs sərbəst enerjisidir. Enerji və entalpiya bir-birilə aşağıdakı kimi əlaqədardır:

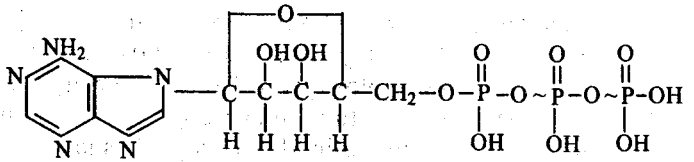
$$dH = dU + pdV; \quad dG = dF + pdV,$$

burada: pdV – sistemin həcminin dəyişilməsi zamanı görülən işin

miqdarı; dH – hər hansı kimyəvi reaksiyada sistemin istilik tutumunun dəyişilməsini göstərir. Reaksiya, dH-ın mənfi qiymətlərində ekzotermik, müsbət qiymətlərində isə – endotermik olur. Qibbs sərbəst enerjisi (dG) reaksiyaların hərəkətverici qüvvəsidir, onun müsbət qiymətində reaksiya enderqonik, mənfidə isə ekzerqonikdir. Beləliklə də, dG – sabit temperatur və təzyiq şəraitində sərbəst enerjinin (dF) dəyişilməsi və ya termodinamiki potensialdır.

Qeyd etmək lazımdır ki, dG kəmiyyəti, dF-dən fərqlənir. Belə ki, dF – sabit həcm və temperatur şəraitində sistemin sərbəst enerjisinin dəyişməsidir.

Biologiyada zəngin «enerjili rabitələr» və ya «makroerqik rabitələr» termini çox geniş yayılmışdır. Belə rabitələrə makroerqik birləşmələr deyilən maddələr malik olur. Bu maddələrdən orqanizm üçün ən mühümü adenozintrifosfor turşusudur (ATP).



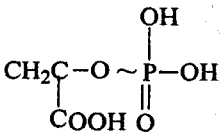
(I) (II) (III)

Göründüyü kimi, ATP üzvi adenin əsasından (I), ribozadan (II) və üç fosfor turşusunun qalığından (III) ibarətdir. Burada pirofosfat qrupları makroerqik rabitələrlə (~) birləşmişdir. Makroerqik rabitənin enerjisi dedikdə, söhbət bu rabitədə toplanmış enerjinin termokimyəvi təyinindən yox, ATP molekulunun hidroliz olunması reaksiyasında əmələ gələn sərbəst enerjidən gedir.

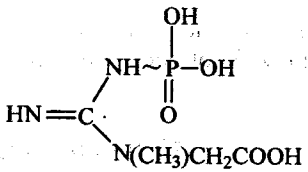
$$ATP + H_2O \rightarrow ADP + H_3PO_4$$

Bu reaksiyada fosfat qrupunun suya keçməsi nəticəsində 7,0-8,5 kkal/mol sərbəst enerji ayrılır.

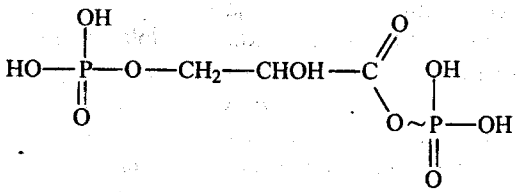
Canlı orqanizmlərdə ATP-dən başqa, makroerqik fosfat rabitəsi olan bir sıra digər birləşmələr də vardır. Bunlardan fosfoenolpiroüzüm turşusunu, kreatinfosfatı, difosfoqliserin turşusunu və s.-nı göstərmək olar.



fosfoenolpiroüzüm turşusu

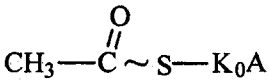


kreatinfosfat

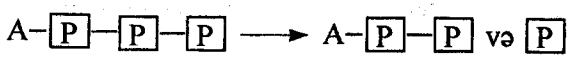


difosfoqliserin turşusu

Fosforlu rabitədən başqa, canlı hüceyrələrdə termodinamiki cəhətdən yüksək potensiallı rabitənin ikinci tipi makroerqik tioefir rabitəsidir. Belə rabitəli birləşmələrdən ən mühümü asetil-koenzim A-dır (asetil—K_0A).



Qeyd etmək lazımdır ki, «makroerqik birləşmə» və ya «makroerqik rabitə» anlayışlarını, kimyəvi birləşmələrdəki adi rabitə enerjisi ilə (məsələn, C-C; S-H; P-O və s.) qarışdırmaq olmaz. Məlumdur ki, kimyada rabitə enerjisi dedikdə, molekulda atomlar arasındakı rabitələrin qarışmasına sərf olunan işin qiyməti başa düşülür. Lakin ATP və digər makroerqik rabitəli birləşmələrdə isə iş aşağıdakı prosesi aparmaqdan ibarət deyildir.



ATP ADP P

Belə prosesin getməsi üçün çox böyük miqdarda enerji sərf etmək lazım gələrdi (50-100 kkal/mol). Beləliklə də aydın olur ki, ATP-də toplanan enerji, partlayıcı maddələrdə olduğu kimi dərhal ayrılmağa məqam gözləyən enerji deyildir. Burada əsas məsələ, fosfat qrupu-

nun ATP-dən suya verilməsi prosesindən ibarətdir. Buna görə də, ATP kifayət qədər davamlı (stabil), kimyəvi birləşmə hesab olunur.

BİOLOJİ PROSESLƏRİN KİNETİKASI

Kinetika, kimyəvi proseslərin mexanizmini və onların zamandan asılı olaraq gedişinin (sürətinin), qanunauyğunluqlarını öyrənir. Orqanizmin hüceyrə və toxumalarında maddələrin çevrilmə sürəti həyati proseslərin normal gedişinin tənzim edilməsində əsas rol oynayır. Canlı orqanizmdə maddələr mübadiləsi çox mürəkkəb və bir-birilə əlaqədar olan reaksiyalar sistemi əmələ gətirir. Bunlardan: ardıcıl, paralel, tsiklik və s. reaksiya tiplərini göstərmək olar. Orqanizmdə reaksiyaların getmə sürəti əsasən katalizatorların – fermentlərin iştirakından, ingibitorlardan, həmçinin reaksiyaların getdiyi sahənin quruluş xüsusiyətindən asılıdır.

Reaksiyaların tipləri. Hər bir elementar reaksiya, başlanğıc (ilk) hissəciklərin çoxlu sayda təkrar çevrilmələrindən ibarət olur.

Əgər elementar aktda gedən reaksiyada bir, iki və ya üç hissəcik iştirak edirsə, onda bu cür reaksiya müvafiq olaraq, monomolekulyar, bimolekulyar və ya trimolekulyar adlanır.

Kimyəvi reaksiyaların sürəti, bir başlanğıc maddənin qatılığından asılıdırsa, buna «birinci tərtibli» reaksiya deyilir, məsələn,

$$A \xrightarrow{k_1} P_1,$$

onda: $$\frac{dP_1}{dt} = k_1[A]\,[A] = [A_0]e^{-k_1 t}$$

buradan da $\frac{dP_1}{dt} = k_1[A_0]e^{-k_1 t}$ yazmaq olar. Bu tənlikdə $\frac{dP_1}{dt}$ reaksiyanın sürəti, A_0 – başlanğıc maddənin ilk qatılığı, [A] – maddənin t zamandakı qatılığı, k_1 – reaksiya sabiti.

Bimolekulyar reaksiyalar üçün aşağıdakı tənliyi yazmaq mümkündür:

$$A + B \xrightarrow{K_2} P_2; \quad \frac{dP_2}{dt} = K_2[A]\cdot[B]$$

burada: [A] və [B] – reaksiyaya girən maddələrin qatılığıdır. Bu halda reaksiyanın sürəti iki maddənin qatılıqları hasili ilə təyin edilir. Bu cür reaksiyalara «ikinci tərtibli» reaksiyalar deyilir.

Fizioloji proseslərdə iştirak edən bir çox reaksiyaların sürəti sabitdir və reaksiyaya girən maddələrin qatılıqlarından asılı deyildir. Yəni:

$$\frac{dc}{dt} = k_0$$

Belə reaksiyalara sıfır tərtibli reaksiyalar deyilir. Sıfır tərtibə, bir elementar reaksiya yox, yalnız reaksiyalar sistemi malik ola bilər. Beləliklə də, əgər canlı hüceyrədə hər hansı reaksiya sıfır tərtiblidirsə, deməli, o ən azı iki mərhələdə gedir.

$$A \xrightarrow{k_1} B \xrightarrow{k_2} C$$

Canlı sistemlərdə bir sıra maddələr, bir-birilə paralel gedən reaksiyalara da daxil ola bilər. Məsələn, qlükoza ya qlikolitik yolla oksidləşdikdən sonra Krebs tsiklinə keçir, yaxud da o, heksozomonofosfat tsiklinə daxil olur. Ümumi halda paralel gedən reaksiyaları aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$A \begin{cases} \xrightarrow{k_1} B \\ \xrightarrow{k_2} C \end{cases} \quad \frac{dB}{dt} = K_1 A; \quad \frac{dC}{dt} = K_2 A; \quad \frac{B}{C} = \frac{K_1}{K_2}$$

Deməli, əgər birinci tərtibli iki reaksiya eyni zamanda gedirsə, onlardan hər birində çevrilən maddələrin miqdarının bir-birinə olan nisbəti, bu reaksiyaların sürət sabitlərinin nisbəti kimidir. Əgər paralel gedən reaksiyalardan biri sıfır tərtiblidirsə, o zaman birinci tərtibli reaksiya həlledici əhəmiyyətli olacaqdır.

Reaksiyaların dönənliyi. Sistemdə gedən $A+B \rightleftarrows C+D$ kimyəvi reaksiyası, kütlələrin təsiri qanununa tabe olur.

$$\frac{|C| \cdot |D|}{|A| \cdot |B|} = \frac{K_1}{K_{-1}} = K$$

burada: [A], [B] və s. maddələrin tarazlıq halında ($\Delta G=0$) olan qatılığıdır, K – sabiti maddələrin tarazlıq halında qatılıqlarının nisbətini əks etdirir. Qeyd etmək lazımdır ki, «K» və «ΔG» bir-birilə aşağıdakı

tənlikdəki kimi əlaqədardır:

$$\Delta G^0 = -RT\,ln\,K,$$

burada: ΔG° – sərbəst entalpiyanın (GΔ) standart şəraitlərdə (25°C, 1atm, pH=O, substratların ilk qatılığı 1 M olduqda) dəyişməsini göstərir. Əgər K>1 olarsa, onda 1nK müsbət, ΔG^0 isə mənfi qiymət alır. Bu onu göstərir ki, standart şəraitlərdə A+B $\rightleftarrows$ C+D reaksiyası, soldan sağa doğru gedir. Lakin reaksiyalar hüceyrədə standart şəraitdə getmədiyindən (xüsusilə maddələrin qatılığı 1M olmur), onların istiqaməti ΔG^0-ın qiymətilə yox, ΔG-ninki ilə təyin edilir. Məsələn,

$$\Delta G = \Delta G^0 + RT\ln\frac{[\gamma]\cdot[\delta]}{[\alpha]\cdot[\beta]},$$

burada: [α], [β] və s. faktiki olaraq, A, B və s. maddələrin ilk qatılığıdır. Beləliklə, K=1 olan hallarda, reaksiyada iştirak edən maddələrin ilk qatılıqlarından asılı olaraq kütlələrin təsiri qanununa müvafiq şəkildə reaksiya dönən ola bilər. Qeyd edək ki, K-nın ən az və ən çox qiymətlərində bioloji sistemlərdə reaksiyalar praktiki dönən deyildir.

REAKSİLALARIN AKTİVLƏŞMƏ ENERJİSİ VƏ KATALİZ

Termodinamikanın köməyilə bu və ya digər reaksiyanın yalnız energetik imkanını müəyyən etmək olar, lakin həmin reaksiyanın həqiqi getməsini təyin etmək mümkün deyil. Məsələn, H_2 və O_2 arasındakı reaksiya ekzerqonik olmasına baxmayaraq özbaşına (spontan) getmir. Bunun səbəbi odur ki, ekzerqonik reaksiyalarda da molekulların reaksiyaya girməsi üçün müəyyən miqdarda «aktivləşmə enerjisi» (E_{akt}) tələb olunur. Həmin enerji, reaksiyaya girən molekullarda (A+B) elektron örtükləri arasındakı dəfetmə qüvvəsini aradan qaldırmaq üçün sərf edilir. Bu halda molekullar çox böyük kinetik enerjiyə malik olmalıdır. Buna görə də, E_{akt} – kəmiyyəti reaksiyanın gedişini müəyyənləşdirən çox mühüm kinetik parametrdir.

Reaksiyanın aktivləşmə enerjisi nə qədər çox olarsa, temperaturun yüksəlməsi zamanı onun getmə sürəti də daha tez artar. Reaksiyanın sürətinin temperaturdan asılılığı Arrenius tənliyi ilə ifadə olunur.

$$\upsilon = p \cdot Z \cdot e^{-E_{akm}/RT}$$

burada: υ – reaksiyanın sürəti, p – sterik amil, z – molekulların toqquşmalarının sayı, e – natural loqarifmanın əsası, E_{akt} – aktivləşmə enerjisi, R – qaz sabiti, T – mütləq temperaturdur. Tənlikdəki pz hasilini çox hallarda A ilə işarə edirlər. Onda Arrenius tənliyini sadə şəkildə aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$\upsilon = Ae^{-E_{akm}/RT}$$

və ya

$$\lg\upsilon = \lg A - \frac{E_{akm}}{2{,}303RT}$$

Beləliklə, lgυ-nin 1/T-dən asılılığı, ordinat oxunu lgA-ya uyğun gələn nöqtədə kəsən düz xətlə ifadə edilir. Bu xəttin meyl bucağının tangensi – E_{akt} /2,303-ə bərabərdir. Yəni:

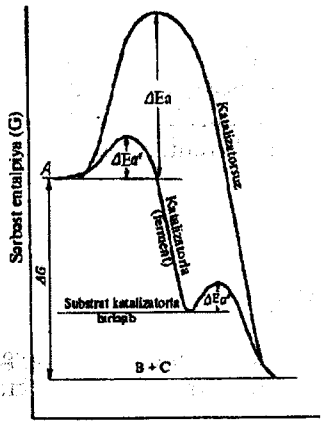
$$tg\alpha = -\frac{E_{akm}}{2{,}303R}$$

Molekullar energetik səddi dəf edən kimi, dərhal potensial çökəkliyə düşürlər (şəkil 9). Bu çökəklik sərbəst enerjinin minimum qiymətinə müvafiqdir. Bu halda kimyəvi rabitənin əmələ gəlməsilə əlaqədar olaraq ΔE enerjisi ayrılır. Reaksiya məhsulunun dissosiasiyaya uğraması üçün E_a enerjisindən, ΔE qiyməti qədər çox olan enerji tələb olunur. Bu cür əks istiqamətdə prosesin getmə ehtimalı, düzünə gedən prosesə nisbətən az olacaqdır. Yəni:

$$\upsilon_{1\to 2} = A_1 e^{-E_a/RT} \qquad \textit{(düzünə gedən prosesdə)}$$

$$\upsilon_{2\to 1} = A_2 e^{-\frac{(E_a+\Delta E)}{RT}} \qquad \textit{(əksinə gedən prosesdə)}$$

Reaksiyada katalizatorun iştirak etməsi onun aktivləşmə enerjisini azaldır və beləliklə də, reaksiyanın sürəti xeyli artır. Qeyd etmək lazımdır ki, E_{akt}-nin azalması, reaksiyanın hər iki istiqamətdə $\left(A\underset{k_{-1}}{\overset{k_1}{\rightleftarrows}}B+C\right)$ sürətinin artmasına səbəb olur. Lakin bu zaman tarazlıq sabitinin qiyməti dəyişmir $\left(K=\frac{k_1}{k_{-1}}\right)$. Beləliklə də, katalizatorlar reaksiyaların tepmodinamik halının baş verməsini sürətləndirməklərinə baxmayaraq, onların vəziyyətini dəyişdirmir.



Şəkil 9. Katalizatorun (ferment) iştirakı ilə A→B+C ekzerqonik reaksiyalar üçün aktivləşmə enerjisinin azalması.

Aktivləşmə enerjisi ilə yanaşı, reaksiyalar üçün ən çox işlədilən temperatur xarakteristikası Vant-Hoff əmsalıdır (Q_{10}). Bu əmsal, temperaturun hər 10°C artması ilə əlaqədar olaraq reaksiyanın sürətinin neçə dəfə dəyişdiyini ifadə edir.

$$Q_{10} = \frac{\upsilon_T + 10}{\upsilon_T}$$

Kimyəvi reaksiyalar üçün Q_{10}-nun qiyməti 2-3 olduğu halda, fermentativ reaksiyalarda bu qiymət <2, fotokimyəvi reaksiyalardan ötrü isə o, vahidə yaxındır.

Aktivləşmə enerjisi, Vant-Hoff əmsalı (temperatur əmsalı) ilə aşağıdakı nisbətdə əlaqədardır:

$$E_{akt} = 0{,}46 \cdot T_1 \cdot T_2 lg\, Q_{10}$$

burada: T_1 və T_2 bir-birindən 10°C fərqlənən temperaturun Kelvin şkalasına görə qiymətidir.

FERMENTATİV REAKSİYALARIN KİNETİKASI

İstənilən fermentativ reaksiya müəyyən başlanğıc sürətlə xarakterizə olunur. Reaksiyanın başlanğıc sürəti substratın qatılığından asılı olaraq müəyyən vaxt ərzində saxlanılır. Lakin substratın miqdarı azaldıqca, aşağı düşür.

Reaksiyanın başlanğıç sürətinin substratın qatılığından (fermentin qatılığı sabit olduqda) asılılığı hiperbola ilə ifadə olunur. Bu cür asılılığın səbəbi odur ki, fermentativ reaksiyada aralıq ferment-substrat kompleksi əmələ gəlir (Mixaelis-Menten, 1913).

$$E + S \underset{k_{-1}}{\overset{k_1}{\rightleftharpoons}} ES \xrightarrow{k_2} E + P,$$

burada: E – fermenti, S – substratı, ES – ferment-substrat kompleksini, P – reaksiyanın məhsulunu, k_1, k_{-1} və k_2 isə sürət sabitlərini göstərir. Fərz edilir ki, reaksiyanın ümumi sürəti ES kompleksinin qatılığı ilə düz mütənasibdir.

$$\upsilon = \frac{d[P]}{dt} = K_2[ES]$$

Ferment-substrat kompleksinin tarazlıq əmsalını, bu kompleksin dissosiasiyası tənliyinə görə təyin etmək olar.

$$K = \frac{K_{-1}}{K_1} = \frac{[E]\cdot[S]}{[ES]}$$

Substratın yüksək qatılıqlarında, daha doğrusu, fermentin substratla doyma halı baş verdikdə, fermentativ reaksiyaların başlanğıç sürəti maksimuma çatır və substratın qatılığından asılı olmur (şəkil 10).

$$\upsilon = \frac{\upsilon_{max}\cdot S}{K_m + S}$$

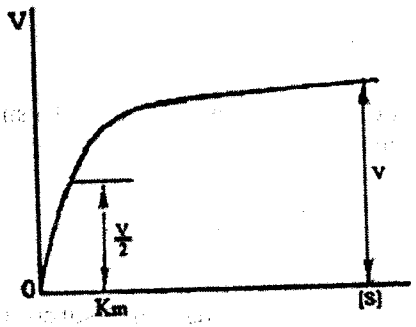
burada: K_m – ferment-substrat kompeksinin dissosiasiya sabiti, S – substratın qatılığı,

V_{max} – fermentin katalitik mərkəzinin doyma halında reaksiyanın maksimum sürətidir.

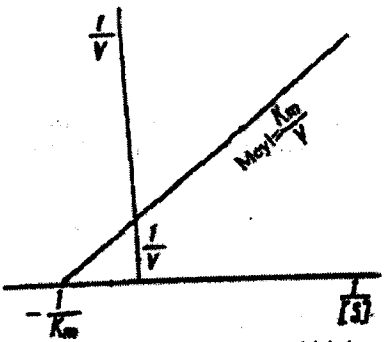
Yazdığımız tənlikdəki K_m sabitini, adətən, Mixaelis-Menten sabiti adlandırırlar və onun qiyməti, reaksiyanın sürəti onun maksimum qiymətinin yarısını təşkil etdikdə, substratın qatılığına bərabər olur. Verilən hər hansı fermentativ reaksiya üçün V_{max} və K_m kəmiyyətlərini, $^1/V$-nin $^1/S$-dən asılılığı qrafikinə (Layniuver-Berk koordinatı) görə də hesablamaq olar.

$$\frac{1}{\upsilon} = \frac{1}{\upsilon_{max}} + \frac{K}{\upsilon_{max}[s]}$$

Bu tənlik $^1/V$-nin $^1S/$-dən asılılığı qrafikində düzxətlə təsvir olunur (şəkil 11). Həmin qrafikdə bu xəttin absis oxuna meyl bucağının tangensi K_m/V_{max}-a bərabərdir. Bu qrafikdə düzxəttin davam etdirilməsi $^1/S$ oxunu müəyyən nöqtədə kəsir. Bu nöqtə $^1/K_m$-nın qiymətinə uyğun gəlir. Beləliklə də, fermentativ reaksiyalar, substratla doyma halı baş verənədək olan sahədə birinci tərtibli, doyma nöqtəsindən sonra isə sıfır tərtibli xarakter daşıyır.



Şəkil 10. Fermentativ reaksiyanın sürətinin substratın qatılığından asılılığı: V – reaksiyanın maksimum sürəti; v/2 – reaksiya sürətinin yarısı; [s] – substratın qatılığı; K_m – Mixaelis-Menten sabiti.



Şəkil 11. Mixaelis-Menten sabitinin təyini (ikiqat tərs qiymətlər metodu).

Fermentlərin aktivliyinə bir sıra amillər təsir edir (t^0, pH və s). Onlarda aktivliyin temperaturdan asılılığı, maksimum əyri ilə ifadə olunur. pH-ın qiyməti, zülal molekulunda dissosiasiyaya təsir etdiyindən fermentin fəal mərkəzindəki funksional qrupların da fəaliyyəti kəskin dəyişir. Temperaturda olduğu kimi, burada da fermentativ aktivliyin pH-dan asılılığı maksimumu olan əyri ilə xarakterizə olunur.

Fermentlərin əksəriyyəti hüceyrədə əmələ gəldikləri yerdə təsir göstərir (endofermentlər), lakin ektofermentlər hüceyrədən kənara çıxır. İnduksiya olunan (adaptiv) fermentlər isə mühitdə müvafiq substrat olduqda əmələ gəlir.

III FƏSİL

FOTOSİNTEZ

FOTOSİNTEZ VƏ ONUN TƏBİƏTDƏ ROLU

Həyatın maddi əsasını təşkil edən kimyəvi reaksiyalar, həmişə kimyəvi potensial enerjinin çox olması şəraitində gedir. Canlı orqanizmlərin tərkibinə daxil olan zülallar, karbohidratlar, yağlar, vitaminlər və s. zəngin oksigenli şəraitdə bir-birilə birləşir, ayrılır və ya dəyişikliyə uğrayır. Odur ki, oksidləşmə prosesi canlılar üçün təhlükəli hesab edilir. Lakin oksidləşmə, bütün canlı aləm üçün təkcə təhlükə yox, həm də onların həyati proseslərinin getməsinin ilk hərəkətverici qüvvəsidir. İnsan və heyvan bədənində baş verən istənilən mexaniki hərəkət, mədə-bağırsaq sistemində gedən hər bir fəal kimyəvi proses, beyində yaranan müxtəlif fikir və s. müəyyən miqdarda enerji tələb edir. Bütün bunlar üçün əsas enerji mənbəyi tənəffüs prosesi – üzvi maddələrin tədricən yanması hesab olunur.

Yer kürəsində həyatın müntəzəm olaraq yeniləşməsi, üzvi maddələrin parçalanması zamanı itirilən (dağılan) kimyəvi enerjinin təzədən bərpa olunmasını tələb edir.

Canlı orqanizmlər də, qeyri-uzvi sistemlər kimi termodinamikanın qanunlarına tabedir. İkinci qanuna görə oksidləşmə zamanı ayrılan enerji atmosferdə və hidrosferdə yayılaraq, canlı sistemlər üçün yenidən kimyəvi enerjiyə çevrilmək imkanından məhrum olur. Odur ki, üzvi maddələrin sintezi üçün lazım olan enerjinin xarici mənbədən alınması lazım gəlir. Belə mənbə Yer kürəsinə həmişə enerji verən Günəş işığıdır.

Heç bir termodinamiki məhdudiyyət işıq enerjisinin kimyəvi, elektrik, istilik və ya mexaniki enerjiyə çevrilməsinə mane olmur. Lakin bunun üçün xüsusi çevirici mexanizm lazımdır. Belə mexanizm uducu səthə düşən işıq enerjisinin istiliyə çevrilməsinin qarşısını alıb, dərhal digər şəklə (kimyəvi) çevirməlidir. Bu problem, insanlar tərəfindən texniki yolla hələlik həll olunmamışdır, buna baxmayaraq, o, yaşıl bitkilər tərəfindən lap qədimdən və həm də müvəffəqiyyətlə həll edilmişdir. Yaşıllıq, həmin orqanizmlərdə xlorofil piqmentinin olması ilə əlaqədardır. Lakin bəzi hallarda xlorofilin yaşıl rəngi sarı və ya qırmızı piqmentlər tərəfindən gizlədilə bilər (məsələn, alçada, otaq bitkilərində və s).

Yaşıl bitkilər tərəfindən karbon qazı və sudan Günəş işığının hesabına üzvi maddələrin sintez olunması, şübhəsiz ki, Yer üzərində mövcud biokimyəvi reaksiyalardan ən mühümüdür.

$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow[\text{xlorofil}]{\text{işıq}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2$$
$$\Delta G = 686 \text{ kkal/mol}$$

Üzvi maddələrin sintezi, bu və ya digər dərəcədə bütün orqanizmlər tərəfindən həyata keçirilir, lakin yaşıl bitkilər bu cür sintetik proseslər üçün başlanğıc material verir. Bu materialdan bitki və heyvanlar özlərində minlərlə müxtəlif maddələr hazırlayır. Bu çevrilmələr nəticəsində sintez olunan maddələrdən bəzisi, yaşıl bitkilər tərəfindən hazırlanan karbohidratlardan enerjisinə görə daha yüksəkdir. Məsələn, insan və heyvan bədənində şəkərlərdən yağlar sintez olunduqda bunu daha aydın görmək olar.

Üzvi birləşmələr arasındakı enerji fərqləri, onlarla qeyri-üzvi birləşmələr arasındakı fərqdən çox olmur. Məsələn, CO_2-nin karbohidratlara qədər reduksiyası zamanı sistemdə enerjinin miqdarı 112 kkal/mol artır, lakin karbohidratların yağlara çevrilməsi prosesində isə kimyəvi enerjinin artımı 1 qram-atom karbona görə 30 kkal-yə yaxındır.

Termodinamikanın prinsiplərinə görə, söhbət üzvi maddələrin «ümumi enerjisi» (ΔH) haqqında yox, onların «sərbəst enerjisi» (ΔF) haqqında getməlidir, ona görə ki, orqanizmlərin həyat fəaliyyəti üçün məhz sərbəst enerji tələb olunur.

Ümumi enerji (istilik effekti) kimyəvi reaksiyaların (verilən temperatur üçün) səciyyəvi sabitidir, lakin sərbəst enerji, reaksiyalarda iştirak edən komponentlərin qatılığından və reaksiyanın məhsulundan asılıdır. Bu baxımdan fotosintez prosesi kəskin endotermik, karbon qazı və oksigenin adi miqdarında (CO_2-0,03%, O_2-21%) isə daha kəskin enderqonik proses hesab olunur.

Fotosintez prosesi sistemi nəinki aşağı (az) enerjili səviyyədən yüksək enerjili səviyyəyə, o həm də, sistemi qeyri-nizamlı, buna görə də nisbətən daha davamlı haldan, daha nizamlı. lakin davamsız (mütəhərrik) hala keçirir. Başqa sözlə, fotosintez, sistemdə entropiyanın azalmasına səbəb olur. Məlumdur ki, sərbəst enerji (ΔF), sistemin ümumi enerjisi (ΔH) ilə entropiyanın ($T\Delta S$) fərqinə bərabərdir. Odur ki, fotosintez prosesində sistemin sərbəst enerjisi, onun ümumi enerjisindən çox olur.

$$\Delta F = \Delta H - T\Delta S \text{ } adi\ halda$$
$$\Delta F = \Delta H - (-T\Delta S) = \Delta H + T\Delta S \text{ } fotosintezdə$$

$\Delta H \approx 112$ kkal/mol., $\Delta F \approx 120$ kkal/mol. alınır.

Buradan da aydın olur ki, fotosintez prosesi termodinamiki potensialın əksinə gedən bir prosesdir.

İşıqla yanaşı Yer kürəsində digər enerji mənbələri də vardır. Odur ki, bəzi bakteriyalar həqiqi fotosintez aparmadan belə avtotrof halda yaşaya bilir. Bu bakteriyalardan bir qismi davamsız üzvi və ya qeyri-üzvi kimyəvi sistemlərin sərbəst enerjisi hesabına üzvi maddələr sintez etməyə qabildir. Belə bakteriyaları «xemoavtotrof» bakteriyalar adlandırırlar. Digər növ bakteriyalar isə (məsələn, purpur bakteriyaları), qeyri-üzvi və ya üzvi hidrogen donorları (hidrogen-sulfid və ya yağ turşuları) ilə karbon qazından işıq enerjisi hesabına üzvi maddələr sintez edə bilir.

Bu cür bakteriyaların yaşaması ona görə mümkündür ki, Yer kürəsi hələ indiyədək tamamilə kimyəvi tarazlıq halına gələ bilməmişdir və bəzi yerlərdə (xüsusilə, vulkanlar çox olan rayonlarda) hələ də yüksək kimyəvi potensiala rast gəlinir. Görünür, Yer kürəsi səthində kimyəvi potensialın daha şiddətli və gərgin olduğu ilk geoloji dövrlərdə bu cür özünəməxsus formada olan avtotrof həyat böyük rol oynamışdır. Lakin indi Yer kürəsində canlı maddənin müasir tsikli (dövranı) üçün bu cür xemoavtotrof proseslərin əhəmiyyəti əsasən yoxdur. Beləliklə də, Yer kürəsində həyatın mövcud olmasının yeganə səbəbi məhz fotosintez prosesidir. Biz qəti şəkildə deyə bilmərik ki, bütün orqanizmlərdə – ibtidai diatom yosunlardan başlamış yüksək dərəcədə mütəşəkkil olan çiçəkli bitkilərə qədər hamısında fotosintez tamamilə eyni yolla gedir və eyni başlanğıc məhsullar əmələ gətirir. Müxtəlif bitkilərin fotosintezedici orqanlarının quruluşları arasında müəyyən qədər fərq nəzərə çarpır. Lakin bütün fotosintezedici bitkilərdə xlorofil piqmentinin geniş yayılması, istər birhüceyrəli yosunlarda, istərsə də ali bitkilərdə fotosintezin kinetik baxımdan uyğunluğu və onun idarə edilməsindəki oxşarlıqlar göstərir ki, bu proses bütün bitkilər aləmi üçün ümumi xarakter daşıyır. Fotosintez prosesi başa çatdıqdan sonra bitki və heyvanlar ilk əmələ gələn məhsulu aminləşdirir, halogenləşdirir, polimerləşdirir, oksidləşdirir, reduksiya edir və s. Bunun da sayəsində onlar yağlar, zülallar, nukleoproteidlər, piqmentlər, fermentlər, vitaminlər və digər maddələr sintez edə bilir. Orqanizmin yaşadığı və ya məhv olduğu müddətdən sonra müəyyən vaxt ərzində bütün bu maddələr parçalа-

nır və oksidləşmə prosesinə məruz qalır.

Yaşıl bitkilərin karbon qazını reduksiya etməsinin əhəmiyyətini və miqyasını daha aydın başa düşmək üçün fotosintez nəticəsində alınan məhsul, insanların istehsal etdikləri məhsulla müqayisə edilməlidir. Məsələn, bir ildə yaşıl bitkilər 10^{11}t məhsul əmələ gətirirsə, həmin müddətdə insanlar tərəfindən metallurgiya, kimya və dağ sənayesində, birlikdə 10^{9}t məhsul hazırlanır.

Müəyyən müddətdə fotosintez prosesi nəticəsində toplanan enerji, həmin dövrdə toplanmış kömürün verdiyi enerjidən təxminən 100 dəfə, dunyada istifadə edilən suyun enerjisindən isə təxminən 10000 dəfə çoxdur.

Hazırda bəşəriyyət Yer kürəsinin fotosintetik məhsuldarlığından qida kimi yalnız 0,6% istifadə edir. Təkcə quruda olan bitkilər tərəfindən hər il 10^{17} kkal kosmik enerji (işıq) assimilyasiya məhsullarında toplanır. Yer kürəsinin 1sm^2-nə hər il təxminən 100 kkal işıq enerjisi düşür, lakin onun ancaq orta hesabla 0,03 kkal-i assimilyasiya prosesində istifadə olunur. Beləliklə də, aydın olur ki, fotosintez sayəsində toplanan enerjinin miqdarı çox böyükdür. Hər il yaşıl bitkilər tərəfindən 170 milyard ton CO_2, 100 milyard tona qədər üzvi maddələr hazırlanır. Bunun üçün 130 milyard ton su fotokimyəvi yolla parçalanır ki, ondan da 115 milyard ton sərbəst oksigen ayrılır.

Qeyd etmək lazımdır ki, təbiətdə karbon qazının dövranı, Yer kürəsində iqlim şəraitinə böyük təsir göstərir. Belə ki, fotostasionar vəziyyətdə baş verən cüzi dəyişiklik belə, uzun müddət təsirsiz qalmır. Güman edilir ki, buzlaşmaya qədərki dövrdə havada karbon qazının miqdarı indikinə nisbətən çox olduğundan o dövrdə iqlim daha mülayim olmuşdur. Çünki, karbon qazı Yer səthindən infraqırmızı şüaların keçib getməsinə mane olur. Buna görə də, o dövrdə fotosintez prosesi daha intensiv getmiş və bitki örtüyü indikindən xeyli sıx olmuşdur. Daş kömürün və neftin minerallaşması, karbonatlı süxurların əmələ gəlməsi, həmçinin okeanlarda qələvi-torpaq metallarının miqdarının artması nəticəsində temperatur aşağı düşmüş və buzlaşma dövrünün baş verməsinə şərait yaranmışdır.

FOTOSİNTEZİN ÖYRƏNİLMƏSİ TARİXİNDƏN

Qədim dünya mütəffəkirlərinin fikrincə, bitkilər qidanı yalnız torpaqdan alırlar. Bu cür təsəvvürlər Aristotelin əsərlərində (bizim eraya qədər IV əsr) öz şərhini daha geniş tapmışdır. Bu təsəvvürlər dəyişilmədən orta əsr elmi tərəfindən də qəbul edilmiş və təxminən

iki min il mövcud olmuşdur.

Lakin qədim dünya və orta əsr tədqiqatçılarının işləri, dəqiq təcrübələr və miqdarı təhlil üsullarına əsaslanmadığı üçün fotosintez haqqında təlim yarada bilmədi. Bu sahədə ilk addım XVII əsrin əvvəllərində Van Helmont tərəfindən atılmışdır, O, içərisində müəyyən miqdarda qum olan çəlləkdə söyüd əkmiş və onu su ilə sulamışdır. Söyüd böyüdükdən sonra Van Helmont müəyyən etmişdir ki, çəlləkdəki qumun çəkisi söyüdün çəkisinə nisbətən çox cüzi dəyişmişdir. Buradan da o, belə nəticəyə gəlmişdir ki, söyüdü təşkil edən maddə sudan yaranmışdır.

Bitkilərin havadan qidalanması haqqında ilk fikirlərə ingilis alimi Heylsin işlərində rast gəlinir. O, 1727-ci ildə özünün "Bitkilərin statikası" adlı kitabında belə fərziyyə irəli sürürdü ki, bitkilər özlərinə lazım olan qidanın bir hissəsini yarpaqları vasitəsilə havadan alırlar. Lakin bu fərziyyə havanın tərkibinə daxil olan müxtəlif qazların təbiəti məlum olanadək inkişaf edə bilmədi.

1754-cü ildə "birləşmiş hava" (karbon qazı) kəşf edildi. 1757-ci ildə Cozef Pristli tərəfindən civə oksidindən oksigen, sonralar isə azot, kükürd-2-oksid, qaz halında hidrogen-xlorid turşusu və karbon oksidi alındı. «Yanar hava» (hidrogen) 1766-cı ildə kəşf olundu. 1784-cü ildə suyun hidrogen və oksigendən ibarət olması aşkar oldu. 1750-1775-ci illər arasında qazların kimyası sahəsində əldə olunan tərəqqi fotosintez prosesinin kəşf edilməsi üçün zəmin hazırlamış oldu.

Bu sahədə ilk addım C.Pristli tərəfindən 1771-ci ildə atılmışdır və bu tarix fotosintezin kəşf olunması tarixi hesab olunur. 1772-ci ildə Pristli yazırdı: «Xoşbəxtlikdən mənə, şamın yanması nəticəsində çirklənmiş havanın təmizlənməsi metodunu təsadüfən tapmaq nəsib olmuşdur. Çox güman ki, təbiətdə də bu cür təmizləyicilərdən istifadə olunur. Bu cür təmizləyicilər yaşıl bitkilərdir. Uzun müddət bitki olan yerlərdə şamın yaxşı yandığını aşkar edəndən sonra, fikirləşdim ki, görünür, şamın yanması zamanı çirklənmiş havanı bitkilər təmizləyə bilirlər.»

Bitkilərlə heyvanların funksiya etibarilə bir-birini qarşılıqlı tamamlaması faktının kəşfi o dövrdə Pristlinin müasirlərində böyük təəssürat yaratmış oldu. Lakin Pristli özü bitkilərlə aparılan təcrübələrə yalnız 1777-ci ildə qayıtdı və bu sahədə aldığı nəticələri 1779-cu ildə çap etdirdi. Onun aldığı yeni məlumatlar maraqlı olsalar da, amma anlaşılmazlıq yaradırdı. Belə ki, Pristli heç də həmişə çirklənmiş havanı bitkilər vasitəsilə təmizləməyə nail ola bilmirdi. Lakin o, hər dəfə su ilə doldurduğu qabın divarlarına yığılan «yaşıl maddəyə»

Günəş işığı düşdükcə təmiz oksigen qabarcıqlarının əmələ gəldiyini, müşahidə edirdi. Əvvəlcə Pristli belə güman etdi ki, bu maddə bitki mənşəlidir. Bu anda o, fotosintez prosesinin qəti olaraq kəşf olunmasına olduqca yaxınlaşmış idi. Lakin onu mikroskopik müşahidələr yanıltmış oldu, ona elə gəldi ki, mikroskop altında görünən yaşıl maddə qeyri-üzvi təbiətə malikdir. Beləliklə də, o, bu maddəni üzvi yox, mineral maddə kimi nəzərdə tutdu.

Fotosintez təliminin yaranmasında Hollandiya həkimi İ.İngenhauzun xidmətləri çox oldu. 1779-cu ildə o, «Bitkilər üzərində təcrübələr» kitabını çap etdirdi. Bu kitabında İngenhauz fotosintezin əsas prinsiplərini yazdı. O, göstərirdi ki, «mən, bitkilərin, nəinki beş-altı gün ərzində pis havanı təmizləməsini, həmçinin onların bu işi bir neçə saatda da gördüklərini müşahidə etmişəm. Bu göstərilən iş, bütöv bitki tərəfindən yox, yalnız onun yarpaqları və yaşıl gövdəsi tərəfindən həyata keçirilir».

İngenhauzun əsas nailiyyəti onda idi ki, o, havanın bitkilər tərəfindən «deflogensizləşməsində» (o vaxtın məfhumuna görə) – yəni oksigenin ayrılması hesabına təmizlənməsində, işığın rolunu aşkar edə bilmişdi və həm də sübut edə bildi ki, bitkilər havanı sadəcə olaraq udmurlar, həmçinin onlar fəal sürətdə «həyat havası» (oksigen) ayırırlar. İngenhauz bunu suya salınmış yaşıl yarpağı Günəş işığı ilə işıqlandırmaqla nümayiş etdirə bilirdi. Bu zaman işığın təsiri altında yarpağın salındığı qabda çoxlu miqdarda qaz qabarcıqları alınırdı.

İngenhauz belə iddia edirdi ki, o, qaranlıqda havanın bitkilər tərəfindən zəhərlənməsini kəşf etmişdi və bunun təhlükəli olduğunu qeyd edirdi. O, hətta evdə böyük bitkilər saxlamamağı təkidlə tövsiyə edirdi.

Bu məsələ barəsində İngenhauzla cenevrəli alim J.Senebye arasında kəskin mübahisələr baş verdi. Senebye qaranlıqda bitkilər tərəfindən heç bir qazın ayrılmamasını göstərirdi. Həqiqətdə İngenhauz bitkilərdə tənəffüsün olması faktını tamamilə düzgün müəyyən etmişdir. Lakin o, aldığı nəticələri həddindən çox şişirdirdi.

Senebye özünün ilk kitabını çap etdirərkən, artıq, karbon qazının bitkilərdə oksigenin əmələ gəlməsinə sürətləndirici təsir etməsinə əmin idi. Karbon qazının oksigenə çevrilməsi Senebyenin ikinci kitabında başlıca məsələ kimi təhlil olunurdu O, inandırıcı surətdə göstərməyə çalışırdı ki, Günəş işığında saxlanmış bitkilərdən ayrılan «hava» (oksigen), işığın köməyilə yenidən işlənmiş «birləşmiş havanın» (karbon qazının) məhsulundan ibarətdir.

1796-cı ildə İngenhauzun «Bitkilərin qidalanması» kitabı çapdan

çıxandan sonra işıqlandırılmış bitkilərdən oksigenin ayrılması problemi, üzvi maddələrin sintezi üçün karbon qazının havadan mənimsənilməsi problemi ilə birləşdirildi. Bu prosesi göstərən hər iki məfhum – fotosintez və «assimilyasiya», bu problemin ikitərəfli olmasından irəli gəlir. Qeyd edilən hər iki məvhumdan heç biri qənaətbəxş sayıla bilməz, ona görə ki, «fotosintez» – işığın iştirakı ilə gedən istənilən sintetik reaksiyaya aid oluna bilər, «assimilyasiya» və hətta «karbonun assimilyasiyası» isə daha çox sayda hadisələrə şamil edilə bilər.

1804-cü ildə cenevrəli alim H.Sosyurun tədqiqat işlərinin nəticələri çap olundu. Sosyur İngenhauzun bitkilərin havadan qidalanması haqqındakı təliminin düzgünlüyünü qəti şəkildə sübut etdi və bitkilərin torpaqdan hansı elementləri almasını göstərdi.

Sosyur ilk dəfə olaraq udulan karbon qazı ilə bitkilərdən xaric olunan oksigenin miqdarını müqayisə etdi. Nəhayət, onun tədqiqatlarında ən başlıcası odur ki, o, müəyyən miqdarda udulan karbon qazı nəticəsində quru çəkinin artımının bitkidə olan karbon qazının miqdarından xeyli çox olmasını göstərdi. Belə ki, havaya buraxılan oksigenin miqdarı, bitki tərəfindən udulan karbon qazındakı oksigenin miqdarına ekvivalent olduğundan odur ki, quru çəkinin artmasını yalnız karbon qazının mənimsənilməsi ilə izah etmək olmurdu.

1779-1804-cü illər arasında fotosintez prosesinin öyrənilməsi üzrə tədqiqatların sürətlə getməsinə baxmayaraq, sonrakı 50 il ərzində bu sahədə aparılan tədqiqatlar demək olar ki, tamamilə dayandırılmış oldu.

Sonrakı illər ərzində fotosintez probleminin müxtəlif məsələləri, fransız fizioloqu J.Bussenqo, alman alimləri J.Saks, V.Pfeffer və o dövrün görkəmli fizikləri V.Dobeni, V.Dreper, R.Mayer və başqaları, tərəfindən öyrənilməyə başlanmışdır.

1818-ci ildə Peletye və Kaventu bitkilərdən yaşıl rəngli maddəni ayırmış və onu «xlorofil» adlandırmışlar. Bu ad yunanca «xloros» – yaşıl və «fillon» – yarpaq sözlərinin birləşməsindən yaranmış və sonradan elmi ədəbiyyatda özünə möhkəm yer tutmuşdur.

Qeyd etmək lazımdır ki, XIX əsrin əvvəllərində və ortalarında işığın və həmçinin də spektrin ayrı-ayrı sahələrinin fotosintezdəki rolu barəsində təsəvvürlərin kifayət qədər düzgün olmaması üzündən, bu problemin öyrənilməsi çox ləng olmuşdur.

1836-cı ildə V.Dobeni, rəngli ekranlardan istifadə etməklə göstərdi ki, yaşıl yarpaq tərəfindən CO_2-nin mənimsənilməsi, spektrin ayrı-ayrı sahələrində müxtəlif sürətlə həyata keçirilir. Bu faktın çox

böyük prinsipial əhəmiyyəti oldu. Lakin metodiki qüsurlar üzündən Dobeni belə bir yanlış nəticəyə gəldi ki, fotosintezin intensivliyi yarpaq üzərinə düşən işığın parlaqlıq dərəcəsi ilə düz mütənasibdir. Bu nöqteyi-nəzəri, fizik V.Dreper və fizioloq-botaniklər J.Saks, Prilye və V.Pfeffer də müdafiə edirdilər.

Yaşıl yarpaqdan keçərkən xlorofil tərəfindən az miqdarda udulan sarı şüalar özlərinə məxsus enerji ehtiyatını saxladıqlarından, belə bir yanlış fikir yaranırdı ki, enerjinin saxlanması qanununu fotosintezə tətbiq etmək olmaz.

Bu baxışların əksinə olaraq, R.Mayer və H. Helmhols göstərirdilər ki, fotosintez prosesində Günəş enerjisinin ehtiyat halında toplanması olmalıdır, lakin bu fikri onlar təcrübi yolla sübut edə bilmədilər. R.Mayer enerjinin saxlanması qanununu kəşf edəndən 3 il sonra, 1845-ci ildə özünün «Maddələr mübadiləsinə aid üzvi hərəkət» adlı kitabçasında bu qanunun Yer üzərində həyati proseslər üçün nə kimi rol oynaması haqqında müəyyən məlumat vermişdi.

1860-ci ildən sonra butövlükdə bitkilərin fiziologiyası və həmçinin də fotosintez nəzəriyyəsi Saksın, Pfefferin və K.A.Timiryazyevin işləri sayəsində daha böyük sürətlə inkişaf etməyə başladı.

Hələ 1879-cu ildə K.A.Timiryazyev rus təbiətşünaslarının və həkimlərinin VI qurultayındakı çıxışında demişdir: «Yer üzərində baş verən hər hansı proses yəqin ki, heç bir cəhətdən üzərinə Günəş işığı düşən yaşıl yarpaqda gedən proses kimi, hamının diqqətini bu dərəcədə özünə cəlb edə bilməz».

Yarım əsrdən artıq bir müddətdə Timiryazyev fotosintez sahəsində nəinki bu və ya digər eksperimental, ədəbi və ya elmi-kütləvi işlər aparmış, həm də o, bu işlərin görülməsi üçün fizioloqlarla bərabər, həm də fizikləri və kimyaçıları da bu işə cəlb etməyi yorulmadan təbliğ edirdi.

Bundan başqa, Timiryazyev həm də o dövrün tədqiqatçıları Dobeni, Dreper, Saks və digərlərinin yanlış təsəvvürlərinə qarşı da gərgin mübarizə aparmışdır. Timiryazyev sübut etdi ki, fotosintezin təsir spektri, xlorofilin udma spektrinə uyğun gəlir. O, fotosintez prosesində xlorofilin sensibilizator rolunu aşkar etdi və enerjinin saxlanması qanununu bu proses üçün əsaslandıra bildi.

Fransız fiziki Edmon Bekkerel, gümüş-bromidin xlorofil vasitəsilə fotosensibilizasiyasının mümkün olduğunu göstərdi, K.A.Timiryazyev isə bu effekti natrium-xlorofillin ilə nümayiş etdirdi.

Maraqlıdır ki, Edmon Bekkerelin oğlu, məşhur fizik Anri Bekkerel flüoresensiyaedici maddələrin, o cümlədən uran duzlarının və

xlorofilin fotolövhəyə təsirini öyrənərkən, indi hamıya məlum olan radioaktivlik hadisəsini kəşf etdi. Beləliklə də, radioaktivlik və xlorofilin fotosensibilizasiyaedici təsiri eyni zamanda aşkar edilmişdir.

XIX əsrin 70-ci illərində A.M.Butlerov müəyyən etdi ki, formaldehidin polimerləşməsi nəticəsində şəkərəbənzər maddə alınır. Bu təcrübələr, Bayerin fotosintezin ilk məhsulunun formaldehiddən ibarət olması haqqındakı nəzəriyyəsinin əsasını təşkil etdi. Yəni:

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{fotosintez} HCOH + O_2$$

Bu cür baxışlar, hətta dərsliklərdə belə təxminən 100 il müddətində dərc olundu, lakin sonralar izotop metodu vasitəsilə bu məsələ qəti aydınlaşdırıldı.

XIX əsrin sonunadək xlorofilin kimyəvi quruluşu öyrənilməmiş qalırdı. Güman olunurdu ki, onun tərkibinə dəmir daxil olur. Yalnız 1913-cu ildə Vilştetterin işləri sayəsində xlorofilin quruluşu müəyyən edildi, Fişerin laboratoriyasında isə bu maddənin sintezinin əsas mərhələləri öyrənildi.

M.S. Tsvet tərəfindən hazırlanmış xromatoqrafiya üsulunun tətbiqi xlorofilin analoqlarını təmiz halda ayırmağa və onların quruluşunu öyrənməyə imkan verdi.

Xlorofilin fotosintez prosesində iştirakı məsələsi, bir sıra hipotezlərin predmetini təşkil etmişdir. Belə ki, məsələn, Vilştetter və Ştol, sonralar isə Varburq da belə güman edirdilər ki, $C0_2$ və H_20 xlorofilin molekulu ilə bilavasitə birləşirlər və bu kompleksdə işığın təsiri ilə həyəcanlanma zamanı bütün kimyəvi çevrilmələr baş verir.

1937-ci ildə Robert Hill göstərdi ki, oksigenin ayrılması mərhələsini, karbon qazının reduksiya olunma mərhələsindən ayırmaq olar. O, müyyən etdi ki, təcrid olunmuş xloroplastlar, sistemdə müvafiq oksidləşdirici (dəmir duzları $FeCl_2$ və ya $FeCl_3$) olduqda işıqlandırıldıqda oksigen ayırmağa qabil olurlar.

1939-cu ildə ABŞ-da S.Ruben va M.Kamenin qrupları, fotosintezin məhsullarını tədqiq etmək üçün karbonın az davamlı izotopu – ^{11}C tətbiq etdilər. Müəyyən olundu ki, karbon qazı xlorofillə yox, digər üzvi birləşmələrin karboksil qrupları şəklində mənimsənilir. Təcrübələrdə karbonun davamlı izotopundan – ^{14}C istifadə etməklə Kalvin və əməkdaşları aşkar etdilər ki, karbon qazının mənimsənilməsi və reduksiya olunması, xlorofillə əlaqədar olmadan tsiklik (dövri) prosesdir. Karbon qazı, fermentativ yolla ribulozodifosfatla

birləşərək, karbon tsiklinə daxil olur.

1941-ci ildə A.P.Vinoqradov (SSRİ), eləcə də Ruben və Kamenin (ABŞ) laboratoriyalarında oksigenin ağır izotopundan ^{18}O istifadə olunmaqla müəyyən edildi ki, fotosintez prosesində ayrılan oksigen su molekuluna məxsusdur. Beləliklə də, fotosintezdə hidrogenin sudan karbon qazına daşınması baş verir.

1954-cü ildə Arnon və əməkdaşları tərəfindən aşkar edildi ki, xloroplastlarda işıq enerjisinin iştirakı ilə elektronların fotosintetik daşınması prosesi fosforlaşma ilə müşayiət olunur. Bu tip fosforlaşma, fotofosforlaşma adlandırıldı.

Beləliklə də, fotosintez təliminin yaranması və inkişafını şərti olaraq aşağıdakı əsas dövrlərə ayırmaq olar.

Birinci dövr (1771-1850) – fotosintezin kəşfi və bu sahədə ilk tədqiqatları əhatə edir. Bu dövrdə fotosintezin işıqlanmadan, xlorofilin miqdarından, bitkinin olduğu mühitdəki karbon qazının miqdarından asılılığı və s. tədqiq edilmişdir.

İkinci dövr (1850-1900) – Bu dövrdə, əsasən, fotosintezin energetikasına dair işlər aparılmağa başlamışdır.

Üçüncü dövr (1900-1940) Fotosintezin fiziologiyasının sürətli inkişafı kimi səciyyələnə bilər. Bu dövrdə əldə edilən nailiyyətlər, fotosintezin mexanizminin öyrənilməsində həlledici əhəmiyyət kəsb edir.

Dördüncü dövr (1940-1950) Fotosintezin biokimyası sahəsində aparılan tədqiqatların çiçəklənməsi dövrü kimi qəbul oluna bilər. Təcrübələrdə ^{14}C və s. nişanlanmış atomların tətbiqi, fotosintez məhsullarının əmələ gəlməsi ardıcıllığını və s. məsələlərin həllini xeyli sürətləndirdi.

Beşinci dövr (1950-1960) – Fotosintezin fiziologiyası, biokimyası ilə yanaşı, həm də onun biofizikası sahəsində tədqiqatların geniş miqyasda aparılması ilə səciyyəvidir.

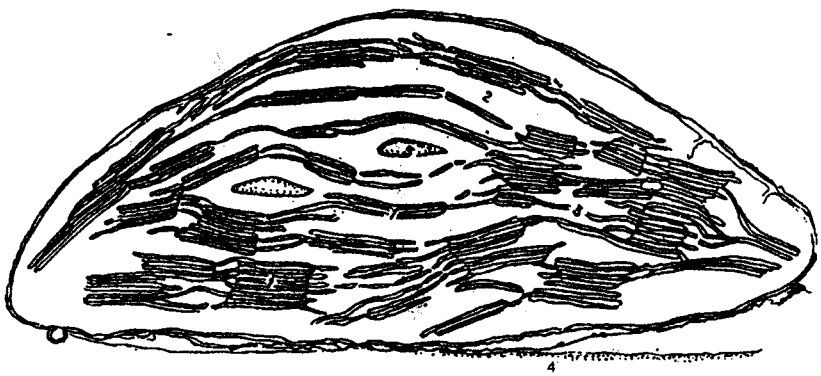
Altıncı dövr (1960-hızırkı dövr) – Fotosintetik aparatın quruluşu və funksiyasının öyrənilməsində kompleks tədqiqatların aparılması kimi səciyyələnə bilər. Hazırda fotosintezin fiziologiyası, biokimyası və biofizikası sahəsində işlər əlaqəli halda aparılır.

FOTOSİNTETİK APARATIN QURULUŞU

Bitki yarpaqlarının yaşıl rənginin, onların hüceyrələrindəki yaşıl xromotoforlarla əlaqədar olması faktı, Levenhukun mikroskopu ixtira etməsindən sonra aşkar edildi. Xromotoforların (xloroplastlar)

ölçüsü, miqdarı, bitkinin növündən və onun əkilmə şəraitindən, həmçinin hüceyrənin yaşından asılı olaraq dəyişir. Belə ki, bəzi yosunlarda hər hüceyrədə bir xloroplast olduğu halda, bir çox ali bitkilərin hüceyrəsində xloroplastların sayı 200-ə çatır.

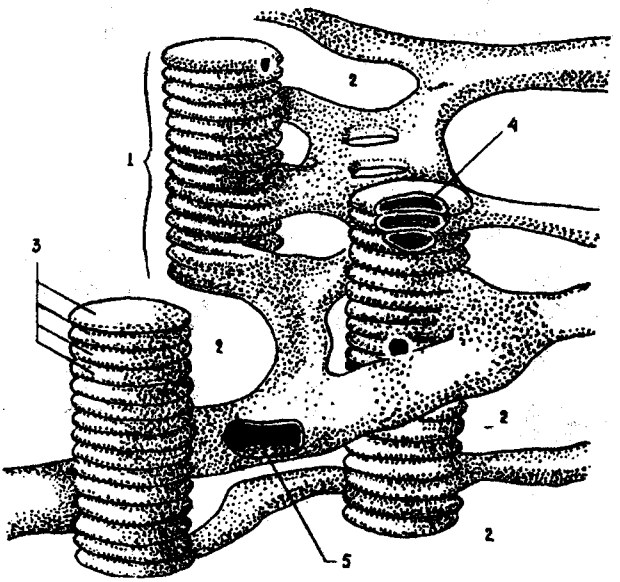
Xloroplastlarda iri və xırda dənəvər, habelə homogen quruluş işıq mikroskopu ilə aşkar olunur. Lakin çox kiçik hissələri görməyə imkan verən elektron mikroskopunun və ultranazik kəsiklər hazırlanması metodunun tətbiqi xloroplastların quruluşu barədə məlumatı daha da zənginləşdirdi (şəkil 12).



Şəkil 12. Xloroplastın ultraquruluşu: 1 – qran;
2 – stroma, 3 – stroma lamellası; 4 – hüceyrə qılafı; 5 – nişasta dənələri.

Bitki hüceyrəsinin kifayət qədər iri (3-5 mk) orqanoidi-xloroplastların əsas komponentləri ikiqat lipoproteid membran və stromadır (və ya matriks). Stromada fotosintetik piqmentləri özündə cəmləşdirən lipoproteid lamellalar yerləşir. Xloroplastlarda lamellaların yerləşməsi həm bitkinin, həm də yarpaq toxumasının tipindən asılıdır. Belə ki, yosunların və ali bitkilərin yarpaqlarının süngər parenximində lamellalar qütblərdə iki-iki birləşir və xloroplastların uzununa oxu boyunca paralel yerləşir. Bir cüt lamell, beləliklə, daxili boş olan özünəməxsus yastı disk əmələ gətirir. Bu cür diskləri V.Menke «tilakoid» adlandırmışdır. Ali bitkilərin mezofil hüceyrələrindəki xloroplastlarda müəyyən mərhələlərdə qranlar əmələ gəlir. Qranlar, sıx şəkildə yığılmış tilakoidlərdən ibarətdir. Bunların mem-

branı, stromadakı membranlardan, adətən, nazik olur, lakin səthləri stromadakı lamellalardakından təxminən iki dəfə böyükdür. Qranlarda olan tilakoidlərin miqdarı müxtəlif ola bilir. Məsələn, elə bitkilər var ki, onlarda tilakoidlər 5-6, bəzilərində 50-60, digərlərində isə daha çox olur.



Şəkil 13. Qranların tilakoid quruluşu və onların xloroplastlarda məkanca yerləşməsi: 1 – qran: 2 – stroma; 3 – tilakoidlər; 4 – tilakoid kanalı; 5 – lamella kanalı.

Tərkibində qranların olmasına görə xloroplastlar iki tipə bölünür: 1) qranal xloroplastlar – tərkibində qranlar olan xloroplastlar. Bu cür xloroplastlar ali bitkilərin əksəriyyətində rast gəlinir. 2) aqranal xloroplastlar – bu xloroplastların fotosintetik membranı uzun olub, bir-birindən böyük məsafədə yerləşir. Belə xloroplastlar bəzi yosunlar üçün xarakterikdir, lakin onlara həm də ali bitkilərdə də rast gəlmək olur.

Yaxın olan qranların tilakoidləri bir-birilə stromadakı lamellalar vasitəsilə birləşir. Məlumdur ki, stromadakı lamellalar, qranlardakına nisbətən daha davamsızdır.

Qranların əmələ gəlməsinə dair bir neçə mülahizə vardır. Bəzi

tədqiqatçıların fikrincə qranlar, bir sıra sahələrdə lamellaların qırılması və daxillərində boşluğun əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Qırılmış yerlər bir-birinin üzərində yerləşərək pəncələri (əl şəkilli) və ya qranları əmələ gətirir. Digər fikrə görə, qranlar bir-birinə yaxın lamellaların en kəsiyi boyunca arakəsmələrin yaranması (*Compartments*), beləliklə də, qapalı boşluğun əmələ gəlməsi nəticəsində formalaşa bilir. Əmələ gəlmiş qapalı boşluqlar bir-birinin üzərində yığılır.

Xloroplastlarda zülal stromaya uzun müddət quruluşu olmayan kütlə kimi baxırdılar. Lakin elektron mikroskopiya üsulu tətbiq edilərkən hazırlanan preparatlarda qlutarat aldehidindən istifadə olunması lamellalararası boşluğun quruluşlu olduğunu müəyyən etməyə imkan verdi. Stromanın kimyəvi tərkibinin mürəkkəbliliyi, sitokimyəvi metodların tətbiqini çətinləşdirir. Biokimyəvi tədqiqatlar, stromada xüsusi «quruluş mərkəzləri» aşkar etməyə imkan verdi və müəyyən edildi ki, bunlarda xloroplastların ribosomları yerləşir. Bundan başqa stromada demək olar ki, həmişə «osmiofil qlobullar» adlandırılan quruluşlar müşahidə edilir. Bu qlobulların xloroplastlardakı funksiyası hələlik tam müəyyən edilməmişdir. Güman olunur ki, osmiofil qlobullar lipid mübadiləsinin stabilliyini müəyyən edən amillərdəndir. Bu baxımdan osmiofil qlobulları Lixtentaler plastoqlobullar termini ilə adlandırmağı təklif etmişdir. Təcrid olunmuş plastoqlobulların kimyəvi tərkibinin öyrənilməsi göstərdi ki, onlar əsas etibarilə lipid komponentlərindən ibarətdir. Müəyyən edilmişdir ki, onlarda plastoxinon, α – tokoferol, α – tokoferilxinon, vitamin «K» vardır. Plastoqlobullarda piqmentlərin olması, hələlik mübahisəlidir. Lixtentaler göstərir ki, plastoqlobullarda xlorofil və karotinoidlər də vardır, lakin J.Beyli bu qlobullarda xlorofilin, ancaq izini müəyyən edə bilmiş, karotinoidlərin olmasını isə aşkar etməmişdir. Plastoqlobulların tərkibinin müxtəlifliyi biokimyəvi tədqiqatlardan başqa, elektron mikroskopik müşahidələr əsasında da sübut olunmuşdur.

Plastoqlobullar, xloroplastlarda axıradək iştirak edir və onların xloroplastlardakı miqdarı plastidlərin quruluşu mürəkkəbləşdikcə azalır. Bu onu göstərir ki, plastoqlobullar xloroplastlarda membran quruluşunun əmələ gəlməsində iştirak edir. Xloroplastlarda fotoaktiv quruluşun deqradasiyası (dağılması) zamanı plastoqlobulların ümumi kütləsinin artması müşahidə olunur.

Fotosintez prosesində əmələ gələn nişasta, lamellalararası boşluqda nəzərə çarpır. Stromada olan nişastanın miqdarı həddindən çox olduqda, əks əlaqə mexanizmi işləməyə başlayır, nəticədə xloroplastların fotosintetik aktivliyi azalır. Lakin qaranlıqda və ya kifayət qə-

dər işıqlanma olmadıqda nişasta dənələri azalır, bəzən isə tamamilə itir. Xloroplastlardakı nişasta dənələri, onlarda gedən karbohidrat mübadiləsində tənzimləyici rol oynayır.

Təcrübələr göstərir ki, xloroplastların quruluşunun təşkili, xarici şəraitdən və funksional fəallıqdan asılı olaraq xeyli dəyişə bilir. T.Veyer və K.Stokinq belə güman edirlər ki, lamell və qranların mürəkkəb sistemi, onların təşkilindən deyil, işıqlanma şəraitindən asılı olaraq həmişə xloroplastların daxilində yerlərini dəyişir. Bununla da, onlar işıq enerjisini udmaq üçün ən əlverişli mövqe seçmiş olurlar.

Qranlardakı sonuncu disk (tilakoid) neytral və ya selektiv (seçici) süzgəc olmaqla bütövlükdə qranları həddindən çox şüalanmadan qoruyur. Bu halda həmin tilakoidlərin tədricən rəngsizləşməsi və dağılması nəzərə çarpır. Dağılmış diskin yerini başqası tutur. Sonuncu disklər, başqalarından fərqli olaraq, bir qədər şişmiş vəziyyətdə olur.

Xloroplastlardakı qranlar, qranlararası tilakoid şəbəkəsi vasitəsilə vahid fotoenergetik sistemdə birləşmiş haldadır (şəkil 13).

Hələ işıq mikroskopu ilə aparılan tədqiqatlardan məlum olmuşdur ki, xloroplastların ölçülərinin dəyişkənliyi və onlarda dənəvərliyin dərəcəsi, bitkinin yaşından və əkilmə şəraitindən asılıdır. Bundan başqa, xloroplastların ölçüləri, bitkinin mineral maddələrlə təmin olunması, su rejimi, işığın intensivliyi və onun spektral tərkibi ilə əlaqədar olaraq dəyişilir.

Elektron mikroskopu vasitəsilə aparılan təcrübələr göstərir ki, bitkilərin əkilmə şəraitindən asılı olaraq (işıqdan, temperaturdan, qidalanmadan) xloroplastların daxili quruluşunda da dəyişiklik olur. Bu zaman qranların miqdarı, ölçüləri, xloroplastlarda yerləşməsi və lamellaların qalınlığı dəyişə bilir.

Müxtəlif intensivlik və spektral tərkibdə olan işıqlanma şəraitində əkilən qarğıdalı bitkisində, hətta yarpağın istənilən toxumasında xloroplastların bu cür şəraitə qarşı reaksiyası da bir-birindən fərqlənir.

Mezofil hüceyrələrdəki xloroplastların daxili quruluşlarında dəyişiklik nəzərə çarpır. Belə dəyişiklik onlarda müvafiq olaraq fotosintetik fəallığın da dəyişməsinə səbəb olur. Lakin ötürücü borular ətrafında yerləşən xloroplastlar öz quruluşlarını dəyişmir. Buna görə də, fərz edilir ki, yarpağın müxtəlif hüceyrələrində yerləşmiş xloroplastlar funksiyalarına görə bir-birindən fərqlənir.

Hazırda xloroplast lamellalarının membranının quruluşu daha müfəssəl tədqiq edilmişdir.

Osmium turşusu ilə fiksə (təsbit) edilmiş və sonradan spirt vasi-

təsilə susuzlaşdırılmış preparatların elektron mikroskopu ilə tədqiqi göstərdi ki, lamellaların membranı ultranazik zülal təbəqəsindən ibarətdir. Həmin təbəqədə fotosintetik piqmentlər və lipid komponenti yerləşir. Fiksator kimi kalium permanqanatdan istifadə olunması, fosfolipidlərin polyar qruplarını rəngləməklə lamellaların membranının üç təbəqəli quruluşa malik olmasını aşkar etməyə imkan verdi. Bunlardan ortadakı zülal, kənarlardakı lipid təbəqəsidir. Membranın qalınlığı təxminən 75A°-dir (20 + 35 + 20A°). R.Park və əməkdaşlarının işlərinə əsasən membranın zülal təbəqəsi təkrar olunan və nizamlı şəkildə yerləşən komponentlərdən -«kvantosomlardan» ibarətdir. Kvantosomlar isə hər birinin ölçüsü 90A° olmaqla dörd subvahiddən təşkil olunmuşdur. Zülal təbəqəsinin kvantosom quruluşu, piqmentləri – lipidləri ekstraksiya etdikdən sonra daha yaxşı görünür. Müəyyən edilmişdir ki, piqment və lipidlər, membranın zülal quruluşu üçün örtük rolunu oynayır. Hazırda kvantosomlara, xloroplastların quruluş və funksional vahidi kimi baxılır.

Preparatların hazırlanmasında yeni üsullardan istifadə etməklə K. Mületaller və əməkdaşları tilakoid membranının başqa cür quruluş sxemini təklif etmişlər. Onların aldıqları nəticələrə əsasən membran, yuxarıda qeyd edildiyi kimi, üç təbəqəlidir, lakin orta təbəqə zülal deyil, qalınlığı 40A° olan lipid təbəqəsindən ibarətdir. Bundan başqa, lipid təbəqəsini hər iki tərəfdən örtən zülal komponenti yastı formada yox, diametri təxminən 60A° olan qlobulyar (dənəvər) hissəciklərdən təşkil olunmuşdur. Zülal qlobullarının təxminən ⅓ hissəsi lipid təbəqəsinin içərisində yerləşir. Ümumiyyətlə, membranın qalınlığı 120A°-ə çatır. Mületallerə görə, zülal təbəqəsinin qlobulyarlığını təcrübələrdə təsbitləşdiricidən və susuzlaşdırıcı reaktivlərdən istifadə edilmədikdə müşahidəsi mümkündür. Bu zaman zülalların üçüncü quruluşu saxlanmış olur. Təsbitləşmə və susuzlaşdırıcı maddələr, hidrogen rabitələrinin və disulfid körpüçüyünün qırılmasına səbəb olur. Bunun da nəticəsində zülal qlobullarının açılması meydana çıxır. Bu yolla hazırlanmış preparatlarda zülal təbəqəsinin qalınlığı xeyli azalır.

Təsbit edilməmiş xloroplast preparatlarına baxdıqda, membranın daxili və xarici tərəflərində zülal qlobullarının sıxlıqlarındakı fərqi görmək olur. Bundan başqa, xarici tərəfdə hər biri dörd-dörd yerləşən aqreqat halı dəyişmiş müəyyən qlobullar da nəzərə çarpır. Güman olunur ki, bu qayda ilə fotosintezdə elektronların daşınmasında iştirak edən fermentlər yerləşir. Təklif edilən tilakoid membranının modelində fermentlərin qeyri-bərabər şəkildə yerləşməsi də diqqəti

cəlb edir. Fermentlər, əsasən tilakoidin səthinin mərkəzi hissələrində daha sıx yerləşmişdir. Bu fakt, xloroplast membranının bərabər ölçülü fraqmentlərinin (parçalarının) müxtəlif funksional fəallığa malik olması haqda bir sıra nəticələri sübut etməyə kömək edir.

Preparatların hazırlanması metodunun, həmçinin mikroskopların keyfiyyətinin yaxşılaşması, ultranazik kəsiklərdə membranın qlobulyar quruluşunu daha ətraflı tədqiq etməyə imkan verir.

1967-ci ildə Veyer və Benson tilakoid membranının ultraquruluşu haqqında müəyyən təsəvvür yarada bilən model təklif etmişlər. Onların fikrincə, membran qlobulyar lipoprotein subvahidlərindən ibarətdir. Hər bir subvahid zülal və lipidlərlə yanaşı, elektronnəqliyyat dövrəsinin bütün komponentlərinə də malikdir. Güman edilir ki, subvahid lipoproteinləri məhəlli hidrofil və hidrofob zonalar əmələ gətirir ki, bu zonalarda da elektronnəqliyyat dövrəsi (END) komponentləri müəyyən qaydada səmtlənmiş olur. Həmin müəlliflərin təklif etdiyi sxemə görə, xlorofil molekulunun fitol hissəsi, zülal qlobulunun içərisində yerləşir və polipeptid zəncirinin hidrofob quruluşu ilə əlaqədardır. Qalaktolipid və sulfolipidlər membranın xarici səthini, qranlardakı tilakoidlərin daxili kanallarını örtür. Hidrofob zonada isə, karotinoidlər, xinonların poliizoprenoid quruluşu və fosfolipidlərin yağ turşusu qalıqları, həmçinin də, digər lipid birləşmələri yerləşir. Tilakoid membranının molekulyar təşkilinin tədqiq olunmasında əsas diqqət, membranın zülal, lipid və digər komponentlərinin fiziki-kimyəvi xarakteristikasına, onların qarşılıqlı təsirini əks etdirən qanunauyğunluqların müəyyən edilməsinə yetirilir. 1973-cu ildə Kretser təklif etdiyi modelində, zülal komponentinin membranın ultraquruluşunun yaranmasındakı rolunu aşkar etməyə çalışmışdır. O, belə hesab edir ki, membran qlobulyar lipoproteinlərdən ibarətdir və onlarda lipidlər zülallardan ayrı yox, onlarla hidrofob əlaqədədir. Membranın iki əsas komponenti – zülallar və lipidlər qarşılıqlı əlaqə yaradan kompleks təşkil edir.

Membranın tikinti blokunu ferment qrupları təşkil edir ki, bu da ferment molekullarının poliferment komplekslərinin əmələ gəlməsinə imkan yaradır. Poliferment komplekslərindəki fermentlərin üçölçülü aqreqasiyası, xloroplast membranının funksiyası üçün quruluş əsasıdır. Zülal komplekslərinin məkanca təşkili hidrofob qarşılıqlı təsiri ilə müəyyən edilir.

Xlorofilin porfirin nüvəsi, qran tilakoidlərinin bir-birilə təmasda daxili membranlarının (partition) mərkəzi hissəsində yerləşir, xlorofilin fitol qalığı və xinonların izoprenoid zənciri isə zülal qlobullarının

içərisində olur. Buna görə də zülalların konformasion halı, xlorofil molekulunun nativ (təbii) quruluşdakı səmtlənməsi və müxtəlif tipli piqment – zülal və piqment – piqment qarşılıqlı təsiri ilə müəyyən olunur.

Qeyd etmək lazımdır ki, xloroplastların quruluş təşkili, hər şeydən əvvəl isə onların membranlarının quruluşu dinamik xarakter daşıyır. Membranlarda olan ferment komplekslərinin özləri də dinamik sistem yaradır. Onların membrandakı vəziyyəti sabit deyildir. Bu vəziyyət, membranın müxtəlif funksional halına müvafiq şəkildə dəyişilir. Bununla bərabər, membranın fizioloji xassəsi, hər şeydən əvvəl, onun keçiriciliyi, onda olan ferment sistemlərinin funksiyasının xarakterindən asılıdır.

XLOROPLASTLARIN KİMYƏVİ TƏRKİBİ

Xloroplastları ayırmaq üçün mövcud olan üsullardan heç biri, optimal şərait saxlandıqda da onları mütləq intakt (zədələnməmiş) halda almağa imkan vermir. Tətbiq olunan üsullardan hər biri xloroplastların bu və ya digər komponentinin saxlanmasına müxtəlif jür təsir edir. Belə ki, sulu mühitdən (saxaroza- və natrium xloridin bufer məhlullarından) istifadə etdikdə, xloroplastların lamellyar komponentlərini kifayət qədər zədələnməmiş halda saxlamaq olur. Bu cür mühitlər, adətən Hill və fotosintetik fosforlaşma reaksiyalarını həyata keçirmək üçün xloroplastları ayırmaqda istifadə edilir. Təcrid edilmiş xloroplast suspenziyası sentrifuqada fırladılan zaman karbon qazının reduksiyasında iştirak edən fermentlər də daxil olmaqla xloroplastların suda həll olunan komponentləri çöküntüüstü mayeyə keçir. Bu zaman komponentlərin nativliyinin (təbiiliyinin) dəyişməsi yarpaqların homogenizasiyası prosesində ferment sisteminin təsirindən də əmələ gələ bilər.

Xloroplastların ayrılmasında susuz mühitdən (petroleyn efirinin heksanla qarışığı) istifadə etdikdə, bu halda xloroplastların suda həll olan komponentlərini saxlamaq mümkun olur, lakin onun lipoproteid membranının nativliyi pozulur. Bu qaydada ayrılmış xloroplastlar elektronların daşınması ilə əlaqədar olan reaksiyaları aparmaq qabiliyyətini itirir. Bundan başqa, xloroplastları ayırmaq üçün tətbiq olunan üsulların heç biri sitoplazmanı əhatə edən maddələrin, onların (xloroplastların) üzərində adsorbsiya olunması imkanını aradan qaldırmır. Xloroplastların təcrid edilməsinin çətinliklərinə baxmayaraq hazırda onların kimyəvi tərkibini müəyyənləşdirməyə çalışılır.

Xloroplastların biokimyəvi tərkibində olan komponentlərdən (piqmentlərdən başqa) ilk dəfə diqqəti cəlb edən zülallar olmuşdur. Xloroplast zülallarının tədqiqinə, hələ bu orqanoidləri təcrid etmək metodu hazırlanmamışdan əvvəl başlanmışdır. Bu dövrdə aparılan tədqiqatlarda bilavasitə bütöv yarpaqlardan suda həll olan zülalları ayırırdılar. Belə ki, XX əsrin 40-cı illərinin axırı və 50-ci illərinin əvvəllərində aparılmış işlər sayəsində yarpaqlardan suda həll olan iki cür zülal «I-fraksiya» və «II-fraksiya» ayırmaq mümkün oldu. Müəyyən edildi ki, I-fraksiya zülalı, yarpağın suda həll olan azotlu materialının təxminən 70-80%-ni təşkil edir.

Sonralar, sübut olundu ki, I fraksiya zülalı, xloroplastlara məxsus olub, fiziki-kimyəvi xassəsinə görə ribulozodifos-fatkarboksilaza (RDFK) fermentinə oxşardır və bu zülalın köməyilə, in vitro-da CO_2-nin təsbitinə müvəffəq olundu. Aparılan təcrübələrin nəticələrindən aşkar oldu ki, I fraksiya xloroplastların stromasında toplanır və fotosintezin qaranlıq reaksiyalarında CO_2-nin təsbit olunmasında iştirak edir. Təcrid olunmuş I fraksiya zülalının kimyəvi tərkibinin öyrənilməsi göstərdi ki, bu zülalda RDFK-dan başqa, fəal şəkildə ribozofosfatizomeraza və fosforibulokinaza da vardır. Bu zülalın sedimentasiya (çökmə) əmsalı 18,3S təxmini molekul çəkisi isə 564000-ə bərabərdir.

Yarpaqlardan alınan II fraksiya zülalın sedimentasiya əmsalı təxminən 4S-dir. Lakin bu zülal I fraksiya kimi uzun müddət tədqiq olunmamışdır.

Xloroplast membranının ilk kimyəvi analizi təcrid olunmuş orqanoidlərdə həyata keçirilmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, xloroplastlarda zülal komponenti, onların kütləsinin 50%-ni təşkil edir. Dodesilsulfat və butanol vasitəsilə işlənmiş və lipidlərdən ayrılmış zülal preparatlarında, sitoxrom f və sitoxrom b_6 fraksiyası, həmçinin də tərkibində qeyri-hemin dəmiri olan zülal fraksiyası da aşkar olunmuşdur.

Sonrakı tədqiqatlarda əsas diqqət, xlorofil-zülal kompleksinin öyrənilməsinə yönəldi. Xloroplastlardan, adətən, iki kompleks ayırmaq mümkündür. Bunlar da iki fotosistemə müvafiq gəlir. Bunlardan I fotosistem kompleksindəki zülalın molekul çəkisi 33000-dir. Ümumiyyətlə, kompleksin molekul çəkisi orta hesabla 150000-160000 olduğundan, bu kompleksdə dörd zülal subvahidi yerləşə bilər. Təcrübi olaraq sübut olunmuşdur ki, bakterioxlorofil-zülal kompleksi dörd subvahiddən ibarətdir. I kompleksə daxil olan zülalın aminturşu tərkibi təyin olunmuşdur. Müəyyən edilmişdir ki, yaşıl

bakteriyaların, göy-yaşıl yosunların və ali bitkilərin (*Beta vulgaris*) I kompleks zülalında bərabər miqdarda izoleysin, prolin və qlisin qalıqları vardır.

II fotosistemə aid olan piqment-zülal kompleksindən zülalı ayırmışlar. Məlum olmuşdur ki, bu kompleksdə zülal, xlorofil «a» və «b» ilə 1:1 nisbətindədir. I fotosistemdə olan zülal kimi, bu kompleksdə də zülal hidrofob xarakter daşıyır, lakin aminturşularının nisbətinə görə bir-birindən fərqlənir. II fotosistemdən təcrid edilmiş halda alınan zülalın molekul çəkisi təxminən 20000-30000-dir. Güman edilir ki, I fotosistemdən alınan kompleks «qranal» mənşəyə malikdir.

Xloroplastlarda olan bir neçə mürəkkəb zülal, dönən oksidləşmə-reduksiya qabiliyyətinə malikdir. Bu da onların molekullarının tərkibində dəyişən valentli metalların – dəmir və misin olması ilə əlaqədardır. Bu zülallar, xloroplastların elektronnəqliyyat dövrəsində, elektronların daşınmasında iştirak edir və beləliklə də, tilakoid membranının komponentləri hesab olunur. Belə daşıyıcılardan bir neçəsi, hemoproteid qrupuna, başqa sözlə, dəmir-porfirinlə birləşmiş halda olan zülallara aid edilir.

Aparılan tədqiqatlarda bitkilərdə sitoxromların geniş yayılması müəyyən edildi və bu birləşmələrin xassələrinin öyrənilməsi daha da genişləndirildi. Sitoxrom «C» tipinə məxsus olan sitoxrom «f» daha yaxşı öyrənilmişdir. Həmin sitoxromun adı latınca «frons» – yarpaq sözündən götürülmüşdür. Ali bitkilərin sitoxrom «f»-i çətin həll olan zülal olub, molekul çəkisi 110000-dir. Reduksiya olunmuş halda sitoxrom «f»-in udma spektrində aşağıdakı piklər vardır: α-555 nm və β-421nm. Digər heminli birləşmələrə nisbətən, sitoxrom «f» ən yüksək potensiala malikdir (pH 7-də E_0=+0,365v).

Xloroplastlarda sitoxrom «f»-dən başqa «b» tipinə mənsub iki sitoxrom vardır. Onlardan biri sitoxrom b_6-nın udma spektri α-zolağı üçün 563 nm, potensialı isə 0,06 v-dur. İkinci sitoxrom b_{559}-dur. Bu sitoxrom yüksək, orta və aşağı potensiallı olmaqla üç formada mövcuddur. Onların potensialı müvafiq olaraq 330-350 mv, 50-80 mv və 0,0 mv-dur. Bu formalardan sitoxrom b_{559} II fotosistemin reaksiyalarında iştirak edir.

Yaşıl bitkilərin hüceyrələrində və xloroplastlarında sitoxromların müəyyən edilməsi, diferensial spektroskopiya metodu ilə həyata keçirilə bilər.

Elektronların fotosintetik yolla daşınmasında ferredoksin böyük rol oynayır. Ferredoksin tərkibində qeyri-hemin dəmiri olan və suda həll ola bilən zülaldır. O, turşu reaksiyaya malik olub, molekul çəkisi

təxminən 12000-13000-dir. Bu zülalın redoks potensialı hidrogen elektrodunun potensialına yaxındır (pH=7,55-də E_0=-0,432 v). 1952-ci ildə Hill və əməkdaşları ilk dəfə ferredoksin xassəli maddənin olmasını göstərmiş və metmioqlobini reduksiya etdiyi üçün, metmioqlobin reduksyaedici amil adlandırmışlar. 1958-ci ildə isə San-Piyetro və Laiq tərəfindən ferredoksin preparatı alınmış və fotosintetik piridinnukleotidreduktaza adlandırılmışdır. Müəyyən edilmişdir ki, ferredoksin, elektronların həyəcanlanmış xlorofildən piridinnukleotidə (NADP) daşınmasında iştirak edir.

Ferredoksinlərin əsas xassəsi, onların tərkibində dəmir vasitəsilə sulfid körpücüyünə birləşən kükürdün olmasıdır. Ferredoksinin tərkibində amin turşularından asparagin və qlütamin çoxluq təşkil edir.

Xloroplastların mühüm kimyəvi komponentlərindən biri də plastosianindir. Tərkibində mis olan bu zülal ilk dəfə Kato tərəfindən xloroplastlardan alınmış və laboratoriya şəraitində öyrənilmişdir. Hər plastosianin molekuluna 300-400 xlorofil molekulu uyğun gəlir. Alınan nəticələrə görə, xloroplastlarda olan misin təxminən yarısı plastosianindədir. Plastosianin oksidləşmiş halda tünd göy rəngdə, reduksiya olunduqda isə rəngsizləşir. Bu maddənin udma spektri geniş zolaqlı olub, maksimumu 597 nm-ə bərabərdir. Xloroplastları hipotonik mühitdə dağıtdıqda, plastosianin çox asanlıqla məhlula keçir. Plastosianinin oksidləşmə-reduksiya potensialı (redokspotensialı) sitoxrom «f»-in potensialına yaxındır, yəni E_0=+0,38 v.

Sitoxromlarda olduğu kimi, plastosianini də diferensial spektrə görə müəyyən etmək mümkündür.

Plastosianinin molekul çəkisi müxtəlif obyektlərdə müxtəlif olub, 12000-21000 arasında dəyişir.

Zülalların xloroplastlarda biosintezi, avtonom xarakter daşıyır, yəni bu cür sintez hüceyrənin nüvəsi və ya digər orqanoidlərindən bilavasitə asılı olmayaraq həyata keçirilir. Təcrübədə müəyyən edilmişdir ki, etiolə olunmuş yarpaqları işıqlandırdıqda $^{14}CO_2$-nin xloroplastlardakı zülallarla dərhal birləşməsi və bu orqanoiddə olan fermentlərin miqdarının artması nəzərə çarpır.

Antibiotiklərdən, xloramfenikol (XAF) və tsikloheksimid (THİ) vasitəsilə aparılan təcrübələrdən aydın olur ki, bu maddələrdən birincisi, təcrid olunmuş xloroplastlarda zülalların sintezində iştirak edən 70 S, ikincisi isə 80 S ribosomlarını fəaliyyətdən salır.

Ali bitkilərdə XAF, aşağıdakı zülalların xloroplastlarda sintezini pozur: karboksidismutazaların, qliseraldehid-3 fosfatdehidrogenazaların, ferredoksinin, ferredoksin-NADP-reduktazanın, sitoxrom «f»

və sitoxrom «b»-nin. Axırıncı üç zülal tipi THİ-nin təsirindən də sintez olunmur. Bu zülallar xloroplastların tilakoid membranında mövcuddur.

Noxud bitkisinin inkişaf edən tumurcuqlarında ribosom RNT-si, xlorofildən əvvəl yaranır. Bu onu göstərir ki, xlorofilin sintezi, xloroplast ribosomlarında əmələ gələn zülallarla əlaqədardır. Bakterial sistemlərdə (eukariotlarda yox) transkripsiya prosesinin rifomitsin vasitəsilə pozulması plastidə məxsus ribosom RNT-sinin əmələ gəlməsinə mane olur. Beləliklə də, aydın olur ki, xloroplastlarda ribosom RNT-sinin əmələ gəlməsi plastid genomu tərəfindən kodlaşdırılır.

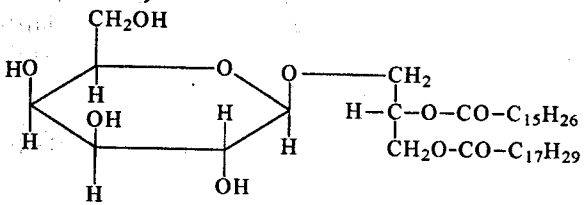
Nuklein turşularının zülalların biosintezindəki və onların irsiyyətdəki rolu məlum olduqdan sonra, həmin turşuların xloroplastlarda aşkar edilməsi çox böyük marağa səbəb oldu. Bu sahədə Littlton və əməkdaşlarının işlərini xüsusi qeyd etmək lazımdır. Onlar ilk dəfə olaraq xloroplast RNT-nin heterogenliyi, sərbəst və zülalla möhkəm birləşmiş halda olan RNT-nin olmasını göstərmişlər. Məlum olmuşdur ki, cavan, böyüyən yarpaqlardan alınmış xloroplastlarda RNT daha çox olur. Demək olar ki, eyni vaxtda həm Rusiyada, həm də Littltonun laboratoriyalarında xloroplastlardan ribosomlar təcrid olunmuş halda alınmışdır. Maraqlıdır ki, xloroplastlardakı ribosomlar sedimentasiya əmsalına və nukleotid tərkibinə görə sitoplazmadakından fərqlənir. Diqqəti cəlb edən faktlardan biri də odur ki, qaranlıqda böyümüş Euglena hüceyrəsindəki xloroplastlarda ribosomlar olmur. Bu onu göstərir ki, işıqda fotosintez zamanı xloroplastların ribosomları ancaq fotosintezedici orqanizmə xas olan zülallar sintez edir. Xloroplastlarda həmçinin poliribosomlar da (polisomlar) aşkar edilmişdir.

Tilakoid membranının ən mühüm tərkib hissələrindən biri də xloroplast lipidləridir. Onlar zülallarla birlikdə möhkəm quruluş yaratmaqla müəyyən konfiqurasiyanın saxlanmasına səbəb olur. Lipidlər səthaktiv olduqlarından mitsellər əmələ gətirə bilirlər ki, bu da biomembranın yaranmasında bilavasitə mühüm rol oynayır.

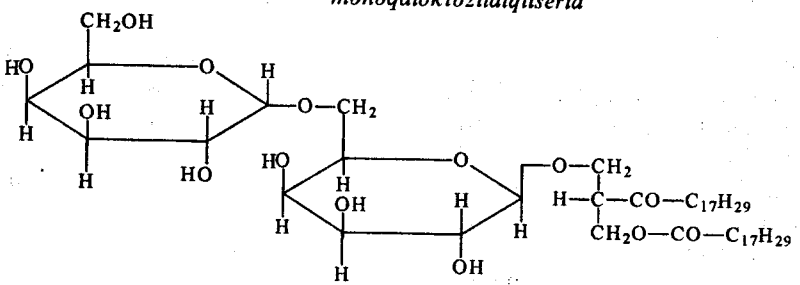
Xloroplast membranı 50% lipidlərdən, o qədər də zülallardan ibarətdir. Lipidlərin təxminən ¼ hissəsini xlorofil və karotinoidlər təşkil edir. Lipidlərin qalan «rəngsiz» hissəsinin analizi göstərir ki, onlar əsasən üç qrupa bölünür: qalaktolipidlər, fosfolipidlər və sulfolipidlər. Müəyyən edilmişdir ki, ispanaq bitkisi xloroplastlarının lamellalarında 100 xlorofil molekuluna, 21 karotinoid molekulu, 20 xinon molekulu, 50 fosfolipidlər, 63 diqaloktozildiqliseridlər (DQD),

150 monoqaloktozildiqliseridlər (MQD) və 21 sulfolipid molekulu düşür. Tərkibi tam öyrənilməmiş digər lipidlər, triqaloktozildiqliseriyə və tetraqaloktozildiqliseriyə aid edilir.

Mitoxondrilərdən fərqli olaraq xloroplastlarda qaloktolipidlər miqdarca üstünlük təşkil edir.

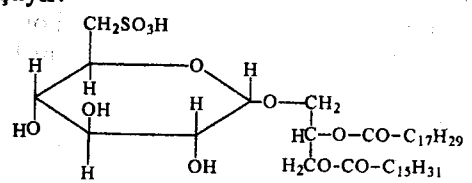


monoqaloktozildiqliserid



diqaloktozildiqliserid

Xloroplast sulfolipidləri öz quruluşlarına görə monoqaloktozildiqliseridlərə oxşayır.



sulfolipid

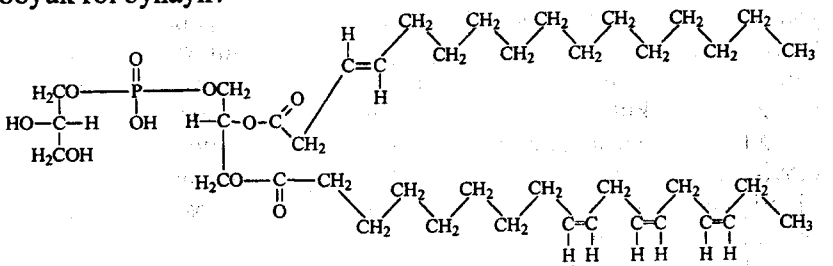
Qaloktolipidlər, onlardakı yağ turşularının tərkibinə görə birbirindən xeyli fərqlənir. Bəzi müəlliflərin fikrincə, müxtəlif bitkilərin və yosunların xloroplastlarında yağ turşularının nisbəti müxtəlifdir (cədvəl 1).

Cədvəl 1

Monoqaloktozildiqliseridlərdə yağ turşularının tərkibi (çəkiyə görə, %-lə)

Turşu	karbon; ikiqat rabitə	evqlenada	ispanaq lamellasında	anasistisdə	paxla yarpağında
Palmitin	16:0	4,2	—	36	2,7
Heksadekatrin	16:3	16,8	25	28	izi
Heksadekatetrain	16:4	17,8	—	—	izi
Olein	18:1	—	—	13	izi
Linole	18:2	8,1	2	—	1,7
Linolen	18:3	34,8	72	—	95,0

Xloroplast membranının əsas fosfolipidi fosfatidilqliserin hesab olunur. Mitoxondrilərdə fosfolipidlər içərisində üstünlük təşkil edən fosfotidilxolin xloroplastlarda az miqdarda olur. Güman olunur ki, bu fosfolipid xloroplastların membranında ionların daşınmasında böyük rol oynayır.



fosfatidilqliserin

Fosfatidilqliserin və fosfatidilxolindən başqa, ispanaq bitkisinin xloroplastlarında həmçinin az miqdarda fosfatidilinozit və etanolamin də aşkar edilmişdir. Son zamanlar müəyyən edilmişdir ki, xloroplastlarda linolen turşusu ilə xaric olunan oksigenin miqdarı arasında qarşılıqlı əlaqə vardır. Linolen turşusunun toplanması ilə, xloroplastların fotosintetik qabiliyyəti, adətən, sinxron şəkildə həyata keçirilir. Hesab edilir ki, linolen turşusu oksigenayıran sistemin konformasiyasını təmin edə bilər, yaxud da qaloktolipidlərin tərkibində olmaqla manqanla kompleks birləşmə əmələ gətirir. Beləliklə də, suyun oksidləşməsi prosesində iştirak edir. Konstantopulos göstərir ki, manqanın çatışmazlığı evqlena hüceyrəsində nəinki xlorofilin, həm də linolen turşusunun və onun daxil olduğu lipidlərin də miqda-

rının kəskin azalmasına səbəb olur.

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, etiolə olunmuş bitkilər yaşıllaşdıqca onların xloroplastlarının ultra quruluşunda ciddi dəyişikliklər baş verir. Belə ki, etioplastlardakı prolamelyar cisim membranların əmələ gəlməsinə, onlar isə öz növbəsində qranların yaranmasına səbəb olur. Bitkilərdə yaşıllaşma zamanı lipid tərkibinin öyrənilməsi göstərdi ki, işıqlandırmanın ilk saatlarında (8-12 saat) lipidlərdə tərkibcə kəskin dəyişiklik baş vermir, lakin 24 saatdan sonrakı işıqlandırma müddətlərində MQD-nin miqdarının xeyli artması nəzərə çarpır.

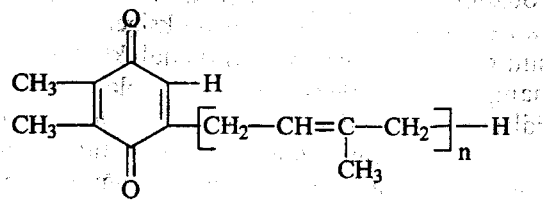
Güman olunur ki, fotosintetik fəal tilakoidlərin əmələ gəlməsi üçün yeni lipid materiallarının sintezinə ehtiyac yoxdur, etioplastlarda olan lipidlər bu proses üçün kifayətdir.

Bəzi bitkilər endogen lipazalarla çox zəngin olur. Bu qəbildən olan bitkilərə lobyanı da aid etmək mümkündür, çünki onun *Phaseolus multiflorus* növündən qaloktolipaza preparatı almaqda istifadə edilir.

Tilakoid membranında lipid və zülal zəncirinin qarşılıqlı təsir xarakteri, onların quruluş təşkilinin başa düşülməsində mühüm əhəmiyyətə malikdir. Zülal molekullarının daxilə doğru yönələn hissəsinin hidrofob təbiətə malik olmasına görə, güman olunur ki, linolen turşusunun, fitolun, karotinin, plastoxinon A-nın və s.-nin izoprenoid zənciri, zülal molekullarının daxili hissəsi ilə qarşılıqlı əlaqədə olur.

Xloroplastlarda stirolların miqdarı quru maddəyə görə 0,02-0,5%-dir və onlar əsas etibarilə efirləşməmiş formadadır. Fərz edilir ki, stirollar membranda lipidlərin ya istiqamətlənməsini və ya membranın keçiriciliyini tənzim edir.

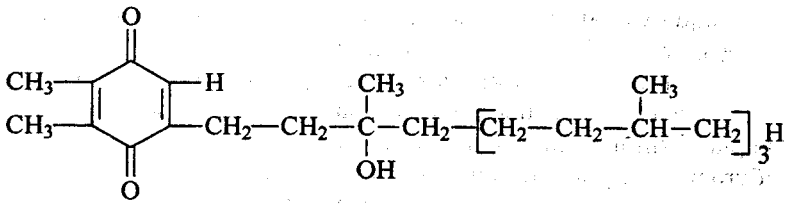
Ali bitkilərin xloroplastlarında bir sıra lipidli-xinonlu birləşmələr – plastoxinonlar da vardır. Onların əksəriyyəti benzoxinonun törəmələridir (A, B, C və D plastoxinonlar, α, β, γ tokoferollar və α - tokoxinonlar), yalnız vitamin K_1 naftoxinonlara aiddir. Plastoxinonların lipid xarakteri, onlarda müxtəlif uzunluqda olan yan izoprenoid zəncirinin varlığı ilə müəyyən edilir. Plastoxinonlardan ən yaxşı öyrənilənı plastoxinon A-dır (PxA):



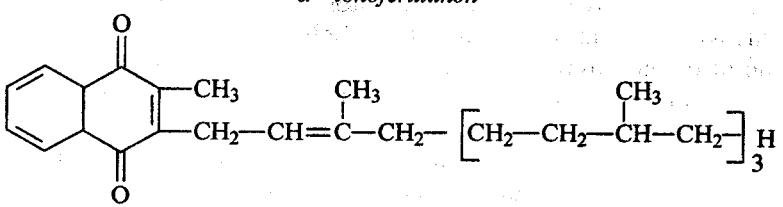
Burada: n – ədədinin qiyməti obyektdən asılı olaraq müxtəlif ola bilər, məsələn, ən çox yayılmış plastoxinon «A» üçün n=9 olur. Odur ki, plastoxinon «A» qrupunun bu nümayəndəsini, bəzən PxA 45 kimi də işarə edirlər.

Plastoxinonlardan B, C və D-nin quruluşu hələlik tam müəyyənləşdirilməmişdir. Onlardan plastoxinon B – $C_{53}H_{80}O_2$ və C-$C_{53}H_{80}O_3$ kimi nəzərdə tutulur.

Plastoxinonların oksidləşmiş formalarının udma spektrlərinin maksimumları ultrabənövşəyi sahədə 255 və 262 nm-ə uyğun gəlir. Lakin bu maddələrin reduksiyası zamanı (məsələn, borohidridlə) onların göstərilən udma maksimumu itir və yenidən 290 nm-də kiçik maksimum əmələ gəlir. Tokoferilxinonun da udma spektri plastoxinonlarınkını xatırladır, lakin onların maksimumu 8-10 nm uzundalğalı sahəyə doğru çəkilmişdir.



α – tokoferilxinon



Vitamin K₁

Ümumiyyətlə, plastoxinonlar bitkilər aləmində (səltənətində) geniş yayılmışdır. PxA ali bitkilər və qırmızı yosunlardan başqa, bütün yosunlarda da aşkar edilmişdir. Plastoxinon A ilə birlikdə həmişə az miqdarda plastoxinon B, C və D-də olur (cədvəl 2).

Müəyyən edilmişdir ki, plastoxinonların miqdarı bitkilərin böyümə şəraitindən asılıdır. Belə ki, günəşin parlaq işığı düşən yarpaqlara nisbətən, kölgədə olanlarda plastoxinonların miqdarı xeyli azdır.

Cədvəl 2

İspanaq xloroplastlarında xinonların miqdarı

Xinonlar	mkmol/mkmol xlorofilə görə
Plastoxinon A	0,1-0,4
Plastoxinon B	0,003-0,025
Plastoxinon C	0,016-0,026
Plastoxinon D	0,009-0,013
Vitamin K_1	0,008-0,022
α-tokoferilxinol	0,003-0,022
β və γ-tokoferilxinonlar	0,0003-0,000
α-tokoferol	0,05-0,0006
β və γ-tokoferollar	0,01

Cavan xloroplastlarda lipoxinonlar, demək olar ki, tamamilə fotokimyəvi aktiv tilakoidlərdə yerləşir. Bitkilər yaşlaşdıqca yarpaqlarında plastoxinonların miqdarı artır.

İşıqda və qaranlıqda xloroplastlardakı plastoxinonlar dönən oksidləşmə-reduksiya reaksiyasına məruz qalır.

Sübut olunmuşdur ki, plastoxinonlar qısadalğalı işığın təsirindən reduksiya olunur, uzundalğalı işıq isə onları oksidləşdirir. Buna görə də plastoxinonlar xloroplastlarda elektronların daşındığı fotosintetik dövrənin komponentləri qrupuna aid edilir.

Plastoxinonlarla xlorofilin molyar nisbəti 1:10-a kimidir. Bu da, onların miqdarca sitoxrom və plastosianinlərdən çox olmasını göstərir. Xloroplastların əsas kütləsini zülallar, lipidlər, piqmentlər və mineral duzlar təşkil edir. Buna baxmayaraq, su xloroplastların mühüm kimyəvi komponentlərindən olub, onun miqdarının təxminən 75%-ni təşkil edir.

Xloroplastlarda mineral elementlərin miqdarca az olmasına baxmayaraq, onlardan bəzilərinin, məsələn, dəmirin (80%), misin (~50%), sinkin (65-70%) və manqanın miqdarı kifayət qədərdir. Bu onu göstərir ki, plastidlər yüksək dərəcədə və müxtəlif cür fermentativ fəallığa malikdir.

FOTOSİNTETİK APARATIN PİQMENT SİSTEMLƏRİ

Xloroplastların fotosensibilizasiyaedici sistemləri iki əsas piqment qrupunu özündə birləşdirir.

I. Tetrapirrollar:

1) Xlorofillər – tərkibində maqnezium olan tsiklik tetrapirrol törəmələridir.

2) Fikobilinlər – açıq tetrapirrol quruluşlu piqmentlərdir.

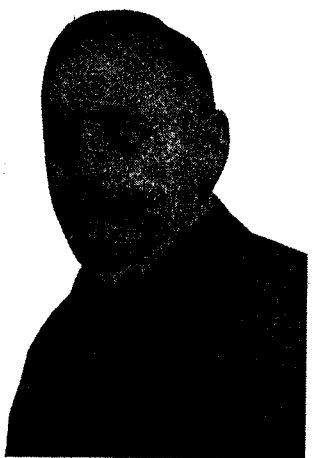
II. Karotinoidlər – bu qrup piqmentlərin kimyəvi quruluşunun əsasını 8 izoprenoid molekulu təşkil edir.

Hər iki piqment qrupunun çoxlu miqdarda törəmələri vardır. Bu törəmələr bir-birindən, ancaq yan zəncirlərinin kimyəvi tərkibinə görə fərqlənir. Bundan başqa, canlı yarpaqda eyni kimyəvi quruluşa malik olan piqmentin (məsələn, xlorofil a, b və s.) bir çox sayda nativ formaları da olur. Bunlar isə bir-birindən udma spektrlərinə və funksional fəallıqlarına görə fərqlənir.

Xloroplastların əsas fotosintetik piqmenti xlorofillərdir. Bu qrupun 10-a yaxın nümayəndəsi məlumdur. Bakteriyalar və yosunlardan başlamış, ali bitkilərə qədər fotosintez prosesi gedən orqanizmlərin hamısında universal piqment kimi xlorofil a ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$) vardır. Xlorofil a göy-yaşıl yosunlarda və qırmızı yosunların bəzi qruplarında yeganə yaşıl piqmentdir. Ali bitkilərdə xlorofil a ilə yanaşı, xlorofil b ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$) də olur. Bu piqment qonur və diatom yosunlarda xlorofil c, qırmızı yosunlarda isə xlorofil d ilə əvəz olunmuşdur. Maraqlıdır ki, *Xanthophyceae* qrupunun nümayəndələrinin birində yeni xlorofil – xlorofil e aşkar edilmişdir, lakin onun kimyəvi quruluşu hələlik müəyyənləşdirilməmişdir.

Fotosintezedici bakteriyalarda xüsusi formalı xlorofil – bakterioxlorofil ($C_{55}H_{72}O_6N_4Mg$) vardır. Purpur bakteriyalarında bakterioxlorofilin a və b, yaşıl bakteriyalarda isə bakterio-xlorofil a ilə yanaşı, c və d forması da olur.

Piqmentlərin kimyasının öyrənilməsinə XIX əsrdə başlanılmışdır. Müəyyən edildi ki, yaşıl yarpaqla iki sarı və iki yaşıl piqment vardır və xlorofillə hem arasında oxşarlıq mövcuddur. Lakin piqmentlərin ümumi quruluşu öyrənilməmiş qalırdı (tablo 3).



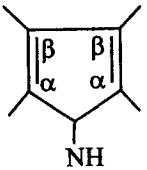
R.Vilştetter (1872-1942)

Xlorofilin kimyəvi təbiətinin diqqətlə öyrənilməsi M.V.Nentski (1902) tərəfindən həyata keçirilmişdir. O, ilk dəfə olaraq porfirinin quruluşuna əsasən xlorofilin və həmin təxmini quruluş düsturunu verdi. Nentski tərəfindən aparılan işlər XX əsrdə alman alimləri R.Vilştetter, A.Ştol və Q.Fişerin tədqiqatlarında davam etdirildi. 1929-cu ildə isə xlorofilin quruluş düsturu tamamilə aydınlaşdırıldı.

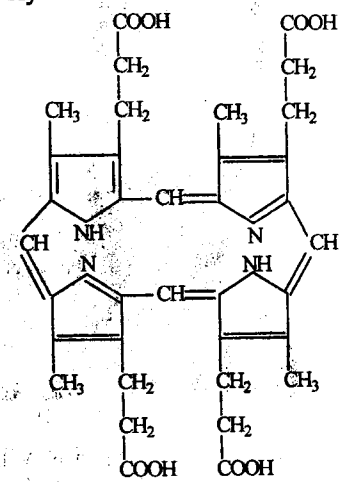
BİTKİLƏRDƏ XLOROFİLLƏRİN METABOLİZMİ

Xlorofillərin əmələgəlmə mərhələləri haqqında müasir təsəvvürlərin təhlilinə keçməzdən əvvəl, qısa da olsa, ümumiyyətlə, porfirinlərin metabolizmi ilə tanış olmaq lazımdır.

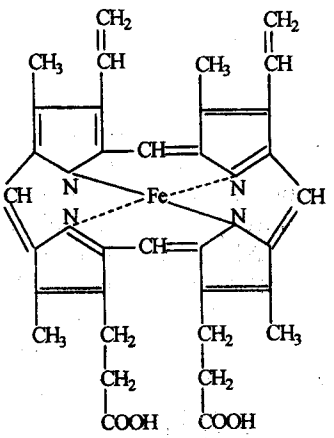
Porfirinlər, yuxarıda qeyd edildiyi kimi, tetrapirroldan ibarətdir. Orada pirrol nüvələri bir-birilə α – karbon atomları arasında doymamış (metin) körpücüyü vasitəsilə birləşir. Pirrol halqasında



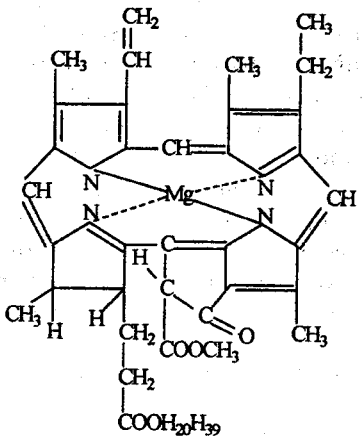
azotla birləşmiş iki karbon atomu yunan hərfi α, qalan iki karbon atomu isə β ilə işarə olunur. Beləliklə də, porfirin molekulunda bütün dörd pirrol nüvələrindəki α karbon atomlarının eyni yan qrupu olduğu halda, β karbon atomlarınınkı isə müxtəlifdir. Müxtəlif porfirinlər bir-birindən əvvəla, 8 β karbon atomlarındakı yan qruplarının yerləşməsi və təbiəti, ikincisi, makrotsiklin-mərkəzində pirrol nüvələrindəki azotlarla rabitələr hesabına saxlanılan metal atomunun olub-olmaması ilə, üçüncüsü əgər metal atomu varsa, onun təbiətilə, dördüncüsü, porfirini təşkil edən pirrol halqalarının reduksiya olunma dərəcələri ilə fərqlənir.



koproporfirin III



dəmirporfirin IX



xlorofil a

Porfirinlər amfoter birləşmələr olub, izoelektrik nöqtələri pH 4-də yerləşir. Bu şəraitdə onlar sulu məhlulda çöküntü verir. Onlar, karboksil qrupunun olması sayəsində qələvi məhlullarda, pirrol halqalarındakı azotun olmasına görə mineral turşularda həll ola bilir. Porfirinlərin efir və xlorid turşusu məhlulları arasında paylanma qabiliyyəti onları ayırmaq, həmçinin də xarakteristikasını öyrənmək üçün praktiki əhəmiyyətə malikdir.

Porfirinlər xarakterik udma spektrinə malik olduqlarından, həm ayrı-ayrı porfirinləri, həm də bütün porfirinlər sinfini ümumilikdə öyrənmək işində spektroskopiya olduqca əlverişlidir.

Porfirinlərin digər mühüm xassəsi, onların flüoresensiya etməsidir. Tərkibində metal olmayan porfirinlər neytral və ya turşu mühitdə intensiv qırmızı flüoresensiya qabiliyyətinə malikdir. Flüoresensiya vasitəsilə, kolorimetrik metoda nisbətən porfirinlərin daha az miqdarını təyin etmək mümkündür. Lakin flüoresensiya, məhlulda olan müxtəlif birləşmələr tərəfindən asanlıqla söndə bilir. Bundan başqa, tərkibində metal olan bəzi porfirinlər, ümumiyyətlə flüoresensiya etmir.

Porfirinlərin metabolizmini öyrənmək üçün onların biosintezini bir sıra mərhələlərə bölürlər. Bu mərhələlərdən bəziləri bir, digərləri isə bir neçə fermentativ reaksiya ilə xarakterizə olunur.

Porfirinlərin biosintezi məsələsi 1952-ci ildən öyrənilməyə başlanmışdır. Bu sahədə Qranikin (1948-1961), D.Şeminin (1951-1953), L.Boqoradın (1963-1966), T. N.Qodnevin (1963), A.A.Şlıkın (1973)

və s-nin işləri sayəsində tetrapirrol birləşmələrinin əsas mərhələləri və aralıq məhsulları müəyyən edilmişdir. Porfirinlərin biosintezinin müasir sxemi aşağıdakı mərhələlərlə əhatə olunur.

I mərhələ. δ – aminolevulin turşusunun (ALT) sintezi. Bu mərhələ ALT-sintetaza və ya ALT-transaminaza vasitəsilə kataliz olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, δ – aminolevulin turşusunun sintezi mərhələsi porfirinlərin əmələ gəlməsini, üzvi turşuların sintezi, yaxud tənəffüs prosesi və amin turşularının metabolizmi ilə əlaqələndirir.

II mərhələ. İlk pirrolun əmələ gəlməsi. İlk monopirrol, iki molekul δ – ALT-nın kondensasiyası nəticəsində əmələ gəlir və porfobilinogen (PBG) adlanır. Bu proses ALT – dehidrataza tərəfindən kataliz olunur.

III mərhələ. Tsiklik tetrapirrolun biosintezi. İlk əmələ gəlmiş tetrapirrolda, porfobilinogenin aminometil qurupundakı karbon atomu, pirrol nüvələrini bir-birilə birləşdirən körpü rolunu oynayır. Porfobilinogendəki β – karbon atomlarının yan qrupları pirrol nüvələrinin bir-birilə birləşməsində iştirak etmir, β – vəziyyətlərdən birinə propion, digərinə isə sirkə turşusunun (asetat) qalığı birləşmişdir. Beləliklə, porfobilinogendən əmələ gəlmiş tetrapirrol halqasında hər bir pirrol nüvəsində β vəziyyətlərdə bir propion, bir də sirkə turşusunun qalığı olur. Fermentativ yolla gedən bu reaksiyanın məhsulu uroporfirinogen adlanır.

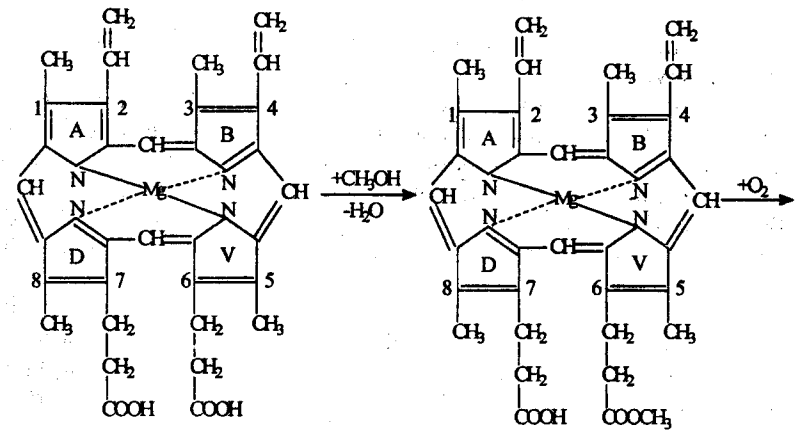
IV mərhələ. Koproporfirinogenin əmələ gəlməsi. Koproporfirinogenlər, hər pirrol nüvəsində bir propion turşusunun qalığı və bir yan metil qrupu saxlayır. Bu birləşmənin 4 izomeri ola bilər, lakin bioloji sistemlərdə yalnız I və III izomerə rast gəlinir. Bu izomerlər uroporfirinogendekarboksilaza fermentinin təsiri ilə müvafiq uroporfirnogenlərdən (I və III) əmələ gəlir. Bu ferment 4 izomerin hamısında yan zəncirdəki sirkə turşusunun qalığını dekarboksilləşdirir.

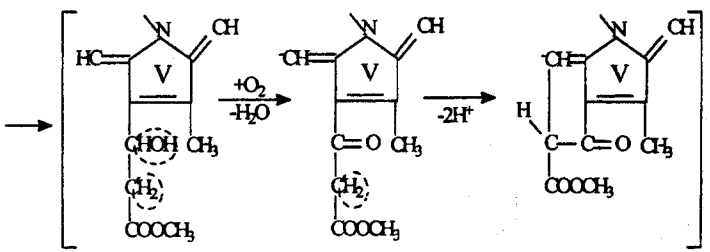
V mərhələ. Protoporfirinogen IX və protoporfirin IX yaranması. Protoporfirinlərin 15 mümkün izomerindən bioloji obyektlərdə rast gəlinəni yalnız protoporfirinogen IX-dur. Bu da koproporfirinogen III-dən 2 və 4-cü vəziyyətlərdə yan qrupları ilə fərqlənir. Bu vəziyyətləri tutan propion turşusunun qalığı koproporfirinogen molekulunda koproporfirinogendekarboksilaza fermentinin təsiri ilə vinil qrupuna qədər oksidləşir. Bu zaman I və II pirrol nüvələrində həm də dehidratlaşma baş verir. Belə reaksiyalar ancaq aerob şəraitində gedə bilir.

VI mərhələ. Metalporfirinlərin biosintezi. Protoporfirin IX əmələ gələndən sonra ferroxelataza və ya porfirin-dəmirxelatlaşdırıcı fermentin köməyilə metalporfirinlər əmələ gəlir (Fe və ya Mg-protoporfirin).

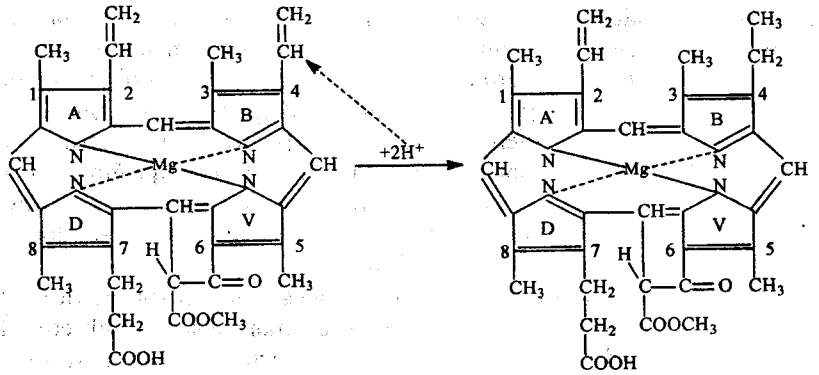
VII mərhələ. Xlorofil a-nın biosintezi. Protoporfirin IX maqneziumla əmələ gətirdiyi kompleks, sərbəst porfirinə nisbətən 15 dəfə sürətlə efirləşir. Buna görə də, maqneziumun porfirinə birləşmə mərhələsindən sonra Mg-protoporfirinin metil spirti ilə efirləşməsi başlanır. Bu reaksiya, S-adenozil-L-metionin-protoporfirin-metil- transferaza fermenti tərəfindən kataliz edilir. Bu ferment, qarğıdalı, lobya xloroplastlarından və həmçinin *Rhodopseudomas*, *Spheroides*-in xromotoforlarından alınmışdır. Efirləşmə prosesi nəticəsində Mg-protoporfirinin monometil efiri alınır.

Protoporfirinin monometil efiri əmələ gəldikdən sonra, xlorofilin biosintezində bir sıra az öyrənilmiş aralıq mərhələlər iştirak edir. Bu mərhələlərin gedişində D və V pirrol halqalarının arasında tsiklopentan halqası əmələ gəlir. Makromolekulun II pirrol nüvəsinin (B) 4-cü





karbon atomunun yan vinil qrupunda reduksiya gedir və bu zaman Mg, 2, 4 – divinilfeoporfirin a_5-dən protoxlorofillid «a» alınır.

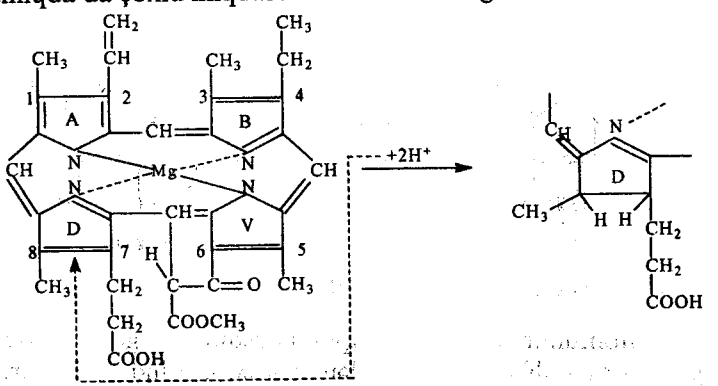


Mg-2,4-divinilfeoporfirin a_5 protoxlorofillid a

Biosintetik dövrədə protoxlorofillid «a» xlorofil «a»-nın bilavasitə sələfi sayılır.

Sonrakı tədqiqatlar nəticəsində protoxlorofillidin xlorofilə çevrilməsinin son fotokimyəvi mərhələsinin mürəkkəb reaksiyalar məcmuundan ibarət olduğu müəyyən edilmişdir. Piqmentlə zülalın yalnız nativ kompleksi olduqda xlorofil protoxlorofiliddən əmələ gələ bilər. Bu cür nativ kompleksdən ekstraksiya olunmuş piqment sonradan xlorofilə çevrilə bilmir. Protoxlorofillid reduksiya olunaraq xlorifillid «a»-ya çevrilir.

Reduksiya prosesi 4-cü (D) pirrol nüvəsində 7 və 8-ci karbon atomları arasında gedir. Ali bitkilərdə bu cür reduksiya prosesi üçün adətən işıq tələb olunur. Bir sıra örtülütoxumlularda qaranlıqda xlorofilin izləri müşahidə olunur; iynəyarpaqlıların cücərtilərində isə qaranlıqda da çoxlu miqdarda xlorofil əmələ gəlir.



protoxlorofillid a

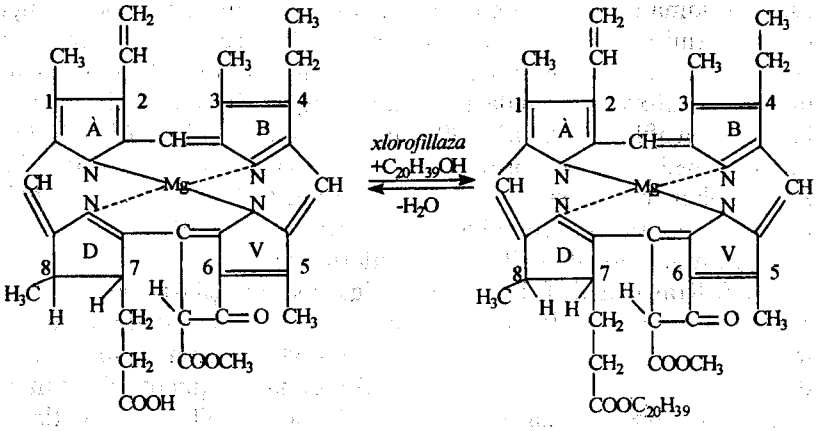
Yosunların əksəriyyəti heterotrof qidalanma şəraitində həm qaranlıqda, həm də işıqda xlorofil əmələ gətirə bilir. Xlorofilin biosintezi üçün işığın olmasını tələb edən yosunlar *Chlorella variegata, Cyanidium caldarum* və s. aiddir.

Etioləolunmuş cücərtilər müxtəlif miqdarda protoxlorofillid a və onun fitol efiri olan protoxlorofil-a toplayır. Müəyyyən edilmişdir ki, fotoçevrilmələrdə protoxlorofil-a yox, protoxlorofillid-a iştirak edir.

Xlorofillaza fermentinin köməyilə xlorofillid-a-nın efirləşməsi nəticəsində xlorofil-a əmələ gəlir.

Xlorofillaza fermenti xlorofilləri müvafiq xlorofillidlərə və fitol spirtinə ($C_{20}H_{39}OH$) qədər hidroliz edir. Bu reaksiya dönəndir.

Bitkilərdə külli miqdarda xlorofil əmələ gələn dövrdə, xlorofillazanın fəallığı çox yüksək olur. Qaranlıqda saxlanmış bitkiləri işıqlandırdıqda xlorofillazanın fəallığı artır, lakin işıqda beçərilmiş bitkilərdə isə fəallıq azalır. Halbuki, bu bitkilərdə xlorofilin miqdarı maksimuma çatır.



xlorofillid a *xlorofil a*

XLOROPLASTLARDA PİQMENTLƏRİN NATİV (TƏBİİ) VƏZİYYƏTİ

Xloroplastların normal quruluşu formalaşdıqca onlardakı piqmentlərin spektral xassəsində dəyişiklik yaranır, udma maksimumu daha uzun dalğa sahəsinə doğru dəyişilir. Bu, piqmentlərin vəziyyətinin və onların plastidlərdəki digər komponentlərlə qarşılıqlı təsiri-

nin dəyişilməsini xarakterizə edir.

Canlı hüceyrələrdə piqmentlər məhlullardakına nisbətən başqa fiziki vəziyyətdə olur. Bunu, piqmentləri yarpaqlardan üzvi həlledicilərlə ayırdıqda onların udma maksimumlarının dəyişilməsi də sübut edir. Canlı yarpaqda xlorofil – a-nın udma maksimumu 663 nm-ə, etil spirtində isə 660 nm-ə qədər dəyişilə bilir. Hələ 1921-ci ildə V.N.Lubimenko belə fərz edirdi ki, canlı yarpaqda xlorofillə xloroplast zülalları arasında spesifik xlorofil-zülal kompleksi əmələ gəlir. Bu fərziyyə sonrakı tədqiqat işlərində tamamilə təsdiq olundu.

Xloroplastlarda piqmentlərin nativ vəziyyətinə dair aparılan tədqiqatlarda, yüksək həssaslığa malik spektral metodların tətbiqi, xlorofil a-nın bir neçə nativ formalarının olmasını aşkar etməyə imkan verdi. Müəyyən edildi ki, bu cür nativ formalar (xlorofil a-683, 670-673, 695 və s.) nəinki udma maksimumlarına, həm də funksional fəallıqlarına görə də fərqlənir. Bunlardan bəzisi birinci, digərləri isə ikinci piqment sistemində işığın udulmasında iştirak edir.

Piqmentlərin nativ formalarının öyrənilməsində alçaq temperaturdakı udma spektrlərinin qeyd olunması mühüm nəticələr almağa imkan vermişdir. K. Frenç və əməkdaşları (1972) alçaq temperaturda (-196°C) udma maksimumlarını qeyd etmiş və xlorofil a-nın çoxlu miqdarda müxtəlif formalarını aşkar etmişlər. Bu cür nativ formalardan: xlorofil b-nin 640,1; 649,5 nm, xlorofil a-nın isə, 661,6; 669,6; 677,1 və 683,7 nm göstərmək olar. Xloroplastların I fotosistem ilə zəngin olan fraksiyası ən çox xlorofil a-nın 684 nm və uzundalğalı piqmentlərlə, II fotosistem ilə əlaqədar fraksiyası isə daha çox xlorofil a-670 nm, xlorofil b-650 nm formalarına malik olur.

A.A.Krasnovski, F.F.Litvin və digər tədqiqatçıların bir sıra illər ərzində apardıqları işlərin nəticəsi göstərir ki, ali bitkilərdə piqmentlərin nativ formalarının çoxluğu, birinci növbədə, onların aqreqasiya dərəcələri və tipləri ilə əlaqədardır. Bu zaman piqmentlərin dimer, trimer və s. nativ halda aqreqatları mövcud ola bilər. Piqmentlərin daha uzun-dalğalı formaları (710-720 nm) kvazikristallik quruluşa (kristalabənzər) malikdir.

Müxtəlif aqreqat tiplərinin əmələ gəlməsində piqment – lipoproteid kompleksindəki zülalın mühüm rolu vardır. Digər tərəfdən bu cür nativ formalar, həm də piqment-piqment və piqment-zülal qarşılıqlı təsiri nəticəsində də yarana bilər.

Piqmentlərin müxtəlif nativ formaları, onların fotosintezdəki funksional rolu haqqında məsələni qarşıya qoyur, F.F.Litvin və əməkdaşları (1973) tərəfindən belə fərz edilir ki, birinci qrupa aid

qısadalğalı nativ formalar işıq enerjisinin udulmasında, uzundalğalı formalar isə enerjinin miqrasiyası prosesində iştirak edir. Spektral cəhətdən hüceyrədə bir-birinə yaxın piqment formalarının olması enerji miqrasiyasının effektivliyini və fotosintezdə reaksiya mərkəzinin funksiyasını müəyyən edir.

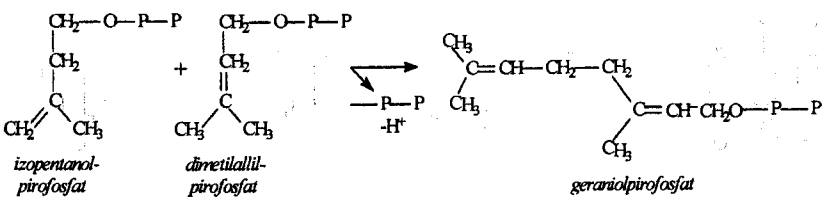
KAROTİNOİDLƏRİN BİOSİNTEZİ

Fotosintez prosesində fotoreseptor rolunu oynayan ikinci qrup birləşmə – karotinoidlərdir. Bura sarı, narıncı və qırmızı rəngli 60-dək müxtəlif piqmentlər daxildir. Karotinoidlərdən β-karotin və likopin, ilk dəfə süni yolla 1950-ci ildə alınmışdır.

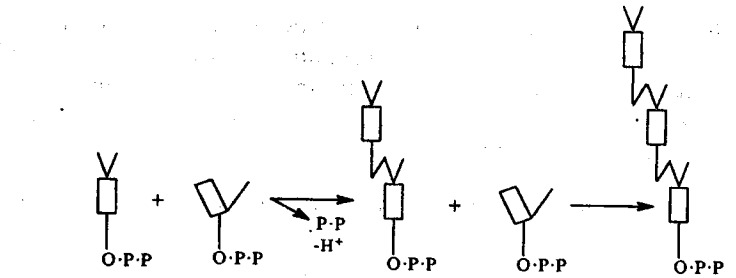
Karotinoidlər, yaxud tetraterpenlər, onların törəmələri ali və ibtidai bitkilərin bütün toxumalarında, xüsusilə xloroplastlarda daha çox rast gəlinir. Karotinoidlər kimyəvi quruluşuna görə iki sinfə bölünür: 1) karotinlər; 2) karotinlərin tərkibində oksigen olan törəmələri – ksantofillər.

Karotinoidlərin izoprenoid skeleti mərkəzi simmetriya nöqtəsinə malikdir. Bu xüsusiyyət, karotinoidlərin iki molekul geranil-geraniol pirofosfatın baş-başa birləşməsi yolu ilə əmələ gəlməsini güman etməyə əsas verir. Bu birləşmə izoprenoidləri sürətlə sintez edən orqanlarda tapılmışdır. Bundan başqa, pomidorun plastidlərində və yerkökündə izopentenolla farnezolpirofosfatın birləşib C_{20} – terpenolpirofosfat əmələ gətirməsini kataliz edən fermentin olması da aşkar edilmişdir. Karotinoidlərin biosintezində başlanğıç birləşmə kimi izopentenolpirofosfat və dimetilallilpirofosfat iştirak edir.

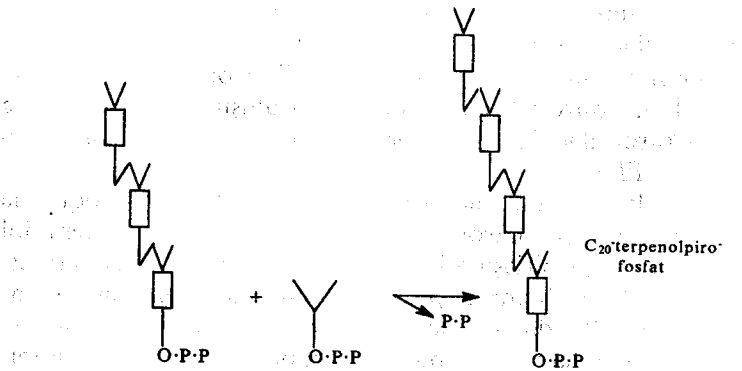
Geraniolpirofosfatın yenidən izopentenolpirofosfatla birləşməsi nəticəsində farnezolpirofosfat, bunun izopentenolpirofosfatla qarşılıqlı təsiri hesabına isə C_{20} – terpenolpirofosfat əmələ gəlir.



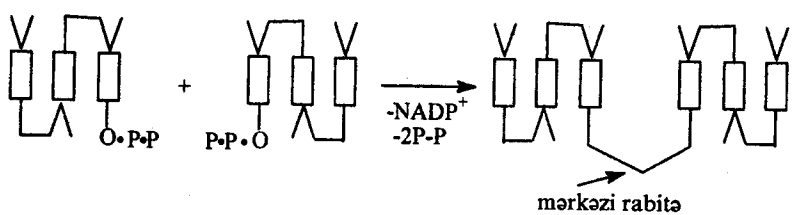
və ya:



dimetilalil-pirofosfat *izopentanol pirofosfat* *geraniolpiro-fosfat-* *farnezolpiro-fosfat*



Qeyd etmək lazımdır ki, C_{40} - karotin (fitoinin) əmələ gəldiyi reaksiya bir cəhətinə görə, iki molekul farnezolpirofosfatın birləşib skvalen əmələ gətirdiyi reaksiyadan fərqlənir. Bu fərq ondan ibarətdir ki, C_{40}-karotinin əmələ gəlməsində NADP-H_2-nin iştirakı tələb olunmur, deməli, C_{40}-karotinin biosintezi zamanı reduksiya prosesi getmir.



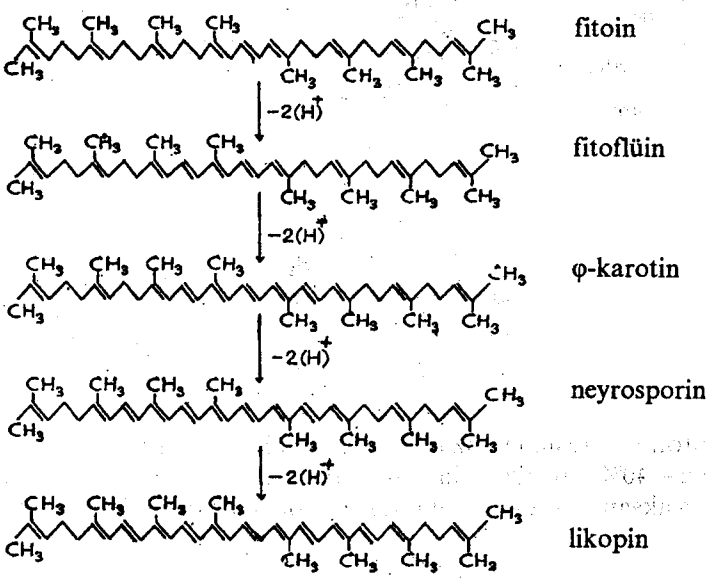
skvalen

Skvalendən fərqli olaraq karotinoidlərin biosintezində ilk birləşmə olan fitoin molekulunun mərkəzində birqat yox, ikiqat rabitə

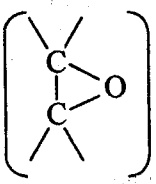
vardır. İkiqat rabitə, iki mərkəzi izopren qalığının ikiqat rabitəsi ilə qarşılıqlı əlaqədədir. Müəyyən edilmişdir ki, qalan bütün karotinoidlər, fitoinin ardıcıl surətdə dehidrogenləşməsi nəticəsində əmələ gəlir.

Güman edilir ki, karotinlər C_{40}-izoprenoiddə mərhələlərlə ikiqat rabitələrin yaranmasından əmələ gəlir. Sonralar məlum oldu ki, açıq zəncirli karotinlərin hamısını fitoin molekulunda ikiqat rabitələri mərhələli surətdə yaratmaqla, süni yolla sintez etmək mümkündür. Fitoin ardıcıl dehidrogenləşmə nəticəsində fitoflüinə, φ – karotinə, neyrosporinə və likopinə çevrilir.

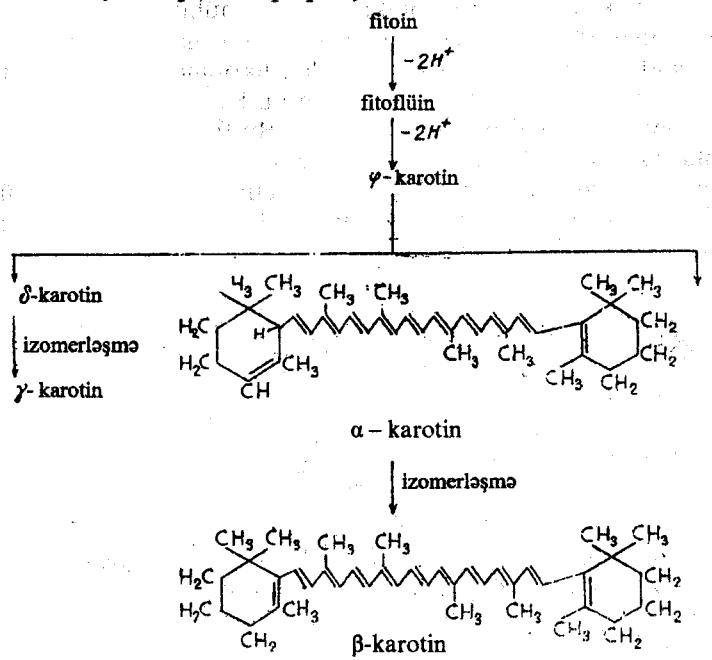
Miqdarına görə daha mühüm olan karotinoidlərdən: α, β, δ, γ, karotinlərdə bir, yaxud iki uclarda molekulda tsiklizasiya gedir. Bu cür tsiklizasiyanın karotinlərin sintezinin hansı mərhələsində getdiyini təyin etmək, karotinlərin biokimyasının mühüm problemi hesab olunur. Məlumdur ki, molekulunda iki ionon halqası olan β-karotində dehidrogenləşmə, açıq zəncirli olan likopindəki kimidir. Buradan da, aydın olur ki, tsiklizasiya prosesi β-karotində görünür, likopindən əvvəlki mərhələdə meydana çıxır. Bu fikir, bir sıra təcrübələrin nəticələri ilə də təsdiq olunur. Belə ki, in vitro-da nişanlanmış atomlar daxil edilmiş obyektlərdə əksər hallarda β-karotinin xüsusi aktivliyi likopininkindən çox olur. Bu isə birinci birləşmənin ikincinin törəməsi ola bilməməsini göstərir.



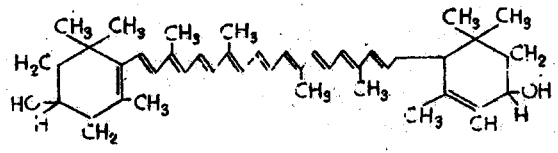
Karotinlərin tərkibində oksigen olan törəmələrindən – ksantofillərdən: hidroksilli törəmələrdən lutein və zeaksantini $C_{40}H_{54}(OH)_2$ və epoksid törəməli birləşmələrdən violaksantin və neoksantini göstərmək olar. Sonuncu ksantofillərdə hidroksil qruplarla yanaşı mo-



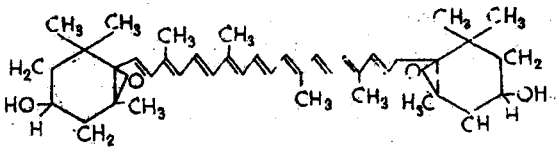
lekulda, həmçinin epoksid qrupu iştirak edir. Ali bitkilərdə müxtəlif



ksantofillər arasında faiz nisbəti aşağıdakı kimidir (paxla bitkisində): lütein – 40%, violaksantin – 34%, neoksantin – 19%, kriptoksantin – 4%, zeaksantin – 2%. Qonur yosunlarda daha çox fukoksantin olur.



lütein



violaksantin

Bütün karotinoidlər yağda həll olan piqmentlərdir, onlar həm polyar, həm də qeyri-polyar həlledicilərdə yaxşı həll olur. Lakin bəzi karotinoidlərin (məsələn, karotin) polyar qrupları olmadığından, onları yarpaqdan, yalnız qeyri-polyar (benzin, petroleyn efiri) və polyar üzvi həlledicilər (etil efiri, spirt, aseton) vasitəsilə ayırmaq mümkündür. Xloroplastlarda karotinoidlər əsasən lipofil fazada yerləşir.

Spektral analiz nəticəsində karotinoidlərin kimyəvi quruluşu ilə onların udma spektrləri arasında sıx əlaqənin olması aşkar edilmişdir. Belə ki, karotinoidlərin udma spektri və əsas udma maksimumlarının vəziyyəti, molekuldakı konyuqasiya olunmuş rabitələrin sayından asılıdır. Konyuqasiya olunmuş rabitələrin sayı artdıqca udma spektri, bir qayda olaraq, uzundalğalı sahəyə doğru yerini dəyişir (cədvəl 3).

Cədvəl 3

Karotinoidlərdə işıq udma maksimumlarının molekuldakı ikiqat rabitələrin sayından asılılığı

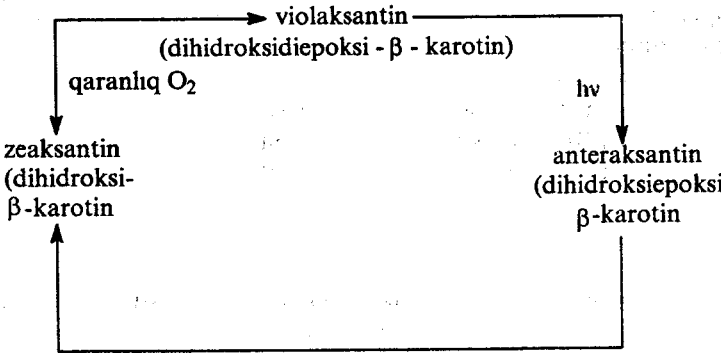
Birləşmə	Konyuqasiya olunmuş rabitələrin sayı	İşıq udmanın əsas maksimumu, nm
fitoin	3	285
fütoflüin	5	348
neyrosporin	9	440
α-karotin	10	444
β-karotin	11	451

Karotinoidlərin xloroplastlarda olması (lokalizasiyası) piqment-lipoproteid komplekslərini fraksiyalarına ayırmaq yolu ilə müəyyən

edilmişdir. Bu fraksiyalardan hər biri iki fotosistemə uyğundur. Aparılan tədqiqatlar, karotinoidlərin müxtəlif törəmələrinin I fotosistem və II fotosistem fraksiyaları üzrə səciyyəvi və qanunauyğun şəkildə paylanmasını göstərdi. Aşkar olundu ki, karotinoidlərin əsas hissəsi I fotosistem fraksiyasında, ksantofillərin xeyli hissəsi isə II fotosistem fraksiyasında toplanır. Güman edilir ki, II fotosistem ilə əlaqədar olan ksantofillər suyun fotooksidləşməsi, molekulyar oksigenin xaric olunması proseslərinin həyata keçirilməsində iştirak edir.

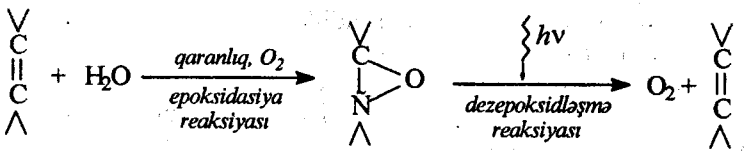
Müəyyən edilmişdir ki, karotinoidlər elektromaqnit enejisinin udulmasında bilavasitə rol oynayır. Beləliklə də, fotosintezin spektrin müxtəlif sahələrində effektivliyinin artmasında mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

J. Qudxir (1969) aldığı nəticələrə əsasən qeyd edir ki, ksantofillər tərəfindən udulan işıq enerjisi xlorofilə verilmir. O enerji hesabına ksantofillər, molekulyar oksigen formalaşması reaksiyalarında iştirak edə bilir. Bu baxımdan son zamanlar karotinoidlərin hidroksi- və epoksitörəmələrinin qarşılıqlı çevrilmələrində ksantofilli (və ya epoksidli) tsiklin olmasının aşkar edilməsi diqqəti cəlb edir. Belə tsikl aşağıdakı kimidir:



Violaksantinin zeaksantinə çevrildiyi işıq reaksiyalarında violaksantin molekulunun ardıcıl dezepoksidləşməsi ilə yanaşı, molekulyar oksigenin xaric olunması da baş verir. D.İ. Sapojnikovun (1974) laboratoriyasında dezepoksidaza fermenti ayrıca alınmış və onun kataliz etdiyi reaksiyaların işığın intensivliyindən və temperaturdan asılılığı müəyyənləşdirilmişdir. Zeaksantinin violaksantinə çevrildiyi qaranlıq reaksiyaları (epoksidləşmə reaksiyası), H_2O-nun iştirakı ilə həyata keçirilir. Bu peaksiya temperaturdan asılı olmaqla yanaşı, həm də oksigenin də iştirakını tələb edir.

Oksigenin izotopu (^{18}O) ilə aparılan xüsusi tədqiqatlar əsasında müəyyən edilmişdir ki, ali bitkilərdə və yosunlarda fotosintez zamanı ayrılan molekulyar oksigen violaksantinin epoksid qruplarından çıxır. Həmin qruplardakı oksigenin mənbəyini suyun oksigeni təşkil edir (Sapojnikov və b., 1961, 1964). Reaksiyalar aşağıdakı ardıcıllıqla gedə bilər:



Zeaksantin *violaksanti* *n zeaksantin*

Beləliklə də, violaksantin tsikli fotosintez proseisndə suyun fotooksidləşməsi zamanı molekulyar oksigenin formalaşmasında iştirak edir. Epoksidləşmə reaksiyaları, I fotosistem və II fotosistem formalaşdıqdan sonra həyata keçirilə bilər. Buna görə də bütövlükdə epoksid tsikli, yalnız tilakoid quruluşu başa çatdıqdan sonra, tamamilə yerinə yetirilir.

Karotinoidlər fotosintez prosesində həm də müdafiə funksiyasını yerinə yetirir. Bir sıra tədqiqat işlərində müəyyən edilmişdir ki, karotinoidlərdən məhrum olan mutant formalarda (məsələn, qarğıdalı, purpur bakteriyaları və s.) aerob şəraitdə işıqlanma zamanı xlorofilin sürətlə dağılması baş verir. Bu effekt anaerob şəraitdə nəzərə çarpmır. Alınan nəticələr onu sübut edir ki, karotinoidlərin mühüm funksiyalarından biri də məhz onların yaşıl piqmentləri və hüceyrənin digər komponentlərini fotooksidləşmədən qorumaqdır.

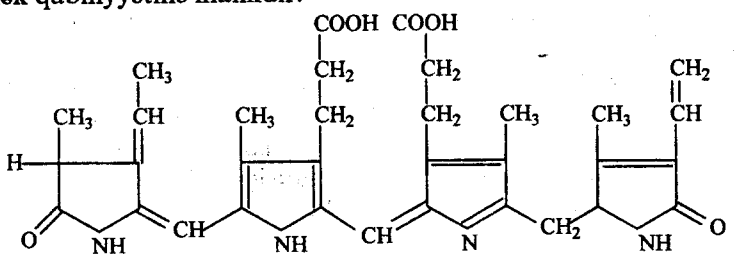
FİKOBİLİNLƏR

Fikobilinlər, tərkibində tetrapirrol quruluşu olan piqmentlərin ikinci qrupunu təşkil edir. Onlar yosunlarda piqment sisteminin tərkibinə daxil olmaqla, fotosintez prosesində xlorofillərlə birlikdə fotoreseptor funksiyasını yerinə yetirir. Tsiklik tetrapirrollardan fərqli olaraq fikobilinlərdə dörd pirrol nüvəsi tərkibində metal olmayan açıq zəncir əmələ gətirir. Ayrı-ayrı nüvələr bir-birilə metin (-CH=) və metilen ($-CH_2-$) körpücüyü ilə birləşmişlər. Kimyəvi quruluşlarına görə fikobilinlər öd piqmentlərinə yaxındır.

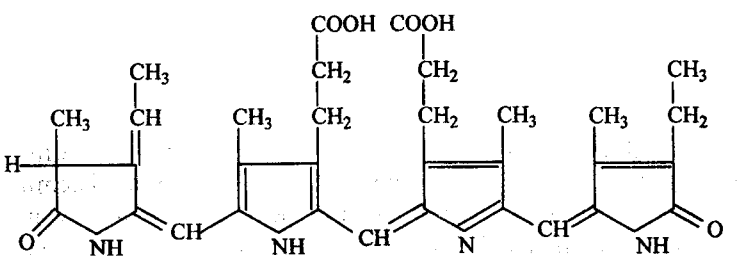
Fikobilinlər biliproteidlərin tərkibinə daxil olur. Göy-yaşıl yosunlarda bu qrupdan olan əsas piqment fikosianindir ki, bu da fikosianobilinin zülalla kompleksindən ibarətdir. Qırmızı yosunlarda isə fikoeritrin – fikoeritrobilinin zülalla kompleksindən təşkil olunmuşdur. Piqmentlərin prostetik qrupları zülallarla möhkəm rabitələr əmələ gətirir ki, bunları da yalnız HCl-da yüksək temperaturda qızdırmaqla parçalamaq mümkündür.

Xromofor ilə zülal arasında möhkəm peptid rabitəsindən başqa, həm də labil H-rabitələr də vardır.

Fikobilinlərdə xromofor qruplar, pirrol nüvələrindəki karbon atomları və azot hesabına əmələ gələn ikiqat rabitələrdən ibarətdir. Bu birləşmələrdə π-elektron sisteminin konfiqurasiyası, xlorofilin tsiklik sisteminə oxşamadığından, bunların udma spektrləri də xeyli fərqlənir. Belə ki, fikobilinlər spektrin yaşıl və sarı sahəsini udur. Bir sıra fikoeririnlərdə udulmanın maksimum qiyməti 540 və 570 nm arasında olur. Fikosianinlərdə isə maksimum 615-650 nm arasındadır. Bu qrup piqmentlərin zülalla nativ kompleksləri flüoresensiya etmək qabiliyyətinə malikdir.



fikoeritrobilin



fikosianobilin

Yosunların fotosintezedici quruluşlarında fikobilinlər xüsusi törəmələrdə – fikobilisomlarda yerləşirlər ki, bunlar da diametri təx-

minən 320A° olan qranullardan ibarətdir və lamellalarda olur. Son zamanlaradək fikobilinlərin fotosintez posesindəki əhəmiyyəti, onların II fotosistemin əlavə piqmenti kimi fəaliyyət göstərmələri ilə məhdudlaşdırılırdı. Lakin bir sıra tədqiqat işlərinin nəticəsi göstərdi ki, fikobilinlərin xüsusi reaksiya mərkəzlərində yerləşən aktiv formaları, xlorofildən asılı olmayaraq işıq enerjisini fotokimyəvi reaksiyalarda kimyəvi enerjiyə çevirə bilir.

Fikobilinlərin fotosintezdəki funksional rolu öyrənilməkdə davam edir və bu məsələnin həlli mühüm prinsipial əhəmiyyətə malikdir.

PİQMENT SİSTEMLƏRİNİN FOTORESEPTOR FUNKSİYASI

Fotosintez prosesində işıq enerjisinin potensial formada kimyəvi enerjiyə çevrilməsində piqment sistemi əsas rol oynayır. Buna görə də fotoreseptor kimi piqmentlərin işıq kvantları ilə qarşılıqlı təsirinin aydınlaşdırılması, fotosintez problemində ən mühüm məsələlərdən biridir. Buraya, piqmentlərin kimyəvi quruluşunun işıq udma mexanizmini, udulan enerjinin piqmentlər arasında miqrasiyasını (ötürülməsini), enerjinin toplanmasını, onun kimyəvi formaya çevrilməsini, bu proseslərlə əlaqədar piqment molekulunun quruluşunun dəyişməsini aid etmək olar.

Ali bitkilərdə fotosintez prosesində elektromaqnit spektrinin görünən hissəsi, bir qədər də ultrabənövşəyi və infraqırmızı sahəsi, başqa sözlə, 350-700 nm, bakteriyalarda isə 350-900 nm iştirak edir. Məlumdur ki, elektromaqnit şüaları ayrı-ayrı diskret vahidlərdən – kvantlardan (fotonlardan) ibarətdir. Müxtəlif dalğa uzunluğuna malik olan fotonlar müxtəlif enerji ilə xarakterizə olunur.

$$E=h\nu = hc/\lambda,$$

burada: E – fotonun erqlərlə enerjisi, h – Plank sabiti ($6{,}62\cdot10^{-27}$ erq. s.), c – işığın sürəti, ν – şüalanmanın tezliyi, λ – şüalanmanın dalğa uzunluğudur. Hər bir fotonun enerjisi çox azdır və onu adətən kimyəvi reaksiyalarda olduğu kimi, molfotonlarla - Eynşteynlə ifadə edirlər. Yuxarıdakı düsturdan istifadə edib I Eynşteynin qiymətini hesablamaq mümkündür.

$$1\ Eynşteyn = Nhv,$$

burada: N – Avoqadro ədədi ($6{,}02 \cdot 10^{23}$) olub, fotonların sayını göstərir. Fotonun enerjisini həm erqlə, kkal/mol (1 kkal = $4{,}2 \cdot 10^{10}$ erq) və ya elektronvoltlarla (1eV=23 kkal/mol) ifadə etmək olar.

İnfraqırmızı şüaların enerjisi yüksək deyildir (0,01-0,1 eV). Odur ki, bu sahəyə aid olan kvantlar molekulda kimyəvi dəyişiklik yaratmır. Onlar molekulda ancaq rəqsi və fırlanma hərəkətləri enerjisinin səviyyəsini dəyişə bilir. Digər tərəfdən, su infraqırmızı şüaları yaxşı udduğundan, spektrin bu sahəsi fotosintez üçün effektli enerji mənbəyi olmur. Ultra-bənövşəyi şüaların enerjisi xeyli çoxdur (6-10eV). Buna görə də, belə şüaların təsirilə bir sıra kimyəvi rabitələr tez qırılır, molekulda ionlaşma əmələ gəlir. Bütün bu dəyişikliklər zülalların, nuklein turşularının və digər bioloji aktiv maddələrin parçalanmasına səbəb olur.

Fotosintez prosesində istifadə olunan kvantların enerjisi 1-3eV-a bərabərdir. Belə kvantlar canlı sistemə mənfi təsir etmir, çünki onların udulması kimyəvi quruluşun dağılması ilə nəticələnmir. Elektromaqnit spektrinin görünən sahəsinə aid işıq kvantlarının udulması, uducu molekulda ancaq elektron quruluşunun dəyişilməsinə səbəb olur.

Molekul tərəfindən işıq enerjisinin udulması və onun ehtiyat halında toplanması, molekulun özünün müxtəlif energetik vəziyyətlərdə olması imkanı ilə əlaqədardır. Spektrlər nəzəriyyəsinin əsas müddəalarına görə molekulun işığı udması, onun molekul daxilində müxtəlif növ enerjilərə çevrilməsi nəticəsində baş verir. Buradan belə nəticə çıxır ki, molekulun ümumi enerjisi, elektron, rəqsi və fırlanma hərəkətlərinin enerjisinin cəminə bərabərdir. Yəni:

$$W = W_{elektr.} + W_{rəqsi} + W_{fırlan.}$$

Molekulun enerji səviyyəsini müəyyən edən ən mühüm komponent – elektronun enerjisidir. Kvant mexanikasına görə, molekulun elektron enerjisi, onun ayrı-ayrı elektronlarının enerjisindən asılıdır. Lakin Pauli prinsipi müəyyən edir ki, atomda iki eyni energetik vəziyyətdə elektronlar yerləşə bilməzlər.

Elektronun energetik vəziyyəti 4 fiziki parametrlə müəyyən edilir: n – baş, l – orbital, m – maqnit və s – spin, kvant ədədi.

Atom və ya molekulun işıq kvantı udması, onlarda elektronların yüksək energetik səviyyəyə keçməsi və beləliklə də, molekulun həyəcanlanması ilə müşayiət olunur. Əvvəlki (stasionar) vəziyyətinə qayıtdıqda elektronun enerjisi, sadə halda, işıq kvantları şəklində bura-

xılır. Atomdakı elektron orbitlər müəyyən energetik səviyyələrlə xarakterizə olunur. Həmin səviyyələrin enerjisi, atomun nüvəsindən uzaqlaşdıqca çoxalır.

İki orbit arasında enerji fərqinə dəqiq surətdə müvafiq gələn işıq kvantlarının enerjisi hesabına elektron bir orbitdən digərinə (daha yüksək enerjiliyə) keçir. Beləliklə də, yalnız müəyyən dalğa uzunluqlu işıq kvantları udula bilir.

Xlorofilin porfirin halqasında olduğu kimi, ikiqat rabitəyə malik olan molekullarda π – elektronlar delokalizə olmuşdur, başqa sözlə, onlar π – orbitlər üzrə bir neçə atom nüvəsi ətrafında fırlanır. İşıq kvantını udan molekulda keçid proseslərində, ancaq π – elektronlar iştirak etdikdə, belə keçid $\pi \rightarrow \pi^*$, bu proseslərdə O və N atomlarına məxsus elektronları da olarsa, $n \rightarrow \pi^*$ kimi göstərilir. Lakin sonuncu keçid tipi, $\pi \rightarrow \pi^*$ keçidə nisbətən təxminən 10 dəfə az baş verir.

Atomdan fərqli olaraq, molekulda udulan işıq kvantının enerjisinin heç də hamısı elektronun enerjisinə çevrilmir. Belə ki, enerjinin bir hissəsi molekulun rəqsi və fırlanma enerjisinə çevrilir. Molekulun malik olduğu energetik vəziyyət şübhəsiz ki, atomdakı kimi dəqiq müəyyən olunmuş kimi deyildir. Buna görə də atomdan fərqli olaraq molekulun udma spektri, adətən, xətti yox, zolaq şəklində olur.

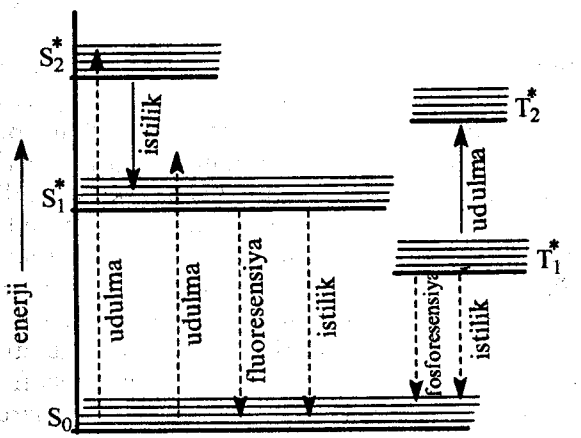
İşığın udulmasına, atom və ya molekullardakı elektronların qarşılıqlı yerləşməsi də təsir göstərir, ona görə ki, hər bir elektronun müəyyən spini vardır. Odur ki, elektrona, öz oxu ətrafında fırlanan (spinning) yüklu zərrəcik kimi baxmaq olar. Belə fırlanma ilə elektronun hərəkət miqdarı momenti və ya spini əlaqədardır. Bütün elektronların spinlərinin qiyməti eynidir, lakin spin vektor kəmiyyət olduğundan o, fəzada müxtəlif istiqamət ala bilər. Elektron üçün yalnız iki cür: lokal maqnit sahəsinə ya paralel və yaxud da antiparalel şəkildə səmtlənmə mümkündur (+½ və ya -½). Atomun və ya molekulun bütövlükdə spini, ondakı bütün elektronların spinlərinin vektorial cəmindən ibarətdir.

Molekulda və ya atomda elektron vəziyyətinin spin multipliliyi (çoxluğu) 2S+1 düsturu ilə təyin olunur. Burada, s – bütöv atom və ya molekulun tam spininin qiymətidir, məsələn, əgər s = 0 olarsa, bu o deməkdir ki, sistemdəki bütün elektronların spin proyeksiyaları, maqnit sahəsi istiqamətində bir-birini qarşılıqlı surətdə aradan qaldırır. Buradan da: 2·0+1=1 olar. Sistemin (atom və ya molekul) bu vəziyyəti sinqlet[1] vəziyyət adlanır. Digər tərəfdən əgər S=1 olarsa, bu

[1] *Sinqlet* – vahid deməkdir.

zaman 2.1+1=3 alınır ki, bu da sistemin triplet halı deməkdir. Bu halda elektronların spinləri bir-birinə paralel yerləşir (↓↓). Üzvi molekullarda demək olar ki, bütün elektronlar eyni energetik vəziyyətdə, lakin antiparalel spinlərlə olur, başqa sözlə, qoşalaşır. Fotonu udmuş belə molekul udulan enerjinin qiymətindən asılı olaraq bir elektron spinini dəyişmədən birinci və ya ikinci həyəcanlanmış sinqlet halına keçir (şəkil 13). Udulan enerjinin qiyməti çox olduqca, həyəcanlanma halının davam etmə müddəti (τ) azalır.

Həyəcanlanmış vəziyyətdən ilk vəziyyətə (həyəcanlanmamış) qayıtdıqda elektronların enerjisi müxtəlif yollarla sərf oluna bilər.



Şəkil 13. Molekulun energetik səviyyələrinin sxemi: S_0 – əsas və ya stasionar hal; S_1^* – birinci; S_2^* -ikinci həyəcanlanmış sinqlet hal; T_1^* – birinci; T_2^* – ikinci həyəcanlanmış triplet hal.

İşıq kvantı udmuş molekulun 1-ci və ya 2-ci həyəcanlanmış sinqlet hala ($S_0 \rightarrow S_1^*$ və ya $S_0 \rightarrow S_2^*$) keçməsi udulan kvantın enerjisindən və ya dalğa uzunluğundan asılıdır. Belə ki, əgər udulan kvantın dalğa uzunluğu spektrin qısa dalğalı sahəsinə (məsələn, $\lambda \leq 430nm$) düşürsə, bu halda həyəcanlanmış elektron S_2^* vəziyyətinə keçir. Bu vəziyyətdə τ – kəmiyyətinin qiyməti təxminən 10^{-11}-10^{-13}s olur. Belə qısa müddətdə həyəcanlanmış elektron stasionar səviyyəsinə (S_0) qayıtmağa macal tapmır və enerjisinin müəyyən hissəsini istilik və molekuldaxili rəqsi hərəkətin dəyişilməsinə sərf edib, 1-ci həyəcan-

lanmış sinqlet hala (S_1^*) keçir. Birinci həyəcanlanmış sinqlet halda $\tau=10^{-8}$-10^{-9}s bərabərdir. Bu vəziyyətdə olan elektron enerjisini aşağıdakı yollarla itirib, stasionar vəziyyətinə qayıda bilər: 1) enerjinin qonşu molekullara miqrasiyası; 2) enerjinin istilik şəklində itirilməsi; 3) enerjinin işıq kvantlarına çevrilməsi – flüoresensiya; 4) enerjinin fotokimyəvi reaksiyalara sərf olunması; 5) həyəcanlanmış elektron enerjisinin təxminən 7%-ni itirərək triplet səviyyəyə keçə bilməsi. Belə halda elektronların spinləri bir-birinə paralel yerləşir.

Birinci həyəcanlanmış sinqlet hala, S_0 – vəziyyətindən keçid $\lambda\geq650$nm olan hallarda baş verir. Sinqlet halda olduğu kimi triplet hal da udulan enerjinin qiymətindən asılı olaraq müxtəlif ola bilər (T_1^* və ya T_2^*).

Sərbəst atomdan fərqli olaraq, molekulda əsas energetik səviyyələrdən başqa, yarımsəviyyələr də olur. Bunun da sayəsində molekulun udma spektri xətti yox, zolaqlı şəkildə meydana çıxır.

Triplet səviyyədə (2S+1=3) olan elektron enerjisini sinqlet halda göstərilən yollarla itirə bilir. Bu zaman müşahidə edilən şüalanma flüoresensiya yox, fosforosensiya adlanır. Triplet halda $\tau=10^{-3}$-10^{-5}s olur ki, bu da sinqletdəkindən xeyli çoxdur. Triplet vəziyyətə keçid zamanı ($S_1^* \rightarrow T_1^*$) elektronun spininin dəyişməsinə molekulda olan metal atomu imkan yaradır.

Həyəcanlanmış elektronun enerjisinin istifadə olunma yolu, həyəcanlanmış molekulun olduğu fiziki şəraitdən də asılıdır. Üzvi həlledicilərdə polyar sitemlərin olduğu şəraitdə, elektron-həyəcanlanma enerjisinin sərf olunduğu yol flüoresensiyadır.

Məlumdur ki, xlorofil, həyəcanlandırıcı işığın dalğa uzunluğundan asılı olmayaraq həmişə qırmızı flüoresensiyaya malikdir (Vavilov qanunu). Beləliklə də, Sore zolağında udulan göy işıq kvantı fotokimyəvi cəhətdən qırmızı işığa ekvivalentdir. Bu onu göstərir ki, elektronun əvvəlcədən hansı energetik səviyyədə olmasına baxmayaraq, flüoresensiya, həmişə 1-ci həyacanlanmış sinqlet səviyyədə (S_1^*) yaranır. Müəyyən edilmişdir ki, xlorofil yalnız polyar məhlullarda (spirt, aseton) flüoresensiya edir, qeyri-polyar məhlullarda isə (benzol, petroleyn efiri) flüoresensiya müşahidə olunmur. Flüoresensiyanın dalğa uzunluğu, onun əmələ gəlməsinə səbəb olan işığın (udulan işığın) dalğa uzunluğundan həmişə çox olur (Stoks qanunu).

Qeyd etmək lazımdır ki, enerjinin elektron həyəcanlanması ilə udulması və toplanması nəinki maqnezium-porfirinlərə, həm də dig-

ər qrup birləşmələrə də xasdır. Lakin maqnezium-porfirinlər, başqalarından fərqli olaraq, fotosintez prosesində udulan elektromaqnit enerjisini potensial kimyəvi enerjiyə çevirə bilir. Son illər aparılan tədqiqatlar sayəsində enerjinin çevrilmə mexanizmi barəsində geniş məlumatlar alınmışdır. Müəyyən edilmişdir ki, xloroplastların reaksiya mərkəzlərində xlorofilin həyəcanlanmış molekulu, elektronların akseptoru və donoru sistemləri ilə qarşılıqlı təsirdə olur və bununla da termodinamik qradientin əksinə olaraq, elektronların donordan akseptora daşınmasını həyata keçirir. Xlorofil molekulunun, həmçinin, digər maqnezium-porfirinlərin dönən oksidləşmə-reduksiya reaksiyaları aparması, onların enerjini çevirmə funksiyalarının yerinə yetirilməsində əsas rol oynayır. Xlorofilin həyəcanlanmış molekulu güclü reduksiyaedici agent olub fotosintetik reaksiyalarda yüksək dərəcədə reduksiya olunmuş kofaktorların əmələ gəlməsində mühüm əhəmiyyətə malikdir.

Xlorofilin oksidləşmə-reduksiya çevrilmələri onun bilavasitə ilk fotokimyəvi reaksiyalarda iştirakı ilə əlaqədardır.

Xlorofilin fotoreduksiyası. Bu proses fotohəyəcanlanmış xlorofil molekulu ilə elektronların donorunun qarşılıqlı təsiri zamanı baş verir.

$$Xl \xrightarrow{h\nu} Xl^* \xrightarrow{+e^-} Xl^-$$

Bu zaman ikiqat rabitələr siteminə əlavə olaraq elektron daxil olduğundan mənfi ion-radikal əmələ gəlir.

Xlorofilin model təcrübələrdə fotoreduksiyası ilk dəfə 1948-ci ildə A.A. Krasnovski tərəfindən həyata keçirilmiş və «Krasnovski reaksiyası» adını almışdır. Bu cür reaksiya iki mərhələdə gedir:

$$1)\ Xl \xrightarrow{h\nu} Xl^* + AH_2 \rightarrow \cdot Xl^- + \cdot AH_2^+$$

$$2)\ \cdot Xl^- + \cdot AH_2^+ \rightarrow \cdot XlH + \cdot AH \rightarrow XlH_2 + A$$

Fotoreduksiya olunmuş xlorofil müxtəlif akseptorları reduksiya edə bilər. Xlorofilin fotokimyəvi yolla reduksiya reaksiyasına bütün tetrapirrollu piqmentlər qabildir. Fotoreduksiya reaksiyası üzvi həlledicilərdə, sulu məhlullarda və zəif turş mühitdə gedə bilər. Bu reaksiyalarda donor sistemi kimi, in vitro-da askorbin, kəhrəba, piroüzüm turşuları, ferrositoxrom c və s. maddələr iştirak edir. Akseptor rolunu isə kifayət qədər yüksək mənfi potensiala malik olan maddə-

lər – piridinnukleotidlər, riboflavin, qırmızı metil, safranin T, xinonlar oynayır.

Təcrübə ilə müəyyənləşdirilmişdir ki, həyəcanlanmış xlorofil molekulu elektronların ilk akseptoru və ilk donoru kimi funksiyaları yerinə yetirə bilər. Həyəcanlanmış xlorofil molekulunun, elektronun akseptoru ilə qarşılıqlı təsiri nəticəsində, xlorofil elektron itirir və müsbət ion-radikal formasına çevrilir.

$$Xl \xrightarrow{h\nu} Xl^* \xrightarrow{-e^-} \cdot Xl^+$$

Bu reaksiya dönən olub, xlorofilin fotooksidləşməsi adlınır. Beləliklə də, məlum olur ki, xlorofil oksidləşmiş və reduksiya olunmuş formalarda mövcud ola bilər. Səciyyəvi hal odur ki, xlorofilin oksidləşmiş və reduksiya olunmuş formlarının spektral xarakteristikaları bir-birinə yaxındır. Əldə olan məlumatlar sübut edir ki, xlorofil fotosintez prosesində doğrudan da kimyəvi fotosensibilizator funksiyasını yerinə yetirir.

Həyəcanlanmış halda Mg – porfirin molekulu güclu reduksiyaedici agent olub, donor və akseptorlarla qarşılıqlı təsir nəticəsində elektronların termodinamiki qradiyentin əksinə hərəkətini həyata keçirir.

Yuxarıda qeyd edilənləri ümumiləşdirərək belə nəticəyə gəlmək olar ki, Mg – porfirinlərin tetrapirrol quruluşu, özünün fiziki-kimyəvi xassəsinə görə fotosintez prosesində üç ən mühüm funksiyanı yerinə yetirməyə imkan verir.

1. Piqment molekulunu zədələməmək şərtilə elektromaqnit spektrinin müəyyən hissəinə aid enerjinin udulmasını təmin edir.

2. Molekulun müxtəlif energetik vəziyyətlərə keçməsi hesabına enerjinin, elektron həyəcanlanması şəklində toplanmasını həyata keçirir.

3. Udulan enerjinin, ilk fotoreduksiya və fotooksidləşmiş birləşmələrdə kimyəvi enerjiyə fotokimyəvi çevrilməsini təmin edir. Mg – porfirinlərin kvazikristal quruluşu, onların udulan işıq enerjisini 100% effektivliklə digər formaya çevirməyə imkan yaradır.

FOTOSİNTETİK VAHİD, ONUN FİZİOLOJİ VƏ MORFOLOJİ TƏZAHÜRÜ

Emerson və Arnoldun təcrübələrindən aydın oldu ki, fotosintezin işıq və qaranlıq reaksiyaları vaxt etibarilə bir-birindən fərqlənə bilir. Bu alimlər sonralar müəyyən etmişlər ki, işıq reaksiyası qısa (10^{-5}s) işıq impulsunun təsiri ilə doyma halına keçir, lakin işıq reaksiyasında əmələ gələn məhsullardan istifadə etmək üçün qaranlıq dövrünün uzunluğu təxminən 100 ms olmalıdır. Onlar belə güman edirdilər ki, qaranlıq müddətində CO_2-nin mənimsənilməsinin maksimum qiymətə çatmasına zəmin yaradan belə intensivlikdəki işıq impulsunun təsiri nəticəsində enerjinin çevrilməsini təmin edən xüsusi sahələr vardır. Bu sahələr işıq düşərkən sürətlə doymuş hala keçir. Əgər qaranlıq vaxtında mənimsənilən CO_2-nin molekullar sayına, xlorofil molekullarının sayı bölünsə, onda 1 molekul CO_2-nin reduksiya olunmasında nə qədər xlorofil molekulunun iştirak etməsini hesablamaq olar $\left(\frac{nXl}{nCO_2}\right)$. Müəyyən edilmişdir ki, bu təcrübələrdə bir CO_2 molekulunun mənimsənilməsində 2500 xlorofil molekulu iştirak edir. Bu ədəd «xlorofil vahidi», sonradan isə «fotosintetik vahid» adlandırılmışdır. Kok bu ədədi yenidən dəqiqləşdirmiş və belə nəticəyə gəlmişdir ki, bir molekul CO_2-nin reduksiyası, yaxud bir molekul O_2-nin əmələ gəlməsi üçün 2500 xlorofil molekulu lazımdır. Lakin bir molekul CO_2-nin mənimsənilməsində 10 işıq kvantı lazım gəlirsə, onda Kok belə güman edir ki, CO_2-nin reduksiyası və ya O_2-nin xaric olunması üçün 10 işıq impulsu tələb olunmalıdır. Beləliklə də, hər bir fotosintetik vahid, əslində 2500-un 1/10-dən, yəni 250 xlorofil molekulundan ibarət olmalıdır. Bu ədədə (200-300) ədəbiyyatda fotosintetik vahid adı ilə rast gəlinir.

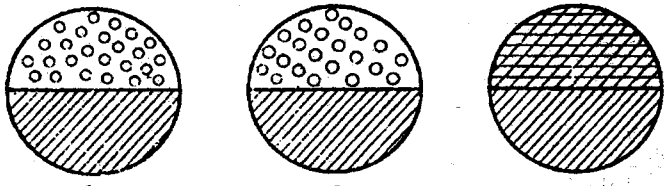
Fotosintetik vahid, fizioloji funksional vahid olub, intakt bitkilərdə təcrübə yolu ilə müəyyən edilmişdir. Fotosintetik vahidin morfoloji ekvivalenti mövcuddurmu? Tomas, Blaauv və Deyzens bu suala cavab verməyə çalışaraq ispanaq bitkisinin xloroplastlarından lamellaları ayırmış və bunlardan ən kiçiyinin Hil reaksiyasına qabil olmasını yoxlamışlar. Lakin belə lamella fraksiyası kifayət qədər təmiz olmamışdır.

İşıq və qaranlıq reaksiyaların xloroplastlardakı lamellalarda yerləşməsini sübut edən təcrübələr fotosintetik vahidin ekvivalentinin də məhz lamellalarda olmasını güman etməyə imkan verir.

Xloroplastların ultranazik kəsiklərində lamellalar hamar görü-

nür. Lakin tozlama[1] üsulu ilə alınmış xloroplast preparatlarında membranın daxili səthində təkrar olunan, həm də nizamlı şəkildə yerləşən quruluşlar aşkar edilmişdir. Bu cür quruluşu ilk dəfə Steynman müşahidə etmişdir. Kaliforniya Universitetində (ABŞ) aparılan tədqiqatlar, belə nizamlı quruluşun Emerson və Arnold tərəfindən təklif olunan fizioloji fotosintetik vahidin morfoloji ekvivalenti olmasını güman etməyə əsas verir. Bu vahid «kvantosom» adlandırılmışdır.

Kvantosomların lamellalarda yerləşməsi ən azı üç tipdə olur: 1) qarmaqarışıq; 2) xətti; 3) parakristallik. Kvantosomların lamellalarda nizamlı yerləşməsi sayəsində, onların parametrlərini dəqiq təyin etmək mümkün olmuşdur (şəkil 14).



Şəkil 14. Kvantosomların lamellalarda yerləşmə tipləri:
1 – qarmaqarışıq; 2 – xətti; 3 – parakristallik.

Qarmaqarışıq tip, kvantosomların ən çox rast gəlinən yerləşmə tipidir, lakin parakristallik tip nisbətən az təsadüf olunur. Bəzən hər üç tipə birlikdə rast gəlinir.

Xloroplastların lamella fraksiyasının, saxarozanın qatılıq qradiyentinə görə hesablanmış sıxlığı təxminən 1,17 olmuşdur. Kvantosomun həcmini və sıxlığını bilməklə onun kütləsini də hesablamaq olar. Hesablamalar göstərir ki, bir kvantosomun kütləsi $3{,}5 \cdot 10^{-18}$ qdır. Buna əsasən də onun molekul çəkisi $2{,}1 \cdot 10^{6}$-ya qədərdir.

Kvantosomların kimyəvi tərkibinin öyrənilməsinə əsasən aydın olmuşdur ki, bir kvantosomda təxminən 230 xlorofil molekulu vardır. Bu ədəd fizioloji fotosintetik vahiddəki xlorofil molekullarının sayına tamamilə uyğun gəlir (cədvəl 4).

Belə güman olunur ki, kvantosomlar mitoxondrilərdə elektronların daşınmasını təmin edən elementar hissəciyin – Qrin hissəciyinin

[1] *Tozlama* – elektron mikroskopu üçün preparatların hazırlanmasında təzadı artırmaq üçün tətbiq olunan metoddur.

və ya Çansın adlandırdığı kimi oksisomların analoqudur.

Cədvəl 4

Kimyəvi maddələrin kvantosomlarda paylanması

Lipidlər və zülallar	Kvantosomlardakı molekulların sayı	Molekul çəkisi	
Lipidlər			
Xlorofil:	**230**		
xlorofil a	160	143000	206000
xlorofil b	70	63000	
Karotinoidlər:	**48**		
β – karotin	14	76000	
lütein	22	126000	27400
violaksantin	6	36000	
neoksantin	6	36000	
Xinon birləşmələri:	**46**		
plastoxinon A	16	12000	
plastoxinon B	8	9000	
plastoxinon C	4	3000	31800
α – tokoferol	9	3800	
α – tokoferilxinon	4	2000	
vitamin K	4	2000	
Fosfolipidlər:	**116**	**90800**	
qliserinfosfatidil-inozit	14		
qliserinfosfatidil-qliserin	52		
qliserinfosfatidil-etanolamin	6		
qliserinfosfatidil-xolin	42		
qliserinfosfat	2		
diqalaktozildiqliserid	144	134000	
monoqalaktozildiqliserid	346	208000	
sulfolipid	48	41000	990000
sterinlər		15000	
öyrənilməmiş lipidlər	?	175600	
Zülal			
zülal azotu	9380	928000	
manqan	2	110	
dəmir (1 atom dəmir sitoxrom b_6-da, 1 atom sitoxrom f-də və 10 atom qeyri-hemin dəmiridir)	12	672218	
mis	6	lipid +zülal	1920000

Xloroplastların və mitoxondrilərin lamellyar sistemi bir sıra cəhətlərinə görə oxşardır. Hər iki sistemdə elektronların daşınması elementar membranla əlaqədardır, onlarda elektronların daşınması suoksigen elektrodu (potensialı) ilə piridin nukleotid (NAD, NADP) potensialı arasında gedir. Qeyd edilən sistemlər «b» və «c» sitoxromlarına malikdir ikisində də elektronların daşınması fosforlaşma prosesi ilə müşayiət olunur. Bunların arasında əsas fərq ondadır ki, kvantosomlardakı aparat fotosintetik enerjini, eləcə də elektronların daşınma istiqamətini termodinamiki qradiyentin əksinə yönəldir.

Fotosintetik vahidin hazırda təklif olunan iki modeli diqqəti cəlb edir. Deyzens (1952, 1964) tərəfindən irəli sürülən modelə görə, 200-300 piqment molekulunun udmuş olduğu işıq enerjisi reaksiya mərkəzi adlanan piqment molekuluna verilir. Bu model fotosintetik vahidin unimərkəzli (muxtariyyətli) modeli hesab olunur ki, burada da piqment kompleksinin uddüğu enerji, ancaq həmin kompleksin «öz reaksiya mərkəzinə» göndərilir.

Kleyton (1966), Tumerman (1966) və Fork (1967) flüoresensiyanın kvant çıxımına əsasən fotosintetik vahidin multimərkəzli (statistik) modelini təklif etmişlər. Bu modelə görə işığı udan böyük piqment kompleksinin bir neçə reaksiya mərkəzi vardır və udulan işıq enerjisi bu mərkəzlərdən hər hansına verilə bilər.

Fotosintetik vahidin molekulyar səviyyədəki təşkili, udulan işıq enerjisinin reaksiya mərkəzinə miqrasiyasının effektivliyini təmin etməlidir. Beləliklə, həmin məsələnin həlli, fotosintetik vahiddəki piqment-zülal kompleksində enerjinin miqrasiyası (ötürülməsi) mexanizmi ilə sıx əlaqədardır.

Fotosintetik vahiddəki piqmentlər tərəfindən udulan enerji reaksiya mərkəzinə verilir. Bu sahədə aparılan çoxlu sayda təcrübələr əsasında müəyyən edilmişdir ki, enerjinin miqrasiyası fotosintetik vahidin ayrı-ayrı piqmentləri arasında baş verir. Bundan başqa, əlavə piqmentlər – karotinoidlər, fikobilinlər, xlorofil b və s. tərəfindən udulan kvantın enerjisi də yüksək effektivliklə xlorofil a piqmentinə ötürülür. Bu prosesin öyrənilməsi üçün fotosintezin kvant sərfiyyatının və kvant çıxımının tədqiqi böyük əhəmiyyət kəsb edir.

Təcrübənin optimal şəraitini gözlədikdə (birhüceyrəli yosunlar, monoxromatik şüalar və s.), işıq enerjisinin fotosintezdə istifadə olunmasının faktiki qiymətini hesablamaq olar. Fotokimyəvi proseslərin intensivliyi, fotosintezin intensivliyi kimi, udulan fotonların enerjisi ilə deyil, onların sayı ilə düz mütənasibdir. Buna görə də fotosintezdə sərf olunan işıq enerjisini, kvant sərfiyyatı kimi ifadə et-

mək olar.

$$\text{Kvant sərfiyyatı} = \frac{\text{udulan kvantların sayı}}{\text{mənimsənilən } CO_2 \text{ – molekulların sayı}}$$

Bir molekul qlükozanın 6 molekul CO_2-dən əmələ gəlməsi üçün entalpiyanın dəyişilməsi – ΔG^0=686 kkal olduğundan, odur ki, I molekul CO_2-nin mənimsənilməsinə 114 kkal (686:6) enerji düşür. Dalğa uzunluğu 700 nm olan fotosintetik fəal qırmızı işıq kvantının enerjisi təxminən 41 kkal bərabərdir. Buradan da belə çıxır ki, kvant sərfiyyatının termodinamiki baxımdan minimal qiyməti 3-ə bərabərdir (114:41). Bir sıra laboratoriyalarda birhüceyrəli yosunlarla aparılan tədqiqatlar, kvant sərfiyyatının 8-10 arasında dəyişildiyini göstərir. Beləliklə də, qırmızı işığın istifadə olunma əmsalı $31\%(\frac{114}{41\cdot 9}\cdot 100\%)$, göy şüalarınkı (430 nm) isə 20% təşkil edir.

Fotosintezin kvant sərfiyyatının vahiddən böyük qiymət alması, ilk baxışda fotokimyanın əsas qanununa zidd kimi görünür. Bu qanuna görə, udulan hər bir kvant, yalnız bir reaksiyaya girə bilən molekul əmələ gətirə bilər. Lakin, məlumdur ki, CO_2-nin mənimsənilməsi ilə bilavasitə əlaqədar olan prosesler fotokimyəvi proseslər deyildir. Odur ki, udulan 8 kvant cəmlənərək, yalnız I $C0_2$-nin mənimsənilməsinə sərf oluna bilər.

Fotosintezin ilk mərhələlərində piqmentlərin həyəcanlanmış vəziyyətlərinin xarakterizə etmək üçün çox hallarda kvant çıxımı anlayışından istifadə olunur.

Kvant çıxımı, reaksiya nəticəsində çevrilən maddə molekullarının sayının, udulan kvantların sayına nisbətinə deyilir.

$$\Phi_i = \frac{nCO_2}{nh\nu}$$

i – maddənin çevrildiyi reaksiyadır.

Adi fotokimyəvi reaksiyalarda kvant çıxımı >I ola bilməz, çünki fotokimyanın ikinci qanununa görə, bir kvant bir elementar reaksiyanı apara bilər.

Fotosintez prosesində I molekul $C0_2$-nin reduksiya olunmasında 4 hidrogen atomu H(e^-) iştirak edir.

$$CO_2 + 2H_2O \xrightarrow[xl]{\downarrow h\nu} CH_2O + O_2 + H_2O$$

Əgər nəzərə alınsa ki, elektronun iki fotosistemin iştirakı ilə elektronnəqliyyat dövrəsi üzrə hərəkətinə 8 kvant tələb olunursa, onda fotosintezin kvant çıxımının nəzəri qiyməti 1/8 və ya 0,125-ə bərabərdir.

Monoxromatik şüalarla aparılan təcrübələr göstərdi ki, fotosintezin kvant çıxımı 500-700 nm arasında az dəyişilir, lakin karotinoidlərin udduğu sahədə isə bir qədər azalır. Beləliklə də, spektrin göy və yaşıl hissəsi digər piqmentlər tərəfindən udularaq, kifayət qədər yüksək effektivliklə xlorofil a molekuluna verilir. Bu molekul isə fotosistemin reaksiya mərkəzində yerləşir və udulan enerjini sonrakı fotokimyəvi proseslərdə istifadə edir.

Xlorofil tərəfindən polyarizə olunmuş işığın udulmasının tədqiqi zamanı «flüoresensiyanın depolyarlaşması» hadisəsi aşkar edilmişdir. Ayrı-ayrı piqmentlər tərəfindən flüoresensiya şəklində buraxılan şüaların, piqment sistemini həyəcanlandıran işığa nisbətən polyarizasiyasının dəyişilməsi, piqmentlər arasında enerjinin miqrasiyasını sübut edən dəlillərdən biridir.

Fotosintetik vahidin müxtəlif piqment kompleksində enerjinin miqrasiyası müəyyən istiqamətdə gedir. Termodinamikanın ikinci qanununa müvafiq olaraq, heterogen sistemdə (xl a, b və s.) bir qayda olaraq, enerjinin miqrasiyası daha uzundalğalı piqment formalarına doğru istiqamətlənir.

$$Xl\ v_{650} \rightarrow Xl\ a_{670} \rightarrow Xl\ a_{683} \rightarrow Xl\ a_{700}\ (P_{700})$$

Beləliklə də, udulan enerji üçün bir növ «tələ» rolunu udma maksimumu ən uzun dalğa oblastında yerləşən piqment oynayır.

Piqment sistemlərinin udma maksimumları arasında azacıq fərq, udulan enerjinin reaksiya mərkəzinə effektiv ötürülməsini təmin edir.

Fotosintezdə enerjinin miqrasiyası

Hazırda enerji miqrasiyasının əsas etibarilə, üç mexanizmi daha çox diqqəti cəlb edir (Rid, 1960; Vladimirov, 1965; Borisov, 1969, 1973 və s).

1) Enerji miqrasiyasının induktiv rezonans mexanizmi.

Bir molekul tərəfindən udulan şüa enerjisi yaxınlıqda yerləşən başqa bir molekulaya ötürülə bilər.

Bioloji sistemlərdə adi halda enerjinin ötürülməsi məhlullarda enerji ilə zəngin olan birləşmələrin diffuziyası vasitəsilə həyata keçiri-

lir. Lakin son zamanlar fotobioloji, radiobioloji və bəzi biokimyəvi proseslərdə xüsusilə böyük əhəmiyyət kəsb edən başqa bir yol tədqiq edilir ki, bu da enerjinin miqrasiyası adlandırılır. Enerjinin miqrasiyası – bir-birindən müəyyən məsafədə (lakin, bu məsafə atomlararası məsafədən kifayət qədər böyükdür) enerjinin bir molekuldan digərinə – işığa, istiliyə və həmçinin də enerjinin donoru ilə akseptoru arasında kinetik toqquşmalara sərf olunmadan ötürülməsinə deyilir.

Müxtəlif tipli molekullar arasında enerji miqrasiyası sensibilizasiya olunmuş lüminesensiya vasitəsilə aşkar edilə bilər. Belə ki, əgər məhlulda A və B maddələri vardırsa və onların udma spektrləri bir-birindən fərqlənirsə müəyyən şəraitdə məhlulu A maddəsinin uda biləcəyi işıqla işıqlandırdıqda, o zaman B maddəsinin lüminesensiya etməsi nəzərə çarpır (sensibilizasiya olunmuş lüminesensiya).

Enerjinin miqrasiyası həmcins molekullar arasında da baş verə bilər, lakin bu zaman onu lüminesensiyanın sönməsinə görə aşkar etmək olar. Hər iki hadisə bir-birinə yaxınlaşan molekullar arasında enerjinin miqrasiyasına əsaslanır.

Enerji miqrasiyasının induktiv rezonans mexanizmi üçün aşağıdakı şərtlər ödənilməlidir.

a) Enerjinin donoru flüoresensiya etmək qabiliyyətinə malik olmalıdır.

b) Enerji donorunun flüoresensiya zolağı enerji akseptorunun udma zolağı ilə örtülməlidir, başqa sözlə, donor və akseptor ossillyatorlarının rəqs tezliyi bir-birinə uyğun gəlməlidir.

v) Enerjinin miqrasiya ehtimalı, molekullar bir-birinə yaxınlaşdıqca kəskin artır (məsafənin altıncı dərəcəsi ilə tərs mütənasibdir). Buna görə də effektiv miqrasiya, donorla akseptor bir-birinə kifayət qədər yaxınlaşdıqda (100-10A^0) baş verir, məsələn, qatı məhlullarda və ya xromoforların zülal üzərində adsorbsiyası zamanı və s.

Həyəcanlanma zamanı enerjinin miqrasiyası həm sinqlet, həm də triplet səviyyədən həyata keçirilə bilər. Müxtəlif tipli molekulların (xl a, xl b, karotinoidlər və s.) qarşılıqlı təsiri zamanı miqrasiyanın istiqaməti həmişə enerjinin donorundakı yüksək səviyyədən, enerji akseptorundakı daha aşağı səviyyəyə tərəf yönəlir.

Enerjinin induktiv rezonans miqrasiyasının kvant-mexaniki nəzəriyyəsi, Perren (1927), Vavilov (1943) və Ferster (1946) tərəfindən inkişaf etdirilmişdir. Bu tipli mexanizmin ən mühüm xüsusiyyəti odur ki, o, sistemdə nizamlı quruluşun olmasını tələb etmir. Müəyyən edilmişdir ki, hətta denaturatlaşma belə, enerjinin induktiv miqrasiyasının effektivliyini azaltmır.

Onu da qeyd etmək lazımdır ki, miqrasiyanın induktiv rezonans yolu, enerjinin sistemin elektron həyəcanlanma səviyyəsindən az olduğu hallarda mümkün deyildir. Buna görə də, normal metabolik proseslərdə enerjinin dəyişilməsi adətən 10-12 kkal/mol-dan çox olmadığı üçün, enerjinin induktiv rezonans mexanizm ilə miqrasiyası əhəmiyyətli rol oynaya bilməz.

2) Enerji miqrasiyasının yarımkeçirici mexanizmi.

Əgər, kvazikristallik (kristala bənzər) quruluşun komponenti olan, xlorofil molekuluna hər hansı mexanizm vasitəsilə enerji keçirsə, bu zaman yarımkeçiricilərə xas olan miqrasiya meydana çıxa bilər.

Məlumdur ki, keçiricilərdə və yarımkeçiricilərdə elektronların daşınması başqa xarakterdə olur, yəni onlar arasındakı fərq delokalizə olunmuş (ümumiləşmiş) elektronların keçiricilik zonası adlanan zona ilə hərəkəti ilə müəyyən edilir.

Keçiricilərdə (naqillərdə) elektronlar müəyyən atomlarla əlaqədar deyillər və onlar vahid – ümumiləşmiş elektronlar fondu təşkil edirlər ki, bu da hər hansı potensiallar fərqinin təsiri altında öz yerini asanlıqla dəyişməyə qabildir.

Keçiricilərdən fərqli olaraq, yarımkeçiricilərdə və qeyri-naqillərdə (izolyatorlarda) əsas zona və keçiricilik zonası, energetik zona və ya qadağan olunmuş zona (ΔE) ilə ayrılmışlar. Elektronun əsas zonadan keçiricilik zonasına daşınması üçün qadağan olunmuş zonanı aradan qaldırmağa gərək ΔE qədər enerji sərf olunsun. Elektronlar keçiricilik zonasına düşdükdə, əsas zonada (valentlik zonası da deyilir) sərbəst elektron səviyyələri boş qalır ki, buna da «deşiklər» deyilir. Deşik keçiriciliyindən fərqli olaraq, elektronların keçiricilik zonasında hərəkəti «elektron keçiriciliyi» adlanır.

Yarımkeçirici mexanizmdə əsas zonadakı elektronların həyəcanlanması keçiricilik zonasına düşən elektronların əsas zonada qalan «deşik»-lərdən ayrılmasına səbəb olur, başqa sözlə, elektron həyəcanlanmasının ümumi da olsa diskret yüklərə ayrılmasına gətirib çıxarır. Beləliklə də, keciricilik zonasındakı elektronlarla «deşik» arasında rabitə olmur (məhludakı Na^+ və Cl^- kimi).

Arnold və əməkdaşlarının (Arnold et al, 1962), V.B. Yevstiqneyev və əməkdaşlarının (1951, 1963) və s. xüsusi tədqiqatları göstərdi ki, quru xloroplast təbəqəsi, xlorofil a və b-nin üzvi həlledicilərdən çökdürülməsi nəticəsində alınmış nazik təbəqələri, özlərini yarımkeçiricilər kimi aparırlar və xlorofilin udma spektri kimi, onlarda, təsir spektrinə malik fotokeçiricilik xassəsi ortaya çıxır. Lakin xloroplast-

ların nativ quruluşlarında yarımkeçirici mexanizmin fəaliyyət göstərməsini sübut etmək hələlik mümkün olmamışdır.

3) Enerji miqrasiyasının eksiton mexanizmi.

Xlorofilin kvazikristallik quruluşundan enerjinin eksiton formada daşınması da mümkündür. Eksiton elə həyəcanlanma halıdır ki, burada elektronla əsas zonadakı «deşik» arasında rabitə qüvvəsi hələ saxlanılır. Eksitonlar o vaxt yaranır ki, udulan enerji elektronu keçiricilik zonasınadək qaldırmağa kifayət etmir və onu eksitonlar zonası adlanan nisbətən aşağı energetik səviyyəyə keçirir. Eksitonlar bütün kristal üzrə sırf statistik şəkildə hərəkət edirlər. Elektronun akseptoruna çatdıqda eksitonlar dissosiasiya edirlər (bir elektron itirməklə). Nəticədə müsbət «deşik» və mənfi yüklü elektron alınır.

Enerjinin induktiv rezonans yolu ilə miqrasiyası nisbətən yavaş gedir və daşınmada iştirak edən hər bir molekulun həyəcanlanmasına səbəb olur. Eksitonlar isə molekulları həyəcanlandırmır və ya da çox sürətlə (10^{-12}-10^{-15} s) miqrasiya edirlər. Eksitonların hərəkəti yalnız homogen quruluşlu kristallarda mümkündür və iki oxşar molekullar arasında baş verir. Odur ki, eksiton mexanizmi üzrə enerjinin miqrasiyası karotinoidlərlə xlorofil arasında ola bilməz.

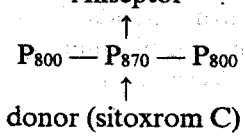
Enerjinin eksiton mexanizmi vasitəsilə miqrasiyası, yüksək sürətlə (10^{-14}s) getdiyindən odur ki, onun lüminesensiya və ya digər yolla itirilməsi imkanı tamamilə aradan qalxır. Lakin bu cür mexanizm özü də fotosintetik aparatın quruluşunda bir sıra məhdudiyyətlərə səbəb ola bilər. Belə ki, bu halda xlorofil molekulu olduqca sıx şəkildə quruluş əmələ gətirməlidir ki, bu da molekulun yüksək dərəcədə nizamlılığını tələb edir.

Beləliklə də, enerji miqrasiyasının induktiv rezonans yolu fotosintez prosesi üçün daha çox ehtimal olunandır. Məlumdur ki, eksiton mexanizmə nisbətən induktiv rezonans mexanizm üçün yüksək dərəcədə nizamlı quruluş tələb olunmur.

REAKSİYA MƏRKƏZİNİN QURULUŞU VƏ FUNKSİYASI

Reaksiya mərkəzinin quruluşunun geniş tədqiqi, Kleyton (Clayton, 1969) və Vernonun (Vernon, 1969-1971) işləri sayəsində mümkün olmuşdur. Bu işlərdə, bakteriyalarda və ali bitkilərdə fəaliyyət göstərən reaksiya mərkəzlərinin təmizlənmiş preparatlarından istifadə olunmuşdur. Müəyyən edilmişdir ki, bəzi purpur bakteriyalarından alınmış reaksiya mərkəzi, molekul çəkisi təxminən 60000 olan hidrofob zülaldan və bakterioxlorofil molekulundan ibarətdir. Apa-

rılmış tədqiqatlar nəticəsində Kleyton, bakteriyalarda reaksiya mərkəzinin modelini aşağıdakı kimi təklif etmişdir.

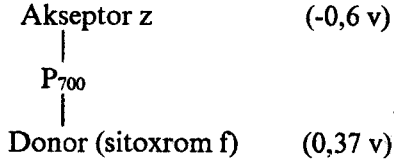


Kleyton sxeminə görə bakteriyalarda reaksiya mərkəzi iki: udma maksimumu 800 nm olan bakterioxlorofil molekulundan və elektronun donoru və akseptoru ilə əlaqədə olan uzundalğalı bakterioxlorofilin 870 nm formasından təşkil olunmuşdur. Elektronların donoru sitoxrom C-dir, lakin bu mərkəzdə iştirak edən akseptorun kimyəvi təbiəti müəyyən edilməmişdir. Güman edilir ki, fotosintezedici bakteriyalarda elektronların ilk akseptoru rolunu ubixinon və ya tərkibində dəmir olan zülal oynayır.

Vernonun (Vernon, 1969) ali bitkilərin xloroplastları ilə apardığı tədqiqatlarında müəyyən edilmişdir ki, reaksiya mərkəzinin tərkibində sitoxrom b_6 və f, P_{700} və xlorofilə rast gəlinir. Bu komponentlərin də nisbəti müvafiq olaraq 1:1:1:30-a kimidir.

İşığın və ya kimyəvi maddələrin (məsələn, ferrisianid) təsiri altında reaksiya mərkəzindəki piqment tezliklə rəngsizləşir. Bu da onun fotohəyəcanlanma zamanı fotooksidləşməsini göstərir.

Vernonun, həmçinin də Deyzensin (Duysens, 1952) aldıqları nəticələrə görə, ali bitkilərdə I FS üçün reaksiya mərkəzinin quruluşunu aşağıdakı kompleks kimi təsəvvür etmək olar.



I fotosistem üçün reaksiya mərkəzində piqment rolunu xlorofilin uzundalğalı forması – P_{700} oynayır. Piqment P_{700}, potensialı 0,43 v olan birelektronlu daşıyıcıdır. Bu piqmentin xloroplastlarda miqdarı çox azdır, yalnız sitoxrom f-ə ekvimolyardır, xlorofilin ümumi miqdarına isə 1:400 nisbəti kimidir. İşıqla və ya ferrisianidlə oksidləşdikdə bu piqment müsbət P_{700} ion-radikal əmələ gətirir. Bunu da

elektron paramaqnit rezonansı (EPR) metodu ilə aşkar etmək mümkündur.

Ali bitkilərdə xloroplastların reaksiya mərkəzlərinin təcrid olunması metodikasının 1969-cu ildə Vernon tərəfindən hazırlanmasına baxmayaraq, uzun müddət ikinci fotosistemə (II FS) xas olan reaksiya mərkəzinin quruluşunu öyrənmək mümkün olmamışdır. Yalnız 1971-ci ildə Vernon, xloroplastlardan II FS kimi nəzərdə tutulan quruluş hissəcikləri ayıra bilmişdir. Bu quruluşun kimyəvi tərkibinin və funksional fəallığının tədqiqi göstərdi ki, onun tərkibində xlorofil a_{680}, müəyyən edilməmiş «Y» komponenti vardır. Güman edilir ki, bu komponent reaksiya mərkəzinin piqmenti üçün elektronların donoru funksiyasını yerinə yetirir.

Lakin aparılan çoxlu sayda tədqiqat işlərinə baxmayaraq, indiyə qədər bakteriya və ali bitkilərdə fotosintezin gedişində iştirak edən reaksiya mərkəzlərinin kimyəvi komponentlərini tam öyrənmək mümkün olmamışdır.

Fotosistemlərin (I və II) reaksiya mərkəzlərinin quruluşu və funksiyasını öyrənmək məqsədilə aparılan tədqiqatlardan çox mühüm iki nəticəyə gəlmək olar: 1) Donor→piqment→akseptor sistemində elektronun daşınma sürəti çox yüksəkdir (bir neçə mikrosaniyə və ya bundan da az). Bu onu göstərir ki, elektronun daşınması prosesi xarakterinə görə fiziki tipə məxsusdur. 2) Kinetik nəticələrə görə, əvvəlcə reaksiya mərkəzindəki piqmentin fotooksidləşməsi, sonra isə onun donor vasitəsilə reduksiyası baş verir.

Reaksiya mərkəzindəki piqmentin fotooksidləşməsi çox böyük sürətlə həyata keçirilir (2-5 mks). Bu reaksiyalar temperaturdan asılı deyildir. Beləliklə, elektronların piqmentdən akseptora verilməsi, hətta maye azot temperaturunda da (-196°C) yüksək sürətlə baş verir.

Reaksiya mərkəzindəki piqmentin elektronların donoru hesabına reduksiya olunması birinci mərhələyə – fotooksidləşməyə nisbətən yavaş gedir (2-15 mks) və Çans, De Valın (Chance, De-Vault 1966) nəticələrinə görə iki paralel yolu özündə birləşdirir. Həmin yollardan biri temperaturdan asılı olmayan, digəri isə asılı olandır (Q_{10}=2). Güman edilir ki, temperaturdan asılı olan yol reaksiya mərkəzində elektronların donordan piqment molekuluna verilməsində əsas rol oynayır.

Beləliklə də, müasir fikirlərə görə, elektromaqnit enerjisinin kimyəvi potensial formaya çevrilməsinin mahiyyəti, fotosintez zamanı xloroplastların reaksiya mərkəzlərində fotohəyəcanlanmış piqment

vasitəsilə elektronların donordan akseptora verilməsindən ibarətdir. Bu halda piqmentin həyəcanlanma enerjisi elektronun termodinamiki qradiyentinin əksinə hərəkəti üçün lazımdır. Belə hərəkət nəticəsində reaksiya məhsullarında toplanan enerjinin miqdarı, elektronun donoru ilə akseptoru arasındakı oksidləşmə-reduksiya potensiallar fərqinə bərabərdir.

FOTOSİNTEZİN EFFEKTİVLİYİ

Xlorofilin spektrin 660 nm sahəsində udma qabiliyyəti, onun 440 nm sahəsindəki udmasından azdır, həm də qısadalğalı işıq kvantlarının enerjisi, uzundalğalı kvantlardan çoxdur. Lakin buna baxmayaraq, uzundalğalı kvantların fotosintez üçün effektivliyi, qısa dalğaya nisbətən iki dəfə artıqdır. Şübhəsiz ki, 660 nm dalğalı kvantların enerjisi, fotokimyəvi reaksiyaların başlanması üçün lazım gələn enerjiyə daha çox müvafiqdir. Məlumdur ki, molekullar arasında enerjinin ötürülməsi də işığın udulması, yaxud buraxılması kimi kvantomexaniki prosesdir. Buna görə də, əgər udulan kvantın enerjisi həddindən çoxdursa, bu halda enerjinin artıq qalan hissəsi ya istilik, yaxud da flüoresensiya şəklində itirilir. Buradan da belə nəticə çıxır ki, kvantın enerjisi, fotosintez üçün lazım gələn enerjiyə nə qədər yaxın olsa, onda həmin kvantın effektivliyi də bir o qədər yüksək olar.

Aparılan tədqiqatların nəticəsinə əsasən müəyyən edilmişdir ki, adi şəraitdə fotosintez, bakterioxlorofilin maksimum udması 890 nm sahəsində olan, ancaq bir komponentinin iştirakı ilə həyata keçirilir. Həmin sahəyə aid, hətta dörd işıq kvantının udulması belə, yenə də fotosintez prosesini işə salmağa kifayət etmir. Məlumdur ki, bu proses üçün 180 kkal/mol-dan az enerji tələb olunmur. Belə fakt bir daha sübut edir ki, fotosintez prosesinin başa çatması üçün ən azı 8 işıq kvantı udulmalıdır.

Fotosintezdə udma spektri ilə onun təsir spektrinin müqayisəsi göstərir ki, qısadalğalı kvantlar da uzundalğalı kvantlar kimi o zaman effektli olar ki, onların enerjisi fotosintetik aparatla toplanmış olsun. Beləliklə də, udulan kvantın dalğa uzunluğu xloroplastların reaksiya mərkəzlərini təşkil edən uzundalğalı piqmentin udma spektrinə nə qədər yaxın olarsa, kvantın effektivliyi də buna müvafiq surətdə artar.

XLOROPLASTLARIN FOTOKİMYƏVİ SİSTEMLƏRİ

Fotosintezin müasir sxeminə görə, elektronun termodinamiki qradiyentin əksinə daşınması sudan (+0,8v) piridinnukleotidə ($NADP^+$-0,32 v) doğru həyata keçirilir.

İndiki məlumatlara uyğun olaraq fotosintezin elektronnəqliyyat dövrəsi, bir-birilə əlaqədə olan və ardıcıl fəaliyyət göstərən iki fotosistemdən ibarətdir.

Belə elmi fikirlər Emerson və əməkdaşlarının, habelə Blinksin apardığı tədqiqat işlərinin nəticələrinə əsaslanır. Onların aldıqları nəticələr ədəbiyyatda «Emerson effekti» və «Blinks effekti» kimi tanınır.

Yosunlarda udulan kvant enerjisinin köməkçi piqmentlərdən (karotinoidlər, fikosianin, Xl. b və s.) xlorofil a-ya ötürülməsinin effektivliyini öyrənərkən Düzens, Frenç, Blinks və Hakso çox maraqlı bir hadisəni aşkar etdilər. Müəyyən olundu ki, köməkçi piqmentlər, məsələn, fikosianin və ya fikoeritrin tərəfindən udulan işıq, bilavasitə xlorofil a tərəfindən udulan işığa nisbətən fotosintez üçün daha effektlidir.

Emerson və Luns (1942-1943) fotosintezin təsir spektrini ölçərkən müəyyənləşdirmişlər ki, bu kəmiyyət uzaq qırmızı şüa sahəsində piqmentin udma spektrinə nisbətən xeyli azalır. Bu hadisə «qırmızı düşmə effekti» və ya «birinci Emerson effekti» adını almışdır. Beləliklə də, piqmentlərin udduğu ən uzun dalğa sahəsində (Xl a_{700}, P_{700}) fotosintezin kvant çıxımı, piqmentlərin udma spektrinə görə alınan nəticələrdən xeyli aşağıdır.

Bitkilərdə fotosintezin kvant çıxımını o vaxt artırmaq olur ki, onlar uzundalğalı şüalarla yanaşı, qısadalğalı (λ=650 nm) şüalarla da işıqlandırılsın. Lakin fotosintezedici hüceyrəyə təsir edən müxtəlif uzunluqlu dalğada olan işığın təsirində, additivlik (toplanma) yox, güclənmə nəzərə çarpır. Belə effekt «ikinci Emerson effekti» adlandırılmışdır. Son zamanlar alınan çoxlu miqdarda təcrübənin nəticələri göstərir ki, Emersonun güclənmə effekti, oksigen ayırmağa qabil olan bütün fotosintezedici orqanizmlərdə rast gəlinir. Bu effekt ali bitkilərdə və yosunlarda olduğu halda, fotosintezedici bakteriyalarda müşahidə edilmir. Göstərilən effekt fotosintezdə iki fotokimyəvi sistemin iştirakı ilə izah olunur. Bunlardan: birinci – uzundalğalı (700 nm) fotosistem – I fotosistem, ikincisi isə qısadalğalı (650 nm) fotosistemdir – II fotosistem. İkinci fotosistemin fəaliyyəti nəticəsində suyun fotooksidləşməsi getdiyindən, bu tip reaksiyalar bakteryalar-

da həyata keçirilmir.

Emerson effektinə yaxın olan Blinks effektidir. Blinks (Blinks, 1960) müəyyən etmişdir ki, fotosintezin stasionar səviyyədə getdiyi 700 nm uzunluqda işıqlanmadan spektrin başqa sahəsinə aid işıqlanma şəraitinə keçdikdə bitkilərdə fotosintezin intensivliyi yüksəlir. Belə halda, fotosintezin intensivliyinin artma səviyyəsi keçilən işığın dalğa uzunluğundan asılıdır, başqa sözlə, təsir spektri ilə səciyyələnə bilər. Bu hadisə «Blinksin xromatik keçidi» adı ilə tanınır. Yaşıl bitkilərdə oksigenin xaricolunma sürətinin monoxromatik şüaların dəyişməsi zamanı artıb, yaxud azalması, udulan işıq kvantlarının xloroplastların fotokimyəvi sistemləri I FS və II FS arasında paylanmasından və bu paylanmanın ilk anında qeyri-mütənasib şəkildə baş verməsindən asılıdır.

Emerson və Blinks effektləri, xloroplastlarda iki fotokimyəvi sistemin olması haqqında mülahizələrin təcrübi əsasını təşkil etdi və 1961-ci ildə digər tədqiqatçılar tərəfindən də qəbul olundu (Hill, Bendall, Duysens, Witt, Kok).

Aparılan elmi tədqiqatların nəticəsi göstərdi ki, iki fotokimyəvi sistem, fotosintez prosesində müxtəlif funksiyaları yerinə yetirir. Uzundalğalı I FS – reduksiyaedici potensialın yaranması, II FS, yəni qısadalğalı sistem isə suyun fotooksidləşməsi ilə əlaqədardır.

İki fotokimyəvi sistemin qarşılıqlı təsir mexanizminin öyrənilməsində, fotosintetik elektronnəqliyyat dövrəsi komponentlərinin fotoinduksion dəyişmələrinin tədqiqi mühüm əhəmiyyət kəsb etdi. Vitt (1961), Deyzens (1962) və Kok (1961) tərəfindən aparılan təcrübələr göstərdi ki, bir və ya hər iki fotosistemin həyəcanlandırılması sitoxromların, xinonların, plastosianinin fotooksidləşməsi, yaxud fotoreduksiyasına səbəb olur. Belə ki, II FS həyəcanlanması, elektronnəqliyyat dövrəsinin göstərilən qrup daşıyıcılarının reduksiyasına, uzundalğalı I FS həyəcanlanması isə onların oksidləşməsinə səbəb olur. Bu faktlar onu sübut edir ki, həmin qrup daşıyıcılar elektronnəqliyyat dövrəsində I və II fotokimyəvi sistemlər arasında yerləşmişdir.

Diferensial spektrofotometriya üsulu ilə müəyyən edilmişdir ki, ali bitkilərdə 415-430 və 555-564 nm sahəsində spektral dəyişiklik, sitoxromların oksidləşmə-reduksiyası ilə, 597 nm sahəsində plastosianin, 263 nm-də isə plastoxinonun çevrilməsilə əlaqədardır.

1961-1965-ci illərdə hər bir fotokimyəvi sistemin spesefik funksiyasına aid geniş tədqiqatlar aparılmışdır. Frenç, Deyzens, Vitt və başqalarının təcrübələrində iki fotosistemin bir-birindən funksional

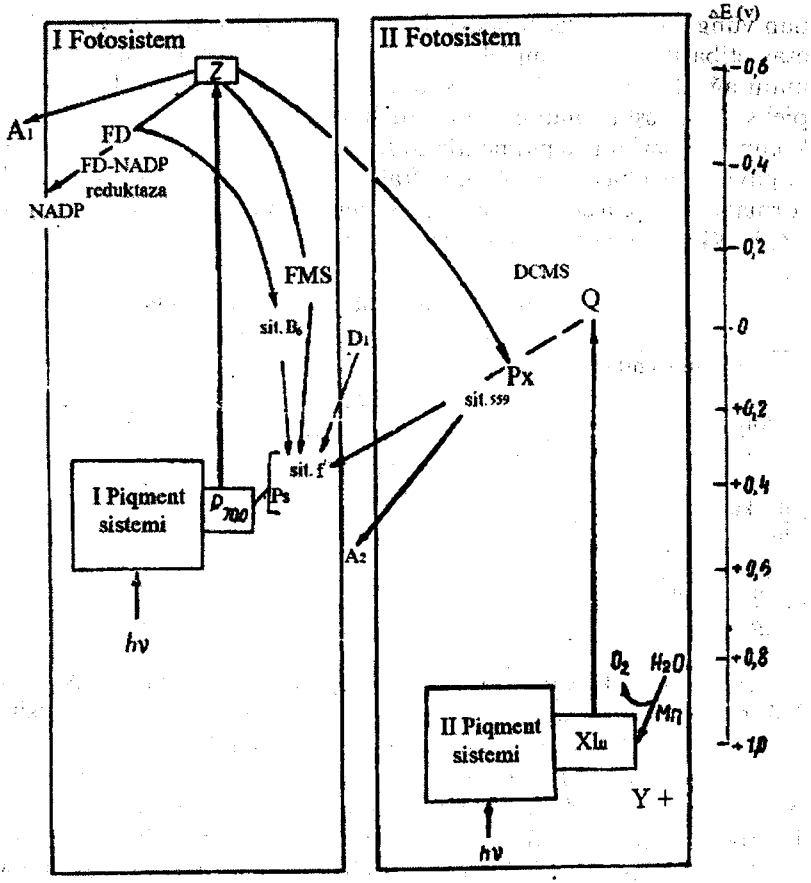
cəhətdən ayrılması müxtəlif dalğa uzunluğuna malik monoxromatik işıq vasitəsilə həyata keçirilmişdir. Xloroplastları 680 nm şüalarla işıqlandırdıqda, ancaq I FS həyəcanlanır. Bu halda tsiklik fotofosforlaşma və oksigenin udulması reaksiyaları sürətlənir. Sistemə elektronların süni donorunu (dixlorfenolindofenol – DXFİF, askorbat) daxil etdikdə NADP-in reduksiyası nəzərə çarpır. Lakin sistemi qısadalğalı (650-670 nm) işıqla işıqlandırdıqda hər iki fotokimyəvi reaksiyanın (I FS, II FS) eyni zamanda həyəcanlanması baş verir və suyun fotooksidləşməsi, oksigenin xaric olunması və s. proses meydana çıxır.

FOTOSİNTEZİN ELEKTRONNƏQLİYYAT DÖVRƏSİ

Müasir məlumatlara görə, fotosintezin elektronnəqliyyat dövrəsi xloroplastların membran quruluşunda ardıcıl şəkildə yerləşən 11-ə qədər komponentdən təşkil olunmuşdur. Bunlardan bəziləri (Q, Y, Z) hal-hazıradək öyrənilməmişdir. Xinonlardan başqa, yerdə qalan komponentlərin hamısı zülallardır və onlar elektronların və ya elektronla birlikdə protonun daşınmasında iştirak edirlər. Elektronnəqliyyat dövrəsindəki daşıyıcıların əksəriyyəti metalproteidlərdir, onların tərkibində manqan, dəmir və ya mis vardır.

Fotosintezdə elektronların daşınmasında iştirak edən ən mühüm komponentlərdən sitoxromları, xinonları, piridinnukleotidləri, flavoproteidləri, həmçinin dəmirproteidləri, misproteidləri və manqanproteidləri göstərmək olar. Bu qrupların, fotosintezin elektronnəqliyyat dövrəsində yerləşməsi ilk növbədə onların oksidləşmə-reduksiya potensialının qiymətindən asılıdır. Belə ki, sitoxromlar və xinonlar 0-dan +0,4 v arasında, piridinnukleotidlər -0,32 v-da, manqanproteidlər isə +0,8 v-da fəallıq göstərirlər.

Fotosintezin elektronnəqliyat dövrəsinin (END) müasir Z və ya Bordman (Boardman, 1970) sxemi 15-ci şəkildə verilmişdir. Bu sxemdə ardıcıl işləyən iki fotosistem nəzərdə tutulmuşdur. Həmin fotosistemlərin (I FS və II FS) qarşılıqlı təsiri onları bir-birilə birləşdirən aralıq komponentlər, əsasən plastoxinonlar vasitəsilə həyata keçir.



Şəkil 15. Fotosintetik elektronnəqliyyat dövrəsinin sxemi (Bordmana görə): Px – plastoxinon; Ps – plastosianin; FD – ferredoksin; Q, Z – dövrənin öyrənilməmiş komponentləri; A_1 və A_2 elektronların süni akseptorları: D_1 – elektronların süni donoru; DCMS – ingibitor (diuron); FMS – fenazinmetasulfat.

Son zamanlar aparılan elmi tədqiqat işləri I FS və II FS komplekslərinin morfoloji, biokimyəvi və funksional xarakteri haqqında daha ətraflı məlumatlar almağa imkan vermişdir. Belə ki, xloroplastları müxtəlif detergentlərlə (triton X-100, digitonin və s.) işlədikdə və sonradan sentrifuqada fraksiyalarına ayırdıqda, həmin fraksiyalarda I FS və II FS komplekslərinin miqdarı müxtəlif olur. Digitonindən istifadə olunduqda iki əsas fraksya alınır: 1) 144000g-fırlanmada alı-

nan yüngül hissəciklər fraksiyası. Müəyyən edilmişdir ki, bu fraksiya əsas etibarilə I FS kompleksindən ibarətdir. 2) 10000g fırlanma zamanı ağır hissəciklər fraksiyası alınır ki, bu da I FS və II FS kompleksindən təşkil olunmuşdur. Bu halda elektronnəqliyyat dövrəsi komponentlərinin və piqmentlərin fraksiyalar üzrə qanunauyğunluqla paylanması baş verir. Yüngul fraksiyada piqmentlərin uzundalğalı formaları (P_{700}, a_{680} və s.) ağır fraksiyada isə qısadalğalı piqmentlər (Xl b, Xl_{670} və s.) olur (cədvəl 5).

Cədvəl 5

Piqmentlərin fraksiyalar üzrə paylanması (Anderson, Boardman, 1967)

Komponentlər	Fraksiyalar	
	144000g	10000g
Xlorofil a	85	67
Xlorofil b	15	33
a/b	5,34	2,27
β – karotin	14	7
lütein	6	15
neoksantin	2	5
violaksantin	5	6
P_{700}	0,5	0,14

Alınmış fraksiyalar müxtəlif fotokimyəvi fəallığa malik olur. Yüngül fraksiya P_{700} və sitoxrom f-in fotoinduksiyalı oksidləşməsini, həmçinin NADP-in reduksiyasını həyata keçirə bilir.

I fotosistem və II fotosistem komplekslərinin təbiəti və quruluşu haqqında təsəvvürlərin sonrakı inkişafı həmin sistemlərdə zülal komponentinin spesifikliyinin tədqiqi sahəsində əldə edilmişdir. Tornber və başqalarının (1967) bu sahədə apardıqları ilk tədqiqatlar göstərdi ki, I FS və II FS komplekslərinə aid olan zülallar elektroforetik cəhətdən bir-birindən fərqlənir.

Sonrakı tədqiqatlardan aydın oldu ki, I FS özü də iki müxtəlif kompleksdən ibarətdir. Həmin komplekslərdən biri xloroplastların qranlarında, digəri isə stromanın tilakoidlərində yerləşir. Stroma tilakoidlərində olan kompleks, davamsız olub, detergentlərin təsirindən tezliklə parçalanır və yüngül fraksiya (144000g) əmələ gətirir. Beləliklə, təcrübədə alınan faktlar göstərir ki, xloroplastlarda piqment-zülal kompleksi üç tipdə olur. Bunlardan: iki tip I FS, bir kompleks tipi isə II FS-ə aiddir.

II fotosistem tərəfindən həyata keçirilən reaksiyalar kompleksini şərti olaraq iki hissəyə bölmək olar. İkinci piqment sistemnın həyə-

canlandırdıqda bir tərəfdən güclü Y+ oksidləşdirici əmələ gəlir ki, bu da öz növbəsində suyun fotooksidləşməsində iştirak edir, digər tərəfdən isə həm də zəif reduksiyaedici (Q) yaranır. I fotosistem həyəcanlandıqda yüksək reduksiya qabiliyyətinə malik maddə (Z^-) əmələ gəlir.

FOTOSİNTEZDƏ SUYUN FOTOOKSİDLƏŞMƏSİ

Suyun fotooksidləşmə mexanizminin aydınlaşdırılması fotosintezin ən mühüm və az öyrənilən problemlərindən biridir. 1931-ci ildə Van Nil tərəfindən irəli sürülən fotosintez nəzəriyyəsində ali bitkilərdə və yosunlarda suyun fotolizi prosesinin getməsi nəzərdə tutulurdu.

Fotosintez zamanı suyun fotooksidləşməsinin az öyrənilməsinə səbəb olan amillərdən biri də fotosintezdə ayrılan oksigenin uzun müddət yanlış olaraq karbon qazına aid edilməsidir. Yalnız 1941-ci ildə SSRİ-də A.P.Vinoqradov və R.V.Teys, ABŞ-da isə Ruben və əməkdaşları fotosintezdəki oksigenin su mənşəli olduğunu müəyyən etdilər. Lakin suyun oksigeninin və fotosintez zamanı ayrılan oksigenin izotop tərkibləri arasındakı bəzi fərqlər, bu məsələnin düzgünlüyünə şübhə yaradırdı. Başqa bir səbəb isə oksigenin ayrılması ilə gedən fermentativ və fotokimyəvi reaksiyaları bir-birilə əlaqələndirən xloroplastlardakı katalitik kompleksin quruluşunun hələlik tam öyrənilməməsi olmuşdur. Son zamanlar müasir fiziki-kimyəvi metodların (mass—spektroskopiya, polyaroqrafiya və s.) köməyilə aparılan tədqiqatlar fotosintez prosesində suyun parçalanması (fotooksidləşməsi) mexanizmi ilə əlaqədar olan bir sıra suallara cavab verməyə, həm də bu problemin sonrakı öyrənilmə istiqamətini müəyyənləşdirməyə imkan verir.

Bitki orqanizmindən ayrılan oksigenin izotop tərkibindəki fərqlər artıq qəti öyrənilmişdir. Məlum olmuşdur ki, fotosintez zamanı ayrılan oksigenin izotop tərkibi, onun sudan xaric olması prosesi ilə bitkilərin işıqda oksigeni udması (tənəffüs) prosesinin dinamikasını əks etdirir. Sonuncu proses, xarici şəraitdən asılı olaraq oksigenin fraksiyalaşması ilə də gedə bilər. Müəyyən edilmişdir ki, təbiətdə oksigen üç izotopdan ibarətdir: ^{16}O-(99,7587%), ^{17}O- (0,0374%), ^{18}O-(0,2039%). Oksigenin belə modifikasiyası bitkilər tərəfindən müxtəlif sürətlə mənimsənilir və bu səbəbdən də yerdə qalan (az mənimsənilən) fraksiyanın, «xüsusi çəkisi» artır ki, o da elmi tədqiqat işi üçün çox əlverişlidir.

Rus alimi V.M.Kutyurin və əməkdaşları tərəfindən elə bir şərait müəyyənləşdirilmişdir ki, həmin şəraitdə oksigen fraksiyalara ayrılmır və bitkilər tərəfindən xaric edilən oksigen, izotop tərkibi etibarilə suyunku kimi olur. Bu fakt onu sübut edir ki, fotosintetik oksigenin yeganə mənbəyi sudur, çünki güman edilən digər mənbələrin izotop tərkibi başqa cürdür.

Suyun oksidləşməsindən molekulyar oksigenin çıxmasına qədərki ilk mərhələ, suyun parçalanması üçün onun xloroplastların kataliti k kompleksinə daxil olmasından ibarətdir.

Suyun oksidləşməsinin müxtəlif formalarda olması güman edilirdi. Bunlardan: dissosiasiya olunmayan su molekulu, hidroksil ionu, hidroksil qrupu (bu qrup metal atomu ilə birləşmiş halda olur), və s.-ni göstərmək olar. Birincidən başqa, digər formalar həqiqətə uyğun deyil, belə ki, təbiətdə müxtəlif formada olan oksigenin izotop tərkibi suyun izotop tərkibindən fərqlənir. Beləliklə də, fotosintezdə iştirak edən su molekuludur və o, xloroplastların reaksiya mərkəzinin (II FS) hidratlaşması nəticəsində hüceyrədaxili su ilə izotop mübadiləsinə girmir.

Xloroplastların katalitik kompleksinə daxil olan, beləliklə də, parçalanmaya məruz qalan su «xüsusi quruluşa» malikdir və xarici mühitdəki su ilə izotop mübadiləsinə başlamır. Lakin adi hüceyrədaxili su, xarici mühitdəki su ilə 1-2 saat müddətində mübadilə olunur, «xüsusi quruluşlu» su isə 18 saata qədər mübadilə olunmur. Bu fakt xloroplastların katalitik kompleksinin quruluşunda xarakterik xüsusiyyətin olmasını sübut edir. Qeyd edilən şəraitdə olan su ancaq işıqda, sintez prosesində mübadilə olunur.

Fotosintezdə suyun parçalanmasının sonrakı zəruri mərhələsi, su molekulundakı oksigenin oksidləşməsidir. Fotosintez prosesində suyun fotoliz olmamasını ilk növbədə, fotosintezin kvant səmərəsini və fotosintezdə xlorofilin sensibilizasiyasının təsir mexanizmi haqqındakı nəticələri təsdiq edir.

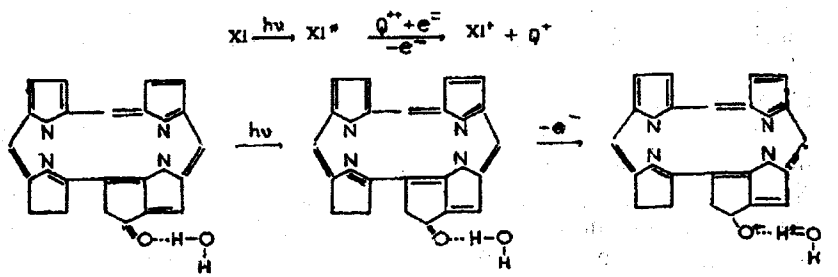
Bir molekul oksigenin ayrılmasında 8, yaxud bir elektronun sudan qoparılmasına 2 işıq kvantından çox tələb olunmur. Əgər onu nəzərə alsaq ki, oksigenin çıxması prosesində bitkilər həm də elektromaqnit spektrinin uzundalğalı sahəsindən də istifadə edə bilər ($\lambda \leq 700$nm), o zaman su molekulundakı homoloji rabitənin (H-O-H) qırılmasına 80 kkal-dən artıq enerji lazım gəlməz, lakin H-OH arasındakı rabitənin qırılmasına (bu zaman H və OH radikalları əmələ gələr), 110 kkal enerji sərf olunar. Əvvəllər güman edilirdi ki, hidrogen atomunun daşınması ilə əlaqədar olaraq suyun parçalanması

ferment kompleksi vasitəsilə həyata keçirilir. Bu prosesdə xlorofil xüsusi fotodehidraza rolunu oynayır. Nişanlanmış atomların köməyilə in vivo-da xlorofilin sensibilizasiyaedici təsirinin mexanizminin tədqiqi göstərdi ki, xlorofil molekulu hidrogen atomu daşımağa qabil deyildir. Bundan başqa, diferensial spektroskopiya üsulu ilə alınmış bütün nəticələr göstərir ki, sudan yalnız elektronlar daşınır.

Məlumdur ki, pH-7 olduqda su molekulundakı oksigenin oksidləşməsi üçün onu oksidləşdirən sistemin potensialı gərək ≥0,81v olmalıdır. Lakin nə tənəffüs, nə də fotosintez prosesindəki oksidləşmə-reduksiya sistemləri bu cür potensiala malikdir. Buradan da, təbii olaraq belə nəticəyə gəlmək olur ki, suyun oksidləşməsi funksiyası, ancaq xloroplastların piqment sisteminə xasdır, lakin bu funksiyanın həyata keçirilmə mexanizmi hələlik öyrənilməmişdir.

V.M. Kutyurin və əməkdaşlarının (1967, 1970) tədqiqatları göstərir ki, xlorofilin oksidləşmiş forması müəyyən şəraitdə suyun oksidləşməsi üçün kifayət qədər potensiala malikdir. Lipofil mühitdə, məsələn, asetonda ikiqat oksidləşmiş formada olan xlorofilin (Xl++) potensialı, oksigen elektrodunun potensialından (+0,8v) yüksək olur (0,9-1,11v). Bundan başqa, in vitro-da aparılan təcrübələrin nəticəsi göstərir ki, müəyyən şəraitdə xlorofilin oksidləşmiş forması suyun hesabına reduksiya oluna bilir. Hazıra qədər suyun parçalanma mexanizmi ilə əlaqədar olan ikinci piqment sistemində (II FS) in vivo-da oksidləşmiş formada xlorofilin potensialını ölçmək mümkün olmamışdır.

Xloroplastların birinci piqment sistemi (I FS) üçün alınan nəticələr göstərir ki, piqmentin həyəcanlanmış və oksidləşmiş formalarının potensialı müvafiq olaraq <-0,4 v və +0,43 v-a bərabərdir. Xloroplastların ikinci piqment sistemində (II FS) xlorofilin oksidləşmiş formasının yüksək potensiala malik olması görünür, xlorofil-lipoprotein kompleksinin başqa quruluşu ilə əlaqədardır.



Oksidləşmiş xlorofilin (Xl^+) yüksək oksidləşmə-reduksiya poten-

sialından başqa, digər bir xassəsi də onun suya qarşı hərisliyidir ki, bununla da xlorofilin suyu oksidləşdirmə xüsusiyyəti izah olunur. Aparılan elmi tədqiqat işlərinin nəticəsi göstərir ki, xlorofillə su molekulu arasında spesifik qarşılıqlı təsir, karbotsikl halqasında onların arasında yaranan rabitə ilə əlaqədardır.

V.M.Kutyurinə görə, fotosintez prosesində suyun fotooksidləşməsi bir sıra ardıcıl reaksiyalardan ibarətdir. Fotosintetik vahid tərəfindən udulan enerji, reaksiya mərkəzinə ötürülür ki, bu da öz növbəsində, su molekulu ilə birləşmiş xlorofil a_{II} (II FS)-nın fotooksidləşməsinə səbəb olur. Belə halda porfirin nüvəsindəki azot atomlarından birində müsbət yük əmələ gəlir və həmin atom güclü elektrofil agentə çevrilir. Bu agent porfirin nüvəsində ikiqat rabitələrin tsiklik sistemini qırır və III-IV pirrol halqaları arasındakı tsiklopentan halqasında (V halqa) ketoqrupda ikiqat rabitənin yaranmasına və həmin qrup ilə birləşmiş halda olan su molekulunun oksidləşməsinə səbəb olur.

Su molekulundakı oksigen atomundan elektronun qoparılması V halqada elektron sıxlığının dəyişilməsinə səbəb olur ki, bunun da nəticəsində ikiqat rabitələrin tsiklik sistemi əvvəlki vəziyyətinə qayıdır. Beləliklə də, piqmentin ikiqat rabitələr sistemi, su molekulu ilə ancaq oksidləşmiş halda qarşılıqlı təsirdə olur. Əsas və həyəcanlanmış vəziyyətdə V halqadakı rabitələr sistemi, porfirin nüvəsindəki ikiqat rabitələr sisteminə daxil olmur. Beləliklə də, suyun oksidləşməsi üçün xlorofil iki çox mühüm xassəyə malikdir. Bunlardan: piqment sisteminin (II FS) oksidləşmə-reduksiya potensialının yüksək olmasını və xlorofilin suya qarşı hərisliyi qeyd edilə bilər.

Suyun oksidləşməsində güman olunan digər sistemlər, məsələn, sitoxromlar və tərkibində manqan olan sistemlər təcrübədə bilavasitə sübut edilməmişdir. Belə ki, sitoxrom f birinci piqment sistemində (I FS) oksidləşir, Həm də onun potensialı +0,365 v-a bərabərdir ki, bu da suyun oksidləşməsi üçün kifayət deyildir. Manqanın çatışmazlığı isə elektronların fotosintetik yolla daşınması aktına yox, molekulyar oksigenin formalaşması mexanizmi ilə əlaqədar olan prosesin yavaş gedən (limitləşdirici) mərhələsinə təsir göstərir.

Molekulyar oksigenin ayrılması üçün suyun tərkibinə daxil olan hər bir oksigen atomundan iki elektronun qoparılması lazım gəlir. Xlorofilin fotokimyası və xloroplastlar tərəfindən elektronların daşınma mexanizminə dair alınan nəticələr göstərir ki, bir xlorofil molekulu eyni zamanda bir elektron ötürə bilir. Buna görə də oksigenin ayrılması ilə bərabər, suyun parçalanması üçün 4 fotokimyəvi reak-

siyada 4 kvant sərf olunur. Bununla yanaşı qeyd etmək lazımdır ki, suyun bilavasitə oksidləşməsi aktı fotokimyəvi proses deyildir, bu proses xloroplastın piqment sitemlərinin (əsasən II FS) oksidləşmiş forması tərəfindən həyata keçirilir.

Fotosintez prosesində oksigenin ayrılmasına səbəb olan reaksiyaların hansı ardıcıllıqla getməsi məsələsi, hələlik tamamilə aydınlaşdırılmamışdır. Lakin bu prosesin mexanizmində, ancaq iki prinsipial vəziyyət ola bilər: oksigen, ya 4 eyni tipli reaksiyanın kooperasiyası nəticəsində, yaxud da hər biri iki reaksiyadan ibarət olan iki müxtəlif reaksiyanın kombinasiyası nəticəsində ayrılır.

Suyun oksigen atomundan bir dəfəyə iki elektronun qoparılması az ehtimallı hesab edilir.

$Z^{++} + H_2O \rightarrow Z^0 + {}^{\cdot}O^{\cdot} + 2H^+$ (Jolio; 1968)

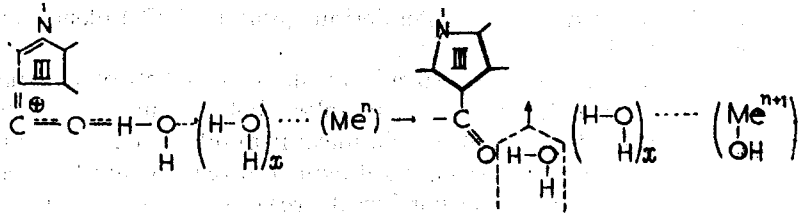
Suyun radiolizi, fotolizi, oksidləşməsi proseslərinə dair alınmış bütün nəticələr göstərir ki, onun parçalanması oksigendən bir elektron qoparılması ilə gedən ardıcıl prosesdir. Bu prosesdə aralıq məhsul kimi, hidroksil radikalları ($OH^{\cdot}$) əmələ gəlir.

1a	1b
$4[H_2O] \xrightarrow{-4e^-} 4[OH^{\bullet}] + 4H^+$	$2[H_2O] \xrightarrow{-2e^-} 2[OH^{\bullet}] + 2H^+$
$4[OH^{\bullet}] \rightarrow 2H_2O + O_2$	$2[OH^{\bullet}] \xrightarrow{-2e^-} 2[{}^{\bullet}O^{\bullet}] + 2H^+$
	$2[{}^{\cdot}O^{\cdot}] \rightarrow O_2$

Əmələ gəlmiş hidroksil radikallarını xloroplastlarda sərbəst halda aşkar etmək olduqca çətindir. Bunun səbəbi, əvvəla, bu radikalların reaksiyaya girmək qabiliyyətinin son dərəcə yüksək olması (E_o=+1,66v), ikincisi isə, xloroplastlarda suyun parçalanma mexanizminin spesifik xüsusiyyətidir. Buna görə də, suyun oksidləşməsi zamanı aralıq məhsullar xloroplastların stromasına çıxa bilmir.

Suyun oksidləşməsi nəticəsində əmələ gəlmiş hidroksil radikallarının yaşama müddətinin çox az olması (10^{-8}s) və reaksiyaya girmək qabiliyyətinin yüksək olması güman etməyə əsas verir ki, xloroplastlarda bu radikalları müəyyən enzimatik mərkəzdə cəmləşdirən xüsusi mexanizm vardır. Həmin mexanizm vasitəsilə hidroksil radikalları suyun bilavasitə oksidləşmə mərkəzindən məkanca təcrid olunur. V.M.Kutyurinə görə (1970) xloroplastlarda olan bu cür spesifik şəra-

it, aşağıdakı sxemə uyğun gəlir:



Bu sxemə görə oksidləşmiş xlorofilin su ilə qarşılıqlı təsiri nəticəsində əmələ gələn oksidləşmə dalğası, xüsusi quruluşlu su sahəsi vasitəsilə enzimatik sistemə verilir. Belə sistem də öz növbəsində II FS ilə əlaqədə olur. Bununla da, II FS ilə əlaqədar olan dəyişən valentli metalın (Me^n) oksidləşməsi baş verir (Me^{+1}).

Fotosintezdə suyun parçalanmasının konkret mexanizmini aydınlaşdırmaq üçün çətinlik törədən əsas səbəblərdən biri də, parçalanma ilə bilavasitə əlaqədar olan sistemin öyrənilməməsidir. Belə ki, flavin fermentlərinin bu prosesdə iştirak etməsi güman oluna bilməz. Ona görə ki, flavinlərin ingibitorlar vasitəsilə inaktivləşməsi zamanı bitkilərin oksigen xaric edə bilməmələri, hələ heç də bu fermentlərin O_2-nin ayrılmasında spesifik rolu olduğunu subut etmir.

Suyun parçalanmasında ksantofillərin iştirak etməsinin də çox az ehtimalı vardır.

Müasir ədəbiyyat məlumatlarına görə O_2-nin fotosintez zamanı formalaşmasında ən çox ehtimal olunan sistem tərkibində manqan (Mn) olan sistemdir. Məlumdur ki, hüceyrədə olan bütün manqanın 30%-i xloroplastlarda toplanır. Manqanın fotosintezdəki roluna dair məlumatlara hələ Kesslerin (1955, 1960) işlərində rast gəlinir. Müəyyən edilmişdir ki, manqanın çatışmazlığı fotoreduksiyaya (bu zaman O_2 ayrılmır) yox, fotosintez prosesinə (O_2-nin çıxmasına görə) təsir edir. Lakin məlum deyildir ki, manqan oksigenin xaric olunması mexanizmində iştirak edən fermentin prostetik qrupunun tərkib hissəsinə aiddir, yaxud o, oksigen ayıran sistemin katalitik xassəsini və quruluşunu müəyyənləşdirən kofaktordur.

Şenye, Martin (1967, 1968) və digər tədqiqatçıların işlərindən məlumdur ki, manqan xlorofilə nisbətən zülallarla möhkəm xelat tipli birləşmələr əmələ gətirir. Xloroplastların manqana görə çatışmazlığının aradan qaldırılması üçün işıq mərhələsi lazımdır. Bu mərhələnin keçməsi müddətinin uzunluğu ayrı-ayrı bitkilərdə müxtəlif

olur. İşıq mərhələsinin zəruriliyi güman edilir ki, ya manqanın əvvəlcədən oksidləşməsi, ya da manqanın birləşəcəyi reaksiya mərkəzinin zülallipoid kompleksinin konformasion dəyişilməsi üçün lazımdır.

Xloroplast hissəciklərində manqanın miqdarı və formasının tədqiqi göstərir ki, ultrasəs vasitəsilə alınan kiçik xloroplast hissəciyinin oksigen ayırmaq qabiliyyəti, onlarda dializ olunmayan, möhkəm birləşmiş manqanın miqdarından asılıdır. Tərkibində manqan olan zülalı xloroplastlardan ayırmaq hələlik mümkün olmamışdır, zülalların duzlaşdırılıb ammonium sulfatla çökdürülməsi, onlarda birləşmiş halda olan manqanın itirilməsinə səbəb olur. Bu, manqanın zülalların dördüncü quruluşunun əmələ gəlməsində iştirak edə bilməsi imkanını göstərir.

Oksigenin xaric edilməsi üçün lazım olan mexanizmin normal funksiyasından ötrü müəyyən quruluşun saxlanmasının zəruri olması həmin mexanizmin funksiyasının yuxarı temperatur və səth-aktiv maddələrə qarşı yüksək dərəcədə labilliyindən də aydın başa düşülür.

FOTOFOSFORLAŞMA VƏ ONUN TİPLƏRİ

Hazırda fotofosforlaşmanın üç tipi: tsiklik, qeyri-tsiklik və psevdotsiklik – kifayət qədər yaxşı öyrənilmişdir.

Arnon tərəfindən 1954-cü ildə kəşf olunan tsiklik fotofosforlaşmada, ancaq I fotosistem iştirak edir və elektronlar resduksiya olunmuş birləşmələrdən, elektronnəqliyyat dövrəsindəki elektromüsbət komponentə verilir.

Bakteriyalardakı tsiklik fotosintez ali bitkilərdəkinə nisbətən daha sadə şəkildə qurulmuşdur. Tsiklik fotofosforlaşmada yeganə kimyəvi məhsul işıq enerjisi hesabına əmələ gələn ATP-dir.

Güman edilir ki, tsiklik fotofosforlaşma aşağıdakı mexanizm üzrə gedir:

$$Xl \xrightarrow{h\upsilon} Xl^* + \text{ubixinon} \rightarrow Xl^+ + \text{ubixinol},$$

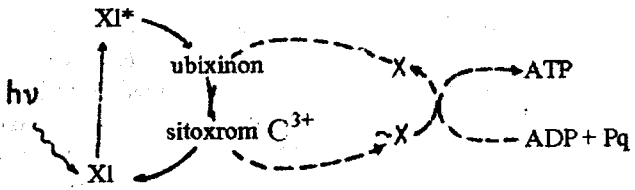
$$\text{ubixinol} + \text{sitoxrom } C^{3+} + X \rightarrow \text{ubixinon} + C^{2+} + {\sim}X,$$

$${\sim}X + ADP + Pq \rightarrow X + ATP$$

$$\text{sitoxrom } C^{2+} + Xl^+ \rightarrow \text{sitoxrom } C^{3+} + Xl$$

$$\text{yekun: } ADP + Pq + h\upsilon \rightarrow ATP$$

Bu prosesi enerjinin toplanması mexanizminin ümumi sxemi ilə göstərmək olar.



Burada: Xl – xlorofil, X – enerjinin məlum olmayan daşıyıcısıdır. Sxemdə bütöv xətlərlə elektronların, qırıq xətlərlə isə enerjinin daşınması istiqaməti göstərilmişdir.

Tsiklik fotofosforlaşma sistemi işıq kvantı ilə işə salınır. Xlorofil molekulu tərəfindən udulan işıq enerjisi onu həyəcanlanmış vəziyyətə (Xl*) gətirir. Həyəcanlanmış xlorofil molekulunun oksidləşmə-reduksiya potensialı kəskin dəyişir və o, ubixinona nisbətən daha mənfi potensiala malikdir. Beləliklə də, xlorofil molekulu ubixinonu reduksiya etmək qabiliyyətini qazanır. Sonrakı mərhələdə enerji elə formada toplanır ki, o adenil «akkumulyatorunun» doldurulması üçün əlverişli olur. Enerjinin toplanması, ubixinolun sitoxrom C^{3+} ilə ekzerqonik oksidləşməsi prosesinin, enerjinin X daşıyıcısının enderqonik fəallaşması yolu ilə həyata keçirilir. Belə güman edilir ki, bu cür qarşılıqlı əlaqə nəticəsində elektronların daşıyıcısı və enerji daşıyıcısından (C~X), yaxud da iki enerji daşıyıcısından (X~Y) ibarət yüksək enerjili birləşmə əmələ gəlir.

Elektronların və enerjinin daşınma yolları sonradan bir-birindən ayrılır və ~X birləşməsində toplanmış enerji ADP və qeyri-üzvi fosfatdan ATP-in sintez olunmasına sərf edilir. Həyəcanlanmış elektron isə xlorofil molekulunda öz yerinə qayıdır.

Göstərilən sxem fotosintezedici bakteriyaların hüceyrələrində işığın udulmasından ATP-in sintezinə qədərki yolda əsas şaxələnmələri əks etdirir. O, fotofosforlaşdırıcı reaksiya dövrəsindəki bir sıra halqalarda enerjinin toplanması aktını ayırmağa imkan verir. Bununla yanaşı, göstərilən sxem enerji toplanmasının hansı molekul tərəfindən həyata keçirilməsini izah edə bilmir.

Fotofosforlaşma prosesinin molekulyar səviyyədə həll olunması probleminə qarşılıqlı reaksiyaların mexanizmi ilə əlaqədar olan bir sıra öyrənilməyən məsələlər mane olur. Belə ki, X – komponentinin təbiəti və ilk yüksək enerjili ~X birləşməsinin əmələgəlmə mexanizmi hələlik aydın deyildir. Sxemdə energetik əlaqə ubixinonla sitoxrom – C arasında göstərilir. Lakin elektronların daşındığı yolun digər sahə-

lərində də bu cür əlaqə yaranması imkanı vardır. Halbuki, tsiklik fotofosforlaşmanın getdiyi oksidləşmə-reduksiya dövrəsində bir yox, bir neçə sitoxrom və qeyri-hemin dəmir proteid iştirak edir.

Bu günə qədər, udulan işıq kvantlarının miqdarı ilə əmələ gəlmiş ATP molekullarının miqdarı arasındakı stexiometriya problemi öz həllini tapa bilməmişdir. Bu problemin həllində bəzi imkanları nəzərə almaq lazımdır.

Əgər tsiklik fotosintezin oksidləşmə-reduksiya dövrəsində ancaq bir müştərək nöqtə olarsa və bir elektronun həmin nöqtədən keçməsi bir molekul ATP və X – komponentinin fəallaşmasına kifayət edirsə, onda stexiometriyanın maksimum qiyməti vahidə bərabər olar, başqa sözlə, 1hν / 1ATP=1.

Oksidləşdirici dövrə, ola bilsin ki, fosforlaşma ilə nəinki ancaq ubixinonla sitoxrom – C arasında, həmçinin də, elektronların daşındığı dövrənin digər sahələrində də, məsələn, ya ubixinona qədər, yaxud da sitoxrom C-dən sonrakı sahədə də əlaqə yarada bilər. Bu halda bir işıq kvantının təsirilə iki molekul ATP yaranardı.

Stexiometriya əmsalı (P:2 e^-) o vaxt vahidə bərabər olar ki, dövrədə müştərək nöqtə iki yerdə olsun və bir molekul ATP-in əmələ gəlməsi üçün hər müştərək nöqtədən bir cüt elektron keçsin.

Fotosintezin oksidləşdirici dövrəsində iki elektronun daşınması, fosforlaşma prosesi ilə ancaq bir nöqtədə əlaqə yaradarsa, həmin dövrədə stexiometriya əmsalı 0,5-ə bərabər olar. Aparılan bir sıra elmi-tədqiqat işlərinin nəticələri göstərir ki, stexiometriya əmsalı vahiddən az deyildir.

Fotofosforlaşmanın qeyri-tsiklik tipi, yaşıl bitkilərdə əsas energetik mexanizm hesab olunur. Onun quruluşu, tsiklik fotosintezə nisbətən daha mürəkkəbdir.

Qeyri-tsiklik fotosintez konsepsiyası, işığı udan iki piqment sisteminin (I FS və II FS) mövcudluğunu nəzərdə tutur. II FS tərəfindən toplanmış enerji ATP-in əmələ gəlməsi üçün istifadə edilir.

$$2ADP + 2Pq + 2NADP^+ + 2H_2O \xrightarrow{h\nu} 2ATP + 2NADP \cdot H + O_2 + 2H^+$$

Tsiklik fotofosforlaşmadan fərqli olaraq, qeyri-tsiklik fotofosforlaşma aerob şəraitdə gedir.

I FS işıq enerjisindən hidrogenlə reduksiya olunan sintetik prosesləri aparmaqda istifadə edir. İki fotokimyəvi sistemin qarşılıqlı təsirindən ATP sintez olunub, oksigen ayrılır, həmçinin də, CO_2-dən

üzvi maddələr əmələ gəlir.

II FS piqment kompleksi tərəfindən işığın udulması onun həyəcanlanmış vəziyyətə keçməsinə səbəb olur, bundan sonra baş verən bir sıra hadisələr tsiklik fotosintezdəki reaksiyalardakına oxşardır. Xl_{II} (II FS olan) plastoxinon vasitəsilə oksidləşir, bu halda plastoxinon, plastoxinola çevrilir. Daha sonra plastoxinolun sitoxrom f^{3+} ilə oksidləşməsi baş verir və bununla əlaqədar olaraq X – komponentinin fəallaşması həyata keçir. Növbəti mərhələdə X komponenti malik olduğu enerjini adenil sisteminə ötürür, beləliklə də, ADP və qeyri-üzvi fosfatdan (Pq) ATP əmələ gəlir. Elektronun sonrakı yolu, artıq tsiklik fotosintezindəkindən fərqlənir. Belə ki, sitoxrom f^{2+} özü oksidləşməyə məruz qalır və o, elektronunu plastoxinola verən Xl a molekulunu yox, I FS-dəki Xl a molekulunu reduksiya edir. Güman edilir ki, Xl a elektronların akseptoru olmamışdan əvvəl, işıq kvantı vasitəsilə həyəcanlanmış hala keçir və ferredoksinlə oksidləşir. II FS-də olan Xl. gəldikdə o, xüsusi ferment sistemi tərəfindən su molekulunun elektronu hesabına reduksiya olunur. Bu zaman mühitə H^+ (protonlar) çıxır, oksigen atomu isə O_2 molekulunda birləşir. Bu mərhələdə fotosintezin məhsulu yalnız oksigendən ibarətdir. Oksigen qaz halında atmosferə çıxır, yerdə qalan digər komponentlər isə karbon qazının mənimsənilməsində, yağların, karbohidratların, zülalların və s. birləşmələrin əmələ gəlməsində istifadə edilir.

Fotosintetik elektronnəqliyyat dövrəsində olan və reduksiyaedilmiş ferredoksin karbon qazını birbaşa reduksiya edə bilməz. Odur ki, əvvəlcə, ferredoksin elektronları flavoproteidə (FP) verir, o isə həm də hidrogen ionlarını da özünə birləşdirir və nikotin-amidadenindinukleotidfosfatı ($NADP^+$) reduksiya edir. Əmələ gəlmiş NADP·H, karbon qazının mənimsənildiyi tsikldə oksidləşir. Bu proseslərin enerji çatışmazlığı (defisiti) ATP molekulunun defosforlaşması ($ATP \rightarrow ADP+Pq$) hesabına ödənilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, fotofosforlaşma ilə toplanan enerji, biosintetik reaksiyalarda ATP-in sərf olunduğu enerjidən çoxdur. Buna görə də, fotofosforlaşma prosesi nəinki karbon qazının mənimsənilməsini, o həm də bitki hüceyrəsinin digər enderqonik funksiyalarının da həyata keçirilməsini təmin edir.

Qeyri-tsiklik fotofosforlaşma reaksiyalarında stexiometriya əmsalının maksimum qiyməti tsiklik prosesdəkinə nisbətən daha az öyrənilmişdir.

Tsiklik fotosintezdəki adları çəkilən mərhələlərdən başqa, qeyri-tsiklik sistemdə həm də elektronların daşındığı yolun çox uzun olma-

sını da nəzərə almaq lazım gəlir. Bir sıra müəlliflərin fikrincə qeyri-tsiklik fotosintezdə əlavə mərhələlər: $O_2 \rightarrow$Xl a_{II} və Xl $a_I \rightarrow NADP^+$ hesab olunur və bu mərhələlərdən hər biri fosforlaşma prosesi ilə əlaqədar ola bilər.

Bitkilərdə fotosintezin tədqiqi, çox hallarda qeyri-tsiklik fotosintezdə elektronların daşınması zamanı müəyyən şəraitdə «qapanaraq» tsiklik prosesə çevrilməsi üzündən çətinləşir. Güman edilir ki, bitki hüceyrəsində tsiklik fotosintez yalnız bir piqment sistemi – Xl a_I tərəfindən həyata keçirilir. Belə ki, Xl a_I tərəfindən reduksiya olunmuş ferredoksin elektronları NADP-ə deyil, sitoxrom b_6-ya və yaxud plastoxinona verir, sonradan elektronlar sitoxrom f, plastosianin və elektronların hər hansı başqa daşıyıcısı tərəfindən Xl a_I-ə qaytarılır. Bu halda fotofosforlaşma prosesində Xl a_{II}, suyun fotooksidləşməsi və karbon qazının mənimsənilməsi reaksiyaları iştirak etmir. Bu prosesdə yeganə məhsul ATP hesab olunur.

Psevdotsiklik fotofosforlaşma prosesi də qeyri-tsiklik fosforlaşma tipinə aiddir və iki fotokimyəvi sistemin (I FS və II FS) fəaliyyətindən asılıdır. Bu halda elektronların akseptoru oksigen olur, lakin kofaktor kimi flavinomononukleotid (FMN), menadion, ferredoksin, metilviologen və s. iştirak edə bilər və nəticədə H_2O_2 əmələ gələr.

$$FMN + ADP + Pq \rightarrow FMN \cdot H_2 + \tfrac{1}{2} O_2 + ATP$$
$$FMN \cdot H_2 + O_2 \rightarrow FMN + H_2O_2$$
$$\underline{H_2O_2 \rightarrow H_2O + \tfrac{1}{2} O_2}$$
$$ADP + P_q \rightarrow ATP + H_2O$$

Psevdotsiklik fotoforlaşma zamanı reduksiya olunan oksigenin miqdarı, suyun fotooksidləşməsi nəticəsində ayrılan oksigenin miqdarına bərabər olduğundan, onun aşkar şəkildə xaric olunması nəzərə çarpmır.

Fotofosforlaşma prosesinin tipləri və onların xüsusiyyətləri aşağıdakı cədvəldə göstərilmişdir.

Qeyd etmək lazımdır ki, hər üç fotofosforlaşma tipi kofaktor kimi ferredoksindən (FD) istifadə edə bilir. Lakin tsiklik fotofosforlaşma tipi ferredoksinin yüksək qatılıqlarda ($1 \cdot 10^{-4}$M) olmasını tələb edir. Ferredoksin tsiklik və qeyri-tsiklik fotosintetik dövrədə endogen elektron daşıyıcısı olduğundan, o, elektron axınını dəyişdirməklə tsiklik və ya qeyri-tsiklik fosforlaşmanı tənzim edir.

Cədvəl 6

Fotofosforlaşma tiplərinin əsas xarakteristikası

Fotofosforlaşmanın tipləri	Fotosistem-lərin iştirakı	Kofaktorlar	Şərait	İngibitorlar
I tsiklik	I FS	FMS piosianin FMN K_1, K_2 vitaminləri FD DXFİF	aerob anaerob	antimitsin A
II qeyri-tsiklik	I – FS II – FS	NADP + (FD) $K_3Fe(CN)_6$	aerob	diuron DCTS dezaspidin 10^{-5}M
III psevdotsiklik	I – FS II – FS	FMN (FAD) FD xinonlar K_1, K_2 vitaminləri metilviologen	aerob	diuron DCTS

FOTOSİNTEZDƏ KARBON QAZININ ASSİMİLYASİYASI

Fotosintezin işıq mərhələsində əmələ gələn fəal metabolitlərdəki (ATP, NADP·H, $FD_{reduk.}$) enerji, onun sonunçu qaranlıq reaksiyalarında stabil kimyəvi formaya çevrilir. Kimyəvi enerjinin stabilləşməsi prosesi, bitkilərdə karbonun fotosintetik metabolizmi və ümumiyyətlə karbon mübadiləsi ilə əlaqədardır.

Son zamanlar aparılan tədqiqatlar göstərir ki, müxtəlif orqanizmlərdə fotosintezin qaranlıq fazası, bu prosesin bütövlükdə effektivliyini müəyyən edən başlıca şərtlərdəndir.

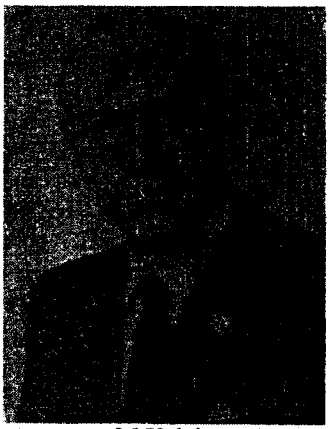
Müəyyən edilmişdir ki, karbon qazı bitkilərdə metabolizmə iki yolla qoşula bilir: 1) CO_2-nin qaranlıq, heterotrof mənimsənilməsi və 2) karbon qazının fotosintetik mənimsənilməsi. Birinci yol daha qədimdir və onun əsasında karbon qazının avtotrof mənimsənilməsi sistemi əmələ gəlmişdir. Karbon qazının heterotrof (qaranlıq) mənimsənilməsinin əsas yolu – piroüzüm turşusunun karboksilləşməsidir (Vud və Verkman reaksiyası).

$$CH_3 - CO - COOH + CO_2 \rightarrow COOH - CH_2 - CO - COOH$$

Karbon qazının qaranlıq mənimsənilməsi, α – ketoqlutarat (Oçoa reaksiyası), γ – aminoyağ turşusu (Varburq) və s.-nin karbok-

silləşməsi zamanı da həyata keçirilə bilər. Karbon qazının bu yolla mənimsənilməsində akseptor rolunu bir sıra birləşmələr, o cümlədən, ribulozodifosfat, fosfoenolpiruvat, zülallar və s. oynaya bilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, göstərilən yollar, yalnız CO_2-nin akseptorlarının sonradan regenerasiya xarakterinə görə bir-birindən fərqlənir. Qaranlıqda akseptorların regenerasiyası, tənəffüs prosesi ilə əlaqədardır (üzvi turşuların oksidləşməklə çevrilməsi). Bu zaman udulan CO_2 qlükozanın sintezinə sərf olunmur.


M.Kalvin

İşıqda isə regenerasiya fotosintez prosesi ilə əlaqədardır. Bu halda CO_2-nin reduksiyası və onun üzvi turşuların sintezində iştirakı baş verir. Beləliklə də, qaranlıq mənimsənilmə bitkilərdə karbonun fotoassimilyasiyasının ilk dövrü hesab olunur.

Ali bitkilərdə karbonun fotosintezdə çevrilməsinin iki əsas yolu məlumdur: 1) reduksiyaedici pentozofosfat tsikli və ya Kalvin tsikli. Bu yol, ali bitkilərin bütün qruplarında aşkar edilmişdir; 2) C_4 – dikarbon turşuları yolu və ya Hetç-Slek tsikli. Bu tip mənimsənilmə, Kalvin tsikli ilə yanaşı, yalnız bəzi bitki qruplarında rast gəlinir.

KALVİN TSİKLİ

Karbon qazının reduksiya olunmaqla çevrilməsinin biokimyəvi mexanizmi 1946-1956-cı illərdə Kalvin tərəfindən ətraflı öyrənilmişdir.

Fotosintezin qaranlıq reaksiyalarının mexanizmini müəyyənləşdirmək üçün ^{14}C və ^{32}P radioaktiv izotoplardan istifadə olunmuşdur. Bunlardan ^{14}C stabil izotopu «nişan» kimi qaranlıq reaksiyalarının ardıcıllığını, alınan məhsulların kimyəvi təbiətini və s.-ni öyrənməkdə mühüm rol oynamışdır. Bundan başqa, tədqiqat işlərində işıqlanma rejimini, karbon qazının miqdarını və s.-ni dəyişdirməklə fotosintezin qaranlıq fazasında keçid proseslərinin ardıcıllığını öyrənmək mümkün olmuşdur.

Aşkar edilmişdir ki, işıqlanmadan bir neçə saniyə sonra ^{14}C ni-

şanı, hüceyrədə bir çox üzvi birləşmələrin tərkibinə daxil olur. Bu birləşmələr içərisində ən çox radioaktivliyə malik olan 3-fosfoqliserin turşusu (FQT), ribulozo-1,5- difosfat (RDP) və digər fosforlaşmış şəkərlərdir. Qısamüddətli (1-2 saniyə) işıqlandırılma zamanı bu birləşmələr ilk radioaktiv məhsullar hesab edilir. Nişanlanmış izotopun (^{14}C) göstərilən qrup birləşmələrə daxilolma ardıcıllığını, həmçinin də həmin birləşmələrin qarşılıqlı çevrilməsinin qanunauyğunluqlarını öyrəndikdə, aydın olur ki, ribulozo-1,5-difosfat fotosintez prosesində CO_2-nin ilk akseptoru rolunu oynayır, 3-fosfoqliserin turşusu isə tərkibində karboksil qrupu (-COOH) olan ilk davamlı üzvi birləşmədir.

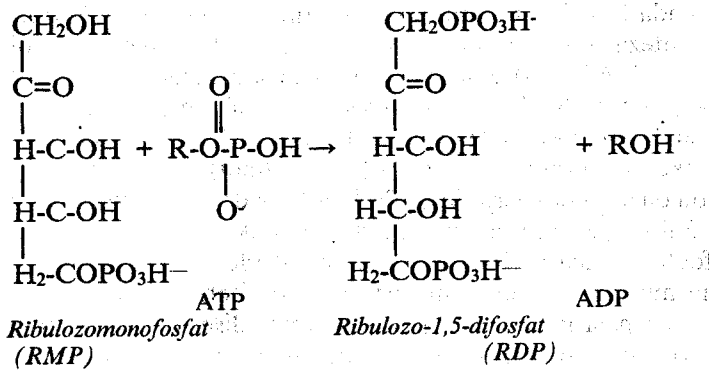
Kalvinin laboratoriyasında alınan təcrübi nəticələr, fotosintezin qaranlıq fazasında müxtəlif kimyəvi birləşmələrin çevrilməsində təxminən 12 mərhələnin olmasını fərz etməyə əsas verdi. Stasionar halda tsikldə iştirak edən intermediatların miqdarı çox olmur, lakin müəyyən səbəbdən bir mərhələnin pozulması, ondan əvvəlki mərhələdə əmələ gələn məhsulların miqdarının artmasına səbəb olur. Belə ki, Kalvinin təcrübələrində işıqlanmanın dayandırılması 3-fosfoqliserin turşusunun toplanmasına, ribulozo-1,5-difosfatın qatılığının azalmasına gətirib çıxarır. Maraqlıdır ki, CO_2-nin parsial təzyiqinin 0,003%-dək kəskin azalması isə CO_2-nin akseptoru olan ribulozo-1,5-difosfatın qatılığının artmasına, 3-fosfoqliserin turşusunun miqdarının isə azalmasına səbəb olur.

Müasir şəkildə Kalvin tsikli, özündə fermentativ reaksiyaları birləşdirən üç əsas mərhələdən ibarətdir. Bunlara:

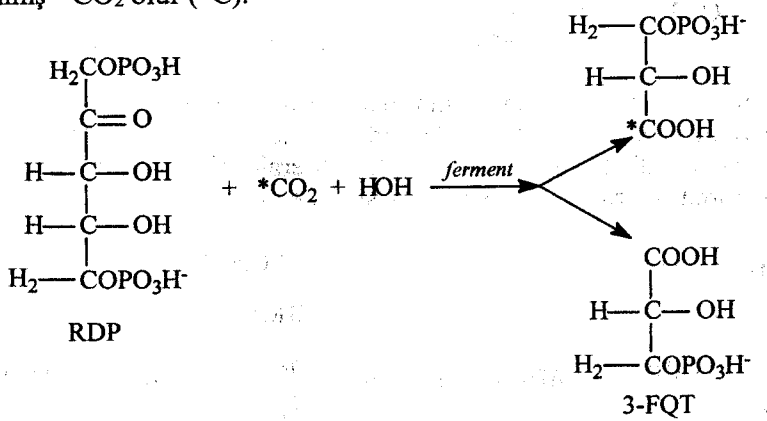
1) $6\ C_5H_{10}O_5 + 6\ CO_2 + 6\ H_2O \rightarrow 12\ C_3H_6O_4$ *(karboksilləşmə)*
2) $12\ C_3H_6O_4 + 12\ [H_2] \rightarrow 12\ C_3H_6O_3 + 12\ H_2O$ *(reduksiya)*
3) $10\ C_3H_6O_3 \rightarrow 6\ C_5H_{10}O_5$ *(regenerasiya)*

1. Karboksilləşmə mərhələsi. Kalvin tsiklində karbon qazının ilk akseptoru olan beşkarbonlu birləşmə – ribulozo-1,5-difosfat, ribulozo-5-fosfatın ikinci dəfə ATP vasitəsilə fosforlaşması nəticəsində əmələ gəlir.

Ribulozomonofosfatın ATP vasitəsilə aktivləşməsi və onda birinci karbon atomunun hidroksil qrupu ilə efirləşməsi, karboksilləşmənin sonrakı reaksiyaları üçün zəruridir. Ribulozo-1,5-difosfatın karboksilləşməsi Kalvin tsiklində ilk mühüm reaksiyadır.



Ribulozodifosfatkarboksilaza (3-fosfo-D qliseratkarboksilaza, 4.1·1.39) fermentinin iştirakı ilə karbon qazı, ribulozo-1,5-difosfatın ikinci karbon atomuna birləşib davamsız altıkarbonlu birləşmə əmələ gətirir. Həmin ferment tərəfindən altıkarbonlu birləşmənin hidrolitik yolla parçalanması kataliz olunur və nəticədə iki molekul 3-fosfoqliserin[1] turşusu alınır. Bu turşulardan birinin tərkibində nişanlanmış $^{14}CO_2$ olur (*C).

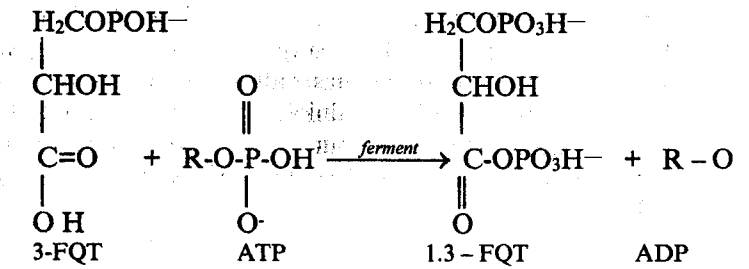


2. Reduksiya mərhələsi. Kalvin tsiklində ikinci mərhələ, fosfoqliserin turşusunun fosfoqliserin aldehidinə (FQA) qədər reduksiyası mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Kalvin tsiklində bu yeganə reduksiya mərhələsidir ki, reaksiyaların sintez istiqamətində getməsini və eyni

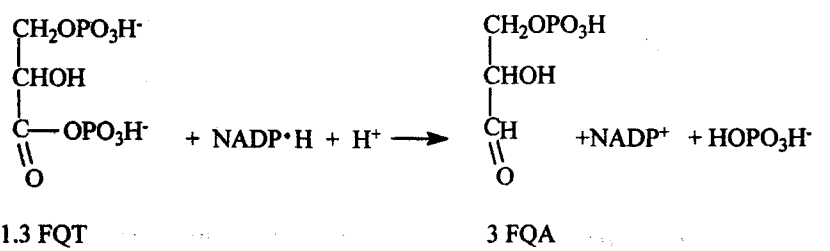
[1] $C_3H_6O_4$ – (fosfo) qliserin turşusu.

zamanda fotosintezin əsas xüsusiyyətini müəyyən edir. Məhz burada fotosintezin işıq fazasında əmələ gəlmiş ATP və reduksiya olunmuş NADP (NADP·H) istifadə edilir. Karbon qazının şəkərlərdəki səviyyəyə qədər (CH_2O) reduksiyası müxtəlif enerjili kimyəvi rabitələrin də dəyişilməsini tələb edir. Belə ki, CO_2/CH_2O sistemində iki C-O (70 kkal/mol) rabitəsi, iki C-H (87 kkal/mol) rabitəsi ilə əvəz olunur ki, bu da sərbəst enerjinin 25-30 kkal/mol dəyişilməsini tələb edir.

3-fosfoqliserin turşusunun reduksiyası iki mərhələdə gedir. Əvvəlcə, fosfoqliseratkinaza (ATP:3-D-qliserat-1-fosfotransferaza, 2.7.2.3) fermentinin və ATP-in köməyilə, 3-fosfoqliserin turşusunun yenə də fosforlaşması gedir və nəticədə 1,3-fosfoqliserin turşusu əmələ gəlir və molekulun reaksiyaya girmək qabiliyyəti xeyli artır.



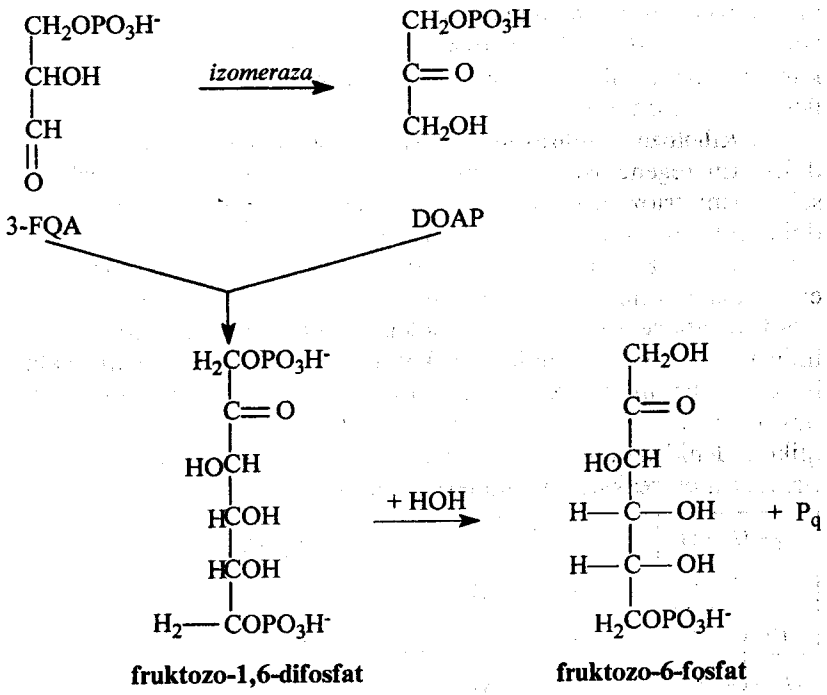
Sonra, 1,3 – difosfoqliserin turşusu, 3-fosfoqliserinaldehidinə qədər reduksiya olunur. Bu reaksiyada reduksiya olunmuş NADP və qliseraldehidfosfat-dehidrogenaza (D-qliseraldehid-3-fosfat: NADP-oksidoreduktaza, 1.2.1.9) fermenti iştirak edir.



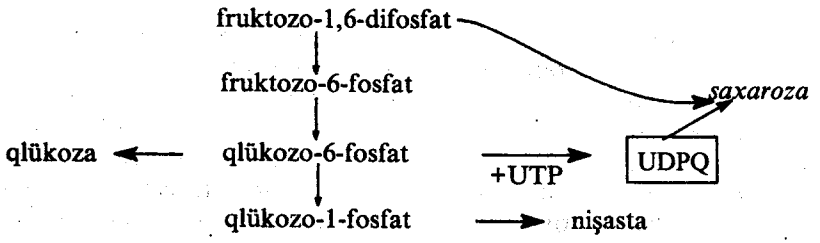
Bununla yanaşı, Kalvin fərz edir ki, in vivo-da xloroplastlarda triozofosfatın birbaşa əmələ gəlməsi mümkündur. Belə ki, ribulozo-1,5-difosfatın reduksiya olunmaqla karboksilləşməsi nəticəsində bir molekul 3-fosfoqliserin turşusu və bir molekul 3-fosfoqliserinaldehid

əmələ gəlir.

Sonrakı reaksiyalarda 3-fosfoqliserinaldehid, triozofos-fatizomerazanın iştirakı ilə izomerləşərək dioksiaseton-fosfata çevrilir. Hər iki triozalar, aldolazanın təsiri altında kondensasiya edərək fruktozo-1,6-difosfata çevrilir. Növbəti reaksiyada fruktozo 1,6-difosfatazanın köməyi ilə fosfat qrupu ayrılır və nəticədə fruktozo-6-fosfat əmələ gəlir. Bu məhsul sonradan qlukozo-6-fosfata çevrilərək, hüceyrədə şəkərlərin ehtiyat formalarının (nişasta və s.) əmələ gəlməsi reaksiyalarında iştirak edir.

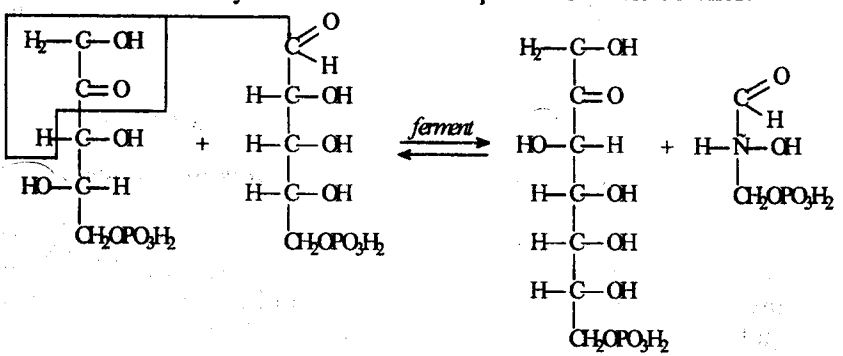


Saxaroza və nişastanın sintezi aşağıdakı kimi həyata keçirilir: fruktozo 6-fosfat molekulu qlukozo 6-fosfata çevrilir. Qlükoza 6-fosfat isə, uridintrifosfatla (UTP) qarşılıqlı təsirə girərək uridindifosfatqlukozanı (UDPQ) əmələ gətirir. Sonra UDPQ fruktozo 6-fosfatla reaksiyaya girməklə saxarozanın əmələ gəlməsinə səbəb olur. Qlükozo 6-fosfatdan əmələ gəlmiş qlükozo 1-fosfat nişastanın sintezi üçün başlanğıç substrat rolunu oynayır.

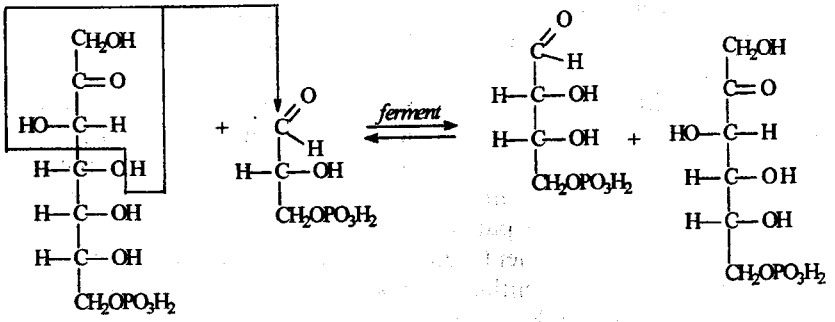


Beləliklə də, tsikldə əmələ gəlmiş heksozaların bir hissəsi, karbohidratların ehtiyat formalarının sintezinə sərf olunduğundan artıq tsikldən çıxır. Bununla bərabər, heksozların yerdə qalan hissəsi isə, karbon qazının ilk akseptoru olan ribulozodifosfatın regenerasiyası üçün istifadə olunur.

3. Ribulozo 1,5-difosfatın regenerasiya mərhələsi. Ribulozo 1,5-difosfatın regenerasiyası müxtəlif sayda atomları olan fosforlaşmış şəkərlərin: triozaların, tetrozaların, pentozaların, heksozaların, sedoheptulozaların qarşılıqlı çevrilmə reaksiyaları əsasında həyata keçirilir. Bu reaksiyalar bərabər energetik səviyyədə getdiyindən əlavə enerji tələb etmir, yalnız ribulozo 5-fosfatın fosforlaşaraq, ribulozo 1,5-difosfata çevrilməsində bir molekul ATP iştirak edir. Kalvin tsiklinin üçüncü mərhələsində transketolaz və transaldolaz reaksiyaları həlledici əhəmiyyət kəsb edir. Transketolaza kofaktor kimi tiaminpirofosfat və ikivalentli kationların (Mg^{2+}) iştirakı ilə ikikarbonlu qlikolaldehid qalığını (-CO-CH_2OH) ketozlardan aldolazalara keçirir. Lakin bu reaksiya həmin fermentin iştirakı ilə dönə də bilər.



Transaldolaza isə üçkarbonlu dioksiaseton qalığının (-CHOH-CO-CH_2OH), ketozalardan aldolazalara keçməsini kataliz edir.



Fosforlaşmış şəkərlərin çevrilmə reaksiyalarının ardıcıllığı ^{14}C nişanlanmış atomun tsikldəki intermediatlarda toplanmasına əsasən müəyyən edilmişdir.

Kalvin tsiklinin üçüncü mərhələsi 7 ardıcıl reaksiyadan ibarətdir. Bunlar aşağıdakılardır:

1) Fruktozo 6 – fosfat + 3 – fosfoqliserinaldehidi transketolaza eritrozo 4-fosfat +ksilulozo 5-fosfat; ⇌

2) Eritrozo 4-fosfat + dioksiasetonfosfat transketolaza; ⇌

3) Sedoheptulozo 1,7 – difosfat + H_2O fosfataza sedoheptulozo 7-fosfat + Pq; ⇌

4) Sedoheptulozo 7-fosfat+ 3-fosfoqliserinaldehidi transketolaza ribozo 5-fosfat + ksilulozo 5-fosfat; ⇌

5) Ribozo 5-fosfat ribozofosfatizomeraza ribulozo 5-fosfat; ⇌

6) Ksilulozo 5-fosfat fosfoketopentoepimeraza ribulozo 5-fosfat; ⇌

7) Ribulozo 5-fosfat + ATP fosforibulokinaza ribulozo 1,5-difosfat +ADP. ⇌

Kalvin tsiklinin son məhsulları əsasən karbohidrat təbiətli maddələrdir. Lakin 3-fosfoqliserin turşusu, fosfoenol-piruvata çevrilməklə bir sıra amin turşularının əmələ gəlməsində (məsələn, alanin və s.) iştirak edə bilir.

Yuxarıda göstərilən reaksiyalarda 3 molekul CO_2-nin udulması və 6 molekul 3-fosfotriozanın əmələ gəlməsi zamanı, triozaların bir molekulu son məhsulların (ehtiyat karbohidratların) sintezinə sərf olunduğundan tsikldən çıxır. Yerdə qalan 5 molekul trioza qarşılıqlı çevrilmə nəticəsində 3 molekul pentozofosfata çevrilir və beləliklə də CO_2-nin ilk akseptorunun-ribulozo-1,5-difosfatın regenerasiyasında

iştirak edir. Kalvin tsiklinin normal işləməsi üçün fasiləsiz ATP və NADP·H sistemə daxil olmalıdır. Bu komponentlərin bir-birinə nisbəti 3:2 kimidir.

Kalvin tsiklinin ayrı-ayrı reaksiyaları kimyəvi cəhətdən kifayət qədər yaxşı öyrənilmişdir. Son zamanlar, əsas diqqət bu tsiklin ayrı-ayrı mərhələlərini kataliz edən fermentlərin fiziki-kimyəvi və kinetik xarakteristikalarının öyrənilməsinə yönəldilmişdir. Təcrübələr göstərdi ki, etioləolunmuş ispanaq cücərtilərini işıqlandırdıqda Kalvin tsiklində iştirak edən fermentlərin heç də hamısı eyni səviyyədə aktivləşmir. Belə ki, bu fermentlərdən bəzilərinin aktivliyi 5-10 dəfə artdığı halda, digərlərininki az dəyişilir. İşığın təsiri altında aktivliyi artan fermentlərə, Kalvin tsiklinin 1-ci və 2-ci mərhələsini kataliz edənləri aid etmək olar: RD karboksilaza, 3-fosfoqliseratkinaza, NADP-dən asılı olan 3 FQA-dehidrogenaza, həmçinin, regenerasiyanın üçüncü mərhələsinə aid fermentlərdən: fruktozo-1,6-difosfatazan transketolazanı, ksilulozo-5-fosfat epimerazanı, ribulozo-5-fosfatkinazanı göstərmək olar. Lakin bir sıra fermentlərin, o cümlədən, transaldolazaların, sedoheptulozo-1,7-difosfatazanın, ribozo-5-izomerazanın və s.-nin aktivliyi işıqlanmadan az asılıdır.

Maraqlıdır ki, *Chlorella pyrenoidosa* avtotrof qidalanmadan, heterotrof qidalanmaya keçdikdə fotosintezin sıradan çıxması ilə yanaşı, yalnız bir fermentin-RDP-karboksilazanın da aktivliyi azalır. Həmin fermentin aktivliyinin dəyişilməsi, CO_2-nin mənimsənilməsi sürəti ilə paralel baş verir. Bu onu göstərir ki, RDP-karboksilaza Kalvin tsiklində həlledici rol oynayır.

Müəyyən edilmişdir ki, RDP-karboksilazanın toxumalardakı aktivliyi fotosintez prosesinin nəzarəti altındadır. Belə ki, qaranlıqda becərilmiş qarğıdalı yarpaqlarını qısa müddətdə işıqlandırdıqda RDF-karboksilazanın, uzunmüddətli işıqlandırılmada isə, ribulozo-5-fosfatizomerazanın aktivliyyi artır.

Fotosintezin ingibitoru olan monuron RDP-karboksilazanın aktivliyinə təsir etmədiyi halda, ribozo-5-fosfatizomerazanın aktivliyini zəiflədir. Tədqiqatçıların fikrincə, plastidlərin diferensiasiyası zamanı – iki cüt ferment zülalı əmələ gəlir: «ilk fermentlər» qrupuna-RNT-polimeraza, RDP-karboksilaza, δ-aminolevulin turşusunun (ALT) sintezi üçün lazım olunan ferment daxildir, «sonrakı fermentlər» qrupuna isə ribozo-5-fosfatizomeraza, RDP-kinaza aid edilir ki, bu fermentlərin də aktivliyi, işıqlanmadan 1 saat sonra artır.

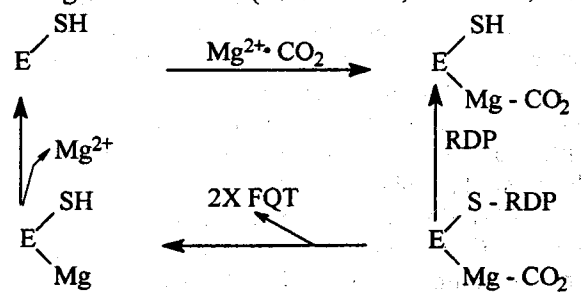
Son zamanlar aparılan təcrübələr göstərir ki, RDP-karboksilaza çox mürəkkəb, özünəməxsus ferment sistemi olub, fotosintezdə CO_2-

nin mənimsənilmə sürətini müəyyən edir. Akazava və əməkdaşlarının (Akazawa et al, 1969) əldə etdikləri nəticələrə görə, RDP-karboksilazanın nisbi molekulyar kütləsi 550000-570000-dir. Bu, bitkilərdən alınan və «I-fraksiyalı zülal» kimi nisbətən çoxdan məlumdur.

RDP-karboksilazanın fiziki-kimyəvi xassələri də diqqəti cəlb edir. Müyyən edilmişdir ki, bu fermentin mürəkkəb quruluşu vardır və o, iki tip subvahiddən təşkil olunmuşdur: böyük (A) və kiçik (B) subvahidlər (A_m B_n). Nişimura və Akazavanın (Nichimura, Akazawa, 1973, 1974) məlumatlarına əsasən bu fermentin 8 böyük və 8 kiçik subvahidi vardır (A_8B_8). Böyük subvahidlər karboksilləşmə reaksiyalarını, kiçik subvahidlər isə fermentin allosterik xassəsini, onun tənzimləyici funksiyasını müəyyən edir.

RDP-karboksilazanın aktivliyi, mühitdə Mg^{2+} ionlarının olmasından çox asılıdır. Bu fermentin tərkibində 90-SH qrupuna rast gəlinir ki, bunlardan da 2-4 SH qrupu fermentin aktiv mərkəzində yerləşir, qalan SH qrupları isə, onun aktiv konformasiyasının saxlanmasında iştirak edir. Mühitə paraxlormerkuribenzoatın (PXMB) daxil edilməsi, fermentin fəallığını tamamilə aradan qaldırır.

Fermentin fəallığına təsir göstərən başlıca amil işıqdır. Litletonun (Lyttleton, 1973) aldığı nəticələrə görə, işıq xloroplastların stromasında pH-ın qiymətini dəyişdirməklə, fermentin fəallığının artmasına səbəb olur. RDP-karboksilaza tilakoidlərdə membranın xarici səthində yerləşir. Bu fermentin iki katalitik mərkəzi vardır. Mərkəzlərdən birinə RDP, digərinə isə CO_2 birləşir. RDP-karboksilazanın iştirakı ilə gedən karboksilləşmə reaksiyasının mexanizmini aşağıdakı kimi göstərmək olar (Kawashima, Wildman, 1970).



Sxemdən göründüyü kimi, karboksilləşmə prosesi bir neçə mərhələdən ibarətdir. Əvvəlcə ferment -Mg^{2+}-CO_2 kompleksi əmələ gəlir. Bu halda, Mg^{2+} və CO_2-nin fermentə birləşməsi, onun konfiqurasiyasını dəyişdirir. Bu isə, öz növbəsində. RDP-in SH—qurupu vasitəsi-

lə fermentin ikinçi katalitik mərkəzinə daxil olmasına imkan verir. Digər tərəfdən CO_2-nin ribulozodifosfatın ikinci karbon atomuna birləşməsi nəticəsində 6-karbonlu intermediat əmələ gəlir. Lakin bu birləşmə, tezliklə hidroliz olunmaqla 2 molekul fosfoqliserin turşusuna (FQT) parçalanır. Ferment molekulundakı Mg^{2+}-nin dissosiasiyası, onun əvvəlki konformasiyon vəziyyətinə qayıtmasına və yenidən tsiklə qoşulmasına imkan verir.

Qeyd etmək lazımdır ki, RDP-karboksilazadan əvvəl CO_2-nin karboanhidraza vasitəsilə fəallaşması ola bilər. Karboanhidrazanın iştirakı ilə CO_2-nin hidratlaşması prosesi həyata keçirilir.

$$H_2O + CO_2 + E \underset{k_3}{\overset{k_1}{\rightleftharpoons}} \underset{\underset{OH}{|}}{E - CO_2} \xrightarrow{k_2} E + H^+ + HCO_3^-$$

Karboanhidrazanın fiziki-kimyəvi xassələrinin tədqiqi göstərdi ki, bu fermentdə 12SH-qrupu vardır. O, 6 bərabər ölçülü subvahiddən ibarətdir və molekulunun kütləsi 180000-dir. Fermentin tərkibində həmçinin 6 sink atomu da daxildir.

Bir və ikiləpəli bitkilərdə (24 növdə) karboanhidraza tədqiq edilərkən elektroforetik hərəkətliliyinə görə fərqlənən iki tip ferment də aşkar edilmişdir. İkiləpəlilərdə fermentin molekul kütləsi 188000 olan və az elektroforetik hərəkətliliyə (3-4 sm) malik forması, birləpəlilərdə isə yüksək elektroforetik qabiliyyətə malik, lakin molekul kütləsi nisbətən az olan (42000) forması nəzərə çarpır.

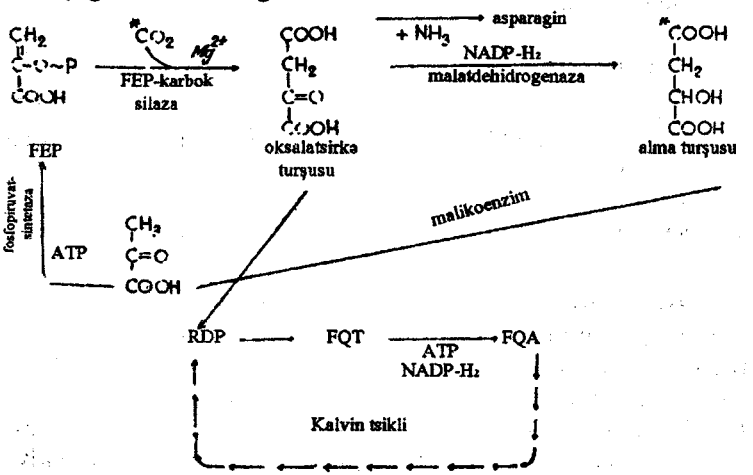
Everson və Slok (Everson, Slock, 1968) fotosintezin qaranlıq reaksiyalarına görə bir-birindən fərqlənən bitkilərdə (C_3 və C_4 tipli) karboanhidrazanın aktivliyini müqayisəli şəkildə öyrənmişlər. Aydın olmuşdur ki, C_3 bitkilərin yarpaqlarında fermentin fəallığı, C_4-bitkilərdəkinə nisbətən 10 dəfə yüksəkdir. Digər tərəfdən C_3- bitkilərdə ferment, xloroplastların stromasında, C_4-bitkilərdə isə hüceyrənin sitoplazmasında toplanır. Karbon qazının mühitdə miqdarının artması zamanı C_3-bitkilərin yarpaqlarında karboanhidrazanın fəallığı azaldığı halda, C_4-bitkilərdə bu fermentin fəallığı artır.

Karboanhidrazanın, fotosintezin ilk reaksiyalarında CO_2-nin mənimsənilməsindəki rolu tam aydınlaşdırılmamışdır. Bir sıra müəlliflərin fikrincə karboanhidraza, Kalvin tsiklində ribulozo-difosfatkarboksilazanın effektiv işləməsi üçün lazımdır. Bu ferment CO_2-nin membrandan keçməsini 100 dəfə sürətləndirir, xloroplastların daxilində HCO_3-un miqdarını lazımi səviyyədə saxlayır.

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, fotosintezdə karbonun çevrilməsinin əsas yolu Kalvin tsiklidir. Lakin, fotosintezdə karbonun mənimsənilməsinin digər yolu da aşkar edilmişdir (Hetç-Slek tsikli).

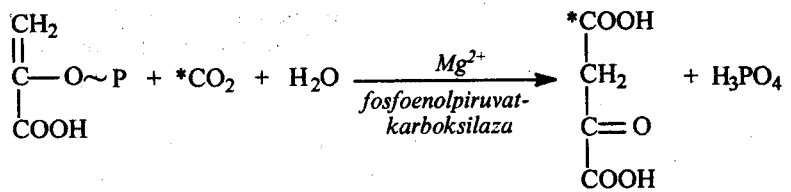
C_4-DİKARBON TURŞULARI YOLU VƏ YA HETÇ-SLEK TSİKLİ

1966-cı ildə avstraliyalı alimlər Hetç və Slek (Hatch, Slack) bir sıra tropik bitkilərdə fotosintezin xüsusiyyətlərini öyrənərkən müəyyən etmişlər ki, bu bitkilərdə nişanlanmış karbon, işıqlanmadan bir neçə saniyə sonra üzvi maddələrdə Kalvin tsiklindəkindən fərqli şəkildə paylanır. Təcrübi yolla sübut olundu ki, tədqiq olunan bitkilərdə udulan $^{14}CO_2$-fosfoqliserin turşusu və şəkərlərin tərkibində deyil, üzvi turşuların-oksalatsirkə və alma turşusunun tərkibinə daxil olur (~90%). Lakin 5-10 dəqiqədən sonra nişanlanmış karbon ($^{14}CO_2$), artıq fosfoqliserin turşusunun, daha sonra isə fosforlaşmış şəkərlərin tərkibində nəzərə çarpır. Əldə edilən bu təcrübi faktlar tropik mənşəli bitkilərdə karbonun fotosintez prosesində mənimsənilməsinin digər yolunun-C_4-dikarbon turşuları tsiklinin və ia Hetç-Slek tsiklinin mövcud olmasını söyləməyə imkan verdi. Hetç-Slek tsiklini aşağıdakı sxemlə göstərmək olar.



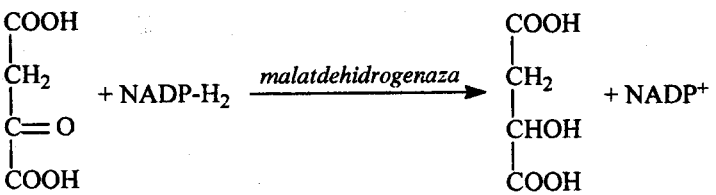
Son zamanlar aparılan tədqiqatlarda Hetç-Slek tsiklində karbonun çevrilməsinin kimyəvi mexanizmi kifayət qədər diqqətlə öyrənilmişdir. Tədqiqatlar göstərdi ki, CO_2-nin ilk akseptoru, tərkibində

makroerqik rabitəsi olan fosfoenolpiro-üzüm turşusudur (FEP). Karbon qazının akseptora birləşməsini fosfoenolpiruvat karboksilaza kataliz edir. Bu ferment, bir və ikiləpəli bitkilərin əksəriyyətində aşkar edilmişdir. Yuxarıdakı sxemdən göründüyü kimi, CO_2, fosfoenolpiruvata, karboksil qrupuna görə β-vəziyyətdə yerləşən karbon atomu vasitəsilə birləşir. Reaksiyanın normal getməsi üçün Mg^{2+} tələb olunur. Nişanlanmış atom ($*CO_2$) oksalatsirkə turşusunda karboksil qrupunda yerləşir.



FEP *oksalat sirkə turşusu*

Bu reaksiya, sistemdə sərbəst enerjinin azalması istiqamətində getdiyindən dönən xarakter daşımır. Sonradan oksalat-sirkə turşusu NADP·H və NADP-malatdehidrogenazanın iştirakı ilə alma turşusuna qədər reduksiya olunur.



Oksalatsirkə turşusunun və həmçinin alma turşusunun reduksiya olunmaqla aminləşməsi nəticəsində amin turşuları (məsələn, asparagin və s.) əmələ gəlir ki, bunlar da xloroplastlarda zülalların sintezində istifadə oluna bilir. Qeyd etmək lazımdır ki, Hetç-Slek tsikli Kalvin tsikli ilə əlaqədardır. Belə ki, sonrakı dekarboksilləşmə zamanı nişanlanmış karbon, CO_2 şəklində C_4-turşulardan Kalvin tsiklinə keçir. Əmələ gəlmiş üçkarbonlu birləşmə – piroüzüm turşusu, ATP və fosfopiruvatsintetazanın iştirakı ilə aktivləşərək akseptorun-FEP-in regenerasiyasına səbəb olur.

Hetç-Slek tsiklində iştirak edən fermentlərin işığın təsirindən ak-

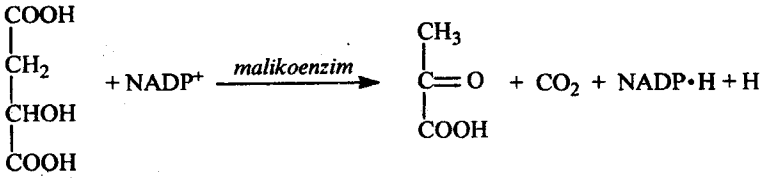
tivliyinin dəyişilməsinə dair aparılan tədqiqatlar göstərir ki, bəzi fermentlər qaranlıq → işıq və işıq → qaranlıq keçidləri zamanı öz aktivliyini kəskin dəyişir. Bunlardan: fosfopiruvatsintetaza işıqlanma zamanı öz aktivliyini 10 dəfə, FEP-karboksilaza isə 15 dəfə artırır. Hər iki ferment 2-3 saat ərzində qaranlıqda inaktivləşir, işıqda isə onların aktivliyi yenidən bərpa olunur. Bununla bərabər işıq rejiminin dəyişilməsi malatdehidrogenazanın aktivliyinə təsir etmir. Belə təcrübi nəticələr onu göstərir ki, Hetç-Slek tsiklində başlıca rol məhz fosfopiruvatsintetaza və FEP-karboksilazaya məxsusdur. Bu fermentlərin aktivlik səviyyəsi, fotosintez prosesi ilə əlaqədar şəkildə dəyişilə bilir.

C_3 və C_4 tipli bitkilərdə FEP-karboksilazanın tədqiqinə əsasən müəyyən edilmişdir ki, bu ferment həmin bitkilərdə fiziki və kinetik parametrlərinə görə fərqlənir. Hər iki tip bitkilərdən alınmış FEP-karboksilaza Mg^{2+}-xelatlaşdırıcı agentlərə (ATP, ADP, sitrat) qarşı eyni həssaslıqda olduğu halda, C_4-bitkilərindən alınan ferment qeyri-üzvi ionlara qarşı (Cl^-, HPO_3^- və s.) yüksək həssaslığa malikdir.

Hetç-Slek tsikli olan bitkilərin yarpaqlarının anatomik quruluşunda da özünəməxsus fərq nəzərə çarpır (taclı tip). Bu bitkilərin yarpaqlarında ötürücü boruların ətrafında sıx təbəqə şəklində əhatəedici hüceyrələr yerləşir ki, onları da palisad tipli mezofil hüceyrələr əhatə edir. Bunlardan əhatəedici hüceyrələr mexaniki təsirlərə daha davamlıdır. Bu iki tip hüceyrələrdə olan xloroplastlar öz quruluşuna görə də bir-birindən xeyli fərqlənir. Bundan başqa, bu xloroplastlarda fotosintezin ilk reaksiyaları və həmçinin karbonun reduksiyası bir-birindən fərqlənir. Müasir məlumatlara görə, C_4-bitkilər, mezofil və əhatəedici hüceyrələrdə gedən biokimyəvi proseslərin xarakterinə, həmçinin C_4-dikarbon turşularından karboksilin pentozofosfat tsiklinə keçmə mexanizminə görə üç tipə bölünür. Bütün qrup bitkilərdə fotosintetik tsikllər bir-birindən ayrılır: mezofil hüceyrələrdə FEP-karboksilaza və C_4-karbon yolu, əhatəedici hüceyrələrdə RDP-karboksilaza və Kalvin tsikli fəaliyyət göstərir.

C_4-tipli bitkilərin I qrupunda (*Zea mays, Sugar cane, Sorghum Bicolor,* və s.) mezofil hüceyrələrin xloroplastları qranulyar quruluşa malikdir və onlarda elektronnəqliyyat dövrəsinin bütün komponentləri (sitoxromlar: f, b_6, b_{559}) vardır ki, bu da I FS və II FS fəaliyyəti üçün imkan yaradır. Lakin bu qrup bitkilərin örtücü, əhatəedici hüceyrələrindəki xloroplastlarda qranulyar quruluş aydın nəzərə çarpmır və onlarda yalnız I FS fəaliyyət göstərir, II FS praktiki işti-

rak etmir. Bununla əlaqədar olaraq bu tipli hüceyrələrdə xlorofillərdən – a/b nisbəti (1,60) mezofil hüceyrələrdəkindən (1,04) çoxdur. Əhatəedici hüceyrələrdə yalnız iki sitoxrom: f və v_6 vardır ki, bunlar da I FS ilə əlaqədardır. Bu hüceyrələrdə yalnız tsiklik fotofosforlaşma həyata keçirilir, onlarda Hill reaksiyası olmur və NADP-in reduksiyası baş vermir.



malat (alma turşusu) *piruvat*

Hər iki tip hüceyrələr həm də CO_2-nin reduksiya olunmasına görə fərqlənir. Mezofil hüceyrələrdə əsasən Hetç-Slek tsikli, örtücü hüceyrələrdə isə Kalvin tsikli gedir.

Beləliklə də, birinci qrup bitkilərdə fotokimyəvi və CO_2-ni reduksiya edən sistemlərin ixtisaslaşması mezofil və əhatəedici hüceyrələrin xloroplastlarında meydana çıxır. Belə ki, CO_2-nin mənimsənilməsi mezofil hüceyrələrin xloroplastlarında həyata keçirildiyi halda, nişasta və s. kimi fotosintezin son məhsulları isə əhatəedici hüceyrələrdə əmələ gəlir. Buradan da aydın olur ki, CO_2-nin mənimsənilmə mərkəzi ilə nişastanın əmələ gəldiyi yerlər məkanca ayrılır.

Yarpağın müxtəlif hüceyrələrində yerləşən iki fotosintetik tsiklin qarşılıqlı təsir mexanizminin tədqiqi göstərdi ki, I qrup bitkilərdə CO_2-nin mənbəyi və Kalvin tsiklinin getməsi üçün reduksiyaedici qüvvə rolunu əhatəedici hüceyrələrə keçərək malat oynayır. Belə ki, mezofil hüceyrələrdən əhatəedici hüceyrələrə keçərək malat malikoenzimin iştirakı ilə dekarboksilləşir və bu zaman həm də NADP-in reduksiyası baş verir.

Bu halda əmələ gəlmiş piruvat mezofil hüceyrələrə qayıdır və ATP-in hesabına fəallaşaraq karbon qazının ilk akseptoru-fosfoenolpiruvatın regenerasiyasında iştirak edir.

C_4-bitkilərin II qrupuna aid olanlarda (*Pancicum maximum, Amaranthus palmeri* və s.) həm əhatəedici hüceyrələrin, həm də mezofil hüceyrələrin xloroplastları qranal quruluşa malikdir və onlarda hər iki fotosistem (I FS və II FS) fəaliyyət göstərir. Bu halda mezofil hüceyrələrdən CO_2-nin donoru kimi aspartat əhatəedici hüceyrələrə keçir. Sonradan bu hüceyrələrdə aminotransferazanın iştirakı ilə as-

partat dezaminləşərək oksalatsirkə turşusuna çevrilir. Oksalatsirkə turşusununi FEP-karboksikinaza ilə dekarboksilləşməsi, CO_2-nin sərbəst çıxmasına və onun Kalvin tsiklinə daxil olmasına imkan yaradır.

C_4-bitkilərin III qrupunda (*Atriplex spongiosa, Panicuffl capillare, Amaranthus sp., Eleusine indica* və s.) mezofil və əhatəedici hüceyrələrin xloroplastları qranal quruluşda olmaqla bərabər, onlarda mezofil sahədən əhatəedici hüceyrələrə keçən aspartat malata çevrilir, sonra isə NAD-dan asılı olan malikoenzim vasitəsilə dekarboksilləşərək piruvat və CO_2-ni əmələ gətirir.

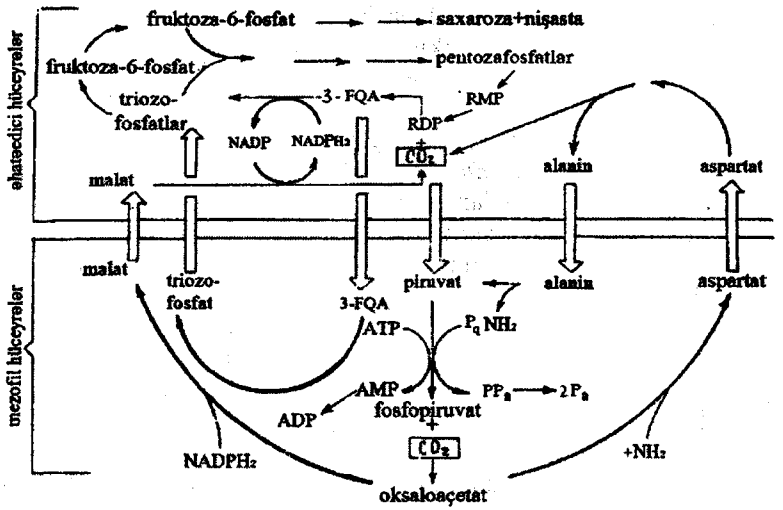
Tədqiqatçılar göstərir ki, bu qrupa mənsub olan bitkilərdə dekarboksilləşdirici sistem əhatəedici hüceyrələrin mitoxondrilərində yerləşir. Mitoxondrilərdə dekarboksilləşmə aşağıdakı kimi həyata keçirilir.

$$^{14}C\text{-aspartat 2-oksoqlutarat} \rightarrow {}^{14}C\text{-oksaloasetat} + \text{qlutamat}$$
$$^{14}C\text{-oksaloasetat} + NAD{\cdot}H \rightarrow {}^{14}C\text{-malat} + NAD+$$
$$^{14}C\text{-malat} + NAD+ \rightarrow {}^{14}CO_2 + \text{piruvat} + NAD{\cdot}H + H+$$

Maraqlıdır ki, C_4-tipli digər qrup bitkilərdən təcrid edilmiş mitoxondrilər C_3 - tipli bitkilərin mitoxondriləri kimi C_4 – turşuların dərhal dekarboksilləşməsini həyata keçirə bilmir.

Son illərdə aparılan tədqiqatlar göstərdi ki, C_4 – üzvi turşuların yuxarıda qeyd edildiyi kimi mübadilə prosesləri, sukkulentlərdə üzvi turşuların mübadiləsi prosesinə bir çox cəhətdən oxşardır. Bu bitkilərdə qaranlıqda CO_2-nin üzvi turşularla birləşməsi, işıqda isə həmin turşuların dekarboksilləşməsi baş verir. Bu zaman ayrılan CO_2, fotosintetik Kalvin tsiklində fiksə olunur. C_4 - tipli bitkilərdə CO_2-nin fiksə olunmaqla C_4 – üzvi turşuların əmələ gəlməsi mezofil hüceyrələrdə, bu turşuların sonradan dekarboksilləşməsi və CO_2-nin Kalvin tsiklinə qoşulması əhatəedici hüceyrələrdə həyata keçirilir.

Beləliklə də, ali bitkiləri iki böyük qrupa bölmək olar. Birinci qrupa daxil olan bir və ikiləpəli bitkilərdə CO_2-nin reduksiyası əsasən Kalvin tsikli üzrə gedir və bunlarda ilk davamlı məhsul 3-karbonlu birləşmə-3-fosfoqliserin turşusudur (C_3 – tipli bitkilər). İkinci qrup bitkilərdə (taxılların çoxunda, tropik mənşəli ikiləpəli bitkilərdə), Kalvin tsikli ilə əlaqədar həm də Hetç-Slek tsikli gedir və onlarda ilk davamlı məhsul-C_4-üzvi turşulardır (C_4 – tipli bitkilər).



Şəkil 16. Mezofil və əhatəedici hüceyrələrdə karbon qazının mənimsənilmə tsikllərinin əlaqəsi və məkanca ayrılması.

C_3 və C_4 – tipli bitkilər təkcə CO_2-nin mənimsənilmə yollarına görə deyil, həm də fizioloji və morfoloji cəhətdən də fərqlənir. Belə ki, C_3 – tipli bitkilərdə fotosintezin doyma reaksiyası işığın nisbətən aşağı intensivliklərində, C_4 – bitkilərində isə bu cür doyma yüksək intensivliklərdə meydana çıxır. C_3 və C_4 – tipli bitkilər arasında, fizioloji, biokimyəvi və anatomik fərqləri aşağıdakı cədvəldə ümumiləşdirmək olar.

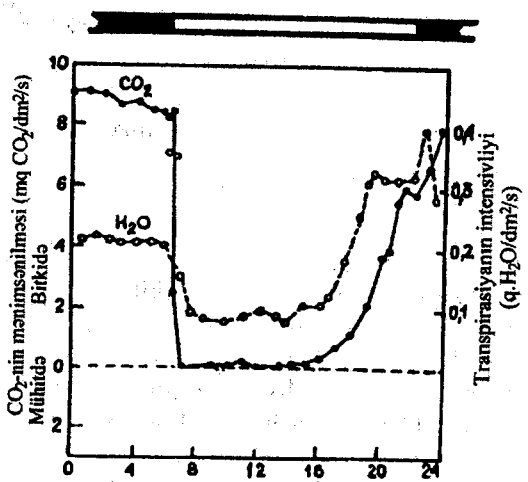
Cədvəl 7

C_3 və C_4 –bitkilərdə karbon mübadiləsinin müqayisəli xarakteristikası

Göstəricilər	C_3 – tipli bitkilər	C_4 – tipli bitkilər
CO_2-nin ilk akseptoru	RDP (5 C)	FEP (3 C)
Karboksilləşdirici ferment	RDP – karboksilaza	FEP – karboksilaza
Nişanlanmış atomun daxil olması	FQT, şəkərlərin fosforlu efirlərinə	oksalatsirkə turşusuna malata, asparata
Xloroplastların aktiv ferment sistemləri	RDP – karboksilaza, triozofosfatdehidrogenaza	FEP – karboksilaza, malikoenzim, fosfopiruvat-sintetaza
Doydurucu işığın intensivliyi	aşağı	yuxarı
CO_2-nin kompensasiya nöqtəsi	$5 \cdot 10^{-3}$% CO_2	$5 \cdot 10^{-4}$% CO_2

SUKKULENT BİKİLƏRDƏ CO_2-NİN MƏNİMSƏNİLMƏSİ (KRASULYASİYA)

İsti və quraqlıq iqlim şəraitində bitən bir sıra bitkilərdə yarpaqlar lətli olub, səthləri nisbətən kiçikdir. Bu cür bitkilərdə transpirasiya prosesinin intensivliyi aşağı olur. Belə növ bitkiləri, adətən, sukkulentlərə aid edirlər. Bu bitkilərin əksəriyyətində yarpaqdakı ağızcıqlar axşam saatlarında açılır və CO_2 üzvi turşular, xüsusilə, alma turşusu tərəfindən mənimsənilir. Onlarda CO_2-nin metabolizmi qeyri-adi qaydadadır. Bu proses ilk dəfə Crassulaceae növünə məxsus bitkilərin orqanlarında aşkar edildiyindən, onu adətən «Krasulyasiya turşuları metobolizmi» adlandırırlar (ingiliscə – Crassulaceae acid methabolism – CAM). Bu cür metobolizmə malik olan bitkiləri isə sadəcə olaraq CAM – bitkilər kimi göstərirlər. 17-ci şəkildə CAM bitkilərindən birində agave americana növündə CO_2-nin mənimsənilməsi və transpirasiyasının intensivliyinin sutkalıq gedişi göstərilmişdir. CAM, təxminən 18 növə aid bitkilərdə, o cümlədən, Cactaceae, Orchidaceae, Bromelaceae, Liliaceae və Euphorbiaceae növlərində aşkar olunmuşdur.

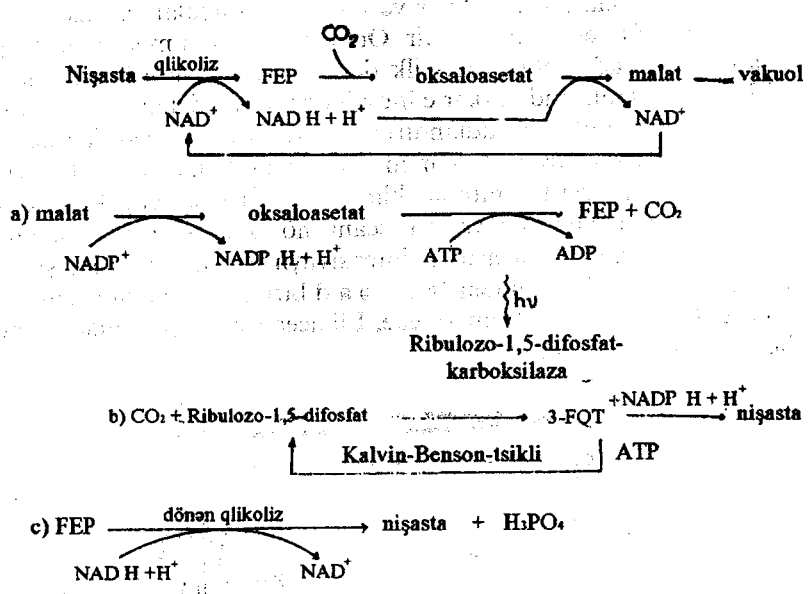


Şəkil 17. Agave americana növündə CO_2-nin mənimsənilməsinin və transpirasiyanın intensivliyinin sutkalıq gedişi.

Qeyd etmək lazımdır ki, CAM-bitkilərin heç də hamısı sukkulentlər deyil və həmçinin bəzi sukkulentlər (məsələn, halofitlər «duz

xoşlayanlar») CAM-a malik deyil. CAM-bitkilərin yarpaqlarında sütunvari hüceyrələr adətən yaxşı inkişaf edir. Müəyyən edilmişdir ki, CAM-bitkilərdə CO_2-nin mənimsənildiyi ilk davamlı məhsul – alma turşusudur, limon, izolimon və digər turşular isə Krebs tsikli reaksiyaları vasitəsilə alma turşusundan əmələ gəlir.

CAM – bitkilərdə CO_2-nin mənimsənilməsi aşağıdakı sxemlə göstərilə bilər:



Sxemdən göründüyü kimi, CAM-bitkilərdə qaranlıqda nişasta qlikoliz prosesi nəticəsində fosfoenolpiruvata (FEP) qədər parçalanır. Sonradan, CO_2 FEP-karboksilazanın köməyilə oksaloasetat turşusuna çevrilir və NAD – dehidrogenazanın iştirakı ilə bu turşu alma turşusuna (malat) qədər reduksiya olunur. Alma turşusunun xeyli hissəsi vakuolda səhərədək toplanıb qalır, bir hissəsi isə Krebs tsiklinin köməyilə digər turşulara çevrilir. Gündüz saatlarında ribulozo-1,5-difosfatkarboksilazanın fəallığı işığın təsirindən artdığından vakuoldan sitoplazmaya keçən turşu-malat dehidrogenləşərək yenidən CO_2 və FEP-ə çevrilir (sxem-a). Lakin bu reaksiya sadəcə olaraq dönən reaksiya deyil, burada CO_2 əvvəlcə, gecə saatlarında mənimsəni-

lir və bu proses FEP-karboksikinaza fermenti ilə kataliz olunur (Dali, 1977).

Reaksiya nəticəsində (sxem-a) ayrılan CO_2, ribulozo-difosfatkarboksilazanın köməyilə və işığın iştirakı ilə mənimsənilir və iki molekul 3-fosfoqliserin aldehidinin (3-FQA) əmələ gəlməsinə səbəb olur (sxem-b). Bu mərhələdə şəkərlər, fotosintezin işıq fazasında əmələ gələn $NADP \cdot H_2$ və ATP-in köməyilə, reduksiya olunaraq nişastaya çevrilə bilir.

Onu da qeyd etmək olar ki, FEP-in bir hissəsi, karboksikinaza reaksiyaları sayəsində şəkərlərə və nişastaya çevrilir (sxem-c), bir hissəsi tənəffüs prosesinə, digər hissəsi isə zülalların, nuklein turşularının, yağların və s.-nin sintezinə sərf olunur.

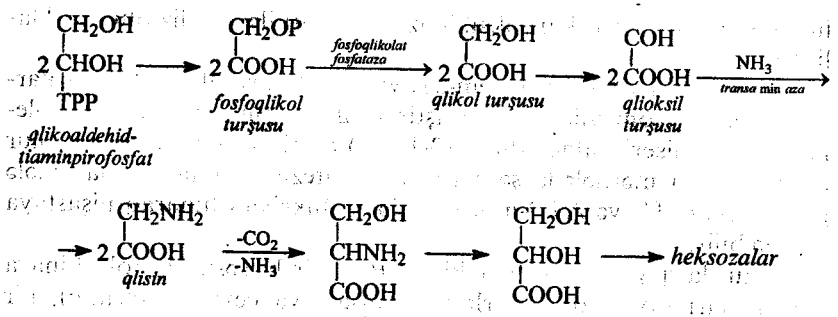
Beləliklə də, C_4 – tipli bitkilər kimi CAM-bitkilərdə də, CO_2-nin mənimsənilməsinin son reaksiyalarında həm FEP-karboksilazadan, həm də ribulozo-difosfatkarboksilazadan istifadə edilir.

CAM-bitkilərdə CO_2-nin mənimsənilməsində bir sıra xüsusiyyətlər, onların isti havada, işığın yüksək intensivliklərində, sərin gecələrdə və soyuq torpaqlarda yaşamalarına imkan verir. Məlumdur ki, bu cür şərait səhralar üçün səciyəvidir. Buradan da aydın olur ki, CAM-bitkilər səhra şəraitində fizioloji və morfoloji cəhətdən uyğunlaşan bitkilərdir.

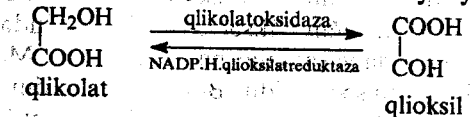
FOTOSİNTEZDƏ KARBONUN MƏNİMSƏNİLMƏSİNİN DİGƏR YOLLARI

Bitkilərdə Kalvin, Hetç-Slek tsikllərindən başqa, karbonun mənimsənilməsi qlikol turşusunun əmələ gəlməsi yolu ilə də həyata keçirilə bilər. Karbonun bu cür fotosintetik mənimsənilməsi Tolbert, Uaytinqem, Pritçard və başqaları tərəfindən ətraflı öyrənilmişdir. Müəyyən şəraitdə qlikol turşusu bitkilərdə fotosintezin əsas məhsulu kimi əmələ gəlir.

Qlikol turşusunun əmələ gəlməsi Kalvin tsikli ilə əlaqədardır. Belə ki, transketolaz reaksiyalarında ketoşəkərlərdən (ribuloza, heksoza, sedoheptuloza), tiaminpirofosfatın iştirakı ilə ikikarbonlu birləşmə – qlikolaldehidtiaminpirofosfat ayrılır. Bu isə oksidləşərək əvvəlcə qlikol turşusuna, sonradan yenidən oksidləşməklə qlioksilat turşusuna çevrilir.



Qlikol turşusunun əmələ gəlməsinin fizioloji əhəmiyyəti ondadır ki, əvvəla, bu birləşmə karbonun xloroplastlardan sitoplazmaya daşınmasının əlverişli forması sayılır, digər tərəfdən qlikolat, qlioksilat və qlikolatoksidaza və qlioksilatreduktaza fermentləri, fotosintezlə əlaqədar olaraq hidrogendaşıyan sistem rolunu oynayır.



Bunlardan başqa, qlikolat yolunda əmələ gələn qlisin xloroplastlarda tetrapirrol birləşmələrinin biosintezində bilavasitə iştirak edir, bu yolda əmələ gələn qliserin turşusu isə xloroplastların lipid komponentinin, serin və qlisin isə zülalın biosintezində mühüm rol oynayırlar.

Qlikol turşusundan başqa, fotosintez prosesində digər üzvi turşular da əmələ gəlir, məsələn, oksalatsirkə, alma, kəhrəba və s. .... Bu turşuların əmələ gəlmə mexanizmi Hets-Slek və Kalvin tsikilləri ilə əlaqədardır.

Fotosintezin mühüm məhsullarından biri də amin turşularıdır. Smit və əməkdaşlarının (Smit et al., 1961) aldıqları nəticələrə görə Chlorella pyrenoidosa yosununda fotosintez zamanı udulan $^{14}CO_2$-nin 30%-ə qədəri amin turşularına birləşir. Nişanlanmış $^{14}CO_2$-ni fotosintez prosesində tezliklə alaninin, serinin, qlisinin, asparagin və qlütamin turşularının tərkibində aşkar etmək olur.

Nişanlanmış atomla (^{14}C) aparılmış tədqiqatlar göstərdi ki, amin turşuları, o cümlədən, alanin karbonun reduksiya olunduğu dövrədə iştirak edən intermediatlardan bilavasita əmələ gəlirlər. Əvvəllər belə güman olunurdu ki, amin turşuları fotosintezin son məlsullarından – üzvi turşuların aminləşməsi yolu ilə yaranır.

Son zamanlar əldə edilən nəticələr göstərir ki, fotosintez prose-

sində udulan karbon (^{14}C) olduqca böyük sürətlə lipidlərə birləşirlər. Belə ki, 1-3 dəqiqəlik işıqlandırılmadan sonra ^{14}C-nin xeyli hissəsi fosfolipidlərin, sulfolipidlərin və digər lipid fraksiyalarının tərkibinə daxil olur.

Beləliklə də, fotosintez prosesində CO_2-nin udulmasının bir sıra alternativ (paralel) yollarının olması və bu yolların bitkilərin bioloji spesifikliyindan, xarici və daxili amillərdən asıllılığı, bitkilərdə fotosintezin adaptiv xarakterini müəyyən edən şərtlərdəndir.

FOTOTƏNƏFFÜS

Fotosintez sahəsində aparılan tədqiqatlar sayəsində müəyyən edilmişdir ki, bitkilərin əksəriyyətində və yosunlarda işıqda və fotosintez prosesi ilə yanaşı (CO_2-nin udulması, O_2-nin xaric olunması), digər proseslər də gedir ki, bunun da nəticəsində O_2-nin udulması, CO_2-nin isə xaric olması baş verir. Bu hadisə fototənəffüs adlandırılmışdır.

Ali bitkilərin yarpaqlarında işıqda CO_2-nin mübadiləsi, iki əsas prosesin: fotosintez və fototənəffusün nəticəsi hesab olunur. Belə ki, fototənəffüs zamanı yarpaqlardan ayrılan karbon qazı, işıqda fotosintez prosesində yenidən udulur. Buradan da aydın olur ki, bəzi bitkilərdə fototənəffusün intensiv getdiyi hallarda onlarda fotosintez prosesinin sürətini xaric olan karbon qazına görə təyin etdikdə həqiqi qiymətdən aşağı nəticələr alınır.

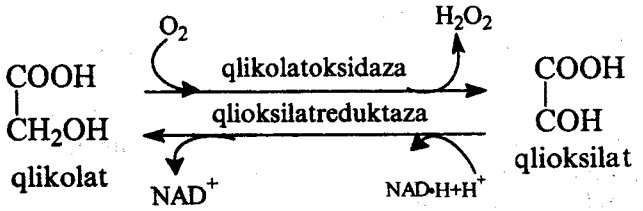
Fototənəffüs prosesinin ətraflı tədqiqi göstərdi ki, bu proses özünün kimyəvi təbiətilə və katalitik mexanizminə görə, qaranlıqda gedən tənəffüs prosesindən fərqlənir. Qaranlıqdakı tənəffüsdən fərqli olaraq, fototənəffüs natrium azidin (NaN_3) və digər tənəffüs zəhərlərinin təsirinə qarşı həssas olmadığı halda, xloroplastlarda elektronnəqliyyat dövrəsinin funksiyasını pozan mono- və diuronların təsirindən tezliklə sıradan çıxır. Digər tərəfdən, sistemə saxarozanın daxil edilməsi, qaranlıqdakı tənəffüs prosesini sürətləndirdiyi halda, fototənəffüsə fəallaşdırıcı təsir göstərmir. Qaranlıqdakı tənəffüs, oksigenin qatılığının təxminən 2% olduğu hallarda doyma vəziyyətinə çatdığı halda, fototənəffüs isə oksigenin qatılığının 0-100% intervalında dəyişilməsi zamanı sürətlənir. Bütün bu faktlar onu sübut edir ki, oksigenin işıqda və qaranlıqda bitkilər tərəfindən udulması mexanizmi müxtəlif reaksiyalarla əlaqədardır.

Sonrakı tədqiqatlar göstərdi ki, bitkilərdə oksigenin işıqda udulmasının ümumi qiyməti iki prosesin: adi, qaranlıqdakı tənəffusün və

fototənəffusün nəticəsi ilə müəyyən olunur. Bunlardan qaranlıqdakı udulmanın intensivliyi işıqlanmadan asılı olaraq xeyli azaldığı halda, fototənəffüs isə işığın intensivliyinin artması zamanı, sürətlənir. Buradan da aydın olur ki, fototənəffüs prosesi xloroplastların fotokimyəvi reaksiyaları ilə əlaqədardır. Bu prosesin həyata keçirilməsi üçün fotosintetik aparatın normal funksiyası tələb olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, fototənəffüsün sürəti, qaranlıqdakı tənəffüsdəkindən bir neçə dəfə yüksəkdir, lakin o, qaranlıq tənəffüsü kimi ATP-in əmələ gəlməsi ilə əlaqədar olmur.

Hazırda müəyyən edilmişdir ki, fototənəffüsün substratı fotosintezin ilk məhsullarıdır. Bunlardan daha geniş tədqiq olunanı qlikolatın oksidləşdiyi yoldur. Qlikolatın əmələ gəlməsi, xloroplastlarda işığın iştirakı ilə gedən reaksiyalarla əlaqədar olduğu halda, onun sonrakı çevrilməsi peroksisomlarda baş verir. Peroksisomlar bitki və heyvan hüceyrələrindən alınmış subhüceyrə komponenti olub kürəşəkilli formada, diametri 0,2-1,5 mkm-ə bərabərdir. Ölçülərinə görə peroksisomlar mitoxondrilərə yaxındırlar, lakin mitoxondrilərdən fərqli olaraq, onlar ikiqat yox, birqat membranla əhatə olunmuşlar. Peroksisomların tərkibində katalaza, flavinoksidazalar və həmçinin də qlikolat yolundakı fermentlərin əksəriyyəti vardır. Bu hissəciklərdə, mitoxondrilərdən fərqli olaraq, sitoxromoksidazalar olmur. Bu orqanoidlər tərəfindən həyata keçirilən tənəffüs prosesində flavin fermentlərinin iştirakı ilə H_2O_2 əmələ gəlir ki, bu birləşmə orqanoiddə olan katalaza tərəfindən dərhal parçalanır.

Peroksisomların metabolik funksiyası əsas etibarilə qlikolatın çevrilməsi ilə əlaqədardır. Belə ki, qlikolatın qlioksilata çevrilməsi prosesi O_2-nin udulması ilə müşayiət olunur və bu prosesdə H_2O_2 əmələ gəlir. Peroksisomlarda bu reaksiyanı flavoprotein təbiətli – qlikolatoksidaza həyata keçirir. Qlioksilatın yenidən qlikolata çevrilməsini isə qlioksilatreduktaza kataliz edir. Bu reaksiyaları aşağıdakı kimi yazmaq olar.



Reaksiya nəticəsində əmələ gələn qlioksilat sonradan fototə-

nəvffüsün növbəti proseslərində iştirak edir. Bütünlüklə bu proseslər sxematik olaraq aşağıdakı qaydada göstərilə bilər (şəkil 18).

Sxemdən göründüyü kimi, iki molekul qlisindən serin molekulu ilə yanaşı, həm də CO_2 xaric olunur.

Fototənəffüs prosesinin sürətinə bir sıra amillər təsir göstərir. Müəyyən edilmişdir ki, bu prosesin sürəti, substratın miqdarından bilavasitə asılıdır. Bundan başqa, fototənəffüs həm də mühitdə oksigenin qatılığından da asılıdır. Fototənəffüs prosesinin getməsi üçün fotosintetik sistem normal işləməlidir. Belə ki, xlorofilin olmadığı yarpaqlarda fototənəffüs nəzərə çarpmır. Bu prosesin sürəti temperaturdan da asılıdır. Holmkren və Cervisin (1964) aldıqları nəticələrə görə, fototənəffüs üçün temperatur əmsalı 1,8-ə bərabərdir.

Qeyd etmək lazımdır ki, fototənəffüs prosesi Kalvin tsikli ilə bilavasitə əlaqədar olduğundan, odur ki, o, C_4-tipli bitkilərdə ya çox zəif olur və ya heç meydana çıxmır. Şübhəsiz ki, bu bitkilərdə xaric olunan CO_2 görünür, dərhal yenidən C_4-dikarbon turşuları tərəfindən fiksə olunur.

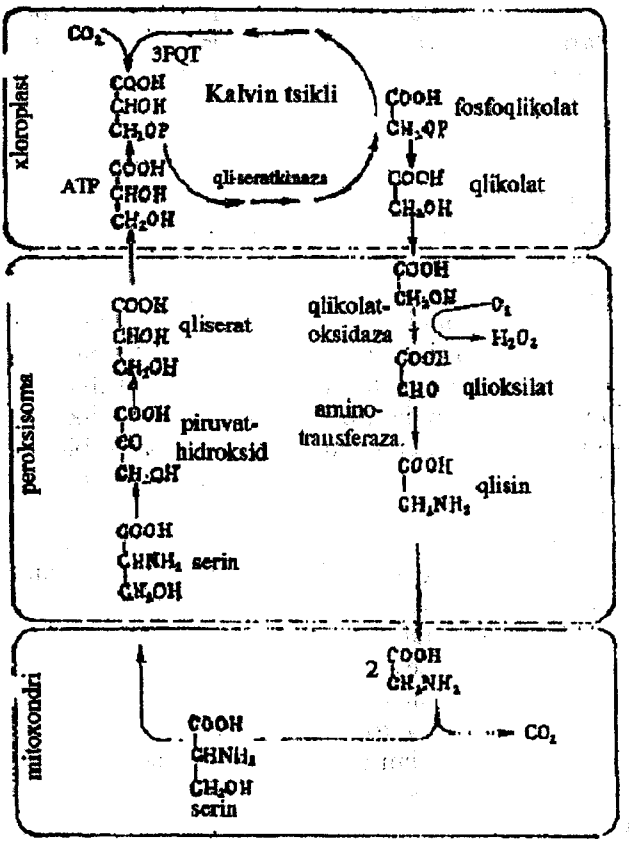
Fototənəffüsün fizioloji əhəmiyyəti hələlik tamamilə aydınlaşdırılmamışdır. Bəzi tədqiqatçıların fikrincə fototənəffüs vasitəsilə bitkilər fotosintez zamanı əmələ gələn əlavə məhsulları metabolik yolla sistemdən kənar edirlər. Digər tərəfdən, fototənəffüsdə bir sıra mühüm metabolitlər (qlisin, serin və s.) əmələ gəlir ki, bunlar da biosintetik proseslər üçün lazımi maddələrdir. Son zamanlarda aparılan tədqiqatlarda fototənəffüsə, fotosintezin elektronnəqliyat dövrəsi ilə əlaqədar olan bir proses kimi baxılır və fotosintezdə əmələ gələn fotoreduksiya olunmuş məhsulların oksigenlə qarşılıqlı təsiri kimi nəzərdə tutulur.

Fototələffüsün mexanizmi ilə əlaqədar olaraq fərz edilir ki, oksigenin bu prosesdə reduksiyası iki yolla həyata keçirilə bilər: 1) superoksiradikalın ($O_2^{\cdot-}$) əmələ gəlməsi, 2) hidrogen peroksidin (H_2O_2) əmələ gəlməsi.

Elektronnəqliyyat dövrəsindəki bir sıra avtooksidləşən komponentlərin oksigenlə qarşılıqlı təsiri nəticəsində O_2-nin birelektronlu reduksiyası gedir və superoksid radikalı ($O_2^{\cdot-}$) əmələ gəlir. Bu radikal dismutasiya etməklə (bir-birilə birləşərək), sonradan H_2O_2-ə çevrilir.

$$FD_{red.} + O_2 \rightarrow FD_{oksid} + O_2^-,$$

$$2O_2^- + 2H^+ \xrightarrow{superoksiddismutaza} H_2O_2 + O_2$$



Şəkil 18. Qlikolatın biokimyəvi çevrilməsi.

Bəzi fermentlər, məsələn, superoksiddismutaza, katalaza, peroksidaza, xloroplastlarda H_2O_2 və O_2-nin mübadiləsini tənzim edir. Bu fermentlərin funksiyası oksigenin reduksiya olunmuş məhsullarını sistemdən uzaqlaşdırmaqdır.

Oksigenin fotoinduksiya yolu ilə reduksiyası hesabına əmələ gələn hidrogen-peroksid, xloroplastların bir sıra üzvi birləşmələri ilə qarşılıqlı təsirdə ola bilər. Müəyyən edilmişdir ki, askorbat və piruvatın xloroplastlarda çevrilməsi, xeyli dərəcədə bu birləşmələrin $O_2^{\cdot-}$ və ya H_2O_2 ilə qarşılıqlı təsiri ilə əlaqədardır. Tədqiqatlar göstərdi ki, malonat, oksalat və qlioksilat işıqlandırılmış xloroplastlarda oksige-

nin udulmasını sürətləndirirlər, bu isə CO_2-nin xaric olunması ilə müşayiət olunur. Fotokimyəvi sistemlərin spesifik inqibitoru olan diuronun təsirindən CO_2-nin xaric olunması zəifləyir ki, bu da həmin prosesdə elektronların qeyri-tsiklik axınının iştirakını söyləməyə imkan verir. Xloroplastlardakı üzvi turşuların superoksid radikalı və hidrogen-peroksidlə bilavasitə qarşılıqlı təsirdə olmasının müəyyən fizioloji əhəmiyyəti vardır. Belə ki, üzvi turşular O_2^- və H_2O_2 ilə qarşılıqlı təsirə girməklə antioksidant rolunu yerinə yetirə bilərlər. Digər tərəfdən, bu cür qarşılıqlı təsir, NADP-in regenerasiyasının pozulduğu hallarda, elektronların qeyri-tsiklik fasiləsiz daşınmasını təmin edə bilər.

FOTOSİNTEZİN TƏNZİMLƏNMƏSİ

Xloroplastlar tərəfindən udulan işıq kvantının enerjisi fotosintezin son məhsullarında toplanmazdan əvvəl çox mürəkkəb mərhələlərdən keçir. Bu mərhələlər bir-birilə həm məkan, həm də zamanla əlaqələnən reaksiyalar sistemindən ibarətdir. Həmin reaksiyaların gedişində udulan enerjinin bir hissəsi lüminesensiya (flüoresensiya) və istilik şəkilində itirilə bilir. Enerjinin fotosintezin məhsullarında toplanan və istifadə oluna bilən hissəsi, fotosintezin ümumi məhsuldarlığını müəyyən edir. Bu baxımdan fotosintezin mühüm problemlərindən biri də onun fizioloji tənzimlənməsi problemidir. Bu problemin bir sıra aspektləri vardır.

Fotosintezin fotosintetik aparat səviyyəsində tənzimlənməsi – bir sıra amillərlə: xloroplastların fotosintetik fəallığı, bitkilərin növü, onların fizioloji vəziyyətləri və xarici amillərlə əlaqədardır. Buna görə də fotosintezin tənzimlənməsi, bu prosesin müxtəlif mərhələlərində həyata keçirilir. Bu mərhələlərə, enerjinin ilkin absorbsiyasını, xloroplastların elektronnəqliyyat dövrəsində elektronların daşınma səviyyəsini, fotosintezin qaranlıq mərhələsini və s. aid etmək olar.

Fotosintezin ayrı-ayrı mərhələlərini təşkil edən reaksiyaların sürəti bərabər deyildir. Fotosintezin öyrənilməsində müasir tədqiqat üsullarından: impuls spektrofotometriyadan, lazer texnikasından və s. istifadə olunması sayəsində müəyyən edilmişdir ki, işıq kvantının piqment molekulu tərəfindən udulması aktı 10^{-16}s, enerjinin piqment-zülal kompleksində miqrasiyası 10^{-15}-10^{-12} s, piqmentin həyəcanlanmış sinqlet halı 10^{-9}-10^{-8} s müddətində başa çatdığı halda, elektronların piqment sistemlərinin reaksiya mərkəzinə daşınmasına cəmi bir neçə mikrosaniyə vaxt tələb olunur. Əldə olan məlumatlara görə,

fotosintezin işıq reaksiyalarının ümumi sürəti 10^{-5}s, elektronların elektronnəqliyyat dövrəsində hərəkəti 10^{-2} s, fotosintezdə şəkərlərin və digər son məhsulların sintez olunması prosesləri isə 10^{3} s ərzində gedir.

Beləliklə də, fotosintezdə sürətlə gedən ilkin fotofiziki və fotokimyəvi proseslər, xeyli dərəcədə ləng gedən fermentativ reaksiyalarla əlaqələnir. Odur ki, yavaş gedən qaranlıq reaksiyaları, fotosintezin ümumi sürətini limitləşdirən amil hesab edilir. Lakin müəyyən şəraitlərdə (cücərtilərin yaşıllaşmasında, işığın aşağı intensivliklərində və s.) fotofiziki və fotokimyəvi proseslər fotosintezi tənzimləyən amilə çevrilirlər.

Fotosintezin ilkin proseslərinin effektivliyi, əsas etibarilə fotoreseptor sistemlərin piqment tərkibi, piqment-zülal kompleksinin quruluşu və həmçinin də fotosintetik vahiddəki reaksiya mərkəzlərinin regenerasiya sürəti ilə müəyyən edilir. Bu halda, porfirin tipli birləşmələrin biosintezi və ilk piqment-zülal kompleksinin quruluşca formalaşması, mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Qeyd etmək lazımdır ki, ali bitkilərdə fotosintetik aparatın formalaşması, hər şeydən əvvəl, bitkidəki metabolizmin xarakterindən, onlarda zülalın sintezindən, bitkinin makro- və mikroelementlərlə təchiz olunma səviyyəsindən və s. asılıdır.

Fotosintetik vahidin reaksiya mərkəzlərinin regenerasiya sürəti, fotosintezdə elektronnəqliyyat dövrəsinin effektiv işləməsindən asılıdır. Elektronnəqliyyat dövrəsinin işinə mürəkkəb mexanizmlər nəzarət edir. Aparılan tədqiqatlar göstərir ki, (Rubin, 1973, 1974) fotosintezin elektron-nəqliyyat dövrəsində xüsusi «elektron tutumları» və ya «elektron pulları» vardır. Bu cür tutumlar ya elektronnəqliyyat dövrəsinə paralel və ya onunla ardıcıl şəkildə qoşulmuşlar. Bunlardan ən çox öyrəniləni «plastoxinonlar puludur». Müəyyən edilmişdir ki, elektronların daşınmasında yalnız 10-20% plastoxinonlar pulu iştirak edir, qalanlar isə ehtiyat şəkilində olurlar və orqanizmin tələbatından asılı olaraq istifadə edilə bilərlər.

Fotosintetik dövrədə elektronların daşınma sürətini tənzim edən mexanizmlərdən biri də, bu prosesdə iştirak edən aralıq daşıyıcıların molekulyar konfiqurasiyalarının dəyişilməsi və bu daşıyıcıların reduksiya olunma səviyyələrindən asılı olaraq onlar arasındakı qarşılıqlı təsirdir. Daşıyıcıların redoks vəziyyətləri həm də, xloroplastların enerji çevirici sistemlərindən də asılıdır. Belə ki, sistemə ADP və P_q əlavə edilməsi, daşıyıcıların oksidləşməsini və regenerasiyasını sürətləndirdiyi üçün, elektronnəqliyyat dövrəsində də elektron axınını

fəallaşdırır.

Xloroplastlarda ATP sintez edən sistemlərin funksiyasını tənzimləyən mexanizmlər hələlik ətraflı öyrənilməmişdir. Son zamanlar alınan nəticələr göstərir ki, membranın energetik vəziyyətindən asılı olaraq onların spektral xarakteristikalarında dəyişiklik nəzərə çarpır. Bu cür «molekulyar indikatorlar» membranın enerjili vəziyyətinin əmələ gəlməsi və parçalanmasının kinetikasını öyrənməyə imkan verir. Sistemə ayırıcı agentlərin daxil edilməsi, bu cür spektral effektləri tamamilə aradan qaldırır. Beləliklə də, spektral dəyişikliyin kinetikasının öyrənilməsi, xloroplast membranında transmembran qradiyentin və ATP-in sintezinin terminal reaksiyalarının tədqiqi üçün perspektiv metodlardan sayıla bilər.

Müasir biologiyanın əldə etdiyi ən mühüm nailiyyətlərdən biri də canlı sistemlərdə fizioloji-biokimyəvi proseslərdə alternativliyin (bir neçə mümkün olan yolun) müəyyən edilməsidir. Bu və ya digər yolun seçilməsi orqanizmdə daxili və xarici amillərin konkret vəhdətindən – metabolizmin ümumi xarakterindən asılıdır.

Stasionar fotosintez şəraitində fosfoqliserin turşusu iki kanalla dəyişikliyə məruz qala bilər. 1) karbohidrat yolu – bu nişastanın sintezi ilə başa çatır, 2) zülal yolu -üzvi turşuların əmələ gəlməsi və onların amin turşularına çevrilməsi yoludur.

Bu və ya digər yolun üstünlük təşkil etməsi işığın intensivliyindən, onun spektral tərkibindən, maddələr mübadiləsinin tipindən, bitkinin yaşından və fizioloji vəziyyətindən asılıdır. Cavan bitkilərdə əsasən zülali birləşmələrin sintez olunduğu yol daha çox fəaliyyətdə olduğu halda, yaşlı bitkilərdə isə mənimsənilən CO_2-nin 95%-i karbohidratların sintezinə sərf olunur.

Müəyyən edilmişdir ki, yarpaqların böyüməsi və fotosintetik aparatın formalaşması zamanı karbonun çevrilməsinin 2-ci – zülal yolu üstünlük qazanır. Bu hal, həm də xloroplastların lamelyar quruluşunun pozulduğu zaman da nəzərə çarpır. Lakin fotosintetik aparat tam formalaşandan sonra karbonun çevrilməsi əsasən ehtiyat məhsulların sintezi (məsələn, karbohidratların) istiqamətində gedir. Beləliklə də, xloroplastlarda fotosintetik aparatda bu və ya digər metabolik yolu tənzimləyən mexanizmlər vardır.

Fərz edilir ki, Kalvin tsiklində karbonun çevrilməsini tənzimləyən əsas amil, reduksiya olunmuş NADP və ATP-in bir-birinə olan nisbətidir. Belə ki, ATP və NADP.H-ın miqdarının dəyişilməsi, fotosintezin bir sıra mərhələlərinə təsir göstərə bilər. İ.A.Tarçevski (1965) göstərir ki, yüksək temperaturlarda nəzərə çarpan «alanin effekti»,

fotofosforlaşma prosesinin ayrılması və sistemdə ATP-in azalması ilə əlaqədardır. Sistemdə ATP-in çatışmazlığı fotosintezdə tsiklin reduksiyaedici reaksiyalarının gedişini pozur. Bununla əlaqədar olaraq həmçinin nişastanın da sintezi pozulur, çünki bu cür sintez ATP:NADP·H nisbətinin 4:2 kimi olmasını tələb edir. Bu şəraitdə fosfoqliserin turşusu, fosfoenolpiruvat vasitəsilə alaninin sintezinə sərf olunur, karbohidratların sintezi reaksiyayaları bu halda ya zəifləyir və yaxud da tamamilə dayanırlar.

Son zamanlar alınan nəticələr göstərir ki, karbonun C_3- və C_4- tipli mənimsənilməsinə ontogenez, qidalanma və s. ilə yanaşı, həm də biotənzimləyicilər (abssiz turşusu və s.) də endogen amil kimi təsir edə bilirlər.

FOTOSİNTEZƏ TƏSİR EDƏN AMİLLƏR

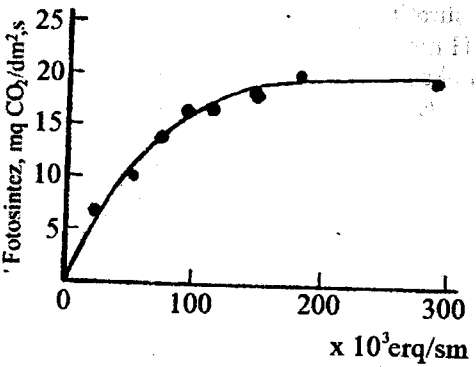
XIX əsrdə və XX əsrin əvvəllərində aparılan tədqiqatlar göstərdi ki, fotosintez prosesinə xarici amillər (işıq, temperatur, CO_2-nin miqdarı və s.) kəskin təsir göstərir. Belə ki, işığın, CO_2-nin və temperaturun fotosintezə təsirinin öyrənilməsi sayəsində müəyyən edildi ki, bitkilərin bu mühüm funksiyası iki tip reaksiyaların (işıqda və qaranlıqda gedən) məcmuundan ibarətdir.

Beləliklə də, xarici amillərin fotosintezə təsirinin öyrənilməsinin, fotosintezin mexanizminin aydınlaşdırılmasında və həmçinin də bitkilərin fotosintetik məhsuldarlığının tədqiq olunmasında mühüm əhəmhyyəti vardır.

İşığın fotosintezə təsiri

Xarici amillər içərisində işıq, fotosintez prosesinə daha kəskin təsir göstərir. İşığın yaşıl bitkilərə təsiri məsələsi hələ XVIII əsr tədqiqatçılarının da diqqətini cəlb etmişdir. K.A.Timiryazyev və digər alimlərin (XIX-XX əsr) işlərindən məlumdur ki, fotosintezin intensivliyi ilə, təsir edən amilin gərginliyi arasında xətti asılılıq nəzərə çarpmır. Fotosintezin, işığın intensivliyindən asılılığı 19-cu şəkildə göstərilmişdir. Göründüyü kimi, bu asılılıq loqarifmik əyri ilə ifadə olunur. Fotosintezin sürəti ilə işığın intensivliyi arasında xətti asılılıq işığın ancaq aşağı intensivliklərində meydana çıxır, yuxarı intensivliklərində isə doyma halı nəzərə çarpır. Odur ki, işığın intensivliyinin yuxarı qiymətlərində, fotosintezin sürəti dəyişməz qalır (digər amillərin təsiri sabit saxlandıqda). Bu cəhətdən alınan faktiki materiallar

onu sübut edir ki, fotosintezdə fotokimyəvi reaksiyalarla yanaşı, həm də qaranlıq (enzimatik) reaksiyalar da gedir.



Şəkil 19. Qarğıdalı bitkisi yarpaqlarında fotosintezin işığın intensivliyindən asılılığı.

A.A.Rixter və Emersonun işıq impulsları vasitəsilə apardıqları təcrübələr sayəsində müəyyən edilmişdir ki, fotosintezin işıq mərhələsində gedən reaksiyaların sürəti 10^{-5}s olduğu halda, qaranlıqda gedən reaksiyalarınkı isə 10^{-2}s-yə bərabərdir. Müasir təsəvvürlərə görə, fotosintezin işıqdan asılılıq əyrisinə, qaranlıqda gedən enzimatik proseslər məhdudlaşdırıcı təsir edir. Doğrudan da, Blekmanın işlərindən məlumdur ki, işığın aşağı intensivliklərində (limitləşdirici amil – fotokimyəvi reaksiyalardır), temperatur əmsalının (Q_{10}) qiyməti vahidə bərabərdir. Bu cür asılılıq fotokimyəvi reaksiyalar üçün səciyyəvidir, çünki bu tipli reaksiyalar, demək olar ki, temperaturdan asılı deyil. İşığın yüksək intensivliklərində isə temperaturun 10° artması fotosintezin sürətinin 2-3 dəfə yüksəlməsinə səbəb olur. Bu isə enzimatik proseslərə xas olan əlamətdir. Fermentativ reaksiyaların fotosintezdə məhdudlaşdırıcı rolunu, işığın yüksək intensivliklərində, bir sıra metabolik zəhərlərin fotosintezə təsiri də sübut edir.

Fotosintez prosesinin getməsi üçün lazım olan işığın intensivliyi, müxtəlif bitkilərdə ayrı-ayrıdır. Bitkilərdə fotosintezin sürətinin, onlarda tənəffüs prosesinin sürətinə uyğun gəldiyi nöqtə – kompensasiya (tarazlaşma) nöqtəsi adlanır. Kompensasiya nöqtəsinin yeri, bir sıra fizioloji amillərdən: fotokimyəvi sistemlərin fəallığından, qaranlıqdakı tənəffüsün sürətindən, fototənəffüsdən və s.-dən asılıdır.

İşığın intensivliyinin müəyyən həddə qədər yüksəlməsi, hər şeydən

əvvəl, xloroplastlarda fotokimyəvi reaksiyaların gedişinə təsir göstərir. Bu halda, NADP-in reduksiya olunması, ATP-in sintezi və s. sürətlənir. Reduksiya olunmuş kofermentlərin əmələ gəlməsi, ATP-in sintez olunma sürətinə nisbətən daha fəal baş verir və nəticədə ATP/NADP·H nisbəti bir qədər aşağı düşür.

Bitkilərin əksəriyyətində fotosintezin işığa görə doyma halı 100-300·10^3 erq sm^2/s hududundadır. Bu hududdan yüksək intensivliklərdə fotosintezin sürəti azalır. Müəyyən edilmişdir ki, işığın intensivliyi 300-400·10^3 erq sm^2/s-dən çox olduqda, hüceyrədə piqmentlərin biosintezi kəskin zəifləyir, fotosintetik reaksiyalar və böyümə prosesləri ləngiyir. Bitkilərdə gedən bu dəyişikliklər, onların ümumi məhsuldarlığını da aşağı salır.

Fotosintezin işıqdan asılılıq əyrisinin təhlili, xloroplastların fotokimyəvi sistemlərinin və fermentativ aparatın işləmə xarakterini öyrənməyə imkan verir. İşıq əyrisində, əyrinin bucaq əmsalı (α) fotokimyəvi proseslərin sürətini xarakterizə edir. Belə ki, bucaq əmsalının yüksək qiymətləri, fotosintezin fotokimyəvi reaksiyalarının daha effektiv getməsinə uyğundur. Kölgəsevən bitkilər, zəif intensivlikdəki işıqlanma şəraitinə uyğunlaşdıqlarından, onlar zəif işıqdan daha səmərəli istifadə edə bilir.

İşığın intensivliyindən asılı olaraq C_3 və C_4 qrup bitkilərdə fotosintezin sürəti müxtəlifdir. Təcrübələr göstərir ki, C_3 – qrup bitkilərdə fotosintezin doyma halı, C_4 – qrup bitkilərə nisbətən daha aşağı intensivliklərdə nəzərə çarpır. Bitkilərdə fotosintezin işıq əyrisinə bir sıra amillər təsir göstərə bilir, məsələn, mühitdə CO_2-nin miqdarının artması, işıq əyrisinin səviyyəsinin və bucaq əmsalının da artmasına səbəb olur.

Fotosintez prosesinə işığın nəinki təkcə intensivliyi, həm də onun spektral tərkibi də xeyli dərəcədə təsir edir. İşığın müxtəlif dalğa uzunluqlarının fotosintezə təsirinə aid bir sıra qanunauyğunluqlar hələ K.A.Timiryazyev tərəfindən müəyyən edilmişdir. Aydın olmuşdur ki, xlorofil tərəfindən udulan qırmızı və göy şüalar fotosintez prosesində daha səmərəli istifadə olunur. İşığın dalğa uzunluğundan asılı olaraq fotosintezin kvant çıxımının 580-680 nm sahələrində təyini göstərir ki, kvant çıxımının qiyməti bir-birinə çox yaxındır (0,09). Lakin həmin parametrin göy-bənövşəyi sahədə (400-490 nm) ölçülməsinə əsasən müəyyən olundu ki, fotosintezin kvant çıxımı bir qədər azalır (0,06-0,07). Bu onu göstərir ki, karotinoidlər tərəfindən udulan enerji fotosintez prosesi üçün az effektlidir.

Tədqiqatlar göstərir ki, bitkilərdə fotosintez prosesinə işığın key-

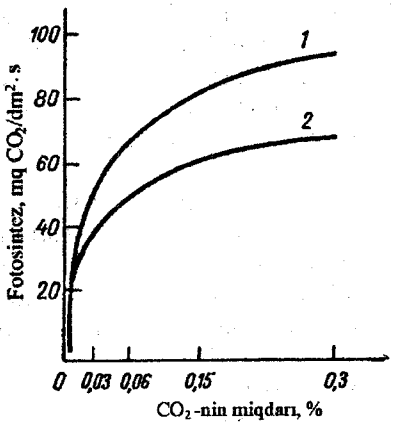
fiyyəti də mühüm təsir edir. Bu sahədə N.P.Voskresenskaya və başqalarının aldıqları nəticələrə görə göy işıq, qırmızı işıqla müqayisədə (kvant ədədləri bərabər olduqda) fotosintezə daha spesifik təsir göstərir. Müxtəlif bitkilərlə (C_3 və C_4 tipli) aparılan təcrübələr göstərir ki, göy işıqda CO_2-nin mənimsənilməsi fəal gedir. Bu məsələnin ətraflı tədqiqi nəticəsində aydınlaşdırıldı ki, göy işıq xloroplastlarda həm elektronnəqliyat dövrəsinin təşkilinə və funksional fəallığına, həm də onlarda karbonun tsiklik reaksiyalarına xeyli dərəcədə təsir edir. Müəyyən edilmişdir ki, elektronların donorunun su olduğu sistemlərdə göy işığın təsirindən NADP-in fotoreduksiyası qırmızı işıqdakından təxminən iki dəfə sürətlə gedir. Bunun səbəbi, bir sıra tədqiqatçıların fikrincə, bitkilərdə göy işıq şəraitində II FS-in daha yüksək fəallığa malik olmasıdır. Digər tərəfdən, göy işıq fotosintezdə karbonun mənimsənilməsi reaksiyalarında iştirak edən fermentlərin aktivliyinə tənzimləyici təsir də göstərə bilər. Belə ki, göy işıqda becərilmiş bitkilərdə RDF-karboksilaza, qliseraldehidfosfatdehidrogenaza, qlikolatoksidaza, qlioksilataminotransferaza fermentlərinin fəallığının qırmızı işıqdakına nisbətən xeyli çox olması aşkar edilmişdir. Fermentlərin fəallığının bu cür dəyişməsi, göy işığın xloroplastlarda zülalların yenidən sintez olunma proseslərinə göstərdiyi təsirlə əlaqədardır. Belə ki, zülalların sintezinə ləngidici təsir edən xloramfenikol göy işığın RDF – karboksilazaya aktivləşdirici təsirini aradan qaldırır.

Bundan başqa, göy işıq xloroplastların quruluşuna da xeyli təsir göstərir. Ağ işıqda becərilmiş bitkilərdə olduğu kimi, göy işıqda becərilmiş bitkilərin xloroplastlarında da yaxşı görünən qranulyar quruluş olur. Lakin qırmızı işıqdakı bitkilərdə membran quruluşunun hamısı xloroplastların mərkəzi hissəsində yerləşir. Bitkilərdə göy işığın fotoreseptorunun təbiəti hələlik aydın deyildir. Güman edilir ki, bu cür fotoreseptor rolunu karotinoidlər, flavinlər, fitoxrom sistemi və s. oynaya bilər.

FOTOSİNTEZİN KARBON QAZININ MİQDARINDAN ASILILIĞI

Fotosintezə təsir edən amillərdən biri də mühitdə karbon qazının miqdarıdır. Fotosintezin karbon qazının miqdarından asılılığı, loqarifmik əyri ilə xarakterizə olunur (şəkil 20). Qeyd etmək lazımdır ki, CO_2-nin kompensasiya nöqtəsi, başqa sözlə, onun fotosintetik udulması ilə tənəffüs prosesində ayrılması arasındakı bərabərlik müxtəlif bitkilərdə ayrı-ayrıdır. Belə ki, C_3 – tipli bitkilərdə CO_2-nin kompen-

sasiya nöqtəsi, kifayət qədər yüksək qatılıqlarda (0,005% CO_2) olduğu halda, C_4 – bitkilərdə isə bu qiymət çox az (<0,0005% CO_2) olur.



Şəkil 20. Bitkilərdə fotosintezin CO_2-nin miqdarından asılılığı.
1-qabaq bitkisində; 2-paxlada.

Son illərdə aparılan tədqiqatlar göstərir ki, CO_2-nin aşağı qatılıqlarında, onun mənimsənilməsində başlıca rol, karboanhidraza fermentinə məxsusdur. Bu fermentin fəallığının C_3 – tipli bitkilərdə yüksək olması aşkar edilmişdir. Karboanhidraza xloroplastlarda CO_2-nin qatılığını artırdığından onlarda RDF – karboksilazanın daha fəal işləməsinə imkan verir. Karbon qazının mühitdəki miqdarının artması karboanhidrazanın inaktivləşməsinə səbəb olmaqla, RDF – karboksilazanın fəallığına müsbət təsir göstərir.

Müəyyən edilmişdir ki, CO_2-nin, bitkini əhatə edən mühitdəki miqdarının yüksəlməsi ilə əlaqədar olaraq, fotosintez prosesinin də sürəti artır və karbon qazının təxminən 0,06-0,1% qatılıqlarında doyma halına keçir. Bu halda əgər işığın da intensivliyi çoxalarsa, onda fotosintezin doyma səviyyəsi, CO_2-nin daha yüksək qatılıqlarında baş verə bilər.

Qeyd etmək lazımdır ki, təbii şəraitdə CO_2-nin miqdarı (0,03%) fotosintezin sürətini məhdudlaşdıran amillərdəndir. Odur ki, bitkinin olduğu mühitdə karbon qazının artması, onların məhsuldarlığının da artmasına səbəb olur.

Fotosintez prosesində CO_2-nin mənimsənilmə sürəti, onun ətraf mühitdən xloroplastlara daxil olmasından da asılıdır. Bu cür asılılıq,

CO_2-nin ağızcıqlardan keçərək yarpaq hüceyrəsinin sitoplazmasında diffuziya olunması ilə əlaqədardır. Bu zaman yarpağın mezofil hissəsinin və hüceyrə sitoplazmasının CO_2-nin diffuziyasına müqaviməti onun mənimsənilməsinə təsir edən amillərdən biridir.

Gün ərzində CO_2-nin miqdarı havada fotosintez nəticəsində təxminən 12% azalır. Odur ki, bitkinin əkildiyi yerdə külək, CO_2-nin artmasına səbəb olur. Lakin, torpağa yaxın olan hava təbəqəsində, torpaqdakı bakteriyaların tənəffüsü sayəsində CO_2 nisbətən çox olur. Torpağa verilən üzvi gübrələr CO_2-nin miqdarını xeyli artıra bilir.

Oksigenin fotosintezin intensivliyinə təsiri

Normal şəraitdə fotosintez prosesi oksigenin 21% qatılığında həyata keçirilir. Təcrübi yolla müəyyən edilmişdir ki, oksigenin miqdarının həm artması, həm də onun olmaması fotosintezin intensivliyini azaldır.

Oksigenin atmosferdəki miqdarı (21%) fotosintez üçün optimal hesab edilmir. Belə ki, oksigenin parsial təzyiqinin 3%-ə qədər azalması, fotosintezin intensivliyinə demək olar ki, təsir etmir. Oksigenin azalması, müxtəlif növ bitkilərdə, eyni effekt vermir. A.A.Niçiporoviçin aldığı nəticələrə görə fəal fototənəffüsə malik olan bitkilərdə (paxlalılarda) oksigenin 21%-dən 3%-ə qədər azalması fotosintezin sürətinə müsbət təsir etdiyi halda, fototənəffüsü demək olar ki, olmayan qarğıdalı bitkisində isə bu şəraitdə fotosintezin intensivliyində heç bir dəyişiklik yaratmamışdır.

Bununla yanaşı, mühitdə oksigenin həddsiz azalması və ya onun tamamilə olmaması, çox hallarda fotosintezin dayanmasına səbəb olur. Tədqiqatlar göstərir ki, fotosintez prosesində oksigenin xaric olunması ilə yanaşı, həm də onun, az da olsa, udulması prosesi gedir. Bu halda, oksigen fotosintetik dövrənin müxtəlif komponentlərini oksidləşdirməklə, elektronların akseptoru rolunu oynaya bilər və özü O_2 və ya H_2O_2-yə qədər reduksiya oluna bilər. Bəzi hallarda, xüsusilə, NADP-in regenerasiyasının pozulduğu hallarda elektronların bir hissəsinin oksigenə verilməsi, fotosintetik dövrənin normal işləməsinə, o cümlədən, ATP-in sintez olunmasına imkan verir.

Oksigenin mühitdəki miqdarının 25-30%-ə qədər yüksəlməsi fotosintezin intensivliyini aşağı salır. Onun yüksək qatılıqlarının fotosintezə mənfi təsiri hələ 1920-ci ildə Varburqun təcrübələrində aşkar edilmiş və sonralar «Varburq effekti» kimi tanınmışdır. Varburq ef-

fekti, ali bitkilərin bir çox növlərində müşahidə edilir, hətta bu effekt təcrid olunmuş xloroplastlarda da nəzərə çarpır.

Varburq effektinin mexanizminə dair iki əsas fərziyyə vardır. Birinci fərziyyəyə görə, oksigenin fotosintezin intensiyliyini zəiflətməsi, onun karbon qazına çevrilməsi yollarına təsiri ilə əlaqədardır (Qibbs, 1972, Bassham, Kirk, 1962). Bu zaman oksigenin parsial təzyiqinin artması və CO_2-nin qatılığının azalması nəticəsində xloroplastlarda qlikolatın əmələ gəlməsi və fototənəffüsün fəallaşması baş verir. Fotosintezin bir sıra məhsulları hesabına qlikolatın xeyli miqdarda sintezi, fotosintezdə karbon tsiklində reduksiya prosesinin normal gedişini zəiflətdiyi üçün, bütövlükdə fotosintezin səviyyəsini aşağı salır ki, bu da Varburq effekti kimi təzahür edir. Maraqlıdır ki, sistemi kifayət qədər karbon qazı ilə təmin etdikdə, oksigenin yüksək qatılığının fotosintezə təsiri nəzərə çarpmır. Digər tərəfdən, karbon tsiklinə aid intermediatların-fruktozo-1,6-difosfatın, ribozo-5-fosfatın və ya 3-fosfoqliseratın sistemə əlavə olduğu hallarda oksigenin hətta 100%-li qatılığının belə, fotosintezə mənfi təsiri meydana çıxmır. Bu cür faktlar Varburq effektinin xloroplastlarda qlikolatın əmələ gəlməsi ilə əlaqədar olmasını sübut edir.

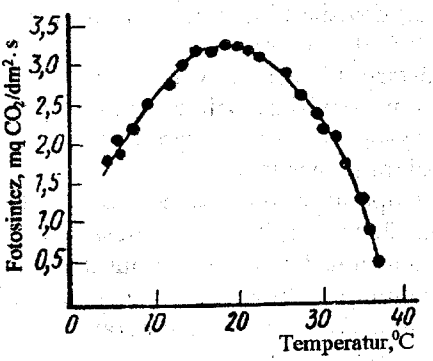
İkinci fərziyəyə görə, oksigenin fotosintezə ləngidici təsiri, I FS və II FS-in fotohəyəcanlanması hesabına əmələ gələn ilk reduksiya olunmuş məhsullar uğrunda oksigenin digər komponentlərlə apardığı rəqabətlə izah olunur.

Temperaturun fotosintezə təsiri

Temperaturun fotosintez prosesinə təsirinə aid ilk samballı tədqiqatlar 1905-ci ildə Blekman tərəfindən aparılmışdır.

Fotosintezin müxtəlif mərhələlərinə məxsus proseslərin temperaturdan asılılığı eyni deyildir. Belə ki, fotosintezin ilkin prosesləri (işıq enerjisinin udulması və miqrasiyası, piqmentlərin həyəcanlanmış vəziyyəti və s.) temperaturdan asılı deyildir. Lakin, xloroplastların reaksiya mərkəzlərində işıq enerjisinin kimyəvi formaya çevrilməsi, temperaturdan qismən asılı olan prosesdir. Beləliklə də, fotosintezin fotofiziki və fotokimyəvi prosesləri temperaturdan asılı deyil. Fotosintezdə temperaturdan asılı olan fermentativ reaksiyalar həm işıq, həm də qaranlıq fazada həyata keçirilir. Temperatura daha çox həssas olan proseslərdən biri də fotosintetik fosforlaşmadır. Bu proses üçün ən optimal temperatur 15-25°C-dir. Yüksək temperaturun (30-40°C) təsiri altında elektronların daşınması ilə fosforlaşma prosesləri

bir-birindən ayrılır. Göründüyü kimi yüksək temperaturun mənfi təsiri əsas etibarilə əlaqələndirici zülallarda konformasion dəyişikliklərlə bağlıdır.



Şəkil 21. Picea avies bitkisi yarpaqlarında fotosintezin temperaturdan asılılığı.

İ.A.Tarçevski (1965) tərəfindən müəyyən edilmişdir ki, temperaturun 30-40°C-dək yüksəlməsi bitkilərdə «alanin effekti» (alaninin sintezinin sürətlənməsi) əmələ gətirir. Bununla belə, aşağı temperaturlarda bitki toxumalarında karboanhidratların toplanması nəzərə çarpır.

Fotosintezdə karbon qazının mənimsənilməsi ilə əlaqədar olan fermentativ reaksiyaların bütöv kompleksi temperaturdan asılı olan proseslərdir. Onlar üçün temperatur əmsalının qiyməti Q_{10} 2,0-2,5-ə bərabərdir.

Fotosintezin temperaturdan asılılığını göstərən əyri 21-ci şəkildə verilmişdir. Şəkildən göründüyü kimi, fotokimyəvi reaksiyaların limitləşdirici rol oynadıqları şəraitdə, başqa sözlə, zəif işıqlanma şəraitində fotosintez bütövlükdə temperaturdan asılı deyildir. Digər tərəfdən CO_2-nin qatılığının fotosintez üçün məhdudlaşdırıcı qiymətlərində də temperaturun bu prosesə təsiri kəskin formada deyildir. Temperatur, yalnız CO_2-nin diffuziyasına təsir edir ki, bu proses də kimyəvi reaksiyalara nisbətən temperaturdan az asılıdır. Lakin yaxşı işıqlanma və CO_2 ilə kifayət qədər təmin olunma şəraitində fotosintezin temperaturdan asılılığı maksimumu olan əyri ilə xarakterizə olunur. Fotosintezin sürətinin maksimum qiyməti adətən 20-35°C arasında yerləşir və bu qiymət müxtəlif növ bitkilərdə müxtəlif ola

bilər. Temperaturun daha da artması şəkildən göründüyü kimi fotosintezin kəskin azalmasına səbəb olur. Bitkilərin fotosintetik aparatlarının adaptasiya xüsusiyyətindən asılı olaraq fotosintezin temperatur hüdudu – 15°C (şam, kuknar və s.) ilə 80°C-dək (termofil göyyaşıl yosunlar və s.) dəyişilə bilir. Lakin ali bitkilərin əksəriyyətində fotosintez prosesi 0°C-də dayanır.

Təcrübələr göstərir ki, eyni növ bitkilərdə müxtəlif şəraitlərdə temperatur optimumu dəyişilir. Belə ki, onun qiyməti, bitkinin yaşından, onun müəyyən temperatur şəraitinə uyğunlaşmasından və mövsümdən asılı olaraq dəyişilə bilir.

Fotosintezin temperatura qarşı ən çox həssas olan reaksiyalarını müəyyənləşdirmək üçün bitkilərin adaptasiya mexanizminə görə xüsusi təcrübələr aparılmışdır. Məlum olmuşdur ki, yüksək temperatura (20-25°C) uyğunlaşmış buğda, arpa və noxud bitkisi yarpaqlarında fotosintezin intensivliyi, aşağı temperatura (5-10°C) uyğunlaşan bitkilərdəkindən xeyli çoxdur.

Müxtəlif temperaturlara uyğunlaşmış bitkilərdən təcrid edilmiş xloroplastlarda Hill reaksiyasına görə fərq alınmamışdır. Bu onu göstərir ki, fotosintezin temperaturdan asılılığı əsasən, elektronların elektronnəqliyyat dövrəsindəki hərəkəti ilə yox, fotosintezin digər reaksiyaları ilə əlaqədardır. Lakin bu cür bitkilərdə ribulozo-1,5-difosfatın karboksilləşməsi, ^{14}C-ün fotosintezin ilk məhsullarında paylanması və karbohidratların ehtiyat formasının (nişasta) sintezi və s. reaksiyaların sürətləri arasında fərq alınır. Belə ki, 20°C-də becərilmiş bitkilərdə ^{14}C-ün fotosintez məhsullarına qoşulma sürəti 10^0C-də becərilmiş bitkilərdəkindən təxminən 4 dəfə çox olur.

Bitkilərin mineral maddələrlə qidalanmasının fotosintezə təsiri

Mineral qida elementlərinin fotosintez prosesinə təsirinə aid çoxlu təcrübələr aparılmışdır. Müxtəlif səviyyələrdə (bütöv bitki, təcrid edilmiş xloroplastlar və s.) aparılmış tədqiqatlar göstərir ki, fotosintetik aparatın normal funksiyası üçün bitki orqanizmi makro- və mikroelementlərlə tam təmin olunmalıdır. Yaşıl bitkilərin ən mühüm funksiyalarından olan fotosintez və mineral maddələrin metabolizmi bir-birilə ayrılmaz proseslərdir.

Fotosintezin mineral qida elementlərindən asılılığı, hər şeydən əvvəl, bu elementlərin fotosintetik aparatın normal formalaşmasında, xloroplastların katalitik sistemlərində və s. iştirakı ilə əlaqədardır. Hazırda məlumdur ki, elektronnəqliyyat dövrəsindəki daşıyıcıla-

rın əksəriyyəti təbiətinə görə, metal-proteidlərdir (sitoxromlar, ferredoksin, plastosianin və s).

Fotosintetik aparatın funksiyası üçün lazım gələn elementlərdən biri də dəmirdir. Reduksiyaolunmuş formada dəmir, xlorofil və hemin birləşmələrinin biosintezi reaksiyalarının normal getməsi üçün lazımdır. Odur ki, dəmirin qıtlığı olan hallarda bitkilərdə piqmentlərin biosintezi pozulur, xloroplastlarda tsiklik və qeyri-tsiklik fotofosforlaşma proseslərinin sürəti dəyişilir. Beləliklə də, dəmirin çatışmaması üzündən fotosintetik aparatın həm ultraquruluşu və həm də funksiyası dəyişilir ki, bu da öz növbəsində fotosintezin effektivliyini xeyli aşağı salır.

Manqanın da çatışmazlığı bitkilərdə fotosintetik fəallığın zəifləməsinə səbəb olur. Belə ki, manqan fotosintezedici orqanizmlərdə suyun fotooksidləşməsində iştirak edir. Avron (Avron, 1960) və İzavanın (Yzawa et al., 1970) aldıqları nəticələrə görə, ikivalentli manqan ionları, elektronnəqliyyat dövrəsində elektronların donoru olmaqla, təcrid edilmiş xloroplastlarda NADP-in fotooksidləşməsi reaksiyasını həyata keçirə bilir.

Son zamanlar aparılan tədqiqatlar göstərir ki, xloroplastlarda suyun fotooksidləşməsi prosesində xlor ionlarının iştirakı zəruridir. Belə ki, xlor ionları olmadıqda elektronların fotosintetik daşınması prosesi pozulur. Lakin xlorun fotosintezdəki konkret rolu hələlik aydınlaşdırılmamışdır.

Aparılan bir sıra elmi tədqiqat işləri ilə öyrənilmişdir ki, sink bitkilərdə karboanhidrazanın aktivliyini artırdığından fotosintezdə CO_2-nin mənimsənilməsi prosesini sürətləndirir. Fotosintez prosesində bir və ikivalentli kationların iştiraketmə mexanizminin tədqiqi zamanı aydınlaşdırılmışdır ki, kationlar, fotokimyəvi və fermentativ reaksiyaların gedişinə kəskin təsir edir. Onlar xloroplast membranlarının fiziki quruluşuna və elektrokimyəvi xassəsinə təsir göstərə bilir. Belə ki, membran zülallarının anion qrupları ilə qarşılıqlı təsirindən kationlar, xloroplastların kation-proton mübadiləsində iştirak edir. Birvalentli kationlar olmadıqda membranın elektrokimyəvi xassəsində xeyli dəyişiklik olur, qranların tilakoid quruluşunun fotoinduksiyalı konformasion dəyişilməsi və bununla əlaqədar olaraq fotofosforlaşma prosesi də pozulur.

Tədqiqatlar göstərir ki, (Dilley et al, 1965, 1967) kationlar, zülalların karboksil, həmçinin, fosfolipidlərin anion qrupları ilə birləşə bilir.

Müəyyən edilmişdir ki, kationlar, fosforlaşmanın terminal (so-

nuncu) enzimatik mərhələsinin aktivliyini artırır. Bu, kationların, əlaqələndirici zülalların funksional fəallığına təsiri ilə əlaqədardır. Güman edilir ki, Ca^{2+} və Mg^{2+} ionları əlaqələndirici zülalların kataliti mərkəzinə daxil olub onlarla, membran komponentləri arasında əlaqə yaranmasına səbəb olur.

Fotosintezin intensivliyində mineral elementlərdən: azotun, fosforun və kaliumun roluna dair çoxlu sayda təcrübə aparılmışdır. Alınan nəticələrdən aydın olmuşdur ki, azot nəinki piqment sisteminin formalaşmasında, həm də xloroplastlarda karboksilləşdirici sistemin normal fəaliyyət göstərməsində də iştirak edir. Fosforun çatışmazlığı isə, ilk növbədə, fotosintezin qaranlıq reaksiyalarının gedişini pozur. Kalium olmadıqda xloroplastların qranulyar quruluşu, su rejimi pozulur, yarpaqlarda ağızcıqların hərəkəti pisləşir və s. dəyişikliklər baş verir.

Suyun miqdarının fotosintezə təsiri

Məlumdur ki, su fotosintezdə karbohidratların əmələ gəlməsində substrat kimi iştirak edir. Bu iştirak, ilk növbədə, suyun bitki orqanizmində gedən həyati proseslərin bütün kompleksinə təsiri ilə əlaqədardır. Müəyyən edilmişdir ki, bitkilərdə su mübadiləsinin pozulması, fotosintezin zəifləməsinə səbəb olur. Belə zəifləmə, torpaqda və havada rütubətin azalması, torpaq məhlulunun yüksək qatılıqlarında, güclü transpirasiya zamanı və s. hallarda nəzərə çarpır. Bir sıra təcrübələrdə yarpaqlar vasitəsilə itirilən suyun hesabına fotosintez 10-90%-ə qədər azalır. İ.A.Tarçevski torpaq və atmosfer quraqlığının fotosintetik fəallığa təsirini öyrənərkən aşkar etmişdir ki, qeyd edilən şəraitdə bitki orqanizmində metabolik proseslərdə kəskin dəyişikliklər baş verir. Belə ki, hüceyrələrdə yaşıl piqmentlərin sintezi zəifləyir, lakin sarı piqmentlərin miqdarı artır.

Su çatışmayan hallarda xloroplastlarda karbonun mənimsənilməsi prosesi də xeyli zəifləyir, xüsusilə, CO_2-nin akseptoru olan ribulozodifosfatın regenerasiyası pozulur. Digər tərəfdən su çatışmazlığı fotofosforlaşmanın energetik effektivliyini də xeyli azaldır.

Qeyd etmək lazımdır ki, su yarpaqlarda ağızcıq aparatının vəziyyətini də müəyyənləşdirən amildir. Məlumdur ki, ağızcıqların açıq və ya qapalı olmasından asılı olaraq fotosintezdə istifadə olunan CO_2-nin diffuziyası sürəti də, kəskin dəyişir.

Yarpaqlarda suyun miqdarının həddən çox azalması, iri molekullu mürəkkəb birləşmələrin parçalanmasına səbəb olur ki, bu da

öz növbəsində assimilyasiyaedici hüceylərdə osmotik fəal maddələrin toplanmasına gətirib çıxarır.

Bitkilər su ilə kifayət qədər təmin olunmadıqda onlarda fotosintezin ilk məhsullarının, xüsusilə şəkərlərin fosforlu efirlərinin əmələ gəlməsi prosesi pozulur və toxumalarda azotlu fraksiyanın miqdarı artır (əsas etibarilə, alaninin).

FOTOSİNTEZİN GÜNDƏLİK GEDİŞİ

Fotosintezin gedişi, nəinki bitkilərin yaşama şəraitindən, həm də onun genetik xüsusiyyətlərindən də asılıdır. Odur ki, xarici və daxili amillərin qarşılıqlı əlaqəsi sayəsində bitki orqanizminin ən mühüm funksiyalarından olan fotosintezin gedişi müəyyən edilir.

Bitkilərin digər funksiyaları kimi, fotosintez də sabit şəkildə yox, gündəlik dəyişikliyə uğrayır, bir sözlə, ritmikliyə malikdir. Bu fotosintezin gündəlik gedişini göstərən əyridə daha aydın görünür.

Yarpaqların fotosintetik fəallığının gün ərzində dəyişilməsi, ilk növbədə, bitkinin işıqlanma şəraiti ilə əlaqədardır. Lakin işıqlanma şəraiti ilə fotosintez arasındakı əlaqə ancaq ümumi xarakter daşıyır, çünki fotosintezin gündəlik gedişi, təkcə işıqlanma şəraiti ilə müəyyən olunmur. Belə ki, fotosintezin intensivliyinin maksimum qiyməti, işıqlanmanın ən yüksək qiymətlərində (günorta saatlarında) deyil, ya günortaya yaxın, yaxud da ondan sonra meydana çıxır. Günorta saatlarında çox hallarda fotosintezin sürəti xeyli azalır.

Bu hadisə, hələ 1925-ci ildə E.F.Votçal, A.S.Okanenko, A.İ.Tolmaçev tərəfindən şəkər çuğunduru üzərində ətraflı öyrənilmiş və «assimilyasiya depressiyası» adlandırılmışdır.

Bitkilərin əksəriyyətində bəzən assimilyasiya depressiyasının qiyməti elə olur ki, bu halda işıqda qalan bitkilər nəinki karbon qazını udmur, hətta onu özlərindən lazımi miqdardan da çox xaric edir. Bununla belə, xarici şərait amillərindən asılı olmayaraq, fotosintezin gündəlik gedişində az və ya çox dərəcədə həmişə ritmiklik müşahidə olunur.

Fotosintezin gedişindəki ritmikliyin səbəbləri hələlik tam öyrənilməmişdir. Fotosintezin intensivliyinin gündüz saatlarında azalması ola bilsin ki, yarpaqlarda əmələ gələn assimilyatların miqdarı ilə, onların bitki tərəfindən istifadə olunma miqdarı arasında mütənasibliyin pozulması nəticəsindədir.

Bəzi tədqiqatçılar (Votçal, Okanenko və başqaları), fotosintezin günün ən isti saatlarında zəifləməsini, bitki orqanizmində su rejimi-

nin pozulması ilə əlaqələndirirlər.

Məlumdur ki, fotosintez prosesi bitkilərdə plastik maddələrin toplanmasında yalnız ilk mərhələni təşkil edir. Bundan sonra, toplanmış assimilyatların bitkidə sərf olunması mərhələsi başlanır ki, bu da mürəkkəb reaksiyalar kompleksindən ibarətdir. Hələ XIX əsrin 90-cı illərində V.V.Sapojnikov müəyyən etmişdir ki, yarpaqlarda toplanan assimilyatların miqdarı çox olduqca, fotosintezdə əmələ gələn məhsulların toplanmasının sürəti azalır. Bu nöqteyi-nəzər, yarpaqlarında xlorofilin miqdarı müxtəlif olan şəkər çuğunduru ilə aparılan təcrübələrdə də sübut edilə bilər. Bu bitkilərdə fotosintezin fəallığı gün ərzində sabit qalmır və işıqlanma şəraitindən asılı olaraq dəyşilir.

Müəyyən edilmişdir ki, səhər saatlarında xlorofilin miqdarı çox olan (tünd yaşıl rəngli) yarpaqlarda fotosintezin intensivliyi, həmin şəraitdə, lakin xlorofilin miqdarı nisbətən az olan yarpaqlardakından təxminən 1,5-2 dəfə yüksək olmuşdur. Maraqlıdır ki, günorta saatlarında da yarpaqlarda xlorofilin miqdarı arasında həmin nisbətin saxlanmasına baxmayaraq, fotosintezin intensivliyi, xlorofili daha az olan yarpaqlarda çox olur. Beləliklə də, işığın yüksək intensivliklərində açıq-yaşıl, işığın aşağı intensivliklərində isə tünd-yaşıl rəngli yarpaqlar fotosintezi sürətlə aparırlar.

FOTOSİNTEZ VƏ BİTKİLƏRİN MƏHSULDARLIĞI

Avtotrof orqanizmlərdə üzvi maddənin əmələ gəlməsində əsas rolu məhz fotosintez oynayır. Bitkilərin fotosintetik məhsuldarlığı problemi fotosintezin tədqiqində mühüm yer tutur. Odur ki, bu problemin həlli müxtəlif istiqamətlərdə: ayrı-ayrı orqanlar, bütöv bitki və ya əkin sahəsi üzrə aparılır. Son zamanlar bitkilərin ümumi məhsuldarlığında fotosintezin ayrı-ayrı mərhələlərinin və fotosintetik aparatın işini daha dərindən öyrənmək üçün tədqiqatlar təcrid olunmuş xloroplastlar səviyyəsində aparılmağa başlanmışdır.

Fotosintezedici sistemlərdə karbon qazının mənimsənilməsinin ümumi miqdarı, fotosintezin ayrı-ayrı reaksiyalarının intensivliyi və həmçinin də onların bir-birilə əlaqəsinin inteqral göstəricisi hesab oluna bilər. Odur ki, bir sıra tədqiqat işlərində fotosintezin intensivliyi ilə Hill reaksiyası, tsiklik və qeyri-tsiklik fotofosforlaşma və həmçinin də CO_2-nin mənimsənilməsini həyata keçirən ilkin sistemin fəallığı arasında əlaqəni öyrənməyə çalışırlar. Lakin bu sahədə alınan məlumatlar ziddiyyətli xarakter daşıyır. Belə ki, T.F.Andreyeva və

L.E.Zubkoviç (1953) fotosintezin intensivliyi ilə xloroplastların fotokimyəvi fəallığı arasında birbaşa əlaqənin olmasını müəyyən edə bilməmişlər. Bu müəlliflərin fikrincə xloroplastların fotokimyəvi fəallığı bir sıra amillərdən (yarpağın yaşından, işıqlanma şəraitindən, temperaturdan və s.) asılıdır. Son zamanlar əldə edilən məlumatlara görə, müəyyən şəraitdə xloroplastların fotokimyəvi fəallığı bitkilərdə fotosintezin məhsuldarlığının göstəricilərindən biri ola bilər. Bununla belə, fotokimyəvi fəallıqla, fotosintezin intensivliyi arasında həmişə korrelyativ asıllılıq müşahidə olunmur.

Bitkilərin fotosintetik məhsuldarlığının tədqiq olunmasında fotosintez zamanı enerjinin çevrilməsi və toplanması proseslərinin öyrənilməsi də mühüm əhəmiyyətə malikdir. Məlumdur ki, tsiklik və ya qeyri-tsiklik fotofosforlaşmada əmələ gələn ATP və NADP·H müxtəlif nisbətdə olurlar. Reduksiya olunmuş kofaktorların əmələ gəlməsi elektronların yalnız qeyri-tsiklik daşınması zamanı baş verir. Buna görə də, bitkilərdə tsiklik və qeyri-tsiklik fotofosforlaşmanın bir-birinə nisbəti, onlarda fotosintezedici sistemlərin ümumi məhsuldarlığını tənzim edan mühüm amillərdən biridir. Əldə olan məlumatlara görə (Schürmann et al., 1971). tsiklik fotofosforlaşma bitkilərdə CO_2-nin mənimsənilməsi və fosforlu şəkərlərin əmələ gəlməsində laqdövrünü azaltmaqla fotosintezin ilk mərhələlərində böyük rol oynayır. Bundan başqa, müəyyən edilmişdir ki, zülalların və nuklein turşularının sintezi də tsiklik fotofosforlaşmanın fəallığından çox asılıdır. Maraqlıdır ki, bitkilərdə yağların fotoinduktiv sintezi prosesi isə, qeyri-tsiklik fotofosforlaşma ilə əlaqədardır.

Fotosintezin intensivliyini müəyyən edən amillərdən biri də CO_2-nin mənimsənilməsində iştirak edən fermentlərin fəallığıdır. Belə ki, ali bitkilərdə fotosintezin ən əsas karboksilləşdirici fermentlərinin – RDP-karboksilaza (Kalvin tsiklində) və FEP-karboksilazanın (Hetç-Slek tsiklində) fəallığının dəyişilməsi, fotosintezin tənzimlənməsinin mühüm mexanizmlərindən biri hesab olunur.

Fotosintezin məhsuldarlığının öyrənilməsində, ilk proseslərin və həmçinin də karbonun reduksiya olunması reaksiyalarının tədqiqi perspektivli istiqamətlər sayıla bilər.

Bitkilərin fotosintetik fəaliyyətinin və onların məhsuldarlığının ümumi qanunauyğunluqları çoxillik tədqiqatlar nəticəsində müəyyən edilmişdir.

A.A.Niçiporoviç və əməkdaşlarının işlərinə əsasən bitkilərin məhsuldarlığını təyin edən şərtlər bunlardır: 1) fotosintetik aparatın ölçüsü (yarpağın sahəsi); 2) fotosintetik aparatın intensiv və uzun-

müddətli işləməsi; 3) üzvi maddələrin əmələ gəlməsi ilə onların sərf olunması arasında nisbət.

Vegetasiya ərzində bir hektar sahədə əmələ gələn quru kütlənin ümumi miqdarı bioloji məhsul ($M_{biol.}$) adlanır. Bitkilərin təsərrüfat məhsulunu ($M_{təsər}$) müəyyən edən əsas amillərdən biri də onların bioloji məhsuludur.

$$M_{təsərr.} = M_{biol.} \cdot K$$

K – təsərrüfat əmsalıdır.

Müxtəlif şəraitlərdə bioloji məlsuldarlığı təşkil edən ayrı-ayrı elementlər xeyli dəyişilə bilir. Məhz buna görə də, bitkilərin bioloji məhsuldarlığının səciyyəvi göstəricisi kimi «əkin sahəsinin fotosintetik potensial»-ı ola bilər. Əkin sahəsinin fotosintetik potensialı dedikdə vegetasiya dövründə hər sutka üçün yarpaq sahəsinin m^2/ha-la ümumi qiyməti nəzərdə tutulur. Bu göstərici müxtəlif bitkilərdə dəyişilə bilər və adətən 0,5-5 mln «m^2-s» – arasında olur. Beləliklə də, fotosintetik potensial, bitkilərin məlsuldarlığını müəyyən edən həlledici amillərdən biridir.

Məhsuldarlığa təsir edən ikinci mühüm amil – hər kvadrat metr yarpaq sahəsinin fotosintetik məlsuldarlığıdır. Fotosintezin, 1m^2 yarpaq sahəsinə görə, məhsuldarlığı 1 saatda 4-6 q CO_2-ə çatır. Adətən fotosintezin məhsuldarlığını bir sutkada 1m^2 yarpaq sahəsinin əmələ gətirdiyi quru biokütlənin qiymətinə görə, təyin edirlər. Mühüm göstəricilərdən biri də fotosintezin orta xalis məhsuldarlığıdır ki, bu da ədədi qiymətcə, vegetasiya müddətində bioloji məhsulun (q-la), əkin sahəsinin fotosintetik potensialına nisbətinə bərabərdir və sutkada 0-dan 15-18 q/m^2-ə qədər dəyişilə bilər.

Digər amillərlə yanaşı, dənli bitkilərin məhsuldarlığının yüksək olmasını həm də yarpaqlardakı üzvi maddələrin bitkinin reproduktiv orqanlarına daşınmasının effektivliyi müəyyən edir.

Maddələrin daşınmasının hərəkətverici qüvvəsi – yarpaqların fotosintetik fəaliyyəti nəticəsində əmələ gələn saxarozanın qatılıq qradiyentidir (qatılıq fərqi). Beləliklə də, fotosintez bitkilərdə üzvi maddələrin hərəkət sürətini müəyyən edən amillərdən biri hesab olunur. Təcrübi nəticələr göstərir ki, bitkilərin əksəriyyətində üzvi maddələrin daşınma sürəti ilə onlarda fotosintezin intensivliyi arasında müsbət korrelyasiya nəzərə çarpır.

Bununla belə, aydın olmuşdur ki, işıq CO_2-nin mənimsənilməsindən asılı olmayaraq, bitkilərdə üzvi maddələrin hərəkətini sürətləndirir. Bu, görünür, işığın bitki orqanizmində karbohidratlardan

başqa digər intermediatların da sintezinə (məsələn, ATP, NADP·N və s.) aktivləşdirici təsirilə əlaqədardır. Məlumdur ki, ATP hüceyrələrdə tənzimləyici funksiyanı yerinə yetirən birləşmələrdən biridir.

Dənli bitkilərin seleksiyasında yeni istiqamətlərdən biri də alçaqboylu yüksək məhsuldarlı formaların yaradılmasıdır. Belə ki, alçaqboylu bitkilərdə fotosintezin məhsulları reproduktiv orqanların inkişafı üçün daha səmərəli şəkildə paylanır. Digər tərəfdən, alçaqboylu taxıl sortları «yatma prosesinə» daha davamlı olduqları üçün, odur ki, əkin sahəsində mineral qidalanmanın yüksək fonundan istifadə etmək imkanı artır. Bütün bu deyilənlər alçaqboylu taxıl sortlarının təsərrüfat əmsalının artmasına səbəb olur.

Yüksək məhsuldar sortların yaradılması bitkilərin genetik xüsusiyyətlərinin dəyişdirilməsi, o cümlədən, onlarda fotosintetik aparatın səmərəliliyinin artırılması ilə əlaqədardır.

BAKTERİYA VƏ YOSUNLARDA FOTOSİNTEZİN XÜSUSİYYƏTLƏRİ

Fotosintezin ən sadə və qədim formasına fotosintezedici bakteriyalarda rast gəlinir. Belə orqanizmlərdə fotosintezin əsas fərqli cəhəti odur ki, onlarda suyun fotooksidləşməsi baş vermir və CO_2-nin reduksiyası üçün elektronların donoru kimi mühitdəki müxtəlif maddələrdən istifadə olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, bakterial fotosintez zamanı oksigen xaric edilmir. Fotosintezedici bakteriyaların əsas xassələri aşağıda göstərilmişdir.

Fotolitotrof bakteriyalar elektronların donoru kimi H_2S, S, SO_3^{2-}, $S_2O_3^{2-}$-dən istifadə edirlər. Bu bakteriyalar, obliqat avtotrof orqanizmlərdir, onlarda dissimilyasiya prosesi hələlik aşkar edilməmişdir. Beləliklə də, fotolitotrof bakteriyalarda fotosintezin işıq reaksiyaları onlar üçün görünür, yeganə enerji mənbəyidir.

Fotoorqanotrof bakteriyalar isə elektronların donoru kimi üzvi maddələrdən – dikarbon turşuları, spirtlər və s.-dən istifadə edə bilirlər ki, bununla da onları tam olmayan avtotroflara aid edirlər. Oksigen olan mühitdə bu bakteriyalar fotosintezi dayandıraraq heterotrof assimilyasiyaya keçir.

Cədvəl 8

Fotosintezedici bakteriyaların xassələri

	Fotosintezedici bakteriyalar		
	fotolitotrof bakteriyalar		Fotoorqanotrof bakteriyalar
Elektronların donoru Assimilyasiya tipi Oksigenə munasibəti	kükürd birləşmələri obliqat avtotrofiya obliqat anaeroblar, tənəffüs yoxdur		üzvi maddələr, qeyri-tam avtotrofiya, potensial heterotrofiya fakultativ anaeroblar, aeroblar, tənəffüs vardır.
Sistematik vahidlər	Chlorobacteriaceae (yaşıl bakteriyalar)	Thiorhodaceae (kükürd purpur bakteriyaları)	Athiorhodaceae (purpur bakteriyaları)
Rəngi Əsas piqment	yaşıl, xlorbium-xlorofil	purpur, bakterio-xlorofil	purpur, bakterioxlorofil

Fotolitotrof bakteriyalar üçün elektronların geniş yayılmış donoru H_2S-dir (və ya HS^-, yaxud S^{2-}). Bütövlükdə prosesi aşağıdakı kimi yazmaq olar.

$$6CO_2 + 12H_2S \xrightarrow{\text{işıq}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12S$$

Göründüyü kimi bu reaksiya, yaşıl bitkilərdəki fotosintezin ümumi tənliyinə tamamilə oxşardır. Kükürd, bakteriya hüceyrəsində damla kimi toplanır. Mühitdə H_2S çatışmadıqda, kükürd elektronların donoru kimi istifadə olunur.

$$6CO_2 + 4S + 16H_2O \xrightarrow{\text{işıq}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 4H_2SO_4$$

Elektronların donoru sulfit və tiosulfit olduqda da göstərilən reaksiyaya oxşar proses gedir.

$$6CO_2 + 12H_2SO_3 + 12H_2O \xrightarrow{\text{işıq}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12H_2SO_4$$

$$6CO_2 + 3H_2S_2O_3 + 15H_2O \xrightarrow{\text{işıq}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6H_2SO_4$$

Bu reaksiyalarda karbohidratlar, bakterial fotosintezin yeganə məhsulu deyildir.

Fotoorqanotrof bakteriyalarda CO_2-nin assimilyasiya olunması yolunu dəqiq müəyyənləşdirmək çətindir, çünki onlarda üzvi maddələr, nəinki təkcə elektronların donoru kimi istifadə olunur, həm də bilavasitə assimilyasiya edilə bilir.

Fotosintezedici bakteriyalarda plastidlər yoxdur, onların əvəzin-

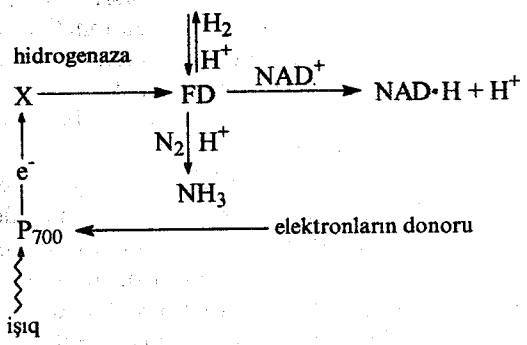
də sitoplazmatik membranın qabarması nəticəsində əmələ gələn tilakoidlər vardır. Tilakoidlər ya yastı halda membran quruluşunda, yaxud da qabarcıqlar formasında olur. Bakterial hüceyrə homogenatını, ultrasentrifuqada fırlatmaqla onlardan tərkibində bakterioxlorofil piqmenti olan dəyirmi formalı törəmələri – xromotoforları ayırmaq mümkündur. Bakteriya hüceyrəsində tənəffüs və fotosintez kimi mürəkkəb proseslər məkanca bir-birindən ayrılmır.

Xlorosomlar. Purpur bakteriyaların fotosintetik membranları (daxili sitoplazmatik membranlar) morfoloji baxımdan müxtəlifdir. Bəzi növlərdə onlar qabarcıqlar (vezikul), tilakoidlər və borucuqlar əmələ gətirir. Yaşıl kükürd bakteriyaları çox yaxşı görünən və kifayət qədər birtipli daxili quruluşa malikdirlər. Onlar üçün daxildə yerləşən və xlorosom adlandırılan iri vezikullar vardır. Xlorosomun membranı, güman olunur ki, qlikolipid-proteolipid quruluşlu olub, özündə yalnız işıqtoplayıcı piqmentləri (BXl, c, d, e) saxlayır.

Xlorosomlar ölçülərinə görə fərqlənirlər. Belə ki, onlardan ən kiçiyinin uzunluğu 100 nm-dan çox deyil, ən uzununki isə 300 nm-dən bir qədər azdır. Xlorosomun eni 50 nm-dən az və 100 nm-dən çox ola bilər. Xlorosomun «nüvəsi» hidrofob olub, xlorosomun uzununa doğru yerləşən və diametri təxminən 10 nm-dək olan çoxlu miqdarda milşəkilli elementlərdən ibarətdir. Fərz olunur ki, bu «millər» zülal – bakterioxlorofil c kompleksindən ibarət olub, hansısa amorf maddənin içərisində yerləşmişdir. Xlorosomun "nüvəsi" qalaktozildiasilqliserol molekulundan olan lipidəbənzər örtüklə əhatə olunmuşdur. Belə örtük, xlorosomu, onu əhatə edən sitoplazmadan ayırır. Xlorosomların əsası (özülü) hüceyrə membranı ilə əlaqədardır və kvazikristallik quruluşa malikdir. Bu cür quruluş özündə bakterioxlorofil anı saxlayan zülal hesabına yaranır və xlorosomun hüceyrə membranında yerləşən bir çox reaksiya mərkəzləri ilə əlaqəsini təmin edir.

Müəyyən edilmişdir ki, ferredoksinin və hidrogenin oksidləşmə-reduksiya potensialı təxminən bir-birinə bərabərdir. Buna görə də, elektronlar reduksiya olunmuş ferredoksindən hidrogenaza fermentinin köməyilə hidrogenə verilə bilər. Molekulyar hidrogeni (H_2) fotosintetik yolla əmələ gətirmək qabiliyyəti fotosintezedici bakteryalarda və göy-yaşıl yosunlarda geniş yayılmışdır. Bir sıra yaşıl yosunlar (*Chlorella scendesmus*) hidrogenaza fermentini induksya yolu ilə sintez etdikdən sonra, molekulyar hidrogen ayırmağa qabil olur. Bu zaman elektronların donoru kimi H_2O (yosunlarda) və ya H_2S, yaxud da suksinat (fotosintezedici bakteriyalarda) ola bilər. Ali bitkilər hidrogenaza sintez edə bilmir.

Göy-yaşıl yosunlarda və fotosintezedici bakteriyalarda azotun iştirak etdiyi hallarda H_2-nin fotosintetik əmələ gəlməsi zəifləyir. Ona görə ki, N_2 elektronları müvafiq donordan alaraq, NH_3-ə qədər reduksiya olunur. Bu prosesi aşağıdakı sxemlə göstərmək olar:



Ferredoksinin iştirakı ilə azotun bioloji fiksasiyasının çox böyük əhəmiyyəti vardır.

Yosunlarda və ali bitkilərdə bu yolla nitritin ammoniaka, sulfitin isə sulfidə qədər reduksiya olunması həyata keçirilə bilər.

Elektronun ferredoksin və hidrogen arasında daşınması (hidrogenaz reaksiyası) dönən olduğundan, fotobakteriyalar və molekulyar hidrogenə uyğunlaşan yosunlar, qazşəkilli hidrogendən NAD^+ və CO_2-nin reduksiya olunmalarında elektronların donoru kimi istifadə edə bilir.

$$6CO_2 + 12H_2 \xrightarrow{\text{işıq}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O$$

Qeyd etmək lazımdır ki, $NAD{\cdot}H+H^+$, bu prosesdə işığın iştirakı olmadan əmələ gəlir. Belə ki, həmin agentin əmələ gəlməsi, güclü mənfi potensiala malik olan hidrogenin təsirindəndir.

Yuxarıda deyildiyi kimi, fotoorqanotrof bakteriyalar elektronların donoru kimi üzvi maddələrdən istifadə edir. Bu cəhətdən onlarda fotosintezi iki tipə ayırırlar: 1) fotosintez prosesində yalnız CO_2 – mənimsənilir; 2) fotosintezdə karbonun mənimsənilməsi üzvi birləşmələr hesabına baş verir.

Birinci tip uzrə karbonun mənimsənilməsinə bakteriyalar tərəfindən izopropanolun parçalanması reaksiyasını misal göstərmək olar.

$$6CO_2 + 12CH_3 - CHOH - CH_3 \xrightarrow{\text{işıq}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12CH_3 - CO - CH_3$$

Karbonun ancaq üzvi maddələrdən alınmasını Chlamydobotrys yosunlarında asetatın çevrilməsi prosesində görmək mümkündür.

$$3CH_3 - COOH \xrightarrow{\text{işıq}} C_6H_{12}O_6$$

Beləliklə də, fotoorqanotrof orqanizmlərdə fotosintetik mübadilənin formaları olduqca müxtəlifdir.

FOTOSİNTETİK SİSTEMLƏRİN FİLOGENEZİ

Müxtəlif obyektlərdə (prokariot və eukariot) müqayisəli halda aparılan biokimyəvi və morfoloji tədqiqatlar, eukariotlara məxsus bir sıra orqanoidlərin endosimbiotik mənşəyə malik olması haqqındakı fikirləri təsdiq edir. Bundan başqa, biofiziki kimya baxımından da bitkilərdə və bakteriyalardakı fotosintez arasında da çoxlu miqdarda paralellik aşkar edilmişdir, Birhüceyrəli eukariotla, sianobakterlərin endosimbiozuna dair bir çox faktlar məlumdur. Güman edilir ki, sianobakterlərin endosimbiozu qırmızı yosunlardan olan Rhodophyta-nın xloroplastlarının mənşəyini təşkil edir. Lakin, Chlorophyta və ali bitkilərdəki xloroplastların mənşəyi məsələsi daha mübahisəlidir. Belə ki, onların xloroplastları üçün xlorofil «b»-nin olması səciyyəvidir, halbuki bu piqment sianobakterlərdə və Rhodophyta nümayəndələrində yoxdur, məhz buna görə də, prokariot orqanizmlərdə xlorofil «b»-nin varlığı, və eyni zamanda fikobilisomların olmaması faktı tədqiqatçıların çox böyük marağına səbəb olmuşdur. Bu cür orqanizmləri müvəqqəti olaraq yosunların – *Prochlorophyta* şöbəsinə aid edirlər. *Prochlorae* adlandırılan cinsin nümayəndələrində nəinki müvafiq piqment tərkibi, həmçinin bir-birinə sıxılmış halda tilakoidlər və onların qalıqlarının yığını da aşkar edilmişdir.

Eukariot fotosintetik orqanizmlərin sonuncu dəstəsi olan *Chromophyta*-da həm yosunlardakı kimi xlorofil «c» və d, həm də *Euglenophyceae* -da xlorofil «b» vardır.

Yaşıl bitkilərlə bakteriyaların fotosintetik sistemlərinin oxşarlığı onların reaksiya mərkəzlərinin quruluş və funksiyasında da özünü göstərir. Fərz edilir ki, yaşıl bitkilərin və fotosintezedici bakteriyaların membranla əlaqədar olan elektronnəqliyyat dövrəsi komponent-

lərinin mənşəyi ümumi olmuşdur. Göründüyü kimi bir reaksiya mərkəzi olan fotosintezediçi orqanizmlər daha sadə olmuşlar. Onlar ya H_2-dən elektronların donoru kimi istifadə etməklə CO_2-ni reduksiya etmişlər (yaşıl bakteriyalar), ya da elektronları tsiklik dövrə üzrə daşımaqla, ATP-nin sintezini və H^-- ayırmağa qabil olmuşlar (purpur bakteriyaları). Beləliklə də, müasir yaşıl bitkilərin fotosintetik aparatı iki sadə bakterial reaksiya mərkəzinin bir-birilə qarşılıqlı əlaqəsi sayəsində əmələ gəlmişdir.

XEMOSİNTEZ

Qeyd edildiyi kimi, avtotrof qidalanmanın bir tipi də xemosintezdir. Xemosintez prosesində assimilyasiya üçün lazım olan enerji qeyri-üzvi maddələrin oksidləşməsi hesabınadır. Bu prosesdə qeyri-üzvi maddələr, mühitdən alınaraq bakteriya hüceyrəsində oksidləşdikdən sonra, oksidləşmə məhsulları şəklində yenidən mühitə xaric olunur.

Oksidləşən substratların təbiəti müxtəlif növ bakteriyalar üçün spesifikdir. Belə ki, H_2S və kükürdün digər birləşmələri kükürd bakteriyaları, NH_3 və ya nitrit-nitritləşdirici, H_2-hidrogen, ikivalentli dəmir və manqanın duzları, bəzən də metan - müxtəlif növ bakteriiyalar tərəfindən oksidləşdirilir.

Sapvari kükürd bakteriyaları, hidrogen, həmçinin də, dəmir bakteriyaları fakultativ avtotroflara aiddir. Üzvi maddəni qəbul etdikdən sonra onlar saprofit həyat tərzinə keçir. Lakin kükürd bakteriyalarından olan Thiobacillus və nitritləşdirici bakteriyalar isə – obliqat avtotroflara məxsusdur (xemolitotrof).

Fotosintezdə olduğu kimi, xemosintez prosesi də iki mərhələdə gedir. Birinci mərhələ maddənin çevrilməsi mərhələsidir ki, burada karbon qazından üzvi maddələr əmələ gəlir (fotosintezin qaranlıq prosesləri ilə müqayisə oluna bilər). İkinci mərhələdə enerjinin çevrilməsi baş verir (fotosintezin işıq mərhələsinə müvafiqdir). Fotosintezedici bakteriyalarda olduğu kimi hər iki mərhələ arasında vasitəçi rolunu ATP və $NAD \cdot H+H^+$ oynayır.

Foto və xemosintez proseslərində maddənin çevrilməsi mərhələsi bir-birinə olduqca oxşardır. Odur ki, bunlar arasında əsas fərq, enerjinin çevrilməsindəki spesifik xüsusiyyətlərdir.

Kükürd bakteriyaları kiçik gölməçələrdə, suvarılan çöllərdə, həmçinin də, üzvi maddələrlə zəngin olan digər sututarlarında geniş yayılmışdır. Bu şəraitlərdə üzvi maddələrin çürüməsi nəticəsində çoxlu miqdarda H_2S əmələ gəlir. Kükürd bakteriyalarına durğun sənaye

sularında da rast gəlinir.

Sapvari Beggiatoa və Thiotrix növləri H_2S-i kükürdə qədər oksidləşdirir. Substrat çatışmadıqda kükürd sulfata qədər oksidləşə bilir. Bu proseslərin ümumi reaksiyasını aşağıdakı kimi yazmaq olar:

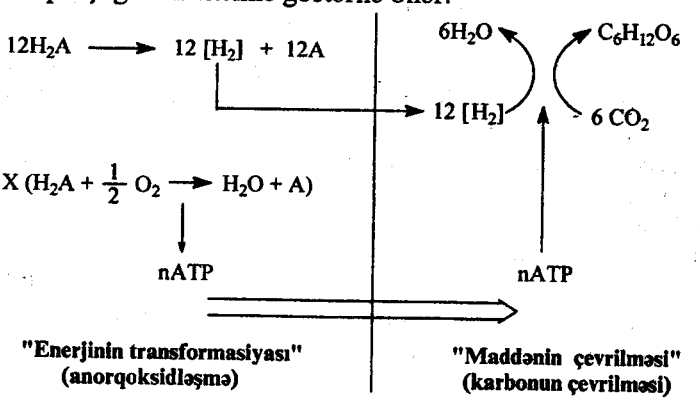
1) $S^{2-} + 2H^+ + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow S + H_2O$, $\Delta G^{0'} = -50$ kkal/mol

2) $S + H_2O + \frac{3}{2} O_2 \rightarrow SO_4^{2-} + 2H^+$, $\Delta G^{0'} = -119$ kkal/mol

---

(1 + 2) $S^{2-} + 2O_2 \rightarrow SO_4^{2-}$ $\Delta G^{0'} = -169$ kkal/mol

Bu tənlik yalnız ATP-in əmələ gəlməsi reaksiyalarını göstərir: burada $NAD \cdot H + H^+$ əmələ gəlməsi üçün elektronların donoru kimi qeyri-üzvi maddələrin iştirakı nəzərə alınmamışdır. Enerjinin çevrilməsi (anorqoksidləşmə) ilə karbonun mənimsənilməsi arasında qarşılıqlı əlaqə aşağıdakı sxemlə göstərilə bilər:



Nitritləşdirici bakteriyalar NH_3 (və ya NH_4^+) nitratlara qədər oksidləşdirir. Bu proseslər, nitrit (Nitrosomonas) cinsi və nitratları (Nitrobacter) oksidləşdirən bakteriyaların birlikdə fəaliyyəti nəticəsində həyata keçir.

Nitrosomonas: $NH_3 + \frac{3}{2} O_2 \rightarrow NO_2^- + H_2O + H^+$

$\Delta G^{0'} = -65$ kkal/mol

Nitrobacter: $NO_2^- + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow NO_3^-$

$\Delta G^{0'} = -18$ kkal/mol

Beləliklə də, ali bitkilərin həyat fəaliyyəti üçün lazım olan nitratlar, torpaqdakı Nitrosomonas və Nitrobacterlərin fəaliyyəti hesabınadır.

Müxtəlif növ Hidrogenomonas bakteriyaları, hidrogen və oksigen arasında gedən reaksiyada ayrılan enerjidən istifadə edə bilir.

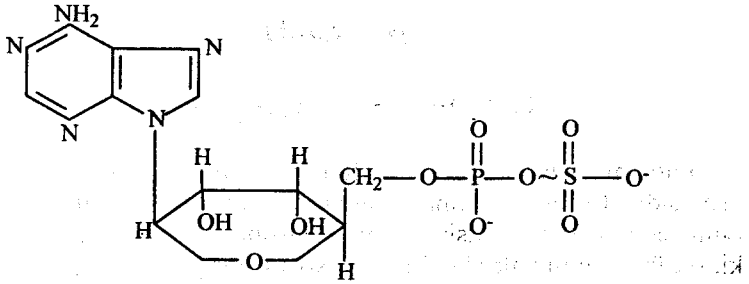
$$H_2 + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow = H_2O, \qquad \Delta G^{0'} = -57 \text{ kkal/mol}$$

Dəmir bakteriyalarından Ferrobacillus və Leptothrix ikivalentli dəmiri ($FeCO_3$), üçvalentli ($Fe_2(CO_3)_3$ formaya, daha sonra isə hidroliz vasitəsilə $Fe(OH)_3$ formasına çevirirlər. Həmin prosesdə enerji çıxımı çox az olduğundan əmələ gələn dəmir 3-hidroksid çay və göllərin dibində yığılıb, çöküntü halında toplanır.

Qeyd etmək lazımdır ki, kükürd və nitritləşdirici bakteriyalarda enerjinin istifadə olunma əmsalı ($\Delta G^{0'}$-in qiymətinə görə) 6-8%-ə bərabərdir.

Xemosintezdə, qeyri-üzvi substratlar, tənəffüsdə üzvi maddələrin oksidləşməsi kimi çevrilmələrə məruz qalır. Belə ki, substratdan alınan elektron elektronnəqliyyat dövrəsindən keçərək oksigenin reduksiyasını həyata keçirir və ATP-in əmələ gəlməsinə səbəb olur (tənəffüs dövrəsində oksidləşdirici – fosforlaşmada olduğu kimi). Çoxmərhələli oksidləşmə proseslərinin bəzi reaksiyalarında substratın bilavasitə havanın oksigeni ilə oksidləşməsi baş verir. Məsələn, hidrogenə uyğunlaşan yaşıl yosunlarda (Scendesmus) fotoreduksiya zamanı hüceyrələrdə elektronlar işıqdan asılı olmayaraq H_2-dən ferredoksin vasitəsilə NAD-a verilir. Lakin yosun uzun müddət qaranlıqda qaldıqda bu elektronlar sonradan oksigenə verilir ki, həmin proses də ATP-in əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunur. Beləliklə də, yosunun hüceyrələrində xemosintez prosesinə keçid nəzərə çarpır. Belə proses, həm də digər xemolitotrof bakteriyalarda da həyata keçir.

Bakteriyaların Thiobacillus növündə fosforlaşma göründüyü kimi, substrat səviyyəsində həyata keçirilir. Bu halda, sulfit AMP-lə birləşərək sulfata qədər oksidləşir, adenozinfosforilsulfat isə ATP-in sintezində iştirak edir.



Adenozinfosforilsulfat (AFS)

Reaksiyanı aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$SO_3^{2-} + AMP \rightarrow AMS\ (=AMP \sim sulfat) + 2e^-$$

$$AFS + P_q \rightarrow ADP\ (=AMP \sim fosfat) + SO_4^{2-}$$

$$\underline{2ADP \rightarrow AMP + ATP}$$

$$SO_3^{2-} + ADP + P_q \rightarrow SO_4^{2-} + 2e^- + ATP$$

Lakin xemosintezdəki elektron daşınmasını və fosforlaşmanı tənəffüsdəki analoji proseslərlə qarışdırmaq düzgün deyildir. Həqiqi tənəffüs prosesi fakultativ xemolitotrof bakteriyalara aiddir. Əldə olan məlumatlara görə, xemosintetik əmələ gələn ATP, ancaq, CO_2-nin assimilyasiyasına sərf olunur. Göründüyü kimi, qeyri-üzvü substratın oksidləşməsi, tənəffüsü – dissimilyasiya prosesini əvəz etmir, bu cür oksidləşmə xemosintezə – assimilyasiya prosesinə məxsusdur.

Bəzi bakteriyalar xemosintez prosesini anaerob şəraitdə həyata keçirir. Belə halda elektronların akseptoru oksigen deyil, sulfat (desulfatlaşdırıcı bakteriyalar, Desulfovibrio) nitrit (nitritləşdirici bakteriyalar, Thiobacillus denitrificans) və ya hətta CO_2 (Methanobacterium) ola bilər.

1) $4H_2 + SO_4^{2-} + 2H^+ \rightarrow 4H_2O + H_2S$,

2) $5S + 6NO_3^- + 2H_2O \rightarrow 5SO_4^{2-} + 3N_2 + 4H^+$

3) $4H_2 + CO_2 \rightarrow 2H_2O + CH_4$

Reduksya olunmuş məhsullar (H_2S, N_2, CH_4) qaz şəklində ayrılır və digər xemosintezedici bakteriyalar tərəfindən substrat kimi istifadə oluna bilər.

IV FƏSİL

TƏNƏFFÜS VƏ QICQIRMA

Dissimilyasiya – üzvi maddələrin parçalanması (katabolizm) prosesidir. Bu proses zamanı alınan enerji (sərbəst entalpiya), hüceyrənin enderqonik reaksiyalarının gedişinə sərf olunur. Demək olar ki, bütün orqanizmlərdə dissimilyasiya prinsipcə yaxın yollarla həyata keçir.

Dissimilyasiyanın iki əsas forması vardır: 1) qıcqırma; 2) tənəffüs. Qıcqırma prosesi nəticəsində üzvi maddələr axıra qədər parçalanmadıqlarından, toplanan son məhsullar enerji baxımından zəngin olur. Lakin tənəffüs zamanı üzvi maddələr sonadək (tamamilə) parçalanır, buna görə də, tənəffüsün son məhsullarında enerji ehtiyatı çox azalır. Özünün miqyasına və əhəmiyyətinə görə tənəffüs, qıcqırma prosesindən xeyli genişdir. Bununla belə, qıcqırma prosesi, tənəffüsə nisbətən üzvi maddənin parçalanmasının, həm sadə, həm də daha qədim formasıdır.

Qıcqırma və tənəffüsün əsas substratları karbohidratlardır.

TƏNƏFFÜSÜN ÜMUMİ XARAKTERİSTİKASI VƏ ORQANİZMİN HƏYAT FƏALİYYƏTİNDƏ ONUN ROLU

Hər bir orqanizm açıq dinamik sistem olduğundan onun yaşaması ancaq xarici mühitlə fasiləsiz qarşılıqlı təsirlə əlaqədardır. Hazırda qəti şəkildə müəyyən edilmişdir ki, hüceyrənin gördüyü hər hansı iş müəyyən miqdarda enerji sərf edilməsi ilə həyata keçir. Buna görə də, canlı orqanizmin həyat fəaliyyətini təmin etmək üçün müntəzəm olaraq ona xarici mühitdən sərbəst enerji daxil olmalıdır. Daxil olan enerjinin miqdarı, orqanizmdə gedən həyati proseslərə sərf edilən enerjinin yerini tamamilə doldurmalıdır.

Məlumdur ki, orqanizmin həyat fəaliyyəti zamanı sərbəst kimyəvi enerjinin hamısı tamamilə faydalı işə çevrilmir. Belə ki, onun müəyyən hissəsi istilik şəklində yayıldığından hüceyrə üçün istifadə edilə bilmir. Enerjinin istifadəsiz qalan hissəsi entropiya adlanır. Canlı sistemlərdə dönməyən bütün proseslər zamanı entropiyanın qiyməti artır, yəni müsbət qiymət alır.

Əvvəlki fəsildə qeyd edildiyi kimi, yaşıl bitkilərdə gedən fotosintez prosesi özünün termodinamiki xüsusiyyətlərinə görə, yerdə qalan

digər fotobioloji və biokimyəvi proseslərdən fərqlənir. Belə ki, fotosintez prosesi Yer kürəsində yeganə qlobal prosesdir ki, o, termodinamiki qradiyentin əksinə, yəni sistemin enerjisinin artması istiqamətində gedir. Həmin prosesin getməsi ancaq xaricdən daxil olan enerji hesabına həyata keçir. Bu enerji, Günəş şüalarının elektromaqnit enerjisidir. Canlı sistemlər üçün enerjinin universal forması üzvi maddələrdə olan sərbəst, yaxud kimyəvi rabitələrdə toplanmış potensial enerji hesab olunur. Həmin xüsusiyyət həm heterotrof, həm də avtotrof orqanizmlərə aid edilir. Lakin heterotrof orqanizmlərdən fərqli olaraq, avtotroflarda həm işıq, həm də kimyəvi enerjidən istifadə etmək imkanı vardır. İşıq kvantlarından istifadə olunması, yalnız tərkibində piqment aparatı olan orqanizmlərə aiddir. Belə mürəkkəb aparatın köməyilə həmin orqanizmlər işıq enerjisini müxtəlif üzvi maddələrdə makroerqik rabitə şəklində toplaya bilir. Avtotrof orqanizmin piqment aparatından məhrum olan orqanları ancaq bu cür şəkildə toplanmış sərbəst enerjidən istifadə edə bilir. Bu xüsusiyyət, işıq olmayan hallarda piqmentlə təchiz edilmiş bitki orqanlarına da aiddir. Beləliklə də, istisnasız olaraq bütün canlı sistemlərin həyat fəaliyyətinin davam etməsi yalnız sərbəst və ya üzvi maddələrdəki kimyəvi enerji vasitəsilə həyata keçə bilər. Lakin həmin enerjidən istifadə etmək üçün, üzvi maddənin molekulları ilk növbədə, mürəkkəb çevrilmələrdən keçməlidir. Belə çevrilmələr nəticəsində spesifik, enerji ilə zəngin birləşmələr əmələ gəlir. Makroerqik rabitələrin yaranması üzvi molekullarda toplanmış bütün enerji miqdarının paylanması prosesi ilə bir vaxtda gedir. Bu baxımdan enerjinin belə paylar formasında toplanması Günəş enerjisinin kvantlanması prosesinə oxşayır. Həmin xüsusiyyət canlı hüceyrədə enerjinin yüksək dərəcədə səmərəli istifadə edilməsi üçün xarakterik haldır və o, təkamül prosesinin ən mühüm nailiyyətlərindən biri hesab olunur. Digər tərəfdən hüceyrənin ən mühüm xassələrindən biri də, onda enerjinin ayrı-ayrı paylarla verilməsinin, müəyyən kimyəvi birləşmələrin ardıcıl olaraq əmələ gəlməsi prosesi ilə əlaqədar olmasıdır. Bu birləşmələr, tənəffüs substratı molekulunun ilk çevrilməsi nəticəsində məhsul kimi əmələ gəlir. Yaranmış belə birləşmələr, protoplazmanın spesifik komponentlərinin sintezi üçün istifadə olunur, ya da hüceyrədə bu cür proseslərin gedişində aktivləşdirici məhsul kimi iştirak edir.

Yuxarıda qeyd edilən həmin mürəkkəb proseslər hüceyrədə çox güclü, həm də yüksək dərəcədə diferensiasiya etmiş oksidləşmə-reduksiya ferment sistemlərinin mövcudluğu sayəsində, həmçinin də,

hüceyrə protoplazmasının və onun komponentlərinin spesifik quruluşu ilə əlaqədardır.

Hüceyrə kimi mürəkkəb sistemdə çoxlu sayda gedən müxtəlif proseslər, yalnız çox dəqiq surətdə tənzimlənmə və hüceyrə elementlərinin bir-birilə sinxron şəkildə qarşılıqlı təsiri şəraitində mümkündür. Belə qarşılıqlı təsir tənəffüs adlandırılan funksiyanın əsasını təşkil edir.

Üzvi maddələrin tədricən parçalanması reaksiyalarında iştirak edən fermentlər, tənəffüs fermentləri adı ilə birləşir. Üzvi maddələrin çevrilməsini həyata keçirən oksidləşmə-reduksiya proseslərinin məcmuu isə tənəffüs adlanır. Tənəffüs prosesini sxematik olaraq aşağıdakı kimi yazmar olar:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6\,H_2O \qquad \Delta G^0 = -686 \text{ kkal/mol}$$

Uzun illərdən bəri idi ki, tənəffüs prosesinin bioloji əhəmiyyətini ancaq üzvi maddələrin çevrilməsi nəticəsində enerjinin ayrılması və onun sonradan müxtəlif proseslərdə istifadə olunması kimi başa düşürdülər. Lakin sonralar bu prosesin biokimyəvi təbiətini və onun enzimatik sistemlərini ətraflı öyrəndikdə məlum oldu ki, bu halda əmələ gələn aralıq məhsullar fəal metabolitlər olub, hüceyrənin mübadilə reaksiyalarında mühüm rol oynayır.

Bitki hüceyrəsi, tənəffüs materialı kimi müxtəlif üzvi maddələrdən: karbohidratlar, zülallar və yağlardan istifadə edə bilir. Lakin həmin maddələrin oksidləşmə-reduksiya proseslərinə məruz qalması çox mürəkkəb katalitik sistemlər kompleksi ilə əlaqədardır.

TƏNƏFFÜS TƏLİMİNİN İNKİŞAF TARİXİNDƏN

Tənəffüs, orqanizmdəki funksiyasına görə universal bir prosesdir. Həmin proses canlı orqanizmlərə xas bir xüsusiyyətdir. Belə ki, nəinki bütöv bir orqanizm, hətta hər hansı orqan, toxuma, hüceyrə belə ömrü boyu tənəffüs edir.

Tənəffüs həyatla əlaqədar bir prosesdir, onun dayanması canlının məhv olmasına səbəb olur. Buna görə də, biologiya elmlərinin ilk inkişaf dövründən başlayaraq tənəffüs probleminə xüsusi diqqət verilir. Tənəffüs haqqında təlimin inkişafa başlaması XVIII əsrin axırlarına aiddir. Həmin dövrdə C.Pristli və A.Lavuazyenin havanın qaz tərkibinə dair apardıqları tədqiqat işləri çox böyük əhəmiyyətə malik idi. Hələ 1674-cü ildə Mayo belə bir fikir irəli sürürdü ki, tənəffüs və

yanma proseslərinin hər ikisi havanın eyni tərkib hissəsinin azalmasına səbəb olur. Lakin bu fikir tezliklə unuduldu. Yalnız 1770-ci ildə A.Lavuazye ilk dəfə canlı toxumaların fasiləsiz olaraq oksigenlə təchiz edilməsinin zəruriliyini qeyd etdi və bununla da bütün canlıların yaşaması üçün oksigenin mühüm əhəmiyyət kəsb etməsi faktını müəyyənləşdirdi. 1777-ci ildə K.Şeyele göstərdi ki, cücərən toxumlar ətraf mühitdən oksigenin azalmasına, karbon qazının isə miqdarca artmasına səbəb olur. 1779-1780-ci illərdə İ.İngenhauz sübut etdi ki, yaşıl bitkilər nəinki təkcə karbon qazını alıb, oksigen vermək, həm də bunun əksinə gedən prosesin – yəni oksigeni udub, karbon qazını buraxmaq qabiliyyətinə də malikdirlər. XVIII əsrin sonu və XIX əsrin başlanğıcında N.Sosyur bir sıra elmi tədqiqat işləri apararaq sübut etdi ki, yaşıl bitkilərdə bir-birinin əksinə iki proses gedir. O, göstərdi ki, bitkilərin yaşıl hissələrində qaranlıqda oksigenin udulması, karbon qazının isə xaric edilməsi prosesi mövcuddur. Bitkinin yaşıl olmayan hissələrində isə, həmin proses qaranlıqda və işıqda da baş verir. N.Sosyurun düzgün olan bu işləri, o zaman tədqiqatçılar tərəfindən kifayət qədər qəbul edilməmişdir. Belə ki, o dövrdə bir çox təbiətşünaslar bitkilərdə tənəffüsün olmasına inanmır və belə güman edirdilər ki, tənəffus ancaq heyvanlara xas olan prosesdir. Hətta 1842-ci ildə Y.Libix sübut etməyə çalışırdı ki, axşamlar yaşıl yarpaqlardan ayrılan karbon qazı, fotosintez prosesində istifadə olunmayan həmin qazın bir hissəsidir və onun tənəffüslə əlaqəsi yoxdur.

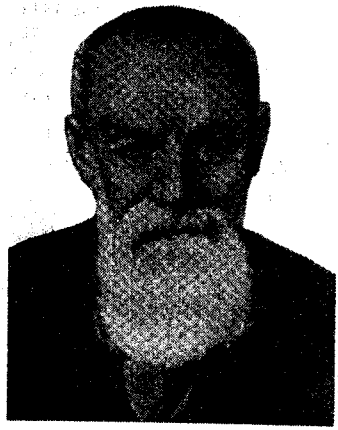
Bitkilərin tənəffüsü sahəsində ilk, həm də samballı tədqiqat işlərinə İ.P.Borodinin işlərini də aid etmək olar. O, özünün «Yaşıl budaqlarda tənəffüsün fizioloji tədqiqi» adlı kitabında (1867) ilk dəfə budaqlarda tənəffüsün intensivliyi ilə işıqda fotosintez zamanı toplanan karbohidratların miqdarı arasında əlaqənin mövcud olmasını sübut etdi.

Tənəffüs problemi ilə K.A.Timiryazyev də çox maraqlanmışdır. O, Libixin bitkilərdə tənəffüsün olmamasına dair baxışlarını kəskin tənqid etmiş və 1880-ci ildə rus təbiətşünaslarının və həkimlərinin VI qurultayındakı çıxışında hazırladığı yeni cihazı dinləyicilərə əyani göstərmişdir. O, həmin cihaz vasitəsilə bitkilərdə tənəffüs prosesini öyrənmiş və onu «atmoskop» adlandırmışdı.

XX əsrin 20-ci illərində tənəffüsün kimyəvi təbiəti və onun enzimatik mexanizmlərinin öyrənilməsi sahəsində mühüm nailiyyətlər əldə edildi.

Tənəffüs prosesinin əsas qanunauyğunluqları əvvəlcə heyvan or-

qanizmləri üçün aydınlaşdırıldı. Sonralar bu qanunauyğunluqların bir çoxu bitki orqanizmi üçün də təsdiq olundu. Lakin məlum oldu ki, özünün katalitik sistemlərinə görə bitkilərdəki tənəffüs prosesi, heyvanlardakına nisbətən daha mürəkkəb şəkildə qurulmuşdur.



A.N. Bax (1857-1946)

Tənəffüsün kimyəvi təbiətini öyrənərkən tədqiqatçıların çoxu belə nəticəyə gəlirdilər ki, tənəffüs substratının oksidləşməsindən ötrü, oksigen fəallaşdırılmalıdır. Belə ki, havanın molekulyar oksigeni o qədər də fəal reaksiyaya girmək qabiliyyətinə malik deyil. Buna görə də o, tənəffüs materialı adlandırılan maddələri bioloji şəraitdə praktiki olaraq oksidləşdirməyə qabil olmur. Belə güman edirdilər ki, bu cür reaksiyalarda iştirak etmək üçün oksigen əvvəlcədən fəallaşdırılmalıdır. Oksigenin fəallaşdırılmasının mexanizminə dair müxtəlif baxışlar və nəzəriyyələr inkişaf etməyə başladı. Bu sahədə A.N.Baxın işləri xüsusilə mühüm rol oynadı. O dövrlərdə fiziki-kimyada əldə edilən məlumatlar əsasında A.N.Bax peroksid nəzəriyyəsini verdi (1897). A.N.Bax fotosintezə oksidləşmə-reduksiya prosesi kimi baxırdı. Onun fikrincə karbon qazındakı karbonun reduksiyası mütləq peroksid quruluşlu aralıq məhsulların əmələ gəlməsi ilə əlaqədar olmalıdır. Belə aralıq məhsul A.N.Bax sxeminə görə H_2CO_4 turşusudur. Həmin turşu karbonat turşusunun parçalanması nəticəsində əmələ gəlir:

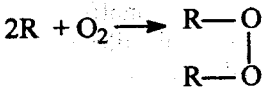
$$3H_2CO_3 \rightarrow CH_2O + 2H_2CO_4$$

Karbonat turşusundan ayrılan CH_2O, CO_2-nin reduksiya məhsulu olub, suyun hidrogeni vasitəsilə əmələ gəlir. Digər tərəfdən H_2CO_4 turşusu davamsız olduğundan karbon qazına və hidrogenperoksidə parçalanır.

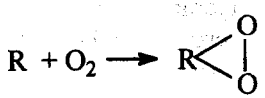
$$2H_2CO_4 \rightarrow 2CO_2 + 2H_2O_2$$

Reaksiya zamanı əmələ gələn H_2O_2 katalitik yolla suya və mole-

kulyar oksigenə parçalanır ki, bu da fotosintezdəki oksigendən ibarət olur. Lakin həmin təsəvvürlərin əksinə olaraq A.N.Bax, fotosintezdəki oksigenin su mənşəli olması fikrini irəli sürmüşdür. Bu fikir, təxminən 50 ildən sonra izotop üsulu ilə təsdiq olundu. A.N.Baxa görə peroksidlər aşağıdakı sxem üzrə əmələ gəlir:



və ya



Peroksidlər əmələ gələrkən O_2-nin molekulunda atomları saxlayan rabitələrdən yalnız biri qırılır. A.N.Baxın fikrincə bu cür proses molekulun tamamilə atomlara parçalanması prosesinə nisbətən energetik cəhətdən daha çox faydalı, yaxud ehtimal olandır.

Əmələ gəlmiş peroksidlər isə fəallaşmış oksigenin mənbəyi hecab edilir. Fəallaşmış oksigenin hesabına çətin oksidləşən maddələr oksidləşmə prosesinə məruz qalır. Bu prosesi aşağıdakı kimi göstərmək olar: məsələn, A – asan, B isə çətin oksidləşən maddədir. Belə halda reaksiyanın ilk mərhələsi aşağıdakı kimi gedəcəkdir:

$$A + O_2 \rightarrow AO_2$$

Reaksiyanın sonrakı mərhələsində fəallaşmış peroksid oksigeninin hesabına B maddəsinin oksidləşməsi baş verir:

$$AO_2 + B \rightarrow AO + BO$$

→AO-nun oksigeni hesabına B maddəsinin ikinci molekulu da oksidləşə bilər:

$$AO + B \rightarrow A + BO$$

Beləliklə də, ümumi reaksiya:

$$A + O_2 + 2B \rightarrow A + 2BO$$

şəklində yazıla bilər.

A.N.Bax nəzəriyyəsinə görə, üzvi maddənin oksidləşməsinin ikinci yolu hidrogenin əvvəlcədən substratdan ayrılması və onun fəallaşması hesab olunur. Bu proses müvafiq ferment sistemi tərəfindən həyata keçirilir və burada hidrogenin akseptorları da iştirak edir. Akseptor rolunu dönən oksidləşmə reduksiya reaksiyalarını aparan oksidləşmiş birləşmələr oynaya bilər.

Substratın hidrogeni oksidləşərkən (oksigenlə) hidrogen-peroksid əmələ gəlir və onun oksigeni də hüceyrədə müxtəlif birləşmələrin oksidləşməsində istifadə olunur. Peroksidin oksigeni hesabına fəallaşmış oksidləşmə prosesi spesifik ferment olan peroksidazaların iştirakı ilə baş verir. A.N.Bax, bu fermenti, bitki hüceyrəsində oksidləşmə sisteminin ən mühüm komponenti hesab edirdi. Beləliklə də, A.N.Bax nəzəriyyəsinə görə tənəffüs prosesində çətin oksidləşən birləşmələrin bioloji şəraitdə oksidləşməsi aşağıdakı katalitik sistemlər vasitəsilə yerinə yetirilir: 1) molekulyar oksigeni fəallaşdıran fermentlər – oksidazalar; 2) oksigenazalar – doymamış üzvi birləşmələr olub, molekulyar oksigenlə öz-özünə oksidləşmə zamanı davamsız peroksidlər verir; 3) peroksidazalar – fəallaşmış peroksid oksigeni hesabına oksidləşmə proseslərini həyata keçirir.

V.İ.Palladinin tənəffüs nəzəriyyəsi

V.İ.Palladin çox yaxşı bilirdi ki, tənəffüs hüceyrənin həyat fəaliyyətinin ən mühüm amillərinin toplandığı mərkəzi prosesdir. Buna görə də, V.İ.Palladin və onun məktəbi tənəffüs prosesinə xüsusi diqqət yetirmişlər. Onlar tənəffüsdə oksigenin rolunu, prosesin substratlarını (xüsusilə, şəkərlərin əhəmiyyəti haqqında), ehtiyat zülallarla, protoplazma zülalının müxtəlif cür istifadə edilməsini, fiziki və kimyəvi amillərin, o cümlədən, zəhərlərin təsirini, tənəffüslə qıcqırma arasındakı əlaqəni və s. məsələləri tədqiq etmişlər. Normal və etiolə edilmiş yarpaqların fizioloji xüsusiyyətlərinin tədqiqi, V.İ.Palladinə ilk dəfə yaşıl piqmentlərin sintezində şəkərlərin əhəmiyyətini təcrübi olaraq sübut etmək imkanı verdi. Bu təcrübələrdə yarpaqların yaşıllaşmasında oksigenli tənəffüsün mühüm rol oynaması faktı müəyyən edildi.

Tənəffüs prosesinin mürəkkəb kimyəvi kompleksini aydınlaşdırmaq üçün V.İ.Palladin orijinal metoddan – toxumaların dondurulmasından istifadə etdi. O, həmin üsuldan geniş istifadə etməklə tənəffüs sisteminin ayrı-ayrı mərhələlərini bir-birindən ayıra bilmiş canlı və ölmüş toxumalardakı fermentlərin təsiri arasındakı fərqi müəyyənləşdirmişdir. Alınan nəticələrə əsasən V.İ.Palladin, tənəffüsün çoxaktlı bir proses olması, həmin prosesdə fermentlərin bir-birilə koordinasiyası (əlaqəsi) və uyğunlaşması fikrini irəli sürdü.

V.İ.Palladin apardığı tədqiqatlardan alınan nəticələri A.N.Baxın nəzəriyyəsi ilə müqayisə edib belə bir fikrə gəldi ki, bitki hüceyrəsinin tənəffüsü ancaq onda dönən oksidləşmə-reduksiyaya qabil olan spe-

sifik birləşmələr olduqda həyata keçə bilər. O, belə birləşmələri tənəffüs xromogenləri adlandırmışdır. V.İ.Palladinə görə, bu birləşmələr oksidləşmə prosesinin aralıq katalizatorları rolunu oynayır. Bunların iştirakı ilə substratın hidrogeni fəallaşmış molekulyar, yaxud peroksid hidrogeninə verilir.

V.İ.Palladin anaerob şəraitdə apardığı bir sıra təcrübələrlə müəyyən etdi ki, oksigen olmadıqda rəngli xromogenlər – piqmentlər rəngsizləşir. Oksigenin iştirakı zamanı isə yenidən rəng qazanır. Bununla da V.İ.Palladin belə nəticəyə gəldi ki, tənəffüs xromogenlərinin canlı hüceyrədə oksidləşmə-reduksiya çevrilmələri onlara hidrogeni birləşdirmək, yaxud qoparmaq yolu ilə həyata keçirilə bilər.

V.İ.Palladinin tənəffüs nəzəriyyəsinin əsas mahiyyəti aşağıdakı kimi yazılır:

$$1.\ C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12R \rightarrow 6CO_2 + 12RH_2$$
$$2.\ 12RH_2 + 6O_2 \rightarrow 12R + 12H_2O$$
$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 686\ \text{kkal/mol}$$

burada: R – tənəffüs piqmentini, RH – tənəffüs xromogenini yəni reduksiya olunmuş piqmenti göstərir.

Bu sxemə görə, xromogenlər oksidləşərək piqmentlərə, bunlar isə yenidən reduksiya olunaraq xromogenlərə çevrilir. Belə də, tənəffüs xromogenləri hüceyrədə oksigenin, piqmentləri isə hidrogenin akseptoru rolunu oynayır.

V.İ.Palladin tənəffüs xromogenlərinə fenolları aid edirdi, lakin belə funksiyanı başqa birləşmələrin də yerinə yetirməsini inkar etmirdi.

V.İ.Palladin nəzəriyyəsinin əsas cəhətlərindən biri də, canlı hüceyrənin tənəffüsü prosesində suyun mütləq komponent kimi iştirakıdır. Burada su, hidrogenin donoru rolunu oynayır. Suyun hidrogeni hesabına piqment xromogenə reduksiya olunur. Bununla da, tənəffüs prosesində havanın oksigeni hesabına, nəinki substratın hidrogeni, həm də suyun hidrogeni oksidləşir.

1955-ci ildə A.L.Kursanov və əməkdaşları təcrübələrdə ^{18}O izotopundan istifadə etməklə havanın molekulyar oksigeninin canlı hüceyrələrdə, doğrudan da, suyun əmələ gəlməsində iştirak etməsini müəyyən etdilər.

Tənəffüs prosesində suyun son dərəcədə böyük rol oynadığını göstərərək V.İ.Palladin qeyd edirdi ki, suyun hər hansı digər həlledici ilə azacıq əvəz edilməsi, tənəffüsü ya kəskin zəiflədir və ya tamamilə

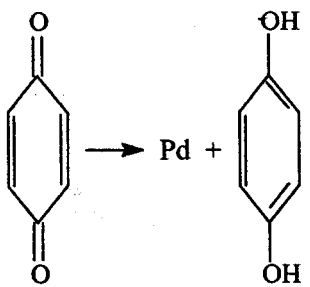
dayandırır. Buna görə də V.İ.Palladin tənəffüs prosesində suyun istifadə olunması, daha doğrusu, onun oksigenindən qlükozanın karbonunun oksidləşməsi üçün istifadə edilməsi fikrini irəli sürürdü. V.İ.Palladin tərəfindən əsaslandırılmış dehidrogenləşmə nəzəriyyəsi sonralar X.Viland tərəfindən daha da inkişaf etdirildi.

O.Varburq və X.Vilandın tənəffüs nəzəriyyələri

Tənəffüs haqqında X.Viland nəzəriyyəsinin əsas ideyası V.İ.Palladinin bioloji oksidləşmə prosesində tənəffüs substratının dehidrogenləşməsi fikrinə uyğun gəlir. X.Vilanda görə tənəffüs aktında fəallaşmış hidrogen vasitəsilə molekulyar oksigenin reduksiyası baş verir. Apardığı tədqiqatlara əsasən X.Viland belə bir nəticəyə gəlirdi ki, oksidləşmənin bəzi növləri oksigenin iştirakı olmadan anaerob yolla da gedə bilər, məsələn, asetaldehidin etil spirtindən əmələ gəlməsi reaksiyasını göstərmək olar.

$$1.\ CH_3 \cdot CH_2OH + Pd \rightarrow CH_3 \cdot COH + PdH_2$$

və ya

2. PdH_2 +  Pd +

X. Vilandın tədqiqatlarının çox böyük prinsipial əhəmiyyəti vardır. Belə ki, o, bəzi üzvi maddələrin oksidləşməsi üçün oksigenin lazım olmamasını təcrübə ilə sübut etdi və öyrəndi ki, həmin proses üçün hidrogenin substratdan qoparılması kifayətdir.

X. Vilandın işlərinin mühüm cəhətlərindən biri də oksidləşmədə suyun rolunun aydınlaşdırılmasıdır. O, belə hesab edirdi ki, aldehidlərdən turşuların əmələ gəlməsi, reaksiyada iştirak edən suyun oksigeni hesabına həyata keçirilir:

$$1.\ CH_3 \cdot COH + H_2O \rightarrow CH_3 — CH(OH)_2$$
$$2.\ CH_3 \cdot CH(OH)_2 \rightarrow CH_3 — COOH + 2H^+$$

Aldehidlərdən turşuların əmələ gəlməsi başqa yolla da ola bilər – yəni həm spirt, həm də turşu alınar (Kanisarro reaksiyası).

$$2CH_3 \cdot COH + H_2O \rightarrow CH_3 \cdot CH_2OH + CH_3 \cdot COOH$$

X.Viland tənəffüs prosesində oksigenin fəallaşmasının rolunu inkar edərək, oksidləşmə reaksiyaları üçün ancaq hidrogenin qoparılmasını – yəni dehidrogenləşməni əsas götürürdü. O, bu baxımdan O.Varburqun nöqteyi-nəzərinin ziddinə getmişdir. O.Varburqa görə, oksidləşmə prosesində əsas mərhələ oksigenin fəallaşmasıdır ki, bunsuz üzvi maddənin havanın molekulyar oksigeni ilə oksidləşməsi qətiyyən mümkün deyildir. O, ilk dəfə olaraq tənəffüs prosesində dəmirin çox mühüm rol oynadığını aşkar etdi və sübut etdi ki, avtooksidləşmə üçün dəmir əsas komponentdir, onsuz bu proses mümkün deyil.

O.Varburq nəzəriyyəsinin avtooksidləşməyə aid olan tərəfi oksidləşən maddənin daxili energetik vəziyyətini nəzərə almırdı və beləliklə də, təcrübədə təsdiq olunmadı. Müəyyən edildi ki, öz-özünə oksidləşməyə tərkibində doymamış valenti olan atomlar məruz qala bilər. Bu cür doymamış valentin yerinə oksigen birləşir və beləliklə də, peroksidlər əmələ gəlir. Oksidləşmənin sonrakı mərhələsi isə Bax nəzəriyyəsindəki kimi gedir. Sonralar O.Varburq özü də, dəmirin oksidləşmə üçün yeganə səbəb olmadığını etiraf etmişdir.

Maya göbələklərində tənəffüsü öyrənərkən O.Varburq sarı oksidləşmə fermenti kimi adlandırılan fermenti (flavin) kəşf etdi. Həmin fermentin katalitik sistemində dəmir yoxdur. Oksigen birbaşa substrata deyil, tərkibində metal olmayan fermentə birləşir. Beləliklə də, Viland və Varburq arasında fikir ayrılığı XX əsrin 20-ci illərində geniş mübahisələrə səbəb oldu ki, bu da tənəffüs prosesinin mexanizminə və kimyasına dair təcrübələrin çox böyük miqyasda aparılmasına imkan verdi.

Tənəffüs və qıcqırma arasında qarşılıqlı əlaqə E.Pflüger və V.Pfefferin işləri. S.P.Kostıçevin tənəffüs və qıcqırmanın genetik əlaqəsi haqqındakı nəzəriyyəsi

XIX əsrin əvvəllərində N.Sosyur tərəfindən aparılan müşahidələr və təcrübə işləri tənəffüs haqqında təlimin inkişafında mühüm rol oynadı. O, göstərdi ki, yaşıl bitkilər CO_2-ni nəinki adi atmosferdə olduqda, habelə, oksigendən məhrum olmuş mühitdə də ayırmaq qabiliyyətinə malikdir. Bu məsələ, daha ətraflı şəkildə Lui Paster tərəfin-

dən öyrənilmişdir. L.Paster müəyyən etdi ki, anaerob şəraitdə yerləşən yaşıl bitki toxumaları nəinki CO_2 ayırmağa, həm də spirt və başqa məhsullar əmələ gətirməyə də qabildir. Həmin məhsullar spirt qıcqırmasının adi məhsullarından ibarətdir.

L.Pasterin o zaman apardığı işlər, E.Pflügerin müşahidələri ilə bir vaxta düşürdü. L.Pflüger göstərirdi ki, oksigendən məhrum olmuş qurbağa, tənəffüsünü davam etdirir və müəyyən müddətə qədər diri qalır. L.Pflüger həmin dövrdə qurbağanın ayırdığı CO_2-yə oksigenin hesabına üzvi molekulların parçalanması məhsulu kimi baxırdı. Bununla əlaqədar olaraq Pflüger bu prosesi «intramolekulyar» tənəffüs adlandırmışdır. Sonralar S.P.Kostıçev həmin prosesi intramolekulyar əvəzinə anaerob tənəffüs adlandırmağı təklif etdi.

L.Pflüger ilk dəfə olaraq belə güman edirdi ki, heyvanlarda intramolekulyar tənəffüs normal oksigenli tənəffüsün başlanğıc mərhələsindən ibarətdir. Tənəffüsün ilk mərhələsinin mahiyyətini o, havanın oksigeninin iştirakı olmadan tənəffüs substratınının asan oksidləşən birləşmələrə parçalanması kimi izah edirdi. L.Pflügerə görə tənəffüsün ikinci mərhələsində anaerob yolla əmələ gələn spirt havanın oksigeni vasitəsilə son məhsullara: CO_2 və H_2O-ya qədər oksidləşir. L.Pflüger tərəfindən irəli sürülən belə nəzəri fikir V.Pfeffer tərəfindən qəbul olunmuş və ali bitkilərə də aid edilmişdir. V.Pfeffer də spirtə bitkilərdəki normal, oksigenli tənəffüsün aralıq məhsulu kimi baxırdı və onu qıcqırma ilə əlaqələndirirdi. O, öz fikrini mukor göbələkləri üzərində apardığı müşahidələrlə əsaslandırırdı. V.Pfeffer müəyyən etdi ki, adi şəraitdə normal, oksigenli tənəffüsə malik olan mukor göbələklərini şəkər məhlulуna keçirdikdə onlarda adi, maya göbələklərindəki kimi, spirt qıcqırması müşahidə olunur.

Tənəffüslə qıcqırma arasındakı son əlaqə Palladin və Kostıçevin də təcrübələrində nəzərə çarpırdı. Onlar göstərirdilər ki, cücərən toxumlarda və zoğların böyümə nöqtələrində spirt nəinki anaerob şəraitdə, həm də aerob şəraitdə də əmələ gəlir. Sonralar bu təcrübələr alma və digər ətli meyvə və orqanlarla da aparılaraq tamamilə təsdiq edildi. Lakin bu faktların heç biri normal, oksigenli tənəffüslə qıcqırma arasındakı əsl qarşılıqlı əlaqəni, həmçinin də, hər iki prosesin – ali bitkilərdə oksigensiz şəraitdə gedən proseslə, maya göbələklərindəki spirt qıcqırmasının – oxşar olması məsələsini həll edə bilmədi. Belə məsələlərin həll edilməsində S.P.Kostıçev tərəfindən irəli sürülən, tənəffüslə qıcqırma arasında genetik əlaqə nəzəriyyəsi mühüm rol oynadı. Kostıçev tənəffüslə qıcqırma arasındakı əlaqənin öyrənilməsi sahəsində ilk tədqiqatçılardan biri hesab olunur. Doğru-

dur, Kostıçevə qədər bu məsələ Pfeffer və Pflüger tərəfindən göstərilmişdir. Lakin Kostıçevə qədər bu ideya kifayət qədər təcrübi materiallarla əsaslandırılmamışdır. Bundan başqa, həmin məsələ barəsində Pflüger və Pfeffer tərəfindən irəli sürülən bəzi fikirlər yanlış idi. Belə ki, Kostıçev, hər şeydən əvvəl, müəyyən etdi ki, spirt Pflüger və Pfefferin dediyi kimi oksigenli tənəffüsdə aralıq məhsul kimi asanlıqla oksidləşən məhsul deyildir, əksinə o, şəkərlərə nisbətən çətinliklə oksidləşir. Bu işlər, tənəffüs prosesinə spirt qıcqırmasının davamı kimi baxan fərziyyələrə zidd idi.

Kostıçev tərəfindən hazırlanmış nəzəriyyə aşağıdakı sxemlə göstərilə bilər.

$C_6H_{12}O_6$ (şəkər)

↓

aralıq məhsullar

↓ ↓

qıcqırma tənəffüs

$(2CO_2 + 2C_2H_5OH)$ $(6CO_2 + 6H_2O)$

Bu nəzəriyyəyə görə iki fizioloji funksiya: tənəffüs və qıcqırma nəinki əlaqələri olmayan prosesdir, əksinə onlar bir-birilə əlaqədardır. Tənəffüs substratının (şəkərlərin) çevrilməsinin ilk mərhələsi həm tənəffüs, həm də qıcqırma üçün ümumidir. Ardıcıl çevrilmələr nəticəsində əmələ gələn aralıq məhsullar da hər iki proses üçün ümumi hesab olunur. Bu iki proses bir-birindən, şəkərlərin parçalanması müəyyən mərhələyə çatdıqdan sonra ayrılır. Tənəffüslə qıcqırmanın bir-birindən fərqlənməsi aralıq məhsulların sonradan çevrilməsinin xarakterindən asılıdır. Tənəffüs zamanı CO_2 və H_2O, qıcqırmada isə (anaerob şəraitdə) CO_2 və spirt əmələ gəlir. Beləliklə də, tənəffüs və qıcqırma üçün ümumi olan ilk mərhələdir ki, burada da heksoza molekullarının fəallaşması və onun sonradan daha asan oksidləşən birləşmələrə çevrilməsi baş verir. Heksozaların parçalanma məhsullarının sonrakı çevrilmələri, onların həyata keçirildiyi şəraitdən asılıdır. Bununla əlaqədar olaraq, birinci mərhələyə bir növ hazırlıq mərhələsi kimi baxmaq olar.

Kostıçev tərəfindən tənəffüs və qıcqırma arasındakı genetik əlaqəyə dair irəli sürülmüş nəzəriyyə çoxlu sayda təcrübələrlə sübut olundu və hazırda hamı tərəfindən qəbul olunmuşdur. Bu nəzəriyyənin düzgünlüyü Kostıçev və ondan sonra gələn müəlliflər tərəfindən müəyyən edilən aşağıdakı faktlarla təsdiq oluna bilər.

1. Hər şeydən əvvəl, yaşıl bitkilərin toxumalarında, maya göbə-

ləklərində spirt qıcqırması zamanı müşahidə edilən bütün aralıq məhsullar tapılmışdır.

2. Ali bitkilərin toxumalarında tənəffüsün, onların qısa müddətdə oksigensiz şəraitdə qalmasından sonra güclənməsi şübhəsiz ki, anaerob parçalanma nəticəsində məhsulların toplanması ilə əlaqədardır və həmin məhsullar sonradan, toxumalar adi atmosferə keçirildikdə istifadə olunur. Kostıçev göstərirdi ki, əgər bu halda tənəffüsün güclənməsi müşahidə olunmursa, onda alınan effekt anaerob parçalanma məhsullarının yaşıl hüceyrəyə zəhərli təsirilə əlaqədardır.

3. Əvvəlcədən maya göbələkləri vasitəsilə qıcqırdılmış şəkər məhluluna keçirilmiş bitki toxumalarında tənəffüsün fəallaşması. Belə təcrübələr ilk dəfə Kostıçev tərəfindən buğda cücərtiləri ilə aparılmışdır. Sonradan bu cür effekt başqa tədqiqatçılar tərəfindən cavan bitki toxumalarını piroüzüm turşusu ilə qidalandırmaqla da müşahidə edildi. Məlumdur ki, piroüzüm turşusu şəkərlərin anaerob yolla parçalanmasının ən tipik məhsullarından biridir.

4. Tənəffüs və qıcqırma prosesləri arasında əlaqə, həm də o faktdan irəli gəlir ki, bitkilərdə şəkərlərin çevrilməsini və onlardan spirt qıcqırması prosesində əmələ gələn bütün aralıq məhsulları kataliz edən fermentlər aşkar edilmişdir. Yaşıl bitkilərdə-şəkərlərin anaerob yolla parçalanmasını həyata keçirən ferment kompleksi Kostıçevin işlərindən sonra müəyyən edilmişdir. Hazırda aydın olmuşdur ki, elə bir ali bitki yoxdur ki, o ətraf mühitdən oksigeni kənar etdikdə CO_2 ayırmağa qabil olmasın.

5. Ali bitkilərin toxumalarının oksigenli tənəffüsü, bir qayda olaraq, az da olsa spirt toplanması ilə müşayiət olunmur. Lakin bir sıra ehtiyat orqanlar, sukkulent bitkilərin toxumaları və s. istisna təşkil edir. Bu onunla izah edilir ki, aerob şəraitdə tənəffüsün anaerob fazası dərhal sonrakı çevrilmələrə məruz qalır. Belə çevrilmələr oksigenin bilavasitə iştirakı ilə gedir. Bu fikrin xeyrinə olan faktlardan biri də odur ki, ali bitkilərin toxumaları kifayət qədər oksigen olduqda tənəffüs substratı kimi spirtdən, asetaldehiddən istifadə edə bilir. Qeyd etmək lazımdır ki, bitki toxumalarında spirtin oksidləşməsi şəkərlərə nisbətən xeyli yavaş gedir.

6. Kostıçev nəzəriyyəsinin düzgünlüyü sonralar müxtəlif tənəffüs zəhərləri ilə aparılan təcrübələrlə də təsdiq olundu. Tədqiqatlar göstərdi ki, eyni ingibitor (məsələn, Lundeqardın işlərində monoyodsirkə turşusu, natrium-fluorid) əksər hallarda həm qıcqırmanı, həm də aerob tənəffüsü dayandırır. Aerob şəraitdə ingibitorun təsiri bir qədər zəif olur. Həmin effekt sərbəst oksigenin ingibitora təsiri ilə

izah edilir.

7. Kostıçev belə hesab edirdi ki, karbohidratların tənəffüs və ya qıcqırmaya sərf olunması üçün dönüş nöqtəsi qıcqırma prosesinin aralıq məhsullarından biri – sirkə aldehidi və ya piroüzüm turşusudur. Hazırda müəyyən edilmişdir ki, piroüzüm turşusu, aerob tənəffüslə qıcqırmanın ayrıldığı nöqtədə yerləşən aralıq məhsuldur.

Fermentlərin rolu və kimyasının öyrənilməsində O.Varburqun xidmətləri böyükdür. Varburq tərkibində metal olan fermentlərin tənəffüsdə rolunun öyrənilməsi sahəsinin pioneri hesab olunur. Bu problem, ümumiyyətlə, metalların katalitik rolunun tədqiqi sahəsində, bütövlükdə isə enzimologiyada yeni dövrün başlanğıcını qoydu.

Tənəffüs prosesinin kimyasının və tənəffüs substratının çevrilməsi yolları sahəsində Q.Krebsin xidmətləri təqdirəlayiqdir. O, tənəffüs substratının aerob çevrilməsinin sxemini hazırlamış və bu sxem hazırda hamı tərəfindən qəbul olunub, ədəbiyyatda Krebs tsikli, yaxud üçkarbonlu turşular tsikli kimi məlumdur. Ümumiyyətlə, tənəffüs prosesinin öyrənilməsi sahəsində bir sıra alimlərin, o cümlədən, V.Ceymisin, A.Sent-Diyerdinin, E.Fişerin və b.-nın böyük xidmətləri olmuşdur.

OKSİDLƏŞMƏ-REDUKSİYA PROSESLƏRİNİN MEXANİZMİ HAQQINDA MÜASİR TƏSƏVVÜRLƏR

Tənəffüs prosesində müxtəlif üzvi birləşmələrin: karbohidratların, zülalların, yağların və s. oksidləşmə-reduksiya çevrilmələrinin mürəkkəb dövrəsi vardır.

Hər hansı birləşmənin oksidləşməsi dedikdə həmin birləşmədən elektronun və ya elektronla birlikdə hidrogenin də qoparılması, reduksiya dedikdə isə, həmin birləşməyə elektronun (hidrogenin) birləşdirilməsi başa düşülür.

Canlı hüceyrədə oksidləşmə və reduksiya prosesləri qanunauyğun şəkildə əlaqədardır və aşağıdakı yollardan hər hansı birində baş verə bilər:

1. Oksigenin bilavasitə maddəyə birləşməsi, məsələn, suyun əmələ gəlməsi prosesi:

$$2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O,$$

burada hidrogen öz elektronlarını oksigenə verərək oksidləşir, oksigen isə elektronları özünə birləşdirərək reduksiya olunur.

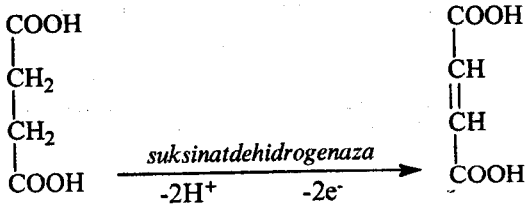
2. Elektronun verilməsi çox hallarda oksigenin iştirakı olmadan

da baş verir, məsələn, dəmir-3 oksidin, dəmir-2 oksiddən əmələ gəlməsi:

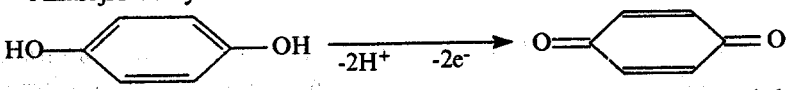
$$Fe^{2+} + e^- \underset{\text{reduksiya}}{\overset{\text{oksidləşmə}}{\rightleftharpoons}} Fe^{3+} + e^-$$

bu reaksiyada ikivalentli (Fe^{2+}) dəmir elektronların donoru olub, Fe^{3+}-ə qədər oksidləşir. Əks istiqamətdə gedən reaksiyada isə, Fe^{3+} elektronların akseptoru olub, Fe^{2+}-yə qədər reduksiya olunur.

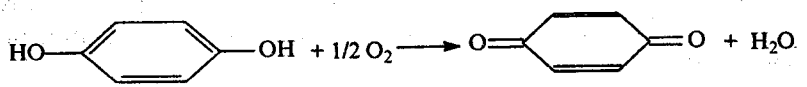
3. Hüceyrədə gedən oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarının bir çoxu nəinki elektronun, həm də hidrogenin də daşınması ilə müşayiət olunur, məsələn, kəhrəba turşusunun fumar turşusuna qədər oksidləşməsi zamanı iki hidrogen və iki elektron qoparılmış olur. Bu halda oksidləşmə substratdan elektronların və hidrogenin qoparılıb bu reaksiyanı kataliz edən fermentə verilməsindən ibarətdir.



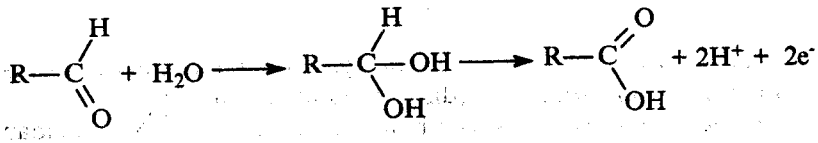
Analoji reaksiyanı hidroxinonun oksidləşməsi üçün də yazmaq olar:



Bu reaksiyanın dayanmadan getməsi üçün akseptor olmalıdır. Bu cür akseptor rolunu oksigen oynaya bilər.



4. Bioloji oksidləşmələrin əksəriyyətində oksidləşməyə məruz qalan maddə əvvəlcə hidratlaşır ki, bununla da, onun oksidləşmə qabiliyyəti (hidrogeni itirmək) kəskin artır.



Hidrogeni itirən maddə hidrogenin donoru, hidrogeni qəbul edən isə hidrogenin akseptoru adlanır.

Oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarının ümumi tənliyini aşağıdakı kimi yazmaq olar.

$$\underset{\text{hidrogen donoru}}{H_2B} + \underset{\text{hidrogen akseptoru}}{A} \xrightarrow{\text{oksidləşmə}} \underset{\text{oksidləşmiş donor}}{B} + \underset{\text{reduksiyaolunmuş akseptor}}{AH_2}$$

Bioloji sistemlərdə yuxarıda göstərilən oksidləşmə yolları bir-birilə sıx əlaqədardır. Beləliklə də, yüksək müsbət potensiala malik olan sistemlər az müsbət potensiallı sistemlər üçün oksidləşdirici və əksinə olduqda isə reduksiyaedici rolunu oynayır.

Canlı bitki hüceyrəsində yüksək müsbət potensiallı komponent oksigendir ki, bunun da sayəsində o, universal oksidləşdirici hecab olunur.

Hüceyrədə elektronların donoru rolunu müxtəlif üzvi birləşmələr oynayır. Lakin elektronlar bu üzvi birləşmələrdən birbaşa oksigenə verilmir, o, mürəkkəb oksidləşmə-reduksiya sistemindən keçərək oksigenə çatır. Oksigenə tərəf getdikçə həmin sistemdəki komponentlərin müsbət potensialı tədricən yüksəlir.

Məlumdur ki, molekulyar oksigen yüksək dərəcədə reaksiyaya girmək qabiliyyətinə malik deyildir və o, bioloji şəraitdə-tənəffüs substratı rolunu oynayan maddələri oksidləşdirə bilmir. Odur ki, bu cür reaksiyaya girmək üçün oksigen əvvəlcədən oksigen fəallaşdırıcıları – oksidazalar vasitəsilə fəallaşdırılır.

Oksidləşən substratdan hidrogenin (elektronların) oksigenə verilməsi üçün hidrogen də spesifik fermentlər – dehidrogenazaların köməyilə fəallaşdırılır. Oksidləşən substratla oksigen arasında elektronların daşınmasında aralıq fermentlər (mediatorlar) iştirak edir.

Substratın hidrogeninin fəallaşmasında əsas rolu piridin və flavin dehidrogenazaları oynayır. Piridin dehidrogenazalarına: trifosfoqliserin-aldehid dehidrogenaza, izositrikodehidrogenaza, α-ketoqlutar turşusunun dehidrogenazası, piroüzüm turşusunun dehidrogenazası və s. bütövlükdə 50-dən yuxarı dehidrogenazalar aid edilir.

Flavin qrupu fermentlərinə isə suksindehidrogenaza, nitratreduktaza və s. aiddir.

Bitkilərdə oksigenin fəallaşmasında əsas rol sitoxromoksidazaya, polifenoloksidazaya, askorbinoksidazaya, peroksidazaya, flavin ok-

sidazalarına və s. məxsusdur.

Dehidrogenaza və oksidazalardan başqa, oksidləşdirici sistem, eyni zamanda, çoxlu sayda və cürbəcür aralıq daşıyıcılara malikdir. Bu birləşmələr kimyəvi tərkibinə görə flavin törəmələrinə aiddir.

Məlumdur ki, dehidrogenazaların əksəriyyəti nəzərdə tutulan ferment üçün spesifik olan zülal molekulu ilə birləşmiş I koferment (NAD) və ya II koferment (NADP)-dən ibarətdir. Hidrogen substratdan dehidrogenazaların kofermenti vasitəsilə qoparılır və sonrakı tənəffüs fermentinə – flavoproteinlərə verilir ki, bunlar da hidrogenin (elektronların) daşıyıcıları rolunu oynayır.

Son zamanlar bitki və heyvan nümunələrində porfirinlə birləşməmiş halda dəmir tapılmışdır. Bu birləşmə qeyri-hemin dəmiri adını almışdır. Qeyri-hemin dəmirinin miqdarı, porfirinlə birləşmiş dəmirinkindən xeyli çoxdur. Müəyyən edilmişdir ki, tərkibində qeyri-hemin dəmiri olan birləşmələr elektronların daşınmasında iştirak edir və elektronnəqliyyat dövrəsində müəyyən yerdə dayanır. Qeyri-hemin dəmirin bir hissəsi suksindehidrogenazanın flavoproteini ilə (F_s), digəri isə NAD-H-dehidrogenazanın flavoproteini ilə (F_d) möhkəm halda birləşmiş olur. Müasir təsəvvürlərə görə, oksidləşmə proseslərinin ən mühüm mexanizmlərindən biri də sərbəst radikalların əmələ gəlməsi və onların iştirakı ilə gedən reaksiyalardır.

Sərbəst radikal reaksiyalarının öyrənilməsi sahəsində rus alimi akademik N.N.Semyonovun işləri mühüm rol oynayır. N.N.Semyonov zəncirvarı reaksiyalar nəzəriyyəsinin yaradıcısıdır. Sərbəst radikalların aşkar edilməsi ilk dəfə 1944-cü ildə elektron paramaqnit rezonansı (EPR) üsulu ilə həyata keçirilmişdir.

Bioloji sistemlərdə EPR üsulu ilə sərbəst radikalların öyrənilməsi, 1954-cu ildə Amerika alimləri Kommoner, Tausend və Paykın tədqiqatları sayəsində mümkün olmuşdur.

Müəyyən edilmişdir ki, nəinki oksidləşmə-reduksiya reaksiyaları, həmçinin də, orqanizmdə olan biokimyəvi reaksiyaların əksəriyyəti sərbəst radikalların iştirakı ilə gedir.

Sərbəst radikallar üçün ən çox səciyyəvi olan reaksiyalardan: əvəzolunma (I), birləşmə və parçalanma (II), izomerləşmə (III) rekombinasiya (IV) və disproporsiyalaşma (V), həmçinin də, polimerləşmə (VI) reaksiyalarını göstərmək olar.

I. $R_1^{\bullet} + R_2 — R_3 \rightarrow R_1 — R_2 R_3^{\bullet}$;

II. $R^{\bullet} + A_1 = A_2 \rightarrow R — A_1 — A_2^{\bullet}$;

III. $CH_3—CH_2—CH_2^{\bullet} \rightarrow CH_3—CH—CH_3$;

IV. $R_1^{\bullet} + R_2^{\bullet} \rightarrow R_1—R_2^{\bullet}$;

V. $2R^{\bullet} —CH_2—CH_2 \rightarrow R^{\bullet}—CH=CH_2 + R^{\bullet}—CH_2—CH_3$;

VI. $R^{\bullet} + A_1 = A_2 \rightarrow RA_1 - A_2^{\bullet}$; $RA_1 - A_2^{\bullet} + A_3 = A_4 - RA_1 - A_2^{\bullet} - A_3 - A_4$

Bitki və heyvan toxumalarında sərbəst radikalların EPR üsulu ilə təyin olunması, onlarda çoxlu miqdarda suyun olması üzündən xeyli çətinləşir. Toxumanın bioloji tamlığını pozmadan onda sərbəst radikal reaksiyalarını digər metodlarla da, məsələn, xemilüminesensiya üsulu ilə də öyrənmək mümkündur.

TƏNƏFFÜSÜN FERMENT SİSTEMLƏRİ

Hüceyrənin həyat fəaliyyəti üçün lazım olan enerji mənbəyi onun mənimsədiyi qida maddələridir. Bu maddələrin oksidləşmə-reduksiya reaksiyaları nəticəsində parçalanması, həm aralıq metabolitlərin, həm də enerjinin əmələ gəlməsinə səbəb olur.

Canlı orqanizmdə bütün reaksiyalar kifayət qədər sürətlə getmir. Lakin spesifik bioloji katalizatorların – fermentlərin iştirakı ilə onların sürəti kəskin arta bilir. Hazırda 1000-dən çox ferment məlumdur, onların təsnifatı təsir xarakteri ilə müəyyən edilir. Bütün fermentləri aşağıdakı 6 əsas sinfə bölürlər:

1. **Oksidoreduktazalar** (oksidləşdirici-reduksyaedici fermentlər). Bu sinfə aid olan fermentlər sistemdə oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarını kataliz edir.

2. **Transferazalar**. Bu fermentlər bütöv atom qruplarının (fosfor turşusu qalığı, amin turşuları qalığı, amin və metil qruplarını və s.) bir birləşmədən digərinə daşınmasını kataliz edə bilir.

3. **Hidrolazalar.** Böyük ferment qrupu olub, müxtəlif mürəkkəb (polimer) üzvi birləşmələrin suyun iştirakı ilə daha sadə birləşmələrə çevrilməsini həyata keçirir. Maddələrin bu cür parçalanması hidroliz adlanır.

4. **Liazalar.** Hər hansı qrupun substratdan qeyri-hidrolitik yolla ayrılmasını kataliz edən fermentlərdir. Bu halda sistemdə ya ikiqat rabitələr əmələ gəlir və yaxud ayrılan qrup ikiqat rabitəyə birləşir.

5. **İzomerazalar.** Bu qrupun fermentləri üzvi maddələrin öz izomerlərinə çevrilməsini kataliz edir.

6. **Liqazalar** (sintetazalar). ATP və digər nukleozidfosfatlardakı

pirofosfat rabitələrinin qırılması ilə əlaqədar olaraq iki molekulun birləşməsini kataliz edən fermentlərdir.

Tənəffüs substratının oksidləşmə-reduksiya çevrilmələrini kataliz edən fermentləri təsir xarakterinə görə dörd qrupa bölmək olar.

1) Hidrogeni fəallaşdıranlar (dehidrogenazalar);

2) Oksigeni fəallaşdıranlar (oksidazalar);

3) Hidrogenin (elektronların) aralıq daşıyıcıları rolunu oynayan fermentlər;

4) Köməkçi fermentlər.

Tənəffüs substratının fermentativ yolla oksidləşmə-reduksiya çevrilmələri substratın əvvəlcədən hazırlanmasını tələb edir. Bu cür hazırlıq substrat molekulunun kimyəvi ətalətini aradan qaldırmaq məqsədini güdür. Substratın əvvəlcədən hazırlanması bütöv bir ferment kompleksi tərəfindən həyata keçirilir. Bu kompleks köməkçi fermentlər qrupuna aid edilə bilər. Əvvəlcədən hazırlanmamış substratın, kimyəvi çevrilməsi ya heç baş vermir, ya da olduqca yavaş sürətlə həyata keçirilir.

Bitkilərdə tənəffüslə əlaqədar olan ferment kompleksləri olduqca mürəkkəb və çoxdur. Hüceyrədə hər hansı funksiya bir neçə müxtəlif təbiətli ferment tərəfindən müxtəlif mexanizm üzrə yerinə yetirilir. Bu cür çoxluluq (multipletlik) prinsipi, bitkilərdə tənəffüsün bu və ya digər amilin təsirindən dərhal dəyişilməsini və uyğunlaşmasını təmin edir.

Ferment sistemlərinin heterogenliyi, təkcə onların çoxluğu ilə deyil, həm də fermentin müxtəlif molekulyar formalarının (izofermentlərin) olması ilə də müəyyən edilir. İzoferment termini ilk dəfə 1959-cu ildə Markart və Müller tərəfindən işlədilmişdir. İzoferment dedikdə, eyni bioloji növdə rast gəlinən, eyni tipli reaksiyanı kataliz edən, lakin bir sıra fiziki-kimyəvi xassəsinə görə fərqlənən zülallar nəzərdə tutulur. Müxtəlif izofermentlər, koferment və substrat spesifiklyinə, hüceyrədaxili yerləşməsinə, temperatur və pH optimumuna və s-yə görə bir-birindən fərqlənir.

Fermentlərin ümumi xassələri

Məlumdur ki, orqanizmdən kənarda (in vitro) şəkər molekulunu su və karbon qazına qədər parçalamaq üçün onu yandırmaq lazım gəlir. Lakin orqanizmdə (in vivo) şəkərlərin belə çevrilmələri kifayət qədər alçaq temperaturda həyata keçirilir. Bu hal, orqanizmdə zülal təbiətli katalizatorların – fermentlərin olması ilə əlaqədardır. Fer-

mentlər, orqanizmdə gedən reaksiyaların sürətini on və yüz dəfələrlə artırır.

Kimyəvi reaksiyaların sürəti molekulların bir-birilə toqquşması tezliyindən asılıdır. Odur ki, sistemdə molekulların toqquşması tezliyini artıran amillərə, reaksiyada iştirak edən maddələrin qatılığını və temperaturu aid edirlər. Bununla belə kimyəvi reaksiyaların sürətini müəyyən edən amilləri öyrənərkən aydın olur ki, burada maddələrin qatılığı və temperaturdan başqa, digər amillər də mühüm rol oynayır. Müəyyən edilmişdir ki, bir sıra reaksiyalarda molekulların toqquşması sayı reaksiyanı aparan molekulların sayından xeyli çox olur. Bu onu göstərir ki, reaksiyanın həyata keçirilməsi, molekulların toqquşmasının ümumi miqdarı ilə deyil, reaksiyada iştirak edən «aktiv molekulların» miqdarı ilə təyin olunur.

Beləliklə, katalizatorların (fermentlərin) reaksiyada iştirakı, birbirilə qarşılıqlı təsirdə olan molekulların (A, B, C və s.) aktivləşmə enerjisinin azalmasına səbəb olur.

Qeyd etmək lazımdır ki, qeyri-üzvi katalizatorlarla, bioloji katalizatorlar – fermentlər arasında bir sıra prinsipial və mühüm fərqlər vardır:

1. Fermentin katalitik fəallığı, qeyri-üzvi katalizatorların fəallığından xeyli çox olur.

2. Fermentin katalitik təsirinin digər mühüm xüsusiyyəti onun çox ciddi şəkildə spesifikliyidir.

3. Fermentləri, qeyri-üzvi katalizatorlardan fərqləndirən üçüncü xüsusiyyət, onların yüksək dərəcədə labilliyidir (mütəhərrikliyidir). Məhz buna görə də, fermentlərin xassələri pH, temperatur, O_2 və s. amillərin təsirindən asanlıqla dəyişilə bilir.

Müəyyən edilmişdir ki, hər bir fermentin tərkibində mütləq komponent kimi zülal vardır və o, həmin fermentin spesifikliyini təyin edir. Hazırda fermentləri iki böyük sinfə bölürlər:

1. Katalitik xassəyə malik, tərkibi isə yalnız zülaldan ibarət olan fermentlər – birkomponentli fermentlər.

2. İkikomponentli fermentlər. Komponentlərdən biri zülal; digəri isə qeyri-zülal – prostetik qrupdan ibarətdir.

Çoxlu miqdarda aparılan tədqiqatlar göstərir ki, fermentin zülal komponentindəki funksional qruplar: karbonil, asparagin və qlütamin turşuları, hidroksil qrupları, fenol və sulfohidril və s. ola bilər. Bu qruplar ferment molekulunun müxtəlif sahələrində yerləşərək birbirilə qarşılıqlı təsirdə olub onun katalitik fəallığını müəyyən edir. Bu cür qrupları, ümumiyyətlə, fermentin «funksional qrupları» ad-

landırırlar. Müxtəlif kimyəvi qruplaşmaların ferment molekulundakı kombinasiyası, fermentin «fəal mərkəzi» adlanır. Məhz bu mərkəzlər fermentin katalitik təsirini həyata keçirir. Belə fəal mərkəzdə bir neçə funksional qrup yerləşə bilər.

Mərkəzlərdən birinin katalitik fəallığı substratın və ya effektorun fermentdəki digər mərkəzlərə birləşmə dərəcəsindən asılıdırsa, onda belə fermentlərə «allosterik fermentlər» deyilir. Bu və ya digər qrupun dağılması və ya təcrid edilməsi fermentin katalitik fəallığını ya zəiflədir və yaxud da tamamilə dayandırır. Zülallarda konformasiyanı müəyyən edən amillər dörd tipə bölünür:

1. Zülalların ilkin quruluşu – amin turşularının tərkibi və zülal zəncirində onların növbələşmə qaydası ilə təyin olunur. Molekuldakı rabitələr, kovalentdir (peptid və disulfid).

2. Zülalların ikinci quruluşu dedikdə, zəncirin burulması və qatlanması başa düşülür (α və β-spiral).

3. Üçüncü quruluş, ikinci quruluşdakı spiralların daha səviyyəli quruluşa keçməsi ilə müəyyən edilir.

4. Zülalların dördüncü quruluşu, zülalın oliqomer makromolekulunun təşkili ilə əlaqədardır.

Fermentativ katalizi öyrənərkən, mühit amillərinin, həm fermentin fəal konformasiyasına, həm də onun katalitik qruplarına təsirini bir-birindən ayırmaq lazımdır.

Kimyəvi təbiətinə görə, ikikomponentli fermentlərin prostetik qrupları olduqca müxtəlifdir. Çox hallarda fermentin prostetik qrupunu vitaminlər təşkil edir. Məlum olmuşdur ki, bir çox fermentlərin prostetik qruplarının tərkibində metallar da vardır. Bu cür fermentləri metalfermentlər adlandırırlar.

Fermentativ katalizin, ən mühüm xassələrindən biri Mixaelis-Menten sabitidir. Mixaelis-Menten sabiti, fermentativ reaksiyanın sürəti ilə substratın qatılığı arasındakı xətti asılılığı göstərir. Mixaelis və Mentenin 1913-cu ildə irəli sürdükləri fərziyyəyə görə, fermentin bir molekulu, substratın bir molekulu ilə birləşir, yəni:

$$E + S \underset{K_{-1}}{\overset{K_1}{\rightleftharpoons}} ES \xrightarrow{K_2} E + P$$

Reaksiyadan göründüyü kimi, E fermenti S substratı ilə qarşılıqlı təsirə girərək aralıq ferment-substrat kompleksi (ES) əmələ gətirir. Ferment-substrat kompleksinin dissosiasiyaya uğraması nəzərə alı-

narsa, bu halda dissosiasiyanın sabiti, (K_m) ədədi qiymətcə dönən və düzünə gedən reaksiyaların sürət sabitlərinin nisbətinə bərabərdir:

$$K_m = \frac{K_{-1}}{K_1} = \frac{[E]\cdot[S]}{[ES]}$$

Əgər ferment-substrat kompleksinin (K_m) qiyməti böyükdürsə, deməli, $K_{-1} > K_1$ olacaqdır. Beləliklə də, ferment-substrat kompleksi çox asanlıqla parçalanır və reaksiya zəif gedir. Əgər $K_1 > K_{-1}$ olarsa, onda K_m qiymətcə az olacaqdır ki, bu da reaksiyanın sürətlə getdiyini göstərir. Kütlələrin təsiri qanuna görə yazmaq olar:

$$[S] \cdot ([E_0] - [ES]) = K_m[ES]$$

burada $[E_0]$ – verilən reaksiyanın əvvəlində fermentin ümumi qatılığı, [ES] – ferment-substrat kompleksinin qatılığıdır. Yuxarıdakı bərabərliyi aşağıdakı formada da yazmaq olar:

$$[ES] = [E_0]\frac{[S]}{K_m + [S]}$$

Fermentativ reaksiyanın maksimum sürəti o vaxt əldə edilir ki, ferment-substrat kompleksinin qatılığı ilə fermentin ümumi qatılığı bir-birinə bərabər olsun.

$$[ES] = [E_0]$$

Fermentin bütün molekulları substratla birləşən hallarda, fermentativ prosesin sürəti də maksimuma çatır.

$$\frac{\upsilon}{\upsilon_{max}} = \frac{[ES]}{[E_0]}$$

Lakin $\frac{[ES]}{[E_0]} = \frac{[S]}{K_m + [S]}$ olduğundan, odur ki, $\frac{\upsilon}{\upsilon_{max}} = \frac{[S]}{K_m + [S]}$ şəklində yazmaq olar. Buradan da:

$$\upsilon = \upsilon_{max}\frac{[S]}{K_m + [S]}$$ alınar.

Bu tənlik Mixaelis-Menten tənliyi adlanır. Mixaelis-Menten sabitini (K_m) qrafiki yolla da təyin etmək olar. Mixaelis-Menten tənliyi sonralar Laynuiver və Berk tərəfindən əlverişli formata salınmışdır. Bu dəyişikliyin mahiyyəti onunla əlaqədardır ki, əgər iki kəmiyyət arasında bərabərlik vardırsa, deməli, onların tərs qiymətləri də bir-birinə bərabər olacaqdır. Beləliklə də, Laynuiver-Berkə görə, Mixaelis-Menten tənliyini aşağıdakı kimi yaza bilərik:

$$\frac{1}{\upsilon} = \frac{1}{V} \cdot \frac{K_m + [S]}{[S]} \text{ və ya } \frac{1}{\upsilon} = \frac{1}{V}\left(\frac{K_m}{S} + 1\right)$$

və yaxud da:

$$\frac{1}{\upsilon} = \frac{K_m}{V} = \frac{1}{[S]} + \frac{1}{V}$$

Mixaelis-Menten sabitinin qrafiki üsulla – ikiqat tərs qiymətlər metodu (Laynuiver-Berk) ilə təyin olunması, hazırda fermentativ katalizin kinetik xüsusiyyətlərini öyrənərkən geniş miqyasda tətbiq edilir.

Tənəffüs prosesində çoxlu miqdarda ferment sistemləri iştirak etdiyindən, onların hamısı haqqında ətraflı bəhs etmək mümkün deyildir. Bununla əlaqədar olaraq, ferment sistemlərinin ən mühümu barəsində məlumat verməklə kifayətlənmək olar.

Hidrogeni fəallaşdıran fermentlər (dehidrogenazalar)

Tənəffüs prosesində hidrogenin fəallaşması haqqında təsəvvür ilk dəfə 1908-ci ildə V.İ.Palladin tərəfindən irəli sürülmüşdür. Bu prosesi həyata keçirən dehidrogenaza fermentləridir.

Bütün dehidrogenazalar ikikomponentli fermentlər – proteidlərdir. Digər fermentlərdə olduğu kimi, onların da spesifikliyi zülal komponentinin təbiətindən asılıdır.

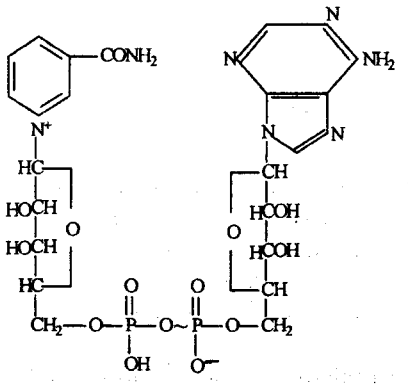
Metabolit hidrogeninin hansı akseptor tərəfindən qəbul olunmasına görə, dehidrogenazaları iki əsas qrupa ayırırlar. Birinci qrupa, fəallaşmış hidrogeni birbaşa oksigenə verən dehidrogenazalar aid edilir. Bu qrup fermentlər «aerob dehidrogenazalar» adlanır. İkinci qrupa aid olan dehidrogenazalar isə fəallaşmış hidrogeni oksigenə deyil, hər hansı aralıq daşıyıcıya verir. Bu qrup fermentlərə «anaerob dehidrogenazalar» deyilir. Anaerob dehidrogenazalar, sayca birinci

qrupdakından çoxdur və özləri də iki yarımqrupa bölünür. Bu və ya digər yarımqrupa aid olunma, elektronların ilk akseptorunun sitoxrom sistemi komponentləri və ya piridinnukleotid qrupu koenzimlərinin olması ilə müəyyən edilir.

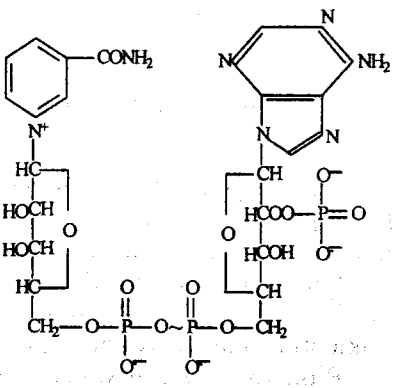
Prostetik qrupun təbiətindən asılı olaraq dehidrogenazalar, piridin və flavin dehidrogenazaları olmaqla iki yerə ayrılır. Piridin dehidrogenazaların kofermenti nikotinamidadenindinukleotid (NAD) və nikotinamidadenindinukleotidfosfatdan (NADP) ibarətdir.

Piridin dehidrogenazaları anaerob dehidrogenazalara aiddir. Bioloji oksidləşmənin gedişində onlar, substrat hidrogeninin ilk akseptoru rolunu oynayır. Substratın hidrogenini özünə birləşdirən dehidropiridinnukleotidin oksidləşməsi, ya sitoxrom «C» vasitəsilə, ya da aerob dehidrogenazalardan olan flavin fermentlərinin köməyilə həyata keçirilir. Piridin dehidrogenazaları hidrogeni, (elektronu) birbaşa oksigenə verə bilmirlər.

Hüceyrə daxilində kofermentlər (NAD^+, $NADP^+$) həm sərbəst, həm də zülal komponenti ilə birləşmiş halda ola bilər. Tərkibində fəal qrup kimi NAD^+ və $NADP^+$ olan dehidrogenazalar müxtəlif substratları: süd, alma, kəhrəba, izolimon və qlütamin turşularını, heksozomonofosfatı, qlükozanı, müxtəlif spirtləri oksidləşdirir. Bu qrup fermentlərə aşağıdakılar aiddir: malikodehidrogenaza (alma turşusu dehidrogenazası), izositrikodehidrogenaza (izolimon turşusu dehidrogenazası), qlükoza-6 fosfatın dehidrogenazası, alkoqoldehidrogenaza, qlükozadehidrogenaza, β-oksiyağ turşusu dehidrogenazası, α – qliserofosfat dehidrogenazası və s.



NAD^+



$NADP^+$

Piridinnükleotid dehidrogenazalarının udma spektrləri onların «zülal» zolaqları ilə (280 nm sahəsində) xarakterizə olunur. Bu qrup dehidrogenazalar ilə hidrogenin daşınması mexanizmi çox mürəkkəbdir və güman edilir ki, belə daşınma piridin halqasının elektrokimyəvi xassəsi ilə əlaqədardır. Lakin bu məsələ hələlik tamamilə həll edilməmişdir.

Hidrogenin ilk akseptoru NAD^+ hesab olunur, lakin bir sıra dehidrogenazalar, məsələn, izolimon, qlütamin turşularının və s. dehidrogenazaları həm də $NADP^+$-in olmasını tələb edirlər. Əksəriyyət reaksiyalar NAD^+-ın iştirakı ilə dönən oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarıdır. Hidrogenin akseptoru $NADP^+$ olan reaksiyalar isə, az dərəcədə dönən olur.

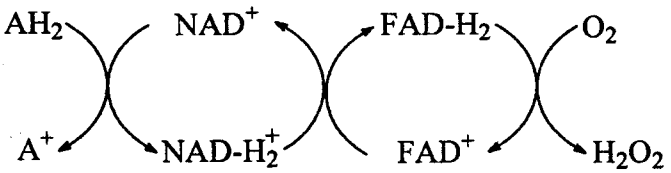
Dehidrogenazaların iştirakı zamanı, substratın fəallaşmış hidrogeni hesabına koferment reduksiya olunur. Bundan sonra, kofermentin reduksiya olunmuş formasının hidrogeni sarı ferment (riboflavin) vasitəsilə fəallaşdırılır, ya oksigenə, ya da öz-özünə oksidləşə bilən rənglərə, məsələn, metilen göyünə (in vitro), yaxud da sitoxrom C-yə verilir.

$$CH_3 — CH_2 — OH + NAD^+ \rightarrow CH_3 — COH + H^+ + NAD \cdot H$$

$$NAD — H + H^+ + MG \rightarrow NAD^+ + MG — H_2$$

$$MG — H_2 + \tfrac{1}{2} O_2 \rightarrow MG^+ + H_2O$$

və ya



Dehidrogenazalar hüceyrədə bir-birilə aralıq daşıyıcılar vasitəsilə əlaqədə olur. Bununla da, hüceyrələrdə anaerob şəraitdə oksidləşmə və reduksiya reaksiyalarının getməsi üçün imkan yaranır.

Hüceyrədə iki dehidrogenaza arasında aralıq daşıyıcı rolunu NAD^+-da oynaya bilər, lakin bir şərtlə ki, hər iki ferment bu piridinnukleotidlə reaksiyaya girmiş olsun.

Bitki və heyvan toxumalarında kodehidrogenazaların daha sadə birləşmələrə parçalanmasını, həmçinin də, onların öz sələflərindən əmələ gəlməsini kataliz edən fermentlər tapılmışdır.

Piridinnukleotidlər (kodehidrogenazalar) bütün bitki və heyvanların aerob və anaerob tənəffüsü həyata keçirən toxumalarında tapılmışdır. Lakin onların miqdarı bir sıra orqanlarda, hətta eyni orqanizmin ayrı-ayrı toxumalarında belə müxtəlifdir. Kodehidrogenazaların miqdarını, bioloji tamlığı pozulmuş hüceyrələrdə təyin etmək çox çətindir, ona görə ki, hüceyrələrdə dehidrogenazaları parçalayan bir sıra fermentlər vardır. Müxtəlif növ bitkilərin toxumalarında geniş yayılan dehidrogenazalar 9-cu cədvəldə göstərilmişdir.

Yuxarıda qeyd edilmişdir ki, anaerob dehidrogenazalar substratın hidrogeninin (elektronların) ilk akseptorudur, lakin onlar bu hidrogeni birbaşa havanın oksigeninə verə bilmir. Substratın hidrogeni hesabına reduksiya olunmuş piridin dehidrogenazaları ya sitoxrom C-nin köməyilə, ya da aerob dehidrogenazalardan olan flavin (alloksazin) fermentləri vasitəsilə oksidləşir.

Cədvəl 9

Bitki dehidrogenazaları

Ferment	Bu fermentin tapıldığı əsas obyektlər
qlutamatdehidrogenaza	arpa, noxud, paxla və lobya cücərtiləri, alma meyvəsi toxumaları və s.
laktatdehidrogenaza	maya, lobya cücərtiləri, kök-saqqız, alma meyvəsi və s.
malatdehidrogenaza	maya, alma meyvəsi, buğda və arpa (rüşeymdə), müxtəlif paxlalıların toxumları və s.
izositratdehidrogenaza	maya, ali bitkilərin əksəriyyəti, alma meyvəsi, ispanaq yarpağı və s.
akonitaza, fumaraza və suksinatdehidrogenaza	bitkilərdə çox geniş yayılmışlar
alkoqoldehidrogenaza	maya, paxlalıların toxumları, yulaf, kök-saqqız və s.
qliserofosfatdehidrogenaza	maya, bir sıra ali bitkilərin toxum və tozcuqları, xiyar toxumları və s.
fosfor efirlərinin, heksoz, pentoz və qlükon turşusunun dehidrogenazaları	maya, buğda (rüşeym və yarpaqlar), paxlalılar (toxum və cücərtilər)

Sitoxrom sistemi vasitəsilə fəaliyyət göstərən anaerob dehidrogenazalara: suksindehidrogenazanı, α-qliseratdehidrogenazanı, laktikodehidrogenazanı, NAD-H-dehidrogenazanı aid etmək olar. Bu qrupa daxil edilən dehidrogenazalar təbiətdə geniş yayılmış və onların hidrogeninin təbii akseptoru sitoxrom C hesab edilir.

Sitoxrom sistemi vasitəsilə fəaliyyət göstərən dehidrogenazalar

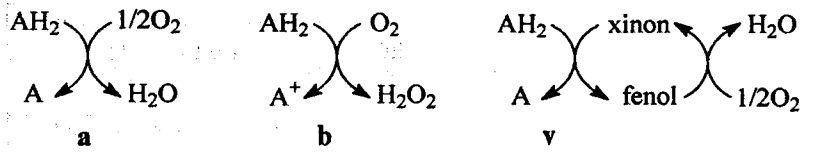
metilen göyü ilə həm aerob, həm də anaerob şəraitdə reaksiyaya girə bilir və bu xassədən onları təyin etmək üçün istifadə edilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, suksindehidrogenaza suksinoksidaza sisteminin yalnız bir hissəsini təşkil edir. Bundan başqa, buraya koenzim Q, qeyri-hemin dəmiri, sitoxrom B, sitoxrom C_1, sitoxrom C, sitoxrom A, sitoxrom $A_3 \rightarrow O_2$ daxildir. Suksindehidrogenaza-SH qrupuna təsir edən maddələrə qarşı çox həssasdır, məsələn, 10^{-8}M qatılıqdakı mis (Cu^{2+}) ionları bu fermenti xeyli inaktivləşdirir. Həmin ferment, həmçinin xinonların təsirinə də çox həssasdır. Ümumiyyətlə, anaerob dehidrogenazalar hüceyrənin quruluş elementləri ilə möhkəm birləşmiş olduğundan, indiyədək onları kifayət qədər təmiz halda almaq mümkün olmamışdır. Yalnız son zamanlar, 50-52% təmizlyi olan preparatlar almaq mümkün olmuşdur. Bu preparatlarda fermentlərin kimyəvi tərkibi öyrənilməyə başlanmışdır.

Oksigeni fəallaşdıran fermentlər (terminal oksidazalar)

Bu qrupa daxil olan fermentlərin funksiyası molekulyar oksigeni fəallaşdırmaqdan ibarətdir. Oksidazalar tərkiblərindəki metalın təbiətindən asılı olaraq iki yarımqrupa bölünür: 1) dəmir proteidlər; 2) mis proteidlər.

Oksidləşən substratın hidrogeni havanın oksigeni ilə birləşərək su və ya hidrogen peroksid əmələ gətirir (a, b, v).



Hidrogendə olduğu kimi, oksigeni də fəallaşdıran ferment olduqca çoxdur. Oksidazaların fəallığını, həm sərf olunan oksigenin, həm də oksidləşən substratın miqdarına görə, təyin etmək mümkündür.

Oksidazalar qazometrik, polyaroqrafik, spektrofotometrik və s. metodlarla təyin edilir.

Qeyd olunduğu kimi, terminal (sonuncu) oksidazaların böyük bir qrupu dəmir proteidlərdən ibarətdir. Dəmir proteidlər, iki komponentli katalitik birləşmələr olub, prostetik qrupları dəmir-porfirindən əmələ gəlir.

O.Varburq toxuma tənəffüsündə, tərkibində dəmir olan oksidazaların rolu və onların kimyəvi təbiətinə dair ilk tədqiqat işlərinin müəllifidir. O, ilk dəfə tənəffüs fermentlərinin tərkibinə daxil olan dəmirin, dönən oksidləşmə-reduksiya çevrilmələrinə məruz qalmasını sübut etdi.

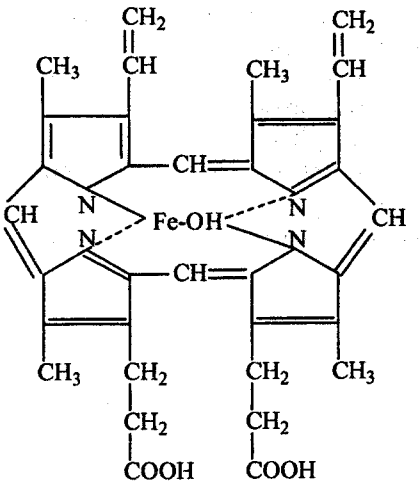
Fermentin dəmiri oksigenlə birləşərək oksid əmələ gətirir:

$$XFe + O_2 \rightarrow XFeO_2$$

Bundan sonra, oksidləşmiş birləşmə $XFeO_2$ öz oksigenini tənəffüs substratına verir:

$$2A + XFeO_2 \rightarrow 2AO + XFe$$

Beləliklə də, reduksiya olunmuş dəmir, yenidən oksigenin akseptoru ola bilər. O.Varburq apardığı tədqiqatlarına əsasən, belə bir nəticəyə gəlmişdir ki, dəmir tənəffüs fermentlərinin tərkibinə dəmir porfirin kompleksi şəklində, daha doğrusu, hemoqlobindəki hemin formasında daxil olur. Heminin quruluşu belədir:



Dəmir proteid qrupuna bir sıra xassələrinə görə oksidazalara yaxın olan katalaza və peroksidaza da aid edilməlidir. Lakin dəmir-proteid qrupunda birinci yerdə sitoxrom sistemi durur.

Sitoxrom A, B və C_1 D. Keylin, sitoxrom C isə Okunuki tərəfindən kəşf edilib öyrənilmişdir. Sitoxromlar ikikomponentli sistemlər olub, spesifik zülaldan və quruluşca heminə (Fe-porfirinə) yaxın olan prostetik qrupdan ibarətdir.

Hazırda 20-yə yaxın sitoxrom məlumdur. Onlar dönən şəkildə oksidləşə və reduksiya oluna bilir. Buna görə də, onların absorbsion (udma) spektrləri xarakterik şəkildə dəyişir.

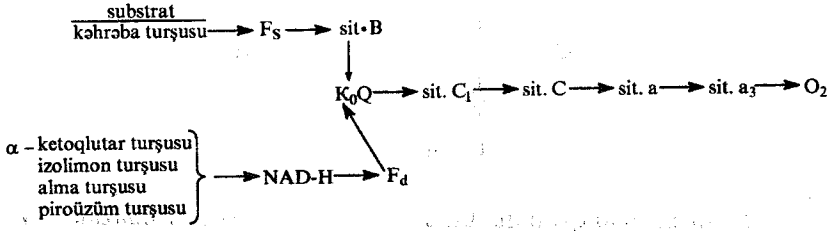
Çoxlu miqdarda aparılan spektral tədqiqatlar hazırda sitoxromların üç əsas qrupa bölünməsinə imkan verir; sitoxrom A, B və C. Bundan başqa, bitkilərdə, maya göbələklərində və bakteriyalarda müəyyən şəraitdə sitoxrom «f» də aşkar edilir.

Sitoxrom A, B və C reduksiya olunmuş halda üç udma zolağı (α, β və γ) verir. Bu zolaqlar aşağıdakı dalğa uzunluqlarında müşahidə olunur: sitoxrom A-604 nm (α), 532 (β), sitoxrom B-566 nm (α), 528 nm (β), sitoxrom C-550 nm (α), 521 nm (β). Bu sitoxromlardan hər biri 410-430 nm sahəsində (α) udma zolağına malikdir.

Sitoxromların dəmiri elektron qəbul etmək və elektron verməklə öz oksidləşmə dərəcələrini dəyişir, beləliklə də, dönən şəkildə oksidləşir və reduksiya olur.

Sitoxrom sisteminin ən mühüm komponenti sitoxromoksidaza hesab edilir. Onun prostetik qrupu öz quruluşuna görə katalaza və peroksidaza fermentlərinin prostetik qruplarına oxşayır.

Müəyyən ardıcıllıqla yerləşmiş sitoxromlar, elektronları birbirinə ötürür. Sitoxrom sistemindəki ayrı-ayrı komponentlərin reduksiya olunma sürətinə, həmçinin də, onların oksidləşmə-reduksiya potensialına əsasən, sitoxromların elektronnəqliyyat dövrəsində daha çox ehtimal olunan yerlərini müəyyən etmək mümkündür. Əldə olan məlumatlara görə sitoxromlar elektronnəqliyyat dövrəsində aşağıdakı kimi yerləşmişdir.



O.Varburqa görə, sitoxromoksidaza ilə molekulyar oksigenin

qarşılıqlı təsirinin ilk mərhələsində sitoxromoksidaza dəmirinin (iki valentli) oksidləşməsi, beləliklə də, üzvi peroksidin əmələ gəlməsi baş verir. İkinci mərhələdə isə, iki valentli dəmir oksidləşərək üç valentli formaya keçir ($Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$). Reaksiyanın birinci mərhələsi karbon monooksidlə (CO), ikinci mərhələsi isə kalium-sianidlə (KCN) sıradan çıxarıla bilər.

Sitoxromoksidazanın oksidləşməsi məsələsi son zamanlar əldə edilən məlumatlarla yenidən təsdiq edilmişdir.

Məlum olan bütün oksidazalar içərisində sitoxromoksidaza oksigenə qarşı son dərəcə həssasdır. Bitkinin növündən, yaşından və bir sıra amillərdən asılı olaraq, onlarda sitoxromoksidazanın fəallığının maksimum qiyməti oksigen 1%, 5% və 6,5% olduqda belə, müşahidə olunur.

Heyvan toxumalarından fərqli olaraq, bitki toxumalarında tənəffüs prosesində sitoxromoksidazanın iştirakı məsələsi hələlik tamamilə həll edilməmişdir. Bir sıra işlərdə sitoxromoksidazanın bitkilərin ilk inkişaf mərhələsində və embrion toxumalarda tənəffüs sisteminin komponenti olması göstərilir. Lakin sonralar, bəzi müəlliflərin aldıqları nəticələrə görə sitoxromoksidaza yaşlı yarpaqlarda, kartof yumrularında, hətta xloroplastlarda da tapılmışdır. Son zamanlar irəli sürülən və daha çox müdafiə edilən nəzəriyyələrdən biri də «B» qrupuna məxsus olan sitoxromların terminal oksidazalar rolunu oynamasıdır. Müəyyən edilmişdir ki, bu qrup sitoxromlar ingibitorların iştirakı olduqda belə, yenə də müəyyən dərəcədə oksidləşmiş halda qalır. Hazırda ali bitkilərdə doqquz «B» qrupuna aid sitoxrom aşkar edilmişdir. Bunlardan üç sitoxrom mitoxondrilərdə, ikisi isə xloroplastlarda yerləşir. Biversin fikrincə, sitoxrom B_7 KCN-ə qarşı rezistent (davamlı) tənəffüsdə mühüm rol oynayır. Bundan başqa, mikroorqanizmlərdə sitoxrom «A» qrupuna aid sistem də müəyyən edilmişdir. Maraqlıdır ki, bunlar içərisində A, A_3-dən başqa, həm də sitoxrom A_2 də vardır. Sitoxrom A_2 KCN və azidin (NaN_3) iştirakı ilə də oksidləşməni həyata keçirir və KCN-ə qarşı davamlı tənəffüsü təmin edə bilir. Beləliklə də, rezistent tənəffüsü kataliz edən ferment sistemləri olduqca mürəkkəb olmaqla yanaşı, həm də təbiəti etibarilə heterogen komponentlərdən təşkil olunmuşdur.

Heyvan və xüsusilə, bitki orqanizmində geniş yayılan oksidaza fermentlərindən biri də peroksidazadır. Hazırda 6 tip peroksidaza məlumdur: 1) klassik peroksidaza; 2) NAD – peroksidaza; 3) NADP – peroksidaza; 4) yağ turşularının peroksidazası; 5) qlutationperoksidaza; 6) sitoxromperoksidaza.

İlk dəfə heyvan toxumalarında tapılmasına baxmayaraq, peroksidaza bitkilərdə ətraflı öyrənilmişdir. Bu, fermentin bitkilər aləmində (səltənətində) daha geniş yayılması ilə əlaqədardır.

Peroksidaza ikikomponentli ferment olub, prostetik qrupu dəmir-porfirin IX-dan ibarətdir. Tədqiqatçıların fikrincə kataliz prosesində prostetik qrupda olan dəmir valentini dəyişmir.

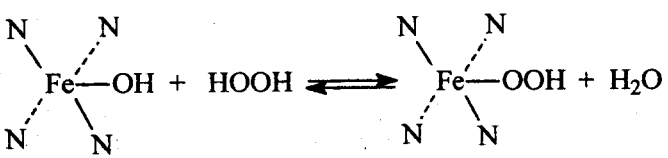
Bitki peroksidazasının təmizlənmiş kristallik formasının molekul çəkisi 44000-dir.

Peroksidaza hidrogen peroksid vasitəsilə substratın oksidləşməsi prosesini kataliz edir. Bu halda hidrogen peroksid parçalanır və alınan atomar oksigen hesabına substratın oksidləşməsi baş verir.

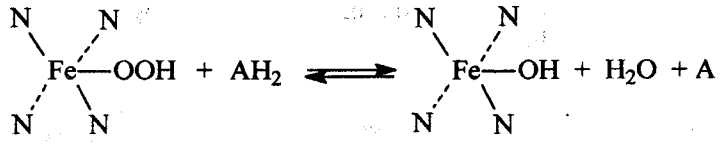
$$2H_2O_2 \xrightarrow{peroksidaza} 2H_2O + 2O$$

B.Çans müxtəlif mənşəli (bitki, heyvan) sitoxrom C – peroksidaza, laktoperoksidazaların hidrogen peroksidlə qarşılıqlı təsirini öyrənmişdir. Spektrofotometrik üsulla, peroksidaza ilə substratın dörd aralıq birləşməsinin olduğu müəyyən edilmişdir. Lakin fermentin substratla aralıq birləşmələri labil olduğundan tezliklə parçalanır. Peroksidazanın hidrogen peroksidlə aralıq birləşmələrinin səciyyəvi xüsusiyəti odur ki, onlarda udma spektri sərbəst peroksidazaya nisbətən (E_{max}=400nm), bir qədər qırmızı tərəfə (408nm) sürüşmüş olur.

Peroksidazanın hidrogen peroksidlə ilk aralıq birləşməsi I kompleks adını almışdır. I kompleksin əmələgəlmə reaksiyasını aşağıdakı kimi göstərmək olar:



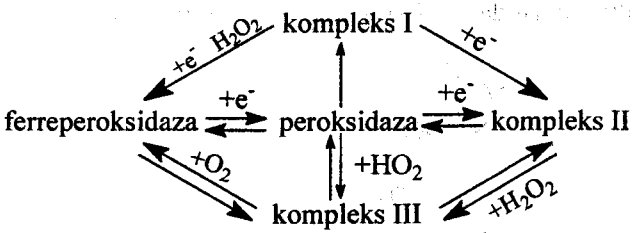
Bioloji substratı bilavasitə oksidləşdirən I kompleks metal üzvi peroksiddən ibarətdir. Bu reaksiyanın dönənliyinə baxmayaraq, I kompleksin parçalanması onun əmələ gəlməsinə nisbətən yavaş sürətlə gedir. I kompleks hidrogenin donoru olduqda dərhal II kompleksə çevrilir.



Beləliklə də, hidrogen peroksid əlavə edildikdən dərhal sonra əmələ gələn davamsız və yaşıl rəngdə olan I kompleks qırmızı rəngli II kompleksə çevrilir.

III və IV kompleks qırmızı rəngli birləşmələr olub, hidrogen peroksidin miqdarca çox olduğu hallarda əmələ gəlir. Qeyd etmək lazımdır ki, bu komplekslər (III və IV) katalitik fəal deyil, onların fəallaşması peroksidaza təsirinin dayanmasına səbəb olur.

Meyezon, peroksidazanın törəmələri arasında qarşılıqlı təsiri aydınlaşdırmaq üçün aşağıdakı sxemi təklif etmişdir:



Bu sxema görə, III kompleks peroksidaza-oksidaz reaksyalarında fəal aralıq məhsul hesab olunur. Bir sıra substratlar (məsələn, dehidrooksimalein turşusu) oksidləşərkən peroksidazanın fəallığı manqan ionu ilə əlaqədar olur, halbuki manqan həmin fermentin tərkib hissəsinə daxil deyildir.

Peroksidaza hidrogen-peroksid və ya molekulyar oksigen vasitəsilə aromatik aminləri, anilini, benzidini, tirozini, triptofanı, indolu, indolil-sirkə turşusunu, fenolları (katexin, hidroxinon, rezopsin və s.) aromatik turşuları (benzoy, salisil və s), ferrositoxrom C, NADP·H_2, askorbinat, nitrat və digər birləşmələrin oksidləşməsini kataliz edir. Bununla belə peroksidaza H_2O_2 və spirtləri katalazadan fərqli olaraq oksidləşdirə bilmir.

Peroksidazanın təsiri zamanı fəal oksigen mənbəyi rolunu nəinki təkcə hidrogen peroksid, həm də üzvi peroksidlər də oynaya bilər.

Fenolların oksidləşməsi zamanı əmələ gələn xinonlar hidrogenin

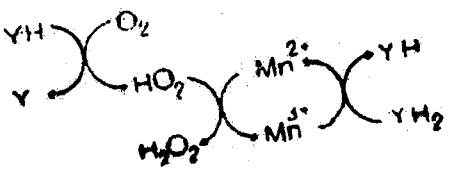
akseptoru ola bilir və beləliklə də, müxtəlif üzvi birləşmələrin oksidləşməsində iştirak edir.



Beləliklə də, peroksidaza polifenolların oksidləşməsi üçün flavoproteinlərin katalitik təsiri nəticəsində əmələ gəlmiş hidrogen-peroksiddən istifadə edə bilir.

Hidrogen-peroksidin oksigeni hesabına həyata keçirdiyi katalitik təsirlə yanaşı, peroksidaza, həm də oksidazalar kimi, havanın molekulyar oksigeni hesabına da substratı oksidləşdirməyə qabildir. Peroksidazanın oksidaz funksiyası, aerob şəraitdə, həm də reaksiyanın kofaktoru kimi Mn^{2+} və bir sıra fenollar olduqda meydana çıxır.

Yamazaki və Piyett tərəfindən təklif olunan sxemdə, peroksidaz oksidaz reaksiyalarında Mn^{2+}-nın rolunu aydınlaşdırmağa cəhd göstərilmişdir.



burada: YH – peroksidazanın təsiri zamanı əmələ gələn sərbəst radikaldır; HO_2 – peroksi-radikal formasında olan reduksiya olunmuş molekulyar oksigendir. Qeyd etmək lazımdır ki, HO_2 aralıq fəal birləşmədir.

Peroksidaza üçün ingibitor rolunu, dəmirlə birləşmə əmələ gətirərək hemprotein kompleksindəki altı koordinasiya rabitəsindən heç olmazsa birini qıran, bütün maddələr oynaya bilər. Məsələn, CN^- ionu HS^-, Cl^-, SO_4^{2-} və s. Fermentin aktivliyi $1 \cdot 10^{-2}$M KCN-in təsiri altında tamamilə itir.

Peroksidaza bitkilərdə xəstəliyə yoluxma zamanı fəallaşır və bununla da o, orqanizmin xəstəliyə qarşı davamlılığının (rezistentliyinin) artmasına səbəb olur.

Akazava və Kon göstərdilər ki, (1958) reduksiya olunmuş NAD, peroksidaza vasitəsilə oksidləşə bilər. Bu reaksiya, H_2O_2 və Mn^{2+} iştirakı ilə aktivləşir.

Hazırda peroksidazadan, yalnız peroksidaz və ya ancaq oksidaz

funksiyasını yerinə yetirə bilən zülal fraksiyalarını, ayırmaq mümkün olmamışdır.

Peroksidazanın köməyilə NAD·H_2-nin oksidləşməsi mexanizmi daha ətraflı şəkildə yapon tədqiqatçıları tərəfindən öyrənilmişdir. Əldə edilən məlumatlara əsasən tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsində peroksidazanın tutduğu yer aşağıdakı sxemlə göstərilə bilər:

$$\begin{array}{llllll} \text{NAD·H} & \rightarrow \text{FP} & \rightarrow \text{sitoxrom B} & \rightarrow \text{sitoxrom C} & \rightarrow \text{oksidaza} & \rightarrow O_2 \\ \downarrow \text{peroksidaza} & & & \downarrow & \text{sitoxromperoksidaza} & \\ O_2 \text{ fenollar} & & & H_2O_2 & & \end{array}$$

Beləliklə də peroksidaza sistemi, tənəffüs dövrəsinin alternativ (paralel) hissələrindən birini təşkil edir.

Peroksidaza bitki hüceyrəsində mitoxondridlərdə, mikrosom fraksiyasında, xloroplastlarda, hüceyrə qılafında, peroksisomlarda və sitoplazmada yerləşir. Bonnerin məlumatına görə, peroksidazanın 90%-i hüceyrənin sitoplazmasında birləşmiş vəziyyətdədir. Bu fermentin ribosom fraksiyasında aşkar edilməsi, görünür, amin turşularının dekarboksilləşməsi reaksiyasiyasını kataliz etməsi ilə əlaqədardır. Belə reaksiya nəticəsində peptid rabitələri əmələ gəlir. Peroksidazanın hüceyrə qılafında olması isə orada liqninin sintezi ilə əlaqələndirilir.

Müasir biokimyanın əldə etdiyi nəticələrdən aydın olur ki, peroksidaza funksional olaraq difenoloksidaza ilə əlaqədardır. Bundan başqa, peroksidaza polifenolların sintezində həmçinin də, benzol halqasının hidroksilləşməsi prosesində mühüm rol oynayır.

Digər tərəfdən hüceyrənin oksigen ehtiyatının istifadə olunmasında da peroksidazanın əhəmiyyəti böyükdür. Belə ki, bitkinin orqanlarında aerasiyanın azalması zamanı, peroksidazanın fəallığı xeyli yüksəlir.

Göründüyü kimi, peroksidaza bitkilərdə böyümə və inkişaf proseslərinin tənzimlənməsində də iştirak edir. O, aerob yolla β-indolilsirkə turşusunu, indol qrupu olmayan birləşmələrə qədər oksidləşdirir. Beləliklə də, peroksidaza hüceyrə metabodizmində olduqca fəal iştirak edir.

Peroksidaza kimi, katalaza da bitki toxumlarında geniş yayılmışdır. Katalaza kimyəvi quruluşuna görə, dəmir-porfirin fermentlərinə aiddir və ikikomponentlidir. Katalazanın fəal qrupu zülalla karboksil vasitəsilə birləşir. Mövcud məlumatlara görə, katalazanın prostetik qrupunun tərkibinə daxil olan dəmir kataliz prosesində öz

valentini dəyişmir.

Alınma mənbəyindən asılı olaraq katalazalar da molekul çəkilərinə, fəallıqlarına və s. xassələrinə görə xeyli fərqlənir. Məsələn, bitki mənşəli katalazada bir protohematin qrupu olduğu halda, heyvan mənşəli katalazada isə bu cür dörd qrup olur.

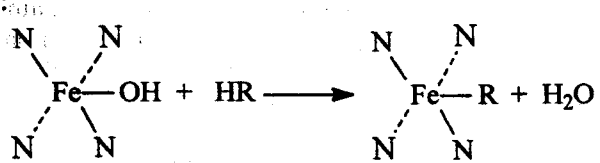
Katalazanın katalitik təsirinin mahiyəti, hidrogen-peroksidi suya və molekulyar oksigenə parçalamaqdan ibarətdir. Katalazanın iştirakı ilə gedən reaksiyalarda iki molekul peroksid tələb olunur. Bunlardan bir molekul donor kimi, digəri isə elektronların akseptoru kimi iştirak edir. Katalazanın həyata keçirdiyi reaksiyanın mexanizmi B.Çans, X.Teorell və D.Keylinə görə aşağıdakı kimidir:

$$2H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$$

1) $FeOH + HOOH \rightarrow FeOOH + H_2O$,

2) $FeOOH + HOOH \rightarrow FeOH + H_2O + O_2$

Katalaza, bir sıra maddələrin, o cümlədən, sianidin, azidin, sulfidlərin, turşuların, həmçinin də spesifik ferment zəhərləri olmayan birləşmələrin (sulfat, fosfat, xlor və s.), təsiri altında tezliklə inaktivləşir:



burada: R – hər hansı turşu qalığıdır.

Sxemdən göründüyü kimi, fermentin fəal mərkəzinə daxil olan hidroksilin əvəzinə oraya turşu qalığı daxil olur və beləliklə də, fermenti inaktivləşdirir.

Keylin və Hartri (1936) tərəfindən katalazanın peroksidaz funksiyasını yerinə yetirməsi faktı aşkar edilmişdir. Onlar göstərirlər ki, katalaza flavoprotein oksidazalarının təsiri altında əmələ gəlmiş hidrogen-peroksid hesabına etil və metil spirtini, həmçinin də, formaldehidi oksidləşdirə bilir. Lakin bu cür reaksiyalarda peroksidin qatılığı 10^{-9}M-dan çox olmamalıdır və əks halda hidrogenin donoru (I kompleksin reduksiya olunması üçün) hidrogen-peroksidin özü olur. Bu zaman reaksiya nəticəsində su və molekulyar oksigen alınır.

Katalazanın çox mühüm bioloji əhəmiyyəti vardır. Belə ki, o, hüceyrələrdə, flavoprotein fermentlərindən başqa, digər fermentlərin də təsiri nəticəsində əmələ gələn hidrogen peroksidi hüceyrə üçün zərərsiz olan suya və molekulyar oksigenə parçalayır. Məlumdur ki, hidrogen-peroksidin müəyyən normadan artıq olması hüceyrəyə

zəhərli təsir göstərir. Bundan başqa, peroksidi parçalamaqla katalaza, toxumaların havanın molekulyar oksigeni ilə pis təchiz edilmiş sahələrini oksigenlə təmin etmiş olur. Bu cür toxumalara, ehtiyat orqanlar, şirəli meyvələr və s.-ni misal göstərmək olar.

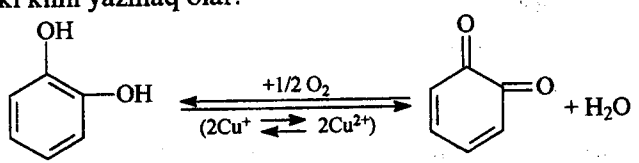
Canlı toxumalarda, katalazadan başqa peroksidaza da yuxarıda qeyd edildiyi kimi, hidrogen-peroksidi parçalayır, lakin hər iki fermentin fəaliyyəti bir-birindən asılı deyildir.

Təcrübi faktlar göstərir ki, katalaza mitoxondrilərdə əlaqəli oksidləşdirici fosforlaşma proseslərində də iştirak edir. Hüceyrənin digər orqanoidlərində olmasına baxmayaraq, katalaza əsas etibarilə, peroksisomlarda və sitoplazmada toplanır.

Mis proteidlər. Terminal oksidaza fermentləri qrupunda mis proteidlər olduqca mühüm əhəmiyyətə malikdir. Bu qrupun nümayəndələrindən polifenoloksidazaları və ya fenolazaları, həmçinin də, askorbinoksidazanı – askorbin turşusunun oksidləşməsini kataliz edən fermenti göstərmək olar.

Digər fermentlərdən fərqli olaraq, polifenoloksidazalar nisbətən az spesifikdir. Belə ki, onlar molekulyar oksigenin iştirakı ilə nəinki cürbəcür polifenolları və onların törəmələrini, həm də bir sıra monofenolları da oksidləşdirə bilir. Bu zaman müvafiq xinonlar alınır.

Alimlərin apardıqları tədqiqat işlərinin nəticələrinə görə, polifenoloksidazanın katalitik təsiri, tərkibində olan birvalentli mis atomunun (Cu^{+}) dönən şəkildə oksidləşərək ikivalentli formaya (Cu^{2+}) keçməsi ilə əlaqədardır. Məsələn, pirokatexinin oksidləşməsini aşağıdakı kimi yazmaq olar:



Müəyyən edilmişdir ki, polifenoloksidazanın fəallığı tərkibindəki misin miqdarı ilə düz mütənasibdir.

Polifenollar, Palladin nəzəriyyəsinə müvafiq olaraq tənəffüs xromogeni olub, oksidləşmiş halda hidrogenin akseptoru rolunu oynayır. Oksidləşən substratdan hidrogenin oksigenə daşınması prosesini aşağıdakı kimi ifadə etmək mümkündur:

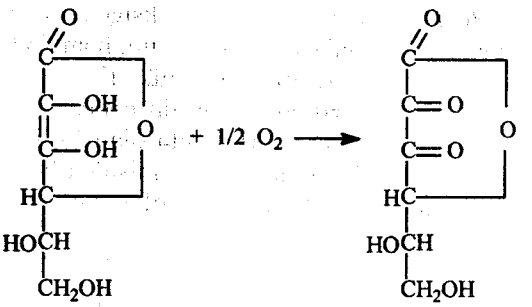
substrat→piridinproteid→ortoxinon→Cu—proteid→O_2
(polifenoloksidaza)

Normal tənəffüs şəraitində polifenolların oksidləşməsi nəticəsində əmələ gələn xinonlar, dərhal dehidrogenazalar tərəfindən fəallaşdırılan hidrogen vasitəsilə reduksiya olunur və yenidən hidrogeni itirməklə oksidləşir. Lakin mexaniki zədələnmə zamanı oksidləşmə ilə reduksiya prosesinin əlaqəsi pozulduğundan toxumalarda davamlı rəngli birləşmələr toplanır. Məsələn, almanı, kartofu və s.-ni kəsdikdə onların tezliklə tündləşməsi müşahidə edilir.

Tərkibində metal olduğuna görə polifenoloksidazalar da, sitoxromoksidaza kimi KCN, CO, azid və s.-nin təsirindən inaktivləşir.

Polifenoloksidazalar terminal oksidazalar kimi bitkilərin tənəffüsu prosesində mühüm rol oynayır. Ayrı-ayrı oksidazalar arasındakı nisbət müxtəlif növ bitkilərdə başqa-başqadır.

Mis proteidlərə aid olan ikinci ferment askorbinoksidazadır. O, askorbin turşusunun oksidləşməsini kataliz edir. Askorbin turşusu, demək olar ki, bütün xlorofilli toxumalarda vardır. Askorbin turşusu iki hidrogen verməklə asanlıqla oksidləşir və dehidroformaya çevrilir.



askorbin turşusu *dehidroaskorbin turşusu*

Askorbin turşusunun fermentativ yolla oksidləşməsi həm birbaşa spesifik askorbinoksidaza vasitəsilə, həm də dolayı yolla müxtəlif oksidazaların fəaliyyəti nəticəsində əmələ gələn xinonlar və digər oksidləşmiş məhsullar hesabına baş verə bilər. Bu zaman xinonlar reduksiya olunur, askorbin turşusu isə oksidləşir. Bundan başqa, askorbin turşusunun oksidləşməsi fermentsiz, yəni dəmir və misin qeyri-üzvi duzlarının iştirakı ilə də mümkündür.

Askorbin turşusunun oksidləşməsi zamanı peroksid (hidrogenperoksid) əmələ gəlir. Bu peroksid hesabına peroksidaza müxtəlif birləşmələri oksidləşdirir.

Askorbinoksidazanın heyvan toxumalarında olmasına dair kon-

kret məlumatlar yoxdur. Belə fermentin lap təmiz preparatında 0,34% mis vardır və onun molekul çəkisi 140000-170000-dir. Təmizlənmiş fermentin qatılaşdırılmış sulu məhlulu intensiv göy rəngə malikdir. Fermentin tərkibindəki misi çıxardıqda ferment rəngsizləşir, həm də inaktivləşir. Molekulun tərkibinə 18 müxtəlif amin turşusu və heksozamin daxildir. Fermentin katalitik fəallığına, molekulun konformasion dəyişilməsi və misin miqdarı kəskin təsir edir. Fermentin apoferment hissəsində 10 sulfhidril qrupu (-SH) vardır və onları nativ fermentdə aşkar etmək olmur.

Askorbinoksidaza natrium – dietilditiokarbonat və kalium-sianidin təsirindən inaktivləşir.

Polifenoloksidazada olduğu kimi, askorbinoksidaza üçün də, elektronların son donoru tamamilə müəyyən edilməmişdir. V.Ceyms və İ.Kreqin aldıqları nəticələrə görə bu cür rolu α-oksiturşular oynaya bilər.

Askorbin turşusu hidrogen daşıyıcısı olmaqla canlı bitki toxumalarının tənəffüs prosesində iştirak edir.

Dəqiqləşdirilmiş məlumatlara əsasən, demək olar ki, askorbinoksidaza terminal oksidazalar kimi fəaliyyət göstərə bilir. Bunu aşağıdakı faktlardan da görmək olar.

Askorbin turşusunun oksidləşmiş törəmələrindən biri dehidroaskorbin turşusu yox, ona olduqca sürətlə çevrilə bilən digər forması, dehidroaskorbinoksidazanın iştirakı ilə $NAD \cdot H_2$ və $NADP \cdot H_2$-ni oksidləşdirə bilir.

Tanninlər və antosianların oksidləşmə məhsulu olan pirokatexin peroksidi (xinon peroksidi) bitki toxumalarında əmələ gələn yeganə tsiklik peroksidlər deyildir. Belə ki, bir sıra digər birləşmələrin də, o cümlədən, piroüzüm turşusunun da peroksidinin olması müəyyən edilmişdir. Beləliklə də, bitkilərdə istər fermentativ, istərsə də, qeyri-fermentativ yolla üzvi peroksidlər əmələ gətirə bilən birləşmələr olduqca çoxdur və onlar bitki orqanizmində oksidləşmə proseslərində mühüm rol oynayır.

Hüceyrədə əmələ gələn peroksidlər oksigen çətin çatan yerlərdə oksigen mənbəyi kimi funksiya yerinə yetirir. Tənəffüs prosesində peroksidlər iki yolla istifadə oluna bilər: onlar ya parçalanıb molekulyar oksigenin çıxması ilə və ya peroksidaza sistemi vasitəsilə tənəffüs dövrəsinə qoşulur.

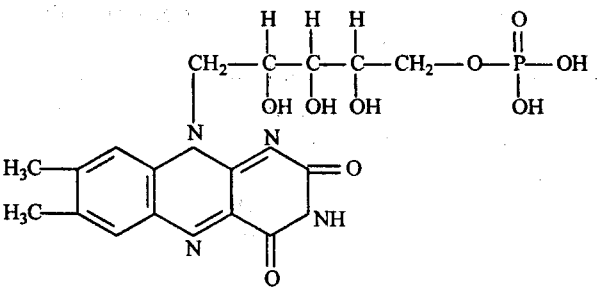
Qeyd edilən yolların hər ikisi canlı hüceyrələrdə bir növ müdafiə rolunu yerinə yetirir və oksigenin qıtılığını (çatışmazlığını) qismən aradan qaldırmağa imkan verir.

Flavin oksidazaları və ya aerob dehidrogenazalar

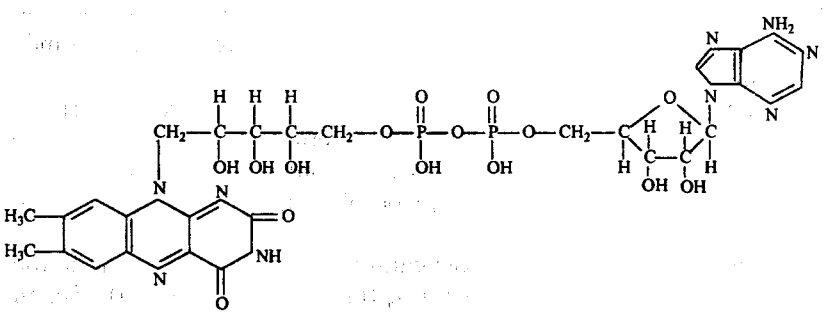
Dehidrogenazalar bəhsində flavin fermentlərilə yanaşı, başqaları barədə məlumat verilir ki, bunlar da terminal oksidazalara aid.oluna bilər. Belə qrup fermentlər, tənəffüs substratının hidrogeninin (elektronların) bilavasitə molekulyar oksigenə verilməsini kataliz edir. Bu baxımdan aerob dehidrogenazalar oksidazalara çox yaxındır. Aerob dehidrogenazalara: qlükooksidaza, D və L-aminturşularının və aminlərin oksidazaları, ksantinoksidaza, qlikol turşusu oksidazası aid olur. Bunlardan başqa, bir sıra az öyrənilmiş fermentlər, məsələn, piroüzüm və qlikol turşularının oksidləşməsini kataliz edən fermentlər də bu qrupa daxil edilə bilər.

X.Teorelin flavin fermentlərinin öyrənilməsi sahəsində işləri diqqətəlayiqdir. O, ilk dəfə olaraq O.Varburq tərəfindən kəşf edilən sarı fermenti koferment və apofermentə parçalaya bilmişdir.

Flavin oksidazalarının əksəriyyətinin prostetik qrupları, flavinadenindinukleotiddən, ancaq bəzilərininki isə flavinmononukleotiddən ibarətdir:



Flavinmononukleotid (FMN)



Flavinadenindinukleotid (FAD)

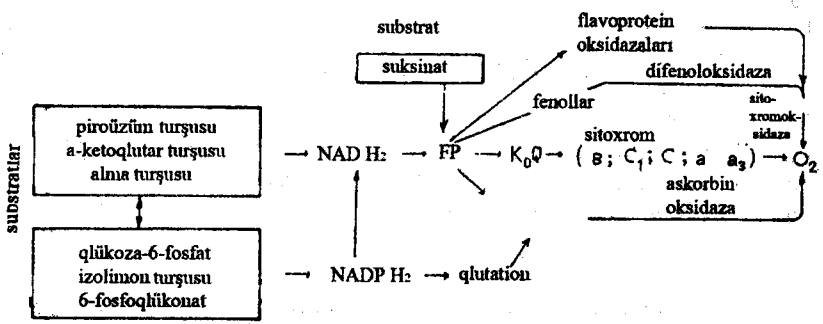
XX əsrin 50-ci illərinə qədər flavin fermentlərində metal olmadığı güman olunurdu. Lakin 1950-ci ildə V.Vesterfeld və R.Rixard ksantindehidrogenazanın (ksantinoksidazanın) tərkibində molibden olmasını aşkar etdilər. Sonrakı tədqiqatlar göstərdi ki, bir çox flavin fermentlərində dəmir, mis, molibden və s. metallar vardır. Beləliklə, flavin fermentlərini iki qrupa bölmək mümkündür: 1) metalflavoproteidlər; 2) tərkibində metal olmayan flavoproteidlər.

Bu qrup fermentlər tənəffüs substratından iki atom hidrogen qoparır və iminbirləşmə əmələ gətirir. Sonradan suyun iştirakı ilə həmin birləşmə spontan (öz-özünə) olaraq müvafiq ketoturşulara və ya aldehidlərə çevrilir.

Diqqəti cəlb edən əsas faktlardan biri də odur ki, aerob dehidrogenazaların təsiri altında hidrogen-peroksid əmələ gəlir ki, bu da sonradan peroksidaza sistemi tərəfindən istifadə olunur.

Tərkibində metal olan flavoproteidlərə – ksantinoksidaza (molibden), nitratreduktaza (molibden), butiril – K_0A-nın dehidrogenazası (mis), NAD-H – sitoxrom C – reduktaza və NADP-H-sitoxrom C-reduktaza (dəmir) aid edilir. Bu fermentlərin xarakterik və ümumi xassəsi onların kalium-sianidin təsirindən inaktivləşməsidir.

Tərkibində metal olmayan flavoproteidlər, məsələn, qlikol turşusunun oksidazası və s. kalium-sianidin, azidin və s. ingibitorların təsirinə qarşı həssas deyildir. Ümumiyyətlə, bütün oksidazaların bitki hüceyrəsinin elektronnəqliyyat dövrəsindəki iştirakını aşağıdakı sxemlə göstərmək olar:



Qeyd etmək lazımdır ki, flavoprotein oksidazaları olduqca çoxdur. Hazırda 14-ə qədər flavin oksidazası məlumdur, lakin onların siyahısı getdikcə artır. Belə ki, 1965-ci ildə Conson və Kervin tərəfin-

dən yeni flavoproteid – alkoqoloksidaza, 1968-ci ildə isə onlar daha bir fermenti-karbohidratoksidazanı kəşf etdilər.

Flavoprotein oksidazaların əsas substratı α-hidroturşular, α-aminturşular, aldehidlər, purinlər və s.-dir.

TƏNƏFFÜS FERMENTLƏRİNİN LOKALİZASİYASI

Bitki toxumalarında tənəffüs fermentlərinin lokalizasiyası (yerləşməsi) problemi, heyvan toxumalarındakından xeyli mürəkkəbdir. Səciyyəvi cəhətlərdən biri də bitki toxumalarında fermentlərin orqanoidlər üzrə paylanmasıdır, lakin heyvan toxumalarında tənəffüs fermentləri, əsas etibarilə mitoxondrilərdə toplanmışdır.

Bitki toxumalarında fermentlərin lokalizasiyasının digər səciyəvi xüsusiyyəti, onların bitkinin ontogenezində dəyişilməsidir.

Fermentlərin hüceyrədaxili paylanmasının öyrənilməsində diferensial sentrifuqa üsulu geniş tətbiq olunur. Bu üsulun özünün bir sıra çatışmayan cəhətlərinə (məsələn, təcrübə zamanı artefaktların əmələ gəlməsi, eyni ölçülü hissəciklərin bir zonada toplanması və s.) baxmayaraq, müasir dövrdə o, saxarozanın və digər maddələrin sıxlıq qradiyenti ilə birlikdə, hüceyrənin ayrı-ayrı komponentlərini təmiz halda ayırmağa imkan verən yeganə vasitədir. Bundan başqa, bu məqsədlə, histo-kimyəvi metodlardan da istifadə edilir.

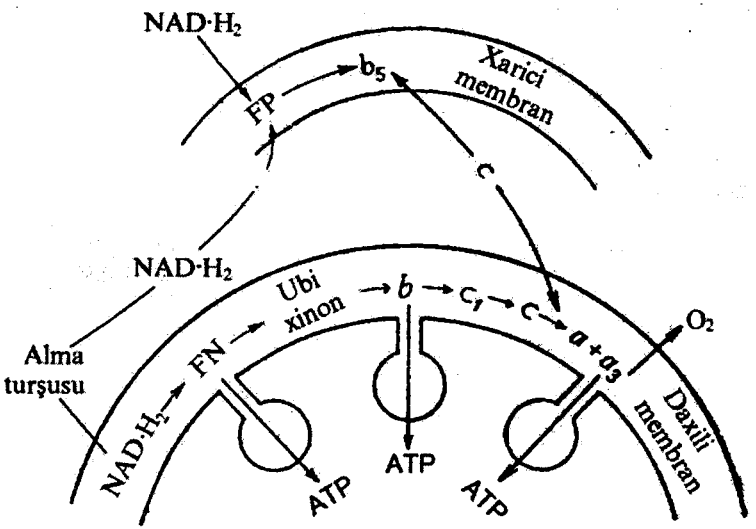
Hazırda müəyyən edilmişdir ki, bitki orqanizmində tənəffüsün əsasını təşkil edən oksidləşmə-reduksiya prosesləri, hüceyrənin ayrı-ayrı orqanoidlərində həyata keçir. Bəzi fermentlər, hüceyrənin quruluş elementləri ilə birləşmiş halda, digərləri isə, həll olunmuş vəziyyətdədir. Bir sıra fermentlər isə həm birləşmiş, həm də həll olunmuş haldadır. Məsələn, qlikolitik fermentlər (triozofosfat dehidrogenazaları, fosfotriozoizomeraza, aldolaza, fosfokarboksitransfosforilaza, enolaza və s.) qlikolizin substrat və kofaktorlarına hüceyrənin nüvəsində rast gəlinir. Əldə olan məlumatlara görə, qlikoliz prosesinin bir sıra reaksiyaları mitoxondrilərdə və sitoplazmada (hialoplazma) həyata keçirilir.

Mikrosomlarda, $NADP \cdot H_2$ və $NAD \cdot H_2$-nin oksidləşməsi, onların vasitəsilə və eyni zamanda flavoprotein fermentlərinin iştirakı ilə zülalların, yağların və karbohidratların mübadilə reaksiyalarında əmələ gələn müxtəlif məhsulların oksidləşməsi prosesi gedir.

Tədqiqatçıların əksəriyyətinin fikrinə görə, mitoxondrilərdə, Krebs tsikli fermentləri, yağ turşularının oksidazaları, sitoxromoksidaza, oksidləşdirici-fosforlaşma fermentləri və s. toplanmışdır.

Hüceyrələrdə, onların tipindən və funksiyalarından asılı olaraq 50-dən 5000-dək mitoxondri ola bilər. Mitoxondrilərin ölçüsü 3-4 mk-na bərabərdir. Hazırda müəyyən edilmişdir ki, oksidləşdirici fermentlər mitoxondrilərin xarici membranında, oksidləşdirici-fosforlaşmanı kataliz edən fermentlər isə daxili membranda toplaşmışdır (şəkil 22).

Oksidləşmə ilə fosforlaşma prosesləri arasındakı korrelyasiya, mitoxondrilərin çox ciddi şəkildə nizamlı quruluşu ilə əlaqədardır. Buna görə də, mitoxondrinin quruluşunun azacıq belə, dəyişilməsi onun funksiyasına xeyli təsir edir. Məlumdur ki, mitoxondrilər hüceyrədə enerji hasil edən oksidləşmə və fosforlaşma proseslərinin mərkəzi hesab olunur. Lakin bu funksiya təkcə mitoxondrilərdə deyil, xloroplastlarda və nüvədə də aşkar edilmişdir. Xloroplastlarda gedən fosforlaşma fotosintetik fosforlaşma (fotofosforlaşma) adlanır və 1954-cu ildə Arnon tərəfindən kəşf olunmuşdur.



Şəkil 22. Mitoxondrilərdə elektronların iki daşınma yolunun məkanca ayrılması.

Kartof yarpaqlarından alınmış xloroplastlarda piroüzüm turşusunu, limon və α-ketotlutar turşularının oksidləşməsini kataliz edən ferment sistemləri tapılmışdır.

Hidrogenin aralıq daşıyıcısı olan fermentlər NAD·H sitoxrom C-reduktaza və NADP·H-sitoxrom C-reduktaza, həm mitoxondrilərdə, həm plastidlərdə, bəzi hallarda isə, mikrosomlarda toplanmışdır. Alimlər son zamanlaradək sitoxromoksidazanın yalnız mitoxondrilərdə toplanmasını güman edirdilər. Aparılan tədqiqatlar sübut etdi ki, sitoxromoksidaza həm də plastidlərdə (xloroplastlarda) vardır. Beləliklə, qeyd etmək olar ki, fermentlər hüceyrənin bu və ya digər komponenti ilə əlaqədardır (cədvəl 10).

Cədvəl 10

Tənəffüs fermentlərinin hüceyrə komponentlərində paylanması

Nüvə	Plastidlər	Mitoxondrilər	Mikrosomlar	Peroksisomlar	Sitoplazma	Hüceyrə qılafı
Qliserin-aldehidinin dehidrogenazası	sitoxromoksidaza		NAD·H oksidaza	aminturşularının oksidazaları	askorbinoksidaza	
	difenoloksidaza		NADP·H oksidaza		difenoloksidaza	
Triozofosfatın dehidrogenazası	askorbinoksidaza			uratoksidaza		
«qalıq» tənəffüsü oksidazaları						
İzomeraza	Limon turşusu oksidazası			qlikolatoksidaza		
aldolaza fosfokarboksidaza	α-ketoqlutar turşusunun oksidazası	suksinatdehidrogenaza				
transfosforilaza	piroüzüm turşusunun oksidazası	alma turşusunun dehidrogenazası				
	lipooksidaza					
askorbinoksidaza		malatdehidrogenaza		katalaza		
peroksidaza				peroksidaza		peroksidaza
Piruvat-kinaza	Fosfoqlükolutaza	İzositratdehidrogenaza			İzositratdehidrogenaza	
Süd turşusu dehidrogenazası		Qliserofosfatdehidrogenaza			qlükozodehidrogenaza	
Enolaza		kəhrəba turşusu dehidrogenazası			akonitaza	
	NAD·H sitoxrom C-reduktaza					
	NADP·H sitoxrom C-reduktaza					
qlükozo-6-fosfat dehidrogenaza		heksozokinaza				
6-fosfoqlükonat dehidrogenaza		enoloza				
		Krebs tsikli fermentlər				
	sitoxrom C-reduktaza					
		D-aminturşuları oksidazası				
qliserofosfat dehidrogenaza		qliserofosfatdehidrogenaza			qliserofosfatdehidrogenaza	
oksalat-sirkə turşusu oksidazası		oksalat-sirkə turşusu oksidazası			oksalat-sirkə turşusu oksidazası	

TƏNƏFFÜSUN SUBSTRATLARI

Tənəffüs prosesində istifadə olunan substratlardan ən mühümü, avtotrof bitkilər tərəfindən hazırlanan karbohidratlardır. Hüceyrədə olan karbohidratların təxminən dörddə üç hissəsi, tənəffüsdə sərf oluna bilər. Toxumları zülal, yaxud yağlarla zəngin olan bitkilərdə tənəffüs materialı kimi zülallardan və yağlardan da istifadə olunur. Bir sıra heterotrof orqanizmlərdə (məsələn, kif göbələklərində) tənəffüs substratı, həmin orqanizmin yaşadığı mühitin tərkibindən asılıdır. Tənəffüs materialının oksidləşmə-reduksiya zamanı çevrilməsi nəticəsində ayrılan enerji, əsas etibarilə, ATP molekulunda yüksək enerjili fosfat rabitələrinin əmələ gəlməsinə sərf olunur. Sonradan, ATP molekulunda toplanmış enerji müvafiq katalitik mexanizmlər vasitəsilə hüceyrənin müxtəlif proseslərinin həyata keçirilməsində istifadə edilir.

Hüceyrənin ehtiyat maddələri tənəffüs materialı kimi istifadə olunmazdan əvvəl, müxtəlif cür dəyişikliklərə məruz qalır. Bu dəyişikliklərin əsas mahiyyəti, həmin maddələrin daha sadə birləşmələrə çevrilməsindən ibarətdir. Bəzi hallarda monomerin eyni tipli molekulu hüceyrə tərəfindən müxtəlif törəmələr şəklində istifadə olunur. Məsələn, bitki hüceyrəsində olan xüsusi katalitik sistemlər, qlükozanı, həm sərbəst heksoza, həm də ondan mono, yaxud difosfor efiri şəklində tənəffüs prosesində istifadə edə bilir.

Qlükozanın sərbəst surətdə oksidləşməsi – yəni tənəffüsün ilk mərhələsində fosfor turşusunun iştirakı olmadan oksidləşməsi nəticəsində 2-ketoqlükon turşusu əmələ gəlir. Bu isə öz növbəsində 2 triozaya parçalanır. Lakin tənəffüs materialının (heksozanın) ikiqat fosforlaşma yolu ilə oksidləşməsi daha mürəkkəbdir və iki mərhələyə ayrıla bilər: 1) anaerob mərhələ (qlikoliz) – burada qlükoza iki 3 karbonlu molekulu olan süd turşusuna və ya daha dəqiq deyilsə, onun oksidləşmə – məhsulu olan piroüzüm turşusuna (piruvat) çevrilir; 2) aerob mərhələ – bu mərhələnin gedişində anaerob mərhələnin son məhsulu olan piroüzüm turşusu oksidləşərək karbon qazı və suya çevrilir.

QLİKOLİZ PROSESİ VƏ YA KARBOHİDRATLARIN ÇEVRİLMƏSİNİN EMBDEN – MEYERHOF – PARNAS YOLU

Müəyyən edilmişdir ki, bitki hüceyrələrində heksoza molekulunun parçalanmasının kimyəvi təbiəti heyvan orqanizmində – əzələlərdəki qlikoliz adlanan prosesə yaxındır. Bununla əlaqədar olaraq

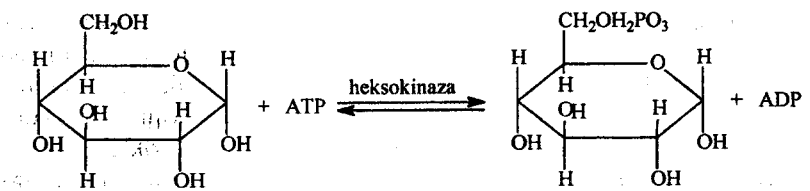
bitki orqanizmində tənəffüsün hazırlıq mərhələsi (anaerob mərhələ) də «qlikoliz» termini ilə ifadə edilir.

Heksozaların anaerob yolla parçalanması və bu prosesdə iştirak edən ferment sistemlərinin öyrənilməsi sahəsində, həm Rusiyada, həm də digər xarici ölkələrdə bir çox görkəmli biokimyaçı və fizioloqlar mühüm rol oynamışlar (L.A.İvanov, A.N.Lebedev, A.Qarden, K.Heyberq, Embden, Meyerhof, Parnas və başqaları). Qlikoliz prosesinin öyrənilməsində xüsusilə mühüm rol oynayan tədqiqatçılardan Embden, Meyerhof və Parnasın xidmətlərini nəzərə alaraq, çox hallarda qlikolizi Embden-Meyerhof-Parnas yolu da adlandırırlar.

Şəkərlərin anaerob yolla parçalanmasının kimyasının öyrənilməsində L.A.İvanovun işləri də mühüm əhəmiyyətə malikdir. O, müəyyən etmişdir ki, qıcqırma zamanı anaerob parçalanmaya, heksozanın sərbəst molekulu deyil, onun əvvəlcədən əmələ gəlmiş fosfor efiri məruz qalır.

Tənəffüsun anaerob mərhələsinin əhəmiyyəti ondadır ki, burada heksoza molekulunun kimyəvi cəhətdən ətalətliyi aradan qaldırılır və o, fəal hala salınır. Fəallaşma prosesi tədricən həyata keçirilir və bir sıra ardıcıl mərhələlərdən ibarət olur. Bu mərhələlər müvafiq fermentlər tərəfindən kataliz edilir.

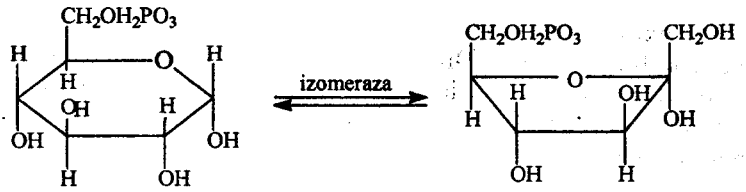
1. Bu mərhələdə qlükoza molekulunun reaksiyaya girmə qabiliyyətinin artması onun fosfor efirinin əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Bu proses, heksokinaza fermenti ilə kataliz olunur.



qlükoza *qlükozo-6-fosfat*

Bu reaksiyada fosfor turşusu mənbəyini, adenozintrifosfat (ATP) təşkil edir. Öznün fosfat qruplarından birini qlükozaya verərək ATP, adenozindifosfata (ADP) çevrilir, qlükozadakı fosfor qrupu isə hidroksil qrupu ilə 6-cı karbon atomunda efir rabitəsi əmələ gətirir.

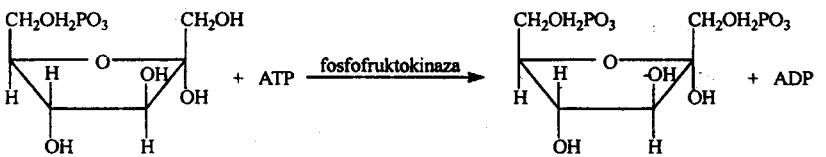
2. Şəkər molekulunun fəallaşması yolundakı növbəti mərhələ, qlükozo-6-fosfatın fruktofuranozo-6-fosfata çevrilməsidir.



qlükozo-6-fosfat *fruktozo-6-fosfat*

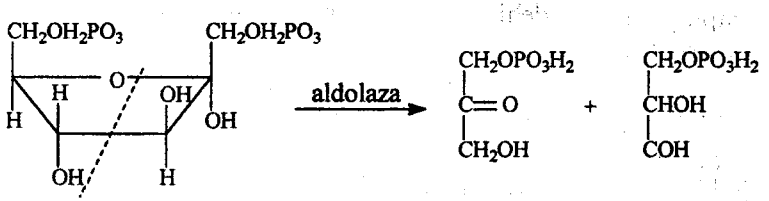
Bu proses xüsusi ferment olan fosfoheksoizomeraza və ya oksoizomerazanın iştirakı ilə həyata keçirilir.

3. Heksozanın sonrakı fəallaşması, fruktozo-6-fosfata yenə də bir fosfor turşusu qalığının birləşməsi ilə əlaqədardır. Qeyd etmək lazımdır ki, ATP-dən bir fosfat qalığının fruktozo-6-fosfata verilməsi fosfofruktokinaza vasitəsilə kataliz olunur. Bu ferment Mg^{2+} ionlarının iştirakı ilə fəallaşır və reaksiya nəticəsində fruktozo-1,6-difosfat əmələ gəlir.



fruktozo-6-fosfat *fruktozo-1,6-difosfat*

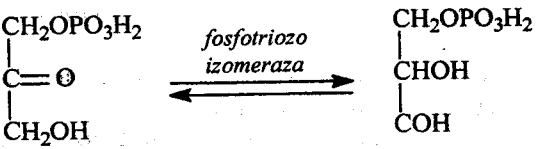
4. Reaksiya nəticəsində əmələ gələn fruktozo-1,6-difosfat aldolaza fermentinin köməyi ilə iki fosfotriozaya: fosfodioksiasetona və 3-fosfoqliserin aldehidinə parçalanır:



fruktozo-1,6-difosfat *fosfodi oksiaseton* *3-fosfoqliserin aldehidi*

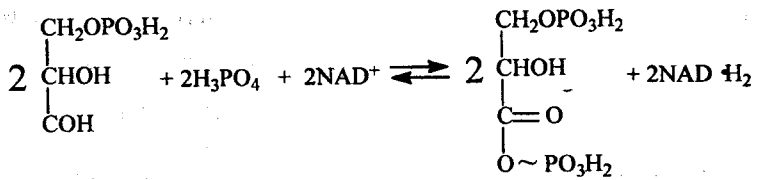
Beləliklə, hər bir qlükoza molekulunun fəallaşması və onun daha tez reaksiyaya girmək qabiliyyətinə malik olan iki üçkarbonlu birləşməyə ayrılması prosesi iki ATP molekulunun olması ilə həyata keçir.

5. Qlikolitik parçalanmanın sonrakı prosesində yalnız fosfoqliserin aldehidi iştirak edir. Ona görə ki, hüceyrədə spesifik fosfotriozoizomeraza fermentinin təsiri altında fosfodioksiaseton tamamilə fosfoqliserin aldehidinə çevrilir. Beləliklə də, qlükozanın hüceyrələrdə tamamilə istifadə olunmasına imkan yaranır.



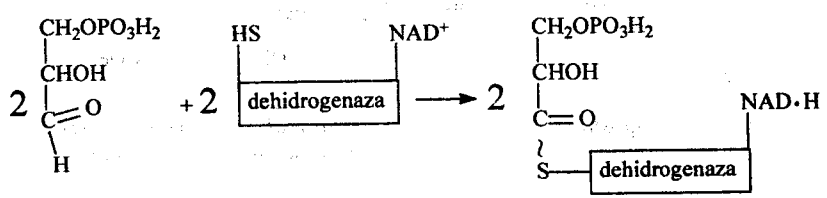
fosfodioksiaseton — *3-fosfoqliserin aldehidi*

6. Qlikolizin sonrakı mərhələsi, 3-fosfoqliserin aldehidinin, 1,3-difosfoqliserata çevrilməsindən ibarətdir. Bu reaksiya spesifik fosfoqliserin aldehiddehidrogenaza fermenti ilə kataliz olunur:



3-fosfoqliserin aldehidi — *1,3-difosfoqliserin turşusu*

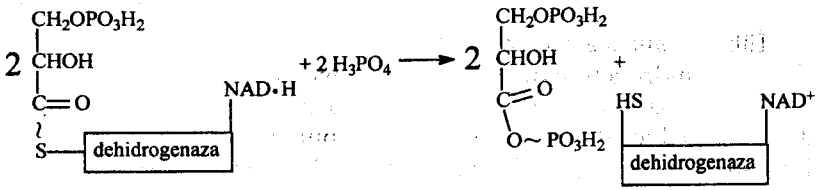
Bu reaksiya, qlikolitik oksidləşmə-reduksiya reaksiyası adlanır və bir neçə mərhələdə gedir. Əvvəlcə, 3-fosfoqliserin aldehidi-SH qrupu vasitəsilə dehidrogenaza fermentinin zülalındakı polipeptid zənciri ilə qarşılıqlı əlaqəyə girir. Yəni:



3-fosfoqliserin aldehidi — *asilmerkaptan kompleksi*

Asilmerkaptan kompleksi olan difosfopiridinnukleotid artıq ok-

sidləşmiş deyil, reduksiya olunmuş vəziyyətdədir. Enerji ilə zəngin olan C~S rabitəsi davamsız olduğundan fosfor turşusunun iştirakı ilə spontan olaraq parçalanır.



asilmerkaptan kompleksi *1,3-difosfo qliserin turşusu*

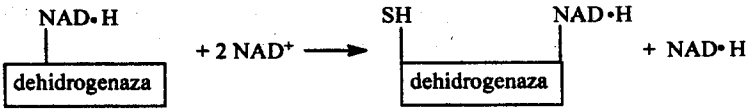
7. Qlikoliz prosesində sonrakı mərhələ, difosfoqliserin turşusunun onun monofosfor efirinə çevrilməsindən ibarətdir. Bu halda birinci karbon atomundakı makroerqik rabitə transfosforilaza fermentinin iştirakı ilə ADP-ə verilir və onu ATP-ə çevirir.



1,3-difosfoqliserin turşusu *3-fosfoqliserin turşusu*

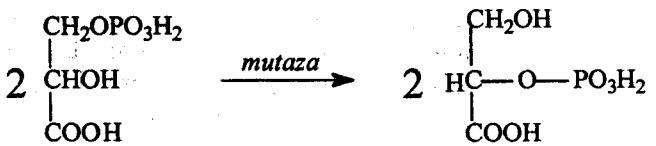
Bu reaksiyanın böyük əhəmiyyəti vardır, ona görə ki, burada fosfoqliserin aldehidinin oksidləşməsi nəticəsində ayrılan enerji, universal formaya-ATP-ə çevrilir. Bununla da, hüceyrə, əvvəlcədən qlikolizin fəallaşmasına sərf etdiyi enerjini tamamilə bərpa etmiş olur. K^+ və ya NH_4^+, Mg^{2+} və ATP-in iştirakı ilə reaksiya tamamilə dönən xarakter daşıyır. Lakin mühitdə K ionları olmadıqda reaksiya praktiki olaraq getmir.

8. Qlikoliz prosesinin sonrakı gedişi üçün, fosfat turşusu qalığının 1,3-difosfoqliserin turşusundan ADP-ə verilməsindən başqa, həm də reduksiya olmuş $NAD \cdot H_2$-nin oksidləşməsinin də böyük əhəmiyyəti vardır. Məlumdur ki, NAD-dehidrogenaza fermentinin koferment hissəsini əmələ gətirir. Bu prosesin getməsi üçün dehidrogenazanın tərkibinə daxil olan $NAD \cdot H_2$ mühitdəki NAD^+-la əvəz olunmalıdır.



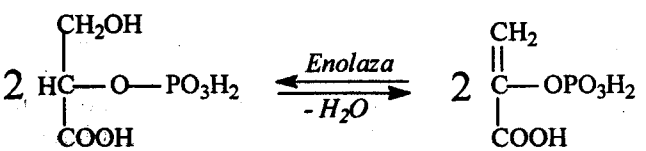
Mühitdə əmələ gələn və digər dehidrogenazaların tərkibində olan NAD·H öz hidrogenini onu fəallaşdıran agentə verir.

9. Qlikolizin növbəti mərhələsində fosfoqliserin turşusunun oksidləşməsi (dehidratlaşması) baş verir ki, bundan da əvvəl, onun molekulunda fosfor turşusu 3 vəziyyətindən 2 vəziyyətinə keçir. Bu reaksiya fosfoqliserin turşusunun mutazası ilə həyata keçirilir.



3-fosfoqliserin turşusu *2-fosfoqliserin turşusu*

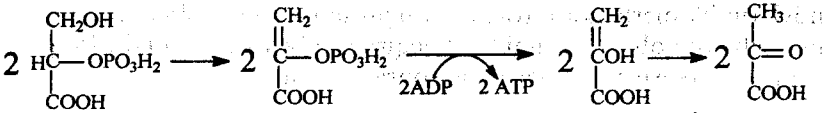
10. Əmələ gəlmiş 2-fosfoqliserin turşusu spesifik enolazaların köməyi ilə 2-fosfoenolpiroüzüm turşusuna çevrilir. Bu reaksiya maqnezium, manqan və ya sink ionlarının iştirakı ilə fəallaşır.



2-fosfoqliserin turşusu *fosfoenolpiroüzüm turşusu*

Bu reaksiya flüor ionunun təsirindən tamamilə dayanır. Müəyyən edilmişdir ki, flüor enolazanın fəallığını kəskin zəiflədir.

11. Qlikoliz prosesinin sonrakı mərhələsində fosfoenolpiroüzüm turşusunun defosforlaşması baş verir və nəticədə enolpiroüzüm turşusu yaranmaqla, fosfor turşusunun qalığı ADP-ə keçir. Beləliklə də, hər bir qlükoza molekulundan əmələ gələn iki fosfoenolpiroüzüm turşusunun təsiri ilə iki molekul ATP sintez olunur. Beləliklə də, qlikolitik yolla heksozaların parçalanması nəticəsində 16 kkal/mol enerji çıxımı (ATP) olur. Bu miqdar enerji heksoza molekulunda olan enerjidən (674 kkal/mol) çox azdır.



2-fosfoqliserin turşusu *fosfoenol piroüzüm turşusu* *enolpiro- üzüm turşusu* *piroüzüm turşusu*

Piroüzüm turşusunun əmələ gəlməsinə tənəffüs, qlikoliz və bütün növ qıcqırma proseslərində şəkərlərin anaerob parçalanmasının ümumi aralıq məhsulu kimi baxıla bilər. Piroüzüm turşusunun sonradan müxtəlif çevrilmələrə məruz qalması, ilk növbədə, hüceyrədə oksigenin olub-olmamasından asılıdır. Beləliklə də, qlikoliz prosesində reaksiyaları 11 ferment kataliz edir ki, bunların da əksəriyyəti kristallik şəkildə alınmış və fiziki-kimyəvi xassələri diqqətlə öyrənilmişdir.

23-ci şəkildə qlikolizin iki əsas mərhələdən ibarət olduğu göstərilir. Həmin şəkildən aydın olur ki, birinci mərhələdə qlükoza fosforlaşıb, fermentativ yolla iki üçkarbonlu birləşməyə və 3-fosfoqliserin aldehidinə parçalanır. İkinci mərhələdə isə qliserin aldehidi piroüzüm turşusuna, yaxud onun reduksiya olunma məhsulu – süd turuşusuna çevrilir. Qlikolizin birinci mərhələsi hazırlıq mərhələsidir. Burada müxtəlif heksozalar fosforlaşıb, ümumi məhsula – 3-fosfoqliserin aldehidinə qədər parçalanır. Beləliklə də, birinci mərhələdən fərqli olaraq, ikinci mərhələ bütün şəkərlər üçün ümumidir. Bu prosesdə oksidləşmə-reduksiya reakasiyaları gedir və ADP fosforlaşaraq ATP-ə çevrilir.

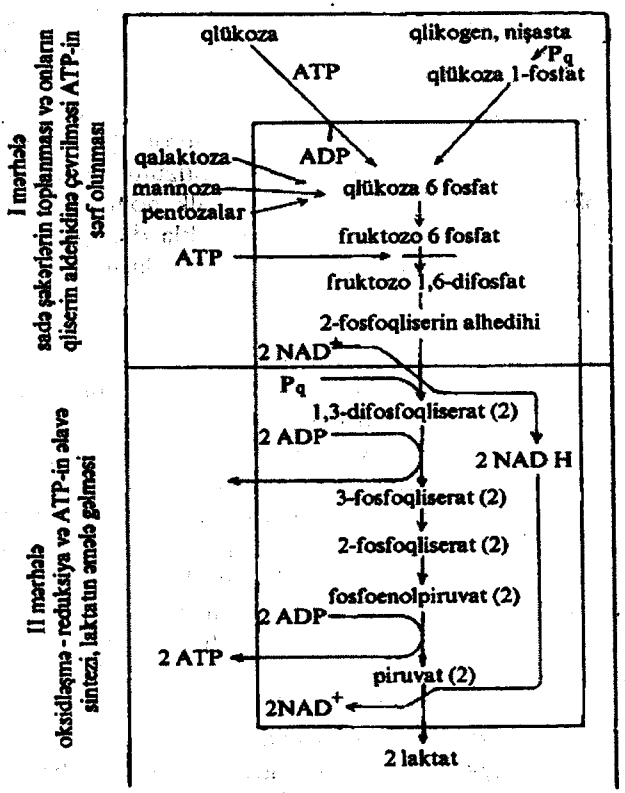
Hazırda sübut edilmişdir ki, qlikolizin ümumi sürəti, fosfofruktokinazanın kataliz etdiyi reaksiyalarla məhdudlaşa bilir.

Qlikolizin əhəmiyyətini onun energetik effektivliyi baxımından qiymətləndirmək düzgün hesab edilmir. Bu prosesdə, tənəffüs substratında kəskin biokimyəvi dəyişikliklər baş verir və prosesin sonunda kimyəvi cəhətdən fəal və labil (mütəhərrik) metabolit-piroüzüm turşusu əmələ gəlir.

QLİKOLİZİN SON MƏHSULLARININ ÇEVRİLMƏ YOLLARI, QICQIRMA

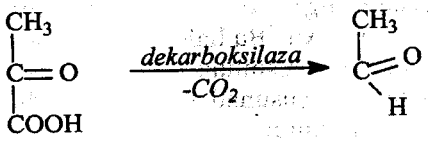
Qlikolizin son məhsulu olan piroüzüm turşusunun sonrakı çevrilməsi oksigenin iştirakı olmadan gedərsə, (anaerob şəraitdə) bu proses qıcqırma adlanır. Qıcqırmanın müxtəlif növləri vardır. Həmin

növlərin ilk mərhələsi-piroüzüm turşusunun əmələ gəlməsinə qədərki mərhələ, qlikolizdəki kimidir. Qıcqırma növləri arasındakı fərq, piroüzüm turşusu əmələ gələndən sonra yaranır.

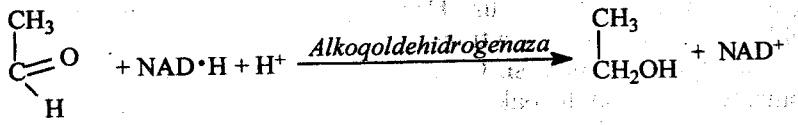


Şəkil 23. Qlikolizin iki mərhələsi.

Spirt qıcqırması. Karbohidratların anaerob şəraitdə çevrilmələrindən alınan məhsullardan biri də spirtdir. Spirt qıcqırmasının xarakterik cəhəti odur ki, bu prosesi aparan orqanizmlər (məsələn, maya göbələkləri) anaerob şəraitdə aktivliyini saxlayan piroüzüm turşusunun dekarboksilaza fermentinə malik olurlar. Bu fermentin təsiri ilə piroüzüm turşusundan CO_2 qopарılır və nəticədə sirkə aldehidi alınır. Sirkə aldehidi isə reduksiya olunmuş NAD-dakı hidrogenin akseptoru rolunu oynayır.



piroüzüm turşusu *sirkə aldehidi*



sirkə aldehidi *etil spirti*

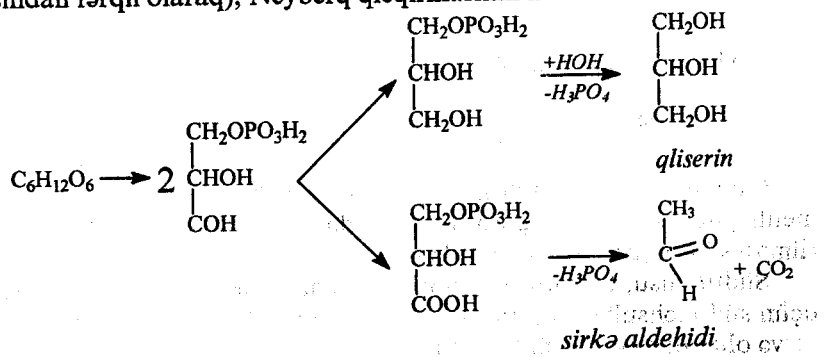
Spirt qıcqırmasının ümumi reaksiyasını aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$C_6H_{12}O_6 + 2\,H_3PO_4 + 2\,ADP \rightarrow 2\,C_2H_5OH + 2CO_2 + 2\,ATP$$

$$\Delta G^0 = -56 \text{ kkal/mol.}$$

Maya göbələkləri (*Sacharomyces cerievisiae* – pivə mayası, *Sacharomyces ellipsoideus* – şərab mayası), həmçinin də bakteriyalar (*Pseudomas lindneri*), spirt sənayesində və şərabçılıqda mühüm rol oynayır. Mono- və disaxaridlərdən fərqli olaraq nişasta (polisaxarid) qıcqırmır. Buna görə də, pivə və şərabçılıqda, adətən, arpa cücərtilərindən hazırlanmış səmənidən istifadə olunur. Səmənidəki amilazanın təsiri ilə nişasta maltozayadək hidroliz edilir. Sonradan isə maltoza qlükozaya çevrilib, maya hüceyrələri tərəfindən qıcqırma prosesinə sərf olunur. Spirt qıcqırmasının əlavə məhsulları kimi: qliserin sirkə, limon və kəhrəba turşuları, aseton və s. alınır. Ali bitkilərin bir çox toxumalarında (noxud toxumlarında, yerkökündə) O_2 çatışmayan hallarda spirt qıcqırmasına rast gəlinir.

Spirt qıcqırmasının dəyişilmiş forması (normal spirt qıcqırmasından fərqli olaraq), Neyberq qıcqırmasının ikinci forması adlanır.

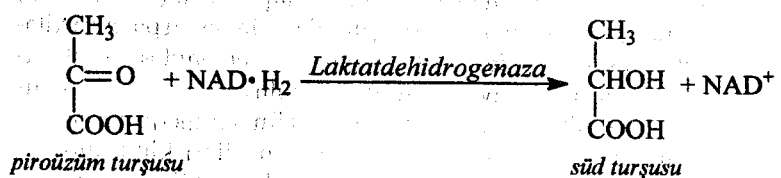


Spirt qıcqırmasının digər yolu, qıcqırdılan qarışığın qələviləşdirilməsi zamanı meydana çıxır. Bu halda, aldehid spirtə qədər normal reduksiya olunmadığından dismutasiyaya məruz qalır. Odur ki, aldehidin bir hissəsi sirkə turşusunadək oksidləşir, digər hissəsi isə etil spirtinə qədər reduksiya olunur.

Spirt qıcqırmasının belə dəyişilməsi Neybeyrq qıcqırmasının üçüncü forması adlandırılır. Həmin prosesdə sirkə turşusu əmələ gəldiyindən mühit tədricən turşulaşır.

Südturşusu qıcqırması. Qıcqırmanın bu tipi heyvan əzələlərində, həmçinin də, müxtəlif bakteriyalarda, ilk növbədə, *Lactobacillus* və *Streptococcus*-larda səciyyəvi proses kimi rast gəlinir. Lakin südturşusu qıcqırması göbələklərdə, yaşıl yosunlarda və ali bitkilərin toxumalarında da (məsələn, kartof kəsiklərində və s.) nəzərə çarpır.

Süd turşusu qıcqırması zamanı piroüzüm turşusu dekarboksilləşmir, əksinə, o, spesifik laktikodehidrogenaza fermentinin köməyi ilə reduksiya olunur. Bu reaksiyada hidrogenin donoru $NAD \cdot H_2$-dir. Reaksiyanı aşağıdakı kimi yazmar olar.



Süd turşusu qıcqırmasının ümumi tənliyini yaza bilərik.

1. Homofermentativ qıcqırmada:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3 - CHOH - COOH$$

$$\Delta G^0 = -47 \text{ kkal/mol}$$

2. Heterofermentativ qıcqırmada:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow CH_3 - CHOH - COOH + C_2H_5OH + CO_2$$

$$\Delta G^0 = -52 \text{ kkal/mol}$$

Güman edilir ki, südturşusu bakteriyalarında karboksilaza fermenti yoxdur və buna görə də, onlarda piroüzüm turşusunun çevrilməsi südturşusu istiqamətində gedir.

Südturşusu, bir sıra mikroorqanizmlərin inkişafını dayandırdığı üçün süd məhsullarının, tərəvəzin və yaşıl yemlərin (silos və s.) konservə olunmasında istifadə edilir.

İstehsalatda südturşusunun alınmasında *Lactobacillus delbruckii* – bakteriyalarından geniş istifadə olunur.

Propionturşusu qıcqırması. Bu tip qıcqırma, ilk növbədə, *Propionibacterium* cinsinə aiddir, lakin gövşəyən heyvanların işkənbəsində olan *Micrococcus* və *Cotynebacterium diphtheriiae* növləri də həmin tipli qıcqırmanı həyata keçirə bilir.

Propionturşusu qıcqırmasının ümumi tənliyi belədir.

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow \frac{4}{3}\,CH_3-CH_2-COOH + \frac{2}{3}\,CH_3-COOH + \frac{2}{3}\,CO_2 + \frac{2}{3}\,H_2O$$

$$\Delta G^0 = -75 \text{ kkal/mol}$$

Propionturşusu bakteriyalarının bəzi növləri pendir hazırlanmasında mühüm rol oynayır. Propionturşusu qıcqırması zamanı çoxlu miqdarda əlavə məhsullar alınır.

Qarışqaturşusu qıcqırması. Bu qıcqırma adətən, nazik bağırsaqda yaşayan *Enterobacteriaceae* növünə və ya sərbəst yaşayan *Escherichia, Aerobacter, Salmonella* və s. növlərə xasdır.

Mikroorqanizmlərin ancaq bəzilərində (*Salmonella typhi*) qıcqırmanın son məhsulu HCOOH-dır, əksəriyyətində isə qarışqa turşusu şəraitdən (məsələn, pH-dan) asılı olaraq ya son, yaxud da aralıq məhsul kimi alınır.

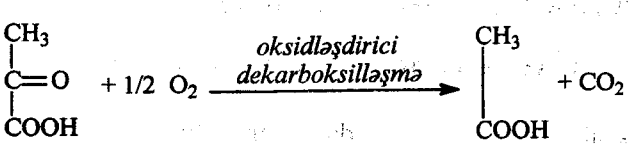
Qarışqaturşusu qıcqırmasının *Escherichia coli*-də ümumi reaksiyasını aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow \frac{1}{2}\,H_2O \rightarrow CH_3-CHOH-COOH + \frac{1}{2}\,C_2H_5OH +$$

$$+ \frac{1}{2}\,CH_3-COOH + CO_2 + H_2$$

$$\Delta G^0 = -51 \text{ kkal/mol}$$

Yağturşusu qıcqırması. Qıcqırmanın bu tipi *Clostridium, Neisseri, Zimosarcina* cinslərində rast gəlinir. Həmin bakteriyalar obliqat anaeroblardandır.

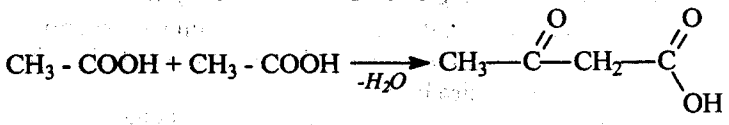


piroüzüm turşusu *sirkə turşusu*

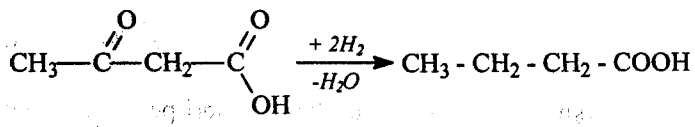
Əgər piroüzüm turşusu oksidləşdirici dekarboksilləşməyə məruz

qalırsa, bu halda sirkə turşusu alınır.

Sirkə turşusu isə sonradan kondensasiya yolu ilə aseto-sirkə turşusuna, bu isə reduksiya olunmaqla yağ turşusuna çevrilir.



sirkə turşusu *aseto-sirkə turşusu*



yağ turşusu

Göründüyü kimi, yağturşusu qıcqırmasında əlavə məhsul kimi, xeyli miqdarda sirkə turşusu alınır. Yağturşusu qıcqırmasını həyata keçirən bir sıra mikroorqanizmlər nadir xüsusiyyətə – sellülozanı qıcqırtmağa malikdir.

Sirkəturşusu qıcqırması. Obliqat aerob proses olduğundan, sirkəturşusu qıcqırması, digər tip qıcqırmalar arasında xüsusi yer tutur. Bu tipli qıcqırmaya Pasterin «qıcqırma, oksigensiz həyatdır» – tərifini tətbiq etmək olmaz. Sirkəturşusu qıcqırmasını, *Acetobacter*, həmçinin Pseudomonas növündən bəziləri apara bilir.

Sirkəturşusu qıcqırmasının ümumi tənliyi aşağıdakı kimidir:

$C_2H_5OH + O_2 \rightarrow CH_3 - COOH + H_2O \quad \Delta G^0 = -180$ kkal/mol.
etil spirti sirkə turşusu

Sirkəturşusu bakteriyalarının bir sıra nümayəndələri şərab sirkəsi hazırlanmasında istifadə edilir.

Qıcqırmanın müxtəlif tipdə olmasına baxmayaraq onların hamısında son məhsul reduksiya olunmuş birləşmələrdir və buna görə də, xeyli enerji ehtiyatına malikdir. Beləliklə də, qlikoliz prosesi özünün energetik effektivliyinə görə aerob oksidləşmədən çox geri qalır.

LİMON TURŞUSU VƏ YA KREBS TSİKLİ

Qlikoliz prosesi qurtardıqdan sonra, qlükozanın tənəffüsdə kimyəvi çevrilməsi aerob oksidləşmə ilə həyata keçir. Qlikolizin son məhsulu – piroüzüm turşusunun oksidləşərək axırda suya və karbon

qazına çevrilməsi bir sıra mürəkkəb və ardıcıl reaksiyaların nəticəsində baş verir. Bu prosesdə çoxlu miqdarda fermentlər iştirak edir. Prosesin əsas mahiyyəti substratdakı hidrogenin fəallaşdırılması və onun (elektronun) fəallaşmış oksigenə verilməsindən ibarətdir.

Tənəffüs prosesində üzvi turşuların rolu ilk dəfə A. Sent-Diyerdi tərəfindən öyrənilmişdir. 1937-ci ildə həmin məsələ ingilis biokimyaçısı Krebs tərəfindən daha ətraflı öyrənilib, prosesin tsiklik olması sübut olundu. Buna görə də, limonturşusu tsiklini iki-üçkarbonlu turşular tsikli, yaxud tədqiqatçının şərəfinə Krebs tsikli adlandırırlar. Bu kəşf, müasir biokimyanın ən mühüm nailiyyətlərindən biridir. Həmin kəşfə görə 1958-ci ildə Krebsə Nobel mükafatı verilmişdir.

Krebs tsikli aşağıda qeyd edilən bir sıra ardıcıl reaksiyalar kompleksindən ibarətdir. Bu komplekse daxil olan ilk mərhələ piroüzüm turşusunun oksidləşdirici dekarboksilləşməsidir. Reaksiyanın həyata keçirilməsində koferment kimi NAD, NADP iştirak edir. Bundan başqa, reaksiyada, həmçinin, lipoat turşusu və koferment – A (K_0A) ilə yanaşı həm də Mg^{2+}-nin də iştirakı lazımdır.

Reaksiyanın ümumi tənliyini aşağıdakı kimi yazmaq olar:

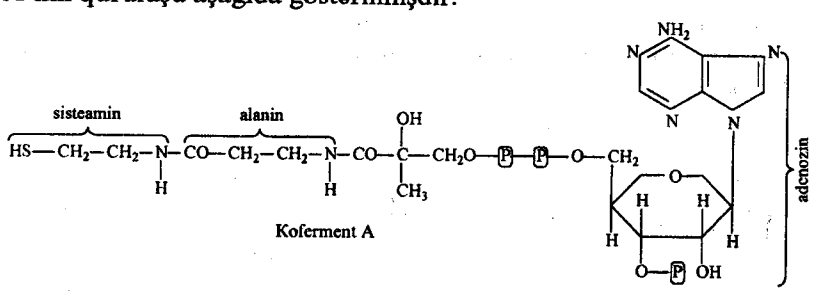
1. $CH_3 - CO - COOH + HS - K_0A + NAD^+ \rightarrow$

piroüzüm turşusu

$$\rightarrow CH_3CO \sim K_0A + CO_2 + NAD \cdot H^+$$

asetil-K_0A

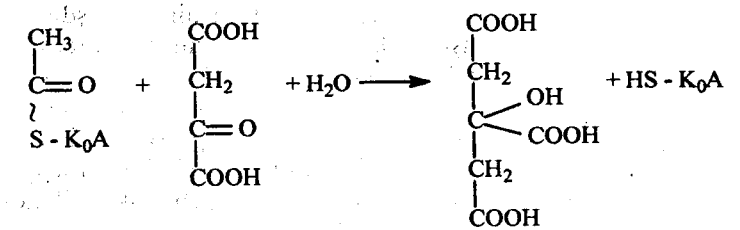
Reaksiya nəticəsində reduksiya olunmuş nikotinamidadenindinukleotid, asetil – K_0A və CO_2 əmələ gəlir. Reaksiyanı aparan piruvatdehidrogenaza multiferment kompleksinə daxil olan koferment A-nın quruluşu aşağıda göstərilmişdir.



Piroüzüm turşusunun oksidləşdirici dekarboksilləşməsinin mexanizmi daha ətraflı şəkildə mikroorqanizmlərdə öyrənilmişdir.

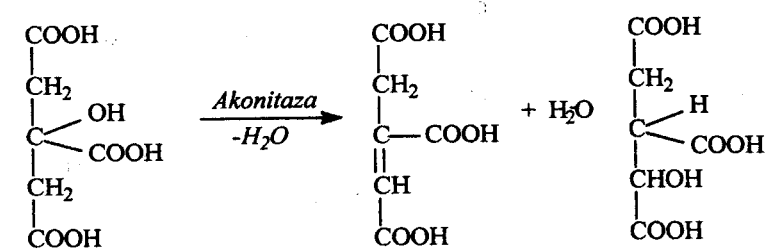
2. Müəyyən edilmişdir ki, əmələ gəlmiş asetil – K_0A oksalat-sirkə

turşusu ilə kondensasiya edərək limon turşusunu (sitrat) əmələ gətirir:



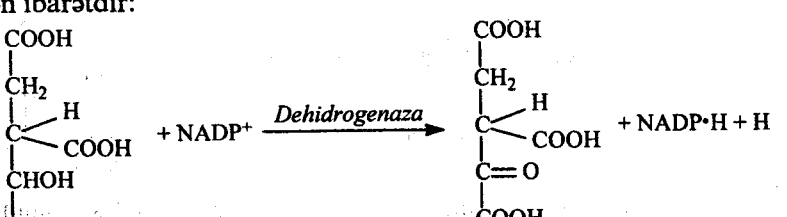
asetil-KoA *oksalat-sirkə turşusu* *limon turşusu (sitrat)*

3. Bu mərhələdə limon turşusu dehidratlaşaraq (bir molekul su itirərək), sis-akonit turşusuna çevrilir. Belə reaksiyada akonitaza iştirak edir. Reaksiyada yenidən hidratlaşma hesabına izolimon turşusu alınır.



limon turşusu *sis-akonit turşusu* *izolimon turşusu (izositrat)*

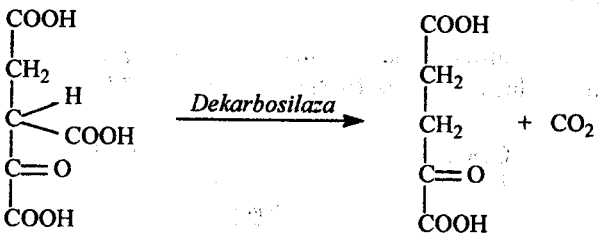
4. Krebs tsiklinin növbəti mərhələsi izolimon turşusunun oksidləşməsidir. Bu proses spesifik dehidrogenaza – izositrat-dehidrogenaza vasitəsilə kataliz edilir. Fermentin koferment hissəsi $NADP^+$-dən ibarətdir:



izositrat *oksalat-kəhrəba turşusu*

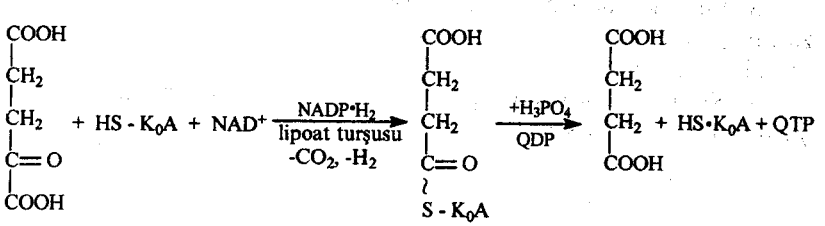
5. Əmələ gəlmiş oksalat-kəhrəba turşusu (oksalat-suksinat), spesifik dekarboksilaza fermentinin iştirakı ilə α-ketoqlutar turşusuna çevrilir.

Bu mərhələdə karbohidratlarda olan karbonun ikinci dəfə CO_2 şəklində xaric olması baş verir. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, müəyyən şəraitdə dekarboksilazanın kataliz etdiyi bu reaksiya dönən olur və α – ketoqlutar turşusu karboksilləşərək oksalat-kəhrəba turşusuna çevrilir.



oksalat-kəhrəba turşusu *α-ketoqlutar turşusu*

6. Sonrakı mərhələdə α – ketoqlutar turşusu oksidləşdirilir karboksilləşməyə məruz qalır və kəhrəba turşusuna (suksinat) çevrilir.



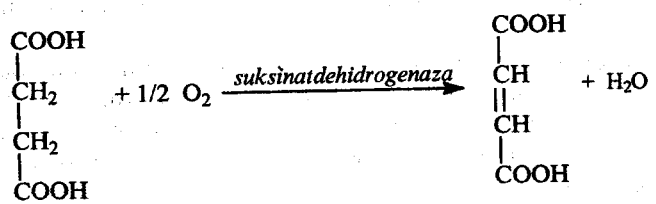
α-ketoqlutar turşusu *suksinil-KoA* *suksinat*

Bu mərhələdə gedən reaksiyaların mexanizmi tamamilə müəyyən edilməmişdir. Göründüyü kimi, həmin prosesdə kofaktor rolunu, $NADP^+$, NAD^+ lipoat turşusu, K_0A və Mg^{2+} oynayır. Bundan başqa, reaksiyada quanizindifosfat (QDP) iştirak edir və qeyri-üzvi fosfat qrupunu özünə birləşdirərək quanzintrifosfat (QTP) formasına keçir. Əmələ gəlmiş QTP özündəki fosfat qalığını ADP-ə verərək onun ATP-ə çevrilməsini təmin edir.

$$QTP + ADP \rightleftharpoons ATP + QDP$$

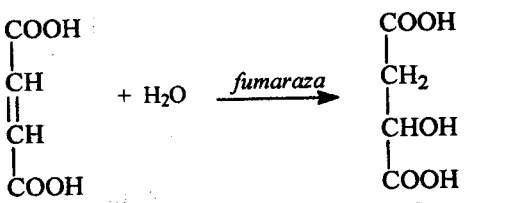
7. Krebs tsiklinin sonrakı mərhələsində kəhrəba turşusu oksid-

ləşməyə məruz qalır. Bu prosesdə suksinatdehidrogenaza iştirak edir:



kəhrəba turşusu (suksinat) *fumar turşusu*

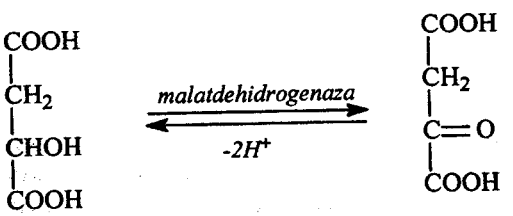
8. Əmələ gəlmiş fumar turşusu (doymamış turşu) fumarazanın təsiri ilə hidratlaşaraq alma turşusuna (malat) çevrilir:



fumar turşusu *alma turşusu (malat)*

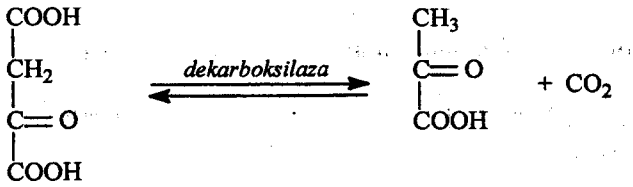
Mühitdəki şəraitdən asılı olaraq (pH, temperatur və s.) fumarazanın iştirakı ilə fumar turşusunun alma turşusuna və əksinə çevrilməsi həyata keçirilə bilər.

9. Növbəti mərhələdə spesifik malatdehidrogenazalar, alma turşusunun oksalat-sirkə turşusuna çevrilməsini kataliz edir.



alma turşusu (malat) *oksalat-sirkə turşusu*

Reaksiya nəticəsində alınmış oksalat-sirkə turşusu isə dekarboksilazaların köməyilə dekarboksilləşərək piroüzüm turşusuna çevrilir.



oksalat-sirkə turşusu *piroüzüm turşusu*

Beləliklə, piroüzüm turşusunun Krebs tsiklində tamamilə oksidləşməsi nəticəsində, tənəffüs materialında toplanmış enerjinin çox hissəsi xaric olur. Qeyd edildiyi kimi, Krebs tsiklində katalitik yolla nəinki təkcə karbohidratlar, həmçinin yağlar və zülallar da son məhsullara qədər oksidləşir. Krebs tsiklinə daxil olmazdan əvvəl, yağlar əvvəlcə qliserin və asil – K_0A-ya çevrilir. Sonradan qliserin, qliserofosfat şəklində qlikolitik tsiklə daxil olur və piroüzüm turşusuna qədər dəyişikliyə uğrayır. Yağların parçalanma məhsullarından olan asil – K_0A isə uzun və mürəkkəb reaksiyalar dövrəsindən keçərək, nəhayət asetil – K_0A formasına qədər parçalanır. Bu maddə isə Krebs tsiklində CO_2 və suya qədər oksidləşir.

Zülalların parçalanma məhsulları – aminturşuları da Krebs tsiklinə müəyyən mərhələlərdə daxil olur. Məsələn, asetil-K_0 α-ketoqlutar, oksalat-sirkə və ya fumar turşuları səviyyələrini göstərmək mümkündür. Bu halda, həm qlikolitik parçalanmada, həm də Krebs tsiklinin gedişində əmələ gələn ketoturşular xüsusi yer tutur (piroüzüm, α-ketoqlutar və s.). Həmin turşular aminləşərək müvafiq aminturşularına çevrilir (alanin, qlütamin, asparagin və s.) və amidlərin, ümumiyyətlə, zülalların metabolizmində son dərəcə böyük rol oynayır.

Aşağıdakı cədvəldə amin-turşularının Krebs tsiklindəki ayrı-ayrı mərhələlərlə əlaqəsi göstərilmişdir.

Qlükoza molekulunun qlikolitik yolla parçalanması zamanı, onun enerjisinin 5%-i ayrılır. Lakin Krebs tsiklində ayrılan enerjinin miqdarı xeyli olur və ATP-in makroerqik pirofosfat rabitəsində fiksə olur. Krebs tsiklində enerji, aşağıdakı dörd oksidləşmə reaksiyasında ayrılır: 1) izolimon turşusunun oksalat-kəhrəba turşusuna çevrilməsində; 2) α-ketoqlutar turşusunun suksinil K_0A-ya çevrilməsində; 3) kəhrəba turşusunun fumar turşusuna qədər oksidləşməsində; 4) alma turşusunun oksalat-sirkə turşusuna çevrilməsində.

Krebs tsiklində əmələ gələn birləşmələr, hüceyrə protoplazmasının bir çox komponentlərinin biosintezində mühüm əhəmiyyətə malikdir.

Cədvəl 11

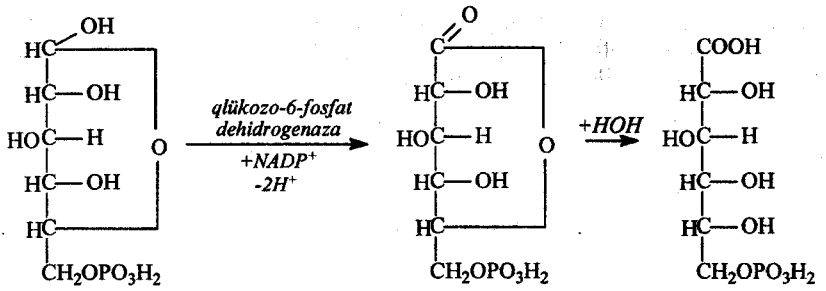
Bir sıra aminturşularının Krebs tsiklinin mərhələləri ilə əlaqəsi

Amin turşusu	Krebs tsiklinin müvafiq mərhələsi
asparagin turşusu	oksalat - sirkə turşusu
qlisin leysin serin sistein triptofan tirozin fenilalanin	asetil K_0A
arginin ornitin prolin histidin	α - ketoqlutar turşusu
tirozin fenilalanin	fumar turusu

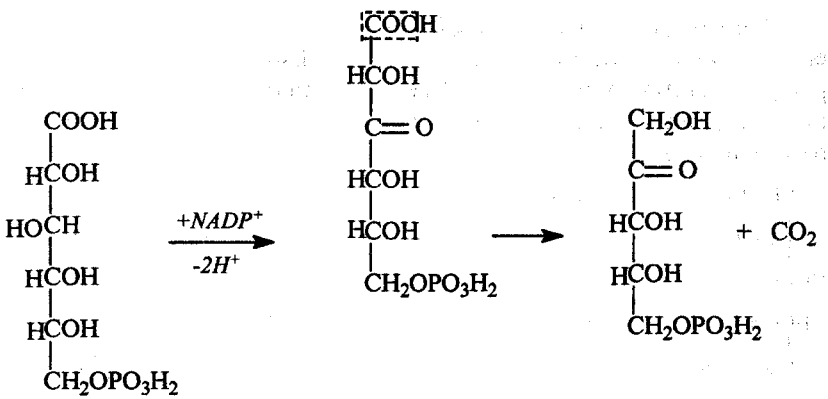
PENTOZ (HEKSOZOMONOFOSFAT) TSİKLİ VƏ YA APOTOMİK OKSİDLƏŞMƏ

Qeyd edildiyi kimi, qlükoza molekulu ən çox yayılmış tənəffüs substratı hesab olunur. Heksoza molekulunun çevrilmə yollarından biri qlikolitik yoldur. Burada onun molekulu iki dəfə fosforlaşmaya məruz qalır. Bununla belə, qlükozanın fosforlaşmadan sərbəst oksidləşməsi və həm də üçüncü yolla da (heksozomonofosfat) oksidləşməsi məlumdur. V.A.Engelqardtın təklifinə görə heksozomonofosfat apotomik yol adlandırılmışdır. Bu, həmin prosesi qlikolitik-dixotomik oksidləşmə yolundan fərqləndirməyə imkan verir. Hələ 1935-ci ildə O.Varburq və əməkdaşları müəyyən etmişlər ki, heksozaların ilk fosforlaşma məhsulu olan heksozomonofosfatlar spesifik oksidləşmə substratı rolunu oynaya bilər.

Heksozomonofosfat yolu ilə oksidləşmə bitkilərdə çox geniş yayılmışdır. Həmin prosesin ilk mərhələsində qlükoza-6-fosfat 6-fosfoqlükon turşusuna çevrilir.



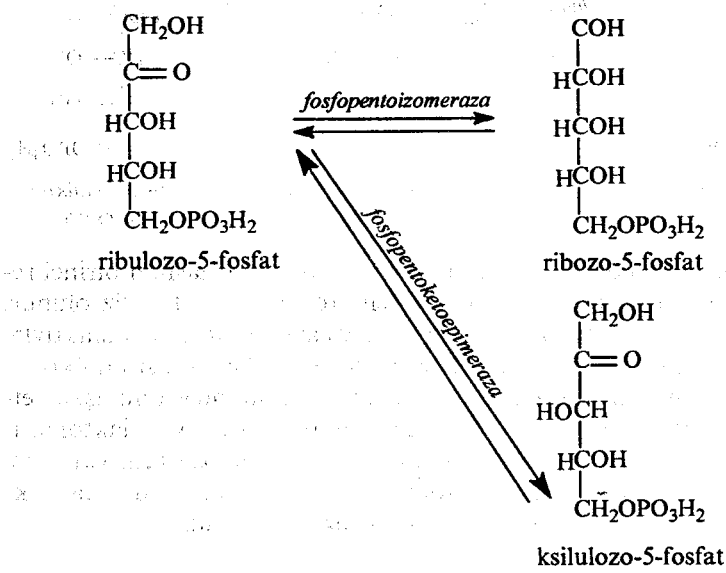
Qeyd edilənlərdən aydın olur ki, oksidləşmə fazasının birinci reaksiyası spesifik qlükozo-6-fosfat dehidrogenaza ilə kataliz olunur. Bu ferment, fluorid, yod-asetat, sianid və azidin təsirindən inaktivləşir. Reaksiyada aralıq məhsul kimi əmələ gələn 6-fosfo-qlükonolakton spontan hidroliz olunduğundan, uzun muddət onu aşkar etmək mümkün olmamışdır. Laktonun hidroliz reaksiyası laktonazaların iştirakı ilə həyata keçirilir. Bu ferment kofaktorların iştirakını tələb etmir. Əmələ gəlmiş 6-fosfoqlukon turşusu sonradan dekarboksilləşmə ilə yanaşı oksidləşmə prosesinə də məruz qalır.



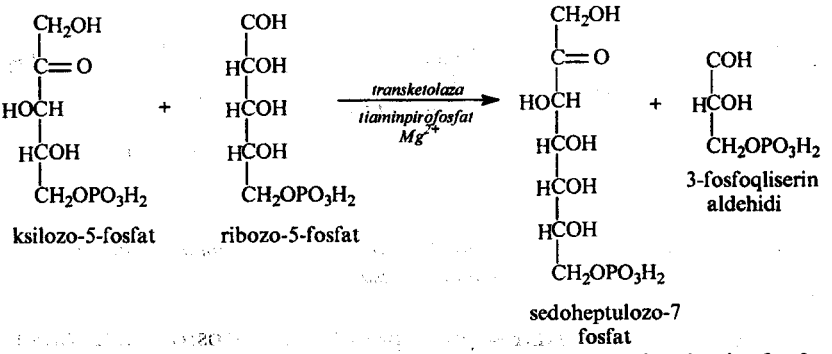
Həmin proses, NADP-ə görə spesifik olan 6-fosfoqlükon turşusunun dehidrogenazası vasitəsilə baş verir. Bu fermentin katalitik

fəallığı üçün NADP-dən başqa, mühitdə Mg^{2+} və ya Mn^{2+} olmalıdır.

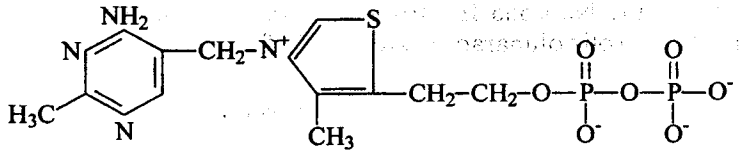
Heksozomonofosfat tsiklinin növbəti mərhələsində ribulozo-5-fosfat fermentativ yolla ribozo-5-fosfata və ya ksilulozo-5-fosfata çevrilir.



Tsiklin bu mərhələsini anoksidativ faza da adlandırırlar. Qeyd etmək lazımdır ki, oksidləşdirici dekarboksilləşməyə məruz qalan pentozofosfatlar metabolizm prosesində toplanıb qalmır. Onlar sonradan dəyişikliyə uğrayır, nəticədə triozo-fosfat və sedoheptulozo-7-fosfat əmələ gəlir.

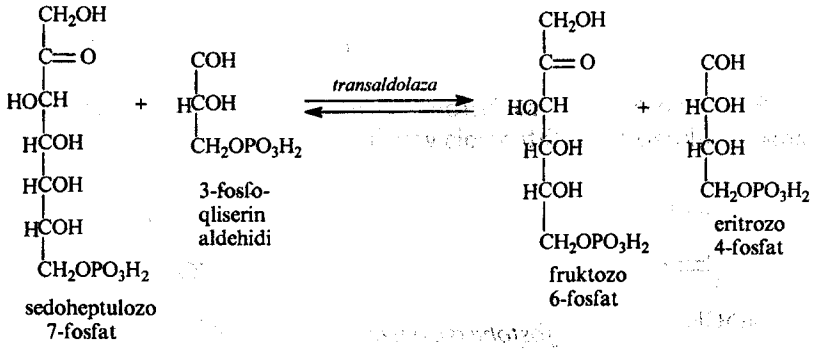


Reaksiyada transketolaza ilə yanaşı koferment-tiaminpirofosfat (köhnə adı-kokarboksilazadır) və Mg^{2+} ionu iştirak edir.



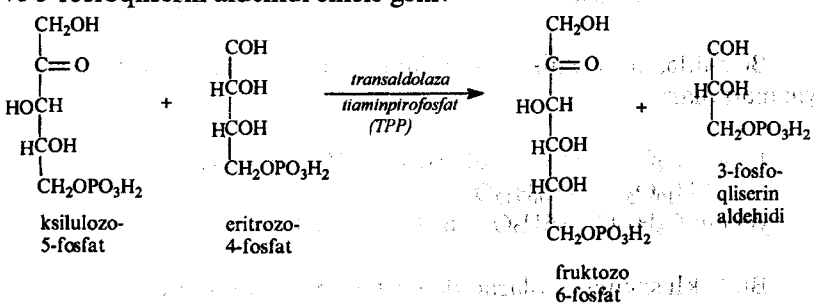
Tiaminpirofosfat

Əmələ gəlmiş sedoheptulozo-7-fosfat, 3-fosfoqliserin aldehidi ilə transaldolazanın köməyi ilə birləşir, nəticədə früktozo-6-fosfat və eritrozo-4-fosfat əmələ gəlir.



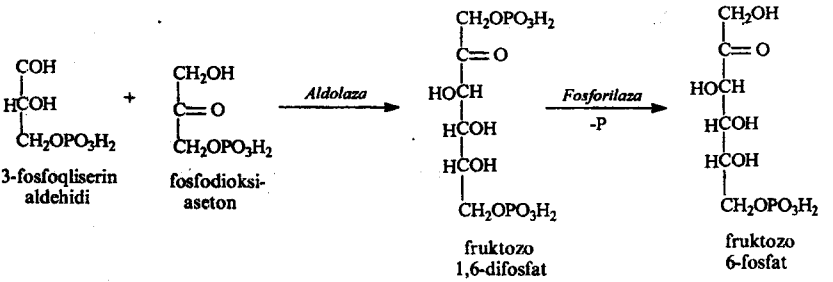
Beləliklə də, aydın olur ki, istər transketolaza, istərsə də transaldolaza heksozomonofosfat tsiklində qlükozanın kimyəvi çevrilməsini həyata keçirən başlıca fermentlərdir.

Alınmış eritrozo-4-fosfat, transketolazanın iştirakı ilə ksilulozo-5-fosfatla kondensasiyaya məruz qala bilər. Bu zaman früktozo-6-fosfat və 3-fosfoqliserin aldehidi əmələ gəlir.

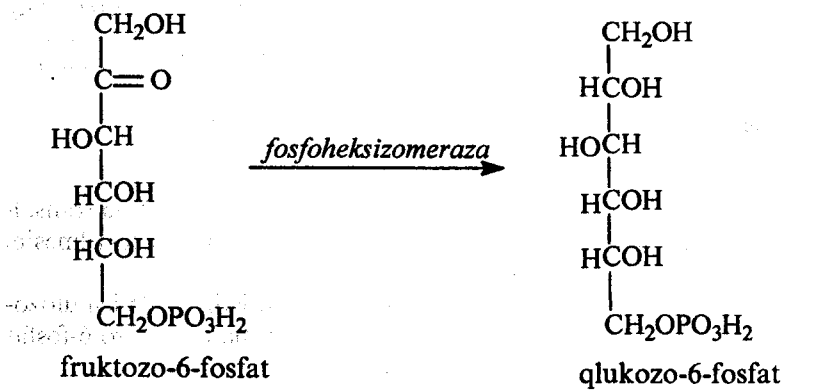


3-fosfoqliserin aldehidi izomerləşərək fosfodioksiasetona çevrilir. Bu proses iki triozanın fermentativ yolla kondensasiyası ilə mü-

şayiət olunur. Nəticədə fruktozo-1,6-difosfat alınır, lakin belə birləşmə də, hidroliz olunaraq fruktozo-6-fosfata çevrilir.



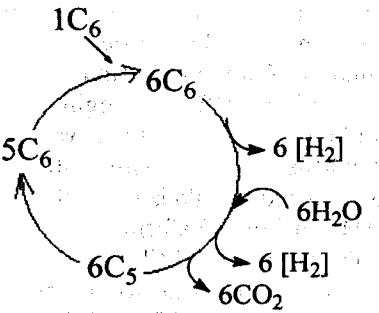
Fruktozo-6-fosfat isə fosfoheksoizomerazanın təsiri ilə izomerləşərək qlükozo-6- fosfatı əmələ gətirir.



Beləliklə, apotomik yolun ümumi reaksiyasını aşağıdakı kimi yazmaq olar:

1) $6C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \rightarrow 6C_5H_{10}O_5 + 6CO_2 + 12[H_2]$
2) $6C_5H_{10}O_5 \rightarrow 5\ C_6H_{12}O_6$
yekun: $C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \rightarrow 6CO_2 + 12[H_2]$

Bu tsikli sxematik olaraq da göstərmək mümkündür.



C_6 – heksozofosfat, C_5 – pentozofosfat

Heksozomonofosfat tsikli, xeyli miqdarda ($12NADP \cdot H + H^+$) reduksiyaolunmuş koferment əmələ gətirməklə, mitoxondrilərin tənəffüs dövrəsində enerji mənbəyi rolunu da oynayır. Bu zaman 35 molekul ATP alınır (təmiz çıxım).

Müəyyən edilmişdir ki, bir molekul qlükozanın tamamilə oksidləşərək CO_2-yə çevrilməsi altı dəfə tsiklin təkrar olunmasını tələb edir.

Hesablamalar göstərir ki, apotomik oksidləşmənin qlikolitik yola nisbətən bir sıra üstünlükləri vardır. Bunlardan biri odur ki, qlükoza molekulu CO_2-nin xaric olunmasına qədər ancaq 3 aralıq mərhələdən (6-fosfoqlükonolakton, 6-fosfoqlükonat və ribulozo-5-fosfat) keçdiyi halda, dixotomik (qlikolitik) yolda isə 12 aralıq çevrilmələrdən keçməlidir. Digər tərəfdən, qlükozanın apotomik yolla oksidləşməsi zamanı dehidratlaşma ancaq iki reaksiyada getdiyi halda, qlikoliz və Krebs tsiklində isə – altı müxtəlif reaksiyada həyata keçirilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, heksozomonofosfat tsikli ilə qlikoliz arasında heksozaya görə rəqabət yaranır. Əgər qlikoliz tamamilə anaerob şəraitdə gedirsə, heksozomonofosfat tsikli isə ancaq oksigenin iştirakı ilə gedir. Bu, heksozomonofosfat yolundakı dehidrogenazaların $NADP \cdot H$-in O_2-nin iştirakı ilə oksidləşmə sürətilə əlaqədardır. Qlikoliz prosesi zəifləyən və ya pozulan hallarda, heksozomonofosfat tsikli fəallaşır, yaxud əksinə, apotomik yolun zəifləməsi, qlükozanın qlikolitik oksidləşməsini sürətləndirir.

Heksozaların oksidləşməsinə görə apotomiya ilə dixotomiya arasında rəqabətə baxmayaraq, onların ümumi xüsusiyyətləri də vardır. Məsələn, qeyri-üzvi fosfat və ADP çatışmadıqda hər iki prosesin fəallığı azalır.

Beləliklə, hər iki sistem Krabtri effektinə malik olur (qlükozanın sistemə daxil edilməsi zamanı, ADP və qeyri-üzvi fosfat çatışmadıqda tənəffüsun pozulması). Krabtri effektinə, bəzən əks Paster effekti kimi də baxırlar. Belə ki, tənəffüsün ləngiməsi, qlikolizin intensiv fəallaşması nəticəsində baş verir. Rekker və Çans, qlükoza əlavə edildikdə sistemdə tənəffüsun zəifləməsini, mitoxondrilərdən ADP və qeyri-üzvi fosfatın xaricə çıxması ilə izah edirlər və müəyyən edilmişdir ki, mühitə $1 \cdot 10^{-3}$M qatılıqda fosfatın daxil edilməsi *Streptomyces* bakteriyalarında qlükozanın qlikolitik yolla parçalanmasını sürətləndirdiyi halda, heksozomonofosfat yolun zəifləməsinə səbəb olur. Beləliklə də, qeyri-üzvi fosfat və ADP qlükozanın çevrilmələrində tənzimləyici rolunu oynayır.

Heksozomonofosfat tsikli (pentoz tsikli) bir çox fermentativ sistemlərin kofermenti olan $NADP \cdot H_2$ və NAD^+ vasitəsilə tənəffüsun son mərhələsi ilə də əlaqədardır.

Məlumdur ki, bitki toxumalarında $NADP^+$-in miqdarı həmişə NAD^+-ın miqdarından xeyli az olur. Belə ki, $NADP^+$- lə zəngin olan toxumalarda $NADP^+/NAD^+$ nisbəti 0,2-0,1-ə bərabərdir. Normal şəraitdə $NADP^+$, toxumalarda reduksiya olunmuş formadadır ($NADP \cdot H_2$), lakin NAD isə oksidləşmiş (NAD^+) haldadır. Reduksiya vəziyyətində NADP autoksidabel (öz-özünə oksidləşən) deyildir, ona görə də $NADP \cdot H_2$-nin oksidləşməsinə digər oksidləşmə-reduksiya sistemləri təsir göstərir. Məlumdur ki, $NADP^+$ heksozo-6-fosfat və flavin fermentləri sistemində elektronların daşıyıcısı kimi iştirak edir.

Sübut olunmuşdur ki, $NAD \cdot H_2$-yə nisbətən $NADP \cdot H_2$ xeyli yavaş oksidləşir. Bu $NADP \cdot H_2$ oksidazaların, $NAD \cdot H_2$ oksidazalara nisbətən az aktiv olması ilə izah olunur.

Bitki və heyvan mənşəli mitoxondrilərdə $NADP \cdot H_2$-nin oksidləşməsi sürətini tənzim edən ferment-transhidrogenaza tapılmışdır.

$$NAD^+ + NADP \cdot H_2 \xrightleftharpoons{\text{transhidrogenaza}} NAD \cdot H_2 + NADP^+$$

Hüceyrədə NAD^+ çox olduqda alma turşusunun çevrilməsi oksalat-sirkə, $NADP^+$-in miqdarı artıqdırsa – piroüzüm turşusu istiqamətində baş verir.

Qeyd etmək lazımdır ki, $NADP^+$-in reduksiya nəticəsində $NADP \cdot H_2$-yə çevrilməsi heksozomonofosfat tsikli reaksiyalarında həyata keçir.

Qlükozanın apotomik oksidləşməsi təkamülcə qıcqırma prosesindən sonra formalaşmışdır. Bu onunla sübut olunur ki, apotomik oksidləşmədə yeni tipli reaksiyalarla yanaşı qıcqırmanın bir sıra aralıq reaksiyalarına da rast gəlinir. Apotomik yolla, qlikolizin əlaqəsi iki nöqtədə; qlükoza-6-fosfat və 3-fosfoqliserin aldehidi səviyyəsində yaranır.

Müəyyən edilmişdir ki, heksozomonofosfat tsikllə askorbin turşusunun biosintezi arasında da dinamik əlaqə vardır. Apotomik oksidləşmə ilə qlükozanın birbaşa oksidləşməsi arasında da əlaqənin olması aşkar edilmişdir. Hər iki proses üçün ümumi məhsul qlükon turşusu ($C_6H_{12}O_7$) hesab olunur. Qlükozanın oksidləşməsinin bu yolu heterotrof orqanizmlər, bəzi fotosintezedici dəniz yosunları üçün səciyyəvidir. Lakin ali bitkilərdə qlükozanın sərbəst oksidləşməsi barəsində dürust məlumatlar hələlik yoxdur.

Digər tərəfdən, heksozomonofosfat və fotosintetik tsikllər arasında da oxşarlıq nəzərə çarpır.

Tənəffüs prosesində heksozomonofosfat yolunun payı o qədər də çox deyildir və ədəbiyyat məlumatlarına görə, təxminən 10-40%-dir. Bununla belə, bəzi orqanizmlərdə (*Streptomyces venecuelae*) tənəffüs ancaq heksozomonofosfat yolu ilə həyata keçir. Orqanizmləri enerji ilə təchiz etməkdən başqa, heksozomonofosfat yolu, sintetik və böyümə prosesləri ilə də sıx əlaqədə olur.

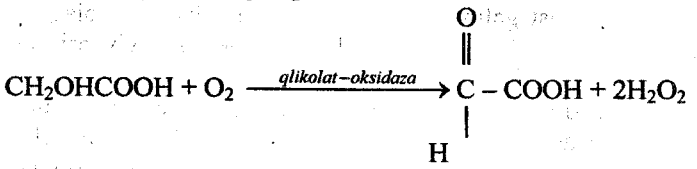
Heksozomonofosfat yolunun ən mühüm əhəmiyyəti odur ki, burada əmələ gələn ribulozo və onun difosfor efiri, fotosintezdə karbon qazının akseptoru kimi mühüm rol oynayır.

Heterotrof orqanizmlərdə apotomik oksidləşmə hüceyrədə pentozların (ribozo-5-fosfat) əmələ gəlməsinin yeganə mənbəyi hesab olunur. Məlumdur ki, bu pentozlar nuklein turşularının və müxtəlif nukleotidlərin sintezi üçün lazımdır (məsələn, piridin və flavin nukleotidləri, adenil sistemi və s). Beləliklə də, heksozomonofosfat tsikli hüceyrədə həm plastik, həm də energetik mübadilədə çox böyük əhəmiyyətə malikdir.

QLİKOLAT – QLİOKSİLAT TSİKLİ

1940-cı ildə P.A. Kolesnikov müəyyən etdi ki, monoyod-sirkə turşusunun iştirakı ilə işıqda və ya qaranlıqda qlükoza məhlulunda olan yaşıl yosunlarda qlioksilat turşusu toplanır. Sübut edildi ki, qlioksilat turşusu, qlikol turşusunun yaşıl bitkilərdə geniş yayılmış qlikol turşusu oksidazasının təsiri ilə oksidləşməsi məhsulundan iba-

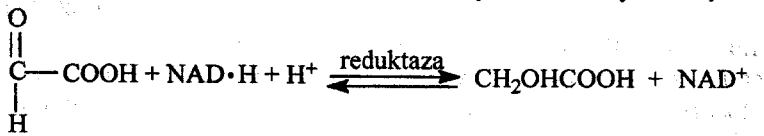
rətdir. Bu reaksiyanı kataliz edən fermentin prostetik qrupunu – flavinmononukleotid (FMN) təşkil edir. Reaksiyada qlioksilat turşusundan başqa, hidrogen peroksid də alınır.



qlikol turşusu *qlioksilat turşusu*

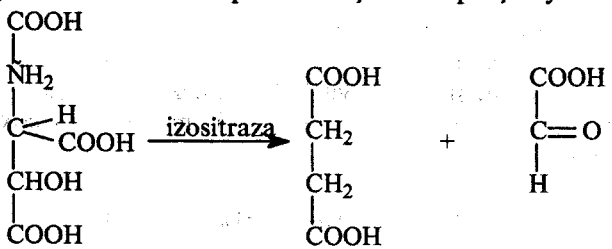
Bu reaksiya nəticəsində əmələ gəlmiş hidrogen-peroksid hidroksilamini nitritlərə, nitritləri nitratlara qədər oksidləşdirir. Bundan başqa, hidrogen-peroksidin təsiri ilə xlorofil, askorbin turşusu, fenollar və s. də oksidləşir. Qlikolatoksidaza bitkilərdə, xüsusilə, yaşıl orqanlarda çox geniş yayılmışdır.

Qlioksilat turşusunun reduksiya olunaraq qlikol turşusuna çevrilməsi spesifik reduktaza və NAD·H+H⁺ iştirakı ilə həyata keçirilir.



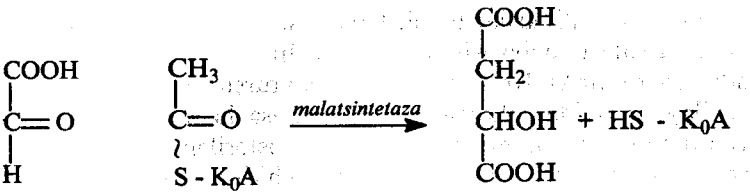
qlioksilat turşusu *qlikol turşusu*

Hazırda müəyyən edilmişdir ki, qlioksilat tsiklində izositraza və malatsintetaza fermentləri böyük rol oynayır. Birinci ferment izolimon turşusunu kəhrəba və qlioksil turşularına parçalayır.



izolimon turşusu kəhrəba turşusu qlioksilat turşusu

İkinci fermentin iştirakı ilə qlioksilat və asetil – KoA-dan alma turşusunun sintezi həyata keçirilir.

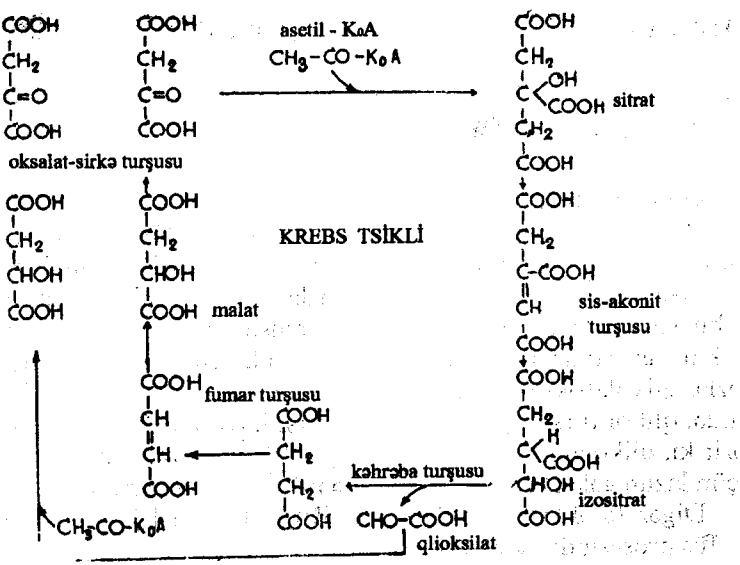


qlioksilat turşusu — asetil-K_0A — alma turşusu (malat)

Son zamanlar aparılan tədqiqatlar göstərir ki, yağla zəngin olan toxumlarda (günəbaxan, gənəgərçək və s.) izositraza və malatsintetaza geniş yayılmışdır. Bu fermentlər, toxumlarda yüksək aktivliyə malik olur, lakin yetişmiş toxumlarda həmin fermentlər aşkar edilməmişdir.

Bütün bunlar, qlikol turşusunun bitkilərin tənəffüsündə iştirak etməsini sübut edir. Hazırda, əldə olan məlumata əsasən bir sıra yaşıl bitkilərdə qlioksilat tsiklinin olması sübut olunmuşdur.

Bu sxemdən göründüyü kimi, izolimon turşusu α-ketoqlutar turşusuna və karbon qazına parçalanmaqdan başqa, kəhrəba və qlioksilat turşusuna qədər də parçalana bilər. Beləliklə də, α-ketoqlutar⇒kəhrəba⇒fumar turşusu dövrəsinin bir hissəsi qlioksilat ⇒ sirkə turşusu ilə əvəz olur.



Qlikolat – qlioksilat tsikli, Krebs tsikli ilə alma, kəhrəba və izolimon turşuları səviyyəsində əlaqədardır. Bu tsikllər arasında fərq ondan ibarətdir ki, Krebs tsiklində sirkə turşusunun karbon atomları oksidləşdiyi halda, qlioksilat tsiklində isə həmin atomlar oksalatsirkə turşusunun sintezinə sərf edilir. Göstərilən yollardan bu və ya digərinə keçid, izositraza ilə izositratdehidrogenaza arasındakı nisbətdən asılıdır.

Qlioksilat tsikli, işıqda yaşıl yarpaqların tənəffüsündə xüsusilə böyük rol oynayır. Nişanlanmış atomlarla ($^{14}CO_2$) aparılan təcrübələr göstərdi ki, işıqda tütün yarpaqlarında qlikol turşusunun miqdarı qaranlıqdakı yarpaqlardakından xeyli çox olur. Buradan da, aydın olur ki, qlikol-qlioksil turşusu sistemi fotosintezdə elektronların daşınmasında iştirak edir. Bundan başqa, müəyyən edilmişdir ki, xlorella tərəfindən qlükozanın udulması α-oksisulfonat vasitəsilə dayandırılır. Buna əsasən, fərz olunur ki, qlikolat-qlioksilat tsikli, fotosintetik fosforlaşmada ADP və Pq-dən ATP-in əmələ gəlməsində mühüm rol oynayır.

$$NADP^+ + ADP + Pq + H_2O \xrightarrow{\text{işıq}} NADP \cdot H_2 + ATP + \frac{1}{2} O_2,$$

$$NADP \cdot H_2 + CHOCOOH \rightarrow NADP^+ + CH_2OHCOOH,$$

$$CH_2OHCOOH + \frac{1}{2} O_2 \xrightarrow{sulfonat} CHOCOOH + H_2O$$

Cəmi: $ADP + Pq \xrightarrow{\text{işıq}} ATP$

Güman edilən bu proses, birbaşa təcrübələrlə təsdiq olunmuşdur. Beləliklə, α – oksisulfonatın yarpaqların CO_2 udmasına ingibitor təsiri, onun qlikolatoksidazaya mənfi təsiri ilə izah oluna bilər.

Təcrübələr göstərir ki, yarpaqlarda ağızcıqların açılıb- qapanması bu və ya digər dərəcədə qlikol turşusunun miqdarından asılıdır. Lakin ağızcıqların açılması prosesi, azid, fenilmerkurasetat, başqa sözlə, qlikolatoksidazanı inaktivləşdirməyən maddələrin təsiri şəraitində, qlikol turşusunun olmasına qarşı həssas deyildir. Bu onu göstərir ki, qlikolat-qlioksilat tsikli, ağızcıqların hərəkətini təmin etmək üçün lazım gələn ATP-in sintezində müəyyən rol oynayır.

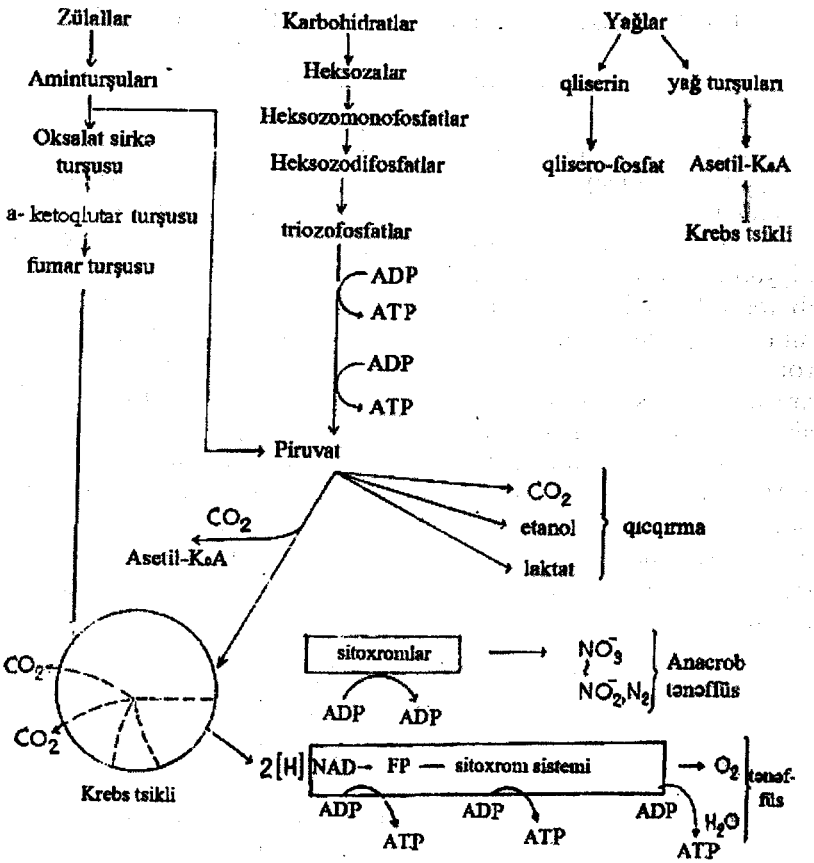
Digər tərəfdən, qlikolat-qlioksilat tsikli yaşıl bitkilərdə fototənəffüs prosesində də iştirak edir:

Qlikol turşusu $\xrightarrow{\text{qlikolatoksidaza}}$ qlioksilat turşusu $\xrightarrow{\text{qlioksilatoksidaza}}$

oksalat turşusu $\xrightarrow{\text{oksalatoksidaza}}$ $CO_2 + H_2O_2$

Əmələ gəlmiş hidrogen-peroksid katalaza vasitəsilə suya və molekulyar oksigenə qədər parçalanır.

Tənəffüs materialının müxtəlif yollarla çevrilməsinə baxdıqda bir daha yəqin etmək olur ki, bu yollar bir-birilə əlaqədar, tamamlayan və maddələr mübadiləsində ümumi bir axına qoşulan reaksiyalar kompleksindən ibarətdir (şəkil 24).



Şəkil 24. Tənəffüs substratının çevrilməsinin müxtəlif yollarının qarşılıqlı əlaqəsi.

Sxemdən göründüyü kimi, tənəffüs – karbohidratların, zülalların və yağların mübadilə reaksiyalarını bir-birilə əlaqələndirən mərkəzi prosesdir.

Qeyd etmək lazımdır ki, tənəffus nəticəsində əmələ gələn aralıq məhsullar nəinki hüceyrənin plastik maddələrə olan tələbatını təmin edir, həm də bu maddələr, fermentlərin və digər bioloji aktiv birləşmələrin əmələ gəlməsində də mühüm rol oynayır.

Tənəffüsdə iştirak edən mürəkkəb reaksiyalar kompleksi, ferment sistemləri tərəfindən tənzim olunur.

TƏNƏFFÜSÜN ELEKTRONNƏQLİYYAT DÖVRƏSİ

Tənəffüs dövrəsinin komponentləri

Substratın oksidləşməsini (Krebs tsiklindəki karbon turşuları), oksigenin reduksiyası ilə əlaqələndirən hidrogenin (elektronların) daşınma reaksiyaları, tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsi adlanır.

Tənəffüsün elektronnəqliyyat və ya qısaca, tənəffüs dövrəsi, mahiyyəti etibarilə, oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarının ardıcıllığından ibarətdir. Beləliklə də, elektronların bir oksidləşmə-reduksiya sistemindən digərinə keçməsi prosesi dissimilyasiyada son dərəcə mühüm rol oynayır. Elektronların redoks sistemlər (oksidləşmə-reduksiya) arasında hərəkət istiqaməti, həmin sistemlərdəki oksidləşmə-reduksiya potensialının qiyməti ilə müəyyən edilir (E_0).

Standart şəraitlərdə (25°C, 1 atm, hər iki komponentlərin qatılığı 1 M və s.) hər bir oksidləşmə-reduksiya sistemi özünün normal redoks-potensialı ilə (E_0) xarakterizə olunur. Biokimyada, adətən, pH=7 olan hallar üçün normal potensialın qiyməti istifadə edilir (E_0). Aşağıda pH 7-də oksidləşmə-reduksiya potensialları göstərilmişdir:

$$\frac{1}{2}H_2 \rightleftarrows H^+ - e^- \qquad E_0=-0.42v$$

$$\left.\begin{array}{l} O^{2-} \rightleftarrows \frac{1}{2}O_2+2e^- \\ 2OH^- \rightleftarrows \frac{1}{2}O_2+H_2O+2e^- \\ H_2O \rightleftarrows \frac{1}{2}O_2+2H^++2e^- \end{array}\right\} E_0=0.81v$$

Elektronlar, spontan olaraq daha çox mənfi redoks potensiallı sistemdən, müsbət potensiala malik sistemə daşına bilər. Beləliklə də, ən çox müsbət potensiallı sistem, istənilən mənfi potensiallı sistemi oksidləşdirməyə qabildir.

Güclü mənfi potensialı olan sistem sanki «elektron təzyiqi», müsbət potensialı olan sistem isə «elektron sorulması» yaradır. Elektronların, bir oksidləşmə-reduksiya sistemindən digərinə keçməsi aşağıdakı düsturla ifadə olunur:

$$-\Delta G^0 = \Delta E_0 \cdot nF,$$

burada: n – daşınan elektronların sayı, F – Faradey ədədidir (96500 kulon), ΔE – potensiallar fərqi, ΔG^0 – sərbəst entalpiyanın dəyişilməsidir (coul/1 mol).

Tamamilə aydındır ki, elektronların mənfi redoks potensiallı sistemdən, müsbət potensiallı sistemə daşınması ekzerqonik proses (ΔG°-mənfidir) olduğundan, bu zaman ayrılan sərbəst entalpiya ATP-in əmələ gəlməsində istifadə oluna bilər. Elektronların əks istiqamətdəki hərəkəti isə enderqonik olduğundan bu proses, yalnız sərbəst entalpiyanın (sərbəst enerjinin) sistemə daxil olması şəraitində mümkündür.

Qeyd etmək lazımdır ki, sistemlərin normal potensialı, ancaq komponentlərin nisbəti 1:1-ə olduqda əlverişlidir. Lakin orqanizmdə standart şəraitlərə nadir hallarda rast gəlindiyindən oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarında normal potensial (E_0) deyil, maddələrin qatılığından asılı olan elektrod potensialı əsas rol oynayır. (E_h):

$$E_h = E_0 + \frac{RT}{nF} \ln \frac{C_{ox}}{C_{red}}, \text{ (Nernst tənliyi)}$$

burada: R – qaz sabiti, T – mütləq temperatur, n – daşınan elektronların sayı, F – Faradey ədədi, C_{ox} və C_{red} – oksidləşən-reduksiyaolunan maddələrin qatılığıdır.

Orqanizmdə C_{ox}/C_{red} nisbəti sabit qiymətdə olmur, onun mütləq qiyməti isə məlum deyil.

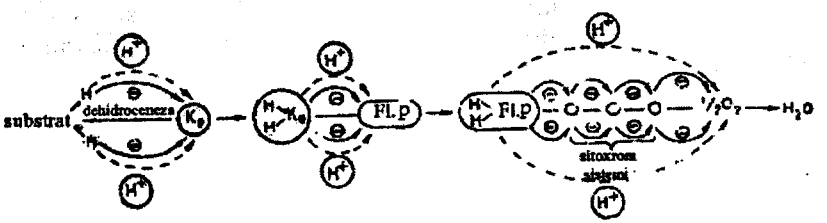
Üzvi substratlardan qoparılan hidrogen və elektronların tənəffüs dövrəsi komponentləri vasitəsilə oksigenə verilməsi, həm sərbəst (fosforlaşma ilə əlaqədar olmayan), həm də fosforlaşdırıcı yolda ola bilər.

«Sərbəst oksidləşmə» termini ilk dəfə V.P.Skulaçev tərəfindən təklif olunub və elə tipli oksidləşmə reaksiyalarını göstərir ki, onların gedişində makroerqik rabitəli birləşmələr əmələ gəlmir. Bu reaksiyalarda ayrılan enerji, istilik şəklində yayılır.

Sərbəst oksidləşməyə, fosforlaşdırıcı oksidləşmənin alternativ (paralel) yolu kimi baxılır. Fosforlaşdırıcı oksidləşmə zamanı ayrılan enerjinin müəyyən hissəsi makroerqik rabitələrdə (~X) toplanır.

Məlumdur ki, tənəffüs substratının oksidləşməsinin ilk mərhələsi, dehidrogenazalar vasitəsilə onlardan hidrogenin qoparılmasından ibarətdir. Dehidrogenazaların əksəriyyəti spesifik zülalla birləşmiş NAD^+ və ya $NADP^+$-dən yaranır. Hidrogen substratdan, adətən, dehidrogenazaların kofermenti (NAD^+, $NADP^+$ və s.) vasitəsilə qoparılır və tənəffüs dövrəsində yerləşən növbəti komponentə – flavoproteidə (FP) verilir. Flavoproteidlər iki müxtəlif tipə bölünür: suksinat-flavoproteid (FP s və ya Fs) və $NAD \cdot H_2$ - flavoproteid (F_{nad} və ya (FP_{nad}). Hər iki tipə aid olan flavoproteidlər homogen preparat şəklində alınmış və onların xassələri yaxşı öyrənilmişdir.

Flavoproteidlərdən hər bir hidrogen atomu bir elektron verir, beləliklə də, hidrogen ionu (H^+) əmələ gəlir. Tənəffüs dövrəsi üzrə həm hidrogen ionları, həm də elektronlar ($2H^+$-və $2e^-$) ancaq sitoxrom səviyyəsinədək birlikdə hərəkət edir. Sitoxrom b səviyyəsində yalnız elektronların daşınması yerinə yetirilir, hidrogen ionları isə mitoxondridaxili mühit vasitəsilə oksigenə verilir (şəkil 25).



Şəkil 25. Bioloji oksidləşmənin terminal (sonuncu) proseslərinin sxemi.

Piridin dehidrogenazalarında olduğu kimi, flavin fermentləri də, redoks-potensialı (E_0) müxtəlif olan qruplar əmələ gətirir (cədvəl 12).

Flavin fermentləri də, dehidrogenazalardakı kimi, kofermentin (FMN və FAD) həll olan hissəsi ilə tarazlıq vəziyyətində olur ki, bu da müxtəlif flavin fermentləri arasında əlaqənin yaranmasına imkan verir. Belə halda, tənzimləyici amil rolunu, flavinnukleotidlərin məh-

luldakı reduksiya olunmuş forması ilə oksidləşmiş formasının nisbəti ($\frac{NAD \cdot H_2}{NAD^+}$ piridin dehidrogenazalarındakı kimi) oynayır.

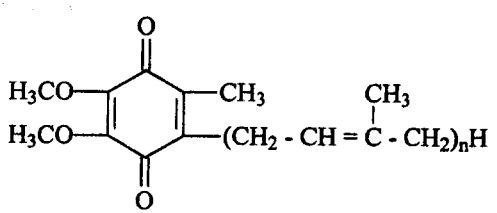
Cədvəl 12

Bəzi flavin və flavoproteidlərin oksidləşmə-reduksiya potensialı (Malerə görə)

Birləşmə	E_0 v
Riboflavin flavinnukleotidlər (FMN və FAD)	-0,186
sarı ferment	-0,180
suksindehidrogenaza	-0,060
ksantinoksidaza	-0,020
diaforaza	+0,011
butiril-koferment-A-nın dehidrogenazası	+0,187

Flavin fermentlərinin əsas funksiyası, yuxarıda deyildiyi kimi, piridin dehidrogenazalarından qoparılan elektronu və hidrogeni sitoxrom sisteminə verməkdir. Lakin bu proses bir neçə mərhələdə həyata keçirilir. Burada bir sıra aralıq komponentlər – daşıyıcılar iştirak edir.

Flavoproteidlərlə sitoxrom sistemi arasında yerləşən ən mühüm komponentlərdən biri koferment Q-dür (ubixinon). Bu maddə, hüceyrənin mitoxondrilərində lipoproteid hissədə yerləşir. Onun redoks-potensialının qiyməti +0,122 v-a bərabər olub, kimyəvi quruluşuna görə xinon qrupuna aiddir.



Bu birləşmənin tərkibində uzun karbohidrogen yan zəncirinin olması hesabına o lipidlərdə həll olur, xinon təbiətinə malik olması isə, onun oksidləşmə və reduksiyasının aralıq semixinon mərhələsi vasitəsilə baş verməsinə imkan verir.

Bioloji oksidləşmənin əsas yolundan ən mühüm şaxələnmə, elektronların flavoproteidlərdən birbaşa oksigenə və ya sitoxrom sistemi

→O_2 verilməsi hesab olunur. Doğrudur, bu cür reaksiya yavaş sürətlə, həm də O_2-nin mühitdə parsial təzyiqinin yüksək olduğu hallarda gedir. Flavoproteidlərdən molekulyar oksigenə doğru ikielektronlu ($2e^-$) daşınma sayəsində hidrogen peroksid əmələ gəlir.

$$FP \cdot H_2 + O_2 \xrightarrow{2e^-} FP^+ + H_2O_2$$

Tənəffüsun elektronnəqliyyat dövrəsinin ən mühüm komponentlərindən biri də sitoxrom sistemidir (sitoxromlar: B, C_1, C, A, A_3 və sitoxromoksidaza). Bu sistem haqqında fəslin əvvəlində kifayət qədər məlumat verilmişdir. Ancaq burada qeyd edilir ki, sitoxromların təsiri, onların tərkibində olan dəmirin valentinin dəyişilməsinə ($Fe^{3+} \rightleftharpoons Fe^{2+}$) əsaslandığı üçün, bunlar bir elektronlu daşınmanı (e^-) həyata keçirə bilir. Flavin fermentlərindən verilən hidrogen və elektronların yolu, koenzim Q-nun aralıq semixinon mərhələsi hesabına ayrılır və daşınma ikielektronlu formadan birelektronlu formaya keçir.

Hazırda məlum olan sitoxromları prostetik qruplarının qurulu-şuna görə 4 qrupa bölürlər: sitoxrom: A, B, C və D.

Mitoxondrilərin tənəffüs dövrəsi uçun sitoxromların ardıcıllığı aşağıdakı kimidir:

→sit. C_1 → sit. C → sit. A → (heyvanlarda, mayada),

→sit. C_{549} → sit. C → sit. A → (bitkilərdə)

Tənəffüs dövrəsinin son mərhələsində yerləşdiyinə görə sitoxrom A_3-ü, adətən, sitoxromoksidaza adlandırırlar. Sitoxrom A və A_3-ün bir-birilə çox oxşarlığını nəzərə alıb, bəzən sitoxrom A+A_3 - kompleksini sitoxromoksidaza kimi də qəbul edirlər. Beləliklə də, tənəffüsun elektronnəqliyyat dövrəsində hidrogenin və elektronların komponentlər arasında daşınmasını aşağıdakı kimi sxematik göstərmək olar:

$$2H^+ + 2e^- + NAD^+ \xrightarrow{2e^-} NAD \cdot H_2;$$

$$NAD \cdot H_2 \cdot FP^+ \xrightarrow{2e^-} NAD + FP \cdot H_2;$$

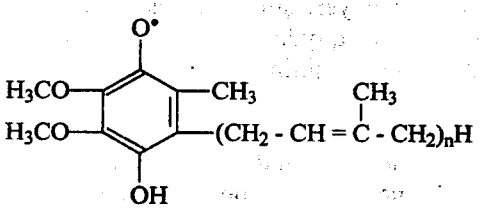
$$FP \cdot H_2 \cdot K_0Q^+ \xrightarrow{2e^-} FP^+ + K_0Q \cdot H_2;$$

$$K_0Q \cdot H + \text{sit. } Fe^{3+} \xrightarrow{e^-} K_0Q + \text{sit. } Fe^{2+};$$

$$\text{sit. } Fe^{2+} + H_2 + \frac{1}{2}O_2 \xrightarrow{e^-} \text{sit. } Fe^{3+} + H_2O$$

Sxemdən göründüyü kimi, koenzim Q səviyyəsində aralıq semixinon mərhələsinin olması nəticəsində 2-elektronlu daşınma 1-elektronlu daşınma ilə əvəz olunur. Koenzim Q-nun aralıq semixinon

vəziyyətini aşağıdakı kimi yazmaq olar:



Tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsi komponentlərinin molekulyar nisbəti bir-birindən fərqlənir (cədvəl 13). 13-cü cədvəldəki komponentlərdən başqa, elektronnəqliyyat dövrəsinin tərkibinə, həmçinin 30%-ə qədər lipidlər də daxildir.

Tənəffüs dövrəsi komponentlərinin bir-birinə nisbətən yerləşmə qaydası, həm onların oksidləşmə-reduksiya potensialının qiymətinə görə, həm də ingibitorların təsir xarakterinə əsasən, müəyyən edilmişdir.

Cədvəl 13

Elektronnəqliyyat dövrəsi komponentlərinin molekulyar nisbəti (Qrinə görə)

Komponentlər	Molekul və ya atomların sayı
Flavopretoid (FP_{NAD})	1
flafoproteid (FP_S)	1
Fe (qeyri-hemin dəmiri)	27
koenzim Q	15
sitoxrom B	2
sitoxrom C	2
sitoxrom A	4
Cu (fermentlərin tərkibində)	8

Tənəffüs dövrəsi üzrə elektronların daşınmasının hərəkətverici qüvvəsi, bu dövrədəki ilk və son komponentlər arasında potensiallar fərqidir. Belə ki, dövrənin ən mənfi potensiala malik komponenti pirindinnukleotid (-0,32 v), ən yüksək müsbət potensiallı (+0,81 v) komponenti isə oksigendir.

Məlumdur ki, hər hansı birləşmənin reduksiya dərəcəsi nə qədər çox olarsa, bir o qədər həmin birləşmə öz elektronlarını başqa sistemə tez verə bilər. Hüceyrənin ən çox reduksiya olunmuş komponentləri üzvi birləşmələr – zülallar, yağlar, karbohidratlar və s.-dir ki, bunlar da dissimilyasiya prosesində substrat kimi istifadə olunur. 14-

cü cədvəldən görünür ki, elektronnəqliyyat dövrəsində iştirak edən fermentlərin də ardıcıl yerləşməsində ciddi qanunauyğunluq mövcuddur. Bu cür yerləşmə qaydasının prinsipial bioloji əhəmiyyəti vardır. Belə ki, bu qayda enerjinin tədricən və səmərəli istifadə olunmasına imkan yaradır.

Cədvəl 14

Elektronnəqliyyat dövrəsinin bəzi elementlərinin oksidləşmə-reduksiya potensialının qiyməti (pH=7)

Komponentlər	E_0 v
Oksigen	0,816
Dəmir proteidlər:	
sitoxromoksidaza (A_3)	0,550
sitoxrom A	0,290
«_» C	0,254
«_» B	0,150
«_» B_3	0,040
katalaza	0,295
peroksidaza	0,271
Mis proteidlər:	
0-difenoloksidaza	0,430
n-difenoloksidaza	0,415
askorbinatoksidaza	0,058
Sink proteidlər:	
alkoqoldehidrogenaza	-0,197
3-fosfoqliserin aldehidi dehidrogenazası	-0,286
Metalflavoproteidlər:	
nitritreduktaza	0,500
nitratreduktaza	0,421
suksinatsitoxrom	
C-reduktaza	0,024
H^+, H_2	-0,421

Oksidləşən substratın potensialı -0,3 v-a yaxındırsa, bu halda hidrogenin (elektronların) ilk akseptoru NAD (bəzi hallarda isə $NADP^+$) olacaqdır. Bu komponentin redoks-potensialı -0,29v-a bərabərdir. Piridinnukleotidlərdən (NAD^+ və NADP) hidrogenin ilk akseptoru kimi istifadə olunması Krebs tsiklində alma, izolimon turşularının, yağ turşuları tsiklində isə oksiasil-K_0A-nın, həmçinin də süd, β-oksiyağ turşularının, etil spirtinin və s. substratların oksidləşməsində nəzərə çarpır.

Üzvi turşuların doymamış karbohidrogen zəncirinin oksidləşmə-

si, redoks-potensialın təxminən sıfır qiymətində həyata keçirilir. Odur ki, bu halda hidrogenin ilk akseptoru rolunu məhz flavin (E_0=-0,16 v) oynayır. Belə oksidləşmə, Krebs tsiklində, kəhrəba turşusu, yağ turşuları tsiklində isə asetil-K_0A üçün səciyyəvidir.

Əgər oksidləşən substrat ketoturşulardırsa, bu zaman hidrogenin (elektronların) ilk akseptoru redoks-potensialı təxminən -0,6 v olan lipoat turşusu olacaqdır. Lipoat turşusunun iştirakı ilə oksidləşdirici dekarboksilləşmə reaksiyalarında, piroüzüm və α-ketoqlutar turşularının oksidləşməsi baş verir. Beləliklə də, çoxlu sayda və müxtəlif cür polimerlərin monomerlərə və onların da bir neçə karbon turşularına çevrilməsi prosesi, mahiyyətcə yalnız, hidrogenin üç daşıyıcısı vasitəsilə həyata keçirilir. Bunlar: NAD (P), flavin və lipoat turşusudur. Oksidləşən substratın spesifikliyi, yalnız dehidrogenləşmədə iştirak edən akseptorun təbiətini müəyyən etmək üçündür. Oksidləşmənin sonrakı mərhələlərində artıq substratın spesifikliyi itir. Bu o vaxt nəzərə çarpır ki, tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsini hidrogenlə (elektronla) təmin edən hər üç mənbə (NAD (P), flavin və lipoat turşusu vahid axına qoşulur.

Oksidləşən substratdan yuxarıda adları çəkilən ferment sistemləri vasitəsilə hidrogenin və elektronların ($2H^+$, $2e^-$) fosforlaşdırıcı və ya əlaqəli yol ilə oksigenə verilməsi, hüceyrədə oksidləşmənin əsas yolu adlanır. Burada 1-elektronlu daşınma sayəsində son məhsul kimi su alınır.

Fosforlaşdırıcı yolda, fosforlaşma üç nöqtədə həyata keçirilir (bu haqda sonrakı bölmədə ətraflı məlumat verilir):

1) piridinnukleotidlə (NAD), flavoproteid (FP) arasında,

2) sitoxrom B və C_1 arasında,

3) sitoxrom C və $A+A_3$ arasında.

Ümumiyyətlə, elektronnəqliyyat dövrəsi 11 müxtəlif komponentlərdən (bunlardan 10-u zülal təbiətlidir) ibarətdir və bunlar Qrin tərəfindən 4 kompleksdə birləşdirilmişdir. Həmin komplekslər müəyyən qaydada yerləşmiş və funksional, multiferment, yaxud oliqoferment komplekslər kimi tanınır.

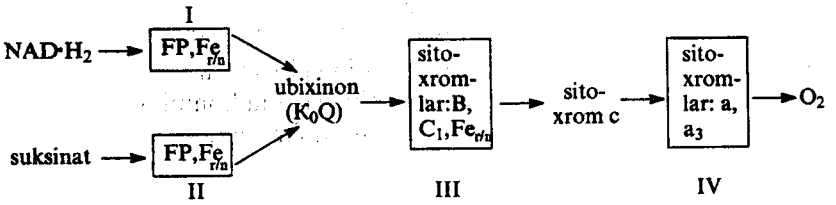
Tənəffüs dövrəsinin funksional (oliqoferment) kompleksləri

Elektronların və enerjinin daşınmasını həyata keçirən fermentlər, mitoxondriləri hətta ultrasəslə dağıtdıqda belə, bu orqanoidlərin hissələrindən ayrılmırlar. Mitoxondrilərin quruluş elementləri ilə flavoproteidlər, koferment (ubixinon), qeyri-hemin dəmirli-proteidlər,

sitoxromlar B, C_1, A və A_3 xüsusilə daha möhkəm birləşmiş halda olur. Mitoxondrilərin membranında sitoxrom C və enerjinin daşınmasını təmin edən fermentlər zəif birləşmiş vəziyyətdədir. Bundan başqa, membran quruluşu ilə zəif birləşmiş komponentlərə NAD^+, $NADP^+$ və onları reduksiya edən dehidrogenazaların əksəriyyəti də daxildir. Bu maddələr mitoxondrial membranın tamlığı pozulduqda xarici mühitə çıxır. Oksidləşmə və əlaqəli fosforlaşma (fosforlaşdırıcı oksidləşmə) ilə əlaqədar olmayan bir sıra fermentlər də (məsələn, transaminazalar, nukleozidfosfatkinaza və s.) özlərini belə aparır.

Mitoxondrilərin membran quruluşunun ehtiyatla fraqmentləşməsi (hissələrə parçalanması) nəticəsində dörd oliqoferment kompleksini ayırmaq mümkün olmuşdur. Bu funksional komplekslərdən hər biri tənəffüs dövrəsinin oksidləşmə-reduksiya potensialı bir-birinə yaxın olan komponentlərinin müəyyən hissəsini özündə birləşdirir. I kompleks koferment Q vasitəsilə $NAD \cdot H_2$-nin oksidləşməsini həyata keçirir. Bu kompleksin əsas komponenti flavoproteid-NAD·H – dehidrogenazadır. II kompleks, kəhrəba turşusunu (suksinat) oksidləşdirir, lakin koferment Q-nu isə reduksiya edir. II kompleks üçün əsas komponent flavoproteid-suksinatdehidrogenaza hesab olunur. III kompleks sitoxrom C vasitəsilə koferment Q-nu oksidləşdirir. Bu kompleksin funksional komponentləri sitoxrom B, C_1 və qeyri-hemin dəmir-proteiddir. IV kompleks özündə sitoxrom A, A_3 və mis-proteidi birləşdirir. Kompleksin funksiyası sitoxromun molekulyar oksigen vasitəsilə oksidləşməsini həyata keçirməkdir.

Qrin I-IV funksional komplekslərin tənəffüs dövrəsində yerləşmə ardıcıllığını aşağıdakı sxemlə göstərməyi təklif etmişdir:



Elektromikroskopik tədqiqatlar göstərir ki, mitoxondrilərin daxili membranı üç quruluş vahidinin birləşməsi (aqreqasiyası) nəticəsində əmələ gəlir. Bu quruluş vahidləri: başcıq, gövdə və bazal lövhədən (əsturacaqdan) ibarətdir. Beləliklə, mitoxondrinin daxili membranı göbələyəbənzər quruluş vahidindən (oksisomlardan) təşkil

olunmuşdur. Güman edilir ki, hər bir quruluş vahidində (subvahiddə) tənəffüs dövrəsinin dörd funksional kompleksinin hamısı yerləşir.

I və II kompleks subvahidin bazal hissəsində, III kompleks gövdədə, IV kompleks isə başcıq tərəfdə yerləşir. Hər bir kompleksdə, molekul çəkisi orta hesabla 20000 olan 8-10 molekul zülal və 140 molekula qədər fosfolipidlər vardır. Bu komponentlər, komplekslər arasında elektronları daşıyır. Mitoxondrinin daxili membranındakı subvahidin başcıq hissəsində fosforlaşdırıcı oksidləşməni həyata keçirən sistemlər toplanmışdır. Belə ki, başcıq hissənin, digər hissələrdən (gövdə və bazal) ayrılması fosforlaşdırıcı oksidləşməni dayandırdığı halda, elektronların daşınma prosesinə təsir etmir. Beləliklə də, mitoxondrinin membranı quruluş zülalları və lipidlərlə əlaqədar olan bir sıra ferment komplekslərindən ibarətdir. Mitoxondrinin xarici membranında 50% quruluş zülalı, 50% ferment zülalı olduğu halda, daxili membranda quruluş zülalları 60%, dehidrogenaza fermentləri kompleksinə aid zülallar 20%, elektronnəqliyyat dövrəsi komponentlərinə məxsus zülallar 20% olur.

Tənəffüs dövrəsi fermentləri, mitoxondrilərin daxili membranındakı zülalların ümumi miqdarının təxminən 1/3-ni təşkil edir və bu fermentlər membrana möhkəm birləşmiş haldadır.

Fosforlaşma prosesini həyata keçirən fermentlər, mitoxondrilərin daxili membranı ilə zəif birləşir.

Bir sıra tədqiqatçıların aldıqları nəticələrə görə, göbələyəbənzər quruluş müəyyən şəraitdə daxili membrandan (ötürəcəq hissədən) ultrasəsin təsiri ilə qopa bilir. Bu zaman, tənəffüs fermentləri membranda qalır və oksidləşmə prosesini həyata keçirdikləri halda, enerjinin ötürülməsi funksiyasını itirirlər. Göbələyəbənzər hissəciyin membran fermentləri fraksiyasına yenidən daxil edilməsi, enerjinin ötürülməsi funksiyasının bərpa olunmasına səbəb olur. Bu nəticələr onu göstərir ki, elektronların daşınması zamanı enerjinin toplanmasını təmin edən müxtəlif sistemlər (mitoxondrilərdə, xloroplastlarda və s.) morfoloji cəhətdən ümumi bir plan üzrə qurulmuşdur, daha doğrusu, elektronun daşınmasını həyata keçirən fermentlər membranın dərinliyində yerləşdiyi halda, enerjinin daşınmasını (ötürülməsini) təmin edən fermentlər isə, daxili membranın göbələyəbənzər quruluşunun başcıq hissəsində yerləşir.

Tənəffüs dövrəsi və fosforlaşdırıcı sistemlərin fermentlərinin bu cür morfoloji quruluşlarda yerləşməsi, onların spesifik funksiyaları ilə əlaqədardır.

Fermentlərin spesifikliyi, ilk növbədə, elektronların akseptor və ya donorunun quruluşuna görə deyil, ən çox onların malik olduqları oksidləşmə-reduksiya potensialının qiyməti ilə müəyyənləşdirilir. Ona görə də, elektronların mənfi potensiala malik olan süni donorları, özlərinə nisbətən müsbət potensiallı fermenti reduksiya edə bilir. Tənəffüs dövrəsi fermentlərinin belə qeyri-spesifikliyi, təcrübələrdə çox vaxt süni donor, yaxud akseptorlardan istifadə etməyə imkan verir ki, bu da tənəffüs dövrəsinin aralıq mərhələlərinin şuntlanmasında (qısa qapanmasında) istifadə oluna bilər.

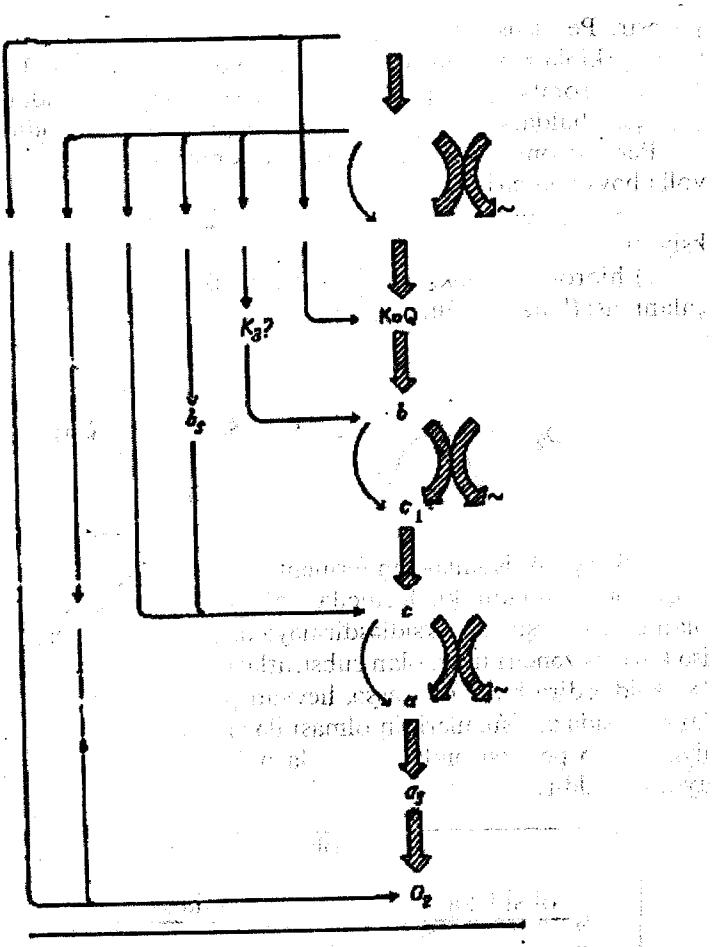
Qeyd etmək lazımdır ki, mitoxondrilərin daxili membranı oksidləşmə və fosforlaşma fermentlərinin sadəcə olaraq nizamla yerləşdiyi yer deyildir, o həm də enerji ilə zəngin olan ilkin birləşmələri hidrolizdən qoruyan bir növ örtük rolunu da oynayır. Belə ki, daxili membran, çoxlu miqdarda təbii birləşmələr üçün, demək olar ki, keçirici deyildir, o, ancaq müəyyən və az miqdarda maddələr üçün keçiricidir. Nukleotidlərdən mitoxondrinin daxilinə asanlıqla ADP, xaricə isə yalnız ATP keçə bilir.

BİOLOJİ OKSİDLƏŞMƏNİN ALTERNATİV (PARALEL) YOLLARI

Oksidləşmə-reduksiya dövrəsində elektronların daşındığı alternativ yolların olmasının çox mühüm bioloji əhəmiyyəti vardır. Əvvəllər belə güman edirdilər ki, tənəffüs funksiyası əsasən mitoxondrilərə xasdır. Lakin hazırda aparılan təcrübələrin nəticələri göstərir ki, tənəffüsun katalitik sistemləri hüceyrənin müxtəlif quruluş komponentlərində yerləşmişdir. Belə ki, tənəffüs fermentlərinə nəinki təkcə mitoxondrilərdə, onlara nüvədə, mikrosomlarda, peroksisomlarda, xloroplastlarda və sitoplazmada da rast gəlinir.

Tənəffüsun elektronnəqliyyat dövrəsindəki alternativ yollar 26-cı şəkildə göstərilmişdir.

Sxemdən göründüyü kimi, sərbəst oksidləşməni həyata keçirən və əsas tənəffüs yoluna paralel olan yollar, oksidləşmə-reduksiya dövrəsini həm ayrı-ayrı mərhələlərdə, həm də onu bütövlükdə şuntlaya (qısa qapaya) bilir. Məsələn, oksidləşən substratların bir hissəsi (suksinat, prolin, xolin, α-qliserofosfat və s.) tənəffüs dövrəsinə flavoproteid səviyyəsində qoşulur.



Şəkil 26. Tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsindəki paralel yollar.

Molekulyar oksigenin öz-özünə oksidləşən flavin fermentləri vasitəsilə reduksiya olunması nəticəsində, əsas tənəffüs yolundakı kimi su deyil, hidrogen peroksid əmələ gəlir. Hidrogen peroksid isə ya katalazanın iştirakı ilə su və oksigenə parçalanır, ya da sərbəst oksidləşmə yolunun digər fermenti – peroksidaza tərəfindən müxtəlif substratların oksidləşməsində istifadə olunur.

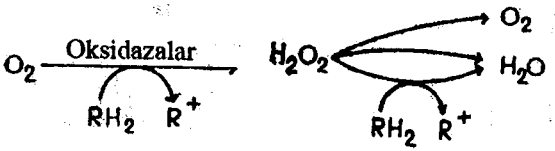
De Düv və əməkdaşlarının apardıqları təcrübələrdən aldıqları nəticələrə görə, hidrogen peroksidi əmələ gətirən və onu istifadə edən ferment sistemləri hüceyrənin xüsusi orqanoidində-peroksisomlarda

yerləşir. Peroksisomlar, ölçülərinə əsasən mitoxondriləri xatırladır, lakin tərkiblərinə və quruluşlarına görə ondan fərqlənir. Peroksisomlar, sitoxromlardan, Krebs tsikli dehidrogenazalarından məhrum olduqları halda, katalaza və flavin fermentləri ilə zəngindir.

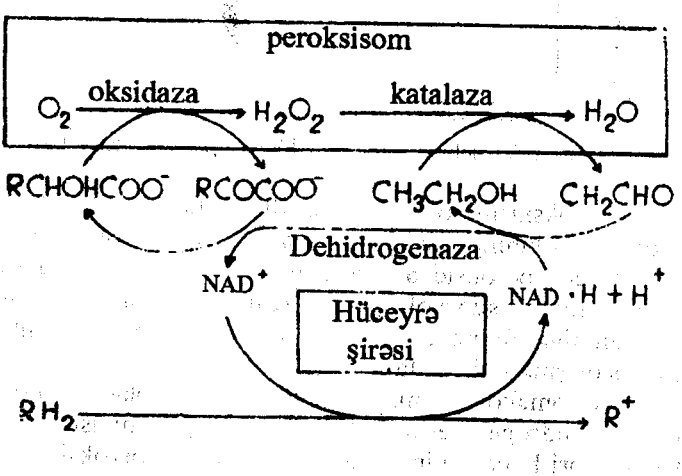
Peroksisom katalazası hidrogen-peroksidin parçalanmasını iki yolla həyata keçirir:

1) elektronların donorunun (RH_2) iştirakı ilə peroksidaz funksiyası;

2) hidrogen-peroksidin suya və molekulyar oksigenə qədər parçalanması (katalaza funksiyası):

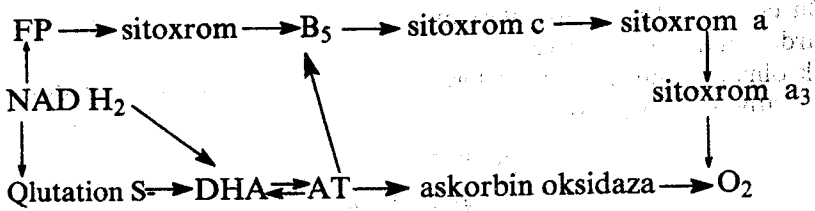


Bitki peroksisomlarının ferment tərkibi ilə heyvan peroksisomlarının fərqi ondadır ki, birincilər, qlikolatı, karbon zənciri ən qısa olan α-oksiturşuları, oksidləşdirməyə qabil olduqları halda, ikincilər isə karbon zənciri uzun olan substratları (α-oksibutirat) böyük sürətlə oksidləşdirə bilir. Bu xassə, heyvan peroksisomlarında oksiturşuların oksidaza sistemlərinin olması ilə əlaqədardır. Substrat spesifikliyinə görə peroksisomlar arasında mövcud olan belə fərqin səbəbi aydın deyildir.



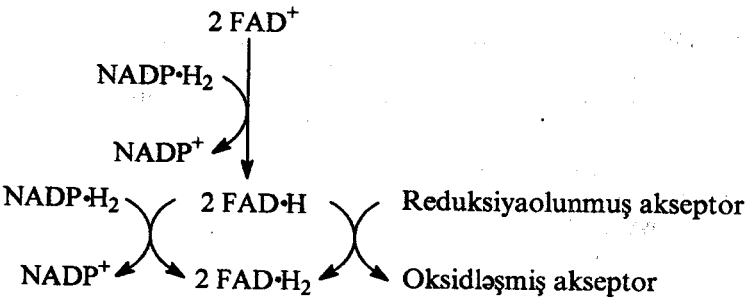
De Düv və Banduin belə hesab edirlər ki, mitoxondrilərin elektronnəqliyyat dövrəsi sıradan çıxan hallarda peroksisomlar «qalıq tənəffüsu» deyilən prosesi təmin edir. Digər tərəfdən onlar reduksiya olunmuş NAD-ın oksidləşməsində də müəyyən rol oynayır.

Nüvə fraksiyasının oksidləşdirici fermentlərə malik olması məsələsi son vaxtlaradək öyrənilməmişdir. Lakin Risu, Mirski və əməkdaşları müəyyən etmişlər ki, nüvə preparatında bir sıra oksidləşdirici fermentlər, o cümlədən, aldolaza piruvatkinaza, laktatdehidrogenaza, izositrat və malatdehidrogenaza və s. vardır. Sonralar aparılan təcrübələr göstərir ki, nüvədə qlikoliz və müstəqil surətdə enerji hasil etməyə qabil olan oksidləşdirici fosforlaşma sistemləri mövcuddur. Lakin nüvənin fosforlaşdırıcı sistemləri, mitoxondrilərinkindən bəzi cəhətlərinə görə fərqlənir. Hər iki sistemdə elektronların komponentlər üzrə daşınma ardıcıllığı ümumi qaydadır. Hazırda ədəbiyyat məlumatlarına görə, nüvə fraksiyasında oksidləşmə prosesinin terminal mərhələsi aşağıdakı sxem üzrə gedir:



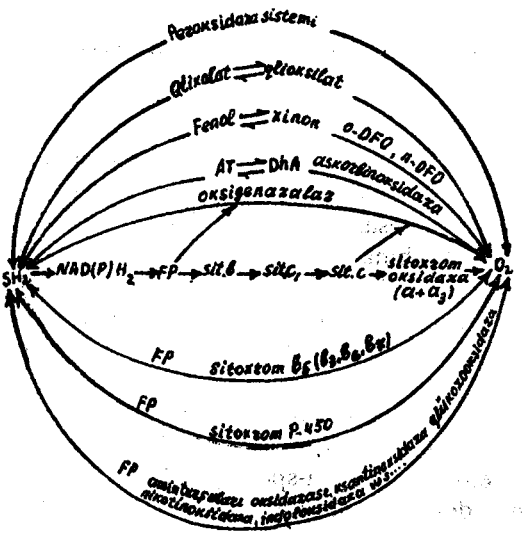
Hüceyrənin digər mühüm orqanoidlərindən olan xloroplastlarda oksidləşdirici sistemlər nisbətən az öyrənilmişdir. Lakin aparılan təcrübələrin nəticələrinə əsasən, demək olar ki, xloroplastların tənəffüsündə yalnız askorbinatoksidaza, peroksidaza, 0-difenoloksidaza və autoksidləşən (öz-özünə oksidləşən) sitoxrom B_6 iştirak edir.

Son illərin məlumatları göstərir ki, hüceyrənin tənəffüsündə mikrosom fraksiyası da mühüm rol oynayır. Xüsusilə, patoloji hallarda (mitoxondrilərin funksiyası pozulduqda) mikrosom fraksiyasına məxsus tənəffüsün əhəmiyyəti yüksəlir. Mikrosom fraksiyasında elektronnəqliyyat dövrəsinin bəzi fermentləri: NAD·H və NAD·H – sitoxrom C – reduktaza, qeyri-spesifik NAD və NADP·H – diaforazalar – suksinat dehidrogenaza və ekstraksiya olunmayan flavin vardır.



Mikrosomların tərkibində olan və metal atomuna malik olmayan flavoprotein NADP·H-sitoxrom-C-reduktaza oksigenlə yavaş reaksiyaya girir. Kamin və əməkdaşlarına görə bu fermentin təsir mexanizmini yuxarıda verilmiş formula kimi təsəvvür etmək olar.

Beləliklə də, təcrübədən alınan faktlar göstərir ki, hüceyrə, hazırda yaxşı öyrənilmiş mitoxondrial ferment sistemləri ilə yanaşı, həm də mitoxondridən kənar oksidləşmə sistemlərinə də malikdir. Bu cür oksidləşmə sistemləri nüvədə, xloroplastlarda, peroksisomlarda, mikrosomlarda yerləşir və bir-birilə ümumi xüsusiyyətlərə malik olmaqla yanaşı, həm də fərqlənir. Bitki hüceyrəsinə xas olan alternativ oksidləşmə yolları 27-ci şəkildə sxematik göstərilmişdir.



Şəkil 27. Bitki hüceyrəsində alternativ oksidləşmə yolları.

TƏNƏFFÜSÜN ENERGETİKASI

Energetikanın elementlərinə dair ilk fikirlərə hələ qədim yunan filosofu Platonun yaşadığı dövrlərdə rast gəlinir. Əvvəllər enerji mübadiləsi, biologiyaya yalnız bir bölmə kimi daxil edilirdi. Sonralar energetika məsələləri fiziologiya və biokimyanın tərkib hissəsinə çevrildi. Hələ 1907-ci ildə biokimyaçı Qarden müəyyən etdi ki, maya hüceyrələrindən hazırlanmış qeyri-hüceyrəvi sistemdə qıcqırma prosesi, həmin sistemdə qeyri-üzvi fosfatın azalması ilə müşayiət olunur. Sonralar Qarden, heksozların fosfatla efirləşməsini kataliz edən fermentləri aşkar etdi. Bu fermentlərin iştirakı ilə heksozomonofosfatlar əmələ gəlir. 1934-cü ildə V.A.Engelqardt oksidləşdirici fosforlaşmanı müəyyənləşdirdi. Bundan bir qədər sonra (1939-cu ildə) Belitser və Tsıbakova tənəffüs dövrəsində fosforlaşmanın elektronların daşınması ilə əlaqədar olduğunu aydınlaşdırdılar.

Rus biokimyaçısı V.O.Tausonun tənəffüsün energetikası sahəsində apardığı tədqiqatlar mühüm yer tutur. O, ilk dəfə tənəffüsün, aktiv metabolitlərin əmələ gəldiyi, proses kimi əhəmiyyətini göstərdi. V.O.Tauson sübut etdi ki, CO_2-nin ayrılması, O_2-nin udulması və substratın oksidləşməsi ilə bilavasitə əlaqədar deyildir.

XX əsrin 50-ci illərində D.Lenincer və bir qədər sonra isə V.P.Skulaçev apardıqları tədqiqat işlərinin nəticələrinə əsasən canlı sistemlərdə fosforlaşdırıcı və qeyri-fosforlaşdırıcı oksidləşmənin (sərbəst oksidləşmənin) olmasını sübut etdilər.

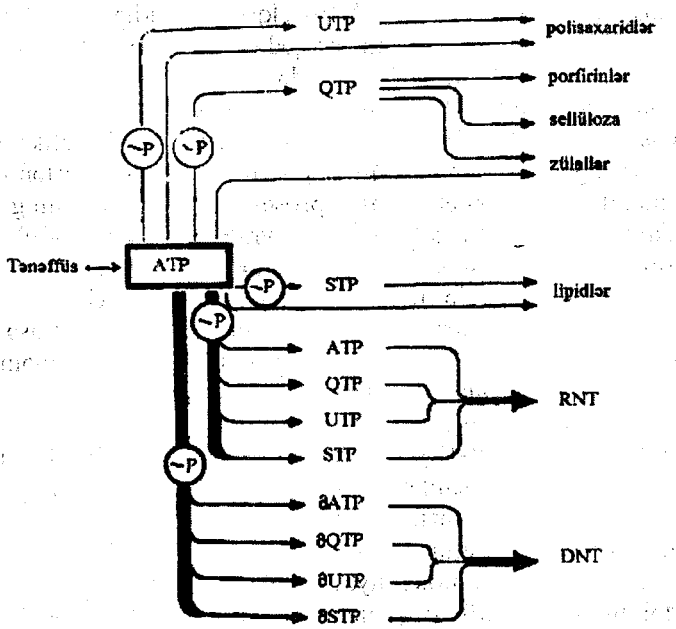
Bioenergetikanın müstəqil elm sahəsi kimi formalaşması, Nobel mükafatı laureatı Sent-Diyerdinin işləri ilə əlaqədardır. Bioenergetikanın ən mühüm problemlərindən biri, enerjinin hüceyrədə çevrilməsinin molekulyar mexanizmlərinin öyrənilməsindən ibarətdir. Onun predmetini belə təyin etmək olar: «Bioenergetika enerjinin canlı sistemlərdə çevrilməsinin molekulyar əsasları haqqında elmdir».

Məlumdur ki, bütün orqanizmlər həyat fəaliyyəti üçün daha çox bir enerji növündən – kimyəvi rabitələrin enerjisindən istifadə edirlər.

Tənəffüs substratının mürəkkəb çevrilmə proseslərində kimyəvi enerjinin azad olunması baş verir. Bu enerjinin müəyyən hissəsi istiliyə çevrilərək, atmosferdə və hidrosferdə yayılır, beləliklə də, orqanizmlər üçün faydasız şəkildə itirilir. Kimyəvi enerjinin qalan hissəsi isə hüceyrələrdə makroerqik birləşmələrin (ATP, ADP və s.) tərkibində yenidən toplanır. Beləliklə də, hüceyrə müxtəlif cür qeyri-spesifik üzvi birləşmələrdən istifadə edərək tənəffüs prosesində həm fəal metabolitlər, həm də bir növ universal yanacaq (ATP və ADP)

əmələ gətirir. Ehtiyat halında ATP molekulunda toplanmış enerji sonradan hüceyrənin mühüm komponentlərinin sintezində, həmçinin də, müxtəlif enderqonik funksiyaların həyata keçirilməsində istifadə olunur.

Hüceyrənin energetik mübadiləsində ATP-in mühüm rolu və tutduğu mərkəzi yer 28-ci şəkildə sxematik göstərilmişdir. Son illərdə əldə edilən faktlar göstərir ki, enerjinin ayrılması ilə gedən bir sıra proseslər ATP əmələ gəlmədən də gedə bilər. Bundan başqa, bəzi enderqonik funksiyalar, ATP-in defosforlaşması olmadan belə həyata keçirilir. Lakin bu faktlar və dəqiqləşdirmələr ATP-in hüceyrənin energetik mübadiləsindəki rolunu azaltmır.



Şəkil 28. Biosintetik reaksiyalarda ATP-in istifadə olunması.

Üzvi maddədə olan enerjini ayırmaq üçün, hüceyrə tənəffüs prosesində ilk substrat mərhələli çevrilmələrə məruz qalır ki, bunun da nəticəsində enerji birdən-birə yox, hər mərhələdə az miqdarda ayrılır.

Yuxarıda qeyd edildi ki, canlı hüceyrələrdə enderqonik proseslər, metabolitlərin ekzerqonik çevrilmələri nəticəsində ayrılan kimyəvi enerji hesabına həyata keçirilir. Hüceyrədə gedən müxtəlif tipli və

istiqamətli reaksiyalar bir-birilə, adətən, ATP-in makroerqik fosfat rabitələri ilə əlaqədar olur.

Hidrolizin standart sərbəst enerjisinin qiymətinə görə, fosfor turşularının canlı toxumalarda rast gəlinən bütün efirlərini iki əsas qrupa bölmək olar: 1) sadə fosfat efirləri, məsələn, 3-fosfoqliserin turşusu, qlükozo-6-fosfat, α-qliserofosfat və s. Bu efirlərin 25°C və pH-7-də hidrolizləri zamanı sərbəst enerjinin qiyməti 0,8-3,0 kkal/mol-a bərabərdir. Belə efirləri «mikroerqik» fosfatlı birləşmələr adlandırırlar; 2) pirofosfatlar (ATP), enolfosfat efirləri (fosfoenolpiroüzüm turşusu, quanidinfosfatlar, fosfokreatin, asilfosfatlar, 1-3-difosfoqliserin turşusu «makroerqik» birləşmələrə məxsusdur. Bu birləşmələrin hidrolizi nəticəsində alınan sərbəst enerji (ΔF) 6-10 kkal/mol-a çatır. Adətən, ATP-in hidrolizi zamanı ayrılan enerjini 8-10 kkal/mol qəbul edirlər.

Qeyd etmək lazımdır ki, fosfor efirlərinin bu cür bölünməsi yalnız təxmini xarakter daşıyır, çünki hidroliz proseslərində sərbəst enerjinin standart dəyişilməsinin dəqiq qiyməti hələlik aydınlaşdırılmamışdır.

Hüceyrədə enerjinin toplanmasının universal üsulu, tərkibində makroerqik rabitələr olan birləşmələrin sintezidir. Bu tipli birləşmələrə ATP sistemi də aiddir. ATP-in molekulu purin, riboza və üç fosfor turşusu qalığından ibarətdir. ATP tərkibindəki bir və ya iki fosfat qalığını fosfor turşusunun müxtəlif akseptorlarına verməklə, müvafiq olaraq ADP və AMP, yaxud da adenilat turşusuna çevrilə bilər. Hər üç birləşmə: ATP, ADP və AMP adenil sisteminin komponentləridir. Hazırda məlumdur ki, üçkomponentli adenintrifosfor sistemi ($AMP \rightleftarrows ADP \rightleftarrows ATP$) orqanizmdə dinamik tarazlıq vəziyyətindədir. Bu üç komponentdən ATP-də iki, ADP-də bir makroerqik rabitə olduğu halda, AMP-də isə makroerqik rabitə yoxdur. Bu maddədə fosfor turşusunun riboza ilə birləşməsi mürəkkəb efir tiplidir.

ATP molekulunda toplanmış enerji, spesifik katalizatorlar vasitəsilə digər birləşmələrə ötürülə bilir, məsələn,

$$\text{qlükozo} + ATP + H_2O \xrightleftharpoons{\text{heksokinaza}} \text{qlükozo-6-fosfat} + ADP,$$

$$\text{qlükozo-6-fosfat} + H_2O \xrightleftharpoons{\text{fosfataza}} \text{qlükozo+fosfat+3 kkal}$$

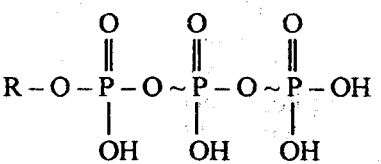
Orqanizmlərin həyat fəaliyyəti prosesində fasiləsiz sərf olunan ATP-in miqdarını bərpa etmək, yalnız bu birləşmənin yenidən əmələ gəlməsi hesabına mümkündür. ATP-in hidrolizi zamanı enerjinin

ayrılması spesifik fermentlər – ATP-azalar vasitəsilə həyata keçirilir.

$$ATP + H_2O \xrightleftharpoons{\text{ATP-aza}} ADP + Pq$$

Beləliklə də, hüceyrədə enerjinin istifadə edilməsində, ümumiyyətlə, enerji mübadiləsinin tənzim olunmasında ATP-azalar mühüm rol oynayır. Qeyd etmək lazımdır ki, ATP-azaya nəinki təkcə sitoplazma, həmçinin hüceyrənin bütün energetik mərkəzləri də malikdir. Müəyyən edilmişdir ki, mitoxondrilərdə K^+, Na^+-la aktivləşən ATP-aza vardır və o ionların fəal daşınmasında iştirak edən mürəkkəb ferment sistemlərinin tərkibinə daxildir. Müasir məlumatlara əsasən belə güman edilir ki, ATP-aza oksidləşmə ilə fosforlaşma proseslərini əlaqələndirən amilə bənzəyir. Bəzi müəlliflərin apardıqları elmi tədqiqat işlərindən aldıqları nəticələrə görə xloroplastlarda iki ATP-aza (qaranlıqda Mg^{2+}-asılı ATP-aza və işıqla induksiya olunan ATP-aza) digərlərinkinə görə isə üç (bir qaranlıq və iki işıqla aktivləşən) ATP-aza vardır. Hüceyrənin nüvəsində də bir neçə ATP-aza olması aşkar edilmişdir.

Hüceyrədə ATP və ADP-dən başqa, digər makroerqik fosfatlı birləşmələr də vardır. Məsələn; quanozin di-və quanozin trifosfat (QDP və QTP), sitozindi- və sitozintrifosfat (SDP və STP). Bu birləşmələr də ADP və ATP kimi quruluşa malikdir. Ümumi halda belə göstərilə bilər.



(burada R – nukleotid qalığıdır).

Adları çəkilən fosforlu nukleotid törəmələrindən başqa, hüceyrələrdə makroerqik rabitəli birləşmələrə, həmçinin argininfosfat, difosfoqliserin turşusu, uridindifosfatqlükoza (UDFQ), kreatinfosfat, fosfoenolpiroüzüm turşusu da daxildir. Lakin biosintetik reaksiyalar üçün enerji mənbəyi rolunu ancaq ATP oynayır. ATP-dən enerji, çoxlu miqdarda transfosforlaşma reaksiyaları nəticəsində başqa «enerji verən» birləşmələrə keçə bilər.

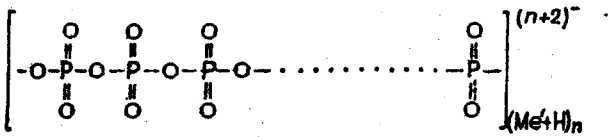
$$ATP + UDP \rightleftharpoons ADP + UTP$$

Energetika baxımından polifosfatlar da diqqəti cəlb edir. Bu birləşmələr, enerji ilə zəngin olub, çoxlu miqdarda və bir-birilə fosfoanhidrid rabitəsi ilə birləşən fosfor turşusu qalığından ibarətdir. Hər bu cür rabitələrin (bir molekulda onların sayı 500-ə qədər ola bilər) qırılması zamanı ayrılan enerji, ATP molekulundakı bir fosfoanhidrid rabitəsinin hidrolizi zamanı ayrılan enerji qədərdir.

Müəyyən edilmişdir ki, ibtidai orqanizmlərdə yüksəkmolekullu polifosfatlar, adətən, ATP-ə xas olan bir sıra reaksiyaları yerinə yetirir. Bəzi göbələk və bakteriya hüceyrələrində (*Neurospora Crossa, Escherichia coli, Micrococcus lysodeeticus*) yüksəkmolekullu polifosfatların biosintezini həyata keçirən polifosfatsintetaza fermenti vardır.

Polifosfatlar az miqdarda ali bitkilərin toxumalarında da rast gəlinir (məsələn, qarğıdalı köklərində, pambıq toxumlarında və s).

Beləliklə, müəyyən edilmişdir ki, bir sıra mikroorqanizmlərdə, bəzi yosun növlərində və s.-də bioloji oksidləşmə reaksiyalarında enerji, nəinki yalnız ATP formasında, həmçinin daha spesifik qeyri-üzvi təbiətli birləşmələrdə-yüksəkmolekullu polifosfatlarda da toplanır:



burada: Me^{I} – birvalentli kation (məsələn, Na^{+}), n-kondensasiya olunmuş ortofosfat molekullarının sayıdır (alçaqmolekullu pirofosfatlarda n=3-10, yüksəkmolekullarda isə n=40-70 olur).

Canlı sistemlərdə polifosfatların hidrolizini kataliz edən və fosfat qalıqlarını polifosfatlardan nuklein turşularına daşıyan fermentlər də aşkar edilmişdir. Buradan da aydın olur ki, polifosfatların mübadiləsi prosesi, nuklein turşularının mübadiləsi ilə sıx surətdə əlaqədardır.

İbtidai bitkilərdə yüksəkmolekullu polifosfatlar, hüceyrədəki fosforun ümumi miqdarının 50%-ə qədərini təşkil edir. Beləliklə, əldə edilən müasir faktlara əsasən, demək olar ki, canlı sistemlərdə həyat fəaliyyətinin müxtəlif proseslərində enerjinin toplanma və istifadə olunma formaları cürbəcürdür. Lakin istisnasız olaraq bütün orqanizmlərdə ən mühüm rol, yalnız adenil sisteminə məxsusdur. Makro-

erqik birləşmələrin müxtəlif formalarına baxdıqda isə, çətinlik çəkmədən müəyyən etmək olur ki, belə birləşmələr kimyəvi təbiətinə görə fosfor və ya kükürdtərkibli birləşmələrdir (məsələn, ATP, ADP, tioefir rabitəsi olan asetil-K_0A və s). Dövri sistemin bütün elementlərindən göründüyü kimi, yalnız fosfor və kükürd enerjinin daşınması və toplanması proseslərini həyata keçirməyə qabildir.

OKSİDLƏŞMƏ VƏ FOSFORLAŞMANIN ƏLAQƏSİ (OKSİDLƏŞDİRİCİ FOSFORLAŞMA)

Bitki və heyvan hüceyrələrində yüzlərlə oksidləşmə reaksiyalarının ancaq az bir hissəsinin fosforlaşma ilə əlaqədar olması müəyyən edilmişdir. Beləliklə də, hər hansı normal funksiyaya malik olan hüceyrədə bioloji oksidləşmənin iki tipi mövcuddur: fosforlaşma ilə əlaqədar olmayan «sərbəst» oksidləşmə və fosforlaşma ilə müşayiət olunan oksidləşmə (oksidləşdirici fosforlaşma, yaxud onun sinonimi kimi işlədilən fosforlaşdırıcı oksidləşmə).

Oksidləşdirici fosforlaşma dedikdə, müəyyən oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarının, ADP-in fosforlaşması ilə əlaqələnməsi prosesi başa düşülməlidir. Bu halda həm oksidləşmə, həm də fosforlaşma prosesləri eyni zamanda gedir. Əgər oksidləşmə prosesi fosforlaşma ilə əlaqələnmirsə, onda tənəffüs, enerjinin toplanması olmadan (ATP-in əmələ gəlməsi baş vermir) həyata keçirilir.

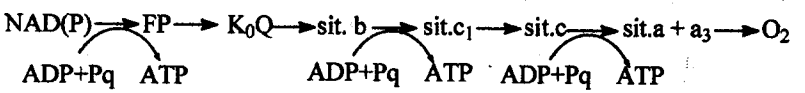
Oksidləşdirici fosforlaşma bitki və heyvan orqanizmində maddələr mübadiləsində mühüm əhəmiyyətə malikdir. Bu prosesin, molekulyar mexanizmin öyrənilməsi, canlı sistemlərdə enerjinin toplanması və istifadə olunmasının mahiyyətini dərk etməyə imkan verir.

Qeyd edildiyi kimi, oksidləşdirici fosforlaşma ilk dəfə eritrosit nüvələrində ATP-in əmələ gəlməsi timsalında Engelqardt tərəfindən kəşf olunmuşdur. Oksidləşdirici fosforlaşmanın, tənəffüs dövrəsində elektronların daşınması ilə əlaqədar olmasının öyrənilməsində V.A.Belitser, E.T.Tsıbakova, Leninçerin tədqiqatları böyük rol oynamışdır. Belə ki, 1951-1954-cü illərdə Leninçer elektronun daşınmasında alternativ (paralel) yolların olmasını təcrübələrlə sübut etdi. Bunlardan biri deyildiyi kimi «sərbəst», digəri isə fosforlaşma ilə əlaqədardır. Hər iki yol, yüksəknizamlı subhüceyrə quruluşunda-mitoxondrilərdə yerləşir. Lakin mitoxondrilərdə bu proseslər məkanca ayrılır: oksidləşdirici fosforlaşma mitoxondrilərin daxili membranı, «sərbəst» oksidləşmə isə xarici membranı ilə əlaqədardır.

Oksidləşdirici fosforlaşma Engelqardtın, Oçoanın, Korinin,

Hanterin, Lardinin, Qrinin, Lipmanın, Leninçerin, Çansın, Skulaçevin və başqalarının laboratoriyalarında intensiv surətdə öyrənilmişdir.

Aparılan çoxlu miqdarda tədqiqatlar sayəsində müəyyən edilmişdir ki, mitoxondrilərin əsas tənəffüs dövrəsində (elektronnəqLiyyat dövrəsi), ən azı üç nöqtədə elektronların daşınması prosesi, fosforlaşma ilə əlaqələnir. Bu nöqtələr, aşağıdakı sxemlə göstərilə bilər (bunlara kofermentli fosforlaşma da deyilir):



Substrat fosforlaşması olan hallarda, məsələn, α-ketoqlutar turşusunun oksidləşdirici dekarboksilləşməsi zamanı, elektronların daşındığı dövrədəki üç fosforlaşma nöqtəsindən başqa, bir də substrat səviyyəsində fosforlaşma baş verir.

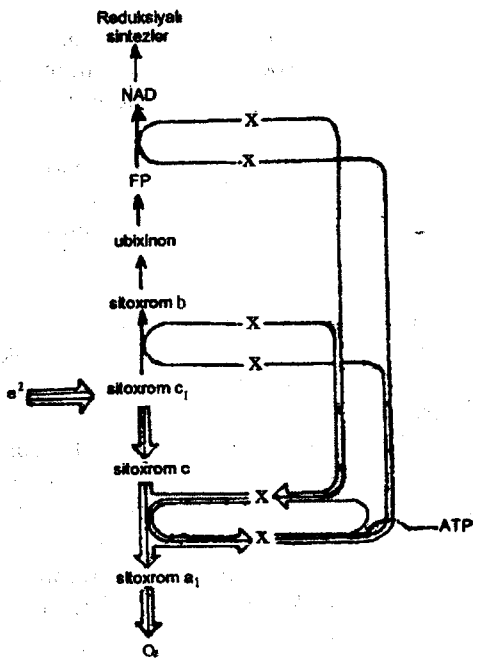
Oksidləşdirici fosforlaşmanın ən mühüm xüsusiyyətlərindən biri onun labilliyidir (mütəhərrikliyidir). Odur ki, mitoxondriləri təcrid edərkən, spesifik şəraiti gözləmədikdə, oksidləşmə ilə fosforlaşma proseslərinin əlaqəsi dərhal pozula bilər. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, tənəffüs dövrəsində oksidləşmə ilə fosforlaşmanın əlaqəsinin pozulması, Krebs tsiklindəki oksidləşmə reaksiyalarının gedişini pozmur. Son zamanlaradək belə hesab edirdilər ki, oksidləşdirici fosforlaşma, ancaq bioloji tamlığı nisbətən pozulmayan mitoxondrilərdə həyata keçirilir.

Mitoxondrilərin dondurulması və donunun açılması, hipertonik və hipotonik məhlulların təsiri, hətta onların 35°C temperaturda 10-15 dəqiqə müddətində saxlanılması oksidləşmə ilə fosforlaşmanın bir-birindən ayrılmasına səbəb olur. Lakin digitonin, ultrasəs və digər agentlərin təsiri nəticəsində alınmış müəyyən mitoxondri fraqmentlərində (hissələrində) oksidləşdirici fosforlaşmanı həyata keçirmək qabiliyyəti saxlanılır. Buna baxmayaraq, tənəffüs dövrəsində gedən fosforlaşmanın olduqca labil olması, bu prosesin mexanizminin öyrənilməsi sahəsində qarşıda duran əsas çətinliklərdən biridir.

Heyvanlarla (göyərçin və s.) aparılan çoxlu miqdarda təcrübələr göstərir ki, soyuq vasitəsilə yaradılan stress vəziyyətində, heyvanların mitoxondrilərində «sərbəst» oksidləşmə prosesi fəallaşır. Beləliklə də, aydın olur ki, sərbəst oksidləşmə, orqanizmin funksional fəallığından asılı olaraq, onun stress şəraitinə uyğunlaşmasında müəyyən

əhəmiyyət kəsb edir.

Bir sıra reaksiyalar vardır ki, bunlarda fosforlaşmasız oksidləşmə xüsusi tip təşkil edir. Belə oksidləşmə, «əsl sərbəst oksidləşmə» ilə fosforlaşdırıcı oksidləşmə» arasında bir növ aralıq mövqe tutur. Həmin tipli tənəffüs, mitoxondrilərin enderqonik funksiyaları ilə əlaqədardır. Bu halda, enderqonik funksiyanın yerinə yetirilməsi, fosforlaşma reaksiyasını tələb etmir, o, tənəffüs enerjisinin istiliyə yox (sərbəst oksidləşmədə olduğu kimi), reduksiyaolunmuş birləşmələrin kimyəvi enerjisinə (elektronların əks istiqamətdə daşınması), yaxud osmotik işə (mitoxondrilərdə ionların aktiv daşınması) çevrilməsi ilə əlaqədardır. Belə tipli tənəffüsə, əlaqəli fosforlaşmasız oksidləşmə kimi baxılır.



Şəkil 29. Dəmir bakteriyalarında enerji təchizatının mexanizmi.

Elektronların əks istiqamətdə daşınması reaksiyası iki tip sistemdə öyrənilmişdir. Həmin sistemlərdən birində ATP-in defosforlaşması zamanı əldə edilən enerji hesabına elektronların oksidləşmə-reduksiya qradiyentinin əksinə hərəkəti təmin olunur. Bu prosesə reduksiyaedici defosforlaşma da deyilir.

Elektronların əks daşınmasının digər tipi, fosforlaşmanın makroerqik intermediatın (~X) enerjisinin istifadə olunması ilə əlaqədardır. Elektronların tənəffüs dövrəsi üzrə bu tip daşınmasını, aerob şəraitdə substratın (kəhrəba turşusunun) ATP əlavə etmədən oksidləşməsi zamanı aşkar etmək mümkündür. Elektronların əks daşınmasının hüceyrə üçün rolu, dəmir bakteriyalarında, xüsusilə aydın görünür (şəkil 29).

29-cu sxemdə göstərildiyi kimi, dəmir-hidroksidin oksidləşməsi zamanı elektronların bir hissəsi oksigenə verilir. Beləliklə də, üçüncü fosforlaşma nöqtəsində enerjinin toplanması təmin olur. Elektronların qalan hissəsi isə ~X komponenti, yaxud ATP-in enerjisi hesabına tənəffüs dövrəsində piridinnukleotidə doğru hərəkət edir.

Oksidləşdirici fosforlaşmanın mexanizmi

Bioenergetikanın ən mühüm problemlərindən biri də, tənəffüs enerjisinin transformasiyası mexanizmidir. Əlaqəli fosforlaşmanın mexanizminin 70 ilə yaxın öyrənilməsinə baxmayaraq, bu problem hələlik tamamilə aydınlaşdırılmamışdır. Hazıra qədər, tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsində enerjinin çevrilməsinin molekulyar mexanizmi haqqında dəqiq məlumatlar yoxdur. Oksidləşdirici fosforlaşma prosesinin mexanizmini izah edən çoxlu miqdarda hipotezlərdən, hazırda ikisi tədqiqatçılar tərəfindən daha çox etiraf olunur. Bunlardan biri kimyəvi əlaqə hipotezi, digəri isə xemiosmotik hipotez və ya Mitçel hipotezidir.

Kimyəvi hipotezin əsasında, məşhur biokimyaçılar Lipman, Sleyter, Lardi, Leninçer və Hanterin işləri durur. Bu hipotezə görə, elektronların daşınması ilə fosforlaşmanın əlaqəsi, hansısa, aralıq məhsul vasitəsilə təmin olunur. Həmin prosesi sxematik olaraq Aşağıdakı kimi göstərmək olar.

$$AH_2 + B + X \rightleftarrows A + BH_2 \sim X,$$
$$BH_2 \sim X + Y \rightleftarrows X \sim Y + BH_2,$$
$$X \sim Y + Pq \rightleftarrows Y \sim Pq + X,$$
$$Y \sim Pq + ADP \rightleftarrows Y + ATP$$

burada, A və B tənəffüs dövrəsində bir-birinin yaxınlığında olan elektron daşıyıcıları, X və Y-enerjinin toplanmasında iştirak edən hipotetik maddələr, X~Y isə fosforlaşmış makroerqli intermediatdır (aralıq daşıyıcı). Bu hipotezin doğruluğu hələ qəti sübut olunmamışdır. Aparılan elmi-tədqiqatların nəticələri göstərir ki, tənəffüs dövrə-

si üzrə elektronların daşınması üçün qeyri-üzvi fosfatın (Pq) iştirakı vacib deyildir. Deməli, enerjinin toplanmasında rol oynayan hipotetik maddələr (X və Y) özlərinə nə Pq-ı, nə də ki, ADP-i birləşdirir. Belə hipotezə görə, elektronnəqliyyat dövrəsindəki hər hansı reduksiya olunmuş daşıyıcı AH_2, özündən sonrakı daşıyıcı B ilə reaksiyaya X birləşməsinin iştirakı ilə girir və onu BH_2-yə qədər reduksiya edir. Bu zaman BH_2 ilə X birləşməsi arasında makroerqik rabitə (BH_2~X) yaranır. Belə makroerqik rabitədəki enerjinin miqdarı ATP-dəki makroerqik rabitələrdə olan enerjinin miqdarına uyğun gəlir. Sonradan BH_2~X birləşməsi, digər hipotetik birləşmə ilə reaksiyaya girərək, fosforlaşmamış makroerqik intermediatın (X~Y) əmələ gəlməsinə səbəb olur. Əlaqəli fosforlaşmanın növbəti mərhələsində X~Y intermediatı qeyri-üzvi fosforla (Pq) qarşılıqlı təsirə girir və Y~Pq əmələ gətirməklə X—komponentinin sərbəst halda çıxmasına imkan verir. Öz növbəsində Y~Pq birləşməsi ADP-lə reaksiya nəticəsində ATP-i və sərbəst Y-i əmələ gətirir.

Hipotetik birləşmələrin (X və Y) təbiəti məlum deyildir. Güman edilir ki, bu birləşmələrdən biri, yaxud da hər ikisi fosforlaşmış fermentdən ibarətdir. Yuxarıdakı sxem X və Y komponentlərinin elektronnəqliyyat dövrəsindəki üç fosforlaşma nöqtəsində iştirak edibetməməsini izah etmir. Beləliklə də, X və Y komponentlərinin hər üç fosforlaşma nöqtəsi üçün, ümumi və ya hər nöqtə üçün spesifik olması məsələsi həll olunmamış qalır.

Tənəffüsdə fosforlaşma prosesində həll olunmamış məsələlərdən biri də, ilk makroerqik birləşmənin əmələ gəlməsi zamanı elektronların daşıyıcılarının funksional vəziyyətidir, daha doğrusu, onların reduksiya olunmuş, yoxsa oksidləşmiş halda olmasıdır.

Tədqiqatçıların bir hissəsi, elektron daşıyıcılarının fosforlaşma zamanı reduksiya olunmuş halda olmasını (yuxarıdakı sxem), digərləri isə onların oksidləşmiş vəziyyətini qəbul edirlər, yəni:

$$AH_2 + B + X \rightleftharpoons A \sim X + BH_2,$$
$$A \sim X + Y \rightleftharpoons X \sim Y + A,$$
$$X \sim Y + Pq \rightleftharpoons Y \sim Pq + X,$$
$$Y \sim Pq + ADP \rightleftharpoons Y + ATP$$

aralıq daşıyıcıların funksional vəziyyətindən asılı olmayaraq, X və Y birləşmələri nəinki təkcə ATP-in əmələ gəlməsində, onlar həmçinin də, hüceyrədə bir sıra enderqonik proseslərin həyata keçirilməsində bilavasitə enerji mənbəyi kimi iştirak edir (elektronların tənəffüs dövrəsində əks daşınması, mitoxondrilərin konformasion dəyişilmələri, transhidrogenaz reaksiyası, ionların aktiv daşınması və s.). X və

Y fosforlaşmamış makroerqik rabitəli komponentlərin göstərilən enderqonik proseslərdə iştirakı, ATP-in əmələ gəlməsini aradan qaldıran ingibitor – oliqomitsin vasitəsilə aşkar edilmişdir. Lardi və digər tədqiqatçılar belə hesab edirlər ki, oliqomitsin X~Pq ilə qarşılıqlı təsirə girərək, bu birləşmədəki fosfatın hər hansı akseptora verilməsinin qarşısını alır.

Mitçelin xemiosmotik hipotezi – mahiyyəti etibarilə Devis və Oqstonun, elektronların membrandan keçməsinin vektor xarakteri haqqındakı hipotezinə əsaslanır.

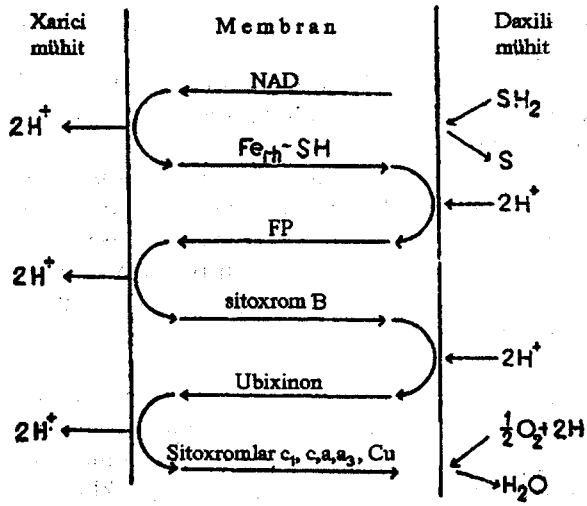
Mitçel tərəfindən hazırlanmış oksidləşdirici fosforlaşmanın prinsipcə yeni sxemində tənəffüs dövrəsində substratın oksidləşməsi zamanı H^+ ionlarının, oksigenin reduksiyasında isə OH^- ionlarının əmələ gəlməsi əsas rol oynayır. Mitçelin fikrincə tənəffüs dövrəsinin funksiyası nəticəsində H^+ ionları mitoxondri membranının «substrat» – xarici tərəfində, OH^- ionları isə «oksigen» – daxili tərəfində toplanır.

Mitçel hipotezinə uyğun olaraq, mitoxondrilərə daxil olan substrat (SH_2) oksidləşdikdə iki hidrogen ionu membranın xaricində qalır, iki elektron isə ($2e^-$) daxilə daşınır. Daxili membranda bir cüt elektron oksigenə birləşib, onu ionlaşdırır. Beləliklə, ionlaşmış oksigen, mitoxondrinin daxilində olan suyun hidrogenini özünə birləşdirməyə imkan qazanır. Nəticədə mitoxondrinin daxili və xarici səthi arasında elektrik potensiallar fərqi yaranır.

Mitçel belə güman edir ki, tənəffüs dövrəsində oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarında ayrılan kimyəvi enerji elektrik enerjisinə çevrilərək, membran potensialı formasında toplanır. Mitoxondrinin daxili membranının səthini, Mitçel kondensatorun lövhələrinə, lipidləri isə bu lövhələr arasında yerləşən izolyatora bənzədir.

Mitçel hipotezinin yeni variantına əsasən, tənəffüsun elektronnəqliyyat dövrəsində yaranan enerji (H^+ və OH^- ionlarının membranda toplanması hesabına), kimyəvi enerjiyə çevrilir. Bu variantda, aralıq makroerqik məhsulun X~Y əmələ gəlməsi nəzərdə tutulur, lakin belə prosesdə X~Pq iştirak etmir. Mitçel güman edir ki, iki elektronun mitoxondri membranının xarici səthindən onun daxili səthinə daşınması bir molekul ATP-in əmələ gəlməsinə səbəb olur ki, bu da fosforlaşma əmsalının P/O=1 olmasına uyğun gəlir. Lakin P/O=3 olmasını izah edərək Mitçel göstərir ki, tənəffüs dövrəsi membranı üç yerdə kəsməlidir (şəkil 30). Beləliklə, tənəffüs dövrəsində oksidləşmə ilə fosforlaşma proseslərinin əlaqəsi xemiosmotik hipotezə görə, membranın polyarizasiyasına səbəb olur. Bir sıra proseslər,

o cümlədən, kationların mitoxondrilərin daxilinə keçməsi, elektronların tənəffüs dövrəsi üzrə əks istiqamətdə (redoks qradiyentin əksinə) daşınması, transhidrogenez reaksiyası və s. membranın depolyarizasiyası ilə əlaqədardır.



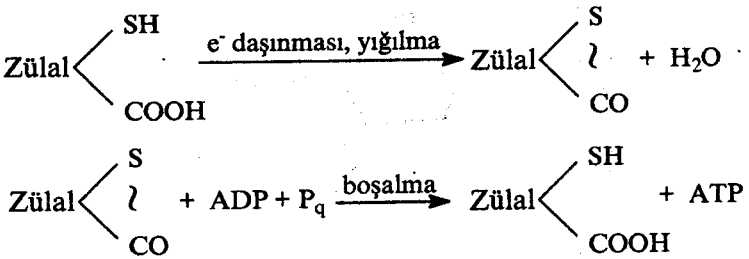
Şəkil 30. Hidrogen və elektronların tənəffüs dövrəsində daşınması (Mitçelə görə).

Mitçel hipotezini, kimyəvi hipotezlə müqayisə etdikdə, belə nəticəyə gəlmək olar ki, hər iki halda makroerqik rabitəli aralıq məhsul (X~Y) əmələ gəlir. Bunların arasında fərq ondan ibarətdir ki, xemiosmotik mexanizmdə makroerqik rabitəli məhsul (X~Y) elektrik potensiallar fərqinə əsasən əmələ gəldiyi halda, kimyəvi mexanizmdə bu cür rabitə kimyəvi reaksiyalar nəticəsində yaranır.

Oksidləşdirici fosforlaşmanın mexanizmi haqqında yuxarıda qeyd edilən hipotezlərdən başqa, digər sxemlər də vardır. Məsələn, V.P.Skulaçev tərəfindən təklif olunan sxemdə enerjinin daşınmasında əsas rol adenin sisteminə (ADP) verilir. Belə ki, bu sxemə görə ADP-ə enerjinin çeviricisi kimi baxılır.

Başqa bir hipotez, amerika alimi P.Boyer (1997-ci ildə Nobel mükafatı verilmişdir) tərəfindən irəli sürülən mexanokimyəvi və ya konformasiya hipotezidir. P. Boyerə görə elektronların tənəffüs dövrəsində ferment sistemi ilə daşınması zamanı mitoxondrilərin daxili membranı ilə bilavasitə əlaqədə olan zülallarda konformasiya baş

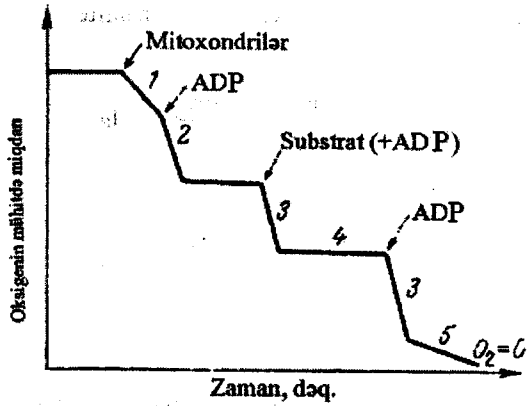
verir ki, bu da ATP-nin aşağıdakı sxem üzrə sintezinə imkan yaradır.



Tənəffüs dövrəsinin funksional vəziyyətləri

Mitoxondrilərdə tənəffüs prosesini öyrənərkən Çans, tənəffüs dövrəsinin «vəziyyətləri» anlayışını ortaya atmışdır. Bu vəziyyətlər bir-birindən, oksidləşmə sürətinə, tənəffüsu limitləşdirən amillərin təbiətinə, həmçinin də, elektronların daşıyıcılarının oksidləşmə və reduksiya formalarının nisbətinə görə fərqlənir (şəkil 31).

1-ci vəziyyət – oksidləşmə və fosforlaşma substratlarının sistemə əlavə edilmədiyi hallarda yaranır. Belə vəziyyət endogen tənəffüs deməkdir. Həmin halda olan mitoxondrilərə oksidləşmə substratı əlavə etmədən, fosforlaşma substratı (ADP) daxil edilərsə, onda tənəffüs dövrəsinin 2-ci vəziyyəti nəzərə çarpar. Bu vəziyətdə tənəffüs dövrəsindəki daşıyıcıların hamısı oksidləşmiş formada olur və tənəffüsu limitləşdirən yeganə amil oksidləşmənin substratıdır. Sistemə oksidləşmə substratını daxil etdikdə, intakt mitoxondrilərdə tənəffüsun kəskin artmasını müşahidə etmək mümkündür ki, bu da 3-cü vəziyyətə (aktiv vəziyyət) uyğun gəlir. 3-cü vəziyyət mitoxondrilərdə tənəffüs, yalnız oksidləşən substratın mitoxondrilərə daxilolma sürəti və fosforlaşdırıcı oksidləşməni həyata keçirən fermentlərin fəallığı ilə limitləşir (məhdudlaşır). Sistemə daxil edilən ADP-in hamısı ATP-ə çevrildikdən sonra tənəffüs yenidən zəifləyir ki, bu 4-cü vəziyyət adlanır. Həmin hala tənəffüs nəzarəti də deyilir. Əgər sistemə yenidən ADP daxil edilərsə, bu halda tənəffüs sürətlənir və 3-cü vəziyyət əmələ gəlir. Sistemdə olan oksigen tamamilə sərf olunduqdan sonra, tənəffüs dövrəsinin daşıyıcıları tamamilə reduksiya olunmuş vəziyyətə keçir. Sistemin bu halı 5-ci vəziyyət adlanır.



Şəkil 31. Tənəffüs dövrəsinin funksional vəziyyətləri.

Tənəffüs dövrəsinin göstərilən funksional vəziyyətlərindən hər biri müəyyən amillə limitləşir (cədvəl 15).

Cədvəl 15

Mitoxondrilərin funksional vəziyyətləri və onları limitləşdirən amillər

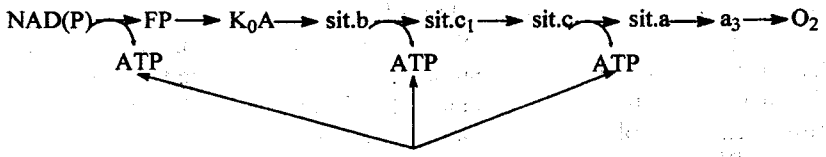
Vəziyyət	Amillərin miqdarı			Tənəffüsün sürəti	Tənəffüsün sürətini limitləşdirən amil
	O_2	ADP	substrat		
1	0	aşağı	aşağı	yavaş	ADP
2	0	yüksək	0	yavaş	substrat
3	0	yüksək	yüksək	yüksək	tənəffüs dövrəsi
4	0	aşağı	yüksək	yavaş	ADP
5	0	yüksək	yüksək	0	oksigen

Spektroskopik tədqiqatlar göstərir ki, 1, 3, 4-cü vəziyyətlərdə tənəffüs dövrəsindəki daşıyıcılar qismən reduksiya olunur.

Qeyd etmək lazımdır ki, 4-cü vəziyyətdən, aktiv vəziyyətə keçid, elektron daşıyıcılarından bəzilərinin oksidləşməsi, digərlərinin isə reduksiyası ilə müşayiət olunur. Bu halda, oksidləşmə ilə fosforlaşmanın əlaqələndiyi nöqtəyə qədərki sahədə yerləşən daşıyıcılar reduksiya olunmuş, əlaqələnmə nöqtəsindən sonra yerləşənlər isə oksidləşmiş vəziyyətdə olur. Sistemə ADP-in daxil edilməsi ləngiməni

aradan qaldırır və əlaqələnmə nöqtəsində elektronların daşınmasını sürətləndirir.

Bu təsəvvürləri əsas götürərək Çans, fosforlaşma nöqtələrinin tənəffüs dövrəsində yerləşməsini aşağıdakı sxemlə göstərmişdir:



Fosforlaşma nöqtələri

Fosforlaşmanın yerləşdiyi nöqtələr, nəinki təkcə oksidləşmə-reduksiya potensialının qiymətinə görə (spektrometrik metodla), həm də termodinamik hesablamalar əsasında da müəyyən edilmişdir.

Cədvəl 16

Tənəffüs dövrəsində termodinamik qarşılıqlı nisbət

Elektronnəqliyyat dövrəsindəki daşıyıcılar	E_0(v)	ΔE_0(v)	ΔG (kkal)	fosforlaşma nöqtələri	
				termodinamik nəticələrə görə	spektroskopik nəticələrə görə
NAD+	-0,32	-	-		
flavoproteid	-0,05	0,27	12,2	+	+
sitoxrom B	0,04	0,09	4,05	-	-
sitoxrom C	0,26	0,22	9,90	+	+
sitoxrom A	0,29	0,03	1,35	-	-
oksigen	0,82	0,53	23,8	+	+

16-cı cədvəldən göründüyü kimi, fosforlaşmanın getdiyi sahələr üzrə spektroskopik və termodinamik nəticələr bir-birinə tamamilə müvafiqdir.

Fosforlaşma nöqtələrində ayrılan enerjinin, demək olar ki, hamısı makroerqik rabitələrdə toplana bilər. Kimyəvi rabitələrdə toplanan enerji hüceyrənin müxtəlif enderqonik funksiyalarının yerinə yetirilməsində istifadə olunur.

Oksidləşdirici fosforlaşmanın effektivliyi

Oksidləşdirici fosforlaşmanın (fosforlaşdırıcı oksidləşmənin) aktivliyini müxtəlif metodlarla təyin etmək olar. Bunlardan: P/0 əmsa-

lını, tənəffüs nəzarətini, ADP/O və s. göstərə bilərik.

Oksidləşdirici fosforlaşmanın effektivliyinin göstəricilərindən biri, fosforlaşma reaksiyasına daxil olan qeyri-üzvi fosfatın, udulan oksigenə olan nisbətidir (P/O). Bu kəmiyyətə fosforlaşma əmsalı deyilir. Fosforlaşma əmsalı, fosforlaşma ilə sərbəst oksidləşmənin nisbətini əks etdirir və mikroatomlarla ifadə olunur.

Əksər substratlar üçün (NAD^+, qlütamin, piroüzüm, alma və digər turşular) tənəffüs dövrəsində fosforlaşma aktı üçdən çox deyildir və P/O=3 olur. Lakin suksinat (kəhrəba turşusu) və fumaratın (fumar turşusu) oksidləşməsi zamanı, fosforlaşma iki dəfə təkrar edilir və P/O=2-dir. Askorbin turşusunun oksidləşməsi zamanı isə P/O=1-dir.

α – ketoqlutar turşusunun oksidləşdirici dekarboksilləşməsi prosesində bir fosforlaşma substrat səviyyəsində (Krebs tsiklində), üç fosforlaşma isə tənəffüs dövrəsində olduğundan P/O nisbəti 4-ə bərabərdir.

Qeyd etmək lazımdır ki, P/O nisbəti tam ədədlərlə ifadə olunmalıdır, lakin təcrübələrdə çox vaxt bu kəmiyyət kəsrlə alınır. Bunun səbəbi, hər şeydən əvvəl, oksidləşdirici fosforlaşmanı təyin etmək üçün tətbiq olunan metodların qeyri təkmilliyi və mitoxondriləri təcrid edərkən onların bioloji tamlığının pozulmasıdır.

Məlumdur ki, tənəffüsun intensivliyi və energetik effektivliyi nəinki təkcə substratın və oksigenin qatılığından, həm də ADP, Pq və ATP-in qatılığından asılıdır.

Mitoxondrilərə (in vitro) ADP-i əlavə etdikdə tənəffüsün intensivliyi artır, lakin sonradan ADP-in ATP-ə çevrilməsi nəticəsində tənəffüs tədricən zəifləyir. Fosforlaşma ilə oksidləşmənin «möhkəm» əlaqələndiyi hallarda, tənəffüsün intensivliyi ADP-dən daha çox asılı olur. Son zamanlar, fosforlaşmanın effektivliyini təyin etmək üçün daha çox ADP/O (stexiometryia əmsalı) və tənəffüs nəzarətindən (TN) istifadə edilir. Məlumdur ki, əhəmiyyətinə görə ADP/O nisbəti, P/O nisbətinə ekvivalentdir. Tənəffüs nəzarəti, mitoxondrilərin 3-cü funksional vəziyyətdə udduqları oksigenin miqdarının, onların 4-cü vəziyyətdə udduqları oksigenin miqdarına nisbəti kimi təyin edilir.

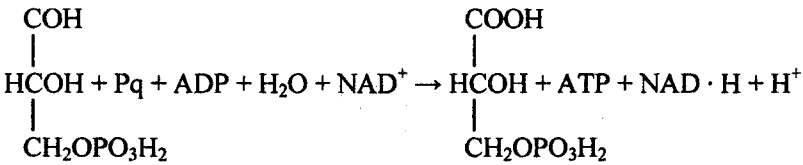
Çans mitoxondrilərin müxtəlif vəziyyətlərini tədqiq edərək, tənəffüs dövrəsində fosforlaşma probleminin öyrənilməsində prinsipcə yeni üsul təklif etmişdir. Bu üsulun mahiyyəti ondan ibarətdir ki, ADP olmadıqda tənəffüs dövrəsində oksidləşmənin müəyyən səviyyədə getməsinə baxmayaraq, fosforlaşma getmir, lakin sistemə ADP daxil etdikdə fosforlaşma gedir və mitoxondrilərdə oksidləşmə aktiv-

liyi yüksəlir. Əlavə olunan ADP, tamamilə ATP-ə çevrildikdən sonra, mitoxondrilərdə oksidləşmə aktivliyi azalır. Beləliklə də, mitoxondrilərin fosforlaşdırma aktivliyi, ADP-in iştirakı zamanı oksidləşmənin sürətinin, ADP olmadıqda gedən oksidləşmənin sürətinə nisbəti kimi hesablanır. Göründüyü kimi, bu üsulla təyin edilən ADP/O nisbəti faktiki olaraq P/O nisbəti kimidir və mitoxondrilərin fosforlaşdırma fəallığını hesablamağa imkan verir.

Çans metodu ilə işlədikdə nəzərə almaq lazımdır ki, mitoxondrilərdə çox fəal ATP-aza olduğundan ATP parçalana bilir. Bu da tənəffüs nəzarətini dəqiq təyin etməyə imkan vermir. Müxtəlif obyektlərdən alınmış mitoxondrilərdə tənəffüs nəzarətinin qiyməti nəinki təkcə obyektin spesifikliyindən, həm də oksidləşmə üçün istifadə olunan substratın təbiətindən də asılıdır. Belə ki, məsələn, bağayarpağı bitkisi mitoxondrilərində tənəffüs nəzarəti 8,2-10,4, kartof üçün isə 3,2-3,7 olmuşdur. Əgər substrat kimi suksinatdan istifadə edilərsə, bu zaman tənəffüs nəzarətinin qiyməti 1,7-ə bərabər olar.

Substrat və koferment fosforlaşması

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, oksidləşmə prosesinin hamısı fosforlaşma ilə əlaqədar olmur. Tənəffüs substratının oksidləşdiyi yolda yalnız bir neçə mərhələ makroerqik rabitələrin əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Bunlardan, qlikolitik yolla və Krebs tsiklində cəmi iki reaksiya fosforlaşma ilə müəyyən olunur. Bu reaksiyalardan birincisi 3-fosfoqliserin aldehidinin 3-fosfoqliserin turşusuna çevrilməsidir:



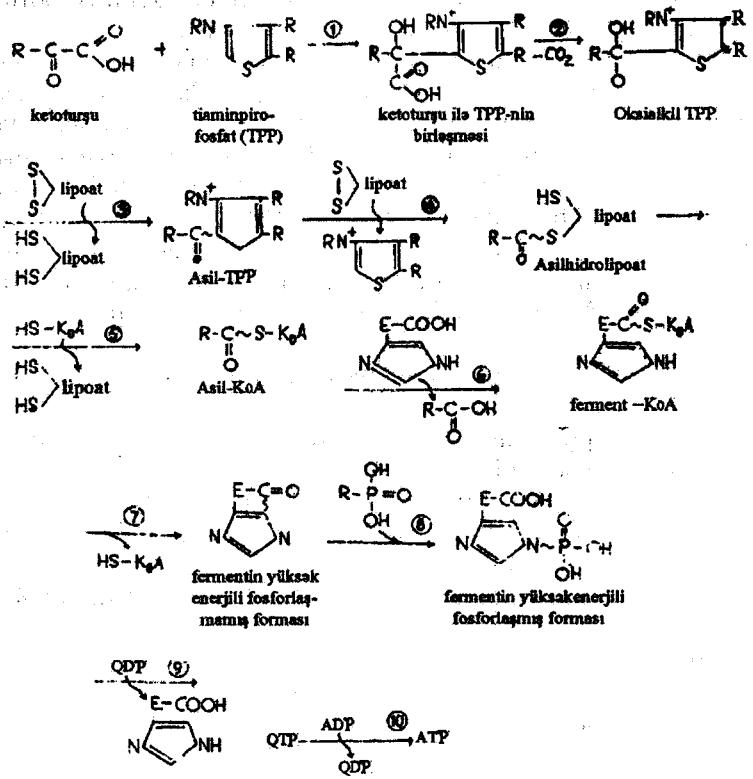
Substrat səviyyəsində gedən ikinci fosforlaşma, α-ketoqlutar turşusunun oksidləşdirici dekarboksilləşməsi reaksiyasıdır. Bu reaksiya koferment A-nın iştirakı ilə həyata keçirilir.

α-ketoqlutar turşusu + NAD^+ + ADP + Pq K_0A kəhrəba turşusu + CO_2 + ATP + NAD · H + H^+

Hər iki halda fosforlaşma, tənəffüs substratının birbaşa oksidləşməsi nəticəsində baş verir. Belə fosforlaşmanı, substrat fosforlaş-

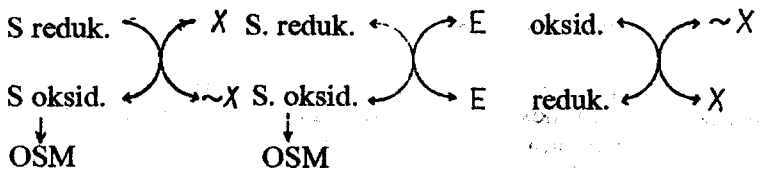
ması adlandırırlar.

Substrat fosforlaşmasında enerji çıxımı çox azdır və hüceyrənin aldığı enerjinin cəmi 10%-ni təşkil edir. Enerjinin qalan 90%-i isə, koferment fosforlaşmasında alınır. Substrat fosforlaşmasının mexanizmi hazırda çox yaxşı öyrənilmişdir və aşağıdakı sxemlə göstərilə bilər:



bu sxemdə: E – ferment molekulunu, QDP – quanidindifosfatı göstərir. Beləliklə də, substrat səviyyəsindəki fosforlaşma fermentin – dehidrogenazaların oksidləşməsi zamanı baş verdiyi halda, koferment fosforlaşması isə tənəffüsun elektronnəqliyyat dövrəsindəki daşıyıcılardan birinin oksidləşməsi nəticəsində meydana çıxır.

Substrat fosforlaşması ilə koferment fosforlaşması arasındakı fərq, nəinki təkcə onların mexanizmi, həm də bu proseslərdə iştirak edən elektron akseptorlarının təbiəti ilə də müəyyən olunur:



burada: E – ferment, S – substrat, OSM – oksidləşmənin son məhsulu, X – əlaqələndirici komponentdir.

Substrat fosforlaşmasının xarakter xüsusiyyətlərindən biri də, bu prosesin dinitrofenola (oksidləşmə ilə fosforlaşmanı bir-birindən ayıran agent) qarşı həssas olmamasıdır. 17-ci cədvəldən göründüyü kimi, substrat fosforlaşmasında elektronların donoru substrat özüdür, koferment fosforlaşmasında isə bu funksiyanı ferment, yaxud da koferment yerinə yetirir. Bundan başqa, substrat fosforlaşmasında iştirak edən fermentlər, əsas etibarilə, həll olan zülallardan ibarət olduğu halda, koferment fosforlaşmasındakı fermentlər mitoxondrilərin membranındakı fosfolipidlərlə əlaqədardır.

Cədvəl 17

Substrat və koferment fosforlaşmasının muqaysəli xassələri

Fərqləndirici əlamətlər	Enerjinin toplandığı sistem	
	substrat səviyyəsində	elektronnəqliyyat dövrəsində (END)
Elektronların donoru	alçaqmolekullu substrat	fermentin və ya kofermentin reduksiya forması
Enerji ilə zəngin ilk birləşmə	substratın oksidləşmə məhsulu	aralıq fosforlaşmamış intermediat (X—Y)
Fosfolipidlərə hərisliyi	aşağıdır	yuxarıdır
həll olmayan membran quruluşuna olan zərurət	yoxdur	vardır

Müəyyən edilmişdir ki, bir cüt elektronun ($2e^-$) reduksiya olunmuş NAD-dan, molekulyar oksigenə daşınması sərbəst enerjinin qiyməti ($\sim\Delta F$) 56 kkal/mol-a bərabərdir. Bir molekul ATP-in əmələ gəlməsinə təxminən 10 kkal tələb edilərsə, onda hər cüt elektronun oksigenə daşınması zamanı 4 mol ATP-in əmələ gəldiyini aşkar etmək çətin deyildir.

Tənəffüs dövrəsində oksidləşmə və fosforlaşmanın ayrılması

Tənəffüs prosesində oksidləşmə ilə fosforlaşmanın əlaqəsini, həmçinin, onların mexanizminin öyrənilməsində spesifik ingibitor və ayırıcı agentlərin tətbiqi mühüm rol oynayır.

Oksidləşdirici fosforlaşmaya təsir edən müxtəlif agentlər içərisində dinitrofenol tipli ayırıcılar, xüsusilə diqqəti cəlb edir. Bu qrup ayırıcılar, enerjinin toplandığı sahəyə yaxın təsir göstərir.

Mitoxondrilər olan sistemə 2,4-dinitrofenol (2,4-DNF) daxil etdikdə, onların funksiyasında bir sıra xarakterik dəyişikliklər baş verir. Belə sistemdə, ilk növbədə, tənəffüs nəzarəti itir, fosforlaşma ilə əlaqələnməyən sərbəst oksidləşmə gedir ki, bu da oksigenin sürətlə udulması ilə müşayiət olunur. Tənəffüsun sürətlənməsi, eyni zamanda, ATP-azanın aktivləşməsinə müvafiq gəlir. Hər iki effekt, 2,4-DNF-in $1\text{-}10^{-5}$M qatılığında ortaya çıxır. Həmin vəziyyətdə, mitoxondrilər hələlik ADP-i ATP-ə qədər fosforlaşdırmağa qabil olur, lakin bu prosesin effektivliyi azalır. Ayırıcı agentin qatılığı $5\text{-}10^{-5}$M-dək artırıldıqda, mitoxondrilər fosforlaşmanı həyata keçirə bilmir. Bununla yanaşı, mitoxondrilərin digər enderqonik funksiyaları da (elektronların əks daşınması, kationların aktiv daşınması və s.) pozulur. 2,4-DNF-in qatılığı 10^{-3}M olduqda isə, onun digər ayırıcılar kimi ingibitor xassəsi meydana çıxır, nəticədə həm tənəffüs, həm də ATP-azanın aktivliyi zəifləyir. Lakin bu halda substratın miqdarının çoxluru, tənəffüsün ləngiməsinin qarşısını alır. Hazırda, DNF tipli maddələrdən çoxlarının təsiri öyrənilmişdir. Bunlara: salisil turşusunu, dikumarolu, qramisidini, tributilamin və s.-ni aid etmək olar. Belə maddələr kimyəvi quruluşlarına görə bir-birindən fərqlənir. Energetik metabolizmin ayrı-ayrı mərhələlərinin öyrənilməsində dinitrofenol tipli maddələrdən başqa, oliqomitsin və arsenat tipli maddələr də geniş istifadə olunur. Beləliklə də, «ayırıcıları» aşağıdakı siniflərə bölürlər:

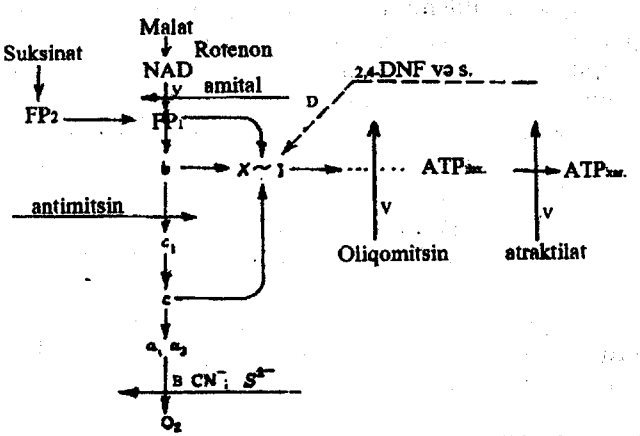
Birinci sinfə DNF – tipli birləşmələr daxil edilir. Belə maddələr, ilk makroerqli birləşmənin əmələ gəlməsinə təsir göstərməklə, həm də ATP-azanı aktivləşdirir.

İkinci sinfə oliqomitsin tipli maddələr daxildir ki, bu da elektronların, ilk (X~Y) və ikinci (X~P) makroerqik birləşmələr arasında daşınmasını pozur. Analoji təsiri KCN də göstərir, lakin o, həm də ATP-in əmələ gəlməsini dayandırır və elektronların sitoxromoksidaza səviyyəsində daşınmasının qarşısını alır.

Üçüncü sinfə arsenat tipi aid edilir. Bu qrupa daxil olan birləşmə-

lər sonuncu makroerqik rabitənin əmələ gəlməsinə mane olur.

Tənəffüs dövrəsində elektronların və enerjinin daşınmasının pozulması 32-ci şəkildə göstərilmişdir.



Şəkil 32. Elektronların və enerjinin daşınmasına ingibitorların təsiri.

Ayırıcı agentlərin təsir mexanizmi, hazırda Mitçel hipotezinə görə aşağıdakı kimi izah edilir: oksidləşmə və fosforlaşma bir-birilə pH-qradiyenti və membrandakı elektrik potensialına görə əlaqələndiyindən, odur ki, ayırıcı agentlər (məsələn, 2,4-DNF) membranda proton (H^+) keçiriciliyini təmin etdikləri üçün pH qradiyentinin və membran potensialının azalmasına səbəb olur.

Digər tərəfdən, «ayırıcı zəhərlər» üçün ümumi olan xüsusiyyətlərdən biri də «Paster effekti» deyilən prosesin qarşısının alınmasıdır.

ANAEROB VƏ AEROB OKSİDLƏŞMƏNİN ENERGETİK EFFEKTİVLİYİ

Anaerob və aerob yol, substratın kimyəvi çevrilməsinin – bioloji oksidləşmənin iki tərəfini təşkil edir.

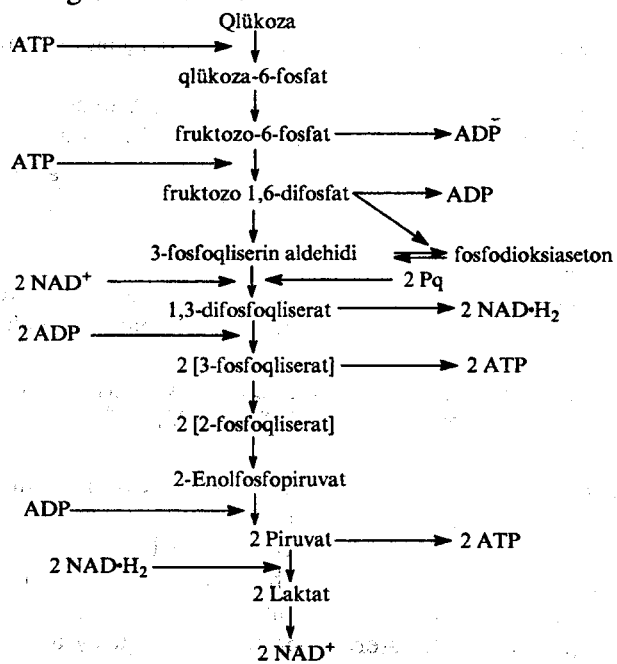
Anaerob şəraitdə yerləşən hüceyrələrdə bütün proseslər molekulyar oksigenin iştirakı olmadan həyata keçirilir. Bu halda, enerji mənbəyi anaerob şəraitdə gedən oksidləşmə-reduksiya reaksiyaları (qlikoliz, qıcqırma) olur. Aerob şəraitdə olan hüceyrələrdə isə kimyəvi enerji mənbəyini, tənəffüs substratının aerob metabolik tsikllərdə parçalanması təşkil edir.

Qeyd edildiyi kimi, qlikolitik oksidləşmədə yalnız iki yerdə mak-

roerqik rabitə sintez olunur: 1) 3-fosfoqliserin aldehidinin, 1,3-difosfoqliserin turşusuna çevrilməsində; 2) fosfoqliserin turşusunun dehidratlaşaraq fosfoenolpiroüzüm turşusuna çevrilməsində.

3-fosfoqliserin aldehidinin, 1,3-difoqfoqliserin turşusuna çevrilməsi, qlikolitik yolda yeganə oksidləşdirici mərhələdir ki, burada aldehid qrupunun oksidləşməsi hesabına alınan enerji (~10 kkal), asilfosfat rabitəsində toplanır. Bu rabitədəki enerji, sonradan transfosforilazaların köməyilə adenil sisteminə verilə bilər. Göstərilən reaksiya monoyodasetat vasitəsilə sıradan çıxdığı halda, 2,4-DNF-in təsirindən dəyişikliyə uğramır.

Fosfoqliserin turşusunun dehidratlaşması zamanı makroerqik rabitələr, spirt hidroksili ilə birləşmiş fosfat qrupunun, fosfoenol qrupuna çevrilməsi hesabına əmələ gəlir. Ümumiyyətlə, 1 mol qlükozanın qlikoliz prosesində parçalanması nəticəsində 2 mol (4 mol) makroerqik rabitəli birləşmə alınır. Belə prosesi aşağıdakı ümumiləşmiş sxemlə göstərmək olar:



Nəzəri hesablamalar göstərir ki, 1 mol qlükozanın piroüzüm turşusuna qədər parçalanması hüceyrəyə 56 kkal sərbəst enerji verməlidir. Qlikoliz prosesində 2 makroerqik rabitə əmələ gəldiyindən cəmi

4 makroerqik rabitə alınır, lakin bunlardan ikisi, qlikolizin əvvəlki mərhələlərində istifadə olunur (sxemə bax), odur ki, prosesin ümumi effektivliyi (2·10 kkal):56 kkal≈36% olacaqdır. Lakin qlikolizin enerji çıxımı (20 kkal), qlükoza molekulunun malik olduğu enerjinin (674 kkal) yalnız 3%-i qədərdir. Beləliklə də, aydın olur ki, tənəffüs substratının anaerob yolda parçalanması hüceyrə üçün effektiv deyildir. Belə ki, enerjinin çox hissəsi potensial halda qlikolizin son məhsulu olan piroüzüm turşusunun tərkibində qalır.

Qeyd etmək lazımdır ki, piroüzüm turşusunun sonrakı anaerob çevrilmələri də energetik cəhətdən effektiv sayıla bilməz. Məsələn, 1 mol qlükoza spirt qıcqırması nəticəsində 28,2 kkal, südturşusu qıcqırmasında – 10 kkal, yağturşusu qıcqırmasında isə təxminən – 15 kkal enerji verir.

Piroüzüm turşusunun aerob yolda (Krebs tsikli) çevrilməsi zamanı hər bir molekula görə beş cüt elektron alınır. Bu elektronların elektronnəqliyyat dövrəsində hərəkəti isə təxminən 36 molekul ATP-in əmələ gəlməsinə səbəb olur. Beləliklə də, aerob prosesin ümumi energetik effektivliyi 10x36=360 kkal-dir ki, bu da, qlükoza molekulunda olan kimyəvi enerjinin təxminən 52%-ni təşkil edir.

Tənəffüs materialının müxtəlif yollarla çevrilməsi nəticəsində əmələ gələn ATP-in miqdarı 18-ci cədvəldə göstərilmişdir.

Cədvəl 18

Qlükozanın çevrilməsində müxtəlif mexanizmlərin ATP-in əmələ gəlməsində rolu

Enerjinin toplanmasında iştirak edən mexanizmlər	Reaksiyalar	1 molekul qlükozaya görə ATP-in çıxımı
1. Substrat fosforlaşması (qlikolizdə)	FQA + NAD^+ →FQT+$NAD{\cdot}H_2$ FQT → piruvat	2 2
2. Substrat fosforlaşması (Krebs tsiklində-tənəffüsdə)	Piruvat+NAD^+→sitrat+ $NAD{\cdot}H_2$ α – ketoqlutarat→ →suksinat	0 2
3. Tənəffüs dövrəsindəki fosforlaşma (koferment fosforlaşması)	$NAD{\cdot}H_2$→FP sitoxrom B →sitoxrom C_1 sitoxrom C→O	10 12 12
Cəmi 40		
Qlikoliz zamanı istifadə olunan 2 molekul ATP-i çıxdıqda.....38		

Beləliklə də, anaerob (qlikoliz) və aerob (tənəffüs) oksidləşmənin tənəffüs substratının çevrilməsində energetik effektivliyi, birlikdə, təxminən 55%-ə bərabərdir.

ANAEROB VƏ AEROB OKSİDLƏŞMƏNİN QARŞILIQLI ƏLAQƏSİ

PASTER EFFEKTİ

Hələ XIX əsrin əvvəllərində aparılan təcrübələrdə müəyyən edilmişdir ki, ali bitki toxumaları təmiz azot, yaxud hidrogen olan mühitdə saxlanmaqla oksigendən məhrum olduqda, yenə də karbon qazı ayırmağı davam etdirirlər. Bu cür tənəffüs «intermolekulyar tənəffüs» adlandırıldı. Belə güman olunurdu ki, intermolekulyar tənəffüs, tənəffüs substratının tərkibində olan oksigenin hesabına həyata keçir.

Tənəffüs prosesinin daha ətraflı öyrənilməsi sayəsində aydın oldu ki, «intermolekulyar tənəffüs» – termini doğru deyildir, ona görə ki, həm «normal», həm də «intermolekulyar» tənəffüs dehidratlaşdırıcı fermentlərin, müxtəlif kofermentlərin, fosfat qrupu daşıyıcılarının və s.-nin iştirakı ilə baş verir. Sonralar Haddard «aerob qıcqırma» (aerob fermentasiya) terminini təklif etdi. Adi qıcqırmadan (oksigensiz) fərqli olaraq, aerob fermentasiya, ali bitkilərin toxumalarında oksigen olan şəraitdə meydana çıxır və aerob tənəffüsün, bir qayda olaraq, ayrılmaz hissəsini təşkil edir.

Yaşıl bitki toxumalarında karbohidratların aerob fermentasiya yollarından biri də spirt qıcqırmasıdır.

$$C_6H_{12}O_6 + 2\,NAD^+ \xrightarrow{qlikoliz} 2CH_3COCOOH + 2\,NAD \cdot H_2,$$
$$2CH_3COCOOH \rightarrow 2CO_2 + 2CH_3COH,$$
$$2CH_3COH + 2\,NAD \cdot H_2 \rightarrow 2\,NAD^+ + 2CH_3CH_2OH$$
$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CO_2 + 2CH_3CH_2OH \text{ (etil spirti)}$$

Beləliklə də, aydın olur ki, ali bitkilərdə qıcqırma çox hallarda Embden-Meyerhof-Parnas sxemi üzrə, başqa sözlə, heksozaların qlikolitik yolda parçalanması istiqamətində gedir. Yuxarıda qeyd edildi ki, anaerob oksidləşmədə 28,2 kkal/mol enerji alınır. Odur ki, bitki orqanizmi özünün energetik tələbatını ödəmək üçün, aerob tənəffüsdəkinə nisbətən, anaerobda daha çox miqdarda heksozadan istifadə etməli olur. Bu effekt ilk dəfə, Paster tərəfindən spirt qıcqırmasını tədqiq edərkən müəyyən edilmişdir. O, göstərdi ki, oksigen olan mühitdə qıcqırmanın intensivliyi azalır, lakin bu halda sintez olunan üzvi maddənin miqdarı xeyli çoxalır. Paster təcrübələrlə sübut etdi

ki, oksigenin iştirakı ilə maya hüceyrələri, anaerob şəraitə nisbətən, şəkərlərdən daha effektiv istifadə edir.

Oksigenin, anaerob tənəffüsə mənfi təsiri və tənəffüsdə sərf olunan şəkərlərin miqdarını azaltması, Paster effekti adlandırıldı.

Paster effektinin olub-olmamasını aerob və anaerob şəraitlərdə ayrılan CO_2-nin miqdarına görə müəyyən etmək mümkündür, məsələn, tənəffüs və qıcqırma proseslərində ayrılan CO_2-nin miqdarını aşağıdakı sxemdən asanlıqla təyin etmək olar:



L. Paster (1822-1895)

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \xrightarrow{\text{tənəffüs}} 6\,CO_2 + 6H_2O,$$

$$C_6H_{12}O_6 \xrightarrow{\text{qıcqırma}} 2\,CO_2 + 2\,C_2H_5OH$$

Göründüyü kimi, bir molekul şəkərin aerob parçalanması zamanı ayrılan CO_2-nin miqdarı, qıcqırma prosesindəkindən üç dəfə çoxdur.

Əgər $\frac{CO_2 aerob}{CO_2 anaerob}$, nisbəti 3-dən az olarsa, bu halda Paster effekti meydana çıxacaqdır. Paster effekti lətli toxumalı orqanlarda (alma meyvəsində, yerkökündə, üzüm meyvəsində və s.) xüsusilə, aydın nəzərə çarpır.

TƏNƏFFÜSLƏ HÜCEYRƏNİN DİGƏR FUNKSİYALARI ARASINDA ƏLAQƏ

Tənəffüs, bitki orqanizmində maddələr mübadiləsinin mərkəzində dayanan ən mühüm funksiyadır. Bu funksiyada, karbohidratların, azotlu maddələrin, yağların və s. çevrilməsi reaksiyaları bir-birilə sıx əlaqə yaradır.

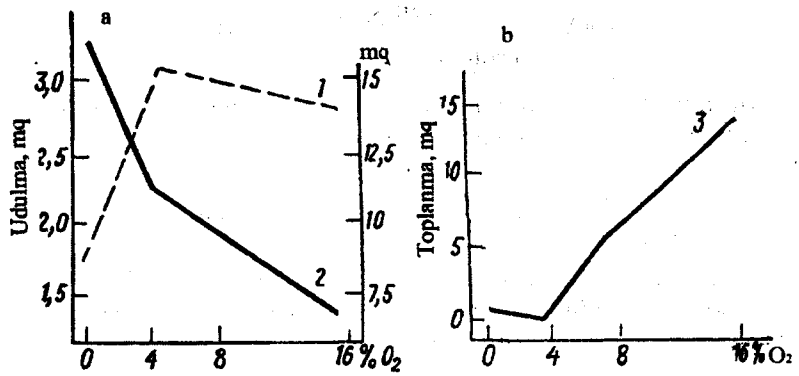
Canlı hüceyrənin ən mühüm xüsusiyyətlərindən biri də odur ki, tənəffüs substratının kimyəvi çevrilməsi zamanı ayrılan sərbəst enerjinin bir hissəsi yenidən potensial halda makroerqik rabitələrdə toplanır (ATP, ADP və s). Enerjinin qalan hissəsi isə, ya istilik şəklində,

yaxud da müxtəlif enderqonik funksiyaların həyata keçirilməsində istifadə olunur.

Potensial halda toplanan enerji (ATP və s.) hüceyrə tərəfindən bir sıra proseslərin, məsələn, su və mineral maddələrin daşınmasında, biosintetik reaksiyalarda, müxtəlif növ hərəkətlərin yerinə yetirilməsində sərf oluna bilər.

Tənəffüslə kökün udma qabiliyyəti arasında əlaqə

Dünyanın bir çox laboratoriyalarında aparılan tədqiqatlar, tənəffüslə kökün uducu qabiliyyəti arasında bilavasitə əlaqə olduğunu göstərir. Müəyyən edilmişdir ki, oksigenin qatılığının kökün udma qabiliyyətinə təsiri hər şeydən əvvəl, udulan mineral elementin sonrakı çevrilməsindən asılıdır. Bu baxımdan azotlu maddələrin köklər tərəfindən udulması, xüsusilə, maraqlıdır.



Şəkil 33. Oksigenin miqdarının soya bitkisində nitrat azotunun (a) udulması və toplanması sürətinə, ammonium azotunun isə udulma sürətinə (b) təsiri:

1 – NO_3^--ün toplanması; 2 – NO_3^--ün udulması; 3 – NH_4^+-ün udulması.

33-cü şəkildən göründüyü kimi, qidalı mühitdə oksigenin qatılığı yüksək olan hallarda, udulan nitratların reduksiyası pozulduğundan, onlar kök toxumalarında toplanır və beləliklə də, qidalı mühitdən nitratların yenə də kök sisteminə daxil olmasına mənfi təsir edir.

Robertson və digər tədqiqatçıların aldıqları nəticələr göstərir ki, 2,4-DNF (10^{-4}-10^{-6}M qatılıqlarda) tənəffüsü sürətləndirdiyi halda,

hüceyrələr tərəfindən duzların udulması prosesini isə kəskin zəiflədir. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, bu qatılıqlarda 2,4-DNF – qlükozanın, asetatın, kəhrəba turşusunun qarğıdalı köklərinə daxil olmasına da mənfi təsir göstərir. Belə təcrübələrdən aydın olur ki, mineral duzların və digər birləşmələrin xarici mühitdən bitki orqanizminə daxil olmasında makroerqik rabitəli maddələr fəal rol oynayır.

Tənəffüslə, köklərdə maddələrin udulması arasında əlaqəni çox hallarda müxtəlif tipli ingibitorların təsiri şəraitində öyrənmək mümkündür (cədvəl 19).

Cədvəl 19

Ferment zəhərlərinin arpa köklərində KBr duzu ionlarının udulmasına təsiri

İngibitor	Qatılıq, M	udulmanın zəifləməsi (%-lə)	
		K^+ udulması	Br^- udulması
KCN	0,002	74	74
monoyodasetat	0,001	81	65
malonat turşusu	0,005	40	42
CO (qaranlıqda)	95% CO + 5% O_2	100	97
CO (işıqda)	95% CO + 5% O_2	8	0
2,4-dinitrofenol	0,000001	90	67

19-cu cədvəldən görünür ki, tənəffüs zəhərləri həm kationların, həm də anionların udulmasını xeyli zəiflədir. Beləliklə də, maddələrin bitki hüceyrəsinə daxil olması ilə tənəffüs arasında əlaqə çox mürəkkəbdir. Bu sahədə çoxlu təcrübələrin aparılmasına baxmayaraq, hələlik mükəmməl məlumatlar alınmamışdır.

Tənəffüs və böyümə

Böyümə, hüceyrənin, həmçinin də, bütöv orqanizmin inteqral funksiyalarından biridir. Böyümənin əsasında, hüceyrə komponentlərinin, quruluş elementlərinin fasiləsiz olaraq yenidən əmələ gəlməsi prosesi durur. Tənəffüslə hüceyrədaxili biosintetik proseslərin sıx əlaqəsi, onun böyümədə də mühüm rol oynamasını müəyyən edir.

Tənəffüslə böyümə arasında mövcüd olan mürəkkəb əlaqəni, bitkinin tez böyüyən orqanlarında öyrənmək mümkündür. Təcrübələr göstərir ki, bitkinin meristem hüceyrələrində oksigenli tənəffüs minimal intensivlikdə gedir. Bu onu göstərir ki, meristem hüceyrələrinin tənəffüs metabolizmində anaerob proseslər mühüm yer tutur.

Bitkilərin kök sisteminin müxtəlif zonalarında böyümə ilə tənəffüsün əlaqəsi 20-ci cədvəldə göstərilir.

Cədvəl 20

Şənbələ köklərində müxtəlif böyümə zonaları hüceyrələrinin tənəffüsü

Kökün böyümə zonaları	Tənəffüsün intensivliyi (1 mq zülal azotuna görə, 1 saatda udulan O_2 mkl-lə)	Tənəffüsün intensivliyi, (1 hüceyrədə, 1 saatda udulan O_2, 10^{-9} mkl-lə)	Tənəffüs əmsalı	0,05 M NaN_3 ilə tənəffüsün zəifləməsi (%-lə)	Sito xromoksidazanın aktivliyi (1 hüceyrədə 1 dəqiqədə 10^{-7} mk mol, sitoxrom C-yə görə)
Bölünmə	44	2,6	1,68	39	3,9
Uzanma	141	18,1	1,31	51	13,6
Kökün sorucu telləri	331	36,9	1,64	63	35,0

Kökün diferensiasiya etmiş zonası (sorucu tellər zonası) daha çox tənəffüs aktivliyinə malikdir. 20-ci cədvəldən aydın olur ki, kökün bu zonasında sitoxromoksidazanın da fəallığı digər zonalarındakından xeyli çoxdur. Timanın laboratoriyasında aparılan tədqiqatlar göstərir ki, sitoxrom sistemi bitkilərin böyümə prosesində mühüm rol oynayır.

Böyümə ilə tənəffüsün qarşılıqlı əlaqəsinin öyrənilməsində, boyartıran maddələrlə (auksinlər, hibberelinlər, sitokininlər) aparılan təcrübələr də xüsusi maraq doğurur. Bu maddələrin bitkilərdə böyüməyə sürətləndirici təsiri, hər şeydən əvvəl, onların hüceyrələrdə energetik proseslərə göstərdikləri effektlə əlaqədardır.

Boy maddələri ilə aparılan təcrübələrdən aydın olur ki, onların hüceyrə metabolizminə göstərdikləri təsir xarakteri etibarilə çox müxtəlifdir. Belə ki, bəzi işlərdə heteroauksinin toxumalarda tənəffüsü sürətləndirdiyi, digərlərində isə bu maddənin təsirindən hüceyrələrdə enerji ilə zəngin reduksiya olunmuş birləşmələrin (askorbin turşusu, qlütation və s.) miqdarının artması göstərilir.

Bonner və əməkdaşlarının apardığı tədqiqat işlərinin nəticələrinə görə, heteroauksin ATP tipli birləşmələrin hücyrələrdə toplanmasına mənfi təsir edir. Belə ki, heteroauksinlə işlənilmiş toxumalarda ATP-in miqdarı azalır ki, bu da heteroauksinin yüksək fosfataza aktivliyi ilə izah olunur. Lakin bəzi tədqiqat işlərində heteroauksinin tənəffüslə, fosforlaşmanın əlaqəsinin möhkəmlənməsinə müsbət təsiri də qeyd edilir. Beləliklə də, boy maddələrinin tənəffüsə və ümumiyyətlə,

enerji mübadiləsinə təsiri hələlik ziddiyyətli şəkildədir və tamamilə aydınlaşdırılmamışdır.

PROTOPLAZMANIN HƏRƏKƏTİNDƏ TƏNƏFFÜSÜN ROLU

Hüceyrənin digər enderqonik funksiyaları kimi protoplazmanın hərəkəti də, müəyyən miqdarda enerji tələb edir. Belə enerji mənbəyi digər proseslərlə yanaşı tənəffüsə də aiddir. Protoplazmanın hərəkətinə oksigenin parsial təzyiqi də təsir göstərir. Lakin bitkilərdə, müxtəlif tipli toxuma və hüceyrələrdə oksigen defisitinə (çatışmazlığına) qarşı həssaslıq da bir-birindən fərqlənir. Adətən cavan hüceyrələr oksigenə daha çox tələbkar olur. Bununla belə onlar tədricən oksigenin parsial təzyiqinə qarşı həssaslıqlarını azaldırlar.

Protoplazmanın hərəkəti üçün lazım olan oksigeni, yaşıl hüceyrələr həm diffuziya yolu ilə xarici mühitdən, həm də fotosintez hesabına əldə edirlər.

Protoplazmanın hərəkətinə ferment zəhərləri mənfi təsir göstərir. Belə ki, sistemə 2,4-DNF daxil edildikdə, protoplazmanın hərəkəti dayanır. DNF-in sistemdən çıxarılması isə onun hərəkətinin bərpa olunmasına imkan verir.

Tənəffüs ingibitor və ayırıcıları ilə aparılan tədqiqaqlar göstərir ki, protoplazmanın hərəkətində tənəffüs və onunla əlaqədar olan fosforlaşma mühüm rol oynayır.

Təcrübi faktlara əsasən, demək olar ki, protoplazmanın hərəkəti üçün qlikolitik tsikldə əmələ gələn ATP daha böyük əhəmiyyət kəsb edir, çünki hərəkətin hər hansı növü kimi, protoplazmanın da hərəkəti ATP-lə, təqəllüs edən (yığılıb-açılan) zülalın qarşılıqlı təsirinə əsaslanır. Məlumdur ki, belə zülalların miqdarı sitoplazmada daha çoxdur. Mitoxondrilərdəki ATP isə, görünür, ancaq sitoplazmaya çıxdıqdan sonra, protoplazmatik hərəkətdə istifadə oluna bilər.

Qeyd etmək lazımdır ki, protoplazmada olan bir sıra quruluş komponentləri, müxtəlif istiqamətlərdə hərəkət edir. Onların hərəkət istiqaməti, protoplazmanın hərəkətinin xarakter və istiqamətindən asılı deyildir. Məsələn, müəyyən edilmişdir ki, yarpaqlarda xloroplastların hərəkəti, işıqlanma şəraitindən asılı olaraq qanunauyğun şəkildə dəyişir. Belə ki, işıqlanma zəif olduqda, xloroplastlar işığa doğru (müsbət fototaksis), işığın yüksək intensivliklərində isə xloroplastlar işıqlanma zonasından uzaqlaşır (mənfi fototaksis). Təcrübələr göstərir ki, fototaksis hadisəsində fotosintetik fosforlaşma nəticəsində əmələ gələn ATP-dən daha çox istifadə olunur. Bununla yana-

şı, hüceyrələrdə fotosintetik fosforlaşmadan başqa, digər energetik proseslər də (qlikolitik, substrat, koferment fosforlaşması), xloroplastların və digər quruluş komponentlərinin hərəkətində enerji mənbəyi rolunu oynayır. Elektromikroskopik tədqiqatlar göstərir ki, xloroplastların aktiv hərəkəti onlarda mövcud olan çıxıntılar vasitəsilə həyata keçirilir. Vildman və əməkdaşlarının fikrincə, xloroplastlar öz çıxıntıları ilə sanki qılaf boyu «sürüşürlər» və həm də bu çıxıntılara mitoxondrilər də birləşə bilir. Bundan başqa, mitoxondrilərdə makroerqik rabitəyə malik olan birləşmə – fosfohistidin tapılmışdır. Bitki və heyvan hüceyrələri ilə aparılan tədqiqatlar, fosfohistidinin zülalların təqəllüs xassəsinin meydana çıxmasında iştirakını güman etməyə əsas verir.

Hərəkət etmək xüsusiyyətinə hüceyrənin nüvəsi də qabildir. Nüvənin hərəkəti, kökdə diferensiasiyaya uğrayan zonada kökün sorucu telləri əmələ gəldikdə, bitkilərin ehtiyat orqanlarında tumurcuqların cücərməsi dövründə, həmçinin də, toxumların yetişməsi prosesində və s. nəzərə çarpır.

TƏNƏFFÜSƏ TƏSİR EDƏN ENDOGEN VƏ EKZOGEN AMİLLƏR

Tənəffüsün intensivliyi

Aparılan çoxlu tədqiqatlar göstərir ki, tənəffüsün intensivliyi sabit kəmiyyət deyildir. Bu kəmiyyəti, həm ayrılan CO_2-nin, həm də udulan O_2-nin miqdarına görə təyin etmək olar. Lakin daha dürüst məlumatı O_2-nin udulmasına görə almaq mümkündür.

Tənəffüsün intensivliyi, nəinki bitkilərin növ spesifikliyindən asılı olaraq dəyişilir, hətta eyni növ bitkinin müxtəlif toxuma və hüceyrələrində də fərqlənir.

21-ci cədvəldə bəzi bitkilərdə tənəffüsün intensivliyi göstərilmişdir.

21-ci cədvəldən göründüyü kimi, bəzi mədəni bitki toxumalarında tənəffüsün intensivliyi yüksəkdir. Məsələn, buğda yarpaqları, dənli-paxlalı (maş, noxud) bitkilərin yarpaqlarına nisbətən təxminən 3-5 dəfə sürətlə tənəffüs edirlər. Bir bitki daxilində isə, tənəffüsün aktivliyi ən çox erkək və dişi reproduktiv orqanlarında müşahidə olunur. Bitkinin bir orqanı daxilində də tənəffüsün intensivliyi müxtəlif olur, ən yüksək tənəffüs aktivliyinə periferik (kənar sahələrdəki) toxumalar malikdir. Görünür, bu, həmin toxumaların oksigenlə daha yaxşı təchiz olunmaları ilə əlaqədardır.

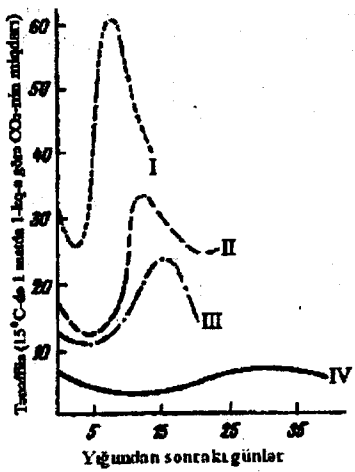
Cədvəl 21

Bəzi bitki toxumalarında 15-25°C temperaturda tənəffüsün intensivliyi (24 saatda 1 q quru maddəyə görə ayrılan CO_2-nin, mq-la miqdarı)

Obyekt	Tənəffüsün intensivliyi
Buğda yarpağı	138,7
Cavan buğda kökləri	53,4
Yasəmən tumurcuqları (sükunətdə)	11,6
Cücərən günəbaxan toxumları	43,7
Şəkər çuğundurunun kökü	6,7
Limon meyvəsi	12,4
Kartof yumrusu	2,45
Aspergillus niger mitselləri	343,2
(2 günlük kultura)	-
(3 günlük kultura)	133,7
(4 günlük kultura)	54,1

Bir qayda olaraq, işıqsevən bitkilərə nisbətən, kölgəsevən bitkilərdə tənəffüsün intensivliyi aşağı olur. Bu xüsusiyyət, lətli toxumalara, sukkulent bitkilərə də xasdır. Şimal rayonlarında bitən bitkilərdə tənəffüs, aşağı temperaturlarda, cənub rayonlarındakı bitkilərdəkindən daha intensivdir, lakin yüksək temperaturlarda bu formalar arasında nisbət dəyişilir.

Yüksək dağda bitən bitkilərdə tənəffüsün intensivliyi böyükdür. Görünür, bitkilər tənəffüsü və oksidləşdirici fermentlərin aktivliyini artırmaqla yüksək dağ zonalarında oksigenin alçaq parsial təzyiqinə bir növ uyğunlaşır. Bitkinin bir orqanının müxtəlif anatomik elementləri də tənəffüs aktivliyinə görə bir-birlərindən xeyli fərqlənir; məsələn, oduncaqda 1 mq azota görə 1 saatda 38 mkl O_2 udularsa, bu şəraitdə kambi toxumalarında 120 mkl O_2 udular. Kambi toxumalarının yüksək tənəffüs intensivliyinə malik olması, onların funksional fəallığı və tərkiblərində zülali maddələrin miqdarının çox-



Şəkil 34. Meyvələrdə tənəffüsün intensivliyinin dəyişilməsi. I-avokado, II-banan, III-armud, IV-alma.

luğu ilə izah edilir. Bitkilərdə tənəffüsün intensivliyi ontogenezdə də xeyli dəyişikliyə uğrayır.

Müəyyən edilmişdir ki, cavan yarpaqlarda tənəffüsün intensivliyi qocalmış yarpaqlardakından 2-10 dəfə çoxdur. Bu hal cücərən toxumlarda da nəzərə çarpır, məsələn, cücərmənin ilk dörd günündə günəbaxan cücərtilərində tənəffüs bir bitkiyə görə, 1 saatda 0,06 mq CO_2-yə bərabərdirsə, on üçüncü gün bu rəqəm 0,3 mq-a, 112 günlük bitkidə isə 213 mq-a bərabər olur. Bundan sonra toxumaların qocalması nəticəsində, həmçinin də, yarpaqların tökülməsi ilə əlaqədar olaraq tənəffüsün intensivliyi azalmağa başlayır.

Bitkilərdə tənəffüsün intensivliyinə, onların inkişaf dövrləri də xeyli təsir edir. Belə ki, çiçəkləmə dövründə, bitkilərdə tənəffüs prosesi sürətlənir.

Bütöv bitkilərdə müəyyən edilən bu qanunauyğunluq, meyvələrdə də aşkar olunmuşdur. Bunlarda tənəffüsün intensivliyinin azalmasından sonra onun yenidən kəskin artması müşahidə edilir (şəkil 34). Tənəffüsün belə sürətlənməsi «klimakteriks» adlanır və meyvənin inkişafının bu mərhələsindəki metabolik dəyişikliklərlə əlaqədardır. Bəzən bu dövrdə bir ferment, tamamilə başqası ilə əvəz olunur, məsələn, alma yarpaqlarında qocalma zamanı peroksidaza tamamilə inaktivləşir, lakin polifenoloksidazanın aktivlyi kəskin artır. D.M.Mixlin və digər tədqiqatçıların nəticələrinə görə, taxıl cücərtilərində sitoxromoksidaza ancaq ilk 5-7 gün müddətində aktiv olur, bundan sonra, əsas funksiyanı flavoproteinlər və ya askorbinatoksidaza yerinə yetirir. Lakin bəzi bitkilərdə isə sitoxromoksidaza özünün funksiyasını bitkinin bütün ontogenezi ərzində yerinə yetirə bilir.

Tənəffüs əmsalı (RQ)

Xaric olunan karbon qazının miqdarının, udulan oksigenin miqdarına olan nisbətinə tənəffüs əmsalı deyilir.

$$RQ = \frac{CO_2}{O_2}$$

Hazırda müəyyən edilmişdir ki, tənəffüs əmsalının (TƏ) qiyməti, tənəffüsdə istifadə olunan üzvi maddənin reduksiya dərəcəsindən, tənəffüs edən hüceyrənin oksigenlə təchiz olunmasından, nəhayət, hüceyrə tərəfindən oksigenin istifadəolunma sürətindən asılıdır.

Tənəffüs əmsalının qiyməti aşağıdakı hallarda vahidə bərabər olur: tənəffüs substratı, reduksiya səviyyəsinə görə şəkərlərdəki kimi

olsun; hüceyrə, oksigenlə tam təchiz olunsun; proses, şəkərlərin son məhsullarına (CO_2, H_2O) qədər davam etsin. Belə halların hər hansının pozulması, TƏ-nin vahiddən az, yaxud çox olmasına gətirib çıxarır.

Əgər tənəffüs prosesi, qıcqırma ilə birlikdə həyata keçirilirsə, bu halda TƏ-nin qiyməti, bir qayda olaraq, vahiddən çoxdur (RQ>1). Buna misal, O_2 ilə yaxşı təchiz olunmayan toxumaların, həmçinin maya və kif göbələklərinin tənəffüsünu göstərmək olar. Bundan başqa, tənəffüs substratı kimi daha çox oksidləşmiş maddələrdən istifadə olunduqda da, TƏ-i vahiddən çox olur, məsələn, alma turşusunun oksidləşməsi prosesində,

$$C_4H_6O_5 + 3O_2 \rightarrow 4CO_2 + 3H_2O \quad RQ = 1{,}33$$

Qeyd etmək lazımdır ki, tənəffüs substratı kimi sərf olunan maddənin tərkibi hidrogenlə zəngin, oksigenlə isə kasıb olduqda RQ<1 olacaqdır. Məsələn, iki molekul tripalmitinin – $C_3H_5O_3$ $(COC_{15}H_{31})_3$ tamamilə oksidləşməsi üçün 145 molekul oksigen lazımdır.

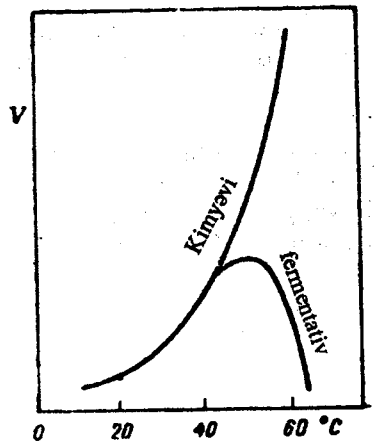
$$2C_{51}H_{98}O_6 + 145O_2 \rightarrow 102\,CO_2 + 98H_2O$$

bu halda $RQ = \frac{102}{145} = 0{,}7$

Tənəffüs əmsalını monometrik metodla təyin etmək olar. Onun qiyməti, cücərən toxumlarda tənəffüs substratının kimyəvi tərkibindən asılı olaraq dəyişilir. Taxıllarda tənəffus substratı kimi əsasən karbohidratlardan istifadə olunduğundan, onlarda RQ=1 olur. Lakin toxumları yağlarla zəngin olan bitkilərdə, əvvəlcə RQ≈1, sonradan isə 0,3-0,4-ə qədər düşür. Bunun səbəbi belə toxumlarda cücərmənin ilk dövrlərində əvvəlcə az miqdarda olan karbohidratların, sonra isə yağların tənəffüsdə istifadə olunmasıdır.

Temperaturun tənəffüsə təsiri

Tənəffüsün temperaturdan asılılığı bir maksimuma malik əyri ilə göstərilir (şəkil 35). Tənəffüs üçün aşağı temperatur hüdudu – 10°C, lakin bitkilərin qışlayan hissələri (iynəyarpaqlılarda – iynələr) – 20°C, hətta daha aşağı temperaturda da tənəffüs edə bilir. Müxtəlif bitki qruplarında yüksək temperatur hüdudu bir-birinə xeyli yaxın olub, təxminən 45-55°C arasında yerləşir.



Şəkil 35. Tənəffüsün temperaturdan asılılığı.

Qeyd etmək lazımdır ki, 40°C-dən yüksək temperaturda oksigenin udulmasının sıçrayışla artması, tənəffüsü məhdudlaşdıran mexanizmlərin sıradan çıxmasını göstərir. Oksigenin udulmasının 50-60°C temperatur arasında kəskin azalması, hüceyrələrin məhv olmasını sübut edir.

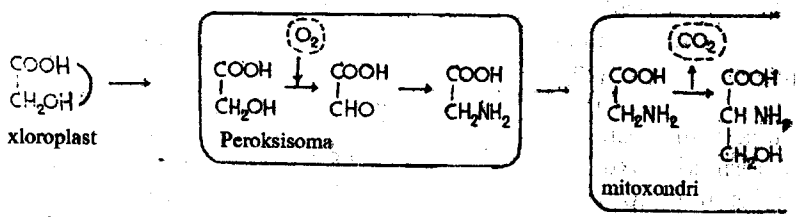
Tənəffüsün temperaturdan asılılığını öyrənərkən, temperatur əmsalının (Q_{10}) təyin olunması da lazımdır. Bu kəmiyyət həm bitkilərin bioloji spesifikliyindən, onların fizioloji vəziyyətindən, həmçinin də, temperatur hüdudundan asılı olaraq dəyişir. Temperaturun bitkilər üçün optimal qiymətlərində Q_{10} əmsalı ~2-yə bərabər olur.

İşığın intensivliyinin və spektral tərkibinin tənəffüsə təsiri

İşıq, yaşıl toxumalara müxtəlif cür təsir edir: 1) elektromaqnit spektrinin qısadalğalı sahəsi (göy şüalar), fotosintezdən asılı olmayan qaranlıqdakı tənəffüsün spesifik olaraq güclənməsinə səbəb olur; 2) yaşıl toxumaların işıqlandırılması zamanı baş verən fotosintez, bu və ya digər dərəcədə normal (qaranlıqda gedən) tənəffüsu azaldır; 3) fotosintez kifayət qədər intensiv fototənəffüslə müşayiət olunur. Bunun qaranlıqdakı tənəffüslə əlaqəsi yoxdur, lakin hər iki halda O_2-nin udulması və CO_2-nin xaric edilməsi həyata keçirilir. Məlumdur ki, fototənəffüsün substratı, fotosintezdə aralıq məhsul kimi əmələ gələn qlikol turşusudur. Fototənəffüs prosesində qlikol turşusu peroksisomlarda oksidləşir. Buradan da aydın olur ki, işıqlanma şərai-

tində tənəffüsü ölçərkən xüsusi metodlardan istifadə edilməlidir, çünki işıqda tənəffüsdəki qaz mübadiləsi ($O_2 \Rightarrow CO_2$), fotosintezdəki qaz mübadiləsi ($CO_2 \Rightarrow O_2$) tərəfindən örtülə bilir. Bu məqsədlə monometrik metod və mass-spektrometriya ($^{18}O_2$-nin miqdarını təyin etmək üçün) tətbiq olunur.

Qlikol turşusunun çevrilməsində orqanoidlərin iştirakını aşağıdakı kimi ifadə etmək olar:



İşığın tənəffüs prosesinə təsiri gen səviyyəsində bitkilərdəki fitoxrom sistemi tərəfindən həyata keçirilə bilir.

Su bitkilərində işığın təsiri ilə assimləedici toxumalarda tənəffüs, uzun müddət, hətta qaranlıqda da güclənir.

Ali bitkilərin xlorofilsiz toxumalarında uzun müddət Günəş şüalarının təsiri altında tənəffüsdə əvvəlcə güclənmə, sonra isə zəifləmə müşahidə edilir. Tənəffüsün dəyişilmə əyrisi və optimum nöqtəsi işığın intensivliyindən asılıdır. Kölgəsevən bitkilərdə yarpaqlar işığa daha həssas olur, belə ki, qısamüddətli işıqlanmadan sonra, onlarda tənəffüs iki üç dəfə, bəzən də, daha çox sürətlənir. Tənəffüsün sürətlənməsi, elektromaqnit şkalasının 300-500nm sahəsində nəzərə çarpır.

İşığın təsiri ilə bitkilərdə tənəffüs əmsalının qiyməti də dəyişilir. Təcrübələr göstərir ki, bitkilərdə işıqda CO_2-nin ayrılması, qaranlıqdakına nisbətən zəif gedir. Bu onunla izah edilir ki, işıqda tənəffüs prosesində xaric edilən CO_2-nin müəyyən hissəsi fotosintezdə yenidən istifadə olunur. Buna görə də, işıqlanma şəraitində bitkilərdə tənəffüs əmsalı ($\frac{CO_2}{O_2}$), qaranlıqdakına nisbətən həmişə aşağı qiymətdə olur. Bu qanunauyğunluq, sukkulentlərdə xüsusilə daha yaxşı nəzərə çarpır. Məlumdur ki, həmin qrup bitkilərin toxumalarında çoxlu miqdarda üzvi turşular toplanır.

Tənəffüsün suyun miqdarından və mühitin qaz tərkibindən asılılığı

Hüceyrənin digər funksiyaları kimi, tənəffüs də, sitoplazmadakı suyun miqdarından, zülalların hidratlaşmasından və s. çox asılıdır. Məlumdur ki, biokimyəvi reaksiyaların əksəriyyəti yalnız sulu mühitdə həyata keçirilir. Quru toxumlar, sporlar, həmçinin də, quru şibyələr çox zəif tənəffüs edir. Quru arpa toxumları (suyun miqdarı 10-12%) 1 kq hesabı ilə 24 saatda 0,3 mq CO_2 ayırdığı halda, azacıq rütubətlənmə nəticəsində (suyun miqdarı 33% olduqda), həmin rəqəm 2000 mq-a qədər olur.

Toxumların rütubətliyi, onlarda tənəffüsün temperatur optimumuna təsir göstərir. V.L.Kretoviçin apardığı elmi işlərin nəticələri göstərir ki, toxumalarda rütubətlik 16-17% olduqda, onlardakı tənəffüsün temperatur optimumu 50-55°C, 18-23%-də isə, göstərici xeyli azalır. Buradan aydın olur ki, toxumalarda rütubətlik artdıqca temperatur optimumu azalır.

Bitkilərdə tənəffüs prosesinə kəskin təsir edən amillərdən biri də mühitin qaz tərkibidir. Mühitdə oksigenin miqdarının (21%) azalması bitkilərdə tənəffüsün intensivliyini zəiflədir. Bitkilərin oksigen çatışmazlığına qarşı davamlılığı da müxtəlifdir. Məsələn, buğda cücərtilərində oksigensiz mühitdə qazlar mübadiləsi kəskin zəiflədiyi halda, çəltik cücərtilərində isə bu şəraitdə CO_2-nin ayrılması nəinki zəifləyir, əksinə, bir qədər də artır. Görünür, çəltik bitkisinin sulu sahələrdə normal inkişafı bununla əlaqədardır. Belə şəraitdə həmin bitkidə anaerob tənəffüs daha çox sürətlənir. Qeyd etmək lazımdır ki, mühitin və bitkilərin müxtəlif toxumalarının qaz tərkibi eyni deyildir. Məsələn, E.V.Arsixovskayanın apardığı elmi təcrübələrdən aldığı nəticələrə görə yetkin alma meyvələrinin lətli hissəsində CO_2-7,5%, O_2-13,9%, limonun yetkin meyvəsində isə CO_2-8,5%, O_2-11,5%-ə bərabərdir. Beləliklə də, tənəffüsün mühitin qaz tərkibindən asılılığı mürəkkəb xarakter daşıyır və digər amillərlə yanaşı bitki orqanizmindəki ferment sisteminin də fəallığından, temperaturdan və s. asılıdır.

V FƏSİL

BİTKİLƏRDƏ SU MÜBADİLƏSİ

Su miqdarına görə hüceyrənin əsas kimyəvi komponenti sayılır. O, biokimyəvi reaksiyaların əksəriyyəti üçün mühit, bir sıra reaksiyalarda isə substrat (məs. fotosintezdə) funksiyasını yerinə yetirir. Suyun miqdarı ən az olan obyektlərdə (quru toxumlarda) maddələr mübadiləsi son dərəcə azalır. Hüceyrələrdə suyun miqdarı, onun tipindən və fizioloji şəraitdən asılı olaraq dəyişir.

Su, onda həll olan maddələrin bir hüceyrədən digərinə keçməsi üçün mühit yaratmaqla, orqanizmdə temperaturu da tənzim edir. Bundan başqa, su hüceyrədə fizioloji, biokimyəvi proseslərin getməsi üçün həlledici kimi də iştirak edir. Suyun sıxılması az olduğundan o, bitki orqanizminin quruluşunun saxlanılmasında da rol oynayır. Bundan başqa, su, yüksək dərəcədə istilik tutumuna və istilik keçiriciliyinə də malikdir.

Suyun mühüm fiziki xassələrindən biri də onun elektromaqnit spektrinin görünən sahəsi üçün tam şəffaf olmasıdır. Bunun sayəsində Günəş şüaları yarpaqlardakı xloroplastlara, həmçinin, okeanların dərinliklərində olan bitkilərə asanlıqla çatır.

Bitki hüceyrələrində su, fotosintez prosesində, oksigen və hidrogen mənbəyi rolunu oynayır və həm də energetik reaksiyalarda, o cümlədən, ATP-in əmələ gəlməsində də iştirak edir ($ADP + P \Rightarrow ATP$).

Digər mayelərdən fərqli olaraq (civədən başqa) suyun səthi gərilmə əmsalı çox böyükdür (20°C-də bu əmsal 73 dina/sm-ə qədərdir).

Maye fazada su molekulları arasında əmələ gələn ilişmə qüvvəsi kogeziya, maye faza ilə bərk faza (məsələn, nazik boru və ya kapillyar) arasındakı ilişmə qüvvəsi isə adgeziya adlanır.

Bitkilərin yuxarı orqanlarına suyun qalxmasında göstərilən proseslərlə yanaşı, «kapillyar qalxması» deyilən hadisə də rol oynayır.

Suyun digər mühüm fiziki xassəsi onun qeyri-adi dərəcədə yüksək dielektrik keçiriciliyidir. Suyun belə xassəsi, onda həll olan və elektrik yükünə malik hissəciklər arasında qarşılıqlı təsir qüvvəsinin nisbətən zəifləməsinə səbəb olur.

Suyun fizioloji cəhətdən ən mühüm xassələrindən biri da onun qazları həll etməsidir. Bu xassə, duzlu məhlullarda kəskin azalır. Bundan başqa, su, bitkilərin bütün orqan və toxumalarında olduğundan orqanizmdə fasiləsiz faza yaradır.

Bitkilərin toxumalarında suyun miqdarı bitkinin növündən, həmçinin orqan və toxumaların xüsusiyyətlərindən asılı olaraq xeyli dərəcədə dəyişilə bilir (cədvəl 22).

Cədvəl 22

Bəzi bitkilərin toxumalarında suyun təxmini miqdarı (yaş kütləyə görə %-lə)

Obyektlər	Su, %-lə
Yosunlar	96—98
Soğan, pomidor, xiyar yarpaqları	94—95
Ağbaş kələm yarpağı, turp kökü, qarpız ləti	92—93
Otvari bitkilərin yarpaqları, alma toxuması, armud	83—86
Ağac və kolvari bitkilərin yarpaqları	79—82
Kartof yumruları	74—80
Ağac gövdəsi	40—55
Taxıl bitkilərinin dənləri (quru halda)	12—14
Mamır toxumaları, şibyələr (quru halda)	5—7

Bitkilərin su rejimini üç mərhələyə ayırırlar: suyun udulması; udulan suyun orqanizmdə hərəkəti və paylanması; suyun bitkilər tərəfindən buxarlandırılması (transpirasiya).

BİTKİ HÜCEYRƏSİ TƏRƏFİNDƏN SUYUN UDULMASININ ƏSAS QANUNAUYĞUNLUQLARI

Suyun udulması, əsasən osmos vasitəsilə həyata keçir. Osmos yarımkeçirici membranın iştirakı ilə baş verən diffuziyadır. Bu cür membran suyu yaxşı, onda həll olan maddələri isə pis keçirir.

Hər hansı məhlulun osmotik təzyiqi (π), onda həll olan hissəciklərin qatılığının (C) funksiyasıdır. Qeyri-elektrolitlər üçün osmotik təzyiqi aşağıdakı formula ilə hesablamaq olar.

$$\pi = C \cdot R \cdot T \text{ və ya } \pi = C \cdot 22{,}4 \ (0^0C \text{ temperaturda}),$$

burada: C – həll olmuş maddənin qatılığı – Mol/l, T – mütləq temperatur; R – qaz sabiti – 0,082l. atm. dərəcə mol^{-1}.

Osmotik təzyiqlə suyun vakuola daxil olması sayəsində, hüceyrənin içərisində hidrostatik təzyiq yaranır. Belə təzyiqə turqor təzyiqi (P) deyilir. Həmin təzyiq, sitoplazmanı hüceyrə qılafına sıxır və qıla-

fın dartılmasına səbəb olur. Dartılmış hüceyrə qılafı da (üfürülmüş futbol topu kimi), əks təzyiq (W) göstərir. Turqor təzyiqi, əks təzyiqə bərabər olduğundan

$$P = W \text{ yazmaq olar.}$$
$$\text{(turqor təzyiqi)} = \text{(qılafın təzyiqi)}$$

Turqor təzyiqi, hidrostatik təzyiq olduğundan suyun hüceyrəyə sonrakı daxil olmasına mane olur.

Suyun osmos təzyiqi vasitəsilə vakuola daxil olması üçün lazım gələn təzyiq, osmotik təzyiqlə, turqor təzyiqinin fərqinə bərabərdir. Bu fərqə sorucu qüvvə (S) deyilir.

$$S = \pi - P$$

Potensial osmotik təzyiq (π), hüceyrənin sorucu qüvvəsindən (S) az olduqda xarici məhluldan su vakuola daxil olur, əksinə, böyük olduqda isə su, vakuoldan xarici mühitə çıxır. Bu proses toxumaların sorucu qüvvəsini təyin etmək üçün istifadə edilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, π sabit kəmiyyət deyildir. O hüceyrə tərəfindən su udulduqca azalır (durulaşma hesabına), lakin bir sıra hallarda mineral və üzvi maddələrin aktiv daşınması sayəsində π, müəyyən səviyyədə də qala bilər.

Toxumaların tərkibinə daxil olan hüceyrələrdə sorucu qüvvə ətrafdakı hüceyrələrin təzyiqi nəticəsində azalır (xarici təzyiq A).

$$S = \pi - (P + A)$$

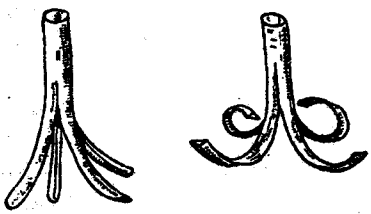
Xarici təzyiqin təsirini toxumaların gərilməsi zamanı əyani nümayiş etdirmək olar (şəkil 36).

Membranla əhatə olunmuş hüceyrə orqanoidləri də osmotik təzyiqin dəyişilməsinə qarşı çox həssasdır. Məsələn, təcrid edilmiş mitoxondrilər, yaxud xloroplastlar təmiz suda və ya hipotonik məhlullarda dağılır.

Suyun osmos təzyiqi vasitəsilə udulması, vakuollaşmamış hüceyrələrdə də baş verir (məsələn, meristematik və bir sıra vəz hüceyrələri). Belə halda yarımkeçirici membran rolunu plazmalemma, osmotik təsiredici məhlul kimi isə sitoplazma oynayır. Göstərilən halların heç birində sitoplazmada hidratlaşma və digər şişmə prosesləri nəzərə alınmır. Lakin osmotik proseslərin termodinamik izahı zamanı bu amilləri nəzərə almaq mümkündür.

Termodinamik izah zamanı «sorucu quvvə» anlayışı, «suyun po-

tensialı» (ψ_w) anlayışı ilə əvəz olunur («suyun potensiallar fərqi» anlayışının işlədilməsi daha düzgündür). Bu kəmiyyət, suyun hər hansı yerdəki, məsələn, vakuoldakı kimyəvi potensialı ilə (μ_w), normal atmosfer təzyiqində təmiz suyun kimyəvi potensialı (μ_{ow}) arasındakı fərqi göstərir. Ona baxmayaraq ki, μ_w və μ_{ow} kəmiyyətlərinin mütləq qiymətləri məlum deyildir, lakin onların fərqini ($\mu_w - \mu_{ow}$) təyin etmək mümkündür. Həmin fərq mənfi olur.



A B

Şəkil 36. Toxumalarda gərilmə hadisəsinin sübutu: A-çiçək saplağı kəsiləndən sonra; B-çiçək saplağı suya salındıqda.

Məlumdur ki, kimyəvi potensial erq·mol^{-1}-lə ölçülür. Suyun potensialını təzyiq vahidləri ilə ifadə etmək üçün (dina·sm^{-2}=erq·sm^{-3}, belə ki, 1 dina=erq·sm-^{1}) potensiallar fərqini suyun potensial molyar həcminə (mol·sm^{-3}-ə ölçülür) bölmək lazımdır.

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_{0w}}{\overline{V}_w}$$

Bu formulda parsial molyar həcm ($\overline{V_w}$) sabit hesab olunur, lakin ψ_w isə həmişə mənfi qiymət alır.

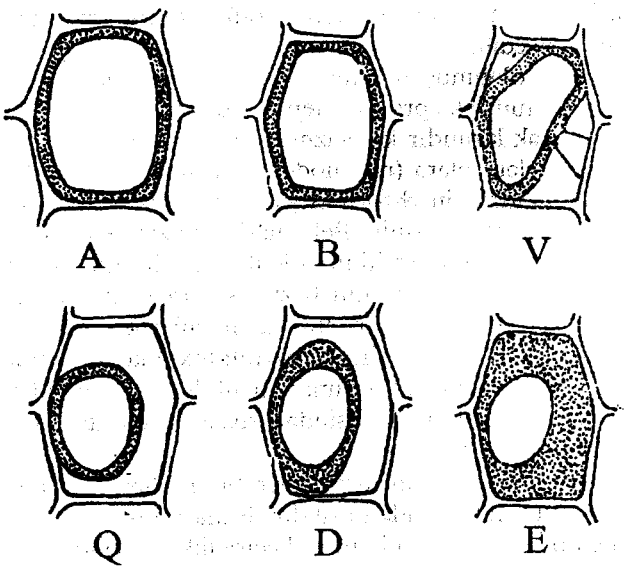
Osmotik (π) və turqor (P) təzyirlərini müvafiq olaraq ψ_{π^*} və ψ_p ilə əvəz etsək, onda suyun potensial tənliyi aşağıdakı kimi olar:

$$-\psi_w = -\psi_{\pi^*} - \psi_p \text{ (bar = erq·sm}^{-3}\cdot 10^6 \text{ ilə ölçülür)}$$

burada: ψ_w – suyun potensiallar fərqi; ψ_{π^*} – osmotik potensial; ψ_p – isə təzyiq potensialıdır.

Suyun potensialı anlayışından nəinki osmotik hadisələrdə, həm də şişmə proseslərində də istifadə etmək olar.

Plazmoliz və deplazmoliz. Hipertonik məhlullarda (π məhlul > π vakuol) su, osmotik təzyiqin təsirilə hüceyrədən xaricə çıxır. Əvvəlcə, hüceyrə qılafının tam boşalmasına qədər (P=0) davam edən yığılma, sonra isə deformasiya edən sitoplazma, deformasiya olunmayan hüceyrə qılafından aralanıb yığılan vakuolun ardınca hərəkət etdikdə plazmoliz baş verir (şəkil 37).



Şəkil 37. Hüceyrədə plazmoliz hadisəsinin sxemi: A – plazmolizə qədərki hüceyrə; B – suyun çıxması nəticəsində hüceyrədə protoplazmanın həcmcə kiçilməsi; V – plazmoliz zamanı; Q – plazmoliz olunmuş hüceyrə; D – qalpaqlı plazmoliz; E – tonoplast plazmolizi.

Belə halda hipertonik məhlul (plazmolitik), onun üçün keçirici olan hüceyrə qılafı ilə, yarımkeçirici plazmalemma arasındakı sahəyə dolur.

Hüceyrənin ayrı-ayrı yerlərində sitoplazma az, yaxud çox müddətdə hüceyrə qılafı ilə əlaqəsini itirmir və Hext sapları əmələ gətirir.

Plazmoliz hadisəsi müxtəlif formalarda ola bilər: sitoplazmanın özlülüyünün az olduğu hallarda və şişmə prosesini sürətləndirən KCl kimi maddələrin iştirakı zamanı, hüceyrədə qabarıq plazmoliz, lakin yüksək özlülükdə və şişməni azaldan maddələrin ($CaCl_2$) iştirakı ilə çökük plazmoliz hadisəsi müşahidə edilir. Çökük plazmoliz zamanı turqor təzyiqi (P) mənfi, sorucu qüvvə isə osmotik təzyiqdən böyük olur ($S>\pi$).

Vakuolun və plazmoliz əmələ gətirən maddənin osmotik təzyiqləri bərabər olduqda, plazmoliz prosesi son həddə çatır.

Plazmoliz prosesindən hüceyrə şirəsinin osmotik təzyiqini təyin

edərkən, həmçinin, canlı toxumaları ölü toxumalardan fərqləndirən zaman istifadə edilir.

Plazmoliz olunmuş toxumaları, hipotonik məhlula keçirdikdə plazmoliz dayanıb, əks proses – deplazmoliz baş verir.

Qeyd etmək lazımdır ki, plazmoliz və deplazmoliz zamanı çoxlu miqdarda zədələnmələrə (plazmodesmaların qırılması, xloroplastların və mitoxondrilərin deformasiyası və s.) baxmayaraq hüceyrə, canlılıq xüsusiyyətini itirmir. Belə halda, plazmalemmanın qalınlığı dəyişilmir, lakin onun səthinin ölçüləri xeyli dəyişikliyə uğrayır. Çünki plazmolizdə membranın bəzi hissələri itirilir, deplazmolizdə isə itirilənlər yenidən yaranır. Bu da, membranın dinamik halının təzahür formalarından biridir. Əgər canlı toxuma uzun müddət plazmolitik məhlulda qalarsa, bu zaman məhlulun ion, yaxud molekullarının vakuola keçmələri nəticəsində özbaşına (spontan) deplazmoliz hadisəsi meydana çıxır.

Spontan deplazmolizin sürəti, membranın həmin ion, yaxud molekullar üçün keçiriciliyindən asılıdır. Buna görə də, belə deplazmolizdən, membranın keçiriciliyini və keçiriçilik əmsallarını təyin etdikdə istifadə edilir.

Əgər plazmolemma tonoplasta nisbətən, plazmolitik maddəni daha yaxşı keçirirsə bu halda qalpaqlı plazmoliz əmələ gəlir. Bəzən nadir hallarda tonoplast plazmolizi deyilən hadisə də müşahidə olunur.

Yüksəkmolekullu maddənin (şişən cismin) mayeni, yaxud buxarı udmaqla həçminin artmasına şişmə deyilir. Şişmə hadisəsi, kolloidal və kapillyar effektlərlə əlaqədardır. Protoplazmada şişmənin kolloidal effekti, hüceyrə qılafında isə hər iki effekt iştirak edir. Vakuolda, bir qayda olaraq, şişə bilən cisim olmur.

Protoplazmanın şişmə halının, bütövlükdə, maddələr mübadiləsinin intensivliyi üçün həlledici əhəmiyyəti vardır. Məlumdur ki, su protoplazmada biokimyəvi reaksiyaların və diffuziyanın getməsi üçün əlverişli mühit rolunu oynayır. Bununla yanaşı, protoplazmatik zülalların hidratlaşması hüçeyrə orqanoidlərinin ultraquruluşunun və onların funksional aktivliyinin saxlanılması üçün böyük əhəmiyyəti vardır.

Bitkilərin bəzi hissələrində (toxumalarda və s.) suyun udulması, ancaq şişmə yolu ilə həyata keçirilir. Su, şişən cismə diffuziya vasitəsilə daxil olur. Deməli, şişmənin sürəti də diffuziyanınkı kimi temperaturdan asılıdır.

Şişən cismin suya qarşı yüksək dərəcədə hərisliyi nəticəsində şiş-

mə zamanı, bir neçə yüz atmosferə çata bilən təzyiq yaranır (əvvəllər kəllə sümüklərini bir-birindən ayırmaq üçün onlara noxud doldurub üzərinə su tökürlərmiş. Bu zaman şişmə təzyiqi hesabına sümüklər bir-birindən asanlıqla aralanır).

Osmos və şişmə prosesləri arasında paralellik mövcuddur. Belə ki, osmotik təzyiqə π, müvafiq olaraq şişmə təzyiqi (τ) işlədilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, protoplazma nəinki təkcə şişə bilən törəmədir, o həm də, osmotik məhluldur. Buna görə də, hüceyrədə suyun potensialını ifadə edən tənlikləri aşağıdakı kimi yazmaq olar:

vakuol (v): $(\psi_w)_v = (\psi_\pi)_v + (\psi_p)$;
protoplazma (pr): $(\psi_w)_{pr} = (\psi_\pi)_{pr} + (\psi_\tau)_{pr} + (\psi_p)$;
hüceyrə qılafı (hq): $(\psi_w)_{hq} = (\psi_\tau)_{hr}$

burada: ψ_τ – matrisa potensialı olub, suyun potensialının ψ_w bir hissəsidir və mikroquruluşla əlaqədardır. Məlumdur ki, mikroquruluş şişmə prosesinə çox böyük təsir göstərir.

Suyun miqdarı dəyişildikcə vakuol, protoplazma və hüceyrə qılafı arasında da dərhal potensiala görə tarazlıq yaranır:

$$(\psi_w)_v = (\psi_w)_{pr} = (\psi_w)_{hq}$$

Bu tənliyə görə, protoplazmanın şişmə halı, plazmatik zülalların hidratlaşması, hüceyrə şirəsi qatılığının funksiyasıı hesab olunur.

Hidratlaşma – müxtəlif obyektlərdə: məhlullarda (hüceyrə şirəsində), şişən cisimdə (hüceyrə qılafında), qazlarda (havada) və ya heterogen sistemlərdə (protoplazmada, hüceyrədə, torpaqda), suyun vəziyyətini ifadə etmək üçün işlədilən kəmiyyətə deyilir. Həmin kəmiyyəti, su buxarlarının nisbi elastikliyi kimi faizlə göstərirlər (hava üçün – sinonim olaraq nisbi rütubət işlədilir).

$$\text{hy} (= a_w \cdot 100) = \frac{E}{E_0} \cdot 100,$$

burada: E – verilən sistemdə su buxarının elastikliyi, E_0 – bərabər şəraitlərdə su buxarının su ilə tam doyma halındakı elastikliyi, a_w – suyun aktivliyinə nisbətən, termodinamik ekvivalent kəmiyyətdir.

Hüceyrə fiziologiyası üçün mühüm məsələlərdən biri də odur ki, hüceyrə kütləsinin (sitoplazma, vakuol) hidratlaşması, potensial osmotik təzyiqin funksiyası olub turqor təzyiqindən asılı deyildir.

$$\Psi_\pi = -\frac{RT}{V_w} \ln a_w$$

Bu kəmiyyət çox hallarda 95%-dən artıq olur, lakin günəşli günlərdə su itkisi hesabına 60%-dək azala da bilər.

Hüceyrə tam turqor vəziyyətində olduqda (ψ_w=0), hidratlaşma 100%-ə çatır.

SUYUN BİTKİ ORQANİZMİNDƏ HƏRƏKƏTİ

Kökun cavan hissələrinin ən kənar (xarici) təbəqələrindəki hüceyrələrə torpaqdan osmotik təzyiqlə su daxil olub apoplast ilə hərəkət edir.

Torpaqda su bir neçə formada olur, lakin bitkilər onların hamısını mənimsəyə bilmir. Belə su formalarından suxurların tərkibində olan su bitkilər tərəfindən alına bilmir, torpaq kolloidlərindəki hidratlaşma suyu da çox möhkəm birləşdiyindən mənimsənilmir. Lakin torpaqdakı məsamələrdə olan və kapillyar suyu adlandırılan su bitkilər tərəfindən asanlıqla mənimsənilə bilir. Bunun üçün bitkilər, hər şeydən əvvəl, torpağın sorucu quvvəsini aradan qaldırmalıdır. Bu qüvvə, potensial şişmə və osmotik təzyiqlərin (π^*) cəmindən ibarətdir. Torpaq quruduqca, onun sorucu qüvvəsi artır. Çox hallarda π^* 5 atm-dən az olduğu halda, şoran torpaqlarda bəzən 30 atm-dən də böyük olur.



Şəkil 38. Arpa bitkisi yarpaqlarının ucunda quttasiya.

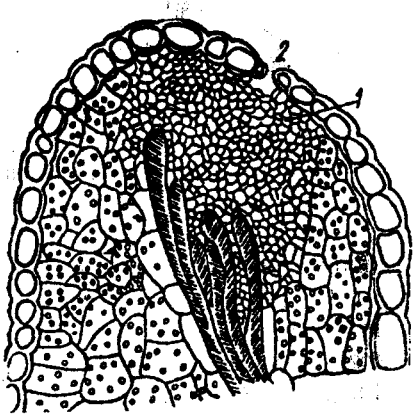
Alçaq temperaturlarda suyun udulması və bitkilərdə hərəkəti çətinləşir. Bu halda suyun özlülüyü daha da artır, protoplazmanın keçiriciliyi isə nisbətən azalır.

Suyun bitkilərin gövdəsi ilə yuxarıya – yarpaqlara doğru hərəkəti məsələsinin təxminən 250 ildən çox öyrənilməsinə baxmayaraq, bu sahədə hazırda bəzi problemlər həll olunmamış qalır.

Müəyyən edilmişdir ki, suyun udulması və onun bitkilərdə hərəkəti aşağıdakı iki amilin birgə təsiri sayəsində əldə edilir: 1) kök təzyiqi, 2) transpirasiyanın sorucu qüvvəsi.

Transpirasiyanın olmadığı və ya zəif olduğu hallarda bitkilərin ötürücü borularında izafi təzyiq müşahidə olunur. Belə təzyiq kök təzyiqi adlanır və onu bitkilərin yerüstü zoğlarını kəsdikdə görmək mümkündür. Kəsilmiş sahələrdən şirə ifraz olunur. Bu hadisəyə bəzən bitkilərin ağlaması da deyilir. Bitkilərdə kök təzyiqi çox deyildir (adətən, 1 atm-dən az olur). Nadir hallarda kök təzyiqinin qiyməti 2,5 atm-dən böyükdür. Kök təzyiqi transpirasiya olmayan hallarda mühüm əhəmiyyət kəsb edir və ancaq transpirasiya cərəyanının, ionların kök qabığından ötürücü borulara metabolik daşınmasından geri qaldığı zaman meydana çıxır. Ona görə də, kök təzyiqi dolayı yolla da olsa, enerji sərf olunmasını tələb edir. Bir sıra narkotiklər, anaerob şərait, həmçinin də tənəffüs ingibitorları kök təzyiqini aradan qaldırır.

Gövdəsi kəsilməyən bitkilərdə də suyun damla formasında çıxmasını müşahidə etmək mümkündür. Əgər buğdanın cavan cücərtiləri şüşə qalpaq altında saxlanırsa, qısa müddətdən sonra, onların yarpaqlarının ucundan maye damlaları çıxır (şəkil 38). Bu hadisə quttasiya, yarpaqlardan xaric olunan maye isə – quttasiya şirəsi adlanır. Təbii şəraitdə quttasiya bitkilərdə buxarlanmanın çətinləşdiyi hallarda əmələ gəlir. Beləliklə də, quttasiya bitkilərin normal həyat fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Quttasiyanın fizioloji əhəmiyyəti, ilk növbədə, bitkilərdə suyun udulması ilə buxarlanması arasında tarazlığın saxlanılmasından ibarətdir. Quttasiyanın intensivliyi, adətən, axşam saatlarında artır.



Şəkil 39. Qurdboğan bitkisi yarpaqlarında hidatod; 1-epitem; 2-hidatod.

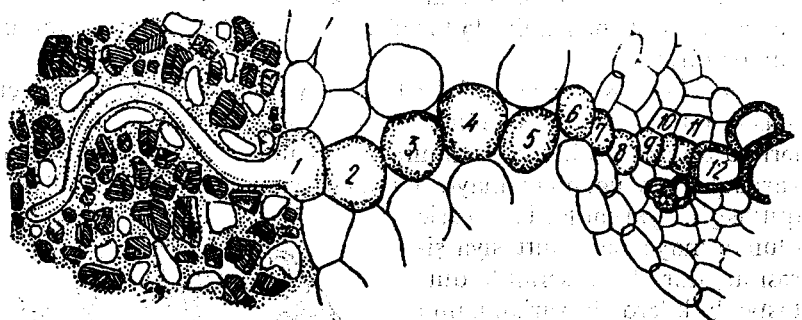
Quttasiya zamanı mineral elementlərin itgisini azaltmaq üçün bitkilərdə xüsusi uyğunlaşma mövcuddur. Bu cür uyğunlaşma-suyun xaric olduğu hidatodların xüsusi quruluşu sayəsində yaranır. Belə ki, hidatodların diblərindəki kiçik hüceyrəli parenximlərdən – epitemadan süzülüb keçərkən suyun tərkibində olan mineral ele-

mentlərin xeyli hissəsi orada saxlanılır (şəkil 39).

Suyun bitkilərə daxil olması, onun sərfi edilməsi, ümumiyyətlə, su mübadiləsi prosesinin bir-birilə sıx vəhdətdə olan iki tərəfini təşkil edir.

Su kökun ötürücü borularına çatmazdan əvvəl, kök telləri tərəfindən udulur və canlı parenxim hüceyrələrindən mürəkkəb yol keçir (şəkil 40). Udulan su, tərkibində həll olmuş maddələrlə birlikdə ksilemanın ölü hüceyrələri ilə hərəkət edir. Ksilemanın əsası ötürücü borular və traxeidlərdən ibarətdir. Ötürücü borular yarpaqlardan başlamış kökə qədər fasiləsiz sistem əmələ gətirdiyindən, onların içərisində yaranan təzyiq seyrəklənməsi bilavasitə kökə gəlib çatır.

Havanın 1 atm. təzyiqi su sütununu ancaq 10 m yüksəkliyə qaldıra bilir. Nasos isə suyu 10 m-dən artıq dərinlikdən sormağa qadir deyil. Buna səbəb 10 m-dən artıq dərinlikdə su sütununun qırılmasıdır.



Şəkil 40. Suyun bitkinin kökündə hərəkəti. 1-sorucu tel; 2-6-kök parenximi; 7-endoderma; 8-peresikl; 9-11-mərkəzi silindrin parenxim hüceyrələri.

Ksilema vasitəsilə suyun bitkinin daha yüksək yerlərinə verilməsinə su molekulları arasındakı ilişmə qüvvəsi (kogeziya) təsir göstərir. Ksilema şirəsi ilə aparılan təcrübələrdən aydın olur ki, bu cür ilişmə qüvvəsini dəf etmək üçün 35 atm təzyiq tələb olunur. Bu qədər təzyiq isə su sütununu 140 m hündürlükdə saxlaya bilir. Məlumdur ki, ən böyük ağacın hündürlüyü 140 m-dən çox olmur. Beləliklə də, su molekulları və ötürücü borular arasındakı ilişmə qüvvəsi (adgeziya) ilə birlikdə, kogeziya da bitkilərdə fasiləsiz su sütununun əmələ gəlməsində mühüm rol oynayır. Bitkidə yaranan bu su sütunlarının onun hündür nöqtələrinə çatmasında transpirasiyanın əmələ gətirdiyi sorucu qüvvə də böyük əhəmiyyətə malikdir. Transpirasiya sayəsində meydana çıxan sorma qüvvəsi ağaclarda bəzən 40 atm-ə çatır.

TRANSPİRASİYA VƏ ONUN FİZİOLOJİ ROLU

Tpanspirasiya – suyun bitkilərdən atmosferə buxarlanması prosesinə deyilir. Transpirasiyanı həyata keçirən əsas orqan bitkilərin yarpaqlarıdır. Lakin bitkilərin yarpaqlarının səthi qədər olan açıq su səthindən buxarlanma, tranpirasiyaya nisbətən daha intensiv gedir. Transpirasiya prosesi, açıq səthdəki buxarlanmadan fərqli olaraq yarpaqlardakı ağızcıqların açılıb-qapanması vasitəsilə tənzim olunur. Bitkilər suyun müəyyən hissəsini (~<10%, nazik kutikulası olanlarda isə – 20%) kutikula vasitəsilə itirir. Ağızcıqlarla gedən transpirasiyadan fərqli olaraq, bu proses kutikulyar transpirasiya adlanır.

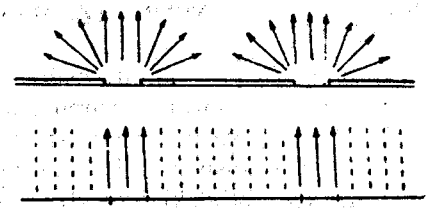
Kutikulyar transpirasiya bir sıra şərtlərdən, o cümlədən, havanın rütubətliliyindən, küləyin sürətindən, yarpaqların temperaturundan, kutikulanın quruluş xüsusiyyətlərindən və s. asılıdır. Məsələn, havanın nisbi rütubətinin 95-dən 50%-ə qədər dəyişilməsi kutikulyar transpirasiyanın intensivliyinin 5-6 dəfə yüksəlməsinə səbəb olur.

Cavan yarpaqlarda kutikulyar transpirasiyanın payına, bitkilər tərəfindən buxarlandırılan suyun təxminən ⅓-½ hissəsi düşdüyü halda, yaşlı yarpaqlarda isə bu qiymət ağızcıqlarla gedən transpirasiyadan 10 dəfəyə qədər azdır.

Kutikulyar və ağızcıqla gedən transpirasiyalar arasındakı nisbət, ayrı-ayrı qrup bitkilərdə müxtəlifdir. Rütubətli yerlərdə yaşayan bitkilərdə kutikulyar transpirasiya, ağızcıqla gedən transpirasiyadan geri qalmır və bəzən onu bir qədər də ötüb keçir. Lakin sukkulentlərdə və isti şəraitdə yaşayan digər bitkilərdə kutikulyar transpirasiya demək olar ki, yoxdur.

Kutikulyar transpirasiyanın mexanizmi, hazırda kutikulada xüsusi kanalların mövcud olması ilə izah edilir. Bu kanallar həinki təkcə suyun buxarlanmasında, həmçinin CO_2-nin diffuziyasında (həm yarpağın daxilinə, həm də yarpaqdan atmosferə) mühüm rol oynayır.

Bitkinin yarpaqlarında ağızcıqların ümumi səthi, yarpaq səthinin yalnız 1-2%-ni təşkil edir. Buna baxmayaraq, yarpaqda transpirasiya prosesi həmin səthə bərabər açıq səthdən suyun buxarlanmasının təxminən 50-70%-nə bərabərdir. Transpirasiyanın belə yüksək effektivliyi, «kənar effekt» deyilən prosesin hesabına əldə edilir (şəkil 41). Belə ki, prinsipcə ağızcıq məsamələrindən buxarlanma, qazın reaktiv mühərriklərin soplosundan (şırnaqdan) çıxmasına bənzəyir. Hər iki halda proseslərin sürəti, məsamənin en kəsiyinin sahəsi ilə deyil, onun diametri ilə düz mütənasibdir.



Şəkil 41. Kənar effekti izah edən sxem. Kiçik məsamələr (məsələn, ağızcıqlarda) açıq səthə nisbətən daha çox diffuziya sahəsinə malik olur.

Ağızcıqlarla gedən transpirasiya yarpaqdaxili buxarlandırıcı səthin qiymətindən asılıdır. Bu qiymət ayrı-ayrı qrup bitkilərdə müxtəlif olur. Məsələn, fəal transpirasiya edən kserofitlərdə daxili buxarlandırıcı səth, yarpağın xarici səthindən 20-30, mezofitlərdə isə cəmi 12-18 dəfə çoxdur.

Buxarlanma kimi, transpirasiya da diffuziya prosesinə əsaslanır. Odur ki, yarpaqdakı ağızcıqların açılmasına səbəb olan bütün amillər: işıqlanma, temperaturun yüksəlməsi, bitkilərdə suyun miqdarının çox olması və s. su buxarlarının diffuziya müqavimətini azaldır və beləliklə də, transpirasiyanın sürətlənməsinə səbəb olurlar. Transpirasiya zamanı istilik sərf olduğundan, yarpaqlar istilik şüalarının təsirindən çox qızmır. Səpələnmiş işığın təsiri altında transpirasiyanın intensivliyi 30-40% artdığı halda, bilavasitə Günəş şüalarında buxarlanma bir neçə dəfə sürətlənir.

Mövcud məlumatlara görə, suyun torpaq—bitki—atmosfer sisteminnə daxil olması, toxumalarda hərəkəti və atmosferə çıxması, hər üç mühitdə onun malik olduğu potensialla (aktivlik qradiyenti ilə) əlaqədardır.

Bitkilərdə və torpaqda suyun potensialı onun atmosferdəki potensialından artıqdır. Beləliklə, bir tərəfdən torpaqla bitki arasında, digər tərəfdən isə bitki ilə atmosfer arasında suyun potensiallar fərqi yaranır. Buradan aydın olur ki, bitkilər torpağın nəmliyindən istifadə etməklə yanaşı, həm də torpaqda rütubətin müəyyən səviyyədə qalmasına da səbəb olurlar.

Mövcud məlumatlara görə torpaq—bitki—atmosfer sistemində suyun potensialına görə dinamik tarazlığın müəyyən edilməsində həlledici rol, hüceyrə metabolizminə məxsusdur.

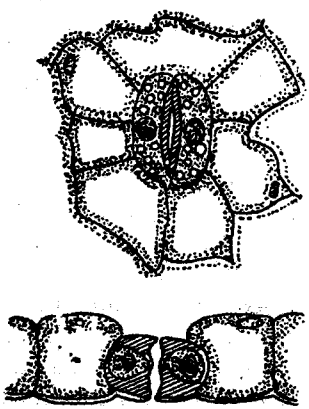
Bitki orqanizmlərinin malik olduğu ən mühüm bioloji xassələr-

dən biri suyun effektiv istifadə olunmasıdır. Həmin xassəni, bitkidə 1 q quru maddənin əmələ gəlməsinə sərf olunan suyun miqdarı ilə ifadə edirlər. Bu kəmiyyət «transipirasiya əmsalı» adlanır.

Transpirasiya əmsalının tərs qiymətinə «transpirasiyanın məhsuldarlığı» deyilir. Belə kəmiyyət, hər 1000 q suyun buxarlanması zamanı əmələ gələn quru maddənin qramlarla miqdarını göstərir. Hər iki kəmiyyət bitkinin növü və sortundan, həmçinin də, onun əkilmə şəraitindən çox asılıdır. Transpirasiya əmsalının qiymətinə, mineral qidalanma, su təchizatı, işıqlanmanın intensivliyi və s. amillər təsir edir.

Qeyd etmək lazımdır ki, bitki öz orqanizmini qurmaq üçün, özündən buraxdığı suyun yalnız 0,2%-a qədərindən istifadə edir, qalan 99,8% isə buxarlanmaya sərf olunur.

Suyun bitkilərdən buxarlanmasında ağızcıqlar əsas rol oynayır. Hər bir ağızcıq iki ədəd aypara şəkilli qapayıcı hüceyrələrdən ibarətdir. Bu hüceyrələr, epidermisin digər hüceyrələrindən fərqli olaraq xlorofil piqmentinə malikdir. Qapayıcı hüceyrələrin ən mühüm xüsusiyyətlərindən biri də onların qılaflarının bütün sahələrdə eyni qalınlıqda olmamasıdır. Odur ki, onların həçminin dəyişilməsi, həm də formalarının dəyişilməsinə səbəb olur. Ağızcıq hüceyrələrinin xaricə tərəf olan qılafları onların bir-birilə təmasda olan qılaflarına nisbətən daha nazikdir və hüceyrələrin həcminin artması zamanı onlar daha güclü gərilir (şəkil 42).



Şəkil 42. Alma yarpağının ağızcıq aparatının üstdən və ən kəsiyinin görünüşü.

Xlorofilin olması hesabına ağızcıq hüceyrələrində fotosintez zamanı əmələ gələn nişasta parçalanıb şəkərlərə çevrilir. Onlar isə osmotik fəal birləşmələr olduğundan ağızcıq hüceyrələrində suyun sorulmasına səbəb olur. Nəticədə həmin hüceyrələrin daxilində turqor təzyiqi artır, beləliklə də, ağızcıq məsamələrinin açılması baş verir. Əksinə, əgər şəkərlər nişastaya çevrilirsə, bu zaman ağızcıq hüceyrələrində turqor təzyiqinin azalması nəticəsində məsamələr bağlanır.

Yarpağın epidermisindəki qapayıcı hüceyrələrdə nişastanın şəkərə çevrilməsində işıq çox mühüm tənzimləyici amillərdən biridir.

Qapayıcı hüceyrələrdə işıqda nişasta şəkərə, qaranlıqda isə şəkər nişastaya çevrilir. Şəkər osmotik fəal maddə olduğundan suyun qapayıcı hüceyrələr tərəfindən sürətlə udulmasına imkan verir. Ağızcıqların hərəkətinə bir sıra amillər: temperatur, osmotik təzyiq, işığın intensivliyi və spektral tərkibi, rütubət və s. təsir edir. Güman olunur ki, yarpaqların soluxması zamanı qapayıcı hüceyrələrdə absziz turşusunun ($C_{15}H_{20}O_4$) toplanması nəzərə çarpır. Absziz turşusu α – amilazanın sintezini pozur, beləliklə də, nişastanın şəkərə çevrilməsi prosesi dayanır ki, bu da ağızcıqların bağlanmasına səbəb olur. Ağızcıqların hərəkətinə həmçinin K^+ və Cl^- miqdarı da təsir edir.

Son vaxtlar bir sıra maddələr alınmışdır ki, bunların bitkilərə çilənməsi transpirasiyanı xeyli zəiflədir. Onlara antitranspirantlar deyilir. Antitranspirantları təsir mexanizminə görə aşağıdakı iki qrupa bölmək olar:

1. Ağızcıqların bağlanmasına səbəb olanlar. Bunlar fenilmerkurasetat ($C_8H_8HgO_2$), dodesenilsuksinat (CH_2-(CH)-CH = CH – CH_2 – CHCOOH – CH_2COOH), absziz turşusu aiddir. Bu maddələrin təsiri altında (10^{-3}-10^{-5}M) qapayıcı hüceyrələrdə turqor təzyiqi azalır, nəticədə ağızcıqlar bağlanır.

2. **Təbəqəyaradan antitranspirantlar.** Onlar yarpağın səthində müxtəlif qalınlıqda təbəqə əmələ gətirib transpirasiyanı zəiflədir. Bunlara: polietilen, polipropilen, polistirol, polivinilxlorid və s. daxil edilir.

Bitkilərdə transpirasiya prosesinin gündəlik gedişi, bir qayda olaraq temperaturun dəyişilməsi ilə əlaqədardır. Günorta vaxtı transpirasiyanın intensivliyi maksimuma, axşam tərəfi isə minimuma çatır. İsti və quraqlıq dövrlərində bitkilərin buxarlandırdıqları suyun miqdarı ilə, kök sisteminə daxil olan suyun miqdarı arasında böyük fərq yaranır. İsti vaxtda transpirasiyanın daha intensiv getməsi sayəsində bitki orqanizmində su çatışmazlığı (defisiti) əmələ gəlir. Lakin axşam vaxtı bu qüsur aradan qalxır. Günun isti vaxtlarında bitkilər-

də su çatmaması, ilk növbədə, yarpaqların soluxması ilə müəyyən edilir. Bu müddətdə nəinki transpirasiya, həm də ağızcıqların bağlanması sayəsində fotosintez prosesi də kəskin zəifləyir.

SU BALANSI VƏ SOLMA

Bitkilərdə su mübadiləsi, həyat fəaliyyətinin digər prosesləri ilə əlaqədar daha çox dəyişən proseslərdəndir. Su balansı dedikdə, bitkiyə daxil olan və sərf olunan suyun miqdarı başa düşülür. Transpirasiya sürətlə getmədikdə və bitki su ilə yaxşı təmin olunduqda su balansı da bitki üçün əlverişli qiymətdə olur. Aydın günlərdə su balansındakı tarazlıq pozulur və bitkilərdə su defisiti (qıtlığı) meydana çıxır. Bu cür defisitin qiyməti adətən 5-10 % olur ki, bu da bitki orqanizmi üçün qorxulu deyildir.

Lakin transpirasiyanın intensiv getdiyi isti vaxtlarda və ya bitki su ilə kifayət qədər təmin olunmadıqda su defisitinin qiyməti kəskin artır. Bu zaman yarpaqlarda turqor təzyiqi azaldığından onlar solur. Yarpaqların su defisitini aşağıdakı dusturla təyin etmək olar:

$$W = (1 - \frac{m}{m_1})100$$

burada: W- su defisiti, %-lə, m-yarpağın su ilə doymuş hala qədərki kütləsi, m_1 – yarpağın su ilə doymuş halından sonrakı kütləsidir. Doyma üçün vaxt 60 dəqiqə götürülür.

Bəzi bitkilərin orqanlarında çoxlu miqdarda mexaniki toxumalar olduqda, su defisiti zamanı onların solmasını xarici görünüşcə ayırd etmək çətin olur.

Müşahidələr göstərir ki, səhər saatlarında bitkilərdə su defisiti aradan qalxır. Bitkilərdə solma iki cürdür: müvəqqəti və uzun müddətli (sürəkli). Müvəqqəti solma günün çox isti vaxtlarında və hava quraq olduqda meydana çıxır. Bu zaman yarpaqlarda şiddətli buxarlanma nəticəsində ağızcıqların qapanması və fotosintez, böyümənin kəskin zəifləməsi baş verir. Müvəqqəti solma bitkiyə böyük ziyan vurmur. Axşam saatlarında bu vəziyyət bərpa olunur.

Uzun müddətli solma torpaq bitki üçün mənimsənilə bilən rütubətə malik olmadıqda yaranır. Bu zaman yarpaqların turqosent halı bərpa olunmur. Kök telləri məhv olur və qalıq su defisiti yaranır. Belə vəziyətdə bitkilər suvarıldıqda, suyun udulması çox zəif gedir və yalnız yeni kök telləri əmələ gəldikdən sonra bitkidə su təchizatı normallaşır. Solma hadisəsi uzun çəkdikdə toxumalarda embrional hüceyrələr susuzlaşdığından, protoplazmanın xassəsi kəskin pozulur

və hüceyrələr böyümə qabiliyyətini itirirlər. Nişastanı şəkərə çeviren fermentlər dönməyən xarakterdə dəyişikliyə məruz qalırlar. Bütövlükdə hüceyrənin orqanoidlərinin quruluşu və funksiyası kəskin pozulur.

Bitkinin böyüyən hissələrindən su, onun osmotik fəal maddələrlə zəngin olan orqanlarına doğru sorulur. Əgər bitki bu vəziyyətdə müəyyən müddət qalarsa, onda qönçələrin, yarpaqların və s. düşməsi nəzərə çarpır.

İsti və quraqlıq zonaların bitkilərində su itkisini azaltmaq üçün onlarda xüsusi morfoloji və fizioloji uyğunlaşmalar baş vermişdir. Bəzi bitkilərdə kutikula qatı qalınlaşmış, digərlərində mantar təbəqəsi yaranmışdır, elələri də var ki, onlarda yarpağın səthi kiçilmiş, yaxud onun üzərində ağ rəngli tükcüklər əmələ gəlmişdir.

Müxtəlif ekoloji qruplarda su mübadiləsi bir-birindən fərqli formada həyata keçirilir. Bu baxımdan bitkiləri – kserofitlər (quraqlıq şəraitində bitənlər), hiqrofitlər (rütubətli şəraitdəkilər – qamış və s), hidrofitlər (su bitkiləri), sukkulentlər (suyu ehtiyat halında toplayanlar – kaktus, aloe və b.) və s. qruplara bölürlər. Bundan başqa, bir sıra ali bitkilər öz orqanizmində rütubəti sabit saxlaya bilir. Lakin bəzi ali bitkilərin və ibtidai bitkilərin hüceyrələrindəki rütubət sabit olmayıb, mühitdəki suyun potensialından asılıdır. Bunlara poykilokserofitlər deyilir və onlarda itirilən suyun miqdarı, bitkiyə daxil olan suyun miqdarına bərabərdir (məsələn, şibyələr).

BİTKİLƏRDƏ SUYUN UDULMASINA XARİCİ AMİLLƏRİN TƏSİRİ

Suyun bitkilərin kök sisteminə daxil olmasına temperatur kəskin təsir edir. Bunu tütün, lobya, qabaq və s. bitkilərin əkildiyi qabın ətrafına buz qoymaqla müşahidə etmək mümkündür. Belə ki, bitkinin olduğu torpağın temperaturu 0°C-dək azaldıqda, onun yerüstü hissəsi su çatışmazlığı üzündən solmağa başlayır. Bu zaman bitkinin yerüstü hissəsindən buxarlanan suyun miqdarı ilə onun kök sisteminə daxil olan suyun miqdarı arasındakı nisbət pozulur. Suyun kök sistemi tərəfindən udulma sürətini və bu prosesə, qidalı mühitin, məhlulun pH-nın, temperaturun və s. amillərin təsirini patometr cihazı vasitəsilə təyin etmək mümkündür.

Temperaturun azalması zamanı suyun bitkilərə daxil olmasının zəifləməsi istisevən bitkilərdə daha kəskin nəzərə çarpır. Bu, temperaturun dəyişilməsi zamanı hüceyrədə protoplazmanın xassələrinin

dəyişilməsi ilə izah olunur. Hər şeydən əvvəl, protoplazmanın özlülüyü artır. Müşahidələr göstərir ki, 0°C-də plazmoliz və deplazmoliz 20°C-dəkinə nisbətən 4-7 dəfə yavaş gedir. Payız fəslində torpağın temperaturunun azalması, havanın temperaturunun hələ də yüksək olmasına baxmayaraq bəzi ağaclarda su defisiti yaradır və yaşıl yarpaqların tökülməsinə səbəb olur.

Lakin son zamanlar aparılan tədqiqatlar sübut etdi ki, torpağın temperaturunun azalması (5°C) yalnız cənub mənşəli bitkilərdə suyun daxil olmasını kəskin zəiflədir. Belə ki, bir çox bitkilər (taxıllar və s.) payızın son vaxtlarında da su ilə kifayət qədər təmin olunurlar. Beləliklə, soyuq torpaqlarda «fizioloji quraqlığın» mövcud olması barəsində A.Şimperin irəli sürdüyü konsepsiya özünü doğrultmamışdır. Təcrübələr göstərdi ki, soyuq torpaqlarda bitkilərin böyümə və inkişafının ləngiməsinin əsas səbəbi bitkilərin həmin torpaqlardan qida maddələrindən, xüsusilə azotdan çətin istifadə etməsidir.

Bitkilər tərəfindən suyun udulmasına təsir edən digər amil havanın tərkibindəki oksigendir. Bir qayda olaraq su basmış torpaqlarda bitkilərin pis inkişafı və ya məhv olması bununla əlaqədardır. Su kulturasında isə bitkilər hava vurulmaqla (1 litr suya 10 l) normal becerilə bilər.

Bitkilərə su təkcə kök vasitəsilə deyil, həm də yarpaqlardan da daxil olur. Adətən yağışdan sonra yarpaqların daha şax və təzə görünməsi suyun kutikulyar yolla yarpaqlara daxil olması ilə əlaqədardır.

VI FƏSİL

BİTKİLƏRDƏ QEYRİ-ÜZVİ VƏ ÜZVİ MADDƏLƏRİN METABOLİZMİ

Mineral qidalanma, bitki orqanizmlərinin həyat fəaliyyətində mühüm rol oynayır. Bitkilər, özlərinə lazım olan mineral maddələri (qida elementlərini) xüsusi mexanizmlərin köməyilə mühitdən alır və öz orqanizmlərində paylayır. Qida elementləri dedikdə, bitkilər üçün zəruri sayılan və başqaları ilə əvəz olunmayan kimyəvi elementlər nəzərdə tutulur. Qida maddələri adı altında isə tərkibində qida elementləri olan və bitkilər tərəfindən mənimsənilə bilən birləşmələr başa düşülür. Bitkilərin mineral qidalanmasının elmi əsasları, XIX əsrdə Looz, Hilbert, Bussenqo, Libix və s. görkəmli tədqiqatçıların işləri ilə yaradılmışdır. Həmin alimlər tərəfindən mineral qidalanmanın fizioloji baxımdan öyrənilməsinin əsas metodları – vegetasiya və çöl tədqiqatları işlənib hazırlanmışdır. Bu sahədə Libixin işləri xüsusilə diqqətəlayiqdir.

Mineral qidalanma ilə əlaqədar olaraq ali bitkilərlə mikroorqanizmlər arasındakı mikotrof qarşılıqlı əlaqələrin rolu, XIX əsrin ikinci yarısında Voroninin, Beyerinkin, Helrigelin, Vinoqradskinin və başqalarının işlərində müəyyənləşdirilmişdir. Rusiyada isə vegetasiya metodunun hazırlanmasında Timiryazyev və Pryanişnikovun işləri mühüm əhəmiyyətə malikdir.

Vegetasyia metodu – torpaq, qum və su kulturası – bitkilərin mineral elementlərə olan tələbatını öyrənmək üçün çox effektiv yol hesab olunur.

Bitkilərin tərkibində təxminən 50-98% su vardır. Uzun müddət 105°C-də qurudulduqdan sonra qalan quru maddənin yarısı karbonun payına düşür. Quru maddəni yandırdıqda, bütün üzvi birləşmələr yanır, CO_2, H_2O, NH_3 və H_2S isə qaz halında itir. Bundan sonra yerdə qalan mineral hissə (kül), quru çəkinin 0,2-20%-ni təşkil edir.

Bitkilərin mineral qidalanmaya olan tələbatını tam dərk etmək üçün, onların toxumalarının elementar kimyəvi tərkibi aşağıda verilir (susuz toxumalarda):

Karbon	45%
Oksigen	42%
Hidrogen	6,5%
Azot	1,5%

Mineral elementlər
(qeyri-orqanogenlər) 5,0%

Toxumanın quru maddəsinin təxminən 95%-i orqanogen adlandırılan elementlərin (C, O, H, N) payına düşür.

Qida elementlərinin tərkibi və onların toxumalardakı miqdarı, bitkilərin yaşadığı şəraitdən asılı olaraq xeyli dərəcədə dəyişilə bilir. Toxumalardakı miqdarına görə mineral elementləri aşağıdakı qruplara bölürlər

1. **Makroelementlər**—C, H, O, N, S, P, K, Mg, Na, Ca, Si, Al. Bu elementlərin bitki toxumalarındakı miqdarı 10^{1}-10^{-2}% arasında dəyişilir.

2. **Mikroelementlər**—B, Mn, Cu, Zn, Mo, Co, Ba, J, Cl, Br, Ti, Fe və s. bunların toxumalardakı miqdarı 10^{-3}-10^{-5}%-ə bərabərdir.

3. **Ultramikroelementlər** — Cs, Se, Cd, Hg, Ag, Au, Ra və s. həmin elementlərin bitki toxumalarındakı miqdarı təxminən 10^{-6}%, yaxud bundan da azdır. Bitkilərin müxtəlif orqanlarına aid toxumalarında külün miqdarı da xeyli dərəcədə fərqli olur (cədvəl 23).

23-cü cədvəldən görünür ki, bitkilərin kül elementləri ilə daha zəngin olan orqanı yarpaqlardır.

Cədvəl 23

Külün bitki toxumalarındakı miqdarı (%-lə)

Otlar		Ağaclar	
bitkinin orqanları	kül, %-lə	bitkinin orqanları	kül, %-lə
Toxumlar	3	Gövdə	3
Gövdə	4	Oduncaq	1
Köklər	5	Qabıq	7
Yarpaqlar	15	Yarpaqlar	11

Qeyd etmək lazımdır ki, C və O-dan başqa, qalan bütün qida elementləri bitkilərin köku ilə mənimsənilir. Karbon və oksigen isə, qaz halında (CO_2, O_2) yarpaqlar tərəfindən udulur.

Bitkilərin əkildiyi qidalı mühitə, makroelementləri aşağı qatılıqlarda və bir-birilə qarşılıqlı tarazlaşdırılmış şəkildə daxil etmək kifayətdir.

Mikroelementlərə gəldikdə, onlar makroelementlərin daxil olduğu duzların tərkibində qarışıq halında kifayət qədər olur, yaxud da bitkinin əkildiyi qabın divarın-dakı miqdar, adətən, bitkinin tələbatını ödəyə bilir. Lakin bəzi hallarda mikroelementləri qidalı mühitə makroelementlərlə birlikdə də əlavə edirlər.

Təbii halda qida elementləri bitkilər tərəfindən aşağıdakı formalarda mənimsənilir:

1) C, O və H—CO_2, H_2O və O_2; 2) qeyri-metallar: N, S, P və B—anionlar (nitrat, sulfat, fosfat, borat); 3) qələvi və qələvitorpaq metallar – kationlar (K^+, Ca^+, Mg^+ və s.); 4) ağır metallar (Fe, Mn, Cu, Mo və Zn) -kationlar ($M_0O_4^{2-}$ istisna olmaqla); 5) xlor-anion (Cl^-).



D.N. Priyanişnikov (1865-1948)

Azotun torpaqdakı mənbələri (NO_3^- və NH_4^+) içərisində nitratlar üstünlük təşkil edir. Bitkilərin çox az qismi (məsələn, çəltik cücərtiləri) nitratlardan istifadə edə bilmir. Bitkilər azotu üzvi birləşmələr formasında da (amin turşuları, amidlər, sidik cövhəri) çox cüzi miqdarda mənimsəyə bilir.

Məlumdur ki, torpaq bir neçə fazadan ibarətdir: bərk, maye (torpaq məhlulu) və qazşəkilli (torpaq havası). Həm bərk, həm də torpaq məhlulunda həll olunmuş maddələr, mənşə etibarilə dağ suxurlarının (ilk növbədə, silikatların və gilli minerallarının) aşınması və ölmüş orqanizmlərin parçalanması məhsullarıdır. Qida maddələri torpaqda dörd formada olur.

1) Möhkəm birləşmiş, buna görə də, bitkilər tərəfindən mənimsənilməyən forma (məsələn, bəzi gilli minerallardakı – K^+ və NH_4^+); 2) torpaq kolloidlərinin səthində adsorbsiya olunan və beləliklə də, yuyula bilməyən, lakin ion mübadiləsi sayəsində (məsələn, H^+-lə) bitkilər üçün mənimsənilə bilən forma; 3) torpaq məhlulunda həll olunan, bitkilər tərəfindən mənimsənilən, lakin yuyula bilən forma; 4) çətin həll olunan qeyri-üzvi duzlar (sulfatlar, fosfatlar, karbonatlar). Bu halda həmin birləşmələr bitkilər tərəfindən çox çətinliklə mənimsənilə bilir.

Bir sıra maddələr ifraz etməklə (məsələn, CO_2, amin turşuları, şəkərlər və s.) bitkilərin kökləri, kökətrafı zonada qida maddələrinin vəziyyətini dəyişdirirlər ($CO_2 + H_2O \rightarrow H + HCO_3$, bu isə fosfatların və karbonatların həllolma qabiliyyətini artırır). Beləliklə də, bitkilə-

rin köku ətrafında rizosfer florasının (bakteriyalar, göbələklər) inkişafı üçün əlverişli şərait yaranır ki, bu da öz növbəsində torpaq minerallarının çevrilməsində mühüm əhəmiyyətə malikdir.

Eyni duzun anion və kationunun bitkilər tərəfindən müxtəlif intensivlikdə mənimsənilməsi, onun fizioloji reaksiyasını müəyyən edir. Belə ki, duzun bitkilər vasitəsilə kationunun daha sürətlə mənimsənilməsi, mühitin turşulaşmasına səbəb olur. Bu halda, hidrogen ionunu əvəz etməklə udulan kation, hüceyrədə üzvi turşuların sintezini sürətləndirir və beləliklə də, daxildə pH-ın artmasının qarşısını alır. Əgər duzun anionu bitkilər tərəfindən intensiv udularsa, bu halda mühit qələviləşir. Buna görə də, anionları çox udulan duzlar fizioloji qələvi, kationları udulanlar isə – fizioloji turş duzlar adlanır.

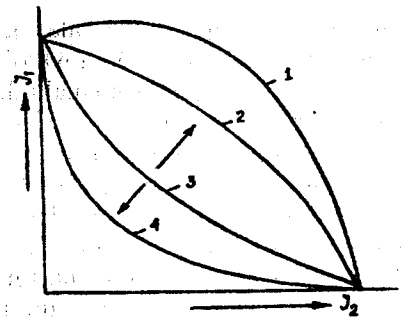
Fizioloji qələvi duzlara $NaNO_3$, $Ca(NO_3)_2$, fizioloji turş duzlara isə $CaSO_4$, NH_4Cl və s. aid oluna bilər.

Bitkilərin əksəriyyətinin kök sistemləri hər hansı bir duzun (NaCl, K_2SO_4, $MgCl_2$ və s.) məhlulunda tezliklə məhv olur. Lakin bunu mühitə digər duzları da əlavə etməklə aradan qaldırmaq mümkündür. Bunun üçün çox vaxt qidalı məhlullardan (Knop məhlulu — $Ca(NO_3)_2 + KH_2PO_4 + MgSO_4 \cdot 7H_2O + KNO_3 + FeSO_4$, Helrigel məhlulu — $Ca(NO_3)_2 + KH_2PO_4 + MgSO_4 + KCl + FeCl_3$, Hoaqland məhlulu, Priyanişnikov məhlulu, Krone məhlulu və s.) istifadə olunur. Belə qidalı məhlullarda hər hansı duz, digərinin bitkiyə göstərdiyi zərərli təsiri qismən azaldır.

Qidalı məhlullarda ayrı-ayrı kimyəvi elementlər arasında mövcud olan qarşılıqlı təsirlərdən biri də ionların antaqonizmidir. İonların təsirinin qarşılıqlı sürətdə zəifləməsi onlarda antaqonizm hadisəsinə əsaslanır. Antaqonistik qarşılıqlı əlaqələr nəzərə alınmaqla hazırlanan məhlullar fizioloji tarazlaşmış məhlullar adlanır.

Bir qayda olaraq ionların antaqonizmi kolloid məhlulların hidrofilliyindən asılıdır. Hidrofob kolloid məhlullarda ionlar arasında nəinki antaqonizm meydana çıxmır, əksinə, onların təsiri toplanır. Buna ionların təsirinin additivliyi deyilir.

Antaqonizm ilə yanaşı bir sıra hallarda ionların bir-birilə qarşılıqlı təsiri nəticəsində onların protoplazmaya və onun kolloidlərinə göstərdikləri effekt zəifləmək əvəzinə, daha da güclənir. Bu, güclənmə hər bir ionun ayrılıqdakı təsirindən xeyli çoxdur. İonlar arasındakı bu cür qarşılıqlı təsir sinergizm adlanır. Sinergizm mənfi və müsbət ola bilər. Antaqonizm, additivlik və sinergizm hadisələri sxem formasında 43-ci şəkildə göstərilmişdir.



Şəkil 43. İonların qarşılıqlı təsirinin güman olunan izoboloqramı: 1-kəskin antaqonizm; 2-antaqonizm; 3-additivlik; 4-sinergizm.

Makro- və mikroelementlər arasındakı qarşılıqlı təsirin öyrənilməsi göstərir ki, Ca, P və Mn – bir çox mikroelementlərin udulması və metabolizmi üçün əsas antaqonist elementlər hesab olunurlar, Lakin bir sıra hallarda antaqonist cüt elementlər üçün sinergetik effekt də meydana çıxa bilir. Bu, hər şeydən əvvəl, ayrı-ayrı növ və ya genotipə mənsub olan bitkilərin spesifik reaksiyaları ilə əlaqədardır.

Antaqonist effekt ən çox iki yolla meydana çıxır. Makroelement mikroelementin bitkilər tərəfindən udulmasının qarşısını alır və ya əksinə, makroelementin udulmasını mikroelement ləngidir. Belə reaksiya fosfatlar üçün xüsusilə tez-tez rast gəlinir.

Təcrübədə tətbiqi baxımdan Ca və P elementlərinin insanın sağlamlığı üçün təhlükəli olan Be, Cd, Pb, Ni kimi ağır metallara qarşı antaqonistik təsiri mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Bitkilərdə makro- və mikroelementlər arasındakı qarşılıqlı təsir 24-cü cədvəldə verilmişdir.

Cədvəl 24

Bitkilərdə makro- və mikroelementlər arasında qarşılıqlı təsir (Gadd, Griffts və s., 1978)

Makroelement	Mikroelementlər	Sinergizm
Ca	Al, B, Ba, Be, Cd, Co, Cr, Cs, Cu, F, Fe, Li, Mn, Ni, Pb, Sr, Zn	Cu, Mn
Mg	Al, Be, Ba, Cr, Mn, Fe, Zn, Ni, Co, Cu, Fe	Al, Zn
P	Al, As, B, Be, Cd, Cr, Cu, F, Fe, Mo, Mn, Ni, Pb, Rb, Se, Si, Zn	Al, B, Cu, F, Fe, Mo, Mn, Zn
K	Al, B, Hg, Cd, Cr, F, Mo, Mn, Rb As, Ba, Fe, Mo, Pb, Se B, F, Cu	- F, Fe B, Cu, Fe, Mo
Cl	Br, J	B, Cu, Fe, Mo

QİDA ELEMENTLƏRİNİN BİTKİLƏRDƏ FİZİOLOJİ-BİOKİMYƏVİ ROLU

Hüceyrəyə daxil olan kimyəvi elementlər, bitki orqanizmində mühüm funksiyaların – fotosintezin, tənəffüsün, su rejiminin, böyümənin, inkişafın və s.-nin gedişində çox mühüm rol oynayır. Biokimyəvi tədqiqatlar göstərdi ki, qida elementləri, ilk növbədə, müxtəlif üzvi birləşmələrin tərkibinə daxil olur. Tərkibində mineral elementlər olan üzvi birləşmələr isə yeni xassələr kəsb edir, onların reaksiyaya girmək qabiliyyəti xeyli artır. Bu baxımdan, katalitik aktivliyə malik olan zülallar—fermentlər, xüsusilə diqqəti cəlb edir. Tədqiqatlar göstərir ki, elektrolitlərin hüceyrəyə təsiri, onların protoplazmaya ion təsiri ilə əlaqədardır. Mineral elementlər, protoplazma kolloidlərinin hidrofilliyini dəyişir. Digər tərəfdən, mineral elementlər (metallar) üzvi birləşmələrlə tsiklik quruluşlu komplekslər — xelatlar əmələ gətirir. Beləliklə də, mineral elementlər bir sıra funksional sistemlərin – fotosintetik aparatın, tənəffüs dövrəsinin, zülalların sintez olunduğu mərkəzin və s. quruluş komponenti olmaqla yanaşı həm də ferment sistemlərinin də ya tərkib hissəsinə daxil olur, ya da onların kofaktoru rolunda iştirak edir.

Qida elementlərindən C, O və H üzvi birləşmələrin universal komponentləri hesab olunur. Azot və kükürd isə homepolyar rabitə ilə karbonla birləşərək, üzvi birləşmələrin – zülalların, nuklein turşularının və porfirinlərin (N), koferment A-nın, lipoat turşusunun və digər kofermentlərin (S) mühüm quruluş komponenti kimi funksiya yerinə yetirir.

Bitkilərdə azot çatışmadıqda zülalların (fermentlərin) sintezi pozulur, yarpaqlarda xloroz (saralma) əmələ gəlir. Bu zaman maddələr mübadiləsi başqa istiqamətdə – azotsuz maddələrin yaranması istiqamətində (göbələklərdə, yosunlarda – yağlar; yosunlarda – karotinoidlər; ali bitkilərdə – antosianlar) həyata keçir.

Fosfor – nukleoproteidlərin, adenozinfosfatların və digər fosfatların (onlar pirofosfat rabitələrinə malik böyük enerji ehtiyatı olan birləşmələrdir) tərkibinə daxil olur. Fosfor, şəkərlər və digər birləşmələrin fosforlu efirlərini əmələ gətirir ki, bunların da fotosintez və tənəffüsdə çox mühüm əhəmiyyəti vardır. Bitkilərdə fosfor ali oksid – ortofosfor turşusunun ionu PO_4^{3-} şəklində rast gəlinir. O, torpaqdan təkcə mineral halında yox, həm də üzvi birləşmələr (şəkərlərin, spirtlərin, turşuların fosforlu efirləri və s.) şəklində mənimsənilir.

Kök sistemindən turşu xassəli birləşmələrin ifrazı və həmçinin də hüceyrəxarici fosfatazaların sayəsində bir çox bitkilər fosforun torpaqdakı çətin həll olan formalarından da istifadə edə bilirlər. Bitkinin daxilində fosforun hərəkətliliyi çox yüksəkdir. Fosforun miqdarı cavan toxumalarda daha çoxdur, xüsusilə toxum və meristem toxumalar fosforla daha zəngin olur (quru maddənin 2%-i qədər).

Kalium – bitkilərdə protoplazma ilə zəif birləşmiş ion, bir qədər də, üzvi turşuların duzu formasında rast gəlinir. Yüksək hərəkətliliyi sayəsində kalium canlı toxumalardan soyuq su ilə asanlıqla yuyulur. Bəzən uzun müddətli leysan yağışlarından sonra bitkilərdə kaliumun çatışmazlığını bildirən əlamətlər meydana çıxır. Kalium protoplazmanın sululuğunu, onun susaxlama qabiliyyətini və keçiriciliyini artırır; polimer birləşmələrin (zülallar, nişasta, yağlar və s), xlorofillərin, flavin piqmentlərinin sintezinə müsbət təsir edir; assimilyatların bitkidə daşınmasını və fotosintezin intensivliyini artırır. Bitkilərdə kalium maqneziumun antaqonisti olmasına baxmayaraq, fosforun, azotun və dəmirin daxil olması və istifadə olunması proseslərini sürətləndirir. Kaliumun fizioloji təsirini çox hallarda onun radioaktivliyi ilə əlaqələndirirlər. Belə ki, bitkilərin təbii radioaktivliyinin yarıdan çoxu kaliumun payına düşür. Kalium torpaqdakı duzları – xloridlər, sulfatlar, karbonatlar, nitratlar və s.-dən asanlıqla bitkilər tərəfindən alınır. Kaliumun, torpaqda çətin həll olunan alümosilikatlardan alınması, demək olar ki, mümkün deyildir.

Maqnezium – xlorofil molekulunun tərkibinə daxil olur. O, şəkərlərin difosfor efirlərinin monofosfatlardan əmələ gəlməsini kataliz edir, fosfor turşusunun bir karbon atomundan digərinə keçməsini sürətləndirir, kinazaların aktivliyini artırır ki, bunun da sayəsində fosfor turşusu ATP-dən qopur, şəkərlərə və ya onların törəmələrinə, amin turşularına və digər birləşmələrə verilir, efirlər və ADP əmələ gəlir. Maqnezium limon turşusu tsiklindəki fermentlərin aktivləşməsində də iştirak edir.

Maqneziumun torpaqdakı miqdarı çoxdur. Bitkilərə bəzi kaliumlu kübrələrlə (kaliummaq) birlikdə daxil olur. Onun hərəkətlilik qabiliyyəti yüksəkdir və bitkilər tərəfindən yaxşı istifadə olunur.

Kükürd – oksidləşmə-reduksiya proseslərində iştirak edən bir sıra mühüm amin turşularının (sistin, sistein, metionin) tərkibinə daxil olur. O, koenzim A molekulunda tioefir makroerqik rabitəni əmələ gətirir, spesifik efir yağlarının, bəzi qlükozidlərin, izotiosianidlərin tərkibinə daxil və s. olur. Bitkilərdəki kükürdün bir qismi SO_4^{2-}

anionu halında olur. Kükürd bitkilər tərəfindən əsas etibarilə sulfatlardan alınır, sulfit və sulfidlər yalnız xeyli durulaşdırılmış məhlullardan az miqdarda istifadə olunur. Kükürdün reduksiya olunmuş forması yüksək qatılıqlarda (0,0006 %) bitkilər üçün zəhərli təsir edir. Torpaqda kükürdün çatışmazlığı çox nadir hallarda olur. O, çox böyük miqdarda kübrələrlə (ammonium sulfat, kalium sulfat, superfosfat) birlikdə torpağa verilir. Köklər vasitəsilə udulan kükürd gövdə və ya yarpaqlarda reduksiya olunur və zülalların tərkibinə daxil olur. Zülalların parçalanmasından sonra kükürd SO_4^{2-}-ə qədər oksidləşir və bu formada bitkilərdə hərəkət edir. Sintez zamanı o, yenidən reduksiya olunur. Kükürdün hərəkətliliyi çox yüksəkdir və o, bitkilər tərəfindən asanlıqla istifadə olunur. Kükürdün reduksiyası və oksidləşməsi nitratlarla və fotosintetik fəaliyyətlə əlaqədardır. Belə ki, nitratlar çox olduqda kükürdün reduksiyası zəifləyir, havada CO_2-nin miqdarı azaldıqda və yaxşı işıqlanma şəraitində isə əksinə, proses sürətlənir.

Kalsium – bitkilərdə, ion formasında oksalat, karbon, fosfor, sulfat və pektin turşularının duzlarının tərkibində rast gəlinir. O, hüceyrənin nüvəsində və mikrosomlarda (sferosomlar) aşkar edilmişdir. Görünür bu quruluşlarda kalsium nukleotidlərin bir-birilə birləşməsində iştirak edir. Kalsium kolloidlərin hidrofilliyini, protoplazmanın sulanma səviyyəsini azaldır, tənəffüs nəticəsində əmələ gələn turşuları neytrallaşdırır. Bəzi bitkilərdə (pambıq və s.) turşuların miqdarı quru maddənin 1/3-1/2-i qədərinə çatır. Axşam saatlarında kalsiumla birləşən üzvi turşular, gündüzlər fotosintez prosesinə qoşula bilirlər. Kalsium ionların qarşılıqlı təsirini tarazlaşdırır, hüceyrə qılafının və xlorofilli aparatın formalaşmasında iştirak edir. Kalsium bitkinin qocalmış və ya ölmüş hissələrində toplanır və həmin hissələrin çürüməsinin qarşısını alır. Kalsium bitkilərdə çox pis hərəkət edir və zəif istifadə olunur. Buna görə dz, çalaq olunmuş və parazitlik edən bitkilərdə kalsium çatışmazlığına tez-tez təsadüf olunur.

Bitkilərin kalsiuma olan tələbatı torpağı əhəngləməklə təmin edilir. Bəzi bitkilərin kalsiuma qarşı həssaslığı (kalsifob bitkilər), ya torpağın qələvi reaksiyasının bitkilərə zərərli təsiri ilə, ya da dəmir, manqan, fosfor, sink, molibden və digər elementlərin bitkiyə daxil olmaması və ya zəif daxil olması ilə əlaqədardır. Kalsiumun bitkidə paylanması bazipetal qradientlə xarakterizə olunur.

Silisium diatom yosunları üçün zəruri olduğu halda, ali bitkilərdə çoxlu miqdarda toplanmasına baxmayaraq biokimyəvi proseslərdə elə bir mühüm rol oynamır. Silisium bir sıra bitkilərdə (məsələn, taxıllarda və s.) toxumalara sərtlik verir. Fosfor turşusunun analoqu olmaqla, silisium turşusu fosforun istifadəsini yaxşılaşdırır.

Natrium da kalium kimi protoplazma ilə əlaqədar ion formasında rast gəlinir. Natrium şəkər çuğundurunun, pambığın, yulafın və s. böyüməsinə müsbət təsir edir, şoran torpaqlardakı bitkilər üçün mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Onun bitkilərdəki miqdarı 1 kq quru maddəyə görə 0,01 qramdan 20 q-dək çatır. Güman edilir ki, natrium hüceyrələrin turqosentliyini və onlarda osmotik təzyiqin saxlanmasında rol oynayır.

MİKROELEMENTLƏR

Bor plastik maddələrin hərəkəti, meristem hüceyrələrinin fəaliyyəti, ATP və qlükoza efirlərinin sintezi, həmçinin də, bitkinin kök sisteminin oksigenlə təchiz olunması üçün lazımdır. Bor tənəffüsdə reduksiyaedici fermentləri (dehidrazaları) aktivləşdirdiyi halda, tənəffüs xromogenlərinin dönməyən oksidləşməsinə isə mənfi təsir edir. Ca və digər elementlərin bitkilərə daxil olmasına kömək edir. Belə ki, Ca : B nisbəti şəkər çuğundurunda 100, tütündə 200, soyada 500-ə bərabərdir. Bəzi göbələk və yosunların bora eytiyacları yoxdur. Bitkilərin bora qarşı tələbatı, onun turşusu və duzları, həmçinin də, tərkibində bor olan sənaye tullantıları və gübrələr vasitəsilə ödənilir.

Dəmir spesifik zülallarla birləşərək sitoxrom sistemi fermentlərinin (sitoxromlar, sitoxromoksidaza, sitoxromoperoksidaza, katalaza, peroksidaza) əsasını təşkil edir və xlorofillərin biosintezini kataliz edir. Bitkilərdə dəmir nisbətən az hərəkətlidir, onun çatışmaması xloroz xəstəliyi yaradır. Bitkilər tərəfindən dəmirin bilavasitə alınmaması qələvi reaksiya, fosfor turşusu və digər birləşmələrlə qarşılıqlı təsirlə, bakteriyaların təsiri altında çöküntü halına düşməsi ilə əlaqədardır. Belə hallarda dəmirli gübrələr xelatlar formasında torpağa verilir. Bu formada hətta qələvi reaksiya şəraitində belə dissosiasiya etmədən torpaqda həllolunan formada qala bilir və bitkilər tərəfindən asanlıqla mənimsənilir.

Mis polifenoloksidaza, askorbinoksidaza, laktaza və s.-nin prostetik qrupuna daxil olur, fotosintezin qaranlıq reaksiyalarında və həmçinin də, digər biosintez proseslərində iştirak edir. Mis həm də

toxumların normal inkişafı üçün də lazımdır. Bitkilərin misla təmin olunması, sink, manqan və borun mənimsənilməsi üçün də mühüm əhəmiyyətə malikdir. Misin 0,4-1 mq (0,00004 %) qatılığı ali bitkiləri zəhərləyə bilər. Yosunlar üçün misin toksiki təsiri daha az qatılıqda meydana çıxır.

Sink polipeptidləri parçalayan enolaza, bəzi fosfatazaların və karboanhidrazaların tərkibinə daxil olur. O, bitkilərin istiyə və quraqlığa davamlılığını artırır, kif göbələklərinin böyüməsi üçün lazımdır.

Manqan bitkilərə ikivalentli oksid formasında daxil olur. Digər oksidləşmə dərəcələrində bitkiyə daxil ola bilmir. Manqan, peptidaz, feraz, fosfataz, karboksilaz və digər desmolazların aktivliyinə təsir edir, peroksidlərin əmələ gəlməsinə səbəb olur, xlorofilin biosintezində və azotun mənimsənilməsində iştirak edir. Manqanın ən mühüm rolu dəmirin oksidləşmə-reduksiyasının tənzimlənməsidir. Mn və Fe üçün optimal nisbət 1/2-1/3-dir. Kalsium çox olduqda manqanın bitkiyə daxil olması azalır, kaliumun çox olması isə, onun daxil olmasını artırır. Turş torpaqlarda manqanın miqdarı çoxdur.

Molibden bitkilərdə su və azot mübadiləsində iştirak edir. O, nitratreduktaza və ksantinoksidazaların (hər ikisi flavin fermentləri qrupuna daxildir) tərkibinə daxil olmaqla atmosfer azotunun, nitrifikasiya və denitrifikasiyada mühüm rol oynayır. Molibden bitkilərin kalsiumla qidalanmasını, kök sisteminin inkişafını yaxşılaşdırır. Turş torpaqlarda onun bitkilər tərəfindən mənimsənilməsi çətinləşir.

Xlor, müəyyən edildiyi kimi, ali bitkilərin kök və zoğlarının böyüməsi üçün zəruridir. Bəzi bitkilər, məsələn, şəkər çuğunduru üçün bir bitkiyə – 6 mq/ekv xlor lazımdır. Xlorsevən bitkilərə çuğundur, ispanaq, turp, kərövüz və s. bitkilər aiddir. Bununla belə xlor kartofun, paxlalıların, xiyarın, üzümün, meyvə və giləmeyvəli bitkilərin böyüməsinə mənfi təsir edir. Güman olunur ki, xloridlər O_2-nin fotosintetik yolla xaric olunmasında, ağızcıq hüceyrələrinin hərəkətinin tənzimlənməsində müəyyən rol oynayır.

Fermentativ komplekslərdən başqa, mikroelementlər katalitik təsirə malik olan zülal və qeyri-zülali, qeyri-fermentativ birləşmələrin də tərkibinə daxildir. Hazırda mikroelementlerin nuklein turşuları ilə əmələ gətirdikləri komplekslər barəsində kifayət qədər məlumatlar vardır. Güman edilir ki, mikroelementlər nuklein turşularının quruluşunun sabitləşməsinə müsbət təsir edir.

BİTKİLƏRDƏ QEYRİ-ÜZVİ QİDA MADDƏLƏRİNİN REDUKSİYASI

Müəyyən olunmuşdur ki, üzvi biomolekullarda N və S elementləri reduksyaolunmuş vəziyyətdədirlər (məsələn, $-NH_2$, -SH). Odur ki, bitkiyə daxil olan nitratlar və sulfatlar reduksiya olunmalıdır. Başqa kimyəvi elementlərlə müqayisədə, bitkilərin həyatında azot xüsusi yer tutur.

Bitkilər tərəfindən udulan nitratlar və sulfatlar NH_3 və H_2S-ə qədər reduksiya olunur. Bəzi simbiotik və sərbəst yaşayan mikroorqanizmlər qida maddəsi kimi atmosfer azotundan istifadə edə bilir. Nitratların, sulfatların və molekulyar azotun reduksiya məhsulları dərhal üzvi birləşmələrə çevrilir. Nitrat və sulfatların reduksiyası bitkilərin köklərində və yarpaqlarında həyata keçirilir.

Nitratların reduksiyası iki mərhələdə gedir.

$$\underset{\text{(nitrat)}\ N^{5+}}{HNO_3} \xrightarrow[\text{nitratreduktaza}]{+2e^-} \underset{\text{(nitrit)}\ N^{3+}}{HNO_2} \xrightarrow[\text{nitritreduktaza}]{+6e^-} \underset{\text{(ammoniyak)}\ N^{3-}}{NH_3}$$

Nitritlə (NO_2) ammonyak (NH_3) arasında sərbəst aralıq məhsullar olmur, lakin bu mərhələdə fermentlə birləşmiş hidroksilamin (NH_2OH) əmələ gələ bilər. Reduksiyanın gedişində azotun oksidləşmə dərəcəsi 5^+-dən 3^--ə qədər dəyişir. Güman edilir ki, hidroksilamindən əvvəl hiponitrit də əmələ gəlir. Reaksiyanın gedişini tam şəkildə aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$\underset{\text{nitrat}}{HNO_3} \rightarrow \underset{\text{nitrit}}{HNO_2} \rightarrow \underset{\text{hiponitrit}}{(HNO_2)_2} \rightarrow \underset{\text{hidroksilamin}}{H_2OH} \rightarrow \underset{\text{ammoniyak}}{NH_3}$$

Bu proseslərdə iştirak edən reduktazalar (nitritreduktazadan başqa) tərkibində Mo, Fe, Mn və Mg olan flavoproteidlərdir.

Bütün reduktazalar üçün elektronların donoru rolunu NAD·H və ya NADP·H oynayır. Bir sıra orqanizmlərdə nitratların reduksiyasında sitoxrom sistemi iştirak edir.

Reduksiyaedici mənbə rolunu dissimilyasiya prosesi yaşıl – toxumalarda, işıqda isə – suyun fotooksidləşməsi prosesi oynaya bilər. Birincidə elektronlar və protonlar tənəffüs dövrəsindən alındığından oksigen onlar üçün akseptor kimi istifadə oluna bilmir. Buna görə

də, nitratların reduksiyası zamanı O_2-nin sərf olunması azalır və tənəffüs əmsalı ($\frac{CO_2}{O_2}$) vahiddən çox olur (RQ>1).

Ağac və kollarda nitratlar köklərdə, bir çox otlarda isə (məsələn, Xanthium), ancaq yarpaqlarda tamamilə reduksiya olunur. Digər otvari bitkilərdə (məsələn, Pisum) nitratlar köklərdə az miqdarda reduksiya edilir. Nitratla qidalanma yüksək səviyyədə olduqda, köklərdə çevrilməyən nitratların qalanı yarpaqlarda reduksiya oluna bilir. Yarpaqlarda elektronların bilavasitə donoru reduksiya olunmuş ferredoksindir, köklərdə isə hələlik belə donor məlum deyildir (NADP·H+H+?). Qaranlıqda olan yarpaqlarda nitritlərin reduksiyası tezliklə zaifləyir və toxumalarda NO_2^- toplanır.

Atmosferdə çox böyük miqdarda ehtiyat halında olan azotdan bitkilərin əksəriyyəti istifadə edə bilmir. Ondan ancaq sərbəst yaşayan, yaxud da ali bitkilərlə simbiotrof münasibətdə olan bakteriyalar, aktinomitsetlər, həmçinin də, bəzi göy-yaşıl yosunlar və maya göbələkləri istifadə edir. Bu orqanizmlər müxtəlif metabolik tiplərə məxsusdur.

Göy-yaşıl yosunlar və fotosintezedici bakteriyalar avtotrofdur. Azotobacter chroococcum heterotrof və aerob, Clostridium pasteurianum isə heterotrof və anaerobdur. Bakteriyalardan Rhisobium, demək olar ki, bütün paxlalı bitkilərlə simbiotik əlaqədə olur.

1 q torpaqda 2000-20000 azotobakter hüceyrələri ola bilər. Hər il orta hesabla hər hektarda 20-40 kq N_2 sərbəstyaşayan, 200 kq azot isə simbiotik bakteriyalar tərəfindən mənimsənilir. Hesablamalar göstərir ki, azotun Yer kürəsində illik mənimsənilməsi təxminən 108 tondur.

Bitkidə azotun mənimsənilməsi və reduksiyası çoxlu miqdarda enerjinin sərf olunması ilə başa çatır. Belə ki, 1 mq azotun mənimsənilməsi üçün azotobakter tənəffüs prosesinə əlavə olaraq 50-150 mq karbohidrat sərf edir.

Azotun mənimsənilməsində əsas ferment olan nitrogenaza elektronların daşıyıcısı rolunu oynayır. Bu proses bütövlükdə ATP-in olmasından asılıdır və reaksiya nəticəsində fermentdən ancaq NH_3 ayrılır. Reaksiyada reduksiyaedici kimi reduksiya olunmuş ferredoksin iştirak edir ki, bu da avtotrof orqanizmlərdə fotosintez prosesi zamanı əmələ gəlir. Ferredoksindən başqa sərbəstyaşayan bakteriyalarda rubredoksin (Clostridium pasteurianum) və flavodoksin də elektronların daşıyıcısı kimi bir sıra hallarda ferredoksini əvəz edə

bilir. Bəzi hallarda elektronların mənbəyi rolunu molekulyar hidrogen oynaya bilər.

Sərbəst atmosfer azotunun kökyumruları (şiş) bakteriyaları tərəfindən mənimsənilməsi, bilavasitə bakteriyalarda yerləşən bir sıra ferment kompleksləri tərəfindən həyata keçirilir. Kökyumrusu bakteriyalarını «effektiv» və «qeyri-effektiv» ştamlara ayırırlar. Birinci tip ştamlarda ferment sistemləri ikinciyə nisbətən xeyli aktivdir. Digər tərəfdən, bu ştamlar arasında spesifik keyfiyyət fərqi həm də «effektiv» tipdə qırmızı piqmentin – leqoqlobinin olmasıdır. Həmin piqment hemoproteid təbiətə malikdir və sərbəst azotun mənimsənilməsi üçün lazım gələn oksigeni daşımağa qabildir. Müəyyən edilmişdir ki, leqoqlobinin əmələ gəlməsinə mənfi təsir edən amillər, eyni zamanda, azotun mənimsənilməsi prosesini də zəiflədir.

Kökyumrusu bakteriyalarının «qeyri-effektiv» ştamları leqoqlobinə malik deyildir. Ümumiyyətlə, leqoqlobin paxlalı bitkiləri işıqda əkdikdə əmələ gəlir. Bu onunla izah olunur ki, leqoqlobinin əmələ gəlməsində fitoxrom sistemi mühüm rol oynayır. Leqoqlobində ikivalentli dəmir aşkar edilmişdir. Həmin piqment, molekulyar oksigenlə asanlıqla oksileqoqlobin əmələ gətirir. Oksileqoqlobin isə labil birləşmə olduğundan asanlıqla parçalanır.

Kökyumrusu bakteriyalarında molekulyar azotun ammonyaka çevrilməsi, reduksiyaedici proses olub, bir neçə mərhələdə gedir.

$$N{\equiv}N \xrightarrow{+2H^+} HN{=}NH \xrightarrow{+2H^+} H_2N-NH_2 \xrightarrow{+2H^+} 2NH_3$$

Bundan başqa, hidroksilamin əmələ gəlməklə oksidləşmə-reduksiya yolu da mümkündür.

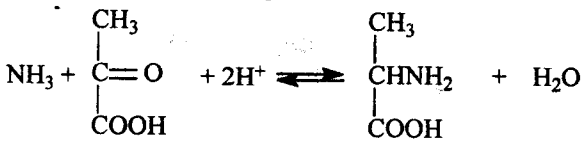
$$N{\equiv}N \xrightarrow{+2H^+ + 2H_2O} 2NH_2OH \xrightarrow[-2H_2O]{+4H^+} 2NH_3$$

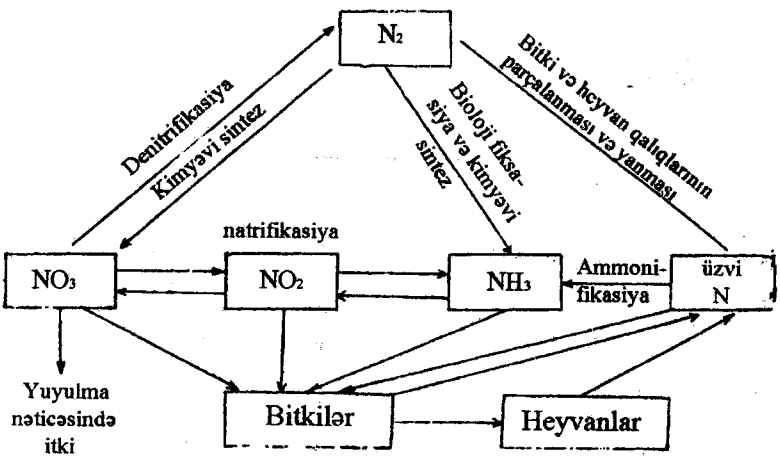
Əmələ gələn ammonyakın üzvi birləşmələrə qoşulmasının yolu, qlütamatdehidrogenazanın iştirakı ilə qlütamin turşusunun, həmçinin də, qlütaminsintetazanın təsiri ilə qlütaminin əsas sintezidir. Köklərdə əmələ gələn azotun üzvi birləşmələri, bitkinin yerüstü orqanlarına daşınır və metabolik proseslərdə fəal iştirak edir.

Azotun üzvi birləşmələrinin əmələ gəlməsində ali bitkilər mühüm rol oynayır. Bitkilər əsasən torpağın azotlu birləşmələrinin mənimsə-

nilə bilən formalarından istifadə edir. Bu formaların miqdarı, nəinki azotun bitkilər tərəfindən mənimsənilməsi hesabına, həm də mexaniki itki (yuyulma) və bir sıra bioloji proseslər nəticəsində də (denitrifikasiya) azalır (şəkil 44). Belə itki mikroorqanizmlər vasitəsilə havanın molekulyar azotunu mənimsəmək və torpağa süni şəkildə azotlu gübrələr verməklə, aradan qaldırıla bilər.

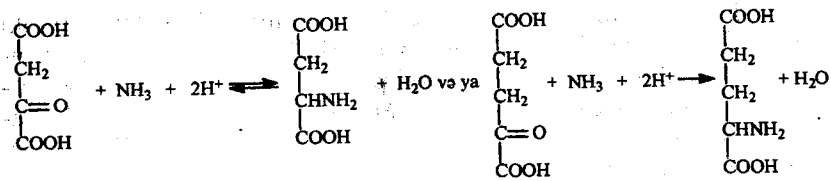
Bitkilərə nitrat və nitritlərin daxil olması hesabına əmələ gələn ammonyak, üzvi keto-və aldehidturşularla qarşılıqlı təsir nəticəsində ilk aminturşularını əmələ gətirir. Aminləşmə və təkraraminləşmə proseslərində ammonyakın ən fəal akseptorları: α-ketoqlutar, piroüzüm, oksalatsirkə, fumar, qlioksil turşularıdır. Bu turşular bitkilərdə tənəffüs prosesində əmələ gəlir.



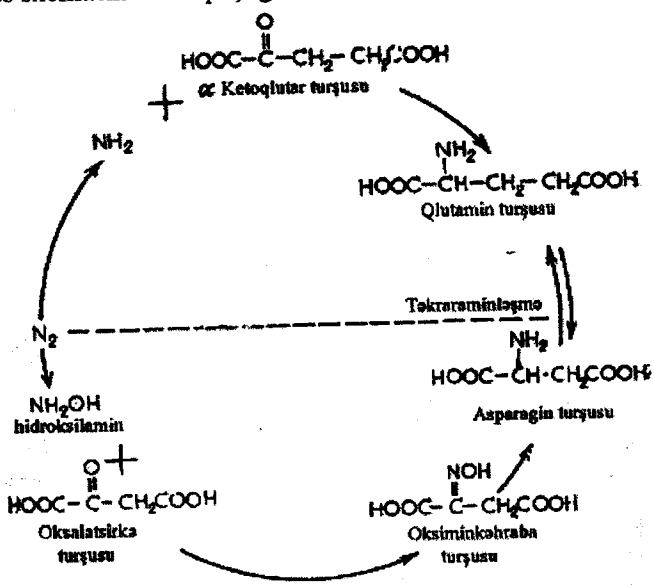


Şəkil 44. Azotlu maddələrin təbiətdə dövranının sxemi.

Ammonyak oksalatsirkə və α-ketoqlutar turşuları ilə daha asanlıqla reaksiyaya girir.

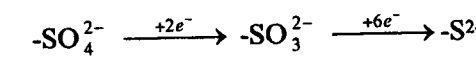


Ümumiyyətlə, molekulyar azotun bioloji azotfiksəedicilər tərəfindən reduksiyası, hələlik tamamilə öyrənilməmişdir. Bu prosesi bütövlükdə sxematik olaraq aşağıdakı kimi göstərmək olar (şəkil 45).



Şəkil 45. Molekulyar azotun bioloji azotfiksəedicilər tərəfindən reduksiyası proseslərinin sxemi.

Bitkilərdə nitratda olduğu kimi, sulfatın da reduksiyası iki mərhələdə həyata keçirilir.



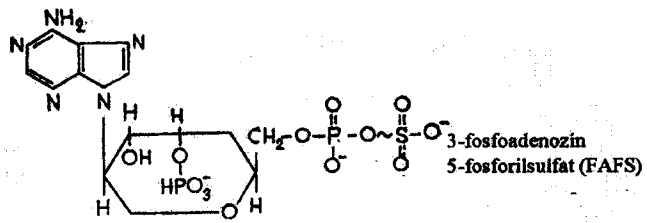
Sulfatların reduksiyası «fəal sulfat» kompleksinin əmələ gəlməsi ilə başlanır.

$$-SO_4^{2-} + ATP \xrightarrow{sulfurilaza} \underset{\text{adenozin-fosfosulfat}}{AFS\ (=AMP \sim sulfat)} + 2P_q\ (enderqonik)$$

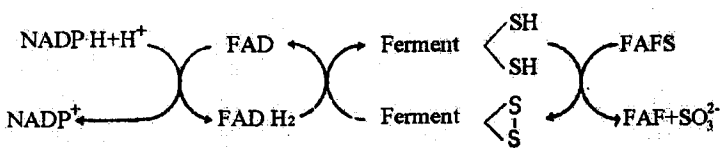
$$AFS + ATP \xrightarrow{AFS\text{-}kinaza} \underset{\text{fosfoadenozin-fosfosulfat}}{FA\ FS\ (=FAMP\sim sulfat)} + ADP\ (ekzerqonik)$$

$$-SO_4^{2-} + 2\ ATP \rightarrow FAFS + ADP + 2Pq\ (ekzerqonik)$$

«Fəal sulfat» kompleksinin quruluşu aşağıdakı kimidir:



Heyvan orqanizmində FAFS, sulfat efirlərinin əmələ gəlməsi üçün sulfatın donoru rolunu oynayır. Heyvanlardan fərqli olaraq, ancaq bitkilər və mikroorqanizmlər sulfatı reduksiya etmək qabiliyyətinə malikdir. Reduksiya üçün elektronların bilavasitə donoru kimi, tərkibində disulfid qrupu olan ferment iştirak edir.



Sulfitlərin reduksiyası isə onların fermentlə birləşmiş vəziyyətində baş verir. Yarpaqlarda sulfitlərin reduksiyası xloroplastlarda həyata keçirilir. Bu prosesdə elektronların donoru rolunu reduksiyaolunmuş ferredoksin oynayır.

MİNERAL MADDƏLƏRİN BİTKİYƏ DAXİL OLMASININ ÜMUMİ QANUNAUYĞUNLUQLARI

Bitki fizioloqları arasında uzun muddət belə bir yanlış fikir mövcud olmuşdur ki, güya mineral maddələr bitkiyə su ilə birlikdə osmos və diffuziya prosesləri sayəsində daxil olur. Belə hesab edilirdi ki, maddələrin bitkilər tərəfindən udulma miqdarı, onların torpaq məhlulunda və ya su mühitindəki miqdarına bərabərdir. Təcrübi faktlar və məntiqi təhlil belə təsəvvürlərin tamamilə əsassız olduğunu göstərdi. Müəyyən edildi ki, bitkilərdə suyun və mineral maddələrin udulması bir-birindən asılı olmayan proseslərdir. Məlumdur ki, hər bir hüceyrə mühitlə maddələr mübadiləsi aparır. Lakin bu zaman plazmalemmanın olması sayəsində hüceyrədə və mühitdə maddələrin qatılıqları bərabərləşmir. Hüceyrənin qılafı isə əksinə, əgər ikinci dəyişikliyə (məsələn, mantarlaşmaya) məruz qalmayıbsa maddələr üçün yaxşı keçirici rolunu oynayır.

Keçiricilik baxımından plazmalemma bir sıra tələbləri ödəməlidir: hüceyrə diffuziya vasitəsilə maddələrin itirilməsinin qarşısını almalıdır, suyun və qida maddələrinin hüceyrəyə daxil olması təmin edilməlidir, maddələrin qatılıq qradiyentinin əksinə hüceyrəyə daxil olması həyata keçirilməlidir. Bunun üçün enerji mənbəyi kimi ATP-dən istifadə olunur.

Passiv daşınmadan fərqli olaraq, maddələrin, metabolik proseslər zamanı ayrılan enerji hesabına daşınması fəal daşınma (metabolik) adlanır.

Müasir təsəvvürlərə görə, mineral maddələrin hüceyrəyə və bitkilərin kök sisteminə daxil olması mürəkkəb proses olub, bir sıra fizioloji funksiyalardan – tənəffüsdən, fotosintezdən, su mübadiləsindən və s. asılıdır. Maddələrin udulmasının ilk mərhələsini onların hüceyrə və toxumaların səthində adsorbsiyası təşkil edir. Bu, əsasən fiziki proses olsa da, onun gedişi hüceyrənin və ya bütövlükdə bitkinin fizioloji vəziyyətindən asılıdır. Adsorbsiya fiziki və polyar olmaqla iki tipə bölünür. Birinci, adsorbsiyaedici səthin elektrik qüvvələrinə əsaslandığı halda, ikinci isə protoplazmanın amfoter birləşmələrinin yükü ilə, adsorbsiya olunan maddə arasındakı qarşılıqlı təsirlə əlaqədardır.

Son zamanlar maddələrin bitkilərin kök sisteminə daxil olması və onların bitki orqanizmində hərəkəti «sərbəst zona» anlayışı ilə əlaqələndirilir. Sərbəst zona kökun ümumi həcminin elə hissəsidir ki, burada maddələrin kökə daxil olması və ya mühitə çıxmasının əsası-

nı diffuziya təşkil edir və belə hərəkət heç bir məhdudiyyətə rast gəlmir. Odur ki, sərbəst zonada maddələrin qatılığı kökün olduğu mühitdəki qatılığa bərabərdir. Müəyyən edilmişdir ki, sərbəst zona protoplazmadan kənarda kökun ümumi həcminin təxminən 4-6%-ni təşkil edir. Bu zona qılafın ilkin təbəqəsindən və hüceyrələrarası sahələrdən ibarətdir. Beləliklə də, maddələrin sərbəst zonada toplanması, onların kök hüceyrələrinə daxil olmaları üçün bir növ hazırlıq mərhələsi hesab olunur.

Maddələrin hüceyrəyə passiv daşınmasının əsasında diffuziya prosesi durur. Diffuziyanın yaranmasına səbəb – qazlarda və mayelərdə molekul və ionların malik olduqları kinetik enerjidir. Nəinki təkcə həll olan maddənin hissəcikləri, həm də həlledicinin molekulları da (məsələn, suyun) diffuziya edir. Həllolunmuş maddə hissəciklərinin qatılığının çox olduğu yerlərdə, su molekullarının vahid həcmə görə miqdarı azalır. Bu zaman su həllolan maddəyə doğru diffuziya edir.

Diffuziyanın sürəti, zamana görə tədricən azalır. Hər hansı maddənin membrandan qatılıq qradiyenti üzrə daşınmasına yavaşıyan diffuziya kimi baxmaq olar. Membranın özündən suyu və digər maddələri buraxmaq qabiliyyəti, onun keçiriciliyi, daxil olan maddələr isə permeandalar adlanır. Permeandaların hüceyrəyə daxil olma sürəti (V), onların molekul çəkilərinin (M) kvadrat kökü ilə tərs, qatılıq qradiyenti ($C_{xar.} - C_{dax.}$) və lipidlərdə həllolma dərəcəsi ilə düz mütənasibdir.

$$V = \text{const} \cdot K \cdot M^{-1/2} (C_{xar.} - C_{dax.})$$

və ya

$$V = \text{const} \cdot K \cdot \frac{1}{\sqrt{M}} \cdot (C_{xar.} - C_{dax.})$$

burada: K – paylanma əmsalıdır. Bu permeandanın yağda həllolma qabiliyyətini göstərir (zeytun yağı – su). Beləliklə də, molekul nə qədər kiçik və lipidlərdə nə qədər çox həll olursa, bir o qədər membrandan asanlıqla keçir.

Maddənin membrandan keçməsi aşağıdakı mərhələlərdən ibarətdir: maddənin membran fazasına daxil olması, membran fazasında hərəkəti və onun membrandan çıxması. Bu mərhələlərdən, bütövlükdə prosesin sürətini məhdudlaşdıranı, maddənin membran fazasına daxil olmasıdır.

Maddənin kiçik hissəcikləri, membrandan, onun yağlarda həllomla qabiliyyətinə müvafiq şəkildə deyil, daha tez keçir. Çox güman ki, belə kiçik hissəciklər membranın lipid fazasında olan məsamələr vasitəsilə hüceyrəyə sürətlə daxil ola bilir.

Yuxarıda qeyd olunan təsəvvürlər, maddələrin hüceyrəyə keçməsinin iki yolu haqda olan və «lipid süzgəci» adlandırılan nəzəriyyənin əsasını təşkil edir. Bu nəzəriyyəyə görə daha iri, xüsusilə lipofil molekullar hüceyrəyə lipid təbəqəsi vasitəsilə diffuziya olunduqları halda, kiçik hissəciklər isə membranın məsamələrindən «süzülməklə» keçir.

Maddələrin hüceyrəyə fəal (metabolik) surətdə daşınmasında əsasən iki funksiya yerinə yetirilir: 1) maddə üçün membran, ya keçirici olmayan, yaxud da az keçiriciliyə malik olan hallarda, həmin maddənin membran vasitəsilə daşınması; 2) maddə hüceyrədə Kimyəvi potensialın və ya qatılıq qradiyentinin əksinə toplana bilir.

Fəal daşınmaya enerji ATP formasında sərf olunur. Bundan başqa, fəal daşınma, xüsusi daşıyıcılar vasitəsilə həyata keçirilir. Bu daşıyıcılardan hər biri substrat spesifikliyinə malikdir. Substrata görə spesifiklik membrandakı zülalların hesabına əldə olunur. Membran zülalları ya substratın hər hansı alçaqmolekullu daşıyıcı ilə birləşməsini kataliz edir, ya da özü bilavasitə daşıyıcı rolunu oynayır. Alçaqmolekullu daşıyıcılar barəsində mövcud olan hipotezlərdən heç biri hal-hazıra qədər təcrübi olaraq təsdiq olunmamışdır. Bununla yanaşı, daşınmada iştirak edən zülalları (nəqliyyat zülallarını) dəfələrlə membrandan ayırmaq mümkün olmuşdur.

Əvvəllər güman edirdilər ki, bitkinin kökləri ilə ionların udulması ATP-lə deyil, bilavasitə tənəffüs dövrəsilə əlaqədardır. Lakin ATP-dən asılı olmayan belə fəal daşınma mexanizmi görünür, plazmalemmada yox, mitoxondri və xloroplastların membranlarında mövcuddur. Bunu sübut edən dəlillərdən biri də odur ki, elektronların daşınmasını deyil, ATP-in sintezini pozan ayrıcı agentlər, maddələrin mitoxondri və plastidlərə yox, məhz hüceyrəyə daxil olması prosesini zəiflədir. Maddələrin bu cür daşınma mexanizmi, mitoxondri və xloroplastlarda həm ATP-in əmələ gəlməsi, həm də ionların udulması üçün lazım gələn «proton nasosun»un varlığı ilə izah olunur.

Maddələrin hüceyrəyə daşınmasının digər mexanizmi olan «asanlaşmış diffuziya», maddələr mübadiləsindən asılı olmayaraq, daşıyıcıların iştirakı ilə həyata keçirilir. Belə mexanizmin bitki orqanizmində olması hələlik sübut edilməmişdir.

İONLARIN HÜCEYRƏYƏ DAXİL OLMASI

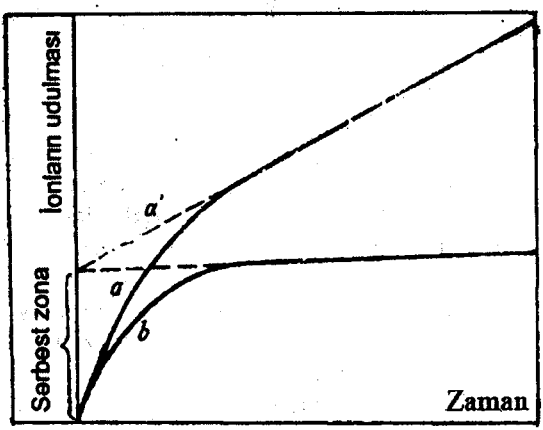
Torpaqdakı qeyri-üzvi qida maddələrinin hamısı hüceyrəyə ionlar şəklində daxil olur. İonların və suyun udulması arasında müəyyən fərq vardır. Əvvəla, su üçün yaxşı keçirici olan plazmalemma ionlar üçün zəif keçiriciliyə malikdir. İkincisi, ionlardan bir çoxu qatılıq qradiyentinin əksinə olaraq hüceyrə tərəfindən udulur. Bu proses üçün enerji tələb olunduğundan, ionların udulması zamanı tənəffüs sürətlənir. Tənəffüsün ionların təsiri ilə sürətlənməsi effekti hələ 1945-ci ildə İsveç alimi Lundeqord tərəfindən aşkar edilmiş və «anion tənəffüsü» (indi buna «düz tənəffüsü» deyilir) adlandırılmışdır.

Müasir təsəvvürlərə görə «düz tənəffüsünün» meydana çıxması, ionların (K^+, Na^+, Mg^{2+} və s.) təsiri ilə ATP-azanın fəallaşması və bunun da nəticəsində sistemdəki ATP-in ADP və qeyri-üzvi fosfata (Pq) çevrilməsi ilə əlaqədardır (Epşteyn, 1968; Qordon, 1976). Əmələ gələn sərbəst ADP, guya yenidən tənəffüs dövrəsinə qoşulur və ATP-ə çevrilməklə «tənəffüs nəzarətini» və ya ADP-in akseptor funksiyasını həyata keçirir. Lakin Bakı Dövlət Universitetinin bitki fiziologiyası kafedrasında aparılan (Qasımov, 1973) tədqiqatlar göstərdi ki, bitki orqanizmində «düz tənəffüsü» deyilən tənəffüs mövcud deyildir. İonların təsiri altında tənəffüs dövrəsindəki əlaqəli yolda oksidləşmə və fosforlaşma prosesləri bir-birindən asanlıqla ayrıla bilir. Bu da mühitdəki oksigenin bitkilər tərəfindən sürətlə udulması ilə müşayiət olunur. Tənəffüsün belə sürətlənməsini nəinki düz məhlulları, həm də bir sıra ayırıcı agentlər (bax tənəffüs bəhsinə), həmçinin də, yüksək və alçaq temperatur və s. vasitəsilə də həyata keçirmək mümkündür.

İonların bitkilər tərəfindən udulması xarakteri etibarilə qeyri-metabolik və metabolik olmaqla iki tipə bölünə bilər. Bu tiplər bir sıra xüsusiyyətlərinə görə bir-birindən fərqlənir. Qeyri-metabolik (passiv) udulma (absorbsiya) sürətlə baş verir və doyma əyrisi əmələ gətirdiyi halda, metabolik (fəal) absorbsiya isə sabit sürətlə və yavaş gedir (şəkil 46).

Metabolik absorbsiyadan fərqli olaraq, qeyri-metabolik absorbsiya alçaq temperaturun, yaxud tənəffüs ingibitorlarının təsiri ilə zəifləmir, həm də onun üçün selektivlik (seçicilik) mövcud deyildir. Bundan başqa, qeyri-metabolik absorbsiya həm də dönəndir və o, adətən köklərdəki «sərbəst zona» adlandırılan sahələrdə həyata keçirilir. Sərbəst zonada ionlar, onların malik olduqları elektrokimyəvi

potensiala müvafiq şəkildə hərəkət edir və həmin zonada Donnan tarazlığı (paylanması) hesabına saxlanılır.



Şəkil 46. Bitki köklərini təmiz sudan duz məhluluna keçirdikdə ionun udulması kinetikası: a-normal udulma (qeyri-metabolik və metabolik udulma); b-0°C-də və ya tənəffüs ingibitoru olduqda (ancaq qeyri-metabolik udulma); a'-metabolik udulma.

Donnan tarazlığı, membranın daxilində, yaxud onun tərəflərinin birində hərəkətsiz vəziyyətdə ionlar olduqda meydana çıxır.

Bəzi tədqiqatçıların (Epşteyn, 1976 və b.) fikrincə təbii şəraitdə bitkilər tərəfindən ionların udulmasında qatılıqdan asılı olaraq iki sistem fəaliyyət göstərir. Əgər ionun mühitdəki qatılığı azdırsa (<1mM) bu zaman seçicilik qabiliyyəti və həmçinin də, ionlara qarşı yüksək hərisliyi olan birinci sistem işə düşür. İonların qatılığı yüksək olan hallarda isə selektivliyi və hərisliyi az olan ikinci daşıyıcı sistem fəaliyyətə başlayır. Güman edilir ki, selektiv sistem plazmalemmada yerləşmişdir, ikinci sistemin harada yerləşməsi isə hələlik mübahisəlidir. Lakin kationların, anionların, karbohidratların və amin turşularının qatılıqlarının geniş diapazonda dəyişilməsi şəraitində, onların hüceyrəyə daxilolma kinetikasının öyrənilməsi, membranda iki daşıyıcı sistemin olması faktını təsdiq etməmişdir.

İonların membrandan keçməsində hərəkətverici qüvvə rolunu elektrokimyəvi potensiallar fərqi (qradiyenti) oynayır. Məlumdur ki, həll olmuş elektroneytral maddə qatılıq çox olan yerdən az olan yerə doğru diffuziya edir. Bu zaman maddənin hərəkətini təmin edən

qüvvə, hər iki sahədə həmin maddənin kimyəvi potensialıdır. Həll olmuş maddənin kimyəvi potensialı onun qatılığının funksiyası kimi ifadə oluna bilər.

$$\mu = \mu^* + RT \ln C_s,$$

burada: μ – kimyəvi potensial – coul.mol^{-1}, μ^* – həmin maddənin standart şəraitdəki (təzyiq 1 atm, aktivlik əmsalı 1, elektrik potensialı sıfır olduqda və s.) kimyəvi potensialı, C_s – həll olmuş maddənin qatılığı, R – qaz sabiti, T – mütləq temperaturdur.

Sistemdə elektrolit olduqda vəziyyət daha da mürəkkəbləşir. Bu halda həm kimyəvi, həm də elektrik potensialları birlikdə elektrokimyəvi potensialın yaranmasına səbəb olur.

$$\overline{\mu_j} = \overline{\mu_j^*} + RT \ln C_j + z_j F \Psi,$$

burada: $\overline{\mu_j^*}$ – ionun standart şəraitdəki elektrokimyəvi potensialı, $\ln C_j$, j – ionun qatılığının natural loqarifması, z-ionun valentliyi, F-Faradey ədədi, ψ- həmin ionun olduğu sistemin elektrik potensialıdır (bu kəmiyyət ionun özünün deyil, onun olduğu sistemin ümumiyyətlə, elektrolitik tərkibini göstərir). Beləliklə də, ionların membrandan keçməsinin hərəkətverici qüvvəsi onların elektrokimyəvi potensiallar fərqidir ($d\mu_j/dx$). Bu fərqi yuxarıdakı ifadəni diferensiallamaqla almaq olar:

$$-\frac{d\overline{\mu}j}{dx} = -\frac{RT}{C_j} \cdot \frac{dC_j}{dx} - Z_j F \frac{d\Psi}{dx}$$

Hüceyrəyə daxil olan ionlar sitoplazmada sərbəst və birləşmiş halda olur (makromolekulların, əsasən zülalların yüklü qrupları ilə birləşir). Digər tərəfdən, sitoplazmadakı çoxlu miqdarda orqanoidlər və qabarcıqların tərkibindəki bəzi ionların qatılığı, hətta sitoplazmadakından da çox olur. Odur ki, sitoplazmada və vakuoldakı ionlar nə qədər çox birləşmiş hala keçirsə, həmin ionların aktivliyi bir o qədər azalır.

İonların aktivliyini aşağıdakı ifadə ilə təyin etmək olar:

$$a_i = C_i f_i$$

burada: a_i – ionun aktivliyi, mol/l, C_i – ionun molyar qatılığı, f_i – aktivlik əmsalıdır. Aktivlik əmsalını isə Debay-Hükkel düsturu ilə hesablayırlar.

$$\lg f_i = \frac{0{,}509 Z_i^2 \sqrt{\mu}}{1+\sqrt{\mu}}$$

burada: μ – duz məhlullarının ion qüvvəsi, z_i – ionun yüküdür. Məhlulların ion qüvvəsi aşağıdakı kimi təyin edilir:

$$\mu = \frac{1}{2}\sum C_i Z_i^2$$

İonların membrandan aktiv və ya passiv şəkildə keçməsi haqda mühakimə yürüdərkən ən əlverişli fiziki-kimyəvi meyarlardan biri Ussinq-Teorell tənliyidir (buna bəzən axınların nisbəti tənliyi də deyirlər):

$$\frac{\varphi_i^{in}}{\varphi_i^{out}} = \frac{C_i^{out}}{C_i^{in}} \exp\left(z_i \frac{FE}{RT}\right),$$

burada: φ_i^{in} və φ_i^{out} – membrandan keçən (hüceyrəyə və hüceyrədən xaricə) ion axınları, E – təcrübədə tapılan elektrik potensiallar fərqi, F – Faradey ədədi, C_i^{in} və C_i^{out} daxilə və hüceyrə xaricinə doğru çıxan ionların qatılığıdır. Əgər təcrübədə Ussinq-Teorell tənliyi ödənilirsə, deməli, bu prosesdə ionların aktiv şəkildə membrandan daşınmasına şübhə qalmır. Bu məqsədlə tədqiqat işlərində daha çox radioaktiv izotoplardan istifadə olunur.

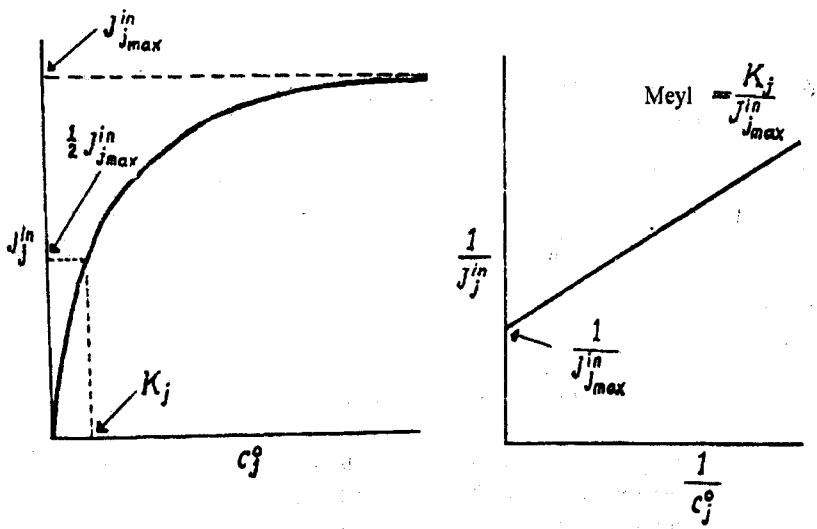
Membranın xarici və daxili tərəfləri arasında ionların assimmetrik (qeyri-simmetrik) şəkildə paylanması, onların plazmalemmadan aktiv yolla daşınması və mənfi yüklü zülalların sintezi ilə əlaqədardır. Bununla yanaşı, membranın xassəsi hüceyrə metabolizmindən ya bilavasitə – ion nasoslarının işləməsi ilə, ya da dolayısı ilə fosfolipidlərin sintezinin tənzim olunması və membranın qurulması prosesi ilə əlaqədar olur. Burada nasos termini sözün geniş mənasında işlənir, bu ad altında heç də klapanları və s. detalları olan mexaniki nasosa bənzər sistem nəzərdə tutulmur. Hüceyrədəki mexanizmlər, ancaq iş prinsiplərinə görə nasosu xatırladır, yəni onlar da ionları elektrokimyəvi qradiyentin əksinə hərəkət etdirə bilər. Elektrogen nasoslar, elektroneytrallardan fərqli olaraq «işsiz» vəziyyətdə ionları daşımır. Odur ki, belə nasosların fəaliyyəti zamanı hüceyrədə mənfi və

ya müsbət yüklər toplanır. Mənfi və müsbət yüklərin qeyri-tarazlıq halı, nasosun «işsiz» vəziyyətində də saxlanılır.

Bitki hüceyrələri tərəfindən ionların udulması kinetikasına görə fermentativ reaksiyalara oxşayır (şəkil 47). Prosesi bütövlükdə aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$J_i^{in} = \frac{C_i^0 J_i^{in}\,\max}{K_i + C_i^0}$$

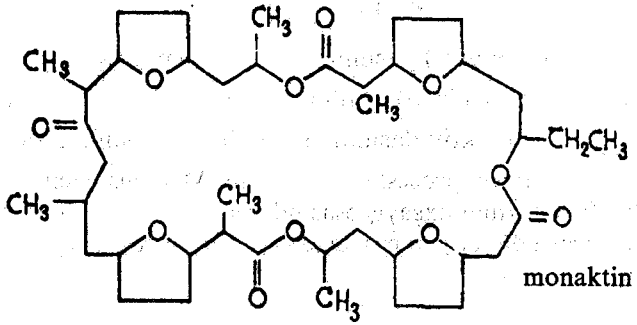
burada: $J_i^{in}\,\max$ – maddənin (i) daşınmasının maksimum sürəti: k_i – membrandan keçən maddənin (i) qatılıq vahidləri ilə ifadə edilən sabiti; J_i^{in}, i – maddəsinin aktiv daşınma sürətidir. Bu tənlik xarici görkəminə görə fermentativ proseslərə aid olan Mixaelis-Menten tənliyinə oxşardır. Belə formal oxşayış əsasında daşınan ionla, membrandakı daşıyıcı arasında baş verən əlaqənin xarakteri müəyyən dərəcədə aydınlaşdırıla bilər.



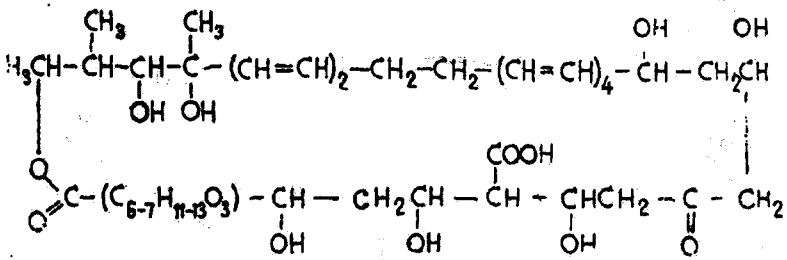
Şəkil 47. Bitkilər tərəfindən ionların udulmasının kinetik əyrisi: A-ilk əyri adi halda; B-əyri Laynuiver – Berk koordinatında.

İonların membrandan keçməsinə bir sıra maddələr: ayırıcılar, antibiotiklər və s. təsir edir. Antibiotiklərdən valinomitsin və monaktin, hətta lap aşağı qatılıqlarda belə (10^{-11}-10^{-6}M), membranın keçiri-

ciliyini xeyli artırır. Hazırkı fikirlərə görə, antibiotik daşınan ionla kompleks əmələ gətirir və daşınmanın sürəti, həmin kompleksin vahid zaman ərzində membrandan keçməsi ilə müəyyən olunur. Antibiotiklərdən nistatin isə membranda məsamələr (0,4 nm) əmələ gətirdiyindən, membran bir sıra maddələri: sidik cövhərini, qliserini özündən asanlıqla buraxır. Antibiotiklərdən monaktin və nistatinin quruluş düsturu aşağıda göstərilmişdir.



monaktin

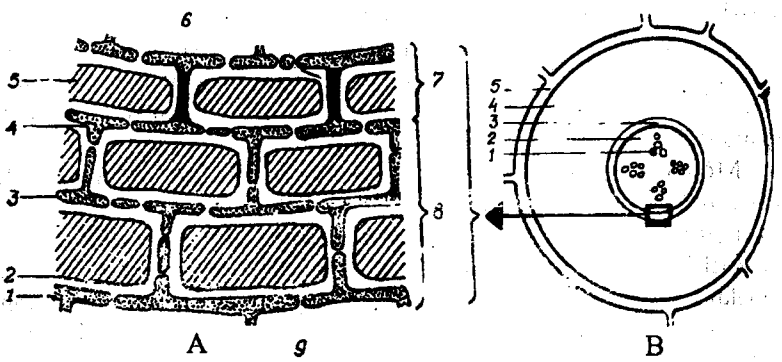


nistatin

İonların toxumalarda hərəkəti

Maddələrin yaxın məsafələrə daşınması ixtisaslaşmamış toxumaların hüceyrələri tərəfindən üç yolla həyata keçirilir: 1) bütün hüceyrələrin protoplazmalarının birləşməsi – simplastlar; 2) hüceyrələrin qılafları və hüceyrəaralarının birlikdə əmələ gətirdiyi apoplastlar; 3) hüceyrələrin diskret vakuol sistemləri. Bu üç sistemdə simplast – mineral və üzvi maddələrin, apoplast – su və qeyri-üzvi ionların, vakuollar sistemi isə ancaq suyun daşınmasında iştirak edir. İonların yaxın məsafələrə daşınmasında həm simplast, həm də apoplastdan isti-

fadə edildiyindən torpaq məhlulu və ksilema arasında hüceyrə qılafı vasitəsilə ionlar üçün birbaşa əlaqə yarana bilər. Lakin belə əlaqənin əmələ gəlməsinə endodermadakı Kaspari kəmərləri imkan vermir (şəkil 48). Bu maneə ionları, simplastdan keçməyə, beləliklə də, plazmalemmadakı diffuziya səddini dəf etməyə vadar edir. İonların bu yolla hərəkəti enerji tələb edir və suyun hərəkətindən asılı olmur. Digər tərəfdən, Kaspari kəmərləri maddələrin ötürücü borulardan yenidən torpaq məhluluna doğru əks diffuziyasına da mane olur ki, bu da bir sıra hallarda, xüsusilə toxumalarda maddələrin qatılığı torpaq məhlulundakından çox olduqda (kök təzyiqi yarandığı hallarda) bitkilərdə qida maddələrinin itkisinin qarşısını alır. Beləliklə də, kökdəki sərbəst zona endodermaya qədər gəlib çatır. Bu zonada da ionların hərəkəti diffuziya ilə (qeyri-metabolik udulma) əlaqədardır. Kökun qabıq hüceyrələri plazmalemmadakı daşıyıcılar sistemi vasitəsilə ionları apoplastdan simplasta (metabolik udulma) keçirə bilər. İonların bu cür aktiv daşınması vakuollar sistemində mümkün deyildir.



Şəkil 48. A. fasiləsiz simplast və apoplastı nümayiş etdirmək üçün kökün eninə kəsiyinin sxemi: 1-plazmolemma; 2-tonoplast; 3-apoplast; 4-simplast; 5-vakuol; 6-Kaspari kəməri; 7-endoderma; 8-qabıq; 9-plazmodesma. B-Həmin kökün en kəsiyində endoderma elementlərinin yerləşməsi; 1-borular və traxeidlər; 2-mərkəzi silindr; 3-endoderma; 4-qabıq; 5-sorucu tellərlə birlikdə epidermis.

Simplastik daşınma borulara qədər gəlib çıxır və çox güman ki, simplastik transpirasiya cərəyanı tərəfindən həm də gücləndirilir. Ötürücü borularla bilavasitə təmasda olan hüceyrələrin plazmalem-

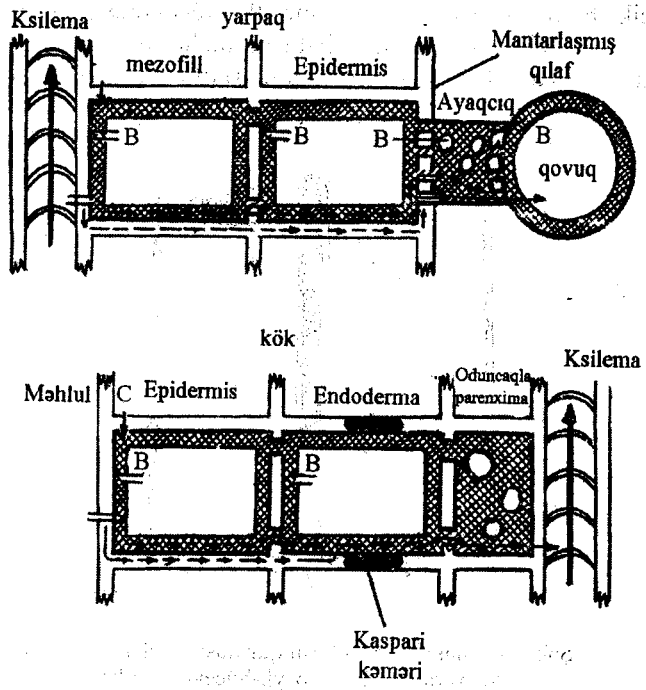
malarının ionlar üçün yüksək keçiriciliyini nəzərə alaraq, çox hallarda ionların həmin hüceyrələrdən borulara keçməsini passiv proses kimi qəbul edirlər. Digər təsəvvürlərə görə, ionların toxumalarla daşınmasının məhz bu mərhələsi enerji sərf olunmasını tələb edir, amma onların kökün qabığından keçməsi isə ancaq passiv yolla baş verir.

Ksilema daxilindəki şirə, əsasən qeyri-üzvi maddələrdən ibarətdir. Onun tərkəbində olan üzvi komponentlər bitkinin növündən və xarici mühitdəki məhlulun ion tərkibindən asılı olaraq dəyişilə bilər. Kationları anionlarına nisbətən asan udulan (məsələn, K_2SO_4) duz məhluluna kökləri keçirdikdə, bu zaman udulan kationların miqdarı anionların miqdarından çox olur. Odur ki, bitki orqanizmi ionlar arasındakı bu cür qeyri-müvazinətliyi üzvi turşuların, xüsusilə, suksinat (kəhrəba), malat (alma), sitrat (limon), aspartat, qlütamat, lizin və serinin anionları vasitəsilə aradan qaldırır.

Ksilema borularının divarlarında mənfi yükə malik çoxlu sahələr vardır ki, bunlar da daşınan ikivalentli kationları selektiv olaraq (seçməklə) özlərinə birləşdirir. Həmin sahələrin ionları birləşdirməsi və özlərindən itirməsi sayəsində ksilema şirəsi ilə şirənin keçdiyi divar arasında bir növ ion mubadiləsi meydana çıxır. Müəyyən edilmişdir ki, ksilema şirəsində olan kalsium, əgər bitkiyə xelat və ya hər hansı başqa bir kompleks halında daxil olubsa, onda daha böyük sürətlə daşına bilir.

Mövcud məlumatlara görə, ksilemaya daxil olan ionların bir hissəsi gövdəyə və yarpaqlara gedib çatmır. Bu ionların bir hissəsi ksilema şirəsindən enerji sərf edilməklə yenidən xaric olunur. Yarpağın mezofil hüceyrələrinə ionların fasiləsiz şəkildə daşınması, böyümədə olan yarpağı qeyri-üzvi duzlarla, azotlu birləşmələrlə və s. təmin edir. Nəzərə alınsa ki, gün ərzində transpirasiya vasitəsilə buxarlandırılan suyun həcmi yarpaq hüceyrələrinin həcmindən 5-10 dəfə çoxdur, onda asanlıqla təsəvvür etmək olar ki, yarpaqda izafi miqdarda toplanmış duzları aradan qaldıran xüsusi mexanizmlər olmalıdır. Əks halda, çoxlu miqdarda toplanmış duz yarpaq hüceyrələrində osmotik təzyiqi təhlükəli həddə qədər artıra bilər. Yarpaqlardakı xüsusi mexanizmləri üç qrupa bölmək olar: 1) məhluldakı duzlar müəyyən yolla çökdürülür; 2) duzun yarpaqdan xaric olunması sürətilə onun yarpağa daxil olma sürəti bərabərdir; 3) duz, yüksək osmotik təzyiqə davam gətirən xüsusi hüceyrələrdə toplanır (bunlara duz vəziləri deyilir).

Duzsuz torpaqlarda bitən otvari bitkilərin əksəriyyəti 1-ci və 2-ci mexanizmdən, duzlu torpaqlarda bitən bitkilər isə həm də 3-cü mexanizmdən də istifadə edir (şəkil 49). Təxminən bütün elementlər və ya ionlar (Ca^{2+} və B^{+} müstəsna olmaqla) yarpaqlardan bitkinin digər orqanlarına daşına bilir. Elementlərin yarpaqdan daşınması, onların floemaya keçmək və onda hərəkət etmək qabiliyyətindən asılıdır və ümumi xarakterinə görə fotosintez məhsullarının paylanması prosesini xatırladır.

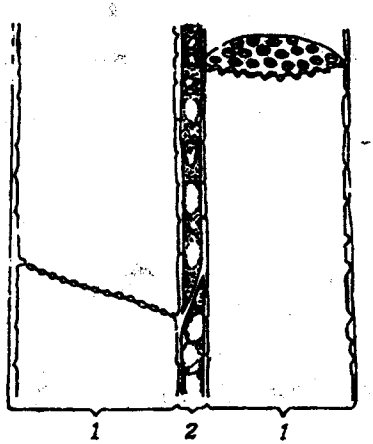


Şəkil 49. Atriplex yarpaqlarındakı duz vəzilərinin quruluşunun kökün quruluşu ilə müqayisəsi.

ÜZVİ MADDƏLƏRİN BİTKİ ORQANİZMİNDƏ HƏRƏKƏTİ

Assimilyatların uzaq məsafələrə hərəkəti ələkvarı borular vasitəsilə həyata keçirilir. Ələkvari borular ayrı-ayrı buğumlardan, bunlar isə hüceyrələrdən təşkil olunur. Buğumların arasında eninə yerləşən ələkvarı lövhələr vardir (şəkil 50). Ələkvarı lövhələrdə çoxlu məsamələr (plazmodesmalar) olur ki, onlardan da protoplazmatik vətərlər keçir.

Fəaliyyətdə olan buğumların ələkvarı lövlələrini təşkil edən hüceyrələrdə nüvə dağılır. Plastidlər inkişaf etmir, mitoxondrilər isə həm kiçik, həm də az miqdarda olur. Bu hüceyrələrdə tonoplastlar olmur, vakuol və protoplazma bir-birilə məhdudlaşmır, hüceyrənin mərkəzində vakuolabənzər boşluq (lumen) olur və o protoplazma ilə dolur.



Şəkil 50. Ələkvarı boruların quruluşu: 1-ələkvarı boru; 2-ələkvarı lövhə ilə peyk-hüceyrə birlikdə.

Ələkvarı boruların daxili səthi yaxşı inkişaf etmişdir ki, bu da görünür onun nəqliyyat funksiyası ilə əlaqədardır.

Ələkvarı borularda hər bir buğumla yanaşı, sitoplazma ilə zəngin, metabolik cəhətdən çox fəal olan peyk-hüceyrələr vardır. Bu hüceyrələr buğumlarla birlikdə eyni meristematik hüceyrələrdən əmələ gəlir. Peyk-hüceyrələr ələkvarı boruların buğumları ilə çoxlu miqdarda plazmodesmalarla birləşir və görünür, onlar ələkvari borula-

rın itirmiş olduqları funksiyaların bir hissəsini yerinə yetirir (fermentlərin sintezi, ATP-in əmələ gəlməsi və s). Maraqlıdır ki, çılpaqtoxumlu bitkilərdə peyk-hüceyrələr olmur, onların funksiyasını mənşə etibarilə başqa olan və «zülallı hüceyrələr» adlandırılan hüceyrələr yerinə yetirir. Ələkvarı boruların daxilindəki şirəni almaq üçün mənənələrdən (cücülərdən) istifadə edilir (şəkil 51). Həmin cücü öz xortumunu ələkvarı boruların buğumlarına keçirdikdən sonra onun xortumu kəsilir, özü isə atılır. Buğumda qalmış xortumdan daşınan şirə çıxmağa başlayır. Bu şirə 10-25%-li məhlul olub, onun qatılığı gündüz axşama nisbətən çox olur (bu görünür, gündüz saatlarında assimilyatların daşınmasının güclənməsi ilə əlaqədardır). Şirənin kimyəvi təhlili göstərir ki, onda həll olmuş maddələrin təxminən 90%-ni karbohidratlar, ilk növbədə, saxaroza, az miqdarda rafinoza, staxioza və verbaksoza (saxaroza+1, 2 və ya 3 qalaktoza qalığı), bəzən isə mannit və sorbit (saxaro-spirtlər) təşkil edir. Bundan başqa, şirədə müxtəlif amin turşuları, nukleotidlər, üzvi turşular, hormonlar, ATP və digər maddələr də rast gəlinir.



Şəkil 51. Ələkvarı borulardan şirənin mənənə vasitəsilə alınması.

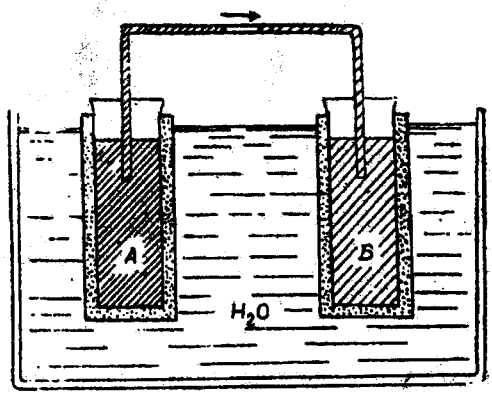
Assmilyatların bitki toxumalarında hərəkəti üçün müəyyən miqdarda enerji tələb olunur, başqa sözlə, bu proses metabolik xarakter daşıyır. Bir sıra ingibitor və ayırıcılar, aşağı temperatur, oksigensiz şərait və s. assimilyatların daşınması prosesini ləngidir.

Assimilyatlar (qlükoza, aminturşuları) əmələ gəldikləri yerdən simplastik yol ilə peyk-hüceyrəyə və ələkvari borunu əhatə edən parenxim hüceyrələrə gəlib çatır. Fosfataza ilə zəngin olan bu hüceyrələrdə əvvəlcə qlükoza saxarozaya çevrilir və sonradan ələkvari borularla fəal surətdə digər yerlərə daşınır. Sərf olunan və ya ehtiyat halında toplanan yerə çatmazdan əvvəl, asimmilyatlar ələkvarı borulardan fəal mexanizmlərin köməyilə çıxaraq, simplastik yol ilə ayrı-ayrı hüceyrələrə keçir. Ələkvarı borulardakı daşıyıcı mexanizmlər, assimilyatların əmələ gəldiyi yer ilə, onların borulardan çıxdıqları yerlər arasında yüksək osmotik təzyiqin meydana çıxmasına imkan verir. Bu nöqtələr arasında assimilyatlar 50-100 sm/s sürətlə daşınır ki, bu da diffuziyanın sürətindən bir neçə min dəfə çoxdur.

Assimilyatların borularla daşınma mexanizminə dair bir sıra nəzəriyyə və hipotezlər vardır. Bunlardan: təzyiq ilə axın nəzəriyyəsini, məhlulun axmasına əsaslanan hipotezi və nəhayət, hərəkətsiz həlledicinin olmasına əsaslanan hipotezi göstərmək olar.

Təzyiq ilə axın nəzəriyyəsinə görə, assimilyatların əmələ gəldikləri yerdə yüksək osmotik təzyiq suyun sürətlə udulmasına səbəb olur ki, bu da hidrostatik təzyiqin artmasına imkan verir.

Lakin assimilyatların ələkvarı borulardan çıxdıqları yerlərdə osmotik təzyiq, suyun udulması sürəti, həmçinin də, hidrostatik təzyiq xeyli aşağı düşür. İki sahə arasında meydana çıxan təzyiq fərqi ələkvarı borulardakı məhlulun axınına səbəb olur (şəkil 52).

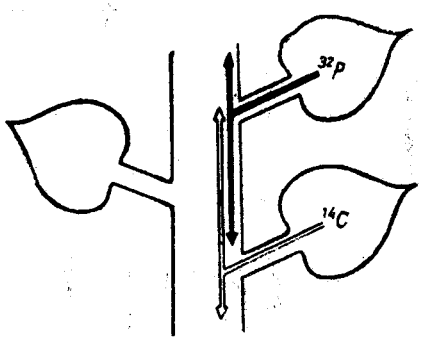


Şəkil 52. Təzyiq ilə axının sxemi. A-qatı məhlul; B-duru məhlul; Məhlulun A→B istiqamətində axını assimilyatların çıxmasını xatırladır. Cu $(OH)_2$ və $CaSO_4$ çöküntü verdiklərindən məhlul axını davam edir.

Təzyiq ilə axının əmələ gəlməsi üçün üç şərt tələb olunur: 1) ələkvarı borularda qatılıq qradiyentinin olması, 2) ələkvarı boruların daxilindəki şirə ilə, ətraf hüceyrələr arasında yarımkeçirici membranın möcudluğu, 3) ələkvarı boruların keçiricilik qabiliyyəti. Bu şərtlərdən 1-ci və 2-ci təcrübi yolla sübut edilmişdir. 3-cü isə hələlik mübahisəlidir. Buna baxmayraq, assimilyatların daşınmasını həyata keçirən mexanizmlərdən ən çox ehtimal olunanı təzyiq ilə axın nəzəriyyəsinə əsaslanır. Digər nəzəriyyə və hipotezlər kifayət qədər inandırıcı deyildir.

BİTKİLƏRDƏ ENƏN VƏ QALXAN AXINLAR

Təcrübi yolla müəyyən edilmişdir ki, bitkilərdə maddələr birbirilərinə əks istiqamətdə hərəkət edə bilir (şəkil 53). Bu onunla izah edilir ki, müxtəlif maddələr, ötürücü toxumaların müxtəlif ələkvarı boruları vasitəsilə daşınır. Ələkvarı boruların eyni buğumunda iki maddənin qarşı-qarşıya hərəkəti hələlik qəti sübut edilməmişdir. Lakin güman etmək olar ki, ələkvarı boruların qonşu buğumları arasında eninə yerləşən körpücüklər vardır. Bu körpücüklərin sayəsində maddələr aşağı və yuxarı istiqamətlərdə hərəkət edir.



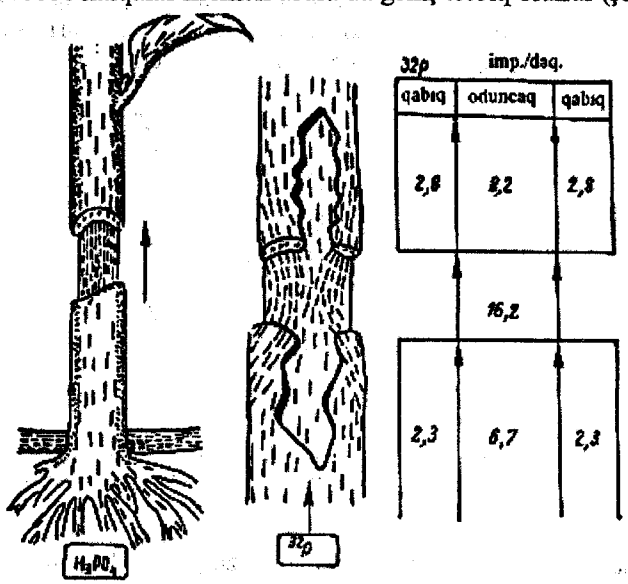
Şəkil 53. Təcrübi şəraitdə floemada iki müxtəlif maddənin qarşı-qarşıya hərəkəti. Yuxarı yarpağa $KH_2{}^{32}PO_4$ aşağıdakına isə ^{14}C saxaroza verilmişdir.

Maddələrin həm ələkvarı borularla uzaq, həm də simplastik yolla yaxın məsafələrə daşınması, adətən, qatılıq qradiyenti üzrə baş verir. Onlar metabolik çevrilmələrə məruz qaldıqları yerlərə doğru sürətlə daşınır. Belə yerlər və ya «cazibə mərkəzləri» bir sıra maddələrin, xüsusilə kinetin kimi fitohormonların təsiri ilə də yarana bilər.

Ehtiyat maddələrin toplandığı orqanlar, inkişafda olan meyvə və toxumlar, karbohidratlar və azotlu maddələrin yarpaqlardan daşınmasında cazibə mərkəzi rolunu oynaya bilir. Digər tərəfdən, cazibə mərkəzi kimi bitkilərdə böyümə nöqtələri – meristemlər də qida maddələrini ehtiyat orqanlarından özlərinə doğru çəkir. Bu xüsusiyyət cavan yarpaqlarda da müşahidə edilir. Buna görə də, cavan yarpaqlarda karbohidrat və zülalın ümumi miqdarında əmələ gələn kəsr yaşlı yarpaqların, kök və gövdənin hesabına ödənilir.

Çoxillik bitkilərdə yaşlı yarpaqlar tökülməzdən əvvəl onlarda birdənbirə sitoplazmatik zülalların parçalanması və alınan məhsulların floema ilə axını baş verir. Beləliklə də, bitki üçün qiymətli olan azotun itkisinin qarşısı alınır. Floema vasitəsilə yarpaqlardan nəinki üzvi, həm də qeyri-üzvi maddələr də bitkinin müxtəlif sahələrinə ötürülə bilər. Mineral maddələrə gəldikdə, onlar kök tərəfindən mənimsənildikdən sonra həm ksilema, həm də floema ilə daşına bilir. Aşağı və yuxarı axınlar arasında nisbət bir çox şərtlərdən asılı olaraq dəyişilə bilər.

Maddələrin bitkilərdə daşınmasının öyrənilməsində izotop üsulu ilə yanaşı gövdədə halqalar kəsmək üsulu da geniş tətbiq olunur (şəkil 54).



Şəkil 54 Fosforun (^{32}P) qabıq və oduncaqla hərəkət sxemi.

Hər bir canlı hüceyrədə rast gəlinən mühüm ilkin üzvi birləşmələrlə (karbohidratlar, zülallar, lipidlər, nuklein turşuları) yanaşı, həm də metabolik proseslərin gedişində «ikinci mənşəli maddələr» adlandırılan birləşmələr də əmələ gəlir (məsələn, alkaloidlər). Bu maddələr hüceyrədə nə enerji mənbəyi, nə də ehtiyat maddələr kimi istifadə olunmur. Buna baxmayaraq onları ilkin maddələrdən tamamilə ayırmaq heç də həmişə mümkün olmur. Bitkilərdə minlərlə ikinci mənşəli maddələr olduğu halda, heyvanlarda belə maddələrə az rast gəlinir. İkinci mənşəli maddələrin sintezində başlanğıc kimi mübadilə proseslərinin aralıq məhsullarından, məsələn, monosaxaridlərdən, amin turşularından və asetil-KoA-dan istifadə edilir. İkinci mənşəli maddələrin mübadilə reaksiyaları ferment və genlər vasitəsilə tənzim olunur.

İkinci mənşəli maddələrin əksəriyyəti sintez olunduqları hüceyrələrdə toplanır, bəziləri isə məsələn, nikotin tütünün kök sistemindən əsas və yan zoğlara daşınır. İkinci mənşəli maddələrin bəziləri əmələ gəldikdən sonra, ya metabolik proseslərdən çıxır (liqnin), ya da tezliklə fermentativ yolla parçalanır (xlorogen turşusu).

Bitkilərdə ikinci mənşəli maddələrin bir çoxu fizioloji və ya ekoloji funksiyalar daşıyır, məsələn, liqnin bitkilərə möhkəmlik verir (qılafın odunlaşması), ətirli (terpenoidlərin çoxu) və rəngləyici maddələr (antosianlar və s.) tozlamanı aparan cücüləri cəlb etməkdə, müxtəlif zəhərli maddələr (steroid alkaloidlərdən olan demissin) bitkini zərərvericilərdən qorumaqda mühüm rol oynayır.

VII FƏSİL

BİTKİLƏRİN BÖYÜMƏSİ, İNKİŞAFI VƏ HƏRƏKƏTLƏRİ

Hər bir orqanizm fasiləsiz olaraq kəmiyyət və keyfiyyət dəyişikliklərinə məruz qalır.

Bütün elm sahələrində böyümə termini həmişə hansısa prosesin, hadisənin, göstəricinin artması, yüksəlməsi kimi izah olunur. Biologiyada, böyümə adı altında «canlı sistemlərin və onların hissələrinin quruluş və həcmcə dönməyən artımı» başa düşülür. Böyümənin bu tərifindən göründüyü kimi, onun yalnız inteqral və miqdari keyfiyyəti nəzərə alınır. Burada orqanizmin quruluş elementlərinin əmələgəlmə sürəti və istiqaməti, bu proseslərin əsasını təşkil edən mürəkkəb mübadilə reaksiyalarının xarakteri öz əksini tapmamışdır. Bəzi dərslik və dərs vəsaitlərində böyümə, orqanizmin ölçülərinin və çəkisinin artması kimi göstərilir. Lakin bir sıra hallarda orqanizmin və ya hüceyrələrin ölçülərinin artması onların çəkilərinin azalması ilə bir vaxta düşür, yaxud da orqanizmdə quruluş elementlərinin əmələ gəlməsi, çəkinin və həcmin sabit qalması şəraitində meydana çıxır. Bütün bunlar, ümumqəbulolunmuş böyümə anlayışına tənqidi yanaşmağa əsas verir.

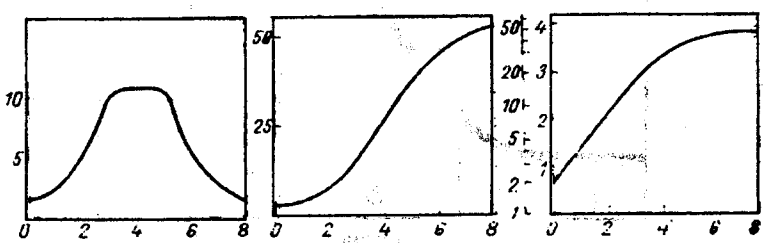
XX əsrin əvvəllərində İost (1903) göstərirdi ki, orqanizmin ölçülərinin hər hansı artımı hələ böyümə deyil. O, qeyd edirdi ki, böyümə zamanı xarici mühitdəki, qeyri-üzvi birləşmələr canlı vəziyyətə keçir. Bir qədər sonra İ.M.Şmalhauzen (1935) canlı orqanizmlərin böyüməsinə belə tərif vermişdir: «canlı varlıqların böyüməsi, orqanizmin fəal hissəciklərinin kütləcə artımından ibarətdir. Bu zaman, orqanizmdə sərbəst enerjinin miqdarı yüksəlir». E.S.Bonder və bir sıra alimlər, o cümlədən, İ.M.Şmalhauzen böyümə adı altında, canlı protoplazmanın kütləsinin artmasını nəzərdə tuturdular. Bu sahədə uzun illər tədqiqat işləri aparan N.Q.Xolodnı Şmalhauzenin böyüməyə verdiyi tərifi, bu prosesin mahiyyətini əks etdirməyən tərif kimi inkar edirdi. Nəhayət D.A.Sabinin böyümə prosesinə aşağıdakı tərifi verdi: «böyümə, orqanizmin quruluş elementlərinin yenidən əmələgəlmə prosesidir». Lakin bu tərif də yuxarıdakılardan əsaslı şəkildə fərqlənmir. Ona görə ki, orqanizmdə əmələgəlmə ilə yanaşı həm də quruluş elementlərinin dağılması prosesi də gedir. Bu proseslər arasında nisbətin subhüceyrə və molekulyar səviyyələrdə miqdarı cəhətdən nəzərə alınması çox çətin-

dir. Beləliklə də, böyüməyə verilən tərifl ərin çoxluğu və müxtəlifliyi bu hadisənin özünün çoxcəhətli mahiyyəti ilə əlaqədardır. Ümumiyyətlə, böyümə bir-birilə qarşılıqlı əlaqədə olan fizioloji proseslərin məcmuu sayəsində yaranan inteqral funksiyadır.

BÖYÜMƏNİN ƏSAS QANUNAUYĞUNLUQLARI

Bitkilər heyvanlardan fərqli olaraq bütün həyatı boyu böyümə qabiliyyətini saxlayır. Böyümənin meyarı kimi, bitkilərin, yaxud onların orqanlarının ölçülərinin, yaş və quru çəkilərinin artması, orqanların sayca çoxalması, hüceyrələrin miqdarının, həcminin zülalların və ya DNT-nin miqdarının artmasından istifadə olunur. Ayrı-ayrılıqda bu göstəricilərdən heç biri bitkilərdə böyümənin varlığını tam əks etdirə bilməz.

Bitkinin orqanlarından hər hansının, yaxud ayrıca bir hüceyrənin böyümə prosesini izlədikdə «böyümənin böyük dövrə» malik olduğunu aşkar etmək olar (şəkil 55). Bu təsəvvürün çox böyük ümumbioloji əhəmiyyəti vardır. Belə təsəvvürə görə, orqanizmin ayrıca orqan, yaxud onun sahəsinin böyüməsi əvvəlcə yavaş, sonradan isə sürətlə gedərək maksimum qiymətə çatır, bundan sonra tədricən yavaşıyır. Böyümənin sürəti maksimum qiymətdə bir müddət sabit şəkildə qalır. Beləliklə də, orqanizmin, yaxud ayrıca hüceyrənin uzunluğunun, həcminin, çəkisinin və s. artımı S-şəkilli əyri ilə xarakterizə olunur. Lakin qeyri-məhdud böyüməyə malik olan orqanlarda (zoğların və kökun ucları) böyümənin sürəti uzun müddət sabit qalır. Onlarda artım düz xətt üzrə gedir. Buna böyümənin «xətti gedişi» deyilir. Bu orqanlarda da hər bir hüceyrənin böyüməsi yuxarıdakı kimi S-şəkilli və ya siqmoidal xarkter daşıyır. Buna görə də bir sıra alimlər böyümə prosesini riyazi düsturlarla ifadə etməyə çalışmışlar.



Şəkil 55. Böyümənin, eksponensial (loqarifmik) başlanğıc faza ilə birlikdə S-varı gedişinin üç üsulla verilmiş əyrisi: absziss oxu-zaman; ordinat oxu-böyümənin sürəti.

Böyümənin siqmoidal gedişində əyrinin yüksələn hissəsi eksponensial asılılığa tabe olur (şəkil 56) və aşağıdakı düsturla ifadə olunur:

$$G = G_0 f^t,$$

burada: G_0 – ölçmənin əvvəlindəki qiymət; t – ölçmənin başlandığı vaxt; G-t-zamanı ərzində ölçülən kəmiyyətin qiyməti; f-sabitdir. Buna böyümənin eksponensial və ya loqarifmik gedişi deyilir. Eksponensial böyümə funksiyasını loqarifmalamaqla aşağıdakı kimi yazmar olar:

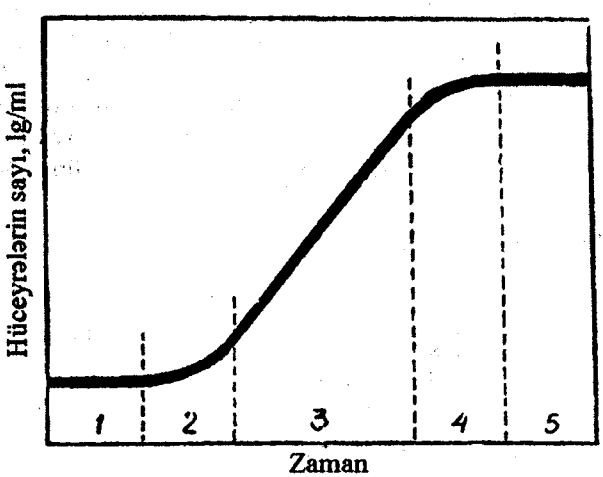
$$G = G_0 f^t = G_0 e^{kt},$$

burada: k-başqa sabitdir.

$$k = ln\, f \text{ və ya } f = e^k,$$
$$ln\, G = ln\, G_0 + kt.$$

Bu funksiya düz xətlə ifadə olunur. Böyümənin eksponensial (loqarifmik) xarakterini birhüceyrəli orqanizmlərdə (bakteriyalar, yosunlar) hüceyrələrin miqdarının artması zamanı daha aydın şəkildə görmək mümkündür.

2 hüceyrələrin bölünməsi, 4 hüceyrələrin bölünməsi, 8 hüceyrələrin bölünməsi 16 və s.



Şəkil 56. Birhüceyrəli orqanizm kulturasında böyümənin loqarifmik xarakteri. 1-laq-faza (başlanğıc faza); 2-böyümənin sürətlənmə fazası, 3-loqarifmik faza, 4-böyümənin zəifləmə fazası, 5-stasionar faza.

Çoxhüceyrəli orqanizmlər üçün bu cür izahat özünü doğrultmur, çünki onlarda heç də hüceyrələrin hamısı bölünmə qabiliyyətini saxlamır.

Eksponensial böyümədə ($G=G_0e^{kt}$), böyümənin mütləq sürəti (dG/dt), G kəmiyyətilə düz mütənasibdir, yəni

$$dG/dt = KG$$

başqa sözlə, böyümənin nisbi sürəti sabitdir.

$$\frac{dG/dt}{G} = K$$

Əgər $G=G_0e^{kt}$ düsturunu diferensiallasaq, onda

$$\frac{dG}{dt} = G^0 \cdot K \cdot e^{kt}$$ alarıq.

Düsturdakı G_0 kəmiyyətini G/e^{kt} ilə əvəz etdikdə,

$$\frac{dG}{dt} = \frac{G \cdot K \cdot e^{kt}}{e^{kt}} = G \cdot K$$ alınar.

burada: k – böyümənin nisbi sürət sabitidir.

Eksponensial böyümə funksiyalarının ümumqəbulolunmuş izahatı yoxdur. Bu funksiyalar yalnız təcrübələrdə bəzən böyüməni təhlil etdikdə istifadə oluna bilir. Bütöv bitkinin, onun orqan, toxuma və hüceyrələrinin böyüməsinin S-şəkilli universal xarakteri, bitkilərin böyüməsində müəyyən ritmikliyin olmasını sübut edir.

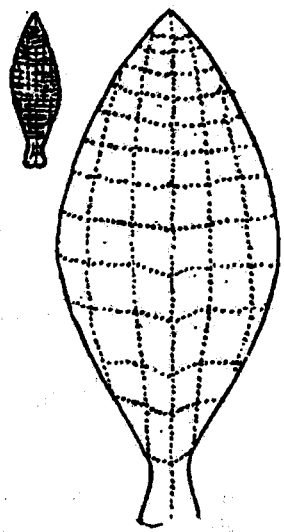
BÖYÜMƏNİN TİPLƏRİ

Bitkilərin müxtəlif orqanları böyümənin tipinə görə bir-birindən fərqlənir. Bu xüsusiyyət orqanda böyümə konusunun yerləşmə xarakterindən də çox asılıdır, məsələn, gövdə və köklərdə böyümə konusu terminal (son) vəziyyətdədir. Buna görə də gövdə və köklər özlərinin üc tərəflərində böyüyür. Bu cür böyümə «apikal böyümə» adlanır.

Eyni orqanın böyüməsi bitkilərin növ spesifikliyindən asılı ola-

raq dəyişilə bilər. Məsələn, taxıllarda gövdənin böyüməsi buğumlararası sahədə həyata keçir. Bu cür inkişafını başa çatdırmış toxumalar arasında fəal böyümə zonasının yerləşmə tipi «interkalyar» adını daşıyır.

Böyümənin «bazal» adlandırılan tipində böyümə zonası orqanın oturacaq hissəsində yerləşir. Böyümənin bu tipinə taxılların, otların və s. birləpəli bitkilərin yarpaqlarında rast gəlinir. Bir sıra ikiləpəli bitkilərin yarpaqlarında böyümənin başqa bir tipi müşahidə olunur (məsələn, tütündə). Bunlarda böyümə, yarpağın bütün sahələrində təxminən bərabər sürətlə baş verir (şəkil 57).



Şəkil 57. Tütün bitkisi yarpağının böyümə sxemi.

Böyümənin «radial» tipi ikinci meristem hüceyrələrinin fəaliyyəti nəticəsində eninə baş verir. Bu zaman kambi hüceyrələri tangental istiqamətdə bölünür və nəticədə onlar həmişə düzünə radial təbəqələr əmələ gətirir. Kambinin bölünməsi nəticəsində ksilema və floema borularının elementləri meydana çıxır, həm də əmələ gəlmiş ksilema elementləri miqdarca floema elementlərindən xeyli çox olur.

BÖYÜMƏNİN FAZALARI

Hələ XIX əsrdə Saks (1882) böyümənin üç fazasını göstərmişdir. Bunlar: embrional, uzanma və diferensiasiyadır. Embrional böyümə meristem sahədə gedir və özündə protoplazmanın artması və hüceyrələrin bölünməsini birləşdirir.

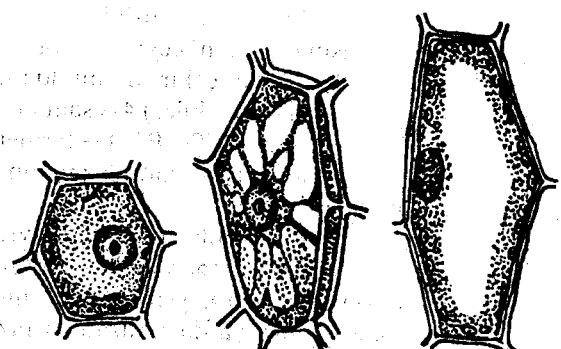
Protoplazmanın artması nəticəsində yenicə bölünmüş embrional hüceyrə, yetkin hüceyrənin ölçülərinə qədər böyüyür. Bu zaman bütün plazmatik quruluş (məsələn, proplastidlər, mitoxondrilər və s), subquruluşlar (məsələn, elementar membranlar) və maddələr (DNT, RNT, zülallar, lipidlər və s.) miqdarı cəhətdən iki dəfə artır, başqa sözlə, ana hüceyrədəki miqdarına çatır. Beləliklə də, protoplazmanın artması bizə yaxşı məlum olan proseslərdən ibarətdir: DNT-nin replikasiyası və DNT→ RNT → ferment (zülal) → məhsul, reaksiyalarının ardıcıllığı. Bu reaksiyalar, özlərində transkripsiya, translyasiya və digər fermentativ reaksiyaları da birləşdirir. Məhsul adı altında bütün plazmatik quruluş və maddələr başa düşülür.

Bitkilərdə böyümə konusunda bir hüceyrədəki protoplazmanın artması prosesi orta hesabla 15-20 saat çəkir. Bu müddətin ortasında (obyektdən asılı olaraq tez və ya gec ola bilər) 4-8 saat ərzində DNT-nin replikasiyası baş verdyi halda, DNT→RNT→ferment→məhsul şəklində ardıcıl gedən reaksiyalar isə protoplazmanın böyüdüyü bütün dövr ərzində həyata keçir.

Embrional hüceyrələr üçün protoplazma və hüceyrə nüvəsinin ölçülərinin müəyyən nisbətdə olması səciyyəvidir. Protoplazmanın böyüməsi qurtardıqdan sonra hüceyrə, yenidən bölünmə fazasına keçməklə ya embrional halda qalır, ya da o, uzanma fazasına keçir və beləliklə də, sabit toxumanın hüceyrəsinə çevrilir. Protoplazmanın böyüməsi, bununla yanaşı həm də RNT-nin sintezi, mitozun profazasında tamamilə dayanır. Bu zaman maddələr mübadiləsinin intensivliyi (tənəffüs və s). xeyli azalır. İki mitoz bölünmə arasındakı dövrdə (interfazada) induksiyaolunan fermentin-timidinkinazanın iştirakı ilə DNT-nin replikasiyası (ikiləşməsi) baş verir. Görünür, timidinkinaza üçün məsul olan gen müvəqqəti tənzim olunmaq xassəsinə malikdir. Həmin xüsusiyyət, DNT-polimerazaya da xasdır. Belə ki, DNT-polimerazanın da fəallaşması təxminən timidinkinaza ilə bir vaxta düşür. Əldə olan məlumatlara görə DNT-nin konformasiyasının özü də dövri şəkildə tənzim olunan prosesdir, başqa sözlə, DNT-nin molekulundakı ikiqat spiralda hidrogen rabitələri dövri olaraq qırılır və molekulun qismən denaturatlaşması baş verir.

Hüceyrələrin bölünməsi, hər şeydən əvvəl, hormonlarla xüsusilə, sitokinin, auksin və hibberellinlərlə əlaqədardır. Bundan başqa, hüceyrələrin bölünməsinə fizioloji saatlar da nəzarət edir (mitozun tezliyində sirkad ritmlər müşahidə olunur).

Məlumdur ki, böyümənin **ikinci fazası uzanmadır.** Uzanma ilə gedən böyümə, adi gözlə müşahidə oluna bilən böyümə prosesidir. Bu zaman əvvəlki ölçüləri 5-10 mkm olan hüceyrə öz ölçülərini 10-50 dəfə, bəzən daha da çox artıra bilir. Uzanma ilə gedən böyüməyə yaz fəslində tumurcuqların açılmasını göstərmək olar. Hüceyrənin uzanması zamanı həcmin artması, əsas etibarilə, vakuolların əmələ gəlməsi nəticəsində suyun udulması ilə əlaqədardır (şəkil 58). Uzanma ilə gedən böyümədə protoplazmanın artmasından fərqli olaraq, çox hallarda zülalların ümumi miqdarı artmır. Hüceyrə qılafının kütləcə xeyli artması (onun tərkibinə daxil olan maddələrin sintezi ilə əlaqədar olaraq), çox vaxt hüceyrənin bütün səthi üzrə bərabər şəkildə paylanır.



Şəkil 58. Bitki hüceyrəsində böyümənin ardıcıl fazaları.

Uzanma fazasına keçməzdən əvvəl, embrional halda olan hüceyrədə qılafın elementləri əmələ gəlməklə yanaşı, protoplazmanın artması tədricən zəifləyir. Bu müddətdə hüceyrə qılafının ilkin təbəqəsi artıq formalaşır, onda çoxlu hemisellüloz və protopektin, az miqdarda isə sellüloz mikrofibrilləri olur. Həmin dövrdə işıq mikroskopunda vakuollar hələlik görünmür.

Hüceyrənin uzanması, fitohormon olan auksinin hüceyrə qılafına təsir edərək onu daha da elastik vəziyyətə salmasından başlayır. Bu halda, qılafın protoplazmaya göstərdiyi təzyiq (W) azalır. Osmo-

tik təzyiqin tənliyinə əsasən, $S=\tau^*$—W olur. Beləliklə də, turqor təzyiqinin azalması hüceyrənin sorucu qüvvəsini (S) artırır və nəticədə su hüceyrəyə dolur. Hüceyrəyə dolmuş su, onu uzununa dartır və böyük mərkəzi vakuolu əmələ gətirir. Buradan aydın olur ki, uzanmaya səbəb olan ilk proses osmosdur. Uzanma zamanı hüceyrə qılafının güclü dartılmasına baxmayaraq, onun qalınlığı tərkibinə daxil olan maddələrin sintezi sayəsində təxminən dəyişilmir. Suyun udulmasından fərqli olaraq, hüceyrə qılafının sintezi və osmotik təzyiqin tənzimlənməsi (osmotənzimlənmə) müəyyən miqdarda enerji tələb edir.

Böyümənin üçüncü fazası – diferensiasiya, embrional hüceyrənin ixtisaslaşmış hüceyrəyə çevrilməsinə deyilir. Bu faza böyümə ilə yanaşı həm də hüceyrənin inkişafı proseslərini də özündə birləşdirir.

İNKİŞAFIN QANUNAUYĞUNLUQLARI

İnkişaf-orqanizmin komponentlərinin keyfiyyət dəyişilmələridir. Bu zaman mövcud forma və funksiyalar başqasına çevrilir. Böyümə və inkişafı bir-birindən kəskin fərqləndirmək olmaz. Hər hansı inkişaf prosesi böyümə ilə əlaqədardır.

Embrional hüceyrənin bu və ya digər yolla ixtisaslaşması determinasiya adlanır. Beləliklə də, hər bir hüceyrənin diferensiasiyasındakı determinasya (onun inkişafını müəyyən edən yol), ümumiyyətlə, inkişafın fizioloji əsasını təşkil edir.

Determinasiya

Determinasiya və diferensiasiya bir-biri ilə, əmrin alınması və onun icra olunması kimi əlaqədardır. Determinasiya hüceyrədə mövcud olan genetik potensialın, yalnız müəyyən hissəsinə aid olur. Genetik informasiyanın xeyli hissəsinə (hüceyrənin əsas funksiyalarına) determinasiya toxunmur (məsələn, qlikoliz, zülalların sintezi, sellülozanın sintezi və s).

Determinasiyaya ən cavan hüceyrələr məruz qalır, onlarda artıq uzanma fazasında diferensiasiya başlayır.

Hüceyrənin determinasiyası, ya genetik cəhətdən proqramlaşdırılmış halda, ya da müxtəlif amillərin: qonşu hüceyrələrin, hormonların, yaxud toxumalardakı radial qradiyentlərin təsiri altında meydana çıxa bilər.

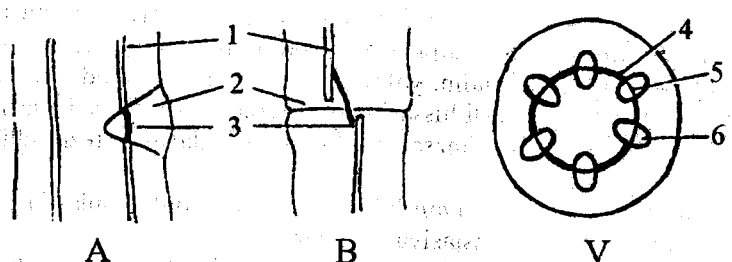
Proqramlaşdırılmış determinasiyada hüceyrə determinasiya prosesinə əmələ gələn kimi məruz qalır. Bu zaman hüceyrənin bölünməsinin bir sıra mərhələləri proqramlaşdırılmış olur, daha doğrusu, müəyyən miqdarda normal bölünmədən sonra, qeyri-ekvivalent bölünmə baş verir. Bunun nəticəsində əmələ gələn yeni hüceyrələr birbirindən morfoloji və fizioloji baxımdan fərqlənir (lakin genetik fərqlənmir). Qeyri-ekvivalent bölünmə, çox hallarda protoplazmanın, müxtəlif fermentlərin, hüceyrə nüvəsinin və s. hüceyrənin bir tərəfində toplanması ilə əlaqədar olur.

Proqramlaşdırılan determinasiyaya misal: bir sıra birləpəli bitki yarpaqlarında ağızcıqların epidermisdə müəyyən qaydada paylanmasını, mayalanmış yumurta hüceyrəsindən kökcük və gövdəciyin əmələ gəlməsini, trixoblastların (tükcük əmələ gətirən hüceyrələr) nizamlı sisteminin yaranmasını və s. göstərmək olar.

Determinasiyanın digər forması ətrafdakı hüceyrə və toxumaların təsiri altında meydana çıxa bilər. Hüceyrəni əhatə edən digər hüceyrələr determinasiyanı iki yolla apara bilər: 1) induksiya; 2) mühasirə effekti.

İnduksiya olunan determinasiya özü də iki tipdə müşahidə olunur: homogenetik və heterogenetik.

Homogenetik induksiya zamanı diferensiasiya etmiş toxuma özünəməxsus ixtisaslaşma qaydasını qonşu hüceyrələrə verir. Bu hadisəni, yaralanmış bitki toxumalarındakı kallusdan ötürücü borların (topaların) və kambinin regenerasiyasında (yenidən əmələ gəlməsində), peyvənd prosesində və s. müşahidə etmək mümkündür (şəkil 59).

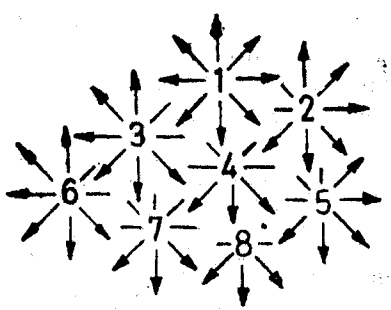


Şəkil 59. Homogenetik induksiya. A-yaralanmış yerdəki kallusda (gövdənin uzununa kəsiyində). B-calaqların bitişdiyi yerdə (tangental uzununa kəsik). V-cavan zoğda (eninə kəsik): 1-ötürücü topa; 2-kallus; 3-yenidənyaranan ötürücü topa; 4-topalararası kambi; 5-topaiçi kambi; 6-ötürücü topa. Homogenetik induksiya zamanı yaranan toxumalar qara rənglə göstərilmişdir.

Heterogenetik induksiyada isə diferensiasiya etmiş toxuma ətrafdakı hüceyrələrə özünəməxsus ixtisaslaşma yolunu verə bilmir. Məsələn, toxuma kulturasında kambi, floema və ksilemanın birbirilə toxunduqları yerdə əmələ gəlir. Bundan başqa, hüceyrələrin ilk bölünməsi prosesi odunlaşmış ksilema hüceyrələrinin bilavasitə yaxınlığında həyata keçir. Bitkilərin morfologiyasında da heterogenetik induksiyaya aid çoxlu misallar göstərmək olar (bəzi bitkilərin yarpaqlarında damarlanmanın təsiri ilə vəz hüceyrələri, bəzilərində tükcük hüceyrələri, xlorofilsiz hüceyrələr va s. əmələ gəlir).

Heterogenetik induksiyanın mexanizmi hələlik tamamilə öyrənilməmişdir. Beləliklə də, homogenetik induksiya müsbət, heterogenetik induksiya isə mənfi determinasiya kimi başa düşülür.

Bir sıra hallarda hüceyrə, özünün yaxın ətrafında (tormozlanma sahəsində) bu qəbildən olan başqa hüceyrənin əmələ gəlməsinə imkan vermir. Həmin hadisəyə «mühasirə effekti» deyilir (şəkil 60). Mühasirə effektinə, məsələn, yarpağın inkişafı zamanı ağızcıq və tükcük hüceyrələrinin paylanma sistemində rast gəlinir. Birləpəlilərdən fərqli olaraq ikiləpəli bitkilərdə bu tip hüceyrələrin yarpaqda paylanma xarakteri mühasirə effektinə əsaslanır. Bu halda ilk inisial hüceyrə təsadüfi yerdə əmələ gələ bilər, lakin qalan hüceyrələrin bir - birilə olan məsafəsi mühasirə effekti ilə müəyyən olunur. Belə ki, iki ağızcıq hüceyrəsinin arasındakı sahədə yeni inisial hüceyrə yerləşə bilər.



Şəkil 60. Mühasirə effektinin modeli. Rəqəmlərlə eynitipli hüceyrələr göstərilmişdir.

Güman edilir ki, mühasirə effekti tərkibi hələlik məlum olmayan biokimyəvi birləşmənin sayəsində meydana çıxır. Hüceyrənin ifraz etdiyi belə maddə ətrafa bərabər tərzdə yayıldığından, hüceyrə yaxınlığında tormozlanma sahəsi yaradır və həmin sahədə hüceyrənin özü-

nə oxşar hüceyrələrin əmələ gəlməsinə imkan vermir.

Determinasiya, bir çox fitohormonların təsiri ilə də həyata keçirilə bilər. Hormonlardan auksin və hibberellin ötürücü elementlərin, xüsusilə ksilema və floemanın əmələ gəlməsində iştirak edir. Ksilema və floema iki yolla əmələ gəlir: 1) böyümə konusunun diferensiasiya etməmiş hüceyrələrindən (aralıq prokambi vətərləri əmələ gəlməklə); 2) eninə doğru ikinci böyümə zamanı kambidən. Kambi hüceyrələrinin bölünməsi nəticəsində meydana çıxan eninə böyümədə auksin ksilemanın, hibberellin isə floemanın əmələ gəlməsində fəal rol oynayır.

Bitkilərin kök və gövdələrində toxumaların (məsələn, ötürücü toxumalar), düzgün radial-simmetrik şəkildə əmələ gəlməsində radial qradiyentlər mühüm əhəmiyət kəsb edir. Həmin qradiyentlərə: oksigenin, yaxud xarici təbəqədə yerləşən toxumaların daxildəki toxumalara mexaniki təzyiqini və s.-ni aid etmək olar. Çox güman ki, determinasiya üçün yuxarıda adları çəkilən və digər qradiyentlərin kompleks, yaxud müəyyən kombinasiyası həlledici rol oynayır.

Xarakterinə görə determinasiya sabit və dönən ola bilər. Sabit determinasiya (məsələn, yarovizasiya, toxumaların yuvenil—cavan və yetkin vəziyyəti və s.) hüceyrələrin bölünməsi zamanı saxlanılır və bir hüceyrədən digərinə ötürülür. Lakin bəzi hallarda, ixtisaslaşmış hüceyrələrdən yenidən embrional hüceyrələr əmələ gəlir. Belə diferensiasiya prosesi determinasiyanın dönənliyini – gələcək orqanizmə xas olan tam genofonda malik olduğunu (totipotentliyini) sübut edir. Hüceyrələrin totipotentliyini, xüsusi qidalı mühitdə bir ixtisaslaşmış hüceyrədən (toxuma kulturası) bütöv bitkinin əmələ gəlməsində daha inandırıcı şəkildə görmək olar.

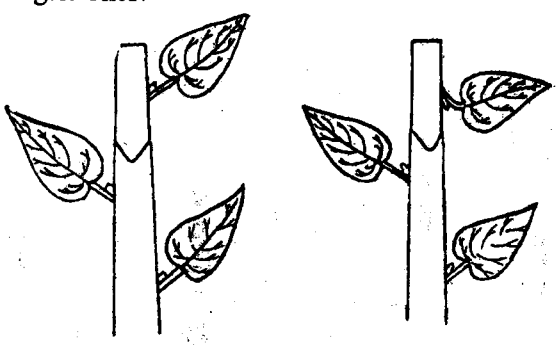
Qütblük (polyarlıq)

Bütöv bitkinin, orqanın, hüceyrənin bir-biri ilə əks qütblərinin (uc, əsas) fizioloji bərabərsizliyidir. Qamçıları olmayan kürəvarı birhüceyrəli orqanizmlərdə qütblər olmur. Lakin birhüceyrəli yosunlarda iki qütbə – rizoidləri əmələ gətirən və vegetativ (böyüyən) qütblərə rast gəlinir. Bunlar bir-birindən, hətta morfoloji cəhətdən də fərqlənirlər. Qütblük hadisəsi, protoplazmanın hərəkəti nəticəsində pozulmur. Bu, zülalların hərəkətsiz ektoplazmanın kənar tərəflərində birtərəfli qaydada paylanması ilə əlaqədardır.

Hüceyrənin qütblüyü onların nizamlı qaydada diferensiasiyasının ilk şərtidir. Qütbsüz, hüceyrələrin qeyri-ekvivalent bölünməsi

mümkün deyildir. Orqanların qütblüyü, onları təşkil edən hüceyrələrin qütblülüyündən ibarət olduğundan, bir orqanın bütün hüceyrələrinin qütblüyü eyni istiqamətdə olur. Orqanların qütblüyü hadisəsinə peyvənd zamanı da rast gəlinir. Belə ki, peyvənd olunan orqanların qütblük oxları əgər bir-birinə uyğun gəlmirsə, onda həmin orqanlar arasında peyvənd tutmur (şəkil 61). Kök yumruları və meyvələrdə qütblük ya olmur, ya da çox zəif meydana çıxır. Buna görə də meyvələri bir-birinə hansı istiqamətdə peyvənd etməkdən asılı olmayaraq, onlar bitir.

Hüceyrənin bölünməsi zamanı əmələ gələn cavan hüceyrələr, qütblüyünü ana hüceyrədən götürür. Beləliklə də, orqanizmin qütblüyü, mayalanmış yumurta hüceyrəsinin, yaxud sporların qütblüyündən yaranır. Hüceyrələrin qeyri-ekvivalent bölünməsindən əvvəl qütb oxunun determinasiyası baş verir. Adətən, belə «qütblüyün induksiyası» işığın təsiri ilə həyata keçir. Bu zaman induksiya təsirinə düşən işığın istiqaməti yox, onun işıqlanmadakı parlaqlığının fərqi malik olur. Bu baxımdan göy və ultrabənövşəyi şüalar fəal hesab olunur. İşığın birtərəfli təsiri aradan qalxdıqda induksiya ağırlıq qüvvəsinin, boy maddələrinin, pH-ın, elektrik sahəsinin və s.-nin hesabına əmələ gələ bilər.



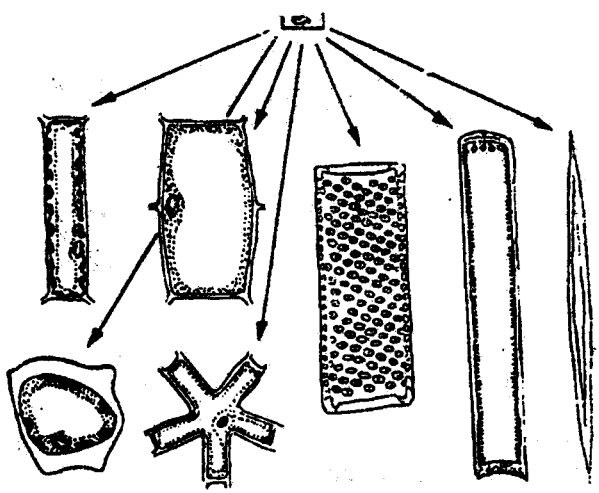
Şəkil 61. Calaq edilmiş bitkilərdə qütblük.
Solda calaq tutub; sağda calaq tutmayıb.

Qeyd etmək lazımdır ki, hüceyrə induksiyaya öz inkişafının yalnız müəyyən dövründə (ən cavan) həssas olur. Həmin dövr qurtardıqdan sonra, hüceyrənin qütblüyü labil formadan stabil (sabit) formata keçir.

BÖYÜMƏ VƏ İNKİŞAFIN TƏNZİM OLUNMASININ ÜMUMİ PRİNSİPLƏRİ

Böyümə və inkişaf, mahiyyəti etibarilə hüceyrə səviyyəsində tənzim olunur. Orqan və ya bütöv orqanizmin böyüməsi, onu təşkil edən ayrı-ayrı hüceyrələrin böyüməsinin məcmuudur. Orqan və ya orqanizmin təşkilinin spesifik formasına morfogenez deyilir.

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, embrional (hələ ixtisaslaşmayan, meristem) hüceyrələr müxtəlif yollarla inkişaf edə bilir (şəkil 62). Bəzilərində nüvə və tonoplast itir (ələkvarı boruların buğumlarında), bəzilərində mitoxondrilərin miqdarı kəskin artır (vəz hüceyrələri, peyk-hüceyrələr), digərlərində isə azala bilər (ələkvarı boruların buğumlarında). Hüceyrənin bu və ya digər inkişaf yoluna başlaması (determinasiyası) xüsusi zülallar vasitəsilə həyata keçirilir. Hər bir zülalın və fermentin sintezi funksional olaraq bir gen (DNT, RNT) tərəfindən idarə olunduğundan, odur ki, müxtəlif tip hüceyrələrdə ayrı-ayrı ferment komplektinin (dəstinin) əmələ gəlməsində, genlərin diferensial aktivləşməsi (bir qrup genin aktivləşməsi, eyni zamanda, digərlərinin inaktivləşməsi) mühüm yer tutur.



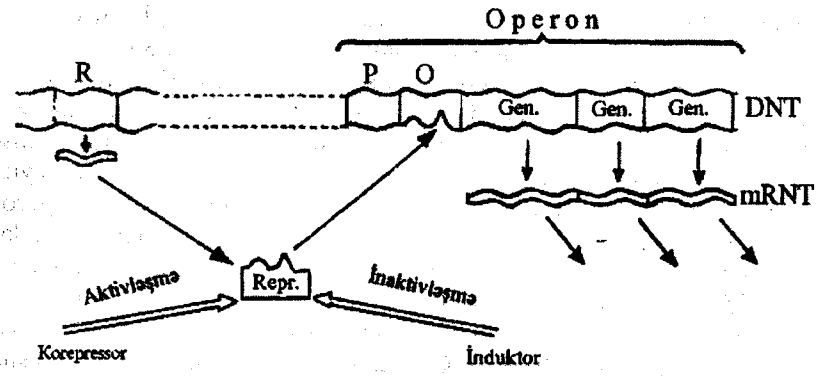
Şəkil 62. Hüceyrənin diferensiasiyasının sxemi. Həmcins meristem hüceyrədən (yuxarıda) müxtəlif sabit quruluşlu toxumalar əmələ gələ bilər (soldan sağa): palisad, qapayıcı, parenxim, ulduzvarı hüceyrələr, boru buqumları və ələkvarı borular, sklerenxim lifləri və s.

İnkişaf prosesində DNT-nin quruluşca sabit qalmasına baxmayaraq, RNT-nin və zülalların tərkibi ardıcıl şəkildə dəyişkənliyə uğrayır. Belə biokimyəvi diferensiasiya, morfoloji diferensiasiyanın nəticəsi yox, əksinə, onun əmələ gəlməsinin əsas səbəbidir.

Genlərin diferensial aktivləşməsi, nəinki embrional, həm də ixtisaslaşmış (məsələn, epidermis) hüceyrələrdə də baş verə bilir.

Genlərin aktivləşməsinin və ya inaktivləşməsinin mexanizmi məlum deyildir. Güman edilir ki, bu prosesdə histonların iştirakı ilə Jakobo-Mono sxemi üzrə xromosom tənzimlənməsi xüsusi yer tutur (şəkil 63). Həmin sxemə görə, DNT-də bir neçə gen dəsti («quruluş genləri») mövcuddur. Bu gen dəstləri operonda birləşir və ümumi şəkildə tənzim olunur. Operon bütöv halda transkripsiya olunur və əmələ gələn mRNT-si (məlumat və ya matrisa RNT-si) bir neçə polipeptidin sintezi üçün məlumata malik olur. Bu cür mRNT-yə poligen RNT deyilir. Əgər operonda bir gen olarsa, onda əmələ gələn mRNT-si monogen olacaqdır. Operondakı quruluş genlərindən əvvəl, promotor və operator genləri yerləşir. Bu gen operonda transkripsiyanın başlanmasını təmin edir. Operator gen isə tənzimləyici təsirləri (repressor tərəfindən) qəbul edir və bunun əsasında operonun fəaliyyətini idarə edə bilir. DNT-də operondan kənarda yerləşən, lakin ona tabe olan «tənzimləyici gen» də vardır. Tənzimləyici genin funksiyası repressor sintez etməkdir. Repressor – allosterik zülal olub, operatorla spesifik birləşmək nəticəsində operonun transkripsiyasını sıradan çıxarır. Repressorlar, korrepressorlar vasitəsilə aktivləşir, induktorların təsiri altında isə inaktivləşir. Sintezi tənzimlənməyən bəzi fermentlərin (konstitutiv fermentlər) genlərinin ya repressorları olmur və ya onlar bioloji baxımdan aktiv deyil. Genlərin diferensial aktivləşməsi sayəsində əmələ gələn mRNT-si morfogenezdə iştirak etdiyindən «morfogenetik RNT» adlandırılır. Morfogenetik RNT-nin rolunu, birhüceyrəli sifonlu yaşıl yosun asetabulariyanın (Acetabularia) inkişafında inandırıcı surətdə müəyyən etmək mümkündür (şəkil 64). Məlum olmuşdur ki, hüceyrənin nüvəsində hər bir növ üçün spesifik olan və uzun müddət qalan morfogenetik mRNT əmələ gəlir və o, apikal (uc tərəfə doğru) toplanır və orada yosunun papağının morfogenezində iştirak edir. RNT-nin morfogenetik funksiyasını ribonukleaza, aktinomitsin və puromitsinlə aparılan təcrübələrlə nümayiş etdirmək olar. 64-cü şəkildən göründüyü kimi normal halda (yoxlama variantı) asetabulariyanın kəsilmiş sahələrinin hər ikisinin uc hissəsi morfogenetik RNT ilə zə-

ngindir (cizgilənmiş hissə). Bu hissələrdən yosunun papağı əmələ gəlir. Nüvəsiz hissədə papağın əmələ gəlməsi, kəsilməmişdən əvvəl RNT-nin apikal toplanması hesabına, nüvəli hissədə isə nüvə tərəfindən RNT-nin yenidən sintezi hesabına həyata keçirilir. Yosunun kəsilmiş hissələrinin hər ikisi ribonukleaza ilə işləndikdən sonra, papaq yalnız nüvə olan hissədə əmələ gəlir. Bu onunla əlaqədardır ki, ribonukleaza nüvəsi olan hissədə RNT-nin yenidən sintezinə təsir etmir, lakin nüvəsiz hissədə əvvəlcədən toplanmış RNT-ni parçalayır. Başqa təcrübədə RNT-nin sintezi üçün ingibitor olan aktinomitsin kəsilmiş hissədə əvvəlcədən toplanmış RNT-yə təsir etmədiyi halda, nüvəli hissədə isə RNT-nin sintezinin qarşısını alır.

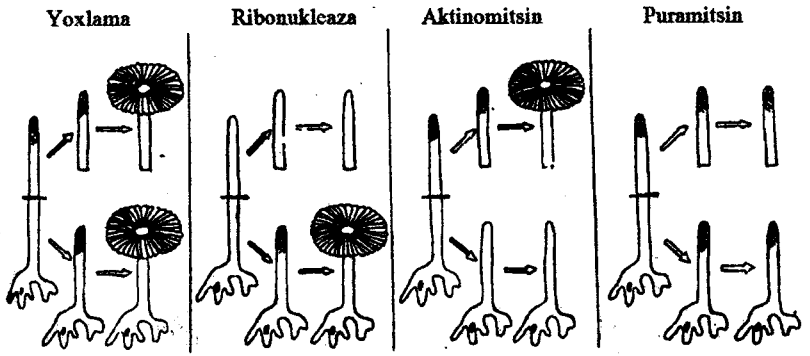


Şəkil 63. İnduksiya və represiyanın mexanizmini izah edən Jakobo və Mono sxemi. R-tənzimləyici, P-promotor, O-operator, Repr-repressor.

Zülal sintezinin ingibitoru—puromitsinin tətbiqi göstərir ki, bu maddənin təsirindən yosunun kəsilmiş hər iki hissəsində morfogenetik RNT-nin sintezi pozulmur. Buna baxmayaraq, kəsiklərin heç birində papaq əmələ gəlmir. Bu cür təcrübələr sübut edir ki, mRNT-si morfogenez prosesində bilavasitə yox, spesifik zülalların vasitəsilə iştirak edir. Beləliklə də, fərz olunur ki, hüceyrələrdə morfogenetik RNT, genlərin selektiv (seçici) aktivləşməsi ilə hüceyrənin diferensiasiyası arasında vasitəçi rol oynayır.

Genlərin selektiv aktivləşməsi bir sıra amillərin, o cümlədən, fitohormonların və işığın təsiri altında meydana çıxa bilər. Bəzən bir

reaksiyanın getməsi üçün bir neçə siqnal, məsələn, iki fitohormon lazım gəlir. Bundan başqa, bu və ya digər siqnala qarşı hüceyrələrin heç də hamısı eyni cür cavab vermir. Beləliklə, hüceyrə üçün təsiredici amildən daha çox özünün gen sistemi həlledici rol oynayır. Onu da nəzərə almaq lazımdır ki, hüceyrənin genomu hər anda aktiv, inaktiv və tənzimolunan genlərə malikdir. Bunlardan yalnız tənzimolunan genlər diferensial aktivləşmədə iştirak edir.

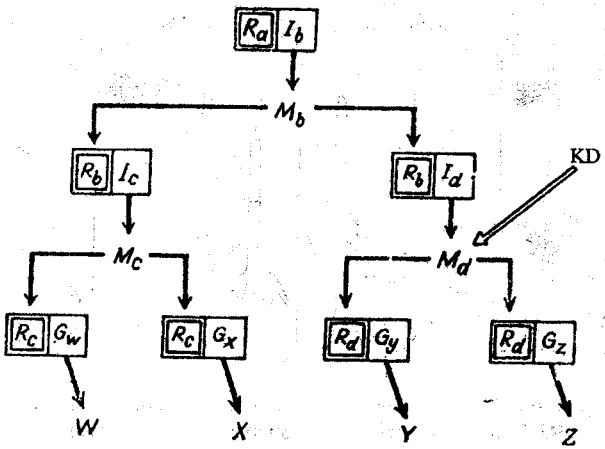


Şəkil 64. Asetabulariya yosununun morfogenetik maddəsində RNT-nin xassələrini göstərən sxem. Cizgilənmiş hissə – morfogenetik RNT ilə zəngindir.

Hüceyrədə, ən mühüm proseslərdə, genlərin diferensial aktivləşməsində çoxlu genlər iştirak edir. Fərz edilir ki, bu zaman genlərdən hər biri ayrı-ayrılıqda yox, siqnalın (hormon, işıq və s.) təsirindən bir-birinin ardınca aktivləşir. Çox ehtimal ki, genlərin çoxu bir funksional vahid halında birləşir və onları bu baxımdan elektron hesablayıcı maşınların (EHM) proqramları ilə müqayisə etmək olar. Belə ki, EHM-da proqram—yarımproqram—dörddəbir proqram və s. olduğu kimi hüceyrədə də bu cür proqramlar sistemi mövcuddur. Məsələn, «palisad hüceyrə» proqramı altında xloroplastların və xlorofilin sintezi yarımproqramları da fəaliyyət göstərir. Bu cür genetik proqramların molekulyar konstruksiyası üçün bir sıra sxem və modellər təklif edilmişdir (şəkil 65). Əgər genom az miqdarda (məsələn, operon kimi) elementlərdən ibarətdirsə, bu halda həmin elementlər bir-birilə adi gen məhsullarından (mRNT) başqa, həm də sintez etdikləri modulyator molekulları vasitəsilə də qarşılıqlı əlaqədə olur. Modulyatorlar genin bu və ya digər elementinin fəaliyyətinə nəzarət edir və özləri də ya RNT-dən və ya ikinci gen məhsullarından (zülal-

lardan) ibarətdir. Genom elementlərindən bəzisi, modulyator molekullarının yeganə məhsulu kimi əmələ gəlir və yalnız genlərin əlaqəli halda aktivləşmələrini həyata keçirir. İnteqrallaşdırıcı genlərdən ibarət olan bu elementləri «inteqratorlar» adlandırırlar.

Böyümə və inkişafın tənzim olunmasının prinsipləri haqqında yuxarıda qeyd olunan təsəvvürlər bir qədər təxmini xarakterdə olsa da, çox böyük əhəmiyyətə malikdir.



Şəkil 65. Genlərin əlaqəli aktivləşməsinin sxemi
Yuxarı və ortasıralar – inteqratorlar; (Jb, Jc, Jp) aşağı sıra – reseptor və quruluş genlərindən ibarət genom elementi. M_v, M_c və M_d – müsbət modulyar molekullarıdır. KD – modulyatoru aktivləşdirən siqnal, G_x, G_y, G_z – mRNT-si yaradan quruluş genləri, X, Y, Z – ikinci gen məhsulları. Ra, Rb – reseptor genlər.

BÖYÜMƏ VƏ İNKİŞAFIN TƏNZİMLƏNMƏSİNDƏ ENDOGEN VƏ EKZOGEN AMİLLƏRİN ROLU

Böyümə və inkişafın müxtəlif prosesləri eyni amillər tərəfindən (məsələn, hormonlar, işıq və s.) idarə oluna bilər. Əgər bir prosesə bir və ya bir neçə amil təsir edirsə, bu halda həmin amillər ya bir-birindən asılı olmayaraq və ya bir-birilə qarşılıqlı təsir şəraitində fəaliyyət göstərir. Beləliklə də, amillərin böyümə və inkişafa təsirində bir növ «multiplikativlik» (çoxluluq) nəzərə çarpır. Başqa sözlə, hər bir amil başqasından asılı olmayaraq tənzimolunan prosesi müəyyən dəfə artırır və ya azaldır. Böyümə və inkişafa təsir edən amilləri iki böyük qrupa bölmək olar: 1) endogen, 2) ekzogen amillər.

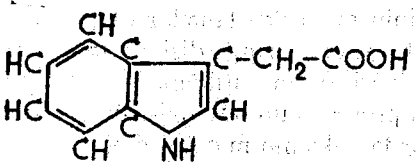
BİTKİLƏRİN BÖYÜMƏ VƏ İNKİŞAFINA ENDOGEN AMİLLƏRİN TƏSİRİ

Endogen amillərə ilk növbədə bitki hormonları (fitohormonlar) daxildir. Fitohormonlar, kimyəvi amillər olub bitkinin müəyyən hissəsində çox az miqdarda hazırlanır və başqa sahələrə də keçməklə böyümə və inkişaf proseslərində fəal iştirak edir. Heyvan hormonlarına nisbətən fitohormonların spesifikliyi bir qədər aşağıdır.

Fitohormonlar təsir xarakterinə görə iki qrupa bölünür: 1) böyümə və inkişafı sürətləndirən (auksinlər, hibberellinlər, sitokininlər); 2) böyümə və inkişafa ləngidici təsir göstərən (absziz turşusu, etilen və s.).

Auksinlər

Təbii auksin kimyəvi quruluşuna görə indolil-3-sirkə turşusundan (İST) ibarətdir.



indolil-3-sirkə turşusu (İST) (təbii auksin)

İST bütün ali bitkilərdə, ibtidai bitkilərin çoxunda və hətta bakteriyalarda da əmələ gəlir. Auksin, hər şeydən əvvəl, sürətlə böyüyən meristem hüceyrələrində, həmçinin də, yarpaqlarda və toxumlarda əmələ gəlir. Toxumların ehtiyat toxumaları, tozcuqlar və s. çoxlu miqdarda auksinə malikdir. Auksinin ən çox miqdarına taxıllarda koleoptilin uc hissələrində rast gəlinir. Auksinin parenxim və kambial hüceyrələrlə daşınmasında qütblük nəzərə çarpır. Bu halda auksinin hərəkəti bazipetal xarakter daşıyır, yəni o, zoğların uclarından onların oturacaqlarına doğru 5-15 mm/saat sürətlə hərəkət edir. Auksinin, əksinə (akropetal) və ya zoğun eninə doğru hərəkəti olduqca zəifdir. Auksinin daşınması üçün müəyyən miqdarda enerji tələb olunur və bu proses narkotik maddələrin, O_2-nin çatışmazlığı şəraitində pozulur. Bu prosesdə çox güman ki, daşıyıcının molekulları iştirak edir və həmin molekullar hüceyrənin əsasən bazal hissəsində (aşağı) toplanaraq auksini hüceyrədən, hətta qatılıq qradiyentinin əksinə olaraq, xaric edir.

Yarpaqlardan auksinin daşınması floema vasitəsilə həyata keçi-

rilir. Burada qütblük yoxdur, lakin hormonun daşınması istiqamətcə karbohidratlarınkına uyğun gəlir.

Gövdədən fərqli olaraq, kökdə auksinin daşınması üçün qütblük hadisəsi çox zəifdir. Tədqiq olunmuş bəzi bitki növlərində akropetal(kökun ücüna doğru) daşınma üstünlük təşkil edir.

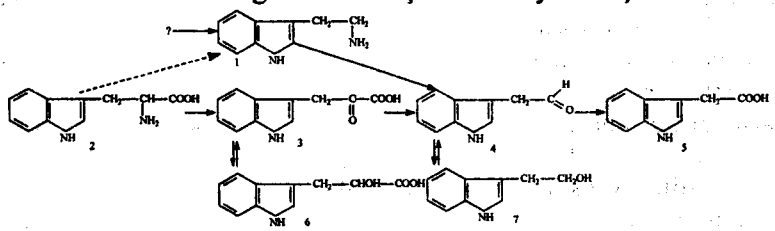
Auksinin təsiri zoğların uzununa böyüməsində ən çox özünü göstərir. Bu zaman zoğun uzunluğu, onun əvvəlki (auksinsiz) qiymətindən dəfələrlə çox ola bilər.

Auksinin qatılığı ilə böyümənin intensivliyi arasındakı paralellik daha çox onun təsir etdiyi yerdən və təsir müddətindən asılı olaraq nəzərə çarpır. Lakin bu cür asılılıq heç də həmişə meydana çıxmır, çünki auksinin böyüməyə təsiri bir sıra digər endogen amillərlə (məsələn, hibberellinlər və s.) birlikdə təzahür edir. Auksinin təsiri altında hüceyrələrdə uzanma, bölünmə və ya diferensiasiya baş verə bilər.

Auksin protoplazmanın özlülüyünə təsir edir, toxumalar tərəfindən suyun udulmasını sürətləndirir və protoplazmanın hərəkətinə səbəb olur. Auksinin təsiri ilə əlaqədar olan effektlərin çoxu enerji tələb etdiyindən, bu proseslərin gedişində tənəffüsün də intensivliyi artır. Hormonun təsiri, onun qatılığından asılıdır və bu asılılıq hər bir tənzim olunan proses üçün müxtəlif cür ola bilər. Zoğlara nisbətən bitkinin kökündə auksinin miqdarı çox azdır. Yüksək qatılıqlarda auksin böyüməyə ləngidici təsir göstərir.

Fitohormonların təsirinin onların qatılıqlarından asılılığı, bu maddələri bioloji metodlarla (biotestlərlə) təyin etmək üçün çox əlverişlidir və həm də kimyəvi metodlardan həssasdır.

Auksinin biosintezi üçün başlanğıc maddə aminturşusu triptofandır və bu proses üç mərhələdə transaminazaların dekarboksilazaların və aldehiddehidrogenazaların iştirakilə həyata keçirilir.



Auksinin biosintezi

1-triptamin; 2-triptofan; 3-indolil; 3-piroüzüm turşusu, 4-indolil 3-sirkə aldehidi; 5-indolil-3-sirkə turşusu; 6-indolil-3-süd turşusu; 7-indolil-3-etanol (triptofal). Qırıq xətlərlə göstərilən yollar, yalnız mikroorqanizmlərdə ola bilər.

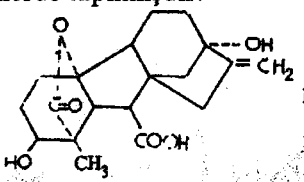
Bitki toxumalarının, demək olar ki, hamısı auksini İST- oksidazanın köməyilə parçalaya bilir. Auksinin oksidləşmə prosesində əmələ gələn əsas məhsulları indolilaldehid və metilenoksindoldur. Metilenoksindol güclü ingibitordur və reduksiya olunmaqla fizioloji baxımdan qeyri-fəal metiloksindola çevrilir.

Biokimyəvi nöqteyi-nəzərdən İST-oksidaza-peroksidaza olub, H_2O_2 vasitəsilə digər substratları da oksidləşdirə bilir. Bu ferment auksini isə yalnız O_2-nin köməyilə oksidləşdirir. İST-oksidaza manqan ionlarının və monofenolların təsiri altında aktivləşdiyi halda O-difenolların təsirindən isə tezliklə inaktivləşir.

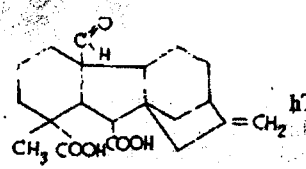
Hüceyrələrdə olan bir sıra maddələr, məsələn, fenilsirkə və fenilyağ turşuları, 2, 4-dixloranizol və s. reseptor molekulunda birləşmək yeri uğrunda auksinlə rəqabətə girmələrinə baxmayaraq, özləri böyüməni sürətləndirməyə qabil deyil. Bu tip maddələri antiauksinlər adlandırırlar. Auksinlə antiauksinlərin bir-birinin təsirini aradan qaldırmaları onların qatılığından asılıdır. Belə ki, qatılığı çox olan agent digərini sıxışdıra bilir.

Hibberellinlər

İlk dəfə bu maddələr Fusarium moniliforme göbələyində aşkar edilmişdir. Sonralar isə ali bitkilərin fitohormonu kimi müəyyən olunmuş və öyrənilməyə başlanmışdır. Kimyəvi cəhətdən, hibberellinlər tərkibində 19 və ya 20 karbon atomu olan tetratsiklik hibberellin skletli diterpenoidlərdən ibarətdir. İndiyədək 30-dan çox hibberellin məlumdur ki, bunların 20-dən çoxu ali bitkilərdə, qalanları isə yalnız göbələklərdə tapılmışdır.



3-cü
hT_3 (hibberellin turşusu)



24-cü
hT_{24} (hibberellin turşusu)

Hibberellinlərin biosintezi zoğların və kökun uclarında, cavan yarpaqlarda və həmçinin böyüməkdə olan rüşeymdə həyata keçirilir. Yetişməmiş toxumlar hibberellinlərlə zəngin olur.

Hibberellinlərin toxumalarla hərəkətində qütblük yoxdur. Parenxim və kambi toxumalarında 5-20 mm/saat sürətlə hərəkət edir və bunun üçün müəyyən miqdarda enerji sərf olunur. Göründüyü kimi həm hibberellinlərin, həm də auksinlərin yarpaqlardan daşınması əsasən floema boruları vasitəsilədir. Onların floemadakı daşınma sürəti, yarpaqlardan gələn assimilyatların sürətinə uyğundur. Ksilema şirəsi ilə çoxlu miqdarda hibberellin-qlukozidlər daşınır.

Auksinlər kimi, hibberellinlərin də təsiri müxtəlif olur. Cücərtilərdə böyümənin sürəti, auksinlərə nisbətən, hibberellinlərin miqdarından daha çox asılıdır. Lakin auksin və hibberellinlərin böyüməyə təsir mexanizmləri çox güman ki, bir-birindən fərqlənir. Məsələn, auksin qılafın metabolizminə qoşulmaqla böyüməni uzanma fazasında sürətləndirir, halbuki hibberellinlər bu prosesə təsir etmir. Auksinlərin əksinə olaraq hibberellinlər nə yan tumurcuqların açılmasına, nə də yarpaqların və meyvələrin tökülməsinə təsir göstərmir, əlavə köklərin əmələ gəlməsini isə nəinki sürətləndirir, əksinə hələ bir qədər də yavaşıdır. Onlar gövdənin uzanmasına səbəb olur (şəkil 66). Hibberellinlərin aşağı qatılıqları bütün bitkinin böyüməsini mütənasib şəkildə sürətləndirdiyi halda, yuxarı qatılıqları isə böyüməni eninə nisbətən uzununa daha çox sürətləndirir. Bundan başqa, hibberellinlər yarpaqların da böyüməsini sürətləndirir və toxumların cücərməsini təmin edir. Digər tərəfdən, hibberellinlər bitki toxumalarında İST-nin sintezini gücləndirməklə onlarda auksinin də miqdarını çoxaldır.

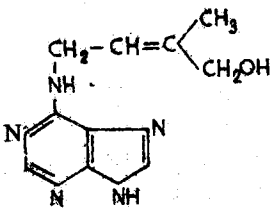


Şəkil 66. Hibberellinin təsirindən yaşıl kahı bitkisinin gövdəsinin uzanması. solda-işlənməmiş bitki, sağda-10^{-4} q/ml qatılıqda hibberellin məhlulu çilənmiş bitki 2 həftədən sonra.

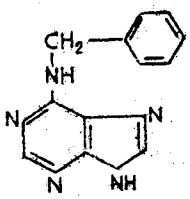
Diterpenoidlərin biosintezində başlanğıc maddə kimi geranilgeraniolpirofosfat iştirak edir. Hibberellinlərin biosintezində sintetik ingibitorlar: Amo 1618, SSS (xlorxolin-xlorid) və fosfon D-dir. Auksinlər kimi, hibberellinlər də fermentativ parçalanmaya məruz qalır, lakin bu zaman alınan məhsullar hələlik ətraflı öyrənilməmişdir.

Sitokininlər

Quruluş etibarilə bunlar adeninin N-əvəzolunmuş törəmələridir. Təbii halda əvəzedici qrup kimi ya hidroksilləşmiş, ya da hidroksilləşməmiş izopentenil qalığı iştirak edə bilər. Lakin sintetik sitokininlərdə isə, əvəzedici qrup müxtəlif radikallar ola bilir (məsələn, benzilaminopurin və s).



Zeatin
(təbii sitokinin)



Benzilaminopurin
(sintetik sitokinin)

Hüceyrənin bölünməsini sürətləndirən hormonun çoxdan məlum olmasına baxmayaraq, yalnız 1955-ci ildə Miller bu hormonu maya göbələklərinin DNT-sindən ayırmış və öyrənə bilmişdir. Sitokininlər, DNT preparatını uzun müddət saxladıqda da əmələ gəlir.

Adenin kimi, təbii sitokininlər də ribonukleozidlər və ribonukleotidlər şəklində rast gəlinir. Sitokinin nukleotidləri mikroorqanizmlərin, bitkilərin və heyvanların nəqliyyat RNT-lərinin (nRNT) tərkibinə daxil olur.

Sitokininlərin biosintezi üçün, izopentenil qalığı adeninlə və ya onun nukleotidi ilə (məsələn, adenozinmonofosforla-AMP) birləşməlidir. Tərkibində ribozalar olmayan sitokininlər tezliklə fermentativ parçalanmaya məruz qaldıqları halda, ribozidlər isə tədricən parçalanır. Hər iki halda parçalanma məhsullarının təbiəti məlum deyildir.

Bitki köklərinin ucları sitokininlərin sintez olunduqları mərkəzlərdir. Burada əmələ gəlmiş hormonlar transpirasiya cərəyanı vasi-

təsilə bitkinin yuxarı hissələrinə daşınır. Meyvələr və endosperm toxuması sitokininlərlə daha zəngindir. Sitokininlər, fitohormonların turş təbiətə malik olmayan yeganə sinfini təşkil edir. Məhz buna görə də, auksin və hibberellinlərə nisbətən sitokininlər daha az mütəhərrikdir.

Sitokininlər, hər şeydən əvvəl, DNT-nin sintezinə gücləndirici təsir etməklə hüceyrənin bölünmə prosesini də sürətləndirir. Bu hormonun təsiri altında toxumada maddələr mübadiləsi, ən əvvəl isə, RNT və zülalların sintezi artır ki, bunun nəticəsində hüceyrələrdə qocalma prosesi zəifləyir və onların xarici mühitin qeyri-əlverişli amillərinə davamlılığı xeyli yüksəlir.

Sitokininlərlə zəngin olan sahələrin biosintetik fəallığı yüksəlir və həmin sahələr aminturşularının, fosfatların, auksinin və s. «cazibə mərkəzlərinə» çevrilir. Maddələrin sitokininlərlə zəngin sahələrə doğru sürətlə daşınması mexanizmi hələlik aydınlaşdırılmamışdır.

Sitokininləri təyin etmək üçün müxtəlif biotestlərdən (tütün özəyinin toxumalarından, yarpaqda xlorofilin miqdarından və s.) istifadə edilir. Hüceyrənin mitoz bölünməsinə fitohormonlar spesifik qaydada təsir göstərir. Belə ki, auksin mitozun əsasən ilk fazalarına, DNT-nin miqdarca ikiləşməsinə, sitokininlər isə onun sonuncu mərhələsinə – sitokinezə sürətləndirici təsir edir.

Beləliklə də, hüceyrədə fitohormonların miqdarca az olmasına baxmayaraq, onların yaratdıqları effektlər olduqca müxtəlif ola bilir. Bu onu göstərir ki, hüceyrədə hormonların təsirini gücləndirən xüsusi mexanizmlər olmalıdır. Bu cür effektiv mexanizmlər ferment sistemləridir.

Fərz edilir ki, hormonların böyümə və inkişafa təsirinin ilk fazası genlərin diferensial aktivləşməsidir ki, bunun da sayəsində proseslər aşağıdakı ardıcıllıqla həyata keçirilir.

$$\text{hormon} \rightarrow \text{DNT} \rightarrow \text{mRNT} \rightarrow \text{ferment} \rightarrow \text{effekt}$$

Lakin bu cür təsəvvür böyüməyə deyil, daha çox inkişafa aiddir, çünki böyümə bəzən hormonlarsız da gedə bilir.

Müasir təsəvvürlərə görə, genlərin diferensial aktivləşməsi, fitohormonların ilk effekti olmaya da bilər. Güman edilir ki, hormonlar böyümə və inkişafın ilk yox, nisbətən gec mərhələlərinə qoşulur və əks rabitə mexanizmi vasitəsilə genlərin aktivləşməsinə səbəb olur.

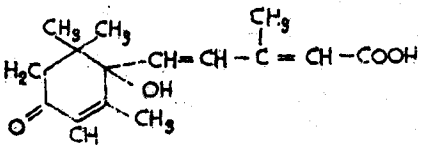
Genlərin, hormonlar vasitəsilə aktivləşməsinin ən yaxşı sübutu, arpa və digər taxılların toxumlarında hibberellinlə induksiya nəticə-

sində α-amilazanın əmələ gəlməsidir. Lakin bu cür induksiya (reaksiyanın xarakteri) həm hormondan, həm də hormonun təsirinə məruz qalan hüceyrənin gen modelindən də asılıdır. Məsələn, yuxarıdakı misalda α-amilazanın hibberellinlə induksiyası yalnız yetkin toxumlarda meydana çıxır.

Genlərin tam aktivləşməsi (transkripsiya+translyasiya) üçün bakteriyalarda ən azı 3-4 dəqiqə (laktazanın induksiyası), ali orqanizmlərdə isə daha çox (məsələn, bitkilərdə nitratreduktaza üçün 2 saat) vaxt tələb olunur. Buradan da aydın olur ki, genlərin aktivləşməsi böyümənin başlanğıc mərhələləri üçün ilk effekt hesab oluna bilməz, çünki uzanma fazasında auksinin böyüməyə təsiri 1-2 dəqiqə ərzində özünü büruzə verir. Ümumiyyətlə, bitki və heyvanlarda hormonlar çox güman ki, allosterik zülallar vasitəsilə təsir göstərir. Məlumdur ki, allosterik zülalların həm miqdarı çoxdur və həm də funksiyaları müxtəlifdir (repressor, modulyator, daşıyıcı və s.).

Abssiz turşusu

Bitkilərin böyümə və inkişafına tormozlayıcı təsir edən hormonlardan ən mühümu olub çox geniş yayılmışdır.



abssiz turşusu

Təbii abssiz turşusu, maksimumları 245 və 287 nm-də olan qeyriadi dərəcədə yüksək optiki fəallığa malikdir. Abssiz turşusunun bu xassəsindən onu təyin etməkdə istifadə olunur. Bu turşu, ali bitkilərin yarpaqlarında, tumurcuqlarında, kök yumrularında, toxumlarında və meyvələrində geniş yayılmışdır. Abssiz turşusu bitki orqanizmində floema və ksilema boruları ilə kifayət qədər sürətlə daşına bilir və onun sintezi bütün terpenoidlər üçün ümumi olan yolla həyata keçirilir. Bir sıra meyvələrdə abssiz turşusu karotinoidlərdən əvvəl meydana çıxır ki, bu da onun karotinoidlərdən əmələ gəlməsi fikrinin əsassız olduğunu göstərir.

Avtomaşınlarda sürət, akselerator və tormoz vasitəsilə tənzim olunduğu kimi, bitkilərdə də fizioloji proseslərin sürəti gücləndirici və tormozlayıcı amillərin nisbəti ilə müəyyən olunur. Belə ki, abssiz turşusu, hətta yüksək qatılıqlarda belə, orqanizmə zəhərli təsir etmə-

dən hüceyrələrin bölünməsini uzanma və bölünmə fazalarında ləngidir. Bu turşu bitkinin yarpaqlarında, xüsusilə qısa gün şəraitində əmələ gəlir və yarpaqların tökülməsini (abssiziya) həyata keçirir.

Etilen ($CH_2 = CH_2$)

Bitkilərdə böyümə və inkişafa ləngidici təsir edən maddələrin digər qrupuna aiddir. Etilenin qaz halında olmasına və onun bitkilərdə hərəkətinə dair məlumatların çox az olmasına baxmayaraq, bir sıra müəlliflər onu fitohormonlar qrupuna daxil etməyə çalışır. Etilen meyvələrin yetişməsinin təbii tənzimləyicisidir və yetişmiş meyvələrdə çoxlu miqdarda toplanır.

Etilen çox az miqdarda bitki toxumalarının demək olar ki, hamısında rast gəlinir. Bu maddə lipofil xassəyə malik olduğundan, bir sıra tədqiqatçılar, onun hüceyrədə membranların keçiriciliyinə təsirini və beləliklə də, meyvələrin yetişməsində və yarpaqların tökülməsindəki rolunu izah etməyə çalışır. Etilen, toxumalarda peroksidaza və fenoloksidaza sintezinin induksiyasında, auksinin toxumalarda hərəkətinin pozulmasında və s.-də fəal iştirak edir.

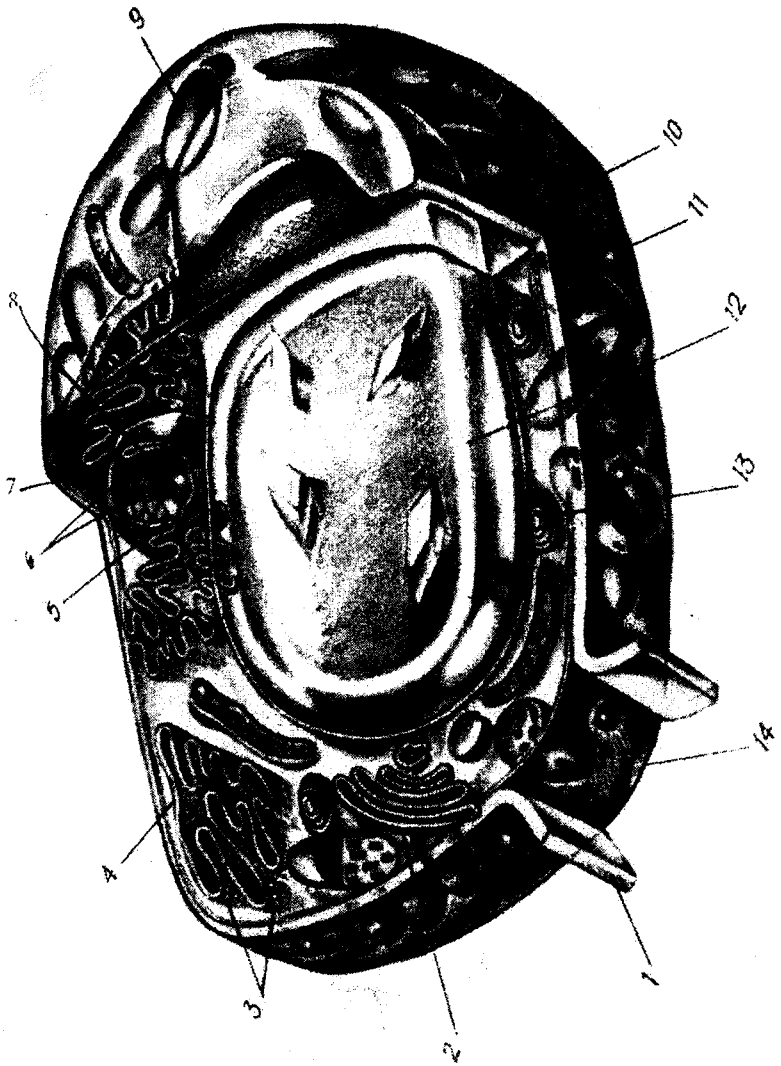
Bitki orqanizminin böyümə və inkişafında adları yuxarıda çəkilən maddələrdən başqa bir sıra digər maddələr də mühüm rol oynayır. Belə ki, mikroorqanizmlərin çoxu qidalı mühitə xüsusi üzvi birləşmələrin-böyümə amillərinin əlavə edilməsinə ehtiyac hiss edir. Belə orqanizmləri «auksotroflar» adlandırırlar. Heyvanlar üçün böyümə amillərinə vitaminlər aiddir. Avtotrof bitkilərdə isə auksotrofiya, yalnız bəzi hüceyrə, toxuma və ya orqana məxsus olur.

Bioloji baxımdan fəal olan bu maddələr ilk növbədə, kofermentlərin quruluş elementlərinə daxildir. Bunlara, məsələn, vitamin B_1, B_6, nikotin turşusunu, pantoten turşusunu və s. göstərmək olar.

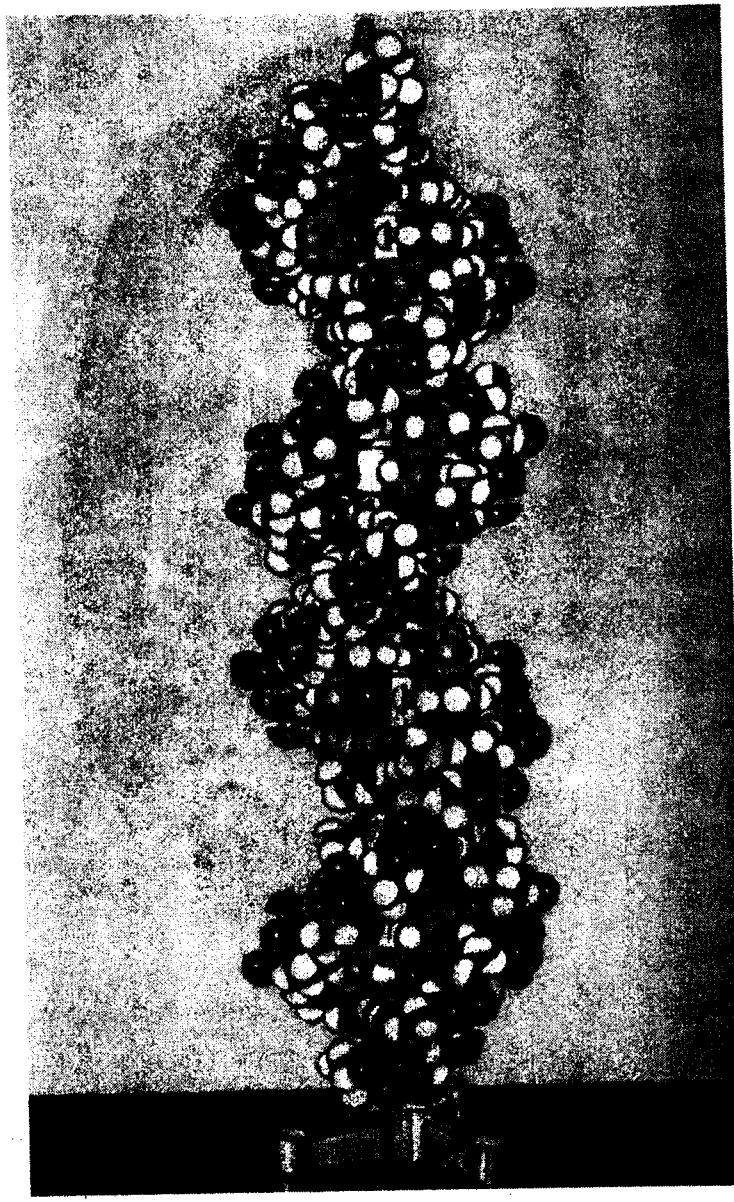
Bitki materialından alınmış ekstraktın biotestlər vasitəsilə təhlili nəticəsində abssiz turşusu və etilendən başqa böyüməni ləngidən bir sıra digər maddələr də aşkar edilmişdir (fenolluturşular: salisil, n-oksibenzoy, kumarin və s.)

BÖYÜMƏ VƏ İNKİŞAFI TƏNZİMLƏYƏN EKZOGEN AMİLLƏR

Xarici amillər (işıq, temperatur və s.) orqanizmdə birbaşa və induktiv effektlər yarada bilər. Birbaşa effektlərdə xarici amillərin təsiri, hər şeydən əvvəl, enerjinin orqanizmə daxil olması (işıq, tempera-



Tablo 1. Bitki hüceyrəsinin quruluşu:
1-qılaf; 2-holci apparatı; 3-ribosomlar; 4-endoplazmatik retikulum; 5-nüvə; 6-xromatin sapları; 7-nüvə membranı; 8-nüvəcik; 9-xloroplast (plastid); 10-mitoxondri; 11-peroksisom; 12-vakuol; 13-leykoplast (plastid); 14-hüceyrə membranı.



Tablo 2. DNT molekulunun modeli.

ratur və s.) və ya onun itirilməsi (temperaturun azalması) ilə əlaqədardır. Bu zaman effekt, xarici amilin təsiri kəsilənədək davam edir. İnduktiv effektlər zamanı xarici amil hüceyrədə prosesləri işə salmaq üçün lazımi miqdarda enerjini ya göndərir, ya da sistemdən alır, məsələn, aşağı temperaturun və ya işığın təsirindən toxumların cücərməsində bu effekt özünü göstərir.

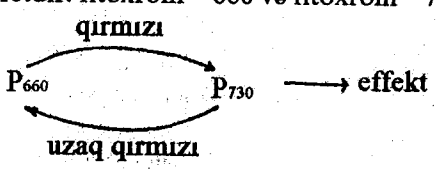
İşığın böyümə və inkişafa təsiri

Fitohormonlar kimi, işığın da orqanizmə təsiri müxtəlif ola bilər. Belə ki, işıq toxumların cücərməsinə, tənəffüsünə, kökyumrularının əmələ gəlməsinə və çiçəklərin formalaşmasına və s.-ya təsir göstərir.

İşığın hüceyrələrə təsiri həm də hüceyrənin genetik aparatının xüsusiyyətlərindən də asılıdır. Məsələn, işığın təsiri ilə epidermisin bəzi hüceyrələrində (trixoblastlarda) tükcüklər yarandığı halda, epidermisdən altdakı təbəqədə antosian əmələ gəlir.

İşığın effektivliyi, onun piqmentlər tərəfindən udulması ilə müəyyən olur. Çox hallarda, işığın böyümə və inkişafa təsiri elektromaqnit spektrinin uzundalğalı sahəsini udan piqment sistemi-fitoxromlarla əlaqədardır. «Uzaq qırmızı» ($\lambda \approx 730$ nm) işığın bir-və ya bir neçə dəqiqə təsiri «qırmızı» ($\lambda \approx 660$ nm) işığın hüceyrəyə göstərdiyi effektin aradan qaldırılması üçün kifayətdir və öz növbəsində «qırmızı» işıq da «uzaq qırmızı» işığın təsirini qısa müddətdə aradan qaldıra bilir. Fotobioloji effekt üçün işıqlanmanın intensivliyinin o qədər də əhəmiyyəti yoxdur. İşığın çox az miqdarı belə böyümə və inkişaf proseslərini tam şəkildə aparmağa kifayətdir.

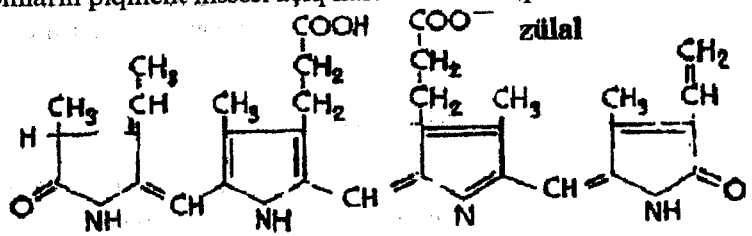
Fitoxrom sistemi yosunlarda, şibyələrdə, qıjılarda və toxumlu bitkilərdə, demək olar ki, bitkinin bütün hissələrində, xüsusilə, cavan meristem sahələrdə daha çox rast gəlinir. Fitoxrom hüceyrənin əsasən sitoplazmasında toplanır və ən azı bir-birinə çevrilə bilən iki piqmentdən ibarətdir: fitoxrom – 660 və fitoxrom – 730.



Sxemdən göründüyü kimi, P_{660} qırmızı işığı (660 nm) udaraq P_{730}-a, o isə, öz növbəsində, uzaq qırmızı (730 nm) işığı udaraq P_{660}-a çevrilir. Bu fitoxromlardan P_{660} fizioloji baxımdan qeyri-fəaldır. Buna görə də, fitoxromlar vasitəsilə tənzim olunan reaksiyalar P_{730}

piqmentinin miqdarından asılıdır.

Fitoxromlar suda həll olan göyümtül rəngli xromoproteidlərdir. Bunlardan P_{660} göy rəngdə, P_{730} isə yaşılımtıl-göy rəngdə olur. Fitoxromların piqment hissəsi açıq halda olan tetrapirroldan ibarətdir.



fitoxrom P_{660}-ın piqment hissəsinin qurulușu

Fitoxromların tənzim etdiyi reaksiyaların təsir spektrləri göstərir ki, aktiv sahə 620-680 nm (qırmızı), bunun əksinə təsir edən sahə isə 700-760 nm (uzaq qırmızı) arasında yerləşir. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, fitoxromların udma spektrlərilə onların təsir spektrləri birbirinə tam müvafiq deyildir. Belə ki, udma spektrləri qırmızı sahədən başqa, həm də göy sahədə də maksimum nəzərə çarpır.

Bir sıra fermentlərin P_{730} vasitəsilə sintez olunması və ya onların sintezinin pozulması göstərir ki, işığın inkişaf proseslərinə təsiri genlərin diferensial aktivləşməsilə əlaqədardır. Məsələn, P_{730}-un köməyi ilə, doymamış yağ turşularını oksidləşdirməklə peroksidlərin əmələ gəlməsini kataliz edən lipoksigenaza tezliklə inaktivləşir.

İşığın təsiri ilə membranın keçiriciliyi, kalium ionlarının paylanması, membran potensialının dəyişilməsi, transkripsiya, translyasiya, fermentlərin aktivliyi və s. proseslərin dəyişilməsi sayəsində bitkilərin böyümə və inkişafında da xeyli dəyişiklik nəzərə çarpır.

Müəyyən edilmişdir ki, spektrin 500 nm-dən aşağı (göy) və 700 nm-dən yuxağı (uzaq qırmızı) sahələri də bioloji baxımdan fəaldır. Lakin bu sahələrdə effekt, çoxlu miqdarda işığın (bir neçə saat işıqlanmada) təsiri zamanı meydana çıxır. Odur ki, belə effektləri «yüksəkenerjili effektlər» də adlandırırlar. Güman edilir ki, yüksəkenerjili effektləri də müəyyən piqmentlər (ksantofil) həyata keçirir.

Bitkilərin böyümə və inkişafında temperaturun rolu

Böyümə və inkişafın temperatur optimumu, bu proseslərdə iştirak edən metabolik reaksiyaların bir-birilə daha yaxşı əlaqələndiyi temperatur hüduduna uyğun gəlir. Məlumdur ki, temperatur günün

bütün saatlarında eyni səviyyədə qalmır. Onun optimumunun gündüz və gecə vaxtlarında ritmik olaraq dəyişilməsinə «termoperiodizm» deyilir. Həm aşağı, həm də yuxarı, temperatur bitkilərdə inkişaf proseslərini induksiya edə bilir. Belə ki, aşağı temperatur (<+8°C) toxumların və tumurcuqların sükunətini pozur, çiçəklərin əmələ gəlməsini həyata keçirə bilir.

Çiçəklərin əmələ gəlməsi (əvvəldən əmələ gəlmiş çiçək tumurcuqları ilə qarışdırmaq olmaz) bitkilərin vegetativ haldan generativ hala keçməsidir ki, bu zaman zoğun böyümə konusunda çiçək tumurcuqları yaranır. Bu prosesin soyuğun təsiri ilə induksiya olunmasına «yarovizasiya» deyilir.

Yarovizasiya hadisəsi payızlıq (payızda cücərib, cücərti halında qışlayan bitkilər) və çoxillik bitkilərdə çiçəklərin əmələ gəlməsində mühüm rol oynayır. Soyuğa mütləq tələbatı olan bitkilər yarovizasiyasız bir və ya bir neçə il vegetativ halda qalır, məsələn, tropik zonada çuğundur, kərövüz və s. bitkilər çiçəkləmədən böyüyür.

Çiçəklərin əmələ gəlməsi üçün soyuğa ehtiyacı olan bitkilərin, demək olar ki, hamısı, həm də ikinci xarici amilə – uzun günə də möhtac olur (işıqlanmanın müddəti 12 saatdan çox). Yarovizasiya öz-özlüyündə hələ çiçəklənmə əmələ gətirmir, yalnız bitkinin böyümə konusundakı hüceyrələrin uzun günə qarşı həssaslığını artırır.

Bir sıra bitkilər yarovizasiyanı hələ embrional fazada olarkən keçə bilir (məsələn, payızlıq taxılların şişmiş toxumları).

Yarovizasiya prosesi bir neçə mərhələdə gedir. Əvvəlcə (bir neçə gün ərzində), temperaturu qaldırmaqla (35-36°C) deyarovizasiyaya nail olmaq mümkündür. Bu zaman təkrarən yarovizasiya üçün, orqanizm lazım olan müddəti yenidan tam keçməlidir. Sonra yarovizasiya stabil vəziyyətə keçir və bu vəziyyətdə artıq deyarovizasiya mümkün deyildir.

Müəyyən edilmişdir ki, yarovizasiya ancaq oksigen və tənəffüs substratının olması şəraitində həyata keçirilə bilir. Yarovizasiya hadisəsi, hansısa yolla genetik sistemə toxunaraq, görünür, genlərin diferensial aktivləşməsinə səbəb olur. Bunu, payızlıq taxıl bitkilərində yarovizasiyadan sonra histonların fraksiyaca dəyişilməsi və həmçinin də, yarovizasiya effektinin bölünmə zamanı hüceyrədən hüceyrəyə ötürülməsi faktları da sübut edir.

Bir sıra bitkilərdə (pambıq, soya və s.) yarovizasiya yüksək temperaturda (2-3 həftə +20°C-də) həyata keçirilir və xarakteri etibarilə soyuqdakı yarovizasiyaya oxşayır.

Yüksək temperaturdakı yarovizasiya hadisəsi, soyuqdakı yarovizasiyaya nisbətən az öyrənilmişdir.

RİTMİKA VƏ PERİODİKLİK

Bitki orqanizmində bir sıra metabolik proseslər, o cümlədən böyümə, inkişaf və hərəkət kimi mürəkkəb funksiyalar ritmik (ahəngdar) şəkildə dəyişikliyə uğrayır. Bu cür ritmiklik, çox hallarda gündüz və gecənin sutka ərzində dəyişilməsinə müvafiq gəlir. Belə hallarda bilavasitə tənzimləyici kimi xarici amillər, temperatur, işıq və s. mühüm rol oynayır. Həmin endogen tənzim olunan ritmika «endogen sutkalıq ritmika» və ya «sirkad ritmika» adlanır (latınca «sirka»-yaxın, «diyes»-gün deməkdir). Ritmikliyin gedişinə nəzarət edən və orqanizmə xas olan xronometrik sistem (xrono-vaxt, metriya-ölçü deməkdir) «fizioloji saatlar» adlandırılır.

Sirkad ritmiklik bəzən işıq və temperaturun təsiri sabit olduqda da nəzərə çarpır. Müəyyən edilmişdir ki, lobyanı qaranlıqda və sabit temperatur şəraitində cücərtdikdə, alınan bitkilərin yarpaqlarında yenə də sirkad hərəkətlər nəzərə çarpır.

Orqanizmdə fizioloji saatlar mitozun tezliyini, hüceyrə nüvəsinin həcmini, xloroplastların formalarını, fotosintezin və tənəffüsün intensivliyini, fermentlərin aktivliyini və s. prosesləri tənzim edir.

Ümumi halda, fizioloji saatları, iki kənar vəziyyət arasında sabit sürətlə rəqs edən ossilyatora bənzətmək olar. Bu ossilyator, hər hansı maddədən yox, ilk növbədə, reaksiyaların mürəkkəb ardıcıllığından ibarətdir.

Sirkad ritmlərin davametmə müddəti temperaturdan, ya çox az, ya da heç asılı olmadığından odur ki, ossilyatorun da rəqsetmə müddəti temperaturdan asılı deyildir. Lakin ossilyasiyaya səbəb olan ardıcıl biokimyəvi reaksiyaların temperaturdan asılı olmadığını təsəvvür etmək də çətindir. Buna görə də, hazırda fizioloji saatların mükəmməl molekulyar modelini hazırlamaq mümkün olmamışdır.

Acetabulariya – yosununda və s. orqanizmlərdə sirkad ritmika transkripsiya prosesinin ingibitoru olan aktinomitsinin təsiri altında dayanır. Bu, ritmiklik hadisəsinin hüceyrədə DNT ilə əlaqədar olduğunu göstərir. Bununla belə, fizioloji saatları hüceyrənin təkcə bu və ya digər komponentinə aid etmək düzgün olmazdı.

Bitkilərdə, heyvanlarda və insanda fizioloji saatlar vaxtı hesablamaq üçündür. Bitkilərdə fizioloji saatların ən mühüm funksiyası çox güman ki, günün uzunluğunu və ilin vaxtlarını qeydə almaqdır. Bununla əlaqədar olaraq bitkilər ilin hər hansı vaxtında günün uzunluğunu müəyyənləşdirir və çiçəkləmə, ya da qışdakı sükunət fazasına keçə bilir.

İşığın sirkad ritmlərə təsiri fitoxrom vasitəsilə olur. Belə ki, spektrin yaxın sahəsindəki qırmızı işıq bitkilərdə rəqsi hərəkət yaradırsa, uzaq sahədəki qırmızı işıq rəqsi hərəkətin sönməsinə səbəb olur.

Fotoperiodizm

Böyümə və inkişafla əlaqədar elə hadisələr vardır ki, bunlar gündüz işığının təsir müddəti (günün uzunluğu) ilə tənzim olunur. Günün uzunluğunun «böhran» qiymətindən başlayaraq bu və ya digər proses ya gedir, ya da getmir, güclənir, yaxud zəifləyir, həm də hər bitki növündə bu proseslər müxtəlifdir.

Günün uzunluğu ilə əlaqədar bitkilərdə baş verən hadisələr «fotoperiodizm» adlandırılmışdır.

Fotoperiodik təsir kambinin fəaliyyətində, yarpaqların formasının əmələ gəlməsində, kök yumrularının yaranmasında, yarpaqların tökülməsində, şaxtaya davamlılıqda, toxumların cücərməsində və s.-də özünü büruzə verir.

İşığa qarşı münasibətinə görə, bitkilər: neytral (N) uzungünlü (UG) və qısagünlü (QG) olmaqla üç qrupa bölünür. Fotoperiodik tənzimlənmə çiçəklərin əmələ gəlməsi prosesi üçün daha yaxşı öyrənilmişdir.

Uzungünlü bitkilər qısa gün şəraitində becərildikdə onlarda qısa gövdə, qısagünlü bitkilər uzungündə olduqda isə onlarda intensiv vegetativ böyümə müşahidə olunur.

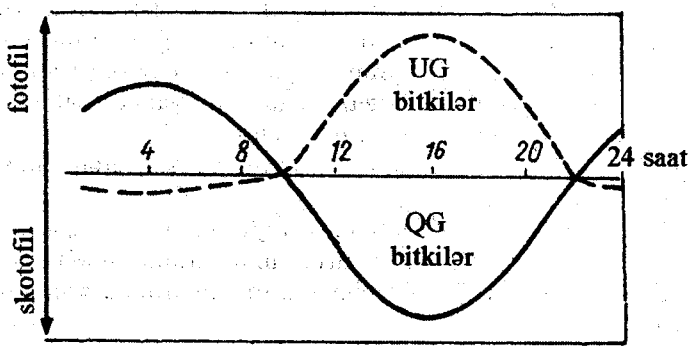
Fotoperiodik siqnal üçün reseptor orqan bitkinin yarpaqlarıdır. Buradan siqnal, bitkinin başqa orqanlarına kimyəvi formada (hormon) ötürülür.

Əgər qısagün şəraitində, qaranlıq faza işıq intervalı ilə kəsilərsə, bu halda «uzun gecə» bitkilər üçün «qısa gecə», başqa sözlə, qısagün-uzungün olacaqdır. Əksinə – işıq fazasının (uzun və ya qısa gün üçün) «qaranlıq intervalı» ilə kəsilməsi heç bir effekt vermir. Beləliklə də, bu prosesdə həlledici gecənin uzunluğudur.

Qısagünlü və bəzi uzungünlü bitkilərdə işıq intervalının təsir spektri göstərir ki, burada fitoxrom effekti mövcuddur. Qırmızı işıq intervalı ağ işıq kimi təsir edir, uzaq qırmızı işıq isə bu təsiri aradan qaldırır.

QG bitkilərin 24 saatlıq ritmlərində bir-birinə əks olan iki faza işıq intervalına görə növbələşir. Bunlar: 1) fotofil; 2) skotofil fazalardır. Fotofil fazada işığın təsiri ilə çiçəkləmə induksiya olunduğu halda, skotofil fazada isə, əksinə, işıq çiçəklənməni dayandırır.

UG bitkilərin 24 saatlıq ritmlərində isə yalnız periodik (dövri) olaraq təkrarolunan fotofil faza aşkar edilir (şəkil 67). Bu bitkilərdə fotofil faza, işıqlanmadan təxminən 16 saat sonra maksimum qiymətə çatır və sonradan çox zəif skotofil faza (bu faza olmaya da bilər) ilə əvəz olunur.



Şəkil 67. Qısagünlü və uzungünlü bitkilərdə sirkad ritmlərin fazaları.

BİTKİLƏRİN ONTOGENEZİ

Mayalanmış yumurta hüceyrəsi, yaxud spor öz inkişafını tamamlayana qədər mürəkkəb kəmiyyət və keyfiyyət dəyişikliklərinə məruz qalır. Bütün ali bitkilər, demək olar ki, eyni plan üzrə inkişaf edir. Ziqotada qütblük oxu əmələ gəldikdən sonra vegetativ orqanlar (kök, gövdə, yarpaqlar), inkişafın müəyyən mərhələsində isə reproduktiv orqanlar meydana çıxır. Bir sıra bitkilərdə həyat fəaliyyətinin birinci ilində toxum və meyvə əmələ gəlməklə inkişaf tsikli başa çatır. Bəzi bitkilərdə isə reproduktiv fazaya (meyvəəmələgətirmə) keçid bir neçə ildən sonra baş verir və bununla da bitki məhv olur. Belə bitkiləri «monokarp» adlandırırlar. Bununla yanaşı, bitki qruplarının bir çoxunda reproduktiv fazaya keçid, vegetativ böyümənin itməsinə səbəb olmur və belə bitkilər, hətta yüz illərlə meyvə əmələ gətirməklə yanaşı böyüməni də davam etdirirlər. Beləliklə də, bitkilərin ontogenezi mürəkkəb xarakter daşıyır və şərti olaraq embrional, yuvenil (cavan), yetkin, çoxalma və qocalma dövrlərinə (mərhələlərinə) bölünür. Embrional dövr cinsiyyətli çoxalma zamanı yumurta hüceyrəsinin mayalanmasından toxumların cücərməsi və ya tumurcuqların

formalaşmasına qədərki müddəti əhatə edir. Yuvenil dövr isə vegetativ inkişaf dövrü ilə eyni vaxta düşür. Yuvenil bitkilərdə meristemlər yuvenil hüceyrələr və ya toxumalar əmələ gətirir. Bu bitkilər üçün çiçəkləməyə qabil olmamaq, kökatma, yarpaqların formaları, sürətlə böyümə, qışda yarpaqlarını saxlamağa meyllik və s. cəhətlər xarakterikdir.

Bitkilərin yetkin dövründə qönçələrin və çiçəklərin formalaşması, kökyumruları və soğanaqların əmələ gəlməsi baş verir. Yuvenil dövrdən yetkin dövrə keçid zamanı gedən fizioloji proseslər tam öyrənilməmişdir. Güman edilir ki, bu zaman meristem hüceyrələrində genlərin aktivliyi tədricən dəyişilir və sabit determinasiya baş verir.

Çoxalma dövrü, ontogenezdə meyvə əmələ gətirən orqanların tam formalaşması ilə başa çatır.

Ontogenezin son dövrü qocalmadır ki, burada bitkidə meyvə əmələgəlmə prosesi tamamilə dayanır və bitki məhv olur. Bitkilərdə qocalma dövrü yarpaqlarda daha yaxşı öyrənilmişdir. Həmin dövrdə yarpaqda, fotosintez və tənəffüsün intensivliyi, xlorofilin, zülalların və RNT-nin miqdarı azalır.

Digər tərəfdən, qocalmış yarpaqlarda abssiz turşusunun əmələ gəlməsi güclənir. Zülalların və RNT-nin sintezini sürətləndirən amillər (ilk növbədə, sitokininlər, hibberellinlər və auksinlər) bitkilərdə qocalmanın qarşısını ya alır, ya da ləngidir.

Sürətlə bölünən və diferensiasiya etməyən hüceyrələr (meristemlər) qocalmır. Beləliklə də, meristem hüceyrələrə malik olan bitki orqanizmi qeyri-məhdud müddət üçün qocalmaya bilər. Lakin bu ona görə baş vermir ki, meristem hüceyrələr diferensiasiya etmiş toxumaların tormozlayıcı korrelyativ təsirinə məruz qalır. Qocalmaya səbəb olan ən fəal (tormozlayıcı) mərkəz çoxalma orqanlarıdır. Məsələn, bir və ikiillik bitkilər əgər çiçəkləmirsə, onda onlar çoxillik bitkilərə çevrilə bilər. Çiçəklərin müntəzəm kəsilməsi də qocalmanın qarşısını alır. Belə ki, aqava bitkisi 8-10 ildən sonra çiçək açır və meyvə verdikdən sonra məhv olur. Lakin bu bitki əgər vegetativ vəziyyətdə olarsa, o 100 ilədək yaşaya bilər. Meyvələr də yetişmə zamanı güclü qocalma effektinə malikdir. Meyvələrin yetişməsi, onlarda böyümə qurtardıqdan sonra başlayır. Bu zaman meyvələrdə nişasta sürətlə parçalanır, turşular azalır, şəkərlərin miqdarı ya artır və ya dəyişilmir, hüceyrələrin qılafları kəskin dəyişikliyə uğrayır (yumşalır), hidrolitik proseslərin sürətlənməsinə baxmayaraq, zülalın sintezi baş verir. Meyvələrdə ya yığımdan əvvəl, ya da sonra klimakteriya prosesi müşahidə edilir. Klimakteriya tənəffüsün müvəqqəti ola-

raq kəskin artmasıdır. Bu zaman pentozofosfat tsikli qlikolizlə əvəz olunur və tənəffüsdə üzvi turşulardan istifadə edilir (RQ>1).

Ontogenezdə aktivliyin növbələşməsi

İqlim şəraiti dövri olaraq dəyişilən yerlərdə sinxron formada bütün bitkilərdə də aktivliyin növbələşməsi nəzərə çarpır. Belə ki, əlverişli iqlim şəraitində bitkilər aktiv vəziyyətdə olduqları halda, qeyri-əlverişli şəraitlərdə isə (quraqlıq və ya ilin soyuq dövrlərində) sükunət vəziyyətinə keçirlər (tumurcuqların, toxumların sükunəti və s).

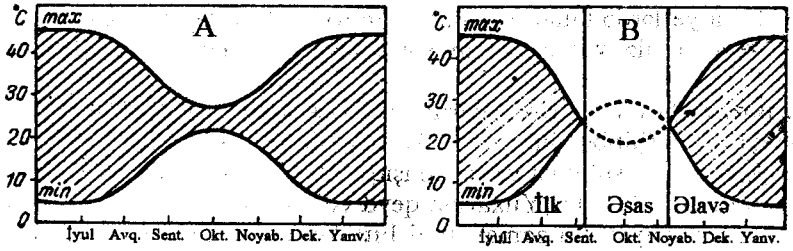
Sükunət vəziyyətində meristemlər toxumda, yaxud tumurcuqda, ya toxumun qabığı, ya da tumurcuğun pulcuğu vasitəsilə qeyri-əlverişli şəraitlərdən mühafizə olunur. Digər tərəfdən sükunətdə olan hissənin davamlılığı, həm də ondakı maddələr mübadiləsinin çox zəif getməsi, tənəffüsün intensivliyinin olduqca azalması və bir sıra genlərin inaktivləşməsi sayəsində də xeyli yüksəlir.

Tumurcuqların sükunət vəziyyəti dərin (endogen) və məcburi (ekzogen) olmaqla iki tipə bölünür. İqlim şəraitinin vegetativ böyümə üçün hələlik əlverişli olduğu vaxtlarda, ağaclardakı tumurcuqlar qışlamadan ötrü dərin (endogen) sükunətə keçməyə başlayır. Lakin dərin sükunət tez qurtarır və sonra məcburi (ekzogen) sükunət başlayır. Bitkilərdə sükunət şərti olaraq üç dövrə bölünür: 1) ilk; 2) əsas (dərin); 3) əlavə.

Tam dərin sükunət dövründə (əsas sükunət dövrü), ümumiyyətlə, heç bir böyümə prosesi getmir. Sükunətin həmin dövrü uzun çəkmir (şəkil 68) və bəzən heç olmaya da bilər. Lakin ilk sükunət dövründə böyümə müəyyən dərəcədə mümkündür. Əlavə sükunət dövründə isə (endogen sükunətdən ekzogen sükunətə keçid) əksinə proseslər baş verir. Bəzi bitkilərdə sükunət dövrünün başlanması xarici mühitlə, hər şeydən əvvəl, qısa günün fotoperiodik təsiri ilə tənzim olunur. Qısa gün böyümənin dayanmasına və sükunətdə olacaq tumurcuqların morfoloji cəhətdən formalaşmasına səbəb olur.

Bitkilərdə dərin sükunətin dayanması üçün siqnal rolunu çox hallarda aşağı temperatur oynayır. Bu hadisəni yarovizasiya prosesi ilə müqayisə etmək olar.

Sükunət dövrünün qurtarmasına səbəb olan və soyuq kimi təsir edən digər təbii amillər uzun gün və istilikdir.



Şəkil 68. Böyümənin ilk, əsas və əlavə sükunət dövrlərində temperatura olan tələbatının dəyişilməsi. Yuxarı əyri – maksimum, aşağı isə minimum temperaturu göstərir. Cizgilənmiş sahədə böyümə hələ mümkündür:
A-əsl sükunət olmadıqda; B-əsl sükunət olduqda.

Sükunətdə olan toxumla, sükunətdəki tumurcuq arasında başlıca fərq birinciləıdə suyun az miqdarda olmasıdır. Toxumların cücərməsi onlarda şişmə prosesi ilə başlayır və bundan sonra böyümə və inkişaf nəzərə çarpır. Qeyd etmək lazımdır ki, suyun çatışmazlığı toxumun sükunətdə qalmasının hələ əsas səbəbi deyildir. Belə ki, toxumlar dərin sükunət dövründə su ilə yaxşı təchiz olunmaqlarına baxmayaraq yenə də cücərmir.

Bitkilərin növündən asılı olaraq onların toxumalarının sükunət dövrü aşağıdakı səbəblərin bir və ya bir neçəsi ilə əlaqədar ola bilər.

1. Rüşeymin morfoloji cəhətdən yetkin olmaması.

2. Fizioloji qeyri-yetkinlik. Buraya məhsulları cücərmə üçün lazım gələn, lakin blokada olunmuş (inaktivləşmiş) halda müxtəlif genlər daxildir.

3. Cücərmənin ingibitorları. Bu maddələr rüşeymdə, endospermdə, xüsusən toxumun qabığında, meyvələrin lətində və s. olur (kumarin, abssiz turşusu, benzoy turşusu və s).

4. Toxumun qabığının su və ya qazlar üçün keçirici olmaması. Bu halda su şişmə, oksigen isə tənəffüs prosesi üçün lazımdır.

5. Toxum örtüklərinin (qabıq və s.) mexaniki müqavimətdir ki, bu da toxumun şişmə və böyümə zamanı həcmcə artmasına imkan vermir.

Rüşeymin yetişməsi spontan gedir və belə toxumlar cücərə bilir. Həmin toxumlarda fizioloji yetkinlik, çox hallarda DNT-nin histonlardan ayrılması, beləliklə də, genlərin blokadasının dayanması ilə əlaqədardır.

Səhra yerlərdə bitən bəzi bitkilərin toxumları, tərkiblərindəki ingibitorlar su ilə yuyulduqdan sonra cücərmə qabiliyyətinə malik olur.

Bəzi hallarda isə, toxumların cücərməsi induksiyaedici maddələrin iştirakı ilə (hibberellin, etilen, kalium nitrat və s.) həyata keçirilir.

Toxumların sükunət vəziyyəti işıq və temperatur amillərinin təsirindən də pozula bilir. Yuxarıda qeyd edildiyi kimi cücərmə prosesi şişmə ilə başlayır. Bu zaman bəzi bitkilərin toxumlarının qabıqları çatlayır. Sonrakı fazada ehtiyat qida maddələrinin hidrolizi və daşınması, bununla əlaqədar olaraq tənəffüsün intensivləşməsi baş verir. Cücərməyə başlayan toxumlarda ən əvvəl hidrolazalar meydana çıxır, onlardan sonra isə heterotrof qidalanmada iştirak edən fermentlər (məsələn, qlikoliz, pentozofosfat tsiklində) fəaliyyətə başlayır. Avtotrof mübadilə (fotosintez) üçün lazım olan fermentlər xeyli sonralar nəzərə çarpır.

Toxum meyvənin içərisində olduqda onun cücərməsi, meyvədə olan və ingibitor kimi təsir edən maddələr tərəfindən aradan qaldırılır.

Cücərməyən toxumların həyati qabiliyyətə malik olmasına ən yaxşı misal hind «lotosunun» toxumlarıdır. Radioaktiv karbona görə müəyyən edilmişdir ki, bu bitkinin qazıntı ilə tapılan toxumlarının yaşının təxminən 1000 ilədək olmasına baxmayaraq onların qabığı soyulduqdan bir neçə gün sonra cücərməyə başlamışlar.

Cücərmə, hər şeydən əvvəl, suyun udulması ilə başlanmalıdır. Luisin təcrid olunmuş nüşeym və həmçinin, arpa, buğda və lobya toxumları ilə apardığı təcrübələr göstərdi ki, suyun udulması zamanı toxumun şişməsi prosesi üç fazalıdır. Birinci faza – suyun udulması sırf fiziki proses olub, təxminən 45 dəqiqə davam edir. İkinci faza – 7-10 saat müddətində baş verir və burada suyun udulması sürəti azalır, lakin tənəffüs artmağa başlayır. 10 saatdan 40 saatadək olan üçüncü fazada hüceyrənin bölünməsi baş verir, lakin suyun udulması və tənəffüsün intensivliyi yüksəlir, həmçinin də hüceyrələrin ölçüləri artır. Bu fazada suyun udulması anaerob şəraitdə və ya ingibitorların təsirindən pozulur.

Təbii ingibitorların toxumların cücərməsinə maneçiliyi də onların şişmə zamanı ikinci və üçüncü fazada suyun udulmasını tənzimləmələri ilə də əlaqədar ola bilər.

Bitkilərdə olan maddələrdən bir çoxu, nisbətən aşağı qatılıqlarda da toxumların cücərməsinə ləngidici təsir edə bilirlər. Bu baxımdan, məsələn, *Artemisia absinthium* bitkisində rast gəlinən «absintin» al-

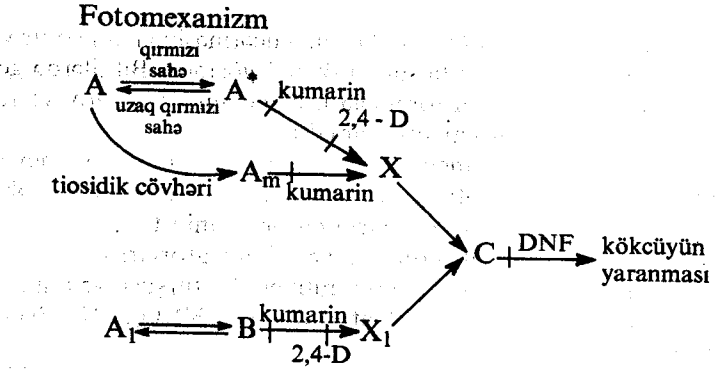
koloidi *Laevisticum officinall* toxumlarının cücərməsinə mane olur və bu cür təsir təxminən 1 m radiusunda özünü göstərir. Bitkilərdə geniş yayılan kumarin və onun törəmələri, həmçinin də benzoy və fenollu birləşmələr cücərməyə mənfi təsir edir.

Güman olunur ki, lətli meyvələrdə toxumların cücərməsi meyvə hüceyrələrində yüksək osmotik təzyiqlə yanaşı, həm də oradakı təbii ingibitorla da əlaqədardır. Toxumların cücərməsinin təbii ingibitorları ilə yanaşı, həm də təbii induktor və stimulyatorları da vardır. İnduktorlara işıq, temperatur, kinetin, hibberellin turşusu və ammonium-nitrat da daxiddir. Stimulyatorlara isə KNO_3, NH_4NO_3, NH_4Cl və fosfatı aid edirlər.

İşığın toxumların cücərməsinə sürətləndirici təsiri 1860-ci ildə, ləngidici təsiri isə 1903-cü ildə aşkar edilmişdir. Bu cür təsir bitki hüceyrələrində fitoxrom sistemi ($P_{660} \xrightleftharpoons{h\nu} P_{730}$) ilə əlaqədardır.

Hazırda belə hesab edilir ki, xlorofil əmələ gətirə bilən bitkilərin hamısında fitoxrom vardır. Qaranlıqda əkilən bitkilərdə o, özünün stabil formasında (660 nm) olur. Toxumları qırmızı işıqla işıqlandırdıqda fitoxrom digər formata (730 nm) keçir. Daha uzundalğalı qırmızı işığın təsirindən P_{730} dərhal P_{660}-a çevrilir. Bu cür çevrilmə fizioloji temperaturlarda və oksigenin iştirakı ilə qaranlıqda da həyata keçir. Lakin işıqdakına nisbətən bu proses yavaş gedir. Qaranlıqda P_{730}-un P_{660}-a çevrilməsi, müxtəlif bitki toxumlarının fotoperiodik xassəsini müəyyənləşdirir.

Toxumların cücərməsi prosesinə görə induktorlar, stimulyatorlar və işıq arasında qarşılıqlı əlaqə mövcuddur. Bu cür əlaqəni İvenari (1957) sxematik olaraq aşağıdakı kimi göstərmişdir. Bu sxemdə kumarin və 2,4-DNF cücərməni dayandırırlar, amma hər biri müxtəlif reaksiyalara təsir edirlər. Kumarinin təsiri ilə işıq arasında əlaqə vardır. Məlumdur ki, kumarin işığa tələbatı olmayan toxumlarda, induktiv olaraq tələbat yarada bilir. Maraqlıdır ki, kumarin və yüksək temperaturun təsiri eyni cürdür (həm də additiv xarakter daşıyır), yəni cücərmənin işıqdan asılılığı güclənir. Alçaq temperaturlarda isə toxumların cücərməsi zamanı işığa tələbat azalır və həm də, kumarinin ingibitor təsiri da zəifləyir. Lakin 2,4-DNF toxumların cücərməsinə təsiri, onun sadəcə olaraq ATP-in əmələ gəlməsinə mənfi təsiri ilə izah oluna bilər.



Toxumların cücərməsində müxtəlif ekzogen amillərlə (işıq, temperatur, oksigen, su və s.) yanaşı toxumu təşkil edən toxumaların spesifikliyi də mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Belə toxumalar sayca çox olmaqla həm də funksiyalarına görə də bir-birindən fərqlənir. Adətən cücərmə zamanı hüceyrələrin bölünməsi yalnız kök-gövdə oxu boyunca olur. Endosperm və ləpələr əsasən ehtiyat toxumalardır.

Bu toxumalar qısa müddətli metabolik aktivlikdən sonra tezliklə qocalır və məhv olurlar. Cücərən toxumlarda metabolik reaksiyaların xarakteri, bir-birilə əlaqəsi, onların ardıcıllığı şişmə zamanı bu reaksiyalardan hansının ilkin olması və s. məsələlər hələlik tam aydınlaşdırılmamışdır.

Cücərən toxumlarda ən mühüm səciyyəvi xüsusiyyətlərdən biri endosperm və ləpələrdə ehtiyat qida maddələrinin (yağlar, şəkərlər, zülallar) tezliklə və tamamilə itməsidir. Məsələn, endospermi yağla zəngin olan gənəgərçək toxumları cücərərkən yağların sürətlə şəkərlərə çevrilməsi baş verir və bununla əlaqədar onlarda tənəffüs əmsalı (Q) vahiddən kiçik olur. Belə çevrilmənin ilk mərhələsi, şübhəsiz ki, triqliseridlərin sərbəst yağ turşuları və qliserinə qədər hidrolizindən ibarətdir. Bu proses neytral lipazaların aktivliyinin xeyli artması ilə əlaqədardır. Triqliseridlərin hidrolizi nəticəsində hüceyrələrdə yağ turşuları toplanıb qalmır. Bunun səbəbi, əmələ gələn yağ turşularının β-oksidləşmə yolu ilə dərhal asetil Koenzim A-ya və bundan sonra da saxarozaya çevrilməsidir. Bu proses aşağıdakı sxem üzrə həyata keçir.

$C_{16}H_{32}O_2 \rightarrow 8\ CH_3CO - K_0A + 8\ [H]$

$8\ CH_3CO - K_0A \rightarrow 4$ oksaloasetat $+ 24\ [H]$

4 oksaloasetat $\rightarrow 4$ fosfoenolpiruvat $+ 4\ CO_2$

4 fosfoenolpiruvat $8\ [H] \rightarrow$ saxaroza

$C_{16}H_{32}O_2 + 11\ O_2 \rightarrow C_{12}H_{22}O_{11} + 4\ CO_2 + 5\ H_2O = 4/11 = 0{,}36$

Yağ turşularından saxarozanın əmələ gəlməsi qlioksilat tsikli vasitəsilə həyata keçir. Bu zaman, yağ turşularının saxarozaya çevrilməsi üçün lazım olan malatsintetaza və izositrataza fermentləri cücərmədən bir neçə gün sonra toxumlarda da çox az olur və yaxud da heç olmur. Bu fermentlərin sintezinin asetil – KoA və ya fitohormonlarla induksiya olunması məsələsi hələlik tam aydınlaşdırılmamışdır.

Arpa toxumları cücərərkən onun aleyron təbəqəsində bir sıra hidrolitik fermentlər əmələ gəlir və buradan nişasta ilə zəngin olan endospermə daxil olur. Müəyyən edilmişdir ki, bu cür fermentlərin sintezi hibberellin turşusunun təsiri altında həyata keçə bilir. Hibberellin turşusunun təsiri ilə α – amilazanın aktivliyinin artmasına baxmayaraq, RNT-nin sintezini pozan birləşmələr onun sintezini pozur. Bu mexanizm ola bilsin ki, hüceyrədəki tənzimləyici sistemlərdən birini təşkil edir. Taxıl bitkilərinin toxumlarında endospermdəki nişasta, α – amilaza, β – amilaza və maltazanın təsiri altında hidroliz olunaraq qlükozaya qədər çevrilir. β – amilaza aktivliyi endospermin nişasta olan hüceyrələrində aşkar edilmişdir.

Bu ferment toxumların inkişafı və yetişməsi dövründə sintez olunur. α – amilazanın əmələ gəlməsi hibberellin turşusunun təsiri altında baş verir. Maraqlıdır ki, cücərən noxud ləpələrində ekzogen hibberellin turşusu α – amilazanın aktivliyinə təsir etmir. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olar ki, α -amilazanın sintezinin başlanğıcı görünür, hansısa amilin iştirakı ilə həyata keçirilir.

Toxumların cücərməsi zamanı zülallar da peptid və amin-turşularına qədər hidroliz olunurlar və bunun sayəsində böyüməyə başlayan rüşeym özünə xas zülalları əmələ gətirir. Ehtiyat zülalların hidroliz sürəti ilə cücərtinin böyümə sürəti bir-birinə uyğun gəlir. Yetkin toxumlar cücərərkən zülalların hidrolizi proteaz və dipeptidazaların köməyilə baş verir. Lakin bu fermentlərin əmələ gəlməsi və təsirinin tənzim olunmasına dair məlumatlar çox azdır.

ORQANO-VƏ MORFOGENEZ

Orqanlar avtonom (məsələn, yarpaqlar və onların qoltuq tumurcuqları), korrelyativ (əlavə köklər), yaxud xarici mühitin təsiri ilə (çiçəklər) əmələ gələ bilir. Orqanların əmələ gəlməsi zamanı determinasiyada, həm də orqanın daxili və xarici formasını da müəyyən edən genetik informasiyalardan istifadə olunur.

Lakin bitkilərdə orqanların formasının genetik nöqteyi-nəzərdən sabitliyinə baxmayaraq, onlar müəyyən qədər dəyişilə bilir. Bitkilər-

də orqanların formaları morfogenetik proseslə müəyyən olunur ki, bu da mahiyyətcə orqanogenezin bir hissəsi sayılır. Məlumdur ki, orqan çoxlu miqdarda hüceyrələrdən ibarətdir. Hüceyrənin diferensiasiyası ilə müqayisədə orqanların və formaların əmələ gəlməsi tez-tez təkrar olunan diferensiasiya proseslərilə əlaqədardır. Buna baxmayaraq, orqano- və morfogenez, prinsipcə ayrı-ayrı hüceyrələrdə gedən diferensiasiya proseslərinin məcmuundan ibarətdir.

Çoxhüceyrəli sistemlərdə morfogenetik siqnalların verilməsi üçün üç imkan vardır: 1) məlumatların nəqlolunan nuklein turşuları vasitəsilə verilməsi; 2) nəqlolunan spesifik maddələrin «çiçəkləmə hormonu», «kökəmələgətirmə hormonu» və s. təsiri ilə hüceyrənin özünəməxsus olan məlumatların istifadə olunması; 3) hüceyrənin özünəməxsus məlumatlarının nəqlolunan, lakin qeyri-spesifik maddələrin (auksinlərin, sitokininlərin və s.) təsiri altında istifadə edilməsi. Əldə olan faktlar üçüncü imkanın reallığını təsdiq edir.

Orqanların əmələ gəlməsini regenerasiya zamanı daha yaxşı öyrənmək mümkündür. Regenerasiya dedikdə, itirilmiş hissənin tamamilə yenidən əmələ gəlməsi başa düşülür (məsələn, bitki qələmlərində yan köklər). Lakin nəzərə almaq lazımdır ki, itirilən orqanların heç də hamısı regenerasiya etmir, məsələn, yarpaq ayası çox nadir hallarda yenidən yarana bilir. Bu halda nəinki yarpağın ayası, həm də onun saplağı da düşür.

Reparasiya zamanı hüceyrələr yaranmış səthdə bölünərək, itirilmiş orqanı yenidən əvvəlki yerində əmələ gətirir (kökün böyümə konusu və s). Regenerasiyada isə itirilmiş orqan başqa yerdə yenidən əmələ gəlir. Reparasiya və regenerasiya «restitusiya» adı altında birləşdirilir.

İntakt bitkilərdə yan tumurcuqlar avtonom halda, yan köklər isə korrelyativ təsirlər ilə əmələ gəlir. Lakin bitkilərin əksəriyyətində auksinin yüksək qatılıqlarını lokal (məhəlli) şəkildə tətbiq etməklə hər hansı yerdə əlavə köklərin əmələ gəlməsinə nail olmaq mümkündür.

Ali bitkilərdə kök və zoğların yaranması üç mərhələdə həyata keçirilir: 1) bölünən hüceyrələrin nizamsız kütlə alınana qədər diferensiasiyası, 2) kök və ya zoğ rüşeyminin həmçinin də nizamlı meristemlərin determinasiyası, 3) kök və ya zoğun uzanması.

Dediferensiasiya ən çox endogen olaraq başlayır. Dərin qatlarda yerləşən toxumalar (məsələn, peresikl, endoderma və s.) qütblüyünü itirdikdə bu zaman nizamsız halda apolyar (qütbsüz) hüceyrə bölünməsi baş verir. Dediferensiasiyanı nisbətən yüksək qatılıqlarda (10^{-7}-10^{-5} q/ml) auksin və sitokinin əmələ gətirir.

Mütəşəkkil (nizamlı) meristemlərin determinasiyası zamanı yenidən qütblük yaranır və hüceyrələrin bölünməsindəki nizamlılıq meydana çıxır. Bu mərhələdə fitohormonların iştirakı məsələsi aydınlaşdırılmamışdır.

Kök və zoğ rüşeymlərinin determinasiyasına gəldikdə, qeyd etmək lazımdır ki, birincilər üçün çoxlu miqdarda auksin, ikincilər üçün sitokinin tələb olunur.

Endogen əmələ gəlmiş rüşeymdən orqanların (kök və zoğun) böyüməsi üçün çox az miqdarda auksin lazımdır (10^{-10} q/ml).

Orqanların əmələ gəlməsi və onların böyüməsi prinsipcə iki müxtəlif prosesdir. Bunlardan hər biri müxtəlif mexanizmlər tərəfindən tənzim olunur. Məsələn, zoğların əmələ gəlməsi hibberillinlər vasitəsilə ləngidiyi halda, onların böyümə prosesi həmin hormonların təsirindən sürətlənir. Digər tərəfdən, kökün əmələ gəlməsi auksinin yüksək, böyüməsi isə, aşağı qatılıqları ilə əlaqədardır.

Yalnız müəyyən toxumalar (peresikl və s.) kök və zoğ əmələ gətirməyə qabildir. Bunun səbəbi hüceyrələrdə hər hansı orqanyaradan amilin olmaması deyil, həmin hüceyrələrdə bir sıra genlərin spesifik blokada olmasıdır.

Kök və zoğların əmələ gəlməsi, genlərin diferensial aktivləşməsi və bununla da mRNT-nin sintezi ilə əlaqədardır.

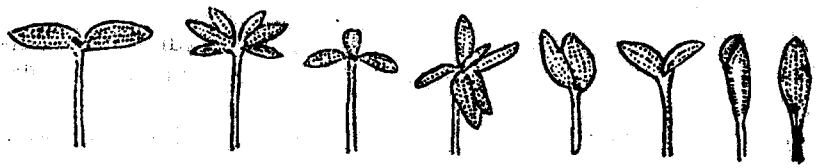
Kökun əmələ gəlməsində iştirak edən maddələri «rizokalin kompleksi», zoğəmələgətirənləri isə «kaulokalin kompleksi» adı ilə birləşdirmək olar.

Kimyəvi və fiziki amillərin morfogenezdə rolu. Morfozlar

Kimyəvi amilin bitkilərdə morfogenez proseslərində iştirakını müxtəlif növ və ya sorta məxsus bitkiləri bir-birinə peyvənd etməklə öyrənmək mümkündür. Belə peyvəndetmə ilə alınmış bitkidə yarpaqların forması hər iki bitkiyə oxşar aralıq mövqe tutur. Bu cür əlamətlər nəslə keçmir və generativ çoxalma zamanı alınan nəsil isə yalnız bu və ya digər növə (sorta) məxsus olur. Güman edilir ki, hüceyrəyə məxsus məlumatlar hər bir növ bitki üçün miqdarı baxımdan səciyyəvi olan qeyri-spesifik maddələrin köməyilə istifadə edilir. Calaq olunan bitkilər arasında fizioloji fəal maddələrin miqdarındakı fərq mRNT-nin miqdarında da fərqin meydana çıxmasına, bu isə müxtəlif formaların yaranmasına səbəb olur.

Kimyəvi birləşmələrin köməyilə bitkilərdə müxtəlif cür morfoloji effektlər əmələ gətirmək mümkündür. Bir sıra hallarda «hipermor-

fozlar» (formaəmələgəlmənin artması) və ya «hipomorfozlar» (formaəmələgəlmənin azalması) alınır ki, bunun da tədqiqatçı üçün müəyyən əhəmiyyəti vardır (şəkil 69).



Şəkil 69. Bahargülü ləpələrində forma dəyişkənliyinin təcrübi alınması: 1-normal cücərti; 2-4-2, 4 D və ya sitokininlə alınmış hipermorfozlar; 5-8-morfaktin, fenilbor turşusu və alınmış hipomorfozlar.

Bitkilərdə güclü morfoloji dəyişikliklər herbisidlər, retardantlar və morfaktinlərin və s. təsiri ilə də müşahidə olunur. Bundan isə təcrübi məqsədlər üçün geniş istifadə edilir.

Morfogenezdə iştirak edən fiziki amillərin əksəriyyəti (işıq, temperatur, havanın rütubəti, ağırlıq qüvvəsi və s.) eyni zamanda, ya bütöv bitkiyə, ya da onun iri hissələrinə təsir göstərir. Buna görə də, hər bir hüceyrə xarici siqnala qarşı bilavasitə cavab vermək imkanına malikdir.

Bitkilərdə işığın təsiri ilə əmələ gələn forma dəyişikliklərinə fotomorfozlar deyilir. Fotomorfoza misal etiolyasiyanın aradan qaldırılmasıdır. Etiolyasiya, qaranlıqda və işıqda becərilən bitkilər arasında fərqli əlamətlərin məcmuudur. Etiolə olunmuş (yaşıllığını itirmiş) ikiləpəli bitkilərdə uzanma (gövdənin) sürətlə gedir, birləpəlilərdə, məsələn, taxıllarda bütövlükdə yarpaqlar işıqdakılara nisbətən xeyli uzanır. Etiolyasiyanın aradan qaldırılması fitoxrom vasitəsilə tənzim olunur.

Etiolə olunmuş cücərtiləri işıqlandırdıqda onlarda çoxlu miqdarda fotomorfozlar əmələ gələ bilər (ağızcıqların diferensiasiyası, plastidlərin formalaşması, tükcüklərin, antosianların, ksilemanın, ilk yarpağın inkişafı və s.). Fotomorfozların əksəriyyəti müsbətdir (işığın təsiri ilə sürətlənmə). Lakin bəzi hallarda mənfi fotomorfoza da rast gəlinir. Fotomorfoz proseslərində genlərin aktivləşməsi, həmçinin da fitohormonların iştirakı istisna edilmir.

İşıq, bəzən bitkilərdə və ya ayrı-ayrı orqanlarda «dorziventrallığa» – yəni orqanın yuxarı və aşağı tərəfləri arasında fərqin yaranmasına da səbəb olur. Xüsusilə, ağaclarda şaxələnmənin güclü getməsi işıqlanmanın intensiv getdiyi sahələrdə meydana çıxır.

İşığın təsiri ilə yaşıl piqmenti olmayan obyektlərdə — göbələk-

lərdə də fotomorfozlar sporangilərin əmələ gəlməsi, konidi və s.-nin morfogenezi nəzərə çarpır.

Geomorfozlarda morfoloji quruluşlar ağırlıq qüvvəsinin təsiri ilə yaranır. Lakin belə morfoloji dəyişikliklər fotomorfozlara nisbətən bitkilərdə az rast gəlinir. Bitkiləri, klinostatda (qravitasiya qüvvəsinin birtərəfli təsirini aradan qaldıran cihaz) saxladıqda onlarda geomorfozlar meydana çıxmır.

Morfozların digər tiplərinə: termomorfozlar (temperaturun təsirindən), hiqromorfozlar (rütubətin təsiri), hidromorfozlar (su ilə təmasda olmaqla), tiqmomorfozlar (toxunmaqla, məsələn, üzümdə) və s. aiddir.

ÇİÇƏKLƏRİN ƏMƏLƏ GƏLMƏSİ

Bu bitkilərin vegetativ vəziyyətdən generativ vəziyyətə keçməsidir. Çiçəkəmələgəlmə prosesi soyuq (yarovizasiya) və uzungün (fotoperiodizm) vasitəsilə induksiya oluna bilir.

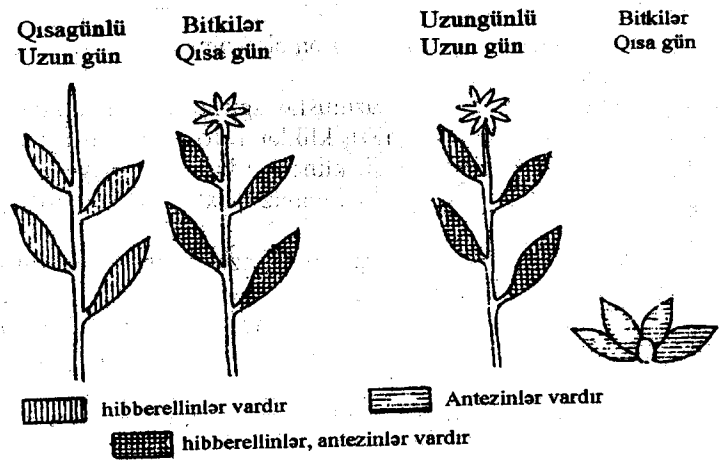
Çiçəklərin əmələ gəlməsi zamanı zoğun böyümə konusunda çiçək rüşeymi formalaşır. Əvvəlcə, böyümə konusunda hüceyrə nüvəsi histonlarının miqdarı azalır, sonra RNT və zülalların miqdarı, həmçinin də RNT-nin azotlu əsasının tərkibi dəyişilir. Bu halda RNT və zülalların sintezinin ingibitorları bitkilərdə çiçəklənmənin də qarşısını alır. Buradan da aydın olur ki, çiçəklərin əmələ gəlməsində genlərin aktivləşməsi mühüm rol oynayır.

Peyvənd vasitəsilə aparılan təcrübələr göstərir ki, uzungün, qısagün və neytral bitkilərdə çiçəkləmə hormonu eynidir. Bu hormon «florigen» adlanır.

Florigenin yarpaqlardan böyümə konusuna hərəkəti floema ilə həyata keçirilir. Belə daşınmanın sürəti temperaturdan çox asılıdır. Florigenin əmələ gəlməsinə müəyyən miqdarda enerji sərf olunur və bu proses ayırıcı agentlər (2,4-DNF) tərəfindən pozulur.

Soyuğa və uzungünə ehtiyacı olan lakin yarovizasiyanı keçməmiş bitkilərdə çiçəkləməni, həmin növdən olan və çiçəkləyən bitkini peyvənd etməklə həyata keçirmək mümkündür. Bu halda çiçəkləyən bitkidən yarovizasiya keçməmiş bitkiyə verilən amil «vernamen» adlandırılır.

Çiçəkləmənin fotoperiodik induksiyasının ikifazalıq nəzəriyyəsinə əsasən, güman edilir ki, çiçəkləmə hormonu olan florigen iki komponentdən ibarətdir: 1) hibberellinlər; 2) kimyəvi baxımdan hələ öyrənilməmiş «antezinlər» (şəkil 70).



Şəkil 70. Çiçəklənmənin fotoperiodik induksiyasının ikifazalı nəzəriyyəsi: 1-ci faza: gövdənin böyüməsi; 2-ci faza: çiçək rüşeyminin əmələ gəlməsi.

Antezinlərin kimyəvi təbiətinə dair heç bir müəyyən təsəvvür yoxdur. Böyümə və inkişafı tənzim edən hormonların hamısı çiçəkləməyə də bu və ya digər dərəcədə təsir göstərir.

Çiçəkləmə üçün bitkinin böyüməsi mütləq lazımdır. Digər tərəfdən çox güclü vegetativ böyümə çiçəklərin əmələ gəlməsinə imkan vermir. Bu vegetativ və generativ inkişaf arasında rəqabətdən irəli gəlir. Buna görə də, böyüməni ləngidən bir sıra maddələr (malein turşusunun hidrazidi, naftilftalamat turşusu və s.) bitkilərdə çiçəkləməni sürətləndirir. Çoxlu səylərə baxmayaraq spesifik çiçəkləmə hormonu (antezin kimi) bitkilərdən ayırmaq mümkün olmamışdır. Ona görə də fərz edilir ki, çiçəkləmə hormonu (florigen) tərkibcə, qeyri-spesifik maddələrin (çiçəkləmə üçün hormonal kompleks), spesifik, bir-birilə yaxşı tarazlaşmış, qarışığından ibarətdir.

Bitkilərdə ehtiyat orqanların – kökyumrusu və soğanaqların əmələ gəlməsi də çiçəkləmə kimi fotoperiodik təsirlə əlaqədardır.

BİTKİLƏRİN HƏRƏKƏTİ

Bitkilərdə hərəkət müxtəlif formalarda meydana çıxır və əsas etibarilə orqanlara xas olur (məsələn, əyilmə, burulma, atılma və s).

Böyümə və inkişaf proseslərində bitkilər öz vəziyyətlərini məkanca dəyişir. Bu zaman onların hərəkətlərini «əsl» hərəkətdən bəzən

ayırmaq mümkün olmur. Məsələn, çiçəklər açılarkən, onun tumurcuğunun xaricə doğru qatlanmasına böyümə prosesi kimi baxılır, ancaq həmin çiçək axşamlar bağlanıb, gündüzlər açılırsa, onda o hərəkət kimi nəzərə alınır, halbuki hər iki hadisənin mexanizmi, demək olar ki, eynidir.

Bitkilərin hərəkəti öyrənilərkən işlədilən bir sıra terminlər neyrofiziologiyadan götürülmüşdür. Lakin onu da nəzərə almaq lazımdır ki, bitkilər heyvanlardan fərqli olaraq qıcıqlanmanı subyektiv qəbul etmək imkanına malik olmur. Buna görə də istifadə edilən terminlər heyvanların fiziologiyasındakı kimi uğurlu sayıla bilməz. Bununla belə qarşıya çıxan çətinliklər problematika ilə əlaqədar olduğundan terminalogiyadakı uğursuzluğu nəzərə almamaq olar.

Bitkilərdə xarici amillərin (işıq, temperatur, yerin cazibə qüvvəsi və s.) təsiri ilə yaranan hərəkətlər (induktiv hərəkətlər) qıcıqlanma və cavab reaksiyası ilə əlaqədardır.

Qıcıqlanma dedikdə, hərəkət üçün lazım gələn enerjini verməyən, lakin orqanizmdə hərəkətə səbəb olan xarici kimyəvi və ya fiziki təsirlər başa düşülür. Qıcıqlanma zamanı xaricdən alınan enerji yalnız hərəkət üçün lazım olan reaksiyaları işə salmağa kifayət edir. Bu reaksiyaların sonrakı gedişi isə hüceyrənin öz enerji ehtiyatı hesabına həyata keçirilir. Bitkilərin hərəkətini şərti olaraq üç qrupa bölmək olar. Birinci qrupa – tropizmlər, nastik və endogen hərəkətlər, ikinciyə sərbəst hərəkətlər, üçüncüyə isə sırf mexaniki hərəkətlər aid edilə bilər.

Tropizmlər – qıcıqlandırıcı amillərin birtərəfli təsiri nəticəsində yaranan əyilmələrdir. Əyilmənin istiqaməti qıcıqlandırıcı amilə tərəf və ya əksinə olur. Nastik hərəkətlər isə tropizmlərdən fərqli olaraq diffuziya yolu ilə təsir edən qıcıqlanmalardan yaranır və onun istiqaməti qıcığı qəbul edən orqanın quruluşundan asılıdır. Endogen hərəkətlər yuxarıda adları çəkilən hərəkət tiplərindən fərqlənir. Bunlar xarici amillərdən deyil, daxili mexanizmlərdən asılıdır.

Tropizmlər

Tropizmlərin adları bu tip hərəkətin yaranmasına səbəb olan qıcıqlandırıcının adını daşıyır (məsələn, aerotropizm, fototropizm, geotropizm, tiqmotropizm və s). Tropizmlər qıcıqlanma mənbəyinə görə müsbət və mənfi ola bilər. Müsbət tropizmlərdə bitki orqanlarının hərəkəti qıcıqlandırıcı amilə doğru, mənfi tropizmlərdə isə onun əksinə yönəlir. Plaqiotropizmlərdə orqanın hərəkəti qıcıqlandırıcı amilin istiqamətilə müəyyən bucaq əmələ gətirir. Diatropizmlərdə isə

hərəkətlə qıcıqlandırıcı amilin istiqaməti bir-birilə 90°-lik bucaq altında nəzərə çarpır.

Tropizmlərin çoxu böyümə hərəkətlərindən ibarətdir. Bu zaman orqanın cavab reaksiyası, qıcıqlandırıcının həmin orqanda əmələ gətirdiyi qradiyentlə müəyyən olunur (məsələn, fototropizmdə orqanın işıqlanan və işıqlanmayan tərəfləri arasındakı qradiyent).

Fototropizm

Müsbət fototropizm nəticəsində bitkilərin fotosintezedici orqanları işığa doğru daha yaxşı səmtlənir ki, bu da fotosintez prosesi üçün çox əlverişlidir. Toxumlu bitkilərdə fototropik reaksiyalar ancaq qısadalğalı (göy) işığın təsiri ilə əmələ gəlir. Müsbət fototropizmə bir sıra bitki yarpaqlarının saplaqları, zoğları, həmçinin də, göbələklərin birhüceyrəli sporangidaşıyanları və s. malik olur. Mənfi fototropizm hadisəsi bitkilərdə nisbətən az yayılmışdır. Bu tip fototropizmə yapışan köklərdə, bəzi bitkilərin rüşeym köklərində, yabanı üzümün bığcıqlarında və s. rast gəlinir. Köklər, adətən, afototrof (işığa qarşı laqeyd) olur. Plaqiofototropizm isə bitkilərin yan budaqlarına xasdır, diafototropizm hadisəsini ən çox yarpaq ayasında görmək mümkündür.

Bitkilərdə, əgər fototrop ucdanböyümə və turqor hərəkətləri nəzərə alınmazsa, müsbət fototropik əyilmə, demək olar ki, işığın düşdüyü tərəfdə böyümənin, kölgə tərəfindəkinə nisbətən ləngiməsi nəticəsində yaranır.

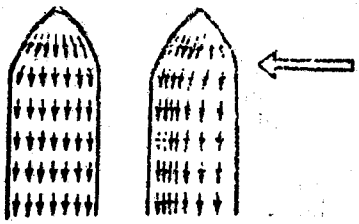
Qıcığı qəbul edən zona, adətən, əyilmə zonasından bir qədər yuxarıda yerləşir və qıcıqlanma hansısa mexanizm vasitəsilə birinci zonadan ikinciyə ötürülür. Əyilmə apikal (uc tərəfdən) olaraq başlayır və tədricən aşağıya doğru yayılır.

Bitkilərin orqanlarının böyümə sürətinə işıq müxtəlif cür təsir göstərir. Orqanın böyümə sürətinin işığın təsiri ilə dəyişilməsinə «işıqdaböyümə reaksiyası» deyilir. Bir sıra hallarda bu reaksiya mənfi ola bilər (məsələn, yulaf koleoptilində işıqlanmanın güclənməsi böyümənin sürətini azaldır).

Fototropik reaksiya ilə işıqdaböyümə reaksiyası arasında bəzi ümumi cəhətlərin olması ilə yanaşı onlar arasında müəyyən fərqlər də vardır. İlk növbədə, işıqdaböyümə reaksiyası yalnız müvəqqəti xarakter daşıyır.

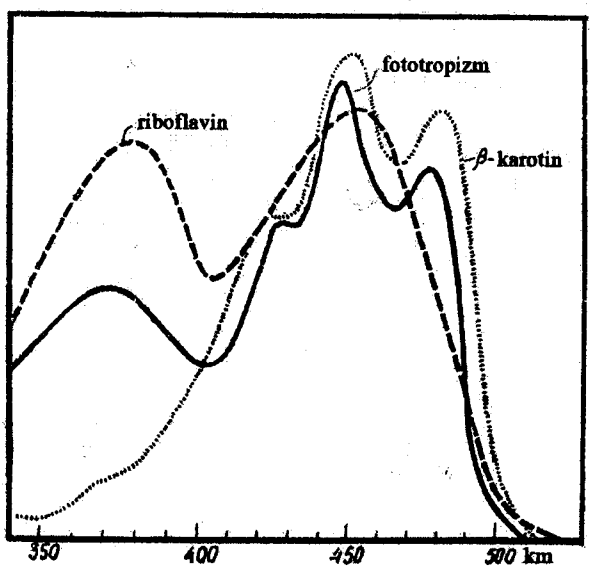
Müəyyən edilmişdir ki, fototropik reaksiyalarda auksinlər mühüm rol oynayır. Belə ki, işığın təsiri ilə əyilən orqanın qabarıq hissə-

sində auksinin miqdarı daha çox olur. Belə assimmetrik paylanma əvvəlcə bitkinin uc hissəsində başlayır və auksinin qütblü (polyar) daşınması sayəsində gövdə hissəyə doğru yayılır (şəkil 71).



Şəkil 71. Birtərəfli işıqlanma zamanı auksin axınının eninə polyarizasiyasının sxemi.

Bitki toxumalarında riboflavin və β – karotinin udma spektrləri-lə, fototropizmin təsir spektrinin müqayisəsi, bu prosesdə piqmentlə-rin iştirakını aydınlaşdırmağa imkan verir (şəkil 72). Lakin bu və ya digər piqmentin fototropik reaksiyalar üçün fotoreseptor rolunu ta-mamilə öyrənmək, hələlik mümkün olmamışdır.



Şəkil 72. Fototropizmin təsir, β-karotin və riboflavinin udma spektrləri.

Geotropizm

Bitkilər, adətən şaquli böyüyür. Bitkilərin ağırlıq qüvvəsi təcilinə ($g=9,81\ m/s^{-1}$) görə verdikləri reaksiya geotropizm adlanır. Cücərən toxumlarda endospermin yerləşmə xarakterindən asılı olmayaraq, rüşeymdəki kökcük böyüyərək aşağıya doğru geotropik əyildiyi halda, rüşeymdən inkişaf edən gövdə isə yuxarıya tərəf böyüyür. Daha dəqiq şaquli səmtlənmə qaranlıqda həyata keçirilir, çünki bu halda fototropik effekt özünü büruzə vermir.

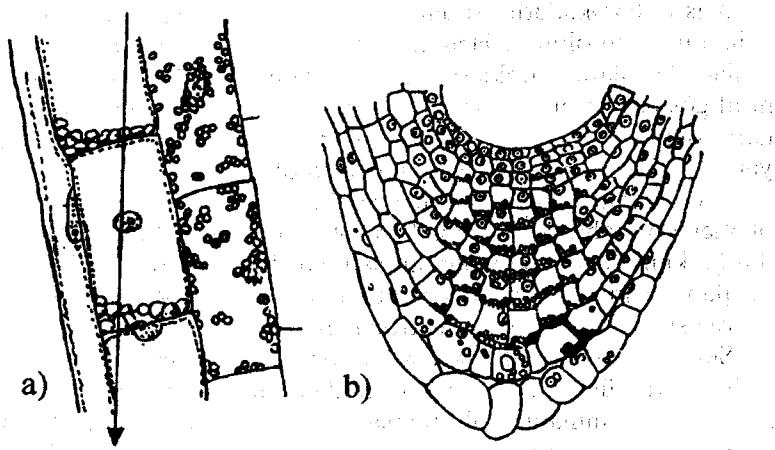
Bitkilərdə geotropik reaksiyalar müxtəlifdir. Bunlardan: müsbət geotrop, mənfi geotrop, plaqiogeotrop, diageotrop, ageotrop və lateral geotrop reaksiyaları göstərmək olar.

Müsbət geotropda orqanların əyilməsi qıcıqlandırıcıya doğru, mənfi geotropda isə əksinə baş verir (şəkil 73). Yerin səthinə görə kəskin şaquli vəziyyətdə dayanan orqanlar ortotrop adlanır. Ortotrop orqanlara nisbətən düz bucaq altında yerləşən orqanlara diatroplar, başqa bucaq (iti və ya kor bucaq) altında yerləşənlərə isə plaqiotroplar deyilir. Ageotrop orqanlarda isə, ağırlıq qüvvəsi təcilinə qarşı heç bir reaksiya alınmır. Adları çəkilən geotropik reaksiyalardan fərqli olaraq, lateral forma bilavasitə endogen hərəkətlər qrupuna daxildir.



Şəkil 73. Mənfi (A-B) və müsbət (Q) geotropik əyilmələr. Qırıq xətlərlə, geotropik əyilmədən əvvəl bitkilərin forması göstərilmişdir.

Fototropik hərəkətlər kimi, geotropik hərəkətlər də, ümumiyyətlə, böyümə hərəkətlərinə aiddir. Ağırlıq qüvvəsinin bitkilərə birtərəfli təsirini aradan qaldırmaq üçün klinostat adlandırılan cihazlardan istifadə edilir. Müəyyən edilmişdir ki, geotropik qıcıqlanmanın qəbul olunması kök sistemində, daha doğrusu, kök üsküyündə həyata keçirilir. Əgər kök üsküyü kəsilərsə, onda belə bitkilər geotropik reaksiyalara cavab verə bilmir. Mövcud təsəvvürlərə görə, geotropik qıcıqlanma, müəyyən hissələrdə xüsusi ağır hissəciklərin – statolitlərin yerdəyişməsi ilə əlaqədardır (şəkil 74). Orqanın səmtlənməsindən asılı olaraq statolitlər ektoplazmanın müxtəlif sahələrinə təzyiq edir və beləliklə də, oyanmanın əmələ gəlməsinə səbəb olur. Statolit rolunu çox hallarda kök üsküyü hüceyrələrindəki iri nişasta dənələri oynayır.



Şəkil 74. a) statolit nişastanın çəpinə yerləşən gövdə buğumu hüceyrələrində yerdəyişməsi; b) kolumel hüceyrələrdə statolit nişastanın paylanması (kök üsküyünün orta hissəsi)

Xemotropizm

Bitkini əhatə edən muhitdə hər hansı maddənin qeyri-bərabər paylanmasına qarşı verilən reaksiyadır. Mahiyyətcə xemotropizm də böyümə reaksyalarına daxildir. Mühitdə maddə ya qazşəkilli, ya da suda həll olmuş ola bilər. Buna görə də xemotropizmin xüsusi formasını hidrotropizm təşkil edir.

Xemotropizm müsbət və mənfi ola bilər. Təsiredici maddənin qatılığından asılı olaraq müsbət xemotropizmdən mənfiyə keçid meydana çıxır. Müsbət xemotropik reaksiyanı şəkərlər, aminturşuları, zülallar, fosfat və ammonium ionları, mənfi reaksiyanı isə turşular əmələ gətirir.

Tropizmin digər formalarına: tiqmotropizm (toxunmaya qarşı), termotropizm (istilik şüalarının birtərəfli təsirinə qarşı), travmatropizm (zədələnməyə qarşı), elektrotropizm (elektrostatik sahədə əyilmə və ya bitkidən lateral istiqamətdə sabit cərəyan buraxdıqda yaranan effekt) və s. daxildir. Bu formalar da yuxarıda adları çəkilən formalar kimi müsbət və ya mənfi ola bilər.

Nastik hərəkətlər

Nastik hərəkətlərin istiqaməti qıcığı qəbul edən orqanın quruluşu ilə müəyyən olunur. Həmin hərəkətlərə temperaturun dəyişilməsi ilə əlaqədar olaraq çiçəklərin açılıb-bağlanmasını (zəfəran bitkisində) misal göstərmək olar. Nastik hərəkətli orqanlar radial simmetriyaya malik olmur, onların quruluşu həmişə dorziventral xarakter daşıyır (yəni orqanın yuxarı və aşağı tərəfləri fərqlənir).

Tropizmlər, əsasən, böyümə hərəkətləri olduğu halda, nastik hərəkətlər isə, daha çox turqor hərəkətlərinə aiddir. Lakin tropizmdə olduğu kimi nastik hərəkətlərin də adları həmin hərəkətləri doğuran qıcıqlandırıcının adı ilə ifadə olunur (seymonastiya, tiqmonastiya, xemonastiya, fotonastiya, elektronastiya, termonastiya və s).

Seymonastiya – silkələnməyə qarşı verilən reaksiyadır. Belə reaksiyanı, ya bütövlükdə bitkinin, ya da onun orqanlarının külək, yağış və ya toxunmaqla silkələnməsi zamanı müşahidə etmək mümkündür. Seymonastik reaksiyalar, çox sürətli turqor hərəkətlərindən ibarətdir. Bu zaman turqor təzyiqinin düşməsi ilə əlaqədar olaraq müəyyən hüceyrələr sıxılır. Belə xüsusiyyət orqanın yalnız bir tərəfində olduğundan, hərəkət şarnir prinsipi (hərəkətin əyilmə ilə ötürülməsi) üzrə baş verir.

Seymonastik hərəkətlərə mimozada (küsdümotu), həşəratyeyən bitkilərdə və s.-də rast gəlinir. Mimozaya pinsetlə (maqqaşla), elektrik və ya kimyəvi yolla təsir etdikdə yarpaqlarda dərhal oyanma halı baş verir və qiyməti təxminən 140 mV olan təsir potensialı yaranır. Təsir edilmədikdə mövcud olan sükunət potensialının qiyməti – 160 mV-a bərabərdir, qıcıqlanma nəticəsində bu qiymət – 20 mV-a qədər düşür (şəkil 75).

Qıcıqlanmanın bir hüceyrədən digərinə ötürülməsində kimyəvi birləşmələr mühüm rol oynayır. Bunlara, tərkibində azot olan oksiturşular, aminturşuları və s. daxildir. Lakin indiyədək nastik hərəkətlərdə oyanma zamanı turqorun kəskin azalmasının səbəbləri tam aydınlaşdırılmamışdır. Nastiyada iştirak edən hərəkətli hüceyrədə ATP-in miqdarı çox olur və hərəkət zamanı onun miqdarı kəskin azalır. Hərəkət aktı qurtardıqdan sonra restitusiya (qıcıqlanmaya qədərki vəziyyətin bərpası) nəzərə çarpır. Restitusiya zamanı hüceyrələr refrakterlik dövrü (müvəqqəti oyanmamazlıq) keçirir. Nastik hərəkətlər qrupuna aid olan tiqmonastiyada reaksiya hər hansı cismin orqana toxunması nəticəsində yaranır. Belə reaksiyanı bığcıqlarda (məsələn, üzüm bitkisində) daha aydın görmək olur. Müəyyən-



Şəkil 75. Küsdümotu – Mimoza pudica.
Sağda – yarpaqlar qıcıqlanmadan sonra.

ləşdirilmişdir ki, toxunmağa qarşı ən həssas hissə bığcığın uc tərəfidir. Maraqlıdır ki, bığcığa hamar şüşə çubuqla, güclü su şırnağı ilə, yağışla, hətta civə ilə toxunduqda belə, heç bir effekt alınmır. Lakin həmin bığcığa səthi kələ-kötür olan cisimlə və ya çəkisi $0{,}25\text{-}10^{-6}$ q olan yun sapla toxunduqda nastik effekt əmələ gəlir. Buradan da aydın olur ki, bığcığın bütün səthi heç də eyni dərəcədə həssaslığa malik deyildir. Güman edilir ki, bığcıqda oyanma qabiliyyətli elementlər qeyri-bərabər paylanmışdır. Belə element rolunu, bığcıqlar-

da olan «qəbuledici məsamələr» və ya «qəbuledici əmziklər», həmçinin da «ektodesmalar» (plazmatik çıxıntılar) oynaya bilər (şəkil 76).

Endogen hərəkətlər

Endogen (daxili və ya avtonom) hərəkətlər, xarici qıcıqlandırıcılar sayəsində deyil, daxili mexanizmlər hesabına əmələ gəlir. Bunlardan bir çoxu 24-saatlıq ritmə uyğun olur və fizioloji saatlarla tənzim edilir.

Sarmaşan bitkilərin cavan zoğları əvvəlcə şaquli böyüyür, sonra zoğun uc hissəsi diageotropik reaksiya nəticəsində əyilir və horizontal vəziyyət alır. Bundan sonra, sarmaşan bitkilərin əksəriyyətində dairəvi nutasiya (böyümə) prosesində lateral geotropizm iştirak edir. Bu halda sarmaşan bitkinin zoğları yuxarı və aşağı tərəfə yox, yan tərəfə doğru böyüyür.



Şəkil 76. Bryonia-nın bığcıq epidermisi hüceyrələrinin xarici divarlarında qəbuledici məsamələr.

Nəticədə zoğ şaquli və çəpinə durmuş dayağa sarmaşır. Sarmaşan bitkilərdə hibberellinlər çoxdur və buna görə də, onlardakı endogen hərəkətlərdə hibberellinlərin iştirakı daha çox ehtimal olunur. Bir sıra sarmaşmayan bitkiləri hibberellinlə işlədikdə, onlarda da sarmaşma qabiliyyəti meydana çıxır. Bəzi bitkilərdə (məsələn, lobya) endogen hərəkətlər mahiyyətinə görə, turqor hərəkətlərinə aiddir. Belə bitkilərdə orqanın alt və üst tərəflərindəki hüceyrələrin həcmi ritmik olaraq dəyişilir. Bu prosesdə hüceyrə membranının keçiriciliyinin dəyişilməsi və ya ionların aktiv daşınmasının rolu hələlik ətraflı öyrənilməmişdir.

Sərbəst hərəkətlər

Bitkilər arasında sərbəst yerdəyişmə qabiliyyəti yalnız ibtidai (ən çox birhüceyrəlilər) bitkilərdə təsadüf olunur. Bu orqanizmlərin hərəkəti onlardakı qamçılar və ya digər sərbəst hərəkət üçün uyğunlaşmalar vasitəsilə həyata keçirilir (məsələn, bakteriyalar, yosunlar və bəzi göbələklər).

Cinsiyyət hüceyrələrinin qamçılara malik olanları da sərbəst hərəkət edə bilir. Sərbəst hərəkətlərə, həmçinin hüceyrədaxilində xloroplastların, protoplazmanın da hərəkətləri aid edilir.

Qamçılarla hərəkət əzələlərlə olan hərəkətə çox oxşayır. Məlumdur ki, əzələ lifi aktin və miozin zülallarından, qamçılardakı lif isə analoji zülallardan – tubulin və dineindən ibarətdir. Bu zülallardan heç biri ayrılıqda hərəkət etməyə qabil deyildir. Hərəkət yalnız kompleksə: aktin + miozin (aktomiozin) və ya tubulin+dinein aiddir. Miozin və dinein ATP-aza aktivliyinə malikdir və hərəkət üçün ATP-in olmasını tələb edir.

Əzələnin yığılması (təqəllüsü) aktin və miozin saplarının, ATP-in iştirakı ilə, bir-birinə nisbətən sürüşməsi kimi izah olunur. Güman edilir ki, analoji hal, həm da qamçıların hərəkətində də mövcuddur.

Sərbəst hərəkətlərin xüsusi formasını taksislər təşkil edir. Taksislər – orqanizmlərin mühitdə müəyyən qıcıqlandırıcı ilə istiqamətlənən sərbəst hərəkətidir. Taksislərin də adları, onları yaradan qıcıqlandırıcı amilin adı ilə ifadə olunur (fototaksis, xemotaksis və s.). Taksislər də müsbət və mənfi ola bilir. Digər tərəfdən, taksislərdə iki reaksiya forması aşkar edilmişdir: fobik (fobotaksis) və topik (topotaksis).

Fobotaksis «qorxma reaksiyasına» əsaslanır. Bu zaman hərəkətin dəyişilməsi istiqamətsiz xarakter daşıyır və belə dəyişilmənin tezliyi qıcıqlandırıcının intensivliyi zəiflədikcə daha da artır. Müəyyən müddətdən sonra nəhayət hərəkətin istiqamətində düzgün «səmtlənmə» əldə olunur. Topotaksis isə, hər hansı qıcıqlandırıcının birtərəfli təsiri zamanı hərəkətin müəyyən qaydada istiqamətcə dəyişilməsidir. Bakteriyalar üçün fobik, mamır və qıjıların spermatozoidləri üçün isə — topik reaksiya səciyyəvidir.

Fototaksis hadisəsi, ilk növbədə, fotosintezedici orqanizmlərdə nəzərə çarpır. Xemotaksis isə daha çox heterotrof orqanizmlərdə (saprofitlərdə, parazitlərdə) qidanı axtarmaqda, cinsiyyət hüceyrələrində (qametlərdə) isə başqa cinsiyyət hüceyrələrini tapmaqda mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Hüceyrədaxili hərəkətlər

Hüceyrənin protoplazması (ən kənar təbəqədən-ektoplazmadan başqa) hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir. Hərəkətlilik xassəsi, nəinki təkcə protoplazmada, həm də onun ayrı-ayrı komponentlərində də (xloroplastlar, mitoxondrilər və s.) nəzərə çarpır. Sübut olunmuşdur ki, hüceyrənin nüvəsi də, böyümənin intensiv getdiyi sahələrə doğru və ya hüceyrə qılafının zəifləyiyi tərəfə hərəkət edir.

Hüceyrədə xloroplastların əksəriyyəti yerlərini dəyişir ki, bu vəziyyətdə onlar fotosintezi effektiv apara bilir, başqa sözlə, xloroplastların düzülüşü zəif işıqlanmada fotosintezin güclənməsinə, güclü işıqda isə zəifləməsinə səbəb olur (fotooksidləşmədən qorunmağa imkan verir).

Protoplazmanın hərəkət sürəti 0,2-0,6 mm/dəq-yə bərabərdir. Lakin hüceyrələrin bir çoxunda protoplazma, ümumiyyətlə, hərəkətsizdir. Protoplazmanın hərəkətilə əzələnin hərəkəti arasında bir sıra oxşarlıqlar olmasına əsasən belə güman edilir ki, hər iki halda yığılma qabiliyyətinə malik zülallar mühüm rol oynayır. Protoplazmanın hərəkəti müxtəlif amillər (işıq, kimyəvi və s.) vasitəsilə induksiya oluna bilir. Bunlardan: fotodinez, xemodinez, termodinez, travmatodinez və s.-ni göstərmək olar.

Sırf mexaniki hərəkətlər

Belə hərəkətlərdə canlı protoplazma ya heç, ya da bilavasitə iştirak etmir. Mexaniki hərəkətlərdən bitkilərdə daha geniş yayılanı hiqroskopik hərəkətlərdir. Bitkilərdə hiqroskopik hərəkətlər hüceyrə qılafının şişməsi və susuzlaşması hesabına, ölü hüceyrələrdə isə, çox hallarda bu vəziyyət havanın rütubətinin dəyişilməsi nəticəsində baş verir. Şişmə və susuzlaşma uzunluğun dəyişilməsilə əlaqədar olduğundan, bu dəyişikliklər hüceyrənin müxtəlif tərəflərində eyni cür getmədikdə hiqroskopik hərəkətlərin meydana çıxmasına səbəb olur. Hüceyrənin bir-birinə əks tərəfləri arasında şişmə və ya susuzlaşma zamanı yaranan fərqlər, ilk növbədə, qılafdakı mikrofibrillərin yerləşmə xarakterindən asılıdır. Uzanma ən çox şişmə zamanı, mikrofibrillərin perpendikulyar istiqamətlərində (qılafa görə) özünü göstərir. Hiqroskopik hərəkətlər toxumalar dağılmayıbsa, dönən ola bilir. Belə hərəkətlər toxumların, sporların və tozcuqların yayılmasında müəyyən rol oynayır.

Hiqroskopik hərəkətlər kimi, atılma hərəkətləri də toxumların,

sporların və tozcuqların yayılmasına kömək edir. Atılma hərəkətlərinə səbəb, toxumaların yüksək turqor təzyiqi hesabına malik olduqları gərginlikdir. İki toxuma arasında mövcud olan gərginlik, nəhayət orqanın partlamasına gətirib çıxarır (məsələn, meyvənin, sporangilərin və s). Bu zaman orqanın içərisində olan toxum, spor və ya tozcuq ətrafa atılır. Atılma hərəkətləri dönən deyildir.

Mexaniki hərəkətlərə, su hissəcikləri arasında ilişmə qüvvəsinə əsaslanan kogezion hərəkətlər də aiddir. Bir sıra toxumlu bitkilərdə tozcuq kisəsinin, qıjıkimilərdə isə sporangilərin açılması kogezion hərəkətlər sayəsində həyata keçirilir.

VIII FƏSİL

BİTKİLƏRİN EKSTREMAL TƏSİRLƏRƏ DAVAMLILIĞI

Məlumdur ki, bitkilərin həyat fəaliyyəti xarici mühit amilləri (işıq, temperatur, rütubət və s.) ilə sıx əlaqədardır. Bitkinin olduğu mühitdə şəraitin dəyişilməsinin müəyyən hədləri (aşağı, yuxarı və ya ekstremumlar) vardır ki, yalnız bu hədlər daxilində bioloji proseslərin normal gedişi mümkün olur. Bununla da, bitki orqanizminin aşağı və yuxarı temperatura, quraqlığa, şoranlığa, xəstəliklərə və s. davamlılığı (rezistentliyi) müəyyən edilir.

Təkamül prosesində bitkilərin xarici amillərə qarşı münasibəti dəyişilmiş, beləliklə də, mühitdə həmişə olan və miqdarca başqalarından üstünlük təşkil edən amilə görə müəyyən ekoloji formalar əmələ gəlmişdir (məsələn, kserofitlər, hiqrofitlər, halofitlər və s).

QURAQLIĞA DAVAMLILIQ

Bitkilərin əksəriyyəti çoxlu su itkisinə davam gətirə bilmir. Su itkisi zamanı hüceyrə biokolloidlərinin fiziki-kimyəvi xüsusiyyətləri dəyişilir (özlülük, protoplazmanın keçiriciliyi, pH, hidratlaşma və s).

Susuzlaşma, ilk növbədə, protoplazmanın, onun orqanoidlərinin və biomembranların ultraquruluşunda kəskin dəyişikliklərə səbəb olur. Bununla əlaqədar olaraq bitkilərdə fotosintezin intensivliyi, biosintetik proseslərin sürəti zəifləyir, zülalların və RNT-nin hidrolitik parçalanma reaksiyaları isə güclənir.

Müəyyən edilmişdir ki, quraqlıq, bitkilərdə tənəffüsün energetik effektivliyini kəskin aşağı salır və oksidləşmə ilə fosforlaşma proseslərinin əlaqəsini pozur. Bu isə hüceyrədə ATP-in əmələ gəlməsini aradan qaldırır və metabolik reaksiyaların normal gedişinə imkan vermir. Quraqlıq şəraitdə bitkilərin soluxması çox kəskin deyilsə, onda bu proses dönən xarakterdə ola bilər.

Quraqlığa davamlılıq bitkilərdə müxtəlif yollarla əldə edilir. Bəzi bitkilər suyu çox az itirir, digərləri isə özlərində toplaya bilir. Sukkulentlər (suyu özlərində toplayanlar), adətən, susuzlaşmaya az, kserofitlər isə çox dözümlü olur. Məsələn, kseromorf bitki olan zeytun (*Olea europaea*) 70% su itkisinə dözür, lakin əncir ağacı 25% su itkisinə davam gətirir. Bitkilərin toxumları quraqlığa daha çox davamlı-

dır. Lakin davamlılıq baxımından şibyələr, bəzi mamırlar xüsusilə maraqlıdır. Onlar tamamilə qurumuş vəziyyətdə belə yenə də məhv olmur.

Müxtəlif qrup bitkilər suyun torpaqdan alınması və onun buxarlandırılmasını müxtəlif qaydada tənzim edir. Buna görə də, bəzi bitkilərdə quraqlığa davamlılıq suyun atmosferdə, (atmosfer quraqlığı), digərlərində isə torpaqda çatışmazlığına görə (torpaq quraqlığı) müəyyən olunur.

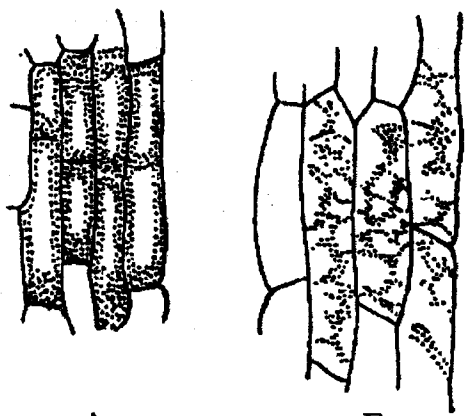
V.R.Zalenski (1875-1923) bitkilərin quraqlığa davamlılığında yarpaqların yerləşmə xarakterinin çox böyük rol oynadığını göstərmişdir. Aydın olmuşdur ki, quraqlıq dövründə otvari bitkilərdə yuxarı yaruslarda yerləşən yarpaqlar, aşağı yaruslardakına nisbətən xeyli davamlıdır. Belə ki, su itkisi çox olan hallarda, ilk növbədə aşağı yarusdakı yarpaqlar məhv olur. V.R.Zalenski bu xüsusiyyəti, yarpaqların anatomik quruluşu ilə müqayisə etməklə bir sıra mühüm qanunauyğunluqlar aşkar etmişdir. O, göstərdi ki, yarpaqların gövdədə yerləşmə nöqtəsi yuxarı olduqca, onların quraqlığa davamlılığı artır. Yuxarı yaruslarda yerləşən yarpaqlarda vahid səthə görə ağızcıqların miqdarı daha çox olur və həm də, bu yarpaqlarda su ötürücü elementlər daha yaxşı inkişaf edir. Onlarda hüceyrələrin ölçüləri daha kiçik, epidermis isə qalın mum qatı ilə örtülür. Yuxarı yarpaq toxumalarında palisad parenxim yaxşı inkişaf etdiyi halda, süngər parenximi isə zəif olur. Nəhayət, bitkinin yuxarı yarpaqlarının sorucu qüvvəsi və onlarda transpirasiyanın intensivliyi aşağıdakı yarpaqlardakından xeyli çoxdur.

Quraqlıq şəraitə uyğunlaşmanın digər forması bitkilərdə vegetasiya dövrünün qısalmasıdır. Bunlara yalançı kserofitlər deyilir. Həmin bitkilər iki qrupa bölünür: efemerlər (birilliklər) və efemeroidlər (çoxilliklər). Bu qrup bitkilərdə vegetasiya bir neçə həftədə başa çatdığından onlar yaz fəslində hələlik torpaqda qalan rütubətdən istifadə edə bilir. Quraqlığa davamlı bitkilərdə bir qayda olaraq, protoplazma zülallarının susaxlama qabiliyyəti, həmçinin də, potensial osmotik təzyiqi çox yüksək olur.

Bitkilərin quraqlığa davamlılığına «qısamüddətli quraqlıq», qısagün, sitokininlər və s. müsbət təsir edir. Quraqlığa davamlılıqla əlaqədar olaraq bitkilərdə morfoloji dəyişikliklər də baş verir, məsələn, onlarda yarpaqların səthi və ağızcıqlar kiçilir, mum təbəqəsi yaranır, protoplazmanın hidratlaşması artır və s. Güman edilir ki, quraqlığa davamlılıq genlərin seçici (selektiv) şəkildə aktivləşməsilə əlaqədardır.

BİTKİLƏRİN AŞAĞI VƏ YUXARI TEMPERATURA DAVAMLILIĞI

Bitkilər və digər canlı varlıqlar güclü şaxtaların təsiri altında tezliklə məhv olur. Lakin birhüceyrəli orqanizmləri, hətta yarpaqları belə, şiddətli dondurduqdan sonra yenə də canlı vəziyyətə gətirmək mümkündür. Tropik qurşaqda bitən bir sıra bitkilər, hətta sıfırdan yuxarı müsbət temperaturda da məhv olur, məsələn, pambıq bir sutka ərzində 1-3°C-də, kakao bitkisi isə 8°C-də sıradan çıxır. Buna görə də, tipik cənub formalı bitkilər üçün «soyuğadavamlılıq», sıfırdan aşağı temperaturda məhv ola bilən bitkilər üçün isə «şaxtayadavamlılıq» hadisələri daha səciyyəvidir.



Şəkil 77. Qırmızı kələm hüceyrələri: A – hüceyrələr arasında buz əmələ gəldikdə; B – hüceyrədaxilində buz əmələ gəldikdə.

Bitkilərin aşağı temperaturda məhv olmasının əsas səbəbi, sürətlə soyuma zamanı hüceyrədə və ondan kənarda buz təbəqəsinin əmələ gəlməsidir (şəkil 77). Hüceyrədaxili buz, protoplazmatik quruluşu, xüsusilə əriyərkən daha çox dağıdır. Soyudulma yavaş gedərsə, bu zaman yalnız hüceyrədən kənar sahələrdə buzlaşma gedir. Hüceyrənin kütləsi soyuduqda, onun buxarlarının elastikliyi daha yüksək olduğundan, həmin kütlə buzlaşma getmədən belə susuzlaşmağa başlayır. Hüceyrə üçün belə böhran fazası mümkün qədər tez keçməlidir, çünki bu fazada hüceyrədə ciddi zədələnmələr baş verə bilər

(məsələn, həll olan maddələrin çökməsi, suyun çatışmazlığı, pH-ın dəyişməsi, makromolekulların aqreqat halının pozulması və s). Təbiətdə olduğu kimi, tədricən soyuma zamanı böhran faza çox ləng keçir ki, bu da hüceyrələrin zədələnməsinə və məhv olmasına səbəb olur. Kəskin susuzlaşmış obyektlərdə həyati funksiyalar son dərəcə zəif gedir və bu zaman temperaturun aşağı qiymətlərindən (-10°C və ya -273°C) asılı olmayaraq obyektdə heç bir zədələnmə baş vermir. Lakin obyektin əriməsi prosesində suyun çox sürətlə və qeyri-bərabər şəkildə udulması nəticəsində onun quruluşu zədələnə bilər. Bunun qarşısını almaq üçün əritməni yavaş sürətlə aparmaq lazımdır.

Suyu az olan hüceyrələr (sükunətdəki toxumlar və ya sporlar) və yaxud tərkibində həllolan zülalların, xüsusilə, qlikoproteidlərin miqdarı çox olan hüceyrələr soyuğa kifayət qədər davamlı olur. Bundan başqa, yüksək qatılıqlarda şəkərlər, osmotik təzyiqi artıran maddələr, böyüməni ləngidən amillər də (qısagün, absziz turşusu, aşağı temperatur və s.) bitkilərin şaxtaya davamlılığını artırır.

Məlumdur ki, aşağı və yuxarı temperatur bitkilərə məhvedici təsir göstərir. Təbiətdə bitkilərin istidə məhv olması çox hallarda quraqlıq şəraiti ilə birlikdə meydana çıxır, çünki istinin və quraqlığın bitkilərdə əmələ gətirdikləri zədələnmələr bir-birilə sıx əlaqədardır. Belə zədələnmələr protoplazmanın yüksək dərəcədə hidratlaşması sayəsində qismən azalır.

Sükunətdə olan toxumlar və sporlar təxminən 100°C temperatura davam gətirir. Lakin bitkilərin əksəriyyəti 45°C-dən yuxarı temperaturda tezliklə məhv olur (termofil yosunlardan başqa, 70-80°C və daha çox temperaturda məhv olmur). Mülayim qurşaqdakı bitkilər üçün temperatur optimumu 15-35°C arasında yerləşir.

Qeyd etmək lazımdır ki, bitkilərdə istiyədavamlılıq, heç də həmişə quraqlığadavamlılığa uyğun gəlmir. Belə ki, elə bitkilər vardır ki, onlar quraqlığa yaxşı dözdüyü halda, yüksək temperatura davam gətirə bilmir. Bitki toxumalarının sürətlə qızdırılması, protoplazmanın submikroskopik quruluşunu pozur, hətta onun tamamilə koaqulyasiyasına səbəb olur. Tədricən qızdırılma isə hüceyrəyə təsirinə görə, quraqlığı xatırladır. Bu zaman hüceyrələrdə zülalların, karbohidratların parçalanması, oksidləşmə və fosforlaşma proseslərinin bir-birindən ayrılması baş verir. Beləliklə də, hüceyrələrdə ATP-in sintezi əvəzinə onun hidrolizi hesabına əlavə olaraq istilik əmələ gəlir.

Yüksək temperatura uyğunlaşma bitkilərdə müxtəlif yollarla əldə edilir. Bəzi bitkilər güclü transpirasiya aparmaqla özlərini yüksək

temperaturdan qoruyur (məsələn, qarpız). Belə – bitkilərin kök sistemi yaxşı inkişaf edir. Digər qrup bitkilərdə isə əksinə, buxarlanma olduqca zəif gedir (sukkulentlər) və orqanizmin susuzlaşması kəskin azalır. Belə bitkilər isti və səhra şəraitində bitir və 65°C temperatura qədər davam gətirir. Bu xüsusiyyət sukkulentlərlə yanaşı bəzi mədəni bitkilərdə, o cümlədən, balqabaqda da nəzərə çarpır.

Sukkulentlərin hüceyrələrində protoplazmanın tədqiqi göstərir ki, bunlarda özlülük digər qrup bitkilərdəkindən xeyli çoxdur. Müşahidələrdən aydın olur ki, yüksək temperaturda bitkilərdə zülalların və aminturşularının parçalanması nəticəsində çoxlu miqdarda ammonyak toplanır ki, bu da onların zəhərlənməsinə səbəb olur.

BİTKİLƏRİN XƏSTƏLİKLƏRƏ DAVAMLILIĞI

Hər bir orqanizmin özünəməxsus qidalanma tipi olduğu kimi, bitkilərdə xəstəliktörədən (fitopatogen) mikroorqanizmləri də qidalanma baxımından iki qrupa bölürlər: saprotroflar və parazitlər. Birinci qrupa aid mikroorqanizmlər ölü bitki toxumaları ilə qidalandıqları halda, ikincilər isə yalnız canlı bitkilərin hesabına yaşaya bilir. Mikroorqanizmlərin sintez etdikləri fizioloji fəal maddələrin bir hissəsi xarici mühitə (ekzotoksinlər) çıxır, digər hissəsi isə patogen agentin öz hüceyrələrində toplanır.

Mikroorqanizmlərin hasil etdikləri toksinlər bitkilərin normal həyat fəaliyyətini pozur və onun müəyyən dərəcədə dəyişilməsinə səbəb olur.

Bitkilərdə xəstəliyin inkişafının ilk fazası mikroorqanizmin sporlarının cücərməsidir. Sonrakı faza parazit orqanizmin bitki hüceyrəsinə daxil olması və onun buraxdığı toksinlə bitki protoplastı arasında qarşılıqlı təsirin müəyyən olunmasından ibarətdir. Parazitlər bitki toxumalarına, ağızcıqlar, mərciməklər və zədələnmiş sahələr vasitəsilə daxil olur. Lakin bəzi mikroorqanizmlər zədələnməmiş toxumalara da asanlıqla girir. Bu halda mikroorqanizmlərin ferment sistemləri mühüm rol oynayır. Bu fermentlərin (hidrolazalar, esterazalar, hemisellülaza, sellülaza və s.) təsiri altında bitki hüceyrəsinin qılafı asanlıqla parçalanır və parazit hüceyrəyə keçir.

Patogen orqanizmin bitki hüceyrəsinə keçməsi nəticəsində onun membranının keçiriciliyi artır, protoplazmanın quruluş özlülüyü, hidrofilliyi və koaqulyasiyaya davamlılığı isə xeyli azalır. Protoplaz-

ma orqanoidlərinin ultraquruluşu və membran sistemləri də patogen agentin təsirindən kəskin dəyişikliyə uğrayır.

Təcrübi olaraq müəyyən edilmişdir ki, patogen amilin təsiri sayəsində hüceyrədaxili membranlarda lipoproteid əlaqələrin möhkəmliyi azalır, orqanoidlərin şişkinliyi nəzərə çarpır. Bu dəyişikliklər mitoxondri və xloroplastlarda, hər şeydən əvvəl, enerjinin effektiv istifadə olunmasını kəskin surətdə pozur. Xəstəliklə yoluxmuş bitki toxumalarında oksidləşmə və fosforlaşmanın bir-birindən ayrılması, ATP miqdarının azalması meydana çıxır ki, bu da bir sıra enderqonik funksiyaların (ionların daşınması, biosintez və s.) pozulması ilə müşayiət olunur.

Xəstələnmiş bitkilərdə maddələr mübadiləsinin dəyişilmə xarakteri, nəinki xəstəliktörədicinin, həm də xəstələnən bitkinin növ xüsusiyyətlərindən asılıdır. Bitkinin patogen amilə qarşı reaksiya kompleksi onun davamlılığı və ya immunitetı adlanır.

Çoxillik tədqiqatlar sayəsində müəyyən edilmişdir ki, bitkinin davamlılığı, hər hansı xüsusi əlamət və ya ayrıca kimyəvi komponent ya da hüceyələrin morfoloji-anatomik xüsusiyyətləri ilə deyil, ümumiyyətlə, metabolizmdə gedən dəyişikliklərin məcmuu ilə müəyyən olunur.

Xəctəliyə davamlı bitkilərdə, adətən, foto- və oksidləşdirici fosforlaşmanın, sərbəst radikalların, tənəffüs nəzarətinin, P/O əmsalının və s. artması müşahidə edilir.

Əldə olan məlumatlar göstərir ki, xəstəliyədavamlı bitki hüceyrəsində virus nukleoproteidlərinə qarşı zülal təbiətli interferonabənzər birləşmələr sintez olunur. Bu cür antivirus zülalını tütün yarpaqları mitoxondrilərinin membranından nekroz halından sonra təcrid edilmiş vəziyyətdə almaq mümkün olmuşdur. Bu zülal virusların çoxaldılmasını 50-60% azaldır. Maraqlıdır ki, mikroorqanizmlərin hasil etdikləri fizioloji fəal maddələr yalnız canlı toxumalardakı fermentativ aparata təsir edir. Lakin təcrid olunmuş preparatlarda isə bu amillər həmin ferment sisteminə təsir göstərmir.

Hələ 60-70 il əvvəl, M.S.Dunin, T.İ.Fedotova və bir qədər sonra Q.Flor tərəfindən seroloji metodla aparılan tədqiqatlardan aydın olmuşdur ki, xəstəliyədavamlı və davamsız bitkilər bir-birindən antigenlərinə görə fərqlənir. Bu müəlliflərə görə, parazitin zülalı ilə xəstələnən bitkinin zülalı (sahibkar bitki) arasında immunoloji yaxınlıq olmalıdır. Hazırda bu fikir tamamilə təsdiq edilmişdir.

Bitkilərin xəstəliklərdən mühafizə vasitələrindən biri də onlarda xüsusi maddələrin – fitonsidlərin olmasıdır. Bu maddələr ali bitkilə-

rin toxumalarından ifraz olunur və antibakterial (bakteriosid və funqisid) fəallığına malikdir.

Fitonsidlər yaşıl bitkilərdə mübadilə məhsullarından biridir və onun mikroorqanizmlərə təsiri spesifik deyildir. Məsələn, soğan və sarımsağın ayırdığı fitonsidlər, müxtəlif mikroorqanizmlərə öldürücü təsir göstərir.

Son vaxtlar, fitoimmynokimyada fitoaleksinlər adlı birləşmələr diqqəti cəlb edir. Bu maddələr, bitki toxumalarında bilavasitə xəstəliktörədən amilin təsiri altında əmələ gəlir. Kimyəvi tərkibinə görə fitoaleksinlər çox hallarda xromanokumarin sırasından olan izoflavonoidlərin törəmələrindən ibarət olur. Bundan başqa, fitoaleksinlərdən bəzisi mürəkkəb polipeptid tərkibdə də ola bilir.

Rusiyada və digər xarici ölkələrdə aparılan tədqiqatlar göstərir ki, patogen amilin metabolitləri fitoaleksinlərin sintezində bilavasitə iştirak etmir, onlar yalnız bu cür sintezi induksiya edir.

Son illərdə müəyyən edilmişdir ki, fitoaleksinlərin əmələ gəlməsi, bitki toxumalarına kimyəvi və mexaniki təsirlər zamanı da baş verir. Bəzi hallarda isə fitoaleksinlər xəstəliyə tutulmamış bitkilərdə də əmələ gəlir. Fitoaleksinlərdə spesifiklik çox azdır.

BİTKİLƏRİN ŞORANLIĞA DAVAMLILIĞI

Bitkilərin olduğu mühitdə mineral elementlərin həddən çox olması, onların həyat fəaliyyətinə mənfi təsir göstərir. Bu baxımdan şoran torpaqlar diqqəti xüsusilə cəlb edir. Torpağın şoranlaşması, udulan və digər kationlarla mübadilə oluna bilən natriumun miqdarının artması ilə əlaqədardır. Şoranlaşmanın dərəcəsindən asılı olaraq torpağın, ümumiyyətlə, udma qabiliyyətinin 20-40%-i natriumun payına düşür. Şorakət torpaqların üst qatında suda həll olan duzların miqdarı 1%-dən çox olur.

Şoran torpaqların xususiyyətləri torpaqdakı anionlardan da çox asılıdır. Odur ki, torpaqların şoranlığını anionlara görə adlandırırlar (xloridli, sulfatlı, karbonatlı). Şoranlığa münasibətinə görə bitkilər halofitlər və qlikofitlər olmaqla iki böyük qrupa bölünür. Bu qruplardan birincilər şoranlığa uyğunlaşan, ikincilər isə uyğunlaşa bilməyənlərdir. Halofitlər özləri də obliqat və fakultativ olmaqla iki yerə bölünür. Obliqat halofitlərin həyat tsikli tamamilə şoran şəraitdə başa çatır (məsələn, şoran torpaqlarda, dəniz və okeanlardakı bitkilər).

Fakultativ bitkilər isə, halofitlərlə qlikofitlər arasında keçid forma təşkil edir (pambıq, çuğundur, pomidor və s). Şoranlığa uyğunlaşma xarakterinə görə halofitlər özləri də müxtəlif cür olur: duz toplayanlar, duzu keçirməyənlər və duzu özlərindən müntəzəm şəkildə xaric edənlər.

Birinci qrup halofitlərdə hüceyrə şirəsində duzun miqdarı, şirənin ümumi çəkisinin 7%-ə qədəri ola bilər (Atriplex convertifolia bitkisində) və həm də duzların çox hissəsi natrium xlorid və sulfatın payına düşür.

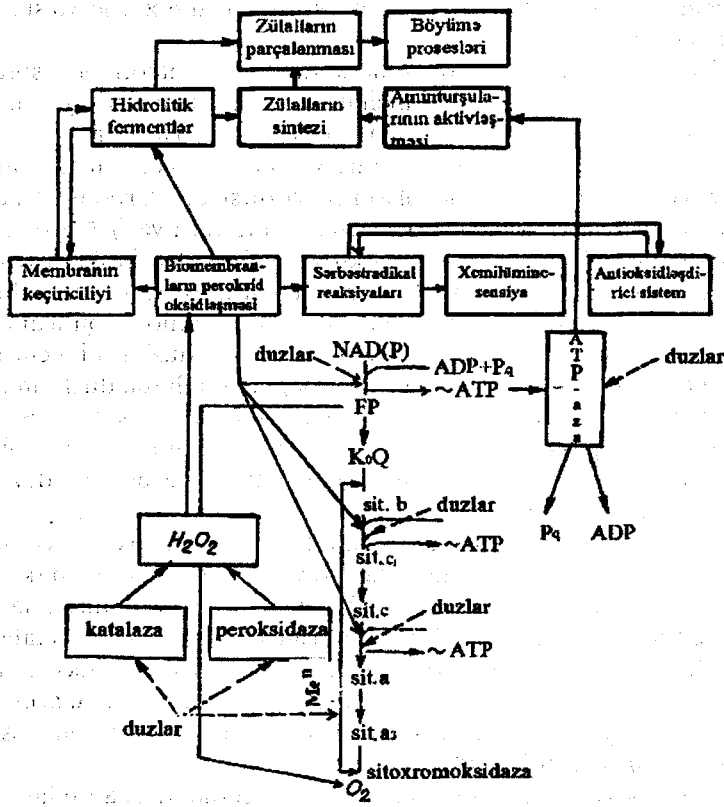
Duzu özündən intensiv surətdə xaric edən halofitlərə, şorakət çöllərdə geniş yayılmış və həmçinin də səhra şəraitinə uyğunlaşan germek (Statice) — yulğun (Tamarix) və s. misal ola bilər.

Duzu keçirməyən qruplarda hüceyrə şirəsinin çox yüksək osmotik təzyiqi bir sıra üzvi maddələrin (üzvi turşular, karbohidratlar və s.) hesabına əldə edilir (yovşan – Artemisia festuca və s). Qeyd etmək lazımdır ki, halofit və qlikofit bitkiləri bir-birindən kəskin ayırmaq düzgün olmaz. Belə ki, şoranlıq şəraitinə düşmüş bir sıra qlikofitlərdə də halofitizmə xas olan fizioloji və anatomo-morfoloji əlamətlər meydana çıxır. Şoranlıq şəraitində bitən bitkilər duzların iki cür təsirinə məruz qalır: osmotik və toksiki. Aşağı qatılıqlarda duzların bitki orqanizminə osmotik yolla təsiri, metabolizmdə kəskin dəyişikliyə səbəb olmadığı halda, yuxarı qatılıqlarda isə osmotik amil mühüm rol oynayır. Lakin bitkilərə daha çox mənfi təsir edən amil duzların toksiki (ion) təsiridir.

B.P.Stroqonov və əməkdaşlarının (1962, 1972) çoxillik tədqiqatları göstərir ki, yüksək qatılıqlarda NaCl, Na_2SO_4 duzları bitkilərdə xloroplastların, mitoxondrilərin, nüvənin və s. ultraquruluşunda kəskin dəyişikliyə səbəb olur. Bu cür quruluş dəyişiklikləri, metabolizmdə funksional dəyişikliklərə gətirib çıxarır. Belə ki, hüceyrələrdə sərbəst aminturşularının, ilk növbədə, aromatik aminturşuların, sərbəst ammonyakın, müxtəlif diaminlərin, kadaverin və putressinin miqdarca artması müşahidə olunur.

Bakı Dövlət Universitetində aparılan tədqiqatlardan (Qasımov, 1975) aydın olur ki, duzların təsirindən hüceyrələrdə oksidləşmə və fosforlaşma prosesləri bir-birindən ayrılır. Bu zaman, ATP-azanın fəallığının artması nəticəsində sistemdəki ATP parçalanır ki, bu da bir tərəfdən, zülalların biosintezində aminturşularının aktivləşməsi prosesini pozur, digər tərəfdən isə ADP-in mühitə çıxmasına səbəb olur. Tənəffüsün energetik effektivliyi kəskin azalır. Duzların yüksək qatılıqlarının təsiri nəticəsində bioloji oksidləşmənin tənəffüs dövrə-

sindəki alternativ yolu fəallaşır və bu yolun əsas məhsulu kimi xeyli miqdarda H_2O_2 əmələ gəlir. Məlumdur ki, H_2O_2 hüceyrədə sərbəst radikalların iştirakı ilə oksidləşmə proseslərini induksiya edir. Beləliklə də, biomembranlarda baş verən peroksid oksidləşməsi, onların keçiriciliyini kəskin dəyişir, hidrolitik reaksiyaları sürətləndirir və nəticədə zülalların parçalanmasına və böyümə prosesinin dayanmasına səbəb olur (şəkil 78).



Şəkil 78. Duzun bitki hüceyrələrində metabolizmə təsirinin güman olunan ilkin biofiziki mexanizmi. Qalın xətlərlə, duzun təsirindən kəskin sürətlənən proseslər göstərilmişdir. Qırıq xətlər duzların elektronların və enerjinin daşındığı sahələrə təsirini göstərir.

IX FƏSİL

CANLI SİSTEMLƏRDƏ METABOLİZMİN FİLOGENEZİ

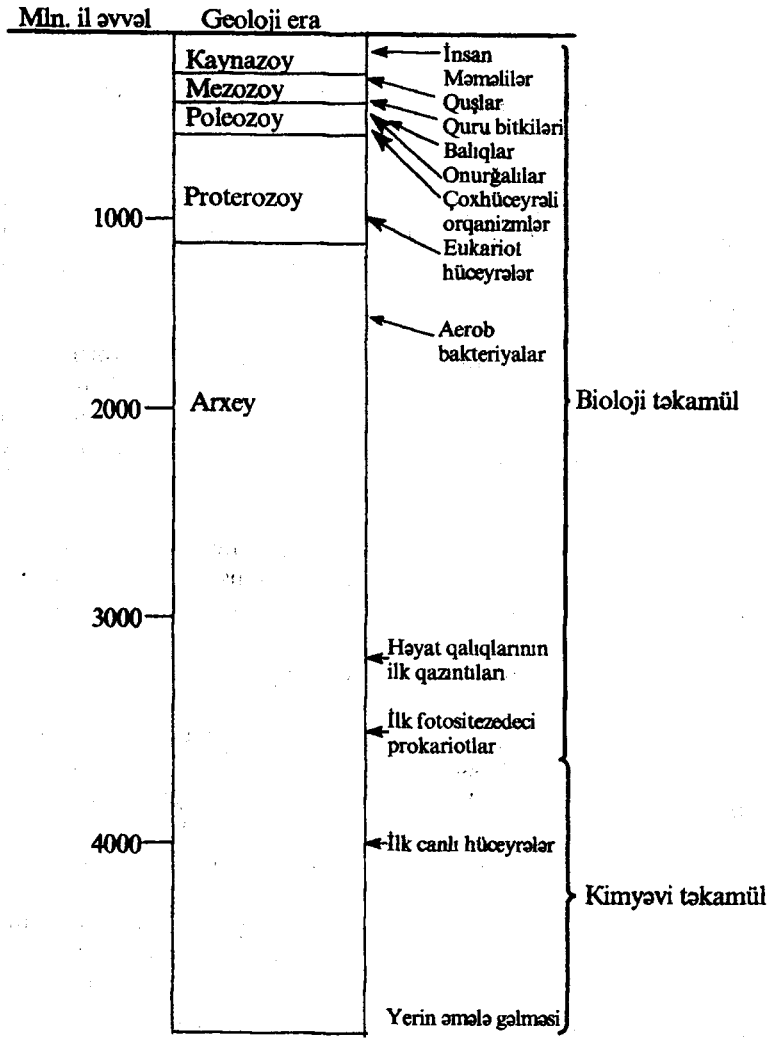
Yer kürəsində bütün canlıların hüceyrəvi quruluşunun və onlarda gedən maddələr mübadiləsinin ümumi olması, canlı varlıqların vahid bir mənbədən və həm də Yer üzərində yaranması fikrini tam əsaslandırır.

Müasir elmi məlumatlara görə Günəş sistemi – 5, Yer kürəsi isə təqribən 4,75 milyard il bundan əvvəl yaranmışdır. Yer üzərində həyatın ilk formaları təxminən 3,2 milyard il bundan əvvəl meydana çıxmış, ilk çoxhüceyrəli orqanizmlər isə 1 milyard ilə yaxın bir müddətdə meydana gəlmişdir (şəkil 79). Şübhəsiz ki, olduqca qədim həyat formaları haqqında dürüst məlumat almaq çox çətindir. Lakin ilk canlıların forma və funksiyalarından asılı olmayaraq onlardan əvvəl Yer kürəsində kimyəvi təkamül prosesi baş vermişdir. Buna görə də, bioloji təkamülün xassə və istiqaməti ilə tanış olmazdan qabaq, kimyəvi təkamülün bəzi xüsusiyyətlərini nəzərdən keçirmək lazımdır.

KİMYƏVİ TƏKAMÜL

Kainatda ən geniş yayılmış element hidrogendir, ümumiyyətlə, onun miqdarı oksigenə nisbətən 1000 dəfə çoxdur. Ona görə də, protoplanetin və sonradan isə Yerin ilk atmosferi çox güclü reduksiyaedici xassəyə malik olmuşdur. İlk atmosfer (H_2, He, NH_3, CH_4 və digər karbohidrogenlərin miqdarı çox olmuşdur) tədricən dünya fəzasında diffuziya nəticəsində itirilmişdir.

Yerin ikinci atmosferi, vulkan püskürmələri sayəsində yaranmış və bu da reduksiyaedici xarakterdə olmuşdur, lakin ilk atmosferə nisbətən bu xassə bir qədər zəif meydana çıxmışdır. İkinci atmosferin tərkibində H_2O, NH_3, CH_4 və bir qədər H_2, həmçinin də HCN, C_2N_2, CO, C_2H_2, H_2S və s. birləşmələr olmuşdur (kometaların spektral yolla öyrənilməsinə əsasən). Bu atmosferdə oksigen olmamışdır. Güman edilir ki, ikinci atmosfer bu tərkibdə təxminən 0,5 milyard il mövcud olmuşdur. Bu müddət ərzində Yerin mantiya qatında olan Fe^{2+}-in nüvə hissəsinə keçməsi nəticəsində, ayrılan CO_2 artıq CH_4-ə qədər reduksiya olunmamış və beləliklə də, vulkan püskürmələri



Şəkil 79. Yer üzərində kimyəvi və bioloji təkamülün zaman şkalası.

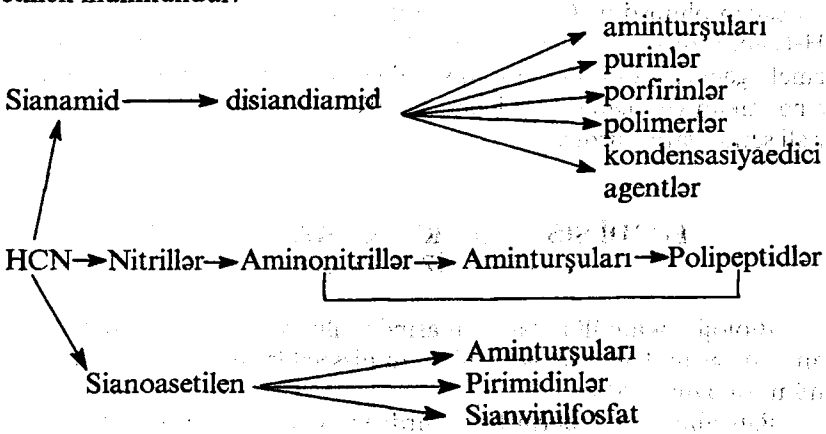
hesabına tədricən atmosferdə toplanmışdır. Atmosferin tərkibində CO_2-nin miqdarının getdikcə artması, onun reduksiyaedici xassəsinin itməsinə səbəb olmuşdur. Güman olunur ki, Yer üzərində üzvi-

kimya təkamülü 0,5 milyard il ərzində davam etmiş və bu prosesdə metan (CH_4) mühüm rol oynamışdır. Metanın əmələ gəlməsi, Yer qabığından ayrılan CO_2-nin reduksiya olunması nəticəsində deyil, digər karbohidrogenlərlə birlikdə karbidlərin su ilə reaksiyası hesabına həyata keçirilmişdir.

Yerin ikinci atmosferi, aşağıdakı enerji növlərinin güclü təsirinə məruz qalmışdır. 1) Günəşin qısadalğalı ultrabənövşəyi şüaları (müasir atmosferdəki – stratosferdəki ozon qatı tərəfindən udulur); 2) Günəşin ionlaşdırıcı şüaları (bunlar da müasir şəraitdə udulur); və Yerdəki radioaktiv şüalanma (^{40}K, ^{238}U, ^{235}U, ^{232}Th); 3) elektrik boşalmaları (ildırımlar, şimşəklər); 4) termiki enerji (vulkanların və Günəş şüalarının istiliyi hesabına bəzi sahələrin qızması). Yerin səthi, ümumiyyətlə 150°C-dən artıq qızmamışdır.

Yuxarıda qeyd edilən şərait müxtəlif tipli üzvi sintez reaksiyalarının getməsi üçün əlverişli hesab olunur. Bunu, ikinci atmosferi təcrübi şəraitdə yaratmaqla, aparılan tədqiqatlar da müəyyən dərəcədə təsdiq edir. Belə ki, CH_4, NH_3, H_2O və H_2 qarışığına, müvafiq enerji mənbələrinin (istilik, ultrabənövşəyi şüalar və elektrik boşalması) təsiri nəticəsində təcrübi şəraitdə asetaldehidin, qarışqa, sirkə, propion, kəhrəba və digər karbon turşularının, süd turşusu, β-oksiyağ turşusu, həmçinin də, çoxlu miqdarda aminturşularının əmələ gəlməsini aşkar etmək olur.

Sinil turşusunun iştirakı ilə abiotik yolla müxtəlif tipli birləşmələrin alınması artıq sübut edilmişdir və bunu aşağıdakı kimi ifadə etmək mümkündür.



Üzvi kimya təkamülünün sonrakı mərhələsində polimerlər meydana gəlmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, $CH_4+NH_3+H_2O$ reaksiyasında polipeptidlər əmələ gəlir, qızdırılmış havada isə aminturşularından zülalların sintez olunması da müşahidə edilir. Lakin zülalların sintezinin qədim forması, onların sintezinin müasir formasından fərqli olaraq nuklein turşularının nəzarəti altında olmamışdır. Buna baxmayaraq, həmin zülallarda da amin turşularının ardıcıllığı təsadüfi qaydada yerləşməmişdir. Zülalların, həmçinin də, polisaxarid və polinukleotidlərin abiotik sintezi, polifosfatların iştirakı ilə sürətlənir. Polifosfatların isə Kembriyəqədərki dövrdə olması ehtimalı tamamilə realdır. Onu da qeyd etmək olar ki, abiotik yolla alınan zülalların çoxu katalitik aktivliyə malik olur (fermentlərin qədim formaları). Abiotik sintez proseslərinin inkişafı, Yerin tədricən soyuması və Kembriyəqədərki dövrdə ilk (ibtidai) okeanların yaranması ilə bir vaxta düşmüşdür. Görünür üzvi maddələrin çoxu yuyularaq okeanlara getmiş, bəlkə də daha çox hissəsi bilavasitə okeanların özlərində əmələ gəlmişdir. Bu cür okeanlarda, üzvi maddələrin qatılığı 10%-dən çox ola bilər və fasiləsiz təsir edən enerjinin (istilik, ultrabənövşəyi şüalanma və s.) hesabına xaotik də olsa «maddələr mübadiləsi» gedə bilərdi. Maddələr mübadiləsinin bu cür ibtidai forması, qeyri-üzvi (metal ionları) və üzvi (zülallar) maddələrin köməyi ilə kataliz olunmuşdur.

Yer atmosferinin reduksyaedici xassəsinin tədricən azalması (CO_2-nin toplanması hesabına) və həmçinin enerji mənbələrinin bəzilərinin tükənməsi üzvi kimya təkamülünün də tamamilə dayanmasına səbəb olmuşdur. Günəşin ultrabənövşəyi şüalarının təsiri altında H_2O-nun dissosiasiyası nəticəsində stratosferdə ozon təbəqəsinin əmələ gəlməsi, ionlaşdırıcı və qısadalğalı şüaların Yer səthinə düşməsinə imkan verməmiş və beləliklə də, ilk canlıların inkişafı üçün əlverişli şərait yaratmışdır.

FƏRDİ SİSTEMLƏRİN XÜSUSİLƏŞMƏSİ (GENSİZ HƏYAT)

Bioloji təkamülün başlanmasında, ilk okeanlarda yaranan və «maddələr mübadiləsinə» malik olan hissəciklərin xüsusiləşməsi mühüm rol oynamışdır.

Rus alimi A.İ.Oparin fərz edirdi ki, «ilk hüceyrələr» – protobiontlar, katalitik aktivliyə malik olan bir neçə zülal makromolekulla-

rının ətrafında onların ətraf mühitdən məhdudlaşdıran təbəqənin – membranın əmələ gəlməsi ilə əlaqədar meydana çıxmışdır.

Oparinə görə hüceyrə fazasının yaranması, ilk okeanlarda koaservatlaşma yolu ilə baş vermişdir. Koaservatlaşma – polimerin sulu məhlulunun öz-özünə iki fazaya bölünməsinə deyilir. Bu fazalardan birində polimerin qatılığı çox, digərində isə az olur. Koaservat damlasının tərkibində həm substrat, həm də ibtidai katalizatorlar olmuşdur ki, bu da sadə formada maddələr mübadiləsinin getməsinə imkan vermişdir. Damlanın ölçüləri maksimum qiymətə çatdıqdan sonra, onun xarici qüvvələrin (külək, dalğalar və s.) təsiri altında bölünməsi baş vermiş və beləliklə də, yeni koaservat hissəciklərinin əmələ gəlməsinə səbəb olmuşdur.

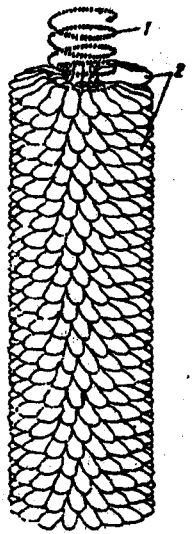
Hüceyrəyə oxşar digər quruluş – mikrosfer adlandırılmışdır. Mikrosferlər, Foks və əməkdaşları tərəfindən öyrənilmişdir və onları model sistemlərdə Yerin ikinci atmosferini yaratmaqla abiotik yolla sintez olunan zülallardan soyutmaq və ya məhlulu duzlaşdırmaqla alırlar. Bu sferik törəmə, vakuollaşmış daxili quruluşa və pH-dan asılı olaraq sadə və ya ikiqat membrana malik olur. Koaservatlar kimi, mikrosferlər də maddələri selektiv (seçici) şəkildə absorbsiya etməyə qadirdir. Maya göbələklərindəki kimi mikrosferlər tumurcuqlanma yolu ilə çoxalır. Bunun üçün onlar uzun müddət ətraf mühitdən maddələri absorbsiya etməli və öz ölçülərini dəyişdirməlidir. Bu prosesi, temperaturu 40°C-ə qədər qaldırdıqda da müşahidə etmək mümkündür.

Şübhə yoxdur ki, son dərəcə sadə şəkildə maddələr mübadiləsinə malik olan bu cür hissəciklər (koaservatlar, mikrosferlər) ilk okeanlarda milyon dəfələrlə əmələ gəlmiş və o qədər də məhv olmuşdur. Onlarda irsiyyət mexanizminin olmaması, onların inkişafına və təbii olaraq seçilib saxlanmasına imkan verməmişdir. Müasir genetik sistemlərin əmələ gəlməsi və inkişafı problemi, canlı sistemlərin filogenezində ən müəmmalı məsələlərdəndir. Nəzərə almaq lazımdır ki, informasiya sistemlərinin ierarxiyası (DNT → RNT → zülal) təkamülün yalnız sonrakı dövrlərinə aiddir. Maddələr mübadiləsində dezoksiribozaların sintezi üçün xüsusi mexanizmin olmadığı nəzərə alınarsa, onda RNT-dən öz-özünü hasiledən sistem kimi istifadə olunmasının əvvəlcə mövcudluğunu qəbul etmək olar. Təkamülün sonrakı dövrlərində informasiyanın daşınması funksiyası, çox güman ki, tədricən zülaldan → RNT → DNT-yə keçməsi kimi baş vermişdir. Lakin bir çox alimlər, ilk canlı sistemlərin yaranmasında zülalların deyil, nukleoproteidlərin başlıca rol oynadığını qəbul edir.

İLK CANLI SİSTEMİN YARANMASI HAQQINDA GEN HİPOTEZİ (ZÜLALSIZ HƏYAT)

Həyatın əmələ gəlməsi haqqında gen hipotezi 1929-cu ildə genetik Müller tərəfindən irəli sürülmüşdür. O, belə güman edirdi ki, həyat bir və ya bir çox genlərin abiotik yolla yaranmasından başlamışdır. Bu hipotez uzun müddət diqqəti cəlb etməmişdir. Lakin molekulyar biologiya sahəsində əldə edilən yeni təsəvvürlər, gen hipotezinin Piri, Qorovits, Krik, Orgela və digər tədqiqatçılar tərəfindən yenidən inkişaf etdirilməsinə imkan vermişdir. Maraqlıdır ki, o dövrdə Müller bu ideyanı irəli sürərkən, genlərin kimyəvi təbiəti hələlik məlum deyildi. Gen hipotezinin müasir elm baxımından mahiyyəti ondan ibarətdir ki, nuklein turşularının molekulu öz-özlüyündə, «yaşamağa» potensial halda qabildir, belə ki, onların zülalların sintezini kodlaşdırmağa, öz-özünü hasil etməyə və mutasiyaya məruz qalmağa imkanları vardır. Nuklein turşularının ilk canlının yaranmasında başlıca rolu barəsində mövcud olan elmi dəlilləri üç əsas qrupa bölmək olar. Dəlillərin bir qrupu, virusların molekulyar quruluşu və öz-özünü hasil etmək haqqında müasir təsəvvürlərə əsaslanır. Digər qrup dəlillər, zülalların sintezi prosesində qeyri-məlumat RNT-nin roluna, nəhayət, üçüncü qrup dəlillər isə müasir hüceyrədə nukleotidlərin funksiyalarının geniş diapazona malik olmasına əsaslanır.

Viruslar, cansızlarla canlıların sərhədində dayanır və quruluş xüsusiyyətlərinə görə ən ibtidai prokariot hüceyrələri xatırladır. Məsələn, sadə viruslardan olan və tütün yarpaqlarında mozaika əmələ gətirən viruslar bir molekul nuklein turşusundan və onu əhatə edən çoxlu miqdarda identik (bir-birinə oxşar) zülal monomerlərindən təşkil olunmuşdur (şəkil 80). Lakin mürəkkəb quruluşlu viruslar da vardır ki, onlar lipid membranından başqa, həm də bir və ya bir neçə fermentativ aktivliyə də malik olur. Öz ölçüsünə görə bu cür viruslar, ən kiçik və ən sadə quruluşlu prokariot hüceyrələrə yaxındır. Genetik informasiyanı məlum olduğu kimi, nuklein turşuları daşıyır və buna görə də virusların orqanizmi yoluxdurmalarında onların nuklein turşuları başlıca rol oynayır. Ən kiçik viruslarda nuklein turşularının molekulları böyük olmur və yalnız bir neçə gendən ibarətdir. Virusa xas olan başlıca xüsusiyyətləri belə ifadə etmək olar: 1) hüceyrədaxili agent kimi yalnız nuklein turşularından təkrar əmələ gələ bilir; 2) yalnız bir tip nuklein turşusuna RNT və DNT-yə malik olur; 3) metabolik enerji mənbəyinə malik deyil; 4) bölünmə yolu ilə çoxalmağa və böyüməyə qabil deyil.



Şəkil 80. Tütün yarpağında mozaika (alabəzəklik) xəstəliyi törədən virusun quruluş sxemi. 1-nuklein turşusu molekulu; 2-identik zülal monomerləri.

Beləliklə, viruslar cansız, molekuldan iri quruluşlar olub canlı sistemlərin (prokariot və eukariot) genomunun fraqmentlərindən ibarətdir və onlarda başlıca rol məhz nuklein turşularına məxsusdur. Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, nukleotidlər müasir orqanizmlərdə çox və müxtəlif funksiyalarda iştirak edir.

Belə ki, mononukleotidlər DNT və dörd mühüm RNT tipinin (məlumat, nəqliyyat, xromosom və ribosomal) monomer halqasını təşkil edir. Müəyyən nukleotidlər və onların törəmələri, enerjinin (ATP, ADP), elektronların və hidrogen atomlarının (NAD, NADP, FMN, FAD), şəkərlərin (UDP), lipid komponentlərinin (SDP), asil qruplarının (K_oA) və metioninin (S-adenozilmetionin) daşınmasında bilavasitə iştirak edir.

Beləliklə, nukleotidlər hüceyrənin genetik aparatı qədər metabolik proseslərdə, müxtəlif quruluş komponentləri arasında olduqca mühüm rol oynayır. Lakin zülalsız, xüsusilə, fermentsiz təkamülün yalnız nukleotidlərin hesabına uzun müddət davam etməsini təsəvvür etmək çox çətindir. Buradan da təbii olaraq, əvvəlcə genlər yaranmışsa, bəs ilk zülallar necə əmələ gəlmişdir? – sualı ortaya çıxır.

Bu problem barəsində müasir elmi nəticələri, xüsusilə, molekul-

yar genetikanın nailiyyətlərini nəzərə alaraq Krik və Orgel maraqlı ideya irəli sürmüşdür. Onların fikrincə, həyatın mənşəyi məsələsini, ribosomların, nəqliyyat RNT-nin və genetik kodun mənşəyində axtarmaq lazımdır.

Gen hipotezinin xeyrinə olan dəlillərdən biri odur ki, nuklein turşuları, hətta fermentlər olmadıqda belə, abiotik katalizatorların iştirakı ilə komplementar nuklein turşularının sintezi üçün matrisa rolunu oynaya bilir.

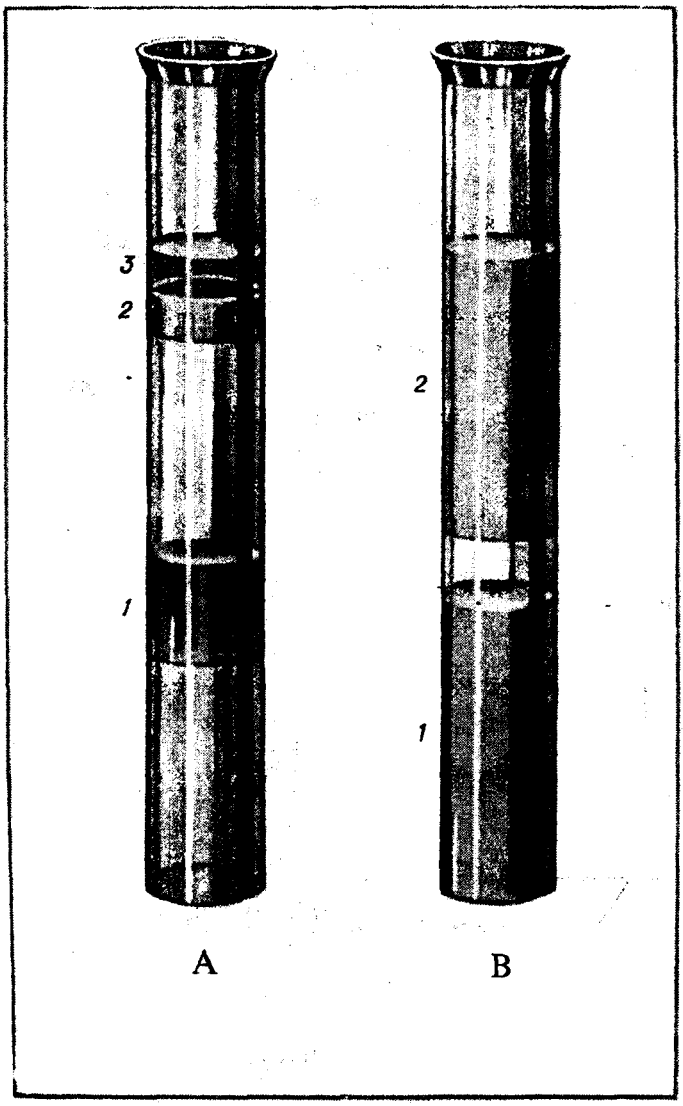
Digər tərəfdən, məlumdur ki, nuklein turşuları mutasiyaya məruz qalır. Bu xüsusiyyət onların təkamül prosesində böyük əhəmiyyətə malik olduğunu göstərir. Nuklein turşularının irsi məlumatların verilməsində rolunu tədqiq edərək E. Çarqaff belə nəticəyə gəlir ki, irsi məlumatın nəslə ötürülməsində DNT-dən başqa, RNT, zülallar, lipidlər və karbohidratlar da, başqa sözlə, bütövlükdə protoplazma böyük rol oynayır. Çarqaff nuklein turşuları ilə zülalların qarşılıqlı əlaqəsini aşağıdakı kimi təklif edir:



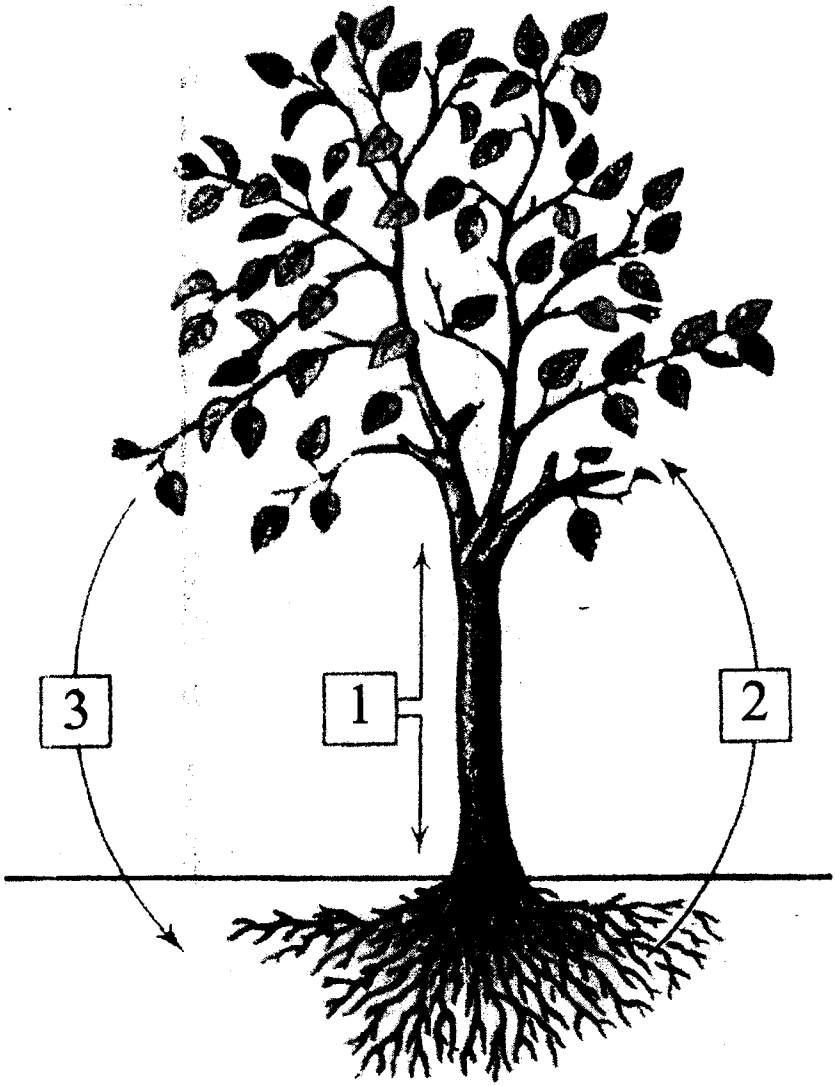
Göründüyü kimi bu sxem ümumqəbulolunmuş sxemdən: DNT →RNT → zülal fərqlənir. Çarqaff belə hesab edir ki, informasiya bu və ya digər istiqamətdə verilə bilər və yalnız nuklein turşularının zülallara informasiya verə bilməsi fikri isə düzgün sayıla bilməz.

İLK HETEROTROF ORQANİZMLƏR

Yer üzərində ilk canlılar heterotrof olmuşlar, çünki avtotrof qidalanma mürəkkəb mexanizmlərin olmasını tələb edir və ona görə də bu cür mexanizmlər ilk orqanizmlərdə ola bilməzdi. İlk canlılarda oksigensiz şəraitdə gedən maddələr mübadiləsi yalnız müxtəlif tipli qıcqırmadan ibarət olmuşdur.



Tablo 3. A) Maqnezium-oksidində yarpaq piqmentlərinin xromatoqramı:
1 – karotin; 2-ksantofil; 3-xlorofil.
B) Xlorofillərin nişastada təkrarən xromatoqramı:
1-xlorofil a; 2-xlorofil b.



Tablo 4. Bitkinin inkişafının əks rabitə vasitəislə qapalı tsikl üzrə avtotənzimi: 1-verilən genetik proqramla birbaşa tənzimlənmə; 2-mineral qidalanmanın yarpaqların böyüməsinə və funksiyasına təsiri; 3-fotosintetik fəaliyyətin kök sisteminin böyümə və inkişafına təsiri.

Qıcqırma prosesinin mübadilənin ən qədim forması olmasını, hər şeydən əvvəl, bu prosesin Krebs tsikli və tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsindən fərqli olaraq, hüceyrənin quruluş komponentləri ilə əlaqədar olmaması faktı sübut edir. Bu onu göstərir ki, təkamülün ilk dövrlərində maddələr mübadiləsi məkana görə deyil, zamana görə xarakterizə olunmuşdur, başqa sözlə, bu halda quruluş deyil, funksiya həlledici rol oynamışdır. Qlikoliz prosesinin çox geniş yayılması və onun müasir orqanizmlərdə saxlanması, bu prosesin, bir növ filogenetik relikt olmasını göstərir.

Karbohidrat qıcqırmasının, təkamül prosesində digər qıcqırma tiplərindən üstünlüyü (bunun konkret səbəbi məlum deyil), onun ümumiyyətlə, təkamüldə ilk qıcqırma tipi olmasını hələ sübut etmir. Onu da nəzərə almaq lazımdır ki, Yerin ilk geoloji dövrlərində karbohidratlara nisbətən, karbohidrogenlər daha çox olmuşdur. Odur ki, karbohidrogenlərdən substrat kimi (parafinlər, fenollar) istifadə olunması, görünür, təkamüldə mübadilə proseslərinin qədim formalarındandır. Hazırda, bir sıra mikroorqanizmlərin neft mədənlərində karbohidrogenlərdən istifadə etməsi, yuxarıda deyilən fikri təsdiq edir. Bununla bərabər, maddələr mübadiləsinin ən qədim formasının təbiəti məlum deyildir.

Müasir canlı orqanizmlərdə rast gəlinən pentozofosfat (heksozomonofosfat) tsikli də, görünür, ilk heterotrofiya əsasında meydana gəlmişdir. Ona görə ki, bu proses qlikoliz kimi hüceyrənin quruluş komponentləri ilə əlaqədar deyildir, lakin qlikolizə nisbətən məhdud miqyasda yayılmışdır. Pentozofosfat tsiklinin əsas funksiyalarından birinin – ribozanın sintezindən ibarət olması (nuklein turşuları üçün) nəzərə alınarsa, onda bu tsiklin, ilk okeanlarda pentoz ehtiyatının qurtarması ilə əlaqədar meydana çıxmasını təsəvvür etmək olar.

İlk okeanlarda üzvi maddələrin tədricən tükənməsi, ilk heterotrofiyanın təhlükə qarşısında qalmasına gətirib çıxara bilərdi. Bu isə, bütövlükdə Yer üzərində həyatın varlığı üçün ciddi təhlükə yaradardı. Bu halda, orqanizmlərdə qidalanma xarakterinin dəyişilməsi – avtotrof assimilyasiyanın inkişafı Yer üzərində həyatın intensiv inkişafına səbəb olardı.

YER ÜZƏRİNDƏ AVTOTROFİYANIN İNKİŞAFI

İlk okeanlarda abiotik yolla əmələ gələn porfirinlər heterotrof orqanizmlərdə müəyyən rol oynamaqla yanaşı, sitoxromların və xlorofillərin meydana çıxmasında da xüsusi əhəmiyyət kəsb etmişdir.

Fotosintezin ən qədim forması, şübhəsiz ki, sadə fotokimyəvi reaksiyalardan ibarət olmuş və sonradan porfirin və digər optiki fəal birləşmələrin iştirakı ilə tədricən mürəkkəb formalara çevrilmişdir.

Hazırda bizə məlum olan iki prosesdən: tsiklik fotofosforlaşma və qeyri-tsiklik fotofosforlaşmadan daha qədim forma birinci hesab olunur. Belə fərz edilir ki, hətta tsiklik fotofosforlaşma sistemi də birdən-birə yox, tədricən yaranmışdır. İlk fotosintetiklərdə görünür fosforlaşma prosesi yalnız sonradan meydana gəlmişdir. Digər nöqteyi-nəzərə görə, fosforlaşdırıcı elektronnəqliyyat dövrəsinin formalaşması, fotosintezin işıq reaksiyalarından (fotokimyəvi) əvvəl əmələ gəlmiş və bu sistemin yaranması xemoreduksiyanın əsasında olmuşdur. Məlumdur ki, xemoreduksiya oksigensiz şəraitdə gedə bildiyindən, fotosintezdən xeyli əvvəl yarana bilərdi. Xemoreduksiyada, elektronların akseptoru rolunu CO_2 oynaya bilər, məsələn, *Methanobacterium* bakteriyalarında bu prosesi aşkar etmək mümkündür.

$$4\,H_2 + CO_2 \xrightarrow{Methanobacterium} 2\,H_2O + CH_4$$

Bu tipli reaksiyalar üçün elektronların ilk donoru, çox güman ki, üzvi maddələr olmuşdur (müasir fotoorqanotrof bakteriyalara bənzər xemoorqanotroflar).

Fotosintezin təkamül prosesində keçdiyi yolu, 81-ci şəkildəki kimi təsəvvür etmək olar. Sxemdən göründüyü kimi, fotosintezin müasir forması, fotoorqanotrofiya (fotosintezdə elektronların donoru üzvi maddələrdir), fotolitotrofiya (elektronların donoru qeyri-üzvi maddələrdir), fotohidrotrofiya (elektronların donoru H_2O), sayəsində meydana gəlmişdir. Çox güman ki, fotosintezin təkamülündəki fotoorqanotrofiya mərhələsində, CO_2-nin mənimsənilməsi ilə əlaqədar olaraq pentozofosfat tsikli əsasında müasir fotosintetiklərdəki Kalvin tsikli yaranmışdır.

Fotosintezin təkamülünün sonuncu mərhələsi şübhəsiz ki, 2-ci fotosistemin (II FS) meydana gəlməsi ilə əlaqədar olmuşdur.

Geoloji tədqiqatlara əsasən belə fərz olunur ki, Yer üzərində fotosintezin geniş miqyasda yayılması ən azı 2 milyard il bundan əvvəl baş vermişdir.

Fotosintez prosesinin meydana gəlməsinin Yer üzərində həyatın inkişafı üçün iki, son dərəcə mühüm əhəmiyyəti olmuşdur. Birinci, fotosintez kütləvi halda üzvi maddənin əmələ gəlməsini təmin etmiş və beləliklə də, məhv olmaq təhlükəsi qarşısında qalan heterotrof orqanizmlərin inkişafına imkan vermişdir. İkinci, fotosintez sayəsin-

də atmosferdə oksigenin miqdarı kəskin artmış, bu isə, öz növbəsində, Yerdə tənəffüsün və xemosintezin formalaşmasına gətirib çıxarmışdır. Onu da qeyd etmək olar ki, xemosintezin təkamülcə daha əvvəl yaranmış xemoreduksiyadan əmələ gəlməsi daha çox ehtimal edilir. Yerin ilk geoloji dövrlərində kimyəvi potensialın yüksək olduğu vaxtlar xemosintez təbiətdə mühüm rol oynamışdır. Lakin sonradan Yerdə kimyəvi potensialın getdikcə azalması, xemosintezin rolunu azaltmış və onun biotəkamüldə kiçik şaxə kimi qalmasına səbəb olmuşdur.

Fotosintetik yolla əmələ gələn molekulyar oksigen Yer atmosferində toplanaraq (bir sıra alimlərin fikrincə, atmosferdə oksigenin toplanması nəinki təkcə fotosintez hesabına, həm də atmosferin yuxarı qatlarında Günəşin ultrabənövşəyi şüalarının təsiri altında H_2O-nun dissosiasiyası nəticəsində mümkündür), NH_3-ün N_2-yə, kükürdlü birləşmələrin isə sulfatlaradək oksidləşməsinə səbəb olmuşdur. Müəyyən edilmişdir ki, Yerdəki sulfatların tərkibində olan oksigen, atmosfer və hidrosferdəki oksigendən təxminən 10 dəfə çoxdur.

Yer kürəsində miqyasına görə nəhəng olan bu prosesin həyata keçirilməsində, çox güman ki, xemolitotrof orqanizmlər də fəal iştirak etmişlər.

BİOTƏKAMÜLDƏ İKİNCİ HETEROTROFİYA

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, heterotrofiya Yer üzərində kimyəvi potensialın yalnız yüksək qiymətlərində geniş yayıla bilmiş və sonradan tədricən zəifləməyə başlamışdır. Avtotrofiyanın sürətli inkişafı Yerdə heterotrofiyanın yenidən vüsət almasına səbəb olmuşdur. Bununla əlaqədar olaraq bitki aləmi ilə yanaşı heyvanlar aləmi də geniş miqyasda inkişafa başlamışdır.

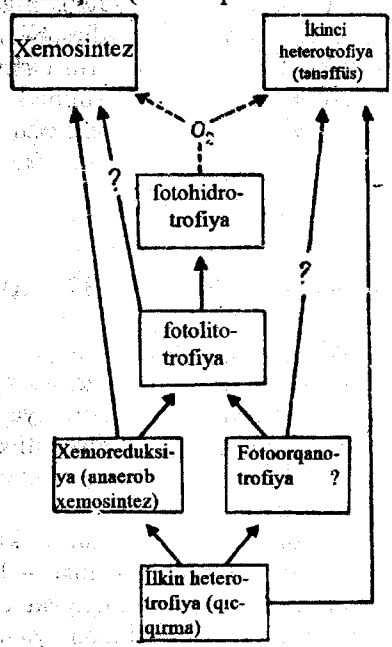
Bakteriyalarda, bitkilərdə və heyvanlarda ikinci heterotrofiya ilə əlaqədar meydana gələn yeni mexanizmlər – limon turşusu tsikli (Krebs tsikli) və tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsinin bir-birinə oxşar olması, bu qrup canlıların vahid mənşəyə malik olmasını sübut edən dəlillərdəndir.

Əsas biokimyəvi proseslərin canlılar aləmində həm oxşar şəkildə və həm də geniş yayılması, ikinci heterotrofiyanın birinci heterotrofiya hesabına meydana çıxması yollarını və vaxtını dəqiq müəyyənləşdirməyə imkan vermir. Heterotrofiyanın xemosintezdən əmələ gəlməsi maddələr mübadiləsinin fiziologiyası baxımından çətinlik tö-

rətmir, lakin bu halda Krebs tsikli və tənəffüs dövrəsinin mənşəyi məsələsi aydınlaşdırılmamış qalır.

Məlumdur ki, fotosintezedici bakteriyalarda Krebs tsikli, üzvi turşuların sintezində reduksiyaedici yol rolunu oynayır. Ola bilsin ki, bu tsikl (xemo-?) orqanotrofiyaya keçid zamanı reduksyaedici sistem kimi iştirak etmiş və yaxud da o, ilk heterotrofiyanın sonunda anaerob – oksidləşmə reaksiya tsikli kimi mövcud olmuş və aminturşularının sintezində rol oynamışdır.

Əgər fotosintezin, təkamüldə xemoreduksiyadan (şəkil 81) əmələ gəldiyini qəbul etsək, onda elektronnəqliyyat dövrəsinin xemoheterotrofiyanın (bu «tənəffüsdə» elektronların akseptoru oksigen deyildir) ən son dövrlərində yarandığı şübhə doğurmur. Bu mərhələdə, çox güman ki, ikinci heterotrofiya və həmçinin də, avtotrofiyanın digər formaları yaranmışdır (fotoorqanotroflar da daxil olmaqla).



Şəkil 81. Filogenezdə maddələr mübadiləsi tiplərinin qarşılıqlı əlaqəsi.

Beləliklə də, biotəkamüldə ikinci heterotrofiyanın bilavasitə, birinci (ilk) heterotrofiyadan inkişafı daha çox ehtimal olunur. Əldə olan yeni, lakin qəti sübut olunmamış məlumatlara əsasən, belə fərz

olunur ki, mitoxondri və xloroplastlar eukariotik hüceyrələrdə əmələ gəlməmiş həmin hüceyrələrə simbiontlar formasında daxil olmuşlar. Bu halda, ilk heterotrofiyadan ikinci heterotrofiyaya keçid tənəffüsə və fotosintezə malik simbiontların hüceyrədə vahid sistem əmələ gətirməsindən başqa bir şey deyildir.

Mitoxondri və xloroplastların simbiotik mənşəyə malik olmasına dair aşağıdakı dəlilləri göstərmək olar:

1) Mitoxondri və xloroplastlar xüsusi genetik sistemə malikdir (DNT-nin replikasiyası, RNT və zülalların sintezi).

2) Bakteriyalarda, mitoxondrilərdə və ola bilsin ki, həm də xloroplastlarda halqəvi DNT vardır.

3) Bakteriyalar, mitoxondrilər və xloroplastlarda 70S ribosomlar olduğu halda, eukariotların sitoplazmasında 80S ribosomlara rast gəlinir.

4) Bəzi antibiotiklər (məsələn, xloramfenikol) bakteriya və mitoxondrilərdə zülal sintezini pozduqları halda eukariotların sitoplazmasında bu prosesə təsir etmir.

5) Eukariotların sitoplazmasından fərqli olaraq, bakteriya, mitoxondri və xloroplastlarda peptid zəncirinin sintezi, N-formilmetionin aminturşusundan başlanır.

6) Elektronların işıqla induksiya olunan daşınmasını təmin edən fermentlərin çox hissəsi xloroplast DNT-nin nəzarəti altında sintez olunur.

7) Bakteriya və göy-yaşıl yosunların tilakoidləri sitoplazmatik membranın, xloroplast tilakoidləri isə xloroplast membranının invaginasiyası (qatlanması) nəticəsində əmələ gəlir.

8) Hüceyrədaxili simbiozların inkişafını göbələk endosianozları ilə də nümayiş etdirmək mümkündür: göy-yaşıl yosunların hüceyrələri faqositoz edərək ikiqat membranla əhatə olunur (daxili membran – yosununku, xarici isə – göbələyinki). Bu vəziyyətdə yosun hüceyrəsi fotosintez prosesini aparmağa qabdir. Bu cür simbiozlar, amöb və ya qamçılılarla göy-yaşıl yosunlar arasında da rast gəlinir.

9) Xloroplastların, özgə sitoplazmada (bir hüceyrədən başqasına keçdikdə) öz funksyalarını saxlamaq qabiliyyəti. Məsələn, müxtəlif ilbizlərin (Tridachia, Elysia) həzm sistemində fotosintetik fəallığa malik xloroplastlar qida ilə ora düşdükdən sonra da öz fəallığını itirmir.

Beləliklə də, qeyd etmək lazımdır ki, ikinci heterotrofiyanın inkişafı ilə əlaqədar olaraq, biotəkamüldə əsas metabolizmin filogenezi də bitmiş hesab olunur.

X FƏSİL

BİTKİLƏRDƏ METABOLİZMİN AVTOTƏNZİMİ

Biologiya elminə fizika, kimya və riyaziyyatın tədqiqat üsullarının geniş tətbiqi canlı sistemdə gedən bir sıra ən mühüm hadisələri molekulyar səviyyədə öyrənməyə imkan vermişdir.

Müasir biologiyanın əldə etdiyi nailiyyətlərdən biri də hüceyrənin tənzimləyici mexanizmləri haqda faktik materialların toplanması və tənzimləyici mexanizmlər vasitəsilə hüceyrənin fəaliyyətini idarə etmək imkanı hesab olunur.

Ali və ibtidai orqanizmlərin hüceyrələrinin xarici amillərə qarşı adekvat və sürətli cavab reaksiyası, uyğunlaşması, hüceyrələrdə enerji istifadəsinin yüksək faydalı iş əmsalı, müxtəlif maddələrin sərf olunmasında qənaətcillik, diferensiasiyanın çox ciddi və qanunauyğun ardıcıllığı, zaman və məkan daxilində morfogenez prosesi, zülal-fermentlərin istiqamətli sintezi, çoxlu miqdarda proseslər arasında ciddi şəkildə saxlanılan əlaqə və s. canlı sistemlərdə çox mükəmməl tənzimləyici mexanizmlərin olmasını sübut edir.

Normal fizioloji vəziyyətdə hüceyrədə bir sıra tənzimləyici endoamillər və sistemlər vardır. Bunlara – fitohormonları və digər fizioloji fəal maddələri, enerji hasil edən sistemləri, zülal-ferment sintezini və fermentlərin fəallığını idarə edən sistemləri və s. aid etmək olar.

Tənzimləyici mexanizmlərin fəaliyyətində qənaətcillik prinsipi mühüm yer tutur. Bu prinsipə görə hüceyrə və ya orqanizm istənilən anda yalnız lazım olan fermentləri, həm də müəyyən miqdarda sintez edə bilir. Bu xüsusiyyət, hüceyrəyə malik olduğu maddi və energetik ehtiyatlarından daha səmərəli istifadə etmək imkanı verir.

Qənaətcillik prinsipi təkamül prosesində mühüm rol oynamışdır. Bir çox orqanizmlər arasında simbioz əlaqə nəticəsində heterotrof qidalanmada da dəyişiklik baş vermiş, orqanizmlərin bir çoxu bəzi üzvi birləşmələri, o cümlədən, zülal-fermentləri sintez etməkdən tamamilə məhrum olmuşdur. Buna nümunə kimi, insan orqanizmində bütün aminturşularının təxminən yarısının sintezinin itməsini göstərmək olar. Bu aminturşuları orqanizmə qida maddəsi ilə daxil olur. Beləliklə, orqanizm 60 müxtəlif fermentin sintezinə lazım olan enerji və maddəni qənaət etmiş olur.

Canlı sistemlərdə tənzimlənmə aşağıdakı əsas səviyyələr üzrə öyrənilir:

1. subhüceyrə səviyyəsi (biokimya və biofizika əsasında); 2. hüceyrə səviyyəsi (sitologiya və hüceyrə fiziologiyası əsasında); 3) toxuma səviyyəsi (embriologiya, histologiya və histofiziologiya əsasında); 4) sistem və orqanlar səviyyəsi (normal və patoloji bitki və heyvan fiziologiyası əsasında); 5) orqanizm səviyyəsi (fiziologiya və ekoloji fiziologiya əsasında); 7) biosenoz səviyyəsi (ekoloji botanika və zoologiya əsasında).

Lakin bu səviyyələrdən hamısı üçün kifayət qədər nəzəri və təcrübi faktlar olmadığından, onların hər biri barəsində geniş ümumiləşmələr aparmaq hələlik mümkün deyildir.

Hüceyrənin quruluşu və funksiyası onda gedən maddələr mübadiləsindən asılı olduğundan (məsələn, yaşıllaşan hüceyrələrdə xlorofilin, odunlaşan hüceyrələrdə isə liqninin sintezi) mübadilə proseslərinin tənzimlənməsi hüceyrənin inkişafını müəyyənləşdirən amil hesab olunur.

Məlumdur ki, hüceyrənin həyat fəaliyyəti xarici mühitlə və onun fiziki şəraiti ilə sıx əlaqədardır. Şəraitin dəyişilməsinin müəyyən həddləri vardır ki, bu hədlər daxilində həyati proseslər gedə bilir. Bu hədlər (aşağı və yuxarı) xarici mühit amillərinin dəyişilməsi zamanı, tənzimləyici mexanizmlərin bioloji prosesləri bir-birilə əlaqələndirmək qabiliyyəti ilə müəyyən edilir.

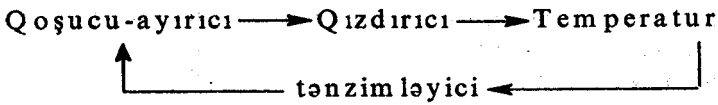
Təkamül prosesində hüceyrə mürəkkəbləşdikcə o, xarici amillərə qarşı daha çox tələbkar olur və onun daxilində fiziki-kimyəvi proseslərin əlaqəsi, pH-ın, temperaturun, mühitin duz tərkibinin və s. azacıq dəyişilməsindən pozula bilir. Bütün bunlar canlı sistemlərdə mükəmməl tənzimləyici mexanizmlərin meydana gəlməsinə səbəb olmuşdur.

CANLI SİSTEMLƏRDƏ ETİBARLILIQ AMİLLƏRİ

Canlı hüceyrələrdə tənzimlənmənin mexanizmini aydınlaşdırmaq üçün kibernetikanın bir sıra prinsip və metodlarının biologiyaya tətbiqinin böyük əhəmiyyəti vardır.

Kibernetika – müxtəlif mexanizmlərdə əlaqələrin, idarəolunmanın və nəzarətedilmənin qanunları haqqında elmdir. Bioloji sistemlərdə avtotənzimləyici mexanizmləri öyrənmək üçün kibernetikanın «öz-özünü tənzimləyən» sistemləri öyrənən sahəsi daha çox tətbiq oluna bilər. Bu cür sistemlərdə avtotənzimləmə əks rabitə vasitəsilə

həyata keçirilir, başqa sözlə, əgər sistem öz optimal rejimindən kənarlanırsa, onda sistemdə ya yeni siqnallar əmələ gəlir və yaxud da olan siqnallar ya güclənir, ya da zəifləyir ki, bu da sistemi əvvəlki vəziyyətinə qaytarmağa imkan verir.



Canlı orqanizmlərin xarici mühitin az və ya çox dərəcədə dəyişilməsinə qarşı uyğunlaşma qabiliyyəti, onlarda avtotənzimləyici sistemlərin etibarlılıq dərəcəsi ilə müəyyən olunur və bu məsələyə etibarlılıq nəzəriyyəsi nöqteyi-nəzərindən baxmaq olar.

Kibernetikada sistemin etibarlılığı dedikdə, elektron sxemlərinin hər hansı elementinin sıradan çıxması ehtimalı başa düşülür. Bu ehtimallılıq, sxemdəki elementlərin miqdarı çoxaldıqca təbiidir ki, artacaqdır. Etibarlılıq nəzəriyyəsinin bu müddəası bioloji sistemlərə də tamamilə müvafiqdir.

Ali orqanizmlərin hüceyrələri, ibtidai orqanizmlərin hüceyrələrinə nisbətən mühitin dəyişilməsinə qarşı daha davamsızdır. Bununla belə, ali orqanizmlər bütövlükdə götürüldükdə ibtidailərə nisbətən davamlıdır. Bu onunla əlaqədardır ki, elementlərin sayı artmaqla yanaşı, həm də orqanizmdəki avtotənzimləyici mexanizmlərin də təkmilləşməsi baş verir.

Etibarlılıq nəzəriyyəsinin ikinci prinsipi prosesin sürəti ilə onun etibarlılığı arasında əlaqəni müəyyənləşdirmişdir. Ümumi şəkildə göstərilir ki, proseslərin sürəti artdıqca, sistemin etibarlılığı azalır. Bu qanunauyğunluq bioloji proseslərdə də özünü doğruldur. Bir sıra hallarda, bioloji sistemlərdə reaksiyaların sürətini kəskin artıran amillər, ciddi dəyişikliklər yaradır və stasionar halın dönməyən şəkildə pozulmasına və bəzən orqanizmin məhv olmasına səbəb olur.

Hüceyrənin etibarlılıq dərəcəsi, əsasən onun quruluşunu təşkil edən maddələrin möhkəmliyi və sabitlyi ilə müəyyən edilir. Normal halda canlı hüceyrələrdə bioloji quruluşların etibarlığı çox yüksəkdir.

Quruluş elementləri üçün daha çox təhlukəli, tənəffus tsikli ilə əlaqədar olmayan – sərbəst radikallar vasitəsilə gedən oksidləşmə reaksiyaları hesab olunur.

Müəyyən edilmişdir ki, nuklein turşuları və zülallar nisbətən yüksək stabilliyə malikdir və onlarda spontan oksidləşmə reaksiyaları getmir. Lipid maddələri isə əksinə, nisbətən asan oksidləşdiklərin-

dən onlarda zəncirvari oksidləşmə reaksiyaları baş verir. Oksigen və digər fəal maddələrin iştirakı ilə lipidlərdə hidroperoksidlər, ilk növbədə, peroksid radikalları əmələ gəlir. Onların yaranması prosesi işığın, ionlaşdırıcı radiasiyanın və hidrogen peroksidin təsiri altında sürətlənə bilir. Bununla əlaqədar olaraq hüceyrənin lipid quruluşu ingibitorlar – antioksidləşdiricilər vasitəsilə mühafizə olunur, əks halda o, tezliklə dağıla bilər. Antioksidləşdiricilərin miqdarı kifayət qədər olduqda oksidləşmə reaksiyalarının sürəti stasionar halda gedir. Reaksiyaların sürətini stasionar səviyyədə saxlamaq üçün hüceyrənin avtotənzimləyici mexanizmləri antioksidləşdiricilərin bərpasını ya xarici mühitdən almaq, ya da daxildə sintez etmək hesabına fasiləsiz surətdə təmin etməlidir. Beləliklə də, antioksidləşdiricilərin sərf olunma miqdarı ilə onların sistemə daxil olunma miqdarı arasında stasionar tarazlıq yaranır. Antioksidləşdirici maddələrə: tokoferolları, sisteini, qlutationu, pirokatexini, sulfhidril qruplu birləşmələri və s. aid etmək olar. Bu birləşmələrin iştirakı ilə sərbəst radikal reaksiyaları aşağıdakı ümumi sxem üzrə gedir.

$$R^{\cdot} + O_2 \rightarrow RO^{\cdot}_2$$
$$RO^{\cdot}_2 + RH \rightarrow ROOH + R^{\cdot}$$
$$R^{\cdot} + AH \rightarrow RH + A$$
$$RO^{\cdot}_2 + AH \rightarrow ROOH + A$$

burada: $R^{\cdot}$ – üzvi birləşmənin radikalı; $RO^{\cdot}_2$ – peroksid radikalı, ROOH – hidroperoksid, AH-antioksidləşdirici.

Beləliklə, sərbəst radikal – antioksidləşdirici sistemi, fermentativ sistemlərlə yanaşı hüceyrədə əks rabitəli tənzimləyici mexanizmlərdən biri hesab edilir.

Hüceyrənin normal fəaliyyəti üçün, hüceyrədən xarici mühitə doğru yönələn müsbət entropiya axını (Si) ilə xarici mühitdən hüceyrəyə doğru yönələn mənfi entropiya axını (S_e) arasında bərabərliyin olmasının həlledici əhəmiyyəti vardır. Bu cür bərabərliyin yaranmasını hüceyrədəki avtotənzimləyici mexanizmlər həyata keçirir.

Stasionar halın ən əlverişli səviyyədə saxlanılması üçün lazım olan şərait, hüceyrələrin həndəsi ölçülərindən də asılıdır. Belə ki, maddələrin diffuziya yolu ilə daşınması sürəti, hüceyrənin səthinin onun həcminə olan nisbətindən asılıdır. Həcmin artması ilə əlaqədar olaraq nisbi səth, başqa sözlə, vahid həcmə görə daşınan maddələrin miqdarı azalır.

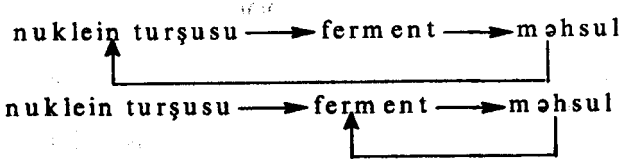
Etibarlılıqda komplekslərin əmələ gəlməsi də mühüm yer tutur. Quruluş kompleksləri əmələ gələrkən zəif rabitələr kompleksə daxil olan komponentlərin kimyəvi reaktivliyini dəyişə bilir. Kimyada çoxdan məlumdur ki, komplekslərdə hidrogen rabitəsinin əmələ gəlməsi, həmin kompleksin reaktivliyini həm azalda, həm də artıra bilər. Bu cür zəif rabitələr qırıldıqda kompleksin reaksiyaya girmək qabiliyyəti kəskin artır ki, bu da bir sıra amillərin (temperatur, ionlaşdırıcı şualar, duzlar və s.) təsiri zamanı böyük rol oynayır.

BİOLOJİ TƏNZİMLƏNMƏNİN ÜMUMİ QANUNAUYĞUNLUQLARI

Hüceyrədə maddələr mübadiləsində hər hansı məhsulun əmələ gəlməsi və qatılığı aşağıdakı ardıcıllıqla həyata keçirilir.

nuklein turşusu → ferment → məhsul

Beləliklə, nuklein turşusu müəyyən qaydada fermentlərin sintezini, onlar isə öz növbəsində məhsulun əmələ gəlməsini və çevrilməsini kataliz edir. Belə ardıcıllıqla gedən prosesdə daxili və ya xarici (məsələn, maddələr mübadiləsindəki məhsul və ya qida maddələri) tənzimləyicilər iştirak edir.



Tənzimlənmə hüceyrədaxili və hüceyrəxarici (hüceyrələrarası) olmaqla iki tipə bölünür. Hüceyrəxarici tipə sinir və hormonal (humoral) tənzimlənmə aid edilir. Bu tip tənzimlənmə hüceyrə və toxumaları bir-birilə əlaqələndirməklə yanaşı həm də hüceyrədaxili tənzimlənməni də işə salır. Məlumdur ki, bitkilərdə sinir tənzimlənməsi yoxdur, onlarda tənzimlənmənin digər formaları fəaliyyət göstərir.

TƏNZİMLƏNMƏNİN MEXANİZMLƏRİ

Mübadilə reaksiyalarının sürətinin dəyişilməsi, tənzimləyici mexanizmlər vasitəsilə mübadilənin bir yoldan digərinə keçməsi nəticəsində baş verir.

Tənzimləyici amillər müxtəlifdir (mübadilə məhsulu, temperatur, işıq, hormonlar və s). Nə fermentlərin hamısı, nə də maddələr mübadiləsinin bütün mərhələləri tənzimləyici mexanizmlərin təsirinə məruz qalır. Tənzimlənmə ən vacib reaksiyaların katalizini həyata keçirən fermentlərdə və mübadilə proseslərinin şaxələndiyi nöqtələrdə daha qabarıq şəkildə nəzərə çarpır. Ən vacib fermentlər, maddələr mübadiləsinin ən yavaş gedən reaksiyalarını aparanlar hesab olunur.

Maddələr mübadiləsinin şaxələndiyi yollarda fermentlərin çoxu eyni substrat uğrunda bir-birilə rəqabət aparır. Bu yollardan birinin zəifləməsi digərinin sürətlənməsinə səbəb olur.

Hüceyrədaxili tənzimlənmə mexanizmlərini təsnifat baxımından aşağıdakı əsas qruplara ayırmaq olar:

1) metabolitlə tənzimlənmə (ferment molekullarının miqdarı və fəallığına toxunmadan metabolitin qatılığının dəyişilməsi ilə),

2) fermentlə tənzimlənmə,

3) genlə tənzimlənmə (fermentlərin sintezinin başlanması və dayanması ilə).

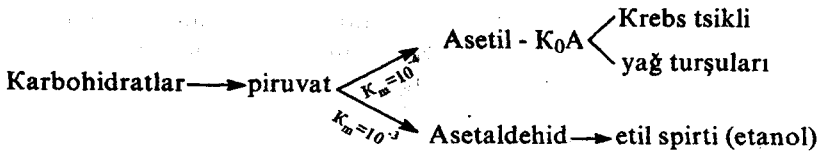
Fermentlə tənzimlənmə yalnız bir fermentə toxunur və çox sürətlə baş verir (saniyədən az müddətdə). Bu, maddələr mübadiləsi yollarının «incə köklənməsinə» imkan verir.

Genlə tənzimlənmə isə adətən bir neçə fermentə eyni zamanda toxunur və nisbətən çox vaxt tələb edir. Məhz buna görə də o, maddələr mübadiləsinin «kobud köklənməsini» həyata keçirir və inkişafda mühüm rol oynayır.

Tənzimləyici mexanizmlər yalnız açıq sistemlərdə fəaliyyət göstərir. Əgər hüceyrə və ya onun hər hansı hissəsi qapalı, ya da təcrid olunmuş sistem olsaydı, onda həmin sahədə tezliklə termodinamik tarazlıq halı baş verərdi ki, bu da maddələr mübadiləsinin dayandığını bildirərdi.

Metabolitlə tənzimlənmə

Bu, maddələr mübadiləsi yollarının şaxələndiyi hallarda bu və ya digər yolun seçilməsi, bir-birilə rəqabət aparan fermentlər üçün ümumi olan substratın miqdarı ilə müəyyən olunur. Belə ki, piroüzüm turşusu (piruvat) maya göbələkləri hüceyrələrində ya dekarboksilləşməyə, ya da oksidləşdirici dekarboksilləşməyə məruz qala bilər.



Beləliklə, substratın miqdarı az olduqda ($K_m=10^{-4}$) onun oksidləşdirici dekarboksilləşməsi, çox olduqda isə ($K_m=10^{-3}$), ancaq dekarboksilləşməsi baş verir.

Metabolitlə tənzimlənmə əks rabitə prinsipi üzrə də həyata keçirilə bilər. Bu halda bir-birilə əlaqədə olan reaksiyalar sistemində sonda yerləşən komponent reaksiyanın əvvəlindəki komponentlərə təsir edir. Əks rabitə prinsipi üzrə metabolitlə tənzimlənməyə ən yaxşı misal, tənəffüsün intensivliyinin ADP-in miqdarından asılılığı – tənəffüs nəzarəti ola bilər.

Metabolitlərin müəyyən sahələrdə (kompartmentlərdə) toplanması, «metabolik pul» adlanır. Eyni metabolit bir neçə kompartmentdə rast gəlinə bilər. Məhz buna görə də həm metabolitlə, həm də digər tip tənzimlənmədə kompartmentləşmənin çox böyük əhəmiyyəti vardır.

Fermentlə tənzimlənmə

Bu tipli tənzimlənmədə fermentin fəallığı dəyişilir. Fermentlə tənzimlənmə bir neçə cür ola bilər: 1) qeyri-fəal zimogenlərin (fermentlərin sələfləri) fəal fermentlərə dönən və ya dönməyən şəkildə çevrilməsi;

2) Fermentin katalitik mərkəzinə təsir etməklə (izosterik və allosterik effektlər) fermentin fəallığının dəyişilməsi;

3) Ferment molekulunun parçalanması prosesinə təsir etməklə.

«Zimogen» termini sözün geniş mənasında işlədilir və o, həm «hazır olmayan» ferment molekulunu, həm də «hazır», lakin birləşmiş halda qeyri-fəal olan fermenti göstərir.

Heyvanlarda mədəaltı vəzidə əmələ gələn zimogen – tripsinogen nazik bağırsaqlarda enterokinaza fermentinin təsiri altında zülalları parçalaya bilən fəal fermentə – tripsinə çevrilir.

Bu çevrilmənin əsasını tripsinogendəki son polipeptid zəncirindən NH_2—heksapeptidin qoparılması və eyni zamanda zülal molekulunun konformasion dəyişilməsi təşkil edir.

Taxılların dənlərində β—amilaza endospermin ehtiyat (ölü) hüceyrələrində zülallarla disulfid rabitəsi ilə birləşmə sayəsində qeyri-fəal haldadır. Cücərmənin başlanğıcında aleyron təbəqəsinin canlı hüceyrələrindən reduksiyaedici maddə endospermə daxil olur və disulfid rabitəsini qırır ($S — S \xrightarrow{+2H+} — SH + HS —$). Bu yolla fəallaşmış β-amilaza nişastanın hidrolizində iştirak edir.

Maddələr mübadiləsinin tənzimlənməsində fermentativ fəallığın dəyişilməsi daha çox əhəmiyyət kəsb edir. Bu, fermentin kiçik molekullarla – effektorlarla qarşılıqlı təsiri nəticəsində əldə olunur.

Effektorlar fermentlərin fəallığını ya artırır (müsbət əks rabitə) və ya azaldır (mənfi əks rabitə). Effektor ferment molekuluna ya katalitik mərkəzə birləşməklə fermentin quruluşunu azca dəyişdirir (izosterik effekt) və yaxud da bütünlüklə ferment molekulunun üçüncü quruluşunu dəyişdirməklə təsir edə bilir (allosterik effekt).

İzosterik effekt o vaxt nəzərə çarpır ki, tənzim olunan ferment effektoru molekulunun və onun substratının quruluşu bir-birinə yaxındır və bu halda effektor katalitik mərkəzlə birləşə bilir. Beləliklə, substrat və effektor ferment molekulu uğrunda rəqabət aparır ki, bu tip ləngimə rəqabətli ləngimə adlanır. Rəqabət aparan ingibitorun miqdarı çox olduqda o, fermentlə birləşmiş substratı sıxışdırıb çıxarır və substratın çoxluğu hesabına baş verən ləngiməni aradan qaldırır. Bu halda ferment molekulunun konformasiyası substratın fermentlə birləşməsi zamanı yaranan konformasiyadan çox olmur. Rəqabətli ləngiməyə ən yaxşı misal suksinatdehidrogenazanın (substrat: $HOOH—CH_2—CH_2—COOH$), malon turşusu ($HOOC—CH_2—COOH$) vasitəsilə ləngiməsidir.

Allosterik fermentlər identik (oxşar) polipeptid subvahidlərdən ibarət olub xüsusi nəzarət mərkəzlərinə (allosterik mərkəzlərə) malikdir. Bu mərkəzlərə substratla quruluş baxımından oxşarlığı olmayan effektorlar birləşir. Bu zaman fermentin katalitik mərkəzinin quruluşu da dəyişilir.

Allosterik fermentlər iki cür konformasion vəziyyətdə ola bilər. Belə vəziyyətlərdə fermentlərin katalitik mərkəzlərinin quruluşu eyni olmadığından onların substrata qarşı hərisliyi də az və ya çox olur ki, bu da fermentativ fəallığın müxtəlifliyini müəyyən edir.

Allosterik fermentlərdə iki cür aktiv mərkəzin (tənzimləyici və katalitik) olmasını zülalları denaturatlaşdıran agentlərin (sidik çövhəri, pH və ya temperatur) təsiri zamanı aşkar etmək mümkündür.

Genlə (operonla) tənzimlənmə

Genlərin fizioloji funksiyası məlumatları mRNT və fermentlər vasitəsilə hüceyrəyə ötürməkdir.

DNT → m RNT → ferment → məhsul

Hüceyrədə mövcud olan məlumatların hamısının eyni zamanda ötürülməsi heç vaxt baş vermir, başqa sözlə, sintez olunmağa potensial imkanı olan fermentlərin hamısı eyni vaxtda əmələ gəlmir.

Beləliklə, hüceyrədə eyni zamanda həm fəal (RNT-ni yaradan), həm də qeyri-fəal genlər mövcuddur. Genlə tənzimlənməni sübut edən təcrübi dəlillərdən ən yaxşısı sintezi tənzim olunan zülalların (fermentlərin) meydana çıxması və ya itməsidir (fermentlərin sintezinin induksiyası və repressiyası).

Hüceyrədə zülalların sintezi iyerarxik prinsip üzrə həyata keçirilir: kodon → sistron → operon → replikon → seqreqon → genotip.

Müəyyən aminturşusuna uyğun gələn nukleotid üçlüyünə kodon deyilir. Kodona quruluşca bir tərəfdən mRNT-nin müvafiq sahəsi, digər tərəfdən isə antikodon – nəqliyyat RNT-nin (nRNT) molekulu uyğun gəlir (şəkil 1).

Zülal zəncirindəki aminturşuların ardıcıllığına müvafiq olan xətti nizamlı kodonlar qrupu sistron adlanır. Sistrona quruluşca – sitoplazmada müəyyən tərkibli zülal zəncirinin sintezi üçün lazım olan mRNT-i molekulunun bir hissəsi və nüvə aparatındakı DNT molekulunun mRNT-nin əmələ gəlməsində matrisa rolunu oynayan sahəsi uyğun gəlir.

Sistronlar funksional vahiddə birləşərək operonu əmələ gətirir. Beləliklə, operon sistronların məcmuu olmaqla yanaşı bütöv (tam) mRNT-si molekuluna müvafiqdir.

Replikon – bir DNT molekuluna məxsus operonlar ardıcıllığıdır ki, bunun da sayəsində DNT ikiləşmə (replikasiya və ya reduplikasiya) qabiliyyətinə malik olur.

Replikonlar sistemi – seqreqon adlanır. Quruluşca seqreqon tam xromosoma müvafiq gəlir. Odur ki, hüceyrədə seqreqonların sayı xromosomların sayına bərabərdir.

Genotip – yüksək səviyyəli quruluş olub bütün seqreqonları və sitoplazmatik replikonları özündə birləşdirir.

Yuxarıda qeyd edilən hər bir quruluş vahidi müəyyən funksiya daşıyır: kodon aminturşuları kompleksi və nRNT-nin əmələ gəlməsində, sistron, zülal zəncirinin, operon mRNT-nin, replikon DNT-nin replikasiyasında, seqreqon – DNT tellərinin (saplarının) xromo-

somda toplanmasında, genotip-hüceyrənin bölünməsində mühüm rol oynayır.

Genlə tənzimlənmənin əsasını F. Jakoba və J. Mono (1964) tərəfindən işlənib hazırlanan sxem təşkil edir (şəkil 63). Bu sxem bağırsaq çöpləri adlanan bakteriyalarla (Escherichia coli) aparılan tədqiqatlara aid olmasına baxmayaraq, onun ali orqanizmlər üçün də mühüm universal əhəmiyyəti vardır. Bu sxemin mahiyyətinə görə zülalın sintezinin başlanması üçün müvafiq sistron fəallaşmalıdır. Lakin ayrı-ayrı sistronlar yox, adətən, operon bütövlükdə fəallaşır. Fəallaşma prosesində operonun: operator, promotor və bir sıra quruluş sistronları işə düşür.

Operonun transkripsiyası (üzünün köçürülməsi) birinci gendən (sistrondan) başlanmır. Bu sistrondan əvvəl promotor (promotor gen) gəlir ki, buna da RNT-polimeraza birləşir və o, transkripsiyanın başlanmasını təmin edir.

Promotordan sonra gələn operator (operator gen) isə operonda tənzimləyici amillərin təsir etdiyi yer hesab olunur.

Jakoba-Mono sxeminə görə DNT-də, operondan kənarda yerləşən, lakin ona tabe olan tənzimləyici gen də vardır. Bu genin əsas funksiyası repressor (bəzən buna aporepressor da deyilir) sintez etməkdir. Repressor-allosterik zülallardan olub, «özünün» operatoru ilə spesifik birləşməklə operonun transkripsiyasını ləngidir.

İndiyədək alınmış (bakteriyalardan) repressorlar, turş zülallardan ibarət olub, molekul çəkiləri 30000-dən 150000-dəkdir. Hüceyrədə eyni zamanda təxminən 5-10 molekul repressor olur. Repressorlar, denaturatlaşmış birzəncirli DNT ilə yox, DNT-nin yalnız ikizəncirli spiralı ilə birləşir.

Repressorun müvafiq operatoru – «tanıma mexanizmi» hələlik aydınlaşdırılmamışdır. Tənzimləyici mexanizmlərin fəaliyyəti üçün DNT-dən alınan məlumatların, başqa sözlə mRNT-nin və fermentlərin qalma müddətinin (yaşama dövrünün) az olması vacibdir. Əks halda, əvvəllər fəal formada olan genlərin repressiyası tezliklə olmazdı və bir dəfədə baş verən induksiya uzun müddət davam edərdi.

Ali orqanizmlərdə az və çox qalan mRNT-si vardır ki, bunun da sayəsində maddələr mübadiləsi eyni vəziyyətdə uzun müddət qala bilir (məsələn, pambıqda 16 saatdan çox, yaşıl yosun Acetabulariada bir neçə həftə).

İbtidai orqanizmlərdə olduğu kimi, ali bitkilərdə də tənzimləyici genlər vardır.

Bakteriyalarda RNT-polimerazaya gen spesifikliyi verən zülal təbiətli siqma və ro-amillər tapılmışdır. Siqma və ro-amillərdən məhrum olan təcrid edilmiş RNT – polimeraza in vitro-da istənilən operonda istənilən geni transkripsiya edə bilər. Lakin siqma amillə birləşmiş halda RNT-polimeraza istənilən promotorla artıq birləşə bilmir. Beləliklə, siqma-amil induksiyadan sonra hansı gen və ya operonun RNT əmələ gətirməsini müəyyən edir. RNT-polimeraza ilə birləşən ro-amil isə terminal (sonuncu) kodonda transkripsiya prosesinin başa çatmasını təmin edir.

Genlə tənzimlənmənin növbəti mərhələsi translyasiya səviyyəsində həyata keçirilir. Elə tənzimlənmə vardır ki, o, transkripsiyaya deyil, translyasiyaya təsir edir. Zülalların sintezinin pozulması ilə əlaqədar olan bütün tənzimlənmə mexanizmləri translyasiya səviyyəsində meydana çıxır. Məhz buna görə də ali bitki hüceyrələrinin vakuolunda olan invertazanın sintezi zamanı fruktoza transkripsiyanı, qlükoza isə translyasiyanı repressiya edir.

Translyasiya səviyyəsində tənzimlənməyə dair məlumatlar azdır. Əldə olunan dəlillər göstərir ki, translyasiyaya nəzarət üç tipdə ola bilər: 1) mRNT-si səviyyəsində (məsələn, mRNT-nin qalma müddəti və ya informosomdan çıxma sürəti), 2) nRNT-si-səviyyəsində və 3) ribosomda zülalın sintezi səviyyəsində.

Genlə tənzimlənmədən başqa, hüceyrədə xromosom səviyyəsində də tənzimlənmə mümkündür. Bu cür tənzimlənmə xromosom histonları (zülallar) ilə həyata keçirilir.

Məlumdur ki, prokariotlarda histonlar yoxdur. Beləliklə də, eukariot hüceyrələrdə eyni zamanda genlərin funksional baxımdan üç tipi vardır: fəal, tənzimolunan və qeyri-fəal.

Diferensiasiya etmiş (ixtisaslaşmış) yetkin hüceyrədə DNT-nin 80-95%-i histonların birləşməsi nəticəsində qeyri-fəal formadadır. Histonlar öz təsirini metilləşmək, asetilləşmək və ya fosforlaşmaqla itirir. Güman olunur ki, təbii şəraitdə genlərin fəallaşması görünür bu qaydada həyata keçirilir.

BİTKİLƏRDƏ AVTOTƏNZİMLƏNMƏNİN ENDOGEN VƏ EKZOGEN AMİLLƏRİ

Genetik proqrama uyğun olaraq bitkilərdə kök sistemi və yarpaq örtüyü əmələ gəlir. Kök sistemi bitkini mineral qidalanma, su və s. ilə təmin etməklə onun böyümə və inkişafını, fotosintetik qabiliyyətini müəyyən edir. Yarpaqlar isə, öz növbəsində, kök sisteminin

böyüməsi üçün maddi ehtyatlar (assimilyatlar) hazırlayır. Beləliklə, bitkinin kök sistemi ilə onun yarpaqları arasında əks rabitə prinsipi əsasında mükəmməl tənzimlənmə mövcuddur (tablo 4).

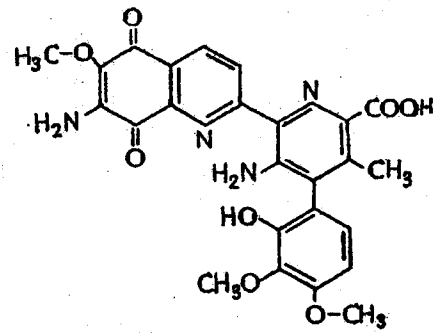
Yarpaqların özündə də tənzimlənmənin olması aşkar edilmişdir. Məlumdur ki, yarpaqlarda fotosintezin intensivlyi işıq selinin artaması ilə əlaqədar olaraq müəyyən maksimumadək yüksəlir və bundan sonra fotosintezin sürəti zəifləyir. Lakin bitkilər udulan işığın intensivliyini müəyyən həddə qədər saxlamağa və tənzim etməyə qabildir. Yarpağın səthinə yaxın sahədə palisad parenxim hüceyrələr (sütun parenximi) sıx şəkildə yerləşir ki, onlarda da çoxlu miqdarda xloroplastlar vardır. Müəyyən edilmişdir ki, ən yüksək fotosintetik fəallıq palisad parenximdə deyil, ondan altda seyrək yerləşən təbəqədə – süngər parenximində nəzərə çarpır, palisad parenxim isə diferensial işıq süzgəci funksyasını yerinə yetirir. Zəif işıqlanma zamanı xloroplastlar bu hüceyrələrin şaquli divarı boyunca düzülür ki, bu da işığın şəffaf sitoplazmadan asanlıqla keçməsinə imkan verir. Güclü işıqlanmada isə xloroplastlar hüceyrələrin aşağı tərəflərinə doğru yerlərini dəyişir və nəticədə hüceyrənin işığı udma qabiliyyəti xeyli artır. Beləliklə də, fotosintezin optimal işıq rejimi saxlanılır və bütövlükdə prosesin faydalı iş əmsalı yüksəlir.

Orqanizm (bütöv bitki), orqanlar (kök, gövdə, yarpaq, çiçək) və toxumalar (törədici, ehtiyat, mexaniki, ötürücü və s.) səviyyəsində fizioloji funksiyaların tənzim olunmasında bir sıra endo-və ekzoamillər mühüm rol oynayır.

Endoamillərə ilk növbədə fitohormonları, fitoxromları və digər bioloji aktiv birləşmələri, ekzoamillərə isə işığı, temperaturu, mühitin qaz tərkibini, kimyəvi maddələri və s. aid etmək olar. Bu amillərdən: fitohormonların, fitoxromların, işığın, temperaturun, suyun, mineral maddələrin və s. bitkilərdə metabolik proseslərdə rolu haqqında kitabın digər fəsillərində kifayət qədər məlumatların olmasını nəzərə alaraq bu fəsildə yalnız bioloji aktiv birləşmələr barəsində qısa və ümumi məlumatlar verilir. Bütün bioloji aktiv maddələr təsir xarakterinə görə dörd qrupa bölünür.

Birinci qrupa – hormonal və qeyri-hormonal təsirə malik olan birləşmələr daxil edilir. Bu birləşmələr hüceyrəyə düşdükdə DNT molekulunun əmələ gəlməsinə və funksiyasına təsir edir. DNT-nin sintezi ilə əlaqədar olan bioloji aktiv maddələrə, tsikloheksimid və tərkibində β – (2-oksietil) – qlutarimid qrupu olan, tsiklik və ya atsiklik ketonlarla birləşmiş maddələri göstərmək olar.

Bruneomitsin, streptoniqrin, daunomitsin, sinerubin, xromomitsin A_3, purin və pirimidin əsaslarının müxtəlif analoqları (2-aminopurin, 2,6-diaminopurin və s), malelin turşusunun hidrazidi və s. birləşmələr hüceyrələrdə DNT-nin sintezini pozmaqla fizioloji-biokimyəvi proseslərin gedişinə kəskin təsir edir.



streptoniqrin

Hormonal təsirə malik olan birləşmələrin bir çoxu hüceyrənin tənzimləyici mexanizmlərinə DNT səviyyəsində qoşulmaqlarına baxmayaraq, onlar DNT-nin sintezinə deyil, onun sonrakı funksiyasına – transkripsiyaya təsir edir. Bunlardan nisbətən yaxşı öyrəniləni hibberellin turşusudur. DNT-nin replikasiyasına təsir edən fitohormonlardan auksini göstərmək olar. Auksinin təsiri ilə bitkilərdə RNT və zülalın sintezinin sürətlənməsi təcrübələrdə təsdiq olunmuşdur.

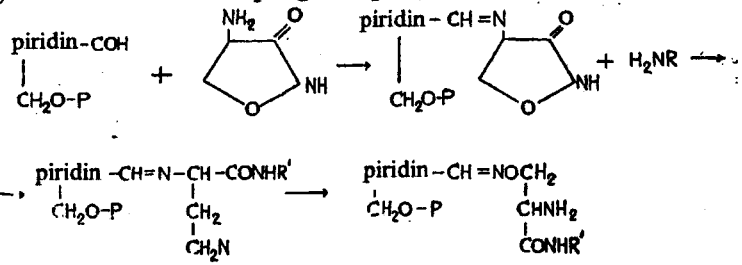
Hormon və digər bioloji aktiv maddələrin hüceyrənin tənzimləyici mexanizmlərinə təsirinin ikinci cəhəti, RNT molekullarının (nRNT, mRNT, rRNT) sintezinə və funksiyasına onların təsiridir. Bu qrup birləşmələrə daunomitsin, aktinomitsin, puromitsin və s. daxildir. Bunlardan bəziləri RNT-nin sintezini (daunomitsin), digərləri isə DNT molekulu ilə birləşməklə onun RNT-polimeraza ilə əlaqəsini pozur (məsələn, aktinomitsin). Puromitsin də nRNT-nin funksiyasını pozmaqla hüceyrənin tənzimləyici sisteminə qoşula bilir.

Bioloji aktiv birləşmələrin üçüncü böyük qrupu zülalların— fermentlərin sintezinə və onların fəallığına təsir edənlərdir. Bunlara – streptomitsin, tetrasiklinlər, xloramfenikol, fosforüzvi birləşmələr, tsikloserin, tirozin və sidik cövhərinin törəmələri, antimitsin A_1 və s. aid edilə bilər.

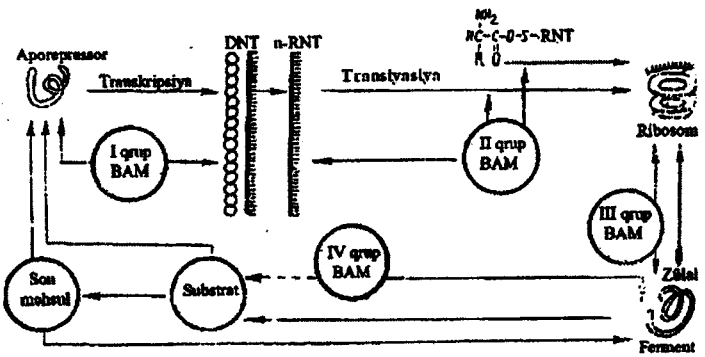
Bu birləşmələrdən tsikloserin aminturşusu kimi, piridoksal fermentlərin reaktiv mərkəzinin kation qrupları ilə birləşir. Nəticədə tsikloserin piridoksalfosfatla azometin törəməsi əmələ gətirir.

Alınmış azometin törəməsi fermentin aktiv mərkəzini asetilləşdirir və onun yenidən aminləşmə reaksiyasında iştirakını aradan qaldırır.

Hüceyrədə enerji hasil edən zülal-ferment sisteminin güclü ingibitoru olan antimitsin A_1 tənəffüs dövrəsində elektronların sitoxrom B-dən sitoxrom C_1-ə verilməsini pozur. Beləliklə, tənəffüs dövrəsinin bir hissəsi reduksiyaolunmuş, digər hissəsi isə oksidləşmiş halda olur və bütövlükdə maddələr mübadiləsinin çox mühüm sahəsində – enerji hasil edən sistemdə pozğunluq baş verir.



Bioloji aktiv maddələrin dördüncü qrupuna daxil olan, metabolitlər və antimetabolitlər hüceyrənin tənzimləyici sistemlərinə təsir edir. Bu birləşmələrdən bir çoxu ikikomponentli fermentlərin əmələ gəlməsində zəruri ilkin metabolitlər hesab olunur. Məsələn, pantoten turşusu – koenzim A-nın (KoA), tiamin və biotin müvafiq olaraq piruvatdekarboksilaza və piruvatkarboksilazanın, riboflavin – riboflavinmononukleotid-və riboflavinadenindinukleotidin, nikotin turşusu isə NAD və NADP-in əmələ gəlməsində ilk metabolitlərdən biri kimi mütləq iştirak edir.



Şəkil 82. Bioloji aktiv maddələrin (BAM) hüceyrənin tənzimləyici mexanizmlərinə qoşulmasının ümumi sxemi.

Bir sıra hallarda bioloji aktiv birləşmələrin təsiri membranın funksiyasının dəyişilməsi ilə əlaqələndirilir. Lakin bu cür təsir, birinci yox, ikinci dərəcəli effekt kimi meydana çıxa bilər. Bioloji aktiv maddələrin hüceyrə metabolizminə təsiri, ümumi hipotetik sxemlə 82-ci şəkildə göstərilmişdir. Beləliklə, hüceyrədaxili və hüceyrələrarası (toxuma, orqanlar və orqanizm səviyyəsi) tənzimlənmə bitki orqanizminin böyüməsini, inkişafını və xarici amillərin dəyişilməsinə qarşı uyğunlaşmasını (adaptasiyasını) təmin edir.

ƏDƏBİYYAT

Аккерман Ю. Биофизика. Изд-во «Мир», М., 1964.

Алехина Н.Д. и др. Физиология растений. М., Изд-во Академия, 2005.

Ашмарин И.П. Молекулярная биология. Изд-во. ЛГУ, Л., 1977. Биофизика фотосинтеза. Изд-во МГУ, М. 1975.

Боннер Дж., Варнер Дж. Биохимия растений. Изд-во «Мир», М., 1968.

Беликов П.С. Растительная клетка. М., 1980.

Веретенников А.В. Физиология растений. Воронеж, Изд-во, Воронеж, Гос. лес. Тех. Акад., 2002.

Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Изд-во «Высшая школа», М., 1975.

Галмаюнова М.С., Кочубей С. М., Островская Л. К., Рейнгард Т.А., Силаева А.М. Фотохимические системы хлоропластов. Изд-во «Наукова Думка», Киев. 1965.

Qasımov N. A. Fotosintez. I və II hissə, ADU nəşri, 1982, 1983.

Генкель П.С. Физиология растений. М., 1975.

Гордон Л.Х. Дыхание и водно-солевой обмен растительных тканей. Изд-во «Наука», М., 1976.

Гродзинский Д. М. Биофизика растений. Изд-во «Наукова Думка», Киев, 1972.

Гудвин Б. Временная организация клетки. Изд-во «Мир», 1966.

Гэлстон Л., Дэвис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М., 1983.

Диксон М., Уэбб Э. Ферменты, т. I, II, III. Изд-во «Мир», 1982.

Еремин Е. Н. Основы химической кинетики, Изд-во «Высшая школа», М., 1975.

Жолкевич В.Н. О связи водного и энергетического обмена у растений. В кн.: Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. М., 1978.

Иост Х. Физиология клетки. Изд-во «Мир», М., 1975.

Касумов Н.А. Физиолого-биофизические аспекты механизма действия солей на растительный организм. Изд-во «Элм», Баку, 1983.

Кефели В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны, М., 1974.

Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. Изд-во «Мир», М., 1978.

Кондратьева Е.Н. Фотосинтезирующие бактерии и бактериальный фотосинтез, М., 1972.

Конев С.В., Волотовский И.В. Фотобиология. Изд-во БГУ, Минск, 1974.

Кретович В.Л. Обмен азота в растениях. М., 1972.

Курсанов А.Л. Транспорт ассимилянтов в растений. М., 1976.

Кутюрин В.М. О механизме разложения воды в процессе фотосинтеза. «Наука», АН СССР, № 4, сер. биол., 1970.

Лебедев С.И. Физиология растений. Изд-во «Колос», 1982.

Ленинджер А. Биохимия, Изд-во «Мир», М., 1976.

Леопольд А. Рост и развитие растений. М., 1968.

Либберт Э. Физиология растений. Изд-во «Мир», М., 1976.

Максимов Н.А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Изб. работы по засухоустойчивости растений, т. I, М., 1952.

Мецлер Д. Биохимия. В 3-х томах, 1980.

Медведев С.С. Физиология растений. Изд-во, СпбГУ, 2004.

Медведев С.С. Электрофизиология растений. Изд-во СпбГУ, 1998.

Мокроносов А.Т. Физиология растений на рубеже XXI века. Физиолог. раст., 2000, 47, №3.

Нобел П. Физиология растительной клетки. Изд-во «Мир», М., 1973.

Осипова О.П. Структурная и молекулярная организация фотосинтеза. Б сб.: Механизмы интеграции клеточного обмена, «Наука», Л., 1967.

Пасынский А.Г. Биофизическая химия. Изд-во «Наука», М., 1968.

Полевой В.В. Физиология растения. Л., 1989.

Проблема целостности в современной биологии. Изд-во «Наука», М., 1968.

Прянишников Д.Н. Азот в жизни растений. 1953.

Рабинович Е. Фотосинтез, т. I, II, III. М., 1951, 1953, 1959.

Робертис Я., Новинский В., Саяс Ф. Биология клетки. Изд-во «Мир», М., 1973.

Рубин Б А. Курс физиологии растений. Изд-во «Высшая школа», 1976.

Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений. Изд-во МГУ, 1974.

Рубин Б.А., Гавриленко В.Ф. Биохимия и физиология фотосинтеза. Изд-во МГУ, 1977.

Сабинин Д.А. Физиологические основы питания растений, «Наука», 1955.

Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М., «Наука». 1963.

Скулачев В.П. Аккумуляция энергии в клетке. Изд-во 1969. «Наука», М., 1969.

Скулачев В.П. Законы биоэнергетики. М., «Наука», 2000.

Скулачев В.П. Трансформация энергии в биомембранах. «Наука», 1972.

Современная ботаника. I и II том, «Мир», 1990.

Стент Г. Молекулярная генетика. Изд-во «Мир», М., 1974.

Строгонов Б.П. Физиологические основы солеустойчивости растений. Изд-во АН СССР, 1962.

Тарчевский И.А. Основы фотосинтеза. «Наука», М., 1977.

Тимирязев К.А. Борьба растений с засухой. Изб. соч. т. 2, М., 1948.

Туркова Н.С. Физиология сельскохозяйственных растений. М., 1967.

Прянишников Д.Н. Азот в жизни растений и в земледелии. т 2, М., 1953.

Уэбб Л. Ингибиторы ферментов и метаболизма. Изд-во «Мир», М., 1966.

Физиология растений (методические указания). Изд-во МГУ, 1978.

Фотосинтез. под ред. Говинджи. М., «Мир», 1987.

Frank B, Salisbury Gloon W. ROSS. Plant physiology, 1978.

Robert A., Jack L., Gerald P. Biology. California, USA, 1981.

PREDMET GÖSTƏRİCİSİ

Abssiz turşusu 334, 395
Avtonom hərəkət 424
Avtotrofiya 71, 189, 199, 349, 447, 450
Aqranal 80
Adaptasiya 11,466
Adaptiv fermentlər 68
Adenin 14, 60, 393
Adenilat turşusu 287
Adenozin 253
Adenozindifosfat 61, 145, 287
Adenozin-3,5-monofosfat 393
Adenozintrifosfat 61, 242, 287, 288
Adenizinfosforilsulfat 197
Adgeziya 321, 330
Adsorbsiya 354
ADP 242, 246, 287
Aerobdehidrogenazalar 220, 223
Azot 343
Akonitaza 223, 254
Akonit turşusu 254
Akropetal 389
Aktivləşdirici (effektor) 218, 459
Aktivləşmə 64, 66, 385
Aktiv (metabolik) absorbsiya 357, 358
Aktiv udulma 360
Aktiv daşınma 363
Aktin 425
Aktinomitsin 387
Aktinomitsetlər 349
Aktomiozin 425
Alanin 18, 55, 257
Alanin effekti 181
Alkoloidlər 371
Alkoqoldehidrogenaza 221, 223, 276
Alifatik 18
Allosterik mərkəzlər 218, 459
Allosterik zülal 218, 385, 395
Allosterik effekt 218, 458, 459
Aldehiddehidrogenaza 244, 390
Aldolaza 283
ALT-transaminaza 98
Amidlər 257, 340
Amiloza 23
α-Amilaza 334, 395
β-Amilaza 459
Aminləşmə 71, 351, 465
Aminturşuları 18, 87, 215, 340
δ- Aminolevulin turşusu 98
γ – Aminoyağ turşusu 146
Amiloplastlar 35
Ammonyak 351
Amo – 1618, 393
Amorf 26
AMP-tsiklik 393
Anaerobdehidrogenazalar 220
Anorqoksidləşmə 195
Antaqonizm 341, 342
Antezinlər 415
Antiauksinlər 391
Antikoksidləşdiricilər 455
Antitranspirantlar 334
Antosianlar 235, 371
Apikal 386, 418
Apoplast 36, 328, 362
Apotomik oksidləşmə 258, 263, 265
Arabinoza 28
Arginin 18
Aromatik 18, 229
Arrenius tənliyi 65
Arsenat 304
Artefakt 32, 238
Askorbatoksidaza 213, 234, 284
Askorbin turşusu 116, 234
Asparagin 18, 88, 217, 352
Asparagin turşusu 18, 352
Assimlyatlar 185, 366

ATP 60, 143, 287
ATP-aza 288, 288
Auksinlər 312, 389
Auksotrofiya 396
Asetabulariya 385
Asetaldehid 206, 210, 439
Asetil – KoA 61, 267, 371
Asetilfosfat 306
Aseton 44, 107
Asil - KoA 253, 257, 443
Aerotropizm 417

Bakteriosid 434
Benzilaminopurun 393
Benzoy turşusu 229, 407
Benzol 24
Bioloji tənzimlənmə 456
Bioloji münasibətlər 10
Bimolekulyar reaksiyalar 62
Biotest 390
Biotin 465
Blinks effekti 131
Butanol 86

2,4-DNF 304, 306
Dediferensiallaşma 412
Dezoksiribonukleozidlər 14
Dezoksiribonuklein turşusu (DNT) 14
Dekarboksilaza 390
Demissin 371
Denaturatlaşma 377
Denitrifikasiya 351
Deplazmoliz 324
Determinasiya 379
Deyarovizasiya 401
Diaminlər 435
Diatropizmlər 417
Diafototropizm 418
Diqaloktozildiqliseridlər 25, 89
Diktiosomlor 30, 36
Digitonin 133, 291
Dimetilallilpirofosfat 103
Dinamik tarazlıq 287, 332
Dinein 425
Dioksiasetonfosfat 151, 153, 244
Dispers mühit 43
Dispers faza 43, 44
Disaxaridlər 249
Dissimilyasiya 12, 189, 197, 198
Disulfid rabitələri 44, 218
Diterpenoidlər 391
Diferensiasiya 199, 379, 385
Diffuziya 48, 51
DNT-polimeraza 377
Dodesenilsuksinat 334
Donnan paylanması (tarazlığı) 358
Dorziventrallıq 414

Enolaza 240, 246
Ekzerqonik reaksiyalar 60, 64, 142, 271
Ekzotermik reaksiyalar 60
Ekzotoksinlər 432
Ektofermentlər 68
Ekstensiv funksiyalar 57
Ekstensin 26
Ektodesmalar 424
Ektoplazma 35, 382, 425
Elektrik potensialı 359
Elektronasiya 422
Elektron təzyiqi 271
Elektron daşınması 87, 116
Elektron paramaqnit rezonansı 214
Elektronnəqliyyat dövrəsi 84, 87, 132, 182
π – Elektronlar 113, 114
Elektrokimyəvi potensial 359, 360
Elementar membran 40, 41, 377
Emerson effekti 130, 131
Enderqonik reaksiyalar 60, 70
Endogen sükunət 406

Endoderma 330, 365, 412
Endoplazma 35
Endoplazmatik şəbəkə 41
Endosperm 410
Endotermik reaksiyalar 60, 68
Endofermentlər 68
Entalpiya 59, 200, 271
Enterokinaza 458
Entropiya 57, 59, 70
Eritrozo-4-fosfat 153, 261
Etanol 269
Etilen 396, 408
Esterazalar 432
Eukariotlar 30, 451, 462
Effektor 218, 459

Faqositoz 451
FAD 236
laq-Faza 374
Fazatəzadlı mikroskopiya 12
Farnezol 103, 104
Fenilalanin 18
Fenilmerkuriasetat 334
Fenollar 229
Fermentlər 215, 216
Ferredoksin 87, 133
Ferrisianid 127
Fizioloji saatlar 402
Fizioloji turş duzlar 341
Fik qanunları 48, 49
Fikobilin 109
Fikosianin 110, 111
Fikoeritrin 110, 111
Fitoaleksinlər 434
Fitohormonlar 389
Fitoin 105
Fitol 101
Fitoflüin 105
Fitonsidlər 434
Fitoxrom 399, 400
Flavinlər 213
Flavoproteidlər 237
Florigen 416
Floema 365, 370
Flüoresensiya 114, 115
Fosfatidilinozit 91
Fosfatlar 340
Fosfatadenozinfosforilsulfat (FAFS) 352, 353
Fosfoproteidlər 20
Fosforesensiya 114, 115
Fosfor 343
Fosforibulokinaza 86
Fototənəffüs 167
Fotolitotrofiya 189, 190
Fotomorfozlar 414
Fotonastiya 422
Fotooksidləşmə 117, 135
Fotoorqanotrof bakteriyalar 189
Fotoperiodizm 403
Fotoreduksiya 116
Fotoreseptorlar 111, 419
Fotosintez 69
Fotosintezedici bakteriyalar 127, 189
Fotosintetik vahid 118
Fotosistemlər 131
Fototaksis 425
Fototropizm 418
Fotofil faza 403
Fotofosforlaşma 141
Fotokimyəvi mərkəz (sistem) 130
Fruktoza-1,6-difosfat 151
Fumar turşusu 256
Funqisid 434

Gel 44
Gen 17, 319, 442, 460
Genom 387, 388, 443
Genetik sistem 387
Genetik kod 444
Gen-inteqrator 388

Gen-tənzimlənməsi 385, 387, 460, 462
Geomorfozlar 415
Geotropizm 420, 421
Geranilgeraniolpirofosfat 103, 393

Halofitlər 163, 434, 435
Helrigel məhlulu 341
Heksokinaza 242, 287
Hemisellüloza 26, 27, 28
Hemoqlobin 225
Hem 20, 225
Herbisidlər 414
Heterogenetik induksiya 380
Heterotrof assimilyasiya 189, 349
Heterofermentativ südturşusu qıcqırması 250
Heparin 23
Hetç-Slek tsikli 157, 159
Hext sapları 325
Hialurin 23
Hibberellinlər 312, 391
Hiqromorfozlar 415
Hiqronastiya 422
Hiqrotaksis 425
Hiqrofitlər 336
Hidatod 329, 330
Hidratlaşma 42, 327
Hidroksilamin 348, 350
Hidrolaza 215, 410, 432
Hidromorfozlar 415
Hidrofil 43, 84
Hidrofitlər 336
Hidrogenaza 191
Hidrofob 43, 84
Hill reaksiyası 85, 118, 160
Hipermorfozlar 413
Hipoksantin 14
Hipomorfozlar 414
Hipoteza 8, 295, 356, 368
Histidin 18
Histonlar 31, 462
Holci kompleksi 36
Hoaqland məhlulu 341

Xelatlar 343
Xemolitotrof bakteriyalar 194
Xemolitotroflar 194
Xemonastiya 422
Xemoreduksiya 450, 451
Xemosintez 194
Xemotaksis 425
Xemotropizm 421
Xemiosmotik hipotez 295
Xitin 27
Xloramfenikol 88
Xlorogen turşusu 371
Xloroz 343, 346
Xloroplastlar 34, 78
Xlorofillər 94, 96
Xlorofillid 102
Xloroxolinxlorid (CCC) 393
Xolin 280
Xromatin 31
Xromoproteidlər 20
Xromatoforlar 191
Xromomitsin A_3 464
Xromoplastlar 34, 35
Xromosomlar 31

İzoleysin 18, 87
İzolimon turşusu 221, 254
İzomerazalar 215
İzopropanol 192
İzoprenoidlər 84, 103
İzofermentlər 216
İzoelektrik nöqtəsi 97
İnvertaza 462
İngibitorlar 210, 227
İndolin-3-sirkə aldehidi 390
İnduktiv hərəkətlər 417
İnduksiya 380, 401
İnterkalyar 376
İntensiv parametrlər 57
İnterfaza 31, 377

İnformasiya 7, 379
İon qüvvəsi 360
İonon halqası 105

Kadaverin 435
Kalvin tsikli 147
Kalium 184, 344
Kallus 380
Kalsium 345
Kambi 376, 381
Karboanhidrazalar 156, 178
Karboksilləşmə 148
Karboksikinaza 165
Karbon turşuları 277, 439
Karotin 103, 104, 105, 107
Karotinoidlər 104, 120, 176
Katabolizm 198
Katalaza 220, 232
Kataliz 64
Katalizatorlar 65
Katalitik mərkəz 459
Katexin 229
Kvazikristalik 102, 117
Kvantosomlar 34, 83, 119, 120
α-Ketoqlütar turşusu 240, 255
Kənar effekti 331
Kinetin (sitokinin) 312, 393, 394
Klimakteriya 316, 405
Klinostat 415, 421
Knop məhlulu 342
Koaqulyasiya 44
Koaservatlaşma 441
Kovalent rabitələr 14, 218
Kodon 460
Kogeziya 321
Koleoptil 389, 418
Kompartmentləşmə 13, 54, 55, 56
Komplementar əsaslar 15
Konstitutiv fermentlər 385
α-Konfiqurasiya 19
β-Konfiqurasiya 19
Konformasiya (fəza quruluşu) 85, 218
Koproporfirinogen 98
Korrelyativ tormozlaşma 405
Korrelyasiya 241
Kofaktorlar 230, 343
Kofermentlər 216, 245
Krassulyasiya 163
Krabtri effekti 264
Kristlər 32
Krioskopik sabit 52
Kriptoksantin 106
Krone məhlulu 341
Ksantofil 103, 140
Kseromorflar 428
Kserofitlər 332, 336
Ksilema 330, 364
Ksilüloza-5-fosfat 260, 261
Kumarin 396, 409, 410
Kutikula 331, 336
Kök təzyiqi 329, 330

Qamçı lifləri 37
Qalaktoza 27, 367
Qaloktolipidlər 84, 89, 90
Qaloktolipaza 92
Qametlər 425
Qlikogen 23
Qlikozidlər 15
Qlikolat 265
Qlikolatoksidaza 266, 267
Qlikol turşusu 265, 319
Qlikoliz 241, 447
Qlikolipidlər 24, 25
Qlikoproteidlər 23, 431
Qlioksilat tsikli 265
Qlioksisomlar 39
Qliseraldehid-3-fosfat-dehidrogenaza 244
Qliserin 257
Qliserfosfat 221, 257
Qlisin 18
Qlobulyar zülallar 21, 35

Qlütamatdehidrogenaza 223
Qlütamin 18, 257
Qlütamin turşusu 217, 221, 352
Qlütation 237
Qlükoza 26, 63, 242
Quanizinfosfat 255, 288
Qlükozafosfatdehidrogenaza 221, 259
Qlükon turşusu 265
Qradient 48, 53, 58
Qramisidin 304
Qranlar 80, 81, 82
Qranal xloroplastlar 80
QTP 255
Quanin 14, 15
Quanizifosfat 288
Quttasiya 329
Qılaf 26

Laktatdehidrogenaza 223, 250
Laktoza 395
Leqoqlobin 350
Leykoplastlar 35
Leysin 18
Liazalar 215
Liqazalar 215
Liqnin 231
Lizin 364
Lizosomlar 38
Likopin 105
Limon turşusu 252, 254
Limonturşusu tsikli (Krebs tsikli) 252
Lipaza 92
Lipoat turşusu 255, 277, 343
Lipoidlər (lipidlər) 24, 89
Lipoproteidlər 20
Lipoproteid kompleksi 20
Lütein 106, 107

Maddələr mübadiləsi 13
Maqnezium 94, 344
Makroerqik rabitələr 60, 61, 287
Makroelementlər 339
Malatdehidrogenaza 157, 158, 256
Malik-ferment 157
Malon turşusu 459
Maltoza 249
Mannit 367
Mannoza 27
Matriks 26, 79
Matrisa potensialı 327
Mediatorlar 213
Mezofil 82, 160, 162
Menadion 145
Membranlar 30, 39, 40
Membran zülalı 356
Membran potensialı 295
Metabolik tənzimlənmə 457, 458
Metabolik pul 55
Metabolik udulma 363
Metalproteidlər 132, 183
Metan 194, 439
Metilviologen 145
Metilləşmə 462
Metmioqlobin 88
Metionin 18, 443
Mikotrof 338
Mikrosomlar 38, 238, 280
Mikroborucuqlar 30
Mikrofibrillər 26
Mikroelementlər 339, 346
Miozin 425
Mitoxondrilər 32
Mixaelis sabiti 67, 219, 220
Mitsellər 89
Mitselyar hidratlaşma 42
Modulyatorlar 387, 388
Molibden 237, 347
Monaktin 361, 362
Monoqaloktozildiqliserid 90
Mononukleotidlər 443
Monomolekulyar reaksiyalar 62
Monosaxaridlər 371
Morfaktinlər 414

Morfogenez 411, 452
Morfozlar 413
Multiferment kompleksi 253
Mutazalar 246

NAD 121, 161, 221, 222
NADP 121, 162, 221, 222
Nastik hərəkətlər 422
Natrium 346
Neoksantin 106
Neyrosporin 105
Nerns tənliyi 271
Nikotin 371
Nistatin 362
Nitratlar 196, 340, 348, 349
Nitratreduktaza 348
Nitrit 195, 349
Nitritreduktaza 351
Nitrogenazalar 349
Nükleozidtrifosfatlar 215
Nukleozidlər 14, 15
Nukleotidlər 11, 14
Nutasion (böyümə) hərəkətlər 424

α-Oksibutirat 282
Oksidazalar 204, 216
Oksidləşmə-reduksiya potensialı 88, 138, 270
n - Oksibenzoy turşusu 396
α-Oksisulfonat 268
Oksidoreduktaza 215
Oksigenazalar 204
Oksiprolin 18, 26
Oksisomlar 32, 120, 278
Oliqomitsin 295, 305
Oliqopeptidlər 19
Oliqosaxaridlər 28
Oliqoferment komplekslər 277
Operatör gen 385, 461
Operon 385, 386, 460, 461
Orbital 112
Osmotənzimlənmə 379
Osmos48, 322
Osmotik potensial 324
Osmotik təzyiq 322, 323, 379

Palisad hüceyrələr 387, 463
Pantoten turşusu 396
Pauli prinsipi 112
Parenxim hüceyrələr 329, 330, 392
Paster effekti 309
Passiv udulma 357
Pektin 26
Pentoza 258, 268
Pentozofosfat 260
Pentozofosfat yolu 264
Peptid rabitələri 18, 19, 218
Periodiklik 402
Peresikl 330
Permeand 355
Permutoid hidratlaşma 42
Peroksidaza 204, 227, 228, 229
Peroksisomlar 38, 233, 282
Piqment P_{700} 127, 133
Piridinlər 221, 439
Piridoksalfosfat 464
Pirimidin əsasları 14, 464
Piroüzüm turşusu 116, 247, 249, 253
Piruvatdekarboksilaza 465
Piruvatkinaza 240, 283
Plaqiotropizm 417
Plaqiofototropizm 418
Plazmolemma 30, 325
Plazmodesmalar 35, 41, 326, 366
Plazmoliz 325
Plazmolitik 325
Plastidlər 30, 34
Plastoxinon 92, 145
Plastosianin 88, 133
Poykilokserofitlər 336
Polivinilxlorid 334
Polietilen 334

Polipeptidlər 19, 21
Poliribosomlar 89
Polisaxaridlər 23, 26
Polistirol 334
Polyarlıq 382
Porfirinlər 96, 97, 439
Porfobilinogen 98
Prokambi 382
Prokariotlar 30
Prolamelyar cisim 35, 92
Prolin 18, 87, 280
Promitoxondri 34
Promotor gen 385, 461
Propion turşusu 439
Proplastidlər 34, 377
Prostetik qruplar 19, 221
Protamin 19
Proteidlər 19
Protobiontlar 440
Proton nasosu 356
Protopektin 26
Protoporfirinogen 98
Protoporfirin 98
Protoplazma 28, 30
Protoxlorofillid 100, 101
Psevdotsiklik
fotofosforlaşma 141, 145, 146
Puazeyl qanunu 46
Purin əsasları 14, 464
Puromitsin 387, 464
Purpur bakteriyalar 71, 190
Putressin 435
Rafinoza 367
Redoks potensial 88
Rezopsin 229
Replikasiya 16
Replikon 460
Repressiya 385, 386
Repressor 385, 386
Restitusiya 412
Retardantlar 414
Refrakter dövrü 423
Riboza 60, 260, 287, 393
Ribozafosfatizomeraza 86
Ribonuklein turşusu (RNT) 16, 17
Ribonukleozidlər 14, 15
Ribosomlar 30, 38
Riboflavin 117, 222, 273, 419
Ribulozodifosfat 148 ,149
Rizoidlər 382
Rizokalin kompleksi 413
Rizosfera 341
Rifomitsin 89
Ro-amil 462

Saprofitlər 194
Saxaroza 56, 85, 151, 367
Seqreqon 460
Sedoheltulozo 153, 261
Seymonastiya 422
Sellüloza 26
Sentriollar 37
Serin 18
Siqma-amil 462
Silikatlar 340
Simbioz 349, 452
Simplast 35
Sianoasetilen 439
Sianvinilfosfat 439
Sinqlet vəziyyət 113
Sinergizm 341
Sinerubin 464
Sistein 18, 455
Sistron 460
Sitokininlər 312, 393, 394
Sitoplazmatik matriks 30
Sitoxromlar 183, 226, 275
Sitoxromoksidaza 227
Skvalen 104
Skotofil faza 403
Solvatlaşma 44
Sorbit 367
α-Spiral 218

Statolitlər 421
Stasionar faza 374
Streptoniqrin 464
Stroma 35, 79, 80
Substrat fosforlaşması 291, 301, 303
Sukkulentlər 163, 319, 428
Suksinat 255
Suksinil-KoA 255
Sulfat 196, 196
Sulfid 88, 190
Sulfolipid 84, 90

Taksislər 425
Temperatur 57, 317, 430
Termomorfozlar 415
Termonastiya 422
Termotaksis 425
Termotropizm 422
Terpenoidlər 395
Tetraqalaktozildiqliseridlər 90
Tiaminpirofosfat 260
Tiqmomorfozlar 415
Tiqmonastiya 422
Tiqmotaksis 425
Tiqmotropizm 417
Tiksotropiya 48
Tilakoidlər 79
Timin 14
Timidinkinaza 377
Tirozin 18
Tokoferol 92, 455
α-Tokoferilxinon 93
Tonoplast 30, 326
Totipotentlik 382
Travmotropizm 422
Transaldolaza 152
Transaminaza 390
Transketolaza 153
Transkripsiya 16
Translyasiya 16, 17
Transpirasiya 331
Transferaza 215
Transformasiya 293
Transhidrogenaz reaksiyası 294
Treonin 18
Triozofosfat 238
Tripeptidlər 19
Triplet vəziyyət 114, 115
Tripsin 458
Triptofan 18
Triton X-100 133
Trixobrastlar 399
Tropizm 417
Tubulin 425
Turqor təzyiqi 323, 324
Turqor hərəkətləri 422

Ubixinon 141, 273
Ultrabənövşəyi şüalar 111, 439
Uridin 151, 288
Uroporfirinogen 98
UTP 286, 288

Vakuol 30, 45, 324
Valin 18
Valinomitsin 361
Vandervaals qüvvələri 22
Varburq effekti 180
Vant-Hoff əmsalı 52, 66
Verbaksoza 367
Violaksantin 107, 116, 134
Viruslar 10, 433, 442, 443
Vitaminlər 69, 71
Vud-Verkman reaksiyası 146

Yuvenillik 382, 404
Yarovizasiya 382, 401

Zeaksantin 106, 108, 109
Zeatin 393
Zimogen ferment 458

MÜNDƏRİCAT

Müəllifdən 3
Giriş. Bitki fiziologiyası, onun predmeti və problemləri 5
I fəsil. Bitki hüceyrəsinin fiziologiyası 12
Hüceyrə quruluşunun molekulyar əsasları 13
Nuklein turşuları 13
Nuklein turşularının funksiyaları, replikasiya (reduplikasya) transkripsiya, translyasiya 16
Zülallar hüceyrənin quruluş və funksional komponentidir 18
Polisaxaridlər 23
Lipidlər 24
Hüceyrə qılafı və polisaxaridlər 26
Protoplazmanın quruluşu və funksiyası 28
Protoplazmanın quruluş elementləri 30
Nüvə və nüvəcik 30
Mitoxondrilər 32
Plastidlər 34
Sitoplazma 35
Vakuollar 45
Protoplazmanın fiziki xassələri 46
Diffuziya və osmos 48
Fikin birinci qanunu 48
Kəsilməzlik tənliyi və Fikin ikinci qanunu 49
Hüceyrənin keçiriciliyi 52
Hüceyrənin kompartmentallığı 54
II fəsil. Metabolik proseslərin energetikası və dinamikası 57
Canlı sistemlərin termodinamikası 57
Bioloji proseslərin kinetikası 62
Reaksiyaların aktivləşmə enerjisi və kataliz 64
Fermentativ reaksiyaların kinetikası 66
III fəsil. Fotosintez 69
Fotosintez və onun təbiətdə rolu 69
Fotosintezin öyrənilməsi tarixindən 72
Fotosintetik aparatın quruluşu 78
Xloroplastların kimyəvi tərkibi 85
Fotosintetik aparatın piqment sistemləri 94
Bitkilərdə xlorofillərin metabolizmi 96
Xloroplastlarda piqmentlərin nativ (təbii) vəziyyəti 101

Karotinoidlərin biosintezi 103
Fikobilinlər 109
Piqment sistemlərinin fotoreseptor funksiyası 111
Fotosintetik vahid, onun fizioloji və morfoloji təzahürü 118
Fotosintezdə enerjinin miqrasiyası 123
Reaksiya mərkəzinin quruluşu və funksiyası 126
Fotosintezin effektivliyi 129
Xloroplastların fotokimyəvi sistemləri 130
Fotosintezin elektronnəqliyyat dövrəsi 132
Fotosintezdə suyun fotooksidləşməsi 135
Fotofosforlaşma və onun tipləri 141
Fotosintezdə karbon qazının assimilyasiyası 146
Kalvin tsikli 147
C_4-dikarbon turşuları yolu və ya Hetç-Slek tsikli 157
Sukkulent bitkilərdə CO_2-nin mənimsənilməsi (krasulyasiya) .. 163
Fotosintezdə karbonun mənimsənilməsinin digər yolları 165
Fototənəffüs 167
Fotosintezin tənzimlənməsi 171
Fotosintezə təsir edən amillər 174
İşığın fotosintezə təsiri 174
Fotosintezin karbon qazının miqdarından asılılığı 177
Oksigenin fotosintezin intensivliyinə təsiri 179
Temperaturun fotosintezə təsiri 180
Bitkilərin mineral maddələrlə qidalanmasının fotosintezə təsiri 182
Suyun miqdarının fotosintezə təsiri 184
Fotosintezin gündəlik gedişi 185
Fotosintez və bitkilərin məhsuldarlığı 186
Bakteriya və yosunlarda fotosintezin xüsusiyyətləri 189
Fotosintetik sistemlərin filogenezi 193
Xemosintez 194
IV fəsil. Tənəffüs və qıcqırma 198
Tənəffüsün ümumi xarakteristikası və orqanizmin həyat fəaliyyətində onun rolu 198
Tənəffüs təliminin inkişaf tarixindən 200
V.İ.Palladinin tənəffüs nəzəriyyəsi 204
O.Varburq və X.Vilandın tənəffus nəzəriyyələri 206
Tənəffüs və qıcqırma arasında qarşılıqlı əlaqə
E.Pflüger və V.Pfefferin işləri, S.P.Kostıçevin tənəffüs və qıcqırmanın genetik əlaqəsi haqqındakı nəzəriyyəsi 207

Oksidləşmə-reduksiya proseslərinin mexanizmi haqqında müasir təsəvvürlər 211
Tənəffüsün ferment sistemləri 215
Fermentlərin ümumi xassələri 216
Hidrogeni fəallaşdıran fermentlər (dehidrogenazalar) 220
Oksigeni fəallaşdıran fermentlər (terminal oksidazalar) 224
Flavin oksidazaları və ya aerob dehidrogenazalar 236
Tənəffüs fermentlərin lokalizasiyası 238
Tənəffüsün substratları 241
Qlikoliz prosesi və ya karbohidratların çevrilməsinin Embden-Meyerhof-Parnas yolu 241
Qlikolizin son məhsullarının çevrilmə yolları, qıcqırma 247
Limonturşusu və ya Krebs tsikli 252
Pentoz (heksozomonofosfat) tsikli və ya apotomik oksidləşmə 258
Qlikolat-qlioksilat tsikli 265
Tənəffüsün elektronnəqliyyat dövrəsi 270
Tənəffüs dövrəsinin komponentləri 270
Tənəffüs dövrəsinin funksional (oliqoferment) kompleksləri 277
Bioloji oksidləşmənin alternativ (paralel) yolları 280
Tənəffüsün energetikası 285
Oksidləşmə və fosforlaşmanın əlaqəsi (oksidləşdirici fosforlaşma) 290
Oksidləşdirici fosforlaşmanın mexanizmi 293
Tənəffüs dövrəsinin funksional vəziyyətləri 297
Oksidləşdirici fosforlaşmanın effektivliyi 299
Substrat və koferment fosforlaşması 301
Tənəffüs dövrəsində oksidləşmə və fosforlaşmanın ayrılması 304
Anaerob və aerob oksidləşmənin energetik effektivliyi 305
Anaerob və aerob oksidləşmənin qarşılıqlı əlaqəsi. Paster effekti 308
Tənəffüslə hüceyrənin digər funksiyaları arasında əlaqə 309
Tənəffüslə kökün udma qabiliyyəti arasında əlaqə 310
Tənəffüs və böyümə 311
Protoplazmanın hərəkətində tənəffüsün rolu 313
Tənəffüsə təsir edən endogen və ekzogen amillər 314
Tənəffüsün intensivliyi 314
Tənəffüs əmsalı 316
Temperaturun tənəffüsə təsiri 317

İşığın intensivliyinin və spektral tərkibinin tənəffüsə təsiri 318
Tənəffüsün suyun miqdarından və mühitin qaz tərkibindən asılılığı 320
V fəsil. Bitkilərdə su mübadiləsi 321
Bitki hüceyrəsi tərəfindən suyun udulmasının əsas qanunauyğunluqları 322
Suyun bitki orqanizmində hərəkəti 328
Transpirasiya və onun fizioloji rolu 331
Su balansı və solma 335
Bitkilərdə suyun udulmasına xarici amillərin təsiri 336
VI fəsil. Bitkilərdə qeyri-üzvi və üzvi maddələrin metabolizmi 338
Qida elementlərinin bitkilərdə fizioloji-biokimyəvi rolu 343
Mikroelementlər 346
Bitkilərdə qeyri-üzvi qida maddələrinin reduksiyası 348
Mineral maddələrin bitkiyə daxil olmasının ümumi qanunauyğunluqları 354
İonların hüceyrəyə daxil olması 357
İonların toxumalarda hərəkəti 362
Üzvi maddələrin bitki orqanizmində hərəkəti 366
Bitkilərdə enən və qalxan axınlar 369
VII fəsil. Bitkilərin böyüməsi, inkişafı və hərəkətləri 372
Böyümənin əsas qanunauyğunluqları 373
Böyümənin tipləri 375
Böyümənin fazaları 377
İnkişafın qanunauyğunluqları 378
Determinasiya 379
Qütblük 382
Böyümə və inkişafın tənzim olunmasının ümumi prinsipləri 384
Böyümə və inkişafın tənzimlənməsində endogen və ekzogen amillərin rolu 388
Bitkilərin böyümə və inkişafına endogen amillərin təsiri 389
Auksinlər 389
Hibberellinlər 391
Sitokininlər 393
Abssiz turşusu 395
Etilen 396
Böyümə və inkişafı tənzimləyən ekzogen amillər 396
İşığın böyümə və inkişafa təsiri 399
Bitkilərin böyümə və inkişafında temperaturun rolu 400
Ritmika və periodiklik 402

Fotoperiodizm 403
Bitkilərin ontogenezi 404
Ontogenezdə aktivliyin növbələşməsi 406
Orqano- və morfogenez 411
Kimyəvi və fiziki amillərin morfogenezdə rolu. Morfozlar 413
Çiçəklərin əmələ gəlməsi 415
Bitkilərin hərəkəti 416
Tropizmlər 417
Fototropizm 418
Geotropizm 420
Xemotropizm 421
Nastik hərəkətlər 422
Endogen hərəkətlər 424
Sərbəst hərəkətlər 425
Hüceyrədaxili hərəkətlər 426
Sırf mexaniki hərəkətlər 426
VIII fəsil. Bitkilərin ekstremal təsirlərə davamlılığı 428
Quraqlığa davamlılıq 428
Bitkilərin aşağı və yuxarı temperatura davamlılığı 430
Bitkilərin xəstəliklərə davamlılığı 432
Bitkilərin şoranlığa davamlılığı 434
IX fəsil. Canlı sistemlərdə metabolizmin filogenezi 437
Kimyəvi təkamül 437
Fərdi sistemlərin xüsusiləşməsi (gensiz həyat) 440
İlk canlı sistemin yaranması haqqında gen hipotezi (zülalsız həyat) 442
İlk heterotrof orqanizmlər 444
Yer üzərində avtotrofiyanın inkişafı 447
Biotəkamüldə ikinci heterotrofiya 449
X fəsil. Bitkilərdə metabolizmin avtotənzimi 452
Canlı sistemlərdə etibarlılıq amilləri 453
Bioloji tənzimlənmənin ümumi qanunauyğunluqları 456
Tənzimlənmənin mexanizmləri 456
Metabolitlə tənzimlənmə 457
Fermentlə tənzimlənmə 458
Genlə (operonla) tənzimlənmə 460
Bitkilərdə avtotənzimlənmənin endogen və ekzogen amilləri ... 462
Ədəbiyyat 467
Predmet göstəricisi 470
Mündəricat 479

Nəşriyyat redaktoru: Qədimova Məryəm
Korrektorları: Hətəmova Məlahət
Cəfərova Afiqə
Məmmədova Şölə
Kompüter tərtibi: İmanova Azadə

Çapa imzalanmışdır: 29.01.2008.
Formatı 60x84 1/16. Sifariş 14
Həcmi 30,25 ç.v. Sayı 350.

«Bakı Universiteti» nəşriyyatı,
Bakı ş., AZ 1148, Z.Xəlilov küçəsi, 23.