

X.Q.QƏNBƏROV, N.A.ABDULLAYEVA

**MİKROORQANİZMLƏRİN
BİOKİMYASI**

BAKI - 2013

X.Q.QƏNBƏROV, N.A.ABDULLAYEVA

**MİKROORQANİZMLƏRİN
BİOKİMYASI**

Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyi

tərəfindən təsdiq edilmişdir

(13 mart 2008-ci il, protokol № 5)

BAKI - 2013

ÜOƏ. 576.8.098

Rəyçilər:

*Azərbaycan MEA-nın müxbir üzvü,
biologiya elmləri doktoru İ.V.Əzizov*

*Azərbaycan MEA-nın müxbir üzvü,
biologiya elmləri doktoru P.Z.Muradov*

Elmi redaktor:

*əməkdar elm xadimi, biologiya elmləri
doktoru professor A.Ə.Quliyev*

X.Q.Qənbərov, N.A.Abdullayeva. Mikroorqanizmlərin biokimyası.
Dərslik. Bakı. 2013, 173 s.

Dərslik bioloq və biokimyacı tələbələr üçün nəzərdə tutulan «Mikroorqanizmlərin biokimyası» kursu üzrə proqrama əsasən tərtib olunmuşdur. Kitab 7 fəsildən ibarətdir. Bu fəsillərdə, müasir elmi nəticələr nəzərə alınmaqla mikrob hüceyrəsinin biomolekulları, metabolizmi və enzim sistemləri barədə məlumat şərh edilir, mikroorqanizmlərin neft karbohidrogenlərinin və sintetik (təbiətəyad) mənşəli maddələrin (ksenobiotiklərin) parçalanmasında rolu göstərilir. Mikroorqanizmlərin metabolizminin tənzimi mexanizmi barədə müasir təsəvvürlər verilir.

Kitab ali təhsil müəssisələrinin müəllim və tələbələri (bakalavr və magistrələr) üçün nəzərdə tutulub. Bununla belə, ondan mikrobiologiya və biokimyə sahəsində çalışan elmi işçilər, aspirantlar və dissertantlar faydalana bilərlər.

GİRİŞ

Mikroorqanizmlərin biokimyası – XX əsrin 50-ci illərində mikrobiologiya və biokimyayın sərhədlərində formalaşmış sərbəst elmi sahədir. Mikroorqanizmlərin biokimyası bakteriya və göbələklərin kimyəvi tərkibini, hüceyrədə sərbəst və birləşmiş molekulların funksiyasını, quruluşunu, eləcə də metabolizmini (maddələr mübadiləsini) öyrənən elmdir.

Mikroorqanizmlərin biokimyası fənninin obyektləri mikroorqanizmlər (bakteriya və göbələklər), mikrob hüceyrəsinin komponentləri və biokatalizatorlar olan enzimlərdir.

Dahi fransız alimi, mikrobiologiyanın inkişafının fizioloji mərhələsinin banisi L.Paster (1822-1895) mikroorqanizmlərin iştirakı ilə baş verən müxtəlif proseslərə kimyəvi yanaşmanın əsasını qoymuşdur. O, kif göbələklərinin köməyi ilə sirkə turşusunun sağa və solaburulan optik izomerlərə çevrilməsini öyrənməklə stereokimyayın da əsasını qoymuşdur. L.Paster oksigensiz mühitdə yaşaya bilən mikrobları kəşf etmiş və bununla canlı orqanizmlərin təkamülünün biokimyasına və bioenergetik proseslərin başa düşülməsinə əvəz edilməz töhfə vermişdir. O, özünün 40 illik elmi fəaliyyətini qıvcırma proseslərinin mexanizminin öyrənilməsinə həsr etmiş və göstərmişdir ki, şəkərlərin parçalanması zamanı etil spirti və üzvi turşular əmələ gəlir. Müəyyən bir üzvi maddənin əmələ gəlməsi ilə gedən hər bir qıvcırma tipinin müəyyən növ mikroorqanizmin iştirakı ilə getməsinə üzə çıxarmışdır.

Maya göbələklərinin kultural mayesində enzimativ aktivliyin olmasının 1871-ci ildə M.Manasein tərəfindən kəşfi və sonradan bunun 1897-ci ildə E.Buxner tərəfindən təsdiq edilməsi mikrob hüceyrələri tərəfindən həyata keçirilən biokimyəvi reaksiyaların başa düşülməsində böyük bir mərhələ oldu. Bu kəşf, nəinki mikroorqanizmlərin biokimyasının, bütövlükdə biokimyayın yaranmasının başlanğıcı hesab olunur. Bu sahədə elmi nailiyyətlərin əldə edilməsi nəticəsində hüceyrədə gedən mürəkkəb fizioloji prosesləri biokimyəvi nöqtəyi nəzərdən izah etmək mümkündür.

Mikroorqanizmlərin geokimyəvi proseslərdə rolunun aydınlaşdırılması, təbiətdə karbon, azot və kükürd dövrəsinə mikroorqanizmlərin iştirakını müəyyən edən rus alimi S.N.Vinoqradskiyə (1856-1953) məxsusdur.

XIX əsrin sonu və XX əsrin əvvəlində yoluxucu xəstəliklərin öyrənilməsi, xəstəlik törədicilərinə qarşı mikroorqanizmlərin köməyi ilə immunitetin yaradılması, müxtəlif mikrobların biokimyəvi aktivliyi və eləcə də yoluxucu xəstəliklərin kimyəvi terapiyası dərinlən tədqiq edilməyə başlanmışdır. Nəticədə ümumi mikrobiologiyanın bölmələri kimi sərbəst elmi istiqamətlər: sənaye mikrobiologiyası, tibbi mikrobiologiya, kənd təsərrüfatı mikrobiologiyası, baytarlıq mikrobiologiyası, su mikrobiologiyası, torpaq mikrobiologiyası, neft mikrobiologiyası, geoloji mikrobiologiya və s. meydana gəlmişdir.

XX əsrin 40-cı illərində mikrobiologiyanın, biokimyənin, kimyanın və genetikanın yaxınlaşması baş verdi və nəticədə molekulyar biologiya, daha sonra biotexnologiya kimi elmi sahələr yarandı.

Toplanan faktiki elmi materiallar əsasında mikroorqanizmlərin biokimyəsi (və ya kimyəvi mikrobiologiya) sərbəst elmi sahə kimi formalaşdı.

Mikrobiologiya öz inkişafında həmişə biokimyəvi və kimyəvi əsaslara söykənir. Hazırda, kimyanın statistik və kinetik proseslərə və strukturlara dərinlən mübadiləsindən sonra, mikroorqanizmlərin metabolizminin, çoxalmasının, inkişafının və böyüməsinin mexanizminin kimyəvi və fiziki-kimyəvi mövqedən öyrənilməsi vacibliyi meydana çıxmışdır. Bununla bağlı olaraq ali məktəb tələbələrinə «mikroorqanizmlərin biokimyəsi» kursunun oxunması və bu fənn üzrə dərslərin hazırlanması günün tələbidir. Mikroorqanizmlərin biokimyəsi fənni özünün çiçəklənməsi dövrünü yaşayır, onun nailiyyətləri bəşəriyyətin rifahının yaxşılaşmasına öz əvəzsiz təhfəsini verəcəkdir.

Müəlliflər, kitabla bağlı rəy və təkliflərini bildirən oxuculara qabaqcadan təşəkkürlərini bildirirlər.

I FƏSİL

MİKROB HÜCEYRƏLƏRİNİN BİOMOLEKULLARI

Mikroorqanizmlər, digər orqanizmlər kimi yerdə geniş yayılmış elementlərdən təkamül prosesində yaranmışdır. Bu maddələr az və ya çox miqdarda mikrob hüceyrələrində müşahidə olunur. Mikrob kütləsinin 2-60%-ni təşkil edən bu əsas elementlərə azot, hidrogen, karbon və oksigen aiddir.

Kalium, kalsium, maqnezium, natrium, kükürd, fosfor və xlor mikroelementləri mikrob kütləsinin 0,02-0,1%-ni, bor, vanadium, dəmir, kobalt, silisium, marqans, mis, molibden və sink kimi ultramikroelementlər isə – 0,001%-ni təşkil edirlər.

Bunlarla bərabər universal elementlər anlayışı da mövcuddur ki, bunlara azot, hidrogen, oksigen, karbon, dəmir, kalium, natrium, kükürd və fosfor daxildir. Bu elementlər bütün canlı orqanizmlərdə struktur-funksional əhəmiyyət daşıdıqlarına görə universal adlandırılır. Digər mikro- və ultramikroelementlər minor (əlavə) elementlər kimi baxılır. Yerdə gedən təkamül prosesində canlı sistemlər ion tərkibinin və balansının sabitliyinə görə fərqlənmişlər. Bizim planetdə həyatın əmələ gəlməsindən milyard illər keçməsinə baxmayaraq bütün canlıların hüceyrələrində dəniz suyu üçün xarakterik olan ion balansını saxlanılır. Bu fakt özü də onu göstərir ki, ilk həyat suda əmələ gəlmişdir.

Yuxarıda adlarını çəkdiyimiz elementlər birləşərək molekulları əmələ gətirir. Mikrob hüceyrələrində rast gəlinən bu molekullar şərti olaraq iki qrupa bölünür: kiçik və böyük molekullar.

Kiçik molekullar mikrob hüceyrəsinin ümumi kütləsinin 73%-ni, böyük molekullar isə – 27%-ni təşkil edir. Bir hüceyrədə olan molekulların sayı təqribən aşağıdakı kimidir: qeyri-üzvi ionlar – 12, aralıq məhsullar və inşaat blokları – 500, zülallar, (o cümlədən enzimlər) – 3000, sulukarbonlar – 50, yağlar – 40, dezoksiribonüklein turşusu (DNT) – 1, ribonüklein turşusu (RNT) – 1000. Mikroorqanizmlərin hüceyrələrində (digər orqanizmlərdə olduğu kimi) su dispersion mühit kimi miqdarca üstünlük təşkil edir. Suyu nəzərə almasaq, makromolekullar, mikromolekullardan fərqli olaraq hüceyrə kütləsinin çox hissəsini təşkil edir.

1.1. Hüceyrənin kiçik molekulları

Kiçik molekullara hüceyrəyə kənardan daxil olan H_2O , CO_2 , N_2 , Mg^{2+} , Ca^{2+} , K^+ , Na^+ , NO_3^- , SO_4^{2-} , PO_4^{2-} , Cl^- və bu kimi ionlar, aralıq molekullar – amin turşuları, mononükleotidlər, monoqollar və ibtidai oliqozalar (sadə şəkərlər), qliserin və yağ turşuları aiddir.

Müəyyən edilmişdir ki, *Escherichia coli* bakteriyası hüceyrəsinin ümumi kütləsinin 73%-ni kiçik molekullar təşkil edir ki, bunun da 70%-i suyun, 1%-i qeyri-üzvi ionların və 2%-i isə digər kiçik molekulların payına düşür.

Su

Mikroorqanizmlərin həyatında su molekulunun rolu çox böyükdür. Müxtəlif mikrob hüceyrələrində suyun miqdarı 60-90% arasında dəyişir. Bakteriyaların əmələ gətirdikləri sporda suyun miqdarı 18-20% təşkil edir. Su molekulları asanlıqla bir-biri ilə qarşılıqlı təsirdə olur və bu zaman molekullararası hidrogen əlaqələri yaranır. Bu əlaqələr su molekulları arasında H və O arasında (H---O) yaranır və oksigen atomu dörd tərəfdən qonşu molekullarla bağlı olur (tetraedr şəklində). Deməli, suyun bütün formaları makromolekullardan ibarətdir.

Suda dielektrik keçiricilik, səthi gərilmə, istilik tutumu kimi yüksək göstəricilər vardır ki, bunların sayəsində o, çoxlu maddələrin həlledicisi, elektrostatik və istilik buferi kimi istifadə olunur. Su, dielektrik kimi qeyri-üzvi duzları həll edib ionlara dissosiasiya edir. O, alifatik spirtləri və turşuları, çoxlu aromatik və heterosiklik birləşmələri həll edir.

Suyun yüksək səthi gərginliyi canlı materiyaya mühüm bioloji xassə verir. Bu xassə hüceyrəyə (və ya orqanizmə) kənardan maddə daxil olduqda daxili mühitdə baş verən kəskin dəyişikliklərə qarşı davamlılıq qabiliyyəti verir. Əgər bu maddələr suyun səthi gərginliyini hiss olunacaq dərəcədə və ya kəskin şəkildə dəyişirsə, onda, bir qayda olaraq, mikrob hüceyrəsinə öldürücü təsir göstərilir.

Suyun yüksək istilik tutumu hüceyrə strukturlarını müəyyən həd daxilində termik inaktivasiyadan qoruyur. Məlumdur ki, mikroorqanizmlər müəyyən temperatur intervalında yaşamaya uyğunlaşmışlar. Deməli, onların hüceyrədaxili dispersion mühitinə dispersion faza hesabına təbiət müəyyən korrektivlər (düzəlişlər) etmişdir. Əksər

mikroorqanizmlər mezofillərə aiddir və onlar üçün optimal temperatur 20-45°C həddindədir. 45°C temperaturdan yuxarı həddə termofillər, 20°C temperaturdan aşağı həddə isə psixrofillər yaxşı inkişaf edirlər. Mikroorqanizmlər içərisində aralıq formalara da rast gəlmək olur. Məsələn, fakültativ psixrofillər 20°C-dən yuxarı temperaturda inkişaf edə bilirlər, oblitqat psixrofillər isə 20°C-dən yuxarı həddə inkişaf etmirlər. Evritermofillər 37°C-dən aşağı həddə inkişaf edirlər, stentotermofillər isə 37°C temperatur həddinə qədər inkişaf edə bilirlər.

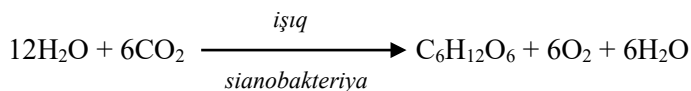
Bəzi hüceyrə törəmələrində, məsələn, sporelarda suyun miqdarının azalması onların termodayanıqlığını artırır.

Qeyd etmək lazımdır ki, termofil mikroorqanizmlərin hüceyrələrində mezofillərə nisbətən denaturasiya olunabilən zülallar azdır və doymuş yağ turşularının miqdarı doymamış yağ turşularına nisbətən çoxdur. Bu hal, çox güman ki, termostabiliyi təmin edən cəhətlərdəndir.

Beləliklə, müxtəlif mikrob hüceyrələrinin istilik tutumu nisbi sabit xassədir və əhəmiyyətli dərəcədə onların tərkibində olan suyun miqdarından asılıdır.

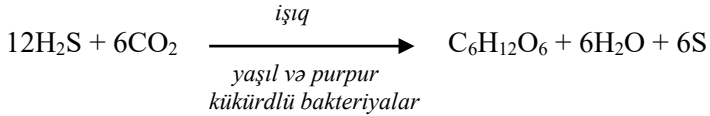
Karbon qazı

Kiçik molekulardan olan karbon qazı əhəmiyyətinə görə sudan sonra ikinci yeri tutur. Sianobakteriyalar, yaşıl və qırmızı yosunlar, ali bitkilərdə olduğu kimi karbon qazını vahid karbon mənbəyi kimi istifadə edirlər. Su, bu reaksiyada elektron və proton donoru kimi, karbon qazı isə onların akseptoru kimi istifadə olunur:

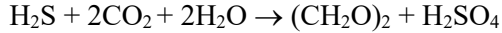


Nəticədə qlükoza əmələ gəlir ki, hüceyrədə gedən maddələr mübadiləsi reaksiyalarına daxil olur.

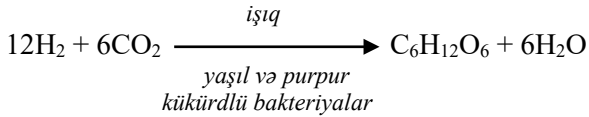
Purpur və yaşıl bakteriyalar, sianobakteriyalardan fərqli olaraq, hidrogen donoru kimi hidrogensulfidi və ya molekulyar hidrogeni istifadə edirlər. Bəzi purpur bakteriyalar hidrogen donoru kimi üzvi maddələrdən də istifadə edirlər. Hidrogensulfidin istifadəsi zamanı elementar kükürd əmələ gəlir və çox vaxt hüceyrənin daxilində toplanır:



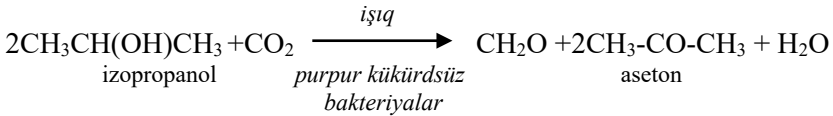
Əmələ gəlmiş kükürd sonra sulfata qədər oksidləşir. Reaksiyanı cəm şəklində aşağıdakı kimi yazmaq olar:



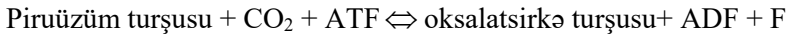
Hidrogen donoru kimi hidrogen qazı istifadə olunduqda reaksiya aşağıdakı kimi gedir:



Purpur kükürdsüz bakteriyalar üçün hidrogen donoru rolunu hər hansı bir üzvi maddə, məsələn izopropanol oynaya bilir:



Yuxarıda göstərilən karbon qazının fiksasiyası reaksiyalarının hamısı avtotrof mikroorqanizmlər tərəfindən aparılır. Bununla belə mikroorqanizmlər tərəfindən karbon qazının heterotrof fiksasiyasının getməsi də məlumdur. Bəzi propion bakteriyalarda Vud və Verkmannın anaplerotik reaksiyaları gedir və bu zaman karbon qazı fiksə olunur:



Beləliklə, karbon qazı müxtəlif mikroorqanizmlərin həyatında çox mühüm rol oynayır. Lakin karbon qazını vahid karbon mənbəyi kimi istifadə etmək qabiliyyəti yalnız fototrof orqanizmlərdə, o cümlədən anaerob fototrof mikroorqanizmlərdə mövcuddur.

Azot

Həyat üçün vacib olan molekulları (maddələri) sintez etmək üçün mikroorqanizmlər azota ehtiyac duyurlar. Azot, təbiətdə sərbəst molekul şəklində havanın tərkibində mövcuddur. Molekulyar azotu yalnız azotfiksədən mikroorqanizmlər mənimsəyə bilirlər. Biosferdə biokütlənin əmələ gəlməsi üçün ammonium və nitrat duzları şəklində olan azot, tələbatı tam ödəyə bilmir. Təkamül prosesində molekulyar azotu mənimsəyə bilən mikroorqanizmlər meydana gəlmişdir. Bunlar həm sərbəst, həm də simbioz şəklində azotfiksədənənlərdir. Sərbəst azotfiksədənənlər aerob və anaerob olmaqla iki qrupa bölünür. Aerob azotfiksədənələrə azotobakterlər, aktinomisetlər, mikobakterlər, spirillər, spiroxetlər və bəzi virionlar aiddir. Anaerob şəraitdə molekulyar azotu *Clostridium* cinsli bakteriyalar, sianobakteriyalar və fototrof bakteriyalar mənimsəyə bilirlər. Ali bitkilərlə simbioz şəraitində azotfiksədənələrə kökyumrusu bakteriyaları və bəzi aktinomisetlər aiddir. Onlar paxlalı bitkilərin, iydənin, çaytikanı bitkisinin, qızılağacın, batlaqlıq mirtinin köklərində kökyumrusu əmələ gətirirlər.

Qeyri-üzvi maddələr

Qeyri-üzvi maddələrdən olan nitratlar və nitritlər müxtəlif bakteriya və göbələklər tərəfindən azot mənbəyi kimi mənimsənilir. Nitrat azotu nitratreduktaza enziminin iştirakı ilə reduksiya olunur, sonra isə nitrtreduktaza enzimi tərəfindən ammoniyaka qədər reduksiya olunur.

Havadakı sərbəst azotun fiksasiyası və nitratların ammoniyaka qədər reduksiyası tərkibində molibden və dəmir olan enzimlərin iştirakı ilə gedir.

Digər qeyri-üzvi birləşmələr (maqnezium, kalsium, kalium, fosfat və sulfat duzları) hüceyrədə mürəkkəb molekulların (nükleotidlərin, aminturşularının) sintezində və eləcə də müxtəlif katalitik proseslərin sürətlənməsində istifadə olunur. Məsələn, maqnezium, 20-dən çox enzimin tərkibinə daxildir və ribosomun fəaliyyəti üçün vacibdir; kalium, zülalın sintezi üçün vacibdir və bakteriyaların endosporlarının vacib komponentidir; kobalt, B₁₂ vitamininin tərkibinə daxildir ki, vitamin də öz növbəsində bir çox enzimlərin koenzimidir; mis və dəmir bilavasitə sitoxromların tərkibinə daxildir.

Müəyyən edilmişdir ki, atom çəkisi 55-dən yuxarı olan metallar enzimlərin aktivliyinə stimüləedici təsir göstərmirlər. Civə və gümüş

kationları əksər mikroorqanizmlər üçün zəhərlidir. Bir çox metalların oliqodinamik təsiri onların az miqdarının zəhərli təsirə malik olması ilə bağlıdır.

Kiçik molekullar və ionlar hüceyrədə maddələr mübadiləsini optimal səviyyədə saxlayır və mikroorqanizmlərin osmotənzimində mühüm rol oynayırlar. Əgər hüceyrədaxili osmotik təzyiq xarici mühitdə olan təzyiqdən azdırsa, onda su hüceyrədən xaricə çıxır, sitoplazmanın həcmi azalır və hüceyrə membranı zədələnir. Bu halda qrammüsbət bakteriyaların hüceyrə divarı hüceyrə membranından ayrılır. Bu hadisə plazmoliz adlanır. Suda həll olmuş qeyri-üzvi maddələr məhlulda osmolyarlıq (osmotik təzyiq) yaradırlar.

Bir qayda olaraq, hüceyrədaxili osmolyarlıq ətraf mühitdəki osmolyarlıqdan yüksək olur. Bu, ilk növbədə hüceyrədə natrium ionlarının yüksək qatılıqda olması ilə bağlıdır. Bu hal, hüceyrədə enzimlərin stabilliyini və nəqletmə mexanizminin funksiyalarının normal getməsinə təmin edir. Ətraf mühitdə natrium ionlarının miqdarı çox az olduqda belə hüceyrədaxili qatılığın sabit qalması, membranda yerləşən spesifik nəqletmə sisteminin fəaliyyəti nəticəsində tənzimlənir.

Üzvi turşular

Üzvi turşular aralıq məhsullar kimi hüceyrədə iri molekulların biosintezini üçün ilkin (başlanğıc) maddə rolunu oynayırlar. Məsələn, sirkə və malon turşuları hüceyrədə qliserin və yağ turşularının sintezində, palmitin turşusu müxtəlif yağ turşularının sintezində istifadə olunur.

Qlükozanı karbon mənbəyi kimi mənimsəyən heterotrof mikroorqanizmlər üçün pirüüzüm turşusu maddələr mübadiləsi proseslərində əsas məhsul kimi istifadə olunur.

Alma turşusu da aralıq birləşmələrdən olan kiçik molekullu maddədir, mərkəzi və əlavə metabolik yollarda sulukarbonların sintezində iştirak edir. Üzvi turşular içərisində böyük əhəmiyyətə malik mevalon turşusudur ki, bir çox mikroorqanizmlər ondan izoprenoid birləşmələrini sintez etmək üçün ilkin (başlanğıc) maddə kimi istifadə edirlər.

Aminturşular da kiçik molekullara aiddir. Onlar, hüceyrədə zülali birləşmələrin, o cümlədən enzimlərin biosintezində istifadə olunur. Ümumiyyətlə, 300-ə qədər aminturşusu məlumdur ki, onlardan yalnız 20-si (L-formalı) zülalın biosintezini üçün istifadə olunur. Bütün canlı orqanizmlərdə müxtəlif növ zülalların sintez olunması üçün 20 növ

amin turşusu kifayət edir. Əksər aminturşular polyar həlledicilərdə (suda, spirtdə) həll olur, qeyri-polyar (benzol, heksan və efirdə) isə həll olmur. Canlı hüceyrədə amin turşularının əsas reaksiyası peptid əlaqələrinin yaranmasıdır.

Aminturşular hüceyrədə müəyyən stabil miqdarda mövcud olurlar. Hüceyrədə bu miqdara aminturşular pulu deyilir.

qliserin sadə şəkərspirotlərə aiddir və lipidlərin tərkib hissəsidir. Müxtəlif orqanizmlərin hüceyrələrində sulukarbonların mübadiləsində (çevrilməsində) qliseraldehid əsas rol oynayır.

Yağ turşuları hüceyrə membranına daxil olan lipidlərin əsas komponentləridir və eyni zamanda hüceyrədə mövcud olan sərbəst lipidlərin tərkibini təşkil edir.

Sadə şəkərlər və ibtidai oliqozalar

İlkin kiçik biomolekullara monozalar, triozalar, tetrozalar, pentozalar, heksozalar, heptozalar, oktozalar və dekozalar aiddir. Bütün monosaxaridlər aldozalara (məsələn, qlükoza) və ketozalara (məsələn, fruktoza) bölünür. Bu maddələr kristallik rəngsiz olub, suda yaxşı həll olur və şirin dad malikdirlər.

Monosaxaridlərin müxtəlifliyi müxtəlif izomerlərin yaranması hesabına artır. Monosaxaridlərə (qlükozamin, qalaktozamin, muram turşusu) mikroorqanizmlərdə çox vaxt aminşəkərlər və onların törəmələri kimi rast gəlinir. Sadə şəkərlərə 2-5 monozalardan ibarət olan ibtidai oliqosaxaridlər (oliqozalar) da aiddir. Mikrob hüceyrələrində onlar əsasən disaxaridlər (laktoza, saxaroza, sellobioza və s.) şəklində mövcud olur.

Trisaxaridlər, tetrozalar və pentozalar, eləcə də oliqozalar mikroorqanizmlərdə müşahidə olunmamışdır.

Mononükleotidlər

Hüceyrədə irsi məlumatı daşıyan nüklein turşularının əmələ gəlməsində iştirak edən kiçik molekulu hüceyrədaxili molekullar mononükleotidlərdir. Hazırda purin (adenin, qvanin) və pirimidin (timin, urasil, sitozin) əsaslı mononükleotidlər məlumdur.

Hüceyrədə mononükleotidlər sərbəst və polimer şəkildə mövcud olurlar. Sərbəst şəkildə olan nükleotidlərə AMF, ADF, ATF, siklik AMF (adenozinsiklo-3,5-fosfat), siklik QMF, siklik SMF və s. aiddir.

Siklik AMF sulukarbonların mübadilə reaksiyalarının tənzimində iştirak edir. QDF və QTF, eləcə də ADF və ATF makroergik əlaqələrə malik olub zülal və sulukarbonların biosintezinə, enerji sərfi tələb edən digər reaksiyalara sərf olunurlar.

Mononükleotidlər bir çox vitaminlər və kofermentlərin tərkibinə daxildirlər. Məsələn, B₁₂ vitamininin (sianokobalamin) tərkibində 5,6-dimetilbenzimidazolribonükleotid vardır.

B₂ vitamini (riboflavin) də nükleotid tərkibli, başqa sözlə, B₂ vitamini flavinmononükleotiddən ibarətdir.

Dinükleotid-tərkibli kofermentlər də mövcuddur. Bunlara FAD (flavinadeninnükleotid), NAD (nikotinamidadenindinükleotid), NADF (nikotinamidadeninnükleotidfosfat). Dinükleotid-tərkibli kofermentlər oksidləşdirici fosforlaşma zamanı elektronötürmə proseslərində mühüm rol oynayırlar.

Mononükleotidlər polimer şəkildə DNT-nin (dezoksiribonüklein turşusunun) və RNT-nin (ribonüklein turşusunun) tərkibində mövcuddurlar. DNT-nin tərkibində dörd əsas mononükleotid: dezoksiadenozinmonofosfat (DAMF), dezoksiqvanizinmonofosfat (DQMF), dezoksitimidinmonofosfat (DTMF) və dezoksisitidinmonofosfat (DSMF) vardır. RNT-nin tərkibi isə adenzinmonofosfat (AMF), qvanizinmonofosfat (QMF), sitidinmonofosfat (SMF) və urasilmonofosfat (UMF) mononükleotidlərindən ibarətdir.

Vitaminlər

Vitaminlər sudahəllolanlar və yağdahəllolanlar olmaqla iki qrupa bölünürlər. Sudahəllolanlara B qrupu vitaminləri və C vitamini, yağdahəllolanlara isə A, D, E, K vitaminləri aiddir.

B₁ vitamini (tiaminxlorid) turş mühitdə kifayət qədər dayanıqlıdır, lakin qələvi və neytral mühitlərdə qızdırıldıqda tez parçalanır. Mikroorqanizmlərin əksəriyyəti B₁ vitaminini sintez edirlər. Lakin bəzi mikroorqanizmlər, məsələn, *Leuconostoc* cinsli südturşusu bakteriyaları və *Candida* cinsli maya göbələkləri bu vitamini sintez edə bilmirlər. Onların inkişafı üçün vitaminin qidalı mühitə əlavə edilməsi tələb olunur.

B₂ vitamini (riboflavin) işğahəssas olan maddələrə aiddir. Onu ultrabənövşəyi şüalarla şüalandırıldıqda parçalanmaya məruz qalır. Əksər bakteriya və göbələklər B₂ vitamini sintez edirlər. Yalnız *Lactobacillus* cinsli bakteriyalar buna qabil deyillər. Riboflavin FMN və FAD koenzimlərinin tərkibinə daxildir.

B₃ vitamini (pantoten turşusu) bütün mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunur və A koenziminin, asetilötürən zülalın tərkibinə daxildir. Sonuncuların törəmələri 70-dən çox enzimatik reaksiyalarda iştirak edirlər.

B₄ vitamini (xolin) güclü əsasi xassəyə malikdir, suda xolin və hidroksil ionlarına tam dissosiasiya olunur və əksər mikroorqanizmlərin membranında rast gəlinir.

B₅ vitamini (nikotin turşusu, PP vitamini və ya niasin) piridinin törəməsi olub, əksər mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunur. Bu vitamin yüksək termostabil xassəyə malikdir və sterilizasiya prosesində parçalanmır (onun ərimə temperaturu 232°C).

B₆ vitamini (piridoksin) aminqrupların ötürücüsü olan bütün transaminaza enzimlərinin sintez olunması üçün ilkin maddədir. Əksər mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunur.

H vitamini və ya biotin (əvvəlki adı B₇ vitamindir) prostetik qrup kimi çoxlu enzimlərin tərkibinə daxildir. Çoxlu mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunur. Lakin *Candida* cinsli maya göbələkləri bu vitaminlərə görə parotrofdurlar.

B₈ vitamini (inozitol) sikloheksanın törəməsidir. İnozitol mikroorqanizmlərin membranında lokalizə olunmuş fosfolipidlərin tərkibinə daxildir və sulukarbonların, lipidlərin mübadiləsində iştirak edir.

B_c (və ya B₉) vitamini (fol turşusu və ya folasin) ancaq mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunur. *Streptococcus* cinsinə aid olan bakteriyalar bu vitamini sintez edə bilmədiklərinə görə müstəsna təşkil edirlər. Fol turşusu aminturşuların metabolizmində və eləcə də purin və timinin əmələ gəlməsində iştirak edirlər.

B₁₂ vitamini (kobalamin) bakteriyalar tərəfindən sianokobalamin şəklində sintez olunur. Kobalamin koferment kimi anaerob bakteriyalar tərəfindən metan qazının (CH₄) əmələ gəlməsində iştirak edir. Bu vitamin sənaye miqyasında *Propionobacterium* cinsli bakteriyalardan alınır. Kobalamin propion qıçqırmasının əlavə məhsulu kimi bakteriyalar tərəfindən sintez olunur.

B₁₃ vitamini (orat turşusu) piridinin törəməsidir və müxtəlif maya göbələkləri tərəfindən sintez olunur.

B₁₅ vitamini (panqam turşusu) D-qlükon turşusunun efiridir, *Saccharomyces* cinsli maya göbələklərin hüceyrəsində müşahidə olunub.

C vitamini (askorbin turşusu) oksidləşmə-reduksiya xassəlidir. Sirkəturşusu bakteriyaları təkatumlu spirt olan sorbiti sorbozaya transformasiya edir ki, sonuncu askorbin turşusunun sintezi üçün ilkin maddə kimi istifadə olunur.

N vitamini (lipoy turşusu) müxtəlif bakteriya və göbələklər tərəfindən sintez olunur.

A və D vitaminləri izoprenoid tipli birləşmələrdən ibarətdir. Bəzi mikroorqanizmlərin, məsələn, piqmentli korinobakteriyaların və maya göbələklərin hüceyrələrində A və D vitaminləri əmələ gəlir.

E və K vitaminləri mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunmur.

1.2. Hüceyrənin böyük molekulları (makromolekullar)

Böyük molekullar və ya makromolekullar yüksək molekulyar kütləyə malik polimer birləşmələrdir. Bunlara nüklein turşuları, zülallar, polisaxaridlər, lipidlər və lipokonyuqatlar aiddir.

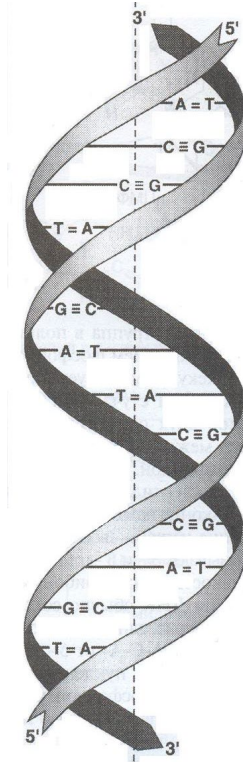
Nüklein turşuları

İki tip nüklein turşusu məlumdur: dezoksiribonüklein (DNT) və ribonüklein (RNT) turşuları.

DNT, polimer zəncirində 3,5-fosfodiefir körpüçükləri vasitəsilə bir-birinə birləşən mononükleotidlərdən ibarətdir. DNT-nin məlumat mahiyyətini nükleotidlərin hansı ardıcılıqla yerləşməsi təyin edir.

Polimer zəncirli DNT polyarlıq xassəsinə malikdir. Onun da ucunda 5-hidroksil və ya fosfat, digər ucunda 3-fosfat və ya hidroksil qalıqı var. DNT zəncirinin polyarlığı ikiqat zəncirin əmələ gəlməsi zamanı DNT-nin antiparallel zəncirinin yaranması üçün vacibdir. Müxtəlif orqanizmlərin, o cümlədən mikroorqanizmlərin DNT-sinin tərkibinin analizi zamanı müəyyən edilmişdir ki, adeninli nükleotidlərin sayı timinli nükleotidlərin sayına (A=T) və quaninli nükleotidlərin sayı sitozinli nükleotidlərin sayına (Q=S) bərabər olur.

J.Uotson və F.Krik tərəfindən 1953-cü ildə təklif olunan DNT-nin ikiqat spiral modelində $A=T$ və $Q=S$ sayca bərabərlikləri əsas götürülmüşdür (şək.1).



Şəkil 1. DNT-nin quruluşu

Cüt əsaslar arasında əlaqə çox spesifikdir. A və T arasında 2 hidrogen rabitəsi, Q və S arasında 3 hidrogen rabitəsi olduğu üçün $Q=S$ rabitəsi $A=T$ rabitəsindən 2 dəfə qədər çox möhkəmdir. Deməli, tərkibində $Q=S$ cütlüyü çox olan DNT-nin çıxılığı yüksək olacaqdır.

Qeyd etmək lazımdır ki, hər bir mikroob növündə $Q+S$ miqdarı sabit olduğu üçün, bu miqdar taksonomik və filogenetik əhəmiyyət daşıyır.

DNT-nin ikiqat spiral quruluşunun möhkəmliyi təkcə hidrogen rabitələrinin hesabına deyil, həm də əsaslar arasındakı hidrofob təsir

sayəsində yaranır. Bununla belə, iki zəncirli DNT yüksək temperaturda əriyir və bu zaman cüt əsaslar arasında olan rabitələr qırılır və zəncirlər bir-birindən ayrılır. Bu prosesə DNT-nin denaturasiyası deyilir. Denaturasiya tam və qeyri-tam ola bilər.

Eukariot orqanizmlərdə nüvə DNT-si əsas zülallar olan histonlarla qeyri-kovalent şəkildə birləşmiş olur və xromosomun 50%-ni təşkil edir.

Bakteriyaların xromosomunda histonlar yoxdur, lakin onların hüceyrələrindən lizin və argininlə zəngin fraksiyalar alınmışdır.

Ribonüklein turşusu (RNT) purinli və pirimidinli nükleotidlərdən ibarət olan polimerdir. DNT-dən fərqli olaraq RNT-nin tərkibində timinin yerinə urasil və dezoksiriboza şəkəri əvəzinə isə riboza vardır. RNT əksər hallarda təkcəzəncirlidir. Bəzi hallarda təbii ikizəncirli RNT-yə rast gəlinir, məsələn, maya göbələklərində olan «killer» plazmidə (ingiliscə *killer*– öldürən deməkdir), insanda virus əleyhinə interferon zülalının induktoru olan ikizəncirli RNT.

Prokariot və eukariot orqanizmlərdə olan bütün RNT-lər üç əsas sinifə bölünür: informasiya (i-RNT), nəqliyyat (n-RNT) və ribosomal (r-RNT) RNT-lər. Hər bir sinifdən olan RNT ölçüsünə, funksiyasına və stabilliyinə görə fərqlənir.

Prokariot hüceyrələrdə i-RNT-si transkripsiya prosesində dərhal əmələ gəlir. Eukariot orqanizmlərdə sitoplazmanın i-RNT-si heterogen nüvə RNT-sinin məhsuludur və ölçüsünə görə sitoplazma i-RNT-sindən böyükdür. Prokariotların i-RNT-si eukariotların i-RNT-sinə nisbətən az stabildir.

Ribosom RNT-si “V” və ya “Y” formasında olub ribosomun karkasını təşkil edir və bəzi bakteriyalarda ümumi RNT-nin 80%-ni təşkil edir.

n-RNT-sinin hər bir molekulu 75-90 nükleotidlərdən ibarət olur. Hər bir prokariot və eukariot hüceyrədə, heç olmasa, 60-a qədər n-RNT-si vardır ki, onların hər biri ribosoma bir aminturşusu daşıyır.

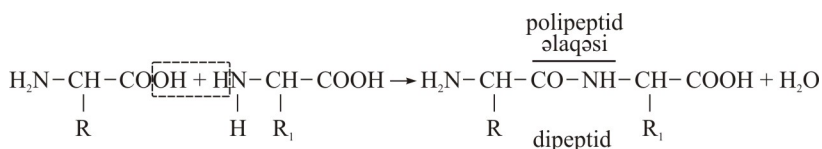
Zülallar

Zülallar yüksəkmolekullu polipeptidlər və onların törəmələrindən ibarətdir. Ancaq aminturşularından ibarət olan zülallara sadə zülallar deyilir. Sadə zülalların molekul çəkisi əsasən, 8000-10000 Da (dalton) arasında olur. Əgər zülalın tərkibində qeyri-zülali (prostetik) qruplar

varsa, ona mürəkkəb zülallar deyilir. Mürəkkəb zülallara hemoproteinlər, qlikoproteinlər, nükleoproteinlər, metal proteinlər, lipoproteinlər aiddir ki, onların tərkibində, müvafiq olaraq, hemoqlobin, sulukarbonlar, nükelin turşuları, metallar və lipidlər vardır.

Zülallar həllolmalarına, formalarına, üçölçülü strukturlarına, tərkibindəki fraksiyalarına görə fərqlənirlər. Onlar qlobulyar və xətti funksiyalarına görə katalitik aktiv, strukturlu və nəqedici ola bilirlər.

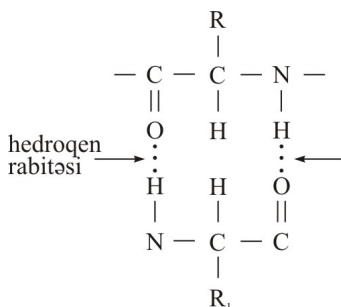
Zülalın ilkin (birinci) strukturunun əsasında peptid əlaqələri (rabitəsi) durur. Bu əlaqə amin turşusunun karboksil qalığı ilə amin qrupu arasında yaranır:



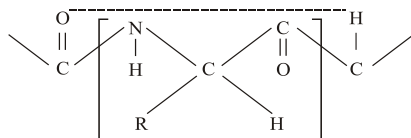
Tərkibində di-, tri-, tetra-, penta-, hekşa-, qepto-, okta-, nano- və dekapeptidlər olan oliqopeptidlər və on amin turşusundan çox olan polipeptidlər mövcuddur. Oliqo- və polipeptidlərin tərkibində olan amin turşularının xətti ardıcılığı peptid molekulunun (zülalın) birinci strukturunu təşkil edir.

Mikroorqanizmlərdə zülal molekullarından başqa tərkibində 3-dən 100-ə qədər amin turşusu qalığı olan kifayət qədər müxtəlif peptidlər var. Məsələn, siklopeptid antibiotiki olan qramisidin C beş cüt amin turşusundan ibarətdir.

Polipeptidlərin tərkibində azotun hidrogeni ilə karbonil qrupunun oksigeni arasında digər rabitələrə nisbətən zəif olan çoxlu hidrogen rabitəsi vardır:



Zülal molekulunda CO- və NH-qrupları arasında əmələgələn hidrogen rabitələri formalaşmış sağ α -spiralı stabilləşdirir. Spiralın hər bir burumunda 3-6 aminturşusu qalığı ola bilər:



*Zülal molekulunda α -spiralın
bir burumunun strukturu*

Beləliklə, hidrogen rabitələri hesabına stabilləşən α -spiral zülal molekulunun ikinci strukturunu təşkil edir.

Zülalın üçüncü və dördüncü strukturları da məlumdur. Üçüncü struktur kovalent disulfid əlaqələrin və polipeptid zəncirinin sahələri arasında yaranan qeyri-kovalent rabitələrin (əlavə hidrogen və ion rabitələri) hesabına, eləcə də hidrofob R-qrupların qarşılıqlı təsirindən yaranır. Disulfid əlaqələri zülalın tərkibində olan sistein aminturşulu polipeptid zəncirinin bir-birinə yaxınlaşması zamanı yaranır. Lakin bütün zülallarda bu əlaqə mövcud olmur. Məsələn, bağırsaq çöpü bakteriyasının zülallarında disulfid əlaqəsi yoxdur. Deməli, bu zülalların üçüncü strukturunun əmələ gəlməsində disulfid əlaqəsinin rolu yoxdur. Tərkibində disulfid rabitəsi olan zülallarda (məsələn, lizosimdə olan –S-S-rabitəsi) bu əlaqənin qırılması zülalın bioloji xassələrinin dəyişilməsinə gətirib çıxarır.

Məlumdur ki, bir çox zülallar hətta bir-birindən fərqli olan bir neçə polipeptid zəncirindən ibarət ola bilərlər. Belə zülal spesifik bioloji aktivliyə malik olduğu üçün ona bir bütöv molekul kimi baxılır. İki və daha çox polipeptid zəncirləri zülalın tərkibində bir-biri ilə polyar və hidrofob qarşılıqlı təsirdən birləşirlər və zülalın dördüncü strukturunu əmələ gətirirlər. Məsələn, bağırsaq çöpü bakteriyasının β -qalaktozidasının strukturunda 4 polipeptid zənciri vardır.

Polisaxaridlər

Böyük molekularda tərkibində 10-dan çox monosaxarid qalığı olan sulukarbon polimerləri (polisaxaridlər) də aiddir. Polisaxaridlər

(qlükanlar və poliozalar) təbiətdə ən geniş yayılmış biopolimerlərdir və müxtəlif sulukarbonların mənbəyi kimi mikroorqanizmlər mühüm yer tuturlar.

Polisaxaridlər homo- və heteropolisaxaridlər olmaqla 2 qrupa bölünür. Homopolisaxaridlərə *Mesenteroides* cinsli bakteriyalar və *Aerobasidium pullulans* göbələyi tərəfindən sintez olunan qlükan və *Rhodotorula* cinsli maya göbələkləri tərəfindən sintez olunan mannan aiddir. Heteropolisaxaridlərə *Cryptococcus* cinsli maya göbələklərinin əmələ gətirdikləri kapsula polisaxaridləri və *Xanthomonas campestris* bakteriyası tərəfindən sintez olunan ksantan aiddir.

Yuxarıda sadalanan polisaxaridlərin monomerləri arasında qlikozid əlaqələri mövcuddur və buna görə də onlar holozidlərə aiddir. Əgər polisaxarid qlükozanın hesabına əmələ gəlibsə, ona qlükozid, yox əgər digər şəkərlərin hesabına yaranıbsa, ona qlikozid deyilir.

Bəzi polisaxaridlərin tərkibində aminşəkər qalıqları var. Buna misal olaraq, bəzi mikroskopik göbələklərin hüceyrə divarında olan xitozanı göstərmək olar.

Polisaxaridlər neytral, turş və qələvi xassəli ola bilirlər. Bu xassələr polimerin molekulunda az və ya çox miqdarda olan funksional qrupların mövcudluğu ilə bağlıdır. Neytral polisaxaridlərə aubazidan (qlükan), mannan və dekstran; turş polisaxaridlərə – ksantan və kriellan; qələvi polisaxaridlərə isə xitozan aiddir.

Polisaxaridlərin kimyevi və fiziki xassələri onları əmələgətirən monosaxaridlərin quruluşu, konfiqurasiyası və konformasiyası ilə təyin olunur. «Quruluş» termini altında molekuldakı atomlar arasında olan əlaqələrin təbiəti və ardıcılığı nəzərdə tutulur. «Konfiqurasiya» termini altında karbon atomu ətrafında olan müəyyən qrup atomlar başa düşülür. «Konformasiya» termini isə maddənin molekulunda olan atomların fəzada müxtəlif formada yerləşməsinə göstərir.

Polisaxaridin konfiqurasiyası və konformasiyası məlum olduqda onun strukturu barədə fikir söyləmək mümkündür. Hazırda polisaxaridlərin birinci, ikinci, üçüncü və dördüncü strukturlara malik olması sübut olunmuşdur. Onların birinci strukturu polisaxaridin tərkibində monomerin rabitələrinin xarakteri, ardıcılığı və təbiəti ilə təyin olunur. İkinci struktur – monomerlərin əmələ gətirdikləri zəncirlər arasında olan kovalent əlaqələr hesabına yaranır. Üçüncü struktur – polisaxarid zəncirləri arasında energetik qarşılıqlı təsirdən ibarətdir. Dördüncü

struktur – üçüncü struktura malik polisaxarid «qlobullarının» öz arasında və ya digər polimerlər arasında olan qarşılıqlı təsirdir.

Homopolisaxaridlərin adı onu əmələgətirən monosaxaridlərdən asılı olaraq qoyulur və monosaxaridin adındakı «oza» sonluğu «an» sonluğu ilə əvəz olunur (məsələn, qlükan, mannan və s.).

Bəzən polisaxaridi onu sintez edən produsentin adı ilə adlandırılır və bu zaman «an» sonluğu saxlanılır. Məsələn, *Xanthomonas campestris* bakteriyasının əmələ gətirdiyi polisaxaridi ksantan, *Aureobasidium pullulans* göbələyinin əmələ gətirdiyi polisaxaridləri aubazidan və pullulan adlandırır.

Qlikokonyuqatlar

Qlikokonyuqatlar – sulukarbonların zülal, lipid və digər maddələrlə kovalent birləşməsindən alınan molekulardır. Bunlara qliko-proteinlər, peptidoqlikanlar, qlikolipidlər, lipopolisaxaridlər, qlikolipoproteinlər və teyxoa turşuları aiddir.

Qlikoproteinlər – sulukarbonlarla zülalların birləşməsindən alınan və müxtəlif mikroorqanizmlərdə geniş yayılmış maddələrdir. Bu maddələr struktur, nəqliyyat və katalitik, eləcə də tanınma və birləşdirmə funksiyalarını daşıyırlar. Mikroorqanizmlərin bəzi enzimləri (məsələn, ribonükleaza, plazmokoqulaza), patogen göbələklərin əmələ gətirdikləri allergen maddələr qlikoproteinlərə aiddir.

Peptidoqlikanlar (proteqlikanlar və ya qlikopeptidlər) – zülalların sulukarbonlarla birləşməsindən alınan maddələrdir. Buna bakteriyaların hüceyrə divarında olan murein karkası aiddir. Murein karkasın tərkibində tetrapeptidlər sulukarbonlarla muram (qlikolaktil) turşusu vasitəsilə birləşirlər. Peptidoqlikanı hidroliz etdikdə zülala və sulukarbona ayrılır.

Qlikolipidlər – sulukarbonların lipidlərlə birləşməsindən əmələ gələn polimerlərdir. Prokariot və eukariot mikroorqanizmlərin membranında rast gələn əsas qlikozillipidlər baktoprenol və dolixoldur. Sonuncular qlikolipidlərin (məsələn, miksoksantofillərin) əmələ gəlməsində iştirak edirlər. Digər qlikolipidlər (məsələn, mono- və diqalaktosilqliseridlər) sianobakterlərin xromatoforlarının tərkib hissəsinə daxildir. Qlikolipidlərə həmçinin sfinqolipidlər, vərəm mikobakteriyalarının virulentliyini təyin edən «kord amili», mikroorqanizmlərdə rast gələn qlikozildiasilqliserinlər aiddir.

Lipopolisaxaridlər (lipoqlikanlar) – lipidlərlə sulukarbonların birləşməsindən alınan endotoksin xassəli maddələrdir və qrammənfi bakteriyalarda (məsələn, *Salmonella newington* bakteriyasında) müşahidə olunub. Onların toksiki xassələrini tərkibindəki «A» lipidi müəyyən edir.

Qlikoproteinlər– sulukarbonların lipidlər və proteinlərlə birləşməsindən alınan maddələrdir. Qrammənfi bakteriyaların membranının və hüceyrə divarının tərkibində nativ şəkildə mövcuddurlar. Bu maddələr turşu ilə hidroliz olunduqda tərkib hissələrinə (sulukarbon, lipid, zülal, lipid-zülal, sulukarbon-lipid) ayrılırlar.

Teyxoa turşuları– polimer strukturlar olub, qlikokonyuqatlar və fosfolipidlər arasında aralıq yer tutan maddələrdir. Teyxoa turşuları ancaq qrammüsbət bakteriyalarda tapılıb. Onlar hüceyrə membranı və divarındakı polisaxaridlərlə bağlı olur və ya periplazmatik boşluqda lokalizə olunur.

Lipidlər

Lipidlər heterogen maddələr qrupuna aid olub, bu və ya digər dərəcədə yağ turşularına oxşarırlar. Onlar yağ turşuları kimi suda həll olmur və yalnız qeyri-polyar həlledicilərdə (efir, xloroform, benzin) həll olurlar. Lipidlərə piylər, yağlar, mum və bu kimi oxşar maddələr aiddir.

Lipidlər sadə və mürəkkəb (birləşmiş) olmaqla iki qrupa ayrılırlar. Onlardan birincisi lipidlər, ikincisi isə lipokonyuqatlar adlanır. Sadə lipidlərə piylər, yağlar və mumlar daxildir. Piylər və yağlar yağ turşuları ilə qliserinin efirlərindən ibarətdir. Bəzi hallarda qliserindən başqa setil spirti, xolesterol kimi digər spirtlər rast gəlinir. Yağları maye piylər kimi xarakterizə etmək olar. Piylər adətən tərkibində cüt saylı karbon atomu olan yağ turşularının efirləridir. Mumlar isə yüksək-molekullu təkatomlu spirtlərlə yağ turşularının efirləridir. Bunlara arı mumu, lanolin aiddir. Sonuncular mikroorqanizmlərdə tapılmayıb.

Yağ turşuları doymuş, doymamış və yarımdoymuş (polienlər) olmaqla 3 yerə bölünürlər. Polienlər bakteriya hüceyrələrinin lipidlərində tapılmayıb.

Bəzi göbəklər prostaqlandinlər əmələ gətirirlər. Bunlar, çox yüksək və çoxtərəfli bioloji aktivliyə malik olub, təbabətdə böyük əhəmiyyət kəsb edirlər.

Piyələr və yağlar arasında neytral piylər, fosfoqliseridlər (fosfolipidlər) və fosforibitidlər (qlikolipidlər) mövcuddur. Bunlar da öz növbəsində mono-, di- və triqliseridlərə ayrılırlar.

Yağlar, piylərdən fərqli olaraq, əsasən doymamış yağ turşularından ibarətdir. Mikroorqanizmləri aşağı temperaturda becərdikdə onlarda tərkibində doymamış yağ turşuları olan lipidlərin miqdarı artır.

Fosfoqliseridlər və fosforibitlər hüceyrə membranının tərkibinə daxildirlər. Onların strukturunda qliserinin və ya ribitin ilkin spirt qrupundan biri fosfat turşusu ilə efrələşib. Buna görə də onlara fosfolipidlər də deyilir. Əgər fosfatidilqliserinə daha bir molekul fosfat turşusu birləşsə, onda kardiolipin əmələ gəlir. Sonuncu, bakteriya hüceyrələrinin membranında və eukariot hüceyrələrinin mitoxondrisinin membranında mövcuddur. Fosfatidilqliserin eukariot hüceyrələrin membranında rast gəlinmir (və ya cüzi miqdarda rast gəlinir), lakin prokariotlarda çox geniş yayılmış lipiddir.

Yuxarıda göstərilən fosfolipidlərdən təkə teyxoa və lipoteyxoa turşuları qrammüsbət bakteriyalarda rast gəlinir. Digər fosfolipidlər prokariot və eukariot hüceyrələrin membranında geniş yayılmış maddələrdir.

Lipokonyuqatlar

Lipokonyuqatlar tərkibində kovalent rabitə ilə birləşmiş yağ turşuları, spirtlər və ya digər komponentlər (məsələn, zülallar, sulukarbonlar) olan maddələrdir. Lipokonyuqatların aşağıdakı növləri vardır. Sfinqolipidlər, mikosterinlər, terpenlər, qlikolipidlər, lipoproteinlər və lipoqlikanlar.

Sfinqolipidlərin tərkibində, qliserin yox, dihidrosfinqozin və onun doymamış analoqu olan sfinqozin spirti vardır. Sfinqolipidlərə tərkibində monoza, sfinqozin spirti və yağ turşuları olan serebrozidlər aiddir. Mikroorqanizmlərdə serebrozidlər rast gəlinməyib, lakin onların törəmələri olan seremidlər *Escherihia coli* bakteriyasının pillələrinin tərkibində müşahidə olunub.

Mikosterinlərin tərkibində qliserin yoxdur. Onlar çox vaxt lipidlərlə birləşmiş olurlar. Mikosterinlər steroid (daha dəqiq desək, sterin spirti) əsaslı perhidrosiklopentanfenantren nüvəsinin törəmələridir. Eukariot mikroorqanizmlərin (məsələn, maya göbələklərin) membranında

erqosterin mövcuddur. Buna görə də maya göbələklərindən D provitami olan erqosterin alınması üçün istifadə olunur.

Terpenlərə izoprenoid strukturlar daxildir. Tərkibində iki izopren qrupası olan terpenlərə monotərpenlər deyilir. Tərkibində üç və dörd izopren qrupları olan terpenlərə, müvafiq olaraq, seskviterpenlər və tetraterpenlər deyilir.

Bütün aerob mikroorqanizmlərin elektron ötürmə zəncirində terpenlərə aid olan ubixinon və ya koenzim Q mühüm rol oynayır. Poliizoprenoid strukturlar həm prokariot, həm də eukariot mikroorqanizmlərin hüceyrələrində tapılıb. Onlar prokariotlarda hüceyrə divarının, eukariotlarda isə qlikoproteinlərin və proteoqlikanların sintezində iştirak edirlər.

İzoprenoidə piqment əmələgətirən müxtəlif mikroorqanizmlərin (məsələn, *Corynebacterium*, *Pseudomonas*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* və s.) sintez etdikləri karotinoidlər də aiddir.

Lipoproteinlər qrammənfı bakteriyaların hüceyrə divarının tərkib hissəsidir və bir qayda olaraq, qlikoproteinlərin tərkibinə daxildir.

Mikroorqanizmlərin makromolekullu birləşmələri hüceyrədə molekulyarüstü komplekslərin yaranması üçün əsas mənbədir. Sonunculardan prokariot və eukariot hüceyrələrin komponentləri, orqanoidləri və digər strukturları qurulur.

1.3. Mikrob hüceyrəsində kiçik və böyük molekulların lokalizasiyası

Hüceyrə komponentlərinin və orqanoidlərinin əmələ gəlməsi üçün hüceyrədə olan kiçik və böyük molekullu maddələr istifadə olunur. Bu maddələrin bir qrupu hüceyrə strukturlarının əmələ gəlməsində əsas yer tutur, digərləri isə, hüceyrədə gedən maddələr mübadiləsi proseslərini təmin edirlər. Bu proseslər nəticəsində kiçikmolekullu maddələrdən birincili və ikincili metabolitlər, ATF və digər molekullar (enzimlər, koenzimlər, kofaktorlar) əmələ gəlir. Üçüncü qrup maddələr (nüklein turşuları) sintez olunur ki, irsi məlumatın saxlanması və nəsil-dən-nəsilə ötürülməsində onlardan istifadə olunur.

Molekulyar kütləsi 350 Da-dan böyük olmayan kiçikmolekullu maddələr hüceyrədə qeyri-bərabər şəkildə lokalizə olunublar. Su, onda həll olan maddələrlə bir yerdə (bəzi makromolekulu zülallar da daxil

olmaqla) hüceyrənin həcmnin əsas hissəsini tutur. O, dispersion nüvənin əsas hissəsini təşkil edir. Deməli, istənilən kimyəvi maddə molekulası hüceyrədə su mühitində yerləşir və ya su ilə bağlıdır (məsələn, molekula ətrafında hidrat qılıfının örtüyünün olması). Su və oksigen hüceyrədaxili və hüceyrəxarici qatılıqların bərabərləşməsinə qədər hüceyrəyə passiv diffuziya yolu ilə daxil olurlar. Əksər kiçik-molekullu maddələrin ətraf mühitdən hüceyrə daxilinə keçməsi membranda mövcud olan xüsusi nəqlətmə sistemi vasitəsilə həyata keçirilir. Məsələn, *Escherichia coli* və *Staphylococcus aureus* bakteriyası hüceyrələrinə monosaxaridlər məhz bu yolla nəql olunurlar.

Beləliklə, hüceyrədə gedən metabolizm proseslərinin fasiləsizliyi kiçikmolekullu maddələrin hüceyrəyə fasiləsiz daxil olmasına əsaslanır və bu maddələr konstruktiv və energetik mübadiləyə sərf olunur. Konstruktiv mübadilə (biopolimerlərin sintezi) energetik mübadilə (tənəffüs və qıvcırma) zamanı yaranan enerjinin sərf olunması ilə gedir. Hüceyrə daxilində kiçikmolekullu maddələr həmişə mövcud olur. Bəzi kiçik-molekullu maddələr, məsələn, purinlər və pirimidinlər, aminurşular, polifosfatlar, bəzi vitaminlər (B₂), kükürd hüceyrədə pul (ingiliscədən – *pool* - fond) şəklində vakuollarda toplanır.

Hüceyrəyə daxil olan bəzi kation və anionlar əsasən enzimlərlə birləşərək makromolekulların tərkib hissəsini təşkil edirlər. Belə ki, dəmir-sitoxromların və ferredoksinlərin, maqnezium-bakterioxlorofil-lərin, RNT və DNT-polimerazaların, manqan-superoksiddismutazanın və oksigenazaların, nikel-ureazanın tərkibinə daxildirlər.

Kationların lokalizasiyası onların duzlarından fərqlidir. Belə ki, onlar membranda fiksə oluna bilirlər və ya eukariot hüceyrələrdə orqanoidlərin (mitoxondri, lizosom, Holci aparatı və b.) tərkibinə daxil ola bilirlər.

Müxtəlif heterotrof mikroorqanizmlər kiçikmolekullu üzvi maddələri, məsələn, monosaxaridləri (qlükoza, fruktoza) və disaxaridləri (laktoza, saxaroza) karbon mənbəyi kimi istifadə edirlər. Bu hallarda şəkərlər, hüceyrə daxilinə heç bir dəyişikliyə uğramadan nəql olunurlar. Belə kiçik molekullar hüceyrənin sitoplazmasında həll olmuş şəkildə mövcud olur və parçalanaraq energetik mübadilədə iştirak edir. Buna görə də mikrob hüceyrələri tərəfindən mənimsənilən şəkərlərin hüceyrədə mövcudluğu sabit deyil və tranzitor xarakteri daşıyır.

Hüceyrəsiz canlı varlıqlarda – bakteriyaların, göbələklərin, bitki və heyvanların viruslarında metabolizm mövcud deyil və buna görə də

onlar çoxalmaq üçün sahib hüceyrənin metabolizmindən istifadə edirlər. Viruslarda tranzitor maddələr yoxdur, lakin bütün viruslarda zülallar və nüklein turşuları mövcuddur.

Bir çox viruslarda sahib hüceyrənin daxilinə keçməkdə iştirak edən enzimlər vardır. Şiş əmələgətirən bəzi RNT-tərkibli viruslarda isə virusun məlumat RNT-si əsasında DNT-nin transkripsiyasını katalizə edən əkstranskriptaza enzimi vardır. Bəzi virus hissəciklərində virusun strukturuna daxil olan lipidlər vardır, bəzilərinə isə kapsidin tərkibində qlikoproteinlər tapılıb.

Bakteriofaqlar əsasən 2 tip makromolekuldan ibarət olurlar: zülaldan və nüklein turşularından (çox vaxt DNT). Zülaldan başcıq, quyruq, mil, quyruğun yığılıb-açıla bilən örtüyü, fibrillər formalaşır. *Pseudomonas marine* bakteriyası faqının (virusun) tərkibində müstəsna hal kimi ikizəncirli DNT vardır ki, zülali membranla əhatə olunub. Bundan başqa bu faqın tərkibində endonükleaza və RNT-polimeraza enzimləri vardır.

Makromolekullar hüceyrədə həm müvəqqəti, həm də onun bütün ömrü boyu mövcud olan daimi strukturları ola bilər. Sonuncuların hüceyrədə müəyyən lokalizasiyası və ya topologiyası vardır. Belə ki, sianobakteriyalarda xlorofill fotosintetik aparat olan tilakoidlərin tərkib hissəsidir; eukariot orqanizmlərdə Krebs sikli reaksiyalarını katalizə edən enzimlər mitoxondrilərdə yerləşir. DNT eukariot mikroorqanizmlərdə (göbələklərdə) nüvənin, prokariotlarda (bakteriyalarda) isə nükleotidin tərkib hissəsidir

Mikroorqanizmlərin vakuollarında müvəqqəti də olsa qlikanlar, lipidlər, zülallar, hidrolitik enzimlər, karotinoidlər mövcud olur. Hüceyrə sitoplazmasında qlikogen, qranulyoza, poli-β-hidroksiyağ turşusu, nəqliyyat RNT-si, karotinoidlər və enzimlər (hidrolazalar və oksidoreduktazalar) rast gəlinir.

Qeyd etmək lazımdır ki, mikrob hüceyrələrində struktur, fizioloji və biokimyəvi differensiasiya olmasına baxmayaraq, onların mübadilə proseslərində kəskin ayrılıq yoxdur.

II FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRİN METABOLİZMİ

2.1. Mikroorqanizmlərin metabolizminin əsas anlayışları

Mikrob hüceyrəsində enzimlər tərəfindən katalizə olunan bütün reaksiyalar və proseslər bütövlükdə maddələr mübadiləsi və ya **metabolizm** adlanır. Metabolizm proseslərində əmələ gələn aralıq məhsullara metabolitlər deyilir.

Hüceyrə metabolizminin iki funksiyası vardır. Birincisi, hüceyrəni enerji ilə təmin edir və bu enerji hüceyrədə gedən sintez proseslərində və enerji tələb olunan digər proseslərdə istifadə edilir. İkincisi, hüceyrə komponentlərinin qurulması üçün lazım olan materialları sintez edir.

Hüceyrədə gedən bütün metabolizm prosesləri üç qrupa bölünür. Hüceyrəyə daxil olmuş qida maddələri əvvəlcə kiçik fraqmentlərə parçalanır. Sonra aralıq məhsullar əmələ gəlir ki, onların CO_2 və H_2O -ya qədər parçalanması proseslərində enerji ayrılır və ATF şəklində hüceyrədə toplanır. Metabolizmin bu hissəsinə **katabolizm** və ya energetik mübadilə (dissimilyasiya) deyilir. Əksər hallarda aralıq məhsullar üzvi turşulara və fosfor efiirlərinə çevrilirlər. Metabolizmin bu hissəsinə **amfibolizm** (və ya aralıq mübadilə) deyilir. Sonra kiçik molekulu birləşmələrdən hüceyrənin əsas inşaat blokları sayılan amin turşular, purinlər, pirimidinlər, şəkərlərin fosfatları sintez olunur. Sonunculardan polimer makromolekullar – zülallar, nuklein turşuları, yağlar, polisaxaridəlr və s. inşa olunur. Biosintez proseslərindən ibarət olan metabolizmin bu hissəsinə **anabolizm** və ya konstruktiv metabolizm (assimilyasiya) deyilir. Katabolizm proseslərində əmələ gələn enerji (ATF) anabolizm proseslərində istifadə olunur.

Digər nöqtəyi-nəzərdən metabolizmi iki mərhələyə ayırmaq olar: **hazırlıq (və ya periferik)** və **mərkəzi metabolizm**. Hazırlıq mərhələsində müxtəlif təbiətli üzvi maddələr mərkəzi metabolizmə daxil olmaq üçün hazırlanır.

Mikroorqanizmlərin fizioloji funksiyaları ilə bağlı olaraq metabolizmi daha iki qrupa: **birincili** və **ikincili** metabolizmə ayırırlar. Birincili metabolizm mikrob kulturasının intensiv inkişafı zamanı, ikin-

cili metabolizm işə kulturenin inkişafının zəifləməsi və tormozlanması fəzasında baş verir.

2.2. Periferik və mərkəzi metabolizm

Üzvi maddələr aerob şəraitdə mikroorqanizmlər tərəfindən karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə olunduqda CO_2 və H_2O -yə qədər tam parçalanır. Lakin substratın bir hissəsi tam parçalanmır və hüceyrə komponentlərinin sintezi üçün istifadə olunan aralıq məhsullara çevrilir. Deməli, ilkin substrat bir sıra çevrilmələrə məruz qaldıqdan sonra biosintez proseslərində istifadə oluna bilən şəkllə düşür.

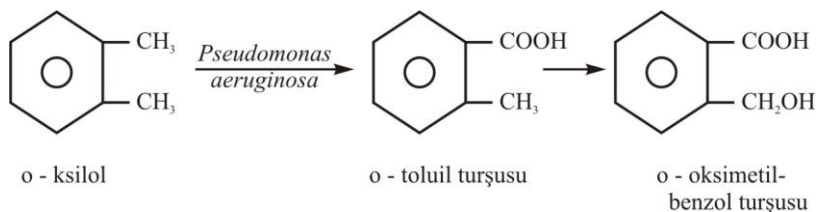
Mikroorqanizmlər zülalları, yağları, sulukarbonları, karbohidrogenləri və digər üzvi maddələri müxtəlif yollarla parçalayır və hər birinin parçalanmasında bir-birindən fərqlənən spesifik enzimlər iştirak edir. Nəticədə, müxtəlif təbiətli, üzvi maddələrdən eyni bir (hamı üçün ümumi olan) metabolit, məsələn, pirüüzüm turşusu və ya asetil-KoA əmələ gəlir. Sonuncunun sonrakı çevrilmə reaksiyaları əvvəlki proseslərdən fərqli olaraq oxşar şəkildə eyni adlı enzimlərlə həyata keçirilir. Başqa sözlə, pirüüzüm turşusunun hansı ilkin substratdan əmələ gəlməsindən asılı olmayaraq çevrilmə reaksiyaları eyni şəkildə baş verir. Ümumi metabolitin (məsələn, pirüüzüm turşusunun) əmələ gəlməsinə qədər olan bütün oksidləşmə prosesləri *periferik* (və ya hazırlıq) metabolizm adlanır.

Əmələ gələn ümumi metabolitin mənşəyindən asılı olmayaraq, onun sonrakı çevrilmələri eyni (oxşar) gedir və eyni enzimlərlə həyata keçirilir. Nəticədə metabolit Krebs siklinə daxil olur. Ümumi metabolitin sonrakı çevrilmələri mərkəzi metabolizm adlanır.

Mərkəzi metabolizmin əsasını Krebs sikli təşkil edir. Bu siklin əsas funksiyası hüceyrənin struktur vahidlərinin biosintezi üçün lazım olan ilkin maddələri sintez etməkdir. Əmələ gələn üzvi turşular biosintez proseslərində istifadə olunur. Onların miqdarı azaldıqca əlavə reaksiyalar hesabına yeniləri əmələ gəlir. Metabolizmin bu əlavə reaksiyalar yoluna *anaplerotik yol* deyilir. Metabolizmin bu hissəsi də mərkəzi metabolizmə daxildir.

Qeyd etmək lazımdır ki, bəzi hallarda mikrob hüceyrəsi üzvi maddəni qeyri-tam (bir qədər) oksidləşdirir və bu halda oksidləşən maddə mərkəzi metabolizmə daxil olmaq üçün hazırlana bilmir. Məsələn, bəzi patogen bakteriyalar (stafilokoklar, psevdomonadlar)

antibiotiklərin (penisillin, streptomisin) molekulunda kiçik bir dəyişiklik yaratmaqla onun toksiki təsirini aradan qaldırırlar. Bu halda mikrobu hüceyrəsi antibiotiki toksiki təsiri itirə bilən hala çevrilənə qədər oksidləşdirir və buna enerji sərf edir. Belə çevrilmə zamanı antibiotikin əsas strukturu dəyişmir və o, metabolizmin sonrakı mərhələlərinə daxil olur. Başqa sözlə desək, antibiotik mərkəzi metabolizmə daxil olmaq üçün hazırlanmır (və mərkəzi metabolizmə daxil ola bilmir). Digər bir misal kimi o-ksilolun *Pseudomonas aeruginosa* bakteriyası tərəfindən oksidləşməsini göstərmək olar. Bakteriya o-ksilolu əvvəlcə o-toluol, sonra o-oksimetilbenzol turşusuna çevirir. Sonuncu isə bakteriya tərəfindən oksidləşmir (parçalanmır):



Deməli, o-ksilol bakteriya tərəfindən bir qədər oksidləşsə də, o, mərkəzi metabolizmə daxil olmaq üçün lazım olan şəkə düşə bilmir və buna görə də mərkəzi metabolizmə daxil ola bilmir. Əlbəttə, belə qeyri-tam oksidləşmə proseslərini hazırlıq metabolizmi adlandırmaq olmaz. Buna görə də metabolizmdə bu kimi prosesləri əhatə etmək üçün **periferik metabolizm** termini irəli sürülmüşdür. Periferik metabolizm mənasına görə daha əhatəli olub, həm hazırlıq metabolizmi proseslərini, həm də qeyri-hazırlıq oksidləşmə reaksiyalarını özündə əks etdirir.

2.3. Birincili və ikincili metabolizm

Mikroorqanizmlər tərəfindən müxtəlif yollarla həyata keçirilən metabolizm proseslərində əmələ gələn aralıq məhsullar, onların funksiyasından asılı olaraq ya tam oksidləşməyə məruz qalır (hüceyrənin böyüməsinə və çoxalmasına sərf olunur), ya da hüceyrədə (və ya kultural mühitdə) toplanır. Funksiyasına görə fərqlənən bu metabolizm proseslərini birincili və ikincili metabolizmə ayırırlar.

Birincili metabolizm– mikrob populyasiyasının aktiv inkişafı və böyüməsi (trofofaza) mərhələsində gedən biokimyəvi proseslərdir. Bu, ilk növbədə, sulukarbonların, zülalların, lipidlərin, nüklein turşularının və bəzi üzvi turşuların əmələ gəlməsi və parçalanması reaksiyalarıdır. Bu zaman əmələ gələn metabolitlərə birincili metabolitlər deyilir. Birincili metabolitlərə hüceyrə komponentlərinin sintezi üçün istifadə olunan zülallar, əksər enzimlər, yağlar, sulukarbonlar, nüklein turşuları, ATF və digər birləşmələr aiddir.

İkincili metabolizm– mikrob populyasiyasının inkişafının tormozlanması (idiofaza) mərhələsində gedən biokimyəvi proseslərdir. İkincili metabolizm zamanı sintez olunan maddələr ikincili metabolitlər adlanır. Bunlara boy maddələri, toksinlər, hormonal maddələr, vitaminlər, aminoturşuları, antibiotiklər, üzvi turşular, alkaloidlər və bəzi enzimlər aiddir.

Metabolizmin belə iki yerə bölünməsi nisbi xarakter daşıyır. Belə ki, bəzi ikincili metabolitlər az miqdarda da olsa birincili metabolizm zamanı və əksinə, bəzi birincili metabolitlər az miqdarda ikincili metabolizm zamanı əmələ gələ bilər.

Beləliklə, mikrob kulturasının becərilməsi prosesi iki mərhələyə – trofofazaya (yunanca «trofo» - qidalanma) və idiofazaya (yunanca «idio» - spesifik) ayrılır. Trofofazada mikrobun böyümə sürəti çox yüksək və ikincili metabolitlərin əmələgəlmə sürəti isə çox zəif olur. İdiofazada isə, əksinə, mikrobun inkişaf sürəti çox aşağı (və ya inkişaf heç yoxdur) və ikincili metabolitlərin əmələgəlmə sürəti isə çox yüksək olur.

İkincili metabolitlərin biosintezi ayrı-ayrı göbələk və bakteriyalar üçün stabil spesifik əlamətdir.

Əmələ gələn metabolitlərin təbiətinin öyrənilməsi onların biosintez yollarının müəyyənləşdirilməsinə imkan vermişdir. Bütün ikincili metabolitlər birincili metabolitlərdən sintez olunur. Onların biosintezi birləşmə, oksidləşmə, reduksiya, aminləşmə, dezaminləşmə, hidrosidləşmə və b. reaksiyaların əsasında gedir. Hüceyrədə metabolitlərin sintez mexanizminə əsasən ikincili metabolitlər müxtəlif qruplara bölünür.

Bakteriya və göbələkdərin ikincili metabolitlərinin çoxu müalicə vasitəsi, boy maddəsi, qida və yem əlavəsi kimi istifadə olunur.

Bunlara antibiotiklər, vitaminlər, alkaloidlər, ekzopolisaxaridlər və bəzi enzimlər aiddir.

2.4. Katabolizm (energetik metabolizm)

2.4.1. Mikroorqanizmlər tərəfindən istifadə olunan enerji formaları

Müasir dövrdə müəyyən edilmişdir ki, hüceyrədə enerji makroergik rabitələrə malik kimyəvi birləşmələr şəklində toplanır. Makroergik rabitələrin hidrolitik olaraq qırılması zamanı enerji ayrılır ki, bu da, hüceyrədə gedən sintez və digər proseslərə sərf olunur.

Katabolizm prosesində əmələ gələn enerji aşağıdakı birləşmələr şəklində toplanır və ötürülür: adenzintrifosfat (ATF), adenzindifosfat (ADF), sitozintrifosfat (STF), quanozintrifosfat (QTF), kreatinfosfat, asetilfosfat və s. Bununla belə, hüceyrələrdə enerjinin əsas hissəsi ATF şəklində ehtiyat olaraq toplanır.

Mikrob hüceyrəsi ATF enerjisini hüceyrəyə lazım olan müxtəlif maddələrin sintezinə, qida maddələrinin nəqlinə, hərəkətə, bioluminensensiyaya sərf edir və hətta enerjinin bir hissəsi istilik şəklində ayrılır.

2.4.2. Mikroorqanizmlərdə fosforlaşmanın tipləri

Canlı hüceyrədə ATF-in əmələ gəlməsi prosesinə fosforlaşma deyilir. Mikroorqanizmlərdə fosforlaşmanın 3 tipi məlumdur:

- 1) substrat fosforlaşması;
- 2) oksidləşdirici fosforlaşma;
- 3) fotofosforlaşma.

Substrat fosforlaşması. Bu fosforlaşma əsasən qıvcırma prosesi törədən bakteriya və göbələklərdə müşahidə olunur. Qıvcırma hüceyrənin həll edici sistemində baş verir. Tərkibində oksidləşmiş karbon atomları olan kimyəvi maddələr qıvcırmaya məruz qalır. Prosesin energetik hissəsi onun oksidləşdirici fazasıdır. Çünki enerjinin ayrılması oksidləşmə reaksiyası əsasında gedir. Deməli, fosforlaşma prosesi oksidləşmə reaksiyası ilə bağlıdır. Bu prosesdə enzimdən başqa

substrat da iştirak edir. Məhz buna görə fosforlaşma substrat fosforlaşması adlanır. Enzimin köməkliyi ilə substratın bir hissəsindən elektron qopub digər hissəsinə birləşir. Yəni oksidləşmə-reduksiya reaksiyası substratın özü ilə bağlı olaraq gedir. Substratın oksidləşən hissəsi karbon qazına, reduksiya olan hissəsi isə hər hansı bir metabolit (məsələn, etil spirtinə, süd turşusuna və s.) çevrilir. Substrat fosforlaşması zamanı 1 molekul qlükozadan bir-neçə (2-3) molekul ATF əmələ gəlir.

Oksidləşdirici fosforlaşma. Qida maddələrinin oksidləşməsindən çoxlu enerjinin ayrılması və ATF şəklində toplanması tənəffüs prosesində, yəni molekulyar oksigenin iştirakı ilə üzvi maddələrin parçalanması zamanı baş verir. Enzimin köməyi ilə elektron substratdan ayrılaraq tənəffüs zənciri boyu ötürülüb molekulyar oksigenə verilir. Elektronun ötürülməsi prosesində ATF əmələ gəlir və bu prosesdə yalnız enzim iştirak edir (substrat iştirak etmir). ATF-in bu yolla əmələ gəlməsi prosesinə oksidləşdirici fosforlaşma deyilir. Oksidləşdirici fosforlaşma prosesində 1 molekul qlükozadan 38 molekul ATF əmələ gəlir.

Qeyd etmək lazımdır ki, mikroorqanizmlərdə oksidləşdirici fosforlaşma həm aerob, həm də anaerob tənəffüs zamanı baş verir. Anaerob tənəffüs zamanı substratdan ayrılan elektron tənəffüs zənciri boyu müxtəlif qeyri-üzvi maddələrə (NO_3^- , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , Fe^{+3} və s.) verilir.

Fotofosforlaşma. Fotofosforlaşma prosesi fotosintez törədən bakteriyaların xloroplastlarında gedir. Xloroplastlar tərəfindən işığın udulması, ADF və qeyri-üzvi fosforun olduğu şəraitdə ATF-in əmələ gəlməsi ilə nəticələnir. Oxşar şəraitdə, lakin qaranlıq mühidə ATF əmələ gəlmir. Deməli, ATF-in əmələ gəlməsini işıq (ışıq enerjisi) törədir. Buna görə də bu prosesə fotofosforlaşma deyilir. Işığın təsirindən bakterioxlorofildən elektron qopur və ötürücü akseptorlara, məsələn, NADF-ə verilir. Sonra bu elektron ADF-dən ATF-in əmələ gəlməsində istifadə olunur. Fosforlaşmanın bütün hallarında ADF fosfatın akseptoru rolunu oynayır.

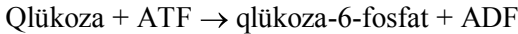
2.4.3. Mikroorqanizmlər tərəfindən üzvi maddələrin parçalanması zamanı enerjinin alınma yolları

Mikroorqanizmlər enerjini qıvcırma, aerob və anaerob tənəffüs, fotosintez və xemosintez proseslərində alır. Bütün bu metabolizm prosesləri təkamül prosesində formalaşmışdır.

Müxtəlif üzvi maddələrin hüceyrədə parçalanması ilk növbədə enerjini (ATF-in) alınmasına xidmət edir. Enerjinin alınması ilə gedən reaksiya oksidləşmə reaksiyasıdır. Oksidləşən karbon CO₂ şəklində ayrılır, hidrogen və ya elektron isə ilk mərhələdə NAD⁺-a verilir. Elektronun sonrakı ötürülməsi müxtəlif şəkildə baş verə bilər. Elektronun son akseptorunun təbiətində asılı olaraq qıvcırma, aerob tənəffüs və anaerob tənəffüs prosesləri ayırd edilir. Deməli, üzvi maddələrin oksidləşməsi zamanı mikroorqanizmlər enerjini yuxarıda göstərilən üç yolla ala bilərlər.

2.4.4. Heksoza şəklərlərinin parçalanma yolları

Heksoza şəklərlərinin ən tipik nümayəndəsi qlükozadır. Qlükozanın piruüzüm turşusuna qədər çevrilmə reaksiyaları qlikoliz adlanır. Mikroorqanizmlərdə qlükozadan piruüzüm turşusunun əmələ gəlməsinin üç yolu məlumdur. Qlükoza əvvəlcə qlükoza-6-fosfata çevrilir:



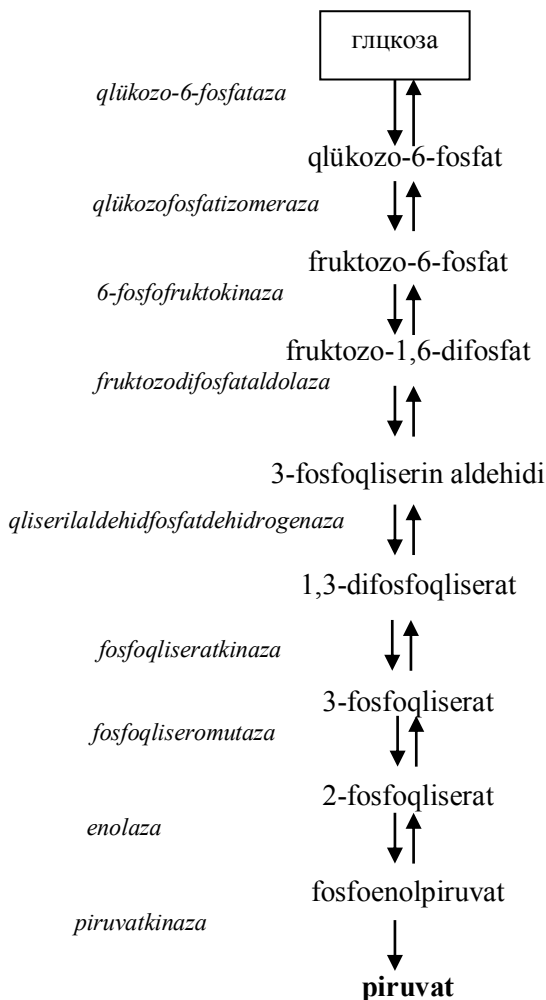
Qlükoza-6-fosfatın piruüzüm turşusuna çevrilməsi isə üç yolla gedə bilər:

- 1) fruktozo-1,6-difosfat yolu (Embden-Meyerqof-Parnas yolu);
- 2) pentozofosfat yolu (heksozomonofosfat yolu);
- 3) 2-keto-3-dezoksi-6-fosfoqlükonat yolu (Entner-Dudorov yolu).

Qlükozanın parçalanmasının fruktoza-1,6-difosfat yolu (Embden-Meyerqof-Parnas yolu)

Qlükozanın parçalanmasının bu yolu əvvəlcə maya göbələklərində və əzələlərdə, sonra isə bakteriyalarda tapılmışdır. Bu prosesdə qlükozanın oksidləşməsindən əmələ gələn qlükoza-6-fosfat qlükozofosfatizomeraza enziminin təsiri ilə fruktozo-6-fosfata, sonra fosfofruktokinaza enziminin təsiri ilə fruktozo-1,6-difosfata çevrilir. Sonuncudan fruktozodifosfataldolaza enziminin təsirindən iki üçatomlu

şəkər əmələ gəlir. Bütün bu reaksiyalar yalnız qlükozanın bu yolu üçün xarakterikdir. Sonuncular 3-fosfoqliserinaldehidə çevrilir və bu da öz növbəsində bir neçə mərhələdən sonra pirüüzüm turşusuna çevrilir (şək.2).



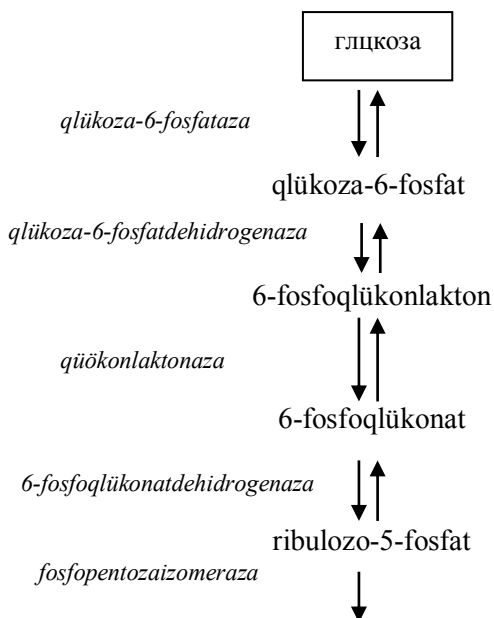
Şəkil 2. Qlükozanın parçalanmasının fruktoza-1,6-difosfat yolu

Qlükozanın oksidləşməsinin bu yolu *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis*, *Streptomyces griseus* bakteriyalarında və *Candida utilis*, *Penicillium chrysogenum* göbələklərində yaxşı öyrənilmişdir.

Qlükozanın parçalanmasının pentozofosfat (və ya heksozomonofosfat) yolu

Qlükozanın bu yolla parçalanması bir çox mikroorqanizmlərdə müşahidə olunur. Qlükozo-6-fosfat qlükozo-6-fosfatdehidrogenaza enziminin təsirindən 6-fosfoqlükonolaktona çevrilir, sonra qlükonolaktonazanın köməyi ilə 6-fosfoqlükon turşusuna çevrilir. Sonuncu, dehidrogenaza enziminin təsirindən əvvəlcə 3-keto-6-fosfoqlükon turşusuna, sonra ribulozo-5-fosfata çevrilir (şək.3). Fosfopentoizomeraza enziminin təsirindən ribuloza-5-fosfat riboza-5-fosfata çevrilə bilər. Sonuncu, pentozatərkibli nükleotidlərin və RNT-nin sintezində istifadə olunur. Bununla qlükozanın pentozofosfat yolu ilə parçalanması bitir.

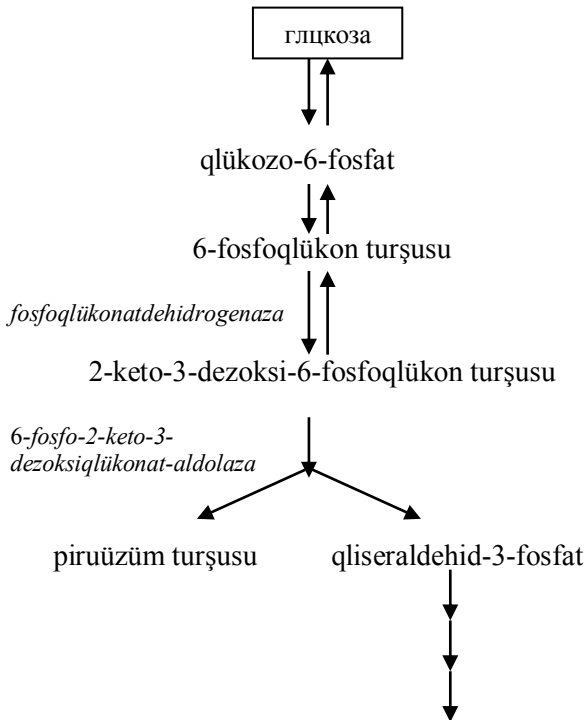
Qlükozanın pentozofosfat yolu ilə oksidləşməsi *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Gluconobacter oxydans* bakteriyalarında və *Candida utilis*, *Penicillium chrysogenum* göbələklərində kifayət qədər öyrənilmişdir.



riboza-5-fosfat

Şəkil 3. Qlükozanın parçalanmasının pentozofosfat yolu Qlükozanın 2-keto-3-dezoksi-6-fosfoqlükonat yolu ilə parçalanması (Entner-Dudorov yolu)

Qlükozanın parçalanmasının bu yolu həm aerob, həm də anaerob bakteriyalarda tapılmışdır. Qlükozanın oksidləşməsi zamanı əmələ gələn qlükozo-6-fosfat əvvəlcə pentozofosfat yolunda olduğu kimi 6-fosfoqlükonata parçalanır. Fosfoqlükonatdehidrogenaza enziminin təsiri ilə o, suyun ayrılması ilə gədən 2-keto-3-dezoksi-6-fosfoqlükon turşusuna çevrilir. Ketodezoksifosfoqlükonat spesifik aldolaza enziminin təsiri ilə piruüzüm turşusuna və qliseraldehid-3-fosfata parçalanır (şək. 4). Sonuncu, fruktozo-1,6-difosfat yolunda olduğu kimi piruüzüm turşusuna çevrilir.

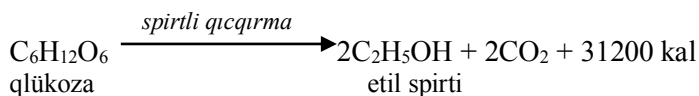


Şəkil 4. Qlükozanın parçalanmasının 2-keto-3-dezoksi-6-fosfoqlükonat yolu

2.4.5. Qıcırma

Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi ATF-in regenerasiyasının üç prinsiplial mümkün yollarından biri qıcırmadır. Qıcırma enerjinin alınmasının ən sadə üsulu olub, bəzi bakteriya və göbələklərə xasdır.

«Qıcırma» mikrobioloji termdir və mikroorqanizmlərin yaşama üsulunu energetik cəhətdən xarakterizə edir. Bu prosədə şəkərlər anaerob şəraitdə bir qədər dəyişir və ilkin substrata (şəkərə) nisbətən oksidləşmiş formaya çevrilir. Deməli, qıcırma – oksigenin iştirakı olmadan substratın oksidləşmə-reduksiya reaksiyasına məruz edən bir prosedir. Burada proses substratın daxili oksidləşmə-reduksiya reaksiyası imkanı hesabına gedir. Buna görə də üzvi maddənin parçalanma məhsulları həm elektron donoru, həm elektron akseptoru rolunu oynaya bilər. Qıcırma prosesində karbon qazı oksidləşmə reaksiyasının məhsulu kimi, üzvi turşular, spirtlər və b. birləşmələr isə reduksiya reaksiyasının məhsulu kimi əmələ gəlir:

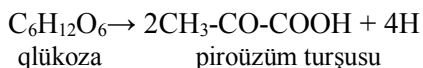


Qıcırma prosesinin sadəliyi (primitivliyi) ondadır ki, qlükozanın çevrilməsi zamanı onda olan kimyəvi enerjinin çox az bir hissəsi ayrılıb ATF-ə çevrilir.

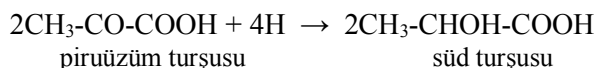
Qıcırma zamanı əmələ gələn məhsulların xarakteri ayrılan elektronun son akseptorunun təbiəti ilə müəyyən edilir. Məsələn, əgər elektronun son akseptoru sirkə turşusunun aldehididirsə, onda qıcırma prosesinin məhsulu kimi etil spirti əmələ gəlir. Elektronun son akseptoru piruüzüm turşusu (piruvat) olduqda, nəticədə süd turşusu əmələ gəlir.

Elektronun birləşməsi nəticəsində maddələr reduksiya olunur və mikrob hüceyrəsindən ifraz olunaraq ətraf mühitdə toplanır. Oksidləşmə-reduksiya nəticəsində hansı məhsulun əmələ gəlməsi və toplanmasından asılı olaraq qıcırma müxtəlif tiplərə ayrılır. Hər bir qıcırma tipi müəyyən qrup mikroorqanizmlər vasitəsilə həyata keçirilir və bu zaman spesifik son məhsullar əmələ gəlir. Qıcırmanı həyata

keçirən mikroorqanizmlər adətən obliqat anaerobdurlar. Lakin bəzi qıçqırma prosesləri fakültativ anaerob (həm oksigenli, həm də oksigeniz mühitdə inkişaf edə bilən) mikroorqanizmlər tərəfindən həyata keçirilir. Bütün qıçqırma prosesləri sxematik olaraq iki mərhələdə gedən proseslər kimi baxılır. Birinci mərhələdə qlükozanın karbon zənciri parçalanır və bir cüt hidrogen atomu ayrılır. Məsələn, qlükozanın pıruüzüm turşusuna çevrilməsi prosesi:



Bu reaksiya qıçqırmanın oksidləşmə hissəsidir. İkinci mərhələdə hidrogen atomları pıruüzüm turşusuna birləşib onu reduksiyyaya uğradırlar və bu zaman süd turşusu alınır:



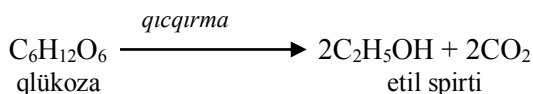
Digər qıçqırma tiplərində prosesin ikinci mərhələsi başqa cür gedir və süd turşusu əvəzinə digər məhsul alınır.

2.4.5.1. Qıçqırmanın tipləri

Qıçqırma prosesində hansı son məhsulun əmələ gəlib toplanmasından asılı olaraq aşağıdakı qıçqırma tipləri ayırd edilir: spirtli qıçqırma, südturşulu qıçqırma, propionturşulu qıçqırma, yağturşulu qıçqırma, asetobutilli qıçqırma, asetoetilli qıçqırma, metanlı qıçqırma, qarışqaturşulu qıçqırma və s.

Spirtli qıçqırma

Spirtli qıçqırma zamanı mikroorqanizmlər sulukarbonları prosenin əsas məhsulu kimi etil spirtinə çevirirlər:



Spirтли qıqırmanın əsas törədıcisi *Saccharomyces* cinsli maya göbələklərıdır. Qıqırma törədən maya göbələkləri oksigen olan mühıtdə tənəffüs prosesınə keçırlər, yəni sulukarbonları CO₂ və H₂O qədər oksıdləşdırlər. Bu halda şəkərlərin mənımsənilmə əmsalı artır. Buna görə də maya göbələyi kütləsini (məsələn, xəmir mayası) almaq üçün qıdalı mühıtə steril hava vurulur. Etil spirtı almaq üçün isə əksinə, prosesi anaerob şəraitdə aparırlar.

Şəkərlərin maya göbələkləri vasitəsilə qıqırması Embden-Meyerqof-Parnas sxemi üzrə gedir. Bu zaman qıqırmanın məhsulu kimi etil spirtindən başqa, amil spirtı, qliserin, kəhrəba turşusu əmələ gəlir.

Karl Neyberq müəyyən etmişdir ki, şəraitdən asılı olaraq qıqırma prosesi müxtəlif gedə bilər. Spirтли qıqırma adətən mühıt turşuluğu pH 4 olan şəraitdə gedir və əsas məhsul kimi etil spirtı alınır. Əgər qıqırma prosesi qələvi mühıtə aparılrsa onda əsas məhsul kimi etil spirtı əvəzinə qliserin əmələ gəlir. Normal gedən spirтли qıqırmanı K.Neyberq qıqırmanın birinci forması adlandııb. Mühıtə bisulfıt əlavə etdikdə, qıqırmanın əsas məhsulu kimi qliserin əmələ gəlir. Bisulfitin iştirakı ilə gedən belə prosesə qıqırmanın Neyberq forması adı verilib.

Maya göbələkləri heksozaları (mono- və dimerləri) asan parçalayır, lakin nişastanı və sellülozanı mənımsəyə bilmirlər. Bəzi maya göbələkləri sadə dekstrinləri mənımsəyirlər. Spirтли qıqırma üçün ilkin xammal kimi bir çox zavodlarda sellülozadan istifadə olunur. Bunun üçün sellüloza əvvəlcə hidroliz olunub, mono- və disaxaridlərə çevrilir və sonra qıqırma üçün istifadə olunur.

Qıqırma prosesində maya göbələkləri dib və üst olmaqla 2 yerə bölünürlər. Üst maya göbələkləri 18-30°C temperaturda gedən qıqırmanı aparmaq üçün istifadə olunur. Bu halda mühıtdən çoxlu CO₂ ayrılır və köpüklənmə müşahidə olunur. Maya göbələyi hüceyrələri isə qıqıran məhlulun səthinə qalxır. Buna görə də buna üst maya göbələkləri deyilir. Üst maya göbələkləri sənayedə etil spirtı alınmasında, çörəkbişirmədə istifadə olunur. Bu göbələklər əsasən *Saccharomyces cerevisiae* növünün irqlərindən ibarət olur.

Dib maya göbələkləri 4-10°C temperaturda gedən qıqırma proseslərində istifadə olunur. Proses çox sakit gedir və maya göbələyi hüceyrələri məhlulun dibində toplanmış olur. Buna görə də bunlara dib

maya göbələkləri deyilir. Bu tip maya göbələkləri əsasən pivə və şərab istehsalında istifadə olunur.

Pivə ihtesalında *Saccharomyces cerevisiae* növünün irqlərindən, şərab istehsalında isə *Sacch.vini* və *Sacch.ellipsoides* növlərinin irqlərindən istifadə olunur.

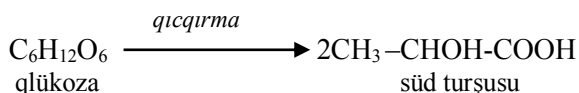
Maya göbələklərin həyata keçirdikləri spirtli qıcırmanın maraqlı cəhətlərindən biri odur ki, bu proseslə bağlı prinsipial əhəmiyyətə malik elmi kəşf edilmişdir. L.Paster məhz spirtli qıcırmanı öyrənərkən onun maya göbələkləri tərəfindən həyata keçirilən bioloji proses olduğunu sübut etmişdir. O, göstərmişdir ki, havanın (oksigenin) iştirak etdiyi şəraitdə qıcırma prosesi tormozlanır və tənəffüs prosesi aktivləşir. Bu hadisə «Paster effekti» adını almışdır.

Spirtli qıcırmanın texniki tətbiqi çox genişdir. Bu proses şərabçılığın, pivəbişirmənin, etil spirti istehsalı sənayesinin və çörəkbişirmənin əsasını təşkil edir.

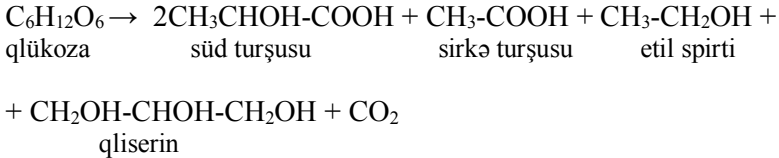
Anaerob şəraitdə spirt əmələ gətirib toplama qabiliyyəti təkcə maya göbələklərinə xas olan xüsusiyyət deyil. Bəzi bakteriyalar da prosesin əlavə məhsulu kimi etil spirti əmələ gətirə bilirlər, məsələn *Clostridium*, *Enterobacter* və *Leuconostoc* cinsli bakteriyalar. Bu bakteriyalar etil spirtini spirtli qıcırma prosesində deyil, digər metabolizm reaksiyalarında əmələ gətirə bilirlər. Lakin spirtli qıcırmanı törədə bilən bakteriyalar da mövcuddur. Bunlara obliqat anaerob orqanizm olan *Zymomonas mobilis* və fakültativ aerob olan *Sarcina ventriculi* növləri aiddir. *Zymomonas mobilis* qlükozanı Entner-Dudorov sxemi üzrə, *Sarcina ventriculi* isə maya göbələklərinə bənzər Embden-Meyerqof-Parnas sxemi üzrə parçalayır.

Südturşulu qıcırma

Südturşulu qıcırma zamanı qlükoza süd turşusuna çevrilir. Qıcırma prosesi xarakterinə görə 2 qrupa bölünür: homofermentativ və heterofermentativ qıcırma. Homofermentativ qıcırma zamanı əsas məhsul kimi süd turşusu, etil spirti və CO₂ əmələ gəlir. Südturşulu qıcırma zamanı qlükoza fruktoza-1,6-difosfat yolu ilə oksidləşir:



Heterofermentativ qıçqırma zamanı əsas məhsul kimi süd turşusundan başqa, çoxlu miqdarda sirkə turşusu, etil spirti, qliserin və CO₂ əmələ gəlir. Bu halda qlükozanın oksidləşməsi heksozomonofosfat yolu ilə gedir:



Südturşusu bakteriyaları 3 fəsiləyə daxildir: *Lactobacteriaceae*, *Streptococcaceae* və *Peptococcaceae*. Xarakterik südturşusu bakteriyaları *Lactobacillus*, *Streptococcus* və *Leuconostoc* cinslərinə aiddir.

Karbon və azot mənbələrinə münasibətinə görə südturşusu bakteriyaları bir-birindən kəskin fərqlənirlər. Bu fərqli cəhət onların sistematikasında və növlərinin təyində istifadə olunur. Karbon mənbəyi kimi bütün südturşusu bakteriyaları monosaxaridləri asan mənimsəyib qıçqırdırlar. Disaxaridlərə qarşı südturşusu bakteriyaları seçici xarakter daşıyırlar. Çox nadir halda tək-tək növlər polisaxaridləri qıçqırda bilir. Bəzi südturşusu bakteriyaları üzvi turşuları mənimsəyə bilirlər. Azot mənbəyi kimi aminturşular, peptidlər və bəzi halda zülallar südturşusu bakteriyaları tərəfindən mənimsənilə bilir.

Südturşusu bakteriyaları boy maddələrinə çox ehtiyac duyurlar. Məsələn, riboflavinsiz (B₂ vitamini) mühitdə bitə bilmirlər və ya çox zəif inkişaf edirlər. Lakin bəzi südturşusu bakteriyaları B₁ vitaminini sintez edib mühitdə toplaya bilirlər.

Onların inkişafı üçün optimal temperature 25-30°C, minimal - 5°C, maksimal – 55-57°C-dir. Spor əmələ gətirmirlər və yüksək temperaturda dərhal tələf olurlar.

Oksigenə olan münasibətinə görə südturşusu bakteriyaları fakültativ anaerobdurlar, yəni həm oksigenli, həm də oksigensiz şəraitdə inkişaf edə bilirlər. Onlar südturşusu əmələ gətirməklə qidalı mühiti turşulaşdırırlar və buna görə də turş mühitdə yaşamağa uyğunlaşmışlar.

Lactobacillus acidophilum bakteriyasının inək südündən əmələ gətirdiyi qatıq mədə-bağırsaq xəstəliklərinin müalicəsində qiymətli müalicə vasitəsidir. Südün və süd məhsullarının tərkibində adətən iki

bakteriya – *Lactobacillus casei* və *L.plantarum* növləri müşahidə olunur. Birincisi, müxtəlif pendirlərin yetişməsində, ikincisi isə, meyvə-tərəvəzin turşa qoyulmasında və silos hazırlanmasında vacib rol oynayırlar. Deməli, südturşusu bakteriyaları çox böyük praktiki əhəmiyyətə malikdirlər.

Müxtəlif coğrafi zonalarda südün tərkibində südturşusu bakteriyaları rast gəlinir.Məsələn, şimal ərazilərdə südün tərkibində şarşəkilli *Streptococcus lactis*, cənub ərazilərdə isə çöpşəkilli *Lactobacillus caucasicum*, *L.bulgaricum* növləri mövcud olur.Bununla bağlı olaraq, turşsüd məhsulları dad keyfiyyətlərinə görə əhəmiyyətli dərəcədə fərqlənirlər.

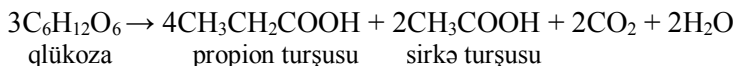
Bir çox turşsüd məhsulları simbiotik mikroorqanizmlərdən ibarət maya əsasında hazırlanır.Məsələn, kefirin hazırlanmasında kefir danəsi adlı mayadan istifadə olunur. Kefir danəsinin tərkibində *Lactobacillus casei* və *Streptococcus lactis* südturşusu bakteriyaları və *Saccharomyces kefir* maya göbələyi vardır. Kefir danəsinin apardığı qıvcırmanın əsas məhsulları kimi süd turşusu və etil spirti əmələ gəlir.Belə qıvcırma «qarıışıq tip qıvcırma» adlanır.

Qarıışıq tip qıvcırma at südündən kumısın və dəvə südündən çalın olmasında da istifadə olunur. Hər iki halda südturşulu qıvcırma *Lactobacillus bulgaricum* bakteriyası tərəfindən, spirtli qıvcırma isə maya göbələyi vasitəsilə aparılır.

Qarıışıq tip qıvcırmalar zamanı müxtəlif konsistensiyaya malik turşsüd məhsulları alınır. Südturşulu qıvcırma spirtli qıvcırmaya nisbətən intensiv gedirsə, bu zaman qatı konsistensiyalı qatıq alınır.Əgər spirtli qıvcırma südturşulu qıvcırmaya nisbətən intensiv gedirsə, onda çox duru konsistensiyaya malik məhsul alınır (məsələn, kumıs, çal).Hər iki qıvcırma prosesi eyni dərəcədə getdikdə alınan məhsul yarımmaye şəklində olur (məsələn, kefir).

Propionturşulu qıvcırma

Propionturşulu qıvcırma *Propionobacterium* cinsli bakteriyalar tərəfindən aparılır və əsas məhsul kimi propion turşusu əmələ gəlir. Bu bakteriyalar heterofermentativ südturşusu bakteriyalarına oxşar şəkildə qıvcırma törədirlər və reaksiya aşağıdakı kimi gedir:



Propion turşulu qıçqırma törədən bakteriyaların tipik nüayəndələri *Lactobacteriaceae* fəsiləsinə aid olan *Propionobacterium shermanii* və *P.pentosaceum* bakteriyalarıdır. Bununla belə, bəzi digər bakteriyalar da, məsələn, *Clostridium propionicum*, *Microspora sp.* propion turşulu qıçqırma törədə bilirlər.

Propionobacterium cinsli bakteriyalar çöpşəkilli olub, hərəkətsizdir, spor əmələ gətirmir. Onlar fakültativ anaerob bakteriyalardır. Karbon və enerji mənbəyi kimi şəkərləri, üzvi turşuları və spirtləri mənimsəyirlər. Bu bakteriyalar vasitəsilə spirtlərin qıçqırması fruktozo-1,6-difosfat yolu ilə gedir. Onların normal inkişafı üçün mühitə aminturşuların və zülalların əlavə olunması tələb olunur.

Propionturşulu qıçqırma törədən bakteriyalar südturşusu bakteriyaları ilə birgə süddə və süd məhsullarında rast gəlinir. Bakteriyalar südə torpaqdan, bitkilərdən daxil olur.

Pendirin yetişməsində bu bakteriyaların rolu çox böyükdür. Pendirin istehsalı prosesində südturşulu qıçqırmadan sonrakı mərhələ propionturşulu qıçqırmadır. Bu zaman südturşusu propion və sirkə turşularına qədər qıçqırılır və bu turşular pendirə xüsusi dad verirlər. Prosesdə əmələ gələn CO₂ pendirdə gözcüklərin yaranmasına səbəb olur.

Propionturşusu bakteriyaları sənayedə B₁₂ vitaminin alınmasında geniş istifadə olunur. B₁₂ vitamini propionturşulu qıçqırma zamanı əlavə məhsul kimi əmələ gəlir və mühitdə çoxlu miqdarda toplanır.

Qarışqaturşulu qıçqırma

Bəzi mikroorqanizmlər qıçqırma zamanı onlar üçün xarakterik olan qarışqa turşusu əmələ gətirirlər və buna görə də onları eyni bir fizioloji qrupa daxil edirlər. Bu bakteriyalar qıçqırma zamanı qarışqa turşusundan başqa digər turşular da əmələ gətirirlər. Buna görə də qarışqa turşulu qıçqırma qarışıq tip qıçqırma da adlanır.

Qarışqaturşulu qıçqırmanı aparan bakteriyalar *Enterobacteriaceae* fəsiləsinə daxil olub bağırsaqda fəaliyyət göstərilər. Onlar qrammənfi, çöpşəkilli və peritrixial qamçılara malik olub hərəkətlidirlər. Spor əmələ gətirmir və fakültativ aerobdurlar. Tipik nümayəndəsi bağırsaqda yaşayan *Escherichia coli* bakteriyasıdır. Bu bakteriya bağırsaqdan kənar mühitdə də bir müddət yaşaya bilər. Onun bu

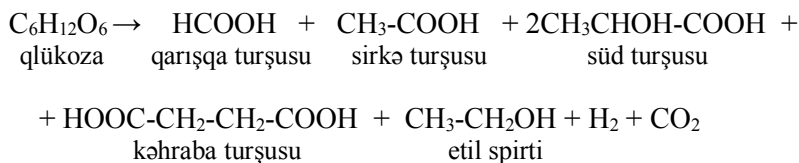
xassəsindən istifadə edib içməli suyun fekal tullantılarla çirklənməsini müəyyən etmək olur.

Enterobacteriaceae fəsiləsinə həmçinin aşağıdakı bakteriyalar aiddir:

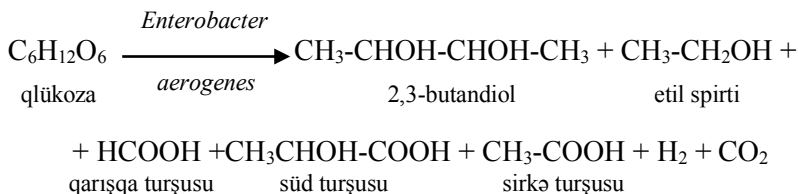
- 1) torpaqda və suda geniş yayılmış, bağırsağ biotasının nümayəndələri olan *Proteus vulgaris*;
- 2) torpaqda yayılmış *Aerobacter aerogenes*;
- 3) suda yayılmış *Photobacterium* cinsli bakteriyalar. Bu bakteriyalar, fakültativ anaerob olub, aerob şəraitdə substratı molekulyar oksigenin hesabına oksidləşdirərək işıq əmələ gətirirlər. Anaerob şəraitdə isə qarışıq tip qıvcırma törədirlər və bu zaman qarışqa, sirkə, süd və kəhraba turşuları, etil spirti, CO₂ əmələ gətirirlər.

Əmələ gələn məhsulların xarakterinə görə bu qıvcırma iki tipə ayrılır:

- 1) *Escherichia coli* bakteriyası tərəfindən aparılan qıvcırmada əsas məhsul kimi üzvi turşular əmələ gəlir:



- 2) *Enterobacter aerogenes* bakteriyası tərəfindən aparılan qıvcırmada əsas məhsul kimi butandiol əmələ gəlir, digər məhsullar 2-ci dərəcəli əhəmiyyət daşıyırlar:

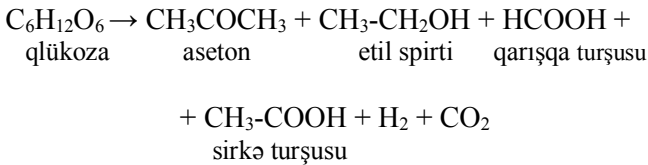


Yağturşulu qıvcırma

Hal-hazırda bu qıvcırma tipi sənayedə asetonun və butil spirtinin alınmasında geniş istifadə olunur. Xammal mənbəyi kimi qarğıdalı unu və ya digər nişastatərkibli substrat istifadə olunur.

Asetonetilli qıvcırma

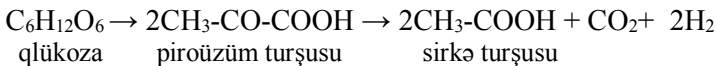
Asetonetilli qıvcırma zamanı aseton, etil spirti, qarışqa və sirkə turşuları əmələ gəlir:



Qıvcırma prosesi fakültativ anaerob və sporlu bakteriyalar olan *Bacillus acetoethylcum* tərəfindən aparılır. Bu bakteriya xammal kimi şəkərləri, üzvi turşuları və spirtləri qıvcırda bilir və praktikada aseton alınmasında istifadə olunur.

Sirkəturşulu qıvcırma

Gövşəyən heyvanların mədəsində (işkənbədə) fəaliyyət göstərən bəzi obliqat anaerob, sporlu çöpşəkili bakteriyalar qlükozanı sirkə turşusuna qədər qıvcırda bilirlər. Bu bakteriyalar eyni zamanda çoxlu H₂ və CO₂ əmələ gətirməklə metanogen bakteriyalar tərəfindən metanın əmələ gəlməsi üçün şərait yaradırlar. Ən çox sirkə turşusu yaranan *Ruminococcus albus* bakteriyasıdır. Bu bakteriya 1 mol qlükozanı 2 mol sirkə turşusuna çevirir:

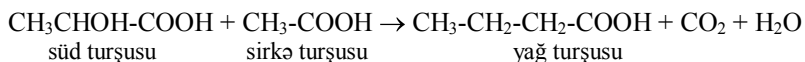


Digər monomer və polimer maddələrin qıvcırması

Etil spirtinin və sirkə turşusunun qıvcırması. Bəzi anaerob, sporsuz bakteriyalar, məsələn, *Methanobacterium omelianskii*, *Clostridium kluyveri* etil spirtindən başqa, sirkə turşusuna da ehtiyac

duyurlar. Onlar sirkə turşusu və etil spirti qarışığını yağ və kapron turşularına çevrirlər. Bu zaman molekulyar hidrogen də əmələ gəlir.

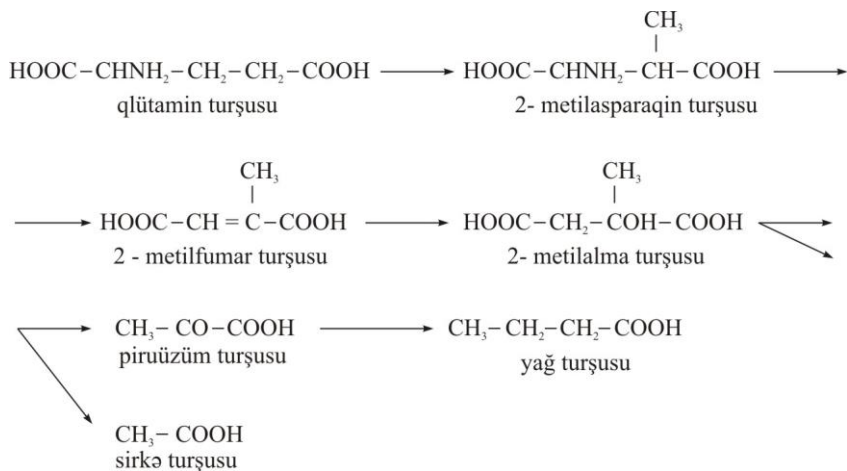
Süd və sirkə turşularının qıçqırması. Anaerob sporlu bakteriya *Clostridium tyrobutyricum* süd turşusunun qıçqırması zamanı əlavə hidrogen akseptoru kimi sirkə turşusunu tələb edir və qıçqırma məhsulu kimi yağ turşusu alınır:



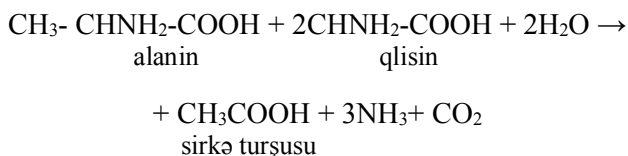
Əlavə hidrogen akseptoru kimi bakteriya, qliserini də istifadə edə bilər.

Qlütamın turşusunun qıçqırması. Qlütamın turşusu digər aminturşular kimi anaerob şəraitdə sporlu, çöpşəkilli *Clostridium tetanomorphum* bakteriyası tərəfindən qıçqırılır. Qıçqırmanın son məhsulu kimi yağ və sirkə turşuları, ammoniyak, CO₂ və molekulyar hidrogen əmələ gəlir.

Qlütamın turşusunun katabolizmi bir sıra qeyri-adi reaksiyalarla həyata keçirilir. Əvvəlcə 2 və 3-cü karbon atomları arasındakı kimyəvi rəbitə qırılır, 2 və 4-cü karbon atomları arasında isə rəbitə yaranır və nəticədə metilasparagin turşusu alınır. Bu prosesdə B₁₂ vitaminin törəməsindən ibarət koferment iştirak edir. Bu mərhələdə dezaminləşmə baş verir və 2-metilfumar turşusu əmələ gəlir. Sonruncu, 2-metilalma turşusuna çevrilir ki, bu da piruüzüm və sirkə turşularına parçalanır. Piruüzüm turşusu son mərhələdə yağ turşusuna və CO₂ çevrilir:



İki amin turşusunun birgə qıçqırması. Bəzi amin turşuları digərləri ilə birgə qıçqırmaya məruz qalırlar. Məsələn, *Clostridium sporogenes* anaerob bakteriyası alanin və qlisin amin turşularını ayır-ayrılıqda qıçqırda bilmədiyi halda, onları bir yerdə qıçqırır. Burada alanin hidrogen donoru, qlisin isə hidrogen akseptoru rolunu oynayır. Nəticədə oksidləşmə-reduksiya reaksiyası baş verir və qıçqırmanın əsas məhsulu kimi sirkə turşusu alınır:



Metanlı qıçqırma. Obliqat anaerob metanəməlgətirən bakteriyalar, məsələn, *Methanobacterium omelianskii* bir çox üzvi turşuları və spirtləri metana (CH₄) və CO₂ qədər qıçqırda bilir. Bu bakteriyaların köməyi ilə müxtəlif bitki tullantılarından metan qazı almaq üçün geniş istifadə olunur.

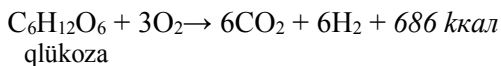
2.4.5.2. Qıçqırabilən və qıçqırabilməyən təbii birləşmələr

Karbon, hidrogen və oksigendən ibarət olan əksər üzvi maddələr anaerob şəraitdə mikroorqanizmlər tərəfindən qıcqırdılır. Bu zaman molekul daxili parçalanma nəticəsində maddə müəyyən qədər oksidləşir və enerji ayrılır. Mikroorqanizmlər tərəfindən aşağıdakı maddələr qıçqırmaya məruz qalır: heksozalar, pentozalar, tetrozalar, polisaxaridlər, çoxatomlu spirtlər, üzvi turşular, aminturşuları (aromatik aminturşular müstəsna olmaqla), purinlər və pirimidinlər. Bununla belə, anaerob şəraitdə qıçqırdıla bilən maddələrlə yanaşı, qıçqırmaya məruz qala bilməyən üzvi maddələr də mövcuddur. Bunlara alifatik və aromatik karbohidrogenlər, steroidlər, karotinoidlər, terpenlər, porfirinlər aiddir. Bu maddələr aerob şəraitdə oksidləşib parçalana bilirlər. Onların bəziləri isə anaerob tənəffüs zamanı oksidləşirlər. Lakin, bu maddələrin heç biri mikroorqanizmlər tərəfindən qıçqırdılmır. Bu maddələr, yalnız karbon və hidrogendən ibarət olduqları üçün onlarda molekul daxili oksidləşmə-reduksiya reaksiyası gedə bilmir və mikrob hüceyrəsi enerji ala bilmir. Məhz buna görə də bu maddələr mikroorqanizmlər tərəfindən qıçqırdıla bilmir.

2.4.6. Tənəffüs

Tənəffüs bioloji oksidləşmə prosesinə deyilir. Tənəffüs enerji ayrılması ilə gedən elə bir metabolizm prosesidir ki, elektron donoru rolunu üzvi və ya qeyri-üzvi maddələr, lakin elektron akseptoru rolunu isə əsasən qeyri-üzvi maddələr oynayır. Adətən elektronun son akseptoru rolunu molekulyar oksigen oynayır. Lakin, bəzi bakteriyalar tənəffüs prosesində son akseptor kimi digər qeyri-üzvi maddələri, məsələn, sulfat, nitrat və karbonat duzlarını, kükrdlü və üç valentli dəmir birləşmələrini istifadə edirlər. Sonuncuları molekulyar oksigenin iştirakı ilə gedən tənəffüsdən ayırmaq məqsədilə tənəffüs prosesini aerob və anaerob olmaqla iki yerə ayırırlar. Aerob tənəffüs molekulyar oksigenin iştirakı ilə gedən tənəffüsdür, anaerob tənəffüs isə yuxarıda qeyd olunan maddələrin iştirakı ilə gedən tənəffüsdür. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, bəzi bakteriyalar anaerob şəraitdə elektron akseptoru kimi fumar turşusunu istifadə edə bilirlər.

Tənəffüs zamanı substrat tam (CO_2 və H_2O -ya qədər) oksidləşir və bu zaman qıçqırmadan fərqli olaraq çoxlu miqdarda enerji ayrılır. Bir molekul qlükozanın tam oksidləşməsindən 38 molekul ATF (və ya 686 kkal enerji) əmələ gəlir:

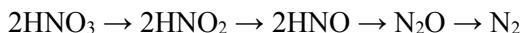


2.4.6.1. Anaerob tənəffüs

Aerob mikroorqanizmlərin tənəffüsü zamanı gedən fosforlaşma prosesində əmələ gələn ATF, qıvcırma prosesində əmələ gələn ATF-dən qat-qat çoxdur. Buna görə də təkamül prosesində anaerob şəraitdə substratın oksidləşməsi zamanı qopan elektronun (və ya hidrogenin) digər maddələrə ötürülməsi yaranıb. Belə maddələrə sulfatlı, nitratlı, karbonatlı və digər birləşmələri göstərmək olar. Substratdan qopan elektronun bu maddələrə ötürülə bilməsi mikroorqanizmlərə imkan verir ki, molekulyar oksigen olmadan, üzvi maddəni tam parçalayb maksimum enerji əldə edə bilsin.

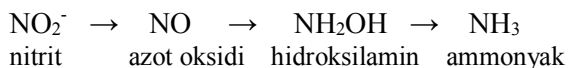
Anaerob tənəffüs edə bilən bakteriyalar, bir qayda olaraq, tənəffüs zəncirinə malikdirlər. Yəni onlarda elektronötürmə sistemi – sitoxromlar mövcuddur. Üzvi maddələrin bu yolla oksidləşməsi və fosforlaşma yolu ilə enerjinin əldə edilməsi molekulyar oksigenin iştirakı ilə gedən tənəffüsə oxşardır. Lakin maddələrin oksidləşməsi prosesi anaerob şəraitdə getdiyi üçün buna **anerob tənəffüs** deyilir. Hal-hazırda üzvi maddədən ayrılmış elektronun son akseptorunun təbiətindən asılı olaraq nitrat, karbonat, fumarat, kükürd, dəmir və fumarat tənəffüsləri ayırd edilir.

Nitrat tənəffüsü. Nitrat tənəffüsü iki şəkildə həyata keçir. Birinci halda bəzi bakteriyalar, məsələn, *Pseudomonas aeruginosa*, *Bacillus licheniformis*, *Paracoccus denitrificans*, *Thiobacillus denitrificans* nitratı nitritə və son nəhayətdə molekulyar azota qədər reduksiya edirlər:



Molekulyar oksigen olmayan şəraitdə nitrat yuxarıdakı şəkildə son akseptor rolunu oynayır və elektron aldıqca reduksiya olur. Bakteriyalar tərəfindən aparılan bu prosesə **denitrifikasiya** deyilir. Prosesi apara bilən bakteriyalara isə **denitrifikatorlar** deyilir. Denitrifikasiya prosesini aparan bakteriyaların hamısı fakültativ aerob orqanizmlərdir.

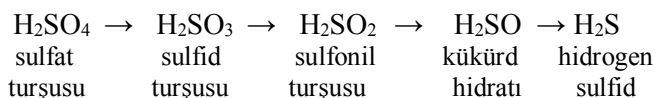
Əksər fakültativ anaerob bakteriyalar, məsələn, *Escherichia coli* və *Enterobacter* cinsinə aid digər bakteriyalar üçün nitrat hidrogenin (elektronun) son akseptoru rolunu oynaya bilir. Lakin bu bakteriyalar nitratı «nitratreduktaza A» enzimi vasitəsilə ancaq nitritə qədər reduksiya edə bilirlər və bu halda nitrit sonrakı oksidləşməyə məruz qalmadan mühitdə toplana bilir. Bununla belə təbii şəraitdə nitrit ammonyaka qədər reduksiya oluna bilir.



Bu proses **ammonifikasiya** adlanır və prosesi aparan bakteriyalara **ammonifikatorlar** deyilir.

Denitrifikasiya zamanı anaerob tənəffüsdə üzvi maddə CO₂ və H₂O-ya qədər oksidləşir, lakin son mərhələdə 3 fosforlaşma əvəzinə 2 fosforlaşma gedir. Buna görə də nitrat tənəffüsü zamanı, digər anaerob tənəffüslərlə müqayisədə 30% az enerji əmələ gəlir.

Sulfat tənəffüsü. Anaerob tənəffüs zamanı elektronun son akseptoru kimi sulfatlardan istifadə olunması yalnız müəyyən fizioloji qrup bakteriyalara məxsusdur. Bu bakteriyalar *Desulfovibrio* və *Desulfotomaculum* cinslərinə aid olub sulfatı reduksiya edirlər. Buna görə də bunlara **sulfatreduksiyaedici bakteriyalar** deyilir. Bu bakteriyaların xarakterik xassəsi sulfatdan hidrogensulfid əmələ gətirə bilmələridir:



Sulfatreduksiyaedici bakteriyalar nitrat tənəffüsü aparan bakteriyalardan fərqli olaraq obliqat anaerobdurlar. Hidrogen donoru kimi onlar əsasən üzvi turşuları, spirtləri və molekulyar hidrogeni istifadə edirlər. Onların tipik nümayəndələri *Desulfovibrio desulfuricans* və *Desulfotomaculum nigricans* növləridir.

Üzvi turşuları mənimsəmələrinə görə sulfatreduksiyaedici bakteriyalar iki qrupa bölünürlər. Birinci qrupa aid olan bakteriyalar substratı (hidrogen donorunu) tam oksidləşdirmir və onu sirkə turşusuna çevrir. Bunlara sporlu *Desulfotomaculum nigricans*, *D.ruminis* və sporəmələgətirməyən *Desulfovibrio vulgaris*, *D.desulfuricans* bakteri-

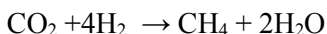
yaları aiddir. *Desulfovibrio* cinsli bakteriyalar dəmir məmulatların anaerob korroziyasını yaradır. İkinci qrupa əsasən spirtləri, yağ turşularını, sirkə turşusunu, benzoy turşusunu mənimsəyə bilən bakteriya növləri aiddir. Bu bakteriyaların bəziləri qarışqa turşusu və hidrogen olan mühitdə xemotrof həyat tərzini sürür. Bu qrupa sporlu *Desulfotomaculum acetooxydans* və sporəmələgətirməyən *Desulfosarcina* cinsli bakteriyalar daxildir.

Bəzi sulfatreduksiyaedici bakteriyalar üzvi maddələri CO₂ və H₂O-ya qədər parçalaya bilmirlər və oksidləşmə prosesi sirkə turşusunun əmələ gəlməsi ilə bitir. Bu bakteriyalarda üçkarbonlu turşuların tam sikli mövcud deyil.

Sulfatreduksiyaedici bakteriyalar oksidləşdirici fosforlaşma prosesində aldığı enerji sayəsində üzvi maddələri assimilyasiya edirlər. Bəzi ştamlar molekulyar hidrogen donoru olan mühitdə CO₂ və sirkə turşusundan hüceyrə komponentlərini sintez edə bilirlər. Qeyri-üzvi elektron donorundan istifadə edərək üzvi maddələri mənimsəyən bakteriyalara **xemoheterotrof orqanizmlər** deyilir.

Karbonat tənəffüsü. Elektronun son akseptoru kimi molekulyar oksigen əvəzinə karbonat turşusu da istifadə oluna bilər. Bu xəssə əsasən metanəmələgətirən bakteriyalara məxsusdur. Metanəmələgətirən bakteriyalar qrupuna *Methanobacterium*, *Methanococcus*, *Methanosarcina* cinsli bakteriyalar aiddir. Onların əksəriyyəti hidrogen donoru kimi üzvi maddələri, bəziləri isə molekulyar hidrogeni istifadə edirlər. Əsasən obliqat anaerob olub təbiətdə geniş yayılmışlar və üzvi maddələrin mineralaşması prosesində aktiv iştirak edirlər. Xarakterik nümayəndəsi *Methanobacterium omelanskii* növüdür.

Metanəmələgətirən bakteriyalar hidrogeni oksidləşdirməklə onu aktivləşdirirlər və bu zaman CO₂ reduksiya olunur. Bir çox orqanizmlər kimi bu bakteriyalar karbon qazından vahid karbon mənbəyi kimi istifadə edə bildikləri üçün xemotroflara aid edilir. Karbon qazından hidrogen akseptoru kimi istifadə olunur və nəticədə metan qazı əmələ gəlir:



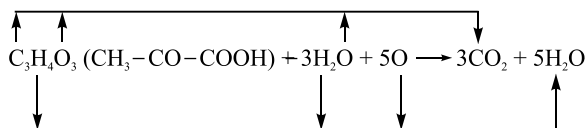
Beləliklə, metanəmələgəlmə prosesi digər tənəffüs növləri ilə müqayisədə **karbonat tənəffüsü** adlana bilər. Karbonat tənəffüsünə qabil olan bəzi bakteriyalar H₂ və CO₂ olan mühitdə inkişaf edərək çoxlu miqdarda sirkə turşusu əmələ gətirirlər. Buna görə də bu

Dəmir tənəffüsü. Bir çox torpaq bakteriyalarının qarışıq populyasiyası anaerob şəraitdə Fe^{3+} ionunu Fe^{2+} ionuna reduksiya edə bilirlər. Mühitdə Fe^{3+} ionu ilə bərabər nitrat və ya nitrit ionları olduqda, əvvəlcə onlar N_2 -yə qədər reduksiya olunurlar, sonra isə dəmir ionu akseptor kimi istifadə olunur. Elə hesab olunur ki, 3 valentli dəmirin reduksiya olunması «nitratreduktaza A» enzimi vasitəsilə həyata keçirilir.

2.4.6.2. Aerob tənəffüs

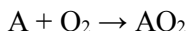
Aerob tənəffüs üzvi maddələrin havanın oksigeni ilə oksidləşməsinə deyilir. Mikroorqanizmlərdə tənəffüs ali orqanizmlərdə olduğu kimi iki mərhələdən ibarətdir. Birinci mərhələ, üzvi maddənin karbon qazına qədər parçalanmasını aparan reaksiyalardır. Bu zaman ayrılan elektron tənəffüs zənciri boyu akseptora tərəf hərəkət edir. Bu mərhələdə 3 karbonlu turşular (və ya Krebs) sikli adalanan reaksiyalar (çevrilmələr) baş verir. İkinci mərhələ, substratdan ayrılan hidrogenin oksigen vasitəsilə oksidləşməsindən ibarətdir. Hər iki mərhələ bir yerdə substratın CO_2 və H_2O -ya qədər oksidləşməsinə və ATF-in əmələ gəlməsinə gətirib çıxarır.

Pirüüzüm turşusunun Krebs siklinə, reaksiyaya O və H_2O daxil olmaqla, məruz qaldığı çevrilmələri ümumiləşdirib aşağıdakı şəkildə yazmaq olar:



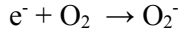
Bu sxemdən aydındır ki, havanın oksigeni müstəsna olaraq pirüüzüm turşusunun və suyun hidrogeninin oksidləşməsinə sərf olunur.

Üzvi maddələrin oksidləşməsi prosesinə molekulyar oksigen müxtəlif şəkildə daxil ola bilər. Oksigenin substrata birləşməsi üç qrup reaksiyalarla gedə bilər. Birinci qrupa oksigenazaların və oksigen transferazaların iştirakı ilə gedən reaksiyalar aiddir. Bu halda oksigen bilavasitə substratın molekuluna birləşdirilir:



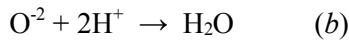
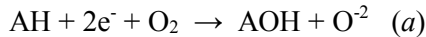
Belə reaksiyalar sərbəst oksidləşə prosesi olub hüceyrəyə enerji vermir.

İkinci qrupa oksidazaların iştirakı ilə gedən reaksiyalar daxildir. Bu reaksiyalarda substratdan qopan elektron son nəhayətdə oksigenə birləşir:



Bəzi oksidazalar (elektron nəql edən oksidazalar) həm sərbəst oksidləşmə, həm də fosforlaşdırıcı oksidləşmə reaksiyalarını törədə bilirlər. İkinci halda maddənin oksidləşməsi nəticəsində enerji (ATF) əmələ gəlir.

Üçüncü qrupa mexanizminə görə aralıq təşkil edən reaksiyalar aiddir. Bu reaksiyalarda molekulyar oksigenin iki atomunun hər birinin taleyi müxtəlif olur:



Burada oksigenin bir atomu bilavasitə substrata birləşərək onu oksidləşdirir (a), digər atomu isə elektron akseptoru rolunu oynayır (b). Hər iki reaksiyanı qarışıq funksiyalı oksidazalar aparır.

Beləliklə, mikrob hüceyrəsi ilə oksigenin təmasda olmasını (qarşılıqlı təsirini) iki tip reaksiya ilə cəmləndirmək olar. Birinci tip reaksiya nəticəsində oksigen bilavasitə substratın molekuluna birləşir, ikinci tip reaksiyada isə oksigen elektronun son akseptoru rolunu oynayır. Yalnız ikinci tip reaksiyalar mikrob hüceyrəsini enerji ilə təmin edir.

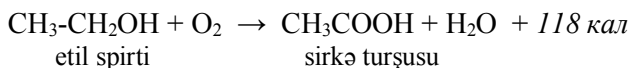
2.4.6.3. Qeyritam oksidləşmə

Əksər aerob mikroorqanizmlər üzvi maddələri tənəffüs prosesində CO_2 və H_2O -ya qədər oksidləşdirirlər. CO_2 karbonun yüksək dərəcədə oksidləşməsinin məhsuludur. Buna görə də maddənin mikroorqanizmlər tərəfindən CO_2 -yə qədər oksidləşməsinə tam oksidləşmə deyilir.

Bəzi bakteriyalar və əksər göbələklər sulukarbonları oksidləşdirərkən mühitdə tam oksidləşməmiş üzvi maddələr (aralıq məhsullar) toplanır. Belə oksidləşmə reaksiyalarına qeyritam oksidləşmə deyilir. Qeyritam oksidləşmə zamanı, qıvcıqırma olduğu kimi, mühitdə yarımçıq oksidləşmiş maddələr toplanır. Bu oxşarlığa görə bəzən belə

reaksiyalar səhvən olaraq «oksidləşdirici qıvcırma» adlandırılıb. Belə ki, qeyritam oksidləşmə, qıvcırmadan fərqli olaraq, yalnız oksigenli mühitdə baş verir.

Qeyritam oksidləşmə energetik cəhətdən hüceyrə üçün çox az səmərəli olan proses sayılır. Çünki substratdan lazım olan enerjinin hamısı alınır bilmir. Lakin bu prosesin böyük praktiki əhəmiyyəti vardır. Məsələn, *Acetobacter* cinsli (*A.xylinum*, *A.aceti*, *A.acidophylum*) sirkə turşusu bakteriyalarının köməyi ilə şərəbdən sirkə alınır. Bu bakteriyalar şərəbin tərkibində olan etil spirtini sirkə turşusuna çevirirlər:

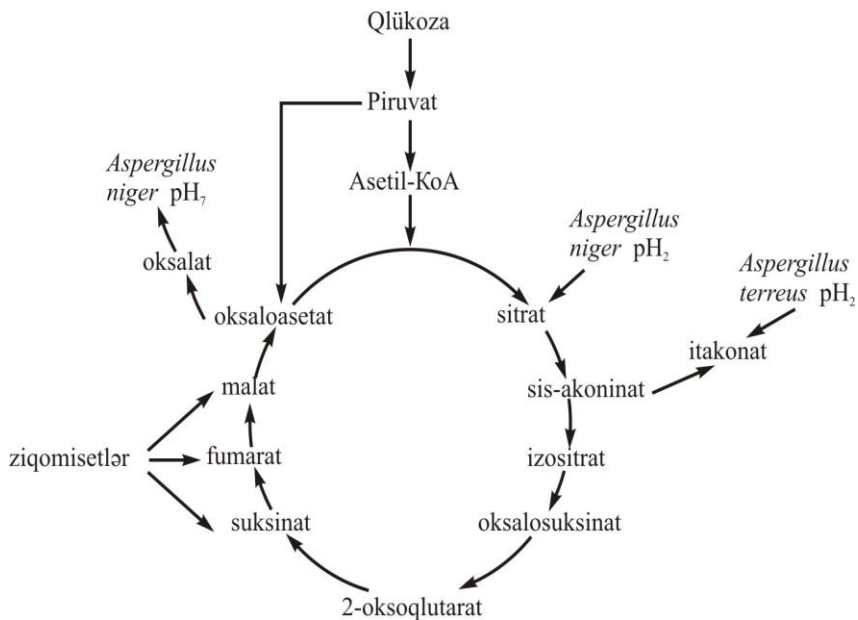


Sirkə turşusu bakteriyaları natamam oksidləşmə nəticəsində qlükozanı qlükon turşusuna qədər də çevirə bilirlər.

Müxtəlif üzvi turşular, o cümlədən aminturşular sənaye miqyasında natamam oksidləşmə prosesini apan mikroorqanizmlərin köməyi ilə alınır. Hazırda mikroskopik göbələklərin köməyi ilə limon, itakon, qlükon, alma və digər turşular sənayedə alınır. Bakteriyalar vasitəsilə sənayedə yalnız sirkə və qlükon turşuları alınır. Aminturşularının produsenti kimi bakteriyalar böyük əhəmiyyət kəsb edirlər.

Qeyd etmək lazımdır ki, energetik material qıtlığı zamanı qeyritam oksidləşmə məhsulu mikroorqanizmlər tərəfindən CO₂ və H₂O-ya qədər tam parçalanır.

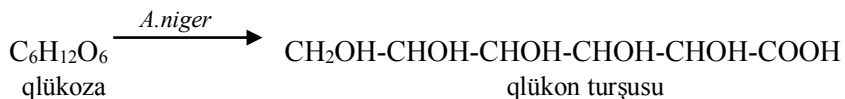
Aerob şəraitdə *Rhizopus nodosus*, *R.oryzae*, *R.arrhizus*, *R.nigricans* göbələkləri və bəzi *Allomyces*, *Saprolegnia*, *Blastocladiella* cinsli bəzi fikomisetlər mühitdə süd turşusunu toplayırlar. Bu göbələklərin əksəriyyəti süd turşusundan başqa mühitdə az miqdarda fumar, kəhraba, alma, qarışqa və sirkə turşularını, etil spirtini də əmələ gətirirlər (şək. 5).



Şəkil 5. Göbələklərdə üzvi turşuların əmələgəlmə yolları

Fumar turşusunun biosintezi *Mucor*, *Cunninghamella*, *Circinella* və *Rhizopus* cinsli göbələklər üçün xarakterikdir.

Qlükon turşusunu *Aspergillus* və *Penicillium* cinsli göbələklər əmələ gətirə bilirlər. Məsələn, *Aspergillus niger* göbələyi qlükozanı qlükoozsidaza enziminin köməyi ilə oksidləşdirərək qlükon turşusu əmələ gətirir və qidalı mühitə ifraz edir:



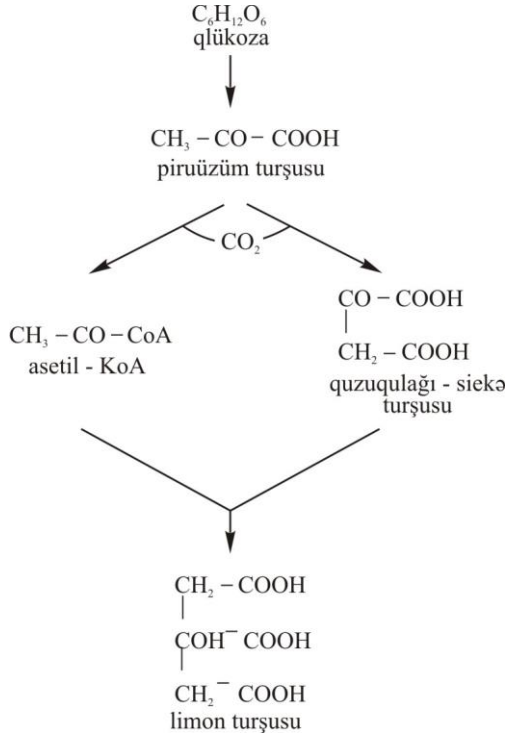
Bu göbələk limon turşusunu da sintez edə bilər və sənaye miqyasında bu proses geniş tətbiq olunur.

İtakon turşusunu yalnız bəzi göbələklər – *Aspergillus niger* və *A. terreus* əmələ gətirə bilirlər və bu turşunun aktiv biosintezi turş (pH 2.0) mühitdə gedir.

Quzuqulağı turşusunu çoxlu kif göbələkləri sintez edə bilirlər. Bu turşunun biosintezi əvvəlki trşulardan fərqli olaraq çəlavı mühidə gedir.

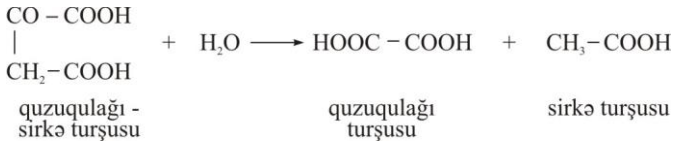
Qlükozadan üzvi turşuların biosintezi üçkarbonlu turşular siklində baş verir (şək. 5). Bu sikl ilk növbədə katabolik funksiya daşıyır. Lakin bununla bərabər hüceyrə komponentlərinin biosintezi üçün lazım olan ilkin maddələrin təminatçısı və paylandırıcısı funksiyalarını da özündə əks etdirir. Əgər, üçkarbonlu turşular siklinin hər hansı bir sahəsində əmələ gələn maddə (məhsul) kəskin azalırsa, onda digər reaksiyaların köməyi ilə quzuqulağısirkə turşusu cəlb olunmaqla bu çatışmamazlıq aradan götürülür. Krebs siklində müşahidə olunan belə əlavə proseslərə **anapleorotik reaksiyalar** deyilir.

Krebs siklində limon turşusu asetil-KoA-dan sintez olunur (şək.5). Qlükozanın 100 q-dan 71,1 q limon turşusu əmələ gələ bilər. Lakin bəzi hallarda limon turşusunun çıxımı 75-87 q ola bilər. Müəyyən edilmişdir ki, qlükozanın limon turşusuna çevrilməsi zamanı reaksiyaya şoxlu miqdarda CO₂ daxil olur və reaksiya şək. 6-da göstərilən sxem üzrə gedir.

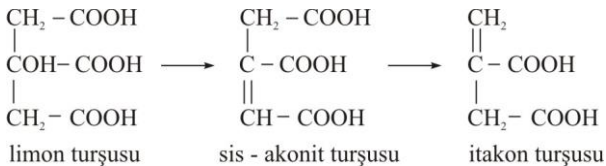


Şəkil 6. Qlükozanın limon turşusuna çevrilməsi

Quzuqulağı turşusu hidrolaza enziminin təsiri ilə quzuqu-
lağısirkə turşusunun hidrolizi nəticəsində əmələ gəlir:



İtakon turşusu bilavasitə sis-akonit turşusundan əmələ gəlir:



Bəzi bakteriyalar qlükozanı qeyritam oksidləşərək amin-turşuları əmələ gətirirlər. Yapon alimi Kinoshita (1957) ilk dəfə *Corynebacterium glutamicum* bakteriyasının köməyi ilə qlütamin turşusunun sənaye miqyasında alınmasına nail olmuşdur. Turşunun biosintezi aerob şəraitdə gedir və 1 mol qlükozadan 0,6 mol qlütamin turşusu əmələ gəlir. Qlükozanın katabolizmi fruktozodifosfat yolu ilə gedir və əmələ gələn limon turşusu izolimona turşusuna, daha sonra 2 oksiqlütar turşusuna, o da L-qlütamin turşusuna çevrilir.

Digər amin-turşularını, məsələn, L-valini, L-izoleysini, L-triptofanı, L-tirozini almaq üçün *Enterobacteriaceae* və *Pseudomonadaceae* fəsilələrinə aid olan bakteriya növləri istifadə olunur.

Yaponiyada mikroorqanizmlərin köməyi ilə inozit və qanil turşularının alınma üsulları işlənib hazırlanmışdır. Bu nükleotidlər qida məhsullarının dad keyfiyyətini yaxşılaşdırmaq üçün istifadə olunur.

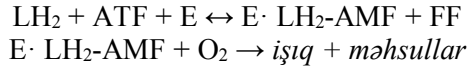
2.4.6.4. Biolüminessensiya

Biolüminessensiya (ışıqsaçma) müxtəlif orqanizmlərdə müşahidə olunur. Bakteriyalar arasında buna ilk dəfə *Photobacterium* və *Beneckea* cinslərinin nümayəndələrində rast gəlinib. Bu bakteriyalar fakültativ anaerobdurlar və anaerob şəraitdə qarışıq turşulu qıcırma və ya qarışıq tip qıcırma törədirlər.

İşıqsacan bakteriyalar, müstəsna olaraq, dəniz və okeanlarda yaşayırlar və halofildirlər. Buna görə də onları hipotonik məhlul (məsələn, distillə suyuna) saldıqda dərhal lizisə uğrayırlar. Onların inkişafı və ışıqsaçma prosesi qidalı mühitin tərkibindən əhəmiyyətli gərəcdə asılıdır.

İşıqsaçma yalnız molekulyar oksigen olan mühitdə müşahidə olunur, mahiyyətə aerob oksidləşmə prosesidir. Bu proses tənəffüsün elə bir əlavə yoludur ki, nəticədə ATF yox, ışıqlaşmaya səbəb olan hansı bir aralıq məhsul əmələ gəlir.

İşıqsaçma molyuskda (*Pholas dactylus*), amerika işıldağ böcəyində (*Photinus pyralis*) ətraflı öyrənilib. Müəyyən edilib ki, ışıqsaçma reaksiyasında isti su ilə ekstraksiya olunan maddə – lyusiferin və soyuq su ilə ekstraksiya olunan enzim lyusiferaza iştirak edir. Lyusiferaza (E) reduksiya olunmuş lyusiferin (LH₂) maddəsinin oksidləşməsinə ATF-in sərfi ilə katalizə edir və bu zaman əmələgələn aralıq məhsul – adenin turşusu oksidləşmə zamanı işıq saçır:



Bakterial işıqsaçma prosesində də bir neçə komponent, o cümlədən lyusiferaza enzimi iştirak edir. Lyusiferaza, oksigen atomunu bilavasitə substrata birləşdirməklə onu oksidləşdirən monooksigenazdır.

Ümumiyyətlə, işıqsaçma qabiliyyəti bir çox ali göbələklərdə (*Armillaria mellea*, *Panus stipticus*), ibtidai heyvanlarda və müxtəlif çoxhüceyrəli heyvanlarda mövcuddur.

2.5. Anabolizm (konstruktiv metabolizm)

2.5.1. Aminturşuların biosintezi

Aminturşular hüceyrəni zülallarla təmin edən proseslərin mərkəzində durur və buna görə də mikroorqanizmlər tərəfindən onların biosintez yollarını bilmək lazımdır.

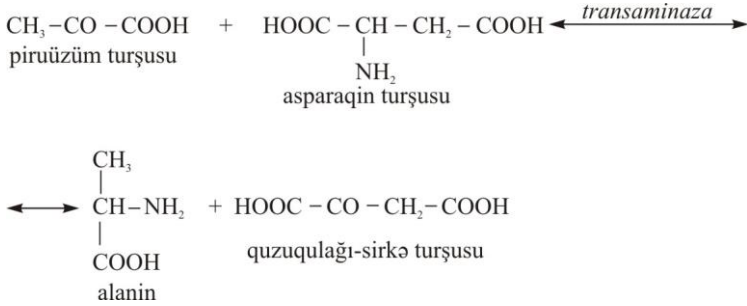
Havada olan molekulyar azotu fiksə edə bilən mikroorqanizmlərdə amin turşularının biosintezi xüsusi yer tutur. Havadakı molekulyar azot oksidləşəndən sonra, onun aminturşusunun tərkib hissəsinə çevrilməsi üçün reduksiya olunmalıdır.

Əksər mikroorqanizmlər zülalı əmələgətirən 20 amin turşusunun hamısını *de novo* sintez etmək qabiliyyətinə malikdir. Lakin elə mikroorqanizmlər (məsələn, südturşusu bakteriyaları) var ki, əksər aminturşularına ehtiyac duyurlar. Aminturşular skeleti maddələr mübadiləsinin aralıq məhsullarından əmələ gəlir. Aminləşmə prosesi nəticəsində amin qrupu maddənin molekuluna daxil edilir. Qeyri-üzvi azotun üzvi birləşmələrə çevrilməsi əvvəlcə ammonyaka çevrilmə yolu ilə gedir. Yəni, molekulyar azot (N₂), nitratlar və nitritlər əvvəlcə ammonyaka qədər reduksiya olunurlar, sonra üzvi maddələrin tərkibinə daxil olurlar.

Əksər aminturşular amin qrupunu digər aminturşularının çevrilməsi (parçalanması) sayəsində alır.

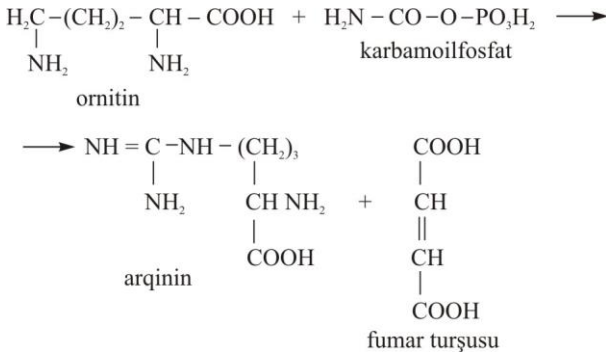
Bütün 20 amin turşusunun mikrob hüceyrəsində biosintez yolu yaxşı öyrənilmişdir. Biosintezin ilkin materialı kimi maddələr mübadiləsinin aralıq məhsulları (piruüzüm turşusu, α-ketoqlutar turşusu, fumar turşusu, riboza-5-fosfat və ATF) istifadə olunur.

Alanin. Alanin transaminləşmə yolu ilə piruüzüm turşusundan alınır. Bu prosədə aminqrupunun donoru kimi qlütamin və ya asparaqin turşusu istifadə olunur:

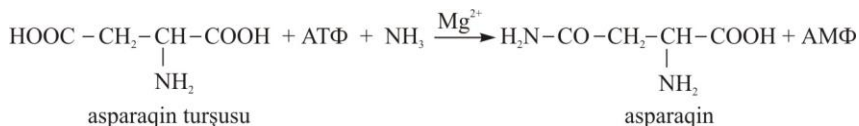


Alanin bir çox bakteriyaların (məsələn, *Streptococcus faecalis*, *Staphylococcus aureus*) hüceyrə divarındakı peptidoqlükanların tərkibinə daxil olur. β -Alanin pantoten turşusu adlı vitaminin tərkib hissəsidir.

Arginin. Arginin bilavasitə ornitindən (ornitin təbii zülalların tərkibində müşahidə olunmur) sintez olunur. Ornitin özü isə qlütamin turşusunun çevrilməsindən əmələ gəlir:

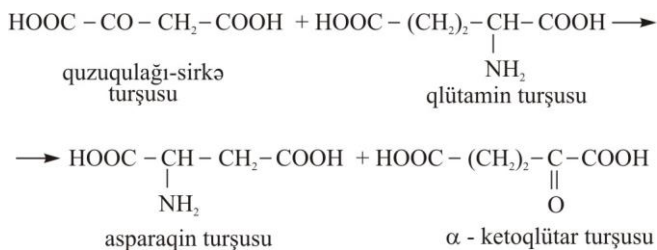


Arginin, streptomisin antibiotikinin sintezi zamanı formamidinin donoru rolunu oynayır. Bu proses ATF enerjisinin hesabına asparaqinsintetaza enziminin və Mg^{2+} ionunun iştirakı ilə gedir. Nəticədə asparaqin turşusundan asparaqin alınır:

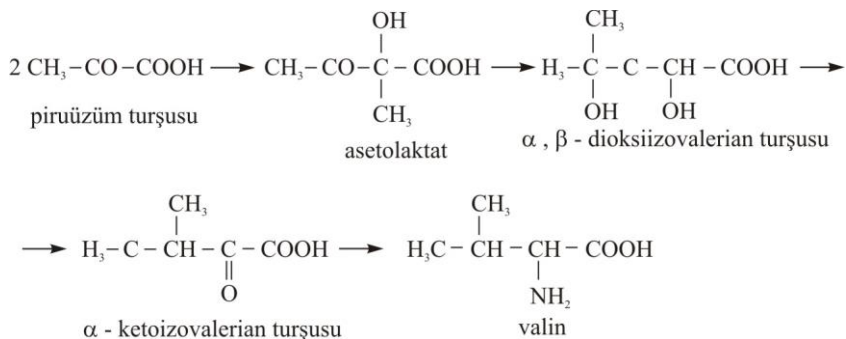


Bakteriyalarda asparaqinin sintezi zamanı aminqrupunun donoru kimi yalnız NH_3 istifadə olunur.

Asparaqin turşusu. Bu turşu bakteriyaların, göbələklərin və yosunların zülallarının tərkibinə daxildir, asparaqinin sintezi üçün ilkin maddə kimi istifadə olunur. Bütün mikroorqanizmlər tərəfindən quzuqulağısirkə turşusunun transaminləşməsi yolu ilə asparaqin turşusu sintez olunur:

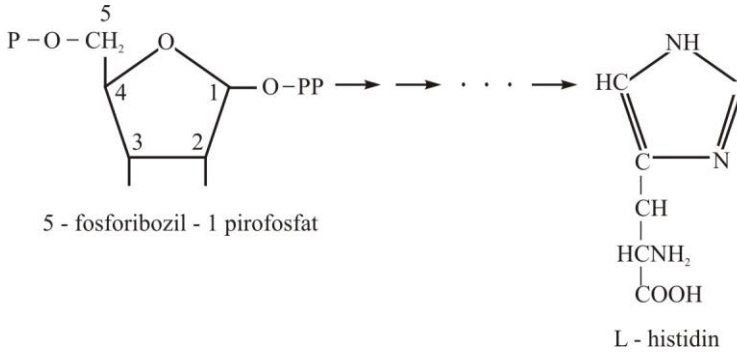


Valin. Valin iki molekul piruüzüm turşusundan dörd enzimin iştirakı ilə sintez olunur:

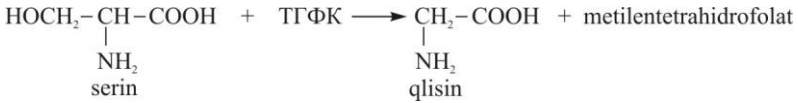


Histidin. Histidin biosintezi çoxmərhləlidir. *Escherichia coli* bakteriyasında histidin biosintez mexanizmi öyrənilmiş və müəyyən edilmişdir ki, bakterial xromosomun histidin operonunda lazımi enzimlərin sintezini kodlaşdıran 9 gen vardır.

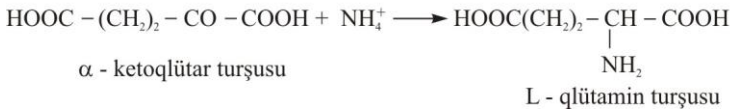
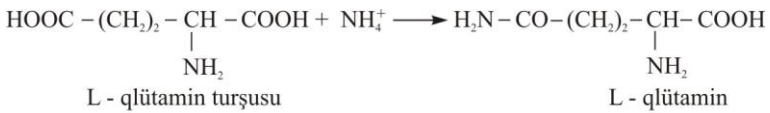
Histidinin biosintezi üçün ilkin xammal kimi 5-fosforibozil-1-pirofosfat maddəsi istifadə olunur:



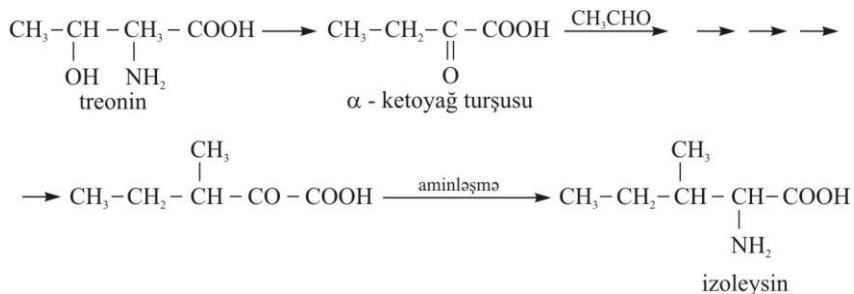
Qlisin. Bu amin turşusu serindən katalitik yolla tetrahidrofol (TNFL) iştirakı ilə alınır:



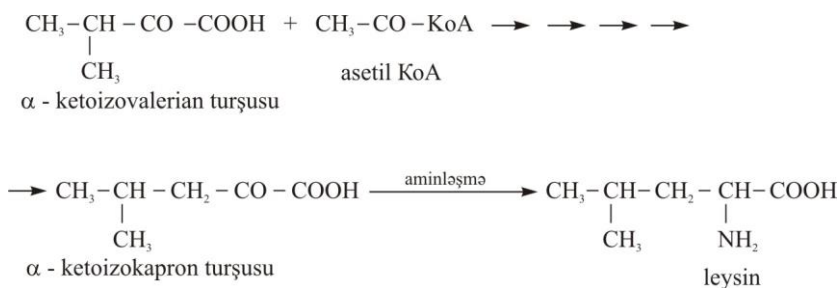
Qlütamin və qlütamin turşusu. Bu amin turşuları demək olar ki, bütün mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunur. Qlütamin və qlütamin turşusu, aminturşuların biosintez reaksiyalarının əsasını təşkil edirlər və aminqrupu bilavasitə ammoniyakın dəyişilməsi ilə əldə edilir:



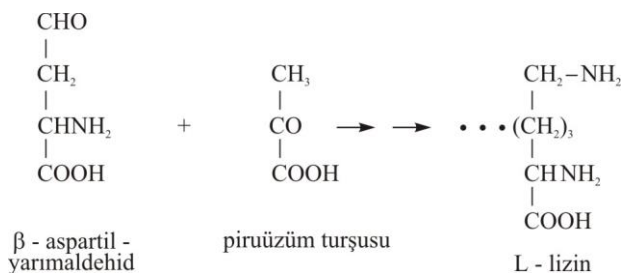
İzoleysin. İzoleysin valinin biosintezinə oxşar mexanizm ilə gedir. Hər iki amin turşusunun biosintezində oxşar cəhət 4 enzimdən ibarət olan multienzim kompleksinin olmasıdır. İzoleysin biosintezi üçün ilkin substrat treonindir:



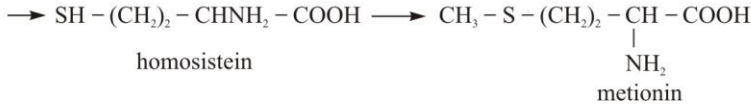
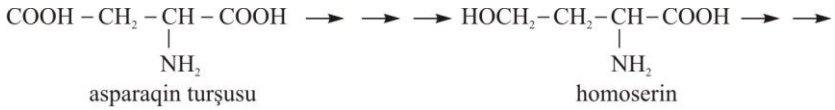
Leysin. Leysin α -ketoizovalerian turşusu və asetil-KoA kimi birləşmələrdən sintez olunur:



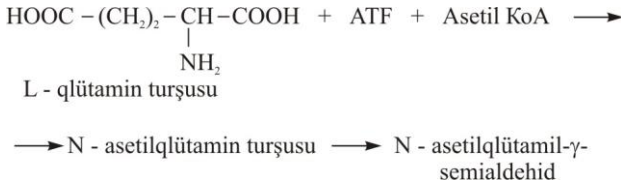
Lizin. Mikroorqanizmlərdə lizin 2 yolla sintez oluna bilər. Bakteriya və bir çox göbələklər lizini diaminpimelat yolu ilə, əksər göbələklər isə aminoadipinat yolu ilə sintez edirlər. Birinci halda lizinin sintezi üçün ilkin maddə kimi β -aspartilyarimaldehid və piruüzüm turşusu istifadə olunur, bir çox çevrilmələrdən sonra lizin əmələ gəlir:



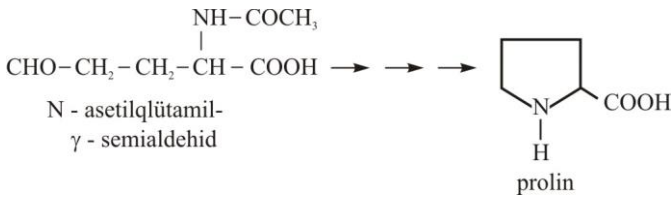
Metionin. Kükürd tərkibli bu aminturşusu müxtəlif mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunur. Metioninin karbon skeleti homoserindən formalaşır. Sonuncu isə asparagin turşusundan əmələ gəlir:



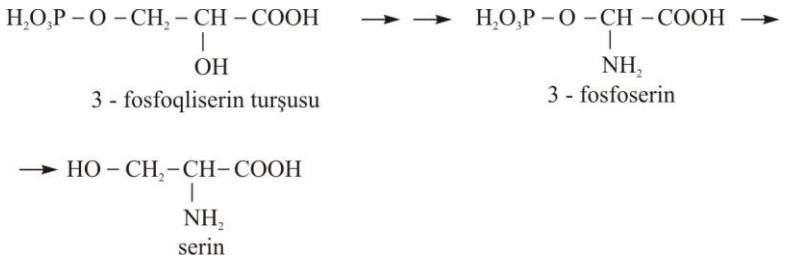
Prolin. Prolin ATF enerjisinin sərfi ilə qlütamin turşusundan sintez olunur. Onun biosintez yolu argininin əmələ gəlməsi üçün ilkin məhsul olan ornitinin biosintez yolu ilə oxşardır:



Sonrakı reaksiyalarda prolinin və ornitinin biosintez yolları ayrılır:

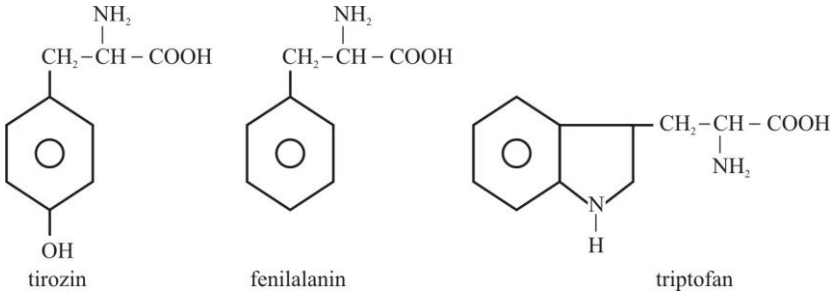


Serin. Serin sulukarbonların metabolizmi zamanı əmələgələn 3-fosfoqliserin turşusundan sintez olunur:

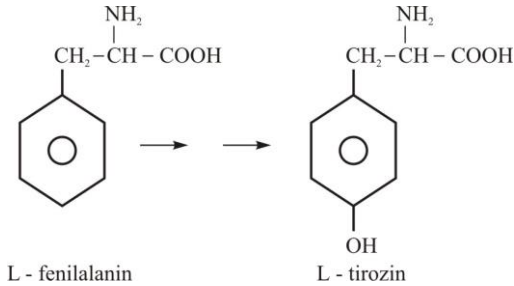


Serin hüceyrədə purin və pirimidin nükleotidlərinin biosintezində iştirak edir.

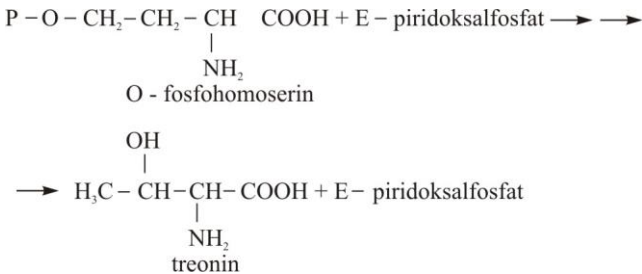
Tirozin, fenilalanin və triptofan. Bu üç amin turşusunun biosintez yolu eynidir və onların biosintezi çoxmərhələlidir:



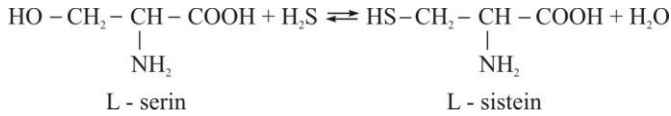
Tirozin bir çox mikroorqanizmlərdə fenilalaninin hidrosidləşməsi yolu ilə alınır:



Treonin (izoleysin biosintez üçün ilkin məhsul) piridoksal-fosfatın iştirakı ilə o-fosfohomoserindən əmələ gəlir:



Sistein. Sistein bir çox mikroorqanizmlərdə L-serindən və hidrogensulfiddən sintez olunur:



Beləliklə, 20 təbii amin turşularının biosintezində qeyri-üzvi azot və kükürd mənbələri, üzvi maddələr (karbon mənbəyi) iştirak edir.

Atmosfer (molekulyar) azotunu fiksədən mikroorqanizmlərdə amin turşularının biosintezi xüsusi yer tutur. Hər şeydən əvvəl, yüksək dərəcədə oksidləşmiş azot elementi amin turşusunun tərkibinə daxil olmaq üçün reduksiya olunmalıdır. Buna görə də atmosfer azotunun bioloji fiksasiyasının mexanizmini nəzərdən keçirmək çox vacibdir.

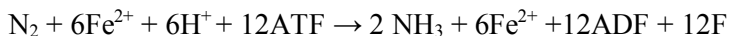
2.5.2. Molekulyar azotun bioloji fiksasiya mexanizmi

Molekulyar azotu fiksədən mikroorqanizmlər iki qrupa bölünür: təbiətdə sərbəst halda yaşayanlar və bitkilərlə və ya digər mikroorqanizmlərlə (məsələn, bəzi göbələklər yosunlarla, sianobakteriyalar şibyələrlə) simbioz şəkilində fəaliyyət göstərirlər. Azot fiksədən mikroorqanizmlərin növü çox məhduddur, lakin yer üzərində həyatın mövcud olması onların fəaliyyətindən çox asılıdır. Belə ki, bu mikroorqanizmlərin köməyi ilə hər il $17,5 \cdot 10^7$ ton molekulyar azot (havadan) fiksə olunub torpağa daxil edilir.

Molekulyar azotun fiksə olunması reduksiya prosesidir və onun ilkin məhsulu ammonyakdır. Onun reduksiya prosesi nitrogenaza adlı enzim kompleksi tərəfindən aparılır. Nitrogenaza iki komponentdən: tərkibində molibden və dəmir olan zülallardan ibarətdir. Bu iki komponent yalnız bir yerdə aktiv fəaliyyət göstərirlər. Həm enzim, həm də fiksasiya prosesi molekulyar oksigenə qarşı çox həssasdır. Buna görə də sərbəst azot fiksədən mikroorqanizmlərdə, həm də kökyumrusu bakteriyalarında nitrogenaza enzimini oksigendən qoruyan xüsusi mexanizm mövcuddur.

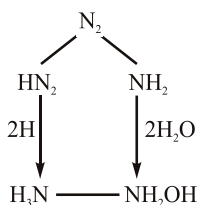
Molekulyar azotu reaksiyaya daxil etmək üçün reduksiyaedici qüvvə və enerji lazımdır. Bu qüvvə və enerji fotosintez, tənəffüs və qıcırma proseslərindən alınır. Təmizlənmiş nitrogenaza ilə (*in*

vitro) aparılan model təcrübələrdə lazım olan enerjini ATF şəklində, reduksiyaedici qüvvə kimi isə reduksiya olunmuş piridinnükleotidləri və ferredoksinləri istifadə etmək olar. Nitrogenazanın iştirakı ilə molekulyar azotun NH_3 qədər reduksiyası aşağıdakı reaksiya üzrə gedir:



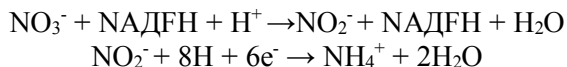
Reduksiyaedici ekvivalentlər (H^+) NADF-dən flavoproteinlər vasitəsilə ferredoksinə daxil olur və nitrogenazanın tərkibində olan azoferredoksinə reduksiya edir, nəticədə molibdoferredoksin reduksiya olunur. Azoferredoksin 2 atom ATF-i bir atom dəmirə birləşdirir. Enzimin hər iki komponentinin iştirakı ilə 4 ATF hidroliz olunur və bu zaman azoferredoksinin bir cüt elektronu molibdoferredoksinə ötürülür.

Molekulyar azotdan nitrogenazanın iştirakı ilə ammoniyakın əmələ gəlməsi prosesini aşağıdakı kimi təsvir etmək olar:

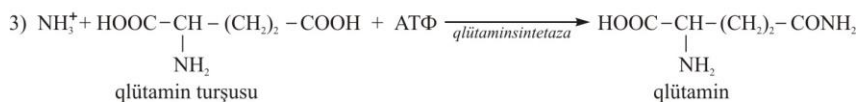
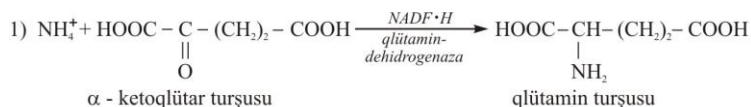


Bir çox mikroorqanizmlər nitratı ammoniuma qədər reduksiya edə bilirlər. Bu halda nitrat əvvəlcə nitratreduktaza enziminin köməyi ilə nitritə qədər reduksiya olunur. Bakteriyalar üçün elektron donoru rolunu NADH, göbələklərdə isə – NADFH oynayır.

Nitratreduktaza enziminin iştirakı ilə nitratın reduksiyası aşağıdakı iki mərhələdə gedir:



Təbiətdə (o cümlədən mikroorqanizmlərdə) müxtəlif yollarla əmələ gələn ammoniyak (ammonium duzları şəklində) üzvi birləşmələrin, ilk növbədə aminurşuların tərkibinə aşağıdayı reaksiyalar əsasında daxil olur:



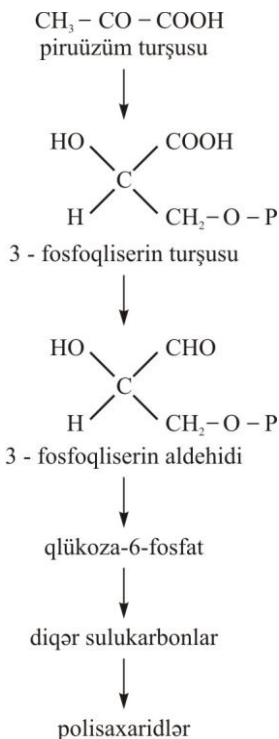
2.5.3. Sulukarbonların biosintezi

Sulukarbonlar mikroorqanizmlərdə əsasən müdafiə funksiyası daşıyır. Buna misal olaraq mikroorqanizmlərdə polisaxarid kapsulasını, hüceyrə divarında olan peptidoqlükanları, xitini göstərmək olar. Bundan başqa, sulukarbonlar əlavə (məsələn, nəqliyyat, tanınma, energetik və s.) funksiyalar da daşıyırlar.

Polisaxarid makromolekullarının biosintez və parçalanma yollarında paralellik olmasına baxmayaraq, bu iki proses arasında mühüm fərqlər mövcuddur. Biosintez prosesi prometabolitlərin (ilkin metabolitlərin) əmələ gəlməsi ilə başlanır ki, bunlar da birləşərək polimer maddələri əmələ gətirir. Deməli, ilkin metabolitlər polisaxaridlərin sintezi üçün inşaat bloklarıdır. Belə birləşmələrə, ilk növbədə, fosforlaşmış şəkərlər aiddir. İnşaat blokları əsasən mərkəzi və ya aralıq (amfibolizm) metabolizmində əmələ gəlir. Amfibolizm (yunanca «*amfi*» - hər iki deməkdir) birgə gedən katabolizm və anabolizm proseslərini əlaqələndirən metabolizm bölməsidir. Mikroorqanizmlərdə polisaxaridlər 3-fosfoqliserin turşusu, 3-fosfoqliserin aldehidi və qlükoza-1-fosfat kimi aralıq məhsullardan sintez olunur (şəx.7). 3-Fosfoqliserin turşusundan mikrob hüceyrəsinin bütün karbon tərkibli birləşmələri sintez olunur. Bu turşu, öz növbəsində polisaxaridlərin katabolizmi prosesində, ya da CO₂, qarışqa və sirkə turşularından, lipidlərdən əmələ gəlir.

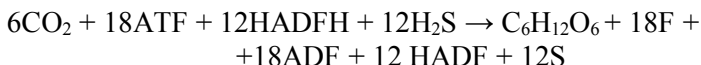
Müxtəlif sulukarbonların biosintez prosesində əsas aralıq məhsul qlükoza-1-fosfatdır. Sonuncu, fosfoenolpiruüzüm turşusundan,

yəni sulukarbon olmayan maddədən əmələ gəlir. Buna görə də qlükozanın (və ya polisaxaridlərin) qeyrisulukarbonlu birləşmələrdən əmələ gəlməsi prosesinə qlükoneogenez deyilir. Bu yolla qlükoza, digər monosaxaridlər, disaxaridlər, hüceyrə divarı polisaxaridləri, ehtiyat sulukarbonları (məsələn, göbələk hüceyrələrində qlikogen) sintez olunur.



Şəkil 7. Polisaxaridlərin biosintez mexanizmi

Qlükoneogenez heterotrof mikroorqanizmlər üçün xarakterikdir. Avtotrof (fotosintezdən) bakteriyalarda qlükoza karbon qazının reduksiyası nəticəsində aşağıdakı sxem üzrə əmələ gəlir:



Bu cəm reaksiyası 15 mərhələdən ibarətdir ki, onların 8 mərhələsi qlükozanın əmələ gəlməsinə və 7 mərhələsi isə ribuloza-1,5-difosfatın bərpasına (Kalvin sikli üzrə) istiqamətlənib.

Mikroorqanizmlərdə qlükoneogenez eyni zamanda asetil-KoA, aminturşulardan və Krebs siklinin aralıq məhsullarından da mümkündür.

Hüceyrədə (lazım olanda) qlükoza, tərkibində 6 karbon atomu olan digər monosaxaridlərə, məsələn, qalaktozaya, mannozaya, fruktozaya, qlükon turşusuna transformasiya oluna bilər.

Bakteriyalarda peptidoqlikan və ya proteoqlikandan ibarət olan murein karkası baktoprenolun iştirakı ilə sintez olunur. Qrammüsbət bakteriyalarda teyxoə turşusu mureinin sintezi ilə çox bağlı olaraq gedir.

Hüceyrəxarici polisaxaridlər əsasən membran səviyyəsində sintez olunur, sonra ətraf mühitə və ya kultural mayeyə ifraz olunur. Lakin elə polisaxaridlər var ki, hüceyrə daxilində sintez olunur, məsələn, *Leuconostoc* cinsli bakteriyaların sintez etdikləri dekstran.

2.5.4. Piylərin və lipokonyuqatların biosintezi

Yağ turşularından ibarət olan piylər hüceyrə membranında mühüm funksiya daşıyan hidrofob strukturlara aiddir. Onlar, müxtəlif maddələrin hüceyrə daxilinə və hüceyrədən xaricə nəql olunmasını tənzimləyirlər.

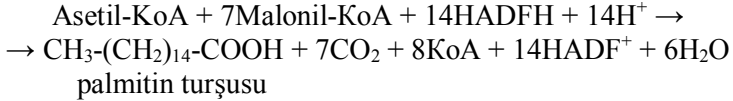
Bir çox hallarda lipidlər hüceyrə daxilində qranula şəklində ehtiyat qida maddəsi kimi toplanırlar. Lipidlərin əmələ gəlməsi (lipogenez) hüceyrə daxilində baş verir, lakin bəzi mikroorqanizmlər (məsələn, *Rhodotorula* cinsli bakteriyalar) lipidləri hüceyrə xaricinə ətraf mühitə ifraz edirlər.

2.5.4.1. Yağ turşularının biosintezi

Təbii yağ turşuları, bir qayda olaraq, cüt sayda karbon atomlarına malikdir. Bu, onu göstərir ki, onlar iki karbonlu birləşmələrdən sintez olunurlar. Biosintez prosesi multiferment kompleksi olan yağ turşuları sintetazası tərəfindən həyata keçirilir. Bu kompleks müxtəlif göbələklərdə 7 enzimdən ibarətdir. Maya göbələklərində enzim

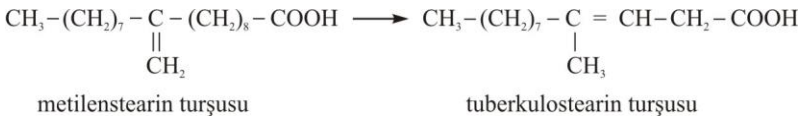
kompleksi bütövlükdə aktivlik göstərirsə, *Escherichia coli* (bağırsaq çöpü) bakteriyasında sintetaza kompleksinə daxil olan 7 enzimin hər biri ayrılıqda aktivliyə malik olur.

Müxtəlif mikroorqanizmlərdə yağ turşularının biosintezi əsasən oxşar şəkildə gedir. Bir molekul asetil-KoA 7 molekul malonil-KoA ilə birləşir (kondensasiya baş verir) və nəticədə palmitin turşusu əmələ gəlir.

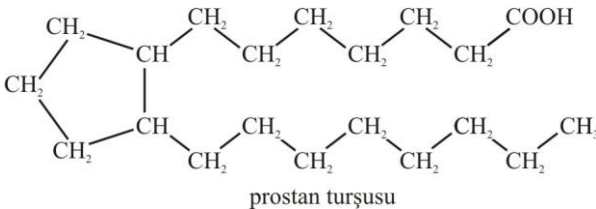


Asetil-KoA palmitin turşusunun əmələ gəlməsində 15-ci və 16-cı karbon atomlarının donoru kimi istifadə olunur.

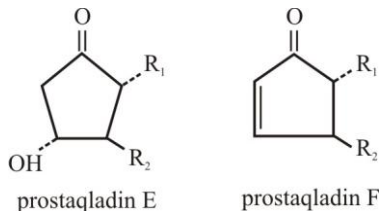
Palmitin turşusunun zəncirinin uzanması yağ turşuları sintetasının iştirakı olmadan asetil-KoA-nın hesabına baş verə bilər. Mikroorqanizmlərdə (məsələn, *Escherichia coli* bakteriyasında) doymamış yağ turşularının əmələ gəlməsinin enzimatik mexanizmi məlumdur. Məsələn, vərəm xəstəliyi törədən mikobakteriyaların hüceyrəsində olein turşusunun metilləşməsi yolu ilə tuberkulostearin turşusu alınır. Bu zaman, əvvəlcə metilenstearin turşusu əmələ gəlir, sonra tuberkulostearin turşusuna çevrilir:



Tərkibində 20 karbon atomu və siklopentan həlqəsi olan yağ turşularına prostan turşusunun törəmələri olan prostoqlandinlər aiddir:

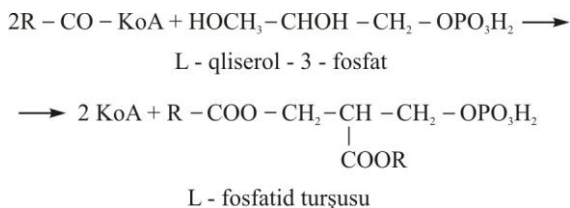


Prostoqlandinlər iki əsas E və F qruplara bölünür ki, onların hər biri üç prostoqlandindən ibarət olur. Bu altı prostoqlandinlər, ilkin maddələr sayılır. Onların kimyəvi və entizmatik yolla çevrilməsi nəticəsində ikincili prostoqlandinlər əmələ gəlir.

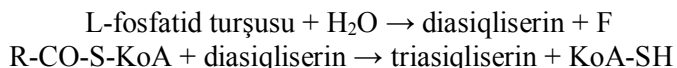


2.5.4.2. Neytral yağların və fosfolipidlərin biosintezi

Yağ turşuları sintez olunduqdan sonra neytral piylərin (triasilqliserinlərin, fosfolipidlərin və fosfatidlərin) əmələ gəlməsinə sərf olunurlar. Triasilqliserinlər adətən mikrob hüceyrəsində ehtiyat qida maddəsi kimi toplanır. Onların sintezi yağ turşularının KoA törəmələrinin fosfatid turşusuna çevrilməsi ilə baş verir:



Qliserin-3-fosfat qliserindən əmələ gəlir və spesifik kinazanın və ATF-in iştirakı ilə fosforlaşır:



L-fosfatid turşusu sitidinrifosfatla (STF) reaksiyada sitidin-difosfatdiasilqliserinə çevrilir. Sonuncu, bütün fosfoqliseridlərin sintezinin ilkin maddəsi kimi istifadə olunur.

Escherichia coli bakteriyası hüceyrələrinin membranında və göbələklərin mitoxondrisində olan fosfatilserin fosfatidilserin dekar-

boksilaza enziminin təsiri ilə dekarboksilləşərək fosfatidiletanolaminə çevrilir.

Qrammənfi bakteriyaların membranının quru çəkisinin 57 %-i fosfatidiletanolamindən ibarət olur. Bu maddə STF-lə qırılıqlı təsirdə sitidinfosfoetanolinə, daha sonra fosfatidə çevrilir.

2.5.4.3. Lipokonyuqatların biosintezi

Lipokonyuqatlara sfinqolipidlər, mikosterinlər, terpenlər, qlikolipidlər və lipoqlikanlar (lipopolisaxaridlər) aiddir. Sfinqolipidlərin inşaat blokları uzunzəncirli sfinqozin və dihidrosfinqozin birləşmələridir. Sonuncuların biosintezi piridoksalfosfatın iştirakı ilə gedir:



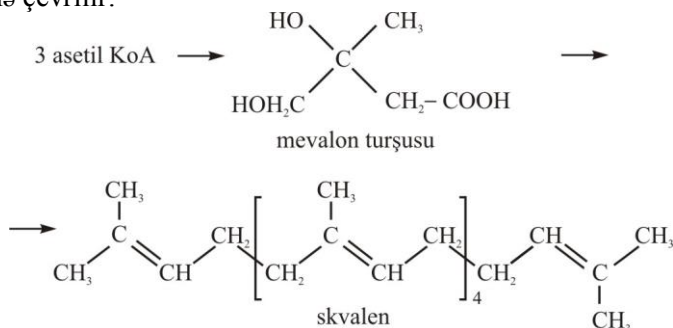
Sfinqolipidlərin biosintezi zamanı sfinqozin β -vəziyyətdə yağ turşusunun KoA efiri ilə asetilləşir və N-asilsfinqozinə (seramidə) çevrilir.

Seramid qalaktosa və ya qlükoza ilə birləşərək serebrozidə çevrilir və sonuncu monozanın C_6 vəziyyətində sulfatlaşa bilər.

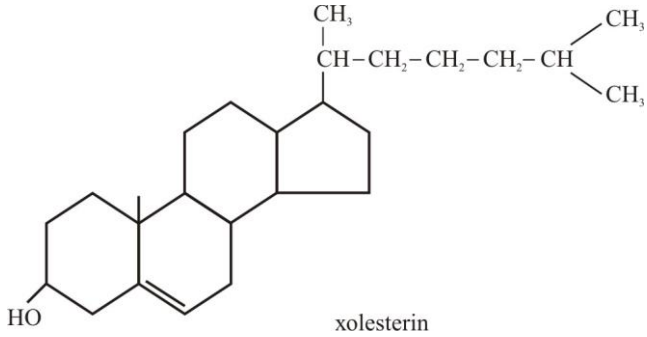
Qanqliozidlərin sintezi zamanı seramid α -vəziyyətdə bir neçə monosaxaridlərə birləşir. Qanqliozidlər sonradan proteinlərlə birləşib fosfatidollipidləri əmələ gətirir.

Mikosterin və ya göbələk sterini (erqosterin), işıq şüası təsirindən vitamin D_2 -yə çevrilir.

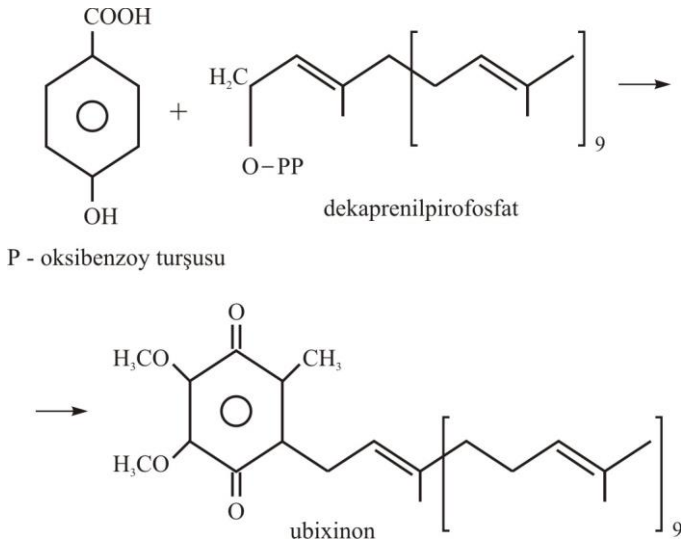
D qrupu vitaminləri doymamış sterinlərdən əmələ gəlir. Sterinlər isə asetil-KoA-dan sintez olunur. Üç molekul asetil-KoA kondensasiya olunaraq mevalon turşusuna, sonra isə triterpenlərə aid olan skvalenə çevrilir:



Siklləşmə yolu ilə skvalendən xolesterin əmələ gəlir:



İzoprenoid strukturlu lipidlərə dolixol, baktoprenol (bakteriaların membranında), xinonlar (bakteriya və göbələklərin elektron ötürücü zəncirinin tərkibində) Q koenzimləri (ubixinonlar) aiddir. Q koenzimi aerob mikroorqanizmlərdə oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarında elektronun ötürülməsində iştirak edir.

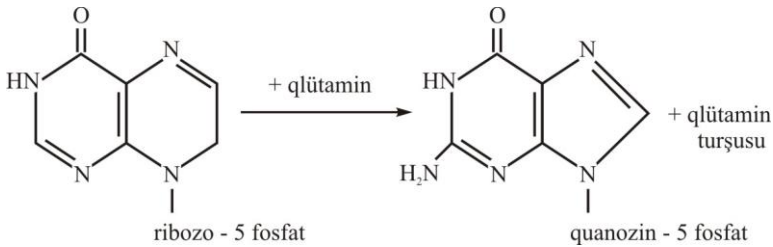


2.5.5. Nükleotidlərin biosintezi

2.5.5.1. Purin nükleotidlərinin biosintezi

Hər bir mikrob hüceyrəsi nuklein turşularının tərkib hissəsi olan purin nükleotidlərini sintez edir. Lakin, bir çox mikroorqanizmlərin normal böyüməsi və çoxalması üçün purinləri hazır şəkildə qidalı mühitə daxil etmək tələb olunur. Purin nükleotidləri purin əsaslarından və ya amin turşular, karbon qazı və ammoniyakdan sintez oluna bilər. Sintez prosesi müxtəlif mikroorqanizmlərdə müxtəlif yollarla gedir. Məsələn, adenil turşusu (AMF) adenilsuksinaza (sintetaza) enziminin təsirindən inozin-5-fosfatdan (inozin turşusundan) asparagin turşusunun və QTF-in iştirakı ilə əmələ gəlir.

Quanil turşusunun və ya quanozin-5-fosfatın (QMF) sintezi də inozin turşusundan inozinatdehidrogenaza enziminin təsiri ilə baş verir:



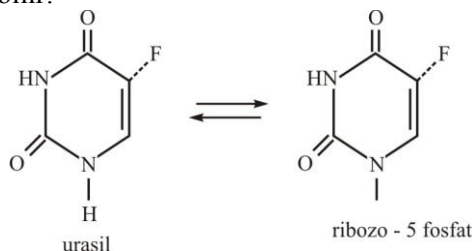
Mikroorqanizmlər tərəfindən nuklein turşuların və nükleotidlərin katabolizmi zamanı sərbəst purinlər əmələ gəlir. Lakin inkişaf etməkdə olan mikroorqanizmlər purinləri purin nükleotidlərin sintezi üçün istifadə edə bilirlər.

Amin turşulardan, karbon qazından və ammoniyakdan purinlərin biosintezi bakteriya və göbələklərdə eyni şəkildə gedir. Əvvəlcə riboza-5-fosfatdan purin nüvəsi qurulur, nəticədə bir çox reaksiyalardan sonra inozin-6-fosfat (İMF) əmələ gəlir. İMF sonrakı mərhələlərdə purin nükleotidlərin biosintezində istifadə olunur.

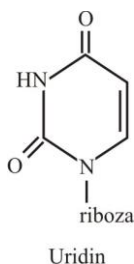
2.5.5.2. Pirimidin nükleotidlərinin biosintezi

Pirimidin nükleotidləri, purin nükleotidləri kimi mikroorqanizmlər tərəfindən amin turşular, karbon qazı və ammoniyakdan və ya transformasiya yolu ilə başqa maddələrdən sintez oluna bilər. Məsələn,

urasil və 5-florurasil uridin-5-fosfata (UMF) və 5-flor-uridin-5-fosfata (5-F-UMF) çevrilə bilər:

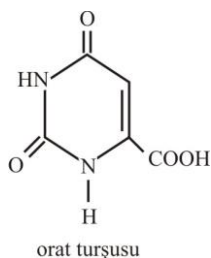


Urasil, uridindifosforilazanın iştiraki ilə riboza-1-fosfatla qarşılıqlı təsirə girə bilər və uridini əmələ gətirir:



Sitidin, florsitidin və floruridin də yuxarıda göstərilən yolla əmələ gələ bilər. Uridinmonofosfatdan di- və trifosfatların əmələ gəlməsi purin mononükleotidlərin di- və trifosfatlarına oxşar şəkildə gedir.

Pirimidinlərin (urasil, timin, sitozin və 5-metilsitozin) əmələgətirdikləri ilkin struktur maddə orat turşusudur. Bu turşu müxtəlif mikroorqanizmlərin hüceyrələrində müşahidə olunur, karbamilfosfat və asparagin turşusundan sintez olunur.

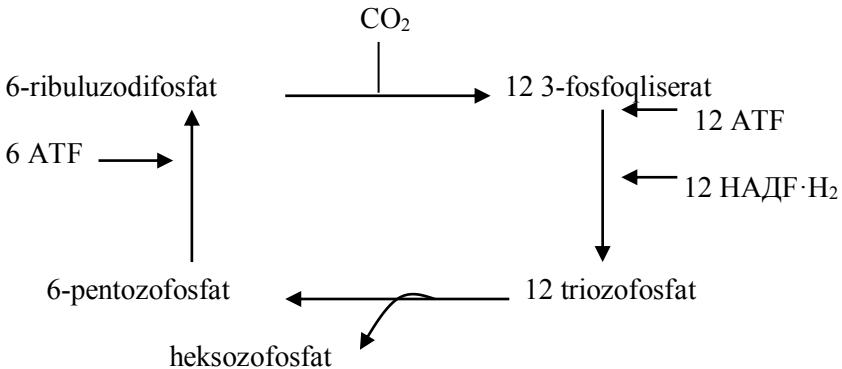


2.6. Karbon qazının mikroorqanizmlər tərəfindən assimilyasiyası

2.6.1. Karbon qazının avtotrof assimilyasiyası

Karbon qazını yeganə karbon mənbəyi kimi istifadə etmək qabiliyyətinə malik orqanizmlər onu pentozofosfat sikli (Kalvin sikli) vasitəsilə mənimsəyirlər. Karbon qazının avtotrof fiksasiyasının mexanizmi ilk dəfə Kalvin əməkdaşları ilə birgə *Chlorella* yosununda öyrənmişlər. Buna görə də bu mexanizmə Kalvin sikli də deyilir. Bu mexanizm ribulozodifosfat sikli də adlanır. Sonralar bu mexanizm xemolitoavtotrof və fototrof bakteriyalarda da müşahidə olunmuşdur. Lakin xemolitoavtotroflara aid olan metanəmələgətirən və asetogen bakteriyalarda karbon qazının assimilyasiyasında Kalvin sikli iştirak etmir.

Kalvin sikli üçün, digər metabolik reaksiyalarda iştirak etməyən, iki enzim xarakterikdir – fosforibulokinaza və ribulozodifosfatkarboksilaza. Fosforibulokinaza enzimi ATF-in hesabına ribulozo-5-fosfatı fosforlaşdırıb ribulozo-1,5-difosfata çevirir. Ribulozodifosfatkarboksilaza enzimi isə ribulozo-1,5-difosfatı karbon qazı ilə birləşdirib iki molekul 3-fosfoqliserin turşusu əmələ gətirir. Bu karboksilləşmə reaksiyasından sonra 3-fosfoqliserin turşusundakı karboksil qrupunun aldehidə qədər reduksiyası gedir. Bitkilərdə reduksiya prosesi NADP-in, fototrof bakteriyalarda isə NAD-ın hesabına gedir. Bu sikl qapalı sxem şəklində göstərilir (şək. 8).



Şəkil 8. Ribulozodifosfat sikli

Ribulozodifosfat siklində karbon qazının fiksasiyası biosferdə üzvi maddələrin sintezi üçün çox vacib prosesdir. Lakin karbon qazından üzvi maddələrin biosintezinin digər yolları da mövcuddur. Məsələn, anaerob avtotrof bakteriyalarda karbon qazının fiksasiyası başqa mexanizmlə gedir. Metanəmələgətirən, asetogen və sulfatreduksiyaedici bakteriyalar karbon qazını anaerob şəraitdə asetil-KoA yolu ilə reduksiya edirlər və bu zaman asetil-KoA və piruüzüm turşusu alınır. Piruüzüm turşusu məlum reaksiyalarla mərkəzi metabolizmə daxil olur.

Yaşıl kükürd bakteriyaları (*Chlorobium limicola*) karbon qazını yalnız üçkarbonlu turşular siklinin reduksiyaedici reaksiyalarının köməyi ilə mənimsəyir. Başqa sözlə, karbon qazının fiksasiyası suksinil-KoA-nın reduksiyaedici karboksilləşməsi nəticəsində baş verir.

Karbon qazının avtotrof fiksasiyasının yuxarıda göstərilən 3 tipinin müqayisəsi əsasında demək olar ki, anaerob şəraitdə gedən fiksasiya prosesi aerob şəraitə nisbətən daha səmərəlidir. Belə ki, anaerob şəraitdə gedən asetil-KoA yolu ilə 1 mol triozofosfat əmələ gəlməsinə 3 mol ATF və ribulozodifosfat siklində isə – 9 mol ATF sərf olunur.

2.6.2. Karbon qazının heterotrof mikroorqanizmlərlə fiksasiyası

Heterotrof orqanizmlər də karbon qazına ehtiyac duyurlar və onu maddələr mübadiləsinə daxil edirlər. Fototrof və xemolitotrof orqanizmlər, hüceyrələrinə lazım olan karbon qazını reduksiyaedici pentozofosfat siklində fiksə etməklə əldə edirlər. Müxtəlif metabolitlərin sintezi üçün karbon qazından əlavə heterotrof fiksasiya yolu ilə də istifadə olunur. Başqa sözlə, karbon qazının fiksasiyası malonil-KoA və quzuqulağı turşusunun köməyi ilə həyata keçir.

Bəzi anaerob fototrof bakteriyalarda ferredoksinasilıqlı reduksiyaedici karboksilləşmə reaksiyası gedir. Belə hesab olunur ki, bəzi fototrof orqanizmlər, o cümlədən bəzi ali bitkilər, hüceyrəyə lazım olan karbonun çox hissəsini heterotrof fiksasiya yolu ilə alırlar.

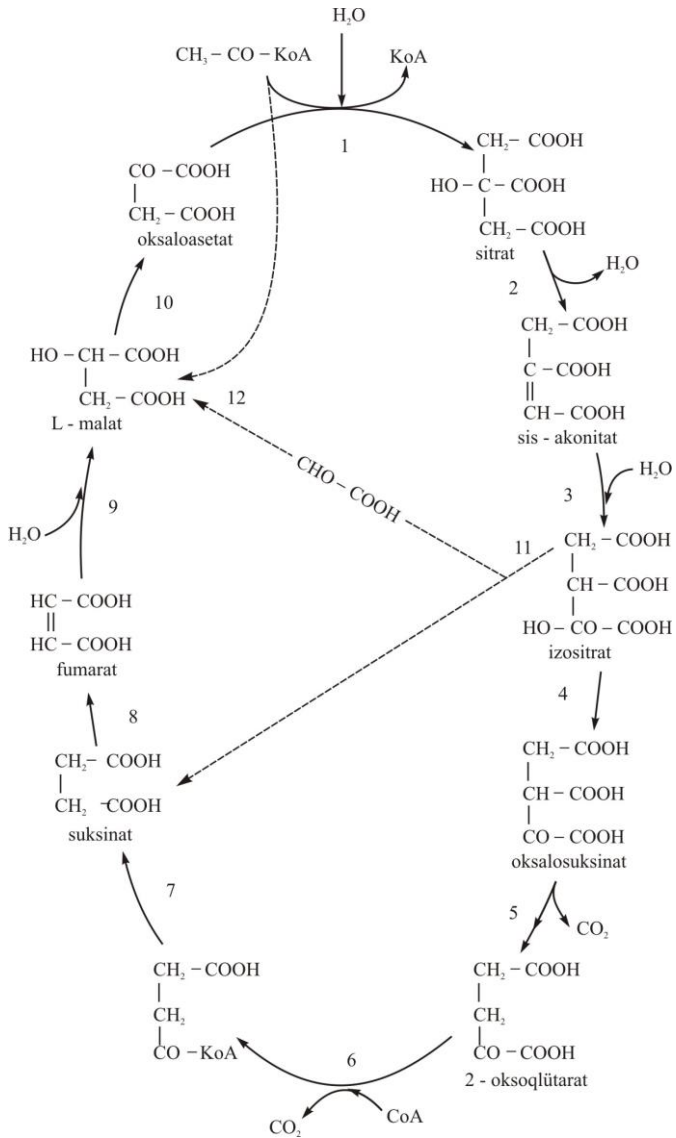
2.7. Biosintez proseslərində üçkarbonlu turşular siklinin və qliomsilat yolunun əhəmiyyəti

Üçkarbonlu turşular sikli C_2 birləşmələrin (sirkə turşusu və ya asetil-KoA) hidrogenini ayırmaqla, onların karbon qazına tam parçalanmasını təmin edir. Üç hidrogenazanın iştirakı ilə hidrogen NADF-ə, sonra suksinatdehidrogenazanın köməyi ilə bilavasitə xinəna ötürülür. Bir qayda olaraq, koenzimlər hidrogeni (və ya elektronu) tənəffüs zəncirinə keçirirlər. Əvvəlcə sitratsintazanın təsirindən asetil-KoA oksalosirkəturşusuna birləşir və bu zaman limon turşusu (sitrat) əmələ gəlir və koenzim A sərbəstləşir. Limon turşusunun simmetirik olmasına baxmayaraq onun parçalanması asimmetrik baş verir. Akonitaza (akonithidrataza) üç üçkarbonlu turşuların əks istiqamətdə çevrilməsini kataliz edir.

Limon turşusu ↔ sis-akonit turşusu ↔ izolimon turşusu

Suksinatdehidrogenaza suksinatı fumarata (fumar turşusuna) qədər oksidləşdirir və elektronu ubixinəna və F^{3+} -sitoxrom *b*-yə ötürür. Fumaraza enzimi suyu fumarata birləşdirir. Belə hidratasiya reaksiyası stereospesifik olub malatın əmələ gəlməsinə səbəb olur. Malatdehidrogenazanın köməyi ilə malatın oksalata çevrilməsi ilə dehidratlaşması baş verir. Bununla da asetatin akseptoru bərpa olur. Suksinil-KoA-nın əmələ gəlməsindən başqa, bütün reaksiyalar geri qayıdandır. Son nəhayətdə sirkə turşusu (asetat) bir çox çevrilmələrdən sonra sona qədər oksidləşir və 2 mol karbonqazı və 8 atom hidrogen əmələ gətirir. Bundan başqa, reaksiyada ATF əmələ gəlir (şəkl. 9).

Üçkarbonlu turşular siklinin funksiyası təkcə qida maddələrinin sona qədər tam oksidləşməsinə təmin etmək deyil. Bu sikl eyni zamanda biosintez prosesləri üçün çoxlu sayda ilkin məhsullar (məsələn, α -ketoqlutar, quzuqulağısirkə və kəhraba turşuları) hazırlayır. Bu turşuların hüceyrədə olmaması oksaloasetatin çatışmamasına və nəticədə siklin pozulmasına gətirib çıxara bilər. Üçkarbonlu turşular siklinde aralıq məhsulların çatışmamazlığı anaplerotik reaksiyaların hesabına aradan götürülür.



Şəkil 9. Üçkarbonlu turşular sikli (bütöv xətlər) və glioksilat yolu (qırıq xətlər)

1 – sitratsintaza, 2 və 3 – akonithidrataza, 4 və 5 – izositratdehidrogenaza, 6–ketoqlutaratdehidrogenaza, 7 suksinattiokinaza, 8–suksinatdehidrogenaza,

9 – fumaraza, 10 – malatdehidrogenaza, 11 - izositratliaza, 12 – malatsintaza

III FƏSİL.

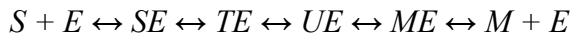
TƏBİİ POLİMERLƏRİN PARÇALANMASINDA İŞTİRAK EDƏN MİKROB ENZİMLƏRİ

Million illər ərzində yaşıl bitkilər karbon qazı və sudan üzvi maddələr sintez edirlər, lakin bu maddələrin təbiətdə toplanması baş vermir. Aerob şəraitdə biomənşəli bütün maddələr parçalanmaya məruz qalırlar. Təbii polimerlərin bəziləri çox mürəkkəb quruluşa malik olsalar da təbiətdə onları parçalaya bilən mikroorqanizmlər mövcuddur. Mikroorqanizmlər güclü enzim sistemlərinə malik olduqları üçün bütün təbii birləşmələri parçalamaq qabiliyyətinə malikdirlər. Yüksək biokimyəvi (enzimatik) aktivliyə malik mikroorqanizmlər bitki və heyvan qalıqlarını parçalamaqla ətraf mühitin təmizlənməsində böyük rol oynayırlar.

3.1. Enzimlər metabolik proseslərin biokatalizatorlarıdır

Maddələrin qarşılıqlı təsirdə olması üçün, onları kritik energetik hala gətirmək tələb olunur. Bu halda molekulların səmərəli toqquşması baş verir və kimyəvi reaksiya gedir. Bu məqsədlə istifadə olunan enerji aktivasiya enerjisi adlanır.

Mikroorqanizmlər (eləcə də digər canlılar) üçün reaksiyaya girən molekulların aktivasiya metodu biokatalizdir. Canlı hüceyrələrin metabolik aktivliyi nisbətən aşağı temperaturda baş verir və buna görə də onlar ekzerqonik reaksiyaları istifadə edirlər. Bundan başqa, mühidə reaksiyaya girən molekulların aktivasiya enerji mənbəyi olmadıqda belə biokataliz prosesi gedir. Bu proseslərdə bioloji katalizator rolunu enzimlər oynayır. Enzimlər kimyəvi reaksiyaları həyata keçirir, lakin bu zaman özləri məsrəf olunmurlar:



Burada S-substrat, T və U – aralıq məhsullar, SE – substrat-enzim kompleksi, M- məhsul və E – enzim.

Biokataliz proseslərində enerjinin bioloji forması, yəni yüksək-energetik fosfor əlaqəsinə (~F) malik ATF istifadə olunur.

Mikroorqanizmlərin həyat fəaliyyəti proseslərində fasiləsiz olaraq enerji çevrilməsi (transformasiyası) baş verir. Məsələn, heterotrof mikroorqanizmlərdə kimyəvi enerji istilik enerjisinə, avtotroflarda işıq enerjisi kimyəvi enerjiyə, işıqsaçan bakteriyalarda (fotobakteriyalarda) kimyəvi enerji işıq enerjisinə çevrilir. Bütün bu proseslər enzimlərin iştirakı ilə gedir.

Hüceyrədə enzimlər çox az miqdarda mövcud olur və bir molekul enzim ardıcıl olaraq 1 dəqiqə ərzində min molekul substratı katalizə edə bilər.

Enzimlər qlobulyar zülallar olub molekulyar kütləsi 15-dən bir neçə min kilodaltona qədər ola bilər. Onlar sadə və mürəkkəb ola bilər. Məsələn, ureaza, pepsin və tripsin – sadə, karboksipeptidaza, amilaza və ribonükleaza isə mürəkkəb zülallardır (qlikoproteinlər). Sonuncular iki və ya çoxkomponentli ola bilər. Deməli, enzimlər, zülali (apoenzim) və termotabil qeyri-zülali hissələrdən ibarət olurlar. Qeyri-zülali hissə enzimin zülali hissə ilə labil birləşsə, enzimdən asan dissosiasiya olub ayrılırsa, ona **koenzim** deyilir. Bəzi hallarda qeyri-zülali hissə enzimin zülali hissəsi ilə möhkəm birləşmiş olur. Belə halda qeyri-zülali hissə **prostetik** qrup adlanır. Prostetik qrup və ya koenzim rolunu adətən mürəkkəb olmayan üzvi maddələr, məsələn, vitaminlər və ya kompleks şəkildə birləşmiş metallar (dəmir-katalaza və peroksidazada, kalsium - qləvi proteazada və s.) oynayırlar.

Koenzimlərdən başqa enzimlərin fəaliyyətini aktivləşdirən digər maddələr və ya metal ionları da məlumdur. Normal halda onlar enzimin tərkibinə daxil olurlar və onlara **kofaktorlar** deyilir.

Müxtəlif reaksiyaları sürətləndirən kimyəvi katalizatorlardan fərqli olaraq, hər bir enzim yalnız bir reaksiyanı kataliz edir. Başqa sözlə, enzimlər spesifikliyə malik olub canlı orqanizmlərin hüceyrələrinin metabolizmində xüsusi rol oynayırlar. Enzimlər mütləq optik spesifikliyə malikdirlər. Məsələn, maltaza enzimi yalnız α -qlikozid əlaqəsinin hidrolizini kataliz edir (β -qlikozid əlaqəsinə isə təsir göstərmir). Bütün enzimlər xüsusi nömrəyə malik 6 sinifə bölünürlər: 1) oksidoreduktazalar, 2) transferazalar, 3) hidrolazalar, 4) lipazalar, 5) izomerazalar, 6) liqazalar. Enzimlərin belə təsnifləşdirilməsi kataliz olunan reaksiyanın tipindən asılıdır.

Oksidoreduktazalar iki substrat arasında gedən oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarını kataliz edir. Bunlara NAD, NADF, katalaza və başqaları aiddir.

Transferazalar müxtəlif kimyəvi qrupların, təkkarbonlu qalıqların, aldehid və keton qruplarının və s. molekularası ötürülmə reaksiyalarını kataliz edir.

Hidrolazalar moldekul daxili əlaqələrin (efir, peptid, qlikozid, C-C əlaqələrinin və s.) hidrolitik parçalanma reaksiyalarını kataliz edir.

Liazalar müəyyən qrupların ikiqat rabitə ilə birləşmə və ayrılma reaksiyalarını kataliz edir.

İzomerazalar izomerləşmə (optik və geometrik izomerlərin daxili konversiya) reaksiyalarını kataliz edir.

Liqazalar (sintetazalar) iki molekulun (ATF enerjisinin istifadəsilə) birləşmə reaksiyasını kataliz edir və C-C, O-O, C-N və C-S rabitələrini əmələ gətirir.

Esnizmlərin təsnifatına görə hər enzim 4 rəqəmdən ibarət olan şifrəyə (növrəyə) malik olur. Bu rəqəmlərdən birincisi sinifi, ikincisi sinifaltını, üçüncüsü sinifaltının altını, dördüncüsü isə enzimin sıra nömrəsini göstərir.

Enzimlərlə kataliz olunan reaksiyaların sürəti, enzimin miqdarından və aktivliyindən, substratın qatılığından, mühitin turşuluğundan (pH), temperaturdan və eləcə də mühiddə aktivatorların və inhibitorların olmasından asılıdır. Mikrob hüceyrəsində enzimin olmasını xüsusi reaksiya ilə təyin etmək mümkün olsa da, onun miqdarını (çox cüzi olması ilə bağlı) həmişə müəyyən etmək olmur. Buna görə də təmizlənmiş və təmizlənməmiş enzimin aktivliyi anlayışları mövcuddur. Enzimin aktivliyi beynəlxalq vahidlərlə (BV) ölçülür: 1 BV enzimin elə miqdarıdır ki, 1 mikromol (10^{-6} mol) substratı 1 dəq ərzində standart şəraitdə çevirə bilir.

Enzimin aktivlik vahidini 1 nano- (10^{-9}) və ya 1 piko- (10^{-12}) mol substratın 1 dəq ərzində çevrilməsi ilə də ifadə edirlər. Mikro-, nano- və pikomol beynəlxalq vahidləri qısaca olaraq mkV, nV və pV kimi göstərirlər. Enzimin xüsusi aktivliyi aktivlik vahidinin 1 mq enzim zülalına olan nisbəti ilə təyin edilir. 1973-cü ildə enzimin aktivlik vahidi kimi katal (kat) qəbul edilmişdir. 1 kat 1 mol substratı 1 san (saniyə) ərzində kataliz edən (çevirən) enzimin miqdarına bərabərdir:

$$1 \text{ kat} = 1 \text{ mol} \cdot \text{san}^{-1} = 60 \text{ mol} \cdot \text{dəq}^{-1} = 60 \cdot 10^6 \text{ mkmol} \cdot \text{dəq}^{-1}$$

3.2. Hüceyrədaxili və hüceyrəxarici enzimlər

Təbiətdə üzvi maddələrin dövrünü əsasən mikrob enzimlərinin iştirakı ilə gedir. Həll olabilən kiçik molekullu üzvi maddələr mikroorqanizmlər tərəfindən çox asan parçalanır. Onlar membranı keçərək hüceyrəyə daxil olur və sitoplazmada parçalanır. Üzvi maddələri hüceyrə daxilində parçalayan enzimlərə hüceyrədaxili enzimlər deyilir. Hüceyrə daxilində gedən biosintez proseslərini həyata keçirən enzimlər də hüceyrədaxili enzimlərə aiddir. Bir sözlə, hüceyrə daxilində gedən katabolizm və anabolizm proseslərini hüceyrədaxili enzimlər həyata keçirir. Bu enzimlərin əksəriyyəti kofaktordan asılı olub, hüceyrə xaricində fəaliyyət göstərə bilmirlər.

Təbiətdə üzvi maddələrin əksər hissəsi makromolekul (polimer) şəklindədir. Çoxluq təşkil edən bitki mənşəli makromolekullara sellüloza, liqnin, pektin və nişasta, heyvan mənşəli makromolekullara isə zülallar, qlipoproteinlər, qlikogen və xitin aiddir. Bu makromolekullar heterotrof mikroorqanizmlər üçün əsas qida maddələridir.

İri molekulların mənimsənilməsi üçün mikroorqanizmlərdə iki əsas strateji yanaşma mövcuddur. Birincisi, bu maddələr sitoplazmatik membran tərəfindən tutulub sitoplazmada vakuol əmələgətirməklə hüceyrəyə daxil edilməlidir. Bu vakuollara enzimlər ifraz olunur və polimerlərin parçalanması gedir. Suyun və suda həll olmuş maddələrin bu yolla hüceyrəyə daxil olmasına pinositoz deyilir. Həll olmayan (bərk hissəciklərin) hüceyrəyə daxil olmasına isə faqositoz deyilir. Qeyd etmək lazımdır ki, bakteriya və göbələk hüceyrələri sərt hüceyrə divarına malik olduqları üçün onlarda bu proseslər rast gəlinmir. Pinositoz və faqositoz prosesləri yalnız sərt hüceyrə divarına malik olmayan eukariot mikroorqanizmlərdə (ibtidai heyvanlarda) mövcuddur. Sərt hüceyrə divarına malik bakteriya və göbələklər makromolekulların mənimsənilməsi üçün alternativ strateji yanaşmaya malikdirlər. Polimer molekulları parçalamaq üçün onlar ətraf mühitə enzimlər ifraz edirlər. Bu enzimlər hüceyrəxarici enzimlər adlanır. Təbiətdə bitki və heyvan qalıqlarını parçalayan mikroorqanizmlər üçün hüceyrəxarici enzimlərə malik olmaq adi haldır.

Mikroorqanizmlərin normal çoxalması və inkişafı prosesində, strukturunda dəyişiklik baş vermədən sitoplazmatik membrandan kənara ifraz olunan enzimlərə hüceyrəxarici enzimlər deyilir. Deməli,

sitoplazmatik membranın xarici səthində lokalizə olunan, periplazmatik boşluqda yerləşən, hüceyrə divarının daxili və xarici səthində lokalizə olunan və kultural (və ya ətraf) mühitə ifraz olunan enzimlərin hamısı hüceyrəxarici enzimlərdir.

Hesab olunur ki, hüceyrəxarici enzimlər sintez olunduqdan sonra dərhal sitoplazmatik membrandan xaricə ifraz olunurlar. Lakin onların hüceyrədən kənara tökülməsi hüceyrə divarı tərəfindən məhdudlaşdırılır və enzimin çox hissəsi periplazmatik boşluqda toplanır.

Membrandan kənara çıxan zülal-enzimlər, bir qayda olaraq, NH_2 qrupu sonluğunda 25 aminturşu qalığından ibarət, əlavə peptidlərə malik olurlar ki, buna siqnal peptidi deyilir. Siqnal peptidi ribosomdan ayrılan kimi bakteriyalarda sitoplazmatik membranın daxili səthi ilə, göbələklərdə isə endoplazmatik şəbəkə ilə qarşılıqlı təsirdə olur. Peptid uzandıqda membrandan keçir və membranda olan siqnal peptidaza enzimi, siqnal peptidi membranın xarici səthindən kənarlaşdırır. Nəticədə zülal (peptid) membrandan xaricdə normal konfigurasiya almaq imkanına malik olur.

Əksər hüceyrəxarici enzimlər üçün hüceyrədaxili substratlar olmur. Onlar əsasən ətraf mühitdə olan polimer maddələri parçalamaq üçün hüceyrə xaricinə ifraz olunurlar və orqanizmi lazımı qida maddələri ilə təmin edirlər. Lakin, bəzi hüceyrəxarici enzimlərin hüceyrədaxili substratları da olur. Məsələn, zülal parçalayan proteazalar, nüklein turşularını parçalayan nükleazalar, hüceyrə divarını lizis edən enzimlər. Bu enzimlər bir neçə proseslərdə – hüceyrənin differensiasiyasında, maddələr dövranında və hüceyrənin bölünməsində iştirak edirlər.

Hüceyrəxarici enzimlərin sintezi ətraf mühit tərəfindən sitoplazmatik enzimlərin sintezinin tənzimi yolları kimi tənzimlənir. Bu halda induktor rolunu substrat deyil, onun parçalanma məhsulu oynayır (məsələn, sellülozanı parçalayan enzimin induktoru qlükozadır).

3.3. Konstitutiv və indusibel enzimlər

Enzimlər insan həyatının müxtəlif sahələrində bioloji katalizator kimi geniş istifadə olunur. Onlar heyvanlardan, bitkilərdən və mikroorqanizmlərdən alınır. Hazırda iki mindən çox enzim məlumdur ki, onların yüzdən çoxu təmiz şəkildə alınmışdır.

Bir çox enzimlər, məsələn, diqalları qal turşusuna çevirən tannaza, amin turşularının rasemazaları, buynuzun, dırnağın və saçın tərkibinə daxil olan kükürd tərkibli zülalları (keratinləri) hidroliz edən keratinaza yalnız mikroorqanizmlərdə müşahidə olunur. Molekulyar azotun ammoniyaya çevrilməsində iştirak edən nitrogenaza enzimi yalnız azotfiksədən bakteriyalarda müşahidə olunub.

Mikroorqanizmlərdə enzimlərin bir hissəsi substratın olmasından asılı olmayaraq fasiləsiz əmələ gəlir. Belə enzimlər **konstitutiv enzimlər** adlanır.

Əksər enzimlərin sintezi isə lazım olanda baş verir. Belə enzimlər **indusibel** və ya **adaktiv enzimlər** adlanır.

Qeyd etmək lazımdır ki, enzimlərin konstitutiv və induşibel olmaqla iki yerə bölünməsi nisbi xarakter daşıyır. Belə ki, hüceyrədə kifayət qədər konstitutiv enzimlər olmasına baxmayaraq, mühitə enzimin substratı daxil olduqda onun biosintezi bir neçə dəfə arta bilər.

Substratın (və ya induktorun) iştirakı olmadıqda induşibel enzimlər çox cüzi miqdarda sintez olunurlar. Bu miqdar enzimin aktivliyini müasir metodlarla üzə çıxarmaq mümkün olmur. İndusibel enzimlərin belə cüzi miqdarına enzimlərin bazal səviyyəsi deyilir. Mühitə substrat (induktor) daxil olduqda induşibel enzimlərin sintezi baş verir və onların miqdarı 100, 1000 və 10000 dəfələrlə arta bilər. Deməli, substrat enzimin sintezini törədir. Bu hadisə **induksiya**, sintezi törədən maddə isə **induktor** adlanır.

Bir çox enzimlərin induktoru onların təsir edəcəkləri substratın özüdür. Lakin, enzimin induktoru substratın analoqu və katabolitləri (substratın parçalanma məhsulları) də ola bilər. Məsələn, n-parafinləri parçalayan enzimlər induşibel enzimlərdir. Pseudomonas cinsli bakteriyalar etanı oksidləşdirir, lakin propanı və butanı oksidləşdirə bilmir. Lakin mühitə eyni zamanda etan və propanı və ya butanı daxil etdikdə propan (və ya butan) oksidləşir. Deməli, propanı və butanı parçalayan enzimlərin sintezi substrat (propan və ya butan) tərəfindən induksiya olunmur. Bu enzimlərin induktoru propanın (və ya butanın) analoqu olan etandır.

Enzimin sintezinin induksiya olunması üçün ilk növbədə, indikator hüceyrəyə daxil olmalıdır. Bir çox induşibel enzimlər substrat tərəfindən ona görə induksiya oluna bilmirlər ki, hüceyrəyə daxil ola bilmirlər. Məsələn, təbii polimer olan sellülozanın molekulu çox böyük

ölçüyə malik olduğu üçün hüceyrəyə daxil ola bilmir və onu parçalayan enzimlərin induksiyasında iştirak edə bilmir. Məlumdur ki, sellülozanı parçalayan enzimlər inducibel enzimlərdir və sellülozanın parçalanma məhsulu olan qlükoza tərəfindən induksiya olunur.

Belə bir sual meydana çıxır ki, sellülozanı parçalayan enzim induksiya olmayıbsa, sellülozanın parçalanma məhsulu olan qlükoza haradan əmələ gəlir? Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi, bütün inducibel enzimlərin bazal səviyyəsi vardır. Bu bazal səviyyə hesabına 1 və ya 2 molekul qlükoza sellülozadan qopur, hüceyrəyə daxil olur və sellüloza parçalayan enzimlərin sintezini induksiya edir.

3.4. Sellüloza parçalayan enzimlər

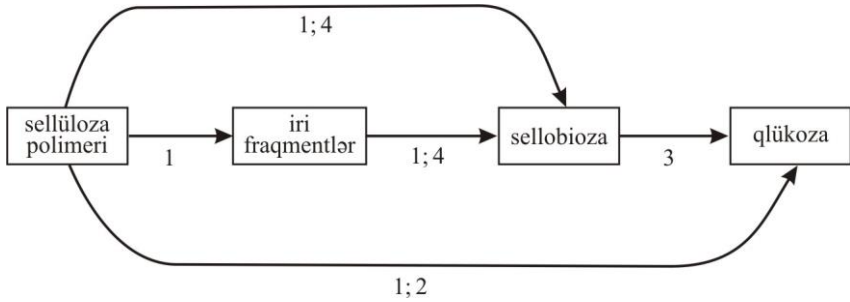
Sellüloza bitki materialının əsas tərkib hissəsidir və təbiətdə sellülozanın sintezi miqyasına görə digər təbii polimerləri çox arxada qoyur. Belə ki, bitkilərin tərkibinin 40-70%-ini sellüloza təşkil edir. Bitki kütləsinin mineralaşmasında və maddələr dövrəsinə daxil edilməsində sellüloza parçalayan mikroorqanizmlərin rolu əvəzsizdir.

Sellüloza β -D-qlükoza zəncirlərindən təşkil olunub və onun polimerləşmə dərəcəsi 14000-dir. Sellülozanın parçalanması sellülaza kompleksi enzimləri tərəfindən həyata keçirilir. Göbələklərdə bu multienzim kompleksə ən azı 3 enzim daxildir: 1) endo- β -1,4-qlükanaza. Bu enzim sellüloza makromolekulundan β -1,4 əlaqələri kəsir və sərbəst üclərə malik iri fraqment əmələ gətirir. Eyni zamanda az miqdarda qlükoza və sellobioza əmələ gələ bilər; 2) ekzo- β -1,4-qlükanaza. Bu enzim sellüloza molekulunu bir ucdan parçalayaraq, əsasən sellobioza disaxaridini əmələ gətirir; 3) β -qlükozidaza (və ya sellobiaza). Bu enzim sellobiozanı iki molekul qlükozaya parçalayır.

Bəzi mikroorqanizmlərdə, xüsusən, bakteriyalarda sellülaza kompleksi sistemi 4 enzimdən ibarətdir. Yuxarıda göstərilən 3 enzimdən başqa bakteriyalarda 4-cü sellobiohidrolaza enzimi də mövcuddur. Bu enzim həm sellüloza molekuluna, həm də endoqlükanazanın təsirindən əmələ gələn böyük fraqmentlərə təsir göstərərək sellobioza əmələ gətirir (şək. 10).

Mikroorqanizmlər bu enzimləri adətən o vaxt sintez edir ki, qidalı mühitdə karbon və enerji mənbəyi kimi sellülozadan başqa heç bir substrat olmur.

Sellüloza mikroorqanizmlər tərəfindən həm aerob, həm də anaerob şəraitdə parçalanır. Aerob şəraitdə sellüloza əsasən göbələklər tərəfindən parçalanır. Çünki, sellüloza təbiətdə təmiz halda deyil liqnosellüloza kompleksi şəklində mövcud olur. Bakteriyaların göbələklərə nisbətən bu kompleksə təsiri çox zəifdir və turş torpaqlarda isə bakteriyalar heç fəaliyyət göstərə bilmirlər. Sellülozanın torpaqda parçalanmasında *Fusarium*, *Chaetomium*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Botrytis*, *Myrothecium*, *Rizoctonia* cinsli göbələklər böyük rol oynayırlar.



Şəkil 10. Sellülozanın enzimatik parçalanma sxemi
 1 – endo- β -1,4-qlükanaza, 2 – ekzo- β -1,4-qlükanaza,
 3 - β -qlükozidaza (və ya sellobiaza), 4 – sellobiohidrolaza

Oduncağın tərkibində sellüloza əsasən ağacçürüdən bazidili göbələklər tərəfindən parçalanır. Bunların içərisində qonur çürüntü törədənlər (məsələn, *Fomes fomentarius*, *Coriolus pubescens*, *Fomitopsis pinicola* və b.) oduncağın əsasən sellüloza komponentini aktiv parçalayırlar.

Bakteriyalar içərisində aerob şəraitdə sellülozanı aktiv parçalaya bilənlərə *Cytophaga*, *Sporocytophaga*, *Pseudomonas*, *Cellovibrio*, *Micromonospora*, *Streptomyces* cinslərinin nümayəndələrini aid etmək olar.

Anaerob şəraitdə sellüloza mezofil (məsələn, *Clostridium cellobioparum*) və termofil (məsələn, *Clostridium thermocellum*) bakteriyalar tərəfindən parçalanır.

Gövşəyən heyvanların mədəsində də bitki yeminin tərkibində olan sellüloza bakteriyalar tərəfindən parçalanır. Bu heyvanların mədəsinin ilk 2 şöbəsi – işkənbə və tor qızcırma kamerasına bənzəyir. Bu kamerada çoxlu sayda mikroorqanizmlərin inkişafı üçün ideal şərait vardır. Heyvanların mədəsində (işkənbə şöbəsində) sellüloza *Ruminococcus albus*, *R.flavefaciens*, *Bacteroides suceinogenes*, *Clostridium cellobioparum* və *Butyrivibrio fibrisolvens* bakteriyaları tərəfindən parçalanır.

3.5. Ksilan parçalayan enzimlər

Təbiətdə yayılmasına görə sellülozadan sonra ikinci yeri tutan polisaxarid hemisellülozadır. Bitki qalıqlarının 20-30%-i hemisellülozadaqın ibarətdir. Bitki hüceyrələrinin divarında sellüloza ilə yanaşı yerləşən hemisellüloza qələvidə və suda həll olan polisaxariddir. Hemisellülozanın əsas tərkib hissəsi pentoza şəkərlərindən ibarət olan ksilandır.

Ksilan sellülozaya nisbətən çox asan və çoxlu sayda mikroorqanizmlər tərəfindən parçalanır. Bir çox sellüloza mənimsəyən mikroorqanizmlər, sellüloza ilə yanaşı ksilanı da parçalaya bilirlər. Ksilan turş torpaqlarda göbələklər tərəfindən, neytral və qələvi torpaqlarda isə *Sporocytophaga myxococcoides* və *Bacillus* cinsli bakteriyalar tərəfindən parçalanır. Demək olar ki, bütün göbələklər, bir qayda olaraq, ksilanı parçalamaq qabiliyyətinə malikdirlər. Hətta süni şəraitdə becərilən şampinyon göbələyi ksilanı çox asan mənimsəyir.

Bəzi bakteriyalarda (məsələn, *Clostridium* cinsli bakteriyalar) ksilanaza enzimi konstitutiv xarakter daşıyır. Lakin, əksər mikroorqanizmlərdə ksilanaza enziminin sintezi induksiya olunur. İnduktor rolunu enzimin substratı – ksilan oynayır. Ksilanaza enziminin təsirindən ksilan hidroliz olunub ksilozaya parçalanır. Bununla bərabər, bəzən nisbətən iri fraqmentlərin – oliqomerlərin əmələ gəlməsi də müşahidə olunur. Bu, onu göstərir ki, ksilanaza enzimi eyni zamanda ksilan molekulunun çox sahələrinə təsir göstərir.

3.6. Nişasta parçlayan enzimlər

Nişasta bitkilərin əsas ehtiyat qida maddəsi olub, həll olunmayan qranular şəklində mövcuddur. Onun forması və ölçüsü hər bir bitki növü üçün özünəməxsusdur.

Nişasta, iki yüksəkmolekullu birləşmədən – amiloza və amilopektindən ibarətdir. Amiloza 10^3 dərəcəli suda həll olan və ya az həll ola bilən qlükoza qalıqından ibarət xətti zəncirdən ibarətdir. Qlükoza qalıqları bir-biri ilə 1,4- α -rabitələrilə birləşirlər.

Amilopektin isə 10^4 - 10^5 dərəcəli suda həll olmayan qlükoza qalıqlarından ibarətdir. Onun molekulu 1,6-rabitələrin mövcudluğu hesabına şaxələnmişdir.

Amiloza isti suda şişmədən həll olur. Nişastanın yod ilə xarakterik göy rəngə boyanması məhz amiloza hesabına baş verir.

Enzimlərin təsirindən nişasta qlükoza və maltozaya parçalanır. Qlükanların parçalanmasının üç tipi məlumdur: 1)fosforoliz, 2)hidroliz, 3) transqlikozilləşmə.

Fosforoliz prosesi fosforilaza enzimi tərəfindən həyata keçirilir. Bu enzim nişastanı (həmçinin qlükogeni və oxşar polisaxaridləri) qlükoza-1-fosfata çevirir. Bu reaksiya qeriqayıdandır və çox güman ki, polisaxaridlərin hüceyrədaxili parçalanması zamanı baş verir.

Hidroliz prosesi amilaza enzimi tərəfindən aparılır. α -amilaza, β -amilaza və qlükoamilaza enzimləri mövcuddur. α -amilaza bitkilər, heyvanlar və bir çox mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunur. Bu enzim amilazanın və amilopektinin molekulinin daxili hissələrinə, eyni zamanda çoxlu sayda α -1,4-rabitələrinə təsir göstərərək nişastanı tez parçalayır. Buna görə də bu enzimə endoamilaza da deyilir. Parçalanma məhsulu kimi maltozadan başqa, 3-7 qlükoza qalıqından ibarət oliqomerlər əmələ gəlir. α -amilazanın amilozaya təsirindən kiçik molekululu oliqosaxaridlər əmələ gəlir. Böyüklüyünə görə oliqosaxaridlər, maltoza disaxaridindən başlayıb maltoheksozalara qədər ola bilər. Amilopektinin α -amilaza ilə hidrolizi zamanı qlükoza, maltoza və şaxələnmiş α -dekstrinlər əmələ gəlir. α -amilaza ilə birləşən amilo-1,6-qlükozidaza (amilodekstrinaza) enzimini istifadə etdikdə dekstrinlərin də parçalanması baş verir.

Bir çox bakteriya və göbələklər α -amilaza aktivliyinə malikdirlər. Sənaye miqyasında α -amilazanı *Bacillus amyloliquefaciens* bakteriyasından alırlar. Bu enzim 1972-ci ildə *Bacillus licheniformis* bakteriyası

sından alınıb. Bu bakteriyadan alınan enzim geniş pH diapazonuna malik olub stabilliyinə və yüksək aktivliyinə görə *Bacillus amyloliquefaciens* bakteriyasından alınan enzimdən fərqlənir.

α -amilaza enzimi sənaye miqyasında *Aspergillus oryzae* göbələyindən də alınmışdır. Bakterial α -amilazadan fərqli olaraq bu enzim qlikoprotein tərkiblidir. *Aspergillus oryzae* göbələyindən alınan amilaza bakterial amilazadan fərqli olaraq nişastanı daha kiçik molekulu oliqosaxaridlərə parçalayır.

β -amilaza enzimi ali bitkilərdə geniş rast gəlinən enzim olub, amilozanı və amilopektini ekzotipə görə parçalayır. Bu zaman əsasən maltoza əmələ gəlir. Belə ki, enzim 1,6 rabitələrinə təsir göstərə bilmir və onları hidroliz edə bilmir. Amilopektinə təsir zamanı bu enzim yüksəkmolekullu dekstrinlər əmələ gətirir.

β -amilaza enzimi *Bacillus polymyxa*, *B.megaterium*, *B.cereus* bakteriya növlərində və *Pseudomonas*, *Streptomyces* cinsli bakteriyalarda müşahidə olunub. Bakterial enzimin çatışmayan cəhəti ondan ibarətdir ki, o, zəif termostabilliyə malikdir.

Qlükoamilaza (amiloqlükozidaza) ekzotip aktivliyə malik olub amiloza və amilopektin zəncirində 1,4- α -rabitələri parçalayaraq α -D-qlükoza əmələ gətirir. Bu enzim zəif olsa da 1,6- α -rabitələri də hidroliz edə bilir.

Bakteriyalarda qlükoamilaza enzimi çox nadir halda rast gəlinir, lakin əksər göbələklər bu enzimi sintez edə bilirlər. Sənaye miqyasında qlükoamilaza *Aspergillus niger*, *Rhizopus sp.* və *Endomyces sp.* göbələklərindən alınır. *Aspergillus niger* göbələyindən alınan enzim termostabil olduğu üçün daha geniş istifadə olunur.

Hal-hazırda nişastanın enzimatik hidrolizi sənaye miqyasında həyata keçirilir (şək. 11).

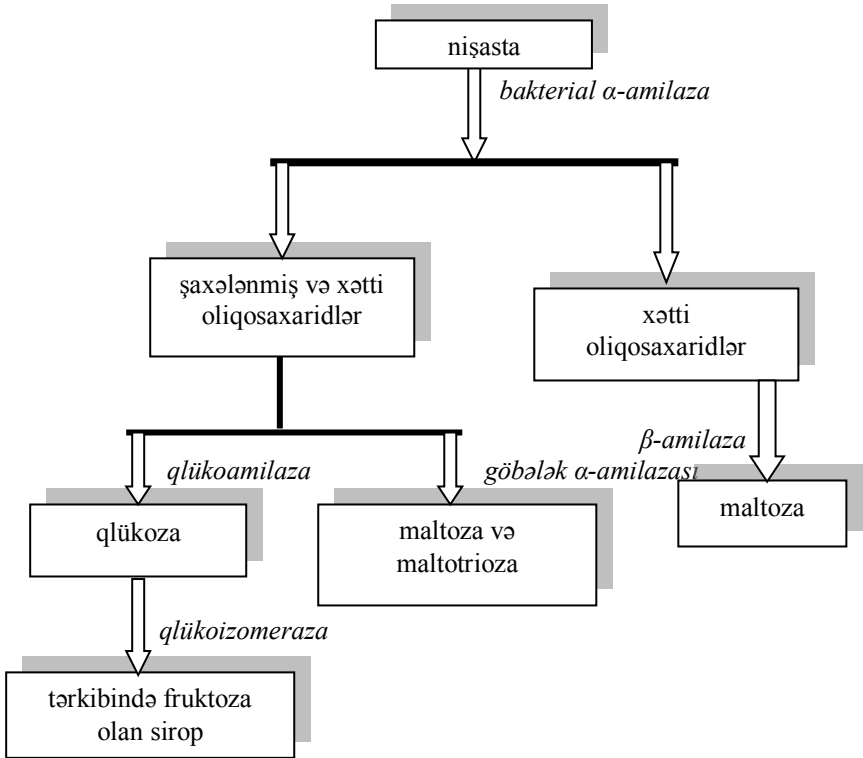
Transqlikozilləşmə – transqlikozidaza enziminin təsirindən α -, β - və γ -siklodekstrinlərin əmələ gəlməsi prosesidir. Bu enzim *Bacillus macerans* bakteriyasında müşahidə olunub, lakin onun xassələri hələlik ətraflı öyrənilməmişdir.

3.7. Pektin parçalayan enzimlər

Pektin – ali bitkilərin hüceyrələri arasında və hüceyrə divarı tərkibində yerləşən struktur polisaxariddir. Giləmeyvə və cəyirdəkli

meyvələrin tərkibində pektin daha çoxdur. Pektinin əsas funksiyası bitki hüceyrələrini bir-birinə birləşdirmək və toxumalara möhkəmlik verməkdir.

Pektin poliqlakturon turşusundan (və ya pektin turşusundan) ibarətdir. Bu turşu molekulları, bir-birilə α -1,4-qlikozid rabitələri ilə birləşmiş olur. Turşuların karboksil qruplarının müəyyən hissəsi metil spirti ilə efriləşib.



Şəkil 11. Nişastanın enzimatik hidrolizinin sxemi (sənaye miqyasında)

Mikroorqanizmlər pektini pektolitik enzimlər vasitəsilə parçalayrlar. Bu enzim iki qrupa ayrılır: pektinesterazalar və depolimerazalar (poliqlakturonazalar). Pektinesteraza poliqlakturon turşusunu və

metil spirtini əmələgətirməklə efir əlaqələrini qırır. Poliqlalakturon turşuları isə öz növbəsində xüsusi hidrolazalar vasitəsilə D-qalakturon turşusunun oliqomerlərinə və monomerlərinə parçalanırlar. Poliqlalakturonaza pektin molekulunda qlikozid əlaqələrini parçalamaqla onu hidroliz edir.

Pektini parçalamaq qabiliyyəti bir çox bakteriya və göbələklərə məxsusdur. Müxtəlif göbələklərin bitki üçün patogenliyi, ilk növbədə, pektin parçalayan enzimlərə malik olması ilə bağlıdır. Məsələn, *Botrytis cinerea*, *Fuzarium oxysporum*, *Erwinia carotovora* kimi patogen göbələklər yüksək pektolitik xassəyə malikdirlər.

Torpaqda pektin parçalayan mikroorqanizmlər hədsiz dərəcədə çoxdur. Bunların içərisində yüksək pektolitik aktivliyə malik olanlar sporlu *Bacillus macerans* və *B.polymyxa* bakteriyalarıdır. Bir çox torpaq göbələkləri də pektini aktiv sürətdə parçalaya bilirlər.

Pektin parçalayan mikroorqanizmlər kətan və kənafin isladılmasında mühüm rol oynayırlar. Aerob şəraitdə bu prosesi göbələklər, anaerob şəraitdə isə bakteriyalar həyata keçirirlər. Bakteriyalar içərisində *Clostridium pectinovorum* və *C.felsineum* növləri böyük praktiki əhəmiyyət kəsb edirlər.

Texniki məqsədlə istifadə olunan pektolitik enzimlər pektin olan mühitdə becərilmiş göbələklərdən alınır. Ən çox istifadə olunan *Aspergillus niger* göbələyidir. Bu göbələk pektinparçalayan enzimlərin əsl mənbəyidir. Pektinaza enziminin tərkibi göbələyin becərilmə şəraitindən çox asılıdır. Sənayedə alınan pektolitik preparatın tərkibində adətən poliqlalakturonaza (depolimeraza) və pektinesteraza mövcud olur.

Pektolitik enzimlər meyvə və tərəvəzin işləmələrini həyata keçirən sənaye sahələrində geniş istifadə olunur. Ənənəvi olaraq bu enzim preparatları alma, armud və üzüm şirələrini şəffaflaşdırmaq məqsədilə istifadə olunur. Meyvə şirələrində olan pektin onu bulanıqlı və özlü edir ki, bu da məhsulun keyfiyyətini aşağı salır. İlk xammal pektinaza enzimləri ilə işləndikdə şirənin çıxımı artır və keyfiyyəti yüksəlir. Pektinaza enzimləri həmçinin şərəbin və sitrus şirələrinin şəffaflaşdırılması üçün geniş istifadə olunur.

3.8. Xitin və aqar parçalayan enzimlər

Xitinə formal olaraq sellüloza kimi baxmaq olar. Onun molekulunda qlükoza qalıqlarındakı 2-ci karbon atomunda olan hidroksil qrupları asetilləşmiş aminqruplar ilə əvəz olunub. Xitin molekulunun möhkəmliyini N-asetil yan qrupların iştirakı ilə əmələ gələn hidrogen əlaqələrinin mövcudluğu ilə izah etmək olar. Dayaq maddəsi kimi xitin heyvanlarda çox geniş yayılıb. Əksər onurğasız heyvanların xarici skeletini xitin təşkil edir. Xitin eyni zamanda bir çox göbələklərin, xüsusən də bazidiomisetlərin və askomisetlərin hüceyrə divarının əsas komponentidir.

Təbiətdə xitin torpaq və suda olan bakteriyalar vasitəsilə parçalanır. Hazırda 50-dən çox bakteriya növünün xitin parçalamaq qabiliyyəti öyrənilib. Bunlar əsasən *Flavobacterium*, *Cytophaga*, *Streptomyces*, *Nocardia* və *Micromonospora* cinsli bakteriyaların nümayəndələridir. Bəzi göbələklərin, məsələn, *Aspergillus* və *Mortirella* cinslərinin nümayəndələrinin də xitin parçalamaq qabiliyyəti məlumdur.

Xırdalanmış xitini torpağa daxil etdikdə onun tez parçalanmasına, ilk növbədə, aktinomisetlər reaksiya verirlər. Buna görə də yeganə karbon və azot mənbəyi xitin olan qidalı mühitlər streptomisetlər üçün çox yaxşı selektiv mühitdir.

Mikroorqanizmlər xitinə ekzoenzimləri vasitəsilə təsir göstərirlər. Məlumdur ki, *Streptomyces griseus* bakteriyası xitinə təsir göstərən 2 enzimi – xitinaza və xitobiazanı sintez edir. Çox güman ki, xitin parçalanması xitinazanın polimer zəncirin çoxlu sahələrinə eyni zamanda təsiri ilə gedir. Bu zaman parçalanma məhsulu kimi əsasən xitobioza, xitotrioza və az miqdarda isə N-asetilqlükozamin əmələ gəlir. Xitobioza və xitotrioza xitobiaza enziminin təsiri ilə monomerlərə qədər parçalanır.

Aqar - aqaroza və aqaropektin qarışığından ibarət olan polimer birləşmədir. Onun əsas tərkib hissəsini aqaroza polisaxaridi təşkil edir. Aqaroza β -1,4 və 1,3-rabitələri ilə xətti zəncirdə birləşən D-qalaktoza və 3,6-anhidroqalaktoza qalıqlarından ibarətdir. Aqaropektin çox mürəkkəb quruluşa malikdir. Onun tərkibində D-qalaktoza və 3,6-anhidroqalaktoza vardır. Aqar əsasən qırmızı yosunların tərkibində mövcuddur və onun alınması üçün *Gelidium* cinsinin nümayəndələri istifadə olunur.

Əksər mikroorqanizmlər aqarı parçalamaq qabiliyyətinə malik deyillər. Lakin dəniz suyundan və yosunların səthindən ayrılmış bəzi bakteriyaların aqarı hidroliz edə bilməsi müəyyən edilmişdir. Dəniz biotoplarında rast gəlen *Cytophaga*, *Flavobacterium*, *Bacillus*, *Pseudomonas* və *Alcaligenes* cinslərinin nümayəndələri aqarı parçalaya bilirlər.

3.9. Zülalları parçalayan enzimlər

Zülallar, digər yüksək molekullu birləşmələr kimi, əvvəlcə hüceyrəxarici proteazaların təsirindən fraqmentlərə parçalanır. Bu fraqmentlərin (polipeptidlər, oliqopeptidlər və amin turşuları) bir qismi hüceyrəyə daxil olma qabiliyyətinə malikdirlər. Peptidlər hüceyrəyə daxil olurlar və hüceyrədaxili proteazalarla amin turşularına qədər hidroliz olunurlar. Axırncılar ya hüceyrə tərəfindən zülalların sintezi üçün istifadə olunur, ya da çevrilmələrə məruz qalırlar. Bunun da nəticəsində onlar dezaminləşirlər, sonra da aralıq mübadiləyə daxil olurlar. Amin turşularına qədər tam parçalanmayan zülal pepton adlanır.

Zülalların torpaqda parçalanması ammoniyakın əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunur. Ona görə də buna azotun minerallaşması və ya amonifikasiya deyilir. Zülalların parçalanmasında çoxlu sayda göbələklər və bakteriyalar iştirak edir, o çümlədən *Bacillus cereus*, *Proteus vulgaris*, psevdomonadlar və başqaları.

Zülalların aerob parçalanmasının əsas son məhsulları: ammoniyak, CO₂, sulfat və sudur.

Anaerob şəraitdə zülalların parçalanması zamanı ammoniyak, aminlər, CO₂, üzvi turşular, indol, merkaptanlar və hidrogen sulfid əmələ gəlir. Bu maddənin çoxu pis qoxuya və toksiki xüsusiyyətlərə malikdir. Anaerob şəraitdə zülalların parçalanması çürümə adlanır. Çürümə adətən *Clostridium*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Streptomyces* bakteriyaları və bəzi göbələklər tərəfindən yerinə yetirilir.

Zülalları parçalayan enzimləri-proteazaları əmələ gətirən mikroorqanizmlər hər yerdə rast gəlinir, ancaq hüceyrəxarici proteazaları ifraz edən mikroblar daha geniş yayılmışlar. Bu enzimləri tapmaq daha asandır və onlar adətən daha çox ifraz olunurlar. Ona görə də proteazalar yaxşı öyrənilən enzimlər sırasındadır.

Mikrob proteazalarını üç sinifə qruplaşdırmaq olar: serin proteazları (qələvi proteazalar), metalloproteazlar (neytral proteazlar) və turş proteazlar. Serin və metalloproteazlar sənaye miqyasında *Bacillus* növündən olan bakteriyalardan alınır, ancaq turş proteazları *Mucor* və *Endothea* cinsindən olan göbələklərdən alırlar.

Serin proteazlar. Serin proteazların xarakterik xüsusiyyətləri – onların molekulunun aktiv mərkəzində serin qalığının olmasıdır. Onların molekulu stabildir və qələvi mühitdə optimum pH-a malikdirlər (pH 9,0-11,0). Onlar heyvani enzim olan tripsini xatırladırlar.

Kristallik formada ilk mikrob mənşəli proteaza *Bacillus subtilis* (1952-ci ildə) bakteriyasından alınmışdır. Bununla əlaqədar olaraq ayrılmış enzim subtilizin adlandırılmışdır.

Yuyucu vasitələr üçün proteazları *Bacillus alcalophilus* bakteriyasından alırlar. Bu enzimi heyvan dərisindən tüklərin təmizlənməsi üçün tətbiq edirlər.

Metalloproteazalar. Tipik halda metalloproteazalar vacib olan metal atomuna malikdirlər və adətən bu sink metalı olur. Bu enzimlər mühitin neytral reaksiyası (pH-7) zamanı optimal fəallıq göstərir. Onlar həmçinin endo-tip təsirli enzimlər hesab olunurlar və əsasən yan zəncirləri hidrofob olan peptidələri parçalayırlar.

Metalloproteazlar bəzi basillər tərəfindən sintez olunurlar. Bunlara *Bacillus amyloliquefaciens*, *B.cereus*, *B.megaterium*, *B. polymyxa*, *B.subtilis* bakteriyaları daxildir. Termotabil proteaza (termolizin) ancaq *B.termoproteolyticus* tərəfindən ifraz olunur. Sənaye preparatları şəklində metalloproteazlar *Bacillus amyloliquefaciens* bakteriyasından alınmışdır. Bu produsent serin proteazaların və α -amilazaların sintezini repressiya edən şəraitdə yetişdirilir. Enzim pivə və spirt sənayesində tətbiq olunur.

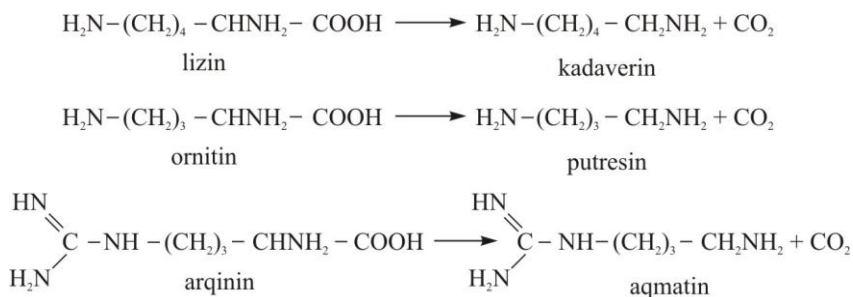
Turş proteazlar. Optimum pH-ı aşağı olan turş proteazlar bakteriyalarda nadir hallarda rast gəlinir, göbələklərdə isə əksinə çox yayılıb. Orqanizmin növündən assılı olaraq optimum fəallığı pH-2,5; 3,5; 5 olan turş proteazalara rast gəlinir. Turş proteazalar heyvanların həzm sisteminin enzimləri pepsin və renin ilə oxşardır. Ona görə də bu fermentləri heyvani proteazların əvəzləyiciləri kimi istifadə edirlər. Onların əsas tətbiq sahəsi isə soya sousunun və penderin istehsalıdır. *Mucor*, *Endothea*, *Aspergillus* cinslərindən olan göbələklərin ştamplarından alınmış proteazlar daha geniş tətbiq olunur.

Mucor pusillus və *M.michei* göbəkləri 55 və 60°C-da böyümə qabiliyyətinə malikdirlər və pendirin hazırlanması zamanı geniş istifadə olunan proteazaları (pH-3-6) sintez edirlər.

Aspergillus oryzae göbələyi texniki polienzim preparatının alınmasında istifadə olunur. Bu preparat turş, qələvi və neytral proteazalara malikdir və soya zülalının hidrolizi üçün istifadə olunur.

Zülalın enzimatik hidrolizi prosesində amin turşuları əmələ gəlir ki, bunlar da sonradan dekarboksilləşmə və dezaminləşməyə məruz qalırlar.

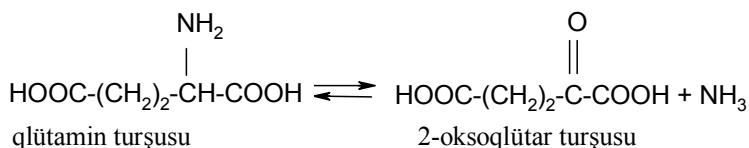
Amin turşularının dekarboksilləşməsi. Bu proses dekarboksilazaların iştirakı ilə baş verir. Dekarboksilazalar əsasən turş mühitdə əmələ gəlirlər. Amin turşularının dekarboksilləşməsi nəticəsində CO₂ və ilkin aminlər əmələ gəlir. Bunlardan ən çox yayılanları kadaverin, putresin, aqmatin, müvafiq olaraq lizin, ornitin və arqinindən əmələ gəlir:



İlkin aminlər bağırsaqlarda adi çürümə prosesləri zamanı və zülali maddələrin digər anaerob parçalanması zamanı müşahidə olunurlar. Bu maddələrin insan bağırsağında əmələ gəlməsi orqanizmin «özünüzhərləməsinə» gətirib çıxarır.

Amin turşularının dezaminləşməsi. Dezaminləşmə deyəndə ammoniyakın amin turşularından ayrılması başa düşülür. Amin turşularının karbon atomunun skletindən asılı olaraq oksidləşdirici dezaminləşmə, hidrolitik dezaminləşmə və doymamış birləşmələrin əmələ gəlməsinə gətirib çıxaran dezaminləşmə ayırd edilir.

Oksidləşdirici dezaminləşmə amin turşularının parçalanmasının daha geniş yayılmış tipidir. Praktiki olaraq dezaminləşmə prosesləri geri dönəndir və ona görə də amin turşularının mübadiləsində əsas rol oynayırlar. Məsələn qlütamin turşusu qlütamatdehidrogenaza enziminin təsiri ilə 2-oksoqlütər turşusuna qədər dezaminləşir.



Hidrolitik dezaminləşmə-yə məsələn, sidik cövhərinin dezaminləşməsini misal göstərmək olar. Sidik cövhəri ureaza enziminin təsirliyi ilə parçalanır:



Bir çox bakteriyalar sidik cövhərini azot mənbəyi kimi istifadə etmək qabiliyyətinə malikdirlər. Ancaq bəzi bakteriyalar sidik cövhərini karbon mənbəyi kimi də istifadə edə bilirlər.

Aminturşularının üçüncü tip parçalanması leysin oksidləşməsi zamanı müşahidə olunur. Əvvəlcə L-leysin transaminləşmə nəticəsində 2-oksoturşuya çevrilir. Bu 2-oksoturşu KoA-törəmələrinin əmələ gəlməsi ilə oksidləşdirici dekarboksilləşməyə məruz qalır. Dehidriləşmə 3-metil-krotonil-KoA əmələ gəlməsinə gətirib çıxarır. Bunun nəticəsində biotin-asılıqlı karboksilləşmə gedir və suyun sonradan birləşməsi ilə 3-hidroksi-3-metil-qlütəril-KoA əmələ gəlir. Onun parçalanma məhsulları asetoasetat və asetil-KoA adı yolla sonrakı çevrilmələrə məruz qalırlar. Leysin parçalanması misalından görüldüyü kimi, karboksilləşmə reaksiyaları katabolik proseslərin mərhələləri ilə də baş verə bilər (şək. 12).

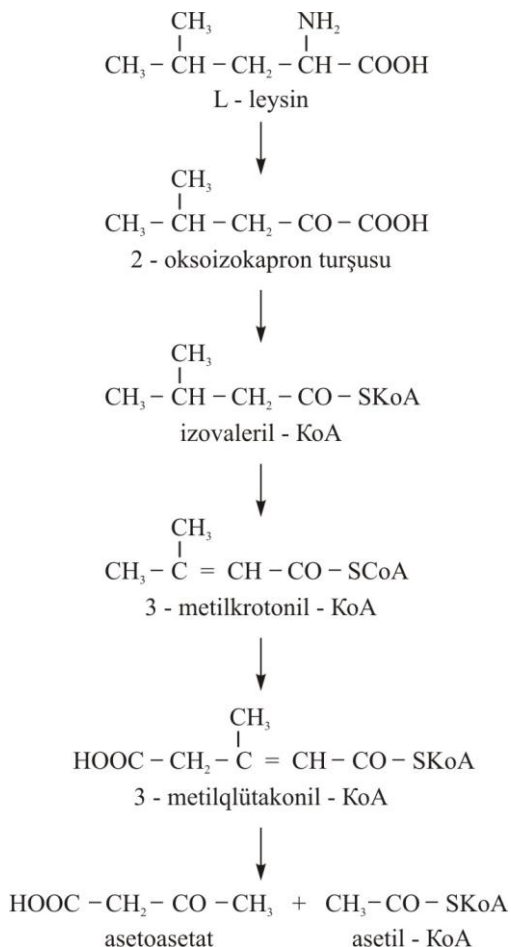
3.10. Lipidləri və lipokonyuqantları parçalayan enzimlər

Lipidlər bioloji mənşəli üzvi birləşmələrin bir çox hissəsini təşkil edir və lipolitik fermentlər bu maddələrin mübadiləsində əsas rol oynayırlar.

Təbiətdə lipidlər və lipokonyuqatlar bir çox bakteriyalar və göbələklər tərəfindən parçalanır. Deməli, mikrob hüceyrələri təkcə lipidlərin biosintezini həyata keçirən enzimlərə deyil, həmçinin də onların parçalanmasını törədən enzimlərə malikdirlər.

Lipolitik enzimlər uzun zəncirli yağ turşularının efirlərinin hidrolazaları kimi müəyyən oluna bilər. Bu cür yağ turşularına alifatik

üzvi turşular, doymuş və doymamış uzunzəncirli turşular aiddir. Öz fiziki, kimyəvi və bioloji xüsusiyyətlərinə görə tipik olan ən sadə yağ turşusu olein turşusu hesab olunur. Demək olar ki, olein turşusunun efirini hidroliz etmək qabiliyyətinə malik hər bir esteraza lipolitik enzim hesab oluna bilər.



Şəkil 12. Doymamış birləşmələrin əmələ gəlməsi ilə müşahidə olunan dezaminləşmə prosesi

Lipolitik enzimlər efirlərin spirt qruplarına görə, qliserinin efirlərini hidroliz edənlərə (lipazalara), qliserinin törəmlərini hidroliz edənlərə (fosfolipazalara), sterolu parçalayanlara (xolesterin-esteraza) ayrılırlar. Təbii efirlərin hidrolizindən başqa bir çox lipolitik enzimlər süni efirləri hidroliz etmək qabiliyyətinə malikdirlər.

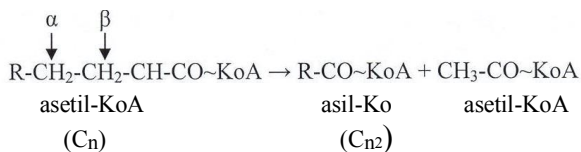
Lipolitik enzimlərin unikal xarakterik reaksiyası, onların kataliz etmə qabiliyyətidir. Bu, biokimyəvi tədqiqatlar üçün böyük əhəmiyyət daşıyır. Lipolitik enzimlər suda həll olurlar, ancaq onların substratları suda həll olmur. Reaksiyalar yağ-su sərhədində baş verir.

Bakterial lipazalar əsasən endoferment hesab olunurlar, ancaq bəzi eubakteriyalarda ekzopolazalar da aşkar olunur. Yüksək lipolitik aktivlik *Pseudomonas fragi*, *P. fluorescens*, *Staphylococcus aureus*, *Mycobacterium* cinsli bakteriyalarda aşkar olunmuşdur. Maya göbələkləri arasında yüksək lipolitik aktivlik *Candida parapolityca*, *C. utilis*, *C. cylindracea*, *Torulopsis ernobii* növləri göstərilir. Maya göbələklərinin lipazası bütövlükdə təbii yağları hidroliz edirlər və uzunzəncirli triqliseridlərlə müqayisədə yüksək aktivlik göstərilir və qliserinlərin bütün efir rabitələrini hidroliz etmək qabiliyyətinə malikdirlər.

Miseliumlu göbələklərin lipazaları bakterial və maya göbələklərinin lipazalarına nisbətən daha dərin öyrənilmişdilər. Yüksək lipolitik aktivlik *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Geotrichum*, *Sclerotinia* cinsindən olan göbələklərdə müşahidə olunur. Miseliumlu göbələklərin lipazaları əksər hallarda az spesifikli ekzopolazalar hesab olunurlar.

Müxtəlif mikroorqanizmlərdə lipazaların aktivliyi müxtəlif dərəcədə özünü göstərir. Lakin elə miseliumlu göbələklər var ki, onlar yüksək lipaza aktivliyinə malikdirlər. Qliserindən yağ turşuları qalıqlarının ayrılması prosesi pilləli baş verir. Sərbəstləşən qliserin qlikoliz prosesinə daxil olub, hüceyrənin başqa lazım olan proseslərinə sərf oluna bilər. Yağ turşuları asetil-KoA-ya qədər β -oksidləşmənin hesabına parçalanırlar. Sonuncu 2- və 3-karbonlu turşuların siklinə daxil olur və ya digər biosintez proseslərində iştirak edirlər. Yağ turşularının oksidləşməsinin ω və α yolları da məlumdur.

Yağ turşularının β -oksidləşməsi – parçalanmanın 3 əsas məlum olan yollarından ən geniş yayılanıdır. β -oksidləşmə zamanı yağ turşusu molekulunda α və β karbon atomları arasındakı əlaqələr qırılır.



Əgər doymamış yağ turşusu cüt saylı karbon atomlarından ibarətdirsə, onda son nəticədə o, asetil-KoA-ya qədər tamamilə parçalanır, əgər karbon atomlarının sayı cüt deyilsə, onda proses asetil-KoA molekulunun uyğun sayını əmələ gəlməsi və bir molekul propionil-KoA-nın əmələ gəlməsi ilə başa çatır.

Doymamış yağ turşularının parçalanması həmçinin β-oksidləşmə yolu ilə də yerinə yetirilir, lakin bu cür turşular əvvəlcə fermentativ yolla β-oksidləşdirici enzimlərin təsirinə məruz qala bilən formaya çevrilirlər.

Yağ turşularının α-oksidləşməsi – β-oksidləşməyə nisbətən az rast gəlinir və göbələklərdə müşahidə olunur. Bu proses flavin enzimlərinin və molekulyar oksigenin iştirakı ilə baş verir, nəticədə yağ turşusu əmələ gəlir. Sonuncu, α-oksidləşmə yolu ilə sona gədər oksidləyir. α-oksidləşmə – yağ turşularının metabolizmində vacib bir prosesdir və bazidial göbələklərdə asitilen törəmələrinin əmələ gəlməsində mühüm rol oynayır.

Yağ turşularının ω-oksidləşməsi – qarışıq funksiyalı oksigenazanın iştirakı ilə ucdakı metil qrupunun hidrosilləşməsi yolu ilə gedir. Belə oksigenazalar bilavasitə C-H əlaqələrinin əmələ gəlməsində iştirak edən elektronları qoparır və ω oksiyag turşusunun əmələ gəlməsinə səbəb olur. Sonrakı oksidləşmə nəticəsində dikarbon turşusunu əmələ gətirir ki, bu da β oksidləşmə yolu ilə parçalanmaya məruz qalır.

Prostoqlandinlər də həmçinin β və ω oksidləşməyə məruz qalırlar. Əvvəlcə 15-oksiprostoqlandin-dehidrogenazanın iştirakı ilə C₁₅ oksidləşməsi baş verir. Sonra C₁₃–ikiqat əlaqələrin 13-reduktazanın təsiri altında bərpası baş verir. Daha sonra β və ω oksidləşmə reaksiyaları öz yerini tutur.

Fosfolipidlər həmçinin enzimatik hidrolizə məruz qalırlar və proses fosfolipazaların iştirakı ilə həyata keçirilir. Fosfolipazaların 5 növü məlumdur: A₁, A₂, B, C, D. Bunlar da uyğun olaraq məsələn, fosfatidilxolindəki, A, B, AB, C və D əlaqələrini hidroliz edirlər.

RNT-azalara bölünürlər. Polinükleotid zəncirlərini sonluqlardan başlayaraq parçalayan nükleazalar-ekzonükleazalar adlanırlar. Əgər nükleazalar DNT və RNT molekulunda istənilən fosfodiefir əlaqələrini parçalayıb oliqonükleotidlər əmələ gətirirlərsə, onlara endonükleazalar deyilir. DNT-azalar və RNT-azalar substratların karbohidrat komponentlərinə (dezoksiriboza və ribozaya) qarşı spesifiklik göstəririlər. Belə ki, digər nükleazalar bu cür spesifikliyə malik deyillər.

DNT molekulunu ancaq müəyyən sahələrdə parçalayan nükleazalar restriktazalar adlandırılır.

Depolimerləşdirici nükleazalar mikrob aləminin nümayəndələri arasında geniş yayılmışdır. Onlardan bəziləri mikrob hüceyrəsi xaricində (qidalı mühitdə) tapılır, digərləri isə hüceyrə daxilində lokalizasiya olunmuş şəkildə olurlar.

Depolimerizasiya nəticəsində sərbəstləşən nükleotidlər nükleazalar və ya fosfatazalar vasitəsilə hidroliz olunur b qeyri-üzvi fosfatın və nükleozidlərin əmələ gəlməsinə səbəb olurlar. Sonrakı mərhələdə nükleozidlər nükleozidazaların təsiri ilə pentozalara (riboza və dezoksiriboza) və əsaslara qədər parçalanırlar ki, bunlar da mikroorqanizmlər tərəfindən biosintez prosesləri üçün istifadə oluna bilər. Digər hallarda əsaslar sonrakı çevrilmələrə məruz qalırlar. Məsələn, *Clostridium* cinsindən olan anaerob bakteriyalar onları ammoniyaka, qlisinə və qarışqa turşuna qədər parçalayırlar.

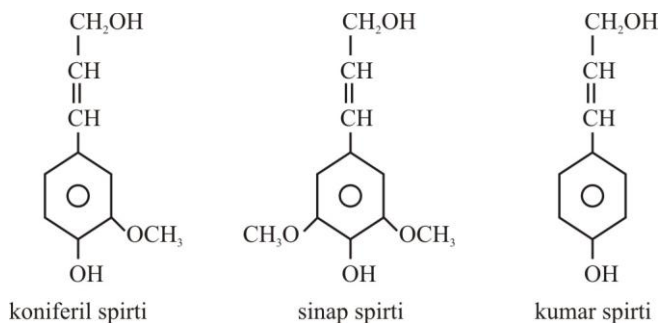
Mikroorqanizmlər təbii şəraitdə birliklər şəklində fəaliyyət göstəririlər. Buna görə də nüklein turşularının transformasiyasının aralıq məhsulları (nükleotidlər, nükleozidlər, əsaslar və s.) birliyə daxil olan nümayəndələr və bioqeoosozların digər nümayəndələri tərəfindən istifadə oluna bilər.

3.12. Liqninin enzimatik parçalanması

Liqnin kəmiyyətcə sellülozadan sonra bitki toxumalarının ikinci əsas komponentidir. Bitkilərdə liqninin miqdarı 20-dən 35% qədər ola bilər. Bu bitki təbiətli polimer, bioloji parçalanmaya çox çətin məruz qalır. Ona görə də o, torpağın üzvi maddələrinin, ən əsas da humin turşularının yavaş parçalanmasının əsas mənbəyi hesab olunur.

Hal-hazırda liqnin ən böyük sənaye tullantılarından biri hesab olunur. Bitki oduncağının işlənməsi nəticəsində hər il dünyada 50 milyon ton liqnin tullantı şəklində əmələ gəlir.

Kimyəvi baxımdan liqnin homogen deyil və aromatik təbiətli polimer birləşmədir. Liqninin monomer blokları – fenilpropanoid spirtləri hesab olunur. İynəyarpaqlı ağac cinslərinin liqнинi koniferil monomerindən, enliyarpaqlı ağacların liqнинi koniferil və sinap spirtlərindən, ot bitkilərinin liqнинi isə koniferil və para-kumar spirtlərindən ibarətdir:



Liqnin molekulunda fenilpropanoid vahidləri öz aralarında efir və C-C əlaqələri vasitəsilə birləşmişlər. Bu əlaqələr fermentlərin təsirinə qarşı çox davamlıdır.

Təbii şəraitdə əksər hallarda liqninin parçalanması ağacçürüdən bazidial göbələklər vasitəsilə həyata yetirilir. Bu göbələklər iki qrupa bölünür: ağ və qonur çürüntü törədənlər. Qonur çürüntü törədənlər ağacın sellüloza və hemisellüloza komponentlərini parçalayır və nəticədə qırmızımtıl-qəhvəyi rəngli kütləyə çevirirlər. Onlar güclü hidrolitik enzimlərə malikdirlər və liqнинi parçalaya bilmirlər. Buna görə də liqnin qonur kütlə şəklində çürüntüyə çevrilir. Bu göbələklərdə liqninin çevrilmələri ancaq demetilləşmə reaksiyalarına aid ola bilər. Ağ çürüntü törədən bazidial göbələklər ağac bitkisinin oduncağını parçalayaraq onu ağ kütləyə çevirir. Bu göbələklər əsasən oduncağın liqnin komponentini parçalayır və sellülozaya toxunmur. Nəticədə sellüloza ağ kütlə (çürüntü) şəklində toplanır. Liqninin parçalanması oksidləşmə prosesi olub, özündə demetilləşmə, difenolların əmələ gəlməsi və dioksigenazalar vasitəsilə parçalanması reaksiyalarını əks etdirir.

Mikroorqanizmlərin aktiv ştamplarının geniş axtarışı zamanı göstərilmişdir ki, liqnin parçalamaq qabiliyyətinə təkcə bazidiomiset göbələklər deyil, həmçinin də askomisetlərin (*Aspergillus*, *Penisillium*) və natamam göbələklərin (*Fuzarium*, *Alternaria*) nümayəndələri eləcə

də *Streptomyces*, *Thermonospora*, *Achromobacter*, *Agrobacterium*, *Acinetobacter*, *Aeromonas*, *Nocardia*, *Pseudomonas* cinsli bakteriyalar da malikdirlər. Lakin bu orqanizmlər liqini çox zəif parçalayırlar və liqini təbiətdə əsas parçalayan ağçürüntü törədən göbələklər hesab olunur.

Liqini parçalayan göbələklər adətən fenoloksidazalar ifraz edirlər və belə hesab olunur ki, elə bu enzimlər liqindəki aromatik birləşmələri parçalayırlar. Bunlara əsasən lakkaza və peroksidaza enzimləri aiddir. Lakkaza mis-tərkibli enzimdir və o, fenolların xionlara oksidləşməsini kataliz edir. Peroksidaza – hemtərkibli zülaldır və hidrogen peroksidin oksigeni hesabına müxtəlif aromatik birləşmələrin oksidləşməsini kataliz edir.

Liqininin oksidləşmə prosesində fenoloksidazların vacibliyi bir çox tədqiqatlarda göstərilmişdir, lakin bu enzimlərin liqininin parçalanmasında əsl rolu hələ məlum deyil.

IV FƏSİL. NEFT KARBOHİDROGENLƏRİNİN ENZİMATİK PARÇALANMA YOLLARI

Uzun müddət elə hesab edilmişdir ki, neft və kauçuk kimi təbii birləşmələr mikroorqanizmlər tərəfindən parçalanmır. XX əsrin əvvəllərində müəyyən edilmişdir ki, bu maddələr bəzi mikroorqanizmlərin təsirinə məruz qalırlar. Elə hesab olunmuşdur ki, neft məniməsəyən bakteriyalara, ancaq neft olan yerlərdə rast gəlinir. Bunun əsasında rus alimi Mogilyevski neft yataqlarının kəşf olunmasının mikrobioloji üsulunu irəli sürmüşdür. Bu üsula görə torpağın üst qatında neft karbohidrogenlərini məniməsəyən bakteriyaların miqdarını saymaqla torpağın dərinliyində neftin olmasını müəyyən etmək olar. Sonralar müəyyən oldu ki, neft karbohidrogenlərini məniməsəyə bilən bakteriyalar torpaqda müxtəlif sahələrdə yayılmışlar. Neft karbohidrogenlərini karbon və enerji mənbəyi kimi müxtəlif bakteriya və göbələklər məniməsəmə qabiliyyətinə malikdirlər.

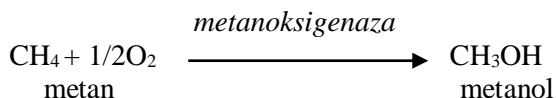
Neftin əsas tərkibi alifatik və aromatik karbohidrogenlərdir. Alifatik karbohidrogenlər (parafinlər) aromatik karbohidrogenlərə nisbətən mikroorqanizmlər tərəfindən asan məniməsənilir. Karbohidrogenlərin parçalanması yalnız oksigenazaların iştirakı ilə gedə bilər. Digər oksidləşdirici enzim olan oksidazalardan fərqli olaraq, oksigenazalar substrata oksigen birləşdirməklə onu oksidləşdirirlər. Substratın molekuluna 1 atom oksigen birləşdirə bilən oksigenazalara monooksigenazalar, eyni zamanda 2 atom oksigen birləşdirə bilən enzimlərə isə dioksigenazalar deyilir.

4.1. Alifatik karbohidrogenlərin enzimatik parçalanması

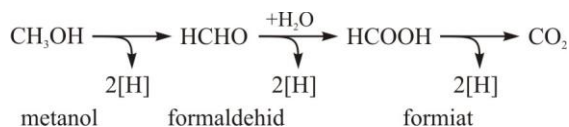
Metan. Karbohidrogenlər arasında metan xüsusi yer tutur. Metanı oksidləşdirən bakteriyalar uzun zəncirli karbohidrogenləri məniməsəyə bilmir. Buna görə də metanı məniməsəyən bakteriyalara karbohidrogen məniməsəyən orqanizmlər kimi baxmaq olmaz. Bu bakteriyalar C_1 birləşmələri məniməsəyən xüsusi mikroorqanizmlər qrupuna daxil edilir. Bu qrupa daxil olan mikroorqanizmlər metilotroflar adlanır və onlar metanolu, aminləri, dimetilefirini, formaldehidi və qarışıq turşusu kimi C_1 maddələri oksidləşdirirlər.

Metan oksidləşdirən bakteriyalar *Methylomonas*, *Methylococcus*, *Methylosinus* cinslərinin nümayəndələridir. Onların bəziləri ancaq metan və metanol olan mühitdə inkişaf edə bilirlər və şəkərləri, üzvi turşuları və digər spirtləri mənimsəyə bilmirlər.

Oksigen olan mühitdə metanın molekuluna bir atom oksigen birləşir və metanol (metil spirti) əmələ gəlir. Bu reaksiya metanoksisgenaza enzimi vasitəsilə katalizə olunur:



Əmələ gəlmiş metanolun sonrakı oksidləşməsi oksidazalar vasitəsilə həyata keçirilir:



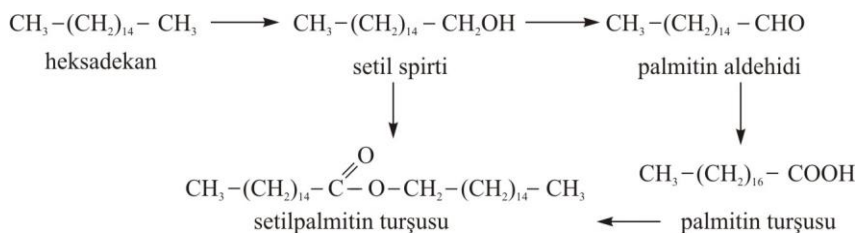
Metil spirti formaldehidə, daha sonra formiat (qarışqa turşusuna) çevrilir və sonuncu CO₂-yə qədər parçalanır. Metil spirtinin bakteriyalar tərəfindən mənimsənilməsi metanoldehidrogenaza enziminin iştirakı ilə gedir. Bu enzimin tərkibində prostetik qrup kimi metoksatın və ya pirroloxinolinxonon iştirak edir. Məlumdur ki, metoksatin bir çox bakteriyalarda membranla bağlı olan alkoholdehidrogenazaların tərkibinə daxildir.

Etan, propan və butan. Təbii qazın tərkibində metanla bərabər etan da mövcud olur. Belə mühitdə yalnız etan mənimsəyən bakteriyalar inkişaf edə bilər. Təbiətdə metan mənimsəyən mikroorqanizmlərə nisbətən, etanı mənimsəyən mikroorqanizmlər daha çoxdur. Etan mənimsəyən mikroorqanizmlər əsasən *Mycobacterium*, *Flavobacterium* və *Nocardia* cinsli bakteriyalara aiddir. Bu bakteriyaların bir çoxu molekulyar hidrogeni də oksidləşdirə bilər. Propanı oksidləşdirmək qabiliyyətinə daha çox mikroorqanizm növləri malikdir. *Mycobacterium* və *Pseudomonas* cinsli bir çox bakteriyalar butanı asanlıqla mənimsəyə bilirlər.

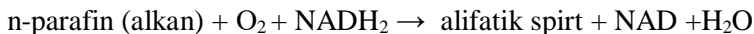
Uzunzəncirli alifatik karbohidrogenlər. Uzunzəncirli alifatik karbohidrogenləri (alkanlar və n-parafinlər) bir çox bakteriyalar

mənimsəyə bilirlər. Oksidləşmə prosesində zəncirin uzunluğunun böyük əhəmiyyəti vardır. Belə ki, zəncirin uzunluğu artdıqca karbohidrogeni mənimsəyə bilən mikroorqanizm növlərinin sayı da artır. Alifatik karbohidrogenlər əsasən *Mycobacterium*, *Corinobacterium* və *Nocardia* cinsinin nümayəndələri tərəfindən mənimsənilir. n-Parafinləri karbon və enerji mənbəyi kimi *Candida* cinsli maya göbələkləri də aktiv mənimsəyə bilirlər. Təkcə *Candida lipolytica* növü C₁₅ birləşmələrdən başlayaraq karbohidrogenlərin bütün ali homoloqlarını mənimsəyə bilir. Bu prosesdə karbohidrogenlərin oksidləşməsi faydalı məhsulların yüksək çıxımı ilə gedir. Müqayisə üçün qeyd etmək olar ki, şəkərlərin mənimsənilməsi zamanı məhsulun (biokütlənin) çıxım əmsalı 0,5, karbohidrogenlərin (n-parafinlərin) oksidləşməsi zamanı isə – 0,7-1,0 olur.

Pseudomonas cinsli bakteriyalar karbohidrogenləri heç bir aralıq məhsul toplamadan CO₂ və H₂O-ya qədər tam oksidləşdirirlər. *Acinetobacter calcoaceticus* bakteriyası karbohidrogenləri oksidləşdirərkən qidalı mühidə aralıq məhsulların toplanması baş verir. *Nocardia* cinsli bakteriyalar aralıq məhsulları hüceyrə daxilində toplayır. Əmələ gələn aralıq məhsulun xarakteri oksidləşən substratın təbiətindən asılı olaraq dəyişir. Məsələn, *Acinetobacter calcoaceticus* heksadekanı oksidləşdirərkən setilpalmitin turşusu mühidə toplanır. Sonuncu palmitin turşusunun və setil spirtinin efiridir. Bu məhsulların hər ikisi heksadekanın oksidləşməsi zamanı əmələ gəlir:



Karbohidrogen zəncirinin ilkin oksidləşməsi zamanı molekulyar oksigen iştirak edir. Ümumiyyətlə n-parafinlər oksigensiz oksidləşmir. Oksidləşmə prosesi monooksigenaza (alkanoksigenaza) vasitəsilə katalizə olunur:

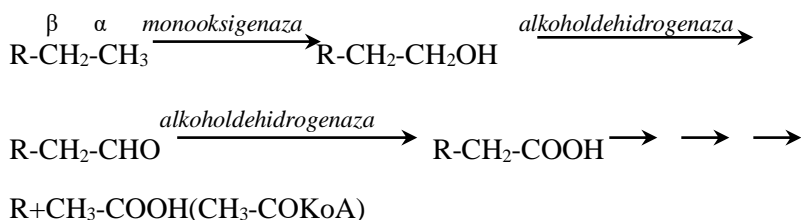


Parafinin sonrakı oksidləşməsi məlum β -oksidləşmə yolu ilə gedir.

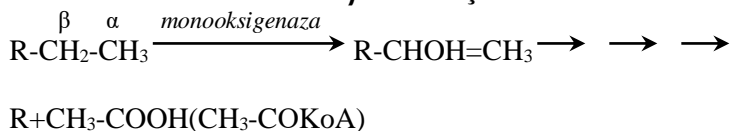
Qeyd etmək lazımdır ki, n-parafinlərin mikroorqanizmlər vasitəsilə oksidləşməsinin üç: α , β və ω -oksidləşmə yolları məlumdur (şək. 13). Əgər parafinin oksidləşməsi ucdakı birinci karbondan başlayırsa, buna α -oksidləşmə deyilir. Oksidləşmə ikinci karbondan başlayaraq gedirsə, bu, β -oksidləşmə adlanır. Hər iki halda əvvəlcə spirt əmələ gəlir, sonra aldehidə, daha sonra yağ turşusuna çevrilir. Nəticədə, oksidləşmiş hissə parafindən sirkə turşusu (və ya asetil-KoA) şəklində ayrılır. Qısalmış n-parafin yenidən monooksigenaza enziminin təsirinə məruz qalır və bu şəkildə gedən oksidləşmə prosesi parafinin tamam sirkə turşusuna çevrilməsinə səbəb olur.

Bəzi hallarda parafinin hər iki ucunda olan metil qrupu oksidləşir və ikiəsaslı turşu əmələ gəlir. Bu proses ω -oksidləşmə adlanır (şək. 13).

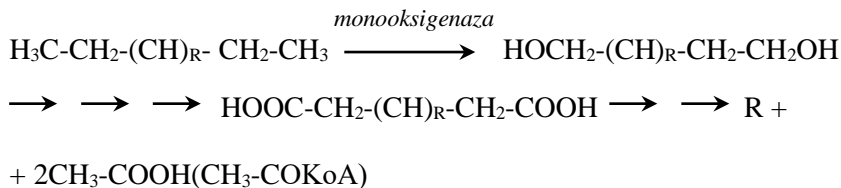
α -oksidləşmə



β -oksidləşmə



ω -oksidləşmə



Şəkil 13. n-Parafinlərin ilkin oksidləşmə yolları

Bütün hallarda parafinin ilkin oksidləşməsi monooksigenaza vasitəsilə həyata keçirilir, sonrakı reaksiyalarda aldehiddehidrogenaza, asetil-KoA-dehidrogenaza və b. enzimlər iştirak edir.

4.2. Aromatik karbohidrogenlərin enzimatik parçalanması

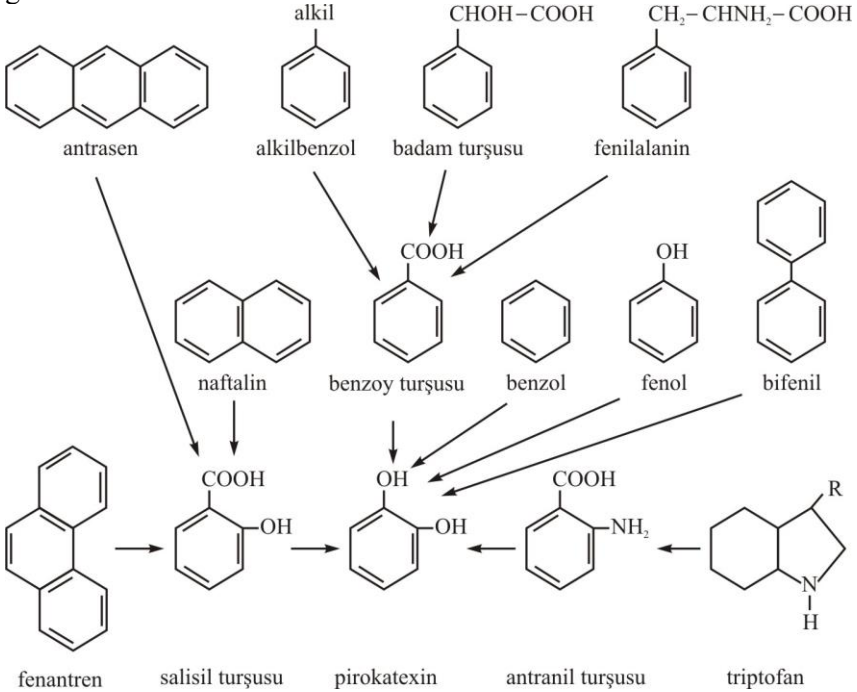
Neft mənşəli aromatik karbohidrogenlər canlı orqanizmlər üçün zəhərlidir. Bununla belə neftlə çirkələnmiş torpaqda, aerob şəraitdə karbohidrogenlər tam parçalana bilirlər. Lakin neftlə güclü çirkəlmə zamanı, havasız şəraitdə, yəni neft torpağın dərinliyinə şirayət etdikdə, karbohidrogenlərin parçalanması baş vermir və hətta onlar içməli suya keçə bilirlər. Dənizə tökülmüş neft oradakı flora və fauna üçün böyük təhlükə törədir. Lakin neft, dəniz səthində bakteriyalar tərəfindən tədricən parçalanır. Neftin tərkibində olan poliaromatik karbohidrogenlər və asfalt tərkibli maddələr parçalanmamış qalır. Bu maddələr mikroblar tərəfindən parçalanmaya çox çətin məruz qalır.

Aşağı qatılıqda və oksigenin iştirakı ilə aromatik karbohidrogenlər bəzi bakteriyalar tərəfindən parçalanır. Bunlara *Pseudomonas*, *Nocardia*, *Micrococcus*, *Mycobacterium*, *Achromobacter* cinsli bakteriyalar aiddir ki, onlar karbohidrogenləri karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə edir və onların CO₂ və H₂O-ya qədər parçalayırlar. Məlumdur ki, bəzi göbələklər də karbohidrogenlərə təsir edərək onları transformasiya edə bilirlər. Bunlara *Aspergillus niger*, *Penicillium chrysogenum*, *Cunningamella bainieri* və *Candida* cinsli maya göbələkləri aiddir.

Aromatik karbohidrogenlərin oksidləşməsi zamanı mikroorqanizmlər yalnız C-C rabitəsinin parçalanmasından alınan enerjiden istifadə edirlər. Deməli, aromatik həlqənin parçalanmasından sonra karbohidrogen, karbon mənbəyi kimi istifadə oluna bilər. Oksigen olmayan mühitdə aromatik həlqənin parçalanması baş vermir. Buna görə də aromatik həlqənin parçalanması xüsusi hazırlıq mərhələsindən sonra baş verir, yəni aromatik həlqədə 2 və ya daha çox oksigen atomu birləşəndən sonra onun parçalanması baş verir.

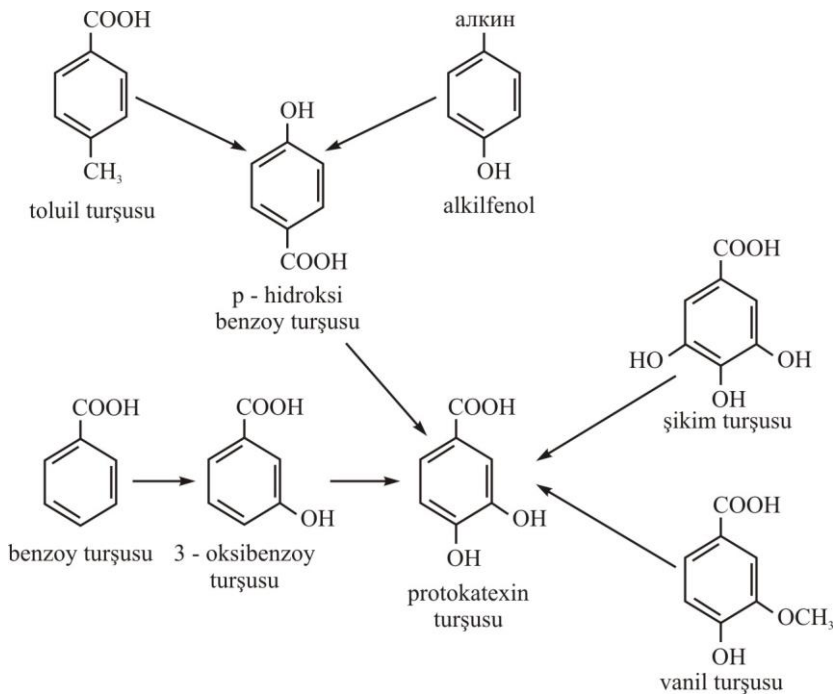
4.2.1. Aromatik həlqənin parçalanmaya hazırlanması

Əksər təbii aromatik birləşmələr bakteriyalar tərəfindən oksidləşərək əvvəlcə pirokatexinə (katexola) çevrilir (şək.14). Bəzi hallarda oksidləşmə protokatexin və ya gentizin turşularının əmələ gəlməsinə səbəb olur. Protokatexin turşusu adətən aromatik həlqədə müəyyən funksional qrupların, məsələn, metil qrupunun, olduğu halda əmələ gəlir.



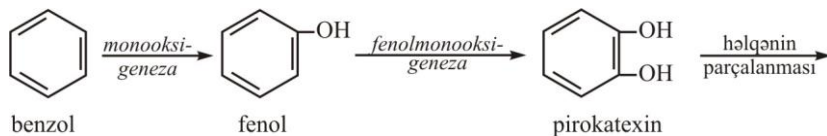
Şəkil 14. Aromatik birləşmələrin pirokatexin əmələ gəlməsi ilə gedən oksidləşmə yolları

Aromatik birləşmədə 1,3 və ya 1,4 vəziyyətlərdə əvəzedicilər (funksional qruplar) olduqda bakterial oksidləşmə zamanı protokatexin turşusu əmələ gəlir (şək.15). Bütün hallarda aromatik həlqəyə oksigen hidroksil qrupu şəklində daxil edilir və bu proses molekulyar oksigenin olduğu şəraitdə gedir. Aromatik həlqənin parçalanması isə yalnız oksigenazaların iştirakı ilə aerob şəraitdə baş verir.

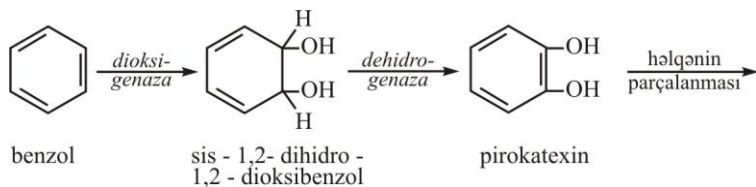


Şəkil 15. Aromatik birləşmələrin pirokatexin turşusunun əmələ gəlməsi ilə gedən oksidləşmə yolları

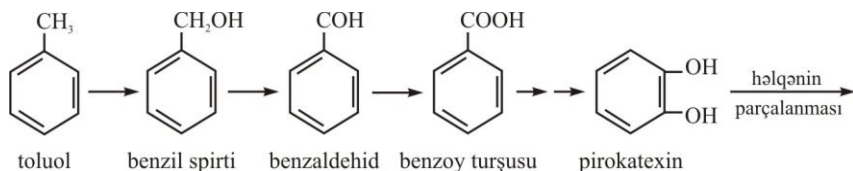
Benzolun pirokatexinə çevrilməsi iki yolla gedə bilər. Məsələn, *Micrococcus sphaeroides*, *Nocardia corallina* bakteriyaları benzolu əvvəlcə fenola, sonra isə pirokatexinə çevirirlər:



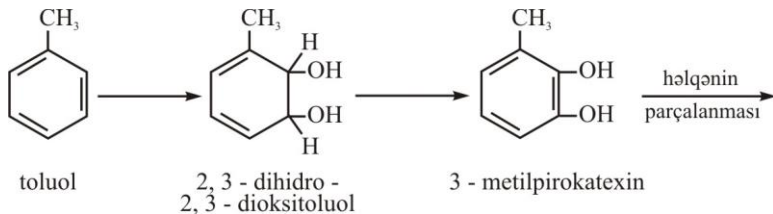
Bəzi bakteriyalar, məsələn, *Pseudomonas aeruginosa*, *P.putida* və *Mycobacterium rhodochorous* benzol həlqəsinə eyni zamanda iki atom oksigen daxil edərək onu pirokatexinə çevirirlər:



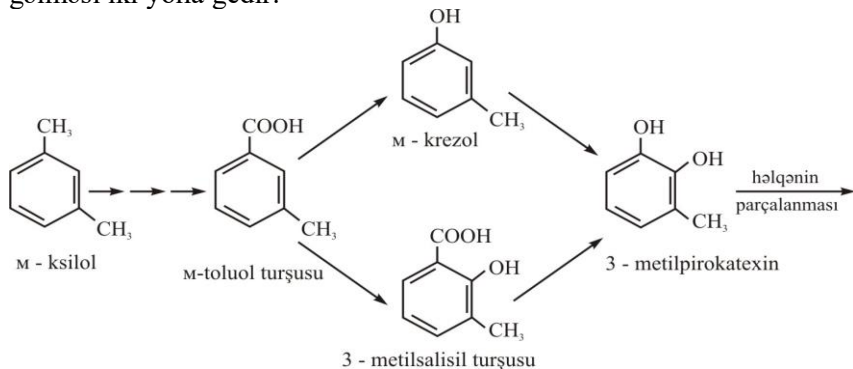
Metilbenzolun (toluolun) pirokatexinə çevrilməsi də iki yolla gedir. *Pseudomonas aeruginosa* bakteriyası toluolu pirokatexinə metil qrupunun oksidləşməsi ilə həyata keçirir:



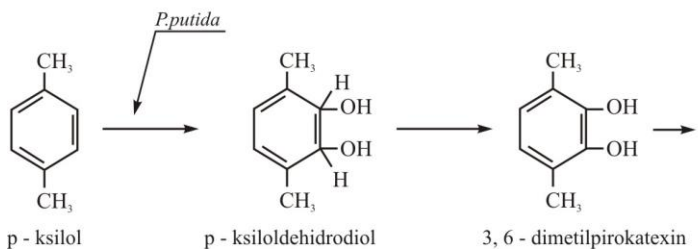
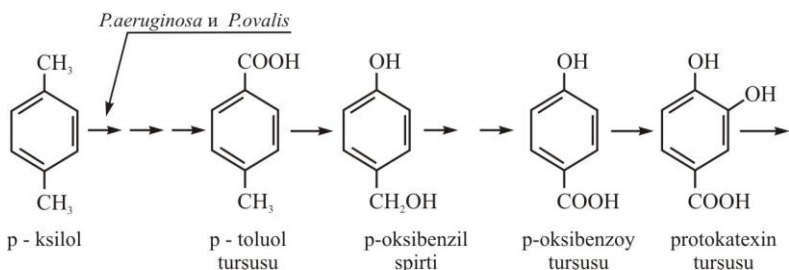
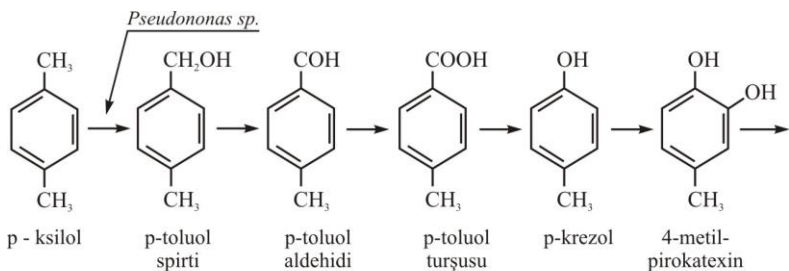
Digər *Pseudomonas mildenbergii*, *P.putida* və *Nocardia corallina* bakteriyaları toluolu əvvəlcə sis-2,3-dihidro-2,3-dioksi toluola, sonra 3-metilpirokatexinə çevirirlər:



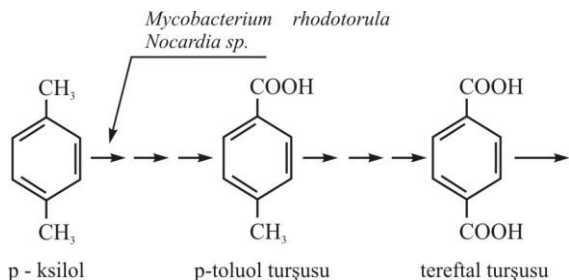
1,3-dimetilbenzolun (m-ksilolun) *Pseudomonas aeruginosa* bakteriyası tərəfindən oksidləşməsi zamanı 3-metilpirokatexinin əmələ gəlməsi iki yolla gedir:



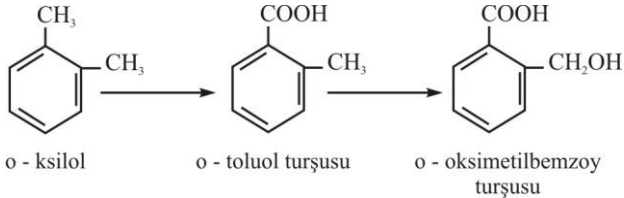
p-Ksilolun (1,4-dimetilbenzol) oksidləşməsi 3 yolla gedir. Birinci iki halda pirokatexinin metiltörəmələri, 3-cü halda isə protokatexin turşusu alınır:



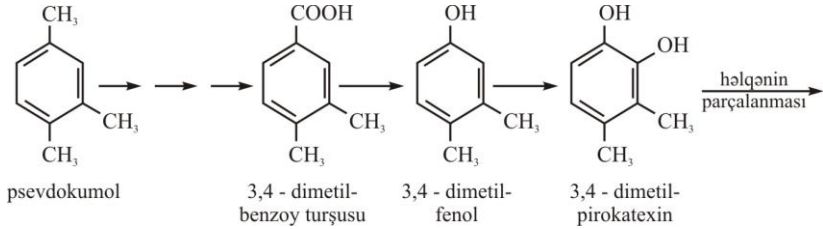
p-Ksilolun karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə edə bilməyən bəzi bakteriyalar onu tereftal turşusuna transformasiya edirlər:



o-Ksilol (1,2-dimetilbenzol) m- və p-ksilollardan fərqli olaraq mikroorqanizmlər tərəfindən karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə olunmur, lakin bəzi bakteriyalar, məsələn, *Pseudomonas aeruginoza* onu transformasiya edə bilər:



Trimetilbenzollara aid olan psevdokumol *Pseudomonas aeruginoza* bakteriyası tərəfindən aşağıdakı şəkildə oksidləşir:



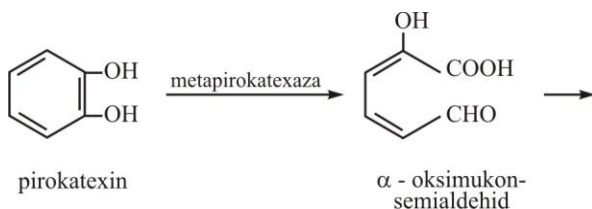
4.2.2. Aromatik həlqənin parçalanma yolları

Aromatik birləşmələrin mikroorqanizmlərlə parçalanma yolları çox müxtəlifdir. Çoxlu sayda olan tədqiqat işləri göstərir ki, aromatik birləşmələrin metabolizmində əsas yeri pirokatexin, protokatexin, homoprotokatexin, gentizin və homogentizin turşuları tutur. İstənilən aromatik birləşmənin parçalanması zamanı aralıq məhsul kimi mütləq bu birləşmələrdən biri və ya onun analoqlarından biri əmələ gəlir. Bu birləşmələr mikroorqanizmlər tərəfindən asan parçalanıb mərkəzi metabolizmə daxil olurlar. Aromatik həlqənin parçalanması 3 yolla gedir: orto-parçalanma, meta-parçalanma və gentizin turşusunun parçalanma yolu.

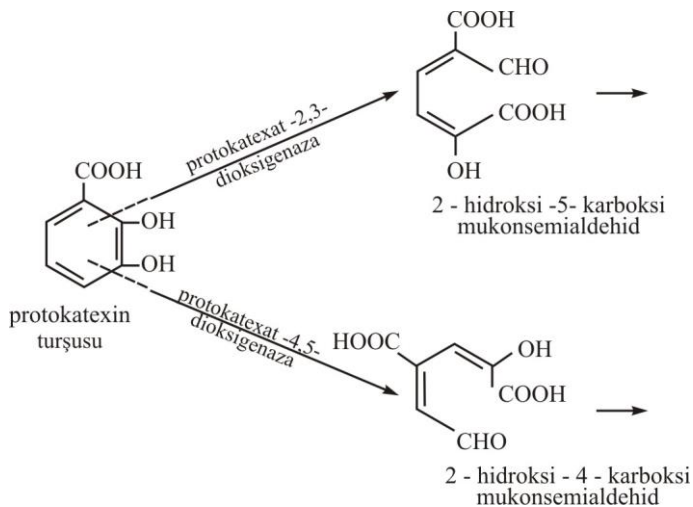
Orto-parçalanma. Aromatik həlqənin orto-parçalanması hidroksil qrupuna malik iki qonşu karbon atomları arasındakı rabitənin qırılması ilə gedir. Pirokatexinin orto-parçalanması pirokatexin-1,2-dioksigenaza (pirokatexaza) enziminin iştirakı ilə gedir və bu zaman

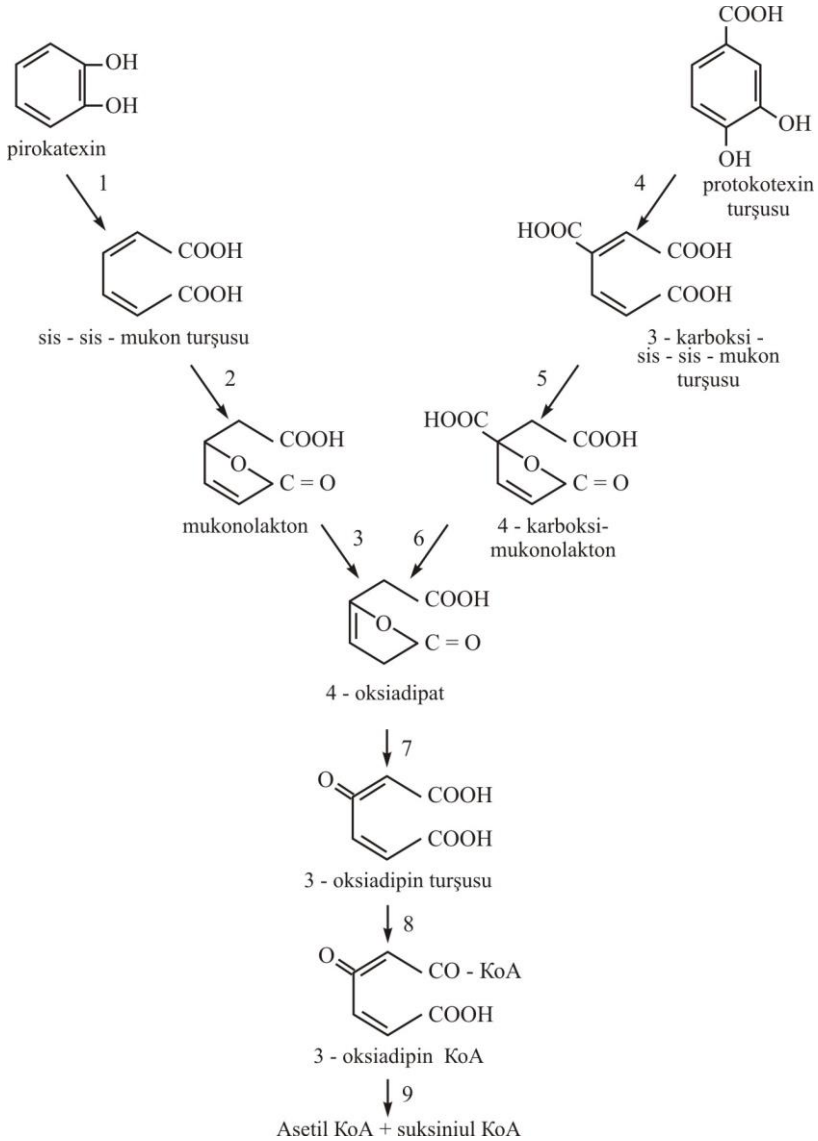
sis, sis-mukon turşusu əmələ gəlir. Protokatexin turşusunun orto-parçalanması protokatexin-3,4-dioksigenaza enzimi vasitəsilə həyata keçirilir və bu zaman 3-karboksi-sis, sis-mukon turşusu əmələ gəlir. Hər iki halda son məhsullar (turşular) 4-oksiadipatenollaktona çevrilir və sonrakı parçalanma reaksiyaları Krebs siklinə daxil olmaqla eyni yolla gedir (şək.16).

Meta-parçalanma. Aromatik həlqənin meta-parçalanması hidroksil qrupuna malik olan və hidroksil qrupuna malik olmayan karbon atomları arasındakı rabitənin parçalanması ilə gedir. Proses pirokatexin-2,3-dioksigenaza (metapirokatexaza) enzimi vasitəsilə həyata keçirilir. Parçalanma məhsulu kimi α -oksimukonsemialdehid əmələ gəlir:



Protokatexin turşusunun meta-parçalanması zamanı 2-hidroksi-4-karboksi mukonsemialdehid və ya 2-hidroksi-5-karboksimukonsemialdehid əmələ gəlir:



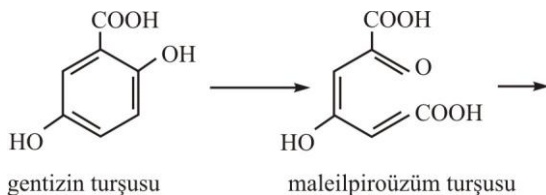


Şəkil 16. Pirokatexinin və protokotexin turşusunun orto-parçalanma yolu

- 1) pirokatexaza;
- 2) mukonasikloizomeraza;
- 3) mukonolaktonizomeraza;
- 4) protokotexin-3,4-dioksigenaza;
- 5) 3-karboksimumkonolaktonezomeraza;
- 6) 4-karboksimumkonolaktonekarboksilaza;
- 7) 4-oksoadinatenollaktohidrolaza;
- 8) 3-oksiadipatsuksinil-KoA-transferaza;
- 9) 3-oksiadipil-KoA-tiolaza

Gentizin turşusu yolu ilə aromatik həlqənin parçalanması

hidroksil qrupuna malik karbon atomu ilə hər hansı bir əvəzediciyə (məsələn, karboksil qrupuna) malik karbon atomu arasında rabitənin qırılması ilə baş verir. Belə parçalanma gentizin və homogentizin turşuları üçün xarakterikdir. Gentizinatdioksigenaza enzimi gentizin turşusunu maleil-piroüzüm turşusuna çevrir:



Ümumiyyətlə aromatik birləşmələrin parçalanma yolları rəngarəngdir. Bəzi bakteriyalarda inkişaf fazasından və becərilmə şəraitindən asılı olaraq aromatik həlqənin parçalanması orto- və ya meta-yolla gedə bilər. *Pseudomonas* cinsli bəzi bakteriyalar pirokatexini orto-yolla, protokatexin turşusunu isə meta-yolla parçalayırlar.

V FƏSİL. ÜZVİ MADDƏLƏRİN MİKROBİOLOJİ TRANSFORMASIYASI

5.1. Mikrobioloji transformasiya proseslərinin üstünlükləri

Üzvi maddələrin mikrob fermentləri vasitəsilə qeyritam çevrilməsi prosesinə mikrobioloji transformasiya deyilir. Bu zaman maddənin molekulunun strukturunda əhəmiyyətli dəyişikliklər baş vermir. Mikrobioloji transformasiya nəticəsində həm karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə olunmayan, həm də bu məqsədlə istifadə olunan maddələr dəyişikliyə məruz qala bilir. İkinci halda transformasiya məhsulunun mühtdə müvəqqəti toplanması müşahidə olunur.

Mikrobioloji transformasiya – təbiətdə geniş yayılmış mikroorqanizmlərin təbii xassəsidir. Bu mikroorqanizmlər üzvi kimyada katalizatorları əvəz edə bilirlər.

Beləliklə, üzvi kimyanın imkanları mikrob və ya enzimatik kimyanın geniş imkanları ilə zənginləşir. Kimyanın və mikrobiologiyanın metodları bir-biri ilə rəqabət aparmaqla yanaşı bir-birilərini tamamlayırlar. Metodun rentabelliği və ətraf mühit üçün faydası nəzərə alınmaqla texnoloji proseslərdə bu və ya digər metoda üstünlük verilir.

Enzimatik metodların kimyəvi metodlardan bir çox üstünlükləri vardır. Bunlar aşağıdakılardır:

1) Enzimlərin spesifikliyi sayəsində müxtəlif maddələrin molekulunda çox incə dəyişikliklər aparmaq mümkündür. Belə dəyişiklikləri kimyəvi yolla aparmaq ya mümkün olmur, ya da çoxmərhələli çətin başa gələ bilən proseslər nəticəsində həyata keçirilir.

2) Enzimlər adi şəraitdə, qeyri-aqressiv mühtdə və yüksək olmayan temperaturda istənilən reaksiyanı opara bilirlər;

3) Reaksiya nəticəsində zərərli və əlavə məhsullar, tullantılar əmələ gəlmir və ya çox az miqdarda yaranır.

Enzimlər əksər hallarda su mühtində fəaliyyət göstərirlər, substratın az miqdarını belə həll ola bilən hala salırlar. Bununla bağlı olaraq, eləcə də mikrob kulturasının becərilməsi ilə bağlı olan bir çox çətinliklərlə bağlı (sterilliyin gözlənilməsi, kütlə mübadiləsinin intensivliyi və s.) mikrobioloji transformasiya əsasında yaradılan çoxtonnajlı istehsal yüksək enerji məsrəfi tələb edir.

Buna görə də o mikrobioloji transformasiya prosesləri rentabelli sayılır ki, kifayət qədər mürəkkəb molekulda incə dəyişiklər aparılması tələb olunur. O dəyişikliklər ki, onları kimyəvi yolla aparmaq mümkün olmur. Belə reaksiyalara sulukarbonların, sterinlərin, steroidlərin, antibiotiklərin, alkaloidlərin, nukleotidlərin və bu kimi birləşmələrin çevrilmələrini misal göstərmək olar.

5.2. Mikrob kimyası prosesləri

Mikrob enzimləri ilə həyata keçirilən istənilən reaksiya transformasiya reaksiyası kimi istifadə oluna bilər. Maddələrin preparativ alınması üçün istifadə olunan enzimatik reaksiyaların sayı hazırda bir neçə mindir.

Bu proseslər substratın təbiətindən, istifadə olunan mikrobu növündən, prosesdə iştirak edən enzimlərin tipindən və sayından, aparılacaq reaksiyanın xarakterindən asılı olaraq çox rəngarəkdir. Hal-hazırda mikrobioloji transformasiya proseslərinin aşağıdakı tipləri məlumdur: 1) oksidləşmə, 2) reduksiya, 3) dekarboksilləşmə, 4) deza-minləşmə, 5) hidroliz, 6) metilləşmə, 7) efirləşmə, 8) dehidratasiya, 9) kondensasiya, 10) aminləşmə, 11) asetilləşmə, 12) nukleotidləşmə, 13) amidləşmə, 14) halogenləşmə, 15) demetilləşmə, 16) asimetrikləşmə, 17) rasemikləşmə, 18) izomerləşmə, 19) qlikozidlərin əmələ gəlməsi, 20) disproporsionallaşma.

Bu proseslər içərisində sənayedə ən çox istifadə olunanı və ətraflı öyrəniləni oksidləşmə reaksiyasıdır. Bu reaksiya qeyriaktiv karbonun hidrosilləşməsini, doymamış əlaqələrin oksidləşməsini, aromatik həlqənin hidrosilləşməsini, dehidratasiyanı, yağ turşularının β -oksidləşməsini, spirt və aldehid qruplarının oksidləşməsini özündə əks etdirir.

Hidroliz reaksiyası mikrob kimyasında geniş yayılmışdır. Bu reaksiya efirlərin, amidlərin və digər birləşmələrin hidrolizini özündə birləşdirir. Belə reaksiyalar sənayedə ən çox antibiotiklərin istehsalında və steroidlərin alınmasında istifadə olunur.

Rasemik birləşmələrin optik antipodlara parçalanması reaksiyası sənayedə stereozomerlərin alınmasında geniş istifadə olunur.

İzomerləşmə reaksiyası böyük praktiki əhəmiyyətə malikdir. Belə ki, bu reaksiya əsasında qlükozadan fruktozanın alınması prosesi sənaye miqyasında həyata keçirilmişdir.

5.3. Mikroorqanizmlər – üzvi maddələrin transformatorlarıdır

Mikrobioloji transformasiya metodları ilə laboratoriyada və istehsalatda müxtəlif üzvi maddələrin alınması üçün tətbiq olunan mikroorqanizm növlərinin sayı çox genişdir. Bura göbələklər (askomisetlər, fikomisetlər, bazidiomisetlər, natamam göbələklər), aktinomisetlər və onlara oxşar orqanizmlər, bir çox bakteriyalar və hətta mikroyosunlar daxildir.

Mikrobioloji transformasiya proseslərini həyata keçirmək üçün istifadə olunan mikrob növlərinə aşağıdakı tələblər qoyulur:

- 1) Mikroorqanizmlər nisbətən sadə qidalı mühitlərdə inkişaf edə bilməlidir;
- 2) Transformasiya prosesini aparan enzimlərin və enzim sistemlərinin aktivliyi kifayət qədər yüksək olmalıdır;
- 3) Mühitdə transformasiya məhsulunun toplanması çox sadə üsulla əldə edilməlidir;
- 4) Yuxarıda göstərilən şərait prosesin iqtisadi rentabelliğini təmin etməlidir.

Müxtəlif transformasiya reaksiyalarını həyata keçirmək qabiliyyəti mikroorqanizmlər arasında geniş yayılmışdır. Buna görə də müəyyən bir transformasiya reaksiyasını həyata keçirmək üçün müəyyən bir taksonomik qrupu göstərmək çox çətinlik törədir.

Bununla belə elə taksonlar (cins və növlər) var ki, onlar üzvi maddələrin müxtəlif çevrilmələrini həyata keçirməklə transformasiya məhsullarını mühitdə toplaya bilirlər. Məsələn, *Aspergillus niger* sulukarbonların həm oksidləşməsini, həm də reduksiyasını, qlikozid əlaqələrin hidrolizini həyata keçirir.

Qeyd etmək lazımdır ki, bəzi transformasiya reaksiyaları ilə onu həyata keçirən mikrob taksonları arasında müəyyən əlaqənin olması da qeyd edilmişdir. Məsələn, steroidlərin hidrosilləşməsi kif göbələkləri vasitəsilə; steroidlərin reduksiyası – mikobakteriyalarla; müxtəlif birləşmələrin reduksiyası – fakültativ anaerob bakteriyalarla və maya göbələkləri ilə; aldozların izomerləşməsi – streptomisetlərlə, artrobakteriyalarla, basillərlə və laktobasillərlə; müxtəlif sulukarbonların oksidləşməsi – psevdomonadlarla; poliolların oksidləşməsi – sirkəturşu bakteriyaları ilə; n-parafinlərin oksidləşməsi – nokardia və psevdomonad bakteriyaları ilə və *Candida* cinsli göbələklərlə; aromatik

birləşmələrinin həlqəsinin hidrksilləşməsi – artrobakteriyalarla, aminqrupların oksidləşməsi – streptomisetlərlə; dezaminləşmə – maya göbələkləri ilə; aromatik həlqənin parçalanması – psevdomonadlarla həyata keçirilir.

5.4. Üzvi birləşmələrin mikrobioloji transformasiya metodları

Müasir dövrdə üzvi maddələrin mikrobioloji transformasiyanın bir neçə metodları mövcuddur. Bu metodlar aşağıdakılardır:

1. İntakt hüceyrələrin enzimatik xassələrinin istifadəsi ilə gedən transformasiya. Bura daxildir:

- a) periodik (fasiləli) becərilmə şəraitində inkişaf edən kulturalarla transformasiya;
- b) çoxalmayan vegetativ hüceyrə suspenziyası ilə gedən transformasiya;
- c) sporlarla gedən transformasiya;
- d) fasiləsiz becərilmə şəraitində gedən transformasiya;
- e) kometabolizm.

2. Hüceyrənin mübadilə proseslərinin ayrılmasına əsaslanan metodlar. Bura daxildir:

- a) müxtəlif dərəcədə zədələnmiş və parçalanmış hüceyrələrin tətbiqi ilə gedən transformasiya;
- b) metabolizm yollarının müəyyən sahələrinin tormozlanması (ingibirləşməsi) ilə gedən transformasiya;
- c) müəyyən enzimlərin sintezi tormozlanmış (blokləşdirilmiş) mutantların tətbiqi ilə gedən transformasiya;

3. Yüksək transformasiya qabiliyyətinə malik quraşdırılmış ştamların tətbiqi ilə gedən transformasiya;

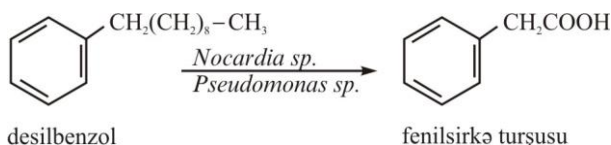
4. İmmobilizə olunmuş hüceyrələrin tətbiqi ilə gedən transformasiya;

5. Politransformasiya.

5.4.1. Periodik (fasiləli) becərilmə şəraitində inkişaf edən kulturalarla transformasiya

Bu, mikrobioloji transformasiyanın ən sadə üsuludur və o halda istifadə olunur ki, əmələ gələn metabolit mikrob kulturası tərəfindən

karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə olunmasın. Bu halda transformasiya olunan substrat kometabolizm şəraitində oksidləşdirilir. Yəni, qidalı mühitə transformasiya olunacaq maddə ilə yanaşı kulturanın inkişafını təmin edən substrat daxil edilir. Məsələn, 3-metilpiridinin *Nocardia* cinsli bakteriyalarla transformasiyası qlükozanın iştirakı ilə aparılır. Burada qlükoza karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə olunur. Bəzi hallarda mikrob kulturası substratın molekulunun bir hissəsi hesabına inkişaf edib çoxalır, digər hissəsini isə transformasiya edir. Məsələn, desilbenzolun fenilsirkə turşusuna çevrilməsi buna misal ola bilər.



Substrat eyni zamanda həm kulturanın inkişafı (böyüməsi) üçün, həm də transformasiya üçün istifadə olunduğuna görə böyümə və transformasiya proseslərinin sürəti bir-birinə uyğun gəlir (üst-üstə düşür).

Böyümə və transformasiya substratları müxtəlif maddələr olduqda onların oksidləşmə sürətləri vaxt etibarlı ilə fərqli olur. Çox vaxt mikrobun transformasiya aktivliyi onun inkişafının zəifləməsi dövrünə düşür.

5.4.2. Çoxalmayan hüceyrə suspenziyası ilə gedən transformasiya

Bu metod o halda tətbiq olunur ki, mikrobun yüksək transformasiya aktivliyi onun inkişafının müəyyən fazasında baş versin və ya transformasiya olunacaq maddə mikrob tərəfindən son məhsullara (CO_2 və H_2O) qədər parçalandığı üçün prosesi müəyyən mərhələdə saxlamaq tələb olunsun.

Çoxalmayan mikrob suspenziyası ilə transformasiya metodu mikrob kulturasını inkişafın müəyyən fizioloji mərhələsində istifadə etməyə imkan verir. Məsələn, korteksolonun *Tieghemella orchidis* göbələyi ilə 11-hidroksilləşməsi prosesi 18 saatlıq kultura ilə daha

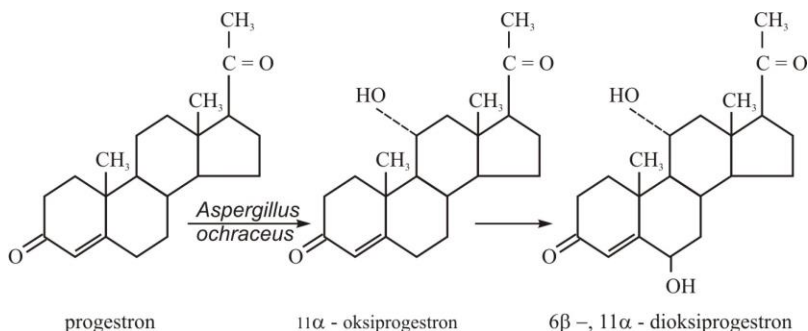
intensiv gedir. Asetat kortizonun *Actinomucor corymbosus* göbələyi ilə kortizona transformasiyası 24 saatlıq kultura ilə daha intensiv gedir.

5.4.3. Göbələk və aktinomiset sporları ilə gedən transformasiya

Göbələk və aktinomiset sporlarının üzvi maddələrin transformasiyasında yüksək enzimatik aktivlik göstərməsi onu deməyə əsas verir ki, biz mikroorqanizmlərin inkişafı barədə çox az məlumata maliklik.

Üzvi maddələrin sporlarla transformasiyasının praktiki əhəmiyyət kəsb edən çox maraqlı cəhətləri vardır. Birincisi, transformasiya prosesini çox sadə mühitlərdə – distillə suyunda, bufer məhlullarında həyata keçirmək mümkündür. Bəzi hallarda mühitə çox az miqdarda qlükoza, digər şəkərlər, kazein hidrolizatı və s. əlavə oluna bilər. İkincisi, sporlar uzun müddət aktivliyini (donmuş halda 3 ilə qədər) saxlaya bilərlər. Üçüncüsü, transformasiya çox sadə mühitdə gedirsə, onlar cücərmir və onları yumaq və 4-5 dəfə istifadə etmək mümkündür. Dördüncüsü, mühitin turşuluğunu geniş diapazonda (pH 4-9) dəyişmək olar. Bu hal, transformasiya prosesini bakterial yoluxma baş verə bilməyən şəraitdə həyata keçirməyə imkan verir.

Hazırda steroidlərin sporlarla transformasiyası sənaye miqyasında həyata keçirilir. Məsələn, *Aspergillus ochraceus* göbələyinin sporları ilə progesteron 11- α -oksiprogesterona və 6- β -11- α -dioksiprogesterona transformasiya olunur:



Bu göbələyin sporları vasitəsilə bir çox steroidləri 11- α vəziyyətdə hidrokillsədmək mümkündür.

Son illərin tədqiqatları göstərir ki, göbələk sporları bir çox prosesləri aparmaq üçün geniş tətbiq olunur. Məsələn, fenoksimetilpenisillinin *Fusarium* sp. sporları ilə hidrolizi, qlükozadan mannitin *Aspergillus candidus* konidiləri vasitəsilə alınması. Son illər göbələk sporlarını poliakrilamid gelində immobilizə etməklə fasiləsiz transformasiya prosesi aparmağa nail olunmuşdur.

5.4.4. Üzvi maddələrin fasiləsiz transformasiya metodları

Mikroorqanizmlərdən fasiləsiz becərmə şəraitində müxtəlif məhsulların alınması çətinlik törətmir və bu üsulla sirkə turşusu, etil spirti sənaye miqyasında istehsal olunur.

Lakin, çoxalmayan mikrob suspenziyası vasitəsilə fasiləsiz prosesi həyata keçirmək çox çətinliklərlə bağlıdır.

Fasiləsiz becərmənin əsas üstünlüyü mikrob kulturasının uzun müddət ərzində stabil qala bilməsi imkanındır. Lakin, bu metodun bəzi çatışmayan cəhətləri də mövcuddur. Belə ki, fasiləli becərmə zamanı substratın tam çevrilməsi baş verdiyi halda, fasiləsiz becərmə şəraitində substratın bir hissəsi məhsul ilə bir yerdə mühitdən ayrılır və çevrilməmiş qalır.

Fasiləsiz mikrobioloji transformasiya prosesləri immobilizə olunmuş hüceyrələr, spollar və enzimlərin tətbiqi sayəsində daha çox inkişaf etmişdir.

5.4.5. Kometabolizm

Bir çox karbohidrogenlər asan mənimsənilən substratlarla birgə yaxşı oksidləşirlər. Bu hadisəni ilk dəfə amerika alimi Foster müşahidə etmişdir. O, müəyyən etmişdir ki, metanı karbon və enerji mənbəyi kimi mənimsəyən *Pseudomonas methanica* bakteriyası butanı və propanı oksidləşdirə bilmir. Lakin mühitə propanla (və ya butanla) bərabər metanı daxil etdikdə, metanla bərabər propan (və ya butan) da oksidləşməyə məruz qalır. Foster bu hadisəni «sooksidləşmə» (birgə oksidləşmə) adlandırmışdır.

Bu metodun köməyi ilə çoxlu maddələrin (karbohidrogenlərin, ksenobiotiklərin) mikrobioloji transformasiyasını həyata keçirmək mümkün olmuşdur.

Fosterdən sonra müxtəlif tip kimyəvi reaksiyaların bu üsulla həyata keçməsinin mümkünlüyü məlum oldu və onların hamısını əhatə etmək üçün «kometabolizm» termini irəli sürülmüşdür.

Kometabolizm – asan oksidləşə bilən substratın iştirakı ilə hər hansı bir üzvi maddənin mikrobioloji transformasiyası və ya tam parçalanması prosesidir. Transformasiya olunacaq kimyəvi birləşmə **substrat**, transformasiya prosesini törədən kimyəvi birləşmə isə **kosubstrat** adlanır. Məsələn, *Nocardia corallina* bakteriyası p-ksilolu oksidləşdirə bilmir, lakin mühitə eyni zamanda karbon və enerji mənbəyi kimi qlükoza daxil etdikdə, qlükozanın oksidləşməsi ilə yanaşı p-ksilol da oksidləşir. Bu halda p-ksilol substrat, qlükoza isə kosubstratdır.

Elmi ədəbiyyatda kometabolizmə aid çoxlu eksperimental material toplanmışdır. Oksidləşmə prosesindən başqa reduksiya reaksiyalarının kometabolizm şəraitində getdiyi öyrənilib. Məsələn, *Pseudomonas ovalis* kulturası etanolu karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə edərək terpenii transformasiya edir. Bu prosesi «koreduksiya» da adlandırmaq olar. *Corynebacterium* sp. kulturası vasitəsilə qlükon turşusunun iştirakı ilə ksilozanın ksilitə transformasiyası prosesi də koreduksiya reaksiyasıdır.

Aminoluolun aminqrubasının *Nocardia corallina* kulturası vasitəsilə qlükozanın iştirakı ilə asetilləşməsi prosesi məlumdur. Deməli, kometabolizm şəraitində təkcə oksidləşmə-reduksiya reaksiyaları deyil, həm də transferaza reaksiyaları gedə bilər. Brevikarin alkaloidinin alifatik radikalının siklləşməsi nəticəsində *Penicillium* sp. kulturası vasitəsilə brevikollinə çevrilməsi reaksiyası da transformasiyadır.

Beləliklə, kometabolizm reaksiyası çox rəngarəng olub, mikroorqanizm aləmində tez-tez rast gəlinir. Hal-hazırda 3 tip kometabolizm üsulu məlumdur:

- 1) Mikroorqanizm kosubstrat hesabına inkişaf edərək əsas substratı transformasiya edir;
- 2) Karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə olunmayan kosubstratın transformasiyası prosesində əsas substratın transformasiyası;
- 3) Kosubstrat hesabına mikrob inkişaf edərək əsas substratı tam parçalaması.

Kometabolizmin yuxarıda qeyd olunan tipləri əsasında demək olar ki, bu üsulla mikroorqanizmlərin digər şəraitlərdə bilinməyən xassələrini üzə çıxarmaq mümkündür.

5.4.6. Zədələnmiş və dezinteqrasiya olunmuş hüceyrələr vasitəsilə olan transformasiya

Adi şəraitdə mühitdə kifayət qədər toplanmayan metabolitləri almaq üçün çox vaxt hüceyrəyə radikal təsirlər etmək lazım gəlir. Belə radikal təsirlərdən biri hüceyrənin normal fəaliyyət göstərən enzimlər sistemini pozmaq və onu ayrı-ayrı hissələrə bölməkdir. Bu, hüceyrəni sadəcə qurutmaqla və ya dezinteqrasiya etməklə (parçalamaqla) mümkündür. Buna misal olaraq *Saccharomyces cerevisiae* maya göbələyinin qurudulmuş hüceyrə preparatları ilə uridinmonofosfat turşusunun uridinofosfat-N-asetilqlükozaminə çevrilməsini göstərmək olar. Maya göbələyinin intakt (zədələnməmiş) hüceyrələri belə transformasiya prosesini apara bilmirlər. Hüceyrələri qurutmaqla məqsədə çatmaq mümkün olmadıqda hüceyrə metabolizmini pozmaq üçün başqa üsullardan istifadə olunur. Məsələn, mexaniki yolla üyüdülmüş (parçalanmış) maya göbələyi hüceyrələri ilə adenozinmonofosfatı adenozintrifosfata transformasiya edə bilirlər.

5.4.7. Metabolik yolların müəyyən sahələrinin tormozlanması (ingibirləşməsi)

Enzimatik reaksiyaların və ya metabolizmin müəyyən sahələrinin funksiyalarını ayırmaq üçün istifadə olunan digər yollardan biri mikroorqanizmlərin intakt hüceyrələrində ayrı-ayrı enzimlərin blokladılmasıdır. İntakt hüceyrələr zədələnmiş hüceyrələrə nisbətən müəyyən üstünlüklərə malikdir. Məsələn, intakt hüceyrələr vasitəsilə fasiləsiz mikrobioloji proseslər aparmaq, inkişafda olan kulturalar vasitəsilə kometabolizmi həyata keçirmək mümkündür.

Son illər mikrob metabolizminin müəyyən sahələrini blokladmaq məqsədilə xüsusi ingibitorlardan istifadə olunur. İngibitorlar vasitəsilə metabolik zəncirdə hər hansı bir reaksiyanı aparan enzimin fəaliyyəti ingibirləşdikdə onun təsir edəcəyi substratın (öndə gedən reaksiyalar nəticəsində əmələ gələn metabolitin) mühitdə toplanması baş verir. Bu hala o zaman nail olmaq olur ki, bir tərəfdən oksidləş-

məyə məruz qalan ilkin substratın çevrilmə mərhələləri və bu çevrilmələrdə iştirak edən enzimlər məlum olsun. Digər tərəfdən, bu enzimlərin inhibitorları məlum olsun. Məsələn, n-alkanların ilkin oksidləşmə məhsullarının deqradasiyasını spesifik inhibitor olan akril turşusu vasitəsilə tormozlamaq olar. Belə şəraitdə karbohidrogenlər alkan turşularına və ketonlara qədər oksidləşir.

5.4.8. Müəyyən enzimlərin sintezi bloklaşdırılmış mutantların tətbiqi

Bu metod bundan əvvəl gələn metoda oxşardır, lakin burada inhibitor yerinə genetik metodlar tətbiq olunur. Başqa sözlə, müəyyən enzimlərin sintezi bloklaşdırılmış mutantlar alınıb istifadə olunur. Adi halda belə mutantlar, istənilən maddəni katabolizmə uğradaraq əmələ gələn metabolitin mühitdə toplanmasına səbəb olur. Məsələn, dodekanı dikarbon turşularının əmələ gəlməsi ilə tam oksidləşdirən *Candida cleaceae* ştamından dikarbon turşularını oksidləşdirə bilməyən mutant alınmışdır. Bu mutantın köməyi ilə qeksadekanın oksidləşməsi zamanı mühitdə 22 q/l tetradekankarbon turşusunun toplanmasına nail olunmuşdur. Bu halda mutant almaq yolu ilə n-alkanların katabolizminin başlanğıc mərhələlərinin funksiyalarını ayırmaq (parçalamaq) mümkün olmuş və onların karbohidrogenləri dikarbon turşularına qədər oksidləşmə aktivliyindən istifadə olunmuşdur.

5.4.9. Yüksək transformasiya qabiliyyətinə malik ştamların quraşdırılması

Mikroorqanizmlərin katabolizminə nəzarət edən xromosomdan kənar irsiyyət elementlərinin öyrənilməsi nəticəsində üzvi maddələri transformasiya edən yeni ştamların yaradılması imkanı əldə edilmişdir. Belə bir yanaşmanın mümkünlüyü naftalinin salisil turşusuna oksidləşməsi misalında göstərilmişdir.

Məlumdur ki, *Pseudomonas* cinsli bakteriyalar naftalini salisil turşusuna çevirir. Bu bakteriyaların çatışmayan cəhəti ondan ibarətdir ki, qısamüddətli toplanan salisil turşusunu mühitdə karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə edir və onu tam parçalayırlar. Bu isə salisil turşusunun alınma prosesinin məhsuldarlığının xeyli azaldır. Naftalinin

oksidləşməsinin ilkin mərhələsinə nəzarət edən plazmidin konyuqasiya metodu ilə köçürülməsi nəticəsində alınan *Pseudomonas putida* kulturasının yeni ştamı salisil turşusunun alınmasının məhsuldarlığını xeyli artırır. Bu prosesdə donor ştam kimi naftalinin ilkin oksidləşmə mərhələsini aparan *P.putida* 12A kulturası, resipient kimi isə naftalini salisil turşusuna oksidləşdirmək qabiliyyətinə malik olmayan *P.putida* 4 kulturası istifadə olunmuşdur.

5.4.10. İmmobilizə olunmuş enzimlər və hüceyrələr vasitəsilə gedən transformasiya

Üzvi maddələrin transformasiyası üçün təmizlənmiş mikrob enzimlərinin aktivliyinin istifadə olunması təbii üsullardan biridir. Lakin, texniki olaraq belə yanaşma o halda səmərəli ola bilər ki, enzim və ya enzim preparatları nisbətən asan alınsın, enzimlər stabilliyini saxlasın və kofaktorlara ehtiyac olmasın.

Müxtəlif maddələrin sintezi və transformasiyasında enzimlərdən istifadə etmək üçün geniş imkanlar, onların immobilizə olunma metodları hazırlanandan sonra meydana gəlmişdir. İmmobilizə olunmuş enzimlərin əsas üstünlükləri aşağıdakılardır:

- təkrarən istifadə etmək imkanı var;
- məhsulu, onu əmələ gətirən enzimdən ayıraraq təmizləmək vacibliyi yoxdur;
- istifadə və saxlama prosesində enzimlər stabilliyini itirmir;
- transformasiya reaksiyasını fiziki-kimyəvi şəraitin geniş diapazonunda aparmaq mümkündür;
- transformasiya reaksiyasını fasiləsiz şəraitdə aparmağa imkan verir.

Hazırda immobilizə olunmuş enzimlərin köməyi ilə sulukarbonların, steroidlərin, antibiotiklərin, aminturşuların transformasiyasına aid çoxlu proseslər həyata keçirilmiş və bu üsulun iqtisadi cəhətdən səmərəli olması müəyyən edilmişdir.

Bununla belə, immobilizə olunmuş enzimlərin sənayedə tətbiqi zamanı bir sıra çətinliklər meydana çıxır. Bu çətinliklər enzimlərin kofaktor tələb etmələri və bəzi transformasiya reaksiyalarını həyata keçirmək üçün birneçə enzimin tələb olması ilə bağlıdır. Bununla bağlı olaraq, özündə bütün enzimlərin aktivliyini saxlayan mikrob

hüceyrələrini immobilizə olunmuş şəkildə istifadə etmək məqsədəuyğunluğu irəli çıxdı. Immobilizə olunmuş hüceyrələrin həm ayrıca bir enziminin, həm də enzim kompleksinin aktivliyini istifadə etmək mümkündür. Lakin immobilizə olunmuş enzimləri bu şəkildə istifadə etmək mümkün deyil. Immobilizə olunmuş hüceyrələr vasitəsilə aparılan proseslər səmərəliliyi bir çox hallarda həm sərbəst mikroorqanizmlərlə, həm də immobilizə olunmuş enzimlərlə aparılan proseslərdən yüksəkdir.

Mikrob hüceyrələrinin immobilizasiyası üçün enzimlərin immobilizasiyasında istifadə olunan bütün üsullar istifadə olunur. Lakin ən çox istifadə olunan üsul hüceyrələrin poliakrilamid və karraginan gelində adsorbsiyasıdır. Poliakrilamid gelində immobilizə olunmuş *Escherichia coli* hüceyrələri vasitəsilə sənaye miqyasında fumar turşusundan asparagin turşusu alınır. Belə immobilizə olunmuş hüceyrələr 37°C temperaturda 40 gün ərzində aktivliyi saxlaya bilirlər.

Sənayedə tətbiq olunan proseslərdən biri də karraginan gelində immobilizə olunmuş *Brevibacterium flavum* bakteriyası vasitəsilə fumar turşusundan alma turşusunun alınmasıdır.

5.4.11. Politransformasiya

Mürəkkəb üzvi birləşmələrin transformasiyası adətən bir neçə enzimatik reaksiyası əhatə edir. Bir çox hallarda praktiki cəhətdən vacib olan məhsulun alınması substratın molekulunda əhəmiyyətli dəyişikliklərin aparılmasını tələb edir. Bu halda müxtəlif tip reaksiyaların, məsələn, oksidləşmə, hidroliz və b. aparılması tələb olunur. Belə halda məsələni aşağıdakı yollarla həll etmək mümkündür:

1. Transformasiya üçün lazım olan reaksiyaların hamısını apara bilən mikroorqanizm ştamını axtarır tapmaq. Məsələn, poliakrilamid gelində immobilizə olunmuş *Arthrobacter globiformis* bakteriyası hüceyrələri prednizolonu hidrokortizona çevirir.

2. Transformasiya üçün lazım olan reaksiyaları bir neçə növ mikrob kulturası vasitəsilə ardıcıl həyata keçirmək. Buna misal olaraq 16- α -oksikorteksolonun borat kompleksinin transformasiyasını göstərmək olar. Birinci 11- α -hidroksilləşmə mərhələsi *Aspergillus ochraceus* göbələyi vasitəsilə aparılır. İnkubasiyanın 24 saatından sonra qidalı

mühitə *Arthrobacter simplex* bakteriyası daxil edilir ki, o, dehidrogenizasiya reaksiyasını aparır.

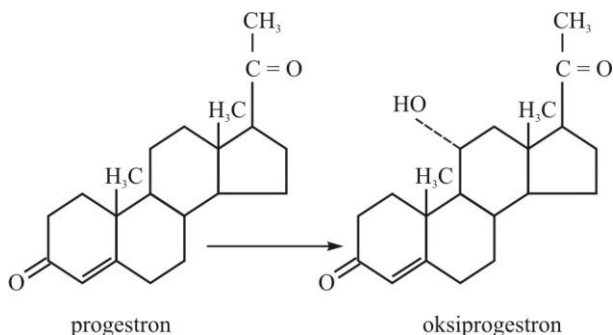
3. Transformasiya üçün lazım olan reaksiyalar qarışıq kulturalar vasitəsilə həyata keçirilir. Bir çox hallarda qarışıq kulturalar monokulturalara nisbətən daha çox səmərəli olur. Məsələn, asetat kortizondan prednizolonun alınması yarımşənaye miqyasında *Arthrobacter globiformis* və *Micobacterium album* bakteriyalarından ibarət qarışıq kulturaların köməyi ilə həyata keçirilir.

5.5. Transformasiya proseslərinin tipləri

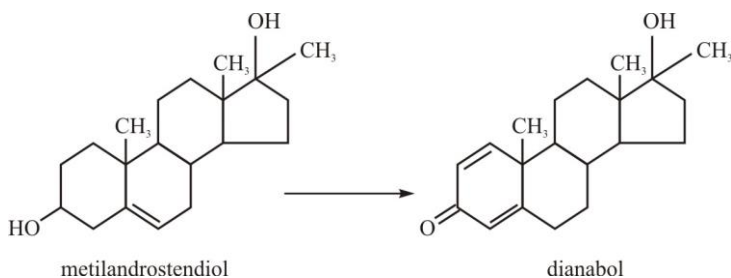
5.5.1. Steroid birləşmələrin transformasiyası

Steroid birləşmələrin mürəkkəbliyi və molekullarının böyüklüyü məqsədyönlü kimyəvi reaksiyaların aparılmasını çətinləşdirir. Çünki onun molekulunda olan funksional qrupların çoxsaylı vəziyyətlərini qorumaq tələb olunur. Mikroorqanizm fermentlərinin spesifikliyi və səmərəliliyi steroid birləşmələrinin molekulunda bu reaksiyaları məqsədyönlü şəkildə aparmağa imkan verir.

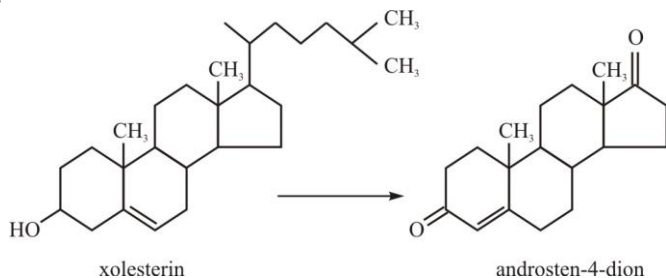
Steroidlərin hidrosidləşməsi. Bu tip transformasiyalar praktiki cəhətdən vacib, daha çox öyrənilmiş və çox geniş yayılmış reaksiyalardır. Hazırda steroid molekulundakı karbon atomlarının demək olar ki, hamısının hidrosidləşməsi reaksiyası təsvir olunmuşdur. Hidrosidləşmə reaksiyası çoxlu mikroorqanizmlər, ilk növbədə, göbələklər vasitəsilə həyata keçirilir. Məsələn, *Aspergillus ochraceus* göbələyi progesteron steroidini oksiprogesterona çevirir:



Steroidlərin dehidrogenizasiyası. Mikroorqanizmlərdə hidrokisləşmə ilə yanaşı dehidrogenizasiya reaksiyası geniş yayılıb. Steroidlərin dehidrogenizasiya reaksiyalarını əsasən bakteriyalar həyata keçirirlər. Bunlara *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Nocardia* cinsli bakteriyalar aiddir. Bəzi göbələklər də dehidrogenizasiya reaksiyasını zəif də olsa apara bilirlər. *Mycobacterium mucosum* bakteriyası metilandrosteniolu dianobola dehidrogenizasiya reaksiyasını həyata keçirməklə transformasiya edirlər:

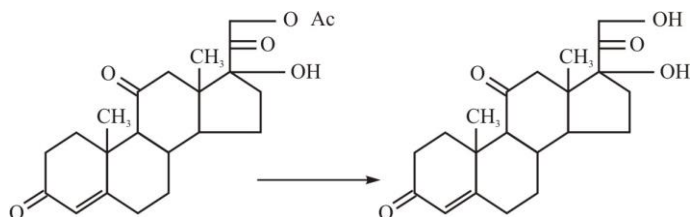


Steroidlərin yan zəncirinin kəsilməsi. Steroidlərin bu reaksiyası çox böyük maraq doğuran reaksiyadır. Bu reaksiya vasitəsilə sterinlərdən androstan və ya estran alınır. Sterinlər heyvan toxumlarında (xolesterin şəklində), bitkidə (β -sitosterin) və mikroorqanizmlərdə (erqosterin) geniş yayılmış birləşmədir. Onlar steroid hormonlarının alınması üçün ilkin material kimi istifadə oluna bilər. *Nocardia* və *Mycobacterium* cinsli bakteriyalar xolesterini androsten-4-diona çevirə bilirlər:



Steroid efirlərinin hidrolizi. Efir əlaqələrinin kəsilməsini müxtəlif taksonomik qrupa daxil olan mikroorqanizmlər həyata keçirə bilər. Bir çox tədqiqatçılar bu reaksiyanı aparmaq üçün *Flavinobac-*

terium dehydrogenas bakteriyasından istifadə edirlər. Bu bakteriya steroid molekulunda müxtəlif vəziyyətdə olan asetoksiqrupları qopara bilər:

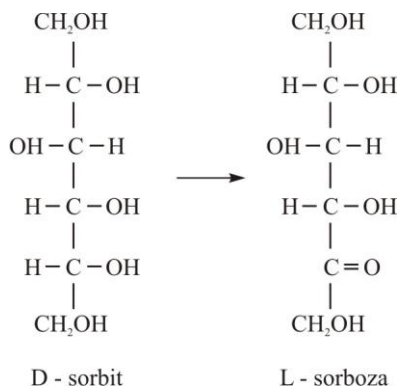


5.5.2. Sulukarbonların transformasiyası

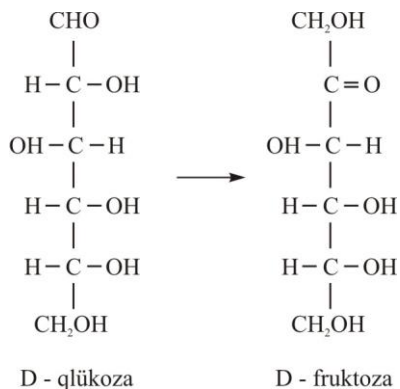
Sulukarbonlar mikroorqanizmlər üçün universal substratlardır. Əksər mikroorqanizmlər bu maddələri karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə edirlər.

Mikroorqanizmlər vasitəsilə sulukarbonların çevrilməsi bir neçə tipdə qruplaşır. Çox geniş yayılmış və hərtərəfli öyrənilmiş oksidləşmə reaksiyalarıdır.

Sulukarbonların oksidləşdirici transformasiyası. Mikrobioloji transformasiyaya poliollar çox məruz qalırlar. Buna misal olaraq *Aetomonas suboxydans* bakteriyası vasitəsilə sorbitin sorbozaya çevrilməsini göstərmək olar.



Sulukarbonların izomerizasiyası. Buna tipik misal olaraq D-qlükozanın D-fruktozaya çevrilməsini göstərmək olar. Bu proses sənaye miqyasında həyata keçirilib. Qlükozanın fruktozaya izomerizasiyasını *Aerobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas* və *Streptomyces* cinsli bakteriyalar həyata keçirə bilirlər:



Qlükozanı fruktozaya çevirən D-qlükozoizomeraza enzimini müxtəlif taksonomik qruplara daxil olan mikroorqanizmlər sintez edə bilirlər. D-qlükozanı L-fruktozaya çevirən *Aerobacter cloaceae*, L-sorbozanı D-fruktozaya çevirən *Aerobacter suboxydans*, *A.aceti*, D-mannozanı D-fruktozaya çevirən *Pseudomonas sacharophila* və *Xanthomonas* sp. aktiv bakteriya ştamları məlumdur.

Sulukarbonların reduksiyası. Sulukarbonların mikroorqanizmlər tərəfindən reduksiyası aldehid və ya keton qrupunun spirt qrupuna çevrilməsindən ibarətdir. Başqa sözlə, reduksiya reaksiyası poliolların oksidləşdirici transformasiyasının əksinə gedən proseslərdir. Lakin bu çevirmələr tamamilə biri-birindən fərqli olan mikrob növləri tərəfindən fərqli şəraitdə həyata keçirilir. Məsələn, fruktozanın mannitə çevrilməsi *Lactobacillus* bakteriyaları tərəfindən mikroaerofil (aerasiyasız və çalxalanma olmayan) şəraitdə həyata keçirilir. Qlükozanın mannitə çevrilməsi isə *Penicillium* və *Aspergillus* cinsli kif göbələkləri tərəfindən törədilir və proses aerob şəraitdə gedir.

Analoji prosesləri mikroorqanizmlər pentozaları spirtlərə çevirməklə də aparırlar. D-ksilozanın ksilitə, D-ribozanın ribitə və L-arabinozanı L-arabitə çevrilməsi proseslərini *Mycobacterium* və *Corynebacterium* cinsli bakteriyalar, maya göbələkləri aparırlar.

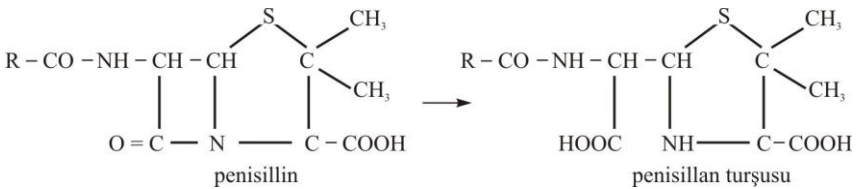
5.5.3. Antibiotiklərin transformasiyası

Hal-hazırkı dövrdə də yeni antibiotiklərin alınmasının əsas yolu yeni produsentlərin axtarılmasıdır. Lakin, son illər mövcud antibiotiklərin hər hansı bir yolla modifikasiyası vasitəsilə yeni antibiotiklərin alınması mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Məsələn, benzilpenisillini enzimatik yolla hidroliz etməklə 6-aminopenisillan turşusu alınır.

Mikroorqanizmlərin tərəfindən antibiotiklərin inaktivasiyası.

Mikroorqanizmlərin müxtəlif antibiotiklərə qarşı davamlılıq göstərməsi müxtəlif təbiətli ola bilər. Bir halda, mikrobu hüceyrə qıafının keçiriciliyi dəyişir və antibiotik maddələr hüceyrəyə daxil ola bilmir. Digər halda, mikrobu sintez etdiyi enzimlərin köməyi ilə antibiotikin molekulunda struktur dəyişikliklər aparır və antibiotik öz aktivliyini itirir. Bir çox hallarda isə antibiotikin inaktivasiyası onun molekulunun tam parçalanması ilə bağlı olur. Əksər hallarda, antibiotikin inaktivasiyası onun molekulunun mikroorqanizmlər tərəfindən müəyyən qədər dəyişməsi nəticəsində baş verir. Sonuncu tipik transformasiya reaksiyasıdır.

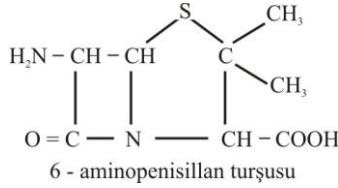
Penisillinlərin inaktivasiyası mikroorqanizmlər tərəfindən sintez olunan enzimlərin təsiri ilə bağlıdır. Bu enzimin təsirindən penisillin antibiotiki penisillan turşusuna çevrilir. Sonuncu antimikrob xassəyə malik olmayan maddədir:



Bir çox bakteriyalar, məsələn, *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa* streptomiseti azca transformasiya etməklə – hidroksil qrupunu fosforlaşdırmaqla inaktivləşdirirlər. Bir çox antibiotiklər asetilləşmə və fosforlaşma nəticəsində bakteriyalar tərəfindən inaktivləşdirilir.

Transformasiya yeni antibiotiklərin alınma üsulu kimi.

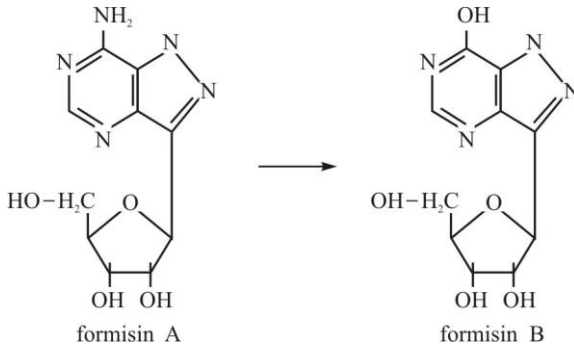
Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi benzilpenisillinə enzimlərin təsiri ilə 6-aminpenisillan turşusu (6-APT) alınır:



6-aminopenisillan turşusunun əmələ gəlməsi penisillinin molekulunda peptid əlaqəsinin hidrolizi nəticəsində baş verir. 6-Aminopenisillan turşusundan enzimatik yolla geniş klinik əhəmiyyət daşıyan müxtəlif yarımsintetik penisillinlər alınır.

Penisilazaların təsirinə oxşar və praktiki əhəmiyyət daşıyan reaksiyalardan biri də mannozidostreptomisinə mannozidostreptomisinazanın təsiridir.

Formisin A antibiotiki *Nocardia interforma* və *Streptomyces lavendulae* bakteriyaları tərəfindən sintez olunur. Bu bakteriyalar eyni zamanda formisin A antibiotikini hidrolitik dezaminləşmə yolu ilə formisin B antibiotikinə çevirirlər. Formisin B antibiotikinin aktivliyi formisin A antibiotikinə nisbətən bir neçə dəfə yüksəkdir.



Mikrobioloji transformasiya metodu ilə tetrasiklin antibiotiklərindən daha yüksək aktivliyə malik yeni antibiotiklər alınır. Bu məqsədlə *Streptomyces rimosus*, *S.platensis*, *S.hydroseopias* bakteriyalarından istifadə olunur.

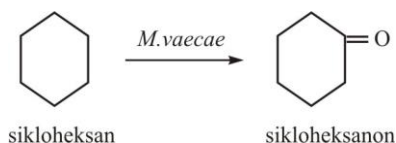
5.5.4. Karbohidrogenlərin transformasiyası

Məlumdur ki, bəzi mikroorqanizmlər n-parafinləri oksidləşdirərək mühidə yağ turşuları toplayırlar. n-Parafinlərin *Candida tropicalis*

maya göbələyi vasitəsilə oksidləşməsi zamanı ikiəsaslı yağ turşularının mühidə toplanmasını ilk dəfə Yapon alimləri göstərmişlər.

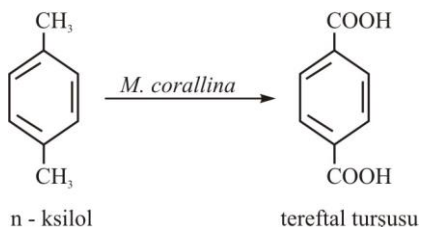
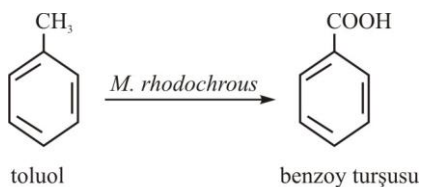
Doymamış karbohidrogenlərin (n-alkanların) *Micrococcus cerificans* və *Pseudomonas aeruginosa* bakteriyaları vasitəsilə transformasiyası nəticəsində doymamış yağ turşuları alınır.

Sikloalkanlar (sikloparafinlər) mikroorqanizmlər tərəfindən parçalanmaya çox çətin məruz qalırlar. Lakin kometabolizm şəraitində bəzi bakteriyalar və göbələklər onları transformasiya edə bilirlər. Məsələn, sikloheksan *Mycobacterium vaccae* bakteriyası tərəfindən pepton və ya dekstroza kosubstratının iştirakı ilə sikloheksanona çevrilir:



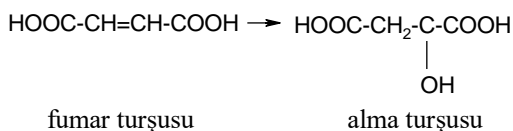
Kometabolizm şəraitində *Nocardia* cinsli bakteriyalar və *Rhizopus*, *Mucor*, *Aspergillus* və *Saccharomyces* cinsli göbələklər müxtəlif sikloalkanları transformasiya etmək qabiliyyətinə malikdirlər.

Aromatik karbohidrogenlərin və onların törəmələrinin mikrobioloji transformasiyası daha ətraflı öyrənilmişdir. Aromatik karbohidrogenləri mənimsəyə bilməyən bəzi mikroorqanizmlər onları kometabolizm şəraitində transformasiyaya uğrada bilirlər. Məsələn, *Mycobacterium rhodochrous* bakteriyası toluolu benzoy turşusuna *Nocardia corallina* bakteriyası p-ksilolu tereftal turşusuna çevirirlər:



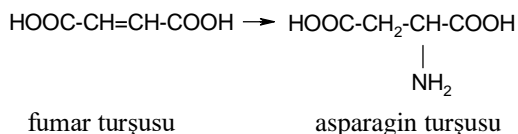
5.5.5. Üzvi turşuların transformasiyası

Hələ XX əsrin əvvəllərində rus alimləri V. Butlerov və M. Fyodorov *Rhizopus nigricans* göbələyinin köməyi ilə sirkə turşusundan kəhraba turşusunun alınmasını göstərmişdilər. O dövrdən bəri mikroorqanizmlərin köməyi ilə üzvi turşuların alınma texnologiyası hazırlanmış və sənayedə tətbiq olunmuşdur. *Mycobacterium* cinsli bakteriyaların köməyi ilə fumar turşusundan alma turşusu alınır:

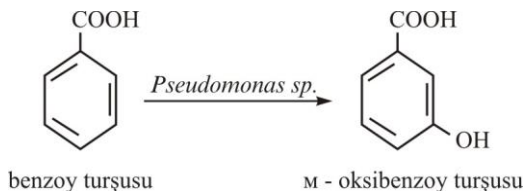


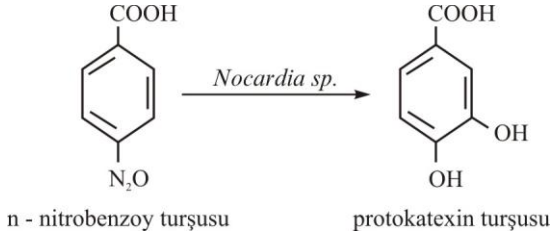
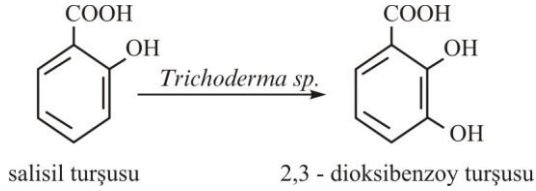
Corynebacterium, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Xanthomonas*, *Pseudomonas* cinsli bakteriyaların köməyi ilə fumar və ya malein turşusundan alma turşusu alınır.

Mikroorqanizmlər arasında alifatik üzvi turşuların aminturşularına çevirmək prosesi geniş yayılıb. Bu mikroorqanizmlər əsasında qlütamin, asparagin turşusu, alanin və digər amin turşular istehsal olunur. L-asparagin turşusu fumar və ya mallein turşusunun mikroorqanizmlər vasitəsilə aminləşməsi nəticəsində alınır:



Nocardia, *Aerobacter*, *Pseudomonas* cinsli bakteriyalar və *Candida*, *Trichoderma* cinsli göbələklər aromatik turşuları transformasiya etməklə yeni turşular əmələ gətirirlər:

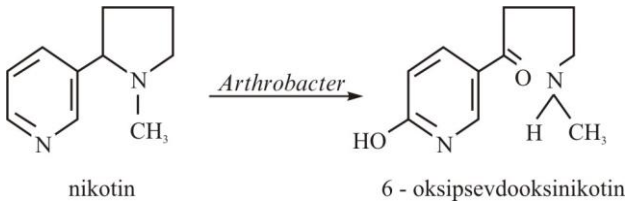




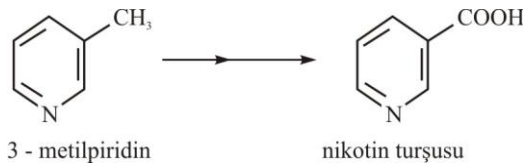
5.5.6. Heterosiklik birləşmələrin transformasiyası

Mikroorqanizmlərin pirimidinləri çevirə bilmə qabiliyyəti elmə çoxdan məlumdur. Bunların bəziləri praktiki əhəmiyyətə malikdir, lakin kimyəvi sintez yolu ilə alınma bilmir.

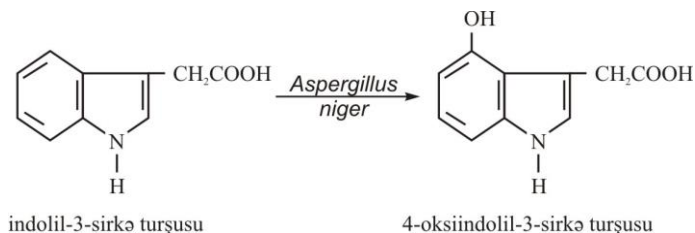
Pseudomonas, *Arthrobacter*, *Clostridium* cinsli bir çox bakteriyalar hidrosilləşdirmə yolu nikotin turşusunu, *Aerococcus oxydans*, *Arthrobacter* sp. bakteriyaları isə pikolin turşusunu transformasiya edirlər:



Nocardia corallina bakteriyası kometabolizm şəraitində karboksilləşmə prosesi əsasında 3-metilpiridini nikotin turşusuna çevirir:

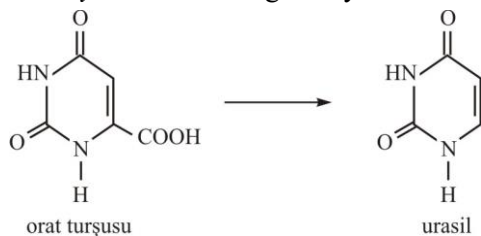


Mikroorqanizmlərin biokimyəvi aktivliyi indol sırası birləşmələrin çevrilmələri üçün geniş istifadə olunur. Məsələn, *Aspergillus niger* göbələyi indolil-3-sirkə turşusunu 4-oksiindolil-3-sirkə turşusuna çevirir:

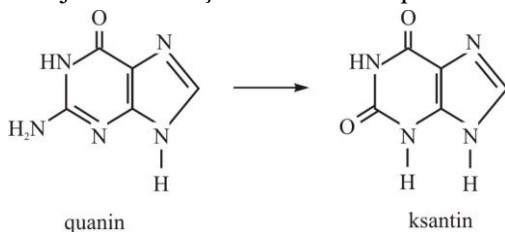


Nüklein turşularının, enzimlərin, vitaminlərin və digər təbii birləşmələrin əsas tərkib hissəsi olan heterotsiklik əsasların çevrilməsi kimyaçılar və mikrobioloqlar tərəfindən geniş öyrənilmişdir. Bəzi heterosiklik əsasların və onların analoqlarının spesifik bioloji aktivliyə malik olması məlum olduğdan sonra, bu qrup birləşmələrin mikrobioloji transformasiyasına böyük maraq yarandı. Belə ki, bu maddələr bakteriostatik və karsinostatik preparatlar kimi istifadə oluna bilər.

Pirimidin və purin əsaslarının mikrobioloji transformasiyası zamanı oksidləşmə, reduksiya, dekarboksilləşmə və dezaminləşmə reaksiyaları müşahidə olunur. Məsələn, orat turşusu dekarboksilləşmə sayəsində urasilə çevrilir. Bu transformasiya reaksiyası *Mycobacterium sp.*, *Bacillus cereus*, *Alcaligenes faecalis*, *Salmonella typhosa* bakteriyaları və *Saccharomyces cerevisiae* göbələyi tərəfindən aparılır:



Mikrobioloji dezaminləşmə nəticəsində qvanin ksantinə çevrilir:



VI FƏSİL. SİNTETİK MADDƏLƏRİN (KSENOBİOTİKLƏRİN) MİKROBİOLOJİ PARÇALANMASI

İnsanın fəaliyyəti nəticəsində ətraf mühiti çirkləndirən sintetik (təbiətə yad olan) maddələrin parçalanmasında və zərərsizləşdirilməsində mikroorqanizmlərin rolu əvəzsizdir. Xüsusən torpağa çoxlu miqdarda daxil edilən pestisidlərin parçalanmasında mikrobioloji proseslər çox mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Pestisidlərin mikrobioloji çevrilmələrinin dörd mümkün yolu vardır:

- 1) enzimatik təsir nəticəsində pestisidlərin tam inaktivasiyası və ya detoksikasiyası;
- 2) pestisidlərin daha zəhərli maddələrə transformasiyası (çevrilməsi) və ya onların aktivləşməsi;
- 3) pestisidlərin başqa xassəli zəhərli maddələrə transformasiyası (çevrilməsi);
- 4) pestisidlərin stimulaedici xassəyə malik maddələrə transformasiyası.

Əksər pestisidlərin, o cümlədən təbiətdə parçalanmaya məruz qalmayan pestisidlərin mikrobioloji deqradasiyasında kometabolizm metodunun çox böyük rolu vardır. Məsələn, dixlordifeniltrişloretan (DDT) və onun analoqları, eləcə də polixloraromatik birləşmələr çox dayanıqlı birləşmələr hesab olunur. İndiyə kimi bu maddələri karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə edən mikroorqanizm məlum deyil. Lakin kometabolizm şəraitində bu birləşmələri müəyyən qədər transformasiya etmək mümkündür.

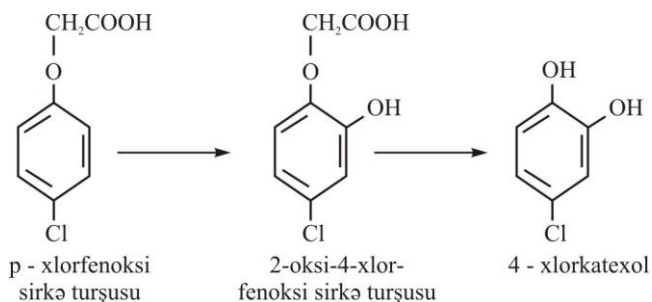
6.1. Fenilsirkə turşusunun törəmələrinin parçalanması

İkinci dünya müharibəsindən sonra xlor tərkibli fenilsirkə turşuları selektiv herbisidlər kimi istifadə olunmağa başlanmışdır. Bu herbisidlər taxıl sahələrində alağ otlarına qarşı mübarizədə istifadə olunur. Bunların içərisində çox geniş istifadə olunan 2-dixlorfenilsirkə turşusu (2,4-D), 2-metil-4-xlorfenilsirkə turşusu (2M-4X), 2,4,5-trixlorfenilsirkə turşusu (2,4,5-T) kimi birləşmələrdir.

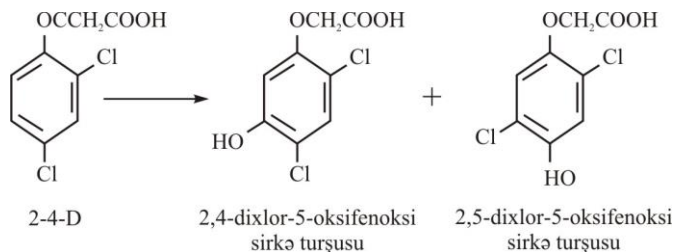
Fenoksialkan turşularının karbon və enerji mənbəyi kimi istifadə olunması əksər torpaq mikroorqanizmlərinə xas olan xüsusi-

yətdir. Bunlara əsasən *Achromobacter*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Corynebacterium* cinsli bakteriyalar aiddir. Bu bakteriyalar 2,4-dixlorfenilsirkə, 2-metil-4-xlorfenilsirkə və 2,4,5-trixlorfenilsirkə turşularını parçalaya bilirlər.

Mikroorqanizmlərin taksonomik vəziyyətindən (cins və növündən) asılı olaraq fenoksialkan metabolizmi müxtəlif gədir. Hazırkı dövrdə onların metabolizminin iki yolu məlumdur: oksifenoksisirkə turşusu əmələ gətirməklə və fenol əmələ gətirməklə gədən yollar. Məsələn, β -xlorfenoksisirkə turşusunun bakterial oksidləşməsi 4-xlorkatexolun əmələ gəlməsi ilə gədir:



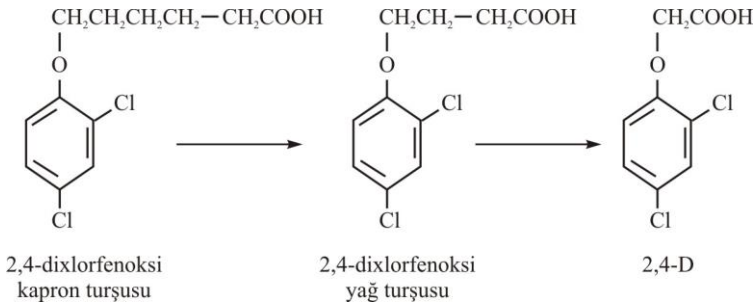
Aspergillus niger göbələri 2,4-dixlorfenoksisirkə turşusunu (2,4-D) metabolizmə uğradaraq 2,4-dixlor-5-oksifenoksisirkə turşusu əmələ gətirir. Bundan başqa, qidalı mühitdə 2,5-dixlor-4-oksifenoksisirkə turşusu da əmələ gəlir. Bu halda aromatik həlqənin hidroksoidləşməsi xlorun yerinin (vəziyyətinin) dəyişməsi (miqrasiyası) ilə baş verir:



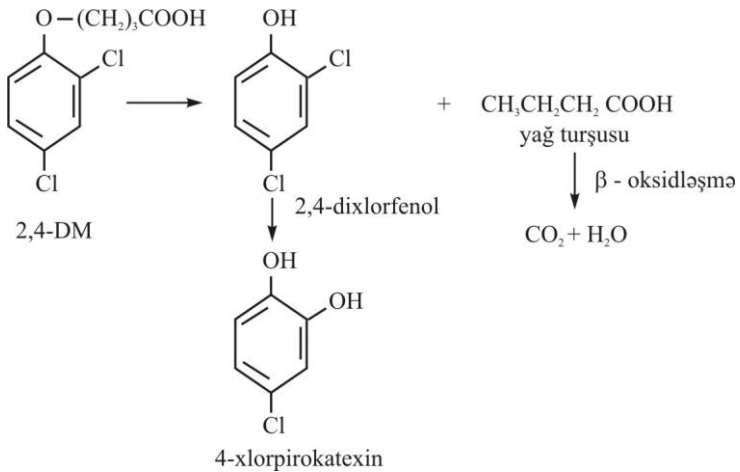
Göbələk kulturası vasitəsilə 2-metil-4-xlorfenoksisirkə (2M-4X) turşusunun metabolizmi zamanı 4-xlor-5-oksi-2-metilfenoksisirkə turşusu əmələ gəlir:

6.2. Ali fenoksialkilkarbon turşularının parçalanması

Müəyyən edilmişdir ki, ali γ - və ω -fenoksialkilkarbon turşularının metabolizmində β -oksidləşmə mühüm rol oynayır. 2,4-dixlorfenoksialkilkarbon turşularının *Flavobacterium* cinsli bakteriyalarla oksidləşməsi iki yolla gedir: 1) yan alifatik zəncirin β -oksidləşməsi; 2) efir əlaqəsinin parçalanması. β -oksidləşmə zamanı sadə fenoksialkan turşuları əmələ gəlir.



2,4-dixlorfenoksiyağ turşusunun molekulunda efir əlaqəsinin kəsilməsi nəticəsində fenollar və yağ turşuları əmələ gəlir.



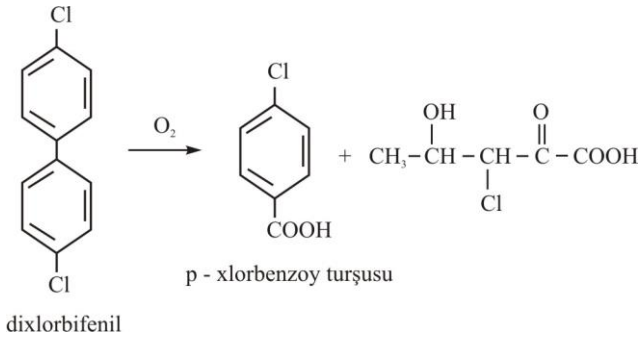
Efir əlaqəsinin kəsilməsi β -oksidləşmədən fərqli olaraq, herbisidi dərhal inaktivləşdirir.

6.3. Halogen törəmli siklik karbohidrogenlərin parçalanması

Siklik karbohidrogenlərin halogenli törəmələrindən ibarət olan pestisidlər mikrobioloji deqradasiyaya çox davamlıdırlar. Onlar torpağa daxil olduqdan sonra uzun müddət dəyişməz qalırlar.

Xlorfenolların mikroorqanizmlər tərəfindən parçalanması və transformasiyası fenol həlqəsində xlor atomlarının vəziyyətindən və sayından asılıdır.

Polixlor tərkipli bifenillər *Achromobacter* cinsli bakteriyalarla parçalanır və transformasiya olunur. Məsələn, dixlorbifenilin parçalanması nəticəsində p-xlorbenzol turşusu əmələ gəlir və ikinci benzol həlqəsi meta-yolu ilə parçalanır:



Dixlordifenil trixloretenan (DDT) çox dayanıqlı kimyəvi birləşmələrə aiddir. Bu insektisidin tətbiqi çox geniş olduğu üçün onun mikrobioloji parçalanması çox böyük maraq doğurur. Müəyyən edilmişdir ki, bakteriya, göbələk və aktinomisetlərin təmiz kulturaları DDT-ni tam parçalaya bilməsələr də, onu transformasiya edə bilirlər.

Tədqiqatlar göstərmişdir ki, *Mucor alternans* göbələyi DDT-ni suda həllolubilən metabolitlərə qədər oksidləşdirir. Lakin, DDT ilə çirklənmiş torpağa göbələk kulturasını daxil etdikdə müsbət nəticə alınmamışdır.

Aerobacter aerogenes bakteriya kulturası DDT-ni trixlorometil fraqmentinə qədər transformasiya edə bilər. Bu zaman əmələ gələn dixlordifenilmetan p-xlorfenilsirkə turşusuna çevrilir. Sonuncu maddə *Hydrogenomonas* cinsli bakteriyalar tərəfindən aromatik həlqənin parçalanması ilə oksidləşdirilir. Bu bakteriya aromatik həlqəni parça-

lasa da maddəni halogensizləşdirə bilmir. Görünür, DDT-nin tam parçalanması müxtəlif növ mikrob kulturaları ilə mümkündür.

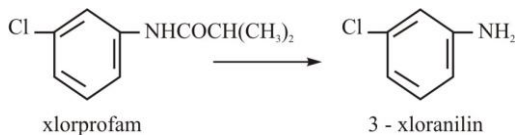
Qarışıq kulturalardan və kometabolizm üsulundan istifadə etməklə 2,3,6-trixlorbenzol turşusunu tam parçalamaq mümkün olmuşdur.

Benzolun bəzi polixlor törəmələri mikroorqanizmlərin təsirinə enzimatik hidroliz və ya metilləşmə yolu ilə toksikliyi itirirlər.

6.4. Karbomatların parçalanması

Anilin əsaslı pestisidlər (karbomatlar) əkinçilikdə geniş tətbiq olunur. Bu maddələrin mikroorqanizmlər vasitəsilə detoksikasiyası çox geniş öyrənilir. Asetanilid, propanilid və digər karbomatlar əvvəlcə anilin və alkil törəmələrə hidroliz olunurlar, sonra anilin törəmələri müvafiq azobenzollara transformasiya olunurlar.

Fenilkarbomatları hidroliz edən *Pseudomonas striata* kultura-sından alınan enzim preparatları vasitəsilə xlorprofam 3-xloranilinə çevrilir:

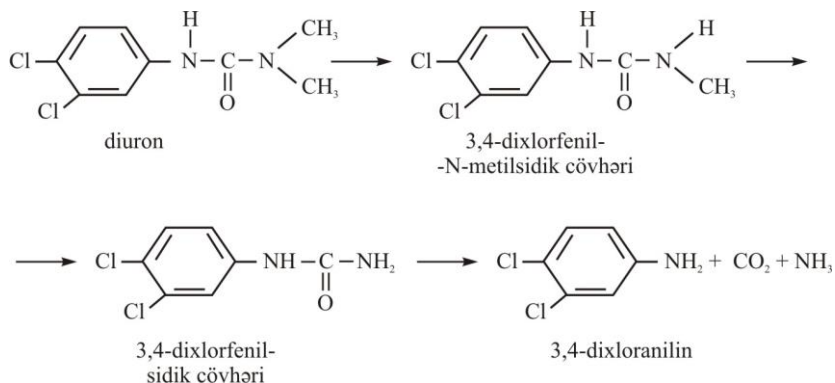


Tiokarbomat və ditiokarbomatları parçalaya bilən mikroorqanizmlərin mövcud olması məlum olsa da onların parçalanma mexanizmi hələlik öyrənilməyib. Siçanların qaraciyərindən alınan enzimlər vasitəsilə tiokarbomatların tiokarbomatsulfoksidlərə çevrilməsinin mümkünlüyü göstərilib. Bu enzimlər kofaktor kimi reduksiya olunmuş qlütationa ehtiyac duyurlar.

6.5. Sidik cövhəri törəmələrinin parçalanması

Mikroorqanizmlərin inkişafı üçün əlverişli olan şəraitdə, məsələn, optimal temperatur və rütubətdə, sidik cövhərinin törəmələrindən ibarət olan herbisidlərin inaktivasiyası sürətlənir. Bir çox bakteriyalar (məsələn, *Xanthomonas*, *Sarcina* və *Bacillus* cinsli bakteriyaların nümayəndələri) və göbələklər (*Penicillium* və *Aspergillus* cinsli göbələklərin nümayəndələri) monuron adlı herbisidi vahid karbon

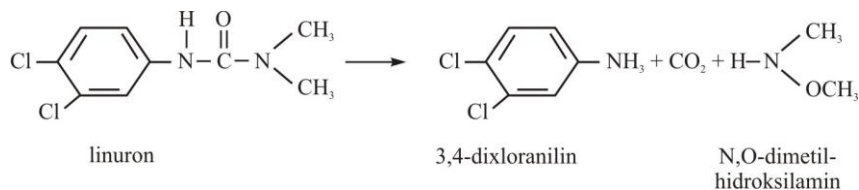
enerji mənbəyi kimi istifadə edirlər. Mikroorqanizmlər herbisidlərin molekulunda olan metil qrupunu kəsir, dezaminləşdirir və dekarboksilləşdirir. Məsələn, torpaq bakteriyaları geniş tətbiq olunan herbisidi xlorksuronu dezaminləşdirərək və dekarboksilləşərək oksidləşir. Diuron herbisidi də bu yolla oksidləşməyə məruz qalır. Diuronun mikrobioloji oksidləşməsi zamanı aralıq məhsul kimi 3,4-dixlorfenil-N-metilsidikcövhəri, 3,4-dixlorfenilsidikcövhəri və 3,4-dixloranilin əmələ gəlir. Deməli, parçalanma prosesi ardıcıl demetilləşmə və hidroliz yolu ilə gedir:



Elə hesab olunur ki, monuron, linuron, metabromuron və fluometuron kimi herbisidlər də mikroorqanizmlər tərəfindən oxşar yolla parçalanır. Ardıcıl demetilləşmə və hidroliz maddənin tədricən inaktivasiyasına səbəb olur.

Çoxlu sayda aparılan təcrübələr nəticəsində hesab olunur ki, sidik cövhərli herbisidin əsas enzimatik parçalanma yolu demetilləşmədir, ikinci yol isə həlqənin hidrosilləşməsidir.

Linuronun *Bacillus sphaericus* bakteriası ilə parçalanma yolu aşağıdakı kimidir:

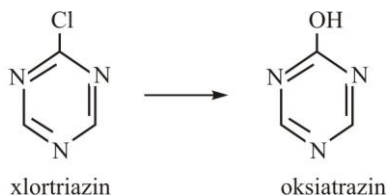


6.6. Triazinli herbisidlərin parçalanması

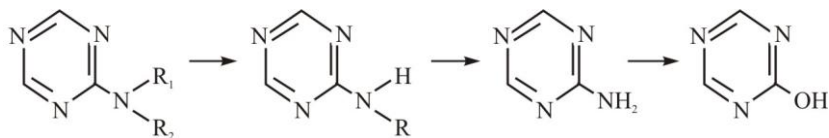
Simmetrik triazinlər – geniş spektrli bioloji aktivliyə malik yeni sinif herbisidlərdir. Simazin və atrazin kimi xlortriazinlər herbisid kimi istifadə olunan ilk triazinlərdir.

Bəzi göbələklər, məsələn, *Fusarium oxysporum*, *F.avenaceum*, *Penicillium cyclopium*, *P.lanosocoerubum*, *Cylindrocarpon radicola*, *Stachybotrys sp.*, torpaqda simazini transformasiya edir və azot mənbəyi kimi istifadə edir.

Fusarium roseum göbələk kulturası xlortriazini onun oksianaloquna çevirməklə hidroliz edir:



Yan zəncirli əvəzədicilərə malik triazinlərdə göbələk və bakteriyaların təmiz kulturaları vasitəsilə α -alkil yan zənciri kəsilir:



Digər sinifdən olan pestisidlərin mikroorqanizmlər vasitəsilə parçalanması və transformasiya çox zəif öyrənilib. Bütövlükdə demək olar ki, pestisidlərin oksidləşməsində mikroorqanizmlərin rolu çox əvəzsizdir. Onların mikroorqanizmlər tərəfindən çevrilmələrinin öyrənilməsi biosfer üçün təhlükəli olan bu maddələrin zərərsizləşməsində bakteriya və göbələklərin rolunun əvəzsiz olduğunu üzə çıxarır.

VII FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRDƏ METABOLİZMİN TƏNZİMİ YOLLARI

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

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

7.1. Metabolizmin fizioloji tənzimi

Fizioloji tənzim fiziki və kimyəvi amillərin təsiri ilə hüceyrə səviyyəsində həyata keçirilir. Bu məqsədlə ən çox istifadə olunan fiziki amil temperatur, kimyəvi amillər isə – mühit turşuluğu (pH), molekulyar oksigen, karbon və azot mənbələri, vitaminlər, bəzi maddələri və mikroelementlərdir.

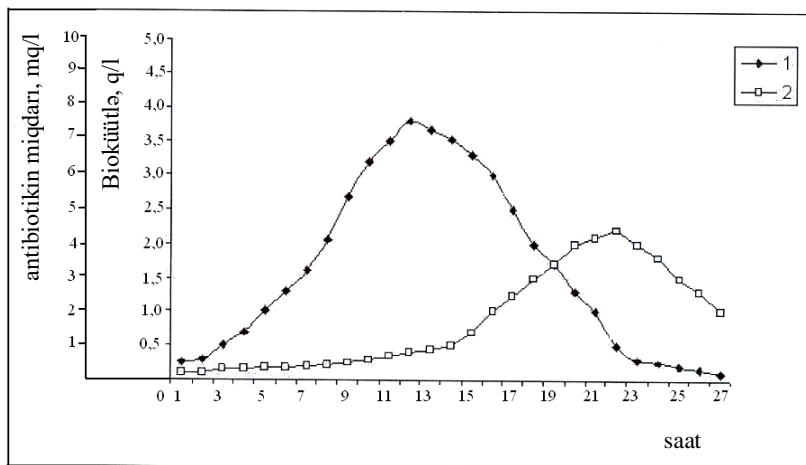
Göstərilən amillərin mikrob hüceyrəsinin metabolizminə təsiri fizioloji proseslərdə öz təzahürünü tapır. Yəni, biokütlənin əmələ gəlməsində, müəyyən metabolitlərin sintez olunmasında, molekulyar oksigenin udulmasında, karbon qazının ayrılmasında və s. Bununla bağlı olaraq, fizioloji proseslərə təsir göstərən amillərə fizioloji amillər də deyilir.

Metabolizmin fizioloji tənzimini *Penicillium notatum* kif göbələyində antibiotik metabolitin sintezi misalında nəzərdə keçirək.

İlk növbədə tələb olunur ki, antibiotikin ən çox miqdarı mikrob populyasiyasının hansı fizioloji mərhələsində baş verməsi aydınlaşdırılsın. Bunun üçün kulturanın inkişafı prosesinin müxtəlif mərhələlərində əmələ gələn antibiotikin miqdarı ölçülür və onun mühidə ən çox toplandığı vaxt müəyyən edilir (şək. 17). Şəkildən göründüyü kimi antibiotikin ən çox miqdarı kulturanın inkişafının 22-ci saatında müşahidə olunur. Sonra hər bir fizioloji amilin antibiotikin əmələ gəlməsinə təsiri kulturanın inkişafının 22-ci saatında öyrənilir. Məsələn, kultura müxtəlif temperaturda (20, 25, 30, 35°C və s.) inkubasiya olunur və mikrobun inkişafının 22-ci saatında antibiotikin

miqdarı təyin olunur. Antibiotikin ən çox miqdarı 30°C temperaturda müşahidə olunursa, onda onun sintezi üçün optimal temperatur 30°C sayılır. Beləliklə, temperatur amilini dəyişməklə antibiotikin sintezini azaltmaq və ya artırmaq olur.

Antibiotikin ən çox sintez oluna bilən temperatur şəraiti tapıldıqdan sonra digər amilin, məsələn, mühit turşuluğunun (pH) təsiri öyrənilir. Bunun üçün mikrob kulturası ilkin mühit turşuluğunda (pH 3, 4, 5, 6, 7 və s.) becərilir və inkubasiya optimal temperatur olan 30°C-də aparılır, becərmənin 22-ci saatında antibiotikin miqdarı təyin edilir. Məsələn, ən çox antibiotik pH6 olan mühitdə toplanırsa, deməli turşuluğun bu dərəcəsi metabolitin sintezi üçün optimaldır.



Şəkil 17. *Penicillium notatum* kulturasının inkişafı prosesində antibiotikin əmələ gəlmə dinamikası

1 – kulturanın inkişaf əyrisi, 2- antibiotikin sintez əyrisi

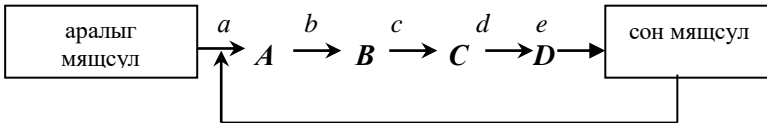
Növbəti fizioloji amilin antibiotikin sintezinə təsirini öyrənmək üçün mikrob kulturası öyrəniləcək amilin müxtəlif dərəcələrində 30°C temperaturda, ilkin mühit turşuluğu pH 6 olan şəraitdə becərilir və inkubasiya müddətinin 22-ci saatında antibiotikin miqdarı təyin edilir.

Beləliklə, hər bir öyrənilən amilin metabolitin ən çox miqdarda toplanmasına səbəb olan optimal nöqtəsini tapmaqla metabolizmi bu və ya digər istiqamətə (metabolitin sintezinin artmasına və ya azalmasına) yönəltmək olur.

Hüceyrə səviyyəsində həyata keçən metabolizmin belə tip tənzimi sənayedə mikrob kütləsinin, enzimlərin, antibiotiklərin, vitaminlərin, üzvi turşuların və digər metabolitlərin alınmasında geniş istifadə olunur.

7.2. Metabolizmin biokimyəvi tənzimi

Biokimyəvi tənzim enzimin aktivliyi səviyyəsində olan tənzimdir. Başqa sözlə desək, enzim sintez olunur, lakin onun aktivliyi spesifik maddələrin – effektorların təsiri ilə tormozlanır, və ya stimule edilir. Belə tənzim hüceyrə metabolizminin ilkin (açar) enzimlərinə xasdır. Biosintez proseslərində iştirak edən enzimlərin katalitik aktivliyi müsbət effektorun təsirindən arta bilər. Metabolizmin son məhsulu ilə ingibirləşmə (retroingibirləşmə) zamanı reaksiya zəncirində iştirak edən birinci enzimin aktivliyi tormozlanır (şək. 18).



Şəkil 18. Birinci (açar) enzimin son məhsul ilə ingibirləşməsi
A, B, C, D – metabolitlər
a, b, c, d, e - enzimlər

7.2.1. Biokimyəvi tənzimin mexanizmləri

Əksər hallarda birinci (açar) enzimlər allosterik (tənzimləyici) enzimlərdir. Bir qayda olaraq, biosintezin hər bir yolunda və bəzi katabolizm proseslərində allosterik enzimlər mövcud olur. Onlar adətən biosintez zəncirinin əvvəlində olub açar mövqeyini tuturlar.

Allosterik enzimlərin aktivliyinə təsir edən maddələr (effektorlar) allosterik effektorlar adlanır. Allosterik effektorlar kiçik molekullu birləşmələrdir. Bunlar, ya biosintezin son məhsulları, ya da müxtəlif kofaktorlardır (ATF, ADF, AMF, asetil-KoA, NADH₂, NADPH₂ və s.)

Son məhsullarla olan ingibirləşmə *Escherichia coli* bakteriyasının intakt hüceyrələrinin enzimlərində yaxşı öyrənilib. Son məhsul ilə ingibirləşən enzimlər zülalın ən azı iki müxtəlif sahələrində yerləşən mərkəzə malik olurlar. Birincisi katalitik, ikincisi isə allosterik mərkəz

adlanır. Katalitik mərkəz substratı tanıyır və onu özünə birləşdirir. Bu mərkəzlər bir-biri ilə qarşılıqlı əlaqədədir. Effektorun enzimlə birləşməsi nəticəsində enzim zülalının fəza strukturu (konfigurasiyası) dəyişir. Bu konformasion dəyişikliklər aktiv mərkəzə ötürülür və enzimin katalitik aktivliyinə təsir göstərir. Effektor substratdan sterik xarakteristikasına görə fərqlənir və buna görə də aktivliyin ingibirləşməsi ilə tənzimi allosterik ingibirləşmə, enzimlər allosterik enzimlər, enzimin aktiv mərkəzi isə allosterik mərkəz adlanır.

İngibitorların öyrənilməsi prosesində enzimlərin substrat spesifikliyi, funksional qrupların təbiəti, enzimin təsir mexanizmi və müəyyən funksional qrupların enzimin molekulunun spesifik konformasiyasının saxlanması iştirakı ilə bağlı məsələlər çox yaxşı öyrənilmişdir.

İngibirləşmə ilk növbədə qayıdan və qayıtmayan olmaqla 2 yere ayrılır. Qayıdan ingibirləşmə öz növbəsində 2 tipə ayrılır: rəqabətli və rəqabətsiz. Qayıtmayan ingibirləşmə adətən enzimin parçalanması və ya onun funksional qruplarının modifikasiyası ilə nəticələnir. Qayıtmayan ingibirləşməyə qeyri-rəqabətsiz ingibirləşmə də deyilir. Deməli, enzimin aktivliyinin 3 tip ingibirləşməsi mövcuddur: rəqabətli, rəqabətsiz və qeyri-rəqabətli.

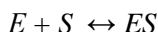
Rəqabətli ingibirləşmə

Substratın qatılığını azaltmaqla rəqabətli ingibirləşməni zəiflətmək və onu tam aradan qaldırmaq olar. Rəqabətli ingibirləşmənin klassik nümunəsi kimi malonat və digər dikarbon turşuları vasitəsilə suksinatdehidrogenazanın ingibirləşməsini göstərmək olar. Suksinatdehidrogenaza üçkarbonlu turşular sikli (Krebs sikli) reaksiyalarını katalizə edən enzimlərə aiddir. Bu enzim suksinatın 2-metil karbonlarından 2 atom hidrogenin ayrılmasını katalizə edir. Suksinatdehidrogenaza pH 7,0 olan mühitdə iki ionlaşmış karboksil qrupuna malik olmaqla suksinata oxşayan malonat vasitəsilə ingibirə edilir. Lakin suksinatdehidrogenaza malonatdan hidrogen ayıra bilmir. Əgər mühitə suksinat olan miqdarda malonat əlavə etsək reaksiyanın sürəti 2 dəfə azalmış olur, sonra suksinatın qatılığını artırırsaq malonatın ingibirləşdirici təsiri azalır. Bu fakt malonatla olan ingibirləşmənin qayıdan olduğunu göstərir.

İngibirləşmə ona görə rəqabətli adlanır ki, suksinat və malonat enzimin molekulunda yerləşən eyni bir birləşmə mərkəzi uğrunda rəqabət aparırlar. Bu ingibirləşmə zamanı enzimin aktivliyinin

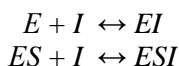
ingibirləşmə dərəcəsi ingibitorun mütləq qatılığından deyil, malonat (ingibitor) və suksinatın (substrat) qatılığının nisbətindən asılıdır. Belə ki, ingibitor və substratın 1:50 nisbətində enzimin aktivliyi 50% ingibirləşir.

Rəqabətli ingibirləşmənin müxtəlif oxşar nümunələrinin öyrənilməsi göstərir ki, rəqabətli ingibitor (I) enzimlə (E) birləşərkən normal substratın birləşəcəyi mərkəzə düşür və nəticədə əmələ gələn EI kompleksi qayıdan olur. Lakin enzim-substrat (ES) kompleksindən fərqli olaraq, enzim-ingibitor (EI) kompleksi reaksiyanın məhsulunun əmələ gəlməsinə səbəb ola bilmir:



Rəqabətsiz ingibirləşmə

Rəqabətsiz ingibirləşmə substratın qatılığından asılı deyildir, yəni substratın qatılığını artırmaqla ingibirləşməni azaltmaq və ya aradan qaldırmaq mümkün deyil, buna görə də hesab etmək olar ki, rəqabətsiz ingibirləşmə zamanı ingibitorun enzimlə birləşdiyi mərkəz substratın birləşdiyi mərkəzdən fərqlidir. İngibitor həm sərbəst enzimlə (E), həm də enzim-substrat (ES) kompleksi ilə birləşə bilər:



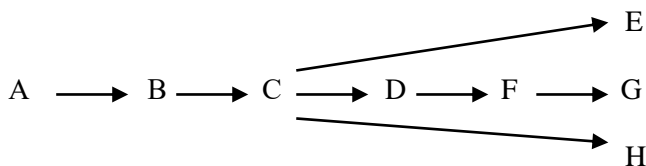
Hər iki forma – *EI* və *ESI* qeyri-aktivdir. Aktivliyi üçün metal ionları tələb edən enzimlər bu ionları birləşdirən agentlərlə rəqabətsiz ingibirə olunurlar. Məsələn, Fe^{2+} və ya Fe^{3+} ionlarının olduğu mühitdə aktivlik göstərən bəzi enzimlər sianid tərəfindən ferrosianid kompleksi əmələ gəlməsi sayəsində ingibirə olunurlar. Digər bir misal olaraq etilendiamintetraasetatın (EDTA) ingibirləşmə təsirini göstərmək olar. EDTA Mg^{2+} ionu və digər ikivalentli kationlarla qayıdan şəkildə birləşir və yalnız bu ionların iştirakı ilə katalitik aktivliyə malik olan enzimin ingibitoruna çevrilir.

Qeyri-rəqabətli (qayıtmayan) ingibirləşmə

Qeyri-rəqabətli ingibirləşmə ilə rəqabətsiz ingibirləşmə arasındakı fərqi aydınlaşdırmaq vacibdir. Mixaelis-Menten tənliyi

Qeyd etmək lazımdır ki, bütün treonindezaminazalar izoleysinlə ingibirləşirlər. Əgər *Escherichia coli* qlükoza və ammonium duzları olan anaerob şəraitdə inkişaf edərsə, hüceyrədə ancaq bir treonindezaminaza olur ki, o da izoleysinlə ingibirləşir. Əgər bu bakteriya amin turşular qarışığı (pepton və kasein hidrolizati) olan mühitdə anaerob şəraitdə inkişaf edərsə, bu zaman anabolik treonindezaminazanın sintezinin repressiyası baş verir və katabolik aktiviyə malik izoenzim əmələ gəlir. Bu izoenzim AMF və ADF tərəfindən allosterik tənzimlənməyə məruz qalır.

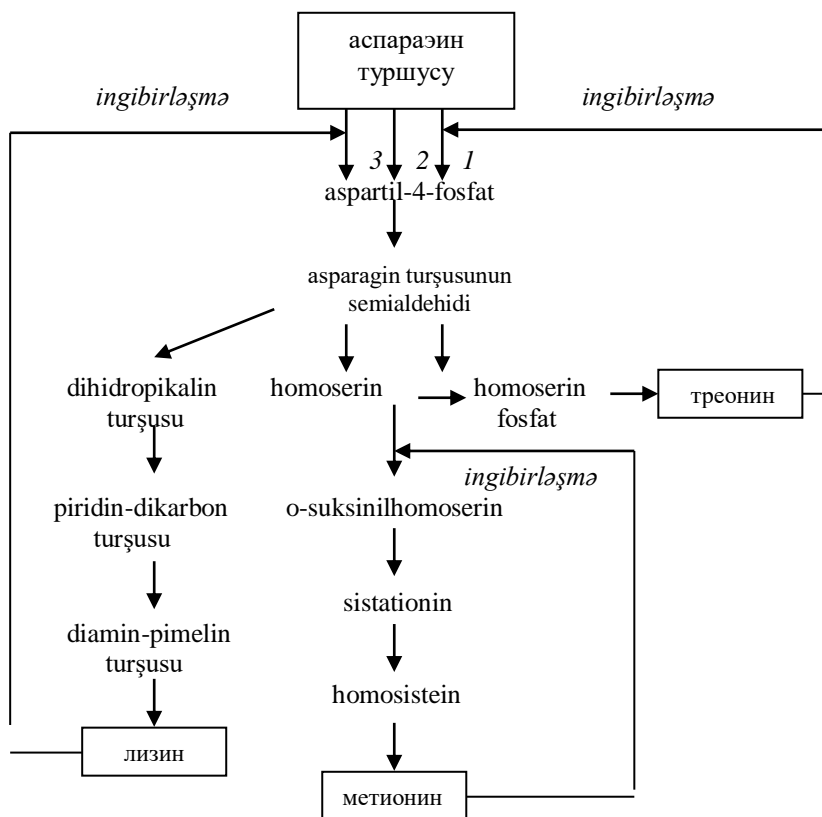
Biosintez reaksiyasının birinci mərhələsinə iki və ya daha çox metabolit (məhsul) təsir edə bilən hallar da olur. Əgər *A* maddəsi təkcə *E* maddəsinə deyil, həm də *G* və *H* maddələrinə çevrilirsə, onda birinci reaksiya ($A \rightarrow B$ mərhələsi) son məhsullardan biri olan *E*-nin mühitdə toplanması nəticəsində tormozlanma bilər:



Bu halda digər *G* və *H* məhsullarının sintezi də zəifləyir. Belə mürəkkəblik müxtəlif mikroorqanizmlərdə müxtəlif şəkildə həll olunur. Parallel yollara malik metabolizmdə enzimlərin bir neçə tənzim tipləri məlumdur:

- 1) birinci mərhələ (və ya birinci reaksiya) bir neçə izoenzimlə katalizə olunur və onların hər biri özünəməxsus son məhsul ilə tənzimlənir (tormozlanır);
- 2) birinci mərhələ bir enzimlə katalizə olunur və bu halda müxtəlif variantlar mümkündür;
- 3) birinci mərhələ bütün son məhsullar kifayət qədər toplandıqda ingibirləşir. Buna multivalent ingibirləşmə deyilir;
- 4) hər bir son məhsul digərlərindən asılı olmayaraq birinci mərhələyə təsir göstərir və ümumi tormozlanma hər bir effektorun ayrılıqda törətdiyi tormozlanmadan çox olur. Buna kumulyativ ingibirləşmə deyilir.

Escherichia coli bakteriyası misalında müəyyən edilmişdir ki, asparagin turşusundan metionin, lizin və treonin aminturşularının biosintezinin birinci mərhələsi bir neçə izoenzimlərlə katalizə olunur. Başqa sözlə, biosintez prosesində 3 parallel aspartatkinaza iştirak edir və bunların hər birinin aktivliyi ayrıca son məhsul ilə tənzimlənir (şək.19). I Aspartatkinaza enzimini treonin, III aspartatkinaza enzimini lizin ingibirləşdirir, aspartatkinaza II enzimi isə allosterik tənzimə məruz qalmır.



Şəkil 19. *Escherichia coli* bakteriyasında asparagin turşusundan aminturşularının biosintezinin tənzimi

1 – aspartatkinaza I, 2 – aspartatkinaza II, 3- aspartatkinaza III

Aspartatkinazaların tənzimində əlavə mexanizmlər də iştirak edir. Hər bir halda birinci izoenzim yalnız ona müvafiq biosintez yolu üçün spesifikdir və bu yolun son məhsulu ilə ingibirləşir.

7.3. Metabolizmin genetik tənzimi

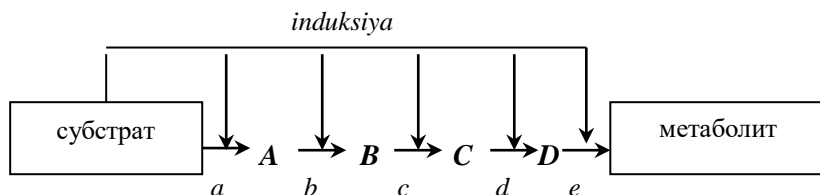
Genetik tənzim gen və ya genlər səviyyəsində həyata keçirilir. Genə (və ya genlərə) təsir etməklə enzimin (və ya enzimlərin) sintezi tənzim olunur (tormozlanır). Deməli, metabolizmdə iştirak edən çoxlu enzimlərin sintezi induksiya və repressiya mexanizmi ilə tənzimlənir.

7.3.1. İnduksiya

İnduksiya yolu ilə katabolitik enzimlərin sintezi tənzim olunur. Bakteriya və göbələklər müxtəlif üzvi birləşmələri mənimsəyərək inkişaf edə bilirlər. Deməli, onlar bu substratların çevrilməsi üçün lazım olan bütün enzimləri sintez etmək qabiliyyətinə malikdirlər. Qidalı mühitdə bir substrat varsa hüceyrədə yalnız onun parçalanmasında iştirak edən enzimlər sintez olunur (şək. 20). Bu halda substrat enzimlərin sintezini yaradır. Başqa sözlə enzimin induksiyası baş verir. Enzimin və ya bir qrup enzimlərin sintez sürətinin artmasına induksiya deyilir.

Mikrob hüceyrələri olan qidalı mühitə substrat və ya müəyyən bir maddə daxil olduqda onu parçalayan enzimin induksiyası baş verir. Enzimin induksiyasını törədən maddə induktor adlanır. Əgər enzim yalnız induktorun iştirakı ilə sintez olunursa, buna inducibel enzimlər deyilir. Enzimin sintez prosesinə isə induksiya deyilir. Əgər enzim substratın iştirakından asılı olmayaraq sintez olunursa, buna konstitutiv sintez deyilir. Belə enzimlər isə konstitutiv enzimlər adlanır.

Hüceyrədə metabolizmin səmərəliliyi nöqtəyi-nəzərindən vacibdir ki, substratın mənimsənilməsində iştirak edən enzimlər substrat hüceyrəyə daxil olduqdan sonra sintez olunsunlar.



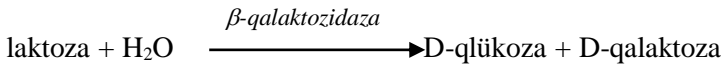
Şəkil 20. Substrat (induktor) vasitəsilə enzimin induksiyası

A, B, C və D – aralıq məhsullar

a, b, c, d və e – enzimlər

Hüceyrənin sintez edə biləcəyi digər katabolik enzimlər, onlara hələlək ehtiyac olmadığından, sintez olunmurlar.

Enzimlərin sintezinin induksiyası *Escherichia coli* bakteriyası hüceyrələrində laktozanı mənimsəyən enzimin sintezi misalında yaxşı öyrənilib. Disaxarid olan laktoza β-qalaktozidaza enzimi tərəfindən qlükoza və qalaktozaya parçalanır:



Laktoza olan mühitdə bitən *Escherichia coli* hüceyrələrində β-qalaktozidaza aktivliyi 1000 dəfə artır və bu enzim hüceyrə zülalının 3%-ni təşkil edir.

A maddəsinin parçalanması zamanı B, C, D, E və b. aralıq məhsullar əmələ gəlsə və bu proseslərdə a, b, c, d, e və b. enzimlər iştirak edərsə, onda nəzəri olaraq enzimlərin induksiyasının bir neçə sxemi mümkündür:

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

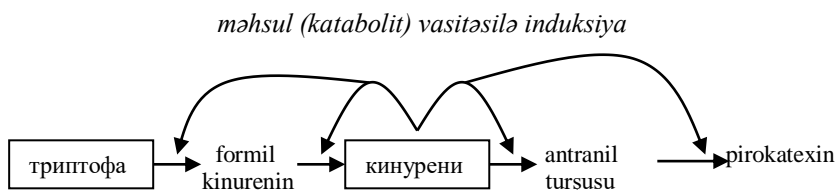
2) reaksiya zəncirinin bütün enzimləri koordinasiyalı şəkildə induksiya oluna bilərlər. Başqa sözlə substrat a, b, c, d, e və b. enzimlərin eyni vaxtda sintezini induksiya edir (şəkil 20). Buna tam koordinasiyalı induksiya deyilir;

3) başlanğıc reaksiyaların bir neçə enzimi (məsələn, a, b və c) eyni zamanda substrat tərəfindən induksiya olunur, sonrakı reaksiyaları aparan enzimlər isə (məsələn, d və e) başqa substrat (məsələn, C) tərəfindən induksiya olunur (şəkil 20). Buna koordinasiyalı şəkildə tənzimlənən enzim qruplarının ardıcıl induksiyası deyilir.

Hər hansı bir substratın mənimsənilməsi üçün lazım olan enzimlərin sintezi, hüceyrəyə substratın mühitdə olmasına dərhal reaksiya verməsi üstünlüyünü verir və bu zaman hüceyrə sürətlə çoxalmaq bilər. Mərhələli induksiya zamanı substratın parçalanma sürəti və eləcə də hüceyrənin çoxalma sürəti nisbətən zəif gedir. Ona görə ki, sonrakı

enzimin sintezi üçün birinci reaksiyadan əmələ gələn maddənin (metabolitin) toplanıb müəyyən qatılığa çatması tələb olunur.

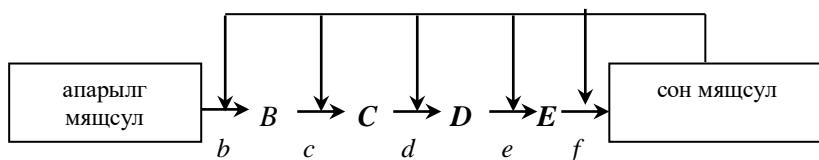
Bakteriyalarda bəzi enzimlərin biosintezi birinci və ya sonrakı reaksiyanın məhsulu ilə induksiya olunur. Bu halı triptofanın parçalanması zamanı müşahidə etmək olur. L-triptofanın oksidləşməsi prosesi L-formilkinurenin, L-kinurenin və antranil turşusunun əmələ gəlməsi ilə gedərək, sonda pirokatexinə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



Bu tip induksiya zamanı triptofanın kinureninə çevrilməsində iştirak edən enzimlərin bazal səviyyəsi kifayət qədər olmalıdır ki, substratın (triptofanın) yüksək qatılığında cüzi miqdarda kinurenin əmələ gətirə bilsin.

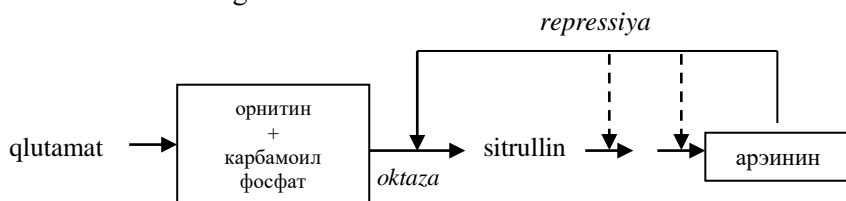
7.3.2. Repressiya

Anabolizm prosesində, məsələn, pirimidinlərin, purinlərin və aminoturşuların biosintezində iştirak edən enzimlərin əmələ gəlməsi repressiya yolu ilə tənzim olunur. Əksər hallarda metabolitlərin biosintezinin tormozlanması prosesin son məhsulları ilə həyata keçir. Başqa sözlə, son məhsul ilə repressiya baş verir. Buna görə də son məhsulun iştirakı və ya onun toplanması ilə biosintetik yolun bütün enzimlərinin sintez sürəti azalır:



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

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



Escherichia coli bakteriyası hüceyrələrini minimal qidalı mühitdə becərəkən argininin biosintezində iştirak edən enzimlərin birinin (ornitin-karbamiltransferaza (oktaza)) qatılığı kifayətdir ki, sintez prosesi getsin. Bu qidalı mühitə arginin daxil etdikdə ornitin-karbamiltransferaza enziminin əmələ gəlməsi dərhal repressiya olunur. Hüceyrələri arginindən ayıraraq argininsiz minimal mühitə daxil etsək derepressiya baş verəcək və enzimin sintezi bərpa olacaq. Mühitdə arginin kifayət qədər əmələ gəlib toplandıqdan sonra ornitin-karbamiltransferaza enziminin sintezi tormozlanacaq.

Haçalanan yollarda enzimlərin sintezinin repressiyası

Biosintezin haçalanan yollarında iştirak edən enzimlərin tənzimi çox mürəkkəbdir. Buna misal olaraq aromatik turşuların, asparagin turşusu törəmələrinin, pıruüzüm turşusu törəmələrinin sintezini həyata keçirən sistemləri göstərmək olar. Aydındır ki, hər bir son məhsul yalnız spesifik biosintez yolunda əmələ gələn enzimləri repressiya edə bilər. Haçalanan (şaxələnen) yollar qarşısında duran enzimlər bütün son məhsullar tərəfindən repressiyaya məruz qalır.

Bu enzimlərin repressiyası o vaxt baş verir ki, qidalı mühitdə eyni zamanda bütün son məhsullar kifayət qədər olsun. Son məhsulların hər biri ayrı-ayrılıqda bu təsiri göstərə bilmir.

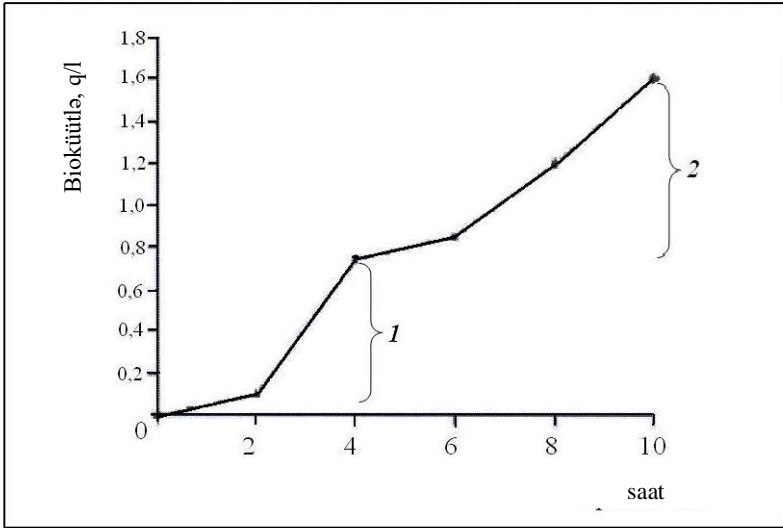
Katabolit repressiyası

Qidalı mühitdə iki müxtəlif substrat olduqda mikroorqanizmlər onlardan əvvəlcə yalnız birini – daha asan mənimsənilən bilən istifadə edir. Bu substrat (asan mənimsənilən) qidalı mühitdə olan ikinci substratın parçalanmasını törədən enzimlərin sintezini repressiya edir. Belə repressiya katabolit repressiya adlanır. Katabolit repressiya diauksiya hadisəsinin əsasını təşkil edir. Diauksiya eyni vaxtda qidalı mühitdə iki substratın növbəli sürətdə istifadəsi hadisəsinə deyilir. Məsələn, qidalı mühitdə eyni vaxtda «qlükoza+sorbit» və ya «qlükoza+sirkə turşusu» olduqda *Escherichia coli* bakteriyası bu iki maddəni eyni zamanda deyil, növbə ilə (ardıcıl) istifadə edir. Əvvəlcə daha asan oksidləşə bilən qlükoza istifadə olunur və bu zaman qlükoza ikinci substratın (sorbitin və ya sirkə turşusunun) parçalanmasını törədən enzimlərin sintezini tormozlayır. Qidalı mühitdə qlükoza tam parçalanıb mənimsəldikdən sonra sorbiti (və ya sirkə) turşusunu parçalayan enzimlərin katabolit repressiyası aradan qalxır və bundan sonra *Escherichia coli* bakteriyası sorbiti (və ya sirkə turşusunu) parçalaya bilən enzimləri sintez edə bilir. Birinci halda (qlükoza tam parçalandıqda) bakteriyanın inkişafı müvəqqəti olaraq dayanır və bir müddətdən sonra ikinci substratın parçalanması hesabına inkişaf yenidən başlayır. Nəticədə, *Escherichia coli* bakteriyasının inkişafında diauksiya adlanan pilləli böyümə müşahidə olunur (şək. 21).

Substrat (məsələn, aminturşusu) bakteriya hüceyrəsi üçün təkə karbon mənbəyi deyil, həm də azot mənbəyi kimi istifadə olunduqda mürəkkəblik yaranır. Məsələn, *Enterobacter aerogenes* bakteriyası «qlükoza+histidin» olan mühitdə qlükozanı karbon və enerji mənbəyi kimi, histidini isə azot mənbəyi kimi mənimsəyir, yəni qlükoza histidini parçalayan enzimlərin sintezini tam repressiya etmir. Qidalı mühitdə əlavə azot mənbəyi, məsələn, NH_4NO_3 olduqda, onda qlükoza və NH_4NO_3 bir yerdə histidini parçalayan enzimlərin tam repressiyasını törədir. Deməli, qidalı mühitdə əlavə azot mənbəyi olmadıqda qlükoza histidini parçalayan enzimləri tam repressiyaya uğrada bilmir və histidin parçalanaraq azot mənbəyi kimi istifadə olunur. Buradan aydın olur ki, qidalı mühitdə azot çatışmadıqda qlükoza tərəfindən törədilə bilən katabolit repressiya qismən aradan götürülür. Deməli, katabolitik enzimlərin sintezi təkə induktordan və enerji mənbəyindən deyil, həm də azot mənbəyindən asılı ola bilər.

7.3.3. İnduksiya və repressiyanın mexanizmi

Enzimlərin sintezinin tənzimi həm transkripsiya, həm də translyasiya səviyyəsində həyata keçə bilər. Bakteriyalarda genlərin ekspressiyası əsasən transkripsiya səviyyəsində tənzimlənir.



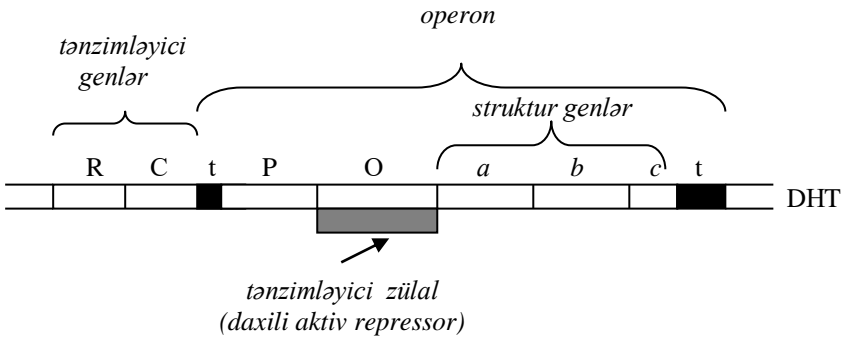
Şəkil 21. «Qlükoza+sorbit» olan qidalı mühitdə *Escherichia coli* bakteriyasında diauksiya hadisəsi

1 – qlükozada olan inkişaf; 2 – sorbitdə olan inkişaf

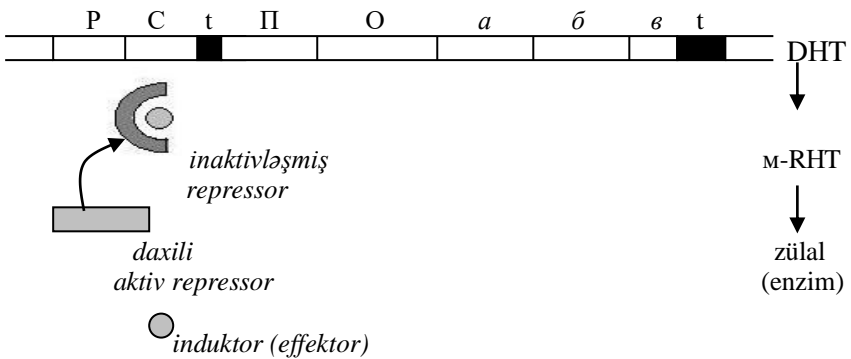
Belə tənzim üçün tələb olunur ki, DNT-yə hüceyrənin digər hissəsindən müəyyən siqnallar daxil olsun. Siqnal maddələr və ya effektorlar kiçik molekullu birləşmələrdir. Məsələn, şəkərlər və ya onların törəmələri, aminturşular və ya nukleotidlər. Belə effektorlar DNT ilə bilavasitə qarşılıqlı əlaqədə ola bilmədikləri üçün, onların hər biri üçün tənzimləyici zülal adlanan vasitəçi birləşmə mövcuddur. Effektor hüceyrədə kifayət qədər (yüksək qatılıqda) olduqda, o, tənzimləyici zülalla birləşərək onun konformasiyasını dəyişir və nəticədə onun DNT ilə əlaqəsini pozur. Effektor (induktor) olmayan halda DNT ilə əlaqədə olan tənzimləyici zülala repressor deyilir. Əgər

tənzimləyici zülal effektorun iştirakı ilə DNT ilə əlaqəsi olursa ona aporepressor, effektora isə korepressor deyilir. Deməli, bu halda repressor iki hissədən aporepressor və korepressorlardan ibarət olur.

İnduksiya (və ya derepressiya) zamanı enzimlər *de novo* sintez olunurlar. Həm induksiya, həm də repressiyanın köməyi ilə müxtəlif qrup enzimlərin sintezi tənzim oluna bilər. Enzimlərin induksiyası və repressiyası mexanizmlərinin modeli ilk dəfə 1961-ci ildə Jakob və Mono tərəfindən irəli sürülüb. Bu modelin irəli sürülməsinə əsas səbəb *Escherichia coli* bakteriyasının mutant hüceyrələri üzərində aparılan genetik tədqiqatlar olmuşdur. Bu mutant hüceyrələrdə laktozanı parçalayan enzimlərin sintezinə nəzarət edən genlər dəyişilmişdir. Bu genlər struktur genlər adlanır və ümumi tənzimləyici təsirə tabe olurlar (şək. 22).



A



B

Şəkil 22. İnduksiya mexanizmi üzrə operonun işinin tənzimi modeli

P – promotor, O – operator, t- terminator,

A – induktorsuz, B – induktorlu

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

Operator - operonun sitoplazmatik tənzimləyici zülalı (repressor) üçün spesifik reseptor rolunu oynayan hissəsidir.

Promotor – operonun DNT asılıqlı RNT-polimeraza enzimini tanıyan sahəsidir. RNT-polimeraza məhz bu sahəyə birləşir və buradan transkripsiya prosesi başlayır (şək. 22).

Bir operonun genləri tərəfindən kodlaşdırılan zülallar (enzimlər), bir qayda olaraq, bir metabolik yolun müxtəlif mərhələlərini katalizə edir.

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

Tənzimləyici zülalların (repressorların) sintezinə tənzimləyici P və C genləri məsuldur və onların sintezi konstitutiv xarakter daşıyır. Bu genlər adətən operonla qonşu olan sahədə yerləşirlər (şək. 22).

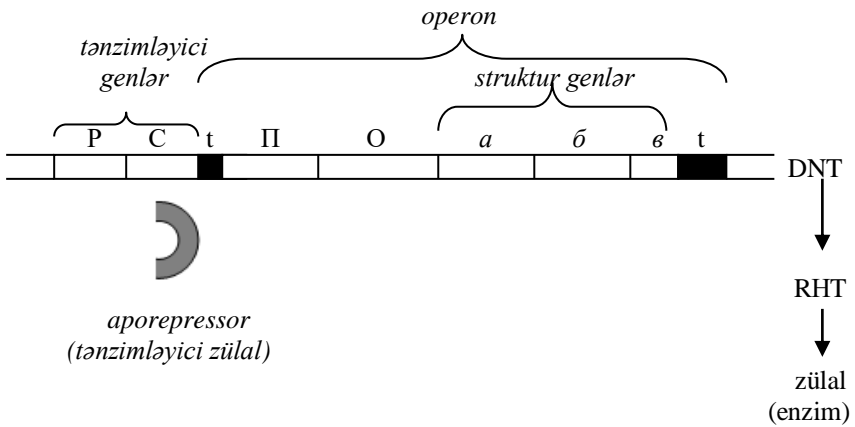
Operonlar indusibel və repressibel ola bilirlər. Məsələn, laktoza, qalaktoza və arabinoza katabolizmini (parçalanmasını) idarə edən operonlar indusibel operonlardır. Başqa sözlə desək, indusibel operonların transkripsiyasının maksimal tezliyi mühitdə xarici effektor (laktoza, qalaktoza və ya arabinoza) olduqda baş verir. Xarici effektorlara induktorlar da deyilir.

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

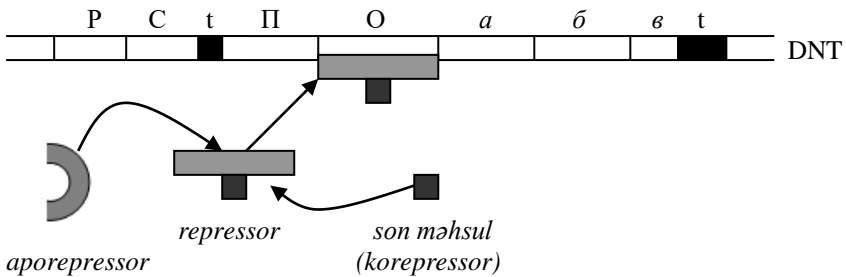
Operonun transkripsiyası (m-RNT-nin sintezi) promotorlardan başlayır. Operondan kənarında yerləşən tənzimləyici genlər, çox güman ki, enzimlərin indusibelliğini təyin edir.

İnduksiya mexanizmi üzrə mühitdə induktor (məsələn, laktoza) olmadıqda, daxili aktiv repressor (tənzimləyici zülal) operatorla əlaqəyə girib onun işini qapayır və operonun transkripsiyasına (m-RNT-nin sintezinə) mane olur (şək. 22A).

Mühitə induktor (məsələn, laktoza) daxil olduqda aktiv repressorun (tənzimləyici zülalın) inaktivasiyası baş verir, operonun transkripsiyası (m-RNT-nin sintezi) həyata keçir. M-RNT əsasında translyasiya prosesi (enzimin sintezi) gedir.



A



B

Şəkil 23. Repressiya mexanizmi üzrə operonun işinin tənzimi modeli

*P – promotor, O – operator, t- terminator,
A – son məhsulun (korepressorun) iştirakı olmadan
B – son məhsulun (korepressorun) iştirakı ilə*

İnaktivasiya prosesi induktorun, məsələn, laktozanın aktiv repressora birləşməsi yolu ilə gedir. İnduktor repressora birləşərək onun konformasiyasını dəyişir və o, operatorndan ayrılır. Başqa sözlə, operator daxili repressorun qapanmasından azad olur (şək.22B).

Metabolizmin repressiya yolu ilə tənzimi induksiya modelinə oxşar gedir. Tənzimləyici genlər (R, C) tənzimləyici zülal- aporepressor əmələ gətirirlər. Aporepressor reaksiyanın son məhsulu ilə birləşdikdən sonra əsl repressora çevrilir. Əgər hüceyrə son məhsula (məsələn, arginin və histidinə) ehtiyac duyursa və hüceyrədə onun artıq toplanması baş vermirsə, son məhsul aporepressorla birləşmir və o, qeyri-aktiv vəziyyətdə qalır. Bu halda operonun transkripsiyası (m-RNT-nin sintezi) və translyasiya prosesi (enzim zülalının sintezi) davam edir (şək. 23A).

Əgər son məhsul (zülalın sintezi üçün istifadə olunan arginin və ya digər aminturşular) hüceyrədə kifayət qədər əmələ gəlibsə, onda onun artıq əmələ gələn molekulu korepressor rolunu oynayır və aporepressorla birləşir. Nəticədə aktiv repressor əmələ gəlir. Sonuncu, operatorla birləşib onun işini qapayır və operonun transkripsiyasına mane olur (şək. 23B).

Enzimlərin sintezinin induksiya və repressiya üzrə tənzim mexanizmlərindən aydındır ki, metabolizmin tənzimi genlər səviyyəsində baş verir. Buna görə də buna genetik tənzim deyilir.

İSTİFADƏ OLUNAN ƏDƏBİYYAT

1. Гянбяров Х.Г. в я б. Биотехнологийанын ясаслары. Бақы. БДУ-нун няшриййаты, 1994, 283 с.
2. Бакаева Л.Р., Васильева Т.К., Суровцева Е.Т., Мухин В.М. Микробная деградация 3,4-дихлоранилина адсорбированный активированным углем. Микробиология. 2001, v. 70, №3, с. 277-285.
3. Безбородов А.М., Астапович Н.И. Секреция ферментов у микроорганизмов. М.: «Наука», 1984, 70 с.
4. Безбородов А.М. Микробные метаболиты – ингибиторы ферментов. М.: «Наука», 1986, 96 с.
5. Бузелова Л.С., Чумак А.Д. Метаболизм β-гидроксипутирата у бактерий *Yersinia pseudotuberculosis* и *Listeria monocytogenes*, выращенных в различных температурах. Микробиология, 2000, т. 29, №6, с. 652-655.
6. Быков В.А., Крылов И.А., Манаков М.Н., Мерквичев Н.С., Орлова Л.М., Тарасова Н.В. Микробиологическое производство биологически активных веществ и препаратов. М.: «Высшая школа», 1987, 142 с.
7. Ганбаров Х.Г., Таги-заде З.А., Кулиева Н.А. Биотехнология. Баку, 2005, 360 с.
8. Ганбаров Х.Г., Абдуллаева Н.А. Биохимия микроорганизмов. Баку, 2008, 204 с.
9. Ганбаров Х.Г., Абдулгамидова С.М. Изменчивость дрожжей и коррекция их свойств электромагнитными полями. Берлин: Lambert Academic Publishing, 2012, 144 р.
10. Гловлева Л.А., Ганбаров Х.Г. Микробная деградация лигнина. Успехи микробиологии. 1982, вып. 17, с. 136-152.
11. Даниляк Н.И., Семичаевский В.Д., Дудченко Л.Г., Тругнева И.А. Ферментные системы высших базидиомицетов. Киев: Наукова Думка, 1989, 278 с.
12. Еминов Н.П. Химическая микробиология. М.: «Высшая школа», 1989, 446 с.
13. Карасевич Ю.Н., Ивойлов В.С. Подготовительный метаболизм пара-оксибензойной кислоты у дрожжей *Candida tropicalis*. Микробиология, 1977, т.36, вып. 5, с. 846-855.

14. Нетрусов А.И., Котова И.Б. Микробиология. Москва, Изд. Академия, 2006, 204 с.
15. Прист Ф. Внеклеточные ферменты микроорганизмов. М.: «Мир», 1987, 115 с.
16. Рубан Е.Л. Микробные липиды и липазы. М.: «Наука», 1977, 215 с.
17. Скрыбин Г.К., Головлева Л.А. Использование микроорганизмов в органическом синтезе. М.: «Наука», 1976, 333 с.
18. Скрыбин Г.К., Головлева Л.А., Головлев Е.А. Кометаболизм: биологический смысл феномена. Пущино, 1978, 16 с.
19. Тимошенко Л.В., Чубик М.В., Основы микробиологии и биотехнологии. Томск, 2009, 194 с.
20. Bommarius A.S., Riebel B.R. Biocatalysis, Wiley. VCH. Verlag GmbH and Co. KGaA. USA, Atlanta, 2004, 256 p.
21. Gottschalk G. Bacterial metabolism. Springer-Verlag. New-York, Heidelberg, Berlin, 1986, 359 p.
22. Johnsen A.R., Wick L.Y., Harms H. Principles of microbial polycyclic aromatic hydrocarbons degradation in soil. Environmental Pollution. 2005, v. 133, p.71-84.
23. Kahl S., Hofer B. A genetic system for the rapid isolation of aromatic-ring-hydroxylating dioxygenase activities. Microbiology. 2003, v.149, p. 1475-1481.
24. Lee L., Chiou Ch., Klomparens K et al. Subcellular localization of aflatoxin biosynthetic enzymes Nor-1, Ver-1 and OmtA in time-dependent fractionated colonies of *Aspergillus parasiticus*. Archives of Microbiology. 2004, v. 181, N3, p. 204-214.
25. Ljungdahl L.G., Adams M.W., Barton L.L., Ferry J.G. Biochemistry and physiology of anaerobic Bacteria, 2003, 270 p.
26. Madigan M.T., Martinko J.M., Stahl D.A., Clark D.P. Brock biology of microorganism. 2012. 1043 p.
27. Marvim W. Metabolism and Biochemistry of microorganisms. <http://www.utexas.edu/provost/planning/plusminus>. 2010
28. Niklin J., Graeme-Cook K., Killington R. Microbiology. Bios Scientific Publ. Ltd, Oxford, UK, 2002, 322 p.
29. Otenio M.H., Silva M.T., Marques M.L., Roseiro J.C., Bidoia E.D. Benzene, toluene and xylene biodegradation by *Pseudo-*

- monas putida*. Brazillian Jour. Microbiology. 2005, v. 36, p. 258-261.
30. Presson I., Jenner I. Biology: dimensions of life. Published by McGraw-Hill Companies. New-York, Copyright, 2007, 710 p.
 31. Prescott L.M. Microbiology. The McGraw and Hill companies, 2002, 230p.
 32. Purohit S.S. Biotechnology. Fundamental and applications. 2008. 705 p.
 33. Rizzatti C.S., Sandrim V.C., Jorge J.A. et al. Influence of temperature on the properties of the xylanolytic enzymes of the thermotolerant fungus *Aspergillus Phoenicis*. Journ. Industrial Microbiol. Biotechnol. 2004, v. 31, N2. p. 88-93.
 34. Schlegel H.G. General microbiology. Georg, Thieme, Verlag, Stuttgart, New York. 1995, 676 p.
 35. Selmann G., Halst O. The Bacterial cell wall. New York. 2002, 280 p.
 36. Stapleton R-D., Bright N.G., Sayler G.S. Catabolic and genetic diversity of degradative bacteria from fuel – Hydrocarbon Contaminated aquifers. Microbial Ecology, 2000, v. 39, N3, p. 211-221.
 37. Süßmuth R-D., Wohlleben W. The biosynthesis of glycopeptide antibiotics – a model for complex, nonribosomally synthesized, peptidic secondary metabolites. Applied Microbiology and Biotechnol. 2004, v. 63, N4, p. 344-350.
 38. Tortora G.J., Funke B.P., Kopnyc Ch.L. Microbiology and introduction. Benjamin Cummings. New-York. 2003, 944 p.
 39. Talaro K., Talaro A. Foundations in microbiology. Wm. C. Brown Publishers. New-York, 1996, 363 p.
 40. Veen M., Lang C. Production of lipid compounds in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Applied Microbiology and Biotechnol. 2004, v. 63, N6, p. 635-646.
 41. Walczaki M., Donderski W., Mudryk., Skorzewski Aromatic hydrocarbon decomposition. Polish Journal of Environmental Studies, 2000, v. 9, N6, p. 471-474.

MÜNDƏRİCAT

GİRİŞ	3
I FƏSİL. MİKROB HÜCEYRƏLƏRİNİN BİOMOLEKULLARI..	5
1.1. Hüceyrənin kiçik molekulları.....	6
1.2. Hüceyrənin böyük molekulları (makromolekullar).....	14
1.3. Mikrob hüceyrəsində kiçik və böyük molekulların lokalizasiyası.....	23
II FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRİN METABOLİZMİ.....	26
2.1. Mikroorqanizmlərin metabolizminin əsas anlayışları	26
2.2. Periferik və mərkəzi metabolizm	27
2.3. Birincili və ikincili metabolizm	28
2.4. Katabolizm (energetik metabolizm)	30
2.4.1. Mikroorqanizmlər tərəfindən istifadə olunan enerji formaları	30
2.4.2. Mikroorqanizmlərdə fosforlaşmanın tipləri	30
2.4.3. Mikroorqanizmlər tərəfindən üzvi maddələrin parçalanması zamanı enerjinin alınma yolları.....	31
2.4.4. Heksoza şəkərlərinin parçalanma yolları	32
2.4.5. Qıvcırma.....	36
2.4.5.1. Qıvcırmanın tipləri.....	37
2.4.5.2. Qıvcırabilən və qıvcırabilməyən təbii birləşmələr... ..	47
2.4.6. Tənəffüs	48
2.4.6.1. Anaerob tənəffüs.....	48
2.4.6.2. Aerob tənəffüs.....	52
2.4.6.3. Qeyritam oksidləşmə.....	54
2.4.6.4. Biolüminessensiya.....	58
2.5. Anabolizm (konstruktiv metabolizm).....	59
2.5.1. Aminturşuların biosintezi.....	59
2.5.2. Molekulyar azotun bioloji fiksasiya mexanizmi.....	66
2.5.3. Sulukarbonların biosintezi.....	68
2.5.4. Piylərin və lipokonyuqatların biosintezi.....	70
2.5.4.1. Yağ turşularının biosintezi.....	70
2.5.4.2. Neytral yağların və fosfolipidlərin biosintezi.....	72
2.5.4.3. Lipokonyuqatların biosintezi.....	73
2.5.5. Nukleotidlərin biosintezi.....	75
2.5.5.1. Purin nukleotidlərinin biosintezi.....	75
2.5.5.2. Pirimidin nukleotidlərin biosintezi.....	75

2.6. Karbon qazının mikroorqanizmlər tərəfindən assimilyasiyası	77
2.6.1. Karbon qazının avtotrof assimilyasiyası.....	77
2.6.2. Karbon qazının heterotrof mikroorqanizmlərlə fiksasiyası	78
2.7. Biosintez proseslərində üçkarbonlu turşular siklinin və qlioksilat yolunun əhəmiyyəti.....	79

III FƏSİL. TƏBİİ POLİMERLƏRİN PARÇALANMASINDA İŞTİRAK EDƏN MİKROB ENZİMLƏRİ	81
3.1. Enzimlər metabolik proseslərin biokatalizatorlarıdır.....	81
3.2. Hüceyrədaxili və hüceyrəxarici enzimlər.....	84
3.3. Konstitutiv və indusibel enzimlər.....	85
3.4. Sellüloza parçalayan enzimlər.....	87
3.5. Ksilan parçalayan enzimlər.....	89
3.6. Nişasta parçalayan enzimlər.....	90
3.7. Pektin parçalayan enzimlər.....	91
3.8. Xitin və aqar parçalayan enzimlər.....	94
3.9. Zülalları parçalayan enzimlər.....	95
3.10. Lipidləri və lipokonyuqantları parçalayan enzimlər	98
3.11. Nukleotidlləri parçalayan enzimlər.....	102
3.12. Liqнинin enzimatik parçalanması.....	103

IV FƏSİL. NEFT KARBOHİDROGENLƏRİNİN ENZİMATİK PARÇALANMA YOLLARI.....	106
4.1. Alifatik karbohidrogenlərin enzimatik parçalanması.....	106
4.2. Aromatik karbohidrogenlərin enzimatik parçalanması.....	110
4.2.1. Aromatik həlqənin parçalanmaya hazırlanması.....	111
4.2.2. Aromatik həlqənin parçalanma yolları.....	115

V FƏSİL. ÜZVİ MADDƏLƏRİN MİKROBİOLOJİ TRANSFORMASIYASI.....	119
5.1. Mikrobioloji transformasiya proseslərinin üstünlükləri	119
5.2. Mikrob kimyası prosesləri.....	120
5.3. Mikroorqanizmlər – üzvi maddələrin transformatorlarıdır.....	121
5.4. Üzvi birləşmələrin mikrobioloji transformasiya metodları....	122
5.4.1. Periodik (fasiləli) becərilmə şəraitində inkişaf edən kulturalarla transformasiya.....	122

5.4.2. Çoxalmayan hüceyrə suspenziyası ilə gedən transformasiya	123
5.4.3. Göbələk və aktinomiset sporeləri ilə gedən transformasiya.....	124
5.4.4. Üzvi maddələrin fasiləsiz transformasiya metodları.....	125
5.4.5. Kometabolizm.....	125
5.4.6. Zədələnmiş və dezinteqrasiya olunmuş hüceyrələr vasitəsilə olan transformasiya.....	127
5.4.7. Metabolik yolların müəyyən sahələrinin tormozlanması (ingibirləşməsi).....	127
5.4.8. Müəyyən enzimlərin sintezi bloklaşdırılmış mutantların tətbiqi.....	128
5.4.9. Yüksək transformasiya qabiliyyətinə malik ştamların quraşdırılması.....	128
5.4.10. İmmobilizə olunmuş enzimlər və hüceyrələr vasitəsilə gedən transformasiya.....	129
5.4.11. Politransformasiya.....	130
5.5. Transformasiya proseslərinin tipləri.....	131
5.5.1. Steroid birləşmələrin transformasiyası.....	131
5.5.2. Sulukarbonların transformasiyası.....	133
5.5.3. Antibiotiklərin transformasiyası.....	135
5.5.4. Karbohidrogenlərin transformasiyası.....	136
5.5.5. Üzvi turşuların transformasiyası.....	155
5.5.6. Heterosiklik birləşmələrin transformasiyası.....	139

VI FƏSİL. SİNTETİK MADDƏLƏRİN

(KSENOBİOTİKLƏRİN) MİKROBİOLOJİ PARÇALANMASI..	141
6.1. Fenilsirkə turşusunun törəmələrinin parçalanması.....	141
6.2. Ali fenoksialkilkarbon turşularının parçalanması.....	144
6.3. Halogentörəməli siklik karbohidrogenlərin parçalanması.....	145
6.4. Karbomatların parçalanması.....	146
6.5. Sidik cövhəri törəmələrinin parçalanması.....	146
6.6. Triazinli herbisidlərin parçalanması.....	148

VII FƏSİL. MİKROORQANİZMLƏRDƏ METABOLİZMİN

TƏNZİMİ YOLLARI.....	149
7.1. Metabolizmin fizioloji tənzimi.....	149
7.2. Metabolizmin biokimyəvi tənzimi.....	151

7.2.1. Biokimyəvi tənzimin mexanizmləri.....	151
7.2.2. Metabolizmin spesifik tənzim mexanizmi.....	154
7.3. Metabolizmin genetik tənzimi.....	157
7.3.1. İnduksiya.....	157
7.3.2. Repressiya.....	159
7.3.3. İnduksiya və repressiyanın mexanizmi.....	161
İSTİFADƏ OLUNMUŞ ƏDƏBİYYAT.....	167