

ԵՐԵՎԱՆԻ ՊԵՏԱԿԱՆ ՀԱՄԱԼՍԱՐԱՆ

ԱՐՄԵՆ ԹՈՂՈՒՆՅԱՆ

ԿԵՆՍԱԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱ

Դասագիրք

**Երևան
ԵՊՀ հրատարակչություն
2019**

ՀՏԴ- 577.23(075.3)
ԳՄԴ- 28.071g72
Թ- 867

*Երաշխավորված է ՀՀ կրթության և գիտության
նախարարության կողմից որպես բուհական դասագիրք:*

*Երաշխավորված է Երևանի պետական համալսարանի և
Կենսաբանության ֆակուլտետի գիտական խորհուրդների կողմից:*

Գրախոսներ՝

ՀՀ ԳԱԱ թղթակից անդամ, ՀՀ գիտության վաստակավոր գործիչ, կենսաբանական
գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր Է. Գևորգյան

ՀՀ գիտության վաստակավոր գործիչ, կենսաբանական գիտությունների դոկտոր,
պրոֆեսոր Մ. Աղաջանով

ՀՀ գիտության վաստակավոր գործիչ, կենսաբանական գիտությունների դոկտոր,
պրոֆեսոր Ա. Սիմոնյան

Կենսաբանական գիտությունների դոկտոր Գ. Մարմարյան

Ա. Թռչունյան

Թ- 867 Կենսաէներգետիկա: Բուհական դասագիրք: ԵՊՀ հրատ., Երևան, 2019,
11 աղյուսակ, 223 նկար, 292 էջ:

A. Trchounian. Bioenergetics. Hand-book for students. YSU Press, Yerevan,
2019. 11 Tables, 223 Figures, 292 p.

Սա հայերեն առաջին բուհական դասագիրքն է՝ նվիրված կենսաէներգետիկայի հիմնահարցերին: Գրքում նկարագրվում են կենսաէներգետիկայի համառոտ պատմությունը, կենդանի բջիջներում էներգիայի աղբյուրները և էներգիական փոխանակության հիմնական գործընթացները, էներգիական զուգորդման սկզբունքները, կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի օգտագործմամբ աշխատանքը, մարդու կենսաէներգիական հիվանդությունները, կիրառական կենսաէներգետիկայի հաջողությունները, կենսաէլեկտրաքիմիական սարքերի և կենսավառելիքի արտադրության հիմնախնդիրներն ու հիմնարար և կիրառական կենսաէներգետիկայի այլ հիմնահարցեր:

Այն ուղղված է ընդհանուր կենսաբանության, կենսաքիմիայի և կենսատեխնոլոգիայի, կենսաֆիզիկայի և կենսաինֆորմատիկայի, ինչպես նաև բժշկական կենսաքիմիայի, կենսաճարտարագիտության և կենսատեխնոլոգիայի մասնագիտությունների ուսանողներին: Գիրքը օգտակար կարող է լինել բնագիտական, բժշկական, բնապահպանական, ագրարային, ճարտարագիտական և մանկավարժական տարբեր մասնագիտությունների ուսանողների, ինչպես նաև ասպիրանտների, գիտաշխատողների և դասախոսների ու բոլոր նրանց համար, ովքեր հետաքրքրվում են ժամանակակից հիմնարար և կիրառական կենսաբանությամբ:

ՀՏԴ- 577.23(075.3)
ԳՄԴ- 28.071g72

ISBN 978-5-8084-2396-1

© ԵՊՀ հրատ., 2019

© Թռչունյան Ա., 2019

ԲՈՎԱՆԴԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

Ներածություն	5-17
Ի՞նչ է կենսաէներգետիկան	5
Կենսաէներգետիկայի համառոտ պատմությունը	7

ԳԼՈՒԽ 1

Էներգիայի աղբյուրները կենդանի բջջում	18-55
1.1. Էներգիան և աշխատանքը կենդանի բջջում	18
1.2. Բջջի էներգիայի աղբյուրները	23
1.2.1. Էներգիայի ջրալուծ աղբյուրներ: ԱԵՖ և այլ ֆոսֆորօրգանական միացություններ	23
1.2.2. Անօրգանական ֆոսֆատային միացություններ	28
1.2.3. Էներգիայի թաղանթակապ աղբյուրներ: Պրոտոնային և այլ իոնային գրադիենտներ	29
1.3. Նատրիումային էներգետիկա	35
1.4. Էներգիայի աղբյուրների մասին կենսաէներգետիկայի օրենքները	39
1.5. Էներգիայի պահուստային (բուֆերային) ձևերը	40
1.6. Կալիումի իոնների կենսաէներգետիկական դերը	47

ԳԼՈՒԽ 2

Էներգիային փոխանակության հիմնական գործընթացները կենդանի բջջում	56-154
2.1. Ի՞նչ է էներգիային փոխանակությունը	56
2.2. Էներգիային փոխանակության հիմնական գործընթացները կենդանի բջջում	57
2.3. Խմորումը և սուբստրատային ֆոսֆորիլացման մեխանիզմը	61
2.4. Շնչառությունը և օքսիդային ֆոսֆորիլացման մեխանիզմը	79
2.4.1. Կիտրոնաթթվի (Կրեբսի) ցիկլ	79
2.4.2. Շնչառական շղթաների բաղադրիչները	83
2.4.3. Շնչառական շղթաների կազմակերպումը միտոքոնդրիումներում՝ համալիրները և աշխատանքը	91
2.4.4. Մանրէների շնչառական շղթաների առանձնահատկությունները	110
2.4.5. Կրեբսի ցիկլի և շնչառական շղթայի էներգիական ելքը	119
2.5. Ճարպաթթուների օքսիդացումը	121
2.6. Ֆոտոսինթեզի ձևերը, մեխանիզմները և էներգետիկան	126
2.7. Ֆոտոսինթեզն արքեբակտերիաներում (արքեյներում)	147

ԳԼՈՒԽ 3

Էներգիական գուգորդումը կենսաբանական թաղանթներում.....	155-179
3.1. Էներգիական գուգորդումը և ԱԵՖ-ի սինթեզը կենդանի բջջում.....	155
3.2. Էներգիական գուգորդման քեմիոսմոսային տեսությունը.....	168
3.3. Էներգիական գուգորդման այլընտրանքային վարկածներ.....	177

ԳԼՈՒԽ 4

Կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի օգտագործման հիմնական գործընթացները.....	180-221
4.1. Կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի ծախսը և աշխատանքը	180
4.2. Մեխանիկական աշխատանք: Շարժումության սկզբունքները և ձևերը.....	180
4.2.1. Սկանների կառուցվածքը և կծկումները	181
4.2.2. Մանրէների մտրակները և մեխանիկական շարժումների մեխանիզմը	188
4.3. Քիմիական աշխատանք: Նյութերի սինթեզը կենդանի բջջում.....	193
4.4. Օսմոսային աշխատանք: Նյութերի ակտիվ տեղափոխումը թաղանթներով	196
4.5. $\Delta\mu_H^+$ -ը որպես թաղանթային սպիտակուցների կառուցվածքի և ակտիվության կարգավորիչ.....	216
4.6. ԱԵՖ-ի և պրոտոնային գրադիենտի տեղափոխումը կենդանի բջջում	219

ԳԼՈՒԽ 5

Մարդու կենսաէներգիային հիվանդությունները	222-242
5.1. Կենսաէներգիային հիվանդությունների ընդհանուր բնութագիրը և օրինակները.....	222
5.2. Կենսաէներգիային հիվանդությունների ախտորոշման և բուժման հեռանկարները.....	238

ԳԼՈՒԽ 6

Կենսաէներգետիկայի կիրառական հիմնախնդիրները.....	243-274
6.1. Կենսաէլեկտրաքիմիական սարքեր և էլեկտրական հոսանքի ստացում.....	243
6.2. Կենսավառելիքի տեսակներ և արտադրության առանձնահատկություններ.....	250
6.3. Օրգանական թափոնների վերամշակում և շրջակա միջավայրի մաքրում	269
6.4. Կենսաէներգետիկական կենսաինֆորմատիկայում	272

Գիտնականների ուղեցույց	275-277
Եզրույթների և առարկայական ուղեցույց	278-286

ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ	287-289
---------------------	---------

ՆԵՐԱԾՈՒԹՅՈՒՆ

ԻՐԱՉ Ե ԿԵՆՍԱԼՆԵՐԳԵՏԻԿԱՆ ԿԵՆՍԱԼՆԵՐԳԵՏԻԿԱՅԻ ՀԱՄԱՌՈՏ ՊԱՏՄՈՒԹՅՈՒՆԸ

ԻՐԱՉ Ե ԿԵՆՍԱԼՆԵՐԳԵՏԻԿԱՆ

Կենդանի օրգանիզմների կենսագործունեության մասին հայտնի են այն գիտելիքները, որոնք պարզաբանում են այդ օրգանիզմների քիմիական կազմը, մակրոմոլեկուլների, հատկապես նուկլեինաթթուների և սպիտակուցների առկայությունը և քիմիական ձևափոխությունները: Սակայն պարզ է դառնում, որ քիմիական ձևափոխությունները սերտորեն կապված են **էներգիական փոխանակության** հետ: Հաճախ շատ ձևափոխություններ, այդ թվում՝ մակրոմոլեկուլների կենսասինթեզը, էներգիայի ուղղակի պահանջ ունեն: Ուստի կենդանի օրգանիզմում առկա են էներգիայի տարբեր աղբյուրներ: Էներգիայի տարբեր ձևերի հաշվին կենդանի օրգանիզմում կատարվում են մեխանիկական շարժումներ, քիմիական նյութերի սինթեզ, նյութերի տեղափոխում և անհավասարաչափ բաշխում, ջերմության անջատում և այլ աշխատանք: **Էներգիայի չեփոխությունը կենդանի օրգանիզմներում**, լինելով ուսումնասիրման կարևոր առարկա, կազմել է մի առանձին կենսաբանական գիտության՝ **կենսաէներգետիկայի** հենքը: Կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի ձևափոխության սկզբունքները կամ օրինաչափությունները ստացել են լայն

կիրառություն. ստեղծվել են կենսաէլեկտրաքիմիական սարքեր, մշակվում են կենսավառելիքի տեխնոլոգիաներ, հայտնաբերվել են նաև շատ խանգարումներ, որոնք այսպես կոչված կենսաէներգետիկական հիվանդությունների պատճառ են, բայց արդեն իսկ կարող են շտկվել՝ բուժվել:

Հայտնի է դարձել, որ որոշ մանրէներում իրականացնում է **ֆոտոսինթեզ, որի արդյունքում անջատվում է ոչ քեթվածին, այլ մոլեկուլային ջրածին**: Վերջինս ստեղծել է անթթվածին մի միջավայր, որում հենց զարգացել է կյանքը՝ իր բոլոր դրսևորումներով: Այդ գործընթացում սինթեզվում են նաև օրգանական միացություններ և **սոդենոզիններ ֆոսֆորական թթու (ԱԵՖ)**, որոնք կարևոր դեր ունեն կենդանի օրգանիզմների կենսագործունեության մեջ: ԱԵՖ-ն է էներգիայի հիմնական աղբյուրը կենդանի օրգանիզմներում (կենդանի բջիջներում): Աճում է հետաքրքրությունը ոչ թթվածին, ինչպես նաև ֆոտոսինթեզի այլ ձևերի նկատմամբ՝ ինչպես պարզաբանելու էներգիական փոխանակության այս գործընթացները, այնպես էլ դրանք կիրառելու նպատակով:

Առավել մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում ԱԵՖ-ի սինթեզը կեն-

դանի օրգանիզմներում: **ԱԵՖ-ի սինթեզ իրականացնող ֆերմենտն ԱԵՖ-սինթազն է**, որը տեղափոխում է նաև ջրածնի իոններ՝ պրոտոններ (H^+), և դրա հաշվին օգտագործում է էլեկտրաքիմիական էներգիան՝ պրոտոնային գրադիենտը քիմիական աշխատանք կատարելու համար: Այդ ֆերմենտը կենդանի օրգանիզմների ամենատարածված սպիտակուցներից է, նրա աշխատանքը անսովոր է և տարբերվում է այլ ֆերմենտներից. նրանում առաջարկվում է **կատալիզի մի նոր ձև**, երբ էներգիայի փոխանցումը ֆերմենտի ակտիվ կատալիտիկ կենտրոնին և ԱԵՖ-ի սինթեզի նպատակով նրա օգտագործումը կատարվում են ֆերմենտի կառուցվածքային ենթամիավորների պտույտների՝ **ռոպացիայի** միջոցով: Սա կատալիզի մո՞ր ձև է: Ինչպե՞ս է այն իրականանում:

Դիտարկենք նաև հետաքրքիր այլ քվային փաստեր: Հայտնի է, որ մարդն օրական օգտագործում է 140 լ թթվածին, սինթեզում է 40 կգ ԱԵՖ, իր բջիջների միտոքոնդրիումների թաղանթներով տեղափոխում է 0,5 կգ պրոտոններ (H^+), ստեղծում և պահպանում է միտոքոնդրիումների թաղանթի վրա էլեկտրական դաշտ 100 կՎ/սմ լարվածությամբ: Մարդու օրգանիզմում ԱԵՖ-ի քանակը մեծ չէ, բայց յուրաքանչյուր մոլեկուլի հաշվարկով այն անընդհատ սպառվում է և ԱԵՖսինթազի միջոցով վերականգնվում օրական 2000 և ավել-

յի անգամ: Այս քվային ցուցանիշները պահանջում են պարզաբանումներ **մարդու օրգանիզմում կենսատներգե-տիկական երևույթների մեխանիզմների և դրանց միջև կապի՝ փոխգործման** մասին:

Իսկ ի՞նչ է կենսատներգետիկան, ի՞նչ է այն ուսումնասիրում: **Կենսատներգե-տիկան գիտություն է կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի փոխանակու-թյան մասին: Կենսատներգետիկան ուսումնասիրում է կենդանի օրգանիզմներում կամ կենսաբանական համակարգերում օգտակար աշխա-տանքի էներգիական ապահովման հիմնախնդիրները:** Որպես առարկա՝ կարելի է առանձնացնել՝

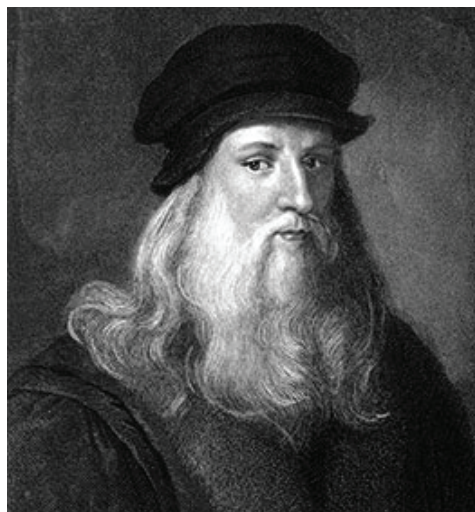
- կենդանի օրգանիզմներում (կենդանի բջիջներում) էներգիայի աղբյուրները, դրանց առաջացման և օգտագործման ուղիները,
- մարդու էներգիական փոխանակության խանգարումները և կենսատներգետիկական հիվանդու-թյունները, դրանց հաղթահարման ճանապարհները,
- էներգիայի ձևափոխման սկզբունքների կիրառման հնարավորությունները,
- կենսատներգիայի ստացման կենսատեխնոլոգիաների հիմունքները:

Մի խոսքով, կենսատներգետիկան ուսումնասիրում է էներգիայի «ճակատագիրը» կենդանի օրգանիզմներում:

ԿԵՆՍԱԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱՅԻ ՀԱՄԱՌՈՏ ՊԱՏՄՈՒԹՅՈՒՆԸ

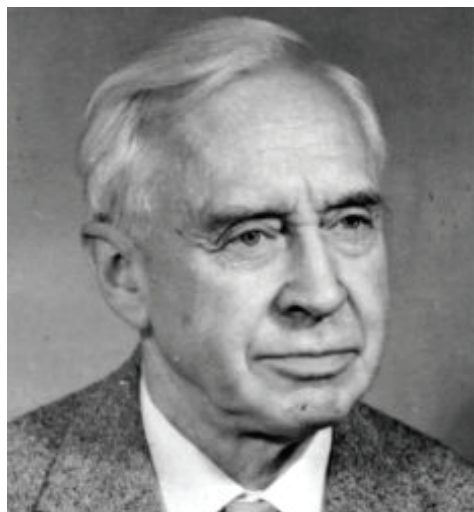
Կենսաէներգետիկական հետաքրքրությունները սկիզբ են առել դեռևս միջնադարում: Հետաքրքիր է դարձել մարդու և կենդանիների, ինչպես նաև բույսերի սնուցման նշանակությունը: 15-16-րդ դդ. իտալացի գեղանկարիչ և բնագետ **Լեոնարդո դա Վինչին** (նկ. 1) համեմատել է կենդանիների սնուցումը մոմի այրման հետ: Նույն գաղափարը տվել է հոլանդացի բնագետ **Իոհաննես Հելմոլտցը** բույսերի մասին: Հիմնավորվել է, որ սննդանյութեր ընդունելով, կենդանի օրգանիզմը բավարարում է իր էներգիական պահանջմունքը. կենդանի օրգանիզմում սննդանյութերն անջատում են էներգիա:

Պահանջվեցին երկար տարիներ կենդանի օրգանիզմների կենսագործունեության հիմնական առանձնահատկությունների բացահայտման համար:

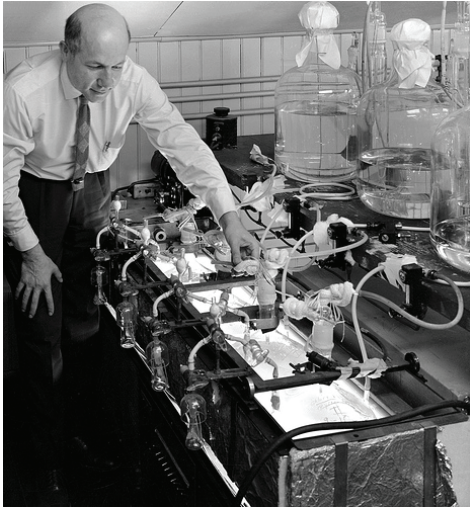


Նկ. 1. Լեոնարդո դա Վինչին (1452-1519 թթ.)

Վճռորոշ բացահայտումներ կատարվեցին ավելի ուշ՝ արդեն 20-րդ դ.-ում: Այսպես՝ 1929 թ.-ին Հարվարդի համալսարանում (ԱՄՆ) կենսաքիմիկոսներ **Կարլ Լոմանը**, **Սայրուս Ֆրիսկեն** և **Յեյապրազադ Սուբարուն** հայտնաբերեցին կենդանի բջջում էներգիայի հիմնական աղբյուրներից գլխավորը՝ **ԱԵՖ**-ը: Բնեռելով ուշադրությունը բջջում ԱԵՖ-ի սինթեզի երևույթի վրա՝ 1931 թ.-ին ռուս կենսաբաններ **Վլադիմիր Ալեքսանդրովիչ Էնգելզարդը** (նկ. 2) և **Մարիցա Նիկոլսենա Լյուբիմովան** կենդանիների մկաններում բացահայտեցին ԱԵՖ-ի սինթեզը՝ շնչառական (օքսիդային) ֆոսֆորիլացումը (1943 թ.-ին նրանք արժանացան Ստալինյան (Պետական) մրցանակի): Յույց տրվեց նաև, որ մկանային սպիտակուց միոգինն օժտված է ԱԵՖագային ակտիվությամբ: Այդ բացահայ-



Նկ. 2. Վլադիմիր Ալեքսանդրովիչ Էնգելզարդը (1894-1984 թթ.)



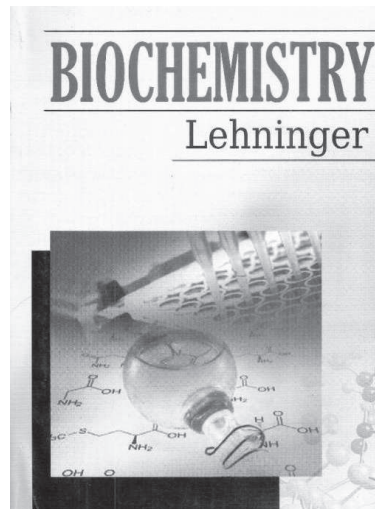
Նկ. 3. *Ֆրից Լիպմանը (1899-1986 թթ.)
փորձերի ընթացքում*

տումներն արձագանք ստացան գիտական շրջաններում:

Այնուհետև՝ 1941 թ.-ին, գերմանացի կենսաքիմիկոս **Ֆրից Ալբերտ Լիպմանը (նկ. 3)** հիմնավորեց կենդանի բջջում ԱԵՖ-ի՝ որպես էներգիայի դերը (գիտնականը հետազայում (1953 թ.) կոնֆերմենտ A-ի բացահայտման համար ստացավ Նոբելյան մրցանակ): 1949 թ.-ին ամերիկացի կենսաէներգետիկոս **Ալբերտ Լեսեր Լենինգերը (նկ. 4)** պարզեց, որ էներգիային հիմնական գործընթացները և ԱԵՖ-ի սինթեզը հիմնականում տեղի են ունենում կենդանի բջջի օրգանոլիդներից միտոքոնդրիումներում: Նա ցույց տվեց, որ միտոքոնդրիումների թաղանթում էլեկտրոնների տեղափոխումը շնչառական շղթայով էներգիայի աղբյուր է ԱԵՖ-ի սինթեզի համար: Հայտնի է կենսաքիմիայի նրա դասագիրքը (տե՛ս **նկ. 4**), որում մեծ տեղ է հատկացված



Նկ. 4. *Ալբերտ Լեսեր Լենինգերը (1917-1986 թթ.) և
կենսաքիմիայի նրա դասագիրքը*

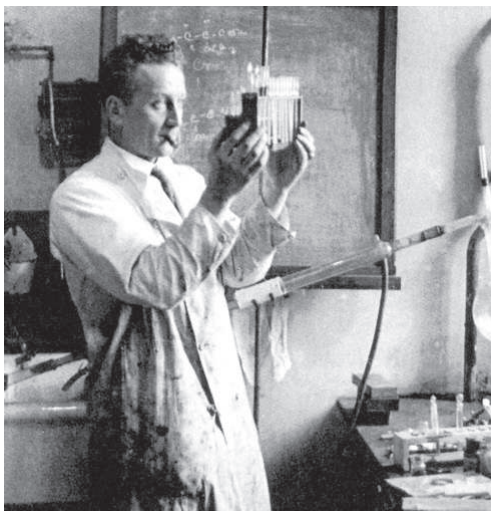


կենսաէներգետիկայի հիմնախնդիրների: Այդ դասագիրքը պարբերաբար լրամշակվում է նրա աշակերտներ, ամերիկացի կենսաքիմիկոսներ **Դեյվ Նեյտոնի** և **Մայքլ Քոքսի** կողմից և վերահրատարակվում (տե՛ս **Գրականություն**):

Բնականաբար կենսաէներգետիկական հետաքրքրություններն ամբողջովին կապվեցին կենսագործունեության ընթացքում կենդանի օրգանիզմների քիմիական կազմի և նյութափոխանակության մասին գիտության՝ **կենսաքիմիայի** հետ և առանձնահատուկ կերպով դարձան վերջինիս կարևոր հենքը: Հասկանալի է, որ կենդանի օրգանիզմներում քիմիական ձևափոխությունները սերտորեն կապված են էներգիական փոխանակության հետ: Կենսաէներգետիկական հետազոտությունները կապված են նաև կենսագործունեության ֆիզիկական և

ֆիզիկաքիմիական գործընթացների մասին գիտության՝ **կենսաֆիզիկայի**, կենդանի օրգանիզմների մոլեկուլային կառուցվածքների և գործընթացների մասին գիտության՝ **մոլեկուլային կենսաքանոքյան**, մանրէների մասին գիտության՝ **մանրէաբանության** և նրանց կիրառման հիմունքների ու արտադրական գործընթացների՝ **կենսատեխնոլոգիայի** հետ: Այս գիտությունները միասին կազմավորեցին **ֆիզիկաքիմիական կենսաքանոքյունը**, որի բուռն զարգացումը տեղի ունեցավ 20-րդ դ. վերջին տասնամյակներում և շարունակվում է մեր օրերում:

Կարևոր հաջողություն էր էներգիային փոխանակության ելանյութ գլյուկոզի կլանման մի հետաքրքիր մեխանիզմի՝ աղիների էպիթելային բջիջներում նատրիումի իոնների հետ համատեղափոխման բացահայտումը: Դա նյութերի հոսքերի զուգորդման



Նկ. 5. Ալբերտ Սենտ-Դյորդի (1893-1986 թթ.) փորձերի ընթացքում և կենսաէներգետիկայի նրա գիրքը (1957 թ.)



Նկ. 6. Պիթեր Դենիս Միրչելը (1920-1992 թթ.) և նրան (ձախից) Նորբեյյան մրցանակը հանձնելիս

մասին ամերիկացի կենսաքիմիկոս **Ռոբերտ Քալոնգ Քրեյնի** 1960 թ.-ի հետազոտությունների արդյունքն էր, որն էական կիրառություն գտավ բժշկագիտության մեջ՝ շաքարախտի մեխանիզմների պարզաբանման նպատակով:

Արդեն այս կարևոր հաջողություններն ընդունելով որպես հիմք՝ 1957 թ.-ին Նորբեյյան մրցանակակիր, ամերիկացի կենսաքիմիկոս **Ալբերտ Մենկե-Գյորդին** (նկ. 5) կենսատեղիայի իր գրքում (տե՛ս **նկ. 5**) կենդանի օրգանիզմների գործունեության և էներգաապահովման հիմնախնդրի համար առաջարկեց «**կենսատեղիակա**» եզրույթը:

Կենսատեղիակա իմնադրումն ըստ էության կատարվեց 1961 թ.-ին, երբ անգլիացի քիմիկոս **Պիթեր Դենիս Միրչելը** (նկ. 6) ձևակերպեց **էներգիական զուգորդման մասին քե-**

միումնասյին իր առաջին **վարկածը**, որը հրատարակվեց հեղինակավոր «Nature» համդեսում: Այդ վարկածը ենթադրեց բոլորովին նոր ֆիզիկաքիմիական մեծության առկայությունը բջջային թաղանթներում և դերը միտոքոնդրիումներում ու մեծ դժվարությամբ վերածվեց հիմնարար տեսության, որը խթանեց կենսատեղիակայի հետագա զարգացումը:

Հետագայում՝ **1968 թ.-ին, Իգրայիսյի Պոլինյանո քաղաքում հրավիրվեց օքսիդային ֆոսֆորիլացմանը նվիրված առաջին Եվրոպական կենսատեղիակա կոնֆերանսը**, որին մասնակցում էին առաջատար կենսաքիմիկոսներ, հոլանդացիներ Էֆրաիմ Սլեյտերը և Կարլ վան Դամը, շվեդ Լարս Էռնստերն ու անգլիացի Հանս Կրեբսը, և որտեղ ռուս կենսաքիմիկոս **Վլադիմիր Պեպրովիչ Սկուլաչովի** (նկ. 7) **կողմից արվեց կենսատեղիակա**

փիկայի բնորոշումը, ու առաջարկվեց կենսաէներգետիկական դիֆուզիայի որպես կենսաբանության ինքնուրույն ուղղություն: Այդ ժամանակ արդեն Ռուսաստանում Լոմոնոսովի անվան Մոսկվայի պետական համալսարանում, Վ. Պ. Սկուլաչովի ղեկավարությամբ գործում էր կենսաէներգետիկայի կենտրոնը (բացվել էր 1965 թ.-ին):

Հեղինակը բախտ է ունեցել հանդիպելու այդ անվանի գիտնականներին և լսել նրանց դասախոսությունները, գեկուցումները և քննարկումները: Նույնիսկ միջազգային գիտական համաժողովներից մեկում երիտասարդ հեղինակը գեկուցմամբ ելույթ է ունեցել Լ. Էռնստերից անմիջապես հետո: Վ. Պ. Սկուլաչովը մեծ ներդրում ունի հեղինակի գիտական հայացքների ձևավորման գործում:

Այդ թվականին հիմնադրվեցին նաև մի շարք առաջատար մի-

ջազգային գիտական հանդեսներ, օրինակ՝ «Elsevier» հրատարակչության «*Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics*» կամ «Springer» հրատարակչության «*Journal of Bioenergetics and Biomembranes*» ամսագրերը, որոնք տարիների ընթացքում դարձան լուրջ հարթակներ կենսաէներգետիկայի զարգացման համար: Հրատարակվեցին կենսաէներգետիկայի դասագրքեր (տե՛ս Գրականությունը): Սահմանվեց նաև **Պ. Միքչեյի մեդալը**, որը դարձավ կենսաէներգետիկայի բնագավառում շնորհվող բարձրագույն գիտական պարգևը:

Հետագայում կենսաէներգետիկայի համար առավել կարևոր նշանակություն ունեցան երկու շատ հզոր մոտեցումներ, որոնք ընդգրկում են գենային մուտացիաների ստացումը և վերլուծությունը ու ֆերմենտների յուրահատուկ հատկությունների ուսումնասիրումը: Դրան ավելացան կառուցվածքային հետազոտությունների նոր մոտեցումներ՝ սպիտակուցների բյուրեղացումը և ռենտգենակառուցվածքային վերլուծությունը:

ՆՈՐԵԼՅԱՆ ՄՐՑԱՆԱԿՆԵՐ: Կենսաէներգետիկայի զարգացումը կարելի է դիտարկել Նորելյան մրցանակների (նկ. 8) արժանացած գիտական նվաճումների օրինակով:

Հիշեցնենք, որ հեղինակավոր միջազգային այդ մրցանակները շնորհվում են 1901 թ.-ից՝ յուրաքանչյուր տարի, ականավոր գիտական հետազոտությունների և հեղափոխական գյուտերի համար:



Նկ. 7. Վլադիմիր Պետրովիչ Սկուլաչովը (ծնվ. 1936 թ.)



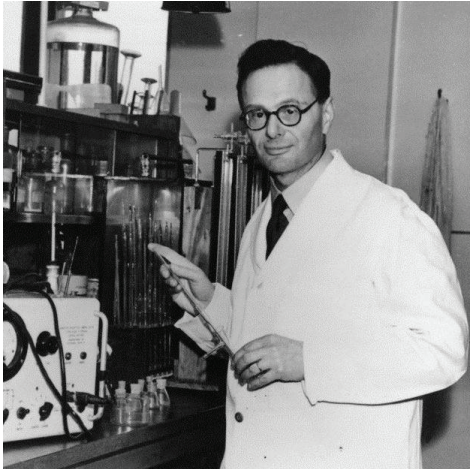
Նկ. 8. Նոբելյան մրցանակի մեդալը

Այսպես՝ 1931 թ.-ին Նոբելյան մրցանակ շնորհվեց գերմանացի կենսաքիմիկոս **Օտտո Հենրիխ Վարբուրգին (նկ. 9)**՝ շնչառական ֆերմենտների բնույթի և դերի պարզաբանման համար: Նա նաև բացահայտեց քաղցկեղի առաջնային կենսաքիմիական պատճառը՝ թթվածնային շնչառության

փոխարինումը գլյուկոզի խմորումով: Այս կարևոր գործընթացներին կանդրադառնանք հաջորդիվ, բայց կարելի է նշել, որ տարիների ընթացքում Օ. Վարբուրգի բացահայտումը գիտական մեծ ուշադրություն գրավեց և հաստատվեց, սակայն դրա պատճառները դեռևս պարզ չեն: Քաղցկեղի կանխման



Նկ. 9. Օտտո Վարբուրգը (1883-1970 թթ.) իր լաբորատորիայում, Վարբուրգի անվան մեդալը



Նկ. 10. Հանս Կրեբսը (1900-1981 թթ.) փորձերի ընթացքում,
Կրեբսի անվան մեդալը

նպատակով կարևոր է կասեցնել նման խանգարումը:

Օ. Վարբուրգին և նրա աշակերտներին հաջողվել է մաս մեկուսացնել գլյուկոզի օքսիդացման ֆերմենտները և ուսումնասիրել նրանց բյուրեղները: Նրա անունով ամեն տարի շնորհվում է **մեդալ** (տե՛ս **նկ. 9**):

1937 թ.-ին Ա. Սենտ-Ղյորդին (տե՛ս **նկ. 5**) բացահայտեց մկաններում օրգանական թթուների (ֆումարաթթու) կենսաբանական օքսիդացումը, որը մեծ կարևորություն ունի էներգիական փոխանակության գործընթացում:

Հետագայում՝ 1953 թ.-ին, անգլիացի կենսաքիմիկոս **Հանս Ադոլֆ Կրեբսը** (**նկ. 10**) բացահայտեց բջջում օրգանական նյութերի օքսիդացման կարևորագույն օղակներից մեկը՝ **էռ-կարբոնաթթուների (կիպրոնաթթվի) չեափոխությունների ցիկլը**, որն անվանվեց Կրեբսի անունով: Այդ ցիկլը կենդանի բջիջներում էներգիային փո-

խանակության հիմնական օղակներից է, որի ընթացքում առաջանում և վերականգնվում են միջնորդանյութեր, որոնք ենթարկվում են հետագա օքսիդացման և անջատում էներգիա:

Սահմանվեց մաս Կրեբսի անունով **մեդալ** (տե՛ս **նկ. 10**), որը բարձրագույն գիտական պարգև է կենսաքիմիայի և մոլեկուլային կենսաբանության բնագավառում: Ամերիկացի կենսաքիմիկոս Ֆ. Լիպմանը (տե՛ս **նկ. 3**), ինչպես արդեն նշվեց, բացահայտեց կոֆերմենտ A-ն: Երկու գիտնականներին շնորհվեց Նոբելյան մրցանակ:

1957 թ.-ին ամերիկացի քիմիկոս **Մելվին Կալվինը** կատարեց նման բացահայտում բույսերում՝ նա ցույց տվեց **պենտոզաֆոսֆատային ցիկլը**, որը ֆոտոսինթեզի մթնային փուլի ընթացքում կարևոր օղակ է օրգանական միացությունների սինթեզի համար:

Անհրաժեշտ էր ամփոփել բազմաթիվ տեղեկություններ և տալ էներգիա-

կան զուգորդման պատկերը ու բացահայտել կենդանի բջիջներում ԱԵՖ-ի սինթեզի շարժիչ ուժը: Ահա 1978 թ.-ին Պ. Միտչելը (տե՛ս **նկ. 6**) արժանացավ Նոբելյան մրցանակի՝ **Էներգիական զուգորդման քեմիստասային տեսության** համար: Փաստորեն նա բացահայտեց կենդանի օրգանիզմներում կարևորագույն գործընթացի՝ օրգանական միացությունների օքսիդացման և դրա արդյունքում ԱԵՖ-ի սինթեզի միջև կապը: Առաջարկեց նոր մեծության՝ **պրոպոնային գրադիենտի** ($\Delta\mu_H^+$) **միջնորդող դերը**, դրա ստեղծման և օգտագործման ուղիները: Նա ներկայացրեց միտոքոնդրիումների թաղանթում շնչառության շղթայով H^+ -ների տեղափոխման **ուրիքինոնային Չ-ցիկլը**, որը բացահայտեց թաղանթում $\Delta\mu_H^+$ -ի ստեղծման մեխանիզմներից մեկը:

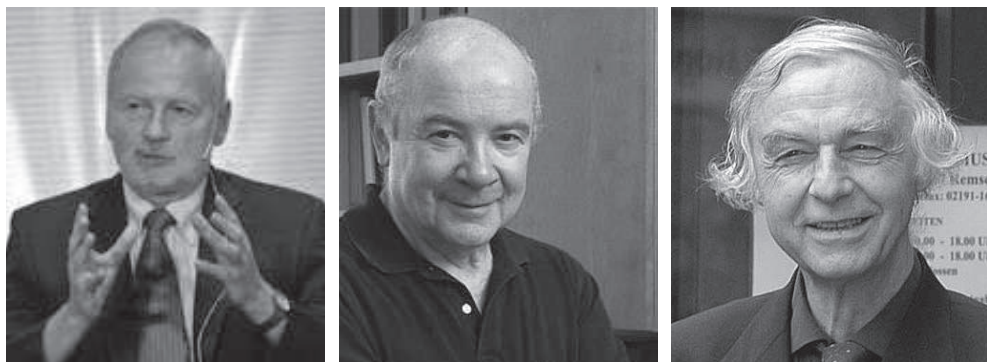
$\Delta\mu_H^+$ -ի **միջնորդող դերը գաղափարը կենսաբանության համար ունի այնպիսի նշանակություն, ինչպիսին**

դեգոքսիոքսոնուկլեինային քրվի (ԳՆԹ) կրկնակի շղթայի հայտնի մոդելը: Նրա տեսությունը, որին կծանոթանանք գլուխ 3-ում, կարելի է համարել բնագիտության խոշորագույն հայտնագործություններից մեկը:

Հետաքրքիր է Պ. Միտչելի ճակատագիրը. լինելով Անգլիայի Քեմբրիջի համալսարանի շրջանավարտ՝ նա այդ նույն համալսարանում սկսեց իր գիտական գործունեությունը՝ ուսումնասիրելով բջիջների վրա հակաբիոտիկ պենիցիլինի ազդեցության մեխանիզմը: Այնուհետև, առաջարկելով իր «հեղափոխական» քեմիոսմոսային վարկածը, նա արժանացավ իր կենսաքիմիկոս գործընկերների սուր քննադատությանը և հեռացվեց համալսարանից: Սակայն ծանր պայմաններում նա շարունակեց իր հետազոտությունները: Նոբելյան մրցանակ ստանալուց հետո հիմնադրեց իր հետազոտական կենտրոնը, որն այսօր կենսաէներգետիկայի



Նկ. 11. Փոլ Բոյերը (ծնվ. 1918 թ.) Նոբելյան մրցանակը հանձնելիս (ձախից) և Ջոն Էրնեստ Ուոլկերը (ծնվ. 1941 թ.) (աջից)



Նկ. 12. *Չախից աջ՝ Հարություն Միխելը (1948 թ.), Իոհան Դեյզենհոֆերը (ծնվ. 1943 թ.) և Ռոբերտ Քուբերը (ծնվ. 1938 թ.)*

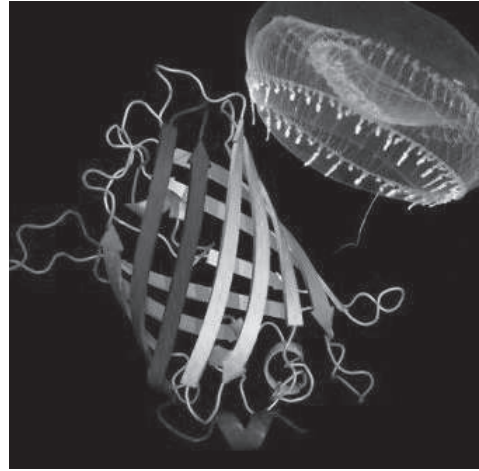
հեղինակավոր կենտրոններից մեկն է:

Քեմիստոսային տեսության ապացուցման ընթացքում շատ կարևոր էր ամերիկացի կենսաքիմիկոս **Փոլ Բոյերի (նկ. 11)** և անգլիացի կենսաքիմիկոս ու գենետիկ **Ջոն Էրնեստ Ուոկերի (նկ. 11)** կողմից բնության ստեղծած *նանոմեքենայի՝ H⁺-ային ԱԵՖ-ազի* աշխատանքի մեխանիզմի մասին պատկերացումը, որի համաձայն՝ այդ ֆերմենտի օրինակով տրվեց *ռուբացիոն կադալիզի* սկզբունքը: Առաջարկվեց, որ H⁺-ային ԱԵՖ-ազում էներգիայի փոխանցումը կատարվում է նրա բաղադրիչների պտտման հաշվին: Դա նոր գաղափար է սպիտակուցային նանոշարժիչներում էներգիական գույքորդման մասին: 1997 թ.-ին գիտնականներն արժանացան Նոբելյան մրցանակի: Մրցանակը ստանալիս Փ. Բոյերն ասել է. «Բոլոր ֆերմենտները գեղեցիկ են, բայց ԱԵՖ-ազն ամենագեղեցիկներից մեկն է, ամենաանսովորը և կարևորը»:

Շնչառության գործընթացի ընդհանուր պատկերի հետ միասին նոր քայլ

արվեց կենսաէներգետիկայում. մշակվեց և կիրառվեց էներգիական փոխանակության կարևոր սպիտակուցների, այդ թվում՝ շնչառական շղթաների համալիրների և ֆոտոսինթեզի ռեակցիոն կենտրոնների սպիտակուցների ու տարբեր ֆերմենտների *ռենդգենակառուցվածքային վերլուծությունը*: 1988 թ.-ին Նոբելյան մրցանակ ստացան գերմանացի կենսաքիմիկոսներ *Հարություն Միխելը, Իոհան Դեյզենհոֆերը և Ռոբերտ Քուբերը (նկ. 12)*՝ *Rhodospseudomonas viridis* (ներկայումս *Blastochloris viridis*) ծիրանագույն բակտերիաներում ֆոտոսինթեզի ռեակցիոն կենտրոնների համալիրների ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության համար:

20-րդ դ. երկրորդ կեսին հայտնի դարձավ կենդանի բջիջների լուսարձակման մի նոր մեխանիզմ: Ճապոնացի քիմիկոս և ջրակենսաբան **Օսամու Միմունուրան (նկ. 13)** ծովային մեղուզաներում բացահայտեց կապույտ լույս արձակող *էկվորին* (22 կԴա մոլեկուլային զանգվածով 189 ամի-



Նկ. 13. Օսամու Միմոնուրան (ծնվ. 1928 թ.) (վերևում) իր հայրնաբերած սպիտակուցով փորձանոթի հեղ, ծովային մեղրուզայից անջատված կանաչ լուսածորող սպիտակուցի կառուցվածքի մոդելը, Մարտին Զալֆին (ծնվ. 1947 թ.) (ձախից) և Ռոջեր Թսիենին (ծնվ. 1952 թ.)

նաթթվային մնացորդներով) և **կանաչ լուսածորող** (26.9 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով 238 ամինաթթվային մնացորդներով, սպիտակուցն ունի β կառուցվածք) (նկ. 13) **սպիտակուցները**, որոնք լույս են արձակում: Այդպիսի լուսարձակումը բջջում օրգանական նյութերի օքսիդացման արդյունք է: Պարզ

է, որ թթվածնի առկայությամբ, երբ ավելանում է ԱԵՖ-ի սինթեզը, խթանվում է լուսարձակումը: Լուսարձակումը ծառայում է որպես ազդակ բջիջների փոխազդեցություններում: Գույն լուսարձակումը նաև բջջից ավելորդ էներգիայի հեռացումն է:

Հեղինակին զարմացրեց հզոր կա-

նաչ լույսը, որը փորձանոթում արձակեց «ծովային» այդ սպիտակուցը Սիմոնուրայի ձեռքում, միջազգային գիտաժողովում նրա զեկուցման ընթացքում, երբ դահլիճում արհեստական լույսն անջատեցին:

Հետագայում ամերիկացիներ Գեյրոկենսաբան **Մարտին Չալֆին** և քիմիկոս ու կենսաքիմիկոս **Ռոջեր Թսիննին (նկ. 13)** սինթեզեցին այդ կանաչ լուսածորող սպիտակուցը բակտերիաներում: 2008 թ.-ին երեք գիտնականներն արժանացան Նոբելյան մրցանակի:

Կենսաէներգետիկայում հաջողություները լավ հիմք են հետագա բացահայտումների համար: Կան բազմաթիվ հիմնախնդիրներ, և նշարվում են դրանց լուծման նոր սկզբունքային մոտեցումներ:

Կենսաէներգետիկայի նոր մոտե-

ցումները կապահովեն կենսաբանության փոխկապված տարբեր ուղղությունների, այդ թվում՝ բջջի կենսաբանության, կենսաքիմիայի, կենսաֆիզիկայի և կենսաինֆորմատիկայի, կենսաբժշկագիտության հաջողությունները:

Կենսաէներգետիկայի հետագա զարգացումը կնպաստի տարբեր կիրառական խնդիրների լուծմանը, կհանգեցնի մարդու կենսաէներգետիկական հիվանդությունների բուժմանը, կենդանի օրգանիզմների կենսաէներգետիկական մեխանիզմների օրինակով նոր ճարտարագիտական լուծումներին, այլընտրանքային էներգետիկայի՝ կենսաէներգիայի ստացման (արտադրության) արդյունավետ տեխնոլոգիաների մշակմանը և ներդրմանը ու բազմաթիվ այլ արդյունքների:

ԳԼՈՒԽ 1. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲԶՋՈՒՄ

- 1.1. ԷՆԵՐԳԻԱՆ ԵՎ ԱՇԽԱՏԱՆՔԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲԶՋՈՒՄ
- 1.2. ԲԶՋԻ ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐԸ
- 1.2.1. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԶՐԱԼՈՒՑ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐ: ԱՇԽ ԵՎ ԱՅԼ ՖՈՍՖՈՐՕՐԳԱՆԱԿԱՆ ՄԻԱՅՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ
- 1.2.2. ԱՆՕՐԳԱՆԱԿԱՆ ՖՈՍՖԱՏԱՅԻՆ ՄԻԱՅՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ
- 1.2.3. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԹԱՂԱՆԹԱԿԱՂ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐ: ՊՐՈՏՈՆԱՅԻՆ ԵՎ ԱՅԼ ԻՈՆԱՅԻՆ ԳՐԱԳԻԵՆՏՆԵՐ
- 1.3. ՆԱՏՐԻՈՒՄԱՅԻՆ ԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱ
- 1.4. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ ԿԵՆՍԱԼԵՆԵՐԳԵՏԻԿԱՅԻ ՕՐԵՆՔՆԵՐԸ
- 1.5. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ՊԼԱՆՈՒՍԱՅԻՆ (ԲՈՒՖԵՐԱՅԻՆ) ԶԵՎԵՐԸ
- 1.6. ԿԱԼԻՈՒՄԻ ԻՈՆՆԵՐԻ ԿԵՆՍԱԼԵՆԵՐԳԵՏԻԿԱԿԱՆ ԴԵՐԸ

1.1. ԷՆԵՐԳԻԱՆ ԵՎ ԱՇԽԱՏԱՆՔԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲԶՋՈՒՄ

Կենդանի բջջում ընթացող շատ գործընթացներ պահանջում են էներգիա, որն ապահովում են էներգիայի աղբյուրները: Այդպիսիք են *այն նյութերը կամ գործոնները, որոնց հաշվին անմիջականորեն կապարվում է փափուկ չէի աշխատանք՝*

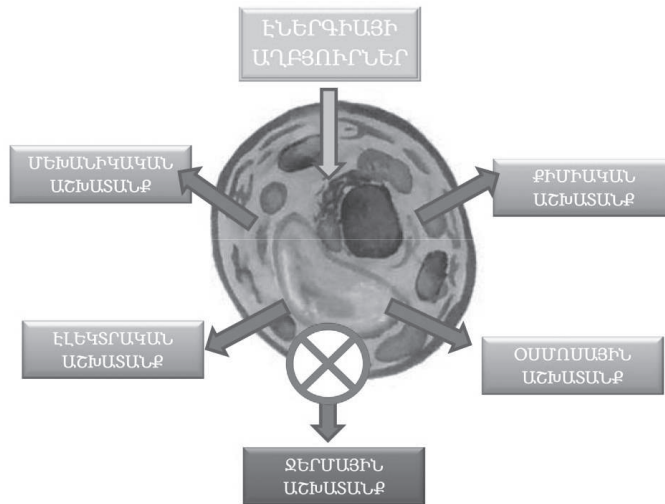
- *մեխանիկական* (տեղաշարժեր, շարժումներ և կծկումներ),
- *քիմիական* (նյութերի, այդ թվում՝ բարդ օրգանական միացությունների սինթեզ և ձևափոխում),
- *օսմոսային* (նյութերի տեղափոխում կենսաթաղանթներով),
- *էլեկտրական* (լիցքերի տեղափոխում և էլեկտրական դաշտի ստեղծում):

Այդ էներգիան կենդանի բջիջը ստանում է արտաքին միջավայրի այս կամ այն էներգիական պաշարից և ձևափոխում, այնուհետև այն օգտագործում աշխատանք կատարելու համար (**նկ. 1.1**): Այդպիսի գործընթացները կատարվում են հիմնականում սպիտակուցների միջոցով: Նման դեպ-

քերում էներգիան մի ձևից փոխակերպվում է մի այլ ձևի: Սա ամբողջությամբ համապատասխանում է *էներգիայի չհափոխման և պահպանման մասին քերմոդինամիկայի 1-ին օրենքին*:

Այս օրենքը ձևակերպվել է դեռևս 19-րդ դ.-ում բաց համակարգում ջերմության և մեխանիկական աշխատանքի միջև կապի բացահայտման արդյունքում: Հիշեցնենք, որ այդ օրենքը սահմանում է, որ *քերմոդինամիկական համակարգում էներգիայի փափուկ չէի կարող են չհափոխվել միմյանց, բայց այդ չհափոխությունների ընթացքում էներգիան չի վերանում և չի առաջանում ոչնչից*:

Կենդանի օրգանիզմներում այս օրենքի կիրառելիությունը պարզաբանվել է տարիների ընթացքում: Այդ հարցում 19-րդ դ.-ում մեծ դեր է կատարել ամերիկացի ֆիզիկոս և քիմիկոս **Ջոզայա Ուիլյարդ Գիբբսը**: Դեռևս վաղուց փորձականորեն պարզվել է, որ թթվածնի (O_2) 1 լ-ի օգտագործումը և ածխաթթու գազի (CO_2) 1 լ-ի անջա-



Նկ. 1.1. Էներգիան և աշխատանքի չևերը կենդանի բջջում, որտեղ, ի տարբերություն անկենդան մարմինների, ջերմային աշխատանք չի կատարվում

տումը կենդանի օրգանիզմում սննդանյութերի օքսիդացման և կենդանի բջջից դուրս նրանց ուղղակի այրման արդյունքում ուղեկցվում են 21,5 կՋ ջերմության անջատմամբ: Սա նշանակում է, որ կենդանի օրգանիզմներում նյութափոխանակությունը և դրանցից դուրս քիմիական ձևափոխությունները համարժեք են: Կենդանի օրգանիզմները որևէ նոր ձևի էներգիայի աղբյուր իրենցից չեն ներկայացնում:

Թերմոդինամիկայից բխում է, որ **համակարգի ազատ էներգիայի կամ Գիբբսի էներգիայի փոփոխությունը՝ ΔG -ն, կարելի է որոշել որպես համակարգի ընդհանուր էներգիայի փոփոխության այն մասը, որը կարող է օգտագործվել համակարգի կողմից աշխատանքի կատարման համար:** Այլ կերպ կարելի է ասել, որ **փոխանցված ջերմությունն (Q) օգտագործվում է համակարգի ներքին էներգիայի փո-**

փոխության (ΔU) և արտաքին ուժերի դեմ աշխատանքի (A) կատարման համար՝

$$Q = \Delta U + A:$$

Ներքին էներգիան տարբերվում է ջերմությունից և աշխատանքից նրանով, որ համակարգի մեկ վիճակից մյուսին անցնելիս այն միշտ փոփոխվում է նույն ձևով՝ անկախ անցման ճանապարհից:

Սակայն ի տարբերություն տարբեր համակարգերի՝ կենդանի բջջում կա մի կարևոր առանձնահատկություն՝ **ջերմային էներգիայի հաշվին այսպես չի կարող աշխատանք կատարվել:** այն տաքացնում է բջջի միջավայրը կամ ցրվում է դեպի արտաքին միջավայր:

Էներգիայի փոխակերպման մեջ առանձնահատուկ են էներգիայով հարուստ **ԱԵՖ-ի սինթեզը** և հետագայում նրա ճեղքման արդյունքում էներգիայի

անջատումը: Դա այն հիմնական գործընթացն է, որն **սնրնդիստ** կատարվում է կենդանի բջջում՝ կենսական ցիկլի ընթացքում: ԱԵՖ-ի սինթեզվող քանակը, դրա սինթեզի մեխանիզմը և կարգավորումը, այդ մեքենայի թվաքանակը հասնում են այնպիսի մեծ թվերի, որ անկախ մեր ցանկությունից՝ պարզ են դարձնում էներգիայի փոխակերպման կարևորությունը կենդանի բջիջների համար:

Նշենք, որ կենսաէներգետիկայում ΔG -ն օգտագործվում է շնչառության և ԱԵՖ-ի սինթեզի տարբեր քիմիական ռեակցիաների քանակական նկարագրման նպատակով: Շնչառության և ֆոտոսինթեզի ընթացքում էլեկտրոնների տեղափոխման կամ տարբեր իոնային գրադիենտների քանակական գնահատման դեպքում ΔG -ն արտահայտում է օքսիդավերականգնողական պոտենցիալների կամ այդ գրադիենտների փոփոխությունը: Ֆիզիկական քիմիայից հայտնի է, որ քիմիական ռեակցիաների դեպքում կարելի է հաշվարկել նյութերի զանգվածների գործողության հարաբերությունը (Γ): **Եթե քիմիական ռեակցիան ընթանում է ΔG -ի նվազմամբ առանց Γ -ի փոփոխության, ապա այն կարող է իրականանալ ինքնաբերիկ կերպով: Γ -ի փոփոխության դեպքում ռեակցիան պահանջում է ΔG -ի մեծացում և չի կարող ինքնաբերիկ ընթանալ:** Սա շատ կարևոր է բջջում տարբեր էներգիային փոխանակության գործընթացների վերլուծության համար: Մի կարևոր բան էլ կա. եթե ΔG -ն փոքր է ռեակցիայի հավասարակշռության գործակցից

($K_{\text{հավասար}}$), ապա ΔG -ն **կունենա բացասական արժեք և եթե Γ -ն մեծ է K -ից, ապա ΔG -ն դրական է:**

Կենդանի օրգանիզմներում ընթացող քիմիական ձևափոխությունները նկարագրելու և ուղղվածությունը որոշելու համար հաճախ դիտարկում են նրանց հավասարակշռված վիճակը:

Հիշեցնենք, որ քիմիական գործընթացները կարող են բնութագրվել $K_{\text{հավասար}}$ -ով: A և B ելանյութերի միջև փոխադեցության C և D վերջնանյութերի առաջացմամբ քիմիական ձևափոխության համար



$$K_{\text{հավասար}} = \frac{[C]_{\text{հավասար}}^c [D]_{\text{հավասար}}^d}{[A]_{\text{հավասար}}^a [B]_{\text{հավասար}}^b},$$

որտեղ փակագծերում նշված է նյութի կոնցենտրացիան, երբ համակարգը հասնում է հավասարակշռված վիճակի: $K_{\text{հավասար}}$ -ի մեծ արժեքները նշանակում են, որ ձևափոխումն ընթանում է մինչև ելանյութերի գրեթե ամբողջությամբ սպառումը: Կենդանի բջջում, օրինակ, **սդենոզինկրկնակի ֆոսֆորական քլից (U_4P)** և ֆոսֆորական թթվի մնացորդից ($\Phi_{\text{անօրգ}}$) ԱԵՖ-ի սինթեզի ռեակցիան հեռու է հավասարակշռությունից: Դա հնարավոր է այդ ձևափոխության համար էներգիայի հաջորդական հոսքի հաշվին: Նույնը կարելի է նշել, օրինակ, գլյուկոզի խմորման առաջին փուլերի ձևափոխությունների մասին:

Երբ ստանդարտ պայմաններում (25°C կամ $298,15^\circ\text{K}$ ջերմաստիճան, 1 մթն ճնշում, pH 7.0 ու ռեակցիայի ելանյութերի 1 Մ կոնցենտրացիա) քիմիական ձևափոխության ΔG -ն (ΔG_0)

բացասական է, ապա այդ ռեակցիան էքզերգոնիկ է և ընթանում է մինչև վերջ՝ ելանյութերի սպառումը (**աղյուսակ 1.1**):

Աղյուսակ 1.1.

Ստանդարտ պայմաններում $K_{\text{հավասար}}^{\circ}$ -ի, ΔG° -ի և ռեակցիայի ուղղության միջև կապը

$K_{\text{հավասար}}$	ΔG°	ռեակցիայի ուղղությունը
>1.0	բացասական	մինչև վերջ՝ ելանյութերի սպառում
1.0	0	հավասարակշռված վիճակ
<1.0	դրական	հակադարձ՝ վերջնանյութերի սպառում

Իսկ երբ ΔG_0 -ն դրական է, ապա ռեակցիան էնդերգոնիկ է և ընթանում է հակադարձ ուղղությամբ: Երկու ռեակցիաների գուգորդման դեպքում ΔG_0 -ի արժեքը գումարային է: Հաջորդ գլուխներում որոշ քիմիական ձևափոխությունների համար բերվում են ΔG_0 -ի արժեքները: Բնականաբար, կենդանի բջջում ΔG -ի արժեքները տարբերվում են ΔG_0 -ի մեծությունից՝ կախված ջերմաստիճանից, ելանյութերի և վերջնանյութերի կոնցենտրացիաներից և այլ պայմաններից: Վերոնշված ռեակցիայի համար

$$\Delta G = \Delta G^{\circ} + R T \ln K_{\text{հավասար}}^{\circ}$$

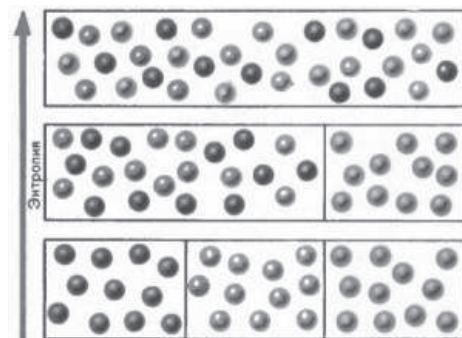
$$\Delta G = \Delta G^{\circ} + R T \ln \frac{[C]_{\text{հավասար}}^c [D]_{\text{հավասար}}^d}{[A]_{\text{հավասար}}^a [B]_{\text{հավասար}}^b}:$$

Հիշեցնենք, որ **էներգիայի և աշխատանքի միավորը Ջոուլն** է (Ջ): Այդ միավորը կոչվել է անգլիացի ֆիզիկոս **Ջեյմս Պրեսկոտ Ջոուլի** անունով: Մեկ Ջ-ը հավասար է այն աշխատանքին,

որը կատարվում է 1 Ն մեծությամբ ուժի կիրառման կետի ուժի ներգործության ուղղությամբ՝ 1 մ-ով տեղափոխելու համար: Կամ, օրինակ, 1 Ջ-ը 1 կուլոն արժեքով էլեկտրական լիցքը 1 Վ էլեկտրական դաշտում տեղափոխելու աշխատանքն է: Դեռևս օտագործվում է նաև **կալորիա** (կալ) միավորը, որը համարժեք է 1 գ ջրի ջերմաստիճանը 1°C -ի ($14,5$ -ից մինչև $15,5^{\circ}\text{C}$) աստիճանով բարձրացնելու համար ջերմության քանակին: 1 կալ հավասար է $4,184$ Ջ-ի:

Թերմոդինամիկայի 2-րդ օրենքը հռչակում է, որ **բնության մեջ ֆիզիկական և քիմիական գործընթացները չգրում են իրականաճառ ազատ էներգիայի ոչ կանոնավոր ձևի փոխակերպման այլ կերպ՝ էներգիայի (S) մեծացման ուղղությամբ**: Դա տեղի է ունենում մինչև հավասարակշռության հաստատումը:

Հիշեցնենք, որ էներգիայի գաղափարը տվել է գերմանացի ֆիզիկոս **Ռուդոլֆ Կրաֆտսը** դեռևս 19-րդ դ. և այն կապել համակարգի ազատ էներ-



Նկ. 1.2. Կարգավորված վիճակից անկարգավորված ինքնաբուխ անցումը՝ էներգիայի անըմեկուսացված համակարգում

զիայի անդարձելի ցրման կամ անկարգավորվածության մեծացման հետ: Ստացվում է, որ մեկուսացված համակարգերն ինքնաբերական ձգտում են կազմավորվածության ավելի ցածր վիճակի (նկ. 1.2): Տ-ը արտահայտվում է Ջ/(Մոլ.Կ) միավորով, որտեղ Կ-ն ջերմաստիճանն է Կելվինի միավորով:

Կենդանի օրգանիզմներում թերմոդինամիկայի 2-րդ օրենքի կիրառման տեսակետից պետք է նշել, որ նրանք, որպես կենսաբանական համակարգեր, ունեն որոշակի առանձնահատկություններ՝

- *կենսաբանական համակարգերը բաց համակարգեր են, որոնցում տեղի են ունենում նյութի, էներգիայի և տեղեկատվության հոսքեր,*
- *կենսագործունեության գործ-*



Նկ. 1.3. Էրվին Ռուդոլֆ Յոզեֆ Ալեքսանդր Շրյոդինգերը (1887-1961 թթ.)

ընթացներն ի վերջո կրում են ոչ դարձելի բնույթ,

- *կենսաբանական համակարգերը հեռու են հավասարակշռությունից,*
- *կենսաբանական համակարգերը հեղրերոտիկ են, կարգավորված և կազմված են ոչ մեծ թվով մոլեկուլներից:*

Բաց համակարգը բնորոշվում է նրա թերմոդինամիկական բնութագրերի երկարատև կայունությամբ: Դա հարաբերականորեն կայուն՝ ստացիոնար վիճակն է: Հենց այդ վիճակում համակարգն ունակ է կատարել աշխատանք:

Բաց համակարգում, օրինակ՝ կենդանի օրգանիզմում, Տ-ի աճը կարող է տեղի ունենալ արտաքին միջավայրի հետ փոխանակության կամ ներքին ոչ դարձելի փոփոխությունների հաշվին: Իհարկե, էներգիայի ձևափոխության ընթացքում նրա մի մասը ցրվում է միջավայրում, այսինքն՝ բոլոր գործընթացներում $\Delta S \geq 0$:

Սակայն զարգացման ընթացքում կենդանի օրգանիզմի կազմավորվածությունը աճում է, և Տ-ը նվազում է՝ ժամանակից (t) կախված Տ-ի փոփոխությունը բացասական է՝ $dS / dt < 0$: Կարծես տեղին է ասել ավստրիացի ֆիզիկոս, Նոբելյան մրցանակակիր Էրվին Ռուդոլֆ Յոզեֆ Ալեքսանդր Շրյոդինգերը (նկ. 1.3), որ «օրգանիզմը սնվում է բացասական էնթալպիայով»: Այդպիսի փոփոխություն կարող է դիտվել կենդանի բջջում կամ նրա բաղադրիչ մոլեկուլներում: Պետք է հաշվի առնել, որ Տ-ի նվազումը կենդանի բջջում կամ օրգանիզմի մի մասում տեղի է

ունենում օրգանիզմի այլ մասում կամ արտաքին միջավայրում նրա ավելցուկային աճի հաշվին: Եվ գումարում $dS / dt \geq 0$:

Ազատ էներգիայի մեծացումը մի գործընթացում կարող է զուգորդվել նրա նվազմամբ մի այլ գործընթացում: Նման դեպքում միասնական գործընթացը բույլապրելի է: Շաքի հաճախ կենդանի օրգանիզմներում կենսատներգիային գործընթացները փրկի են ունենում շրջակա միջավայրից էներգիայի մուտքի և դրա օգտագործման հաշվին: Դա բջջային կենսատներգետիկայի օրենքների հիմքում է: Նման դեպքերի կանոնադառնանք

հետագայում:

Կենդանի օրգանիզմներում բերմոդինամիկայի 2-րդ օրենքի կիրառումը հասկանալի է դարձնում կենսագործունեության շատ գործընթացների քանակական օրինաչափությունները և մեխանիզմները: Դա վերաբերում է հատկապես կենսատներգիային գործընթացներին, դրանց ընթացքում սպիտակուցների տարածադիրքային (կոնֆորմացիոն) փոփոխություններին, կենդանի օրգանիզմների շարժունությանը և մեխանիկական աշխատանքին, բջջային թաղանթներով նյութերի տեղափոխման օսմոսային աշխատանքին և այլն:

1.2. ԲԶՁԻ ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐԸ

Կենդանի բջջում էներգիայի աղբյուրները բազմաթիվ են: Դրանք բազմապիսի օրգանական միացություններ են կամ տարբեր գործոններ: Դրանց էներգիական պաշարը կարող է անջատվել և կատարել աշխատանք: *Բջջի էներգիայի աղբյուրները խմբավորվում են երկու խոշոր խմբերում (նկ. 1.3)՝ ջրալուծ և թաղանթակապ աղբյուրների:*

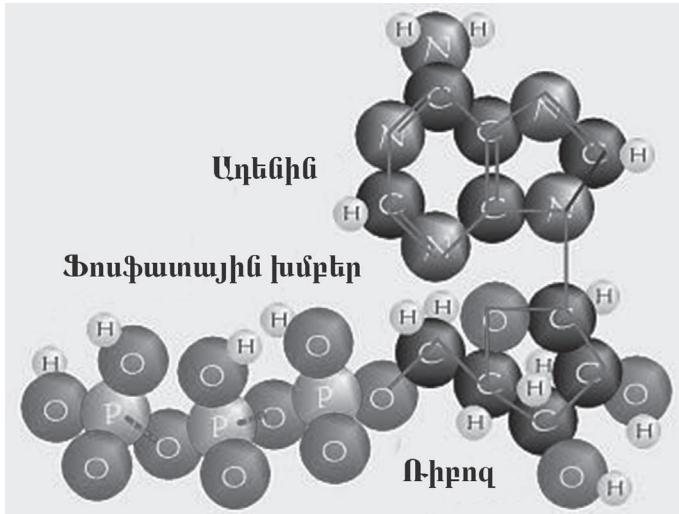
1.2.1. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԶՐԱԼՈՒԾ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐ: ԱԵՖ ԵՎ ԱՅԼ ՖՈՍՖՈՐՕՐԳԱՆԱԿԱՆ ՄԻԱՅՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ

Բջջում էներգիայի ջրալուծ աղբյուրները ներկայացվում են փարբեր

ֆոսֆորօրգանական միացությունների շեղով (նկ. 1.3): Դրանք այն քիմիական միացություններն են, որոնք էներգիապես հարուստ կապերը ձեռքբերում են $>20,9$ կՋ/մոլ էներգիա: Կարևոր է նաև, որ այդ էներգիայի աղբյուրի հաշվին կատարվի որևէ աշխատանք: Դրանցից գլխավորը և համընդհանուրն **ԱԵՖ-ն** է: Չկա մի կենդանի բջիջ, որում չլիքի ԱԵՖ: **Ինչու՞:**

Նախ նշենք, որ ԱԵՖ-ն առաջին անգամ բացահայտվել է կենդանիների կմախքային մկաններում և հետո անջատվել: Այն սինթեզվել է լաբորատոր պայմաններում և մանրամասն ուսումնասիրվել, պարզ են դարձել դրա հատկությունները:

ԱԵՖ-ը կազմված է *ադենինից (տե՛ս նկ. 1.4)*, որը միջին ազոտային հիմք է



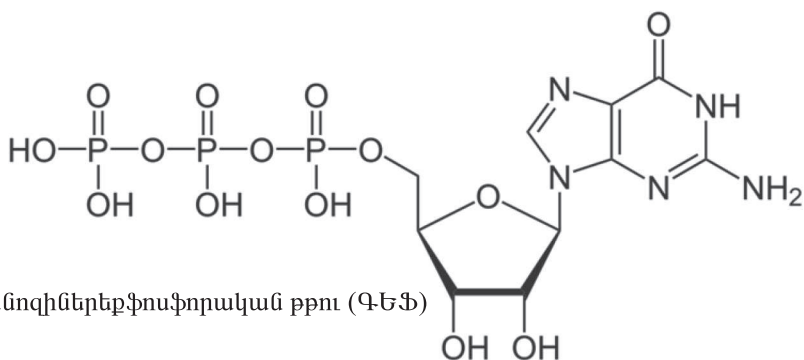
Նկ. 1.4. Ադենոզիներեքֆոսֆորական թթվի (ԱԵՖ) կառուցվածքային բանաձևը

և ծառայում է որպես էլեկտրոնների (e^-) դոնոր և դրանց ակցեպտոր: Ադենինը կլանում է ուլտրամանուշակագույն ճառագայթներ (240-290 նմ ալիքի երկարությամբ)՝ որսալով մինչև 40 կՋ/մոլ էներգիա. դա կարող է հանգեցնել ԱԵՖ-ի ֆոսֆորիլացմանը: Այս փաստը կարող է բացատրել ԱԵՖ-ի սինթեզի հնարավորությունը լույսի կլանման արդյունքում, որը դիտարկվում է որպես **ֆոտոսինթեզի հնագույն ձև**: Հետաքրքիր է այն, որ մյուս ազոտային հիմքերի համեմատ՝ ադենինի լույս կլանող ալիքային հատկությունն առավել ուժգին է, ադենինն ավելի կայուն է, և լույսի կլանումից նրա գրգռված վիճակն ավելի երկարատև է: ԱԵՖ-ի սինթեզի գործընթացին մասնակցում է **ռիբոնուկլեինաթթուն (ՌՆԹ)**՝ առաջացնելով համալիրներ ԱԵՖ-ի և ֆոսֆատային խմբի հետ: Հնարավոր է, որ ՌՆԹ-ն «հավաքում է» ուլտրամանուշակա-

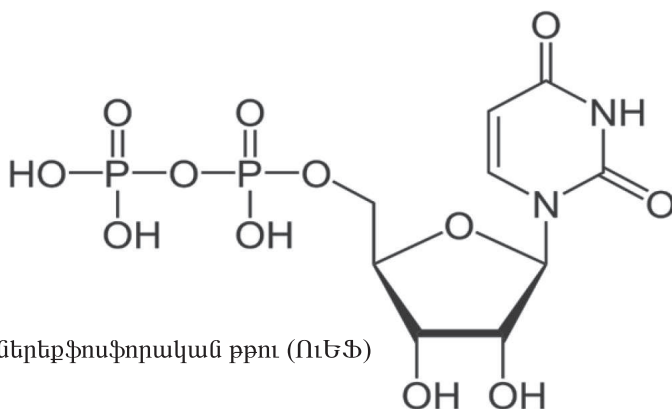
գույն լույսը և այն փոխանցում ԱԵՖ-ին: ՌՆԹ-ի «ֆերմենտային» ալոպիսի դերն ընդունվում է նաև առանձին այլ դեպքերի համար: Հետաքրքիր է ռիբոսոմային ՌՆԹ-ի մասնակցությունը սպիտակուցների կենսասինթեզին ռիբոսոմներում:

ԱԵՖ-ի կառուցվածքային բանաձևից (**տե՛ս նկ. 1.4**) երևում է, որ իր կազմում այն ներառում է նաև ռիբոզ և ֆոսֆորական թթվի երեք մնացորդներ: Այդ մնացորդները pH-ի 7,8 արժեքում կրում են 3,8 միավոր բացասական լիցք, ու դրանց միջև գործում են վանման էլեկտրաստատիկ ուժեր՝ դարձնելով ԱԵՖ-ը ոչ կայուն միացություն: Ընդ որում՝ ենթադրվում է, որ ԱԵՖ-ի մոլեկուլում տարածական փոխազդեցությունն ադենինի և ֆոսֆորական թթվի երրորդ խմբի ($\Phi_{\text{անօրգ}}$) միջև որոշակիորեն կայունացնում է միացությունը:

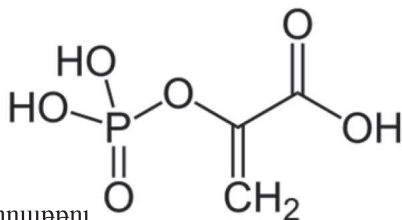
Այս գործընթացում անջատվում



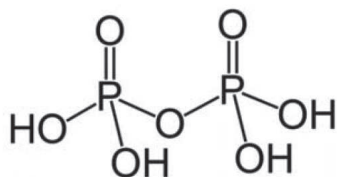
Գուանոզիներեքֆոսֆորական թթու (ԳԵՖ)



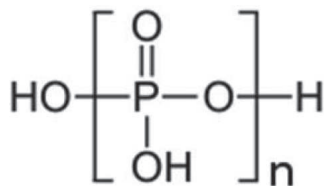
Ուրիդիներեքֆոսֆորական թթու (ՈՒԵՖ)



Ֆոսֆոենոլպիրուվատաթթու



Պիրոֆոսֆորական թթու



Պոլիֆոսֆորական թթու

Նկ. 1.5. Բջջի ֆոսֆորորգանական և աևօրգանական միացությունները, որոնք ծառայում են որպես էներգիայի աղբյուր

է մինչև 45 կՋ/մոլ (սպանդարտ պայմաններում 30,6 կՋ/մոլ կամ 7 կկալ/մոլ) էներգիա: Այդ պատճառով ԱԵՖ-ը դիտարկվում է որպես բարձրաէներգիական միացություն, իսկ ճեղքվող կապը մակրոէրգիկ: Բարձր արժեքով պոտենցիալ էներգիայի անջատումը պայմանավորված է ինչպես ԱԵՖ-ի մոլեկուլի կառուցվածքով նրանում բացասական լիցքերի առկայությամբ, այնպես էլ հիդրոլիզի վերջնանյութերի հալկություններով, որոնցում էլեկտրոնների մի մասը գրավում է էներգիայի ցածր արժեքներով բնորոշվող կոնֆիգուրացիաներում:

Նշենք, որ կենդանի բջջում ԱԵՖ-ի հիդրոլիզի արդյունքում ΔG-ի փոփոխությունն անվանվում է **ֆոսֆորիլացման պոտենցիալ**: Այն որոշվում է ԱԵՖ-ի, ԱԿՖ-ի և $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի կոնցենտրացիաների հարաբերությամբ՝ [ԱԵՖ] / ([ԱԿՖ] [$\Phi_{\text{անօրգ}}$]): Եթե համեմատենք, օրինակ, գլիցերոլ-3-ֆոսֆատի հիդրոլիզի ($\text{Գլիցերոլ-3-ֆոսֆատ} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Գլիցերոլ} + \Phi_{\text{անօրգ}}$) ΔG₀-ի (-9,2 կՋ/մոլ կամ -2,2 կկալ/մոլ) արժեքի հետ ԱԵՖ-ի ճեղքման արդյունքում ΔG₀-ի արժեքը, ապա պարզ է, որ ԱԵՖ-ն օժտված է $\Phi_{\text{անօրգ}}$ տեղափոխման ավելի բարձր պոտենցիալով:

Սակայն վերջին տարիներին պարզ է դարձել, որ **էներգիան անջատվում է ոչ թե ֆոսֆատային խմբերի միջև կապի ճեղքման ընթացքում, այլ սպիրակուցի հեղ ԱԵՖ-ի փոխազդեցության արդյունքում, երբ փոխվում է սպիրակուցի տարածադիրքային կառուցվածքը (կոնֆորմացիան): Աշխատանք կատարելու նպատակով**

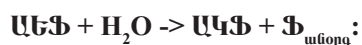
օգտագործվում է հենց այդ կոնֆորմացիոն փոփոխության հաշվին սպիրակուցին անցած էներգիան, իսկ ԱԵՖ-ի հեղազա ճեղքումն անհրաժեշտ է վերջնանյութերի անջատման համար, որը բերում է սպիրակուցի հեղ ԱԵՖ-ի մեկ այլ մոլեկուլի փոխազդեցությանը: Այսինքն կարևոր է դառնում ԱԵՖ-ի մոլեկուլի ազատ և կապված վիճակներում տարբերությունը:

Եթե եզրային ֆոսֆատային խումբը փոխարինվի արսենատային (մկնդեղային) խմբով, ապա միացությունը դառնում է շատ անկայուն և կորցնում է իր՝ էներգիայի աղբյուր ծառայելու հատկությունը:

Նորից՝ **ինչու՞ ԱԵՖ-ը**: Չէ՞ որ ԱԿՖ-ը ևս ունի եզրային ֆոսֆատային խումբ, որի անջատումը **ադենոզին-մեկֆոսֆորական թթվից** (ԱՄՖ) ևս բերում է բարձր արժեքի էներգիայի անջատմանը:

Պարզվել է, որ կենդանի բջջում ԱԵՖ-ի քանակը 2-ից մինչև 15 մՄ է: Այն փոխազդում է բազմաթիվ սպիտակուցների հետ՝ հաճախ դրանց ֆոսֆորիլացնելով: Այդպիսի փոխազդեցությունը հանգեցնում է ոչ միայն ԱԵՖ-ի ճեղքմանը, այլև ֆոսֆորական թթվի մնացորդի միացմամբ սպիտակուցին էներգիայի փոխանցմանը:

ԱԵՖ-ի հիդրոլիզի ընթացքում եզրային ֆոսֆատային խմբի անջատումը բերում է բացասական լիցքավորված ԱԿՖ-ի և $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի առաջացման, որոնք միմյանցից վանվում են՝



Ըստ երևույթին բանն այն է, որ առանձին դեպքերում ավելի մեծ արժեքով էներգիայի պահանջն ապահովվում է այն դեպքում, երբ ԱԵՖ-ը ճեղքվում է մինչև ԱՄՖ-ի և *պիրոֆոսֆորական թթվի* ($\text{ՖՖ}_{\text{անօրգ}}$)՝



Այս ձեափոխության արդյունքում անջատվում է ավելի շար էներգիա (լրացուցիչ 17,5-ից մինչև 22 կՋ/մոլ), քան մինչև ԱԿՖ և Ֆ_{անօրգ} ԱԵՖ-ի ճեղքման ընթացքում: Իսկ դա պայմանավորված է կենդանի բջջում Ֆ_{անօրգ}-ի համեմատ ՖՖ_{անօրգ}-ի ավելի ցածր քանակով:

ԱԵՖ-ի՝ որպես էներգիայի աղբյուր ծառայելը մի գուցե ապահովում է կենդանի բջջի *էներգաապահովման համակարգի ճկունությունը*, երբ այդ միացության տարբեր ճեղքումների արդյունքում կարող է անջատվել տարբեր արժեքի էներգիա: Հնարավոր է նաև ԱԵՖ-ի առաջացում ԱԿՖ-ի երկու մոլեկուլներից. դա կատարվում է մկաններում միոկլինազ (ադենիլատցիկլազ) ֆերմենտի մասնակցությամբ՝



Բացի ԱԵՖ-ից՝ բջջում որպես էներգիայի աղբյուր կարող են ծառայել նաև այլ նուկլեոտիլֆոսֆատներ՝ *գուանոզիններեֆոսֆորական թթուն* (ԳԵՖ) կամ *ուրիդիններեֆոսֆորական թթուն* (ՈՒԵՖ) (նկ. 1.4): ԳԵՖ-ն էներգիայով է ապահովում ռիբոսոմների աշխատանքը սպիտակուցների կենսասինթեզի ընթացքում և ածխաջրերի կենսասինթեզը, այն սինթեզվում

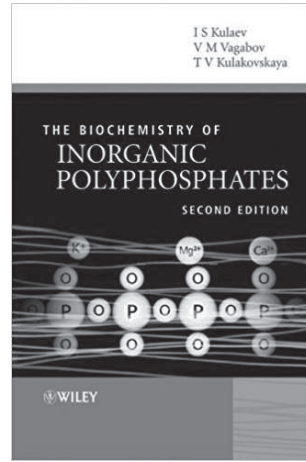
է գուանոզինկրկնակիֆոսֆորական թթվին (ԳԿՖ) ԱԵՖ-ից ֆոսֆատային խմբի փոխադրման հաշվին՝ նուկլեոտիդկրկնակիֆոսֆատկինազ ֆերմենտի մասնակցությամբ՝



Նշենք նաև *ֆոսֆոենոլպիրուսդոլաթթուն* (տե՛ս **նկ. 1.5**), որը բջջում սինթեզվում է ֆոսֆոգլիցերատից՝ ենուլազ ֆերմենտի մասնակցությամբ: Նրա ճեղքումից անջատվում է բավականաչափ մեծ արժեքով էներգիա՝ 67,1 կՋ/մոլ: Էներգիայի այս աղբյուրն օգտագործվում է բակտերիաներում գլյուկոզի տեղափոխման և ձևափոխման, բույսերում ֆոտոսինթեզի ընթացքում ածխածնի կապման կամ, օրինակ, տարբեր բջիջներում գլիկոլիզի ընթացքում ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման և բազմաթիվ այլ գործընթացներում:

Սակայն բջջում տարբեր գործընթացներում կարող են օգտագործվել այլ ֆոսֆորական միացություններ, որոնք չեն անջատում մեծ քանակի էներգիա: Օրինակ՝ ՖՖ_{անօրգ}-ի (տե՛ս **նկ. 1.5**) ճեղքման դեպքում անօրգանական պիրոֆոսֆատազ ֆերմենտի միջոցով անջատվում է ոչ մեծ քանակի էներգիա՝ 19,2 կՋ/մոլ: Պետք է նշել, որ կենդանի բջջում այդ ճեղքումը ծառայում է նաև որպես Ֆ_{անօրգ} խմբերի աղբյուր:

Էներգիայի աղբյուր կարող են ծառայել նաև *ածխաջրերի ֆոսֆատային ածանցյալները*, օրինակ՝ գլյուկոզ-1-ֆոսֆատը, որոնց ճեղքման արդյունքում անջատվում է ոչ մեծ քանակի էներգիա:



Նկ. 1.6. Իզոր Սյրեփանովիչ Կուլակը (1930-2013 թթ.) և նրա «Անօրգանական պոլիֆոսֆատների կենսաքիմիան» գրքի 2-րդ հրատարակության տիպոդուստը (2007 թ.)

1.2.2. ԱՆՕՐԳԱՆԱԿԱՆ ՖՈՍՖԱՏԱՅԻՆ ՄԵԱՅՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ

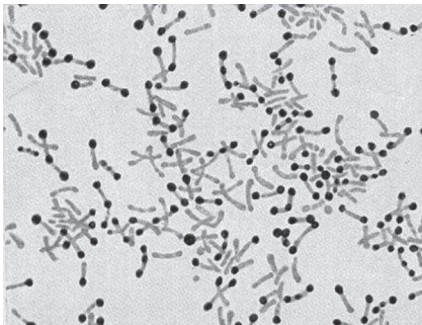
Կենդանի բջջում կան մասնական ֆոսֆատային միացություններ (տե՛ս **ճկ. 1.5**), որոնք ունեն էներգիական դեր: Ռուս կենսաքիմիկոս և մանրէաբան **Իզոր Սյրեփանովիչ Կուլակը** (**ճկ. 1.6**) Անգլիայում հրատարակված իր «Անօրգանական պոլիֆոսֆատների կենսաքիմիա» (1975 թ.) գրքում պարզաբանել է բջջում **անօրգանական պո-**

լիֆոսֆատների դերը:

Բակտերիաներում մա բացահայտել է պոլիֆոսֆատազ ֆերմենտը, որը ճեղքում է պոլիֆոսֆատները՝ դրանցից անջատելով ֆոսֆատային խումբ: Այդ ընթացքում անջատվում է 36,8 կՋ/մոլ էներգիա:

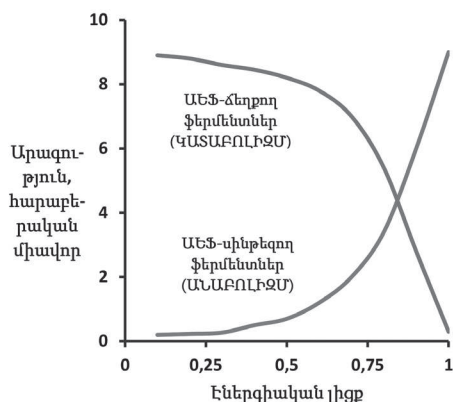
Շատ բակտերիաներում հայտնաբերվել են պրոլիֆոսֆատների կուտակումներ՝ **փոլյուսֆին** անվանումով (**ճկ. 1.7**):

Սնկերում պոլիֆոսֆատները սինթեզվում են ԱԵՖ-ից էներգիային պա-



Նկ. 1.7. Փոլյուսֆինի կուտակումները *Corynebacterium diphtheriae* բակտերիաներում

շարճերի ավելցուկի դեպքում, բայց էներգիայի աղբյուրների ցածր քանակի դեպքում նրանք ճեղքվում են՝ բերելով ԱԵՖ-ի անջատմանը: Պոլիֆոսֆատներն օգտագործվում են բջջի շարժումներում, մասնակցում են տարբեր բջիջների թաղանթներում տեղափոխման համակարգերի, բակտերիաների կենսաշերտերի ձևավորմանը, միմյանց հետ բջիջների փոխազդեցությանը: Նրանք օգտագործվում են նաև մանրէների դասակարգման նպատակով:



Նկ. 1.8. Էներգիական լիցքի և ԱԵՖ-ի չհափոխումները

Բջջի էներգիական վիճակը բնութագրելու նպատակով 1967 թ.-ին ամերիկացի կենսաքիմիկոս Դան Ատկինսոնն առաջարկել է **էներգիական (ադենիլատային) լիցքի** գաղափարը՝

$$\text{ԱԳԵՆԻԼԱՏԱՅԻՆ ԼԻՑՔ} = \frac{([\text{ԱԵՖ}] + 0,5 [\text{ԱԿՖ}])}{([\text{ԱԵՖ}] + [\text{ԱԿՖ}] + [\text{ԱՄՖ}])}$$

Փոփոխվելով հիմնականում 0.5-ից մինչև 1 արժեքները (նկ. 1.8)՝ այն իրենից ներկայացնում է էներգիայով բջջի լիցքավորվածությունը: Էներգիական

լիցքը մեծանում է շնչառության խթանման ընթացքում: Բնականոն վիճակում այն հավասար է 0.9-ի: Այդ լիցքը կարող է հավասարվել 0-ի, եթե բջջում առկա լինի միայն ԱՄՖ:

1.2.3. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԹԱՂԱՆԹԱԿԱՊ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐ: ՊՐՈՏՈՆԱՅԻՆ ԵՎ ԱՅԼ ԻՈՆԱՅԻՆ ԳՐԱԴԻԵՆՏՆԵՐ

Կենդանի բջջում տարբերակվում են նաև **էներգիայի աղբյուրներ, որոնք կենսաթաղանթների հետ կապված գործոններն են**: Դրանցից են **իոնային գրադիենտները** և հատկապես **H⁺-ային գրադիենտը**:

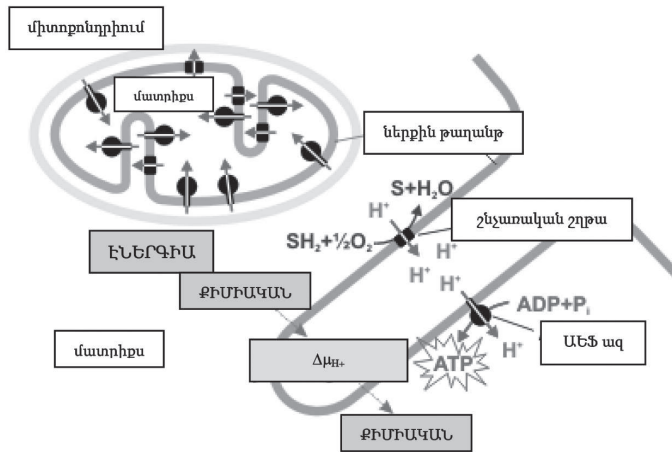
H⁺-ային գրադիենտը թաղանթով H⁺-ների տեղափոխման (նկ. 1.9) և H⁺-ների համար թաղանթի ցածր քանակության արդյունք է: H⁺-ային գրադիենտի հաշվին բջջում կարող է կատարվել մեխանիկական, քիմիական, էլեկտրական և օսմոսային աշխատանք (տե՛ս նկ. 1.1), որին կանոդադառնա՞նք հաջորդիվ: Ամենակարևորն այն է, որ H⁺-ային գրադիենտը կարող է ձևավորվել ԱԵՖ-ի՝

H⁺-ային գրադիենտ < - > ԱԵՖ:

H⁺-ային գրադիենտը կամ H⁺-ների համար թաղանթով էլեկտրաքիմիական պոտենցիալների տարբերությունը ($\Delta\mu_{H^+}$) կազմված է երկու բաղադրիչից՝ էլեկտրական և քիմիական՝

$$\Delta\mu_{H^+} = \Phi \Delta\psi + RT \Delta\pi H,$$

որտեղ $\Delta\psi$ -ը թաղանթով էլեկտրական



Նկ. 1.9. Պրոտոնների տրոհափոխումը միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթով, պրոտոնային գրադիենտի առաջացումը և նրա հաշվին կատարվող աշխարհանքը

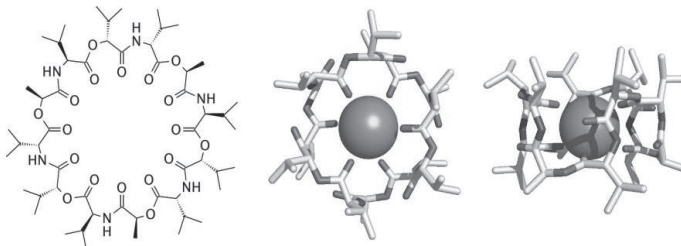
պոտենցիալների տարբերությունն է՝ թաղանթային պոտենցիալը, ΔpH -ը՝ pH -ի թաղանթով տարբերությունը՝ $-\ln[H^+]_p / [H^+]_n$, իսկ F -ը Ֆարադեյի թիվն է՝ հավասար 96,485 Կ/մոլ կամ ԿՋ/(Վ Գ_{էլ}վ), R -ը՝ համընդհանուր գազային հաստատունը, որը հավասար է 8.31 Ջ/(Կ մոլ), T -ն՝ բացարձակ ջերմաստիճանը: Այդ մեծությունը հաշվարկվում է Ջ/մոլ միավորներով: Վերով հաշվարկելու համար անհրաժեշտ է $\Delta\mu_H^+$ -ի արժեքը բաժանել F -ի վրա՝ $\Delta\mu_H^+ / F$: Վերջինս Պ. Միտչելի առաջարկով անվան-

վում է **պրոտոնաշարժ ուժ** և նշանակվում է Δp -ով: Այսինքն՝ 25 °C-ում՝

$$\Delta p = F \Delta\psi - 0.06 \Delta pH,$$

որտեղ բացասական նշանը պայմանավորված է pH -ի ներկայացման արժեքով: Նշված հավասարումից բխում է, որ 1 արժեքով ΔpH -ը համարժեք է 0.06 Վ կամ 60 մՎ արժեքով $\Delta\psi$ -ին: Այդ նույն արժեքը հավասար է 5.7 մՋ/մոլին:

H^+ -ային գրադիենտի մեծությունը որոշվում է ըստ բաղադրիչների՝ $\Delta\psi$ -ի և



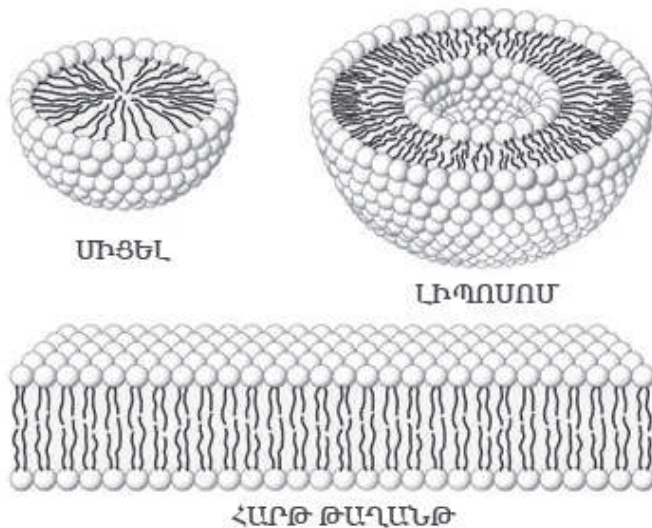
Նկ. 1.10. Վալինոմիցինի կառուցվածքի (չափից) և K^+ -ի կապման ու սպիրակուցի կոնֆորմացիայի փոփոխության (աջից) գծապատկերը

ΔpH-ի գումարի:

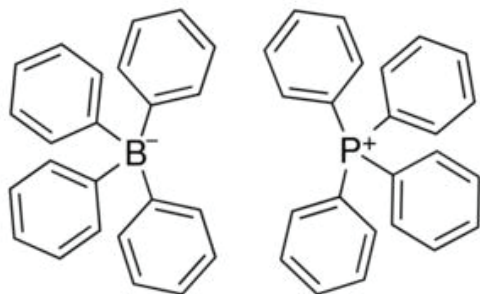
Δψ-ի որոշման համար ավանդաբար օգտագործում են միկրոէլեկտրոդները, որոնք կիրառելի են մեծ չափերի բջիջների համար: Բակտերիաները կամ միտոքոնդրիումները և քլորոպլաստներն իրենց չափերով փոքր են: Պետք է նկատել նաև, որ զուգորդող քաղանքներն ունեն մեծ օհմային դիմադրություն, որը սահմանափակում է միկրոէլեկտրոդների կիրառումը: Առանձին դեպքերում միայն, օրինակ՝ հսկա առնվազն 2 անգամ մեծ չափերով աղիքային ցուպիկի, խոշոր ցիանաբակտերիաների կամ ջրիմուռների քլորոպլաստների համար հաջողվել է որոշել Δψ-ը միկրոէլեկտրոդների միջոցով:

Δψ-ի որոշման համար կիրառվում են անուղղակի մեթոդներ, որոնցից է **քափանցող իոնների եղանակը**:

Դեռևս վաղուց Պ. Միտչելը փորձեց բակտերիաներում և քլորոպլաստներում որոշել Δψ-ն քաղանքով **կալիումի իոնի (K^+) քաշխման** որոշման միջոցով՝ միջավայրում ավելացնելով իոնների համար քաղանքի քափանցելիությունը մեծացնող կալիումական իոնաֆոր **վալինոմիցինը (նկ. 1.10)**: Վերջինը դեպսիպեպտիդ է՝ կազմված 12 ամինաթթվային մնացորդներից: Բոլոր այդ մնացորդները կարևոր են K^+ , ռուբիդիումի (Rb^+), ցեզիումի (Cs^+) և այլ մետաղների իոնների կապման և համալիրի առաջացման համար: Վերջինիս դեպքում փոփոխվում է վալինոմիցինի տարածադիրքային կառուցվածքը (տե՛ս **նկ. 1.10**): Լինելով ճարպալուծ՝ վալինոմիցինը տեղաշարժվում է քաղանքում՝ ըստ Δψ-ի և կոնցենտրացիայի գրադիենտի տեղափոխելով K^+ -ները: Այդ իոնների նկատմամբ այն օժտ-



Նկ. 1.11. Լիպիդային քաղանքների մոդելներ՝ միցել, երկշերտ լիպոսոմ և երկշերտ հարթ քաղանք

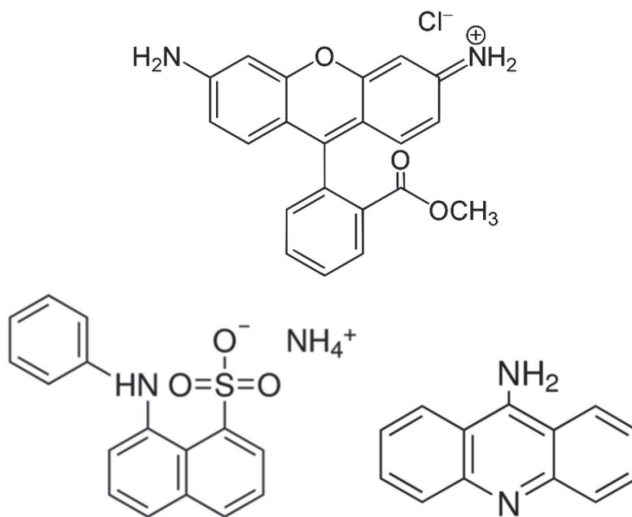


Նկ. 1.12. Տեթրաֆենիլբորատի անիոնը (շախից) և տեթրաֆենիլֆոսֆոնիումի կատիոնը (աջից)

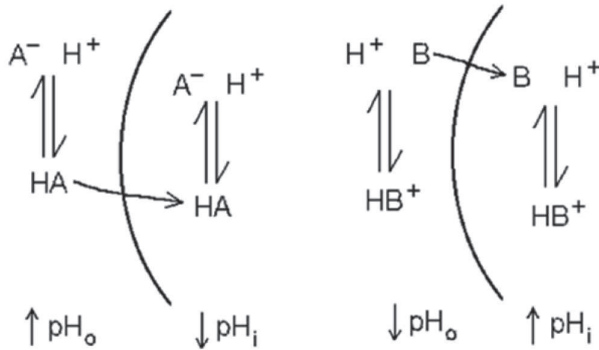
ված է բարձր ընտրողականությամբ: Վալինոմիցինի օգնությամբ K^+ -ների տեղափոխության մեխանիզմը պարզաբանվել է **լիպիդային քաղանքների մոդելներում** ինչպես **երկշերտ հարթ քաղանքներում**, այնպես էլ երկշերտ լիպիդային բշտիկներում՝ **լիպոսոմներում** (նկ. 1.11): Ցույց է տրվել, որ K^+ -ների տեղափոխումն իրականացնում է մի քանի փուլերով, այդ տեղափոխման արագությունը կախված է քաղանքի

հատկություններից և արտաքին գործոններից:

Վալինոմիցինն անջատվել է *Streptomyces* ակտինոբակտերիաներից դեռևս 1955 թ.-ին և հանդիսանում է հակաբիոտիկ: Այն կարող է արգելակել շատ գրամդրական բթվայնասեր բակտերիաների և խմորասնկերի բազմացումը: Հետաքրքիր է, որ նպաստելով բջիջներից K^+ -ների ելքին՝ վալինոմիցինը կիրառվում է վիրուսներով ախտա-



Նկ. 1.13. Լուսածորվող զոնդերի՝ մեթիլռոդամին քլորիդի, ամոնիում 1-ամիլինամալթալեն-8-սուլֆոնաթթվի (վերևում) և 9-ամինասակրիդի (ներքևում) քիմիական կառուցվածքները



Նկ. 1.14. ΔpH -ի որոշման մոտեցումները, A-ով և B-ով նշանակված են բթվի անհիդրիդը և ոչ լիցքավորված մնացորդը

հարված բջիջների դեմ պայքարում, ինչպես նաև ընտրողական տարբեր էլեկտրոդներում:

Դրանք ձևավորվում են ֆոսֆոլիպիդների ամֆիֆիլ հատկության հաշվին: Այնուհետև կիրառվեց նաև Rb^+ -ը: Նման դեպքում թաղանթով այդ իոնների բաշխումը դիտարկվում է որպես թաղանթի վրա $\Delta\psi$ -ի առկայության հետևանք: Իսկ այդ բաշխումն իր հերթին որոշվում է ընտրողական էլեկտրոդների օգնությամբ կամ նշակիր մասնիկների՝ իզոտոպների միջոցով: Սակայն տարբեր թաղանթներում հայտնաբերվել են այդ իոնները տեղափոխող բազմապիսի համակարգեր, մասնավորապես՝ K^+/H^+ -հակապոտերներ (հակատեղափոխիչներ) կամ K^+ -ԱԵՖ-ազներ, որոնք դժվարացնում են $\Delta\psi$ -ի առկայության հաշվին իոնների բաշխման գանազանում:

Առաջնորդվելով նրանով, որ $\Delta\psi$ -ն թաղանթի մեկ մակերևույթից դեպի մյուսը միավոր լիցքի տեղափոխման աշխատանքի չափն է, առաջարկվեցին *լիցքակիր սինթեզված իոններ*,

որոնք կարող են քափանցել քաղանթով և բաշխվել նրա երկու կողմերի միջև հենց $\Delta\psi$ -ի հաշվին: Այդ իոններն անվանվեցին *քափանցող իոններ*: Այդ ուսումնասիրություններում Պ. Միտչելի հետ միասին աչքի ընկան Վ. Պ. Սկուլաչովը, ռուս ֆիզիոլոգ ու կենսաֆիզիկոս Եֆիմ Արսենտևիչ Լիբերմանը և շատ ուրիշներ: Նշված երկու գիտնականներն արժանացան Պետական մրցանակի:

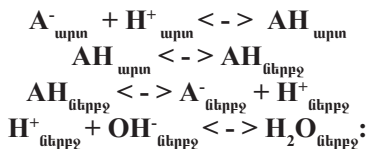
Կարևոր է, որ այդ իոնները լինեն ճարպալուծ և ազատ քափանցեն թաղանթով, ինչպես նաև չմասնակցեն բջջում նյութափոխանակությանը: Հնարավորինս պետք է գնահատվի նաև այդ իոնների թաղանթին ադսորբցումը: Այդպիսի հատկություններով օժտված են այն մասնիկները, որոնց լիցքը բաշխված է ամբողջ կառույցով կամ էկրանացվում է հիդրոֆոր փոխարինող խմբերով: Դրանցից են *փեպրաֆենիլ-բորապի անիոնը* կամ *փեպրաֆենիլ-ֆոսֆոնիումի կապիոնը* (նկ. 1.12) և շատ այլ մասնիկներ: Նրանց բաշխումը պայմանավորված է թաղանթային

պոտենցիալի ուղղվածությամբ և արժեքով: Այդ լիցքակիր մասնիկների փափանցման մեխանիզմը պարզաբանվեց լիպիդային թաղանթների մոդելներում:

Δψ-ն կարող է արձանագրվել նաև **լուսածորվող լիցքակիր զոնդերի** օգնությամբ, որոնցից է, օրինակ, սինթեզված **մեթիլորոդամինը** (նկ. 1.13), որն էլեկտրադրական միացություն է: Էլեկտրաբացասականներից է **1-անիլինանավթալեն-8-սուլֆոնաթթուն** (տե՛ս նկ. 1.13): Այդ միացությունների լուսածորման ուժեղացումը պայմանավորված է նրանց՝ թաղանթի հիդրոֆոր շերտով անցնելու ունակությամբ: Լինելով լիցքակիր՝ դա արտացոլում է Δψ-ի առկայությունը:

ΔpH-ի արժեքի որոշման նպատակով օգտագործվում են ճարպալուծ բույլ թթուներ, որոնք կարող են քափանցել թաղանթով (չեզոք (AH) չև) և բաշխվել թաղանթի երկու կողմերի միջև pH-ի տարբերության համաձայն (նկ. 1.14).

ΔpH-ը հաստատվում է H⁺-ների դեպի բջիջ ուղղված հոսքերի չափումներով



Դրանցից են քացախական, բենզոյական, սալիցիլային (հիդրօքսի-բենզոյական) թթուները: Նման ձևով ΔpH-ի որոշման համար կարող են օգտագործվել նաև թույլ հիմքեր (տե՛ս նկ. 1.10), օրինակ՝ մեթիլամինը:

Կիրառվում են նաև pH-ի փոփոխու-

թյան այլ ցուցիչներ, այդ թվում՝ **լուսածորվող զոնդեր**, օրինակ՝ **9-ամֆինասկրիդինը** (տե՛ս նկ. 1.13): ΔpH-ի արժեքը կարող է հասնել 1-2-ի:

Նշված մեթոդներով որոշվեցին Δψ-ն և ΔpH-ը: Տարբեր կենդանի բջիջներում ինչպես պլազմային թաղանթի, այնպես էլ միտոքոնդրիումների կամ քլորոպլաստների ներքին թաղանթների վրա H⁺-ային գրադիենտը հասնում է մեծ արժեքների՝ մինչև -160-200 մՎ-ի ու չի գերազանցում -250 մՎ-ը: Այդպիսի մեծությունը թաղանթով H⁺-ների տեղափոխման արդյունք է:

H⁺-ային գրադիենտն էներգիայի այլ ձևի՝ ԱԵՖ-ի ձևափոխող կենսաթաղանթները կոչվում են **գուգորդող**: Դրանցից են բակտերիաների պլազմային թաղանթը, միտոքոնդրիումների և քլորոպլաստների ներքին թաղանթները, քրոմատոֆորների թաղանթը: Վերջին տարիներին նրանց շարքին են դասվում նաև կենդանիների բջիջների պլազմային թաղանթը, տարբեր բջիջների կորիզաթաղանթը, Գուլջիի սպարատի և վակուոլների թաղանթները, արտազատող բշտիկների թաղանթները և այլն: Կենսաէներգետիկայում H⁺-ները ստացել են **գուգորդող իոններ** անվանումը, իսկ H⁺-ային գրադիենտի հաշվին ընթացող էներգիային գործընթացները կազմում են **պրոտոնային էներգետիկա**:

Էներգիայի աղբյուր կարող է ծառայել նատրիումի իոնների (Na⁺) **նապրիումային գրադիենտը**

$$\Delta\mu_{Na^+} = F \Delta\psi - R T \Delta pNa:$$

H⁺-ի համեմատ Na⁺-ը որպես գու-

գործող իոն ունի որոշակի **առավելություններ**.

- Բնության մեջ ավելի շատ է (օվկիանոսում Na^+ կազմում է 5×10^{-1} Մ, իսկ H^+ -ը՝ 10^{-7} Մ):
- Բջջաթաղանթներն ավելի թափանցելի են H^+ -ի, քան Na^+ -ի համար (սպիտակուցներն ավելի լավ ակցեպտորներ են H^+ -ի, քան Na^+ -ի համար): Կամ H^+ -ի համար բջջաթաղանթների լիպիդային

երկշերտի հաղորդականությունը 10^6 անգամ մեծ է, քան Na^+ -ի համար: Սակայն հաշվի առնենք, որ $[\text{H}^+]_{\text{արտ}} < [\text{Na}^+]_{\text{արտ}}$:

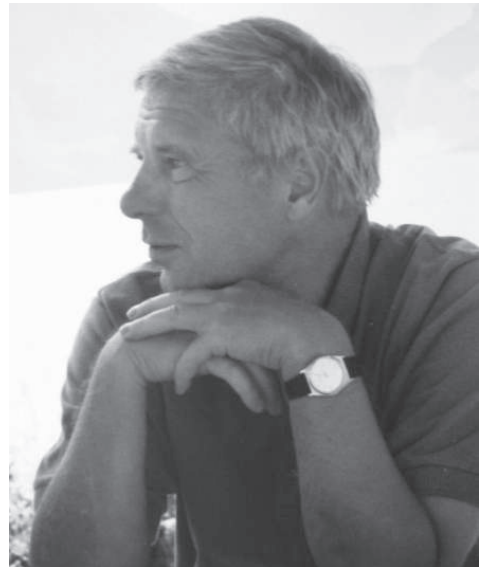
Na^+ -ային գրադիենտի հաշվին ընթացող էներգիային գործընթացները կազմում են **նապրիումային էներգե-տիկա**: Սակայն չի բացառվում, որ կա միգուցե մաս այլ զուգորդող իոն, օրինակ՝ կալիումի կամ կալցիումի իոնը:

1.3. ՆԱՏՐԻՈՒՄԱՅԻՆ ԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱ

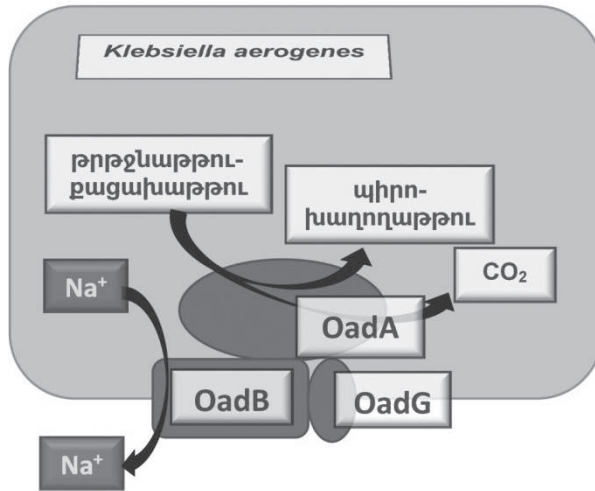
Na^+ -ային էներգետիկան այն հետաքրքիր հայտնագործություններից է, որը կատարվեց Պ. Միտչելի քեմիստոսային տեսության փորձարարական ապացույցների որոնման ճանապարհին մի մեծ խումբ գիտնականների կողմից: Այսպես՝ 1977 թ.-ին ճապոնացի կենսաէներգետիկոս Յուտոմու Ունեմոտոն *Vibrio alginolyticus*-ում և ծովային ու աղասեր այլ բակտերիաներում՝ հատկապես հիմնային միջավայրում, նկարագրեց շնչառական շղթաների ֆերմենտներից մեկի՝ **վերականգնված միկոպրինամիդադենինդի(երկ) նուկլեոիդիդի (ՆԱԴ.Ի) օքսիդազի ակտիվացում Na^+ -ների կողմից**:

Հետագայում պարզվեց, որ այդ իոններից կախված շնչառության գործընթացը տեղայնացված է ՆԱԴ.Ի դեհիդրոգենազի և ուրիքինոնի միջև: Այնուհետև նա ցույց տվեց այդ ֆերմենտի աշխատանքի արդյունքում թաղանթի վրա $\Delta\psi$ -ի ստեղծումը, որն արգելակվում է հակաթիոտիկ գրամիցիդինով:

Նման ֆերմենտն աղիքային ցուպիկում իր ակտիվության համար չի պահանջում Na^+ -ներ: 1991 թ.-ին Վ. Պ. Սկուլաչովը և այլ գիտնականներ բացահայտեցին *Na^+* **տեղափոխող շնչառական օքսիդազներ** մաս *Escherichia coli*-ում



Նկ. 1.15. Պիեթր Միչլերը
(ծնվ. 1940 թ.)

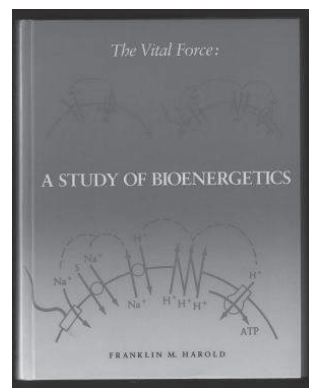


Նկ. 1.16. Բակտերիաների թրթռաթուքաղաթաթու ղեկարթորսիլազի կառուցվածքի և գործառության գծապատկերը

կամ *Bacillus* sp. բակտերիաներում, ինչպես նաև հնագույն մանրէներում՝ տարբեր արքեյներում:

1980 թ.-ին գերմանացի քիմիկոս և կենսաէներգետիկոս **Պիթեր Դիմրո-բը (նկ. 1.15)** հաղորդեց պայմանակա-

նորեն ախտածին բակտերիաներից *Klebsiella aerogenes*-ում $\Delta\mu_{Na^+}$ -ի **առաջ-նային սպեղծման մասին**: Դա տար-բեր **ղեկարթորսիլազների** ֆերմենտ-ների միջոցով թաղանթով Na^+ -ների տե-ղափոխման արդյունքն է:



Նկ. 1.17. Ֆրանկլին Հարոլդը (ծնվ. 1929 թ.) և կենսաէներգետիկային նվիրված նրա գիրքը (1986 թ.)

Այդ բակտերիաներում, օրինակ, քրթջնաքթուքացախաքթու դեկարբօքսիլազը (նկ. 1.16) կազմված է երեք ենթամիավորներից՝ 1:1:1 հարաբերակցությամբ, որոնք ունեն 65, 34 և 12 կԴա մոլեկուլային զանգվածներ: Այդ ենթամիավորներից մեծը՝ OadA-ն, ծայրամասային թաղանթային սպիտակուց է, որում գտնվում է կատալիտիկ կենտրոնը, իսկ մյուս երկուսը տեղաբաշխվում են թաղանթում և ինտեգրալ սպիտակուցներ են: Երկրորդ ենթամիավորն անմիջականորեն մասնակցում է Na^+ -ների տեղափոխմանը: Ընդ որում՝ Na^+ -ային գրադիենտի արժեքը մոտ էր 115 մՎ-ի: Դեկարբօքսիլացման նման գործընթացներ հայտնաբերվեցին նաև այլ բակտերիաներում:

Ստրեպտոկոկերում խմորման ընթացքում ամերիկացիներ **Դեիդ-Քեֆնե-րը** և **Ֆրանկլին Հարոլդը** (նկ. 1.17) բացահայտեցին Na^+ **տեղափոխող ԱԵՖ-ազներ**: Այդպիսի ԱԵՖազային ակտիվությունը բարձր է հիմնային միջավայրում ($\text{pH} > 8.0$): Նման ԱԵՖ-ազներ հայտնաբերվեցին բազմազան բակտե-

րիաներում, այդ թվում՝ *Propiogenum modestum*-ում և միկոպլազմներում:

Յույց տրվեց, որ ԱԵՖազային ակտիվությունը էապես՝ 10 անգամ, խթանվում է Na^+ -ների օգնությամբ: Կառուցվածքով այդ ԱԵՖ ազները պարունակում են 5 ենթամիավորներ, որոնք նման են F_1 -ի ենթամիավորներին, սակայն ի տարբերություն վերջինի՝ չեն արգելակվում յուրահատուկ արգելակիչների օգնությամբ: Ենթադրվում է, որ Na^+ -ի կապումը հանգեցնում է ամինաթթվային մնացորդներից Glu-319 գլյուտամինաթթվի ապապրոտոնացման և քիրոզինի մնացորդի տարածադիրքային փոփոխության, և այդ գործընթացները նվազեցնում են էներգիային արգելքի արժեքը և ապահովում իոնի տեղափոխումը:

Տարիներ անց ճապոնացի կենսաքիմիկոս **Հիրոշի Կոբայաշին** (նկ. 1.18) հիմնային միջավայրում դիտեց ադիքային ցուպիկների ած H^+ -ների համար թաղանթի թափանցելիությունը մեծացնող քիմիական միացությունների՝ **պրոտոնաֆորոնների** առկայությամբ: Այդ



Նկ. 1.18. Հեղինակը Հիրոշի Կոբայաշիի լաբորատորիայում՝ ճապոնիայում (1995 թ.)



Նկ. 1.19. *Methanosarcina mazei* արքեբակտերիաներն էլեկտրոնային մանրադիտակի տակ

երևույթը նա բացատրեց նշված պայմաններում այդ բակտերիաներում Na^+ -ային էներգետիկայի առկայությամբ:

Դեռ ավելին՝ ամերիկացիներ Ռ. Լախտին և Ա. Մալոնեյը *Methanosarcina mazei* արքեբակտերիաներում (նկ. 1.19) հայտնաբերեցին նոր տեսակի առաջնային պոմպեր՝ Na^+ տրանսպորտող պոմպ-ֆոսֆատազներ: Ի դեպ, այս արքեյները գտնվել են մեթանածին տիղմում:

Բակտերիաների հետ ստացված արդյունքները հաստատվեցին թաղանթային բշտիկների հետազոտություններում և Na^+ -ից կախված ֆերմենտների անջատման ու լիպոսոմներում վերակառուցման փորձերում: Ցույց է տրվել, որ թաղանթային բշտիկներում սուբստրատի 1 մոլեկուլի դեկարբոքսիլացման ընթացքում թաղանթով տեղափոխվում է 2 Na^+ , և պրոտոնլիպոսոմներում դեկարբոքսիլազի վերակառուցման ու տարբեր սուբստրատների օքսիդացման արդյունքում կարող է ստեղծվել բավականին մեծ Na^+ -ային գրադիենտ:

Կենդանի բջիջներում էներգետիկական զուգորդման տարբեր օղակներում Na^+ -ները կարծես կատարում են

միջնորդող դեր: Ընդ որում՝ Na^+ -ային էներգետիկական որոշակի բջիջներում կարող է գործել միայնակ՝ ամբողջությամբ ապահովելով էներգիայի չեփոխությունները, կամ էլ այլ բջիջներում համարել H^+ -ային էներգետիկայի հեղուկ: Վերջին հնարավորությունը մեծացնում է տարբեր բջիջների, մասնավորապես *E. coli* կամ *Salmonella typhimurium* բակտերիաների հարմարումը տարբեր պայմաններում, հատկապես pH-ի արժեքների լայն տիրույթում՝ թթու միջավայրերից մինչև հիմնային միջավայրեր:

Na^+ -ային պոտենցիալի միջնորդող դերն էներգետիկական զուգորդման գործընթացում ունի որոշակի առավելություններ: Արդեն նշվածներին ավելացնենք.

- բջիջները կայուն են H^+ -ի ցածր ակտիվությամբ (բարձր pH) միջավայրերում,
- բջջի ֆերմենտներն ավելի զգայուն են H^+ -ի, քան Na^+ -ի նկատմամբ:

1.4. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ ԿԵՆՍԱԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱՅԻ ՕՐԵՆՔՆԵՐԸ

Բջջում էներգիայի հիմնական աղբյուրների՝ ԱԵՖ-ի և $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի կամ $\Delta\mu_{\text{Na}}^{+}$ -ի մասին պատկերացումներից կարևորը դրանց՝ միմյանց ձևափոխությունն է: Դրա օրինաչափությունների ամփոփմամբ 1992 թ.-ին Վ. Պ. Սկուլաչովը ձևակերպեց *էներգիայի աղբյուրների մասին կենսաէներգետիկայի կամ ուղղակի բջջային կենսաէներգետիկայի օրենքները*: Դրանք երեքն են: Դրանց հիմքում է արևի՝ որպես կյանքի համար էներգիայի արտաքին հիմնական աղբյուրի մասին պատկերացումը (նկ. 1.20): Սա, ինչպես արդեն նշել ենք, կարևոր է նաև կենդանի օրգանիզմներում թերմոդինամիկայի օրենքների կիրառման տեսակետից:

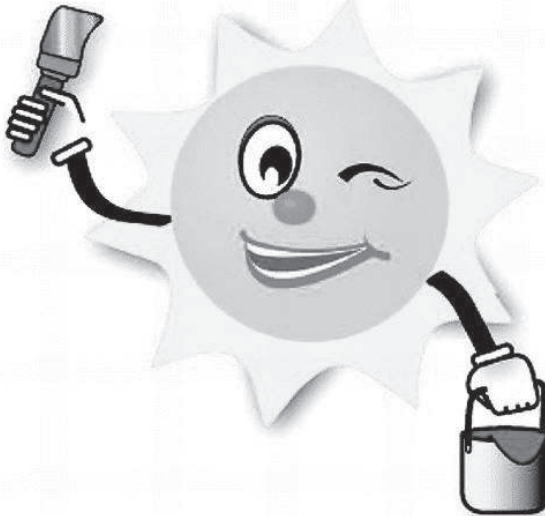
Առաջին օրենքը հռչակում է, որ բջի-

ջը ուղղակիորեն չի օգտագործում արտաքին էներգիան, այն ձևափոխում է ԱԵՖ-ի և $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի կամ $\Delta\mu_{\text{Na}}^{+}$ -ի և այնուհետև օգտագործում օգտակար աշխատանք կատարելու համար:

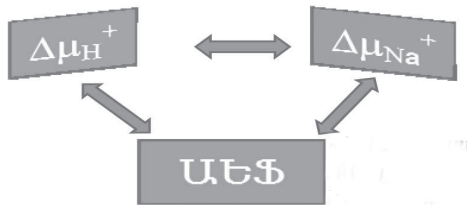
Երկրորդ օրենքով սահմանվում է, որ բջիջն ունի և կարող է օգտագործել էներգիայի առնվազն երկու աղբյուր (ԱԵՖ և $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ կամ $\Delta\mu_{\text{Na}}^{+}$):

Վերջապես՝ երրորդ օրենքը հաստատում է, որ բջջում էներգիայի տարբեր աղբյուրները (ԱԵՖ և $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ կամ $\Delta\mu_{\text{Na}}^{+}$) կարող են միմյանց փոխարկվել (նկ. 1.21), և այն կարող է բավարարել իր էներգիային պահանջմունքները, եթե այդ աղբյուրներից մեկը ստանում է արտաքինից:

Իրոք, կան կենդանի օրգանիզմներ,



Նկ. 1.20. Արևը կյանքի համար էներգիայի արտաքին հիմնական աղբյուրն է



Նկ. 1.21. Բջջում էներգիայի հիմնական աղբյուրների՝ միմյանց փոխարկումը

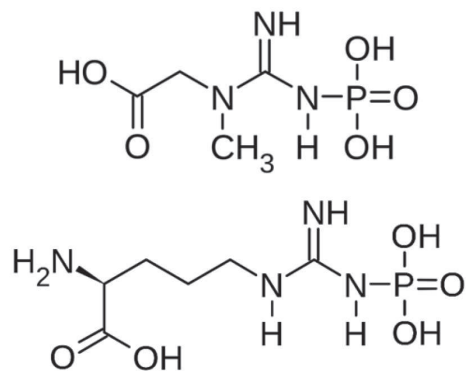
որոնք կենսագործում են նշված էներգիայի աղբյուրներից միայն մեկ տեսակի հաշվին, որն անմիջականորեն ստեղծվում է արտաքին էներգիայի օգտագործմամբ:

Ընդունենք, որ երկրագնդում կենդանի օրգանիզմների համար առաջնային արտաքին էներգիան արեգակի լույսն է:

1.5. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ՊԱՀՈՒՍՏԱՅԻՆ (ԲՈՒՖԵՐԱՅԻՆ) ՁԵՎԵՐԸ

Բջջում էներգիայի աղբյուրների մասին պարկերացումների զարգացումը հանգեցրեց այն տեսակետին, որ կան նաև պահուստային (բուֆերային) չեկեր: Դրանք կարող են փոխարկվել էներգիայի հիմնական աղբյուրներից մեկի և հետո օգտագործվել աշխատանք կատարելու նպատակով: Չի բացառվում նրանց հաշվին անմիջականորեն աշխատանքի կատարումը: Դրանցից են՝

- **Կրեատինֆոսֆատը (նկ. 1.22)**, որը բացահայտվել է շատ ողնաշարավոր կենդանիների կմախքային մկաններում 1927 թ.-ին Անգլիայում՝ Քեմբրիջի համալսարանում, **Ֆիլիպ և Գրեյս Էզլլոունների** և ԱՄՆ-ում՝ Հարվարդի բժշկական դպրոցում, **Սայրուս Ֆրիսկեի** ու **Յեյաաբազադա Սուբառնույի** կողմից:



Նկ. 1.22. Կրեատինֆոսֆատի (վերևում) և արգինինֆոսֆատի (ներքևում) քիմիական կառուցվածքները

Այն իրենից ներկայացնում է ամինաթթվի՝ մեթիլգլուամինդինքալսային թթվի ֆոսֆատային ածանցյալ (տես **նկ. 1.22**): Ի տարբերություն ԱԵՖ-ի՝ կրեատինֆոսֆատում ֆոսֆատային խումբը կապվում է կրեատինին ազոտի ատոմի միջոցով՝ ֆոսֆոամիդային կապի (-N-P-) հաշվին: Այդ տարբե-

րությամբ կարելի է բացատրել այն, որ կրեատինֆոսֆատի ճեղքումից ստանդարտ պայմաններում անջատվում է ավելի շատ էներգիա՝ 43,1 կՋ/մոլ: Կրեատին շատ սինթեզվում է լյարդում, ենթաստամոքսային գեղձում և երիկամներում, բայց կրեատինֆոսֆատի քանակը մեծ է մկաններում և մյարդային բջջիներում՝ այն գերազանցում է ԱԿՖ-ի քանակը: Կրեատինֆոսֆատը պահպանում է ԱԿՖ-ի քանակը կրեատինֆոսֆատկինազ ֆերմենտի մասնակցությամբ ԱԿՖ-ի հետ փոխազդեցության հաշվին. այս ռեակցիան կոչվում է *Կարլ Լոմանի* անունով՝

Կրեատինֆոսֆատ + ԱԿՖ -> Կրեատին + ԱԿՖ:

- Արգինինֆոսֆատը (նկ. 1.22), որը արգինինկինազ ֆերմենտի մասնակցությամբ փոխազդում է ԱԿՖ-ի հետ՝ նրան փոխանցելով ֆոսֆորական խումբը և առաջացնելով ԱԿՖ՝

Արգինինֆոսֆատ + ԱԿՖ -> Արգինին + ԱԿՖ:

Արգինինֆոսֆատի ճեղքման արդյունքում ստանդարտ պայմաններում

անջատվում է 32,2 կՋ/մոլ էներգիա: Արգինինֆոսֆատը հայտնաբերվել է ինֆուզորիաներում, որոշ տափակ որդերի, հողվածոտանիների և այլ անողնաշար կենդանիների մկաններում (**նկ. 1.23**), սինթեզվում է արգինինի և ԱԿՖ-ի փոխազդեցության արդյունքում ու փաստորեն ծառայում է որպես ֆոսֆատային խմբի պաշար (բուֆեր) ԱԿՖ-ի սինթեզի համար:

Վերջերս (2015 թ.) ստացել են արգինինֆոսֆատի բյուրեղներ և ուսումնասիրել դրանց հատկությունները:

Տարբեր բակտերիաներում հայտնաբերվել են պիրոֆոսֆատներ (տե՛ս **նկ. 1.5**), որոնք պիրոֆոսֆատազի միջոցով կարող են առաջացնել $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$:

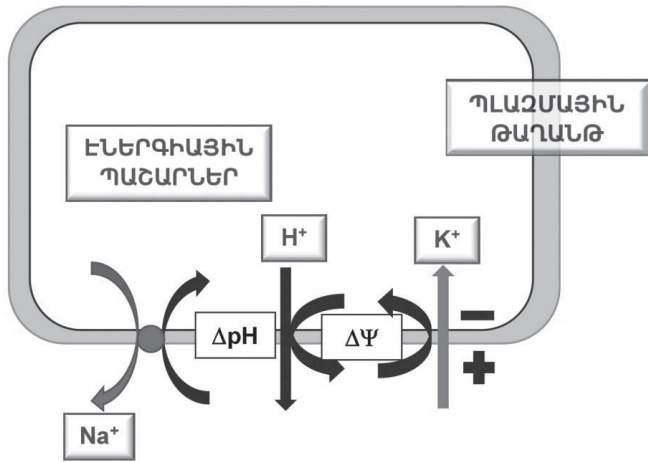
- Նատրիում-կալիումային գրադիենտը:

Վերջինս թաղանթի վրա ստեղծվում է շնչառության կամ ԱԿՖ-ազի օգնությամբ ԱԿՖ-ի ճեղքման արդյունքում պրոտոնային գրադիենտի հաշվին և հետո կարող է օգտագործվել օսմոսային աշխատանք կատարելու համար՝

$$\Delta G_{\text{է-կամ ԱԿՖ}} \rightarrow \Delta\mu_{\text{H}}^{+} = F \Delta\psi - R T \Delta p\text{H:}$$



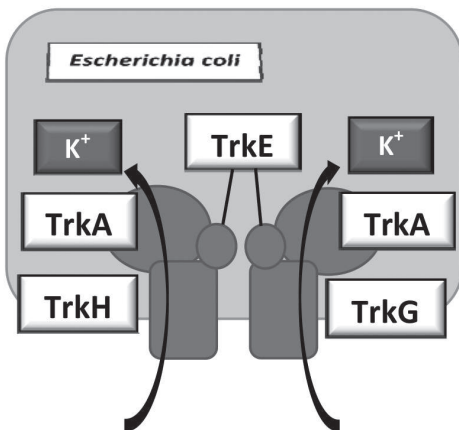
Նկ. 1.23. Արգինինֆոսֆատը հայտնաբերվել է խեցգետնակերպերի մկաններում. արգինինկինազը կարող է առաջացնել մարդու ախրգիկ պատրասխաններ



Նկ. 1.24. $\Delta\mu_H^+$ -ից կախված Na^+ - K^+ -ային գրադիենտի սրելոծման գծապարկերը

Առաջացած $\Delta\Psi$ -ի հաշվին K^+ -ի կլանման և այդ իոնների անհավասարաչափ բաշխման ($[\text{K}^+]_{\text{ներք}} > [\text{K}^+]_{\text{արտ}}$) արդյունքում $\Delta\Psi \rightarrow \Delta pK$, իսկ ΔpH -ի հաշվին Na^+ -ի դուրս բերման արդյունքում և այդ իոնների անհավասարաչափ բաշխման ($[\text{Na}^+]_{\text{ներք}} < [\text{Na}^+]_{\text{արտ}}$) արդյունքում $\Delta pH \rightarrow \Delta pNa$ (նկ. 1.24): Արդյունքում թաղանթի վրա ստեղծվում է Na^+ - K^+ -ային գրադիենտ:

ΔpK -ն և ΔpNa -ը համապատասխան համակարգերի օգնությամբ էներգիական «քաղցի» ընթացքում կարող են նորից առաջացնել $\Delta\Psi$ և ΔpH : Այսինքն՝ ΔpK -ն բուֆեր է $\Delta\Psi$ -ի համար, իսկ ΔpNa -ը՝ ΔpH -ի համար: Փաստորեն Na^+ - K^+ -ային գրադիենտը բջջի կյանքի որոշակի ընթացքում էներգիայի պահուստ է կամ իրենից ներկայացնում է էներգիայի բուֆերային ձև: Այս գաղա-



Նկ. 1.25. Trk համակարգը կազմող երկու մեխանիզմները E. coli-ում

փարը 1978 թ.-ին առաջարկել է Վ. Պ. Սկուլաչովը:

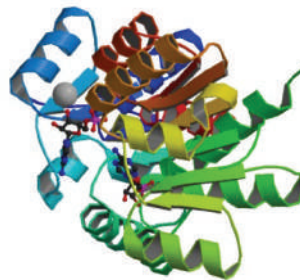
Այստեղ կարևոր է, որ իոնները, որոնք տարածված են արտաքին միջավայրում, և որոնց՝ բջջի թաղանթով տեղափոխումը կատարում է $\Delta\mu_H^+$ -ի պահուստի դեր, չմասնակցեն նյութափոխանակությանը: Այս տեսակետից Na^+ -ի և K^+ -ի դերը պատահական չէ:

$\Delta\mu_H^+$ -ի՝ դեպի ΔpK -ի և ΔpNa -ի և հակառակ ձևափոխման հնարավորությունը ստացավ իր **փորձարարական ապացույցները**, երբ բակտերիաներում բացահայտվեցին $\Delta\psi$ -ի **հաշվին K^+ -ի կլանման համակարգեր**: Դրանցից են **Trk համակարգը** *E. coli*-ում կամ Trk համակարգին նման **Ktr1-p** *E. hirae*-ում և **Ktr-p** *Staphylococcus aureus*-ում: Trk-ին նման համակարգեր գործում են նաև սնկերում և բույսերում:

Trk համակարգը կազմված է չորս սպիտակուցներից՝ TrkA, TrkE, TrkG և TrkH (**նկ. 1.25**), որոնցից TrkA-ն ու-

նի 53 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 458 ամինաթթվային մնացորդներից, պարտադիր է K^+ -ի կլանման համար: Ամինաթթվային մնացորդներից 44%-ը կազմում են բևեռացված մնացորդները: Այս սպիտակուցի կազմում բացակայում է α -պարուրաձև այնպիսի հատված, որով այն կարող է անցնել թաղանթով (անհրաժեշտ է առնվազն 25 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված հատված) և տեղաբաշխվել որպես ինտեգրալ կառույց (**նկ. 1.26**): Ուստի K^+ -ի կլանման համար TrkA սպիտակուցը պետք է փոխադրի մի ինտեգրալ սպիտակուցի հետ և ձևավորի տեղափոխիչ համակարգ:

Ամերիկացի գենետիկ և կենսաքիմիկոս **Վոլֆգանգ Էպստայնի** (**նկ. 1.26**) վերջին տարիների պատկերացումներով՝ բակտերիայի պլազմային թաղանթում ձևավորվում են երկու մեխանիզմներ. TrkH-ը՝ TrkA, TrkE և TrkH սպիտակուցներից, և TrkG-ն՝ TrkA, TrkE և



Նկ. 1.26. Հեղինակը Վոլֆգանգ Էպստայնի (աջից) հետ նրա լաբորատորիայում՝ ԱՄՆ-ում (1992 թ.), *E. coli*-ի TrkA սպիտակուցի համակարգչային մոդելը

TrkG սպիտակուցներից, որոնցից հենց TrkH-ը և TrkG-ն թաղանթում ինտեգրալ սպիտակուցներ են (տե՛ս **նկ. 1.24**): Trk համակարգն ունի K^+ -ի նկատմամբ բավարար խնամակցություն և կարող է տեղափոխել նաև Rb^+ :

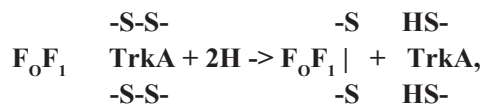
Այս համակարգի զարմանալի առանձնահատկություններից է K^+ -ի կլանման ընթացքում նրա **էներգապահովումը**. այն պահանջում է բջջի էներգիայի աղբյուրներից և՛ ԱԵՖ, և՛ $\Delta\mu_H^+$: Այսպիսի պահանջը բացատրելու նպատակով ենթադրվում է, որ $\Delta\mu_H^+ - p K^+ - h$ **կլանման շարժիչ ուժն է**, իսկ ԱԵՖ-ը, կապվելով TrkA կամ TrkE սպիտակուցներին, կատարում է կարգավորիչի դեր:

Եվ եթե K^+ -ի կլանումն ընթանա H^+ -ի հետ համատեղափոխման (սիմպորտ) սկզբունքով, ապա TrkA համակարգի աշխատանքի արդյունքով ստեղծվող ΔpK -ն, ըստ Ֆ. Հարոլդի և գերմանացի մանրէաբան Էվերտ Բակկերի վերլուծության, կորոշվի հետևյալ հավասարումով՝

$$\text{Lg} ([K^+]_{\text{ներք}} / ([K^+]_{\text{արտ}})) = \Delta pH - 2 F \Delta \Psi / R T:$$

$\Delta \Psi$ -ի ներդրումը 2 անգամ ավելի է, քան ΔpH -ի, քանի որ մեկ K^+ -ի կլանումը կապված է 2 լիցքերի և մեկ H^+ -ի տեղափոխման հետ: Այդպիսի տեղափոխումը տեղի է ունենում աերոբ կամ անաերոբ շնչառության դեպքում: Սակայն խմորման պայմաններում որոշվել են K^+ -ային գրադիենտի շատ մեծ արժեքներ: Դրա բացատրության նպատակով հեղինակը ենթադրում է, որ TrkA-ն թաղանթում անմիջականո-

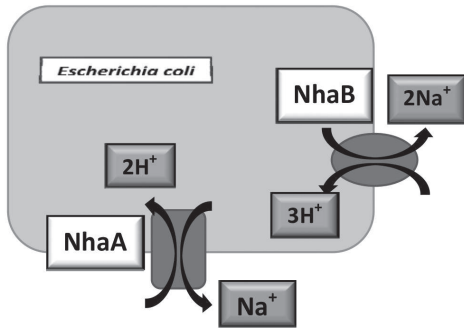
րեն փոխազդում է H^+ -ային F_0F_1 -ԱԵՖազի հետ, որին կանոդադառնաճի հաջորդ գլոխներում, և օգտագործում ԱԵՖ-ի ճեղքման ժամանակ անջատվող էներգիան: Ընդ որում՝ այդպիսի գերհամալիրում F_0F_1 -ԱԵՖազից TrkA-ին էներգիայի փոխանցումը կատարվում է երկսուլֆիդ-երկթիոլ $-S-S- + 2H \rightarrow 2SH$ - անցման միջոցով՝



որի համար պահանջվում են օքսիդավերականգնողական համարժեքներ 2 H -ի ձևով: Վերջիններս կարող են ստացվել բակտերիաներում խմորման վերջնանյութերի, մասնավորապես, ինչպես հետո կծանոթանանք, մրջնաթթվի օքսիդացման արդյունքում: Թերմոդինամիկական և կենսաբանական նպատակահարմարվածության տեսակետից նշենք նաև այն, որ երկու տեղափոխիչներ՝ F_0 -ն և TrkA-ն, օգտագործում են էներգիայի մեկ ձևափոխիչ՝ F_1 -ը: Այդպիսի գերհամալիրն աշխատում է առավել մեծ արդյունավետությամբ, քանի որ ԱԵՖ-ի էներգիան ծախսվում է ոչ միայն $\Delta\mu_H^+$ -ի առաջացման, այլ նաև ΔpK -ի ստեղծման վրա: Այս դեպքում նվազում է նաև էներգիայի կորուստը, թաղանթն էլ դառնում է կայուն վնասվածքների նկատմամբ: Նման ենթադրությունը հիմնավորվում է բազմաթիվ փորձարարական տվյալներով:

Հետագայում **բջջից K^+ -ի ելքը կարող է սպեղծել $\Delta \Psi$** :

TrkA համակարգի նկատմամբ մեծ



Նկ. 1.27. Na^+/H^+ հակատեղափոխիչները *E. coli*-ում

հետաքրքրությունը պայմանավորված է ոչ միայն Na^+/K^+ -ային գրադիենտի ստեղծման բացատրության նպատակով, այլև այն պատճառով, որ K^+ -ի կլանման հաշվին բակտերիաներում ստեղծվում է առավել մեծ K^+ -ային գրադիենտ, և K^+ -ն էական դեր է կատարում բջջի ֆիզիոլոգիական և կենսաքիմիական տարբեր գործընթացներում: Այս համակարգը գործում է չեզոք և թույլ հիմնային միջավայրում: Միգուցե այդ մեծ դերի կատարման համար բակտերիաների բջիջներում առկա են նաև K^+ -ի կլանման բազմաթիվ այլ համակարգեր:

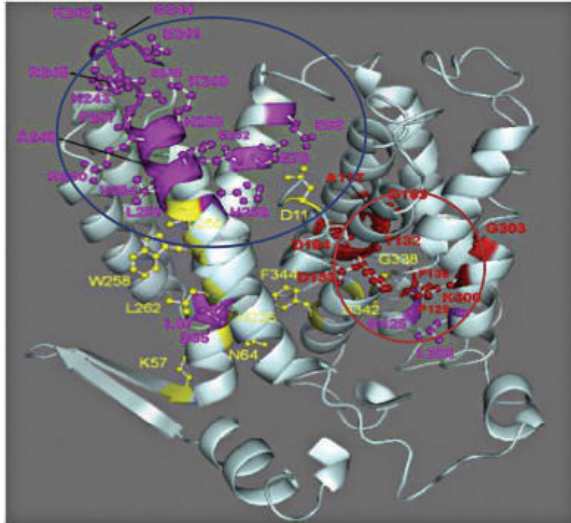
K^+ -ի կլանման *Ktr* համակարգը կազմված է երեք սպիտակուցներից՝ *KtrA*, *KtrB* և *KtrD*, որոնցից առաջինը մանրամասն ուսումնասիրվել է, և առաջարկվել նրա կառուցվածքի մոդելը: Այն գործում է հիմնային միջավայրում: K^+ -ի կլանման համակարգերին կրկին կանդիդատանք:

Փորձարարական ապացույցներից է ΔpH -ի հաշվին Na^+ -ի բջջից դուրս բերման համակարգերի բացահայտումը *E. coli*-ում: Դրանցից են Na^+/H^+ հակատեղափոխիչներ (հակապորտերներ) *NhaA*-ը կամ *NhaB*-ն (ճկ.

1.27): Na^+/H^+ հակատեղափոխիչները նկարագրել են դեռևս Պ. Միտչելը և անգլիացի Ի. Ուեսթը:

NhaA սպիտակուցն ունի 41 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 12 α -պարուրածն հատվածներից, տեղաբաշխվում է թաղանթում որպես ինտեգրալ սպիտակուց, և նրա հաշվումը կախված չէ միջավայրի pH-ից, սակայն նրա ակտիվությունն ունի մեծ կախում pH-ից: Նրա բյուրեղային կառուցվածքի համակարգչային մոդելում տարբերում են իոնների կապման և pH-ի զգայնության հատվածներ (ճկ. 1.28): Ի տարբերություն դրա՝ *NhaB*-ի հաշվումը մեծապես կախված է միջավայրի pH-ից և էապես խթանվում է pH-ի բարձր արժեքներում: Այս երկու համակարգերը Na^+ -ը փոխանակում են H^+ -ի հետ տարբեր համապատասխանաբար 1:2 և 2:3 հարաբերակցությամբ (տե՛ս ճկ. 1.27), և կարևոր են pH-ի բարձր արժեքներում արտաքին միջավայրում Na^+ -ի առկայությամբ բակտերիաների աճի համար:

Փաստորեն *NhaA*-ը կամ *NhaB*-ն բջջի էլեկտրածին մեխանիզմներից են, որոնք կարող են ΔpH -ը փոխարինել $\Delta\psi$ -ի: Ենթադրվում է, որ աղիքային



Նկ. 1.28. Na^+/H^+ հակաթերմոստատիկ սպիրալային NhaA-ի ֆունկցիոնալ հարվածները

Իոնների կապման կենտրոնի ամինաթթվային մնացորդները նշված են կարմիր, pH-ի զգայնության հատվածները՝ դեղին և մանուշակագույնով:

ցուպիկում առկա են մասնաշաղկապներ, որոնք տեղափոխում են Na^+ -ը: Na^+ -ի բարձր կոնցենտրացիաների դեպքում (ծովային ջրում այն հասնում է 0.5 Մ-ի) ծովային բակտերիաներում (*Vibrio* spp.) կամ տարբեր ախտածիններում հայտնաբերվել են NhaA-ին կամ NhaB-ին մասնաշաղկապներ: Այս մեխանիզմները ստեղծում են Na^+ -ի մեծ գրադիենտ: Ավելին՝ ցույց տրվեց մասնաշաղկապներում և արբեյներում էներգիական «բաղցի» ընթացքում Na^+ - K^+ -ային գրադիենտի հաշվին կարող է կատարվել մտրակների շարժման մեխանիկա-

կան աշխատանք: Այդ պայմաններում բջջում կայունացնում է մասնաշաղկապների պահպանում:

Na^+ - K^+ -ային գրադիենտը, ըստ փորձարարական արդյունքների, կարող է կայունացնել $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ը մասնաշաղկապներում և բույսերի բջիջների պլազմային թաղանթում: Միտոքոնդրիումներում այս խնդիրն ըստ էության բացակայում է միգրացիայի պատճառով, որ բնականոն միտոքոնդրիումները գործում են համեմատաբար կայուն միջավայրում և չեն կրում շնչառական ակտիվության կտրուկ փոփոխություններ:

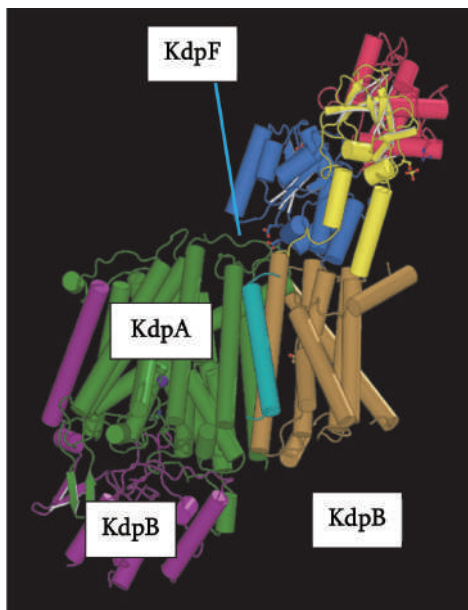
1.6. ԿԱԼԻՈՒՄԻ ԻՈՆՆԵՐԻ ԿԵՆՍԱԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱԿԱՆ ԴԵՐԸ

K^+ -ի նկատմամբ վերջին տարիներին մեծ հետաքրքրությունը պայմանավորվում է այն կարևոր դերով, որն այդ իոնները կատարում են մասն էներգիայի ձևափոխության գործընթացներում, նրանք մասնակցում են թաղանթով $\Delta\mu_H^+$ -ի կամ դրա բաղադրիչների առաջացմանը:

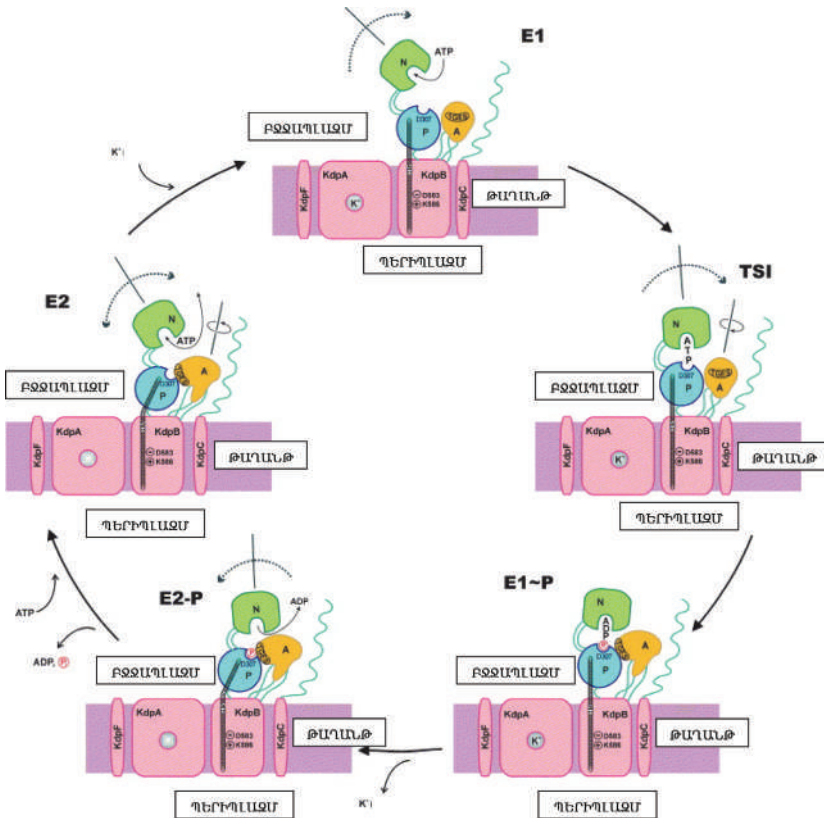
Նախ՝ դեռևս 1968 թ.-ին Վ. Էպստայնը աղիքային ցուպիկում բացահայտեց մի նոր՝ *K⁺-ային ԱԵՖ-ազ Kdp համակարգ*: Այդպիսի ԱԵՖ ազներ հայտնաբերվեցին մասնատրեպտակներում և տարբեր այլ մանրէներում: Այս ֆերմենտը *E. coli*-ում կազմված է առնվազն երեք սպիտակուցներից՝ KdpA, KdpB և KdpC, որոնք պլազմային թաղանթում երեքմերների ձևով կազմավորում են բնականոն համակարգ: KdpA-ն ունի մոտավորապես 59 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է α -պարուրաձև այնպիսի 12 հատվածներից, որոնցով այն կարող է անցնել թաղանթով և ձևավորել անցքովի (նկ. 1.29): Այս սպիտակուցը կապում է K^+ -ներ և իրականացնում դրանց տեղափոխումը: KdpB-ն մեծ սպիտակուցն է, այն ունի 72-90 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է մեծ և փոքր բջջապլազմային և դեպի արտաքին կողմն ուղղված մեկ արտաթաղանթային դոմեններից և կատարում է K^+ -ի տեղափոխման համար անհրաժեշտ ԱԵՖ-ի էներգիայի ձևափոխում, այստեղ է գտնվում ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնը: KdpC-ն փոքր սպիտակուցն է, այն

ունի 20,5 կԴա մոլեկուլային զանգված և անհրաժեշտ է թաղանթում համակարգի ձևավորման համար: Այդ սպիտակուցն ունի ԱԵՖ-ի կապման կենտրոն: Հայտնաբերվել է մասն չորրորդ՝ KdpF սպիտակուցը:

Վերջերս ստացվել են Kdp սպիտակուցների բյուրեղներ, և իրականացվել է դրանց ռենտգենակառուցվածքային



Նկ. 1.29. *Kdp* համակարգը կազմող սպիտակուցների կառուցվածքային մոդելները: KdpA-ն գունավորված է կանաչ, KdpB-ն՝ շագանակագույն, KdpC-ն՝ մանուշակագույն և KdpF-ը՝ երկնագույն գույներով: Դեղինով, կապույտով և կարմիրով գունավորված են KdpB-ի բջջապլազմային հատվածները՝ դոմենները, որոնք կազմում են սպիտակուցի ակտիվ ֆերմենտային կենտրոնը:



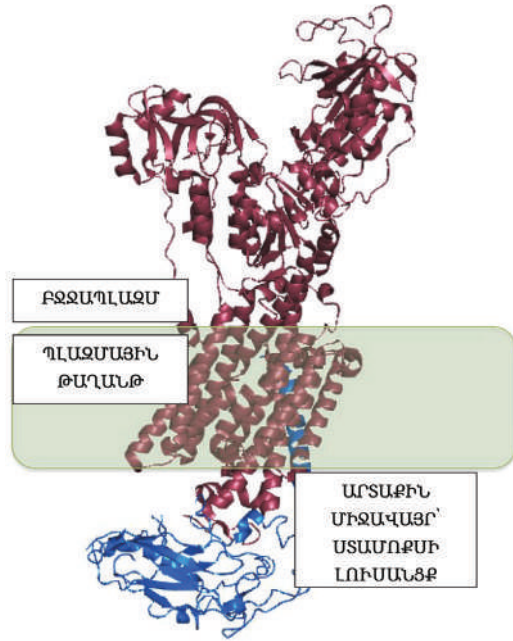
Նկ. 1.30. K^+ -ային Kdp-ԱԵՖ-ազի աշխատանքի կիներիկան

E2 կարգավիճակը բնորոշվում է թաղանթի արտաքին կողմում K^+ -ի նկատմամբ բարձր խնամակցությամբ: K^+ -ի կապումը խթանում է ֆերմենտի աշխատանքը, և վերջինս անցնում է E1 կարգավիճակի ԱԵՖ-ի նկատմամբ KdpB-ի բարձր խնամակցությամբ: ԱԵՖ-ը հայտնվում է KdpB-ի N և P դոմենների միջև (TSI վիճակ): KdpB-ն ֆոսֆորիլացվում է՝ սպիտակուցն անցնում E1-P վիճակի: Այնուհետև կատարվում է անցում մի այլ՝ E1-P կարգավիճակի թաղանթի բջջապլազմային կողմում ցածր խնամակցությամբ K^+ -ի նկատմամբ: K^+ -ն անջատվում է դեպի բջիջ, և A դոմենի մասնակցությամբ KdpB-ն ապաֆոսֆորիլացվում է՝ սպիտակուցն անցնում է E2 կարգավիճակի:

վերլուծություն (տե՛ս **նկ. 1.29**): Ըստ «Nature»-ում հրատարակված հոդվածի (2017 թ.)՝ Kdp համակարգում KdpA-ի բջջապլազմային դարպասը փոխազդում է KdpB-ի ֆոսֆորիլացման դոմենի հետ: Այս փոխազդեցությունը

կարևոր դեր ունի Kdp համակարգի աշխատանքում և K^+ -ի կլանման գործընթացում:

Այս համակարգի սպիտակուցները սինթեզվում են $[K^+]_{արտ}$ -ի ցածր արժեքների պայմաններում և ձևավորելով



Նկ. 1.31. K^+ - H^+ -ԱԵՖազի կառուցվածքը Մեծ ենթամիավորը նշված է մուգ կարմիրով, իսկ փոքրը՝ կապույտով:

տեղափոխիչ համակարգ՝ ապահովում են բջջում K^+ -ի կուտակումը՝ ստեղծելով արտաքին միջավայրի նկատմամբ կալիումային բարձր գրադիենտ՝ $\Delta\mu K$: Այդ գրադիենտը կարող է հասնել 10^6 : $[K^+]_{արտ}$ -ի ցածր քանակն ընկալվում է



Նկ. 1.32. Յենա Զրխարիան Սկոուն (ծնվ. 1918 թ.)

որպես կարգավորող երկբաղադրամաս մի համալիր, որը կազմված է թաղանթակալ KdpD (98,5 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված) և բջջապլազմի KdpE սպիտակուցներից: KdpD-ն օժտված է կինազային ակտիվությամբ և ֆոսֆորիլացնում է KdpE-ն, որն էլ խթանում է Kdp համակարգի սպիտակուցները գաղտնագրող գենների հաշվվումը:

Kdp համակարգը՝ որպես ԱԵՖազ, իր աշխատանքի կինետիկայում (նկ. 1.30) անցնում է կոնֆորմացիոն տարբեր՝ E1 և E2 կարգավիճակներով, որոնցից կարևորվում է ֆոսֆորիլացված միջանկյալ E1-P վիճակը, ուստի այն դասվում է **P տեսակի ԱԵՖազների շարքին**: K^+ -ի կլանումը Kdp համակարգով կարևոր է $\Delta\mu K$ -ի ստեղծման գործում: Այդ գրադիենտը կայունացնում է $\Delta\psi$ -ն: Բջջի կենսաէներգետի-

կայում Kdp-ԱԵՖազը կարգավորում է նաև ներբջջային pH-ը՝ ինչպես նաև հաշվի առնելով բջջապլազմում K^+ -ների հիմնականում ազատ վիճակը, նրա օսմոսային ճնշումը:

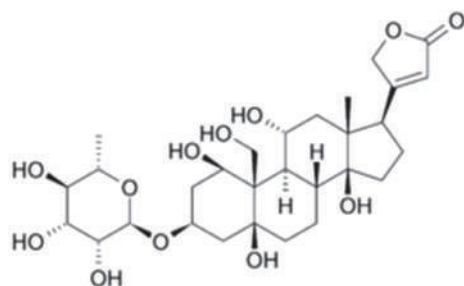
Բջջի K^+ տեղափոխող համակարգերից է **K^+-H^+ -ԱԵՖազը**, որը հայտնաբերել են ամերիկացի ֆիզիոլոգներ **Ալեն Գանսերը** և **Ջոն Գակոսանո Ֆորսեն** 1973 թ.-ին գորտերի ստամոքսի էպիթելիումի բջիջներում: Հետագայում նման ԱԵՖազ նկարագրվեց մարդու ստամոքսում: Այս ԱԵՖազը կազմված է երկու սպիտակուցներից (**նկ. 1.31**), որոնցից մեծ՝ α սպիտակուցը կազմված է 1033 ամինաթթվային մնացորդներից, 10 անգամ անցնում է թաղանթով, նրա մեծ մասը գտնվում է թաղանթից դուրս՝ դեպի բջջապլազմ, որտեղ գտնվում է ակտիվ կենտրոնը: Փոքր՝ β սպիտակուցը կազմված է 291 ամինաթթվային մնացորդներից, անցնում է թաղանթի լայնքով դեպի արտաքին միջավայր և փոխազդում է ածխաջրերի հետ: Այս ԱԵՖազը բջջից դուրս է բերում H^+ -ներ, միաժամանակ բջջից դուրս են տեղափոխվում Cl^- -ները: Փաստորեն դրանց հաշվին ստամոքս է արտամղվում

աղաթթու: Ինչպես Kdp-ԱԵՖազը, **իր աշխատանքի մեխանիզմով K^+-H^+ -ԱԵՖազը դասվում է P տեսակի ԱԵՖազների շարքին** (տե՛ս նաև գլուխ 4): Հայտնի են դարձել նաև տարբեր նյութեր, որոնք արգելակում են կամ խթանում այս K^+-H^+ -ԱԵՖազը: Յույց է տրված, օրինակ, որ քիմոպրազոլն արգելակում է այս ԱԵՖազի աշխատանքը:

Հայտնի են դարձել այս ԱԵՖազի սպիտակուցները գաղտնագրող գեները:

Այս K^+-H^+ -ԱԵՖազի նկատմամբ հետաքրքրությունը պայմանավորված է նաև ստամոքսի թթվայնությունը կարգավորելու տեսակետից:

Կենդանիների նյարդային և մկանային բջիջներում դանիացի կենսաքիմիկոս **Յենս Քրիստիան Սկոուն** (**նկ. 1.32**) 1958 թ.-ին (Նոբելյան մրցանակ, 1997 թ.) բացահայտել է **Na^+-K^+ -ային ԱԵՖազը**: Նա ցույց է տվել նյարդային բջջի պլազմային թաղանթով ԱԵՖ-ի հիդրոլիզն այս իոնների փոխանակման ընթացքում՝ կախված Mg^{2+} -ների կոնցենտրացիայից: Դա նրան հաջողվեց ապացուցել այդ ԱԵՖ-ազի արգելակչի՝



Նկ. 1.33. *Strophanthus gratus* խոտաբույսը և ուսարահի կառուցվածքային բանաչիւր

ուսթափնի (նկ. 1.33) օգնությամբ, որի միջոցով արգելակվում է ինչպես Na^+ -ների տեղափոխումը թաղանթով բջից դեպի արտաքին միջավայր, այնպես էլ ԱԵՖազի ակտիվությունը:

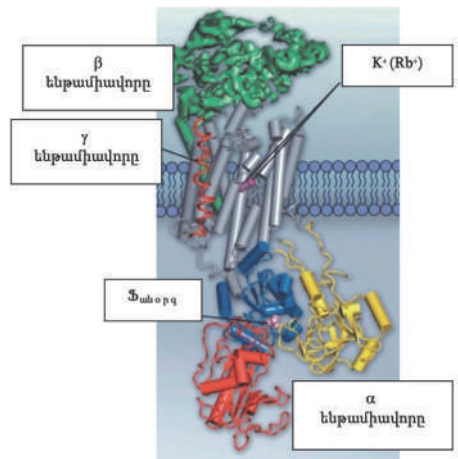
Այս ԱԵՖազի՝ որպես հակառակ ուղղություններով տարբեր իոններ տեղափոխող մեկ մեքենայի հասկացությունը տվեցին անգլիացի գիտնականներ Ի. Գլինը և Գ. Գարահանը 1966 թ.-ին: Նրանց հաջողվեց շրջել այդ տեղափոխությունը՝ ցույց տալով, որ որոշակի պայմաններում Na^+ -ների և K^+ -ների կոնցենտրացիաների գրադիենտների բացասական արժեքների դեպքում ԱԵՖազը կարող է տեղափոխել Na^+ -ները և K^+ -ները հակառակ ուղղություններով և սինթեզել ԱԵՖ: Այնուհետև դա բազմաթիվ անգամ հաստատվեց կենդանիների տարբեր օրգանների և հյուսվածքների բջիջներից մեկուսացված Na^+ - K^+ -ԱԵՖազների օրինակով: Սա կարող է դիտարկվել որպես բջջում ԱԵՖ-ի սինթեզի մի մեքենա և շատ հետաքրքիր է կենսաէներգետիկայի համար:

Մինչ այդ **Na^+ - K^+ -պոմպի** գաղափարն առաջարկել է գերմանացի ֆիզիոլոգ **Էմիլ Հենրիխ Դյուրուս-Ռեյմոնը**՝ ուսումնասիրելով գորտի մաշկում Na^+ -ի տեղափոխությունը: Այս պոմպի հաշվին միջավայրից մաշկով տեղափոխվում են Na^+ -ներ նույնիսկ այն դեպքում, երբ «ներքին» միջավայրում այդ իոնների կոնցենտրացիան 10 հազար անգամ գերազանցում է արտաքինում պարունակվողների քանակը: Այնուհետև Na^+ - K^+ -ԱԵՖազներ հայտնաբերվել են սնկերի և բույսերի տարբեր բջիջներում, կենդանիների երկկամեն-

րի ուղեղային շերտի, ձկների էլեկտրական օրգանների, թռչունների աղագեղձերի ու այլ բջիջներում: Հայտնի են այս ԱԵՖազի տարբեր իզոմերներ:

Na^+ - K^+ -ԱԵՖազը կազմված է առնվազն մեծ և փոքր՝ 90-130 կԴա և 35-57 կԴա մոլեկուլային զանգվածներով **երկու ենթամիավորներից (նկ. 1.34)**, որոնք նշանակվում են համապատասխանաբար α և β տառերով: Այս ենթամիավորները միմյանցից տարբերվում են հիդրոֆոբ ամինաթթվային մնացորդների պարունակությամբ, ամիսաջրերի և ֆոսֆոլիպիդների հետ փոխազդեցությամբ:

Մեծ ենթամիավորն իր կառուցվածքում ներառում է α -պարուրավորված խոշոր 10 հատվածները, որոնց հաշվին այն դիրքավորվում է թաղանթում և



Նկ. 1.34. Na^+ - K^+ -ԱԵՖազի կառուցվածքի մոդելը

Կանաչ գույնով նշված է փոքր ենթամիավորը, մոխրագույն, դեղին, կապույտ և կարմիր գույներով՝ մեծ ենթամիավորը: Յուրաքանչյուրը նաև լրացուցիչ ենթամիավոր:

քաղանքի լայնքով անցնում է մի քանի անգամ: Թաղանքից դեպի բջջապլազմ գտնվող պոլիպեպտիդային շղթայի մասում տեղաբաշխված է Na^+ -ների կապման հատվածը, և գտնվում են ԱԵՖ-ի կապման ու ֆերմենտային ակտիվ կենտրոնները (տե՛ս **նկ. 1.34**): Փոքր ենթամիավորը կապում է K^+ -ներ (կարող է կապել նաև Rb^+ -ներ), որոնք փոխանակվում են α ենթամիավորի միջոցով (տե՛ս **նկ. 1.34**): Երբեմն հաղորդվում է փոքր լրացուցիչ γ ենթամիավորի (տե՛ս **նկ. 1.34**) առկայության մասին:

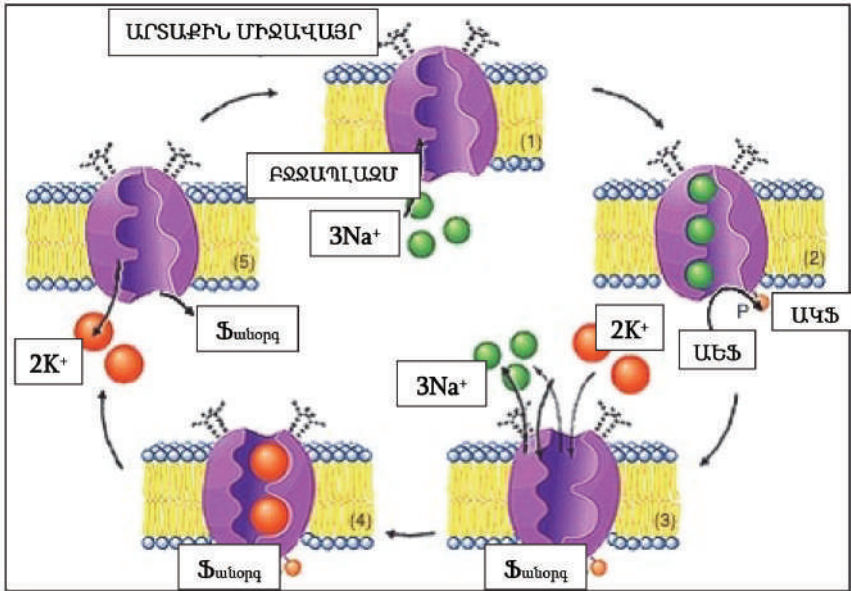
Na^+ - K^+ -ԱԵՖազի կառուցվածքի մասին այդպիսի պատկերացումը հաստատվել է ենթամիավորների բյուրեղների ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության արդյունքում: Ֆոսֆոլիպիդներից ֆոսֆատիլիլսերինը և ֆոսֆատիլիլգլիցերոլը մասնակցում են թաղանթով Na^+ -ների և K^+ -ների տեղափոխմանը կամ կարգավորում են ԱԵՖ-ի կապումը: Դրան հակառակ՝ լիզոֆոսֆատիլիլստրինը փոփոխում է իոնների նկատմամբ ԱԵՖազի ընտրողականությունը և արգելակում է ԱԵՖազը: Ընդհանրապես ֆոսֆոլիպիդները կայունացնում են Na^+ - K^+ -ԱԵՖազի համալիրը թաղանթում:

Թաղանթում Na^+ - K^+ -ԱԵՖազի համալիրում ենթամիավորները կարող են ներկայացվել **օլիգոմերային չևով** հավասար հարաբերությամբ: Փաստորեն մեկական α և β ենթամիավորներից կազմված **պրոպոմերները** կամ **մեկմերները** կարող են փոխազդել միմյանց հետ՝ կազմավորելով բարդ մի քանի պրոտոմերների ակտիվ համալիր:

Այս ԱԵՖազն ապահովում է ԱԵՖ-ի էներգիայի հաշվին Mg^{2+} -ի մասնակցությամբ բջջապլազմի Na^+ -ների և արտաքին միջավայրի K^+ -ների փոխանակումը (**նկ. 1.35**) և անհավասարաչափ բաշխումը բջջապլազմի և արտաքին միջավայրի միջև՝ այդ իոնների գրադիենտների ստեղծումը՝ $[\text{Na}^+]_{\text{ներք}} < [\text{Na}^+]_{\text{արտ}}$ և $[\text{K}^+]_{\text{ներք}} > [\text{K}^+]_{\text{արտ}}$:

Փոխանակելով բջջի 3 Na^+ -ները միջավայրի 2 K^+ -ներով, այսինքն՝ դուրս բերելով գումարային մեկ դրական լիցք՝ այս ԱԵՖազն **էլեկտրածին է** և ստեղծում է $\Delta \Psi$: Այդ թաղանթային պոտենցիալը կոչվում է **հանգստի պոտենցիալ** և շատ բջիջներում հավասար է -70-100 մՎ: Այս մեխանիզմը էական է դրդվող բջիջներում գործողության պոտենցիալի առաջացման համար:

Իոնների փոխանակման նման հարաբերությունը որոշվում է մեծ ենթամիավորի կապման հատվածում տարբեր հարթություններում թթվածնի ատոմների քանակով: Այստեղ տեղաբաշխված թթվածնի ատոմների քանակի փոփոխությունը մեծ ենթամիավորի տարածադիրքային կարգավիճակի փոփոխման ընթացքում հենց ապահովում է իոնների կապումը կամ փոխանակությունը: Ենթադրվում է, որ թթվածնի 12 ատոմները կազմավորում են խցիկներ, որտեղ մի կարգավիճակում՝ պոլիպեպտիդային շղթայի α -ից դեպի π պարույրի անցնելիս մեկ հարթության մեջ տեղակայված թթվածնի 4 ատոմները կոորդինացիոն կապերով միացնում են մեկ Na^+ , իսկ կարգավիճակի փոփոխման դեպքում՝ π -ից դեպի 3_{10} պարույրի անցման հետ թթվածնի

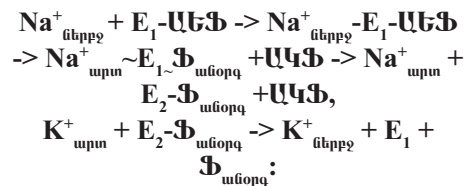


Նկ. 1.35. Na^+ -ի և K^+ -ի փոխանակումը և ԱԵՖ-ի հիդրոլիզը Na^+ - K^+ -ԱԵՖ-ագում Աշխատանքային ցիկլում տարբերակում են միջնորդ ֆոսֆորիլացված կարգավիճակները (նկարում՝ 3-4):

6 ատոմները՝ մեկ K^+ : Նշենք, որ պոլիպեպտիդային շղթայի պարույրները միմյանցից տարբերվում են երկրորդային կառուցվածքի մեկ պտույտում ամինաթթվային մնացորդների քանակով: Հետաքրքիր է այն, որ որոշ դեպքերում, օրինակ՝ ախտաբանական վիճակներում, Na^+ -ների և K^+ -ների փոխանակման հարաբերությունը կարող է փոխվել:

Na^+ - K^+ -ԱԵՖ-ի աշխատանքի կինետիկայում առանձնանում են ԱԵՖ-ի ճեղքման արդյունքում **ֆերմենտի ֆոսֆորիլացված միջանկյալ վիճակները**՝ սպիտակուցի տարածադիրքային կարգավիճակի փոփոխությամբ: ԱԵՖ-ի ճեղքման արդյունքում անջատված Ֆ_{անորգ}-ը կապվում է 369-րդ դիրքում

ասպարտատի մնացորդի հետ՝ առաջացնելով սպիտակուցի ասպարտատ-β-կարբօքսիլ-ֆոսֆատային ածանցյալը: Այդ վիճակում ֆերմենտը կայուն է թթվային միջավայրում, սակայն արագ ապաֆոսֆորիլացվում է K^+ -ների առկայությամբ: Ֆոսֆորիլացված վիճակի ընթացքում կարող է տեղի ունենալ ենթամիավորների միջև իոնների փոխանակում՝



Փաստորեն Na^+ - K^+ -ԱԵՖ-ագում, բացի ԱԵՖ-ի ճեղքումից, տեղի է ունենում

ֆոսֆորիլացված միջանկյալ վիճակում 369-րդ դիրքում ասպարտատի կարբոքսիլային խմբի և Ֆ_{անոթ}-ի միջև եթերային կապի ճեղքում: Իոնների տեղափոխման և ֆերմենտի կոնֆորմացիոն փոփոխությունների համար էներգիայի ձևափոխությունը կատարվում է եթերային կապեր առաջացնող ատոմների վերախմբավորման հաշվին: Այդպիսի մեխանիզմով K⁺-ԱԵՖազի նման Na⁺-K⁺-ԱԵՖազը դասվում է ***P* տեսակի ԱԵՖազներին** (տե՛ս նաև գլուխ 4):

ԱԵՖազի աշխատանքը կրում է կոոպերատիվ բնույթ: ԱԵՖ-ի բարձր կոնցենտրացիաներում նրա ավելացումը հանգեցնում է ֆերմենտի լրացուցիչ ակտիվացմանը: Ըստ երևույթին, դա ԱԵՖազում ակտիվ ***կապալիտիկ կենտրոնի*** հետ միասին ***ԱԵՖ-ի կապման և կարգավորման (այդպիսի) կենտրոնի*** առկայության արդյունք է: Այդ կենտրոնների թիվը կարող է լինել 1-ից ավելի: Ընդ որում՝ կապման կենտրոնները կարող են միմյանցից տարբերվել ԱԵՖ-ի նկատմամբ իրենց խնամակցությամբ, և դա ենթադրում է ԱԵՖազի աշխատանքի բարդ կարգավորում: Ենթադրվում է, որ բջջում ԱԵՖ-ի բարձր կոնցենտրացիաների դեպքում դիտվում է Na⁺-K⁺-ԱԵՖազի աշխատանքն օլիգոմերային ձևով, որում պրոտոմերների կամ մեկմերների փոխազդեցությունը կարգավորվում է ԱԵՖ-ի միջոցով: Հետաքրքիր է այն, որ ԱԵՖ-ի հետ համատեղ ՑԵՖ-ը կարող է կապվել ֆերմենտի հետ և մասնակցել նրա կարգավորմանը:

Na⁺-ների և K⁺-ների գրադիենտների և Δψ-ի ստեղծման Na⁺-K⁺-ԱԵՖազի

աշխատանքի ընթացքում ***ազապ էներգիայի փոփոխությունը*** (ΔG) որոշվում է այսպես՝

$$\Delta G_{\text{ԱԵՖ}} = 2 R T \lambda v ([K^+]_{\text{ներք}} / [K^+]_{\text{արտ}}) + 3 R T \ln ([Na^+]_{\text{ներք}} / [Na^+]_{\text{արտ}}) + F \Delta \psi$$

և ֆիզիոլոգիական պայմաններում կազմում է մոտավորապես 41 կՋ/մոլ: Ըստ Ռ. Վիտամի և Ա. Չապերֆիլդի՝ Na⁺-ների և K⁺-ների փոխանակման փուլն էներգիայից կախված գործընթաց է: Ըստ Կ. Ռեպկեյի՝ Na⁺-K⁺-ԱԵՖազում ԱԵՖ-ի կապումը ևս էներգիայից կախված գործընթաց է, սակայն ΔG-ի համար կարևոր է ֆերմենտի պրոտոմերային կամ օլիգոմերային ձևը: Վերջինիս դեպքում ԱԵՖ-ի կապումը չի բերում ΔG-ի փոփոխման:

Ինչպես արդեն նշվեց, ***Na⁺-K⁺-ԱԵՖազն արգելակվում է ուաբահինի միջոցով*** (տե՛ս նկ. 1.31), ***որը կապվում է այդ ԱԵՖազի մեծ ենթամիավորի հետ և խափանում իոնների կապումը և սպիտակուցի փառածադիրքային փոփոխությունը***: Այս միացությունը հանդիպում է Աֆրիկայում և Արաբական թերակղզում աճող որոշ բույսերի արմատներում և ցողունում (տե՛ս նկ. 1.33), կարող է նաև, ինչպես ցույց է տրվել 2008 թ.-ին, սինթեզվել քիմիական ճանապարհով: Այն ***սպրոֆանտին*** անվանումով կիրառվում է բժշկության մեջ որոշ ախտաբանական վիճակներում Na⁺-K⁺-ԱԵՖազն արգելակելու նպատակով: Սրտային անբավարարության կամ սրտխփոցի դեպքում այդպիսի արգելակումն ուժեղացնում է սրտամկանի կծկումը: Հետաքրքիր է, որ տարբեր քիմիական նյութեր և շատ

դեղամիջոցներ ներգործում են $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ աղի վրա՝ ոչ միայն արգելակելով, այլ նաև խթանելով նրա աշխատանքը: Դա պետք է հաշվի առնել բժշկության մեջ:

Բջջի կենսաէներգետիկայում $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ աղի $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ -ն օգտագործող հիմնական մեքենան է: Այն կարող է ծախսել բջջի էներգիայի պաշարների մինչև կեսը: Ստեղծելով ΔpK -ը, ΔpNa -ը և $\Delta \psi$ -ն $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ աղի կարող է կատարել օսմոսային աշխատանք: Հաշվի առնելով բջջապլազմում K^+ -ների հիմնականում ազատ վիճակը՝ այն կարգավորում է բջջի ծավալը և օսմոսային ճնշումը:

$\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ աղի հայտնաբերվել է սնկերի, բույսերի և կենդանիների շատ բջիջներում, որտեղ այն կատարում է ոչ միայն հանգստի պոտենցիալի առաջացման, այլև ավելի ընդհանուր կենսաէներգետիկական դեր:

Հետաքրքիր է այն, որ $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ աղի ակտիվությունը նվազում է բջջի

բաժանման՝ միտոզի ընթացքում և այնուհետև վերականգնվում մինչև նրա հաջորդ կիսումը: Դիտվում է ուղղակի կապ $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ աղի ակտիվության, բջջի Na^+ -ների հոսքերի մեծության և նրանում սպիտակուցների կենսասինթեզի ուժգնության միջև: Դա կարող է տարբեր ձևով մեկնաբանվել: Մյուս կողմից՝ $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ աղի ակտիվության նվազումը կարող է բերել բջջում Na^+ -ի կոնցենտրացիայի մեծացմանը, որն էլ իր հերթին կրերի ԴՆԹ-ի կառուցվածքի ապակայունացմանը և միզուցե բնականոն բջիջների ձևավորմանը: Ուստի առաջարկվում է քաղցկեղի դեպքում տարբեր միջոցներով խթանել $\text{Na}^+-\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$ աղի աշխատանքը:

Վերջին տարիներին որդերի և միջատների էպիթելիումի բջիջներում հայտնաբերվել է մի նոր՝ **$\text{K}^+-\text{ԱԵՖ}$** : Այն բջջից դուրս է բերում K^+ -ներ և փաստորեն ստեղծում է այդ խոնների համար հակառակ ուղղված գրադիենտ՝ $[\text{K}^+]_{\text{ներք}} < [\text{K}^+]_{\text{արտ}}$:

ԳԼՈՒԽ 2. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՀԻՄՆԱԿԱՆ ԳՈՐԾԸՆԹԱՅՆԵՐԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲՋՋՈՒՄ

- 2.1. Ի՞նչ է ԷՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ
- 2.2. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՀԻՄՆԱԿԱՆ ԳՈՐԾԸՆԹԱՅՆԵՐԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲՋՋՈՒՄ
- 2.3. ԽՄՈՐՈՒՄԸ ԵՎ ՍՈՒԲՍԵՐԱՏԱՅԻՆ ՖՈՍՖՈՐԻԼԱՑՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԸ
- 2.4. ՇՆՉԱՌՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՎ ՕՔՍԻԳԱՅԻՆ ՖՈՍՖՈՐԻԼԱՑՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԸ
- 2.4.1. ԿԻՏՐՈՆԱԹՈՎԻ (ԿՐԵՔՍԻ) ՑԻԿԼ
- 2.4.2. ՇՆՉԱՌԱԿԱՆ ՇՂԹԱՆԵՐԻ ԲԱՂԱԳՐԻՉՆԵՐԸ
- 2.4.3. ՇՆՉԱՌԱԿԱՆ ՇՂԹԱՆԵՐԻ ԿԸՋՄԱԿԵՐՊՈՒՄԸ ՄԻՏՈՔՈՆԳՐԻՈՒՄՆԵՐՈՒՄ ՀԱՄԱԼԻՐՆԵՐԸ ԵՎ ԱՇԽԱՏԱՆՔԸ
- 2.4.4. ՄԱՆՐԷՆԵՐԻ ՇՆՉԱՌԱԿԱՆ ՇՂԹԱՆԵՐԻ ԱՌԱՋՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ
- 2.4.5. ԿՐԵՔՍԻ ՑԻԿԼԻ ԵՎ ՇՆՉԱՌԱԿԱՆ ՇՂԹԱՅԻ ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ԵԼՔԸ
- 2.5. ՃԱՐՊԱԹՈՒՆԵՐԻ ՕՔՍԻԳԱՅՈՒՄԸ
- 2.6. ՖՈՏՈՍԻՆԹԵԶԻ ՉԴԵԼԵՐԸ, ՄԵԽԱՆԻԶՄՆԵՐԸ ԵՎ ԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱՆ
- 2.7. ՖՈՏՈՍԻՆԹԵԶՆ ԱՐՔԵՐԱԿՏԵՐԻԱՆԵՐՈՒՄ (ԱՐՔԵՅՆԵՐՈՒՄ)

2.1. Ի՞ՆՉ Է ԷՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ

Կենդանի օրգանիզմներում մշտապես ընթանում են տարբեր քիմիական միացությունների բազմապիսի ձևափոխություններ, որոնք կազմում են նրանց *նյութափոխանակությունը*: Դա նրանց կարևոր հատկանիշն է: Լավ հայտնի են ածխաջրերի, լիպիդների կամ ճարպերի, սպիտակուցների և նուկլեինաթթուների ու այլ պարզ և բարդ օրգանական և անօրգանական միացությունների ձևափոխությունները, օրինակ՝ նրանց ճեղքումը մինչև կազմի մեջ մտնող ավելի պարզ միացություններ՝ ընդհուպ ջուր (H_2O) և ածխածնի երկօքսիդ (CO_2), ամինաթթուներ և նուկլեոտիդներ, կամ նրանց սինթեզը:

Կենդանի օրգանիզմներում նյութափոխանակային ուղիները շարքազմազան են: Հաճախ նրանք գծային են և տանում են դեպի որոշակի հիմնական նյութի առաջացում, սակայն

նրանց մի մասը ճյուղավորվում է՝ տանելով դեպի տարբեր վերջնանյութերի առաջացում: Կամ նաև օղակային կամ ցիկլային ուղիներ, երբ մի նյութը տանում է մեկ այլ նյութի առաջացման և այսպես շարունակ, սակայն արդյունքում ինքն էլ նորից առաջանում է:

Կենդանի բջջում այդ բոլոր ձևափոխությունների գլխավոր առանձնահատկությունը ֆերմենտների միջոցով իրականացումն է, որոնց ակտիվությունն ունի կարգավորման բազմաթիվ գործոններ և տարբեր մեխանիզմներ: Քիմիական ռեակցիաների արագությունը նախևառաջ կախված է ելանյութի կոնցենտրացիայից, ֆերմենտի քանակից ու ակտիվությունից և այլն:

Այդ ձևափոխություններին գույքընթաց տեղի է ունենում *էներգիայի փոխանակությունը*, երբ քիմիական ձևափոխությունների ընթացքում անջատվում և օգտագործվում է տարբեր

ծնի էներգիա: Էներգիային փոխանակություն ասելով՝ սովորաբար ընդունում են **էներգիայի անջարմանը տատանող քիմիական ձևափոխությունների ամբողջությունը**: Այդ ամբողջությունը բազմազան է և առանձնահատուկ:

Ուշադրության է արժանի մի շատ կարևոր առանձնահատկություն, երբ

կենդանի օրգանիզմներում քիմիական ձևափոխությունների ընթացքում էներգիայի անջարմանը տեղի է ունենում ոչ մեծ քանակներով: Դա ըստ վերջին տարիների բանավեճերի կամ քննարկումների, կենդանի օրգանիզմների գլխավոր տարբերակիչ հատկությունը:

2.2. ԷՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՀԻՄՆԱԿԱՆ ԳՈՐԾԸՆԹԱՅՆԵՐԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲԶՁՈՒՄ

Էներգիային փոխանակության գործընթացները կենդանի բջջում շատ բազմազան են: Նրանք ընթանում են տարբեր՝ լույսի կամ մթության, անթթվածին կամ թթվածնային պայմաններում՝ օգտագործելով էներգիայի տարբեր աղբյուրներ: Կենդանի օրգանիզմներում էներգիան անջատվում է տարբեր քիմիական նյութերի օքսիդավերականգնողական ռեակցիաների արդյունքում կամ լույսի կլանումից: Անջատված էներգիայի մի մասը բջջում կապվում է էներգիայի աղբյուրների, օրինակ՝ ԱԵՖ-ի կամ H^+ -ային գրադիենտի ձևով, որոնց ծանոթացանք նախորդիվ, իսկ մյուս մասը ցրվում է:

Օրգանական միացությունների օքսիդավերականգնողական ռեակցիաների արդյունքում անջատված էներգիայի հաշվին ընթացող էներգիային գործընթացներ են խմորումը և շնչառությունը: Ընդ որում խմորման արդյունքում առաջանում են ավելի պարզ օրգանական միացություններ, իսկ շնչառության արդյունքում անօրգանական նյութեր: Անօրգանական

միացությունների օքսիդացման գործընթացներ են շնչառությունը և քեմոսինթեզը:

Տարբեր միացությունների օքսիդացման ընթացքում դրանցից անջատված էլեկտրոնները տեղափոխվում են դեպի էլեկտրոնների ընդունիչներ (սկզբնականներ), որի ընթացքում անջատված էներգիան հանգեցնում է ԱԵՖ-ից և Ֆ_{անօրգ}-ից ԱԵՖ-ի սինթեզին: Խմորման ընթացքում, երբ բացակայում են թթվածինը և էլեկտրոնների այլ արտաքին սկզբնականները, ու օրգանական միացությունների օքսիդացման վերջնանյութերը հանդես են գալիս որպես էլեկտրոնների և՛ դոնորներ, և՛ սկզբնականներ, ԱԵՖ-ի սինթեզը կոչվում է սուբստրատային ֆոսֆորիլացում, իսկ շնչառության ընթացքում արտաքին սկզբնականների առկայությամբ այն կոչվում է օքսիդային ֆոսֆորիլացում:

Խմորումը բնորոշ է շատ մանրէներին և տարբերակվում է օրգանական միացությունների օքսիդացման արդյունքում առաջացած վերջնանյութե-

րով: Տարբերում են խմորման հետևյալ ձևերը.

■ **Հոմոֆերմենտային** որպես վերջնանյութ առաջանում են օրգանական կարբոնային թթուներ ($R-COOH$) (կաթնային, քացախային, սաթային, կարագային և այլ) կամ սպիրտներ ($R-OH$) (էթանոլ, բութանոլիոլ և այլ), ընդ որում՝ հիմնականում մեկը: Վերջնանյութով պայմանավորվում է խմորման տեսակը՝ կաթնաթթվային կամ, օրինակ, էթանոլային և այլն:

■ **Հեպերոֆերմենտային** առաջանում են օրգանական թթուներ և սպիրտներ:

■ **Խառը թթվային կամ խառը**՝ առաջանում են տարբեր օրգանական թթուներ, այդ թվում՝ մրջնաթթու, սպիրտներ, մոլեկուլային ջրածին (H_2) և CO_2 :

Շնչառություն իրականացնում են սնկերը, բույսերը, կենդանիները և շատ բակտերիաներ ու արքեյներ: Այն կարող է ընթանալ ինչպես թթվածնի առկայության, այնպես էլ նրա բացակայության պայմաններում: Ուստի տարբերում են շնչառության հետևյալ ձևերը՝

■ **թթվածնային,**

■ **անթթվածին:**

Անթթվածին շնչառությունն իրականացնում են հիմնականում անաերոբ մանրէները, սակայն թթվածնի բացակայության պայմաններում այն կարող է ընթանալ նաև սնկերում, բույսերում կամ նախակենդանիներում: Դիտվում է մույնիսկ մարդու օրգանիզմում՝ հնա-

րավոր դարձնելով նրա կենսագործունեությունը անթթվածին կամ թթվածնի անբավարար քանակի պայմաններում:

Անթթվածին շնչառությունն իր հերթին տարբերակվում է ըստ էլեկտրոնների ակցեպտորների և լինում է նիտրատային, նիտրիտային, երկաթային, ֆումարատային, սուլֆատային, սուլֆիդային և այլն:

Օրգանական միացությունների օքսիդացման առանձնահատուկ ձև է ճարպաթթուների ($R-COOH$) β օքսիդացումը, որի արդյունքում տեղի է ունենում ԱԿՖ-ից և Ֆ_{անօրգ}-ից ԱԵՖ-ի սինթեզ:

Քեմոսինթեզը բացահայտել է ռուս մանրէաբան Սերգեյ Նիկոլսկիչ Վինոգրադսկին (նկ. 2.1) 1887-1890 թթ.-ին Ֆրանսիայում և Շվեյցարիայում աշխատելու ընթացքում՝ ուսումնասիրելով ծծմբաջրածնի (H_2S) և հետո

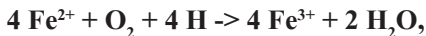


Նկ. 2.1. Սերգեյ Նիկոլսկիչ Վինոգրադսկին (1856-1953 թթ.)

նաև ամոնիակի (NH_3) օքսիդացումը և CO_2 -ի ֆիքսումը մանրէներում: **Անօրգանական նյութերի օքսիդացման ընթացքում անջարկում է էներգիա, որը կուտակվում է ԱԵՖ-ում և հետո օգտագործվում օրգանական միացությունների սինթեզում: Քեմոսինթեզի հիմնական առանձնահատկությունը լույսի բացակայությամբ իրականացումն է:** Քեմոսինթեզն իրականացվում է մանրէներում՝ այն միջավայրերում, որտեղ չի հասնում լույսը՝ հողերի խորին շերտերում, տաք աղբյուրներում կամ օվկիանոսի հատակում և այլն:

Քեմոսինթեզի ձևերը պայմանավորված են այն նյութերով, որոնք օքսիդացնում են: Տարբերում են քեմոսինթեզի հետևյալ ձևերը.

- Fe^{2+} -ի օքսիդացում Fe^{3+} -ի (նկ. 2.2)՝ դիտվում է **երկաթաբակտերիաներում**, օրինակ՝ *Geobacter*-ի կամ *Galionella*-ի տեսակներում՝



որի դեպքում ΔG -ն հավասար է -30 կՋ/մոլ,

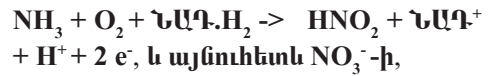
- Mn^{2+} -ի օքսիդացում Mn^{4+} -ի՝ դիտվում է **արքեյներում**, օրինակ՝ *Sulfolobus*-ի տեսակներում՝



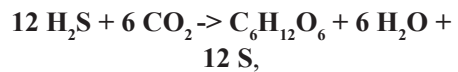
որի դեպքում ΔG -ն հավասար է -68 կՋ/մոլ,

- NH_3 -ի օքսիդացում NO_2 -ի երկու փուլով՝ դիտվում է **նիտրոֆիկացնող բակտերիաներում**, օրինակ՝ *Nitrosomonas*-ի կամ *Nitrosococcus*-ի տեսակներում,

կամ **արքեյներում**



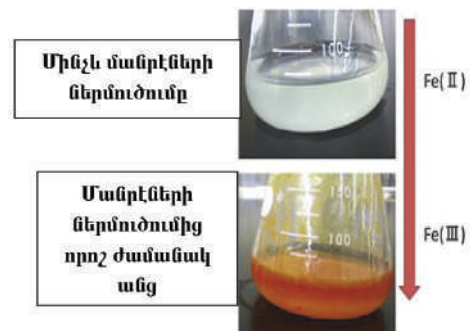
- H_2S -ի կամ S^{2-} -ի օքսիդացում մոլեկուլային ծծմբի կամ սուլֆատի (SO_4^{2-})՝ իրականացվում է **ծծմբաբակտերիաներում**, օրինակ՝ *Desulfo bacter*-ի տեսակներում, կամ **արքեյներում**, օրինակ՝ *Sulfolobus*-ի տեսակներում՝



- $\text{H}_2\text{S}_2\text{O}_3$ -ի, SO_3^{2-} -ի կամ մոլեկուլային ծծմբի օքսիդացում SO_4^{2-} -ի՝ իրականացվում է **թիոնային բակտերիաներում**, օրինակ՝ *Thiobacillus*-ի կամ *Sulfolobacillus*-ի տեսակներում,

- H_2 -ի օքսիդացում՝ դիտվում է **ջրածնային բակտերիաներում**, օրինակ՝ *Alcaligenes*-ի կամ *Hydrogenophilus*-ի տեսակներում:

Քեմոսինթեզի ընթացքում անօրգանական նյութերի օքսիդացման



Նկ. 2.2. Fe^{2+} -ի օքսիդացում Fe^{3+} -ի մանրէների միջոցով

արդյունքում անջապված էներգիան մեծ չէ, այն օգտագործվում է ԱԵՖ-ի սինթեզի համար: Օրինակ՝ էներգիայի մեծ պաշարով ջրածնի մեկ մոլեկուլի օքսիդացման ընթացքում սինթեզվում է մինչև 3 մոլեկուլ ԱԵՖ:

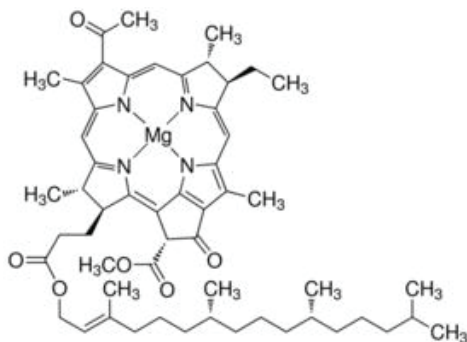
Էներգիային գործընթաց է մաս փեասանելի լույսի՝ որպես էներգիայի աղբյուրի հաշվին ընթացող ֆոտոսինթեզը: Դա լույսի էներգիայի չհափոխման և կուտակման ֆիզիկական և քիմիական գործընթացների մի ամբողջ համալիր է, որն իրականանում է ֆոտոսինթեզի պիգմենտների (գունակների) անմիջական մասնակցությամբ: Լուսային էներգիայի քվանտները կլանվում են բջջում, չհափոխվում H^+ -ային գրադիենտի և հանգեցնում ԱԿՖ-ից և Ֆ_{սնթզ}-ից ԱԵՖ-ի սինթեզին, որն էլ կոչվում է ֆոտոֆոսֆորիլացում:

Ֆոտոսինթեզի գործընթացը կարող է իրականանալ բույսերում և բակտերիաներում ու արքեյներում լույս կլանող կառույցների օգնությամբ տարբեր ձևերով՝ հանգեցնելով թթվածնի առա-

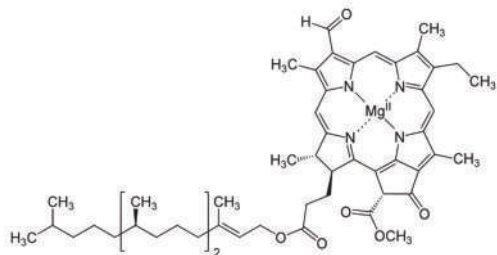
ջացմանը կամ դրա բացակայությանը՝

■ **թթվածնի առաջացմամբ**՝ երկու ֆոտոհամակարգերով **բլորոֆիլ** գունակի (նկ. 2.3) միջոցով էլեկտրոնների անջատումով և հետագա ոչ ցիկլային (զծային) տեղափոխմամբ (կանաչ բույսեր և կապտականաչ բակտերիաներ), որպես էլեկտրոնների դոնոր օգտագործվում է մաս ջուրը, և առաջանում են վերականգնված միացություններ (ֆերեդոքսին, ՆԱԴՖ.Մ),

■ **անթթվածին կամ առանց թթվածնի առաջացման**՝ մեկ ֆոտոհամակարգով **բակտերիաբլորոֆիլ** գունակի (ի տարբերություն բլորոֆիլի՝ ունի ջրածնի 2 լրացուցիչ ատոմներ, տարբերությունը տես նկ. 2.4) միջոցով էլեկտրոնների անջատումով և ցիկլային ու ոչ ցիկլային (զծային) տեղափոխմամբ (ծիրանագույն, կանաչ և հելիո-բակտերիաներ), ընդ որում՝ էլեկտրոնների ցիկլային տեղափոխ-



Նկ. 2.3. Բլորոֆիլը մագնեզիում (Mg) պարունակող պորֆիրինային կառույց է և նման է հեմին



Նկ. 2.4 Բակտերիաբլորոֆիլի կառուցվածքային բանաձևը

ման դեպքում չեն առաջանում վերականգնողական համարժեքներ, իսկ գծային տեղափոխման ընթացքում օգտագործվում են էլեկտրոնների արտաքին դոնորներ, օրինակ՝ ծծմբի վերականգնված ձևերը կամ H_2 -ը, և առաջանում են վերականգնողական համարժեքներ,

■ **անթթվածին բակտերիառոդոպսին** սպիտակուցի միջոցով H^+ -ների տրանսպորտային

տեղափոխմամբ (հալոֆիլ բակտերիաներ և արքեյներ), վերականգնողական համարժեքների աղբյուր են ծառայում արտաքին օրգանական միացությունները:

Փաստորեն ֆոտոսինթեզի թթվածնային և անթթվածին ձևերը միմյանցից տարբերվում են գունակների և ջրի մասնակցությամբ լույսի կլանման և էլեկտրոնների անջատման գործընթացներում:

2.3. ԽՄՈՐՈՒՄԸ ԵՎ ՍՈՒԲՏՐԱՏԱՅԻՆ ՖՈՍՖՈՐԻԼԱՅՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԸ

Խմորումը, ըստ անվանի ֆրանսիացի մանրէաբան և քիմիկոս **Լուի Պաստերի** (նկ. 2.5), «*կյանքն է առանց թթվածնի*», այսինքն՝ այն կենդանի օրգանիզմների, մասնավորապես մանրէների բնորոշ հատկությունն է թթվածնի բացակայությամբ: Նա ցույց տվեց, որ էթանոլի, գլիցերոլի կամ սաքարոսի առաջացումը թթվածնի բացակայության (անաերոբ) պայմաններում մանրէների կենսագործունեության արդյունք է: Նա բացահայտեց մանրէներում նաև կաթնաթթվային և կարագաթթվային խմորման առանձնահատկությունները:

Խմորման բնույթի բացահայտման գործում Լ. Պաստերի ավանդն անգնահատելի է: Նրա մասին դեռևս 1935 թ.-ին նկարահանվել է գեղարվեստական ֆիլմ, որն արժանացել է Օսկարի:

Սակայն գերմանացի կենսաքիմիկոս **Էդվարդ Բուխները** (նկ. 2.5)

19-րդ դ. վերջին հայտնաբերեց, որ **սպիրտների առաջացմամբ շաքարների խմորում կարող է դիպվել նաև խմորասնկերի ոչ բջջային մզվածքում**: Դա հնարավոր է միջավայրում ֆերմենտների հաշվին: Արտաբջջային խմորման կարևոր բացահայտման համար նա արժանացավ Նոբելյան մրցանակի (1907 թ.): Անգլիացի կենսաքիմիկոսներ **Արթուր Գարդներ** և **Ուիլյամ Յոնգը** ցույց տվեցին, որ խմորասնկային մզվածքի ավելացումից շաքարների խմորման արագությունը նվազում է $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի բացակայությամբ, և խմորման ընթացքում վերջինս յուրացվում է: Նրանք եզրակացրին, որ խմորումը սկսվում է շաքարին $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի միացմամբ և ֆոսֆոշաքարի առաջացմամբ: Բացի դրանից՝ այդ մզվածքում նրանք բացահայտեցին խմորման համար անհրաժեշտ զինագների և կոգիմագների առկայությունը:



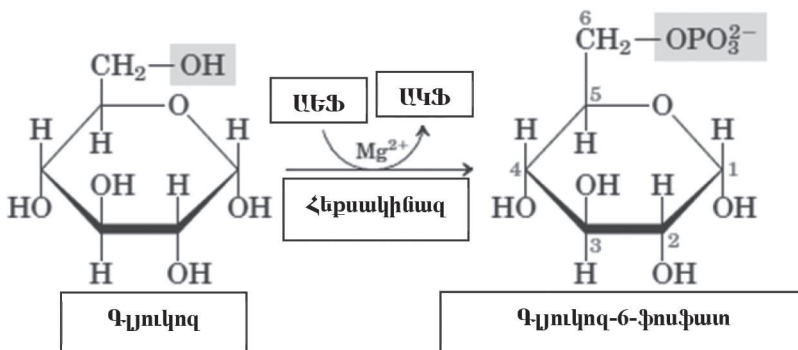
Նկ. 2.5. Լուի Պաստյերը (1822-1895 թթ.) (ձախից) և Էդվարդ Բուխները (1860-1917 թթ.)

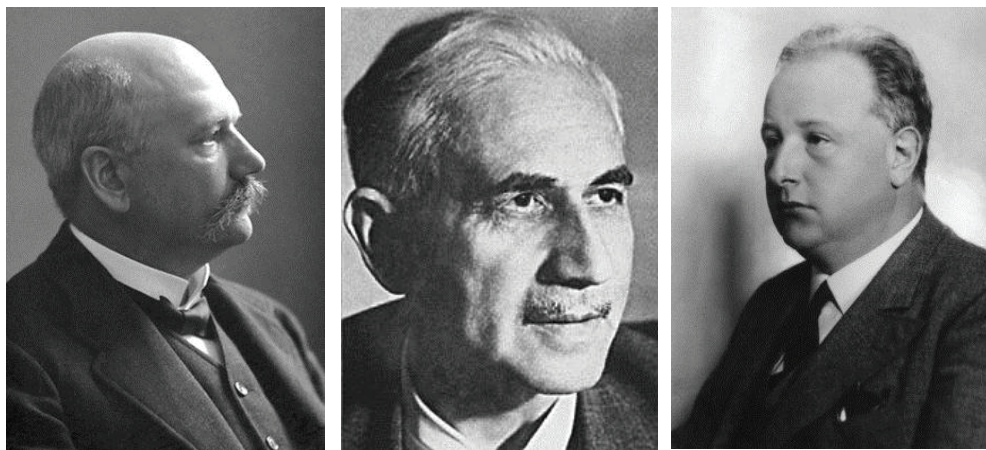
Խմորումը բարդ կենսաքիմիական ռեակցիաների հաջորդական գործընթաց է, որն իրականանում է բջջի բջջապլազմում կամ նրա օրգանոիդներում տարբեր ֆերմենտների օգնությամբ: Ենթադրվում է, որ **խմորման ֆերմենտները փոխազդում են միմյանց հետ՝ կազմավորում են մի համալիր ամբողջություն՝ բազմաբաղադրամաս անսամբլ**: Ֆերմենտների այդպիսի ամբողջությունը կոչվում է **մեկաբոյուն**: Ընդ որում՝ խմորման վերջին փուլի ֆերմենտները կապված

են պլազմային թաղանթի հետ:

Խմորումը լավ է ուսումնասիրված շաքարների, հատկապես գլյուկոզի ($C_6H_{12}O_6$) օքսիդացման օրինակով:

Խմորման առաջին փուլերը տանում են դեպի գլյուկոզի ձևափոխմանը: Ըստ **Ֆրուկտոզաներկ-Ֆոսֆատային կամ Էմբդենի-Մեյերհոֆի-Պառնասի ուղու**՝ սկզբում տեղի է ունենում գլյուկոզի ֆոսֆորիլացում՝ հեքսակինազ ֆերմենտի միջոցով Mg^{2+} (կամ մանգանի (Mn^{2+}) իոնների առկայությամբ՝ առաջանում է գլյուկոզ-6-ֆոսֆատ՝





Նկ. 2.6. Գուսարով Գեորգ Էմբրդենը (1874-1933 թթ.) (ձախից), Օտյուտ Ֆրից Մեյերհոֆը (1884-1951 թթ.) և Յակոբ Օսկար Պառնասը (1884-1949 թթ.) (աջից)

Այս ուղին անվանակոչված է գերմանացի կենսաքիմիկոսներ **Գուսարով Գեորգ Էմբրդենի**, Նոբելյան մրցանակակիր **Օտյուտ Ֆրից Մեյերհոֆի** և լեհ կենսաքիմիկոս **Յակոբ Օսկար Պառնասի** (նկ. 2.6) անուններով՝ մինչև պիրոլսադողաթթու գլյուկոզի ձևափոխության ուսումնասիրման գործում նրանց մեծ ավանդի համար:

Գլյուկոզի ֆոսֆորիլացման ընթացքում ծախսվում է ԱԵՖ, որի ճեղքումից անջատված էներգիան օգտագործվում է գլյուկոզի և $\text{F}_{\text{նսորգ}}$ -ի միջև եթերային կապի առաջացման վրա: Ընդ որում՝ անջատված էներգիայի (-16.7 կՋ) մեծ մասը ցրվում է. դա դարձնում է գործընթացն անդարձելի:

Գործընթացն իրականացնող **հեքսակինազը** տրանսֆերազներից, մասնավորապես ֆոսֆոտրանսֆերազներից պատկանող կարևոր ֆերմենտ է: Այն շատ բակտերիաներում ունի 30-50 կԴա մոլեկուլային զանգված, իսկ բույ-

սերում և կենդանիներում այն հանդիպում է տարբեր իզոմերներով և իր զանգվածով կրկնակի մեծ է:

Մարդու և կենդանիների լյարդի և ենթաստամոքսային գեղձի բջիջներում այն ներկայացված է 4-րդ իզոմերով՝ գլյուկոկինազով, որը տարբերվում է իր



Նկ. 2.7. Խոնրասանների հեքսակինազի բյուրեղային կառուցվածքը, որում կառուցվում են α պարուրաչև հալվածները

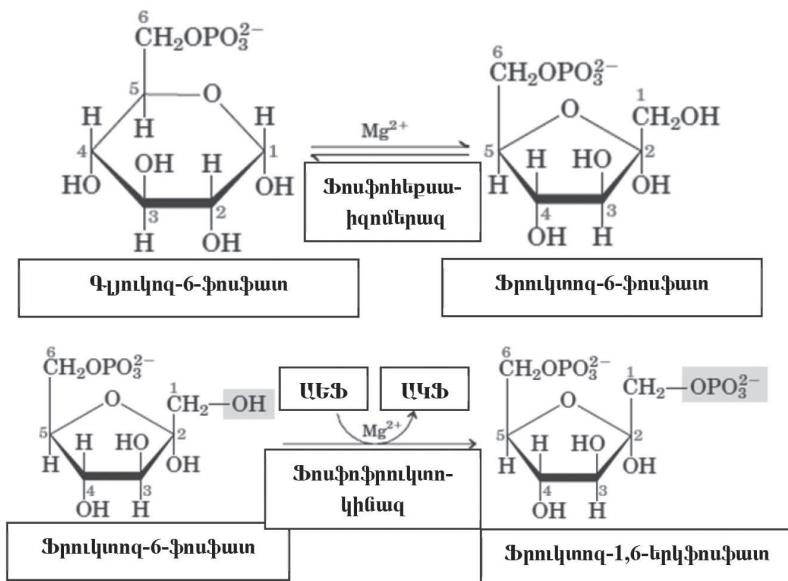
կինետիկական բնութագրերով ու գործում է գլյուկոզի բարձր կոնցենտրացիաների դեպքում: Հեքսակինազն անջատվել է տարբեր բջիջներից, և պարզաբանվել է նրա բյուրեղային կառուցվածքը (**նկ. 2.7**): Գլյուկոզի նկատմամբ ֆերմենտի խնամակցությունը բարձր է, շատ մանրէներում նրա ակտիվությունը խթանվում է K^{+} -ի և տարբեր մետաղների երկվալենտ իոնների օգնությամբ, իսկ մարդու և կենդանիների օրգանիզմում՝ ինսուլին հորմոնի միջոցով:

Ենթադրվում է, որ հեքսակինազը փոխազդում է միտոքոնդրիումների արտաքին թաղանթի հետ, որտեղ նա, հնարավոր է, կապվում է թաղանթում ծակոտի առաջացնող պորին սպիտակուցի հետ և «գտնում» ԱԵՖ-ը: Դա ապահովում է ֆերմենտի աշխատանքի բարձր արագությունը:

Միաժամանակ նշենք, որ աղիքային շատ բակտերիաներում գլյուկոզի

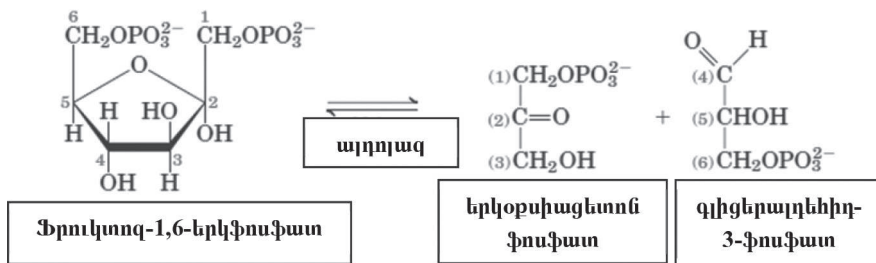
մուտքը արտաքին միջավայրից դեպի բջիջ և նրա ֆոսֆորիլացումը գլյուկոզ-6-ֆոսֆատի իրականացնում է պլազմային թաղանթի ֆոսֆոտրանսֆերազային համակարգը: Վերջինիս միջոցով ֆոսֆոենոլպիրովսաղողաթթվից $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ը տեղափոխվում է և կապվում գլյուկոզին մի քանի ֆերմենտների մասնակցությամբ: Ֆոսֆորիլացված գլյուկոզը միանգամից կարող է ենթարկվել հետագա օքսիդացմանը: Այդ համակարգին կծանոթանանք հաջորդիվ:

Նշված գործընթացին հաջորդում է գլյուկոզ-6-ֆոսֆատի իզոմերիզացումը ֆրուկտոզ-6-ֆոսֆատի ֆոսֆոհեքսաիզոմերազ ֆերմենտի միջոցով, որն էլ այնուհետև ֆոսֆորիլացվում է ֆոսֆոֆրուկտոկինազ ֆերմենտի միջոցով Mg^{2+} -ի առկայությամբ՝ առաջանում է ֆրուկտոզ-1,6-երկֆոսֆատ:



Այս ձևափոխության ընթացքում ևս ծախսվում է ԱԵՖ, և անջատվում է մեծ քանակի էներգիա (-14.2 կՋ), գործընթացը ևս անդարձելի է:

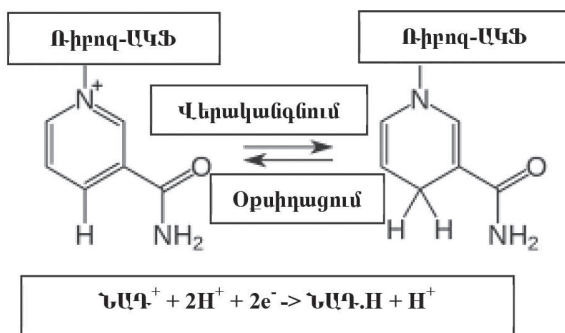
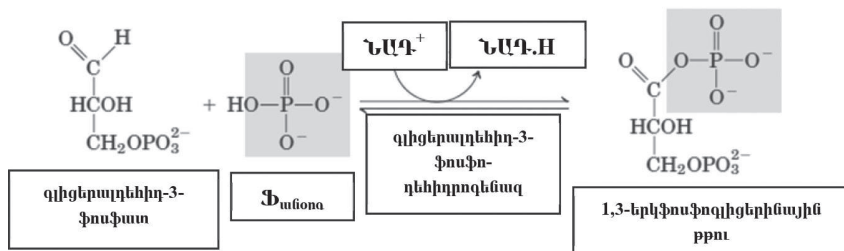
Ֆրուկտոզ-1,6-երկֆոսֆատը ճեղքվում է երկօքսիացետոնֆոսֆատի և գլիցերալդեհիդ-3-ֆոսֆատի ալդոլազ ֆերմենտի միջոցով:



Առաջացած տրիոզֆոսֆատները կարող են փոխակերպվել միմյանց՝ տրիոզֆոսֆատիզոմերազ ֆերմենտի միջոցով:

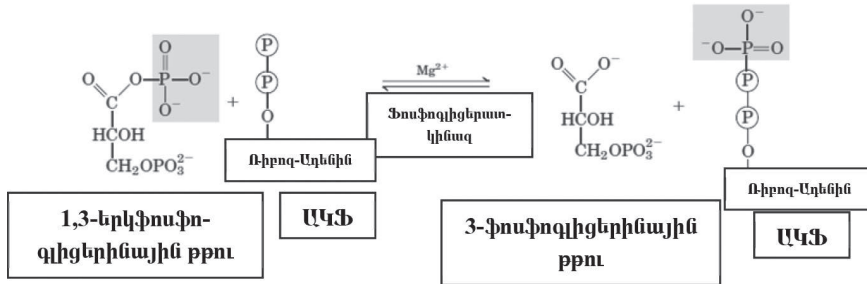
Խմորումը շարունակվում է գլիցերալդեհիդ-3-ֆոսֆատի հետագա օքսիդացմամբ դեպի 1,3-երկֆոսֆոգլիցերի-

մալին թթու, որի ընթացքում գլիցերալդեհիդ-3-ֆոսֆոդեհիդրոգենազ ֆերմենտի կոֆերմենտ միկոտինամիլադենմիներկնուկլեոտիդը (NAD^+), ստանալով էլեկտրոններ, վերականգնվում է $NADH$ -ի:



Այնուհետև ֆոսֆատային խումբը 1,3-երկֆոսֆոզիցերինային թթվից ֆոսֆոզիցերատկինազ ֆերմենտի մի-

ջոցով տեղափոխվում է դեպի ԱԿՖ՝ առաջանում է 3-ֆոսֆոզիցերինային թթու, և սինթեզվում է ԱԿՖ:

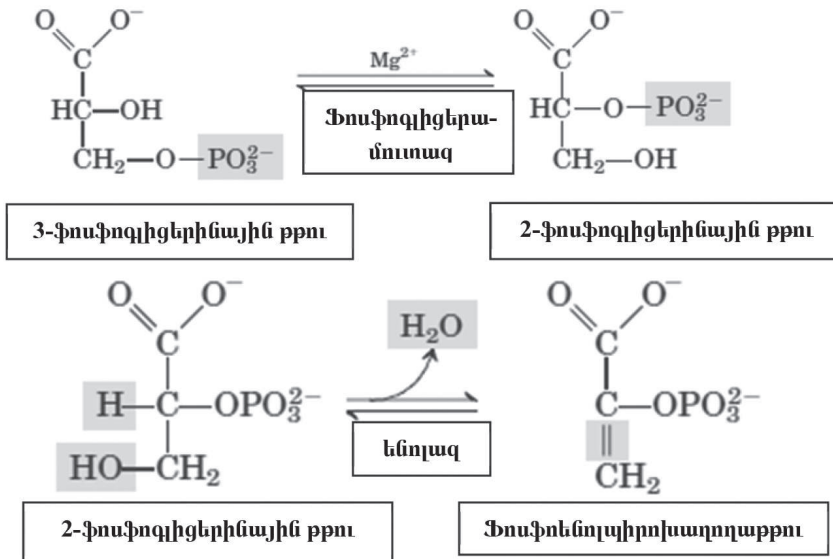


Այս ձևափոխություններում անջատվում է մեծ քանակի էներգիա (-18.8 կՋ), սակայն այդ էներգիան չի ցրվում և կուտակվում է ԱԿՖ-ում դարձնելով՝ նրանց դարձելի: Նյութի ձևափոխության հաշվին ԱԿՖ-ի անմիջական սինթեզն անվանվում է **սուրսպրապային ֆոսֆորիլացում**:

Հաշվի առնելով, որ գլյուկոզի մեկ մոլեկուլից առաջանում են գլիցերալդեհիդ-3-ֆոսֆատի երկու մոլեկուլներ,

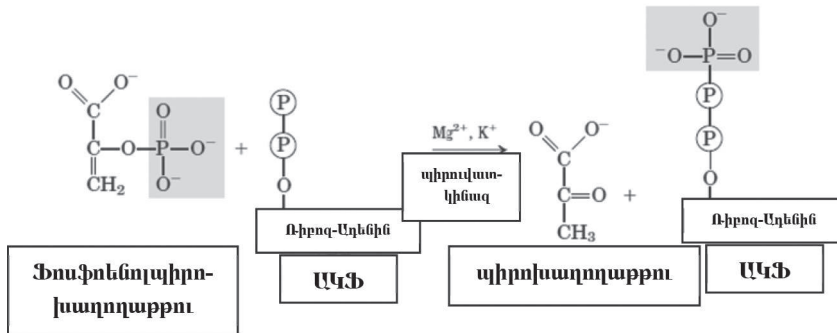
կարող ենք նշել, որ փաստորեն տեղի է ունենում ԱԿՖ-ի և ՆԱԴ.Ի-ի երկուական մոլեկուլների առաջացում:

3-ֆոսֆոզիցերինային թթուն ֆոսֆոզիցերամուտազ ֆերմենտի միջոցով Mg^{2+} -ի առկայությամբ ձևափոխվում է 2-ֆոսֆոզիցերինային թթվի, որը, անջատելով ջուր ենոլազ ֆերմենտի միջոցով, Mg^{2+} -ի (և Mn^{2+} -ի) առկայությամբ առաջացնում է ֆոսֆոենոլպիրովսադոլաթթու:



2-ֆոսֆոգլիցերինային թթվից ջրի անջատումը հանգեցնում է առաջացող ֆոսֆոենոլպիրոլիսադոդաթթվի մոլեկուլում էլեկտրոնների վերաբաշխմանը. դա ապակայունացնում է միացությունը՝ հնարավոր դարձնելով $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի տեղափոխումը ԱԿՖ-ին: Անջատվում է

մեծ քանակի էներգիա (-31.5 կՋ/մոլ): Եվ հաջորդ փուլում $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ը պիրուվատիկնազ ֆերմենտի միջոցով Mg^{2+} -ի առկայությամբ տեղափոխվում է դեպի ԱԿՖ՝ առաջացնելով պիրոլիսադոդաթթու և ԱԵՖ:



Այստեղ ևս կարող ենք նորից նշել սուբստրատային ֆոսֆորիլացման մասին: Վերջինս համեմատաբար պարզ և այդ պատճառով էներգիայի ձևափոխման և կուտակման հուսալի մեխանիզմ է:

Պիրոլիսադոդաթթուկինազը դասվում է ֆոսֆոտրանսֆերազների շարքին, հանդիպում է մինչև 4 տարբեր իզոմերներով, անջատվել է տարբեր բջիջներից, որոշվել է նրա բյուրեղային կառուցվածքը: Այս ֆերմենտի ակտիվությունը խթանվում է K^+ -ի և տարբեր մետաղների երկվալենտ իոնների օգնությամբ:

Հեքսակինազը, ֆոսֆոֆրուկտոկինազը և պիրոլիսադոդաթթուկինազը մեծ դեր ունեն գլյուկոզի օքսիդացման կարգավորման գործում: Մարդու օրգանիզմում այդ ֆերմենտների խանգարումները բերում են տարբեր հիվանդու-

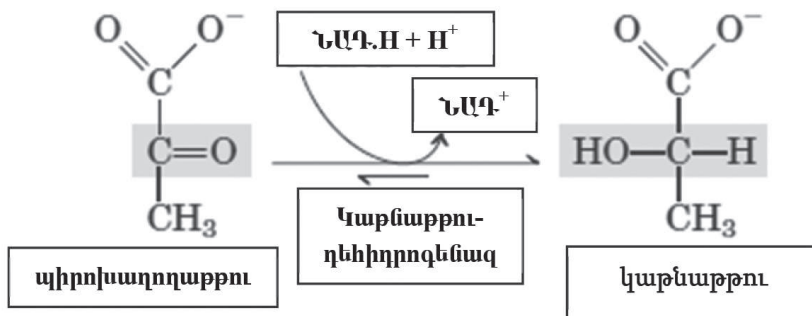
թյունների:

Գլյուկոզից մինչև պիրոլիսադոդաթթու օքսիդացման ուղին կոչվում է գլիկոլիզ: Գլիկոլիզի արդյունքում գլյուկոզի մեկ մոլեկուլի օքսիդացման ընթացքում անջատվում է -196.9 կՋ էներգիա, և սուբստրատային ֆոսֆորիլացման հաշվին գումարային սինթեզվում են ԱԵՖ-ի 2 մոլեկուլներ. այսինքն սրանդարպ պայմանների համար անջատված էներգիայի 31%-ն է կուտակվում ԱԵՖ-ի մոլեկուլներում (բջջի ֆիզիոլոգիական պայմաններում 53%-ը): Սա էներգիայի ձևափոխության բարձր արդյունավետություն է:

Անաերոբ պայմաններում ապրող տարբեր բակտերիաներում և այլ օրգանիզմներում գլիկոլիզն էներգիայի աղբյուրների, մասնավորապես ԱԵՖ-ի առաջացման միակ գործընթացն է:

Կարելի է ենթադրել, որ մեկ մոլեկուլ օքսիդացվող նյութի համեմատ՝ սինթեզվող ԱԵՖ-ի քիչ քանակի պատճառով այս գործընթացը մեծ տարածում չի ստացել սնկերում, բույսերում և կենդանիներում:

Գլիկոլիզին հաջորդող ձևափոխություններն էլեկտրոնների արտաքին ակցեպտորների բացակայությամբ կազմում են խմորման վերջին փուլերը:

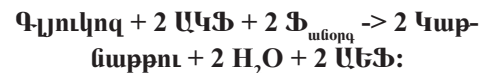


Կաթնաթթվի առաջացումը բնորոշ է **կաթնաթթվային բակտերիաներին**, որոնք մեծ դեր են կատարում կաթնաթթվային մթերքների ստացման գործում: Այդպիսի բակտերիաներից են *Lactobacillus*-ների, *Streptococcus*-ների կամ *Bifidobacterium*-ների որոշ տեսակները: Կաթնաթթվային խմորման ընթացքում միջավայրի թթվեցումը օժանդակում է կաթնամթերքի պահպանմանը, քանի որ դրանց վնասող շատ մանրէներ չեն աճում ցածր pH-ում: Կաթնաթթու կարող է առաջանալ մարդու և կենդանիների բջիջներում: Այդ թթվի կուտակումը հանգեցնում է, օրինակ, մկանների հոգնածության:

Հոմոֆերմենտային կաթնաթթվային խմորման գումարային արդյունքը կարելի է ներկայացնել

Այդ փուլերում պիրուսադոդաքթվից առաջանում են կաթնաթթուն ($\text{CH}_3\text{CH}_2\text{O}-\text{COOH}$) և տարբեր այլ օրգանական թթուներ կամ սպիրտներ: Ընդ որում՝ կաթնաթթուդեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով ՆԱԳ-Ի-ի և H^+ -ի մասնակցությամբ առաջանում է կաթնաթթուն, իսկ, օրինակ, մրջնաթթուդեհիդրոգենազի միջոցով՝ մրջնաթթուն (HCOOH):

այսպես՝



Հեպերոֆերմենտային կաթնաթթվային խմորման արդյունքում, օրինակ՝ *Leuconostoc mesenteroides*-ում, առաջանում է մաս էթանոլ: Հայտնաբերվել է, որ կրծքով կերակրվող երեխաների աղիներում գերակշռող *Bifidobacterium*-ներում կաթնաթթվի հետ միասին առաջանում է ոչ թե էթանոլ, այլ քացախաթթու: Սակայն հետերոֆերմենտային կաթնաթթվային խմորման դեպքում շաքարների օքսիդացումն ընթանում է այլ՝ պենտոզաֆոսֆատային ուղով (տես հաջորդիվ):

Պրոպիոնաթթվային խմորման դեպքում պիրուսադոդաքթվի կար-

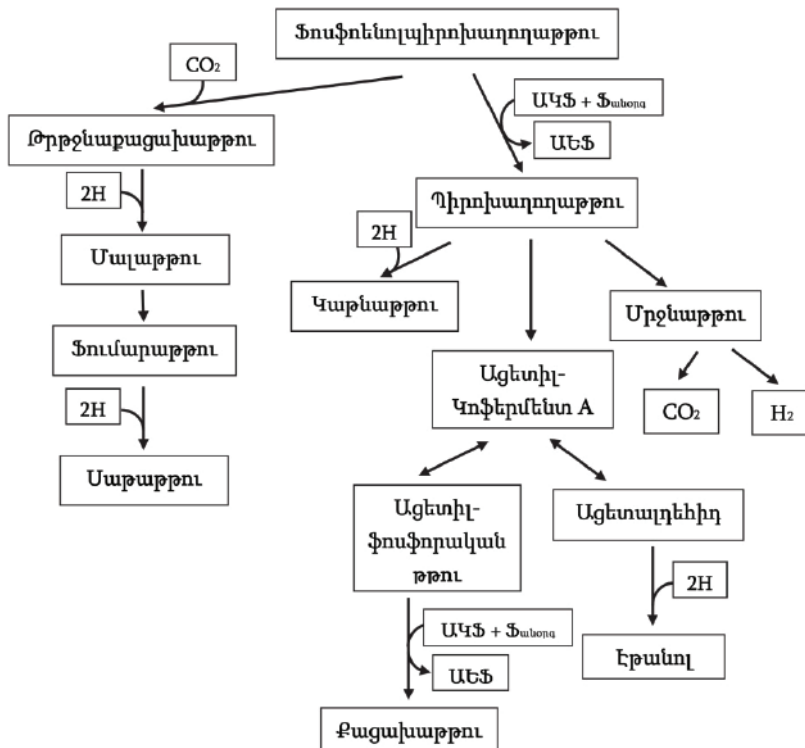
բօքսիլացման գործընթացը մի շարք միջանկյալ ձևափոխությունների արդյունքում տանում է պրոպիոնաթթվի առաջացմանը:

Սպիրտային խմորման դեպքում էթանոլի առաջացումը տեղի է ունենում պիրոլիսադոդաթթվի դեկարբօքսիլացման արդյունքում պիրոլիսադոդաթթու-դեկարբօքսիլազ ֆերմենտի միջոցով Mg^{2+} -ի և քիամինպիրոֆոսֆատի առկայությամբ, երբ առաջանում է ացետալդեհիդ: Վերջինս ակոհոլդեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով ՆԱԴ⁺-H-ի և H^+ -ի մասնակցությամբ վերականգնվում է մինչև էթանոլ: Պիրոլիսադոդաթթուդեկարբօքսիլազը բա-

ցակայում է կաթնաթթվային խմորման բակտերիաներում և կենդանիների բջիջներում:

Եթե ավելացնել երկաուլֆիտ (HSO_3^-), ապա գլյուկոզի խմորման արդյունքում կառաջանա մի այլ սպիրտ՝ գլիցերոլ: Նման արդյունք դիտվում է նաև երկկարբոնատի (HCO_3^-) կամ երկֆոսֆատի (HPO_4^{2-}) ավելացման դեպքում: Հետաքրքիր է, որ խմորումը HSO_3^- -ի մասնակցությամբ օգտագործվում է գլիցերոլի արտադրությունում:

Հետաքրքիր է այն, որ խմորասնկերն աճման ընթացքում որոշակի ժամանակահատվածում պահանջում են թթվածին քաղանքային ֆոսֆորի-



Նկ. 2.8. Խառը խմորման վերջին փուլերի գծապատկերը *Escherichia coli*-ում

պիղների սինթեզի համար: Թթված-
նի շատ փոքր քանակների դեպքում
նրանք անցնում են աերոբ շնչառու-
թյան, և խմորումը ճնշվում է: Այդպիսի
երևույթը կոչվում է **Պասպերի էֆեկտ**:
Սակայն շաքարների ավելցուկի պայ-
մաններում խմորասնկերում շարու-
նակվում է խմորումը՝ անկախ թթված-
նի առկայությունից: Այդպիսի երևույթն
էլ կոչվում է անգլիացի կենսաքիմիկոս
Հերբերտ Գրեյս Կրեստրիի անունով՝
Կրեստրիի էֆեկտ:

Խմորման ընթացքում պիրոլիսադո-
ղաթթվից կարող է առաջանալ ացե-
տիլֆոսֆատ, որի վերականգնման ար-
դյունքում քացախաթթվի առաջացման
ընթացքում ենթադրվում է ԱԵՖ-ի ևս
մեկ մոլեկուլի առաջացում (**նկ. 2.8**): Այս
դեպքում արդեն գլյուկոզի մեկ մոլեկու-
լի **խմորման արդյունքում** գումարային
սինթեզվում են ԱԵՖ-ի 3 մոլեկուլներ:

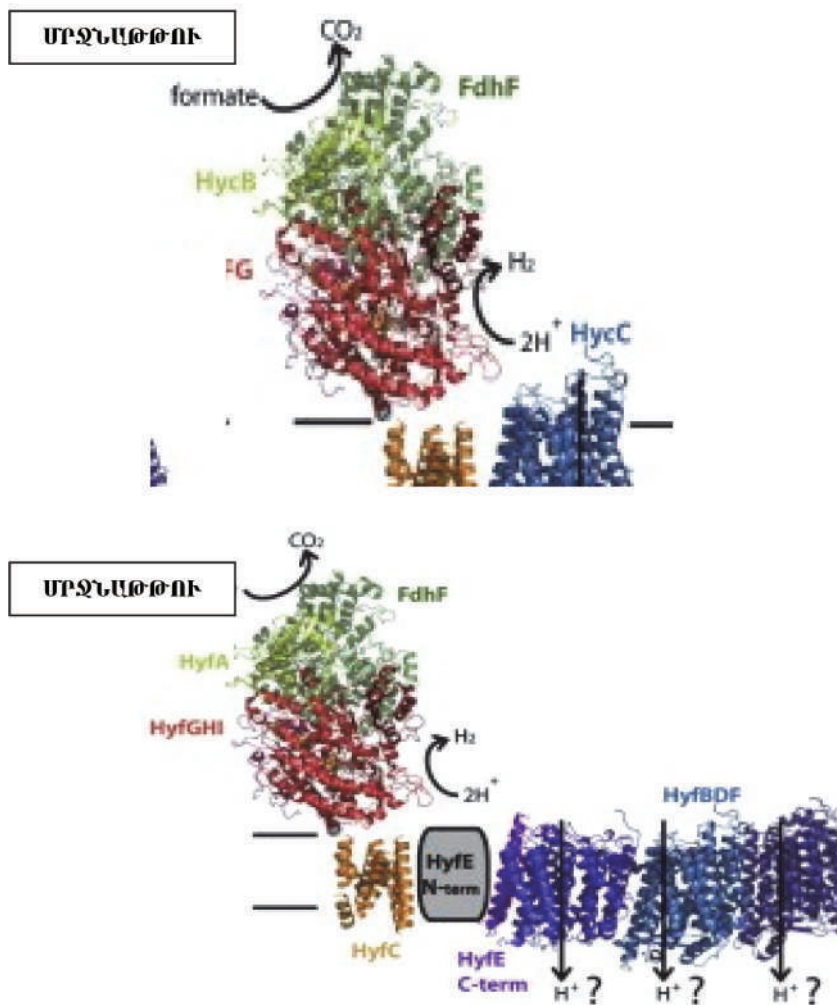
Խառը խմորման ընթացքում (տե՛ս
նկ. 2.8) պիրոլիսադոլաթթվից պիրոլիսա-
դոլաթթումը մրջնաթթու-լիազ ֆերմենտի
միջոցով առաջանում են ացետիլ-կո-
ֆերմենտ A-ն և մրջնաթթու (HCOOH):
Այնուհետև մրջնաթթուն մրջնաթթու-
ջրածինլիազ ֆերմենտի միջոցով օք-
սիդանում է մինչև H₂ և CO₂: Ընդ որում՝
այդ գազային վերջնանյութերն առա-
ջանում են հավասար հարաբերու-
թյամբ, որը կարող է փոփոխվել կախ-
ված միջավայրի pH-ից: Այդպիսի խա-
ռը խմորումը բնորոշ է աղիքային շատ
բակտերիաներին, օրինակ՝ *Escherichia*
coli-ին կամ *Salmonella typhimurium*-ին:

Մրջնաթթուջրածինլիազը բարդ
սպիտակուցային համալիր է, այն
կազմված է երկու ֆերմենտներից՝

մրջնա-թթուդեհիդրոգենազից և **[Ni-
Fe]-հիդրոգենազից (Հիդ)**: Ընդ որում՝
տարբերում են այդ երկու ֆերմենտնե-
րի մի քանի ձևեր: Դրանց տարբեր ձևե-
րից կազմավորվում են մրջնաթթուջրա-
ծինլիազի երկու համալիրներ, որոնցից
լավ է ուսումնասիրված առաջինը (**նկ.
2.9**): Աղիքային ցուպիկում հայտնա-
բերվել են մրջնաթթուդեհիդրոգենա-
զի երեք ձևեր և հիդրոգենազների չորս
ձևեր՝ Հիդ-1, Հիդ-2, Հիդ-3 և Հիդ-4: Վեր-
ջիններս ունեն տարբեր կառուցվածք,
կազմված են մեծ ու փոքր բազմաթիվ
ենթամիավորներից, այդ թվում՝ նման
շնչառական շղթաների ցիտոքրոմ b-ից,
ընդգրկում են երկաթածծմբային կենտ-
րոններ:

Հիդ-ները գաղտնագրվում են տար-
բեր օպերոններով՝ *hya*, *hyb*, *hyc* և *hyf*,
ու բոլորը կատալիզում են օքսիդավե-
րականգնողական պարզ ռեակցիա՝
 $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \leftrightarrow \text{H}_2$, միասին իրագործում
են H₂-ի ինչպես առաջացում, այնպես
էլ օքսիդացում: Ինչպես ցույց է տրվել
հեղինակի լաբորատորիայում, **հիդրո-
գենազների այդ չորս ձևերը դարձելի
են և աշխատում են տարբեր ուղղու-
թյուններով՝ կախված միջավայրի
պայմաններից**: Այդ ֆերմենտների ակ-
տիվությունը կարգավորվում է նաև մի
քանի սպիտակուցներով և ներքջային
այլ գործոններով: Կարգավորման
ուղիներից մեկը միմյանց հետ նրանց
փոխազդեցությունն է:

Ըստ երևույթին, հիդրոգենազները
կազմավորում են հիմնարար մի նոր՝
ջրածնային ցիկլ, որի դերը բջջում ունի
մեծ հետաքրքրություն: Դեռ ավելին,
ենթադրվում է, որ հիդրոգենազները



Նկ. 2.9. *Escherichia coli*-ի մրջնաթթուջրածինլիազի 1-ին և 2-րդ համալիրները՝ կազմված մրջնաթթուդեհիդրոգենազի մեծ ենթամիավորից (*FdhF*) և համապատասխանաբար Հիդ-3 (*Hyc*) և Հիդ-4 (*Hyf*)-ից
Հիդ-3 (*Hyc*)-ը կազմված է մեծ (*HycC*, *HycE*) և փոքր (*HycB*, *HycD*, *HycF*, *HycG*), իսկ Հիդ-4 (*Hyf*)-ը՝ մեծ (*HyfB*, *HyfD*, *HyfF*, *HyfG*) և (*HyfA*, *HyfC*, *HyfE*, *HyfH*, *HyfI*) փոքր ենթամիավորներից: *HyfE* ենթամիավորը տեղաբաշխված է թաղանթի ներսում, և նրա C եզրը դուրս է գալիս դեպի պերիպլազմ:

կարող են տեղափոխել H^+ -ներ (տե՛ս **նկ. 2.9**) կամ էլ փոխազդում են H^+ -ների տեղափոխող համակարգերի, մասնավորապես H^+ -ային ԱԵՖագների հետ: Դա որոշում է նրանց կենսաէներգիային դերը բջջում: Հիդրոգենագներ հայտնաբերվել են տարբեր բակտերիաներում և արքեյներում, ինչպես նաև խմորասնկերում: Վերջիններում նույնիսկ բացահայտվել են հատուկ մարմնիկներ, որոնցում դրանք կուտակվում են:

Վերջին տարիներին մեծացել է հետաքրքրությունը մրջնաթթուջրածինլիազի նկատմամբ: Դա պայմանավորված է այդ ֆերմենտի աշխատանքի արդյունքում H_2 -ի առաջացմամբ, որը կարող է մարդու և կենդանիների աղիներում ստեղծել նպաստավոր միջավայր ախտածին շատ մանրէների կենսագործունեության և վտանգավոր հիվանդությունների զարգացման և, մյուս կողմից, ծառայել որպես ար-

դյունավետ *կենսավառելիք* մարդկության էներգետիկ պահանջումքների բավարարման համար: Հիդ-ների և մրջնաթթուջրածինլիազին կանոդադառնա՞նք հաջորդիվ:

Գլյուկոզի օքսիդացումը անաերոբ պայմաններում կարող է ընթանալ նաև մի այլ՝ *պենպոզաֆոսֆատային ուղով*: Այն անվանվում է *Վարբուրգի-Դիկկենսի-Հորեկերի ուղի*՝ այդ ձևափոխության ուսումնասիրման գործում մեծ ավանդ ունեցող Օ. Վարբուրգի, անգլիացի կենսաքիմիկոս *Ֆրանկ Դիկկենսի* և ամերիկացի կենսաքիմիկոս *Բերհարդ Լեոնարդ Հորեկերի* (**նկ. 2.10**) անուններով: Այդ դեպքում գլյուկոզ-6-ֆոսֆատը գլյուկոզ-6-ֆոսֆատդեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով երկու փուլով օքսիդանում է մինչև 6-ֆոսֆազլյուկոնաթթվի:

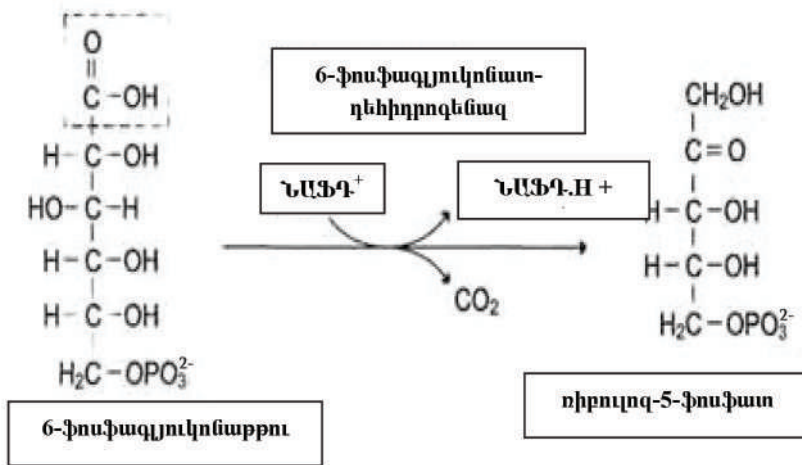
Նշենք, որ գլյուկոզ-6-ֆոսֆատի հետագա ձևափոխության գլիկոլիզի կամ պենտոզաֆոսֆատային ուղին որոշ-



Նկ. 2.10. Ֆրանկ Դիկկենսը (1899-1986 թթ.) (ձախից) և Բերհարդ Լեոնարդ Հորեկերը (1914-2010 թթ.)

վում է օքսիդավերականգնողական համարժեքների ($H^+ + e^-$) բջջի պահանջմունքներով և ՆԱԴՖ.H-ի կոնցենտրացիայով: Եվ հենց այս փուլում կոֆերմենտ ՆԱԴՖ $^{+}$ -ը վերականգնվում է ՆԱԴՖ.H-ի և H^+ -ի:

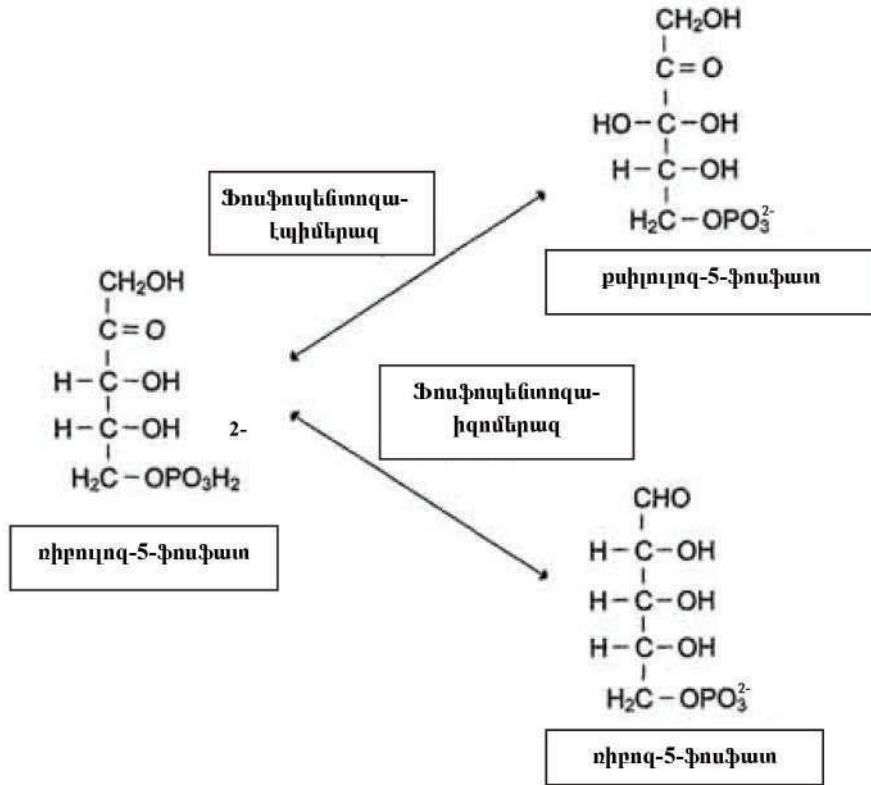
Այնուհետև պենտոզաֆոսֆատային ուղում 6-ֆոսֆազյուկոնաթրոն 6-ֆոսֆազյուկոնատդեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով օքսիդանում է և առաջացնում կետոնային ածանցյալ, որը դեկարբօքսիլացման արդյունքում առաջացնում է դիբուլոզ-5-ֆոսֆատ, և ՆԱԴՖ $^{+}$ -ը վերականգնվում է



ՆԱԴՖ.H-ի և H^+ -ի:

Դիբուլոզ-5-ֆոսֆատը ֆոսֆոպենտոզալային ուղում ֆերմենտի միջոցով ձևափոխվում է քսիլուլոզ-5-ֆոսֆատի կամ ֆոսֆոպնտոզալիզմենտի ֆեր-

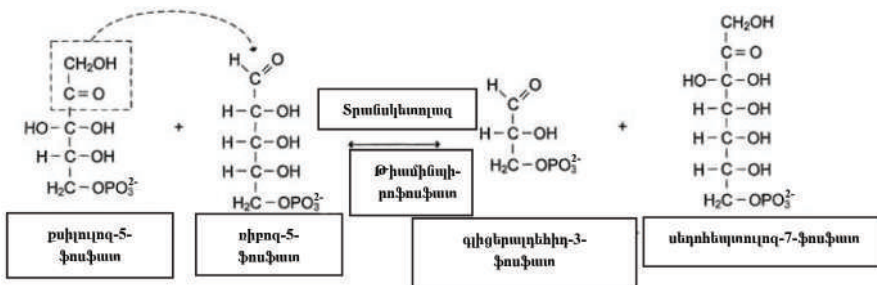
տոզալային ուղում 6-ֆոսֆազյուկոնաթրոն 6-ֆոսֆազյուկոնատդեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով օքսիդանում է և առաջացնում կետոնային ածանցյալ, որը դեկարբօքսիլացման արդյունքում առաջացնում է դիբուլոզ-5-ֆոսֆատ, և ՆԱԴՖ $^{+}$ -ը վերականգնվում է



մենտի միջոցով՝ ռիբոզ-5-ֆոսֆատի: Այս գործընթացը դարձելի է:

Այս գործընթացներին հաջորդում է

դարձելի տրանսկետոլազային ձևափոխությունը, երբ քսիլուլոզ-5-ֆոսֆատից առաջանում են գլիցերալդեհիդ-3-ֆոս-

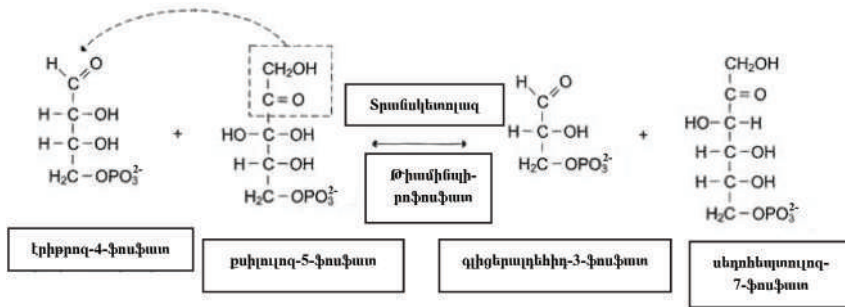


ֆատը և հետո սեդոհեպտուլոզ-7-ֆոսֆատը:

Դրանց տրանսալդոլազային ձևափոխության արդյունքում առաջանում

են էրիթրոզ-4-ֆոսֆատ և ֆրուկտոզ-6-ֆոսֆատ:

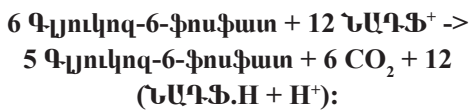
Առաջացած նյութերի մի այլ տրանսկետոլազային ձևափոխության արդյուն-



քում առաջանում են գլիցերալդեհիդ-3-ֆոսֆատը ֆրուկտոզ-6-ֆոսֆատը:

Այնուհետև ֆրուկտոզ-6-ֆոսֆատը ֆոսֆոհեքսակինազ ֆերմենտի միջոցով ձևափոխվում է գլյուկոզ-6-ֆոսֆատի:

Չնափոխությունների այս շղթան փաստորեն վերադառնում է իր ելանյութին, ուստի կարող է դիտարկվել որպես ցիկլ (կամ շունտ): Ցիկլի գումարային արդյունքը գլյուկոզ-6-ֆոսֆատից գլիցերինալդեհիդ-6-ֆոսֆատի առաջացման մեջ է, սակայն կարևոր են նաև CO_2 -ի անջատումը և ՆԱԴՖ.Ի-ի առաջացումը: Գումարային արդյունքը կարելի է ներկայացնել հետևյալ կերպ՝



Փաստորեն *գլյուկոզի մեկ մոլեկուլից առաջանում են CO_2 -ի 6 մոլեկուլներ և ՆԱԴՖ.Ի-ի 12 մոլեկուլներ*: Այս ցիկլում առաջացած գլիցերալդեհիդ-3-ֆոսֆատը կարող է մասնակցել գլիկոլիզին՝ բերելով ԱԵՖ-ի 2 մոլեկուլների սինթեզին: Բացի դրանից՝ առաջացած ՆԱԴՖ.Ի-ները ջրածնի ատոմների աղբյուր են և անհրաժեշտ են ամինաթթուների, լեղաթթուների, վիտամին-

ների և քաղախաթթվից ճարպաթթուների սինթեզի համար: ՆԱԴՖ.Ի-երն օգտագործվում են նաև որոշ թույների և դեղամիջոցների օքսիդացման գործընթացներում: Սրանք միասին վկայում են պենտոզաֆոսֆատային ցիկլի կենսաէներգետիկական նշանակության մասին: Այս ցիկլի նշանակությունը գնահատելու նպատակով նշենք նաև, որ ռիբոզ-5-ֆոսֆատը բջջում նուկլեինաթթուների ելանյութ է:

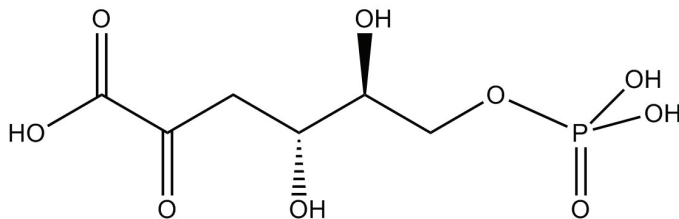
Պենտոզաֆոսֆատային ցիկլն իրականացվում է արքեյներում և բակտերիաներում, բույսերի բջիջների քլորոպլաստներում և կենդանիների բջիջների բջջապլազմում և էնդոպլազմային ցանցում ու այլ կառույցներում: Այս ցիկլի ֆերմենտների ակտիվությունը բարձր է կենդանիների ճարպային և ոսկրային հյուսվածքների, լյարդի և տարբեր գեղձերի բջիջներում:

Երբ գլյուկոզի օքսիդացումն ընթանում է պենտոզաֆոսֆատային ուղով, ապա դիտվում է հետերոֆերմենտային կաթնաթթվային խմորում: Այդպիսի խմորում իրականացնում են կաթնաթթվային բակտերիաներից *Lactobacillus*-ների կամ *Leuconostoc*-ների որոշ տեսակներ: Նշված խմորման արդյունքում առաջանում է նաև

էթանոլ:

Գլյուկոզի օքսիդացումը ամաերոք պայմաններում կարող է ընթանալ նաև **Նաթան Էնթների-Մայքլ Դուդորովի ուղով**, որը բացահայտվել է այդ ամերիկացի մանրէաբանների կողմից 1952 թ.-ին: Այս ուղին հայտնի է դարձել շատ, հիմնականում՝ ծովային բակտերիաներում, ինչպես նաև վերջին մի քանի տարիների ընթացքում արքեյներում և որոշ նախակենդանիներում, սնկերում ու ջրիմուռներում: Գլյուկոզի ֆոսֆորիլացումից առաջացած գլյուկոզ-6-ֆոսֆատը գլյուկոզ-6-ֆոսֆատդեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով ձևափոխվում է 6-ֆոսֆոգլյուկոնաթթվի, որի ընթացքում ՆԱԴՖ⁺-ը վերականգնվում է ՆԱԴՖ.H-ի և H⁺-ի: Այնուհետև 6-ֆոսֆոգլյուկոնաթթուդեհիդրատազ ֆերմենտի միջոցով 6-ֆոսֆոգլյուկոնաթթվի հետագա դեհիդրատացումից առաջանում է **2-կեպոն-3-դեզօքսի-6-ֆոսֆոգլյուկոնաթթու** (նկ. 2.11), որը 2-կետո-3-դեզօքսի-6-ֆոսֆոգլյուկոնաթթուալդոլազ ֆերմենտի միջոցով ճեղքվում է պիրովատոլաթթվի և գլիցերալդեհիդ-3-ֆոսֆատի: Վերջինիս օքսիդացումից արդեն Էմբդենի-Մեյերհոֆի-Պառնասի ուղով ևս առաջանում է պիրովատոլաթթու:

2-կեպոն-3-դեզօքսի-6-ֆոսֆոգ-



Նկ. 2.11. 2-կեպոն-3-դեզօքսի-6-ֆոսֆոգլյուկոնաթթու

լյուկոնաթթուալդոլազը լավ ուսումնասիրված ֆերմենտ է, դասվում է լիազների խմբին: Այն ունի 23,9 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 225 ամինաթթվային մնացորդներից: Ֆերմենտի եռաչափ կառուցվածքը պարզվել է բյուրեղային վերլուծության արդյունքում: Նրա ակտիվ կենտրոնում գտնվում են գլյուտամինաթթվի և լիզինի մնացորդները, որոնց միջև H⁺-ի տեղափոխումը ակտիվացնում է այդ մնացորդները՝ նպաստելով C-C կապի ճեղքմանը:

Էնթների-Դուդորովի ուղով գլյուկոզի ձևափոխությանը զուգահեռ սուբստրատային ֆոսֆորիլացմամբ սինթեզվում են ԱԵՖ-ի 2 մոլեկուլներ: Քանի որ գլյուկոզի ֆոսֆորիլացման սկզբնական ձևափոխության ընթացքում ծախսվել է ԱԵՖ-ի 1 մոլեկուլ, **գլյուկոզի օքսիդացման այս ուղում գումարային սինթեզվում է ԱԵՖ-ի մեկ մոլեկուլ:**

Գլյուկոզի օքսիդացման Էնթների-Դուդորովի ուղին նման է գլիկոլիզին և պենտոզաֆոսֆատային ձևափոխումներին, սակայն էներգիապես այս ուղին քիչ արդյունավետ է: Այս ուղին հետաքրքիր է կենսատեխնոլոգիայում, քանի որ առաջացած ՆԱԴՖ.H-երը ջրածնի ատոմների աղբյուր են և, ինչ-

պես արդեն նշել ենք, կարևոր են շատ նպատակային նյութերի սինթեզում: Այս ուղին դիտարկվում է որպես գլիկոլիզի այլընտրանք և կարող է տանել **սպիրտային խմորման**: Վերջինս բացահայտվել է **խմորասնկերում** անաեոբ պայմաններում, սակայն ի լրումն ցույց է տրվել, որ այն տեղի է ունենում նաև տարբեր **բակտերիաներում**, օրինակ, ինչպես արդեն նշեցինք, որոշ կաթնաթթվային բակտերիաներում կամ էլ *Zymomonas mobilis*-ում: Մեքսիկայում մեկուսացված այդ բակտերիայում գլյուկոզի խմորումն ընթանում է Էնթերի-Դուդորովի ուղով:

Ենթադրվում է, որ գլյուկոզի օքսիդացման Էնթերի-Դուդորովի էներգիապես քիչ արդյունավետ ուղին հնագույն է կենդանի օրգանիզմների էվոլյուցիայում, որի ընթացքում կենդանի օրգանիզմների մեծ մասում այն փոխարինվել է գլիկոլիզով:

Ի տարբերություն պիրոխաղողաթթվի նշված ձևափոխությունների՝ մի շարք անաեոբ մանրէներում պիրոխաղողաթթուն **ֆերեդոքսինի (Fd)** մասնակցությամբ կարող է օքսիդանալ պիրոխաղողաթթուֆերեդոքսինօքսիդառեդուկտազ ֆերմենտի միջոցով՝ առաջացնելով ագետիլ-կոֆերմենտ A և վերականգնելով ֆերեդոքսինը:

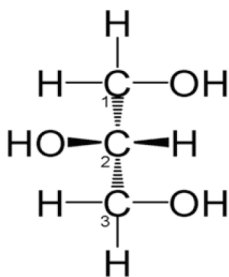
Վերջինս օքսիդանում է հիդրոգենազի միջոցով H_2 -ի անջատմամբ՝



H_2 -ի անջատմամբ ձևափոխությունները թերմոդինամիկորեն շահավետ չեն, ուստի անհրաժեշտ են օքսիդավերականգնողական պոտենցիալների ցածր արժեքներ և միջավայրից ջրածնի հեռացում: Այս դեպքում նշված ուղով H_2 առաջացնող մանրէներն ապրում են այլ H_2 -ը օքսիդացնող մանրէների հետ միասին: Դա շատ հետաքրքիր սիմբիոզ է ու տարածված է բնության մեջ:

Որոշ խմորասնկերում պիրոխաղողաթթուն պիրոխաղողաթթու-դեկարբօքսիլազ ֆերմենտի միջոցով ձևափոխվում է ագետալդեհիդի և CO_2 -ի:

Հետաքրքիր է այն, որ բնական օրգանական միացությունների մեծ մասը՝ պոլիշաքարներ, հեքսոզներ, պենտոզներ, տետրոզներ, բազմատոմ սպիրտներ, օրգանական թթուներ, ամինաթթուներ, պուրինային և պիրիմիդինային հիմքեր և այլ նյութեր, խմորվում է մանրէներում: Նրանք **խմորման ելանյութեր են, որոնք մասնակի (ոչ լրիվ) օքսիդանում են ներմոլեկուլային ճեղքման արդյունքում, անջատում մեծ քանակի էներգիա և բերում ԱԵՖ-ի սինթեզին**:



Նկ. 2.12. Գլիցերոլը վերականգնված միացություն է

Վերջին տարիներին ամերիկացի և հայրենական (գրքի հեղինակ) մանրէաբանները և կենսատեխնոլոգները բացահայտել են եռատոմ սպիրտի՝ **գլիցերոլի (գլիցերին) (նկ. 2.12)** խառը խմորումը մանրէներում: Ենթադրվում է, որ գլիցերոլն օքսիդանում է Էմբդենի-Մեյերհոֆի-Պառնասի ուղով՝ գլիցերոլդեհիդրոգենազ և երկհիդրոքսիացետոնկինազ ֆերմենտների միջոցով և ՆԱԴ⁺-ի ու ԱԵՖ-ի մասնակցությամբ մուտք գործելով երկհիդրոքսիացետոնֆոսֆորական թթվի կամ ֆոսֆոենոլպիրովսաղողաթթվի ձևափոխությունների ռեակցիաներում:

Պոլիշաքարներից օսլան կամ գլիկոգենը կարող են անցնել գլիկոլիզի ուղով՝ ֆոսֆորիլազ կամ գլիկոլգենֆոսֆորիլազ ֆերմենտների միջոցով անջատելով գլյուկոզ և ձևափոխելով այն գլյուկոզ-1-ֆոսֆատի: Այնուհետև վերջինս ֆոսֆոգլյուկոմուտազ ֆերմենտի միջոցով ձևափոխվում է գլյուկոզ-6-ֆոսֆատի, որի հետագա ձևափոխություններն ընթանում են գլիկոլիզի ուղով:

Սակայն քիչ չեն նաև այն բնական օրգանական միացությունները, որոնք, առկա տեղեկություններով, չեն խմորվում մանրէներում: Դրանք լիովին վերականգնված կամ լիովին օքսիդացված նյութերն են: Դրանցից են հագեցած ածխաջրածինները, ստերոլիդները, կարոտինոիդները, տերպենները և պորֆիրինները: Այդ նյութերը պարունակում են միայն ածխածնի և ջրածնի ատոմներ, և նրանց ներմուկեկուլային ճեղքման արդյունքում էներգիա չի անջատվում կամ քիչ է անջատվում, որը

բավարար չէ ԱԵՖ-ի սինթեզի համար: Այդ միացությունները կարող են օքսիդանալ միայն թթվածնի հետ փոխադեցության արդյունքում օքսիդենազների առկայությամբ:

Այսպիսով՝ կարող ենք նշել նաև սուբստրատային ֆոսֆորիլացման մեխանիզմի թերացումները.

■ Նախ՝ տարբեր օրգանական նյութերի ոչ լրիվ օքսիդացման ընթացքում անջատված էներգիան միշտ չէ, որ կարող է կուտակվել ԱԵՖ-ի մոլեկուլում: Այն ցրվում է ջերմության ձևով և դրանով նվազեցնում սուբստրատային ֆոսֆորիլացման արդյունավետությունը:

■ Օրգանական միացությունների օքսիդացման արդյունքում ԱԵՖ-ի սինթեզվող մոլեկուլների թիվը փոքր է:

Կենսաէներգետիկայի տեսակետից շատ հետաքրքիր է այն, որ **խմորման որոշ վերջնանյութերի, օրինակ՝ կաթնաթթվի դուրս բերումը կարող է թաղանթի վրա սպեղծել** $\Delta\mu_H^+$: Կաթնաթթուն կարող է անցնել թաղանթով ըստ նրա կոնցենտրացիայի գրադիենտի ուղղության ($[Կաթնաթթու]_{ներ} > [Կաթնաթթու]_{արտ}$) H^+ -ների հետ համատեղափոխման մեխանիզմով: Այդ տեղափոխման հարաբերակցությունը կազմում է 1:2 [$Կաթնաթթու$]_{արտ}-ի ցածր և pH -ի բարձր արժեքների դեպքում և 1:1 [$Կաթնաթթու$]_{արտ}-ի մեծ և pH -ի ցածր արժեքի դեպքում: Այսինքն՝ խմորումը և կաթնաթթվի դուրս բերումը հանգեցնում են բջջապլազմի ալկալիացման [$Կաթնաթթու$]_{արտ}-ի ցածր և pH -ի բարձր արժեքների դեպքում: Արտաքին միջավայրում կաթնաթթվի կուտակումը

և pH-ի նվազումը փոփոխում են այդ գործընթացները՝ բերելով կաթնաթթվի և H^+ -ների հավասար քանակներով տեղափոխմանը ու $\Delta\mu_H^+$ -ի առաջացման կասեցմանը: Այդպիսի արդյունք ցույց է տրվել *Streptococcus*-ներում և այլ կաթնաթթվային բակտերիաներում:

Շնչառության ընթացքում օրգանական միացությունների լրիվ օքսիդացման և դրա արդյունքում բջջում էներգիայի ձևափոխման և կուտակման մեխանիզմն ավելի բարդ է: Դրանց կծանոթանանք հաջորդիվ:

2.4. ՇՆՉԱՌՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՎ ՕՔՍԻԳԱՅԻՆ ՖՈՍՖՈՐԻԼԱՅՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԸ

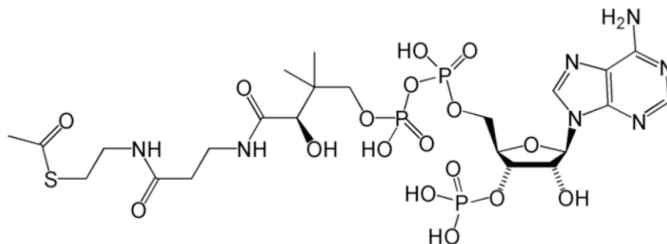
Շնչառության՝ էլեկտրոնների արտաքին ակցեպտորների առկայությամբ օրգանական նյութերի օքսիդացման ընթացքում պիրոլիսաղողաթթվի հետագա օքսիդացումն իրականանում է ութ հաջորդական ձևափոխությունների ձևով, որոնք կազմում են մի օղակ՝ **էռկարբոնային թթուների** կամ **կիպրոնաթթվի ցիկլ**: Այդ ցիկլն անվանվել է Հ. Կրեբսի (տե՛ս նկ. 10) անունով:

2.4.1. ԿԻՏՐՈՆԱԹՅՈՒՆ (ԿՐԵՔՍԻ) ՑԻԿԼ

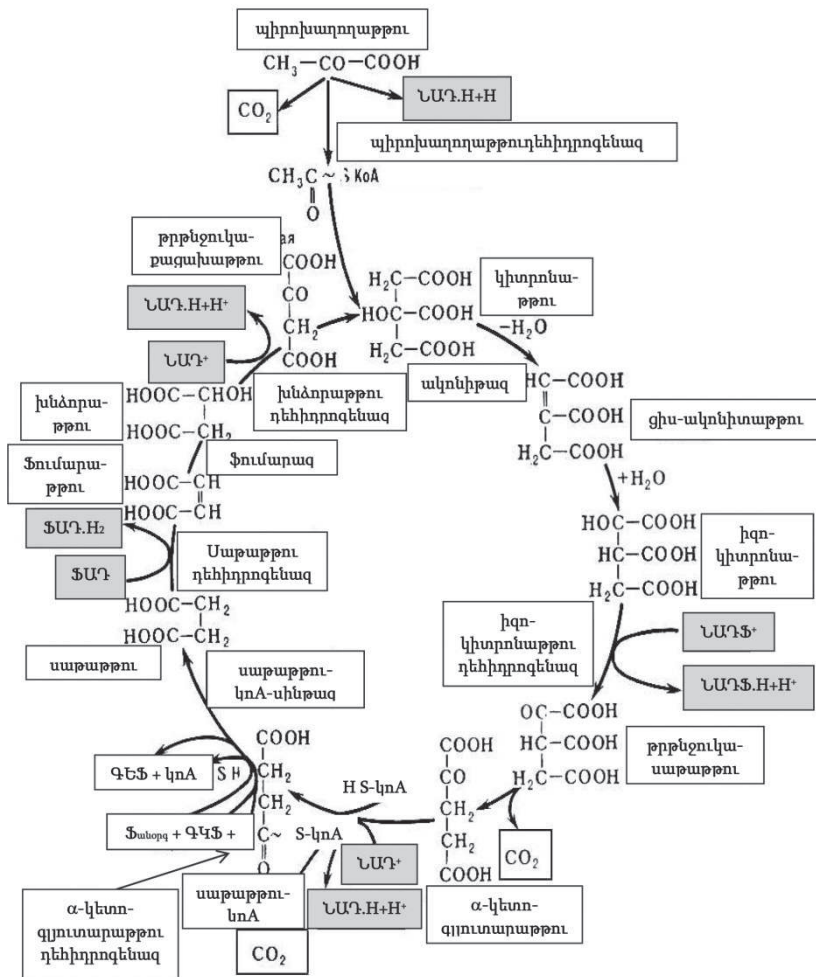
Պիրոլիսաղողաթթուն պիրոլիսաղողաթթուդեկարբօքսիլազ ֆերմենտի միջոցով անջատում է CO_2 , դեկարբօքսի-

լացվում՝ առաջացնելով **քալսիաթթու (ացեդիլ)-կոֆերմենտ A միացությունը** (նկ. 2.13), որի մասնակցությամբ ընթանում են Կրեբսի ցիկլի ձևափոխությունները: Այդ միացությունը, փոխազդելով թրթնջուկաթթվի հետ, կիտրոնաթթուսինքազ ֆերմենտի միջոցով առաջացնում է կիտրոնաթթու (նկ. 2.14):

Պիրոլիսաղողաթթուդեկարբօքսիլազը և **կիպրոնաթթուսինքազը** լավ ուսումնասիրված են (նկ. 2.15): Նշենք, որ պիրոլիսաղողաթթուդեկարբօքսիլազը մի բարդ համալիր է, որն ընդգրկում է երեք ֆերմենտներ՝ պիրոլիսաղողաթթուդեհիդրոգենազը, երկհիդրոլիպոիլտրանսացետիլազը և երկհիդրոլիպոիլդեհիդրոգենազը, ինչպես նաև երկու



Նկ. 2.13. Քալսիաթթու (ացեդիլ)-կոֆերմենտ A



Նկ. 2.14. Կիտրոնաթթվի ցիկլի զծապարկերը

այլ սպիտակուցներ ու տարբեր կոֆերմենտներ: Այդ համալիրը մաս շատ խոշոր է իր չափերով և գերազանցում է ռիբոսոմներին:

Հետաքրքիր է այն, որ այդ համալիրի սպիտակուցները գաղտնագրող գեներից մեկը գտնվում է կենդանիների սեռական X քրոմոսոմում, որի խանգարումները հանգեցնում են ծանր հիվան-

դության:

Կիտրոնաթթուսինթազը կազմված է 437 ամինաթթվային մնացորդներից: Այն բյուրեղացվել է, և ցույց է տրվել, որ կիտրոնաթթուսինթազը կազմված է տարբեր հատվածներով 2 սպիտակուցային ենթամիավորներից (տե՛ս **ճկ. 2.15**), և յուրաքանչյուրն ունի 20 α-պարուրավորված հատվածներ: Նրա ակ-

տիվ կենտրոնում գտնվում են արգինինի և հիստիդինի մնացորդներ: Այս ֆերմենտի աշխատանքում առանձնահատուկ է այն, որ նրա հետ թրթնջուկաքաղախաթթվի փոխազդեցությունը բերում է կոնֆորմացիոն փոփոխության, որի արդյունքում ձևափոխվում է երկրորդ էլանյութի՝ ագետիլ-կոֆերմենտ A-ի կապման հատվածի: Կիտրոնաթթուն կարևոր դեր է խաղում գլիկոլիզի կարգավորման գործում: Նա ֆոսֆոֆրուկտոկինազի ալլոստերիկ արգելակիչ է:

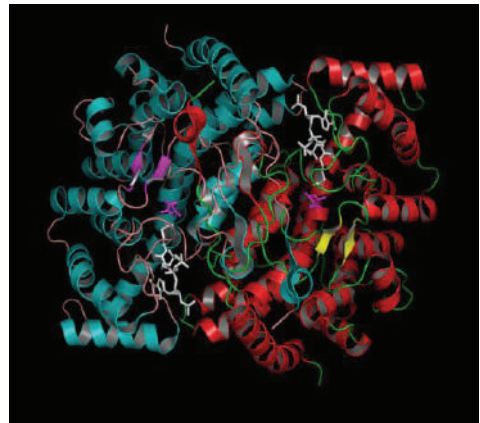
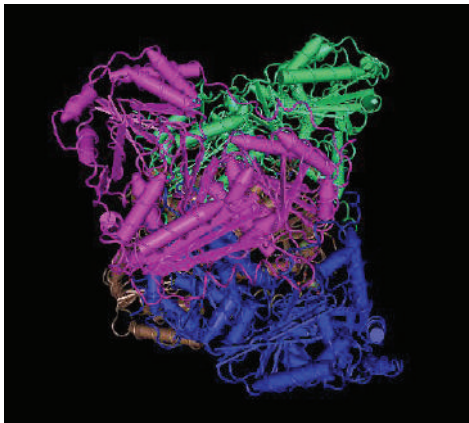
Կիտրոնաթթուն ակոնիթազ ֆերմենտի մասնակցությամբ իզոմերիզացվում է՝ առաջացնելով իզոկիտրոնաթթու, որը դեհիդրոլացվում է մինչև թրթնջուկասաթաթթու՝ ՆԱԴ⁺-ը ՆԱԴ.H-ի և H⁺-ի վերականգնմամբ և այնուհետև իզոկիտրոնաթթուդեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով դեկարբօքսիլացվում է մինչև α-կետոգլյուտարաթթու (տե՛ս **նկ. 2.15**):

Հետագայում α-կետոգլյուտա-

րաթթուդեկարբօքսիլազ ֆերմենտի միջոցով օքսիդային դեկարբօքսիլացման արդյունքում և ՆԱԴ⁺-ը ՆԱԴ.H-ի ու H⁺-ի վերականգնմամբ α-կետոգլյուտարաթթուն ձևափոխվում է սաթաթթու-կոֆերմենտ A-ի: Այս համալիր միացությունը դեաղիլացվում է՝ առաջացնելով սաթաթթու, և այդ ընթացքում ԳԿՖ-ը (կամ ԱԵՖ-ը) ֆոսֆորիլացվում է՝ առաջացնելով ԳԵՖ (կամ ԱԵՖ) (տե՛ս **նկ. 2.14**): Այդ վերջին ձևափոխումը կատարվում է սուրստրատային ֆոսֆորիլացման մեխանիզմով: Հետաքրքիր է այն, որ ԳԵՖ-ը կարող է փոխազդել ԱԿՖ-ի հետ՝ բերելով ԱԵՖ-ի սինթեզին՝

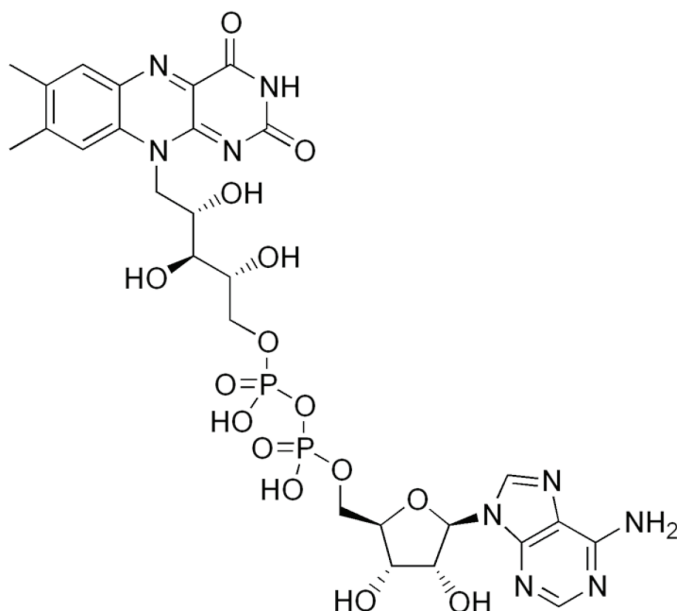


Այնուհետև սաթաթթուն սաթաթթուդեհիդրոգենազ ֆերմենտի մասնակցությամբ առաջացնում է ֆումարաթթու՝ միաժամանակ վերականգնելով օքսիդացված *ֆլավինադենինի(երկ)նուկ-*



Նկ. 2.15. Պիրոխաղողաթթուդեկարբօքսիլազի (շախից) և կիտրոնաթթուսինթազի (աջից) տարածական կառուցվածքի մոդելները

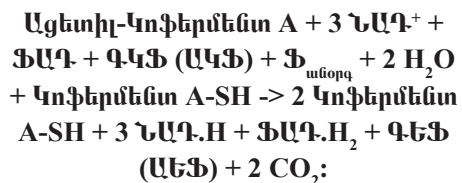
Սպիտակուցները և ենթամիավորները նշված են տարբեր գույներով:



Նկ. 2.16. Ֆլավինադենիներկնուկլեոտիդի կառուցվածքային բանաձևը

լեոտիդը (ՖԱԳ) (նկ. 2.16) ՖԱԳ.Ի-ի և H^+ -ի: Սաքաթբուդեհիդրոգենազը կազմված է 4 ենթամիավորներից (2-ը հիդրոֆիլ են) և պարունակում է (Fe-S) կենտրոններ: Ֆումարաթբուն ֆումարազ ֆերմենտի միջոցով ձևավորվում է խնձորաթթվի, որն էլ խնձորաթթուդեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով առաջացնում է թրթնջուկասաթաթբու, միաժամանակ ՆԱԴ-ը վերականգնվում է ՆԱԴ.Ի-ի և H^+ -ի: Այսպիսով փակվում է շղթան՝ կազմելով ցիկլ:

Գումարում կարելի է նշել.



Կրեբսի ցիկլում առաջացած նյութերից, օրինակ՝ ՆԱԴ.Ի-ից և ՖԱԴ.Ի₂-ից անջատվող էլեկտրոններն անցնում են արտաքին ակցեպտորին մի շարք բարդ սպիտակուցային համալիրների միջոցով, որոնք թաղանթներում կազմում են **էլեկտրոնների տեղափոխման կամ շնչառական շղթաներ**:

Իսկ ինչու՞ է պարզ երկածխածնային ազոտիլային խմբի օքսիդացման համար ընթանում այս բարդ հաջորդական ցիկլը: Միգուցե այն պատճառով, որ քացախաթթվի մեթիլային խումբը շատ կայուն է օքսիդացման նկատմամբ, և բջիջներում քացախաթթուն միանում է այլ միացությանը, որի արդյունքում առաջացած նյութի դեհիդրիդացումը և դեկարբօքսիլացումը ավելի հեշտ են՝ չեն պահանջում

ազատ էներգիայի արգելքի հաղթահարում:

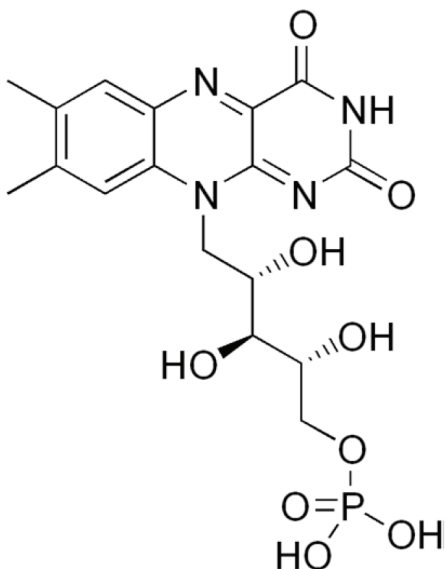
Նշենք, որ Կրեբսի ցիկլի ձևափոխությունները կատալիզող ֆերմենտները գլիկոլիզի ֆերմենտների նման կազմավորում են մի բազմաբաղադրամաս համալիր անսամբլ՝ **մեզոսպոլոն**:

Հետաքրքիր է, որ որոշ բազմածխածին օրգանական միացությունների ոչ լրիվ օքսիդացումը կարող է իրագործվել մանրէներում ֆերմենտային տարբեր համակարգերի, այդ թվում՝ Կրեբսի ցիկլի խանգարումների պատճառով կամ արտաքին միջավայրի ոչ նպաստավոր պայմանների հետևանքով: Այդպիսի մանրէներից հայտնի են **քացախաքվային բակտերիաների** (*Acetobacter*, *Gluconobacter*) որոշ տեսակներ, որոնցում Կրեբսի ցիկլի ֆերմենտների ակտիվությունը ցածր է, կամ ֆերմենտներից բացակայում է α -կետոգլյուտարատի փոխարինումը:

Նաև բակտերիաներն էթանոլը ձևափոխում են քացախաթթվի: Տարբեր սնկերում (*Rhizopus*, *Saprolegnia*, *Mucor*, *Aspergillus*) աճման պայմանների փոփոխությունը կարող է արգելակել Կրեբսի ցիկլի որոշ ֆերմենտների ակտիվությունը: Այդ սնկերն օգտագործվում են կաթնաթթվի, ֆումարաթթվի, կիտրոնաթթվի, թրթնջաթթվի և այլնի ստացման համար:

2.4.2. ՇՆՉԱՌԱԿԱՆ ՇՂԹԱՆԵՐԻ ԲԱՂԱԳՐԻՉՆԵՐԸ

Նախ պարզենք շնչառական շղթաները կազմող բաղադրիչները: Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում շնչառական շղթաները կազմված են մեծ մասամբ սպիտակուցներից: Օրինակ՝ ցուլի սրտամկանի միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում շնչա-



Նկ. 2.17. Ֆլավինոնուկլեոտիդի կառուցվածքային բանաձևը

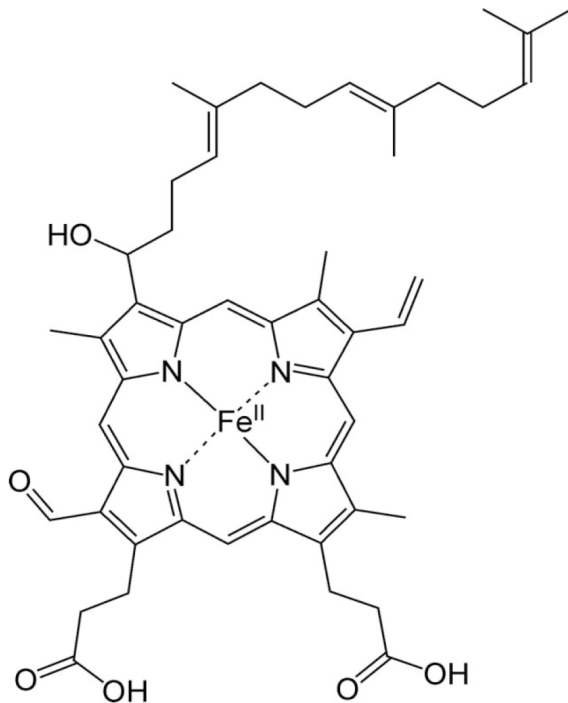
ռական շղթան ընդգրկում է 80 սպիտակուցներ՝ կազմելով թաղանթի սպիտակուցների 25%-ը: Այդ սպիտակուցները տեղափոխում են մեկ կամ զույգ էլեկտրոններ:

Շնչառական շղթաների սպիտակուցները հիմնականում խմբավորվում են երեք խմբերում՝ **պիրիդինային սպիտակուցներ, ֆլավինային սպիտակուցներ և ցիտոքրոմներ**: Վերջերս շղթաների բաղադրիչներում առանձնացվում են նաև **երկաթածծմբային սպիտակուցները**:

Պիրիդինային դեհիդրոգենազները կատալիզում են ՆԱԴ⁺-ի կամ միկոտինամիդադենիկուսլեռտիդֆոսֆատի (ՆԱԴ⁺·Ֆ) օքսիդացված ձևերի վերականգնումը, որը տեղի է ունենում նշված նուկլեոտիդներին օրգանական

նյութերից հիդրիդ իոնի (:H⁻) միացմամբ՝ երկվալենտ մետաղներից պղնձի (Cu) իոնների ներկայությամբ: **Ֆլավին պարունակող սպիտակուցները**՝ ֆլավինից կախված դեհիդրոգենազներն իրականացնում են օրգանական նյութերից դեպի էլեկտրոնների փոխադրիչ մեկ կամ երկու էլեկտրոնի տեղափոխում ջրածնի ատոմի կազմում՝ որպես կոֆերմենտ օգտագործելով B₂ վիտամինի ածանցյալները՝ **ֆլավինմեկնուկլեոտիդը (ՖՄՆ)** (նկ. 2.17) և ՖԱԴ-ը կամ **ռիբոֆլավին-5-ֆոսֆատը** (տե՛ս նկ. 2.16): Այդպիսի ֆերմենտների օրինակներ են, համապատասխանաբար, ՆԱԴ·H- և սաթաթթու-դեհիդրոգենազները: Դրանք խոշոր սպիտակուցներ են:

Ֆլավինները կարող են օքսիդաց-



Նկ. 2.18. Ցիտոքրոմ *a*-ի հեմի քիմիական կառուցվածքը

վել մոլեկուլային թթվածնի միջոցով: Դա ֆլավիններից տալիս է թթվածինն էլեկտրոններ տեղափոխելու հնարավորություն: Նրանք մասնակցում են բույսերում ֆոտոգործընթացներին և որոշ օրգանիզմներում արձակում են լույս:

Պիրիդինային և ֆլավինային դեհիդրոգենազների հետ փոխգործող կոֆերմենտների օքսիդացված և վերականգնված ձևերը տարբերակվում են նրանց կողմից լույսի կլանման սպեկտրերով: Այսպես, ի տարբերություն ՆԱԴ⁺-ի լույսի ալիքի 260 նմ-ի երկարության կլանման տիրույթի, ՆԱԴ.Ի-ն ունի կլանման նոր երկրորդ տիրույթ՝ լույսի ալիքի 340 նմ-ի երկարության դեպքում: Ի տարբերություն ՖՄՆ-ի վերականգնված ձևի՝ օքսիդացված ձևը կլանում է նաև լույսի ալիքի 370 նմ-ի երկարության տիրույթում:

Ցիտոքրոմները հայտնաբերել է իռլանդացի բժիշկ **Չառլզ Ալեքսանդր Մակ-Մունը** 1866 թ.-ին, իսկ անվանել է բրիտանացի կենսաբան **Դևիդ Կեյլինը** 1925 թ.-ին իր «Ցիտոքրոմները որպես կենդանիների, խմորասնկերի և բարձրակարգ բույսերի շնչառական գունակներ» գրքում: Ցիտոքրոմների կոնցենտրացիան կաթնասունների լյարդի բջիջների միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում կազմում է 0.28 մկմոլ/գ (սպիտակուցի) կամ մոտավորապես 1 մՄ: Նրանք պարունակում են **երկաթ պարունակող հեմ** (նկ. 2.18): Հեմ պարունակում են գրեթե բոլոր կենդանի օրգանիզմները՝ բացի որոշ բակտերիաներից:

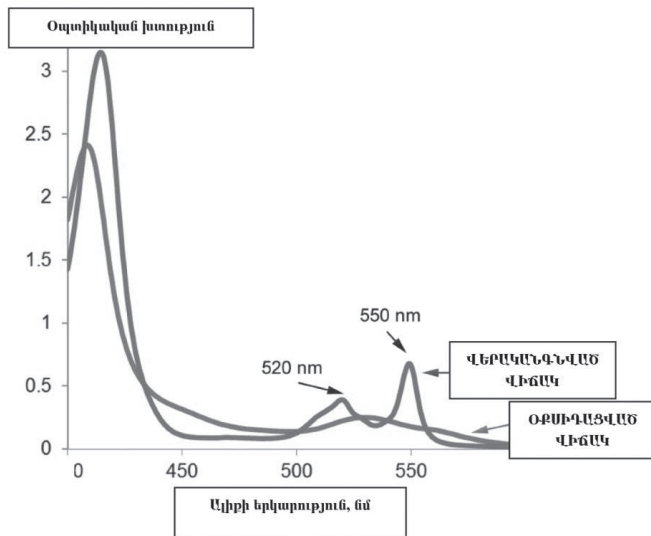
Հեմի հիմնական մասը պորֆիրի-

նային օղակն է, որի սինթեզն իրականացրել և կառուցվածքը պարզաբանել է գերմանացի քիմիկոս և կենսաքիմիկոս **Հանս Ֆիշերը** (նկ. 2.19) 1930 թ.-ին, որն այնուհետև արժանացավ Նոբելյան մրցանակի: Հեմի ազոտի ատոմների հետ Fe-ի ատոմն առաջացնում է 4 կոորդինացիոն կապեր, կապեր կան նաև պոլիպեպտիդային շղթայի հիստիդինի ազոտի և մեթիոնինի ծծմբի հետ: Հեմի տեսակով տարբերում են 8 տեսակի ցիտոքրոմներ:

Ցիտոքրոմները տարբերվում են նաև ըստ կողմնային խմբերի և պոլիպեպտիդային շղթաների կառուցվածքների. հայտնի են 30 տեսակի ցիտոքրոմներ: Ըստ կլանման սպեկտրում առավելագույն ալիքի երկարության տիրույթի, որը կոչվում է α -տիրույթ, տարբերում են a, b, c և այլ ցիտոքրոմներ: Դրանցից առաջիններին վերականգնված վիճակում բնորոշ է 605 նմ ալիքի երկարության, b-երին՝ մոտավորապես 565 նմ-ի և c-երին՝ 550 նմ-ի տիրույթներում կլանումը (նկ. 2.20): Այս հատկությունն օգտագործվում է տարբեր տեսակի ցիտոքրոմների նշանակումներում, օրի-



Նկ. 2.19. Հանս Ֆիշերը (1881-1945 թթ.)



Նկ. 2.20. Ֆիտոքրոմ c-ի կլանման սպեկտրը

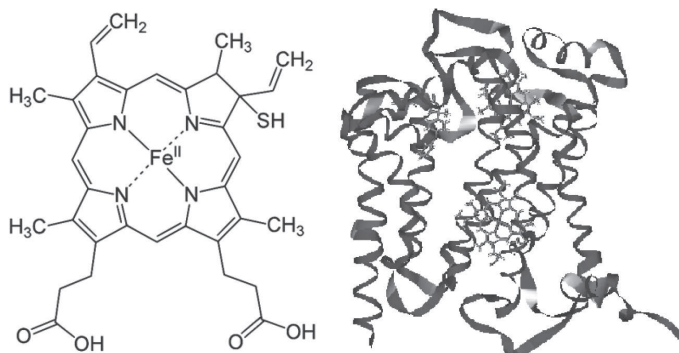
Նշված են վերականգնված վիճակի առավելագույն կլանման տիրույթները: 545 նմ ալիքի երկարության տիրույթը կոչվում է α -տիրույթ:

նակ՝ ցիտոքրոմ b_{552} կամ b_{556} :

Ֆիտոքրոմների բնութագրման համար կիրառում են նաև կլանման առավել ուժգին տիրույթը, որը կոչվում է α -տիրույթ: Յուրաքանչյուր տեսակի ցիտոքրոմ ներկայացված է սպեկտրալ (կլանման սպեկտր) և օքսիդավերականգնողական տարբեր հատկություններով (օքսիդավերականգնողական պոտենցիալ) երկու բաղադրիչներով: Դրանք ունեն տարբեր տեղաբաշխում բաղանջում: Օրինակ՝ ցիտոքրոմ c-ն բաղանջի ինտեգրալ սպիտակուց է, իսկ ցիտոքրոմ c_1 -ը՝ ծայրամասային և միմյանց է կապում շնչառական շղթայի տարբեր համալիրներ:

Ֆիտոքրոմներ a -ն և a_3 -ը բարդ սպիտակուցային համալիրներ են, կաթնասուների միտոքոնդրիումներում

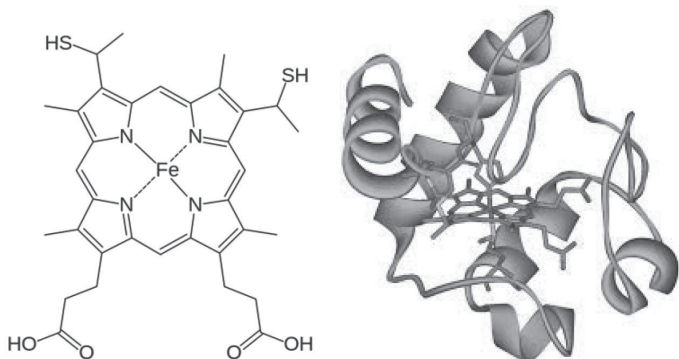
նրանք կազմված են 13 ենթամիավորներից: Տարբերում են այս ցիտոքրոմների հեմի (տե՛ս **նկ. 2.18**) ցածրա- և բարձրասպինային վիճակներ: Դրանցից առաջիններն էլեկտրոնների տեղափոխիչներ են, սակայն երկրորդները կարող են կապել որոշ լիզանոներ, այդ թվում՝ թթվածին կամ մուկլեաֆիլ միացություններ: Այս ցիտոքրոմները շնչառության եզրույթային բաղադրիչներ են և փոխազդում են էլեկտրոնների արտաքին ակցեպտորների հետ՝ իրականացնելով Fe^{2+} -ի օքսիդացումը: Օրինակ՝ $4\text{Fe}^{2+} + \text{O}_2 \rightarrow 4\text{Fe}^{3+} + 2\text{O}^{2-}$: Ենթամիավորներից 3-ը գաղտնագրվում են միտոքոնդրիումային գեներով, իսկ մյուսները՝ բջջակորիզայիններով: a_3 ցիտոքրոմի հեմը պարունակում է պղնձի ատոմ:



Նկ. 2.21. *Յիսթոբրում b-ի հեմի (ձախից) և ցիսթոբրում b-ի (աջից) փարածադիրքային կառուցվածքի մոդելը*
Նշված են 2 հեմի և ուրիքինոնի կառույցները:

Յիսթոբրում b-ն ունի 45 կԴա մոլեկուլային զանգված ու կազմված է մեծ և փոքր երկու պոլիպեպտիդային շղթաներից և 437 ամինաթթվային մնացորդներից: Նրա մեծ պոլիպեպտիդային շղթայում տարբերում են α -պարուրաձև 8 հատվածներ (**նկ. 2.21**), որոնք ընկղմվում են թաղանթի հիդրոֆոբ մասում, որում գտնվում են սուբստրատների, ինչպես նաև տարբեր արգելակիչների կապման կենտրոններ: Սպիտակուցի ենթամիավորների հիստիդինի մնա-

ցորդները փոխազդում են հեմի հետ ոչ կովալենտ թույլ կոորդինացիոն կապերով: Մոլեկուլի կազմում հայտնաբերվել են 2 հեմ (տե՛ս **նկ. 2.21**): Մանրէներում հայտնի են այս սպիտակուցը գաղտնագրող 2 գեներ, իսկ մարդու բջիջներում՝ 4 գեներ: Վերջիններից մեկը գտնվում է միտոքոնդրիումներում: Հետաքրքիր է այն, որ մանրէներում այս ցիսթոբրումի գեներում մուտացիաները կարող են հանգեցնել դեղամիջոցների նկատմամբ կայունությանը:



Նկ. 2.22. *Յիսթոբրում c-ի հեմի քիմիական կառուցվածքը և ցիսթոբրումում նրա դիրքավորման փարածադիրքային մոդելը*
Կանաչ գույնով նշված է պոլիպեպտիդային շղթան:

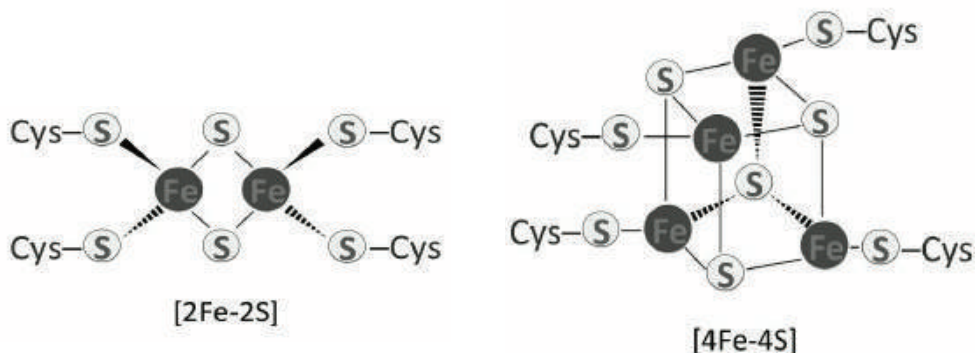
Ցիտոքրոմ c-ն հայտնաբերված է գրեթե բոլոր կենդանի բջիջներում, որտեղ ընթանում է շնչառություն: Այն ունի 12.5-13 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 104 ամինաթթվային մնացորդներ պարունակող մեկ պոլիպեպտիդային շղթայից (տարբեր բույսերում և կենդանիներում այդ շղթան կարող է պարունակել 107 կամ 111 ամինաթթվային մնացորդներ):

Հետաքրքիր է ամինաթթվային հաջորդականությունների նմանությունն էվոլյուցիայի ընթացքում զարգացման միմյանց մոտ մակարդակներում գտնվող օրգանիզմներում: Ցիտոքրոմ c-ի մոլեկուլում հեմը կովալենտ կապերով կապվում է ցիստեինի մնացորդների հետ, հեմի հարթությունը դիրքավորված է հիդրոֆոբ հատվածում (**ՈՒՍԿ. 2.22**): Լիզինի մնացորդների միջոցով ցիտոքրոմ c-ն փոխազդում է ցիտոքրոմ c_1 -ի և ցիտոքրոմօքսիդազի հետ: Այս ցիտոքրոմը ջրալուծ է և հեշտությամբ անջատվում է միտոքոնդրիումի ներքին կամ մանրէների պլազմային թաղանթներից: Նրա կառուցվածքը պարզաբանվել է ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության արդյունքում: Բացասապես լիցքավորված ամինաթթվային մնացորդների տեղաբաշխման հաշվին ցիտոքրոմ c-ի մոլեկուլն ունի դիպոլային մոմենտ, որն իր դերն ունի այլ մոլեկուլների հետ նրա փոխազդեցության գործում: Հետաքրքիր է այն, որ մարդու ցիտոքրոմ c-ն գաղտնագրվում է բջջակորիզային զենով և կազմավորվում է ցիտոպլազմում: Սակայն նրան հեմի միացումը և նրա ակտիվ վիճակի ձևավորումը կատարվում են միտոքոնդրիումի թաղանթով տեղափոխվելու և

նրանում տեղադրվելու ընթացքում: Այդ գործընթացին մասնակցում են տարբեր ֆերմենտներ՝ հեմիլիազը և թիոլ-երկ-սուլֆիդօքսիդառեդուկտազը:

Մանրէների, մասնավորապես *E. coli*-ի, *Aerobacter aerogenes*-ի կամ ազոտ ֆիքսող *Azotobacter vinelandii*-ի պլազմային թաղանթներում թվածնի ցածր քանակի դեպքում հայտնաբերվել է **ցիտոքրոմ d-ն**, որի մոլեկուլում ոչ կովալենտ թույլ կոորդինացիոն կապերով հեմը կապվում է երկու ենթամիավորներից կազմված սպիտակուցային մասին: Այս ցիտոքրոմն օքսիդացված վիճակում կլանում է 636 կամ վերականգնվածում՝ 638 նմ ալիքի երկարությամբ լույսը:

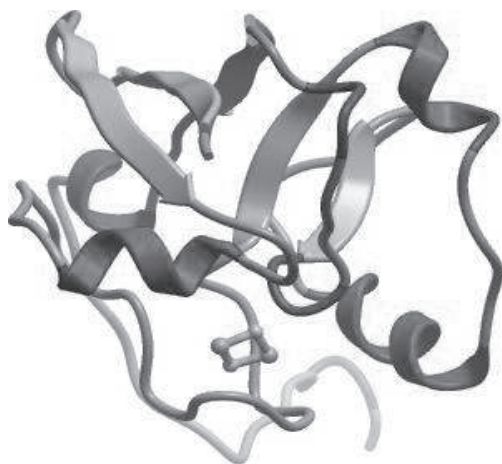
Ցիտոքրոմները տեղափոխում են էլեկտրոններ, երբ հեմի Fe-ն ենթարկվում է օքսիդացման ու վերականգնման՝ $Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+} + e^-$, սակայն ջրածնի ատոմների տեղափոխում չի կատարվում: Ցիտոքրոմ c-ն, օրինակ, տեղափոխում է մեկ էլեկտրոն, որի դոնոր են ֆլավինները, քինոնները, երկաթածծմբային սպիտակուցները կամ այլ ցիտոքրոմները, իսկ ակցեպտոր են տարբեր ցիտոքրոմները կամ թվածինը: Ընդ որում՝ ցիտոքրոմ c-ի օքսիդացումը կամ վերականգնումը չեն ուղեկցվում կոնֆորմացիոն զգալի փոփոխություններով: Վերջին տարիներին բացահայտվել է, որ այս ցիտոքրոմը կարևոր դեր ունի ապոպտոզի մեջ՝ խթանելով հատուկ ֆերմենտների՝ կասպազների ակտիվությունը: Կա տեղեկություն ցիտոքրոմ c-ի հակաօքսիդանտային դերի մասին: Ցիտոքրոմները H^+ -ներ չեն տեղափոխում:



Նկ. 2.23. Երկաթածծմբային սպիրակուցների (2Fe + 2S)- կամ (4Fe + 4S)- կենտրոնները

Պիրիդինային և ֆլավինային սպիրակուցների, ինչպես նաև ցիտոքրոմների հետ փոխգործում են **երկաթածծմբային սպիրակուցները**, որոնք պարունակում են ոչ հեմային երկաթ և ծծումբ: Վերջիններս կարող են միմյանց հետ կապվել կոորդինացիոն կապերով կամ կամրջակների միջոցով՝ առաջացնելով (2Fe - 2S)-, (4Fe - 4S)- կամ այլ կենտրոններ (նկ. 2.23): Երկաթի ատոմները կապված են մի կողմից պոլիպեպտիդային շղթայում ցիս-

տեինի մնացորդի ծծմբի, իսկ մյուսից՝ սուլֆիդային ծծմբի հետ: Այս վերջին ծծումբը հեշտությամբ անջատվում է: (2Fe - 2S) կենտրոնները տեղափոխում են մեկ էլեկտրոն: Երկաթածծմբային սպիրակուցներից է **ֆերեդոքսինը** (նկ. 2.24): Այս սպիրակուցը կազմված է 54 ամինաթթվային մնացորդներից և 8 Fe-ի ու 8 S-ի ատոմների հետ առաջացնում է մի համալիր: Այն մասնակցում է ազոտի ֆիքսման կամ H₂-ի առաջացման գործընթացին: Ֆերեդոքսիններ և

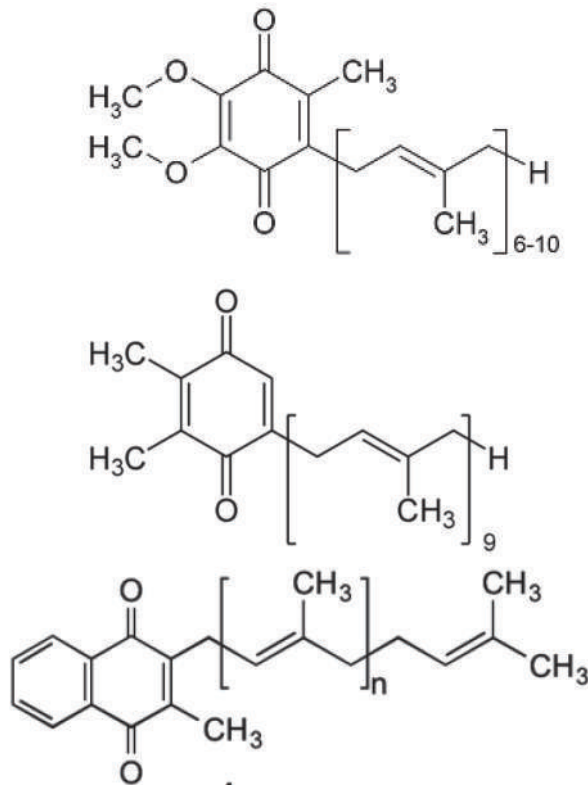


Նկ. 2.24. Ֆերեդոքսինի տարածական կառուցվածքի մոդելը

նման սպիտակուցներ հայտնաբերվել են բազմաթիվ բակտերիաներում, այդ թվում՝ աղիքային ցուպիկում, տարբեր բույսերի բջիջների բլորոպլաստներում և ուսումնասիրվել ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության արդյունքում:

Երկաթածծմբային սպիտակուցներից է նաև **Ռ-իսկեի սպիրակուցը**, որում (2Fe - 2S) կենտրոնի երկաթի ատոմներից մեկը փոխազդում է հիստիդինի մնացորդների հետ:

Շնչառական շղթաներում հայտնաբերվում են նաև տարբեր **քինոններ**: Այդպիսիներից է **ուբիքինոնը** (նկ. 2.25), որն անվանվում է նաև **կոֆերմենս Q**: Այն անջատվել է 1955 թ.-ին, նրա քիմիական կառուցվածքը հաստատվել է ավելի ուշ՝ ամերիկացի կենսաքիմիկոսներ **Ֆրեդերիկ Քեյնի** և **Կառլ Օուգուստ Ֆոլկերսի** կողմից: Ուբիքինոններ պարունակվում են շատ մանրէների և սնկերի, բույսերի ու կեն-



Նկ. 2.25. Ուբիքինոնի (վերևում), պլաստոքինոնի և մենաքինոնի (ներքևում) կառուցվածքային բանաձևերը

դանիների բջիջներում: Մեծ տարածվածության պատճառով անվանվել են համատարած (անգլերենից՝ ուրփ) քիմոններ:

Ուրփքիմոններին բնորոշ է կողմնային հատվածում իզոպրենոլիդ օղակների առկայությունը (տե՛ս **նկ. 2.25**), որոնց թիվը տարբեր է: Շատ բակտերիաներում դա հավասար է 6-ի, աղիքային ցուպիկում՝ 8-ի, իսկ կաթնասունների բջիջների միտոքոնդրիումներում՝ 10-ի: Ուրփքիմոնի մոլեկուլն ավելի երկար է, քան թաղանթային ֆոսֆոլիպիդների մոլեկուլները: Ուրփքիմոնը ճարպալուծ է, տեղաշարժվում է թաղանթում, կարող է կապել սպիտակուցներ և ունակ է կապելու ու անջատելու H^+ -ներ և էլեկտրոններ: Վերջիններս թաղանթում տեղափոխվում են դեպի տարբեր ցիտոքրոմներ: Վերականգնված վիճակում (ուրփքիմոլ) այն ունի հակաօքսիդանտային հատկություն:

Քիմոններից են **պլասպոքիմոնները** (տե՛ս **նկ. 2.25**), որոնք անջատվել են բույսերի քլորոպլաստներից: Նրանց իզոպրենոլիդ օղակների թիվը 9-ն է:

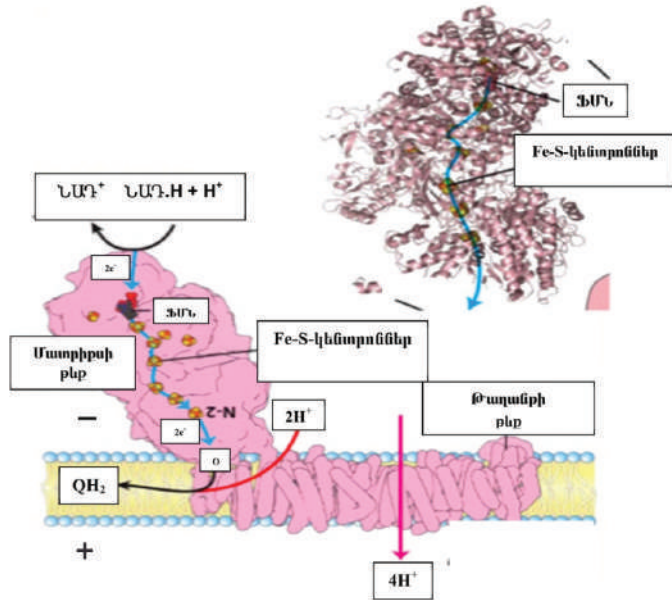
Մանրէների շնչառական շղթաներում հայտնաբերվում են նաև **մենսպիմոնները** (K վիտամինները) (տե՛ս **նկ. 2.25**): Հայտնի են նաև քիմոնների ածանցյալները՝ E վիտամինները: E վիտամինների տարբեր ձևերը սինթեզվում են բույսերում: Դրանցից α տոկոֆերոլի օքսիդացման արդյունքում առաջանում են տոկոֆերոլքիմոններ: Քիմոնները կարող են տարբեր վիճակներում և ուղղություններով փոխանցել էլեկտրոններ ու տեղափոխել H^+ -ներ:

2.4.3. ՇՆՉԱՌԱԿԱՆ ՇՂԹԱՆԵՐԻ ԿԱԶՄԱԿԵՐՊՈՒՄԸ ՄԻՏՈՔՈՆԴՐԻՈՒՄՆԵՐՈՒՄ՝ ՀԱՄԱԼԻՐՆԵՐԸ ԵՎ ԱՇԽԱՏԱՆՔԸ

Շնչառական շղթաները կազմակերպված են բազմասպիտակուցային համալիրներով: Դրանք անջատել և նկարագրել է ամերիկացի կենսաքիմիկոս **Դևիդ Էզրա Գրինը** 1966 թ.-ին: Հետագայում համալիրների պատկերացումը հաստատեցին գերմանացի կենսաէներգետիկներ **Աբիմ Կրոգերը** և **Մարկ Կլինգենբերգը**: Այդ համալիրների կառուցվածքը պարզաբանվել է ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության, լուսածորվող զոնդերի ու միշարք այլ մեթոդներով:

Համալիրները սերտորեն փոխազդում են միմյանց հետ՝ կազմելով բարդ գերսպիտակուցային կառույցներ՝ այսպես կոչված **ռեսպիրատոմներ** (շնչառամարմնիկներ): Միտոքոնդրիումներում համալիրների թիվը չորսն է:

1-ին համալիրը ՆԱԴ.Խ-ուրփքիմոն-օքսիդառեդուկազն է, որը պարունակում է սպիտակուցներ, ՖՄՆ, ուրփքիմոն և ոչ հեմային երկաթ (**նկ. 2.26**): Այն կրճատ անվանվում է ՆԱԴ.Խ-դեհիդրոգենազային համալիր: Այս բարդ համալիրը շատ խոշոր է և շատ օրգանիզմների բջիջներում տարբերվում է իր բազմազանությամբ: Տարբեր բջիջների միտոքոնդրիումներում կարող են ընդգրկվել մինչև 37 սպիտակուցային ենթամիավորներ, իսկ կաթնասունների միտոքոնդրիումներում՝ 45 ենթամիավորներ, որոնց գումարային զանգվածը հասնում է 1000 կԴա-ի:



Նկ. 2.26. Միտոքոնդրիոնի քաղանքում շնչառական շղթայի I-ին համալիրի փաթաժային կառուցվածքի և նրանում երկաթածծմբային կենտրոնների փեղաբաշխման ու էլեկտրոնների փեղափոխման մոդելը

Կապույտ գույնի սլաքներով ցույց է տրված էլեկտրոնների տեղափոխման ուղին դեպի ուրիշինոն:

Ֆլավինային սպիտակուցը կազմված է երեք ենթամիավորներից, որոնցից ծանրը (51 կԴա մոլեկուլային զանգվածով) կապում է ՆԱԴ.Ի-ը: Սպիտակուցային ենթամիավորների զգալի մասը հիդրոֆոր է և իրենց մեծ բովոլ α պարուրածն հատվածների հաշվին շատ անգամ անցնում է թաղանթի լայնքով. նրանք ինտեգրալային սպիտակուցներ են (տե՛ս **նկ. 2.26**):

Հաշվի առնելով այն փաստը, որ բակտերիաներում նման համալիրը կազմավորված է 14 ենթամիավորներից, ենթադրվում է, որ միտոքոնդրիումային համալիրում լրացուցիչ ենթամիավորները մասնակցում են համալի-

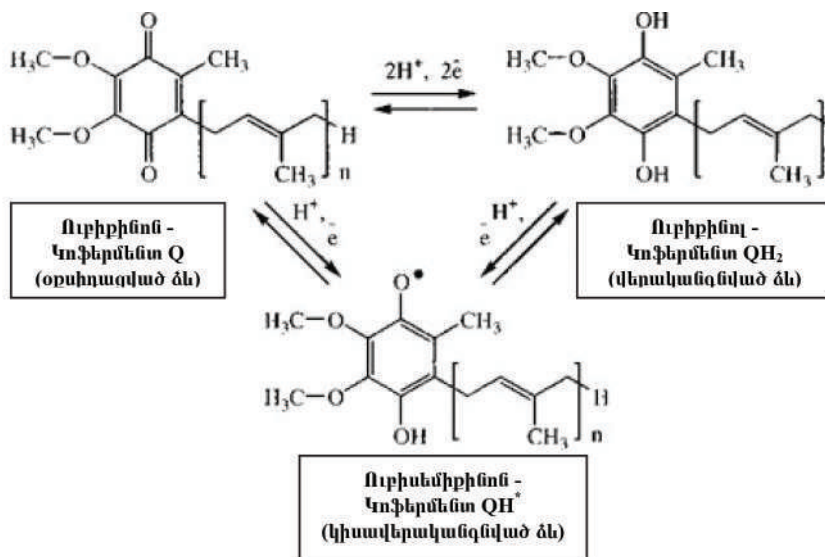
րի կազմավորմանը՝ հավաքմանը, կամ էլ նրա ակտիվության կարգավորմանը: Նույնպիսի ենթադրություն կարելի է անել շնչառական շղթայի մյուս համալիրների մասին:

Սպիտակուցների էլեկտրոնամանրադիտակային ուսումնասիրումը հանգեցրել է այնպիսի մի պատկերի, ըստ որի՝ նրանք կազմում են երկու թեք՝ թաղանթի և մատրիքսի (տե՛ս **նկ. 2.26**): Այդ թեքերը կարծես միմյանց նկատմամբ գտնվում են ուղղահայաց ձևով: Համալիրում առկա են 7-9 օքսիդավերականգնողական կենտրոններ, որոնց մեծ մասը գտնվում է մատրիքսի թևքում, և որոնք համալիրում տեղաշարժ-

վում են գծային ձևով:

Ենթադրվում է, որ ՆԱԳ.Ի-ից անջատվում են երկու էլեկտրոններ, որոնք փոխանցվում են ֆլավինին: Այնուհետև նրանք օքսիդավերականգնողական

կենտրոններով մեկական փոխանցվում են ուրիքինոնի կապման հատվածին՝ այն վերականգնելով (առաջանում է ուրիսեմիքինոն (հետո՝ ուրիքինոլ))՝



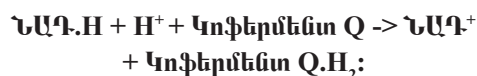
Այդ կենտրոններն ունեն տարբեր օքսիդավերականգնողական պոտենցիալներ, որոնց արժեքները հաջորդաբար մեծ ու փոքր են: Դա էլեկտրոնների փոխանցման արագությունը նպաստավոր է դարձնում և ապահովում է էներգիայի արդյունավետ փոխանցումը:

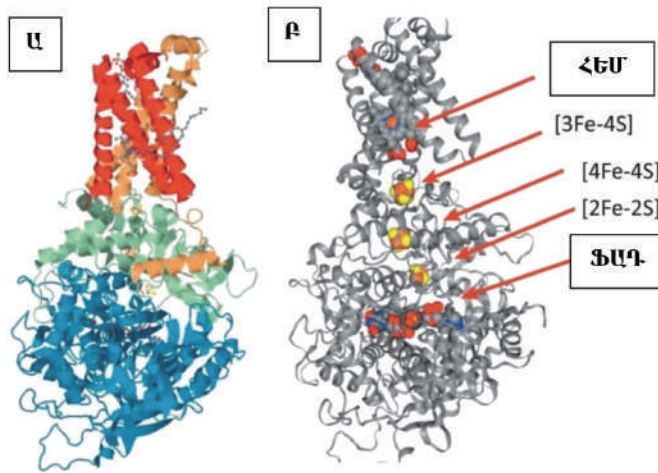
Նշենք, որ էլեկտրոնների փոխանցման ընթացքում դիտվում են համալիրի տարածադիրքային փոփոխություններ: Այս համալիրը նման է [Ni-Fe]-հիդրոգենազներին:

Հետաքրքիր է այն, որ այս սպիտակուցի լայնորեն տարածված, հիմնական մի քանի ենթամիավորներ գաղտնագրվում են միտոքոնդրիումային գեներով, իսկ նրանց մեծ մասը, այդ թվում՝

լրացուցիչ ենթամիավորները՝ բջջակորիզայիններով: Այդ լրացուցիչ ենթամիավորները, սինթեզվելով բջջապլազմում, անցնում են միտոքոնդրիումների թաղանթներով և այնտեղ վերակառուցվում: Այս փաստի բացատրություններում ուշագրավ է բակտերիաների հիդրոգենազների և թաղանթային տեղափոխիչ սպիտակուցների, մասնավորապես խոնների հակապորտերների փոխազդեցության արդյունքում համալիրի ծագման մասին պատկերացումը:

1-ին համալիրի գումարային աշխատանքը կարելի է ներկայացնել հետևյալ տեսքով՝





Նկ. 2.27. Միտոքոնդրիումի շնչառական շղթայի 2-րդ համալիրի սպիտակուցային ենթամիավորների կառուցվածքի (Ա) և նրանում ՖԱԴ-ի, երկաթածծմբային կենտրոնների և հեմի փեղաբաշխման (Բ) մոդելը

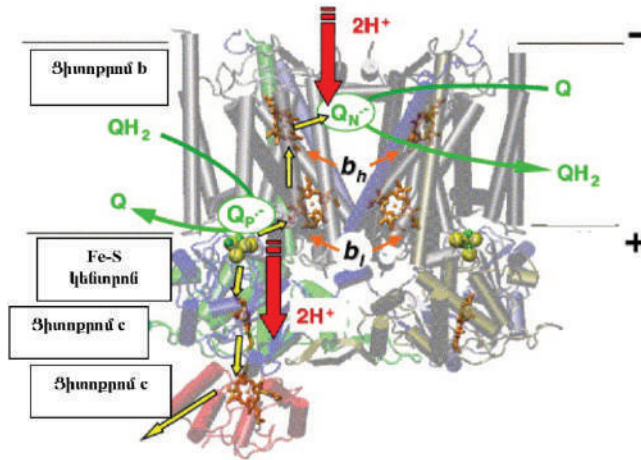
2-րդ համալիրը սաքաթթու-ուրիքի-նոն-օքսիդառնոլիպազն է, որն ընդգրկում է սպիտակուցներ, այդ թվում՝ ցիտոքրոմ b, ՖԱԴ-ն ոչ հեմային երկաթ (նկ. 2.27): Այն կրճատ անվանվում է սաքաթթու-դեհիդրոգենազային համալիր: Անջատել է ամերիկացի կենսաքիմիկոս **Թոմաս Սինջերը** 1954 թ.-ին:

Այն կազմված է 4 սպիտակուցային ենթամիավորներից, որոնց միջև տեղաբաշխված են 3 երկաթածծմբային կենտրոններ, և ունի 200 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված:

Այդ համալիրից ՖԱԴ-ի միջոցով էլեկտրոնները տեղափոխվում են ֆլավին և հետո օքսիդացված ձևի ուրիքի-նոն:

Հետաքրքիր է, որ շնչառական շղթայի 1-ին և 2-րդ համալիրներն ունեն կարևոր դեր օրգանիզմի ծերացման և կյանքի տևողության գործըն-

թացներում: Փոխադրելով էլեկտրոնները որոշակի ուղղությամբ և նվազեցնելով դրանց արտահոսքերը՝ նրանք կասեցնում են լրացուցիչ օքսիդիչների՝ թթվածնի ակտիվ ձևերի առաջացումը, որոնց հետ են կապվում օրգանիզմի ծերացման գործընթացները: Սակայն դա բացարձակ չէ: Ենթադրվում է, որ շնչառության օքսիդավերականգնողական գործընթացները բնականոն օքսիդիչների մասնակցությամբ կարևոր են կենսագործունեության համար, և նրանց անբավարարությունը կարող է նպաստել ծերացմանը: Այդպիսի վարկած է վերջերս առաջարկել ամերիկացի կենսաբան, Նոբելյան մրցանակակիր **Ջեյմս Դավի Ուոքսոնը**: Այսինքն՝ կարելի է ասել, որ օքսիդիչները կարգավորում են շնչառական շղթայի աշխատանքը:



Նկ. 2.28. Միտոքոնդրիումի թաղանթում շնչառական շղթայի 3-րդ համալիրի տարածային կառուցվածքի և թաղադրիչների տեղաբաշխման ու նրանում էլեկտրոնների և H^+ -ների տեղափոխման մոդելը

Սպիտակուցային ենթամիավորները նշված են տարբեր գույների սյունակների ձևով. մոխրագույն կամ սև՝ ցիտոքրոմ b-ն, կապույտ՝ Ռիսկեի սպիտակուցը, կանաչ՝ ցիտոքրոմ c_1 -ը, կարմիր՝ ցիտոքրոմ c-ն, դեղին՝ հեմը:

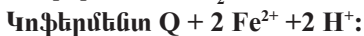
3-րդն ուրիքինոն-ցիտոքրոմ c-օքսիդառեդուկազն է, որը բաղկացած է սպիտակուցներից, այդ թվում՝ ցիտոքրոմներ b-ից և c_1 -ից, ուրիքինոնից և ոչ հեմային երկաթից: Այդպիսի կազմի հաշվին այն կրճատ անվանվում է ցիտոքրոմ bc_1 -համալիր (նկ. 2.28): Այս համալիրը պարունակում է 11 սպիտակուցային ենթամիավորներ, որոնց գումարային մոլեկուլային զանգվածը 250 կԴա է: Դրանցից երեք կատալիտիկ ենթամիավորներում առկա են օքսիդավերականգնողական կենտրոններ: Այդ ենթամիավորներից մեկը՝ Ռիսկեի սպիտակուցը, կրում է $[Fe-S]$ կենտրոն (կլաստեր): Այն իրագործում է էլեկտրոնների տեղափոխումը ուրիքինոնից դեպի ցիտոքրոմ c_1 : Ոչ կատալիտիկ ենթամիավորներից 6-րդն ունի 13.5 կԴա

մոլեկուլային զանգված, կազմված է 110 ամինաթթվային մնացորդներից, որոնց կեսը կազմակերպված է α պարուրավորված հատվածների ձևով: Այս ենթամիավորը կապում է ուրիքինոնը: 10-րդ ենթամիավորի ամինաթթվային մնացորդների 27%-ը կազմում են գլյուտամինը և գլյուտամինաթթուն: 8-րդ և 10-րդ ենթամիավորները կապում են ցիտոքրոմ c_1 -ը: Սակայն որոշ, խոշոր 1-ին և 2-րդ ենթամիավորների դերը դեռևս պարզ չէ:

Վերջերս հաջողվել է 3-րդ համալիրի ռենտգենակառուցվածքային վերլուծությունը, ըստ որի՝ առանձնացվում է նրա կենտրոնական լայն մասը, որը հիմնականում կազմավորված է ցիտոքրոմ b-ով (տե՛ս նկ. 2.28): Որոշվել է դրանում երկաթի ատոմների միջև

հեռավորությունը, որը կազմում է թաղանթի լայնքի կեսը: Ցիտոքրոմ c_1 -ը և Ռիսկեյի սպիտակուցը կապվում են թաղանթին առանձին պարուրաձև հատվածների հաշվին: Վերծանվեցին նաև թաղանթի հիդրոֆոբ մասում ութիքինոնի կապման երկու կենտրոնները՝ P-ն և N-ը: Համալիրը կարող է գտնվել դիմեր վիճակում:

3-րդ համալիրից էլեկտրոնները տեղափոխվում են ցիտոքրոմ c -ի միջոցով 4-րդ համալիր: Այդ դեպքում գումարային աշխատանքը կարելի է ներկայացնել այսպես՝



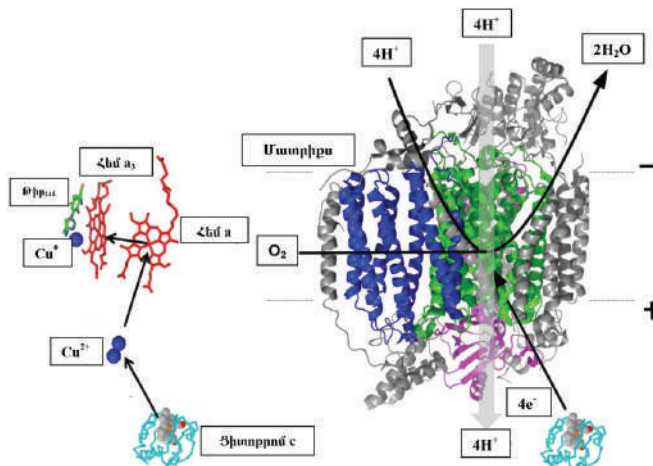
Համալիրում էլեկտրոնների տեղափոխման մեխանիզմը *ութիքինոնային (Q) ցիկլի ձևով* կանխատեսել է Միտ-

չելը: Դրան կանոնադաշտանք հաջորդիվ:

Հետաքրքիր է նաև այն, որ այս համալիրի ենթամիավորներից միայն մեկն է գաղտնագրվում միտոքոնդրիումի գենոմում:

Վերջապես, *ցիտոքրոմ c -թթվածին-օքսիդառեդուկտազը 4-րդ համալիրն է*: Այն անվանվում է նաև ցիտոքրոմ c -օքսիդազ: 120-200 կԴա մոլեկուլային զանգված ունեցող այս համալիրը պարունակում է տարբեր սպիտակուցներ, այդ թվում՝ ցիտոքրոմներ a և a_3 (**ճկ. 2.29**): Ցիտոքրոմ c -օքսիդազը հայտնաբերել է Օ. Վաբբուրգը 1926 թ.-ին:

Ներկայիս պատկերացումներով կենդանիների՝ թռչունների և կաթնասունների մկանային բջիջներում այս բարդ համալիրում առկա են 13 սպիտակուցային ենթամիավորներ, որոշ



Նկ. 2.29. Միտոքոնդրիումի թաղանթում շնչառական շղթայի 4-րդ համալիրի տարածային կառուցվածքի և նրանում էլեկտրոնների և H^+ -ների տեղափոխման մոդելը

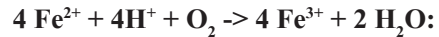
Տարբեր սպիտակուցային ենթամիավորների պարուրված հատվածները ներկայացված են տարբեր գույներով: Չախից՝ դեպի թթվածին էլեկտրոնների տեղափոխման ուղին: Թիրոզինի մնացորդը (Թիր₂₄₄) մասնակցում է այդ գործընթացին:

բույսերում՝ 8-10 ենթամիավորներ. սակայն բույսերում դրանք լավ չեն ուսումնասիրված: Այդ ենթամիավորներից 3-ը խոշոր են, մյուսները՝ բավականին փոքր:

Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի լայնքով այս ֆերմենտն առաջացնում է մի քանի համգույցներ: Այն հայտնաբերվում է նրա երկու կողմերից, այսինքն՝ դիրքավորված է թաղանթի լայնքով, և նրա հետ փոխազդող ցիտոքրոմ a_3 -ը հավանաբար տեղակայված է դեպի մատրիքս ուղղված կողմում, իսկ ցիտոքրոմ a -ն՝ արտաքին կողմում (տե՛ս **նկ. 2.29**): Այս ցիտոքրոմները մասնակցում են ցիտոքրոմ c -ից էլեկտրոնների տեղափոխմանը դեպի թթվածնի կապման և ձևափոխման կենտրոն: Հնարավոր է, որ թաղանթում այս համալիրի սպիտակուցներն առաջացնում են դիմերներ:

4-րդ համալիրի ռենտգենակառուցվածքային վերլուծությունը պարզել է նրա տարածադիրքային կառուցվածքը: Այս համալիրը գրեթե ամբողջությամբ տեղաբաշխված է թաղանթում (տե՛ս **նկ. 2.29**): Առանձնահատուկ է համալիրի կենտրոնում թիրոզինի մնացորդի կովալենտ կապը հիստիդինի հետ. դա ֆերմենտում ինքնակատալիտիկ գործընթաց է: Համալիրում կան 2 օքսիդավերականգնողական կենտրոններ, որոնք պարունակում են Cu -ի ատոմներ (տե՛ս **նկ. 2.29**): Նշված կենտրոնները մեկ էլեկտրոնի տեղափոխիչներ են: Այս համալիրը պարունակում է նաև տարբեր մետաղների իոններ, օրինակ՝ Mg^{2+} , Zn^{2+} , Ca^{2+} կամ Na^+ , սակայն դրանց դերը պարզ չէ:

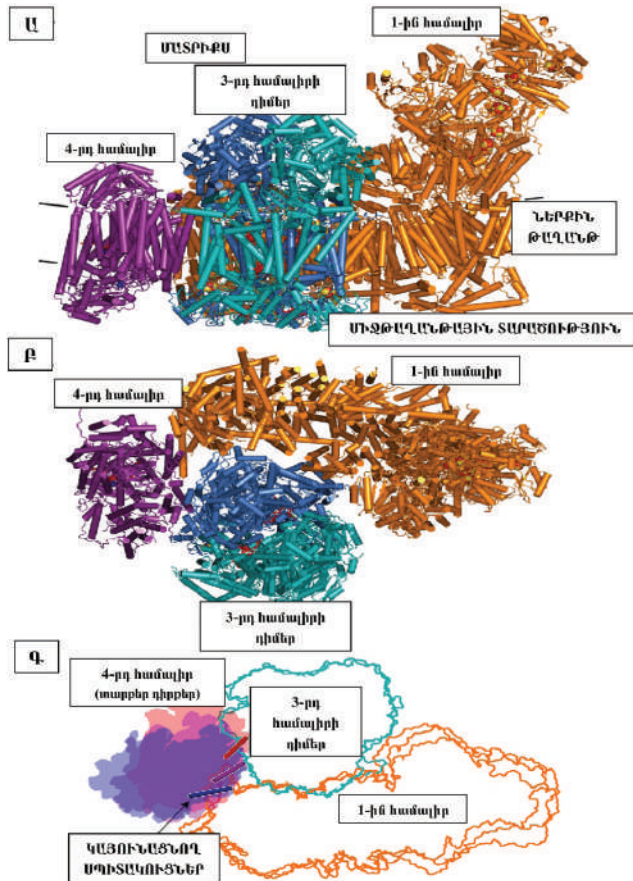
4-րդ համալիրից էլեկտրոնները տեղափոխվում են դեպի վերջնական սկզբնատոր՝ O_2 : Նրա գումարային աշխատանքը կարելի է ներկայացնել այսպես՝



Հետաքրքիր է այն, որ այս սպիտակուցի երեք խոշոր ենթամիավորները գաղտնագրվում են միտոքոնդրիումային զենքերով, իսկ մյուսները՝ բջջակորիզայիններով: Այս համալիրի որոշ սպիտակուցային ենթամիավորները հայտնաբերվել են կենդանիների բջիջներում՝ միտոքոնդրիումներից դուրս այլ հատվածներում, սակայն նրանց դերը պարզ չէ: Վերջերս առաջարկվել է օգտագործել համալիրի սպիտակուցները գաղտնագրող բջջակորիզային ԴՆԹ-ի համապատասխան հատվածի վերլուծությունը կենդանիների դասակարգման նպատակով:

Միտոքոնդրիումների շնչառական շղթայի յուրաքանչյուր համալիր, այսպիսով, կազմված է առնվազն 5 ենթամիավորներից: Այդ շղթաներում նրանք հանդիպում են տարբեր հարաբերակցությամբ:

Ինչպես արդեն նշել ենք, ենթադրվում է, որ *շնչառական այդ համալիրները թաղանթում փոխազդում են միմյանց հեղ և կազմավորված են ռեսպիրատոմներում: 3-րդ և 4-րդ համալիրներից կազմված այդպիսի գերկառույցներ հայտնաբերվել են փարբեր միպոքոնդրիումներում ցածրաջերմաստիճանային էլեկտրոնային տրոմոգրաֆիայի օգնությամբ:* Միգուցե մեկ համալիրի տարածադիրքային



Նկ. 2.30. Միտոքոնդրիումներում ռեսպիրատոմի համակարգչային մոդելը
Տեսքը բաղանքի կտրվածքում (Ա), մատրիքսից (Բ) և
միջբաղանքային տարածությունից (Գ):

կառուցվածքը ներգործում է մյուսի
նման կառուցվածքի վրա:

Ըստ 2013 թ.-ի «Science» հանդե-
սում հրատարակված, մի մեծ խումբ
կենսաքիմիկոսների և մոլեկուլային
կենսաբանների հեղինակած հոդվա-
ծի՝ նորագույն մեթոդների (ռենտգե-
նակառուցվածքային վերլուծություն,
ցածրաչերմաստիճանային էլեկտրո-

նային տոմոգրաֆիա) օգնությամբ
**կարճատևների միտոքոնդրիումնե-
րում ցույց է տրվել, որ շնչառական
շղթայի 1-ին համալիրը կապում է 3-րդ
համալիրի երկմերի և 4-րդ համալիրի
առկայությամբ, և այդ համալիրները
միասին կազմավորում են մի գերհա-
մալիր (նկ. 2.30): Նման գերկառույց-
ների կազմավորումը պայմանավոր-**

ված է քաղանքի լիպիդային կազմով և քաղանքային պոլենցիալով: Վերջինս ներգործում է սպիտակուցների լիցքավորված խմբերի փոխազդեցության վրա: Նույնիսկ հայտնաբերվել են սպիտակուցներ, որոնք կայունացնում են նման գերկառույցները (տե՛ս նկ. 2.30): Ընդ որում ռեսպիրատոմներում համալիրների հարաբերությունը կարող է փոքրեր լինել: Միզուցե ռեսպիրատոմներն ապահովում են համալիրների բարձր կապալիտիկ ակտիվությունը և դրանք պաշտպանում են օքսիդային վնասվածքներից: Չի բացառվում, որ ռեսպիրատոմները դիմամիկ գերկառույցներ են, և կախված պայմաններից՝ նրանք կարող են կազմալուծվել, ու այդ դեպքում համալիրները գործում են ինքնուրույն:

Սպասենք ռեսպիրատոմների առեղծվածի վերջնական լուծմանը, որը կարող է փոխել օքսիդային ֆոսֆորիլացման մեխանիզմների մասին մեր պատկերացումները և բացել սկզբունքորեն նոր հեռանկարներ կենսաէներգետիկայում:

Իսկ հիմա բերված անվանումներից պարզ է, որ շնչառական շղթաների համալիրներում համապատասխան ֆերմենտներն իրագործում են **օքսիդավերականգնողական ռեակցիաներ**՝ էլեկտրոնները տեղափոխվում են դոնորից դեպի ակցեպտոր:

Հիշեցնենք, որ օքսիդավերականգնողական փոխարկումներում A նյութից դեպի B նյութ էլեկտրոնի տեղափոխումն իրագործվում է A նյութի վերականգնված ձևից ($A_{\text{վեր}}$) օքսիդացվածին ($A_{\text{օքս}}$) ու B նյութի օքսիդացված ձևից

($B_{\text{օքս}}$) վերականգնվածի ($B_{\text{վեր}}$) անցման արդյունքում՝

$A_{\text{վեր}} \leftrightarrow A_{\text{օքս}} + n e^- \text{ ու } B_{\text{օքս}} + n e^- \leftrightarrow B_{\text{վեր}},$
գումարում՝



որտեղ n-ը տեղափոխվող էլեկտրոնների թիվն է: Որոշ ցիտոքրոմներով, օրինակ՝ ցիտոքրոմ c-ի միջոցով էլեկտրոնի տեղափոխման ընթացքում տեղի է ունենում նրանցում պարունակվող երկաթի իոնի դարձելի փոխարկում՝ $\text{Fe}^{3+} + e^- \leftrightarrow \text{Fe}^{2+}$: Այստեղ փաստորեն Fe^{3+} -ը վերականգնված, իսկ Fe^{2+} -ն օքսիդացված ձևն է: 2 էլեկտրոնի տեղափոխմամբ է ընթանում ՆԱԴ⁺-ի վերականգնումը՝ $\text{ՆԱԴ}^+ + 2 e^- + 2 \text{H}^+ \rightarrow \text{ՆԱԴ.H} + \text{H}^+$:

Այսպիսի ռեակցիաները կարող են նկարագրվել ΔG -ի փոփոխություններով, սակայն հաճախ օգտագործվում են էլեկտրաքիմիական բնութագրեր:

A նյութի օքսիդացումը սերտորեն կապված է **օքսիդավերականգնողական պոլենցիալի** (E_0 , ստանդարտ պոտենցիալ) հետ, որը որոշվում է՝

$$E_A = E_0 + \{R T / (n F) \ln (A_{\text{օքս}} / A_{\text{վեր}})\},$$

որտեղ E_A -ն չափվող էլեկտրոդային պոտենցիալն է: Այն ներկայացնում է A նյութի կիսով չափ օքսիդացման ու B նյութի կիսով չափ վերականգնման համար անհրաժեշտ էլեկտրոնների ճնշումը: Ընդունված է, որ $\text{H}_2 \rightarrow 2 (\text{H}^+ + e^-)$ ռեակցիայի E_0 -ն H^+ -ների 1 Մ կոնցենտրացիայի ($\text{pH} = 0$) ու 25 °C ջերմաստիճանում հավասար է 0-ի, իսկ $\text{pH} = 7$ -ում այն հավասար է -0.42 Վ: Եթե A նյութն

ունի E_0 -ի ավելի բացասական արժեք, քան $H_2 \rightarrow 2H^+$ գոյգի E_0 -ն է, ապա այն օժտված է էլեկտրոններ տալու ավելի մեծ ունակությամբ: A և B նյութերի միջև փոխարկման համար կարելի է ասել, որ այն կընթանա համապատասխան E_0 -ների արժեքների տարբերության՝ $\Delta E = E_A - E_B$ -ի հաշվին: Քանի որ ΔG^0 -ն նյութի 1 Մ-ի համար համեմատական է ΔE_0 -ին, ապա

$$\Delta G^0 = -n F \Delta E_0 :$$

Վերոնշված հավասարումից կստանանք՝

$$\Delta G^0 = -n F (E_{0A} - E_{0B}) - R T \ln \left\{ \frac{(A_{\text{օքս}})(B_{\text{վեր}})}{[(A_{\text{վեր}})(B_{\text{օքս}})]} \right\} :$$

$\{(A_{\text{օքս}})(B_{\text{վեր}}) / [(A_{\text{վեր}})(B_{\text{օքս}})]\}$ արտահայտությունը K-ով նշանակելով՝ կստացվի՝

$$\Delta G_0 = -n F (E_{0A} - E_{0B}) - R T \ln K :$$

Կա մի շատ պարզ հարաբերություն ΔE_0 -ի և ΔG^0 -ի միջև՝ կախված տեղափոխվող էլեկտրոնների թվից (աղյուսակ 2.1):

Շնչառական շղթաներում էլեկտրոնների տեղափոխում են ավելի ցածր E_0 ունեցող նյութից դեպի ավելի բարձր ունեցողը (աղյուսակ 2.2):

Աղյուսակ 2.1. ΔE_0 -ի և ΔG^0 -ի միջև հարաբերությունը տեղափոխվող 1 կամ 2 էլեկտրոնների համար

ΔE_0 , Վ	ΔG^0 , կՋ/մոլ	
	1 էլեկտրոն	2 էլեկտրոն
0	0	0
0,1	-9,6	-19,3
0,2	-19,3	-38,6
0,5	-48,2	-96,5
1,0	-96,5	-193

1,2	-116	-231
-----	------	------

Աղյուսակ 2.2. Շնչառական շղթաների որոշ բաղադրամասերի օքսիդավերականգնողական պոտենցիալները

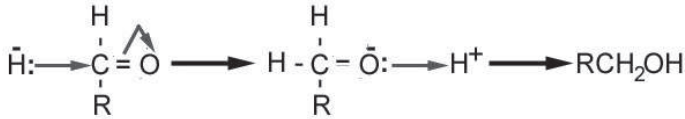
Բաղադրամաս	E_0 , Վ	ΔE_0 , Վ	ΔG^0 , կՋ/մոլ
ՆԱԴ	-0,32	-0,24	-46,4
Ֆլավինային սպիտակուց	-0,08		
Ցիտոքրոմ b	-0,04	+0,31	-59,8
Ցիտոքրոմ c	+0,27		
Ցիտոքրոմ a	+0,29	+0,52	-100,4
Թթվածին	+0,81		

Ըստ բերված աղյուսակի՝ էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում նվազագույն E_0 ունի ՆԱԴ. H_2 / ՆԱԴ. H գոյգը (-0.32 Վ), իսկ առավելագույնը՝ H_2O / O_2 -ը (+0.81 Վ), որից բխում է 1.1-1.2 Վ-ով E_0 -ի ընդհանուր փոփոխությունը: Վերջինիս համապատասխան ΔG^0 -ն կազմում է -218 կՋ/մոլ: Եթե էլեկտրոնների տեղափոխությունը կատարվում է թաղանթներում, ապա թաղանթային պոտենցիալը կունենա իր ազդեցությունը ΔG -ի վրա: Այս դեպքում՝

$$\Delta G^0 = -n F (\Delta E_0 + \Delta \Psi) :$$

Շնչառական շղթաներում էլեկտրոնների տեղափոխման ուղղությունը կախված է նաև նյութի օքսիդացված և վերականգնված ձևերի կոնցենտրացիաների հարաբերությունից:

Մեկ սպիրակուցից մյուսին էլեկտրոնների տեղափոխման հարակ ճանապարհները ենթադրվում են տեղափոխիչների մասնակի պրոյարի ձևով: Հնարավոր է նաև նրանց տեղափոխումն ավիքի տեսքով, երբ սպի-



Նկ. 2.31. Էլեկտրոնների տեղափոխումը հիդրիդ իոնի (H^-) կազմում

տակուցները հաջորդաբար փոփոխում են իրենց տարածային կառուցվածքը: **Էլեկտրոնները կարող են տեղափոխվել ուղղակիորեն, ջրածնի ատոմի հեղ, հիդրիդ իոնի կազմում (նկ. 2.31) կամ էլ օրգանական ռադիկալների օքսիդացման հաշվին:**

Այսպես պետք է նկատի ունենալ էլեկտրոնների դոնորի և ակցեպտորի միջև հեռավորությունը, նրանց լիցքավորումը և, ինչպես արդեն նշեցինք, օքսիդավերականգնողական պոտենցիալները: Ընդ որում՝ էլեկտրոնների փոխանցման արագությունը հեռավորության էքսպոնենցիալ ֆունկցիան է, այդ հեռավորությունը չի գերազանցում 14 անգամը: Բացի դրանից՝ էլեկտրոնների փոխանցման արդյունքում տեղի է ունենում տեղափոխիչների վերականգնակերպում, որի համար պահանջվում է որոշակի էներգիա:

4-րդ համալիրով **էլեկտրոնները փոխանցվում են թթվածնին, որի վերականգնման և H_2O -ի առաջացման արդյունքում անջատվում է մեծ քանակի էներգիա:**

Ինչպես նշեցինք, **համալիրներում էլեկտրոնների փոխանցման մեխանիզմները կասեցնում են թթվածնի հեղ պակաս թվով էլեկտրոնների փոխադրությունը և պաշտպանում են թթվածնի ակտիվ ձևերի, մասնա-**

փորապես O_2^- սուպերօքսիդ անիոնի կամ H_2O_2 -ի առաջացումից: Միայն մեկ էլեկտրոնի միացման դեպքում թթվածնի ոչ լրիվ վերականգնման արդյունքում առաջանում է O_2^- -ը, իսկ 2 էլեկտրոնների դեպքում՝ H_2O_2 -ը: Սակայն 1-ին և 3-րդ համալիրում տեղ են գտնում առանձին էլեկտրոնների արտահոսքեր, որոնք բերում են թթվածնի ակտիվ ձևերի առաջացմանը: Այդ համալիրներում մեկ էլեկտրոն կարող է տեղափոխվել ֆլավինային սպիտակուցներից դեպի $[\text{Fe-S}]$ կենտրոններ և հետո ուրիքինոն: Հենց այս համալիրներին, ինչպես նշեցինք, վերագրվում է մեծ դեր մարդու ծերացման մեջ, երբ նրանց կազմի տարիքային փոփոխությունները մեծացնում են թթվածնի ակտիվ ձևերի առաջացման հավանականությունը, օրգանիզմը ենթարկում օքսիդային սթրեսի:

Բնականոն պայմաններում թթվածնի ակտիվ ձևերն ուղղվում են դեպի մատրիքս կամ բջջապլազմա և այդ տեղերում չեզոքացվում **սուպերօքսիդի համուլազ** ֆերմենտի միջոցով Cu^+ -ի, Mn^{2+} -ի, Fe^{2+} -ի կամ Ni^{2+} -ի մասնակցությամբ, երբ $2 \text{O}_2^- + 2 \text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2 + \text{O}_2$: H_2O_2 -ը ևս չեզոքացվում է: Սուպերօքսիդի սնմուտազն ապահովում է ռեակցիայի շատ բարձր արագությունը: Մարդու օրգանիզմում հայտնի են սու-



Նկ. 2.32. Բզեզ-ումբակոծիչը կրակում է իր վրանգավոր հեղուկը

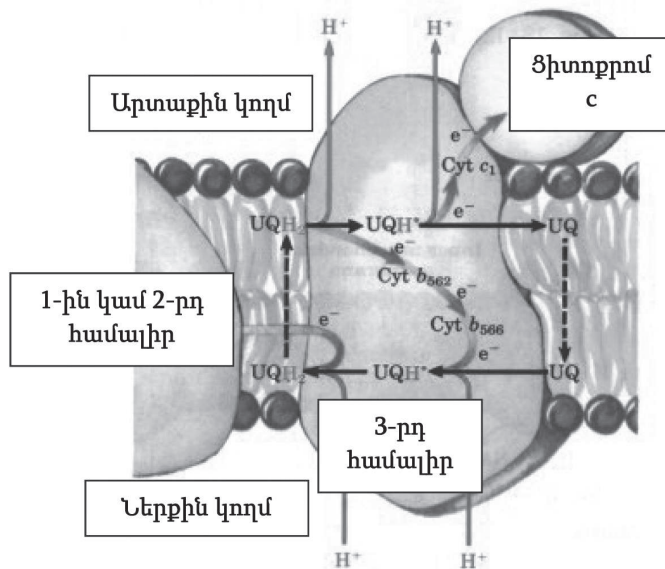
պերօքսիդիսմուտագի երեք ձևեր, որոնցից առաջինը տեղայնացվում է բջջապլազմում և ունի 32,5 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, երկրորդը՝ միտոքոնդրիումներում և ունի 88 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, իսկ երրորդն արտաբջջային ձևն է և ունի 135 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված: Վերջերս բացահայտվել են այդ ֆերմենտը գաղտնագրող գեները, սակայն պարզ է դարձել նաև, որ դրանց մուտացիաները հանգեցնում են շատ ծանր հիվանդությունների:

Հետաքրքիր է, որ որոշ բզեզներ, օրինակ՝ *Pheropsophus verticalis* բզեզ-ումբակոծիչները, ունեն հատուկ գեղձ, որտեղ մի մասում կուտակվում է H_2O_2 , իսկ մյուսում՝ հիդրոքսինոն: Վտանգի դեպքում այդ բզեզները կրակում են տոբսիկ մի տաք հեղուկ, որն ակնթարթորեն (միլիվրկ-ներ) առաջանում է կատալիզ և պերօքսիդազ ֆերմենտների օգնությամբ H_2O_2 -ի միջոցով հիդրոքսինոնի օքսիդացման արդյունքում (նկ.

2.32): **Թաղանթում շնչառական շղթայի համալիրների տեղաբաշխումն ունի օքսիդավերականգնողական պոտենցիալների արժեքների մեծացմանը համապատասխան որոշակի հաջորդականություն և ուղղվածություն:**

Հարկ է նշել, որ էլեկտրոնների տեղափոխիչները թաղանթում տեղաբաշխված են անհամաչափ, իսկ դա բերում է թաղանթային պոտենցիալից և թաղանթի մակերևութային պոտենցիալից նրանց կախմանը: Էլեկտրոնների տեղափոխման հաջորդականությունը համալիրներում, ըստ երևույթին, ամբողջությամբ գծային չէ:

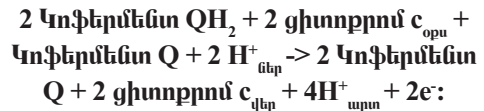
Էլեկտրոնների տեղափոխումն իրականանում է, ինչպես արդեն նշել ենք, Սիտչելի առաջարկած **Q-ցիկլի** ձևով (նկ. 2.33, տես նաև նկ. 2.29), երբ թաղանթում տարբեր ցիտոքրոմների միջև էլեկտրոնների տեղափոխումն իրագործվում է ութիքինոնի միջոցով: Օրինակ՝ 3-րդ համալիրում էլեկտրոններից մեկը տեղափոխվում է դեպի Ռիս-



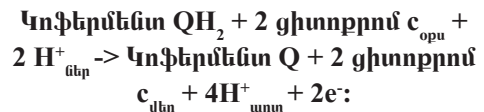
Նկ. 2.33. Q-ցիկլի զծապատկերը Cyt-ը ցիտոքրոմն է, UQ-ն՝ ուրիքինոնը

կեի սպիտակուցի երկաթածծմբային կենտրոն, ապա ցիտոքրոմ c_1 -ն ու c -ն, իսկ մյուսը՝ հեն b_L -ը, այնուհետև՝ օգտագործվում Q -ի վերականգնման համար: Այսինքն՝ տեղի է ունենում **Էլեկտրոնների երկբևեռացում (բիֆուրկացում)**: Էլեկտրոնի տեղափոխումը P կենտրոնից դեպի N -ը կատարվում է թաղանթի լայնքով և բերում է էլեկտրական պոտենցիալի առաջացմանը:

Ուրիքինոնի մոլեկուլը ունակ է դարձելիորեն կապելու ջրածին, որն ուղեկցվում է ուրիքինոնի օքսիդացված ձևից վերականգնվածի և հակառակն անցումով: Կողմնային ածխաջրածնային շղթայի (տե՛ս **նկ. 2.33**) հաշվին լինելով ճարպալուծ՝ այն շարժունակ է թաղանթի լիպիդային շերտում: Գումարում ստացվում է



Կամ էլ՝



Այս մեխանիզմն ամբողջովին ապացուցվել է փորձերում: Ուստի **ուրիքինոնն ապահովում է 1-ին և 3-րդ, ինչպես նաև 2-րդ և 3-րդ համալիրների** (տե՛ս **նկ. 2.33**) **փոխազդեցությունը: Էլեկտրոնների փոխանցմանն ույնանման դեր է վերադրվում նաև ՖՄՆ-ին ու ցիտոքրոմ c -ին**: Վերջինս, ընդունելով էլեկտրոններ 3-րդ համալիրի ցիտոքրոմ c_1 -ից և վերականգնվելով, տեղափոխում է այդ էլեկտրոններ

ընդ որում 4-րդ համալիր և փոխանցում Cu^{2+} -ին, այնուհետև ցիտոքրոմ a-ին, որից հետո պոնձի երկրորդ իոնին և ցիտոքրոմ a_3 -ին ու վերջապես թթվածնին (տե՛ս **նկ. 2.29**):

Շնչառական շղթայի համալիրները թաղանթում շարժուն են ունակ լատերալ դիֆուզիայի: Սակայն նրանց շարժման արագությունը փոքր է, քան ուրիքինոնի կամ ցիտոքրոմ c-ի արագությունը: Վիճարկվում է նրանց հեղուկ և բյուրեղային վիճակը, որոնք կարևոր են կարգավորման մեխանիզմների պարզաբանման համար: Կառուցվածքային և կինետիկ հետազոտությունները հանգեցրել են թաղանթում 1-ին և 3-րդ համալիրների միմյանց հետ անմիջական փոխազդեցության և գերհամալիրների առաջացման եզրակացությանը: Դա համահունչ է ռեսպիրատոմների մասին պատկերացմանը:

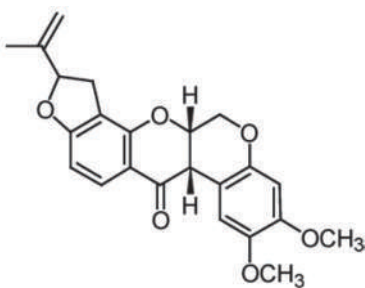
Շնչառական շղթաների համալիրների՝ միմյանց հետ փոխազդեցությունը և դրանցում էլեկտրոնների տեղափոխման մեխանիզմները պարզաբանվել են նաև համալիրների անջատմամբ և պրոտոնիադատմներում վերակառուցման արդյունքում:

Աղյուսակ 2.4. Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաների համալիրների արգելակիչները

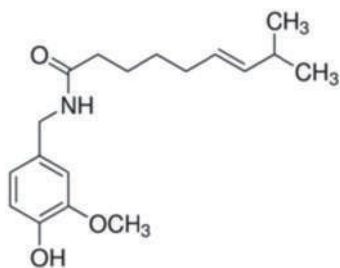
Համալիր	Արգելակիչներ
1-ին	Ռեին, ԱԿՖ-նիբոլ, ռոտենոն, ամիթալ, ագետագենին, պիրիցիդին, կապսաիցին
2-րդ	Կարբոքսին, տեմոլիլթեֆտորացետոն
3-րդ	Սնդիկի օրգանական միացություններ, ցինկի իոններ (Zn^{2+}), հակամիցին A, միքտոթիազոլ, սաիզմատելլին, ֆունիկուլոլին, դիուռոն, բրիտանական հակալուրիդիտ
4-րդ	Ֆիանիլ (CN^-), ազիդ (N^-), CO , H_2S

Էլեկտրոնների տեղափոխման ուսումնասիրմանը նպաստել է տարբեր **արգելակիչների** օգտագործումը, երբ նրանք խափանում են այս կամ այն համալիրի աշխատանքը (**աղյուսակ 2.4**):

Այդ արգելակիչների թվում են շատ **հակաբիոգրիկներ**: Ներկայումս հայտնի է, որ բնական և արհեստական տարբեր բնույթի ավելի քան 60 տարբեր քիմիական միացություններ արգելակում են 1-ին համալիրը: Օրինակ՝ **ռուբենոն** իզոֆլավոնոլի է, որը մեծ քանակներով գտնվում է որոշ արևադարձային բույսերի, օրինակ՝ Մալալգիայում կամ



Նկ. 2.34. Ռուբենոնի քիմիական կառուցվածքը և ռուբենոն պարունակող *Pachyrhizus erosus* մեքսիկական բույսը



Նկ. 2.35. Կապսահիցինի քիմիական կառուցվածքը և կապսահիցին պարունակող *Capsicum* կարմիր պղպեղը

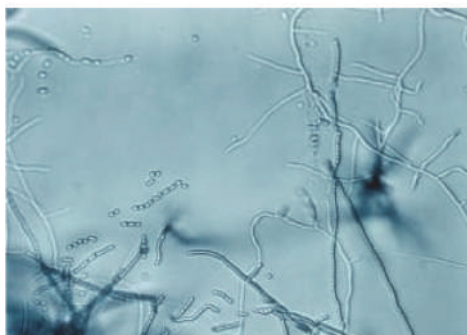
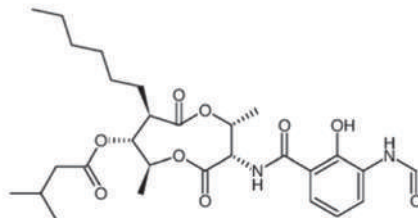
Մեքսիկայում աճող լոբազգիների արմատներում (նկ. 2.34): Այդ միացությունը հայտնի է որպես «ձկների» բույն:

Ամիրսալը բարբիթուրաթթվի ածանցյալ է և բավարար կոնցենտրացիաներում արգելակում է էլեկտրոնների տեղափոխումը դեպի 3-րդ համալիր: Սակայն նրա ազդեցությունը կարող է շրջանցել վիտամին K-ն, որը միջնորդում (շունտավորում) է էլեկտրոնների տեղափոխումը, սակայն այն իրագործվում է ավելի դանդաղ: Վիտամին K-ի նման ազդեցությունը ցույց է տրվել գործնականում մի հիվանդ աղջկա օրինակով, որը չէր կարողանում ինքնուրույն տեղաշարժվել և գամված էր սայլակին. նրա օրգանիզմի մկաններում խափանված էր էլեկտրոնների տեղափոխումը 1-ին համալիրում: Վիտամինի ներարկումն օգնեց աղջկան ոտքի կանգնել և ինքնուրույն տեղաշարժվել. կենսաէներգետիկական հիվանդությունների հաղթահարմանը կանոդրադառնա՞նք հետազայում:

Կապսահիցինը պարունակվում է կարմիր պղպեղում (նկ. 2.35) և որոշում նրա վառող համը. այդ նյութը բարձր կոնցենտրացիաներում արգելակում է

1-ին համալիրի աշխատանքը:

Կարբօքսինը քթվածնի և ծծմբի ատոմներով և կրկնակի կապերով հետերոցիկլիկ սինթեզված միացություն է և որոշ երկրներում օգտագործվում է որպես սնկասպան նյութ:



Նկ. 2.36. Հակամիցին A-ի քիմիական կառուցվածքը և այն արտադրող *Streptomyces*-ների պարկանող բակրերի քիսները

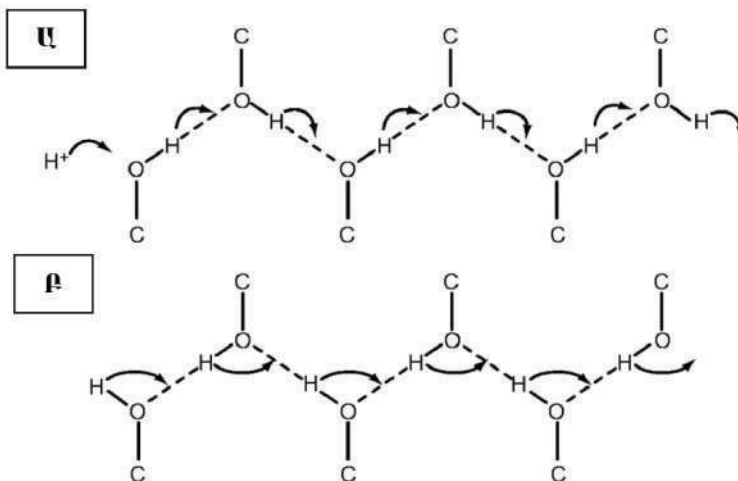
Հասկանիցին A-ն հակաբիոտիկ է, որն անջատվել է մրջյունների հետ սիմբիոզային *Streptomyces*-ներից պատկանող բակտերիաներից և արգելակում է 3-րդ համալիրը (նկ. 2.36): Այս նյութերը փոխազդում են համապատասխան համալիրներում ուրիքինոնի կապման հատվածների հետ և արգելակում էլեկտրոնների տեղափոխումը: Ի հավելում նշվածին՝ 1-ին համալիրի արգելակիչները կարող են խոչընդոտել նաև էլեկտրոնների դոնորների հետ փոխազդեցությունը: Կան նաև ցիտոքրոմների արգելակիչներ:

Մինչև արգելակվող հատվածն էլեկտրոնների տեղափոխիչները դառնում են ավելի վերականգնված, իսկ դրանից հետո՝ ավելի օքսիդացված: Այդպիսի վիճակները կարող են հայտնաբերվել լույսի կլանման սպեկտրների փոփոխություններով:

Շնչառական շղթաների համար H^+ -

ների դոնոր են երկու կոֆերմենտներ՝ ՆԱԳ. H_2 -ը և ՖԱԳ. H_2 -ը, որոնք ստանում են այդ իոնները պիրոխադոզաթրվից, ճարպաթթուներից և ամինաթթուներից՝ ագեդիլ-կոֆերմենտ A-ի առաջացման ընթացքում, ինչպես նաև երեքկարբոնային թթուների ցիկլում ագիլային խմբերի ճեղքումից: էլեկտրոնների և H^+ -ների տեղափոխումների գոգորդումը շնչառական շղթաների համալիրներում դեռևս վերջնականապես պարզաբանված չէ:

Միտոչիլ ենթադրությամբ՝ շնչառական շղթայի էլեկտրոնների տեղափոխիչները թաղանթում առաջացնում են օղակներ, որոնցով անցնում են H^+ -ներ: Հնարավոր է, որ H^+ -ները փոխանցվում են տեղափոխիչների ամինաթթվային մնացորդների միջև ջրածնային կապերի համակարգով կամ տեղափոխվում են սպիտակուցներում պտտվող քիմիական խմբերի կամ տարածա-



Նկ. 2.37. H^+ -ների տեղափոխումը սպիրակուցներով ջրածնային կապերի համակարգով (Ա) կամ ամինաթթվային մնացորդների կարբօքսիլային խմբերի պրոտոնի հաշվին (Բ)

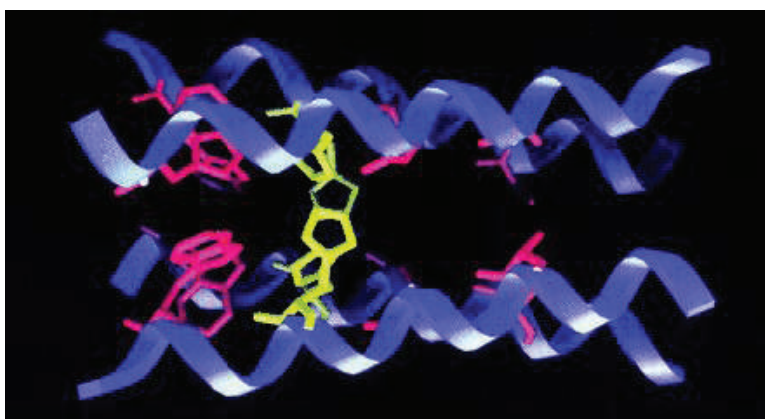
դիրքային փոփոխությունների հաշվին (նկ. 2.37): Ենթադրվում է, որ թաղանթի լայնքով մման համակարգ՝ H^+ -ային ցանց, կարող է կազմավորվել 20 ամինաթթվային մնացորդներից: Իսկ սպիտակուցում խմբերի պտույտները կազմավորում են մի կոնֆիգուրացիա, որը թույլ չի տալիս H^+ -ներին վերադառնալ սկզբնական դիրքին: Շատ դեպքերում H^+ -ների փոխանցումը թաղանթում համեմատում են սառույցում մման գործընթացի հետ:

Շատ հավանական է անցքուղիներով H^+ -ների անցումը: Այդպիսի անցքուղիներն իրենցից ներկայացնում են սպիտակուցի բնեռացված խմբերից կազմված նեղ խոռոչներ: Նման անցքուղու առկայություն ենթադրվում է ՆԱԴ- H -դեհիդրոգենազային համալիրի կամ ցիտոքրոմ c -օքսիդազի կազմում (նկ. 2.38):

Թաղանթով H^+ -ների տեղափոխում և Δ_H^+ -ի առաջացում դիտվում են 1-ին, 3-րդ և 4-րդ համալիրներով էլեկտրո-

րոնների տեղափոխման գործընթացում: 2-րդ համալիրը չի տեղափոխում H^+ -ներ: Այդ երեք համալիրները փաստորեն H^+ -ային պոմպեր են: Վերջինս ցույց է տրվել լիպոսոմներում միտոքոնդրիումների թաղանթներից անջատված առանձին համալիրների վերակառուցման դեպքում: Շնչառական շղթաներում H^+ -ային պոմպերի գաղափարն առաջարկել են ֆին կենսաէներգետիկոս Մարթին Վիքստրյոմը և Վ. Պ. Սկուլաչովը, սակայն նրանց մեխանիզմը դեռևս շատ ուսումնասիրություններ է պահանջում:

Ինչ վերաբերում է մեկ համալիրով էլեկտրոնների տեղափոխման մեկ զույգին համապատասխան թաղանթով տեղափոխվող H^+ -ների թվին, ապա այն հավասար է 2-ի կամ 3-4-ի, իսկ ամբողջական շղթայի համար ամենահավանական թիվը 10-ն է: 1-ին համալիրի համար այդ թիվը հավասար է 4-ի, 3-րդի կամ ցիտոքրոմ c -օքսիդազի համար այդ թիվը, ըստ Մ. Վիքստրյո-



Նկ. 2.38. H^+ -ային անցքուղու մոդելը

Դեղինով նշված են հիստիդինի մնացորդները, որոնք փակում են մյուս խոռոչների անցումը:

մի, ևս հավասար է 4-ի, սակայն 3-րդ ենթամիավորից զուրկ թերի ցիտոքրոմ c-օքսիդազի համար այդ թիվը կազմում է միայն 2: Հետաքրքիր է այն, որ այս ենթամիավորը կապում է N, N' -դի-ցիկլոհեքսիկարբոտերկիմիդը (ԴՑԿԴ): Այստեղ հմարավոր է, որ 3-րդ ենթամիավորն առաջացնում է H^+ -ների տեղափոխող մի ուղի կամ էլ մասնակցում ցիտոքրոմ c-օքսիդազի դիմերիզացմանը, որը կարող է դիտարկվել որպես այդ սպիտակուցով H^+ -ների տեղափոխման արդյունավետության կարգավորման ուղի: Վերջապես, 4-րդ համալիրի համար էլեկտրոնների տեղափոխման մեկ զույգին համապատասխան տեղափոխվող H^+ -ների թիվը հավասար է 2-ի: Եթե ընդունենք ռեսայիրատմների գաղափարը, երբ համալիրները կարող են գտնվել գերհամալիրների ձևով և դրանցից որևէ մեկը դիմերի վիճակով, ապա տեղափոխվող H^+ -ների գումարային թիվը կլինի >10 :

Շնչառական շղթաների աշխատանքում կարող են մասնակից դառնալ **էլեկտրոնների ոչ բնական ակցեպտորները** (աղյուսակ 2.5): Օրինակ՝ **մեթիլեն կապույտը** կարող է ընդունել էլեկտրոններ 1-ին և 2-րդ համալիրներից, **ֆենազինմետասուլֆատը**՝ 3-րդ համալիրից, «արյան կարմիր աղ»՝ **ֆերրիցիանիդը**՝ 4-րդ համալիրից: Դրանք հաճախ օգտագործվում են շնչառական շղթայի համալիրներում էլեկտրոնների փոխադրման ճանապարհների և մեխանիզմների ուսումնասիրություններում:

Աղյուսակ 2.5. Շնչառական շղթաների էլեկտրոնների փոխադրման ոչ բնական ակցեպտորները

Համալիր	Ակցեպտորներ	E_0 , Վ
1-ին	Մեթիլեն կապույտ	+0,01
2-րդ		
3-րդ	Ֆենազինմետասուլֆատ	+0,08
	2,6-դիքլորֆենոլինդոֆենոլ	+0,22
	Տետրամեթիլ-ո-ֆենիլդիամին	+0,26
4-րդ	Ֆերրիցիանիդ ($Fe(CN)_6^{3-}$)	+0,36

Բույսերի միտոքոնդրիումներում շնչառական շղթաների ուսումնասիրությունը բացահայտեց մի հետաքրքիր առանձնահատկություն: Հյուսիսային և Հարավային Ամերիկայում և Ինդոնեզիայում աճող որոշ բույսերում դեպի թթվածին էլեկտրոնների փոխանցումը կատարվում է **այլընտրանքային օքսիդազի** միջոցով՝ շրջանցելով 3-րդ և 4-րդ համալիրները: Այդպիսի ուղին կարելի է դիտարկել որպես ոչ զուգորդող: Այն տանում է ջերմության անջատման, որի հաշվին բույսերն աճում են միջավայրի ցածր ջերմաստիճաններում: Ենթադրվում է նաև, որ այդպիսի այլընտրանքային օքսիդազի միջոցով բույսերը պաշտպանվում են 3-րդ և 4-րդ համալիրների արգելակիչներից և իրագործում իրենց նյութափոխանությունը ԱԵՖ-ի նկատմամբ քիչ պահանջի պայմաններում:

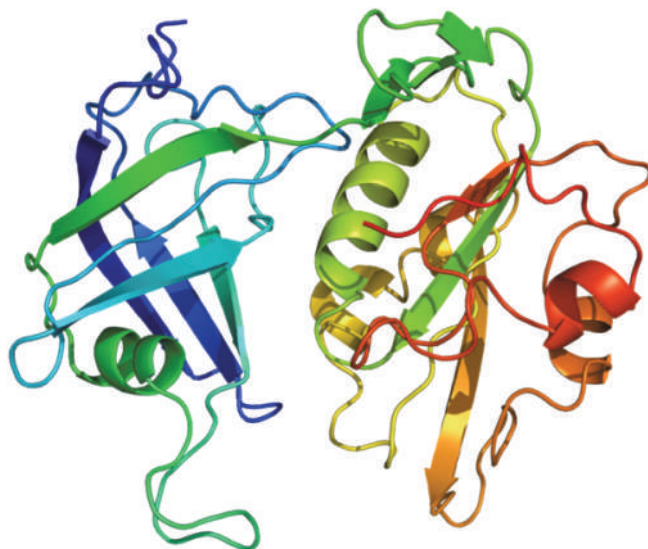
Այլընտրանքային օքսիդազներ հայտնաբերվել են նաև որոշ կենդանիներում և մարդու օրգանիզմում, որոնք ընդգրկում են **ցիտրոքրոմներ P450-ը** և **b₅-ը**: Մարդու լյարդի բջիջների էն-

դոպլազմային ցանցում ցիտոքրոմ b_5 -
 ռեդուկտազն (**նկ. 2.39**) ունի 34,5 կԴա
 մոլեկուլային զանգված, կազմված
 է 301 ամինաթթվային մնացորդնե-
 րից և գաղտնագրվում է մի գենով, որը
 կազմված է 12 էկզոններից: Հայտնի
 են այդ ֆերմենտի 2 տարբեր ձևեր: Այդ
 ռեդուկտազը ներգրավված է ՆԱԴ.Ի-
 ից դեպի ցիտոքրոմ b_5 էլեկտրոննե-
 րի տեղափոխմանը և մասնակցում է
 ճարպաթթուների սինթեզի գործընթա-
 ցին ու դեղամիջոցների նյութափոխա-
 նակությանը, ապահովում է թունավոր
 նյութերի օքսիդացումը և հետագա
 չեզոքացումը: Այդպիսի ռեդուկտազ
 հայտնաբերվել է նաև էրիթրոցիտնե-
 րում:

Բնականոն տարբեր պայմաննե-
 րում այլընտրանքային օքսիդազների
 կարգավորման մեխանիզմները և դերը

ուսումնասիրվում են:

Շնչառության մի այլ տարբերակ
 հայտնաբերվել է արյան սպիտակ
 բջիջներում՝ լեյկոցիտներում: Մանրէի
 բջջի հետ փոխազդեցության ժամա-
 նակ ներբջջային բշտիկները միաձուլ-
 վում են լեյկոցիտի արտաքին թաղան-
 քի հետ, և դիտվում է առանց ԱԿՖ-ի
 ֆոսֆորիլացման *ազատ շնչառության*
 խթանում, որում կարևորվում է *ցիտոք-
 րոմ b-ի* ակտիվացումը: Ցիտոքրոմ b-ն
 կատալիզում է O_2 -ի մեկ էլեկտրոնային
 վերականգնումը մինչև սուպերօքսի-
 դային ռադիկալի, որն էլ, իր հերթին
 փոխազդելով Cl^- -ի հետ միելոպերօք-
 սիդազի միջոցով, առաջացնում է ռա-
 դիկալային ձևի Cl : Վերջինս շատ թու-
 նավոր է և սպանում է մանրէին: Աս-
 կորբինաթթուն վերականգնում է բու-
 պերօքսիդային ռադիկալը և կանխում



Նկ. 2.39. Ցիտոքրոմ b_5 -ռեդուկտազի կառուցվածքային մոդելը

ռադիկալային ձևի Cl-ի առաջացումը:

Ամփոփելով այս տեղեկությունները՝ կարող ենք նշել, որ շնչառությունը, բացի էներգիայի պաշարման գործառնությունից, ունի նաև այլ ֆունկցիաներ: Զուգորդող և ազատ շնչառությունները կարող են միմյանց՝ լրացնել ապահովելով բջջում օքսիդային գործընթացների նուրբ կարգավորումը:

2.4.4. ՄԱՆՐԷՆԵՐԻ ՇՆՉԱՌԱՎԱՆ ՇՂԹԱՆԵՐԻ ԱՌԱՆՋՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Մանրէներում, հատկապես բակտերիաներում էլեկտրոնների տեղափոխման կամ շնչառական շղթաները կազմակերպված են համալիրների շեղով, սակայն ունեն իրենց առանձնահատկությունները: Հաճախ նրանք ավելի բարդ են և բազմազան, ունեն կարգավորման բազմապիսի ուղիներ և այդ պատճառով ապահովում են մանրէների գոյատևումը միջավայրի խիստ տարբեր պայմաններում:

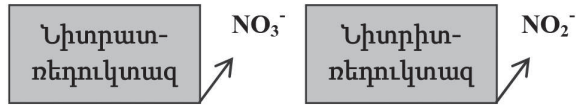
Նախ, բակտերիաներում ուրիքինոնի հետ միասին հանդիպում է մենաքինոնը կամ նավթաքինոնը: Նրանցում շատ բազմազան է ցիտոքրոմների կազմը, սակայն բակտերիաների առանձին խմբերի շնչառական շղթաներում դրանք ավելի քիչ տեսակներով են ներկայացված կամ էլ ընդհանրապես բացակայում են: Օրինակ՝ աղիքային ցուպիկում բացակայում է ցիտոքրոմ c-ն: Ի տարբերություն միտոքոնդրիումների՝ հայտնաբերվել են նաև d և o ցիտոքրոմներ, որոնք կարող են հանդես գալ

շնչառական շղթաների վերջնական օքսիդազներում: Հետաքրքիր է այն, որ ցիտոքրոմ d-ի դեպքում էլեկտրոնների տեղափոխումը չի արգելակվում ցիանիդի (CN⁻) միջոցով: Դրա հաշվին շատ բակտերիաներ կայուն են CN⁻-ի նկատմամբ:

Աղյուսակ 2.6. Բակտերիաների մեծ մասի և տարբեր միտոքոնդրիումների շնչառական շղթաների որոշ համալիրների համեմատումը

Համալիր	Բակտերիա	Միտոքոնդրիում
Ուրիքինոն-ցիտոքրոմ c-օքսիդառնդուկտազ		
Սպիտակուցային ենթամիավորների քիվը	2-3	9-11
Ցիտոքրոմների տեսականին	b, c ₁	b, c ₁
Երկաթածմբական սպիտակուցներ	առկա են	առկա են
Ռիսկեի սպիտակուցի ենթամիավորների քիվը	3	9
Հասանելի սպիտակուցների քիվը	բացակայում են	6-8
Ցիտոքրոմ c-քվադրոն-օքսիդառնդուկտազ		
Սպիտակուցային ենթամիավորների քիվը	3	11-13
Ցիտոքրոմների տեսականին	a, a ₃ , c, b, b ₃	a, a ₃
Լրացուցիչ բաղադրամասեր	բացակայում են	8-11

Բակտերիաների շնչառական շղթայի համալիրներում հանդիպող սպիտակուցներն ավելի փոքր են, և նրանցում էապես կրճատված է ենթա-



ՆԱԴ.Ի -> **Ուբիքինոն** -> **ցիտոքրոմ b** -> **ցիտոքրոմ c**

Նկ. 2.40. Նիտրատային շնչառության էլեկտրոնների տեղափոխման շղթան
Դեղին գույնով նշված է ելանյութը:

միավորների քանակը (**աղյուսակ 2.6**): Օրինակ՝ ցիտոքրոմ c-օքսիդազը պարունակում է 2 կամ 3 ենթամիավորներ այն դեպքում, երբ այդ նույն ֆերմենտը միտոքոնդրիումներում կազմված է մի քանի անգամ մեծ թվով ենթամիավորներից:

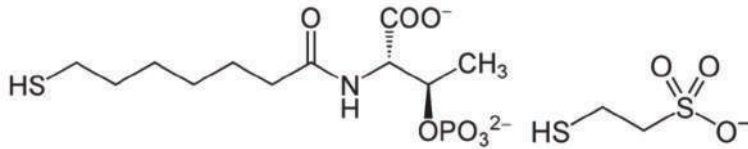
Բակտերիաներում շնչառական շղթաների աշխատանքի ընթացքում էլեկտրոնների տեղափոխմանը զուգընթաց կարող է դիտվել զուգորդված ոչ թե H^+ -ների, այլ Na^+ -ների տեղափոխում: Այս դեպքում, ինչպես արդեն նշել ենք նախորդ գլխում, խոսքը կարող է լինել Na^+ -ային էներգետիկայի մասին:

Կարևոր առանձնահատկություն է բակտերիաներում **անաերոբ շնչառությունը**, երբ որպես էլեկտրոնների դոնորներ հանդես են գալիս օրգանական թթուները, սպիրտները, H_2 -ը, ծծմբաջրածինը (H_2S) և այլ միացություններ, իսկ ակցեպտորներ են ոչ թե թթվածինը, այլ միտրատը (NO_3^-) կամ միտրիտը (NO_2^-), սուլֆատը (SO_4^{2-}) կամ սուլֆիդը (S^{2-}), կարբոնատը (CO_3^{2-}), CO -ն, ֆումարատը և այլ միացություններ: Էլեկտրոնների ակցեպտորի անվանումով կոչվում է անաերոբ շնչառության տեսակը: Անաերոբ շնչառության էլեկտրոնների տեղափոխման շղթա-

ներում որոշ համալիրներ, օրինակ՝ ցիտոքրոմ c-օքսիդազը, փոխարինված են ռեդուկտազներով: Խիստ անաերոբ մանրէներում բացակայում է Կրեբսի ցիկլը, կամ վերջինս կատարում է այլ դեր՝ մասնակցելով կենսասինթեզի գործընթացներին, և ԱԵՖ-ի սինթեզն իրականանում է օքսիդային ֆոսֆորիլացման միջոցով:

Ի դեպ, **ֆումարային շնչառությունը** հանդիպում է մասնակարիդ կլոր որդի մկանների միտոքոնդրիումներում: Այդ շնչառությունը բացահայտել էր Ա. Սենտ-Դյորդին (տե՛ս **Ներածություն**): Ֆումարային շնչառությունը դիտվում է ասկարիդում՝ կաթնասունների աղիներում մակաբուծելու ընթացքում:

Հայտնի է **միտրատային շնչառությունը դենիպրիֆիկացնող բակտերիաներում**, օրինակ՝ տարբեր տեսակների *Pseudomonas*-ներում կամ *Paracoccus*-ներում: Այդ դեպքում NO_3^- -ի վերականգնումը NO_2^- -ի շարունակվում է մինչև $NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$: NO_3^- -ի վերականգնումը NO_2^- -ի կարող է դիտվել մասնաղիքային բակտերիաներում: Ի լրումն շնչառական շղթաների արդեն նշված բաղադրիչների՝ շնչառության այս տեսակն իրագործվում է միտրատ-ռեդուկտազ և միտրիտռեդուկտազ ֆեր-



Նկ. 2.41. Կոֆերմենտներ B-ի (շախից) և M-ի (աջից) կառուցվածքային քանաչափերը

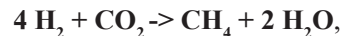
մենտների մասնակցությամբ (նկ. 2.40):

Նիտրատրեդուկտազ կոբալտ (Co) պարունակող ֆլավինային սպիտակուց է, այն ներկայացված է 2 ձևով, որոնցից նիտրատրեդուկտազ A-ն մասնակցում է շնչառական շղթային: **Նիտրիպոնեդուկտազի** մեկ ձևը պարունակում է ցիտոքրոմներ c-ն և d₁-ը, իսկ մյուսը՝ Co պարունակող սպիտակուց: Նիտրատրեդուկտազը, փոխանցելով էլեկտրոնները, ուրիքինոնից կամ մենաքինոնից դեպի NO₃⁻ թաղանթով տեղափոխում է 2H⁺-ներ ու ստեղծում Δμ_H⁺: Նիտրիպոնեդուկտազը ևս ունակ է տեղափոխել 2H⁺-ներ: Սակայն էներգիային արդյունավետությամբ (սինթեզվող ԱԵՖ-ի քանակով) այդ շնչառությունը զիջում է թթվածնայինին: Թթվածնի առկայությամբ բակտերիաներն անցնում են թթվածնային շնչառության:

Նիտրատային շնչառությունը մանրէների կողմից կարող է աղքատացնել մշակովի հողերը՝ վերջինից դուրս բերելով ազոտը: Այդ շնչառությունն աղիքային բակտերիաներում կարող է ծանր հետևանքներ ունենալ մարդու առողջության համար, քանի որ NO₂⁻-ը թունավոր է: Նիտրատային շնչառությունը հայտնի է նաև որոշ բույսերում և կենդանիներում:

Անաերոբ շնչառության մի այլ՝ **կարբոնատային** ձևը, երբ էլեկտրոնների ակցեպտոր է CO₃²⁻-ը կամ CO₂-ը, հայտնի է մեթան (CH₄) առաջացնող արքեյներում, օրինակ՝ *Methanobacteria* կամ *Methanococci* դասերի տարբեր տեսակներում:

Մեթանածին մանրէները համարվում են Երկրագնդի ամենահնագույն օրգանիզմները և առաջացել են այն ժամանակ, երբ մթնոլորտը կազմված է եղել CO₂-ից, H₂-ից և CO-ից: Մեթանի առաջացումը նկարագրել է ամերիկացի մանրէաբան և կենսաքիմիկոս **Հորաս Ալբերտ Բարկերը** դեռևս 1956 թ.-ին: Սակայն այժմ էլ այդ շնչառության շատ ֆերմենտներ և միջնորդանյութեր ուսումնասիրված չեն: Մեթանը կարող է առաջանալ հետևյալ ձևափոխումով՝



որի համար ΔG-ն հավասար է -135 կՋ/մոլ: Այն իրագործվում է հիդրոգենազների, մեթիլոդեդուկտազի և հետերոսուլֆիդոդեդուկտազի միջոցով տարբեր այլ սպիտակուցների մասնակցությամբ: Ընդ որում՝ հետերոսուլֆիդոդեդուկտազում էլեկտրոնների փոխադրումը կատարվում է երկբևեռացման մեխանիզմով:

Ֆերմենտների միջև էլեկտրոնների տեղափոխիչներից հայտնի են թիոլային խմբեր պարունակող կոֆերմենտներ B-ն (7-մերկապտոհեպտանոիլտրենիմֆոսֆատ) և M-ը (2-մերկապտոէթանոլֆոնատ) (**նկ. 2.41**): Ենթադրվում է, որ այս ֆերմենտների համալիրը գործում է որպես H^+ -ների տեղափոխող պոմպ: Ընդ որում՝ անջատված էներգիան բավարար է ԱԵՖ-ի սինթեզի համար: Նշենք, որ մեթանածիններում բացակայում է սուբստրատային ֆոսֆորիլացումը:

Մի շարք բակտերիաներում, օրինակ՝ *Clostridium*-ների կամ *Acetobacterium*-ների տեսակներում, կարբոնատային շնչառության արդյունքում կարող է առաջանալ քացախաթթու (CH_3COOH)՝



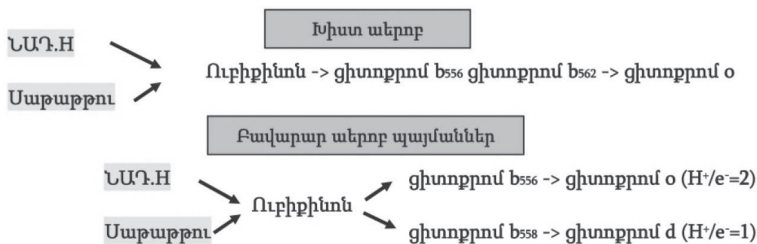
որի համար ΔG -ն հավասար է -111 կՋ/մոլ: Դա ևս բավարար է ԱԵՖ-ի սինթեզի համար:

Հետաքրքիր է, որ քացախաթթվից մեթանածինները կարող են առաջացնել CH_4 , և բնության մեջ երկու ուղիներով

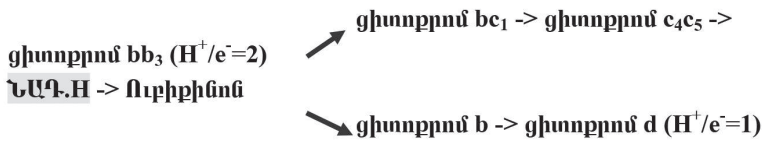
որով մեթան առաջացնող տարբեր մանրէները կազմում են այսպես կոչված **սինպրոֆ համակեցություն**:

Մանրէներում առանձնահատկություն են մաս շնչառական շղթաների **ճյուղավորումն ու այլընտրանքային ուղիների** առկայությունը՝ կախված թթվածնի ճնշումից (**նկ. 2.42**), կամ էլ նրանց կարճեցումը աերոբ կամ անաերոբ, օրինակ՝ նիտրատային շնչառության դեպքում: Այդպիսի շղթաների հաշվին մանրէները կատարում են տարբեր գործառնություններ:

Վերջին տարիներին աղիքային ցուպիկում հայտնաբերվեցին երկու տարբեր ՆԱԴ-Հ-դեհիդրոգենազներ, որոնցից միայն առաջինն է տեղափոխում H^+ -ներ: Դա խոշոր սպիտակուց է՝ կազմված 14 ենթամիավորներից: Երկրորդն ընդգրկում է ընդամենը մեկ ենթամիավոր, կրում է ՖԱԴ և չունի երկաթածծմբային սպիտակուցներ: Փաստորեն, **միշտ չէ, որ էլեկտրոնների տեղափոխումը շղթայով կամ դրա առանցին համալիրներով զուգորդվում է թաղանթով H^+ -ների տեղափոխման հետ**:



Նկ. 2.42. Աղիքային ցուպիկի շնչառական շղթաների ճյուղավորումը՝ կախված թթվածնի ճնշումից
Դեղին գույնով նշված են ելանյութերը:



Նկ. 2.43. *Azotobacter vinelandii*-ի շնչառական շղթաները
 Դեղին գույնով նշված է ելանյութը:

Աղիքային ցուպիկի շնչառական շղթաների առանձնահատկությունն է մաս 3-րդ կամ bc_1 -համալիրի բացակայությունը: Բացի դրանից՝ այդ բակտերիաների եզրույթային օքսիդազներում հանդիպում են o և d ցիտոքրոմներ (տե՛ս **նկ. 2.42**): Հետաքրքիր է, որ o ցիտոքրոմով համալիրը գործում է որպես H^+ -ային պոմպ՝ ստեղծելով $\Delta\mu_H^+$: Ի տարբերություն դրան՝ d ցիտոքրոմով համալիրը կազմված է 2 սպիտակուցային ենթամիավորից և ընդգրկում է երեք հենային խմբեր: Այդ համալիրը տեղավորվում է H^+ -ներ, բայց ոչ թե H^+ -ային պոմպի մեխանիզմով, այլ Q -ցիկլի միջոցով՝ ևս ստեղծելով $\Delta\mu_H^+$: Վերջինիս մեխանիզմները տարբերվում են միմյանցից H^+/e^- հարաբերությամբ, որն առաջին դեպքում հավասար է 2-ի, իսկ 2-րդի դեպքում՝ 1-ի:

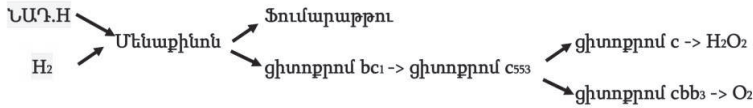
Աղիքային ցուպիկի շնչառական շղթաներն այդքան էլ արդյունավետ չեն, սակայն կայուն են և կատարում են, ըստ երևույթին, տարբեր դեր: Փաստորեն **շնչառական շղթայի արդյունավետության իջեցումը պայմանավորում է համակարգի կայունությունը և քիչների գոյարկումը**: Սա կենդանի օրգանիզմների կենսատեներգետիկայի շատ կարևոր օրինաչափություն է:

Նման շնչառական շղթաներ հայտնաբերվել են *Azotobacter vinelandii*

ազոպ ֆիքսող բակտերիաներում (նկ. 2.43): Նրանք կազմված են երկու ՆԱԴ.Ի-դեհիդրոգենազներից և bb_3 ու d տարբեր ցիտոքրոմներով երկու եզրույթային օքսիդազներից: Ի հավելումն սրա՝ այս շղթաներում հայտնաբերվում է մաս bc_1 -համալիրը:

Թթվածնի բարձր կոնցենտրացիաների և հատկապես ազոտի անբավարարության պայմաններում շնչառությունն ընթանում է 2-րդ ՆԱԴ.Ի-դեհիդրոգենազի ոչ գուգորդող ուղով, որը չի ապահովում բարձր արդյունավետություն: Սակայն այս դեպքում մեծանում է 2-րդ ՆԱԴ.Ի-դեհիդրոգենազի տեսակարար ակտիվությունը, և դրա հաշվին պաշտպանվում է նիտրատռեդուկտազային համալիրը: Սա շատ հետաքրքիր մեխանիզմ է:

Տարիներ շարունակ ուսումնասիրվում է *Staphilococcus aureus ախրածին բակտերիաների* շնչառական շղթան: Այդ շղթայում մասնակցում են մենաքինոնը, ցիտոքրոմներ b_L -ը և a -ն, ինչպես մաս ցիտոքրոմ o -ն: Շատ դեղամիջոցներ ներգործում են շնչառական շղթայի վրա՝ արգելակելով բակտերիաների աճը: Հնարավոր է գտնել նոր դեղամիջոցներ, որոնք կարող են ներգործել հակաստաֆիլոկոկկային դեղամիջոցների նկատմամբ կայուն շնչառական շղթաների վրա:



Նկ. 2.44. *Helicobacter pylori*-ի շնչառական շղթան
Դեղին գույնով նշված են ելանյութերը:

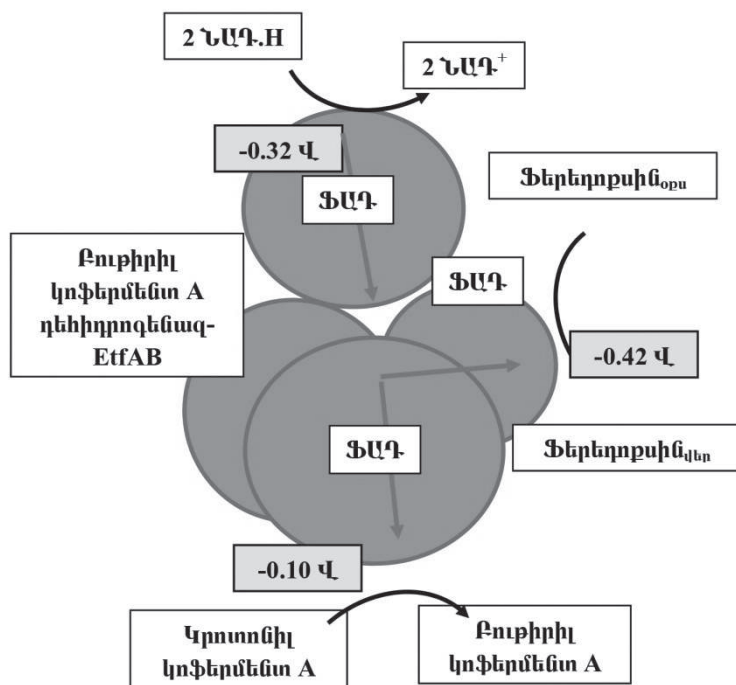
Մեծ հետաքրքրություն է իրենից ներկայացնում ախտածին բակտերիա *Helicobacter pylori*-ի շնչառական շղթան (նկ. 2.44): Նախ, այս բակտերիան աճում է թթվածնի շատ ցածր կոնցենտրացիաներում: Այստեղ հայտնաբերվել է միայն եզրույթային ցիտոքրոմ-cbb₃ օքսիդազը, և բացակայում է սաթաթթու դեհիդրոգենազը: Այնուհետև այս բակտերիան որպես էլեկտրոնների դոնոր կարող է օգտագործել H₂-ը և որպես ակցեպտոր՝ մաս ֆումարաթթուն կամ ջրածնի պերօքսիդը (H₂O₂): Վերջինին էլեկտրոնները փոխանցվում են ցիտոքրոմ c-ի միջոցով: H₂-ի օքսիդացումն իրագործող հիդրոգենազի ակտիվությունը շատ

կարևոր է, քանի որ այդ ֆերմենտի բացակայության դեպքում բակտերիայի շտամը կորցնում է իր ախտածնությունը: Վերջապես, այս բակտերիայում ուրիքինոնի փոխարեն հանդես է գալիս մենաքինոնը:

Բակտերիաների շնչառության շարքի հետաքրքիր առանձնահատկություն է նրանց կողմից որպես էներգիայի աղբյուր բարձր դրական օքսիդավերականգնողական պոտենցիալով ելանյութերի օքսիդացումը: Այսպես՝ *Thiobacillus ferrooxidans* երկաթաբակտերիաներում տեղի է ունենում թթվածնի միջոցով Fe²⁺-ի օքսիդացում: Այս դեպքում Fe²⁺/Fe³⁺ գույզի օքսիդավերականգնողական պոտենցիալը



Նկ. 2.45. Վոլֆգանգ Բուխեյլը (ծնվ. 1940 թ.) (ձախից) և Ռուդոլֆ Տաուները (ծնվ. 1939 թ.)



Նկ. 2.46. Բուքիրիլ կոֆերանսը A-դեհիդրոգենազում էլեկտրոնների քիֆորկացման գծապարկերը
EtfAB-ն ֆլավինային սպիտակուց է:

հավասար է $+0.77$ Վ, իսկ H_2O/O_2 գոյ-
գիւնը՝ $+0,82$ Վ ($pH=7,0$): Օքսիդավերա-
կանգնողական պոտենցիալների միջև
այդպիսի տարբերությունը շատ փոքր
է օքսիդային ֆոսֆորիլացման համար
բավարար $\Delta\mu_H^+$ -ի ստեղծման գործում:
Սակայն գործընթացը կարող է ընթա-
նալ թթվային միջավայրում ցածր pH -ի
($pH=3,0$) պայմաններում, երբ H_2O/O_2
գոյգի օքսիդավերականգնողա-
կան պոտենցիալը արդեն հավասար է
 $+1,06$ Վ, իսկ Fe^{2+}/Fe^{3+} գոյգիւնը մնում է
նույնը: Նման դեպքում օքսիդավերա-
կանգնողական պոտենցիալների միջև
տարբերությունը մեծանում է և դառ-

նում բավարար օբսիդային ֆոսֆորի-
լազման համար:

Հետաքրքիր է այն, որ այս և միտ-
րիֆիկացնող բակտերիաների շնչա-
ռական շղթաներում առաջնային հատ-
վածում կարող է տեղի ունենալ **էլեկտ-
րոնների հակադարձ տեղափոխում**
վերջնական հատվածի հաշվին ստեղծ-
ված $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի օգտագործմամբ: Նման
գործընթացի արդյունքում անջատված
էներգիան իր հերթին օգտագործվում
է բջջում անհրաժեշտ տարբեր միա-
ցությունների կենսասինթեզին օբսիդա-
վերականգնողական համարժեքներով
սպառվելու նպատակով:

2008 թ.-ին գերմանացի մանրէաբաններ **Վոլֆանգ Բուխեր** և **Ռուդոլֆ Տաուերը** (նկ. 2.45) առաջարկել են մի նոր վարկած այն մասին, որ **մանրէներում ֆլավինային սպիտակուցներով տեղափոխման ընթացքում զույգ էլեկտրոնները կարող են երկրենոսցվել**:

Այդպիսի բիֆուրկացումը ցույց է տրվել, օրինակ, *Clostridium kluyveri* և այլ բակտերիաների շնչառական շղթաներում, որ ֆլավինային դեհիդրոգենազում էլեկտրոնները կարող են ՆԱԴ-Հ-ից ($E_0 = -0,32$ Վ) տեղափոխվել դեպի օքսիդացված ֆերեդոքսին (ֆերեդոքսին_{օքս}, $E_0 = -0,42$ Վ) և միաժամանակ ինքնաբուխ կերպով դեպի կրոտոնիլ կոֆերմենտ A ($E_0 = -0,01$ Վ), որը ֆլավինային սպիտակուցի (EtfAB) հետ առաջացնում է մի համալիր (նկ. 2.46): Վերջինս 2017 թ.-ին անջատվել է բյուրեղի ձևով և ենթարկվել ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության:

Ենթադրվում է, որ ֆլավինը (ՖԱԴ) մի կառույց է, որում էլեկտրոնները բիֆուրկացվում են դեպի տարբեր օքսիդավերականգնողական պոտենցիալներով ակցեպտորներ: Նման զուգորդման հաշվին էներգիան օգտագործվում է արդյունավետ կերպով: Փաստորեն՝

2 ՆԱԴ-Հ + Կրոտոնիլ կոֆերմենտ A + 2 ֆերեդոքսին_{օքս} → 2 ՆԱԴ⁺ + Բուքիրիլ կոֆերմենտ A + 2 ֆերեդոքսին_{կեր}:

Այս ձևավորության արդյունքում անջատվում է զգալի էներգիա, և այն անդարձելի է: Ներկայումս ֆլավինային սպիտակուցներում էլեկտրոնների բիֆուրկացումը դիտվում է որպես

էներգիայով հարուստ ֆերեդոքսին_{կեր}-ի առաջացում, որն էլ հետագայում իր հերթին կարող է ստեղծել $\Delta\mu_{H^+}$ և ապահովել ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացումը: Էլեկտրոնների մնացած բիֆուրկացում կարող է դիտվել արբեյների հիդրոգենազներում և այլ օքսիդավերականգնողական ֆերմենտներում: Էլեկտրոնների բիֆուրկացում, ինչպես արդեն նշել ենք, ենթադրվում է նաև շնչառական շղթաների 3-րդ համալիրում էլեկտրոնների զույգի տեղափոխման համար, երբ մեկ էլեկտրոնը տեղափոխվում է դեպի Ռ-իսկեի սպիտակուց, իսկ մյուսը՝ դեպի ցիտոքրոմ b (տես նկ. 2.28):

Բակտերիաներում շնչառության արդյունավետությունը ցածր է, սակայն միպրոնդրիումներից կառուցվածքային և գործառական տարբերությունները պայմանավորում են տարբեր բույաների նկատմամբ բակտերիաների կայունությունը: Շնչառական շղթաների փոփոխականությունը հնարավոր է դարձնում բակտերիաների գոյատևումը միջավայրի տարբեր պայմաններում: Նրանց ուսումնասիրումը կարող է արդյունավետ լինել ախտածին բակտերիաների դեմ պայքարի նոր միջոցների մշակման գործում:

Նախակենդանիների, ինչպես նաև միաբջջի բույաների և սնկերի միպրոնդրիումներում հանդիպում են շնչառական շղթաների նույն համալիրները, որոնք սակայն ունեն լրացուցիչ սպիտակուցային ենթամիավորներ կամ էլ պարունակում են այլ ֆերմենտներ: Այդ առանձնահատկությունները պայմանավորում են այն, որ, օրինակ, ՆԱԴ-Հ-ն օքսիդանում է ոչ միայն

1-ին համալիրի միջոցով, այլ մաս այլ օքսիդառնությունատալային ֆերմենտով՝ ND-ով: Վերջինս ունի 40-50 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, կազմված է մեկ պոլիպեպտիդային շղթայից, որում բացակայում են α պարուրավորված հատվածներ, և այն պարունակում է ՖԱԴ ու ոչ հեմային երկաթ: Այս օքսիդազն իր գործառնությամբ շատ մնաց է աղիքային ցուպիկի 2-րդ ՆԱԴ-Հ-դեհիդրոգենազին: Էլեկտրոնների տեղափոխումն այդ ֆերմենտով չի գուգորդվում թաղանթով H^+ -ների տեղափոխմամբ, որի պատճառով անջատված էներգիան ամբողջությամբ ցրվում է ջերմության ձևով: Այդպիսի ND ֆերմենտի մի այլ ձև հայտնաբերվել է մասն միտոքոնդրիումների՝ միջթաղանթային տարածությունում: Այս ֆերմենտի առանձնահատկություններից է Ca^{2+} -ի կապումը:

Հետաքրքիր է մասն միտոքոնդրիումների այդ տարածությունում CN^- -ի նկատմամբ օքսիդազի առկայությունը: Վերջինս ունի 40 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, կազմված է մեկ պոլիպեպտիդային շղթայից, որում ևս բացակայում են α պարուրված հատվածներ:

Լրացուցիչ օքսիդազներն ապահովում են շնչառական շղթաների համալիրներով էլեկտրոնների տեղափոխման շրջանցումը (շունտավորումը): Այդ ֆերմենտները կարգավորվում են նյութափոխանակության միջնանյութերի միջոցով: Այս օքսիդազների հաշվին, ըստ երևույթին, հնարավոր է դառնում իջեցնել թթվածնի ներքջային կոնցենտրացիան և նրա ակտիվ ձևե-

րի առաջացումը: Դա ունի պաշտպանական նշանակություն: Հետաքրքիր է այն, որ նշված լրացուցիչ ֆերմենտները գաղտնագրվում են բջջակորիզի գեներով:

Որոշ բակտերիաներում և խմորասնկերի միտոքոնդրիումներում հայտնաբերվել է կաթնաթթվի օքսիդացման ուղի, որին մասնակից է *ցիտոքրոմ b_5 -ը*: Այդպիսի շնչառությունը չի գուգորդվում ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման հետ և, ինչպես արդեն նշել ենք, կոչվում է *սպար*:

Ինչ վերաբերում է արքեյներին, ապա դրանցում շնչառությունը համեմատաբար վատ է ուսումնասիրված: Կարելի է ենթադրել, որ այդ օրգանիզմներում այն մնաց է բակտերիաների շնչառությանը: Սակայն պետք է հաշվի առնել այն, որ արքեյները և բակտերիաները, ըստ ամերիկացի մանրէաբան Կարլ Ռիչարդ Վեգելի, միմյանցից զանազանվել են շատ վաղուց: Իսկ էուկարիոտ օրգանիզմները զարգացել են նույն մախնիներից, ինչ արքեյները:

Այստեղ նորից նշենք, որ մասն մանրէներում է ենթադրվում ռեսպիրատոմների կազմավորումը: Ընդ որում՝ մնաց երկառույցներում շնչառական համալիրները կարող են հանդիպել տարբեր հարաբերություններով: Դրանք նպաստավոր են դարձնում շնչառության տարբեր ելանյութերի օքսիդացումը: Թաղանթային լիպիդ կարդիոլիպիդն նպաստում է ռեսպիրատոմների առաջացմանը:

2.4.5. ԿՐԵՔՍԻ ՑԻԿԼԻ ԵՎ ՇՆՉԱՌԱԿԱՆ ՇՂԹԱՅԻ ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ԵԼՔԸ

Կրեքսի ցիկլի և շնչառական շղթայի էներգիական ելքը գնահատելու համար պետք է հաշվի առնենք, որ այդ գործընթացներում, օրինակ՝ պիրոլիսադողաքթվի օքսիդացումից անջատված էներգիան պահեստավորվում է ՆԱԴ.Ի-ի, ՖԱԴ.Ի-ի և ագետիլ-կոֆերմենտ A-ի վերականգնված մոլեկուլներում: **Դրանցից ՆԱԴ.Ի-ի և ՖԱԴ.Ի-ի հաշվին կարող են ԱԵՖ-ի օքսիդային ֆոսֆորիլացումից սինթեզվել համապատասխանաբար ԱԵՖ-ի 3 և 2 մոլեկուլներ, իսկ ագետիլ-կոֆերմենտ A-ի օքսիդացումից՝ ԱԵՖ-ի 10 մոլեկուլներ: Գումարում առավելագույնը կսինթեզվեն ԱԵՖ-ի 15 մոլեկուլներ: Եթե հաշվի առնենք, որ 6 ածխածնի սպում պարունակող ածխաջրի գլյուկոզի մեկ մոլեկուլի օքսիդացումից առաջանում են պիրոլիսադողաքթվի 2 մոլեկուլներ, ապա նրա լրիվ օքսիդացման արդյունքում առավելագույնը սինթեզվում են ԱԵՖ-ի 32 մոլեկուլներ (աղյուսակ 2.7): Եթե գլյուկոզի լրիվ օքսիդացման արդյունքում անջատված էներգիայի առավելագույն արժեքը կազմում է -2840 կՋ/մոլ, ապա սինթեզվող ԱԵՖ-ի մոլեկուլներում ստանդարտ պայմանների դեպքում կպահեստավորվի 979.2 կՋ/մոլ (30.6 կՋ/մոլ $\times$ 32) էներգիա և հեպտաբար անջատված էներգիայի 34%-ը (բջջի ֆիզիոլոգիական պայմաններում մինչև 51%-ը):**

Աղյուսակ 2.7. Գլյուկոզի մեկ մոլեկուլի լրիվ օքսիդացման արդյունքում սինթեզված ԱԵՖ-ի մոլեկուլների քանակը

Գործընթաց	Վերջնական	ԱԵՖ-ի մոլեկուլների քանակ
Գլիկոլիզ	2 ՆԱԴ.Ի (բջջապլազմում) 2 ԱԵՖ	3 կամ 5*
Պիրոլիսադողաքթվի (2 մոլեկուլ) օքսիդացում	2 ՆԱԴ.Ի (միտոքոնդրիումի մատրիքում)	5
Ագետիլ-կոֆերմենտ A-ի (2 մոլեկուլ) օքսիդացում	6 ՆԱԴ.Ի (միտոքոնդրիումի մատրիքում) 2 ՖԱԴ.Ի 2 ԱԵՖ	15 3 2
Գումարային		30 կամ 32

*տարբեր մեխանիզմներով (շունտերով) վերականգնողական համարժեքների՝ դեպի միտոքոնդրիումներ փոխադրման դեպքում

Փաստորեն գլիկոլիզի և գլյուկոզի լրիվ օքսիդացման էներգիական ելքը մոլայինորապես նույնն է:

Այստեղ պետք է հաշվի առնել միտոքոնդրիումների և բակտերիաների շնչառական շղթաների միջև կառուցվածքային և գործառական տարբերությունները, որոնց հաշվին մեկ գույգ էլեկտրոնների փոխանցման դեպքում տեղափոխվող H^+ -ների քանակն ավելի փոքր է: Հետևաբար բակտերիաներում սինթեզվող ԱԵՖ-ի մոլեկուլների թիվը քիչ է, և էներգիական ելքը՝ փոքր:

Ուստի որպես շնչառական շղթաների կենսաէներգիական բնութագիր հաճախ օգտագործվում է H^+/O -հարա-

քերությունը, որն իրենից ներկայացնում է շնչառական շղթայով ՆԱԳ-Հ-ից դեպի թթվածին ($1/2 O_2$) տեղափոխվող զույգ էլեկտրոնների հարաբերությամբ տեղափոխվող H^+ -ների քանակը: Ինչպես արդեն նշել ենք, միտոքոնդրիումների համար այն կարող է հավասար և մեծ լինել 10-ից, իսկ բակտերիաների՝ 6-ի կամ նույնիսկ 4-ի՝ կախված տարբեր գործոններից: Սպիտակուցներով տեղափոխվող H^+ -ների քանակական որոշումն այդքան էլ պարզ խնդիր չէ, ուստի նշված արժեքները բազմիցս քննարկվում են:

Շնչառական շղթայի արդյունավետության գնահատման համար որոշվում է մաս թաղանթով տեղափոխվող H^+ -ի հարաբերությունը շղթայով փոխադրվող մեկ զույգ էլեկտրոնների նկատմամբ՝ $H^+/2e^-$: Միտոքոնդրիումների համար, ինչպես նշվեց, այդ հարաբերությունը 1-ին, 3-րդ և 4-րդ համալիրների համատեղ աշխատանքի արդյունքում հավասար է 10-ի, իսկ ռեսպիրատոմների դեպքում կարող է նույնիսկ գերազանցել 10-ը: Չնայած շնչառական շղթաների մեծ բազմազանությանը՝ բակտերիաներում այն փոքր է:

Շնչառության արդյունավետությունը գնահատելու նպատակով ռուս կենսաքիմիկոս **Վլադիմիր Ալեքսանդրովիչ Բելիցկերը** (նկ. 2.47) 1939 թ.-ին առաջարկել է **ՖՕ-հարաբերության** արժեքի որոշումը: Այդ հարաբերությունն իրենից ներկայացնում է շնչառական շղթայով դեպի թթվածին (թթվածնի մեկ մոլեկուլ) տեղափոխվող զույգ էլեկտրոնների հարաբերությամբ սինթեզվող ԱԵՖ-ի մոլեկուլների քանակը:

Հաստատված է, որ միտոքոնդրիումներում պիրոխաղողաթթվի օքսիդացման դեպքում, երբ զույգ էլեկտրոնները տեղափոխվում են ՆԱԳ-Հ-ից, այդ հարաբերությունը հավասար է 3-ի, և երբ էլեկտրոնները տեղափոխվում են սաթաթթվից, այն հավասար է 2-ի:

Սակայն միտոքոնդրիումների վնասման ընթացքում հնարավոր է էլեկտրոնների տեղափոխումը առանց ԱԵՖ-ի սինթեզի: Նման արդյունք է դիտվում մաս H^+ -ների նկատմամբ թաղանթների թափանցելիությունը մեծացնող միացությունների ներգործության դեպքում: Իսկ ԱԵՖ-ի կամ Ֆ_{ox}-ի ցածր կոնցենտրացիաների պայմաններում միաժամանակ կասեցվում են և՛ շնչառության, և՛ օքսիդային ֆոսֆորիլացման գործընթացները: Նման մեխանիզմն անվանվում է **շնչառական վերահսկողություն**:

Գնահատելով Կրեբսի ցիկլի դերը՝ պետք է նշել, որ α -կետոգլյուտարաթթուն, թրթնջուկաքաղախաթթուն և պիրոխաղողաթթուն կարող են առաջանալ գլյուտամինաթթվից, ասպարա-



Նկ. 2.47. Վլադիմիր Ալեքսանդրովիչ Բելիցկերը (1906-1988 թթ.)

գինաթթվից և ալանինից: Հետևաբար կարելի է եզրակացնել, որ ցիկլը ծառայում է նաև սպիտակուցների վոխանակության որոշ միջնանյութերի, մասնավորապես նշված ամինաթթուների օքսիդացման համար: Ավելացնենք, որ ցիկլի որոշ բաղադրանյութեր, հատկապես չորսածխածնային միացությունները կարող են մասնակցել բջջում ամֆաջերի, ամինաթթուների, պուրինային և պիրիմիդինային հիմքերի, ինչպես նաև պորֆիրինների սինթեզին:

Չնայած նրան, որ Կրեբսի ցիկլը լավ է ուսումնասիրված, նրա կարգա-

վորումը և նրա միջոցով նյութափոխանակային ճանապարհների նախընտրումը դեռևս կարիք ունեն լուրջ հետազոտությունների:

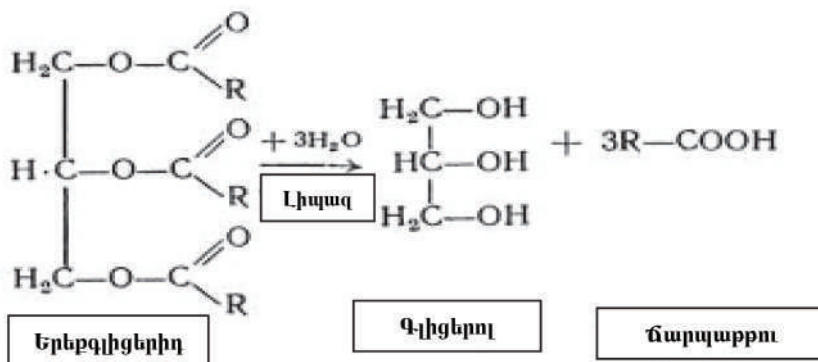
Ինչ վերաբերում է շնչառական շղթաներին, ապա բջջում նրանց դերը անգնահատելի է: Բավական է նշել, որ մեկ միտոքոնդրիումում չորս համալիրային շնչառական շղթաների թվաքանակը կարող է հասնել 10 հազարի: Ոչ միայն թվաքանակը, այլ նաև բարդ կառուցվածքը, կազմավորումը, դինամիկան և կարգավորումը վկայում են նրանց կարևորագույն դերի մասին:

2.5. ՃԱՐԳԱԹԹՈՒՆԵՐԻ ՕՔՍԻԴԱՑՈՒՄԸ

Ճարպաթթուների օքսիդացումը սնկերի, բուսական և կենդանական բջիջներում, ինչպես նաև մանրէներում անջատում է մեծ քանակի էներգիա, որի հաշվին կարող է կատարվել աշխատանք: Այդ գործընթացն իրագործվում է կենդանական և մարդու բջիջներում՝ միտոքոնդրիումներում

կամ պերօքսիտոմներում, իսկ բուսական բջիջներում՝ գլիօքսիտոմներում:

Կենդանի բջիջներում ճարպաթթուների աղբյուր են **տրեքգլիցերիդները**, որոնք համապատասխան լիպազների միջոցով հիդրոլիզի արդյունքում ազատում են ազատ ճարպաթթուներ՝



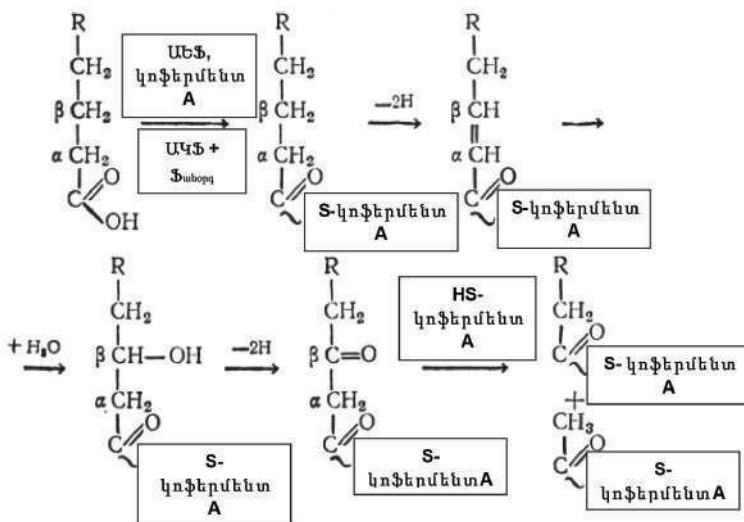


Նկ. 2.48. Ֆեդոր Ֆելիքս Կոնրատ Լինն (1911-1976 թթ.)

Ճարպաթթուների օքսիդացման մեխանիզմներից մեկը՝ դրանց β օքսիդացումը (մոլեկուլում կարբօքսիլալային խմբից հաշված՝ երկրորդ ածխածնի ատոմի կամ C3-ի հաշվին), առաջարկել է գերմանացի քիմիկոս և ֆիզիոլոգ **Ֆրանց Կոնոպ** 1904 թ.-ին: Այդ

եզրակացությանը նա եկել է՝ օգտագործելով ճարպաթթուների ածխածնի իզոտոպով նշված միացությունները: Այնուհետև Ա. Լենինգերը բացահայտեց ԱԵՖ-ի անհրաժեշտությունը ճարպաթթուների ակտիվացման համար, և գերմանացի կենսաքիմիկոս **Ֆեդոր Ֆելիքս Կոնրատ Լինն** (նկ. 2.48) բնութագրեց ճարպաթթուների β օքսիդացման ֆերմենտային ձևափոխությունները՝ ցույց տալով նրանց թիոէներների առաջացումը, և 1964 թ.-ին արժանացավ Նոբելյան մրցանակի: Ճարպաթթուների β օքսիդացման ցիկլային գործընթացն անվանվում է **Կոնոպի-Լիննի ցիկլ**:

Սկզբում ճարպաթթուները ԱԵՖ-ի մասնակցությամբ ճարպաթթուփոկինազի միջոցով և Mg^{2+} -ի առկայությամբ փոխազդում են թիոլային խմբով (SH) կոֆերմենտ A-ի հետ՝ առաջացնե-



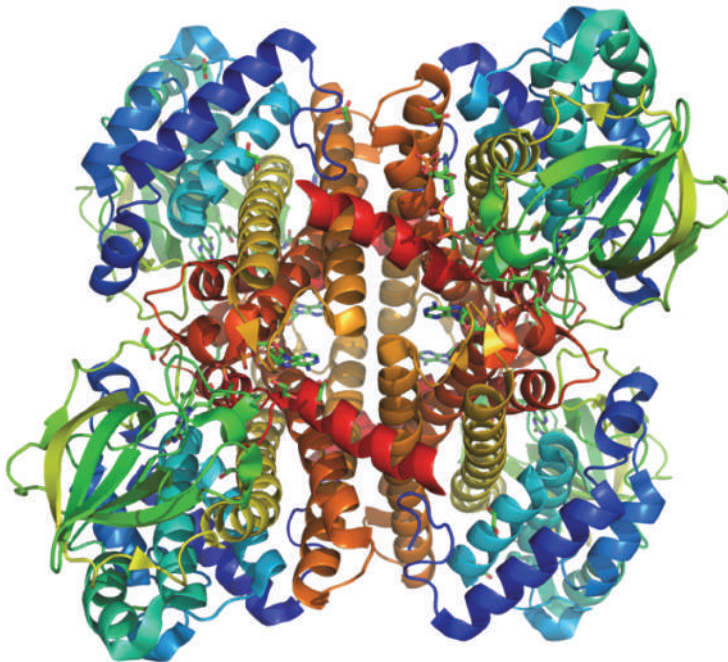
Նկ. 2.49. Ճարպաթթուների β օքսիդացման հաջորդական շխափոխությունների գծապարկերը

լով ճարպաթթուների թիոէթերներ (**նկ. 2.49**): Այդ ձևափոխության ընթացքում պահանջվում է կարմիտին, որի օգնությամբ ճարպաթթուները կարող են տեղափոխվել թաղանթներով դեպի բջջի օրգանոիդներ, մասնավորապես միտոքոնդրիումներ, և ԱԵՖ-ի ճեղքումից առաջանում են ԱՄՖ և ՖՖ_{անօրգ}: Վերջինս իր հերթին անօրգանական պիրոֆոսֆատազի միջոցով ճեղքվում է երկու Ֆ_{անօրգ}-ի: ԱԵՖ-ի ճեղքումից անջատված էներգիան օգտագործվում է թիոէթերային կապի առաջացման համար:

Հարկ է նշել, որ ճարպաթթուների թիոէթերների α և β ածխածնի ատոմների հետագա դեհիդրիդացումը (տե՛ս

նկ. 2.49) կատարվում է ՖԱԴ⁺ պարունակող ացիլ-կոֆերմենտ A-դեհիդրոգենազի (երկրորդ փուլում) և ՆԱԴ⁺ պարունակող օքսիացիլ-կոֆերմենտ A-դեհիդրոգենազի (չորրորդ փուլում) միջոցով, և անջատված էլեկտրոնները փոխանցվում են շնչառական շղթաների համալիրների սպիտակուցներին կամ ուբիքինոնին և հետո փոխադրվում դեպի O₂, որի արդյունքում օքսիդային ֆոսֆորիլացման մեխանիզմով սինթեզվում է ԱԵՖ:

Ացիլ-կոֆերմենտ A-դեհիդրոգենազներից լավ է ուսումնասիրված ածխածնի միջին թվով ատոմների պարունակությամբ ճարպաթթուների համար ֆերմենտը (**նկ. 2.50**): Այն դասվում



Նկ. 2.50. Ացիլ-կոֆերմենտ A-դեհիդրոգենազի համակարգչային մոդելը՝ տեսարանների շևտով

է օքսիդառեղուկտազների շարքին: Ացիլ-կոֆերմենտ A-դեհիդրոգենազը ներկայացվում է տետրամերի ձևով՝ յուրաքանչյուր պոլիպեպտիդային շղթան կազմված է մոտավորապես 400 ամինաթթվածին մնացորդներից և փոխազդում է ՖԱԴ-ի մեկ մոլեկուլի հետ: Ֆերմենտի ակտիվության մեջ կարևոր դեր են կատարում գլյուտամատի մնացորդները, որոնք փոխազդում են ճարպաթթվի H^+ -ների հետ և նպաստում նրանց անջատմանը և հետագա տեղափոխմանը դեպի ՖԱԴ: Այդ ֆերմենտի անբավարար քանակը հանգեցնում է ծանր հիվանդությունների՝ մահացու ելքով: Հայտնի են դարձել մուտացիաներ բջջակորիզային գեներում, որոնք տանում են ամինաթթվային մնացորդների փոխարինմանը և ֆերմենտի ակտիվության կտրուկ նվազմանը:

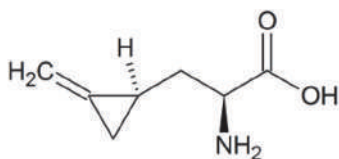
Թ օքսիդացման թիուլազի միջոցով վերջին փուլի արդյունքում ճարպաթթուն կրճատվում է երկու ածխածնի ատոմով (տե՛ս **նկ. 2.49**): Այնուհետև կրճատված ճարպաթթվի օքսիդացումը շարունակվում է նույն ճանապարհով՝ մինչև եզրային երկու ածխածնի ատոմներով ացետիլ-կոֆերմենտ A-ի առաջացումը: Նման ձևով ճարպաթթուների β օքսիդացումը պարզ է ածխածնի զույգ ատոմներով թթուների համար: Կենտ թվով ածխածնի ատոմների թթուների դեպքում առաջանում է նաև պրոպիոնիլ-կոֆերմենտ A, որը ձևափոխվում է սաթաթթու-կոֆերմենտ A-ի: Վերջինիս հետագա օքսիդացումն ընթանում է Կրեբսի ցիկլում: Չհազեցած ճարպաթթուների օքսիդացումն իրականանում է ըստ էության նույն ճանա-

պարհով, սակայն լրացուցիչ ֆերմենտների մասնակցությամբ:

Հայտնի է, որ ճարպաթթուների այս ձևափոխությունները կարող են ընթանալ նաև ԳԵՖ-ի մասնակցությամբ և կարմիտինի բացակայությամբ, սակայն արդյունքում առաջանում են ԳԿՖ և Ֆ_{անօրգ}: Տարբեր մանրէներում նկարագրված են նաև այլ ձևափոխություններ:

ճարպաթթուների β օքսիդացման մեկ ցիկլի արդյունքում առաջանում է ացետիլ-կոֆերմենտ A, որի Կրեբսի ցիկլում հեղազա օքսիդացումից և ԱԿՖ-ի օքսիդային ֆոսֆորիլացումից կարող են սինթեզվել ԱԵՖ-ի 10 մոլեկուլներ: Առաջանում են նաև ՆԱԴ, H և ՖԱԴ, H, որոնց հաշվին կարող են սինթեզվել համապատասխանաբար ԱԵՖ-ի 3 և 2 մոլեկուլներ (տե՛ս աղյուսակ 2.6): **Գումարում ածխածնի 6 ատոմներ պարունակող ճարպաթթվի β օքսիդացման արդյունքում սինթեզվում են ԱԵՖ-ի 45 մոլեկուլներ: Ընդհանուր չեղով n թվով ածխածնի ատոմներով ճարպաթթվի β օքսիդացման արդյունքում ԱԵՖ-ի ելքը կարելի է հաշվարկել՝ $oq_{\text{պվելով}} = h_{\text{կրեյալ}} \cdot h_{\text{վասարումից}} [(n/2) - 10] + [(n/2) - 1] \cdot 5$:**

Շաքարների համեմատ ճարպաթթուների β օքսիդացման այդպիսի էներգիական ելքը բավականին մեծ է: Միզուցե այդ պատճառով են մարդու օրգանիզմում ավելի շատ պաշարվում ճարպերը և ոչ շաքարները: Երեքգլիցերիդները 70 կգ զանգված ունեցող մարդու օրգանիզմում կազմում են մոտավորապես 11 կգ: Նրանց կողմից օքսիդացման արդյունքում անջատված



Նկ. 2.51. Հիպոզլիցինի կառուցվածքային բանաձևը և *Blighia sapida* (շափից) ու *Litchi chinensis* (աշից) բույսերի ոչ հասուն պտուղները

էներգիայի նույնախաի քանակ կարող են տալ հինգ անգամ ավելի զանգվածով պաշարված շաքարները (գլիկոգենը): Իսկ դա, բնականաբար, նպատակահարմար չէ:

Ճարպաթթուների β օքսիդացումը կարգավորվում է տարբեր գործոններով, մարդու օրգանիզմում դրա խանգարումները հանգեցնում են տարբեր հիվանդությունների (տե՛ս **գլուխ 5**), որոնք կարող են տանել մահվան:

Հայտնի է դարձել, որ Կենտրոնական Ամերիկայում և Արևմտյան Աֆրիկայում տարածված *Blighia sapida* բույսի ոչ հասուն պտուղները և սերմերը

(**նկ. 2.51**) պարունակում են ամինապրոպիոնաթթվի ածանցյալ՝ **հիպոզլիցին**, որն արգելակում է ճարպաթթուների կոֆերմենտ A-ի հետ եթերների օքսիդացումը: 2017 թ.-ին հիպոզլիցին հայտնաբերվել է մաս Չինաստանում և Հնդկաստանում աճող *Litchi chinensis* բույսի ոչ հասուն պտուղներում: Հիպոզլիցինը դասվում է ուժեղ թունավոր նյութերի շարքին, որը կարող է հանգեցնել մարդկանց մահվան: Նշենք, որ հասուն պտուղները, որոնցում հիպոզլիցինի պարունակությունը 2-3 անգամ քիչ է, օգտագործվում են որպես սնունդ:

2.6. ՖՈՏՈՍԻՆԹԵԶԻ ՁԵՎԵՐԸ, ՄԵԽԱՆԻԶՄՆԵՐԸ ԵՎ ԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱՆ

Ֆոտոսինթեզը՝ որպես բույսերում արևի էներգիայի ձևափոխության գործընթաց, ենթադրել է գերմանացի բնագետ **Յուլիուս Ռոբերտ ֆոն Մայերը (նկ. 2.52)** 1842 թ.-ին՝ հիմնվելով էներգիայի ձևափոխման և պահպանման մասին քերմտղիմամիկայի 1-ին օրենքի վրա: Ֆոտոսինթեզ անվանումն առաջարկել է գերմանացի քիմիկոս և բուսաբան **Վիլհելմ Պֆենֆերը**:

Ֆոտոսինթեզի տարածված ձևն է քլորոֆիլի (տե՛ս **նկ. 2.3**) միջոցով իրականացվող գործընթացը, որը դիտվում է կանաչ բույսերում և ցիանոբակտերիաներում: Այն ուղղակի անվանվում է **քլորոֆիլային ֆոտոսինթեզ**:

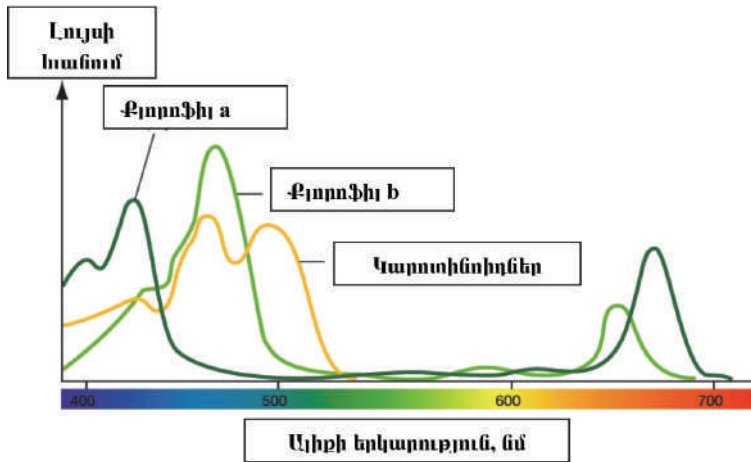
Հիշենք, որ քլորոֆիլներ անջատել են ֆրանսիացի քիմիկոսները 20-րդ դարասկզբում: Քլորոֆիլների կողմից լույսի կլանումն ուսումնասիրել է ռուս բնագետ և բույսերի ֆիզիոլոգ **Կլիմենտ**

Արկադիևիչ Տիմիրյազևը (նկ. 2.52), որն էապես զարգացրել է ֆոտոսինթեզի մասին Մայերի պատկերացումները: Դրա վկայությունն է Լոնդոնի Թագավորական ընկերությունում 1903 թ.-ին նրա դասախոսությունը: Նա ցույց է տվել տարբեր ալիքի երկարության լույսի քլորոֆիլում կլանման արդյունավետությունը:

Հայտնի են **քլորոֆիլի a և b տեսակները, որոնք միմյանցից տարբերվում են** լույսի կապույտ և կարմիր ճառագայթների կլանմամբ (նկ. 2.53): Քլորոֆիլ a-ն տարբեր լուծիչներում դրսևորում է 635-663 նմ ալիքի երկարության լույսի ուժգին կլանում, իսկ քլորո-պլաստների կազմում՝ 680 և 700 նմ-ի: Քլորոֆիլը կլանում է նաև ավելի փոքր ալիքի երկարության լույսը: Այսպիսի երկու տիրույթների ալիքի երկարությամբ լույսի կլանման հատ-



Նկ. 2.52. Յուլիուս Ռոբերտ ֆոն Մայերը (1814-1878 թթ.) և Կլիմենտ Արկադիևիչ Տիմիրյազևը (1843-1920 թթ.)



Նկ. 2.53. Քլորոֆիլների տարբեր տեսակների և կարոտինոիդի կլանման սպեկտրները

կույրյունը ենթադրում է երկու տարբեր ֆոտոսինթետիկ ատկայություն: Կան այլ տեսակի քլորոֆիլներ: Քլորոֆիլները գտնվում են **թիլակոիդներում**, որոնք փոխազդում են բույսերի քլորոպլաստների ներքին թաղանթի կամ ցիանաբակտերիաների պլազմային թաղանթի հետ: Հայտնի է ցիանաբակտերիա *Gloeobacter violaceus*-ը, որում բացակայում են թիլակոիդներ, և քլորոֆիլը գտնվում է պլազմային թաղանթում:

Ֆոտոսինթեզի ընթացքում քլորոֆիլը կլանում է լույսի քվանտը և փոխանցում դրա էներգիան ֆոտոսինթետիկ գերի ռեակցիոն կենտրոններին:

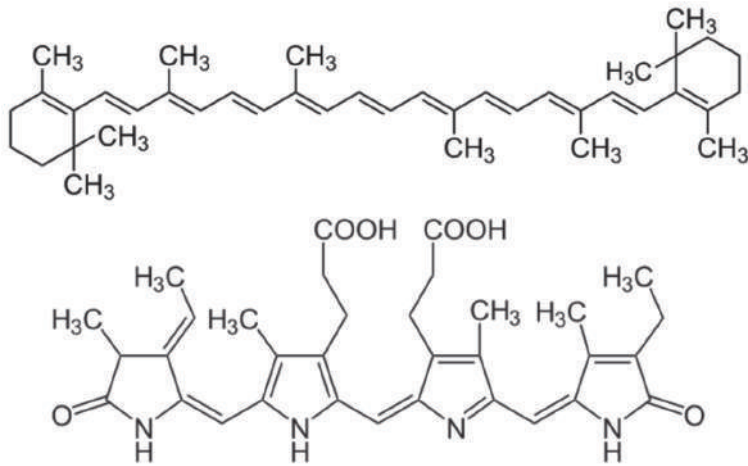
Բակտերիային քլորոֆիլը տարբերվում է բուսականից ավելի երկարալիք լույսի կլանմամբ, H_2S -ի օգտագործմամբ H_2O -ի փոխարեն, անաերոբ պայմաններում գործառության:

Լույսի կլանումն իրականացնում են նաև այլ գունակները՝ **կարոտի-**

նոիդները և **ֆիկոբիլինները** (նկ. 2.54): Վերջիններս հատուկ սպիտակուցների հետ առաջացնում են համալիրներ և կլանում այն ալիքի երկարության լույսը (470-640 նմ), որը թույլ է կլանվում քլորոֆիլի կողմից (տե՛ս **նկ. 2.53**): Կարոտինոիդներից հայտնի է β **կարոտինը** (425, 450 և 478 նմ ալիքի երկարությունների լույսի առավելագույն կլանումով) ջրիմուռների մեծ մասում և ցիանաբակտերիաներում, իսկ ֆիկոբիլիններից՝ **ֆիկոցիանոբիլինը** (620 նմ ալիքի երկարության լույսի առավելագույն կլանումով) կարմիր ջրիմուռներում և ցիանաբակտերիաներում (տե՛ս **նկ. 2.54**): Ենթադրվում է, որ կարոտինոիդները պաշտպանում են քլորոֆիլը թթվածնի ներգործությունից:

Գունակները կազմավորում են **լույս կլանող համալիրներ (ընդունիչներ)**:

Գունակներից էներգիայի փոխանցումը ակցեպտորներին՝ **էներգիայի միգրացիան**, կատարվում է, ըստ



Նկ. 2.54. β կարոտինի (վերևում) և ֆիկոցիանոբիլինի (ներքևում) կառուցվածքային բանաձևերը

երևույթին, **լուսածորման արչագան-քային մեխանիզմով**: Այդպիսի փոխանցումը հնարավոր է, եթե դոնորի լուսածորման սպեկտրը համընկնում է ակցեպտորի կլանման սպեկտրին և կախված է դոնորի ու ակցեպտորի հարաբերական կողմնորոշումից, նրանց միջև հեռավորությունից և այլ գործոններից: Այդպիսի փոխանցումը բավականին արագ գործընթաց է և ակցեպտորի ու դոնորի միջև 2 մմ հեռավորության դեպքում տեղի է ունենում 10^{-12} վրկ-ում: Հաշվի առնելով էներգիայի կորուստները՝ այդպիսի փոխանցումը հնարավոր է միայն ալիքի փոքր երկարության լույսի կլանման գունակից դեպի ավելի բարձրին ուղղվ. հետադարձ փոխանցումը անթույլատրելի է: Բարձրալիք քլորոֆիլները գտնվում են հենց ռեակցիոն կենտրոններում:

Դոնորի և ակցեպտորի միջև 1,5 մմ-ից փոքր հեռավորության դեպքում

էներգիայի փոխանցումը կատարվում է ապադեղայնացված էքսիպոնի գուգորդման և էլեկտրոնների փոխանակման գործընթացում: Այսպիսի փոխանցումն ավելի արագ է: Հիշեցնենք, որ էքսիտոնն էլեկտրոնային գրգռման մասնիկ է, որը շարժվում է բյուրեղում, բայց կապված չի էլեկտրական լիցքի և զանգվածի տեղափոխման հետ:

Էներգիայի փոխանցման ֆիզիկական մեխանիզմները և միգրացիայի ուղիները պայմանավորված են ֆոտոհամակարգերի, մասնավորապես գունակ-սպիտակուցային համալիրների կառուցվածքով և դրանց հատկություններով:

Բացահայտվել է, որ կարճալիք (650-680 մմ) և երկարալիք (700 մմ) կարմիր լույսով քլորոպլաստների միաժամանակյա գրգռման դեպքում ֆոտոսինթեզի արագությունն ավելի բարձր է, քան տարբեր ալիքի երկարու-



Նկ. 2.55. Ռոբերտ Էմերսոնը (1903-1959 թթ.) իր լաբորատորիայում

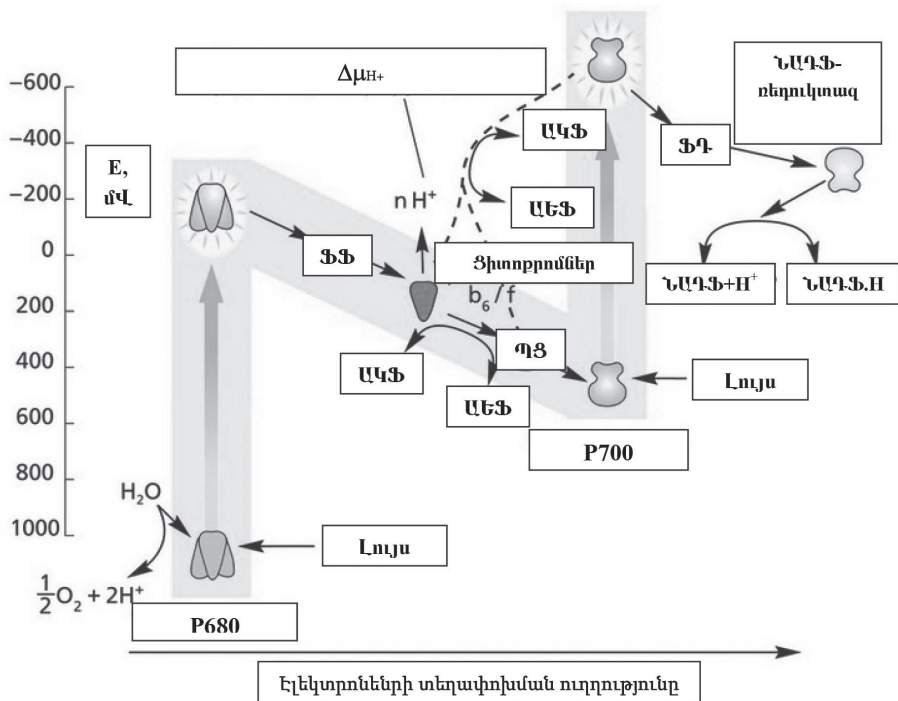
թյան լույսով առանձին գրգռման գումարային արագությունը: Այդ երևույթը կոչվում է հայտնի Օ. Վարբուրգի աշակերտ, ամերիկացի գիտնական **Ռոբերտ Էմերսոնի (նկ. 2.55) անունով ուժեղացման էֆեկտը**: Այստեղից բնականաբար հետևում է երկու ֆոտոհամակարգերի միաժամանակյա գործառնության անհրաժեշտությունը:

Ֆոտոհամակարգերն, իրոք, երկուսն են 1-ինը և 2-րդը: Դրանցից **2-րդը կազմված է լույս կլանող համալիրից (ընդունիչից), ռեակցիոն կենտրոնից և էլեկտրոնների տեղափոխիչներից (նկ. 2.56)**: Ընդ որում՝ լույս կլանող համալիրն իր հերթին ընդգրկում է *a* և *b* տեսակների քլորոֆիլ և այլ գույնակներ, իսկ ռեակցիոն կենտրոնն իրենից ներկայացնում է գունակ-սպիտակուցային համալիր, որում կարևորվում է **680 նմ ալիքի երկարության լույսը կլանող քլորոֆիլ *a*-ն (P680) (նկ. 2.57)**:

Լույս կլանող համալիրներում կան

հատուկ ընդունիչ սպիտակուցներ: 2-րդ ֆոտոհամակարգում գործառնական սպիտակուցներից են 40-45 և 45-51 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածներով ընդունիչները, որոնք փոխազդում են քլորոֆիլ *a*-ի տասնյակ մոլեկուլների և β կարոտինի 2 մոլեկուլների հետ: Այդ ֆոտոհամակարգի լույս կլանող համալիրում է գտնվում կանաչ բույսերի քլորոֆիլների քանակի կեսը: Վերջիններս ներկայացված են տասնյակ մոլեկուլներով մեկ ռեակցիոն կենտրոնի հարաբերությամբ, և քլորոֆիլ *a*-ն մի քանի անգամ գերազանցում է քլորոֆիլ *b*-ն:

Այս համալիրում հայտնաբերվում են մինչև 30 տարբեր խոշոր և փոքր սպիտակուցային ենթամիավորներ (Psb) (տե՛ս նկ. 2.57): **Դրանք ապահովում են քլորոֆիլների և ֆեոֆիտինների, ինչպես նաև քինոնների և ոչհեմային երկաթի կապումը**: Դրանցից են, օրինակ, 28, 27 և 25 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածներով α -պարուրավոր-

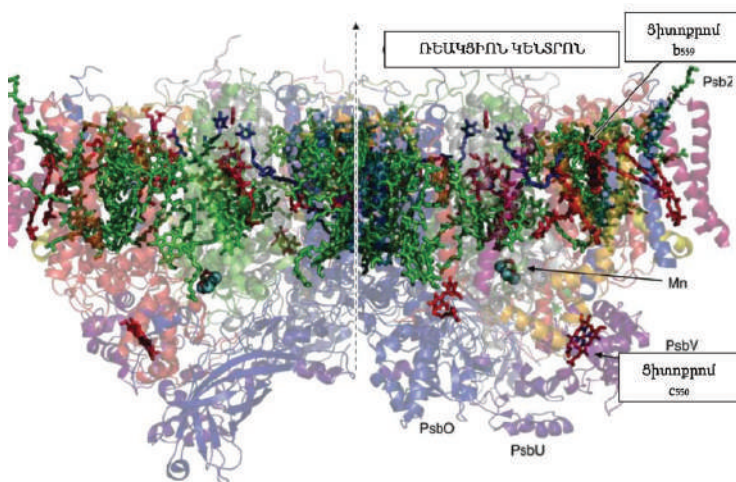


Նկ. 2.56. Ֆոտոսինթեզի ընթացքում էլեկտրոնների զծային փոխանցումը ՓՖ-ն ֆեոֆիտինն է, ՊՅ-ն՝ պլաստոցիանինը, ՓԳ-ն՝ ֆերեդոքսինը: Ընդհատվող գծերով նշված է էլեկտրոնների ցիկլիկ տեղափոխումը:

ված սպիտակուցային ենթամիավորները, որոնք երեքական կազմավորում են 2-րդ ֆոտոհամակարգի ընդունիչը: Այդ սպիտակուցները ֆոսֆորիլացվում են պրոտեինկինազի միջոցով, որն էլ ակտիվանում է պլաստոքինոնի վերականգնումով: Այդ սպիտակուցները կարող են շարժվել դեպի 1-ին ֆոտոհամակարգ՝ փոխանցելով և վերաբաշխելով կլանված էներգիան: 2-րդ ֆոտոհամակարգի ռեակցիոն կենտրոնում հայտնաբերվում են 33 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածներով երկու ինտեգրալ սպիտակուցներ, ինչպես նաև ցիտոքրոմ-

ներ b և c (տե՛ս **նկ. 2.57**):

Ֆոտոհամակարգերի, հատկապես լույս կլանող համալիրների և ռեակցիոն կենտրոնների կազմը և կառուցվածքը որոշում են նրանց գործառնությունը ֆոտոսինթեզող թաղանթում, ապահովում կլանված էներգիայի փոխանցումը և վերաբաշխումը: Նրանց ուսումնասիրությունն ամանցյալ օպտիկական, արտոքցիոն և լուսածորվող սպեկտրոսկոպիայի ու այլ ժամանակակից տարբեր մեթոդների օգնությամբ տվել է շատ կարևոր արդյունքներ: Իսկ ֆոտոհամակարգերում ներառված կարբոտի-



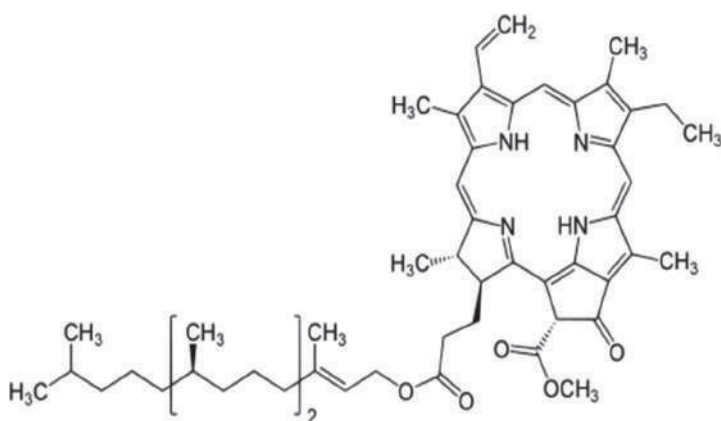
Նկ. 2.57. 2-րդ ֆոտոհամակարգի կառուցվածքի մոդելը
Նշված են ներքին սպիրակուցային ենթամիավորները (Psb)՝ երևում են α -պարուրավոր-
ված հարվածները: P680-ի քլորոֆիլներ a -երը նշված են կանաչով, կարոտինոիդները՝
կարմիրով և պլաստոքինոնները՝ կապույտով:

նոթները կատարում են ոչ միայն լու-
սահավաք և պաշտպանական դեր, այլ
նաև կայունացնում են գունակ-սպի-
տակուցային համալիրները:

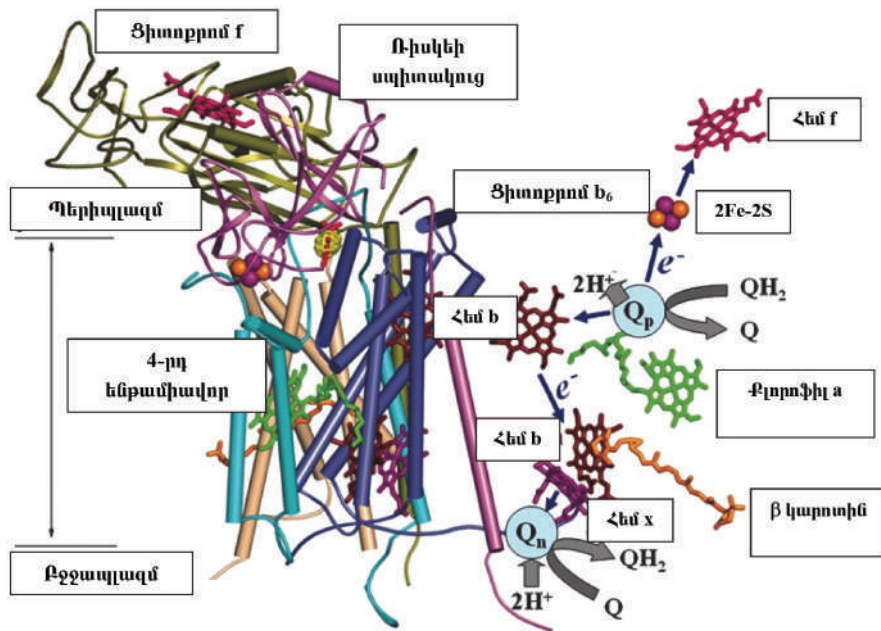
Հետաքրքիր է այն, որ լույս կլա-
նող համալիրների սպիտակուցները

զադառնադրվում են բջջակորիզում:

**Լույսի կլանումից կամ էներգիայի
փոխանցումից 2-րդ ֆոտոհամակար-
գի ռեակցիոն կենտրոնի քլորոֆիլի
մոլեկուլը զրգովում է, անցնում սինգ-
լետ և հետո փրիպլետ վիճակի, նրա-**



Նկ. 2.58. Ֆեոֆիտինի կառուցվածքային բանաձևը



Նկ. 2.59. Քլորոֆիլային ֆոտոսինթեզի ցիտոքրոմ *b₆* համալիրը ցիանաբակտերիաներում և էլեկտրոնների ու H^+ -ների տեղափոխման ուղին
Էլեկտրոնների փոխանցման ուղին նշված է կապույտ սլաքներով:

նում միջուկի հետ էլեկտրոնի կապը բուլանում է, էլեկտրոնը անջատվում է, և զրգոված մոլեկուլը փաստորեն հանդես է գալիս որպես վերականգնիչ: Տեղի է ունենում լիցքերի բաշխում: Անջատված էլեկտրոնը փոխանցվում է էլեկտրոնների տեղափոխիչների գծային շղթային (տե՛ս նկ. 2.56)՝ **ֆեոֆիտինին** (նկ. 2.58), այնուհետև **պլաստոքինոնին** (տե՛ս նկ. 2.25) և հետո **ցիտոքրոմ-*b₆* համալիրին** (նկ. 2.59) ու **պլաստոցինին**:

Դեպի պլաստոքինոն էլեկտրոնների տեղափոխումն արգելակվում է հերբիցիդ **դիուրոնի** ազդեցությամբ և ցածր ջերմաստիճաններում: Իրոք, գրանցելով պլաստոքինոնի վերա-

կանգնումը 320 նմ ալիքի երկարությամբ լույսի կլանման փոփոխության որոշման միջոցով՝ հաստատվել է դեպի պլաստոքինոն էլեկտրոնի տեղափոխման արագության կտրուկ նվազումը: Պարզաբանվել է, որ պլաստոքինոնն ունի հետերոգեն բնույթ, և էլեկտրոնի փոխանցումը տեղի է ունենում պլաստոքինոնի մեկ ձևից մյուսին, որն արգելակվում է դիուրոնի կողմից: Այդ ձևերի միջև կարող է տեղի ունենալ նաև էլեկտրոնի հակադարձ փոխանցում: Նման դեպքում էլեկտրոնը ստացվում է թթվածին առաջացնող համալիրի սպիտակուցային ենթամիավորի թիրոզինի մնացորդից: Ինչպես պարզ է դառնում, էլեկտրոնների փոխանցման նուրբ մե-

խանիզմներն ունեն հետագա ուսումնասիրման կարիք:

Նշենք, որ **ֆեոֆիտինը Mg -ից զուրկ քլորոֆիլ a -ն է** (տե՛ս **նկ. 2.58**): Նա կարող է վերականգնվել և 2-րդ ֆոտոհամակարգում հանդես գալ որպես քլորոֆիլից էլեկտրոնների անմիջական ակցեպտոր: Ֆեոֆիտինի նման դերը ցույց է տրվել 1977 թ.-ին:

Ցիտոքրոմ- b_6 համալիրը ցիանաբակտերիաներում կազմավորված է 8 սպիտակուցային ենթամիավորներից (տե՛ս **նկ. 2.59**): Այն ունի մոտավորապես 220 կԴա մոլեկուլային զանգված: Այդ ենթամիավորներից 4-ը խոշոր են և ունեն 17.5-ից մինչև 32 կԴա մոլեկուլային զանգվածներ: Դրանք են **ցիտոքրոմներ b_6 -ը և f -ը**, արդեն ծանոթ երկաթածմբային **Ռ-խկեի սպիտակուցը** և այսպես կոչված **4-րդ ենթամիավորը**: Թաղանթի ներսում տեղաբաշխված են ցիտոքրոմ b_6 -ի 4 հեմային հատվածները, որոնք փոխազդում են պոլիպեպտիդի հետ հիստիդինի մնացորդների միջոցով:

Ցիտոքրոմ f -ը կազմված է 285 ամինաթթվային մնացորդներից և ունի 20 մնացորդներից կազմավորված մեկ α -պարուրած և հատված: Վերջինիս միջոցով այն ամրակցվում է թաղանթում: Այս ցիտոքրոմում հեմը փոխազդում է պոլիպեպտիդի հետ հիստիդինի և լիզինի մնացորդների միջոցով:

Համալիրում ցիտոքրոմները միմյանց հետ փոխազդում են թթվային ամինաթթուների մնացորդների միջոցով: Այդ 4 ենթամիավորները շրջապատում են քլորոֆիլ a -ն և β կարոտինը (տե՛ս **նկ. 2.59**): **Այս համալիրը**

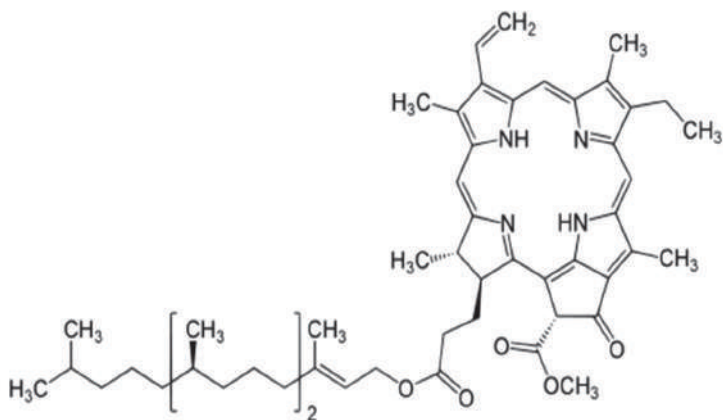
բույսերում ունի ևս մեկ խոշոր սպիտակուցային թաղանթի՝ ֆերեդոքսին-ՆԱԴ $^{+}$ -ռեդուկազը: Վերջինս ունի 33.5 կԴա մոլեկուլային զանգված և իրականացնում է ՆԱԴ $^{+}$ -ի վերականգնումը:

Ցիտոքրոմ- b_6 համալիրը թաղանթում հանդես է գալիս երկմերի ձևով, որն առաջանում է ցիտոքրոմ b_6 -ի և Ռ-խկեի սպիտակուցի փոխազդեցության արդյունքում: Այն կազմավորված է 25-27 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված 26 α -պարուրած և հատվածներից, որոնց միջոցով սպիտակուցային համալիրը շատ անգամ անցնում է թաղանթի լայնքով: Ենթադրվում է, որ Ռ-խկեի սպիտակուցը կայունացնում է համալիրի երկմերը:

Ցիտոքրոմ- b_6 համալիրում հեմային հատվածների տեղաբաշխումը պայմանավորում է էլեկտրոնների տեղափոխության տարբեր ուղիների աշխատանքը: Մեկը կազմավորվում է օքսիդավերականգնողական պոտենցիալի ցածր (-0.15 Վ) և բարձր (0.05 Վ) արժեքներով ցիտոքրոմ b_6 -ի հեմային հատվածներով, իսկ մյուսը՝ Ռ-խկեի սպիտակուցից (0.3 Վ) և ցիտոքրոմ b_6 -ի հեմից (0.34 Վ) (տե՛ս **նկ. 2.59**): Այս համալիրում իրականանում է պլաստոքինոնի օքսիդավերականգնողական ձևափոխումը:

Ցիտոքրոմ- b_6 համալիրի սպիտակուցները գաղտնագրող գեները գտնվում են բույսերի քլորոպլաստներում և բջջակորիզում, իսկ ցիանաբակտերիաներում՝ տարբեր օպերոններում:

Նշենք նաև, որ ցիտոքրոմ- b_6 համալիրը կառուցվածքով և գործառու-



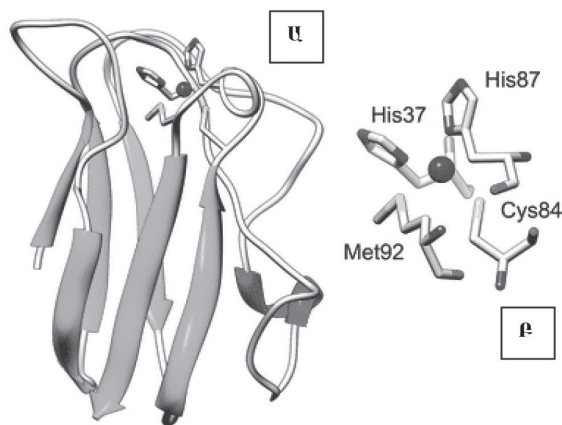
Նկ. 2.58. Ֆեոֆիորինի կառուցվածքային բանաձևը

թյամբ նման է միտոքոնդրիումների շնչառական շղթաների ցիտոքրոմ-bc₁ համալիրին:

Պլասպրոցիանինը 10.5 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով սպիտակուց է, որը պարունակում է հիստիդինի և մեթիոնինի մնացորդների հետ կապված Cu-ը (**նկ. 2.60**): Այս սպիտակուցի կառուցվածքը պարզաբանվել է վերջերս ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության արդյունքում և տարբեր է բույ-

սերում ու բակտերիաներում: Պլաստոցիանինը թաղանթի ծայրամասային սպիտակուց է, ունի ցածր օքսիդավերականգնողական պոտենցիալ (-0.37 Վ) և փոխանցում է էլեկտրոնն անմիջապես 1-ին ֆոտոհամակարգին: Այն նման է միտոքոնդրիումների շնչառական շղթաների ցիտոքրոմ c-օքսիդազին:

2-րդ ֆոտոհամակարգից էլեկտրոնների փոխանցումը շղթայով զուգորդ-



Նկ.2.60. Պլասպրոցիանինի տարածադիրքային մոդելը (Ա) և Cu-ի (կապույտ գույնի գունդ) փոխազդեցությունը ամինաթթվային մնացորդների հետ (Բ)

վում է թաղանթով ցիտոքրոմ- b_6f համալիրով H^+ -ների տեղափոխմամբ: Այդ համալիրը գործում է որպես ***H^+ -ային պոմպ***՝ ստեղծելով $\Delta\mu_{H^+}$: H^+ -ների տեղափոխումը կատարվում է Միտոչեյի առաջարկած Q ցիկլի մեխանիզմով: Քանի որ այս գործընթացում մասնակցում են, օրինակ, H_2O -ի 2 մոլեկուլներ, ապա թաղանթով տեղափոխվում են 2 H^+ -ներ, և թաղանթում վերականգնվում են պլաստոքինոնի 2 մոլեկուլներ: Ստեղծվող $\Delta\mu_{H^+}$ -ի հաշվին ԱԿՖ-ից և $\Phi_{անօրգ}$ -ից H^+ -ային ԱԵՖսինթազը սինթեզում է ԱԵՖ-ի մոլեկուլ:

Քլորոֆիլից անջատված էլեկտրոնը լրացվում է լույսի ազդեցությամբ H_2O -ի կամ այլ աղբյուրի օքսիդացումից՝ առաջինի դեպքում բերելով O_2 -ի անջատմանը (տե՛ս **ճկ. 2.57**)՝



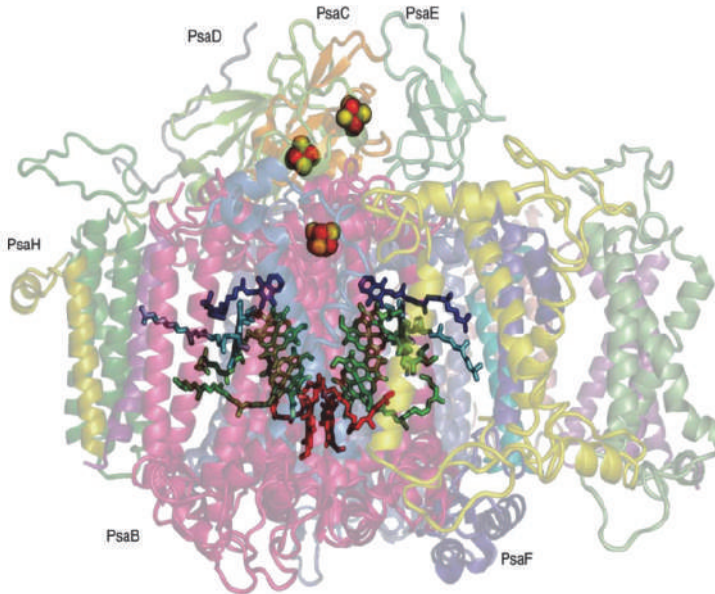
H_2O -ի երկու մոլեկուլների օքսիդացմանը մասնակցում են ռեակցիոն կենտրոնում Mn -ի հետ փոխազդող հատվածից (տե՛ս **ճկ. 2.57**) հաջորդական անջատված 4 էլեկտրոնները՝ $Mn^{3+} \rightarrow Mn^{4+} + e^-$: Այդ գործընթացն իրենից ներկայացնում մի օղակ, որը կոչվում է S -ցիկլ: Վերջերս ցույց է տրվել, որ Mn -ի իոնները միմյանց հետ կապվում են թթվածնի կամրջակներով և փոխազդում ռեակցիոն կենտրոնի սպիտակուցի հիստիդինի, ասպարագինաթթվի և գլյուտամինաթթվի մնացորդների հետ:

H_2O -ից O_2 -ի անջատումն ապացուցվել է փորձնականորեն ^{18}O -ի իզոտոպով նշված ջրի մոլեկուլների օգտագործմամբ: Յույց է տրվել նաև, որ H_2O -ից էլեկտրոնի տեղափոխումը քլորոֆիլ միջնորդվում է Mn^{2+} -ի միջոցով:

Առաջացած H^+ -ները տեղափոխվում են թաղանթով՝ ստեղծելով $\Delta\mu_{H^+}$: Դա ապացուցվել է փորձնականորեն նախորդ գլխում նշված մոտեցումներով և մեթոդներով: Էլեկտրոնի տեղափոխումը H_2O -ից դեպի քլորոֆիլ արգելակվում է հիդրօքսիլամինի միջոցով:

2-րդ ֆոտոհամակարգի գործառության ընթացքում H_2O -ի ֆոտոլիզի արդյունքում O_2 -ի անջատումը գործնականում Երկրագնդի թթվածնի միակ աղբյուրն է:

1-ին ֆոտոհամակարգն ընդգրկում է սովորաբար 700 նմ ալիքի երկարության լույսը կլանող քլորոֆիլ a -ն ($P700$), որը ռեակցիոն կենտրոնում ներկայացված է երկմերի ձևով (**ճկ. 2.61**): Այս ֆոտոհամակարգում հայտնաբերվում են նաև տարբեր ֆլավինային սպիտակուցներ: Այդ սպիտակուցների խոշոր՝ 82,5 և 83,2 կԴա մոլեկուլային զանգվածներով և համապատասխանաբար 730 և 750 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված PsaA և PsaB ենթամիավորները կազմավորում են երկհետերոմեր, պարունակում են 11-ական α -պարուրավորված հատվածներ, որոնց միջոցով անցնում են թաղանթի լայնքով, և այլ հատվածներ (տե՛ս **ճկ. 2.60**): Նրանք փոխազդում են քլորոֆիլ α -ի հարյուր և β կարոտինի տասնյակ մոլեկուլների, ինչպես նաև ֆիլլոքինոնի հետ: PsaC-ն ունի 9 կԴա մոլեկուլային զանգված և էլեկտրոնների եզրային ակցեպտոր է: Մյուս ենթամիավորները փոխազդում են ֆերեդոքսինի և պլաստոցիանինի հետ: Ենթամիավորներից մյուսին վերագրվում է որոշակի դեր



Նկ. 2.61. Բույսերի I-ին ֆոտոհամակարգի կառուցվածքի մոդելը՝ ֆլավինային սպիրա-կուցների ենթամիավորների՝ PsaB, PsaC, PsaD, PsaE և PsaF-ի դիրքավորումով և էլեկտրոնների փոխանցման ուղին

Սպիտակուցային ենթամիավորները ներկայացված են երկմերի ձևով: Էլեկտրոնների փոխանցումն իրականացնող P700-ի քլորոֆիլները նշված են կարմիրով, այլ քլորոֆիլները՝ կանաչով, իսկ քիմոնները՝ կապույտով: Երկաթածծմբային հատվածներում երկաթը և ծծումբը նշվում են համապատասխանաբար կարմիր և դեղին գույներով:

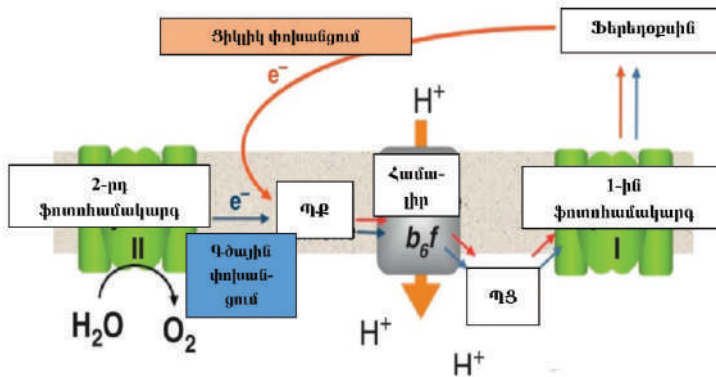
ֆոտոհամակարգի երեքմերների առաջացման գործընթացում: Ռ-եակցիոն կենտրոնում երկու քլորոֆիլները կազմում են երկմեր:

Հետաքրքիր է այն, որ բույսերը կրում են բազմաթիվ տարբերություններ, սակայն տարբեր բույսերում ֆոտոսինթեզի ռեակցիոն կենտրոնները զարմանալիորեն միմյանց նման են:

Լույսի կլանումից գրգռվելով այդ քլորոֆիլի մոլեկուլն անջատում է էլեկտրոն, որը փոխանցվում է ֆերոդոքսինին՝ ֆերոդոքսին-ՆԱԴՖ-օքսիդառեդուկտազ ֆերմենտի միջո-

ցով վերականգնելով ՆԱԴՖ⁺-ը մինչև ՆԱԴՖ.H: Վերջինս կատարում է կարևոր դեր լույսից անկախ հեղաշարժող գործընթացներում, մասնավորապես CO₂-ի ֆիքսման մեջ: Քլորոֆիլից անջատված էլեկտրոնը լրացվում է պլաստոցիանինի միջոցով: Նշենք, որ գրգռված վիճակում էլեկտրոնի անջատումը և փոխանցումը շատ ավելի հավանական են, քան այդ վիճակի էներգիայի ցրումը կամ կորուստը:

Ֆոտոսինթեզի ընթացքում էլեկտրոնների տեղափոխման այդպիսի ուղին ներկայացվում է այսպես կոչված



Նկ. 2.63. Քլորոփիլային ֆոտոսինթեզի ընթացքում էլեկտրոնների ցիկլիկ տեղափոխման զոնապարկերը

ՊԲ-ն պլաստոքինոնն է, ՊՑ-ն՝ պլաստոցիանինը:

սի սպեկտրի փոփոխության դեպքում: Էլեկտրոնների ցիկլային փոխանցման գործընթացում ԱԵՖ-ը քլորոփիլային ֆոտոսինթեզի ընթացքում էներգիայի ձևափոխման միակ վերջնաարդյունքն է՝ քթվածնի անջատում տեղի չի ունենում: Հետաքրքիր է այն, որ էլեկտրոնների ցիկլային տեղափոխմամբ պայմանավորված է ֆոտոհամակարգերի օքսիդավերականգնողական հատվածների արգելակման բարդությունը:

Ինչպես երևում է, երկու ֆոտոհամակարգերի էլեկտրոնների դոնորների և ակցեպտորների բաղադրամասերը թաղանթում տեղափոխված են անհամաչափ և կրում են հետեքոգեն բնույթ: Այդ համակարգերի գունակները միմյանցից տարածական բաժանված են, և դա դժվարեցնում է էներգիայի միգրացիան: Այդ բաժանումը պայմանավորված է նրանց մակերևութային լիցքերով: Թաղանթում այդ բաղադրիչները շարժվում են: Սակայն կան նաև էլեկտրոնների անշարժ տեղափոխիչ-

ներ: Շարժունակ և անշարժ բաղադրիչները կարգավորում են էներգիայի միգրացիան և էլեկտրոնների փոխանցումը:

Ֆոտոսինթեզի ամենահետաքրքիր հիմնահարցերից է նրա կարգավորումը՝ կախված լույսի ալիքի երկարությունից և ուժգնությունից, ինչպես նաև միջավայրի pH-ից: Այստեղ ենթադրվում է համալիրի պտույտների թվի դերը, որը փոփոխվում է՝ նշված գործոններից կախված:

Ինչպես արդեն նշվեց, ֆոտոսինթեզի ընթացքում թաղանթով H^+ -ների տեղափոխման արդյունքում ստեղծվում է $\Delta\mu_{H^+}$: Վերջինիս արժեքը հարաբերականորեն կայուն է: Քլորոպլաստների թաղանթը թափանցելի է տարբեր իոնների համար, որոնց տեղափոխումը ձևափոխում է $\Delta\Psi$ -ը ΔpH -ի: Այդ ձևով կուտակվում է ավելի մեծ քանակի էներգիա, ինչը կայունացնում է հետագայում դրա հաշվին ԱԵՖ-ի սինթեզի արագությունը: Դա կարևոր է լուսավո-



Նկ. 2.64. Կոռնելիա Բեռնարդոս վան Նիլը
(1897-1985 թթ.)

րության տատանումների պայմաններում:

Քլորոֆիլային ֆոտոսինթեզին առանձնահատուկ է լուսային էներգիայի ձեռնարկության և կուտակման բարձր էներգիական արդյունավետությունը: Այն բույսերում կազմում է 3-6%:

Ի տարբերություն քլորոֆիլային

ֆոտոսինթեզի՝ հայտնի է նաև **բակտերիաքլորոֆիլային ֆոտոսինթեզի** ձևը:

Բակտերիաքլորոֆիլը (տե՛ս **նկ. 2.4**) բացահայտել է ամերիկացի մանրէաբան **Կոռնելիա Բեռնարդոս վան Նիլը** (**նկ. 2.64**) 1932 թ.-ին ծիրանագույն բակտերիաներում: Տարբերում են նրա **a, b, c** և այլ տեսակները:

Թթվայնասեր բակտերիաներում բակտերիաքլորոֆիլներին առանձնահատուկ են Zn^{2+} -ով Mg^{2+} -ի փոխարինումը, լույսի ինֆրակարմիր ճառագայթների (800-ից մինչև 1100 նմ ալիքի երկարության) կլանումը: Հելիոբակտերիաներում բացահայտվել է մի անսովոր **բակտերիաքլորոֆիլ g-ն**, որը կլանում է 790 նմ առավելագույն ալիքի երկարության լույսը: Հետաքրքիր է այն, որ այդ բակտերիաները զգայուն են թթվածնի նկատմամբ և աճում են անաերոբ պայմաններում՝ լույսի տակ:

Բակտերիաքլորոֆիլները սինթեզվում են անաերոբ պայմաններում ինչպես լույսի տակ, այնպես էլ մթության մեջ: Այդ սինթեզն արգելակվում է



Նկ. 2.65. Ծիրանագույն բակտերիաների տարբեր գունավորման կախությունը

քթվածնի ազդեցությամբ:

Ի տարբերություն քլորոֆիլի՝ բակտերիաքլորոֆիլը կլանում է ավելի երկար ալիքի երկարության և փոքր ուժգնությամբ լույսը: Ընդ որում՝ թաղանթի ռեակցիոն կենտրոնում ($BChl$)₂-ը կարող է կլանել այլ ալիքի երկարությամբ լույսը: Այս հատկությունն ունի կիրառական հետաքրքրություն:

Քլորոֆիլի և բակտերիաքլորոֆիլի առանձնահատկությունը սպիտակուցների հետ համալիրների առաջացումն է: ***Բակտերիաքլորոֆիլները և այլ գունակները սպիտակուցների հեյմիսահն գտնվում են բակտերիաների պլազմային թաղանթում կամ առանձին կառույցներում քլորոսոմներում:*** Նրանց համակցումը ծիրանագույն բակտերիաներին տալիս է տարբեր գունային երանգներ (նկ. 2.65):

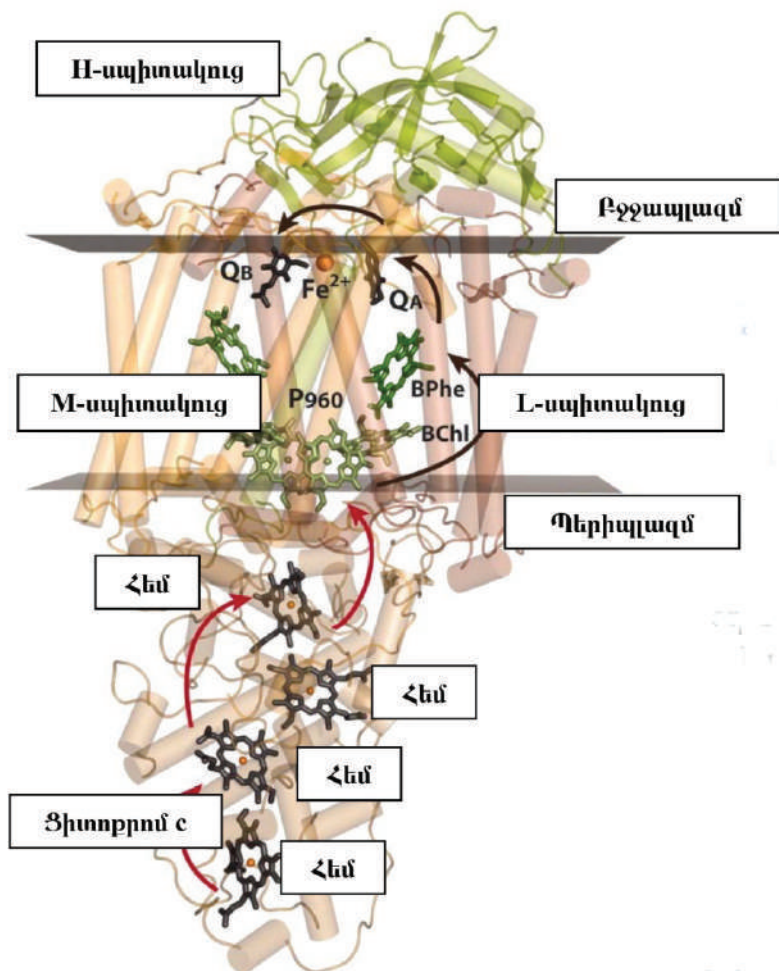
Որոշ բակտերիաներում հայտնաբերվել է նաև Mg-ից զուրկ Bchl a-ն՝ ***բակտերիաֆեոֆիտինը:***

Բակտերիաքլորոֆիլային ֆոտոսինթեզի մեխանիզմը նման է քլորոֆիլայինին: Այդ գաղափարն առաջարկել է դեռևս վան Նիլը: Այս դեպքում ձևավորվում է միայն ***մեկ ֆոտոհամակարգ՝ I-ինն իր լույս կլանող համալիրներով ընդունիչներով:*** Հաճախ տարբերում են մույնիսկ երկու տեսակի՝ ներքին և արտաքին ընդունիչներ: Շատ բակտերիաների ռեակցիոն կենտրոնը կազմավորում են բակտերիաքլորոֆիլ a-ի և բակտերիաֆեոֆիտինի երկուները, որոնք ջրածնային կապերի կամ հիդրոֆոր ուժերի միջոցով փոխազդում են ապոսպիտակուցների հետ:

Blastochloris viridis ոչ ծծմբային

(չեն կուտակում ծծումբ) ծիրանագույն բակտերիաների ***ռեակցիոն կենսաքրոնում*** հայտնաբերված են նաև ցիտոքրոմ c-ն (40.5 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված 336 ամինաթթվային մնացորդներով) և տարբեր այլ սպիտակուցներ, որոնց հետ փոխազդում են բակտերիաքլորոֆիլ b-ն և բակտերիաֆեոֆիտին b-ն ու այլ գունակներ: Այդ սպիտակուցներից L-ն ունի 30.6 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված և կազմված է 273 ամինաթթվային մնացորդներից, իսկ M-ը՝ 35.9 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված և 323 ամինաթթվային մնացորդներից, H-ը՝ 28.3 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված և 258 ամինաթթվային մնացորդներից: Այդ սպիտակուցները գտնվում են հավասար հարաբերությամբ: *B. viridis*-ի ռեակցիոն կենտրոնների սպիտակուցների տարածադիրքային կառուցվածքը պարզաբանվել է նրանց բյուրեղների ստացման և ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության արդյունքում, որն իրականացրին, ինչպես արդեն նշել ենք, Հ. Սիլսլեյ, Ի. Դեյզենհոֆերը և Ռ. Քուբերը: Սպիտակուցներից երկուսը՝ L-ը և M-ը, կազմավորում են 5-ական α-պարուրած և անցնում պլազմային թաղանթով, իսկ երրորդը՝ H-ն իր մեկ α-պարուրած և հատվածով մխրճված է թաղանթում, և նրա հիմնական հատվածը տեղաբաշխվում է թաղանթից դուրս (նկ. 2.66):

Հետաքրքիր է այն, որ նշված սպիտակուցների α-պարուրած և հատվածներում բացակայում են լիցքավորված ամինաթթվային մնացորդները: Վերջիններս տեղաբաշխված են միայն թաղանթի մակերևույթների հատված-



Նկ. 2.66. *Blastochloris viridis*-ի ռեակցիոն կենտրոնի տարածադիրքային կառուցվածքը Կենտրոնը կազմավորում են ցիտոքրոմ c-ն, L-, M- և H- սպիտակուցները, BChl-ը, BPhe-ը, քինոնները, ոչ հեմային երկաթը և 4 հեմային օղակները: Էլեկտրոնների տեղափոխումը նշված է սև սլաքներով, BChl-ի վերականգնումը՝ կարմիր:

ներում: Ինչ վերաբերում է ցիտոքրոմ c-ին, ապա այն գտնվում է թաղանթի արտաքին մակերևույթում և գլիցերոլի միջոցով փոխազդում է այլ սպիտակուցների հետ:

960 նմ ալիքի երկարության լույսը կլանող բակտերիաթլոթոֆիլ a-ի երկ-

մերները սեղմված են թաղանթում L- և M- սպիտակուցների α -պարուրածև հատվածների միջև, իսկ բակտերիաթլոթոֆիլ b-ի առանձին մոլեկուլները տեղաբաշխված են այդ երկմերներից ներս՝ դեպի թաղանթի ներքին հատված, և հպվում են բակտերիաֆեոֆի-

տիմին: Գոմակների հետ փոխազդում են մենաքինոնը, ուբիքինոնը և ոչ հեմային երկաթը:

Լույսի կլանումից գրգռվում է երկմեր վիճակում գտնվող բակտերիաքլորոֆիլը, որի օքսիդավերականգնողական պոտենցիալը հավասար է 0.44 Վ և առանձին մոլեկուլի վիճակում նվազում է մինչև -0.9 Վ, և որից էլեկտրոնը փոխանցվում է բակտերիաֆեոֆիտինին: Վերականգնված բակտերիաֆեոֆիտինը կարող է փոխարինվել քինոնով, և էլեկտրոնների հետագա տեղափոխման շղթան ընդգրկում է քինոններ և երկաթածծմբային սպիտակուցներ՝

(Բակտերիաքլորոֆիլ a)₂ + լույս →
(Բակտերիաքլորոֆիլ a)₂^{*} → Բակտերիաքլորոֆիլ b → Բակտերիաֆեոֆիտին → մենաքինոն → ուբիքինոն:

Էլեկտրոնների տեղափոխման գործընթացներն ուղղված են դեպի օքսիդավերականգնողական պոպուլյացիաների ալելի բարձր արժեքներ, ուստի դրանց ընթացքում անջատվում է բալսական էներգիա:

Այն լրացվում է նրանով, որ ուբիքինոնի վերականգնման համար անհրաժեշտ է ոչ թե էլեկտրոնի փոխանցում, այլ H^+ -ի տեղափոխում:

Վերականգնողական համարժեքների առաջացման համար օգտագործվում են էլեկտրոնների առաջնային դոնորները, օրինակ՝ H_2 -ը, որի օգնությամբ կարող է վերականգնվել $ՆԱԴ^+$ -ը կամ էլ իրականապես էլեկտրոնների հակադարձ տեղափոխումը: Էլեկտրոն անջատելուց հետո բակտերիաքլորոֆիլի վերականգնմանը մաս-

նակցում է, ինչպես ցույց է տվել Վ. Պ. Սկուլաչովը, ցիտոքրոմ c -ն: Այդ ընթացքում **թաղանթով տեղափոխվում են H^+ -ներ, և սպեղծվում է $\Delta\mu_{H^+}$** : Վերջինս ցույց է տրվել փորձնականորեն ռեակցիոն կենտրոններով ներկառուցված պրոտեոլիպոսոմներում, որոշվել է նաև $\Delta\mu_{H^+}$ -ի ստեղծման արագությունը: H^+ -ի տեղափոխմանը մասնակցում է H -սպիտակուցի գլյուտամինաթթվի մնացորդը:

Ընդ որում՝ կլանված լույսի **մեկ քվանտի և տեղափոխող մեկ էլեկտրոնի համար կարող է տեղափոխվել $2H^+$** : Այդ տեղափոխման մեխանիզմի համար ընդունվում է Q -ցիկլի մասին Սիտչեյի վարկածը:

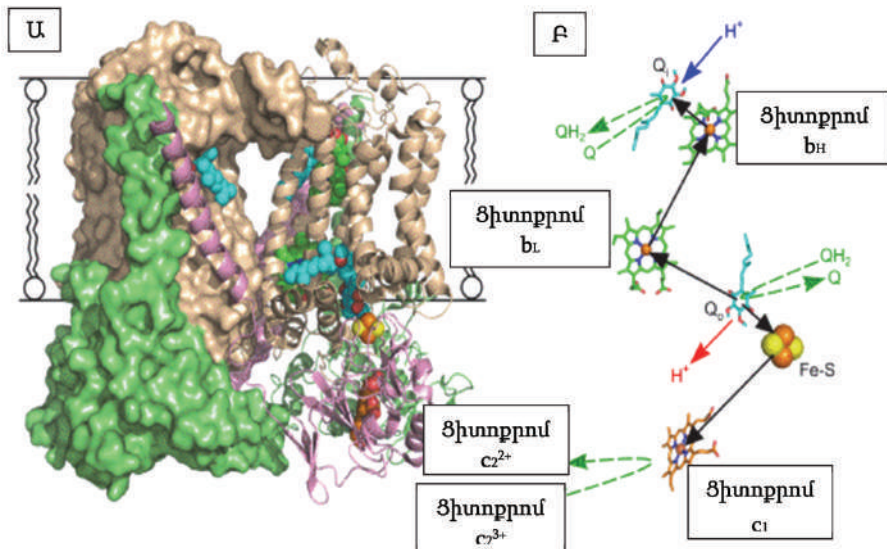
Rhodobacter sphaeroides-ում ռեակցիոն կենտրոնը նման է *B. viridis*-ի ռեակցիոն կենտրոնին: Այստեղ 19, 22 և 28 կԴա մոլեկուլային զանգվածներով երեք սպիտակուցների հետ փոխազդում են 870 նմ ալիքի երկարությամբ լույսը կլանող երկմեր բակտերիաքլորոֆիլ a -ն և բակտերիաֆեոֆիտինն ու այլ գոմակներ: Տարբեր գոմակների առկայությունը հնարավոր է դարձնում 870 նմ-ից փոքր ալիքի երկարության լույսի կլանումը: Ռեակցիոն կենտրոնի հետ փոխազդում են մենաքինոնները և ոչ հեմային երկաթը: Վերջերս հաջողվել է ստանալ ռեակցիոն կենտրոնի սպիտակուցային համալիրի տարածային կառուցվածքը: Դրանում տարբերում են 11 α -պարուրավորված հատվածներ, որոնք զուգահեռաբար անցնում են թաղանթի լայնքով: Կան նաև կարճ α -պարուրավորված հատվածներ, որոնք փոխազդում են քինոն-

ների մոլեկուլների հետ: Սպիտակու-
ցային համալիրը կատարում է կարևոր
դեր ռեակցիոն կենտրոնում էլեկտրոն-
ների տեղափոխման գործընթացում:

Լույսի կլանումից գունակների
գրգռումից և 875 նմ ալիքի երկարու-
թյամբ լույսը կլանող բակտերիալորո-
ֆիլի անցումից էլեկտրոններն անջատ-
վում են և մենաքինոնի տարբեր մոլե-
կուլների միջոցով տեղափոխվում դե-
պի **ցիտոքրոմ bc_1 -համալիր** (նկ. 2.67):

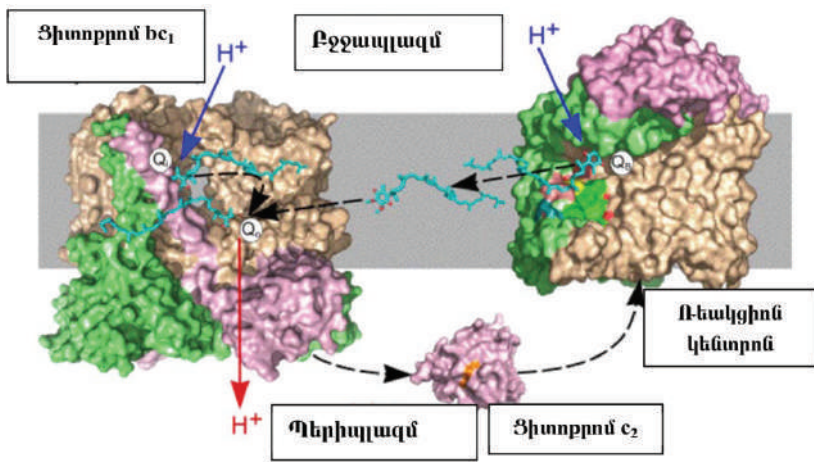
Վերջինս իր կառուցվածքով և գործա-
ռությամբ նման է միտոքոնդրիումնե-
րում շնչառական շղթաների 3-րդ և քլո-
րոֆիլային ֆոտոսինթեզի ցիտոքրոմ-
b₆f համալիրներին: Այն գտնվում է երկ-
մերի ձևով և բացի համապատասխան
ցիտոքրոմներից՝ ընդգրկում է նաև
Ռիսկեի սպիտակուցը:

Նշենք, որ 870 նմ ալիքի կլանու-
մից բակտերիալորոֆիլ a-ի ֆոտոօք-
սիդացումը կատարվում է առավել-



Նկ. 2.67. *Rhodobacter sphaeroides*-ի ցիտոքրոմ bc_1 -համալիրի երկմերի կառուցվածքը (Ա)
և նրանում էլեկտրոնների և H^+ -ների տեղափոխումը (Բ)

Ա. Ցիտոքրոմներ b-ն և c-ն ներկայացված են համապատասխանաբար մարմնագույն և
կանաչ գույներով, Ռիսկեի սպիտակուցը՝ մուգ վարդագույնով: Ուբիքինոնի (Q) տարբեր
մոլեկուլները նշանակված են տարբեր տառերով: Բ. Հեմի Fe-ի ատոմները ցույց են տրված
փոքր, երկաթածծմբային կենտրոնը՝ խոշոր գնդերի տեսքով: Ածխածնի ատոմները նշված
են տարբեր գույներով՝ b-հեմինը կանաչ, c-ինը՝ մարմնագույն և քինոններինը՝ երկնագույն:
Թթվածնի, ազոտի, երկաթի և ծծմբի ատոմները տարբերակվում են համապատասխանա-
բար կարմիր, կապույտ, դարչնագույն և դեղին գույներով: Էլեկտրոնների տեղափոխումը
նշված է սև սլաքներով, H^+ -ի տեղափոխումը՝ կապույտ և կարմիր սլաքներով: Ուբիքինոնի
տարբեր վիճակների անցումները և ցիտոքրոմ c_1 -ի միջոցով ցիտոքրոմ c_2 -ի վերականգնու-
մը նշված են կանաչ սլաքներով:



Նկ. 2.68. *Rh. sphaeroides*-ի թաղանթում էլեկտրոնների ցիկլիկ տեղափոխումը և H^+ -ի գույժողոված տեղափոխումը

Ունակցիոն կենտրոնում L և M սպիտակուցները ներկայացված են համապատասխանաբար մարմնագույն և կանաչ ժապավենների ձևով: H սպիտակուցը ունի թաղանթում ամրակցման α -պարուրածև հատված (մուգ վարդագույն ժապավեն): Ուրիքինոնի (Q) տարբեր մոլեկուլները նշանակված են տարբեր տառերով: Վերականգնողական համար-ժեքների տեղափոխումը նշված է սև սլաքներով, H^+ -ների մուտքերը թաղանթ՝ կապույտ սլաքներով և ելքը՝ կարմիր:

լագույն արդյունավետությամբ, իսկ նրա երկմեր վիճակն ապահովում է ֆոտոգրգռման և էլեկտրոնի անջատման ու դեպի տեղափոխման շղթա փոխանցման այդ բարձր արդյունավետությունը: Քիմոնները գործում են որպես երկէլեկտրոնային տեղափոխիչներ: Այդ համալիրում էլեկտրոնների տեղափոխումը կատարվում է քի.ֆուրկացման ձևով, երբ մենաքիմոնից փոխանցվող մեկ էլեկտրոնը վերականգնում է ցիտոքրոմ c_2 -ը, իսկ երկրորդը՝ օգտագործվում քիմոնի վերականգնման համար: Ցիտոքրոմ b-ի տարբեր հեմային կառույցները ձևավորում են էլեկտրոնների տեղափոխման ուղի: Էլեկտրոնների փոխադրումը

գույժողովում է թաղանթով H^+ -ի տեղափոխմամբ (տե՛ս նկ. 2.67):

Հետագայում էլեկտրոնները ցիտոքրոմ c_2 -ի միջոցով վերադառնում են ռեակցիոն կենտրոն՝ օգտագործվելով բակտերիալ լոթոֆիլի վերականգնման համար (նկ. 2.68): Փաստորեն տեղի է ունենում էլեկտրոնների ցիկլիկ տեղափոխում: Հայտնի է նաև էլեկտրոնների ոչ ցիկլիկ տեղափոխում, երբ գունակների վերականգնման համար էլեկտրոնների դոնոր են հանդիսանում ամֆաժին և ազոտ պարունակող օրգանական տարբեր նյութեր, վերականգնված ծծմբի միացություններ (H_2S) կամ H_2 -ը: Ըստ էության, ամառ-րոք պայմաններում ֆոտոսինթեզի այս

տեսակը կարող է դիտարկվել որպես **ֆոտոխմորում**: Վերջերս հեղինակի լաբորատորիայում ցույց է տրվել, որ ազոտի աղբյուրների ոչ բավարար քանակի դեպքում *R. sphaeroides*-ը կարող է անջատել H_2 , որին կանոդադառնանք հետազայում: Հետաքրքիր է այն, որ *R. sphaeroides*-ները կարող են աճել նաև աերոբ պայմաններում՝ մթության մեջ: Այդ դեպքում թթվածինն արգելակում է բջջում բակտերիաբլորոֆիլների և կարոտինոիդների սինթեզը, որի արդյունքում չի ձևավորվում ռեակցիոն կենտրոն: Սակայն ցիտոքրոմները վերականգնվում են, և բակտերիաներում կազմավորվում են ընդհանուր բաղադրիչներով ֆոտոսինթեզային և շնչառական շղթաներ:

Էլեկտրոնների ոչ ցիկլային (զծային) տեղափոխում դիտվում է **կանաչ բակտերիաներում** ամաերոբ պայմաններում բակտերիաբլորոֆիլային ֆոտոսինթեզի ընթացքում: Լույսի 2 քվանտի կլաման արդյունքում (բակտերիաբլորոֆիլ a_2)-ի գրգռումից բակտերիաբլորոֆիլի երկու մոլեկուլներից անջատվում են 2 էլեկտրոններ, որոնք տեղափոխվում են ֆիլոքինոնին և այնուհետև երկաթածծմբային կենտրոնների միջոցով՝ դեպի ֆերեդոքսին: Վերջինից էլեկտրոնները տեղափոխվում են ֆլավինային սպիտակուց և վերականգնում ՆԱԴ⁺-ը: Իսկ գրգռված (բակտերիաբլորոֆիլ a_2)-ը վերականգնվում է արտաքին դոնորից, օրինակ՝ վերականգնված ծծմբի միացություններից (H_2S) կամ H_2 -ից ստանալով էլեկտրոններ, որոնք տեղափոխվում են ՖՄՆ պարունակող ֆլավինային սպի-

տակուցի, մենաքինոնի և ցիտոքրոմների միջոցով դեպի բակտերիաբլորոֆիլ: Այդ դեպքում ևս տեղի են ունենում H^+ -ների զուգորդված տեղափոխում և $\Delta\mu_{H^+}$ -ի առաջացում: Այս բակտերիաների ռեակցիոն կենտրոններում հանդիպում են նաև բակտերիաբլորոֆիլ c -ն (745-755 մմ ալիքի երկարության լույսի առավելագույն կլանումով), d -ն (705-740 մմ ալիքի երկարության լույսի առավելագույն կլանումով) կամ e -ն (719-726 մմ ալիքի երկարության լույսի առավելագույն կլանումով) ու կարոտինոիդներ:

Կանաչ բակտերիաներում նկարագրված է նաև էլեկտրոնների ցիկլի փոխանցում:

Հետաքրքիր բացահայտում է արձանագրվել 20-րդ դ. վերջին, երբ **էրիթրոբակտերիաներում** հայտնաբերվել են ֆոտոսինթեզի տարբեր գունակներ, ինչպես նաև ցիտոքրոմներ և ուրիքինոններ, սակայն նրանցում ֆոտոսինթեզ չի կատարվում: Այդ բակտերիաներում բակտերիաբլորոֆիլ a -ն սինթեզվում է միայն աերոբ պայմաններում, լույսի առկայությունը պարտադիր չէ: Լույսի ազդեցությամբ բակտերիաբլորոֆիլները ֆոտոգունագրվում են: Միգուցե գունակները կատարում են պաշտպանական դեր: Ենթադրվում է, որ այդ բակտերիաներում նյութափոխանակությունը ներկայացնում է որոշակի անցում ամաերոբ ֆոտոսինթեզից դեպի աերոբ շնչառություն:

Պետք է նշել, որ շատ բակտերիաների համար ֆոտոսինթեզի ընթացքում էլեկտրոնների տեղափոխման ուղիները և մեխանիզմները պարզաբան-

ված չեն կամ մնում են անհայտ՝ նրանց բաղադրիչների անջատման և ուսումնասիրման տարբեր բարդությունների պատճառով:

Ֆոտոսինթեզի ընթացքում էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաների կազմի, կառուցվածքի և գործառնության ուսումնասիրությունները շարունակվում են: Պարզաբանվում են նրանց աշխատանքի մեխանիզմները: Սակայն արդեն իսկ տարբեր կենդանի բջիջներից մեկուսացված ֆոտոսինթեզի ռեակցիոն կենտրոններն օգտագործվում են որպես ֆոտոէլեկտրական ձևափոխիչներ:

Ֆոտոսինթեզն իրականանում է մի քանի բարդ հաջորդական փուլերով, որոնք տարբերվում են իրենց բնույթով և գործընթացների արագություններով.

- **Ֆոտոֆիզիկական** լույսի էներգիայի քվանտի կլանում գունակների կողմից, կլանված էներգիայի ներմուկեկուլային բաշխում և միջնուկեկուլային փոխանցում՝ էներգիայի միգրացիա,
- **Ֆոտոքիմիական** առաջնային ֆոտոքիմիական նյութերի առաջացում (ԱԿՖ-ից և Ֆ_{անօրգ}-ից ԱԵՖ-ի սինթեզ), երբ էլեկտրոնները տեղափոխվում են շղթայով, և ստեղծվում է $\Delta\mu_{H^+}$, որին կարող են հաջորդել վերականգնված միացությունների առաջացումը և թթվածնի անջատումը,
- **քիմիական** առաջնային նյութերից կամ նրանց հաշվին վերջնանյութերի (օրգանական միացություններ) սինթեզ CO_2 -ի կապ-

ման արդյունքում, այս փուլում է գործում Կալվինի կամ վերականգնողական պետնոգաֆոսֆատային ցիկլը, և առաջանում են ածխաջրեր ու բջջային այլ օրգանական բաղադրիչներ:

Առաջին երկու փուլերը միասին սովորաբար կազմում են **ֆոտոսինթեզի լուսային փուլը**, որն ունի կենսաէներգիական նշանակություն:

Ֆիտոսինթեզին առանձնահատուկ է ֆոտոսինթետիկ շղթայով էլեկտրոնների տեղափոխման ամենաբարձր արագությունը: Դրա հաշվին կանխվում է էլեկտրոնների հետադարձ տեղափոխումը, որն էներգիապես ավելի շահավետ է: Նշենք, որ էլեկտրոնների ուղիղ տեղափոխման արագությունը մոտ 100 անգամ գերազանցում է հետադարձ տեղափոխման արագությունը:

Գնահատելով ֆոտոսինթեզի կենսաէներգետիկական արդյունավետությունը՝ նշենք, որ կանաչ բույսերում քլորոֆիլային ֆոտոսինթեզի արդյունքում անջատվում է 470 կՋ/մոլ էներգիա, էնթալպիայի փոփոխությունը կազմում է -113 Ջ/մոլ.Կ: Նման արդյունք կարելի է գրանցել նաև օքսիդավերականգնողական պոտենցիալների փոփոխությունների արժեքներից: Եթե հաշվի առնենք, որ O_2 -ի մեկ մոլեկուլի անջատման համար օգտագործվում է լույսի 8 քվանտ կամ 1470 կՋ/մոլ էներգիա, ապա լուսային էներգիայի օգտագործման արդյունավետությունը կկազմի 0,34:

2.7. ՖՈՏՈՍԻՆԹԵԶՆ ԱՐՔԵՐԱԿՏԵՐԻԱՆԵՐՈՒՄ (ԱՐՔԵՅՆԵՐՈՒՄ)

Ֆոտոսինթեզի մի նոր ձև ի հայտ եկավ բարձր աղայնությամբ (մինչև 20-30% NaCl) միջավայրերի աղասեր արքեյներում էներգիայի ձևափոխման մեխանիզմի բացահայտումից հետո: Պարզվեց, որ այս մանրէներում գործում է մի համակարգ, որը լույսը՝ լուսային էներգիան, ուղղակիորեն ձևափոխում է H^+ -ային գրադիենտի: Այսինքն՝ այդ համակարգը գործում է որպես ***H^+ -ային լուսապոմպ***: Վերջինիս հաշվին այնուհետև H^+ -ային ԱԵՖսինքազը սինթեզում է ԱԵՖ: Այդ համակարգը կազմավորում է ***բակտերիառոդոպսին*** սպիտակուցը: Ֆոտոսինթեզի այս ձևն անվանվում է ***բակտերիառոդոպսինային***:

Բակտերիառոդոպսինը հայտնաբերել են գերմանացի կենսաէներգետիկոս ***Դեյտեր Օստերքելյոր*** և ամերիկացի կենսաէներգետիկոս ***Վալտեր Սյոդկենհուսը*** (նկ. 2.69) ԱՄՆ աղային

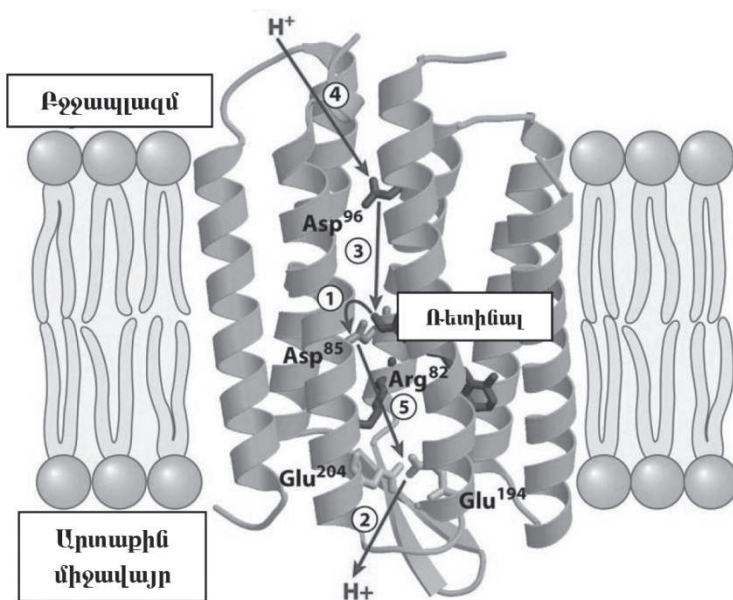
լճերում տարածված *Halobacterium salinarium* արքեբակտերիաներում 1971 թ.-ին: Այս սպիտակուցը միակն է այդ մանրէներում: Այն կազմում է բակտերիառոդոպսինային բշտիկների թաղանթի (այսպես կոչված *ուլտրամանուշակագույն թաղանթների*) չոր զանգվածի 75%-ը, այլ սպիտակուցներ այդ հատվածներում չկան: Բակտերիառոդոպսինի այդ քանակը կարող է փոփոխվել՝ կախված արտաքին միջավայրի պայմաններից:

Հետաքրքիր է, որ այդ արքեյում հայտնաբերվում են կլորավուն մի քանի այդպիսի բշտիկներ, որոնց թաղանթն ունի ավելի փոքր հաստություն՝ պլազմային թաղանթի համեմատ: Հետագայում տարբեր արքեյներից ևս անջատվեց բակտերիառոդոպսին:

Պարզվեց, որ բակտերիառոդոպսինը սինթեզվում է կարոտինոիդներից միջավայրի անբարենպաստ պայման-



Նկ. 2.69. Դեյտեր Օստերքելյորը (ծնվ. 1940 թ.-ին) (ձախից) և Վալտեր Սյոդկենհուսը (1921-2013 թթ.) (աջից)



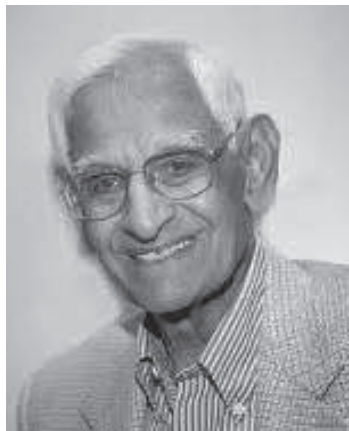
Նկ. 2.70. Բակտերիառոդոպսինում H^+ -ի տեղափոխման ուղին
Թվերով նշված է H^+ -ի տեղափոխման հաջորդականությունը:

ներում թթվածնի անբավարար կոնցենտրացիաներում: Աղի միջավայրերում թթվածնի լուծելիությունը շատ ցածր է, փաստորեն այդ արքեյներն սպրում են գրեթե անաերոբ պայմաններում: Սակայն այդ արքեյները չեն կարող մշտապես գտնվել անաերոբ պայմաններում, քանի որ, ինչպես ցույց է տրվել, բակտերիառոդոպսինի սինթեզի համար անհրաժեշտ է որոշակի քանակի թթվածին:

Բակտերիառոդոպսինը մի պոլիպեպտիդ է, որն ունի 26,5 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 248 ամինաթթվային մնացորդներից (բացակայում են ցիստեինի, ցիստինի և հիստիդինի մնացորդները), որոնք կազմում են 24-28 մնացորդներ պարունակող 7

α -պարուրածև հատվածներ: Այդ հատվածներից երեքը գրավում են թաղանթին ուղղահայաց դիրք, իսկ մյուսները տեղաբաշխվում են որոշակի անկյան տակ: Դրանց հաշվին պոլիպեպտիդային շղթան 7 անգամ անցնում է պլազմային թաղանթով՝ դրանում կազմավորելով սյունակներ, վերջիններս նշանակվում են տառերով: Այդպիսի սյունակներով կառույցը կազմավորում է H^+ -ի տեղափոխման ուղի և գործում է որպես անցքուղի (նկ. 2.70): Թաղանթից դուրս գտնվում են պոլիպեպտիդային շղթայի β կառույցի և ոչ կանոնավոր հատվածներ:

Նշենք, որ բակտերիառոդոպսինի ամբողջական առաջնային կառուցվածքի բացահայտման գործում մեծ

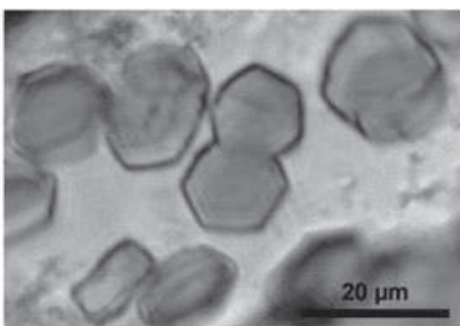
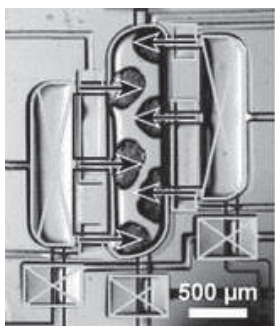


Նկ. 2.71. *Յուրի Անստրոկիչ Օվչիննիկովը (1934-1983 թթ.) (ձախից) և
Հար Գորինս Կորանան (1922-2011 թթ.) (աջից)*

ավանդ ունեցան ռուս կենսաքիմիկոս **Յուրի Անստրոկիչ Օվչիննիկովը** և ամերիկացի մոլեկուլային կենսաբան **Հար Գորինս Կորանան** (նկ. 2.71): Վերջինս գենետիկական գաղտնագրի և սպիտակուցի կենսասինթեզում դրա դերի բացահայտման համար 1968 թ.-ին արդեն արժանացել էր Նոբելյան մրցանակի: Նրան հաջողվեց նաև իրականացնել 72 նուկլեոտիդներից կազմված գենի քիմիական սինթեզը և ցույց տալ դրա աշխատանքը բակտե-

րիայում:

Ենթադրվում է, որ բակտերիառո-դոպսինը թաղանթում հանդիպում է երկչափ բյուրեղների ձևով: Դեռ ավե-լին՝ բակտերիառոդոպսինը թաղան-թում գտնվում է համաչափ երեքմե-րների ձևով, լիպիդները կայունացնում են մման կառույցը: Բարձր ջերմաս-տիճաններում բակտերիառոդոպսի-նը կայուն է և հանդիպում է մեկմերի ձևով: Բակտերիառոդոպսինի կառույց-վածքի պատկերացումը ձևավորվել է



Նկ. 2.72. *Բակտերիառոդոպսինի բյուրեղների սրացման սարքի գծապատկերը (ձախից)
և դրանց էլեկտրոնային մանրադիտակային պատկերները*

երկչափ բյուրեղների էլեկտրոնային մանրադիտարկման և այլ մեթոդներով ուսումնասիրման արդյունքում և հետո հաստատվել 2009 թ.-ին ԱՄՆ-ում ստեղծված սարքի միջոցով՝ եռաչափ բյուրեղների ստացումով (**նկ. 2.72**) և դրանց ռենտգենակառուցվածքային վերլուծությամբ:

Բակտերիաառողապսինի առանձնահատկությունը լայն տիրույթով, հատկապես կանաչ լույսի կլանումն է: Հաջողվեց պարզել, որ լույսի կլանումն իրագործվում է **քրոմաֆորային խմբի ռեդինայի** հաշվին, որը կովալենտային կապով կապված է, ինչպես բացահայտել է Յու. Ա. Օվչիննիկովը, Թադանթի միջին հատվածում պոլիպեպտիդային շղթայի G սյունակի 216-րդ դիրքում լիզինի մնացորդի հետ (տե՛ս **նկ. 2.70**): Բակտերիաառողապսինի յուրաքանչյուր մոլեկուլում կա ռետինայի մեկ մոլեկուլ: Լույսի կլանումը բերում է ռետինայի իզոմերիզացման C_{13} - C_{14} կապի շուրջ՝ **պրանս-չևից 13-ցիս-չևի անցման** և պրոտոնացված Շիֆյան հիմքի փոփոխության: Վերջինիս շուրջ գտնվում են 85-րդ և այլ դիրքերում ասպարագինաթթվի (Ասպ, Asp) մնացորդները (տե՛ս **նկ. 2.70**): Այդ Ասպ-85 մնացորդը կապված է արտաքին միջավայրի հետ H^+ -ի տեղափոխող ուղով: Այդ ուղին իր հերթին կազմավորված է արգինինի (Arg), գլյուտամինաթթվի (Glu) մնացորդներից: Արդյունքում այդ հիմքն ապապրոտոնացվում է՝ H^+ -ներ տեղափոխող ուղով բջջից դուրս բերելով H^+ -ներ՝ դո $\rightarrow \Delta\mu_{H^+}$: Ընդ որում՝ լույսի մեկ քվանտի կլանումից տեղափոխվում է մեկ H^+ : Ստեղծվող $\Delta\mu_{H^+}$ -ի

արժեքը հասնում է մինչև 0.2 Վ-ի և բավարար է դրա հաշվին ԱԵՖ-ի սինթեզի համար:

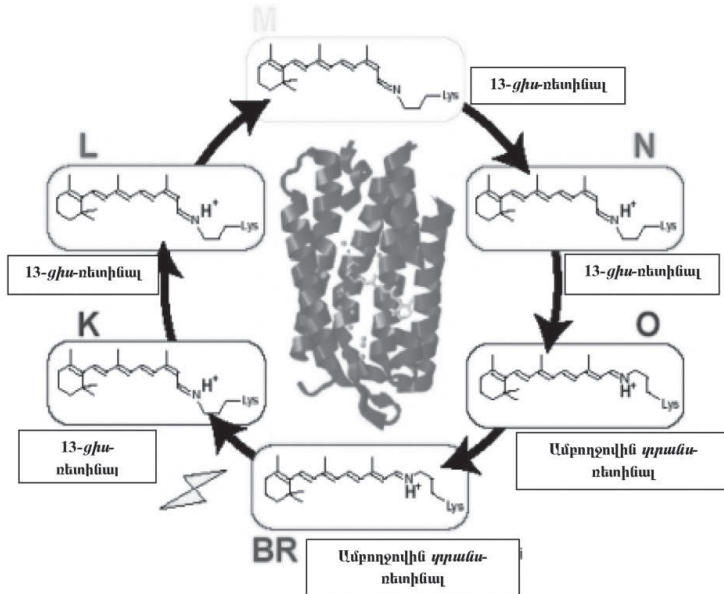
Շիֆյան հիմքի հետագա պրոտոնացումը կատարվում է դրա էական կոնֆորմացիոն փոփոխությունների արդյունքում՝ 96-րդ դիրքի ասպարագինի մնացորդի միջոցով (տե՛ս **նկ.2.70**), որի ընթացքում մեծանում է H^+ -ի նկատմամբ այդ հիմքի խնամակցությունը: Այդպիսի փոփոխությունների մեխանիզմը ներկայացվում է G սյունակի շարժում հատվածում $\pi \rightarrow \alpha$ պարուրավորված վիճակների անցման ձևով: Վերջերս ցույց է տրվել ջրի մոլեկուլների մասնակցությունը Շիֆյան հիմքի հետ ջրածնային կապերի ստեղծման և H^+ -ների տեղափոխման գործընթացում:

$\Delta\mu_{H^+}$ -ի ստեղծման ընթացքում բակտերիաառողապսինում չեն հայտնաբերվում օքսիդավերականգնողական համարժեքների տեղափոխում կամ կովալենտ կապերի ճեղքում:

Բակտերիաառողապսինի միջոցով $\Delta\mu_{H^+}$ -ի առաջացումը փորձականորեն հստակ ցույց է տրվել Վ. Պ. Սկուլաչովի լաբորատորիայում: Հավելենք, որ այդ սպիտակուցով H^+ -ի տեղափոխումն արգելակվում է գլյուտարալդեհիդի կողմից:

Լույսի կլանումը հանգեցնում է բակտերիաառողապսինում կոնֆորմացիոն փոփոխությունների, որոնք հաջորդաբար կազմավորում են վեց տարբեր վիճակների մի շղթա՝ **լուսային չևափոխությունների ցիկլ** (**նկ. 2.73**):

Այդ վիճակները միմյանցից տարբերակվում են իրենց սպեկտրալ հատ-



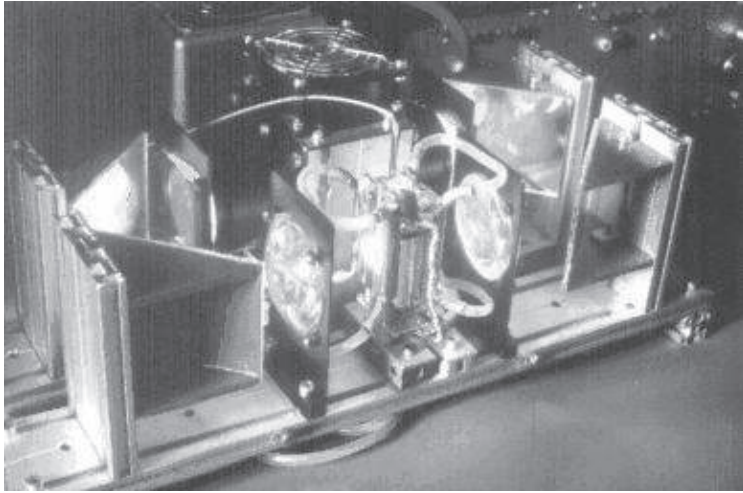
Նկ. 2.73. Բակտերիառոդոպսինը (BR) ռետինալի հետ (կենտրոնում) և լույսի կլանումից ռետինալի իզոմերիզացումը ու պրոտոնացված Շիֆյան հիմքի տարածական փոփոխությունը

Ռետինալը սպիտակուցի հիդրոֆոր մասում կապված է 216-րդ դիրքում լիզինի (Lys) մնացորդի հետ: Լույսի կլանումից ռետինալն իզոմերիզացվում է:

կուրյուններով՝ որոշակի երկարության լույսի ալիքի կլանմամբ և նշանակվում են լատինական այբուբենի մեծատառերով՝ նշելով ալիքի երկարության արժեքը (տե՛ս **նկ. 2.73**): Առանցքային միջնորդ վիճակը M_{412} -ն է, որի համար հայտնի են մասնատարբեր կարգավիճակներ (տե՛ս **նկ. 2.73**): Վերջիններս հայտնաբերվել են ֆլեշ-ֆոտոլիզի, լազերային և ցածրաջերմաստիճանային սպեկտրաչափման ու այլ մեթոդներով: Այդ վիճակներում է դիտվում թաղանթով H^+ -ի տեղափոխումը: Ցույց է տրվել, որ M_{412} վիճակին անցումը զուգորդվում է միջավայրի թթվեցման հետ և թաղանթում լիցքերի վերաբաշխմամբ: Բայց

Շիֆյան հիմքի ապապրոտոնացումը կատարվում է 2-3 անգամ արագ, քան M_{412} -ի առաջացումը: Հետաքրքիր վիճակ է BR_{568} -ը կամ ուղղակի BR -ը, որը լուսավորումից արագ անցնում է BR_{548} կամ L վիճակի (տե՛ս **նկ. 2.73**)՝ սկստիվացնելով բակտերիառոդոպսինը: Բակտերիառոդոպսինի կոնֆորմացիոն փոփոխությունները կրում են կոոպերատիվ բնույթ:

Շար կարևոր առանձնահատկություն է մասն բակտերիառոդոպսինի լուսային չհափոխությունների մեծ արագությունը: Առանձնահատուկ է այն, որ բակտերիառոդոպսինի մոլեկուլում ռետինալի ֆոտոիզոմերիզա-



Նկ. 2.74. Բակտերիառոդոպսինը կարող է լույսը ֆիքսել վրկ-ի րրիլիոներորդ ժամանակում

ցումը կատարվում է շատ ավելի արագ (10^{-13} վրկ), քան մեկուսացված ռետինալի դեպքում (10^{-11} վրկ): Հետաքրքիր է այն, որ M_{412} -ի առաջացումը և H^+ -ի տեղափոխումը կատարվում են գերարագ՝ միկրովայրկյաններում, իսկ M_{410} -ի հետագա ձևափոխումը՝ միլիվայրկյաններում: Ընդ որում՝ այդ փուլերի հարաբերությունը կազմում է 1:4-ի: Ենթադրվում է, որ բակտերիառոդոպսինի մոլեկուլում կան H^+ -ների տեղափոխման տարբեր ուղիներ, որոնց միջև փոխազդեցությունը պայմանավորվում է թաղանթում α -պարուրածն հատվածներով սյունակների պտտողական շարժումների կամ տատանումների հաշվին:

Կարևոր է նշել նաև, որ **բակտերիառոդոպսինի աշխատանքում չի դիպվում վերականգնողական համարժեքների, օրինակ՝ վերականգնված ֆերրոքսիդի կամ ՆԱԴ.Ի-ի ու ՆԱԴ.Ֆ.Ի-ի**

առաջացում, որոնք անհրաժեշտ են CO_2 -ի կապման համար: Էներգիայի չեփոխության և ֆոտոֆոսֆորիլացման գործընթացներում բացակայում է որևէ շղթայով էլեկտրոնների տեղափոխումը:

Հետաքրքիր է նաև այն, որ այս գործընթացներն իրականանում են ակտիվ և անակտիվ պայմաններում:

Կլանելով լույսի մեկ քվանտ՝ բակտերիառոդոպսինը տեղափոխում է մեկ H^+ : Լուսային էներգիայի ձևափոխության արդյունավետությունը մեծ չէ, և այն կազմում է 20%:

Բակտերիառոդոպսինի աշխատանքում շատ բան դեռևս պարզ չէ: Հատկապես հետաքրքիր են H^+ -ի տեղափոխումը Շիֆյան հիմքի միջոցով և դրա հետագա պրոտոնացումը:

Չնայած դրան՝ բակտերիառոդոպսինը լույսի կլանումից վայրկյանի տրիլիոներորդ ժամանակում գերարագ

փոփոխությունների իր հատկության շնորհիվ արդեն ստացել է մեծ կիրառություն տարբեր տվիչներում (**նկ. 2.74**) լույսի չնչին փոփոխությունների արձանագրման՝ «ֆիքսման» նպատակով: Լայն կիրառություն ունեն **լուսագալյուն բնական մանոկառուցվածքները՝ բակտերիառոդոպսինային բարակ քիթեղիկները**: Հեռանկարում ենթադրվում է բակտերիառոդոպսինի կիրառումը տեղեկատվության գերարագ մշակման մանոհամակարգիչներում:

Կիրառական տեսակետից կարևոր է, որ բակտերիառոդոպսինը բյուրեղային վիճակում (**նկ. 2.75**) շատ կայուն է միջավայրի տարբեր պայմաններում՝ բարձր ջերմաստիճանում և խոնավության դեպքում ու հիմնային pH-ում, սակայն որոշ քիմիական նյութեր կարող են փոփոխել նրա հատկությունները: Բակտերիառոդոպսինի կայունությունը ցույց է տրվել մաս ջրազուրկ քաղամթերում, երբ երկարատև տաքացումը մինչև 140 °C ջերմաստիճանը չի բերել որևէ կառուցվածքային կամ գործառական վնասվածքների: Այդպիսի ջերմակայունությամբ բակտերիառոդոպսինը եզակի է:

Բակտերիառոդոպսինը ստացել է

կիրառություն մաս ԱԵՖ-ի սինթեզի նպատակով: Վերակառուցվելով լիպիդային բշտիկներում՝ լիպոսոմներում, H^+ -ային ԱԵՖ-սինթեզի հետ այն կարող է ապահովել լուսավորումից $\Delta\mu_{H^+}$ -ի ստեղծումը, որի հաշվին մման համակարգում սինթեզվում է ԱԵՖ:

Բակտերիառոդոպսինի միջոցով էներգիայի ձևափոխումը համեմատական պարզ գործընթաց է, և նրա էներգիական արդյունավետությունը մեծ չէ: Միգուցե դա է կենդանի օրգանիզմներում նրա քիչ տարածվածության պատճառը: Սակայն ռետինալ պարունակող մման սպիտակուցները հանդիպում են տարբեր կենդանիներում որպես լույսի ընկալիչներ:

Տարբեր մանրէներում հայտնաբերվել են բակտերիառոդոպսինին մման այլ ռետինալ պարունակող սպիտակուցներ, որոնք ունակ են լույսի կլանումից ստեղծել $\Delta\mu_{H^+}$: Հետաքրքրություն է ներկայացնում դեպի բջիջ բլորի իոններ (Cl^-) տեղափոխող **հալոռոդոպսինը**, որն ունի 27 կԴա մոլեկուլային զանգված և իր ամինաթթվային կազմով շատ է տարբերվում բակտերիառոդոպսինից: Հալոռոդոպսինն ունակ է լույսի կլանումից ստեղծել Cl^- -ային



Նկ. 2.75. Բակտերիառոդոպսինը բյուրեղային վիճակում

գրադիենտ $\Delta\mu_{Cl^-}$ այդ իոնների բարձր ներքջջային կոնցենտրացիայի պարագայում: Ի տարբերություն բակտերիառոդոպսինի՝ նրա լուսային ձևափոխությունների ընթացքում Շիֆյան հիմքը մնում է պրոտոնացված վիճակում:

$\Delta\mu_{Cl^-}$ -ն ունի կենսաէներգիական նշանակություն: Ենթադրվում է, որ $\Delta\mu_{Cl^-}$ -ը թաղանթում Cl^- -ի և H^+ -ի համատեղափոխման արդյունքում կարող է ձևափոխվել $\Delta\mu_{H^+}$ -ի:

Աղասեր արքեյներում հայտնի են դարձել նաև **զգայական ռոդոպսինը** և **ֆոթոռոդոպսինը**, որոնք կլանում են

ցածր ուժգնությամբ լույսը կարմիր և կապույտ տիրույթում:

Վերջում հիշեցնենք, որ ֆոտոսինթեզի հնագույն և պարզագույն ձևն **ադենինային ֆոսֆոսինթեզն է**, երբ ադենինը կլանում է ուլտրամանուշակագույն ճառագայթները, և հետագայում այդ էներգիան ձևափոխվում և օգտագործվում է տարբեր գործընթացներում: Ըստ երևույթին, այդ գործընթացը փոխարինվել է երկրագնդում հասանելի լույսի ավելի երկարալիք ճառագայթների կլանումով ֆոտոսինթեզով:

ԳԼՈՒԽ 3. ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ՁՈՒԳՈՐԴՈՒՄԸ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ԹԱՂԱՆԹՆԵՐՈՒՄ

- 3.1. ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ՁՈՒԳՈՐԴՈՒՄԸ ԵՎ ԱԵՖ-Ի ՍԻՆԹԵԶԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲԶՁՈՒՄ
 3.2. ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ՁՈՒԳՈՐԴՄԱՆ ՔԵՄՈՍՄՈՍԱՅԻՆ ՏԵՍՈՒԹՅՈՒՆԸ
 3.3. ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ՁՈՒԳՈՐԴՄԱՆ ԱՅԼԸՆՏՐԱՆՔԱՅԻՆ ՎԱՐԿԱՃՆԵՐ

3.1. ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ՁՈՒԳՈՐԴՈՒՄԸ ԵՎ ԱԵՖ-Ի ՍԻՆԹԵԶԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲԶՁՈՒՄ

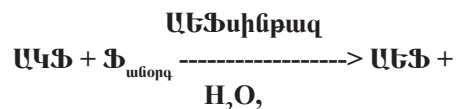
Կենդանի օրգանիզմներում էներգիային գործընթացները չեն ընթանում մեկը մյուսից մեկուսացված, այլ միմյանց հետ գուգորդվում են: Դա մեծ դեր ունի նյութափոխանակության և ընդհանրապես կենսագործունեության մեջ: Ըստ թերմոդինամիկայի՝ էներգիական գուգորդումը թույլ է տալիս գուգորդող գործընթացին իրականանալ այնպիսի ուղղությամբ, երբ դա շարժող ուժը և նրա արագությունն ունեն տարբեր նշաններ: Անդարձելի գործընթացները տանում են ջերմության ձևով էներգիայի ցրմանը և հանգեցնում համակարգի ΔG -ի կորստին և կենդանի բջիջների քայքայմանը: Սակայն կենդանի բջիջներում նրանց գուգորդումը կանխում է էներգիայի այդ կորուստները և ապահովում կենսազանգվածի գոյությունը և նյութափոխանակությունը:

Կենդանի բջիջներում էներգիային գործընթացները բերում են էներգիայի անջատմանը, որի զգալի մասը չի ցրվում, այն ձևափոխվում է և կապվում էներգիայի աղբյուրներում: Սկզբից ծանոթանա՞նք կարևորագույն գործընթացներից մեկին՝ ԱԵՖ-ի սինթեզին, ու հետո պարզենք էներգիայի անջատ-

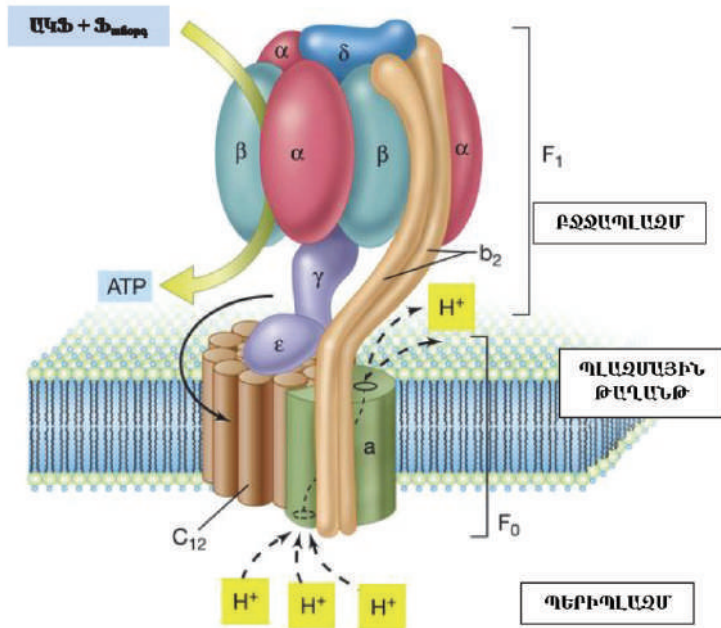
ման և էներգիայի աղբյուրների առաջացման գործընթացների գուգորդումը:

ԱԵՖ-ի սինթեզը կամ ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացումը կատարվում է, ինչպես արդեն նշվել է, սուբստրատային և օքսիդային ֆոսֆորիլացման ճանապարհով: Կանաչ բույսերի և ֆոտոսինթեզող այլ բջիջներում այն իրականանում է նաև ֆոտոսֆոսֆորիլացման մեխանիզմով:

Օքսիդային և ֆոտոֆոսֆորիլացման ընթացքում **ԱԵՖ-ը սինթեզում է քաղանքային H^+ -ային ԱԵՖսինթազը**: Այս ֆերմենտը կարող է գործել ԱԵՖ-ի սինթեզի և ԱԵՖ-ի հիդրոլիզի երկու ռեժիմներում, որոնք, ըստ ռուս կենսաքիմիկոս **Անդրեյ Դմիտրիևիչ Վինոգրադովի**, ընթանում են տարբեր ճանապարհներով ու ֆերմենտի տարբեր տարատեսակներով: Ի տարբերություն ԱԵՖսինթազի՝ ԱԵՖազը միայն ճեղքում է ԱԵՖ-ը ԱԿՖ-ի և $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի:



Սակայն հաճախ այդ երկու ԱԵՖազները դիտվում են որպես նույն



Նկ. 3.1. Աղիքային ցուպիկի H^+ -ային ԱԵՖազի ենթամիավորների կազմակերպման և նրանով H^+ -ների տեղափոխման գծապատկերը

մեխանիզմներ, քանի որ նրանց միջև կառուցվածքագործառական տարբերությունները և ֆերմենտային ակտիվության առանձնահատկությունները լիովին պարզաբանված չեն:

H^+ -ային ԱԵՖսինթազը բջջի կարևորագույն համակարգն է. բջջում այն հայտնաբերվում է հազարավոր օրինակներով և կարարում է առանցքային դեր էներգիային փոխանակությունում: Այն, ինչպես նշել ենք, ոչ միայն սինթեզում է ԱԵՖ պրոտոնաշարժ ուժի հաշվին, այլ նաև հակառակը՝ ճեղքում է ԱԵՖ-ը և թաղանթով ստեղծում պրոտոնաշարժ ուժ: Փաստորեն տեղի է ունենում հետևյալ ձևափոխությունը՝ $\Delta G_{\text{ԱԵՖ}} <-> \Delta \mu_{H^+}$: Վերջին տարիներին այս կարևոր գործառնությունը հեղինա-

կի կողմից լրացվել է նրանով, որ ԱԵՖազն էներգիա է փոխանցում թաղանթային սպիտակուցներին, մասնավորապես տեղափոխիչ համակարգերին՝ թաղանթով դեպի բջջապլազմ նյութերի կլանման համար: Նման փոխանցումը կարող է արդյունավետ լինել ԱԵՖազի և տեղափոխիչ սպիտակուցների ուղղակի փոխազդեցության դեպքում գերհամալիրների առաջացման միջոցով: Արդյունքում էներգիայի ձևափոխության արդյունավետությունն էապես բարձր է՝ գերազանցում է 92-95%-ը:

ԱԵՖազը մի սպիտակուցային համալիր է, որը բաղկացած է երկու խոշոր՝ F_1 և F_0 գործոններից: Առաջին գործոնը՝ F_1 -ը, ջրալուծ է և իրենից ներկայացնում է գնդաձև ծայրամասային

խոշոր սպիտակուց, գտնվում է թաղանթից դուրս՝ դեպի բջջապլազմ, և ունի 350-380 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, այն բուն ԱԵՖազն է, որն իրականացնում է ԱԵՖ-ի սինթեզի կամ հիդրոլիզի ֆերմենտային գործընթացը, իսկ երկրորդը՝ F_0 -ն, ճարպալուծ է և իրենից ներկայացնում է ինտեգրալ սպիտակուց, ունի 100-150 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված և թաղանթով H^+ -ների տեղափոխող ուղի է (**նկ. 3.1**): Ընդ որում՝ F_0 -ից մեկուսացված վիճակում F_1 -ն ունակ է միայն ճեղքել, բայց ոչ սինթեզել ԱԵՖ:

Այդ երկու գործոններն ունեն փարբեր կառուցվածք բակտերիաներում և արքեյաներում, սնկերում, բույսերում և կենդանիներում: Այդ օրգանիզմներում ԱԵՖազի երկու գործոնները փարբերվում են իրենց կառուցվածքով, ենթամիավորների կազմով, բաղանդում փարածական դիրքով, արգելակիչների հետ փոխազդեցությամբ ու այլ հատկանիշներով: Ի դեպ, F_0 -ում O -ն նշանակում է այս գործոնում հակաբիոտիկ օլիգոմիցինի կապումը և ԱԵՖ-ի ֆոսֆորիլացման արգելակումը՝ չնայած նրան, որ ոչ բոլոր ԱԵՖազներն են արգելակվում օլիգոմիցինի միջոցով:

Բակտերիաներից աղիքային ցուպիկի ԱԵՖազի F_1 -ն ունի 381 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված և կազմված է 5 տեսակի ենթամիավորներից, իսկ F_0 -ն՝ 8 ենթամիավորներից (**աղյուսակ 3.1**): Այդ ենթամիավորներն ունեն տարբեր մոլեկուլային զանգվածներ և այլ հատ-

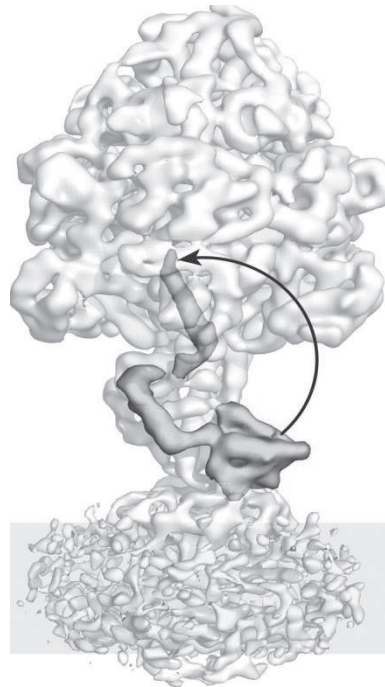
կություններ: F_1 -ի խոշոր β ենթամիավորում գտնվում է ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնը (տե՛ս **նկ. 3.1**), որում ԱԵՖ-ի սինթեզի կամ ճեղքման գործընթացում կարևոր դեր ունեն թիրոզինի, լիզինի, ասպարագինի և գլյուտամինի մնացորդները ու Mg^{2+} -ները: α ենթամիավորում գտնվում է ԱԵՖ-ի կապման կենտրոնը, որն ունի կարգավորիչ նշանակություն: γ ենթամիավորը երկարավուն ձևի է և կազմում է այն առանցքային հենքը, որի շուրջը հաջորդաբար տեղաբաշխվում են երկու խոշոր՝ α և β ենթամիավորները՝ առաջացնելով հեքսամեր (տե՛ս **նկ. 3.1**): Չափերով այն ունի 12 նմ տրամագիծ և 7 նմ հաստություն: Պտտվելով իր առանցքի շուրջ՝ γ ենթամիավորը, ըստ Ջ. Ուոլկերի, զուգորդում է ԱԵՖազում ԱԵՖ-ի սինթեզը կամ հիդրոլիզը և H^+ -ների տեղափոխումը: Այս ենթամիավորը կարող է կապել նուկլեոտիդներ, սակայն դրա դերը պարզ չէ: γ ենթամիավորը ε ենթամիավորի հետ միասին ապահովում է նաև F_1 -ի կապումը F_0 -ին (տե՛ս **նկ. 3.1**): Հետաքրքրություն են ներկայացնում F_1 -ի σ և ε ենթամիավորները, որոնք γ ենթամիավորի հետ կազմավորում են մի առանցք և որոշակի դարպասներ, ու այն, որ ε -ն ԱԵՖազի ներքին արգելակիչն է: Բոլոր ենթամիավորներն անջատվել են բյուրեղների ձևով և մանրամասն վերլուծվել: Նրանց դերը F_1 -ում պարզաբանվել է իմունաքիմիական վերլուծության և այլ մեթոդներով:

Աղյուսակ 3.1. Աղիքային ցուպիկի H^+ -ային
ԱԵՖազի ենթամիավորները և դրանց
հատկությունները

Գոր- ծոն	Ենթա- միա- վոր	Մոլեկու- լային զանգվա- ծը, կԴա	Ամինա- թթվային մնացորդ- ների քա- նակը	Համալի- րում ենթա- միավորնե- րի թիվը
F_1	α	55.0	513	3
	β	50.0	459	3
	γ	31.5	287	1
	σ	19.5	177	1
	ϵ	15.0	138	1-2
F_0	a	30.0	271	1
	b	17.0	156	2
	c	8.4	79	9-12

Վերջին՝ ϵ ենթամիավորի կողմից ԱԵՖազի արգելակումը վերահսկում է $\Delta\mu_H^+$ -ը և բջջում ԱԿՖ/ԱԵՖ հաշվեկշիռը: Այն կարող է կապել ԱԵՖ: Ենթադրվում է, որ նրա եզրային α պարուրված հատվածը փոփոխում է իր կոնֆորմացիան՝ բարձրացնելով իր եզրային հատվածը $\Delta\mu_H^+$ -ի բարձր արժեքի և ԱԵՖ-ի ցածր կոնցենտրացիայի դեպքում, և փոխազդում α և β ենթամիավորների հետ՝ արգելակելով ԱԵՖ-ի ճեղքումը (նկ. 3.2): Այդպիսի արգելակումը դարձելի է և ոչ մրցակցային: Սակայն այն չի արգելակում ԱԵՖ-ի սինթեզը:

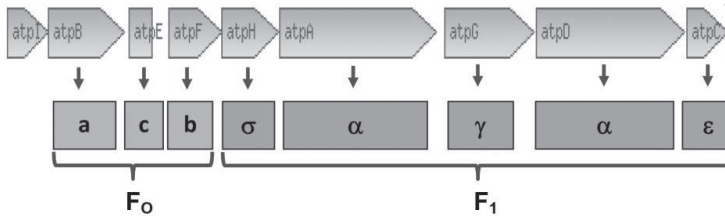
F_0 -ն ունի 145 կԴա մոլեկուլային զանգված: Նրա ենթամիավորներից a-ն իր կառուցվածքում ունի 5-7 α -պարուրած հատվածներ, b-ն՝ 1, իսկ c-ն՝ 2 այդպիսի հատվածներ: Ընդ որում՝ c ենթամիավորների քանակը տարբեր է բակտերիաներում (տես աղյուսակ 3.1), կենդանիների միտոքոնդրիումներում այն կազմում է 8 և փլակոիդներ-



Նկ. 3.2. Բակտերիային F_0F_1 -ԱԵՖազում ϵ ենթամիավորի կոնֆորմացիան՝ արգելակող վիճակում (սլաք)

րում՝ 14: Այդ թիվը պայմանավորվում է բակտերիաներում ալանինի և միտոքոնդրիումներում գլիցինի մի քանի հաջորդական մնացորդներից կազմված շղթայով: Հետաքրքիր է այն, որ այդ ենթամիավորների օղակը թաղանթում շրջապատված է ֆոսֆոլիպիդների մոլեկուլներով:

Ենթադրվում է, որ c ենթամիավորն ունակ է կապելու H^+ և F_0 -ի երեք ենթամիավորները միասին ձևավորում են մի անցքուղի, որով տեղափոխվում են H^+ -ներ: Դա հաստատվում է նաև բակտերիաների երեք ենթամիավորներում խանգարումներով մուտանտների



Նկ. 3.3. Աղիքային ցուպիկում F_0F_1 -ԱՆՖազը գաղղմագրող գենների հաջորդականությունը *atp* օպերոնում

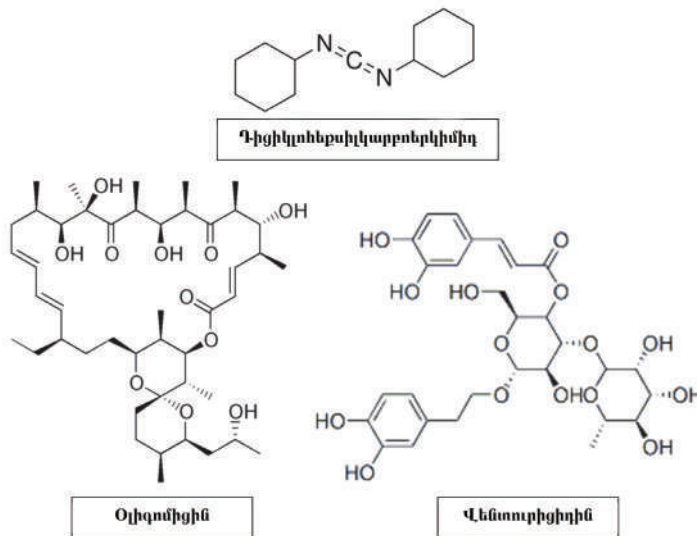
վերլուծությամբ, երբ յուրաքանչյուր ենթամիավորի խանգարումը խախտում է F_0 -ով H^+ -ների տեղափոխումը: Ընդ որում՝ c ենթամիավորի թաղանթի միջին մասում 61-րդ դիրքում գտնվող ասպարազինաթթվի մնացորդը կատարում է կարևոր դեր H^+ -ների տեղափոխման մեջ: Վերջինին մասնակցում են նաև a ենթամիավորի արգինինի, հիստիդինի և գլյուտամինաթթվի մնացորդները: Որպես H^+ -ների տեղափոխման շարժիչ ուժ օգտագործվում է $\Delta\mu_{H^+}$ -ը, սակայն դրա բաղադրիչները միմյանց համարժեք չեն: Փորձականորեն որոշվել է, որ ֆոտոսինթեզող բակտերիաներում $\Delta\Psi$ -ի 0.1 Վ արժեքում մեկ F_0 -ով մեկ վրկ-ում կարող են տեղափոխվել մոտավորապես 6 հազար H^+ -ներ: Սակայն այդ թիվը թվում է փոքր անցքուղային մեխանիզմի ընդունման դեպքում:

C ենթամիավորի օլիգոմերը տեղաբաշխվում է ոչ համաչափ ձևով F_1 -ի համեմատ, և դրա միջոցով F_0 -ն կապվում է F_1 -ին: Շատ հետաքրքիր է այն, որ տարբեր բակտերիաներում c ենթամիավորը հայտնաբերվում է տարբեր թվաքանակով, և եթե F_1 -ում առկա են ԱՆՖ սինթեզող 3 կենտրոններ, ապա

տեղափոխվող H^+ -ների թվի հարաբերությունը ԱՆՖ-ի մեկ մոլեկուլի համար կլինի տարբեր: Այդ հարաբերությունն ունի կարևոր կենսաէներգետիկական նշանակություն ԱՆՖ-ի մեկ մոլեկուլի սինթեզի համար՝ ընդունելու տեղափոխվող H^+ -ների նվազագույն թիվը և գնահատելու մեխանիզմի արդյունավետությունը կամ էներգիայի կորուստները:

Այդ թվի որոշումը բխում է $\Delta G_{\text{ԱՆՖ}} F / \Delta\mu_{H^+}$ հարաբերությունից, երբ $\Delta G_{\text{ԱՆՖ}} = \Delta G_0 + R T \ln \{ [ԱՎՖ] [S_{\text{անօրգ}}] [H^+] / [ԱՆՖ] [H_2O] \}$: Ընդունվում է, որ ԱՆՖ-ի մոլեկուլի սինթեզի համար պահանջվում են առնվազն 3 H^+ -ներ: Փորձական տվյալները տատանվում են և շատ դեպքերում ≥ 3 -ից:

Առանձնահատուկ է **H^+ -ային ԱՆՖազի գենների կախն և նյութափոխանակային կարգավորումը**: Աղիքային ցուպիկում այն գաղղմագրվում է 7 հազար նուկլեոտիդների զույգերով *atp* օպերոնի 9 գեններով (նկ. 3.3), որոնցից առաջինը՝ *atpI*-ը, կարգավորող գենն է և անկայուն ձևով փոխազդում է *atpB*-ի հետ: Դրան հաջորդող գենների հերթականությունը ենթադրում է, որ F_0 -ի և F_1 -ի ենթամիավորները սինթեզ-



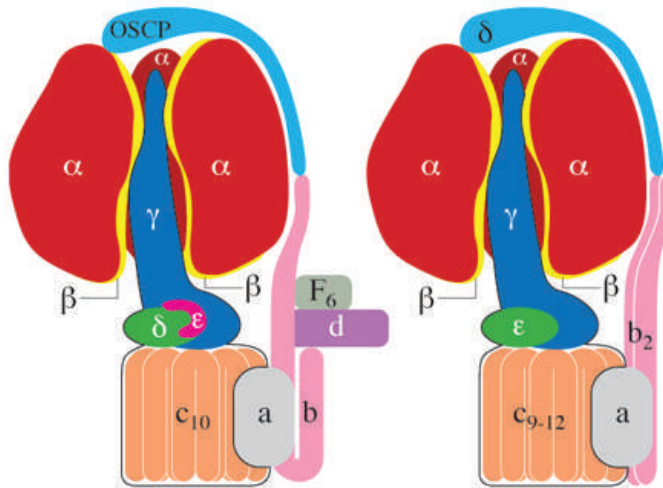
Նկ. 3.4. H^+ -ային ԱԵՖազի որոշ արգելակիչների կառուցվածքային բանաձևերը

վում են մեկը մյուսից անջատ, և նրանց սինթեզից հետո թաղանթում հավաքվում է սպիտակուցային համալիրը: Մինչև թաղանթում վերակառուցվելը F_1 -ը բջջապլազմում գործում է որպես ԱԵՖազ՝ ճեղքելով ԱԵՖ-ը: Դա ԱԵՖ-ի անիմաստ ճեղքում է: Այսպիսի երևույթը դեռևս բացատրված չէ:

H^+ -ային F_0F_1 -ԱԵՖազի ակտիվությունը կարգավորվում է ԱԵՖ-ի քանակով: Ֆերմենտն իր α ենթամիավորում ունի ԱԵՖ-ի կապման կենտրոն: Տարիներ առաջ ԱՄՆ-ի Վիրջինիայի համալսարանում աշխատելու ընթացքում հեղինակի կողմից բացահայտվեցին աղիքային ցուպիկում H^+ -ային ԱԵՖազի տարբեր քանակը և ակտիվությունը՝ կախված աճման միջավայրի աերոբ և անաերոբ պայմաններից: Այս ԱԵՖազի ակտիվությունը փոփոխվում է նաև միջավայրի տարբեր

pH-ներում. ֆերմենտի առավելագույն ակտիվության համար pH-ի նպաստավոր արժեքը 8.5-ն է այն դեպքում, երբ բակտերիաներն աճում են հիմնականում թույլ հիմնային կամ թթու միջավայրում: Կարծես կա հետաքրքիր մի երևույթ. բնականոն պայմաններում կենդանի բջիջը գործում է, երբ նրա ֆերմենտի ակտիվությունն առավելագույնը չէ:

Բակտերիաներում F_0F_1 -ԱԵՖազի աշխատանքն արգելակվում է հակաբիոպիկներով և զարբեր այլ քիմիական նյութերով: Հաճախ օգտագործվում է **ԴՅԿԴ-ն** (նկ. 3.4), որը բարձր կոնցենտրացիաներում ($pH > 8$) փոխազդում է F_0 -ի c ենթամիավորի հետ, անդարձելի կապվում պրոտոնացված կարբօքսիլային խմբերի հետ և արգելակում H^+ -ների տեղափոխումը: Ընդ որում՝ ցածր կոնցենտրացիանե-



Նկ. 3.5. Միտոքոնդրիումների (ձախից) և բակտերիաների (աջից) H^+ -ային F_0F_1 -ԱՖՖազների կառուցվածքի համեմատումը

րում ԴՅԿԴ-ն ընտրողաբար կապվում է այդ ենթամիավորի 61-րդ դիրքում գտնվող ասպարազինաթթվի կամ 59-րդ դիրքում գտնվող գլյուտամինաթթվի մնացորդի հետ: Յույց է տրվել, որ ցածր կոնցենտրացիաներում ($pH < 7$) ԴՅԿԴ-ն կարող է կապվել նաև F_1 -ի β ենթամիավորի հետ՝ ձևափոխելով ամինաթթվային, օրինակ՝ գլյուտամինաթթվի մնացորդները և կասեցնելով F_1 -ի կոնֆորմացիոն փոփոխություններն ու ԱՖՖազային ակտիվությունը: Ընդ որում՝ H^+ -ների տեղափոխումն արգելակելու համար պահանջվում է ԴՅԿԴ-ի 2 մոլեկուլ F_0 -ի մեկ մոլեկուլի համար, իսկ ԱՖՖազային ակտիվությունը կասեցնելու համար՝ ԴՅԿԴ-ի մեկ մոլեկուլ: Միաժամանակ որոշ ախտածին բակտերիաներում, օրինակ՝ *Helicobacter pilory*-ում, F_0F_1 -ԱՖՖազը զգայուն չէ ԴՅԿԴ-ի նկատմամբ:

Ուժեղագույն հակաբիոտիկներից **փենարոքցիդինը** (տե՛ս նկ. 3.4) շատ ցածր կոնցենտրացիաներում կապվում է F_0 -ի և F_1 -ի հետ և արգելակում է H^+ -ային ԱՖՖազի աշխատանքը: Հետաքրքիր է այն, որ արգելակիչը կարող է ներգործել F_0F_1 -ԱՖՖազի վրա թաղանթի երկու մակերևույթներից (փոխգործող ենթամիավորները տեղաբաշխված են դեպի տարբեր մակերևույթներ) և շարքից հանել բջջի այս կարևորագույն մեխանիզմը՝ տանելով խորը փոփոխությունների և նույնիսկ բջջի մահվան: Այս ճանապարհն ուշագրավ է շատ նյութերի համամանրէային ակտիվության համար: H^+ -ային ԱՖՖազի ոչ մենահատուկ արգելակիչներից են ազիդը (N_3^-), արսենատը (AsO_4^{3-}), NO_3^- , վանադատը (VO_3^-): Որոշ բակտերիաներում և խմորասնկերում F_0F_1 -ԱՖՖազն արգելակվում է նաև

N-էթիլմալեիմիդի միջոցով:

Միջավայրի որոշ ֆիզիկական գործոններ՝ ճնշումը, ջերմաստիճանը կամ ճառագայթումը, կարող են ուղղակի ներգործել F_oF_i -ԱԵՖազի վրա՝ խթանելով կամ արգելակելով նրա աշխատանքը՝ կախված գործոնի ուժգնությունից: Ցածր ջերմաստիճանում այդ ԱԵՖազի աշխատանքի նվազումը բացատրվում է նրա երկու գործոնների՝ F_o -ի և F_i -ի իրարից տարանջատմամբ: Հետաքրքիր է այն, որ ջերմաստիճանի բակտերիաների F_oF_i -ԱԵՖազի F_i -ի ենթամիավորներում բարձր է աղային կամրջակներ առաջացնող արգինինի, ասպարագինի և գլյուտամինի մնացորդների քանակը, և ցածր է ցիստեինի մնացորդների քանակը: Այդպիսի առանձնահատկությունը, ըստ երևույթին, ապահովում է այդ F_oF_i -ԱԵՖազի ջերմակայունությունը: Հեղինակի լաբորատորիայում ցույց է տրվել F_oF_i -ԱԵՖազի վրա գերբարձր հաճախությամբ էլեկտրամագնիսական դաշտի արգելակող ազդեցությունը:

ԱԵՖազի աշխատանքին մասնակցում են նաև շրջապատող թաղանթային լիպիդները: Ցույց է տրվել, որ ֆոսֆոլիպիդներն ապահովում են F_i -ի կապումը F_o -ին, կամ, օրինակ, կարդիոլիպիդը կարող է կապվել և կայունացնել ռոտորը ու արագացնել γ ենթամիավորի պտույտները:

H^+ -ային F_oF_i -ԱԵՖազը միպրոնդրիումներում (նկ. 3.5) և քլորոպլաստոներում ավելի բարդ է, կազմավորվում է 12 տեսակի ենթամիավորներից ու տարբերվում կազմով, ենթամիավորների տեղաբաշխմամբ, արգելակիչ-

ների հետ փոխազդեցությամբ ու այլ հատկանիշներով: F_i -ը գտնվում է միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթից դուրս՝ դեպի մատրիքս: Հետաքրքիր է այն, որ F_i -ում հայտնաբերվում է 1 լրացուցիչ՝ *օլիգոմիցին արգելակիչը կապող հասրուկ սպիրակուցը* (OSCP), որը բակտերիային σ ենթամիավորի հոմոլոգն է, և F_o -ում՝ լրացուցիչ F_o (9 կԴա մոլեկուլային զանգված) և d (18,5 կԴա մոլեկուլային զանգված), e , f կամ g ենթամիավորները (տե՛ս **նկ. 3.5**): OSCP սպիրակուցն ունի 21 կԴա մոլեկուլային զանգված և մասնակցում է H^+ -ների տեղափոխմանը: Ենթադրվում է, որ օլիգոմիցինի նկատմամբ զգայունությունը որոշվում է նաև F_o -ի այլ ենթամիավորներով: Իսկ F_o -ի կազմում b ենթամիավորը հանդիպում է մեկ օրինակով՝ բակտերիաների 2-ի փոխարեն (տե՛ս **նկ. 3.5**):

Քլորոպլաստների H^+ -ային F_oF_i -ԱԵՖազը մնան է բակտերիայինին: F_i -ը գտնվում է քլորոպլաստների ներքին թաղանթից դուրս՝ դեպի ստրոմա: Ի տարբերություն դրա՝ քլորոպլաստների F_o -ում b ենթամիավորը ներկայացված է իրարից տարբերվող b և b_1 ձևերով:

Միտոքոնդրիումներում ԱԵՖ-ի մոլեկուլի սինթեզի համար պահանջվում է լրացուցիչ 1 H^+ , որն անհրաժեշտ է դեպի F_oF_i -ԱԵՖազ թաղանթով ԱԵՖ-ի, ԱԿՖ-ի և $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի տեղափոխման համար:

Միպրոնդրիումներում F_oF_i -ԱԵՖազի աշխատանքը և արգելակվում է տարբեր բնույթի հակաբիոպիկներով և այլ քիմիական նյութերով: Հետաքրքիր է **IF_1 սպիրակուցի** փոխազ-

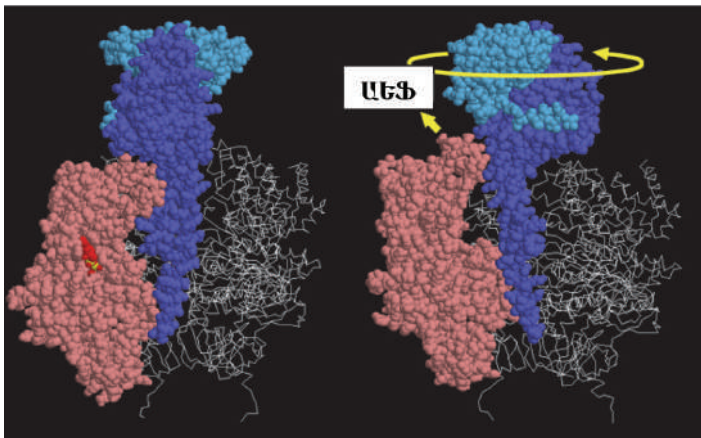
դեցությունը F_1 -ի հետ, որի արդյունքում արգելակվում է ԱԵՖ-ի հիդրոլիզը, բայց ոչ նրա սինթեզը: Այդ սպիտակուցը հայտնաբերվել է տարբեր բույսերում և կաթնասունների արտամկանում ու լյարդում, կազմված է 56-ից մինչև 87 ամինաթթվային մնացորդներից: F_1 -ի հետ նրա կապումը կատարվում է α և β ենթամիավորների համան հատվածներում, և կապման համար պահանջվում է ԱԵՖ: Արգելակիչներից են նաև **մելի-պին** սպիտակուցը, որը հայտնաբերվել է մեղվի թույնի մեջ, բույսերի պոլիֆենոլային միացությունները:

Պարզաբանված է միտոքոնդրիումների և քրոմատաֆորների F_0F_1 -ԱԵՖազի արգելակումը **օլիգոմիցինի** (տե՛ս **նկ. 3.4**) միջոցով, որը, ինչպես նշել ենք, կապվում է ոչ միայն OSCP-ի, այլ նաև F_0 -ի c ենթամիավորի հետ: Ընդ

որում՝ վերջինի α պարուրված հատվածների գլիցինի և գլյուտամինի մնացորդները էական դեր ունեն օլիգոմիցինի հետ փոխազդեցության մեջ: Այդ նույն ամինաթթվային մնացորդները մասնակցում են F_0 -ով H^+ -ների տեղափոխման գործընթացին: Սակայն օլիգոմիցինը չի ազդում ոչ ֆոտոսինթեզող բակտերիաների և քլորոպլաստների F_0F_1 -ԱԵՖազի վրա, քանի որ դրանց a ենթամիավորում հայտնի են դարձել որոշակի հատվածներ, որոնք ապահովում են այդ հակաբիոտիկի նկատմամբ F_0 -ի կայունությունը:

Հետաքրքիր է այն, որ միտոքոնդրիումների F_1 -ի բոլոր և F_0 -ի մի քանի ենթամիավորները գաղտնագրվում են բջջակորիզի գեներով և սինթեզվում են բջջապլազմում:

ԱԵՖ-ի (ԱԿՖՕՖ) սինթեզի կամ

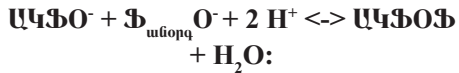


Նկ. 3.6. F_1 -ում ԱԵՖ-ի սինթեզի ընթացքում γ ենթամիավորի՝ սեփական առանցքի շուրջ պտույտան կամ ռոտացիայի պարկերը

Մի վիճակում β ենթամիավորը (նշված է մուգ վարդագույնով) կապում է ԱԿՖ և $\Phi_{\text{անօրգ}}$ (ջախից), և γ ենթամիավորի (նշված է կապույտ գույնով) պտույտի ընթացքում նրանից անջատվում է ԱԵՖ-ը (աջից):

Ե ենթամիավորը նշված է երկնագույնով:

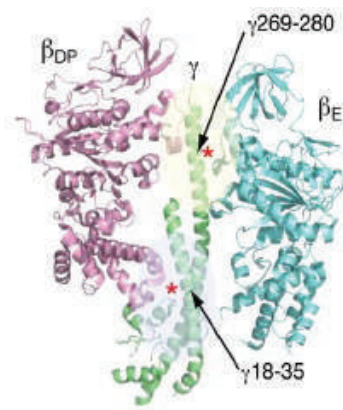
ճեղքման ԱԵՖազի աշխատանքը Պ. Սիտչեյը ներկայացրել է հետևյալ հավասարումով՝



Այս ռեակցիայում $\Delta\mu_{\text{H}}^+$ -ը շեղում է քիմիական հավասարակշռությունը դեպի աջ:

$\Delta\mu_{\text{H}}^+$ -ը, իրոք, որոշում է թաղանթով H^+ -ների տեղափոխման ակտերի միջին քիվը: Ենթադրվում է, որ **ԱԵՖ-ի սինթեզն իրագործվում է դեպի F_oF_1 -ի ակտիվ կենտրոն H^+ -ների մղման ու, հեղեղաբար, դրանց կինետիկ էներգիայի ձեռնարկման միջոցով:**

Հետագա փորձարարական ուսումնասիրությունների հիմքում ընդունվել է էլեկտրոնակոնֆորմացիոն փոխազդեցությունների դերն ԱԵՖազի աշխատանքի մեխանիզմում: Դրանց արդյունքում հաջողվել է հիմնավորել F_oF_1 -ի կողմից **ԱԵՖ-ի սինթեզի հիմնական սկզբունքները:** Նախ, **ԱԿՖ-ն և $\text{Ֆ}_{\text{անօրգ}}$ -ը, կապվելով F_1 -ի հետ, կարող են նրա ակտիվ կենտրոնում ինքնաբերաբար կերպով առաջացնել ԱԵՖ առանց արտաքին էներգիայի որևէ աղբյուրի:** Դա հնարավոր է փոխազդող սուսպորատների միջև և ֆերմենտի արդյունավետ կոնֆիգուրացիայի դեպքում, որում սուսպորատների միջև հեռավորությունները չեն գերազանցում քիմիական կապերի երկարությունները: Այդպիսի կոնֆորմացիայում ԱԵՖ-ի սինթեզի կատալիտիկ ակտի համար չի պահանջվում ակտիվացման ջերմային էներգիա: Իսկ չի՞ հակասում այդ պահանջը թերմոդինա-



Նկ. 3.7. Աղիքային ցուպիկի F_oF_1 -ԱԵՖազի γ և β ենթամիավորների իրար հետ փոխազդեցության պարկերը ռենդգենաբյուրեղագրանցման տվյալների հիման վրա

Նշված է γ ենթամիավորի 269-280-րդ դիրքերի ամինաթթվային մնացորդների հատվածը, որի միջոցով տեղի է ունենում փոխազդեցություն ԱԿՖ-ի առկայությամբ ակտիվ կենտրոնում β ենթամիավորի (β_E) հետ: γ ենթամիավորի 18-35-րդ ամինաթթվային մնացորդներն իրագործում են փոխազդումը ϵ -ի հետ:

միկայի 1-ին օրենքին: Իհարկե ոչ, քանի որ խոսքը չի գնում ազատ ԱԵՖ-ի սինթեզի մասին: ԱԵՖ-ը կապված է F_1 -ում: Արտաքին էներգիան պահանջվում է ջրային միջավայրից ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնում ԱԿՖ-ի ու $\text{Ֆ}_{\text{անօրգ}}$ -ի կապման, ինչպես նաև նրանից դեպի ջրային միջավայր ԱԵՖ-ի անջատման համար: **Ակտիվ կենտրոնում ԱԵՖ-ի սինթեզի համար արտաքին էներգիա չի պահանջվում: Դա հնարավոր է, քանի որ ակտիվ կենտրոնում ԱԵՖ-ի նկատմամբ խնամակցությունն ավելի մեծ է, քան ԱԿՖ-ի և $\text{Ֆ}_{\text{անօրգ}}$ -ի նկատմամբ:**

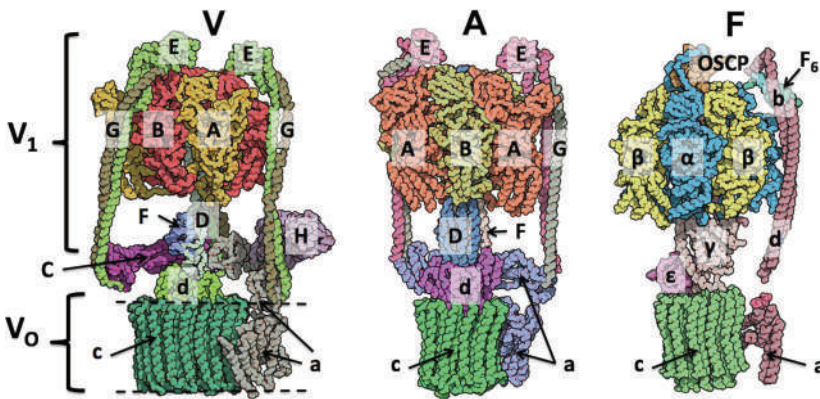
մամբ: Ակտիվ կենտրոնից սինթեզված ԱԵՖ-ի անջատումը, ըստ Պ. Բոյերի, իրականանում է ԱԵՖագում **կոնֆորմացիոն անցման** արդյունքում, որն իր հերթին հետևում է էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի սպիտակուցային բաղադրամասերի նմանատիպ փոփոխություններին:

Նշենք նաև, որ F_1 -ի ակտիվ կենտրոնում ԱԵՖ-ի կամ ԱԿՖ-ի և $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի կապման և տեղաշարժման գործընթացները պետք է լինեն հաշվեկշռված դրական և բացասական լիցքավորված խմբերի լիցքերով:

F_1 -ի ակտիվ կենտրոնում կապված ԱԵՖ-ի դիսոցման հաստատունը մոտավորապես 10^{-12} Մ է, իսկ կոնֆորմացիոն անցման և ԱԵՖ-ի անջատման ընթացքում այն հավասար է 10^{-6} - 10^{-5} Մ-ի: Այդպիսի փոփոխությունը փաստորեն պայմանավորվում է $\Delta\mu_H^+$ -ով: Ընդ որում՝ F_0F_1 -ի 3 β ենթամիավորների մուկլեոտիդներ կապող երեք կենտրոններն էլ մասնակցում են կատալիզին ու միմյանց հետ փոխազդում են **կոուպերապիվ ձևով**: Կապման կենտրոնը կարող է գտնվել բաց, ազատ (չամրացված) և կապված (ամուր ամրացված) վիճակներում: Մեկ ակտիվ կենտրոնում ԱԿՖ-ի և $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի կապումը նպաստում է մյուսից առաջացած ԱԵՖ-ի անջատմանը: Տարբեր կենտրոններում կապման փոփոխության Պ. Բոյերի այսպիսի պատկերացումը շատ հավանական է և լրացվել է Ջ. Ուոլկերի կողմից, ըստ որի՝ $\Delta\mu_H^+$ -ի **գուգորդումը F_1 -ի ակտիվ կենտրոնում ԱԿՖ-ի և $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի կապման ու նրանից ԱԵՖ-ի անջատման հետ իրագործվում է այդ**

գործոնի γ ենթամիավորի՝ սեփական առանցքի շուրջ պտտման կամ ռոտացիայի միջոցով (նկ. 3.6): Ընդ որում՝ պտտման արագությունը կարող է կազմել մեկ րոպեում 7 հազար պտ.: Փաստորեն $\Delta\mu_H^+$ -ը **սկզբից ձևափոխվում է մեխանիկական էներգիայի և հետո օգտագործվում է քիմիական աշխատանքի կապարման վրա:** Յույց է տրվել, որ այդպիսի պտույտը F_1 -ում կատարվում է $\alpha_3\beta_3$ համալիրի նկատմամբ և ժամացույցի սլաքին հակառակ ուղղությամբ (տե՛ս **նկ. 3.6**): Ընդ որում՝ γ ենթամիավորի կոնֆորմացիոն փոփոխությունները նրա 242-րդ դիրքում արգինինի ու 269-րդի գլյուտամինի մնացորդների մասնակցությամբ հաջորդաբար փոխանցվում են β ենթամիավորներին՝ փոփոխելով վերջինների կոնֆորմացիաները և անջատելով սինթեզված ԱԵՖ-ի մոլեկուլները, իսկ 23-րդ դիրքում մեթիոնինի մնացորդի միջոցով γ ենթամիավորը փոխազդում է ϵ -ի հետ (**նկ. 3.7**): γ ենթամիավորի այդպիսի կոնֆորմացիոն փոփոխությունների շարժիչ ուժն ամինաթթվային մնացորդների հաջորդական պրոտոնացումն ու ապապրոտոնացումն են, որոնք իրականանում են ԱԵՖսինթեզում $\Delta\mu_H^+$ -ի հաշվին H^+ -ների տեղափոխման ընթացքում:

ԱԵՖ-ի սինթեզի ընթացքում տեղի ունեցող կոնֆորմացիոն փոփոխությունները փորձնականորեն ցույց են տրվել ձևափոխող նյութերի օգնությամբ նրա կինետիկայի ուսումնասիրման, մոլուցների սպեկտրալ հատկությունների փոփոխությունների որոշման, հակամարմինների հետ



Նկ. 3.8. Վակուոլային (V) և արքեյային (A) ԱԵՖազի համեմատումը միպրոքոնդրիումների ԱԵՖազի (F) հետ

փոխազդող F_0F_1 -ի ենթամիավորների էլեկտրոնային մանրադիտարկման և տարբեր ենթամիավորների միջև ցիս-տեինի մնացորդների փոխազդեցության փոփոխությունների որոշման արդյունքում: Դրանք լրացվել են F_0F_1 -ի ենթամիավորների բյուրեղագրանցման տվյալներով: Ստացված արդյունքները հաստատում են **ռոտացիոն կապալիզը** F_0F_1 -ԱԵՖազում, որը պատվող շարժիչ է կենդանի օրգանիզմներում: Այդ մեխանիզմն ապահովում է H^+ -ների տեղափոխման և ԱԵՖ-ի սինթեզի գործընթացների զուգորդումը: Նրանում տարբերում են պատվող՝ **ռոտորային** և հենքային՝ **ստատորային** մասերը: Արդեն նշել ենք ռոտորի մասին: Բակտերիաներում ստատորը կազմում են 2 b ենթամիավորները σ -ի հետ միասին, իսկ միտոքոնդրիումներում՝ b ենթամիավորը, OSCP-ն, d և F_6 ենթամիավորները (տե՛ս **նկ. 3.5**): Ստատորը ոչ միայն միացնում է F_1 -ի $\alpha_3\beta_3$ հեքսամերը (վեցամերը) F_0 -ի a ենթամիավորին,

այլ նաև կանխում նշված հեքսամերի պտույտները՝ պտտվում է միայն γ ենթամիավորը:

Նման ռոտացիոն մեխանիզմ ենթադրվում է նաև F_0F_1 -ԱԵՖազի համար, երբ իրականացնում է ԱԵՖ-ի հիդրոլիզ:

Իսկ կարելի՞ է արդյոք ռոտացիոն պատկերացումը համարել միակն այդպիսի գուգակցման մեխանիզմում: **F_0F_1 -ի միջով H^+ -ների տեղափոխման, այդ ԱԵՖազում ենթամիավորների փոխազդեցության, սպիտակուցների դինամիկական վարքի և դրանց նուրբ կառուցվածքի մասին պատկերացումները դեռևս միանշանակ չեն:**

Հետաքրքիր է այն, որ այդ ԱԵՖազները տարբեր սպիտակուցների, դեղամիջոցների և այլ նյութերի ընկալիչներ են, մասնակցում են արյան անոթների զարգացմանը, լիպիդների նյութափոխանակությանը, ներքծջային pH-ի և քաղցկեղային բջիջների աճի կարգավորմանը: Հետևաբար դրանց հետ

տարբեր նյութերի փոխազդեցությունը կարող է կարևոր դեր ունենալ բնականոն պայմաններում և տարբեր հիվանդությունների ընթացքում: Յույց է տրվել, օրինակ, որ որոշ հակաանգիոգեն դեղամիջոցներ, կապվելով F_1 -ի և ենթամիավորի հետ, արգելակում են քաղցկեղային ուռուցքի աճը:

H^+ -ային ԱԵՖազներ հայրնաքերվել են նաև խմորասնկերի և այլ էուկարիոթ բջիջների վակուոլներում (V) և արքեյներում (A) (նկ. 3.8):

Վակուոլային ԱԵՖազը կազմված է երկու գործոններից՝ V_o -ից և V_i -ից, և ունի առնվազն 14 տեսակի ենթամիավորներ (տե՛ս նկ. 3.8): Ի տարբերություն F_oF_1 -ԱԵՖազի՝ այս ԱԵՖազի գործոններն առանձին չեն դրսևորում ակտիվություն: V_o -ն կազմված է c սպիտակուցային ենթամիավորների օղակից, a և d ենթամիավորներից: Ընդ որում՝ c ենթամիավորը հանդիպում է տարբեր իզոձևերով՝ c' -ը և c'' -ը շատ ավելի մեծ են, քան նույն ենթամիավորը F_o -ում: V_i -ը կազմված է A և B կրկնվող միավորներից, A -ում գտնվում է ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնը, D և F ենթամիավորներից, որոնք կազմավորում են կենտրոնական պտտվող առանցքը (ռոտոր), ու E և G ենթամիավորներից, որոնք ձևավորում են ստատորային կառույցը: Վերջինս ներկայացված է երեք կրկնությամբ և կապվում է դարպասային կառույցի հետ՝ կազմված C , H ենթամիավորներից և a ենթամիավորի թաղանթից դուրս գտնվող հատվածից: V_i -ում կենտրոնական առանցքի կայուն դիրքավորումը բացատրվում է գազաթային հատվածում որոշակի

ամինաթթվային մնացորդների և դրական ու բացասական լիցքավորված հատվածների առկայությամբ: Այս ԱԵՖազը հայտնաբերվել է նաև լիզոսոմներում: ***Արքեյների A_oA_i -ԱԵՖազում հիմնական ենթամիավորների տեսակների, դրանց ամինաթթվային մնացորդների պարունակության և կառուցվածքի նմանության հետ միասին առանձնահատուկ են երկու սպարորային կառույցների առկայությունը միտոքոնդրիումայինում մեկի փոխարեն (տե՛ս նկ. 3.8) և Na^+ -ի տեղափոխումը H^+ -ի փոխարեն:***

Նշված ԱԵՖազների աշխատանքի համար ընդունվում է ռոտացիոն կատալիզի մեխանիզմը, սակայն շատ հարցեր մնում են ուսումնասիրությունների առարկա: Հետաքրքիր է պարզաբանել կենտրոնական առանցքի հակադարձ պտույտների կանխման խնդիրը:

V_oV_i -ԱԵՖազի հետաքրքիր հատկություններից է նրա անսովոր կարգավորումը՝ ուղղված ԱԵՖ-ի ճեղքման ընթացքում էներգիայի կորստի կանխմանը: Ենթադրվում է, որ ***որոշակի պայմաններում այս ԱԵՖազի ակտիվության փոփոխություն կարող է դիտվել V_o և V_i գործոնների միմյանցից վերահսկելի հեռացումը:*** Վերջին տարիներին պարզ է դարձել, որ ավելի հավանական է նրանց կոնֆորմացիայի մուրթ փոփոխությունը՝ վերակառուցումը:

Վակուոլային ԱԵՖազն արգելակվում է բաֆիլոմիցին հակաբիոտիկի, NO_3 -ի և մի շարք այլ արգելակիչների կողմից, ինչպես նաև ԴՅԿԴ-ի բարձր

կոնցենտրացիաներով:

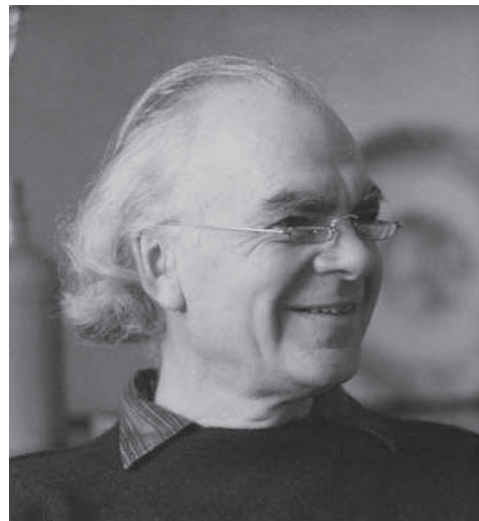
Վերջին տարիներին H^+ -ային ԱԵՖազ հայտնաբերվել է տարբեր կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթում: Ի տարբերություն միտոքոնդրիումային ԱԵՖազների՝ իր կազմում այն ունի լրացուցիչ ենթամիավորներ: Կարող է իրականացնել ԱԵՖ-ի սինթեզ: Ցույց է տրվել, որ այս ԱԵՖազներում F_0 -ի F_6 ենթամիավորը կապված է արյան ճնշման կարգավորման հետ, e ենթամիավորն ընդգրկված է ԱԵՖազի g ենթամիավորը գաղտնագրող գենի և պրոտոքաղցկեղային գեներից մեկի հաշվման մեջ: Այդ ԱԵՖազը որոշակի դեր է խաղում ներբջջային pH-ի կարգավորման, բջիջներում լիպիդների փո-

խանակության, ինչպես նաև բջիջների տարալուծման գործում: Առաջարկվում է միտոքոնդրիումայինի հետ միասին պլազմային թաղանթի ԱԵՖազն օգտագործել որպես մոլեկուլային թիրախ տարբեր հիվանդությունների, այդ թվում՝ քաղցկեղի բուժման գործում:

H^+ -ային ԱԵՖազներ հայտնաբերվել են նաև սնկերի և բույսերի բջիջների պլազմային թաղանթներում: Այս ԱԵՖազներն իրենցից ներկայացնում են մեկ պոլիպեպտիդային շղթայով ֆերմենտներ, որոնք ունեն մոտավորապես 100 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված: Նրանք գործում են միայն ԱԵՖ-ի հիդրոլիզի ուղղությամբ և արգելակվում են ԴՅԿԴ-ի միջոցով:

3.2. ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ԶՈՒԳՈՐԴՄԱՆ ՔԵՄԻՍՏՄՈՍԱՅԻՆ ՏԵՍՈՒԹՅՈՒՆԸ

Կենդանի բջիջներում ամենաէական գործընթացներից են, ինչպես արդեն նշել ենք, էլեկտրոնների արտաքին ակցեպտորների մասնակցությամբ օրգանական նյութերի օքսիդացումը կամ շնչառությունը և ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացումը կամ ԱԵՖ-ի սինթեզը: Դրանք իրականացնում են թաղանթներում: **Այդ երկուսի միջև կապը կամ դրանց զուգորդումը, ըստ երևույթին, իրագործվում է $\Delta\mu_H^+$ -ի միջոցով:** Այսինքն՝ շնչառության ընթացքում էլեկտրոնների փոխանցումը զուգորդվում է թաղանթով H^+ -ների տեղափոխմամբ, երբ վերջինիս արդյունքում ստեղծվում է $\Delta\mu_H^+$: Հետո ԱԵՖ-ի սինթեզը պահանջում է էներգիա, և այդ նպատակով



Նկ. 3.9. Պիթեր Միլեր

ԱԵՖսինթազն օգտագործում է օսմոսային էներգիան՝ $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ը: Վերջինիս այդպիսի միջնորդող դերը հիմնավորել է մեծ Պ. Միտչելը (նկ. 3.9)՝ ձևակերպելով իր *քեմիոսմոսային տեսությունը*:

Էներգիական գուգորդումը $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի միջոցով կազմում է կենսաէներգետիկայի հիմնախնդիրը և կարող է ներկայացվել որպես՝

նյութերի օքսիդացում (էլեկտրոնների արտաքին ակցեպտորի մասնակցությամբ) $\rightarrow \Delta\mu_{\text{H}}^{+} \rightarrow$ ԱԵՖ-ի սինթեզ:

Այսպիսի պատկերում $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ը փաստորեն հանդես է գալիս որպես ԱԵՖ-ի սինթեզի էներգիայի անմիջական աղբյուր, ու *ԱԵՖ-ի սինթեզն իրենից ներկայացնում է ուղղորդված (վեկտորային) գործընթաց*: Նույնպիսի պատկերացում տարածվեց նաև ֆոտոսինթեզի ընթացքում ԱԵՖ-ի սինթեզի համար:

Քեմիոսմոսային տեսության նկատմամբ հետաքրքրությունը շատ մեծ է, քանի որ այն վերաբերում է կյանքի

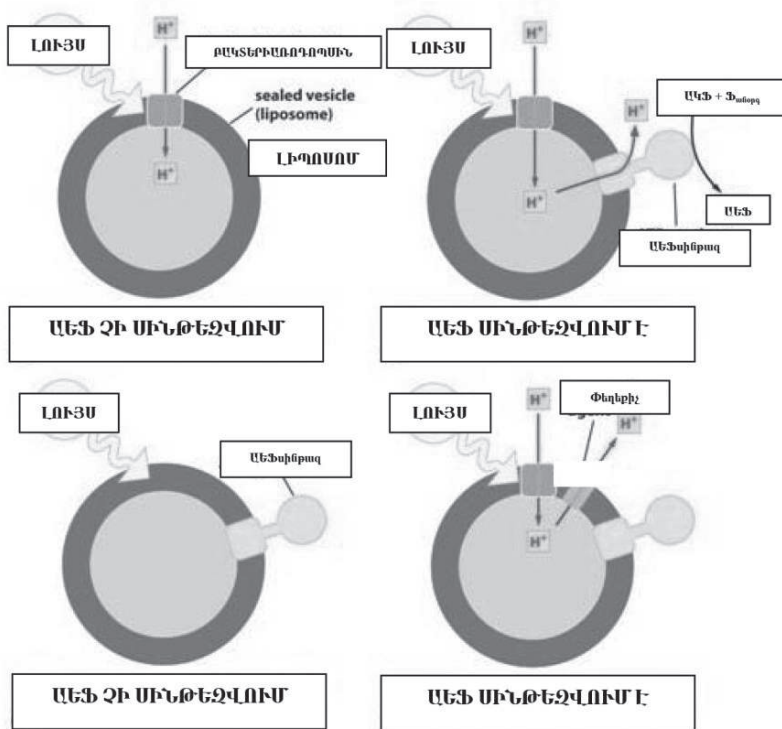
համար առավել էական գործընթացին՝ ԱԵՖ-ի սինթեզին:

Առաջարկելով և հիմնավորելով օքսիդացման և ֆոսֆորիլացման երևույթներում $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի միջնորդող դերը՝ Պ. Միտչելը տվեց մի քանի կարևոր կանխադրույթներ (պոստուլատներ) այն մասին, որ՝

- *գուգորդող քաղանքը պետք է լինի ամբողջական և անքափանցելի ջրածնի, ինչպես նաև կալիումի, հիդրօքսիլի, բլորի և այլ միավալենտ իոնների և էլեկտրոնների համար,*
- *նյութերի օքսիդացման ընթացքում էլեկտրոնների փոխադրումը գուգորդվում է քաղանքով H^{+} -ների տեղափոխման հետ, այսինքն՝ նյութերի օքսիդացման արդյունքում այդ քաղանքի վրա ստեղծվում է $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ կազմավորված երկու քաղաղորիչներից՝ էլեկտրական ($F\Delta\psi$) և օսմոսային ($RT\Delta pH$),*



Նկ. 3.10. Էֆրաիմ Ռեկերը (1913-1991 թթ.) (ձախից) և Յասոն Կազավան (ծնվ. 1932 թ.) (աջից)



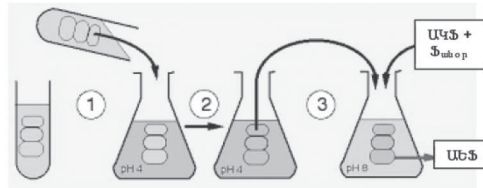
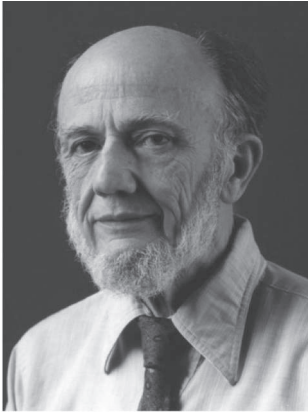
Նկ. 3.11. $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի հաշվին ԱԵՖ-ի սինթեզը բակտերիառոդոպսին ու F_0F_1 -ԱԵՖազ պարունակող լիպոսոմներում

- **ԱԵՖ-ը սինթեզվում է ԱԵՖազի հստակ ֆերմենտային համակարգում $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի հաշվին,**
- **H^+ -ների համար բաղանքի բափանցելիությունը մեծացնող միացությունները՝ փեղեքիչները, տարանջատում են օքսիդացումը և ԱԵՖ-ի սինթեզը:**

Այս պոստուլատները կարևոր են $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի առաջացման համար և նշում են դրա դերն ԱԵՖ-ի սինթեզում:

Անցած տարիների բազմաթիվ փորձարարական հետազոտություններն ուղղվել են միտոքոնդրիումներում, քլո-

րոպլաստներում և բակտերիաներում *in vivo* և *in vitro* պայմաններում շնչառության ու ֆոտոսինթեզի ընթացքում $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի առաջացման և դրա հաշվին ԱԵՖ-ի սինթեզի ապացուցմանը: Նախորդ գլխում արդեն նշել ենք տարբեր գործընթացներում $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի և դրա բաղադրիչների որոշման մոտեցումների ու մեթոդների և $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի առաջացման արժեքների մասին: Ավելացնենք, որ **նյութերի օքսիդացման ընթացքում ԱԵՖ-ի սինթեզ չի արձանագրվել բաղանքի ամբողջականության վնասման դեպքում կամ ոչ բջջային համակարգում:**



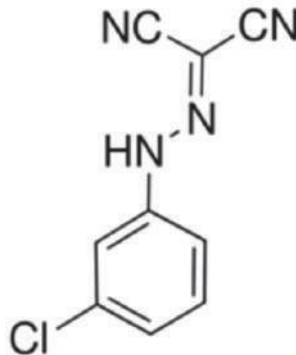
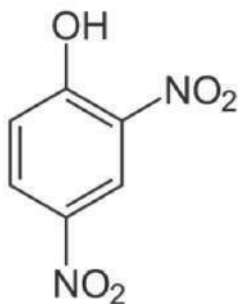
Նկ. 3.12. Անդրէ Թրիդոն Յագենորֆը (1926-2017 թթ.) և ΔpH -ի հաշվին ԱԿՖ-ի սինթեզը քլորոպլաստներում ապացուցող փորձի գծապատկերը

Ակնհայտ է, որ նման պայմաններում խափանվում է $\Delta\mu_H^+$ -ի առաջացումը:

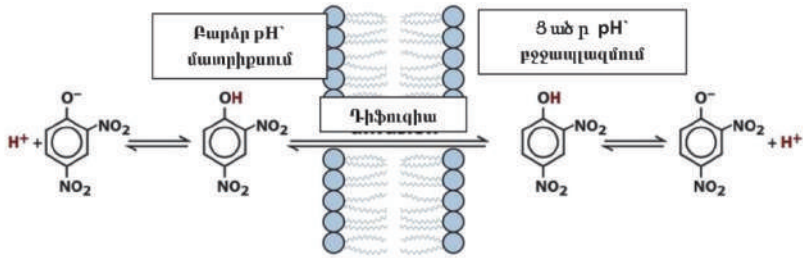
Ընդգծենք **շնչառության ընթացքում $\Delta\mu_H^+$ -ի և դրա բաղադրիչների առաջացումը**, որը ցույց է տրվել, ինչպես նշել ենք, միտոքոնդրիումներում, քլորոպլաստներում և բակտերիաներում տարբեր մեթոդներով: $\Delta\mu_H^+$ -ի և դրա բաղադրիչների առաջացումն արձա-

նագրվել է քլորոպլաստներում և որոշ բակտերիաներում նաև ֆոտոսինթեզի ընթացքում, օրինակ՝ լույսի կարճատև բռնկման դեպքում: Ընդ որում՝ $\Delta\mu_H^+$ -ի և դրա բաղադրիչների արժեքները կախված են միջավայրի pH-ից: Բնականոն պայմաններում $\Delta\Psi$ -ն կարող է կազմել $\Delta\mu_H^+$ -ի $>75\%$ -ը:

$\Delta\mu_H^+$ -ի և դրա բաղադրիչների հաշ-



Նկ. 3.13. 2,4-դինիտրոֆենոլի (չախից) և կարբոնիլցիանիդքլորֆենիլհիդրազոնի (աշից) կառուցվածքային բանաձևերը



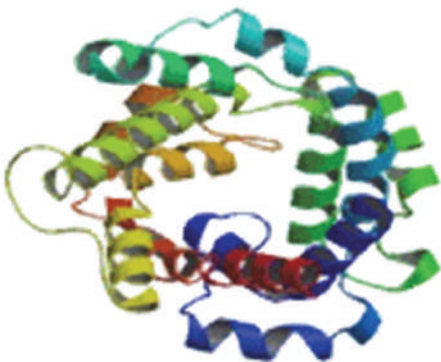
Նկ. 3.14. Դինիորոֆենոլի թաղանթում ներգործության գծապատկերը

վին ԱԵՖ-ի սինթեզի ապացուցման գործում կարևոր էր այն, որ ամերիկացի կենսաէներգետիկոս **Էֆրայմ Ռեկերը** (նկ. 3.10) ԱՄՆ Կոռնելի համալսարանում արձանագրել է ԱԵՖ-ի սինթեզ միտոքոնդրիումներից անջատված ցիտոքրոմ c-օքսիդազ ու F_0F_1 -ԱԵՖ-ի պարունակող լիպիդային բշտիկներում՝ լիպոսոմներում (նկ. 3.11): Նույն արդյունքը ստացել է ճապոնացի կենսաէներգետիկոս **Յասուո Կագավան** (տե՛ս նկ. 3.10) ցիտոքրոմ c-օքսիդազի փոխարենն արքեյներից անջատված բակտերիառոդոպսինի հետ (տե՛ս նկ. 3.10):

Նմանապես ամերիկացի կենսա-

էներգետիկոս **Անդրե Թրիդոն Յազեն-դորֆը** (նկ. 3.12) ԱՄՆ նույն համալսարանում ցույց տվեց, որ քլորոպլաստների պահպանումը թույլ թթուներում (pH 4) ու այնուհետև արագ տեղափոխումն ալկալիական խիտ բուֆերային լուծույթ (pH 8) բերում են նրանց թաղանթի վրա ΔpH -ի ստեղծմանը: Այդ պայմաններում սինթեզվում է ԱԵՖ (տե՛ս նկ. 3.11): Այդ արդյունքը հաստատեց ռուսաստանցի ֆիզիկոս **Լև Ալեքսանդրովիչ Բլյումենֆելդը**:

Շատ կարևոր են այն փորձարարական արդյունքները, որոնք հաստատում են միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի վրա **արհեստականորեն**



Նկ. 3.15. Թերմոգենինի կառուցվածքի մոդելը

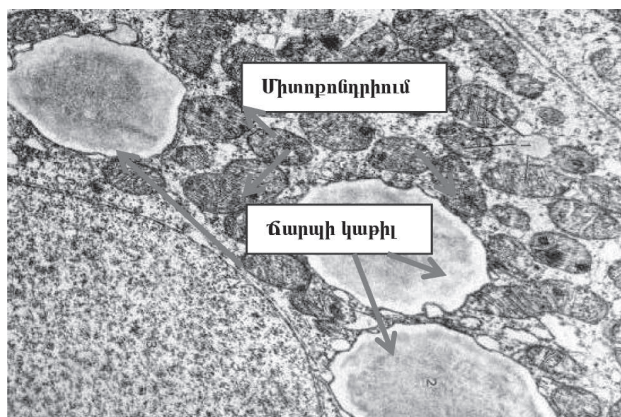
սրեղծված $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի հաշվին F_0F_1 -ԱԵ-Ֆազում ԱԵՖ-ի սինթեզը: Ընդ որում՝ ԱԵՖ-ի առաջացումն ունի բավական բարձր արագություն:

Այնուհետև Ա. Լենինջերը, Վ. Պ. Սկուլաչովը և ռուսաստանցի կենսաֆիզիկոս Ե. Ա. Լիբերմանը ցույց են տվել, որ բնական և արհեստական մի շարք ճարպալուծ միացություններ, օրինակ՝ **դարբեր ճարպաթթուներ, քերմոգենին սպիրակուցը, դինիպրոֆենոլը կամ կարբոնիլցիանհիդրոքսենիլհիդրազոնը (նկ. 3.13)**, ունակ են կապել և տեղափոխել H^+ -ներ, մեծացնում են H^+ -ների համար թաղանթի թափանցելիությունը և նվազեցնում թաղանթների օհմական դիմադրությունը (տե՛ս **նկ. 3.14**): Այդ պատճառով դիտվում է $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի ցրում ջերմության ձևով և ԱԵՖ-ի սինթեզի արգելակում: Այդպիսի միացությունները կոչվում են **փեղեքիչներ**:

Այս երևույթն օգտագործվում է որոշ կենդանի օրգանիզմներում տարբեր վիճակներում: Օրինակ՝ տաքարյուն

կենդանիների գորշ ճարպային հյուսվածքի բջիջների միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթն ունի H^+ -ների համար թափանցելի ծակոտիներ, որոնք առաջանում են **քերմոգենին** սպիտակուցի մասնակցությամբ: Քննարկվում է նաև մի այլ տեսակետ այն մասին, որ թերմոգենինը ձևավորում է ծակոտի, որով անցնում են ճարպաթթուների անիոնները և փոխանակվում պրոտոնացվածներով: Արդյունքում $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ը ցրվում է կամ չի առաջանում: Այդ արդյունքն արձանագրվել է մեկուսացված միտոքոնդրիումների հետ փորձերում:

Թերմոգենինը բացահայտվել է 1979 թ.-ին: Այն կազմում է այդ միտոքոնդրիումների թաղանթային սպիտակուցների 10%-ը, ունի 32.2 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 306 ամինաթթվային մնացորդներից, ունի α -պարութրավորված մինչև 5 հատվածներ (**նկ. 3.15**) ու իր ամինաթթվային հաջորդականությամբ մոտ է այլ բջիջների միտոքոնդրիումների ԱԵՖ/ԱԿՖ փոխա-



Նկ. 3.16. Գորշ ճարպային հյուսվածքի բջիջներում միտոքոնդրիումների մեծ քանակը՝ ճարպային կաթիլների շուրջ



Նկ. 3.17. Չղջիկների և արջերի օրգանիզմներում լավ է զարգացած գորշ ճարպը

նակչին: Յույց է տրվել նաև, որ թերմոգենին սպիտակուցն ունի ԱԵՖ և ԴՆԹ կապող կենտրոններ, և ենթադրվում է, որ այդ կարևոր միացությունների կապումն ունի կարգավորիչ նշանակություն: Այն կոչվում է նաև **1-ին փեղեքիչ սպիտակուց**: Վերջինս արդեն կլոնավորվել է:

1997 թ.-ին տարբեր հյուսվածքների, այդ թվում՝ գլխուղեղի բջիջների միտոքոնդրիումներում հայտնաբերվել է նաև այդ սպիտակուցի հոմոլոգը՝ **2-րդ փեղեքիչ սպիտակուցը**: Նրա քանակը շատ ավելի քիչ է, քան գորշ ճարպային հյուսվածքի բջիջներում թերմոգենինինը՝ կազմելով դրա 1%-ը: Ենթադրվում է, որ այս սպիտակուցի ակտիվությունը խթանվում է սուպերօքսիդի միջոցով, և այն մասնակցում է թթվածնի ակտիվ ձևերի կարգավորմանը: Կմախքային մկաններում արդեն հայտնի է **3-րդ փեղեքիչ սպիտակուցը**:

Պրոպոնաֆորային սպիտակուցների առկայության պարճառով ԱԵՖ-ի սինթեզ փեղի չի ունենում, և նյութերի օքսիդացման ընթացքում անջատված էներգիան չհափոխվում է ջերմության: Դարպային հյուսվածքի գորշ գույնը պայմանավորված է նրա միտոքոնդրիումների մեծ թվով

(նկ. 3.16) և դրանց ներքին թաղանթի ներփքումների մեծ մակերևույթով ու Fe^{3+} պարունակող ցիտոքրոմների մեծ քանակով: Այդ միտոքոնդրիումներում շնչառական համալիրների պարունակությունն էապես գերազանցում է H^+ ային ԱԵՖսինթեզները: Նրանց ներքին թաղանթում առկա են ծակոտիներ, և ԱԵՖ-ի սինթեզ գրեթե չի կատարվում:

Գորշ ճարպային հյուսվածքը զարգացած է մազածածկույթից զուրկ կենդանիների ձագերի և ձմեռային քուն մտնող հասուն կենդանիների, օրինակ՝ չղջիկների կամ արջերի (նկ. 3.17), ինչպես նաև նորածին երեխաների օրգանիզմում: Այն կազմում է մարմնի զանգվածի 1-2%-ը, նորածին երեխաների օրգանիզմում՝ 5%-ը: Հանդիպում է նաև հասուն մարդկանց օրգանիզմում: Գորշ ճարպային հյուսվածքում ճարպաթթուների օքսիդացումը մինչև մոտավորապես 10 անգամ և թերմոգենինի սինթեզն էապես խթանվում են միջավայրի ջերմաստիճանի նվազման դեպքում:

Հետաքրքիր է նաև, որ թերմոգենինն ակտիվանում է բջջապլազմում ազատ ճարպաթթուների քանակի աճի ընթացքում, որոնց հետ փոխազդեցության արդյունքում այն փոխում է իր կոն-



Նկ. 3.18. Չինական կաղամբը

ֆորմացիան և դառնում քափանցելի H^+ -ների համար: Այդպիսի փոփոխություններ դիտվում են նաև ֆիզիկական աշխատանքի ընթացքում: Գորշ ճարպային հյուսվածքն ընդունակ է անջատելու մինչև 400 Վտ ջերմություն մեկ կգ զանգվածի հաշվարկով, որը հարյուր անգամ շատ է մյուս հյուսվածքների ջերմածին ունակությունից:

Նույն ձևով ջերմության անջատում դիտվում է արևելյան կամ չինական կաղամբի (նկ. 3.18), որոշ շուշանագիների և այլ բույսերի ծաղիկներում: Դա դիտվում է միջավայրի ջերմաստիճանի նվազման դեպքում, երբ միտոքոնդրիումներում խթանվում է շնչառությունը: Ենթադրվում է, որ ջերմության գերարտադրությունը կարող է պայմանավորված լինել միտոքոնդրիումների բաժանման և աճի արդյունքում դրանց քանակի ավելացումով: Չինական կաղամբի ծաղիկների ջերմաստիճանը կարող է մինչև 35°C -ով բարձր լինել միջավայրի ջերմաստիճանից: Շնչառության ակտիվացման հաշվին ջերմարտադրություն դիտվում է նաև որոշ բույսերի, օրինակ՝ աշնանացան հա-

ցագիների ծիլերում:

Շնչառության և ֆոսֆորիլացման գործընթացների փեղեքում դիտվում է նաև թռչունների և կաթնասունների կրկնակի սառեցման ընթացքում: Դրա ցուցանիշն է կմախքային մկանների միտոքոնդրիումներում Ֆ/Օ հարաբերության կտրուկ նվազումը: Այդ դեպքում ցույց են տրվել **մկաններում ազատ ճարպաթթուների քանակի էական ավելացումը լիպազների մասնակցությամբ և նրանց միջոցով փեղեքման խթանումը**: Դեռ ավելին, թաղանթներով քափանցում են ճարպաթթուների անիոնները, որոնք և տարանջատում են շնչառությունը և ֆոսֆորիլացումը: Ենթադրվում է, որ ճարպաթթուների անիոններն արգելակում են թաղանթում ԱԵՖ/ԱԿՖ փոխանակիչը և դրանով ևս կասեցնում ԱԵՖ-ի սինթեզը: Դարպաթթուների փեղեքիչ ներգործությունը կարող է դադարել, երբ այդ թթուների վերակառուցումը թաղանթներում զիջում է դրանց β օքսիդացմանը, որին արդեն ծանոթ ենք: Նման կարգավորումն ունի մեծ հետաքրքրություն: Հետաքրքիր է նաև,

որ ԱԵՖ/ԱԿՖ փոխանակիչն իր ամինաթթվային մնացորդների հաջորդականությամբ և տարածադիրքային կառուցվածքով նման է թերմոգենինին:

Շնչառության և ֆոսֆորիլացման փեղեքման ուսումնասիրություններից ելնելով՝ առաջարկվեց տարբեր փեղեքիչներ օգտագործել մարդու ճարպակալման դեմ պայքարում: Սակայն ցույց տրվեցին այդ միացությունների բունավոր հատկությունները, և շատ արագ այդ առաջարկը մերժվեց:

Միտոչլի տեսությամբ բացատրվեցին նաև միտոքոնդրիումներում շնչառության ընթացքում միջավայրի թթվեցման կամ դետերգենտների առկայությամբ օքսիդային ֆոսֆորիլացման արգելակման և այլ փորձարարական տվյալներ:

Նշենք նաև, որ ջերմության անջատում կարող է տեղի ունենալ կենդանիների մկանների կծկման ընթացքում ակտոմիոզինային համալիրի ԱԵՖ-ազային ակտիվության հաշվին: Նույնպիսի արդյունք կարող է դիտվել շնչառության այլընտրանքային օքսիդացների ակտիվության հաշվին:

Վերծանելով ԱԵՖ-ազի առանցքային դերը և H^+ -ների տեղափոխման նշանակությունը ԱԵՖ-ի սինթեզում՝ տարիներ հետո Պ. Միտչելը վերաձևակերպեց իր տեսության պոստուլատները՝

- **ԱԵՖ-ազները ջրադեհիդրատացման համակարգեր են ջրի և ԱԵՖ-ի համար հատուկ հստակություններով, և նրանց բնականոն գործառույթը բաղանթով H^+ -ների դարչնելի տե-**

ղափոխումն է ջրի և (ԱԵՖ/ԱԿՖ + $\mathcal{F}_{\text{անթրո}}$)-ի միջև վերականգնողական համարժեքների հոսքի առաջացման նպատակով,

- **գուգորդող բաղանթների օքսիդավերականգնողական շղթաները կապալիզում են օքսիդավերականգնողական տարբեր պոտենցիալներով բաղադրիչների միջև վերականգնողական համարժեքների էլեկտրոնների զույգերի և ջրածնային խմբերի հոսքերը, և նրանց բնականոն գործառույթն օքսիդացման ընթացքում բաղանթով H^+ -ների տեղափոխման և վերականգնողական համարժեքների միջև դարչնելի գուգորդումն է,**

- **գուգորդող բաղանթներում գործում են սուբստրատների նկատմամբ յուրահատուկ փոխանակային համակարգեր, որոնք իրականացնում են անիոնների փոխանակում OH^- -ների և կատիոնների փոխանակում H^+ -ների հետ, և նրանց բնականոն գործառույթը pH -ի և օսմոսային բաղադրիչի կարգավորումն է,**

- **նշված համակարգերը գտնվում են բաղանթում, որը քիչ քափանցելի է H^+ -ների և տարբեր կատիոնների ու անիոնների համար:**

Այս պոստուլատներն ամբողջովին հաստատվեցին, և քեմիոսմոսային տեսությունն ընդունվեց:

Փաստորեն քեմիոսմոսային տեսությունը հիմնավորեց կենդանի

բջիջներում էներգիային զուգորդման կարևորագույն սկզբունքները, որոնք ստացան իրենց ապացույցները: Այդ սկզբունքներն արդեն գտել են իրենց կիրառությունները փարբեր ոլորտներում: Սակայն շատ արդյունքներ մնում են անհասկանալի և նոր բացատրություններ են պահանջում:

Բանավեճերի առարկա է շնչառության ընթացքում էլեկտրոնների փոխանցման և H^+ -ների տեղափոխման

զուգորդման մեխանիզմը: Դա շատ բարդ համակարգ է: Միտոչենի առաջարկած Q ցիկլում մեկ զույգ էլեկտրոնների հաշվարկով կարող են տեղափոխվել $2 H^+$ -ներ, սակայն փորձերի քանակական վերլուծությունները ցույց են տալիս H^+ -ների տեղափոխման թվի ավելի բարձր արժեքներ: Այնուհետև՝ արդյո՞ք էներգիական զուգորդմանը մասնակցում են թաղանթով տեղափոխվող H^+ -ները, թե նրան մասնակից են նաև թա-

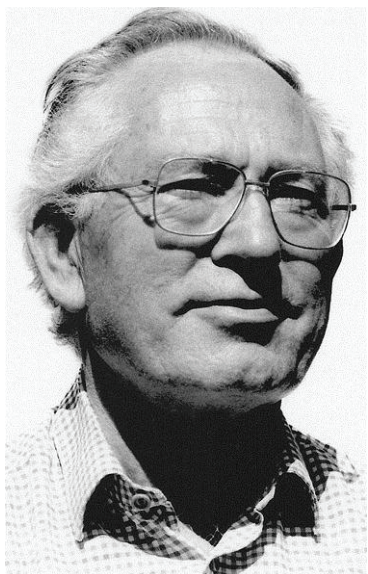
3.3. ԷՆԵՐԳԻԱԿԱՆ ԶՈՒԳՈՐԴՄԱՆ ԱՅԼԸՆՏՐԱՆՔԱՅԻՆ ՎԱՐԿԱԾՆԵՐ

դանքի ներսում փոխանցվող H^+ -ները:

Քեմիստուսային տեսությունից գատ՝ գոյություն ունեցող դժվարությունները հաղթահարելու և փորձարարական տվյալները մեկնաբանելու

համար առաջարկվել են **այլընտրանքային վարկածներ**: Դրանք ըստ էության վերաբերում են այն ուղուն, որով անցնում են H^+ -ները, զուգորդվելով նյութերի օքսիդացման և ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման գործընթացների հետ, և, որպես հետևություն, $\Delta\mu_H^+$ -ի դերին F_0F_1 -ԱԵՖազի աշխատանքում:

Միտոչենի հետ միաժամանակ նրա լավագույն գործընկեր և ընդդիմախոս, անգլիացի քիմիկոս և կենսաֆիզիկոս **Ռոբերտ Ջոզեֆ Պաթոն Վիլյամսը** (նկ. 3.19) գտնում է, որ նշված գործընթացները զուգորդվում են ոչ թե թաղանթի լայնքով H^+ -ների տեղափոխման և $\Delta\mu_H^+$ -ի առաջացման շնորհիվ, այլ թաղանթի ներսում էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայից դեպի F_0F_1 -ԱԵՖազ H^+ -ների տեղափոխման հաշվին: Ենթադրվում է, որ նյութերի օքսիդացման և ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման մեխանիզմների միջև կա տեղային (անմիջական) կապ, և H^+ -ները տեղափոխվում են թա-



Նկ. 3.19. Ռոբերտ Ջոզեֆ Պաթոն Վիլյամսը (1926-2015 թթ.)

ղանքային լիպիդներով կամ սպիտակուցներով: Հաշվի է առնվում այն, որ թաղանթում H^+ -ները կարող են տեղափոխվել տարբեր քիմիական խմբերի միջև ջրածնային կապերով կազմավորված ցանցում: Այսինքն՝ նա առաջարկում է **տեղային էներգիական զուգորդման վարկած**: Որպես հիմնավորում բերվում են փորձարարական տվյալներ այն մասին, որ՝

- շնչառական շղթայի կամ ԱԵՖազի արգելակումը սահմանափակում է մյուսի աշխատանքը,
- H^+ -ների տեղափոխման արագությունը լիպիդներում ավելի մեծ է, քան ջրում:

Հետաքրքիր է այն, որ վերջերս *E. coli*-ում հայտնաբերվել են օքսիդացման և ֆոսֆորիլացման մեխանիզմների միջև H^+ -ներ տեղափոխող սպիտակուցներ, որոնք կարծես թե իրագործում են էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի և F_0F_1 -ԱԵՖազի միջև անմիջական կապ: Այստեղ կարևոր է այն, որ ջրային փուլում 2.5 մվրկ-ում H^+ -ները կարող են անցնել 10 մկմ հեռավորություն, որը մոտավորապես հազար անգամ գերազանցում է միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում շնչառական շղթայի ու F_0F_1 -ԱԵՖազի միջև հեռավորությանը: Այսինքն՝ էներգիական զուգորդման նպատակով թաղանթի ներսում H^+ -ների տեղափոխման անհրաժեշտություն չկա: Մյուս կողմից, տեղային էներգիական զուգորդումը չի բացառում H^+ -ների տեղափոխումը թաղանթով և $\Delta\mu_{H^+}$ -ի ստեղծումը: Միգուցե տեղային գործընթացները կատարում են էներգիայի փոխանցման լրացուցիչ

դեր և նվազեցնում են էներգիայի ձևափոխության ընթացքում դրա կորուստները:

Ճշտելով H^+ -ների տեղափոխման ֆիզիկական ճանապարհը՝ իռլանդացի կենսաֆիզիկոս Ֆիլիպ Մալպրեսը գտնում է, որ շնչառական շղթայի աշխատանքի արդյունքում տեղի են ունենում թաղանթամերձ հատվածում H^+ -ների կուտակում թաղանթի մակերևույթում բացասական լիցքավորված տարբեր խմբերի առկայության պատճառով, կրկնակի էլեկտրական շերտի առաջացում, և այդ շերտում **թաղանթի մակերևույթի ֆիքսված լիցքերը վերահսկում են H^+ -ների հեղադառանումը դեպի F_0F_1 -ԱԵՖազ**: Լրացնելով նման պատկերացումը՝ Վ. Պ. Սկուլաչովն առաջարկում է, որ **H^+ -ների անցումը ջրային փուլից դեպի F_0F_1 -**



Նկ. 3.20. Հանս Վիկտոր Վեստերհոֆը
(ծնվ. 1953 թ.)

ԱԵՖազ ու վերջինիս աշխատանքը խթանվում են ԱԵՖազի շուրջ էլեկտրական դաշտի կողմից, որը ստեղծվում է մինչև 4 մմ հեռավորությամբ թաղանթով H^+ -ների տեղափոխման արդյունքում: Այդ դաշտի դերը կարող է լինել ավելի էական, երբ $\Delta\mu_+^+$ -ը փոքր է ԱԵՖ-ի սինթեզի համար անհրաժեշտ արժեքից:

Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթան և F_2O -ԱԵՖազը կարող են թաղանթում միմյանց հետ բախվել՝ առաջացնելով ժամանակավոր գուգորդող միավորներ: Բախման արդյունքում տեղի են ունենում էներգիայի փոխանցում և ԱԵՖ-ի սինթեզ: Նիդերլանդների կենսաէներգետիկ **Հանս Վիկտոր Վեստերհոֆի (նկ. 3.20) գուգորդող միավորների** այս վարկածն ուշագրավ է, քանի որ ենթադրում է թաղանթների շարժումներ ու դրանցում գտնվող սպիտակուցային համակարգերի տարածադիրքային փոփոխություններ, որոնք, իրոք, դիտվում են թթվածնի յուրացման ընթացքում միտոքոնդրիումներում տարբեր մեթոդների օգնությամբ: Այդպիսի տարածադիրքային փոփոխությունները կարող են հետևել միտոքոնդրիումների ուռչեցմանը և կծկմանը: Վերջիններս հաջորդաբար դիտվում են էլեկտրոնային մանրադիտակի տակ շնչառության սուբստրատների ներմուծման արդյունքում:

Այս վարկածներում ԱԵՖ-ի օքսիդային կամ ֆոտոֆոսֆորիլացման գործընթացում ենթադրվում է տարբեր գործոնների դեր՝ ի լրումն $\Delta\mu_+^+$ -ի:

Դժվար է պնդել, որ հայտնի են բոլոր մոլեկուլային մեխանիզմները, և գործընթացն ամբողջովին պարզաբանված է: Դեռ պետք է ուսումնասիրել նաև H^+ -ների միջոցով էներգիային գուգորդող տարբեր կենդանի օրգանիզմներում, այդ թվում՝ բազմազան մանրէներում, $\Delta\mu_+^+$ -ի նկատմամբ բջիջների զգայունությունը և նրա ընկալումը, ապատեղայնացված $\Delta\mu_+^+$ -ի՝ տեղայնացվածով փոխարինումը կամ այլ իոնի հիմնախնդիրը, սպիտակուցներում լիցքերի տեղափոխման նոր ուղիները 100 կՎ/սմ բնական էլեկտրական դաշտի պայմաններում: Միգուցե այլ բաներ ևս... Մենք հեռու ենք վերջակետ դնելուց:

Կենդանի բջիջների մոլեկուլային տրամաբանության ուսումնասիրությունն անվերջ է: Բայց կարելի է համակարծիք լինել անվանի ամերիկացի կենսաքիմիկոս **Դեիդ Մեյլերի** այն մտքին՝ արտահայտված իր կենսաքիմիայի գրքում, որ երբ օքսիդային ֆոսֆորիլացումը ստանա իր վերջնական լուծումը, պարզ կդառնա, որ **ճշմարտություն կա բոլոր առաջարկված տեսություններում և վարկածներում:**

ԳԼՈՒԽ 4. ԿԵՆԴԱՆԻ ՕՐԳԱՆԻԶՄՆԵՐՈՒՄ ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ՕԳՏԱԳՈՐԾՄԱՆ ՀԻՄՆԱԿԱՆ ԳՈՐԾԸՆԹԱՅՆԵՐԸ

- 4.1. ԿԵՆԴԱՆԻ ՕՐԳԱՆԻԶՄՆԵՐՈՒՄ ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԾԱԽՍԸ ԵՎ ԱՇԽԱՏԱՆՔԸ
- 4.2. ՄԵԽԱՆԻԿԱԿԱՆ ԱՇԽԱՏԱՆՔ: ՇԱՐԺՈՒՆՈՒԹՅԱՆ ՍԿԶԲՈՒՆՔՆԵՐԸ ԵՎ ՁԵՎԵՐԸ
- 4.2.1. ՄԿԱՆՆԵՐԻ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԸ ԵՎ ԿԾԿՈՒՄՆԵՐԸ
- 4.2.2. ՄԱՆՐԷՆԵՐԻ ՄՏՐԱԿՆԵՐԸ ԵՎ ՄԵԽԱՆԻԿԱԿԱՆ ՇԱՐԺՈՒՄՆԵՐԻ ՄԵԽԱՆԻԶՄԸ
- 4.3. ՔԻՄԻԱԿԱՆ ԱՇԽԱՏԱՆՔ: ՆՅՈՒԹԵՐԻ ՄԻՆԹԵԶԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲԶՋՈՒՄ
- 4.4. ՕՍՄՈՍԱՅԻՆ ԱՇԽԱՏԱՆՔ: ՆՅՈՒԹԵՐԻ ԱԿՏԻՎ ՏԵՂԱՓՈԽՄԸ ԹԱՂԱՆԹՆԵՐՈՎ
- 4.5. $\Delta\mu_H^*$ -Ը ՈՐՊԵՍ ԹԱՂԱՆԹԱՅԻՆ ՍՊԵՏԱԿՈՒՅՆԵՐԻ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԸ ԵՎ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐԻՉ
- 4.6. ԱԵՖ-Ի ԵՎ ՊՐՈՏՈՆԱՅԻՆ ԳՐԱԳԻԵՆՏԻ ՏԵՂԱՓՈԽՈՒՄԸ ԿԵՆԴԱՆԻ ԲԶՋՈՒՄ

4.1. ԿԵՆԴԱՆԻ ՕՐԳԱՆԻԶՄՆԵՐՈՒՄ ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ԾԱԽՍԸ ԵՎ ԱՇԽԱՏԱՆՔԸ

Կենդանի օրգանիզմների կենսագործունեությունը, բազմապիսի ֆիզիոլոգիական, կենսաքիմիական, գենետիկական և այլ գործընթացներն անհնար է պատկերացնել ոչ միայն առանց էներգիայի աղբյուրների առաջացման հիմնական և այլընտրանքային կամ պահուստային գործընթացների, որոնց ծանոթացանք նախորդ գլուխներում, այլև առանց էներգիայի օգտագործմամբ տարբեր գործառույթների: ***Առանցնահատուկ են կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի օգտագործման բարձր արդյունավետությունը, դրա իրագործման հսկայական***

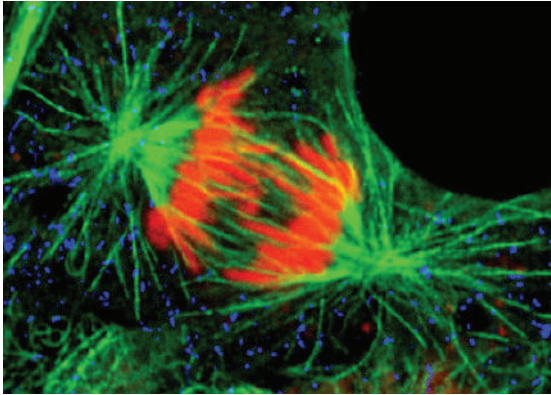
նիզմները և կարգավորման կարարելազործված ուղիների առկայությունը:

Էներգիայի օգտագործման գործընթացները ստորև ներկայացվում են աշխատանքի տարբեր ձևերով, որոնց ուսումնասիրման կարևոր արդյունքները և հետագա ուսումնասիրությունների հիմնախնդիրները ևս կենսաէներգետիկայի հիմնական առարկան են: Դրանք անմիջական առնչություն ունեն կենսաբանության տարբեր ճյուղերի և բնագիտության այլ բնագավառների հետ:

4.2. ՄԵԽԱՆԻԿԱԿԱՆ ԱՇԽԱՏԱՆՔ: ՇԱՐԺՈՒՆՈՒԹՅԱՆ ՍԿԶԲՈՒՆՔՆԵՐԸ ԵՎ ՁԵՎԵՐԸ

Կենդանի օրգանիզմներին, նրանց բջիջներին բնորոշ է շարժունությունը, նրանք անընդհատ շարժվում են և կարարում մեխանիկական աշխատանք:

Բակտերիաների տեղաշարժը և մտրակների միջոցով շարժումները, կենդանի բջիջների կծկումները և բջջակմախքի աշխատանքը, բջիջներ



Նկ. 4.1. Շարժումները բջջի կիսման գործընթացում

րի կիսման ընթացքում դեպի տարբեր բևեռներ բրոմոսոմների տարամիտումը, բույսերի աճը և դեպի արևը նրանց տերևների ուղղվածության փոփոխումը, նախակենդանիների շարժումները և կեղծ ոտիկների առաջացումը, կենդանիների մկանների կծկումները և բազմաթիվ այլ երևույթներ շարժումնության օրինակներ են (նկ. 4.1 և 4.2):

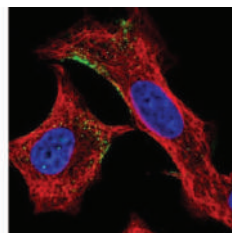
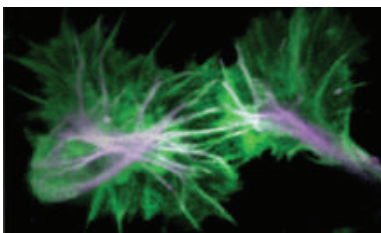
Կենդանի համակարգերի շարժունության երկու սկզբունքներից են արտաքին էներգիայի օգտագործումը և կառուցվածքային ու կարգավորիչ սպիտակուցների միջոցով իրականացումը:

Շարժունության բազմազան երևույթները դասվում են երկու՝ մկանային կծկման և ոչ մկանային շարժ-

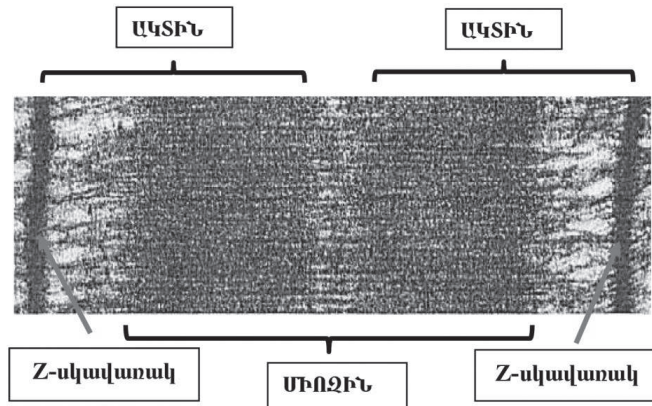
ման խմբերում: Մկանային կծկման խմբին են պատկանում կենդանիների մկանային և բջիջների բջջակմախքի շարժումները: Այս խմբի մեխանիկական աշխատանքը կատարվում է հիմնականում ԱԵՖ-ի էներգիայի հաշվին: Ոչ մկանային շարժման խմբին են դասվում շարժունության այլ դրսևորումները, այդ թվում մարսկների կծկումը, որը կատարվում է $\Delta\mu_H^+$ -ի կամ $\Delta\mu_{Na}^+$ -ի հաշվին:

4.2.1. ՄԿԱՆՆԵՐԻ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԸ ԵՎ ԿԾԿՈՒՄՆԵՐԸ

Մկանների կառուցվածքը դիտարկենք միջաձիգ զուլավոր մկանի օրինա-



Նկ. 4.2. Բջիջների շարժումները բջջակմախքի կծկումների հաշվին



Նկ. 4.3. Սարկոմերի էլեկտրոնային մանրադիտարկման պատկերը

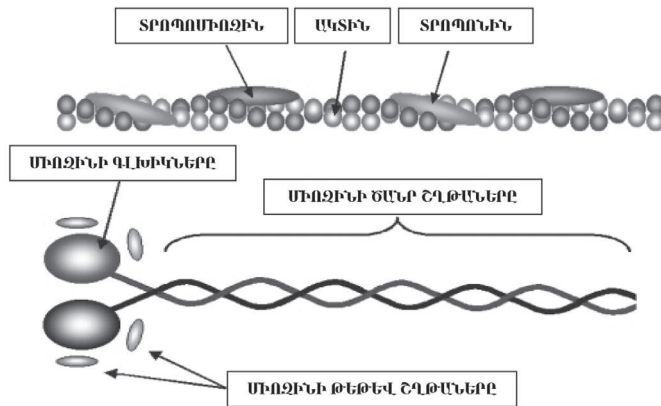
կով: Այդ մկանի կրկնվող տարրական միավորը **սարկոմերն** է, որը մկանաթելում տարածվում է Z-սկավառակների միջև և ունի մինչև 2.5 մկմ երկարություն (նկ. 4.3):

Սարկոմերը կազմված է սպիտակուցային բարակ՝ **ակտինի** և հաստ՝ **միոզինի** թելիկներից (տե՛ս նկ. 4.3): Ընդ որում՝ յուրաքանչյուր բարակ թելիկ շրջապատված է 3 հաստ թելիկներով, յուրաքանչյուր հաստը՝ 6 բարակներով: Բարակ թելիկն ունի մինչև 10 նմ տրամագիծ և 1 մկմ երկարություն, իսկ հաստը՝ 15 նմ տրամագիծ և 1,5 մկմ երկարություն: Այդ բարակ և հաստ թելիկների շարժման՝ սահունի արդյունքում սարկոմերը կրճատվում է՝ նվազեցնելով իր երկարությունը մեկ երրորդով:

Ակտինը սպիտակուց է, ունի 42 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 374 ամինաթթվային մնացորդներից և ներկայացված է մոնոմերի (G-ակտին) և պոլիմերի (F-ակտին) ձևով (նկ. 4.4): G-ակտինը գնդաձև է ու իր երրորդային

կառուցվածքում ունի իրարից տարբերվող երկու հատված (դոմեն): F-ակտինը թելանման է, ունի ԱԵՖ-ի կապման հատված: Ենթադրվում է, որ պոլիմերի առաջացմանը մասնակցում են ԱԵՖ-ը, Mg^{2+} -ը ու Ca^{2+} -ը: F-ակտինին կարող են կապվել նաև տրոպոմիոզին և տրոպոնին սպիտակուցները (տե՛ս նկ. 4.4):

Միոզինը մկանաթելիկի գլխավոր բաղադրիչն է, այն կազմում է մկանային սպիտակուցների մինչև 60%-ը: Միոզինն ունի 540 կԴա մոլեկուլային զանգված և ներկայացված է 2 ծանր (H) և 4 թեթև (L) շղթաներով (տե՛ս նկ. 4.4): Ծանր շղթան անհամաչափ է և ունի 220 կԴա մոլեկուլային զանգված: Այդ շղթաներն ունեն α պարուրված կառուցվածք և ավարտվում են գլխիկներով, որոնք օժտված են ԱԵՖազային ակտիվությամբ: Վերջինս, ինչպես նշել ենք, բացահայտել են Վ. Ա. Էնգելզարդը և Մ. Ն. Լյուբիմովան: Փաստորեն միոզինն ակտինից կախված ԱԵՖազ է: Թեթև շղթան ունի 18 կԴա մոլեկու-



Նկ. 4.4. F-ակտինի և միոզինի կառուցվածքի գծապատկերները

լային զանգված: Տարբեր մկաններում հանդիպում են տարբեր կառուցվածքի միոզիններ: Միոզինում տարբերում են ակտինի և ԱԵՖ-ի կապման կենտրոններ:

Ակտինի և միոզինի թելիկները միասին առաջացնում են սպիտակուցային մի համալիր (ԱՄ), որի կատարվող փոփոխություններով բացատրում են կծկումը: Դա բացահայտել է Ա. Սեմտ-Դյորդին: Այդ համալիրում ակտինի և միոզինի ամուր հպումը պայմանավորում է լիցքավորված խմբերի էլեկտրաստատիկ և հիդրոֆոր մնացորդների ստերեո-յուրահատուկ փոխազդեցությունը: Այդ փոխազդեցությանը մասնակցում է միոզինի՝ լիզինի մնացորդներով հարուստ հատվածը:

Նշենք, որ սրտի աշխատանքը, արյունատար անոթների և միզափամփուշտի լարվածության փոփոխությունը, ակնագնդերի շարժումները և այլ օրգանների աշխատանքը և շատ ֆիզիոլոգիական գործառույթներ իրա-

գործվում են մկանների կծկումների շնորհիվ:

Մկանների կծկումները պայմանավորվում են նրանց հասնող էլեկտրական ազդակներով, կախված են այդ ազդակի ձևից և մեխանիկական սահմանափակումներից: Նրանք կարող են լինել **իզոմետրիկ**, երբ մկանում զարգանում է լարվածություն, և **իզոպոպիկ**, երբ մկանը կարճանում է: Կարող էր արդյոքնշել, թե մկանների ինչպիսի կծկում է դիտվում ծանրամարզիկների կամ թիավարողների մոտ:

Սարկոմերի կծկման մեխանիզմը դեռ վաղուց գիտնականների ուշադրության կենտրոնում է: Անգլիացիներ, ֆիզիոլոգ ու կենսաֆիզիկոս **Էնդրյու Ֆիդինգ Հաքսլին** և մանրադիտակաբան **Հազ Էսմոր Հաքսլին** (նկ. 4.5) առաջարկել են **թելիկների սահումի փեսությունը**, որի համար է. Հաքսլին 1963 թ.-ին արժանացել է Նոբելյան մրցանակի:

Ըստ այդ տեսության՝ ակտինի և միոզինի թելիկները սահում են միմյանց

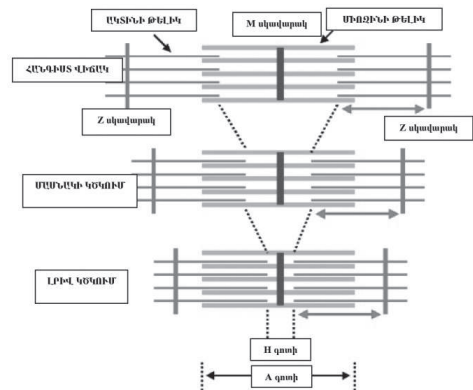


Նկ. 4.5. Էնգըրյու Ֆիլդինգ Հաբային (1917-2012 թթ.) և Հագ Էսնոր Հաբային (1924-2013 թթ.)

նկատմամբ այնպես, որ ակտինի և միոզինի թելիկների երկարությունը չի փոփոխվում, և կրճատվում է անիզոտրոպ գոտին՝ H հատվածը (նկ. 4.6): Այդ պատկերացումը հաստատվում է օպտիկական փորձարարական հետազոտություններով:

Ենթադրվում է, որ թելիկների միջև առաջանում են միոզինի ժամանակավոր **լայնական կամրջակներ**, որոնց միջոցով նրանք սահում են միմյանց նկատմամբ: Այդ կամրջակները դիտվում են որպես ճկուն կառույցներ: Փորձնականորեն հաստատվել է, որ կծկման արագությունը՝ $V = d\Delta L/dt$ -ն (որտեղ L -ը սարկոմերի երկարությունն է), կախված է կամրջակների քանակից, և V -ն, իր հերթին, կախված է մկանում զարգացող լարվածությունից կամ ուժից (P): Այդպիսի կախումը նկարագրվում է Հիլլի հավասարումով՝

$$(P + a) V = b (P_0 - P),$$

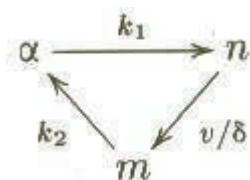


Նկ. 4.6. Մկանի կծկման ընթացքում ակտինի և միոզինի թելիկների՝ միմյանց նկատմամբ սահումի գծապատկերը

որտեղ a -ն և b -ն փորձնական գործակիցներ են՝ $b = a V_{\text{ստավել}} / P_0$, $V_{\text{ստավել}}$ -ը՝ մկանի կարճեցման առավելագույն արագությունը, իսկ P_0 -ն նախնական լարվածությունն է կամ իզոմետրիկ ուժը: Եթե $P > P_0$, ապա մկանը թուլանում է: Որոշվել է ակտինի և միոզինի սահումի արագությունը, որը հասնում է մինչև 15 մկմ/վրկ:

Յույց է տրվել, որ կծկման ընթացքում դիտվում է ջերմարտադրություն, որը, ինչպես հայտնի է ֆիզիկայից, կառույցների սահումի հետևանք է: Երբ մկանը կարճանում է և կատարում աշխատանք, ջերմարտադրությունը ավելին է, քան իզոմետրիկ կծկման ժամանակ: Այդ ջերմարտադրությունը կոչվել է **Ֆենի էֆեկտ կամ երևույթ**: Սկանը նույնիսկ հանգիստ վիճակում է անջատում ոչ մեծ քանակի ջերմություն:

Մկանների կծկման գործընթացը ներկայացվում է ակտինի և միոզինի միջև լայնական կամրջակների փոփոխություններով, որոնց համար ենթադրվում են մի քանի վիճակներ: Այդ վիճակներից յուրաքանչյուրում կամրջակն ունի որոշակի պոտենցիալ էներգիա և ունակ է զարգացնելու ուժ: Ընդ որում՝ կամրջակների շարժման ընթացքում նրանց ճկունության հաշվին առաջանում են տարբեր դեֆորմացիաներ՝ սեղմվածներ, որոնք նվազեցնում են կամրջակների աշխատանքի



Նկ. 4.7. Ակտինի և միոզինի միջև լայնական կամրջակների կարգավիճակները և մեկը մյուսին դրանց անցման մոդելը k_1 -ը և k_2 -ն անցումների միջև հաստատուններն են, n -ից m կարգավիճակին անցումը կախված է v/σ հարաբերությունից, որտեղ v -ն կծկման արագությունն է, և σ -ն՝ քաշող կարգավիճակում թելիկների կծկման անցած ճանապարհը:

էներգիային արգելքները: Կարևոր են տարբեր վիճակներում կամրջակների կենսաքիմիական բնութագրումը և կառուցվածքային ու մեխանիկական առանձնահատկությունների համադրումը:

Կամրջակների փոփոխության **կինետիկական մոդելն** առաջարկել է ռուս կենսաֆիզիկոս Վլադիմիր Իվանովիչ Դեշչերևսկին 1972 թ.-ին: Հիմք ընդունելով ակտինի և միոզինի միջև կամրջակների առաջացման և տարանջատման գործընթացները՝ այդ մոդելն ունի իր հիմնադրույթները.

1) Կամրջակները կարող են անցնել 3 կարգավիճակներով (փուլերով)՝ α -ն փակ կարգավիճակն է, n -ը՝ բաց քաշող, և m -ը՝ բաց արգելակող (**Նկ. 4.7**):

2) Չարգացող քաշող ուժը հաստատուն է և դրական, յուրաքանչյուր կամրջակի փուլերի անցման հաստատունները կախված չեն մյուս կամրջակների կարգավիճակից, այդ անցումները մոնոմոլեկուլային գործընթացներ են:

3) Տարբեր կարգավիճակներում գտնվող կամրջակների թվերը՝ n -ը և m -ը, որոշվում են դիֆֆերենցիալ հավասարումների համակարգի օգնությամբ՝

$$\begin{cases} \frac{dn}{dt} = k_1(\alpha - n - m) - \frac{n}{\delta}, \\ \frac{dm}{dt} = \frac{n}{\delta} - k_2 m, \end{cases}$$

4) Քաշող ուժը և k_2 -ը կախված չեն թելիկների սահումի արագությունից:

Ըստ Դեշչերևսկու մոդելի՝ հաշ-

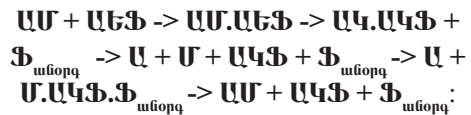
վարկվել են մկանների կիներտիկայի մի շարք ցուցանիշներ: Որոշվել է զարգացող քաշող ուժը՝ 3.10^{12} ն, մեկ կամրջակի անցած ճանապարհը՝ 7-10 նմ, կամրջակների թիվը՝ 10^{17} կիսասարկոմերում 1 քմ-ի համար:

Մկանների կծկման ամենահետաքրքիր հիմնահարցերից է նրա **էներգետիկան, երբ կծկումը պահանջում է ԱԵՖ**: Մկանի կծկման համար օգտագործվում է, ինչպես բացահայտել են Վ. Ա. Էնգելզարդը և Մ. Ն. Լյուբիմովան, ակտոմիոզինում ԱԵՖ-ի ճեղքումից անջատված էներգիան: ԱԵՖազային ակտիվությունն ընդգրկում է ակտիմիոզինային համալիրում միոզինի գլխիկներում ԱԵՖ-ի կապում և հետագա ճեղքում հետևյալ հաջորդական փուլերով՝

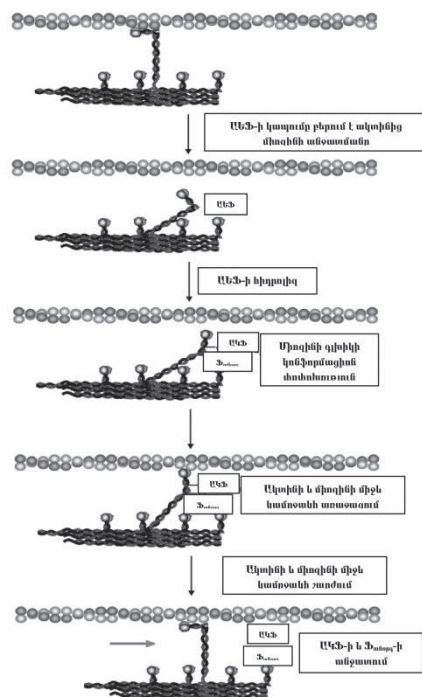
ԱԵՖ-ի կապում -> ակտինից միոզինի անջատում -> ԱԵՖ-ի ճեղքում (հիդրոլիզ) -> միոզինի կոնֆորմացիոն փոփոխություններ -> միոզինի և ակտինի միջև կամրջակների առաջացում -> քաշող ուժի զարգացում -> ԱԿՖ-ի և $\Phi_{անօրգ}$ անջատում:

Մկանում ԱԵՖ-ի քանակը բավարար է միայն 1-2 վրկ-ի ընթացքում կծկումն ապահովելու համար: Առաջացած ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացումը և ԱԵՖ-ի սինթեզը կատարվում են վրկների ընթացքում և պահանջում են էներգիա, որը, ինչպես արդեն նշել ենք նախորդ գլխում, փոխանցվում է կրեատինֆոսֆատից կամ էլ առաջանում է բջջապլազմում և միտոքոնդրիումներում ածխաջրերի օքսիդացման արդյունքում: Ակտոմիոզինային համա-

լիրի ԱԵՖազային ակտիվության մոդելն առաջարկել են ամերիկացիներ Ռոբերտ Լիմնը և Էդվին Թեյլորը 1971 թ.-ին: Ըստ նրանց մոդելի (նկ. 4.8)՝



Այստեղ պետք է ուշադրություն դարձնել այն հանգամանքի վրա, որ ճեղքումից հետո սպիտակուցի հետ կապված է մնում ոչ թե $\Phi_{անօրգ}$ -ը, այլ ԱԿՖ-ն: Վերլուծությունը ցույց է տվել, որ ձևափոխությունների այդ հաջոր-



Նկ. 4.8. Սարկոմերում ակտոմիոզինային համալիրի ԱԵՖազային ակտիվության մոդելը

դական շրջայում ամենաբարձր արագությունը բնորոշ է 3-րդ փուլին, իսկ ամենացածրը՝ 5-րդին:

Մկանային բջջում ԱԵՖ-ի քանակը պահպանվում է հիմնականում կրեատինֆոսֆատի հաշվին: ԱԵՖ-ի սինթեզ կարող է ընթանալ, ինչպես նշել ենք (տես **գլուխ 1**), ԱԵՖ-ի 2 մոլեկուլներից միոկինազի միջոցով: Առաջացող ԱՄՖ-ը դեգամինացվում է և դուրս բերվում էներգիային փոխանակությունից: Սակայն ԱՄՖ-ը կարող է ակտիվացնել գլիկոլիզի ֆերմենտներից մեկը՝ ֆոսֆոֆրուկտոկինազը, և ապահովել ԱԵՖ-ի սինթեզը սուբստրատային ֆոսֆորիլացման հաշվին: Իհարկե, թթվածնի անբավարար մատակարարման դեպքում ԱԵՖ-ի քանակը կարող է ապահովվել սուբստրատային ֆոսֆորիլացման հաշվին: Բնականաբար, այս դեպքում արագանում է գլյուկոզի օքսիդացումը, որը բերում է կաթնաթթվի կուտակմանը: Նման գործընթաց հայտնի է դանդաղ շարժվող կենդանիների օրգանիզմում, օրինակ՝ կոկորդիլոսների կամ փղերի, երբ նրանք ենթարկվում են վտանգի և պատասխանում են արագ շարժումներով: Սակայն նման շարժումները կարճատև են: ԱԵՖ-ի քանակ կարող է ստեղծվել նաև գլյուկոզի օքսիդացման հաշվին, երբ այն խմորվում է մինչև էթանոլ և CO₂: Այդպիսի գործընթաց հայտնի է դարձել որոշ օվկիանոսային ձկների օրգանիզմում, որոնք ապրում են մեծ խորություններում:

Մկանի կծկման ընթացքում էներգիայի ձևափոխության արդյունավետությունը բարձր չէ՝ համեմատած

ԱԵՖսինթազի հետ՝ այն կարող է հասնել 70%-ի (**աղյուսակ 4.1**):

Աղյուսակ 4.1. Կենդանի բջիջների մոլեկուլային նանոշարժիչների համեմատական արդյունավետությունը

Կենսանանոշարժիչ	Քայլ	Շարժման ձև	Արդյունավետություն, %
Ակտոմիոզինային համալիր	փոփոխական	քայլ	70
ԱԵՖսինթազ	120 ⁰	պտույտ	95

Մարդու և կենդանիների օրգանիզմներում տարբերում են բազմազան մկաններ, որոնց առանձնահատուկ են կծկման տարբեր հաճախությունը, թթվածնի նկատմամբ տարբեր պահանջը, զարգացվածության տարբեր աստիճանը և այլն: Այսպես՝ միջատների թռչող մկաններն ունեն կծկման շատ բարձր հաճախություն, կենդանիների սպիտակ կմախքային մկանը կարող է կծկվել շատ արագ թթվածնի բացակայությամբ, կարմիր կմախքային մկանը կծկվում է դանդաղ և պահանջում է թթվածին, գիշատիչ կաթնասունների կմախքային մկաններն առավել զարգացած են: Սակայն բոլոր դեպքերում մկանների կծկման մեխանիզմը նույնն է և ներկայացված է ակտինի ու միոզինի տեսքով: Ակտինամիոզինային նման սպիտակուցային համալիրի աշխատանքով է կատարվում նաև կծկումը նախակենդանի պլազմոդիումում: Ակտոմիոզինային համալիր անջատվել է կանաչ ջրիմուռներից, ակտին՝ T2 բակտերիաֆագերից:

Հետաքրքիր է, որ բացի ակտինից և միոզինից՝ կենդանի բջիջներում հայտ-

նաբերվել են տարբեր այլ մոլեկուլներ, օրինակ՝ կինեզինը կամ դիսնեինը, որոնք կարող են օգտագործել ԱԵՖ-ի ճեղքման էներգիան իրենց շարժումների համար:

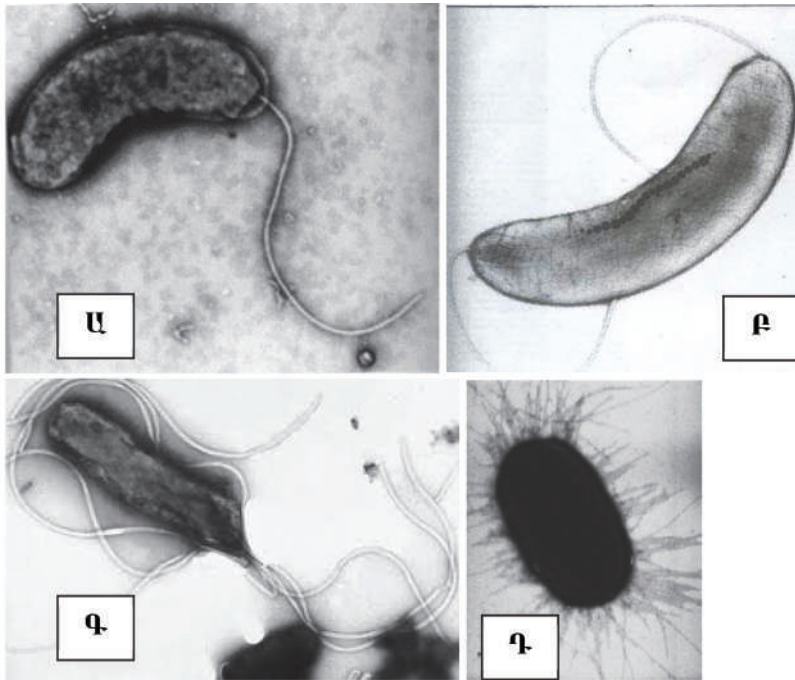
4.2.2. ՄԱՆՐԵՆԵՐԻ ՄՏՐԱԿՆԵՐԸ ԵՎ ՄԵԽԱՆԻԿԱԿԱՆ ՇԱՐժՈՒՄՆԵՐԻ ՄԵԽԱՆԻԶՄԸ

Շատ մանրէների բնորոշ է մտրակների առկայությունը, որոնց օգնությամբ նրանք շարժվում են: **Բակտերիաների և արքեյների մի մասը, ինչպես նաև ջրիմուռների սեռական բջիջները, որոշ նախակենդանիներ և կենդանիների սեռական բջիջներից սպերմափոզոդներն ունեն մտրակներ և հեղուկ միջավայրում կամ հարթ մակերևույթով շարժվում են դրանց օգնությամբ:** Հետաքրքիր է այն, որ մտրակներով շարժումը բնորոշ է ցուպիկաձև կամ երկարավուն բջիջներին այն դեպքում, երբ գնդաձև կամ կլորավուն բջիջները մտրակներ չունեն և փաստորեն անշարժ են՝ նրանք տեղաշարժվում են արտաքին միջավայրի հոսքի հետ միասին: Ընդ որում՝ մանրէներից շատերը կարող են դրսևորել շարժման բավականին բարձր արագություն, որը հասնում է, օրինակ, *Vibrio*-ների տեսակներում մինչև 200 մկմ/վրկ: Հաշվի առնելով բջիջների չափերը՝ դա մեծ արագություն է:

Մանրէների բջիջների մտրակավորումը տարբերակվում է դրանց քանակով, տեղաբաշխմամբ և երկարությամբ: Մեկ բջջում մտրակների քան-

ակը կարող է հասնել 1000-ի: Նրանց տեղաբաշխումը շատ տարբեր է: Տարբերակում են չորս տեսակի տեղաբաշխում (նկ. 4.9): Հաճախ կարող է դիտվել մեկ մտրակ բջջի բևեռում, օրինակ՝ *Pseudomonas* կամ *Vibrio* բակտերիաների տարբեր տեսակներում: Մեկական մտրակ բջջի տարբեր բևեռներում հայտնաբերվել է *Aquaspirillum* բակտերիաներում: Այդպիսի մտրակավորումը կոչվում է համապատասխանաբար **մոնոպրիիս** կամ **ամֆիպրիիս**: **Լոֆոպրիիս** է կոչվում մտրակների փնջերի առկայությունը մեկ կամ տարբեր բևեռներում, օրինակ՝ ֆոտոսինթեզող *Rhodospirillum rubrum*-ն ունի մտրակների երկու փունջ: Մտրակները կարող են մեկական կամ փնջերով բաշխվել բջջի ողջ մակերևույթով: Այդպիսի բաշխումը կոչվում է **պերիպրիիս**: Օրինակ՝ աղիքային ցուպիկի մտրակները ծածկում են բջջի ողջ մակերևույթը: Բակտերիաների և արքեյների մտրակների երկարությունը 3-ից մինչև 20 մկմ է, տրամագիծը՝ 10-ից մինչև 20 նմ:

Մպրակը կազմված է հիմքային մարմնիկից, կեռիկից և բուն մորսկից (նկ. 4.10): Հիմքային մարմնիկը գտնվում է բջջաթաղանթում, աղիքային ցուպիկում այն ներկայացված է 4 սկավառակների կամ օղակների ձևով, որոնցից 2-ը՝ S-ը և M-ը, գտնվում են պլազմային թաղանթում, իսկ P-ն և L-ը՝ բջջապատում: Այդ օղակները սպիտակուցային կառույցներ են: Օրինակ՝ *Salmonella typhimurium*-ի M-ը կազմավորող սպիտակուցն ունի 65 կԴա մոլեկուլային զանգված և կազմված է 16 ենթամիավորներից: Այդ օղակները



Նկ. 4.9. Մտրակների քանակը և տեղաբաշխումը բակտերիաներում
Ա. մոնոբրիխ, Բ. ամֆիբրիխ, Գ. լոֆոբրիխ, Դ. պերիբրիխ:

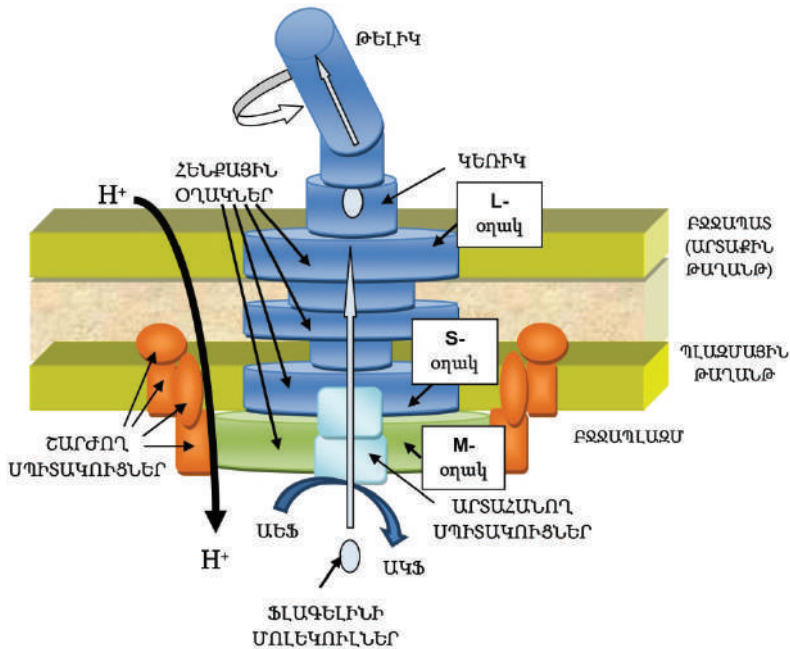
միացված են կարծր առանցքով, որը շարունակվում է դեպի կեռիկ և մտրակ: Ըստ ամերիկացի մոլեկուլաբջջային կենսաբան **Հովարթ Քերզի վարկածի**՝ այդ երկու օղակներն են հիմնականում պատասխանատու մտրակների շարժման համար:

Կարելի է ասել, որ դրանք կենդանի բջիջների անիվներն են: Այստեղ հայտնաբերվում են նաև 8-16 կայունացնող (ստատորային) սպիտակուցներ, որոնք ունեն 14-ից մինչև 60 կԴա մոլեկուլային զանգվածներ: Այդ սպիտակուցներից մեկն ամուր կապված է բջջապատի հետ: Տարբեր բջիջներում օղակների թիվը տարբերվում է նշվա-

ծից, օրինակ՝ որոշ գրամդրական բակտերիաներում այդ թիվը հավասար է 2-ի:

Կեռիկն ավելի հաստ է, կազմված է սպիտակուցներից: Բակտերիաների բուն մտրակի թելիկը կազմավորվում է **ֆլագելին** սպիտակուցի թելանման կառույցով:

Մեկ մտրակը կազմավորվում է ֆլագելինի՝ թվով մի քանի հազարից ավելի մոլեկուլներից: Ֆլագելինը ներկայացված է տարբեր իզոմերով, ունի 25-ից մինչև 60 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 4 դոմեններից՝ սպիտակուցի կենտրոնական և եզրային հատվածներում: Նրա կառուցվածքում



Նկ. 4.10. Գրամբացասական բակտերիայի մորակի կառուցվածքի և աշխարհանքի գծապատկերը

տարբերում են 3 բավականին երկար ռադիոլուցական հատվածներ: Ֆլագելին օժտված է պարուրաձև կառուցվածք առաջացնելու հատկությամբ, նրա մոլեկուլները պարուրաձև հաջորդաբար դասավորված են՝ առաջացնելով պարուրյի ներսում մի խոռոչով զլանաձև կառույց (նկ. 4.11): Այդ խոռոչն իր հերթին փակվում է մի այլ սպիտակուցով, որը պահում է ֆլագելին մոլեկուլները:

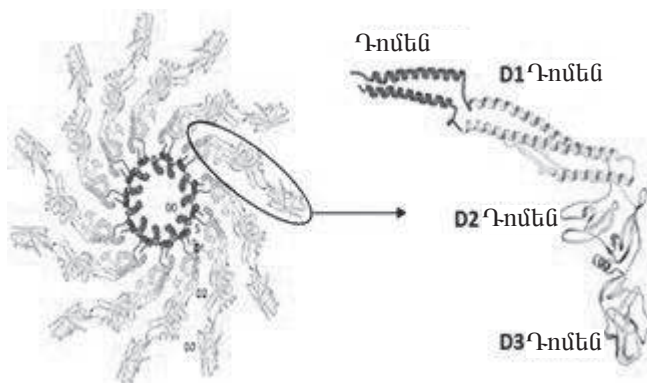
Մորակի կազմավորումը սկսվում է պլազմային թաղանթում օղակների և դրա շուրջ սպիտակուցների առաջացումից, և հետո կենդանի ու թելիկը կառուցվում են ֆլագելինից, որը բջջապլազմից դուրս է բերվում արտահանող սպիտակուցների օգնությամբ:

Ֆլագելինի տեղափոխումը պահանջում է ԱԵՖ, որը ձեռքբւում է հապուկ ԱԵՖագի միջոցով (տես նկ. 4.11): Այդ ԱԵՖագը կազմված է ֆլագելինի որոշակի ենթամիավորներից և նման է H^+ -ային ԱԵՖագի α , β և γ ենթամիավորներին: Ինքը՝ ֆլագելինն օժտված չէ որևէ ֆերմենտային ակտիվությամբ:

Հայտնի են տարբեր բակտերիաներում ֆլագելինը գաղտնագրող գեները, մորակն ամբողջությամբ գաղտնագրվում է ավելի քան 30 գեններով:

Արքեյների մորակներն ավելի բարակ են, չունեն խոռոչ և կազմված են գլիկոպրոտեիններից:

Մանրէների մորակները կարող են ընկալվել կենդանիների իմունային



Նկ. 4.11. Բակտերիայի մորակի թելիկի ֆլագելին սպիրակուցի տեղաբաշխումը (մորակաթելիկի լայնական կտրվածքով) և կառուցվածքի մոդելը

համակարգի կողմից և մակաձել պատասխան ռեակցիաներ ու դրա հաշվին ապահովել օրգանիզմի հակամանրէային պաշտպանությունը: Հայտնաբերվել են նաև *Salmonella*-ների ֆլագելինների համապատասխան ընկալիչներ (այսպես կոչված Tir5 սպիրակուցը): Վերջերս, հաշվի առնելով այն փաստը, որ ֆլագելինի ընկալիչը կարող է կասեցնել ապոպտոզը կենդանիների և մարդու բջիջներում, ամերիկացի կենսաբանները մշակել են մի հետաքրքիր առաջարկ այն մասին, որ այդ ընկալիչի միջոցով հնարավոր է բջիջներում մակաձել նաև իոնացնող ճառագայթների նկատմամբ կայունությամբ մեխանիզմը: Ընդ որում՝ այն շատ ավելի արդյունավետ է ամենատարածված ռադիոպաշտպանիչ ամփոփոխիչից:

Բջիջների տեղաշարժերն իրականացվում են ժամացույցի սլաքին հակառակ ուղղությամբ մորակների սեփական առանցքի շուրջ պտույտների հաշվին (նկ. 4.10): Այդ պտույտներն իրենց հերթին պայմանավորված

են մորակների հիմքային օղակների պտույտներով, որոնք փոխանցվում են կենդանի և այնուհետև թելիկին: Կարելի է պնդել, որ **մորակը նանոշարժիչ է:** Օղակները շարժիչի ռոտորային մասն են, իսկ ստատորի դերը կատարում է օղակների շուրջ տեղավորված սպիրակուցային կառույցը (տե՛ս **նկ. 4.10**): Փաստորեն, հիմքային մարմնիկը մարդու ստեղծած էլեկտրաշարժիչի նախատիպն է: Մորակների շարժման արագությունը սովորաբար կարող է հասնել 100 պտ/վրկ: Հայտնի են դարձել բակտերիաներ, որոնց արագությունը շատ մեծ է՝ մինչև 1700 պտ/վրկ:

Վերջերս հայտնաբերվել է, որ մորակները կարող են շարժվել նաև ժամացույցի սլաքի ուղղությամբ: Դա պայմանավորում է բջիջների տեղաշարժը հակադարձ ուղղությամբ: Ըստ երևույթին կա մի մեխանիզմ, որն ապահովում է շարժման ուղղությունը: Միջոցառում դա $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ն է:

Մորակների պտույտների մեխանիզմը լավ է ուսումնասիրված բակտե-

րիաներում (տե՛ս **նկ. 4.10**): Ընդունվում է Պ. Սիտչելի այն վարկածը, որ դրանց **մարակների հիմքի սպարորային սպիտակուցները (MotA, MotB) կարող են տեղափոխել H^+ -ներ կամ Na^+ -ներ գործելով որպես իոնաֆորներ**: Այդ սպիտակուցներում խանգարումները կասեցնում են մտրակների շարժումները: Այստեղ կարևոր է MotB-ի α -պարուրածն հատվածի 32-րդ դիրքում ասպարազինաթթվի մնացորդը: Դեպի բջջապլազմ H^+ -ի կամ Na^+ -ի մուտքն այդ սպիտակուցներով բերում է դրանց կոնֆորմացիոն փոփոխությունների, որոնք էլեկտրաստատիկ փոխազդեցության կամ ուղղակի համան հաշվին շարժում են M և S սկավառակները: Փաստորեն **սկավառակների շուրջ այդ սպիտակուցները կազմավորում են հսկա իոնային անցքուղիներ, որոնցով իոնների անցման համար շարժիչ ուժ է իոնային գրադիենտը**: Ընդ որում՝ 1 պտույտի համար պահանջվում է մինչև 1200 H^+ -ների մուտք դեպի անցքուղի:

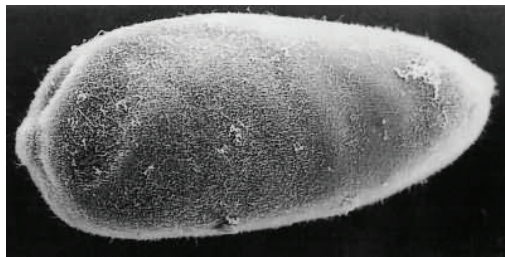
Ենթադրվում է նաև, որ օղակները փոխազդում են միմյանց հետ լիցքերի միջոցով: Հնարավոր է նրանց ստատորային սպիտակուցների և օղակների միմյանց հետ փոխազդեցությունը պլազմային թաղանթի՝ դեպի բջջապլազմ մակերևույթում:

Վերջին տարիներին Հ. Բերգի, Վ. Պ. Սկուլաչովի և այլ գիտնականների լաբորատորիաներում ստացված փորձարարական արդյունքները վկայում են այն մասին, որ բակտերիաների և արքեյների շարժումների արագությունը կախված է միջավայրի pH-ից և փո-

փոխվում է դրա հետ: Միաժամանակ ցույց է տրվել, որ շարժման արագությունը կախված է $\Delta\Psi$ -ից և արգելակվում է պրոտոնաֆորների, օրինակ՝ դինիտրոֆենոլի միջոցով: Ավելին՝ շարժումների համար չի պահանջվում ԱԵՖ, և հիմքային օղակները չունեն ԱԵՖազային ակտիվություն: H^+ -ային ԱԵՖազի խանգարումները չեն անդադարեցնում շարժման վրա: Ապացուցվել է նաև, որ ջերմաստիճանային փոփոխությունները չեն ազդում մտրակների շարժման վրա: Այդ արդյունքներից **միանշանակ է շարժումների ապահովումը $\Delta\mu_H^+$ -ի հաշվին**: Վերջինս փաստորեն ձևափոխվում է և կատարում մեխանիկական աշխատանք:

Որոշ ծովային բակտերիաներում մեխանիկական շարժումները կադարվում են $\Delta\mu_{Na^+}$ -ի հաշվին: Այդ շարժումները զգայուն չեն պրոտոնաֆորների նկատմամբ: Հետաքրքիր է այն, որ շարժման համար պահանջվում է $\Delta\mu_{Na^+}$ -ի ավելի բարձր արժեք՝ մյուս մանրէներում $\Delta\mu_H^+$ -ի համեմատ: Դա կարող է պայմանավորված լինել մտրակների հիմքային մարմնի օղակների ավելի փոքր չափերով և արտաքին թաղանթում տեղաբաշխված L օղակում փոխազդող լրացուցիչ սպիտակուցներով: Այդպիսի շարժումներն ապահովելու համար *Vibrio cholerae* բակտերիաներն անջատում են տոքսին, որը խթանում է աղի արտազատումը դեպի աղիք, որտեղ նրանք մակարոնում են:

Ի՞նչն է միացնում իոնների մուտքը դեպի բջիջ: Ինչպե՞ս են բջիջները տարբերակում դրական կամ բացասական



Նկ. 4.12. Միքսոպրիիան էլեկտրոնային մանրադիտակի տակ

պատասխանով միջավայրի գործոնները: Ինչպես են ապահովվում բազմաթիվ մտրակների համակարգված շարժումները: Որո՞նք են կարգավորման ուղիները: Այս և տարբեր այլ հարցերը դեռևս չունեն հստակ պատասխաններ:

Կենդանիների բջիջներում մտրակներն ունեն ավելի մեծ չափսեր և բարդ կառուցվածք: Դրանք սպիտակուցային միկրոխողովակների խրճեր են, որոնք պատված են թաղանթով: **Կենդանիների բջիջների մպրակների շարժումը պայմանավորվում է ԱԵՖ-ի էներգիայով**, սակայն բջջային այդ մկանների շարժման մեխանիզմը դեռևս

պարզաբանված չէ: Հետաքրքիր է այն, որ նախակենդանիներից Ավստրալիայում հայտնաբերված **միքսոպրիիում (նկ. 4.12)** հայտնաբերվել են մտրակներ, սակայն դրանք կատարում են այլ դեր: Այդ կենդանին շարժվում է նրա հետ սիմբիոտիկ հարաբերություններում գտնվող բազմահազար սպիրոխետների ալիքաձև շարժումների միջոցով: Այդ օրինակը եզակի չէ: Այս կենդանին հետաքրքիր է նաև նրանով, որ չունի միտոքոնդրիումներ, և էներգիական ապահովման դերը կատարում են բջջի ներսում սիմբիոտիկ աերոբ բակտերիաները:

4.3. ՔԻՄԻԱԿԱՆ ԱՇԽԱՏԱՆՔ: ՆՅՈՒԹԵՐԻ ՍԻՆԹԵԶԸ ԿԵՆԴՐԱՆԻ ԲԶՁՈՒՄ

Կենդանի բջիջներում ֆերմենտների մասնակցությամբ տարբեր նյութերի սինթեզը քիմիական աշխատանք է, որը կարող է կատարվել ինչպես ԱԵՖ-ի, այնպես էլ $\Delta\mu_H^+$ -ի կամ էլ $\Delta\mu_{Na^+}$ -ի հաշվին:

Ամենակարևորը և հետաքրքիրը ԱԵՖ-ի սինթեզն է ԱԵՖսինթազներում, որն իրագործվում է գրեթե բոլոր բակտերիաներում և տարբեր բջիջների միտոքոնդրիումներում ու քլորոպլաստներում: Այդ գործընթացի

մեխանիզմին և էներգետիկային արդեն ծանոթացանք նախորդ գլուխներից մեկում:

Պիրոֆոսֆատի սինթեզի աշխատանքը կատարվում է որոշ բակտերիաներում և բուսական բջիջների քլորոպլաստներում պիրոֆոսֆատսինթազների միջոցով



Այս գործընթացի մասին քիչ է հայտնի, սակայն կան տեղեկություններ դրա



Նկ. 4.13. Բակտերիաների H^+ -ային տրանսիդրոգենազի կառուցվածքի մոդելը

Երկու տարբեր ենթամիավորները նշված են տարբեր գույներով:

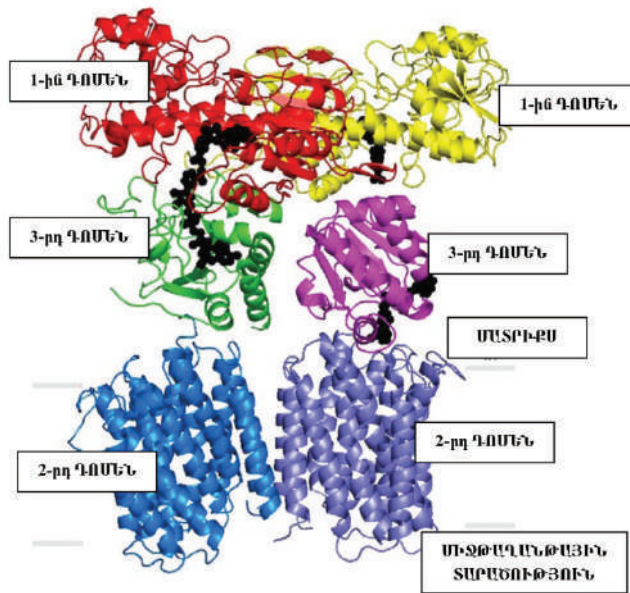
արգելակման մասին: Յույց է տրվել, որ *Rh. rubrum* ֆոտոսինթեզող բակտերիաների քրոմատոֆորներում H^+ -ային պիրոֆոսֆատսինթազների ակտիվությունը բարձր է, և պիրոֆոսֆատազային ակտիվությունն աճում է $\Delta\mu_H^+$ -ի ցրման դեպքում: Այդ ակտիվությունը զուգորդվում է H^+ -ի տեղափոխման հետ և դրսևորվում է Mg^{2+} -ի, ինչպես նաև K^+ -ի առկայությամբ: H^+ -ային պիրոֆոսֆատսինթազներն արգելակվում են ֆտորիդի, իմիդոերկֆոսֆատի, NEM-ի և ԴՅԿԴ-ի, ինչպես նաև փեդեքիչների միջոցով: Ենթադրվում է բույսերի, օրինակ՝ կարմիր ճակնդեղի բջիջների Գոլջիի ապարատի թաղանթներում պիրոֆոսֆատսինթազների առկայությունը:

H^+ -ային պիրոֆոսֆատսինթազներն իրենց ակտիվությամբ մնան են H^+ -ային ԱԵՖսինթազներին, սակայն կառուցվածքով ավելի պարզ են: H^+ -ային պիրոֆոսֆատսինթազները կառուցված են մեկ պոլիպեպտիդային շղթայից, ունեն 70 կԴա մոլեկուլային զանգված և կազմված են 14-16 α -պա-

րուրված հատվածներից, որոնք թաղանթում կազմավորում են սյունակներ:

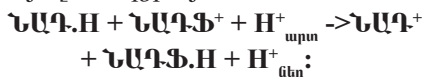
Բջիջներում ՖՖ_{անօրգ}-ները կատարում են էներգիային դեր և կարող են, ինչպես արդեն նշել ենք, հանդիսանալ էներգիային բուֆեր: Անաերոբ բակտերիաներում ցույց է տրվել ԱԵՖ-ի սինթեզ ՖՖ_{անօրգ}-ների էներգիայի հաշվին: Ընդ որում՝ ԱԵՖ-ի մեկ մոլեկուլի սինթեզի համար պահանջվում են ՖՖ_{անօրգ}-ի երեք մոլեկուլներ, սակայն այդ երեք մոլեկուլների սինթեզի համար օգտագործվում է ԱԵՖ-ի միայն մեկ մոլեկուլ: ՖՖ_{անօրգ}-ների նշանակությունն առավել մեծ է բակտերիաներում և բույսերում, որտեղ բացակայում է պիրոֆոսֆատազը, և ՖՖ_{անօրգ}-ների քանակը բարձր է: Սակայն H^+ -ային պիրոֆոսֆատսինթազների աշխատանքի մեխանիզմը և բջջում դրանց նշանակությունը դեռևս պարզ չեն:

Քիմիական աշխատանք են կատարում նաև **պրանսիդրոգենազները**, որոնք հայտնաբերվել են տարբեր բակտերիաներում և միտոքոնդրիումներում



Նկ. 4.14. Միտոքոնդրիումների H^+ -ային տրանսիդրոգենազի կառուցվածքի մոդելը Երկմերում տարբեր հատվածները (դոմենները) նշված են տարբեր գույներով: Կապված մուկլետոիդները նշված են սև գույնով:

ու իրականացնում են H^+ -ի փոխադրում հետևյալ ռեակցիայում՝



Այս գործընթացում օգտագործվում է $\Delta\mu_H^+$ -ը, և պարզ է, որ այն արգելակվում է ֆեդերիչների, բայց նաև ԴՅԿԴ-ի միջոցով: Ենթադրվում է, որ $\Delta\mu_H^+$ -ը փոփոխում է ֆերմենտի տարածադիրքային կառուցվածքը, և դրա արդյունքում նաև աճում է ՆԱԴ.Ֆ $^+$ -ի նկատմամբ և նվազում ՆԱԴ $^+$ -ի նկատմամբ խնամակցությունը: Աղիքային ցուպիկի և այլ բակտերիաների տրանսիդրոգենազը կազմված է երկու ենթամիավորներից, որոնք ունեն 50 կԴա և 47 կԴա մոլեկուլային զանգվածներ (նկ. 4.13): Ֆոտոսինթեզող բակտերիաներում ենթա-

միավորները 3-ն են:

Կենդանիների միտոքոնդրիումների տրանսիդրոգենազն ունի 120 կԴա մոլեկուլային զանգված, կազմված է մեկ պոլիպեպտիդային շղթայից, որում տարբերում են երեք հատվածներ (դոմեններ), և այն ներկայացված է երկմերի ձևով (նկ. 4.14): Այդ երեք հատվածներից մեկը կապում է ՆԱԴ.Մ և ՆԱԴ $^+$ մուկլետոիդներ, որն իրագործվում է պոլիպեպտիդային շղթայի ասպարտատի և մուկլետոիդի ռիբոզի մնացորդների միջև ջրածնային կապի առաջացման միջոցով: Երկրորդ դոմենը հիդրոֆոբ է և կառուցված է α -պարուրավորված 12-14 հատվածներից: Այդ կառույցով տեղափոխվում է H^+ : Երրորդ հատվածը ևս կապում է ֆոս-

ֆատային մուկլեոտիդներ պոլիպեպտիդային շղթայի լիզինի, արգինինի և սերինի ու մուկլեոտիդների ֆոսֆատի մնացորդների փոխազդեցության արդյունքում:

Սպիտակուցում H^+ -ի փոխադրումը նիկոտինամիդային միացությունների միջև տարբերվում է թաղանթով տեղափոխվող H^+ -ից: Ենթադրվում է, որ H^+ -ի հարաբերությունը H^+ -ին հավասար է 1-ի: Սակայն տրանսհիդրոգենազի աշխատանքի մեխանիզմը պարզ չէ:

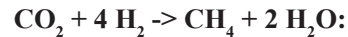
H^+ -ային տրանսհիդրոգենազի դերը $[NAD^+H]/[NAD^+]$ հարաբերության բարձր արժեքի պահպանումն է, որը խթանում է բջջում նյութերի վերականգնողական սինթեզը: Ստացվում է, որ շնչառության կամ ֆոտոսինթեզի ընթացքում ստեղծվող $\Delta\mu_H^+$ -ը տրանսհիդրոգենազի միջնորդությամբ կարող է ծառայել որպես շարժիչ ուժ վերա-

կանգնողական սինթեզի համար: Ֆոտոսինթեզի ընթացքում NAD^+ -ի վերականգնում կատարվում է էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայով դրանց ընդունման հաշվին, ուստի պարզ է քլորոպլաստներում H^+ -ային տրանսհիդրոգենազի բացակայությունը:

Բերենք մի օրինակ ևս: *Մեթանածին արքեյներում $\Delta\mu_{Na}^+$ -ի հաշվին կարող է տեղի ունենալ մեթանոլի մեթիլտրանսֆերազային չեփոխումը մեթանի առաջացմամբ՝*



Նույնախի քիմիական աշխատանք է կատարվում մեթանածին արքեյներում H_2 -ի մասնակցությամբ մինչև մեթան CO_2 -ի վերականգնման ընթացքում՝



4.4. ՕՍՄՈՍԱԶԻՆ ԱՇԽԱՏԱՆՔ: ՆՅՈՒԹԵՐԻ ԱԿՏԻՎ ՏԵՂԱՓՈԽՈՒՄԸ ԹԱՂԱՆԹՆԵՐՈՎ

Կենդանի բջջի հիմնական ֆունկցիաներից մեկը թաղանթով նյութերի տեղափոխումն է՝ նյութափոխանակության ելանյութերի խտացումը բջջապլազմում և վերջնանյութերի, այդ թվում՝ թունավոր նյութերի և տոքսինների՝ բջջապլազմից դուրս բերումը: *Թաղանթով նյութերի տեղափոխումը կարող է տեղի ունենալ ընդդեմ ճրանց բարձր կոնցենտրացիայի*, որը պահանջում է նման *օսմոսային աշխատանքի համար էներգիայի արտաքին աղբյուր*: Այդպիսի տեղափոխումը

հայտնի է որպես ակտիվ տեղափոխություն:

Օգտագործվող էներգիայի ձևից կախված՝ տարբերում են *առաջնային և երկրորդային ակտիվ* տեղափոխում: *Առաջնային համակարգը սովորաբար օժտված է ֆերմենտային հատկությամբ և օգտագործում է քիմիական կապերի ճեղքումից անջատված, ինչպես նաև լուսային էներգիան*: Այդպիսի համակարգերը կոչվում են *պոմպեր*: Վերջիններիս օրինակ են տեղափոխիչ ԱԵՖազները, որոնցով նյութերի տե-

դավովյալումն ընթանում է ԱԵՖ-ի էներգիայի հաշվին: Արդեն անդրադարձել ենք տարբեր՝ H^+ -ային, K^+ -ային կամ Na^+ - K^+ -ային **ԱԵՖազների** օրինակներին: Նշենք նաև Ca^{2+} -ային **ԱԵՖազը**:

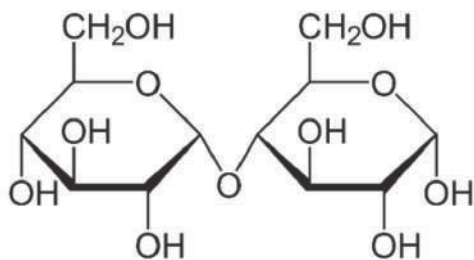
Բակտերիաների, միկոբոնդրիումների և քլորոպլաստների թաղանթների H^+ -ային ԱԵՖազը, տեղափոխելով H^+ -ներ, ԱԵՖ-ի էներգիայի հաշվին թաղանթի վրա սրելով է $\Delta\mu_H^+$: Այս ԱԵՖազը գործում է կոնֆորմացիոն փոփոխությունների և ռոտացիոն կատալիզի մեխանիզմով ու դասվում է այսպես կոչված **F տիպի ԱԵՖազների շարքին:** **Տարբեր բջիջների վահուլների և արքեյների թաղանթների H^+ -ային ԱԵՖազները** գործում են ըստ էության նույն մեխանիզմով, բայց, ինչպես նշել ենք նախորդ գլխում, ունեն տարբեր կառուցվածքներ և դասվում են, համապատասխանաբար, V և A տիպերի ԱԵՖազների շարքին:

Բույսերի, կենդանիների և այլ բջիջների թաղանթների K^+ -ային, Na^+ - K^+ -ային կամ Ca^{2+} -ային ԱԵՖազները, ԱԵՖ-ի էներգիայի հաշվին տեղափոխելով համապատասխան իոնները, սրելով են և պահպանում բջջապլազմի և արտաբջին միջավայրի միջև դրանց անհավասարաչափ

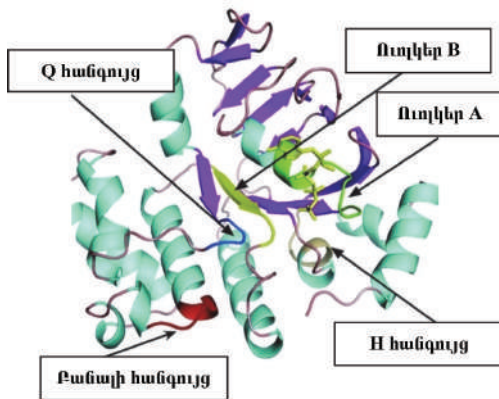
բաշխում, որը համընդհանուր երևույթ է կենդանի բջիջների համար: **K^+ -ի կոնցենտրացիան բջջապլազմում միջավայրի մեծ է, քան արտաբջին միջավայրում, իսկ Na^+ -ինը և Ca^{2+} -ինը՝ փոքր:** Այդ ԱԵՖազներին բնորոշ են ֆոսֆորիլացման-ապաֆոսֆորիլացման մեխանիզմը և ֆոսֆորիլացված միջնորդ վիճակը: Նման համակարգերը դասվում են **P տիպի** ԱԵՖազների շարքին: Նրանք միմյանցից տարբերվում են ոչ միայն տեղափոխվող իոններով, այլ նաև կառուցվածքով և դրանում ենթամիավորների տեսականիով ու քանակով, ինչպես նաև բջջում պլազմային և (կամ) մերբջջային թաղանթներում տեղաբաշխմամբ:

ԱԵՖ-ի հաշվին նյութերի տեղափոխման համակարգերը միավորվում են այսպես կոչված **ABC տեսակի տեղափոխիչների** գերընտանիքում: Տարբեր բջիջների թաղանթներում արդեն հայտնի են այդպիսի մոտավորապես 2 հազար տարբեր համակարգեր: Դրանք կարող են տեղափոխել Fe -ի իոններ, մալթոզ (նկ. 4.15), ռիբոզ, հիստիդին, վիտամին B_{12} և տարբեր այլ նյութեր:

Այս ընտանիքի սպիտակուցներին սովորաբար բնորոշ է թաղանթում 2 ենթամիավորների առկայությունը՝ յու-



Նկ. 4.15. Մալթոզի կառուցվածքային բանաձևը

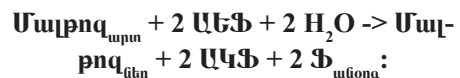


Նկ. 4.16. ԱԵՖ կապող հանգույցների ABC տրասպորտի փոխափոխիչներում
Տարբեր հանգույցները նշված են պար-
մերով:

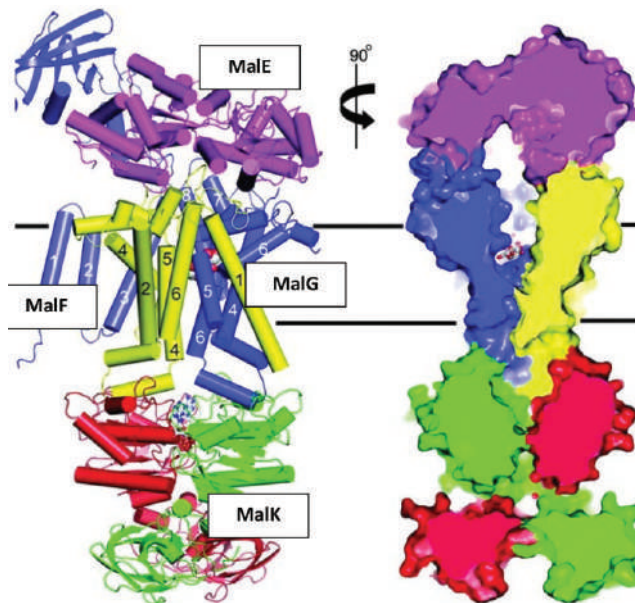
րաքանչյուրը 6 α -պարուրավորված հատվածներով: Այդ ենթամիավորներն անցնում են թաղանթի լայնքով և դեպի բջջապլազմ ուղղված նրա կողմում փոխադրում 2 գլոբուլային սպիտակուցների հետ: Վերջիններից յուրաքանչյուրում գտնվում է ԱԵՖ կապող կենտրոն: Այդ սպիտակուցների առաջնային կառուցվածքում տարբերում են 200 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված տարբեր հանգույցներ, որոնք կապում են ԱԵՖ-ը (նկ. 4.16): Այդ հանգույցներից 2-ը բացահայտվել են հայտնի Ջ. Ուոլկերի կողմից և անվանվել նրա անունով: Այդ սպիտակուցներում հայտնի է դարձել յուրահատուկ բանալի հանգույցը: Թաղանթի արտաքին կողմում վերոնշված ենթամիավորները փոխադրում են մի այլ սպիտակուցի հետ տեղափոխվող նյութը կապող կենտրոնով(ներով):

Դրանցից է, օրինակ, մալթոզ կապող MalE սպիտակուցը: Թաղանթում գտնվող 2 ենթամիավորները MalF և MalG սպիտակուցներն են, իսկ դեպի բջջապլազմ գտնվողը MalK-ն է: Այս

սպիտակուցները միասին կազմում են դեպի բջիջ **մալթոզի տեղափոխման ԱԵՖազը** (նկ. 4.17): Մալթոզի տեղափոխումը հայտնաբերել է ֆրանսիացի կենսաքիմիկոս և մանրէաբան Ջակոբ Մոնոն (հետագայում Նոբելյան մրցանակակիր) և 1950 թ.-ին աղիքային ցուպիկում: Մալթոզի 1 մոլեկուլի տեղափոխման համար երկու MalK-երը ճեղքում են ԱԵՖ-ի 2 մոլեկուլ՝



Մալթոզի տեղափոխման ԱԵՖազն անջատվել է և վերակառուցվել լիպոսոմներում և մանոսկավառակներում: Տարբեր մեթոդներով ուսումնասիրվել են այդ համակարգի սպիտակուցների կոնֆորմացիոն փոփոխությունները: Ենթադրվում է, որ **արտաքին միջավայրում մալթոզի առկայությամբ MalK-ում ԱԵՖ-ի կապումը և հետագա ճեղքումը կարող են հանգեցնել MalF և MalG սպիտակուցների պոլիմերիզացիայի և փոփոխել համակարգի մյուս սպիտակուցների կոնֆոր-**



Նկ. 4.17. Մալթոզի տեղափոխման ԱԵՖազի կառուցվածքի և աշխատանքի մոդելը

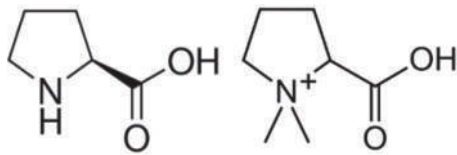
մացիաները՝ ապահովելով մալթոզի տեղափոխումը: Հետաքրքիր է մալթոզ կապող MalE սպիտակուցից ազդակի հաղորդումը MalK-ին, սակայն այստեղ շատ բան պարզ չէ: Այսպիսի ABC համակարգի միջոցով բջջում կարող է կուտակվել 10^5 անգամ շատ մալթոզ՝ արտաքին միջավայրի համեմատ:

Այս ընտանիքին են պատկանում նաև **օդարածին նյութերը բջջից հեռացնող ԱԵՖազները**, որոնք իրենցից ներկայացնում են **P գլիկոպրոպեիններ:** Դրանք հայտնաբերվել են հակաբիոտիկներ արտադրող որոշ բակտերիաներում, օրինակ՝ MsbA սպիտակուցը, որոնք դուրս են բերում հակաբիոտիկները և այդ համակարգի հաշվին պաշտպանում դրանց ազդեցությունից: P գլիկոպրոտեիններ հայտնաբերվել

են նաև կաթնասունների լյարդի բջիջներում, որոնք բջիջներից դուրս են բերում թույները և օտարածին դեղամիջոցները: Հայտնի են նման սպիտակուցներ նաև գլխուղեղի, կրծքագեղձերի և այլ բջիջներում: Յուրյ է տրվել, որ այդ սպիտակուցների միջոցով կարող են դուրս բերվել կոլիսիցինները, շատ հակաքաղցկեղային պրեպարատները:

Վերջերս հաջողվել է բջիջների տարբեր քրոմոսոմներում բացահայտել նման սպիտակուցների որոշ գեներ, որոնց նպատակային փոփոխությունները կարող են օգտագործվել բժշկության մեջ:

Տեղափոխող ԱԵՖազների օրինակներ են նաև լեյցինի, վալինի, լիզինի, պրովինի, արգինինի, ցիստեինի և այլ L-ամինաթթուների կլանման թաղան-



Նկ. 4.18. Պրոլինի (ձախից) և պրոլին-բետաինի (աջից) կառուցվածքային բանաձևերը

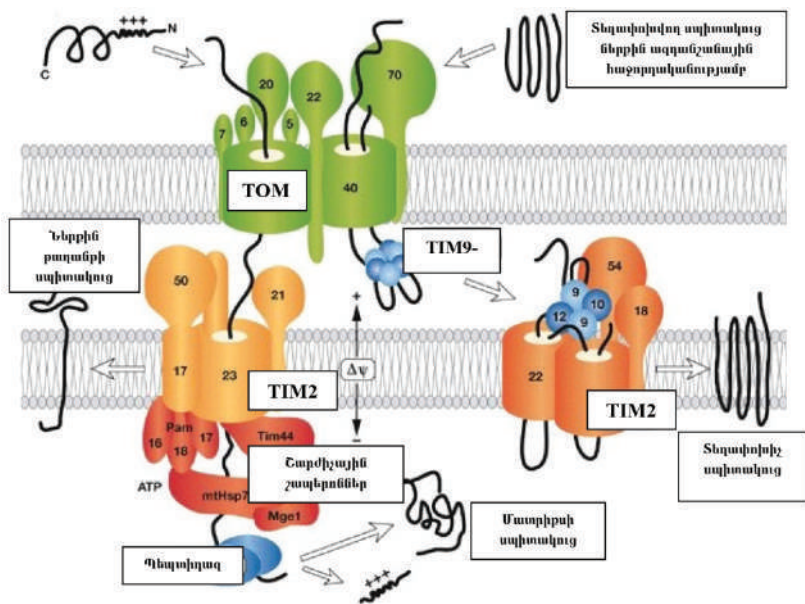
բային համակարգերը բակտերիաներում: Այդպիսիներից է աղիքային ցուպիկի թաղանթի **պրոլինային ԱԵՖազը**, որը կազմավորված է 3 սպիտակուցներից՝ ProV, ProW և ProX: Այդ սպիտակուցներն ունեն համապատասխանաբար 44.1, 37.6 և 33.8 կԴա մոլեկուլային զանգվածներ, կազմված են 400, 354 և 330 ամինաթթվային մնացորդներից: ProV-ն ջրալուծ սպիտակուց է, ունի ԱԵՖ-ի ճեղքման ֆերմենտային ակտիվ կենտրոն և օժտված է ԱԵՖազային ակտիվությամբ: Ենթադրվում է, որ ProW-ն ճարպալուծ սպիտակուց է և կազմավորում է ամֆիֆիլ α -պարուրավորված կառույց, որն ընկալում է պրոլինը, կարող է ընկալել և տեղափոխել նաև 2 մեթիլային խմբերով պրոլինի ածանցյալը՝ պրոլին-բետաինը (նկ. 4.18): Այդ ԱԵՖազն ունի բարձր խնամակցություն պրոլինի նկատմամբ: Նրանում առկա է նաև ԱԵՖ-ի կապման կենտրոն: Պրոլինային ԱԵՖազի սպիտակուցները գաղտնագրվում են **proU օպերոնի** գեներով, որոնց հաշվումը մակածվում է միջավայրում լուծված նյութերի քանակի աճի կամ օսմոսային ճնշման մեծացման դեպքում: Հայտնի են դարձել կարգավորիչ գեներ, սակայն շատ բան դեռևս պետք է պարզաբանվի:

Նշենք, որ պրոլինի կլանումն ունի կարևոր նշանակություն բջջի օսմո-

սային ճնշման կարգավորման գործընթացում, որի ուսումնասիրումը սկիզբ է առել դեռևս 1955 թ.-ին: Վերջին տարիներին հեղինակի լաբորատորիայում ցույց է տրվել, որ աղիքային ցուպիկում խմորման պայմաններում օսմոսային սթրեսի հաղթահարումը կախված է միջավայրում պրոլինի քանակությունից:

Նման պրոլինային ԱԵՖազներ հայտնաբերվել են նաև *B. subtilis*, տարբեր աղիքային կամ հողային և այլ բակտերիաներում, այդ թվում՝ ախտածին *Staphylococcus aureus*-ում: Հետաքրքիր է, որ պրոլինը և դրա ածանցյալները հանդիպում են կենդանիների և մարդու արյան, տարբեր այլ հյուսվածքների ու մեզի պարունակությունում և ԱԵՖազների միջոցով կլանման արդյունքում տարբեր բակտերիաներում կատարում պաշտպանական դեր: Այս հանգամանքը պետք է հաշվի առնել ախտածին բակտերիաների դեմ պայքարում:

Հայտնի է, որ **քաղանթներով որոշ սպիտակուցների տեղափոխման համար օգտագործվում է ԱԵՖ-ի կամ ԳԵՖ-ի էներգիան**: Դա ընդունվում է, օրինակ, այն սպիտակուցների համար, որոնք գաղտնագրվում են բջջակորիզում, սինթեզվում բջջապլազմում և հետո թաղանթով անցնում են էնդոպլազմային ցանցով, շարժվում դեպի միտոքոնդրիումների մատրիքս կամ բջջից



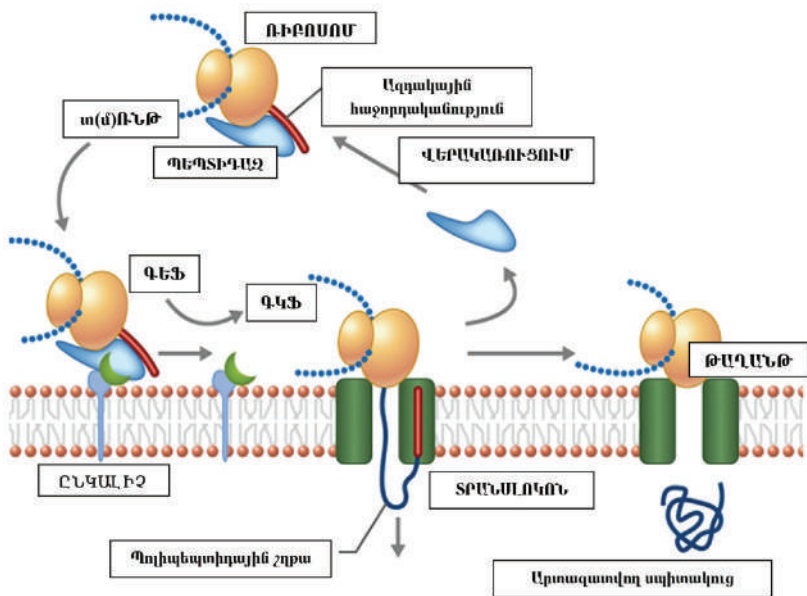
Նկ. 4.19. Միտոքոնդրիումների թաղանթներով սպիտակուցների տեղափոխման ուղիները՝ Սպիտակուցային տրանսլոկացները նշված են տարբեր գույներով՝ TOM-ը կանաչ, TIM23-ը և TIM22-ը բաց և մուգ ծիրանագույն։ Շապերոնների շարժչային կառույցը նշված է կարմիր, TIM9 և TIM10 միջթաղանթային շապերոնները և պեպտիդազը՝ կապույտ գույներով։

արտազատվում։ Բիչ է տեղեկատվությամբ այդ գործընթացի մասին, ուսումնասիրությունները շարունակվում են։

Հայտնաբերվել են միտոքոնդրիումների արտաքին և ներքին թաղանթների **սպիտակուցային տրանսլոկացներ**, որոնք նշվում են որպես **TOM (արտաքին թաղանթի տրանսլոկազ բաղադրիկ հապավումը անգլերեն)** և **TIM (ներքին թաղանթի տրանսլոկազ բաղադրիկ հապավումը անգլերեն)** (նկ. 4.19)։ Այդ բարդ համալիրները կազմված են մի քանի ենթամիավորներից և միջթաղանթային տարածությունում TOM22

ենթամիավորի և TIM23 համալիրի միջոցով կարող են միմյանց հետ փոխազդել (տե՛ս **նկ. 4.19**)։

Արտաքին թաղանթում TOM40 խոշոր ենթամիավորն ունի 410 կԴա մոլեկուլային զանգված և երկմերի ձևով կազմավորում է ծակոտի։ TOM20 և TOM70 ենթամիավորները կապում են տեղափոխվող սպիտակուցները և փոխազդում են միջթաղանթային **շապերոնների** հետ։ Դրանք են TIM9 և TIM10 ենթամիավորները (տե՛ս **նկ. 4.19**)։ Ներքին թաղանթի TIM23 ենթամիավորը TIM17-ի հետ միասին կարող է թաղանթում առաջացնել ծակոտի կամ անցքուղի, որով անցնում է սպի-



Նկ. 4.20. Տեղափոխվող սպիտակուցների սինթեզի և քաղանքով անցման գծապարկերը

տակուցը (տե՛ս **նկ. 4.19**): Ներքին թաղանթի TIM23 համալիրում հայտնաբերվում են նաև TIM21 և TIM50 ենթամիավորները, որոնց դերը դեռևս պարզ չէ: Սպիտակուցների տեղափոխմանը մասնակցում են նաև այլ սպիտակուցային համալիրներ, մասնավորապես TIM22-ը, որին կանոդադառնանք հաջորդիվ:

Շատ տեղափոխվող սպիտակուցներում հայտնաբերվում են **ազդանշանային առաջնորդային հաջորդականություններ**, որոնց միջոցով թաղանքով անցած սպիտակուցները փոխազդում են համալիրների **շապերոնային** ենթամիավորների հետ և ԱԵՖ-ի ճեղքման էներգիայի հաշվին քաշում այդ սպիտակուցը դեպի մատրիքս: Այդ շապերոնները գործում են որպես շարժիչ:

Ներքին թաղանքով սպիտակուցների անցման համար անհրաժեշտ է նաև միտոքոնդրիումի ներքին թաղանթի վրա $\Delta\psi$ -ին, որը ստեղծվում է շնչառության ընթացքում:

Ազդանշանային հաջորդականություններն այնուհետև անջատվում են **պեպտիդազի** օգնությամբ (տե՛ս **նկ. 4.19**): Արդյունքում ձևավորվում են միտոքոնդրիումների վերջնական սպիտակուցները: Ըստ շվեդ կենսաքիմիկոս Գունար ֆոն Հեյմեի՝ այս հաջորդականություններում պետք է տարբերակվեն երկու տեղամասեր՝ թաղանթի հետ փոխազդեցության և սպիտակուցից պեպտիդազի ներգործությամբ անջատման: Պեպտիդազի համար կարևոր են տեղափոխվող սպիտակուցի կոնֆորմացիան և դրա մասնակի-

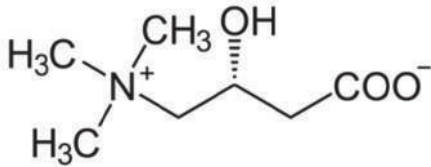
րեն բացված վիճակը: Այդ վիճակում սպիտակուցի պահպանումը որոշվում է սպիտակուցային, հատկապես տրիգերային (ձգանային) գործոնով: Նշենք, որ պեպտիդազների ակտիվության համար պահանջվում են մետաղների իոններ: **Կան նաև սպիտակուցներ, որոնք չունեն ազդանշանային առաջնորդային հաջորդականություններ և կարող են անցնել թաղանթով առանց չեփոխման:** Չի բացառվում, որ այդ սպիտակուցներում ազդանշանային հաջորդականությունը տեղակայվում է պոլիպեպտիդային շղթայի ներքին (միջին) հատվածում: Այդպիսի սպիտակուցներից են կենդանիների բջիջների միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթների էլեկտրոնների տեղափոխման 1-ին համալիրի 7-րդ ենթամիավորը, 3-րդ համալիրի 1-ին ենթամիավորը, 4-րդ համալիրի և H^+ -ային ԱԵՖազի մի քանի ենթամիավորներ: Այս դեպքերում ենթադրվում է, որ թաղանթում ներդրման ընթացքում նման սպիտակուցները փոփոխում են իրենց կոնֆորմացիան և հասնում վիճակում ձեռք են բերում արդյունավետ վիճակ: Նման սպիտակուցների միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթով անցումն իրականացնում է TIM22 համալիրը (տես **նկ. 4.19**):

Հաճախ բջջապլազմում ազդանշանային հաջորդականությամբ սինթեզված սպիտակուցները փոխազդում են համապատասխան պեպտիդազի հետ՝ ձևավորելով **ազդանշանի ճանաչման համալիր**, և հետո էնդոպլազմային ցանցի թաղանթում փոխազդում են **ընկալիչների** հետ: **ԳԵՖ-ի էներ-**

գիայի հաշվին այդ սպիտակուցները մխրճվում են թաղանթում տեղափոխիչ համակարգի տրանսլոկոնի մեջ, կորցնում ազդանշանային հաջորդականությունը և անցնում թաղանթով ու արտազատվում դեպի ներքին տարածություն (նկ. 4.20): Ենթադրվում է, որ թաղանթում պոլիպեպտիդային շղթայի մի մասով արդեն մխրճված սպիտակուցի սինթեզը շարունակվում է:

Կան տեղեկություններ **բջջակորիզային թաղանթներով սպիտակուցների տեղափոխման** մասին: 60 կԴա մոլեկուլային զանգվածից ավելի խոշոր սպիտակուցների տեղափոխման համար պարունակվում են հատուկ ազդակային հաջորդականություններ, որոնց հետ փոխազդում են տեղափոխման գործոնները, օրինակ՝ **կարիոֆերինները**: Վերջիններս տեղակայվում են թաղանթների ծակոտիներում և տեղափոխվող սպիտակուցի հետ փոխազդեցության ընթացքում **օգտագործում ԳԵՖ-ի ճեղքման էներգիան**:

Երկրորդային ակտիվ տեղափոխման դեպքում ծախսվում է էլեկտրաքիմիական էներգիան, օրինակ՝ $\Delta\mu_H^+$ -ը կամ $\Delta\mu_{Na}^+$ -ը: Դրանք հանդես են գալիս որպես թաղանթով նյութերի տեղափոխման շարժիչ ուժ: Նման տեղափոխման գործընթացներ նկարագրված են բոլոր կենդանի բջիջներում: Այս դեպքում, $\Delta\mu_H^+$ -ից **կախված, որևէ նյութի թաղանթով տեղափոխումն ընթանում է H^+ -ների հետ համատեղափոխության (սինպորտի) կամ հակատեղափոխության (հակասպորտի) միջոցով, իսկ լիցքավորված նյութի մենապոնտափոխումը (ունիպորտի)՝ $\Delta\Psi$ -ի հաշվին:**



Նկ. 4.21. L-կարնիտինի կառուցվածքային բանաձևը

Ընդ որում՝ նման տեղափոխումը կատարվում է սպիտակուցների միջոցով, որոնք ապահովում են տեղափոխվող նյութի նկատմամբ մեծ ընտրողականությունը և տեղափոխման կարգավորվող արագությունը: Երկրորդային ակտիվ տեղափոխիչ սպիտակուցների կառուցվածքը շատ տարբեր է, դրանք քաղանքի ինտեգրալ սպիտակուցներ են, որոշ դեպքերում փոխազդում են ծայրամասային սպիտակուցների հետ:

$\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ից կախված՝ նյութի տեղափոխումը ներկայացվում է մի քանի տարբերակով

- H^+ -ների հետ չեզոք նյութերի համատեղափոխում $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի ողջ մեծության հաշվին,
- H^+ -ների հետ բացասապես լիցքավորված նյութերի համատեղափոխում ΔpH -ի հաշվին,
- H^+ -ների հետ բացասապես լիցքավորված նյութերի հակատեղափոխում $\Delta\Psi$ -ի հաշվին,
- դրական լիցքավորված նյութերի մենատեղափոխում $\Delta\Psi$ -ի հաշվին,
- լիցքավորված տարբեր նյութերի տեղափոխում կամ փոխանակում:

$\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ից կախված՝ նյութի (S) կուտակումը բացասապես լիցքավորված ծավալում, օրինակ՝ բջջապլազմում կամ միտոքոնդրիումի մատրիքում,

զնախատվում է հետևյալ հավասարումով՝

$$R T \ln ([S]_{\text{ներ}} / [S]_{\text{արտ}}) = - (n + Z) F \Delta\Psi - n R T \ln ([\text{H}^+]_{\text{ներ}} / [\text{H}^+]_{\text{արտ}}),$$

որտեղ n -ը S նյութի հետ համատեղափոխվող H^+ -ների թիվն է, Z-ը՝ այդ նյութի դրական լիցքի մեծությունը:

Բացասական լիցքավորված նյութի դուրս բերումը բացասապես լիցքավորված ծավալից կախված է $\Delta\Psi$ -ից: Այդ տեղափոխումը նկարագրվում է հետևյալ հավասարումով՝

$$R T \ln ([S]_{\text{ներ}} / [S]_{\text{արտ}}) = - n F \Delta\Psi:$$

Եթե նյութի տեղափոխումը կախված է ΔpH -ից, ապա՝

$$[S]_{\text{ներ}} / [S]_{\text{արտ}} = n [\text{H}^+]_{\text{ներ}} / [\text{H}^+]_{\text{արտ}}:$$

Երկրորդային ակտիվ տեղափոխիչներից պարզագույն օրինակ է վիտամինաման նյութ **L-կարնիտինը** (նկ. 4.21), որը տեղափոխում է ճարպաթթուների մնացորդներ: Այն դիտվում է որպես վիտամին B_{11} : Կարնիտինը բացահայտել են որդերի մկաններում ռուս կենսաքիմիկոսներ **Վլադիմիր Սերգենիչ Գուլիչը** (նկ. 4.22) և Ռուբերտ Պետրովիչ Կրիմբերգը դեռևս 1905 թ.-ին: Այնուհետև այն հայտնաբերվեց նաև այլ կենդանիների և մարդու միջաձիգ զոլավոր մկաններում և լյարդում: Կարնիտինը սինթեզվում է լյարդում և



Նկ. 4.22. Վլադիմիր Սեդզենիչ Գուլիկչը
(1867-1933 թթ.)

երիկամներում լիզինի, մեթիոնինի և մի քանի վիտամինների մասնակցությամբ բարդ ֆերմենտային գործընթացի արդյունքում:

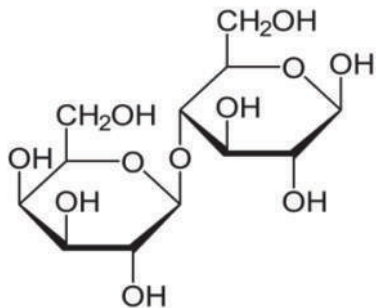
Հետագայում պարզվեց, որ կարնիտինն ագետիլացվում է քացախաթթուկ ֆերմենտ A-ի միջոցով և ունի խթանիչ ազդեցություն ճարպաթթուների օքսիդացման վրա: Դրա բացատրությունը միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթով ճարպաթթուների տեղափոխման կարնիտինի դերի բացահայտման

մեջ է: Յույց է տրվել, որ այդպիսի տեղափոխումն ընթանում է $\Delta\mu_{H^+}$ -ի հաշվին: **Ճարպաթթուների տեղափոխումը կատարվում է ազիլկարնիտինի և H^+ -ների համատեղափոխման մեխանիզմով:** Ընդ որում՝ կարնիտինի հիդրօքսիլ խումբը միացնում է ճարպաթթվի ազիլը, կարբօքսիլայինը՝ կապում H^+ -ը, իսկ չորրորդային ազոտը լիցքավորում է մոլեկուլը:

Փոխազդելով կարնիտինի հետ՝ ճարպաթթուները չեն գործում որպես փեղեքիչներ և կուտակվում են միտոքոնդրիումներում, որտեղ կատարվում է նրանց β օքսիդացումը:

Կարնիտինն այն ցածրամոլեկուլային օրգանական միացությունն է, որն ունի կարևոր դեր բջջում: Կարնիտինը և դրա տարբեր ածանցյալները երաշխավորվում են որպես սննդային հավելումներ, որոնք նպաստում են սերմնահեղուկի քանակի և որակի բարելավմանը, օգտակար են մկանների զարգացման և աշխատանքի համար, պիտանի են նաև տարեց մարդկանց:

Երկրորդային ալկոլիլ տեղափոխիչների շարքում են նաև որոշ հակաբիոտիկներ, սակայն նրանց մեծ մասը սպիտակուցներ են:



Նկ. 4.23. Լակտոզի կառուցվածքային բանաձևը



Նկ. 4.24. Յուզեն Պապրիկ Քեննեդին
(1919-2011 թթ.)

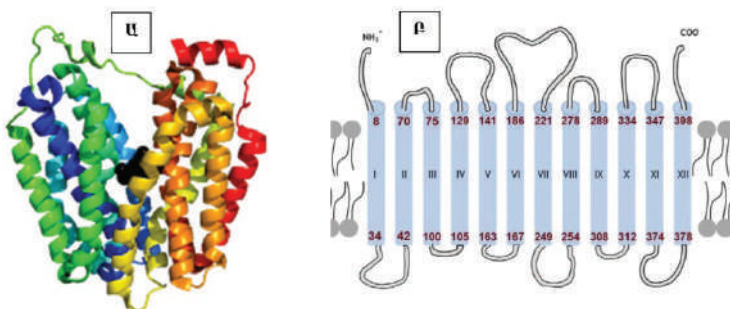
Երկրորդային ակտիվ տեղափոխման օրինակ է նաև, ինչպես արդեն նշել ենք նախորդ գլուխներից մեկում, ադիքային ցուպիկում K^+ -ի կլանումը Trk համակարգի միջոցով:

Ադիքային ցուպիկում շաքարներից լակտոզի (նկ. 4.23) կլանումն իրակա-

նանում է **լակտոզ- H^+ համապեղափոխիչի** միջոցով:

Այդ տեղափոխումը բացահայտել են Ժ. Քոենը և Գ. Ռիկենբերգը 1955 թ.-ին: Իսկ տեղափոխիչը հայտնաբերել է անվանի Ֆ. Լիպմանի և Ա. Լենինգերի աշակերտ, **ամերիկացի կենսաքիմիկոս Յուզեն Պապրիկ Քեննեդին** (նկ. 4.24) դեռևս 1965 թ.-ին և կոչել ***M* սպիրակուց**: Այդ սպիտակուցն անջատվել է, ուսումնասիրվել տարբեր մեթոդներով և վերակառուցվել լիպիդային բշտիկներում:

M սպիտակուցն ունի 46.5 կԴա մոլեկուլային զանգված ու կազմված է 417 ամինաթթվային մնացորդներից: Տեղափոխիչը թաղանթում ներկայացված է միամերի ձևով: Ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության արդյունքում ցույց է տրվել, որ սպիտակուցի պոլիպեպտիդային շղթայի 85%-ը ներկայացված է α -պարուրավորված կառուցվածքով, որում տարբերում են միջինում 24 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված 12 հատվածներ (նկ. 4.25,



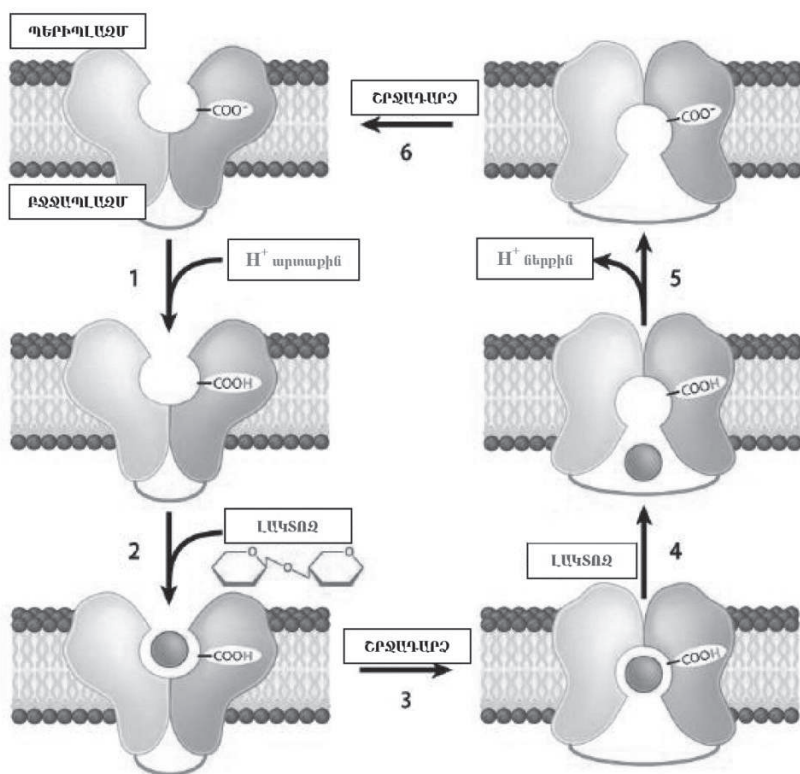
Նկ. 4.25. Լակտոզի տեղափոխիչ *M* սպիրակուցի կառուցվածքի (Ա) և թաղանթում տեղաբաշխման (Բ) մոդելները

12 α -պարուրավորված հատվածները նշված են տարբեր գույներով, լակտոզի մոլեկուլը՝ սև գույնով (Ա):

Ա): Այդ հատվածներով սպիտակուցն անցնում է թաղանթով՝ առաջացնելով սյունակներ (տե՛ս **նկ. 4.25, Բ**): Լակտոզի կապման կենտրոնը գտնվում է 7-րդ և 8-րդ սյունակների տիրույթում: Տեղափոխիչը պլազմային թաղանթի արտաքին կողմում հաջորդաբար կապում է H^+ (ներ) և լակտոզ ու այնուհետև թաղանթի լայնքով շրջադարձի արդյունք

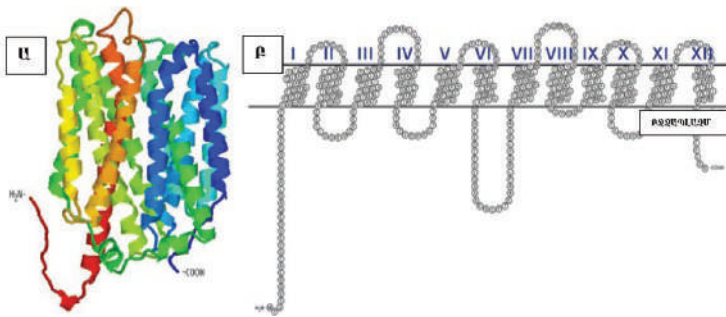
քում նրա մյուս կողմում անջատում այդ նյութերը (**նկ. 4.26**):

Հաստատվել է, որ *M* սպիտակուցում առկա են H^+ -ի (ների) և լակտոզի կապման կենտրոններ: $\Delta\mu_H^+$ -ի առաջացման ընթացքում լակտոզի նկատմամբ այդ սպիտակուցի խնամակցությունը բնութագրվում է Միքաելիսի հաստատունի 80 մկՄ-ի արժեքով, իսկ $\Delta\mu_H^+$ -ի



Նկ. 4.26. Աղիքային ցուպիկի պլազմային թաղանթով M սպիտակուցի միջոցով H^+ -ի (ների) և լակտոզի տեղափոխման գծապարկերը

Բացասապես լիցքավորված տեղափոխիչը պրոտոնացվում է արտաքին միջավայրի H^+ -ով (1), այնուհետև կապում լակտոզը (2) և շրջադարձի արդյունքում (3) անջատում դեպի բջջապլազմ (4), հետո անջատում H^+ -ը (5) և բացասապես լիցքավորված վիճակում շրջադարձում (6) տեղափոխման նոր գործընթացի համար: Թվերով նշված են հաջորդական փուլերը:



Նկ. 4.27. Պրոլինի փեղափոխիչ ProP-ի կառուցվածքի (U) և թաղանթում փեղաքաշխման (P) մոդելները

կտրուկ նվազման դեպքում այդ հաստատունը դառնում է 15-20 մկՄ: H^+ -ի(ների) և լակտոզի հարաբերությունը կարող է լինել 1 կամ 2՝ կախված $\Delta\mu_H^+$ -ի արժեքից: Լակտոզի տեղափոխմանը մասնակցում են M սպիտակուցի պոլիպեպտիդային շղթայի 322-րդ դիրքում հիստիդինի, 325-րդում՝ գլյուտամինի և 302-րդում՝ արգինինի մնացորդները, որոնք առաջացնում են ջրածնային կապերով միավորված մի խումբ: Բացի այդ ամինաթթվային մնացորդներից, 144-րդ դիրքում ասպարագինի մնացորդը և ևս 2-ն անհրաժեշտ են լակտոզի կապման և տեղափոխման համար: Սպիտակուցում ալանինի կամ թիրոզինի մնացորդների փոխարինումից դիտվում է մալտոզի տեղափոխում:

Ուսումնասիրելով մնաց համատեղափոխիչի աշխատանքում $\Delta\mu_H^+$ -ի դերը՝ առաջարկվել է հետաքրքիր մի վարկած, ըստ որի՝ $\Delta\mu_H^+$ -ը **որոշում է սպիտակուցի կազմում օքսիդավերականգնողական հատվածների վերականգնվածության աստիճանը, երբ դրանց վերականգնումը մեծացնում է փեղափոխիչի խնամակցությունը փե-**

ղափոխվող նյութի՝ լակտոզի նկատմամբ: Յիստեինի մնացորդներ պարունակող այդ հատվածում ենթադրվում է $2SH \rightarrow -S-S-$ անցում, որը բերում է նաև տեղափոխիչի տարածադիրքային փոփոխությանը: Յույց է տրվել, որ 148-րդ դիրքում ցիստեինի մնացորդի ալկիլացումը խափանում է տեղափոխիչի աշխատանքը: M սպիտակուցը գաղտնագրվում է lac օպերոնի lacY գենով, որը կլոնավորված է և մանրամասն ուսումնասիրված: Այդ գենի հիման վրա սինթեզվել է M կամ LacY սպիտակուցը:

Լակտոզի տեղափոխումն արգելակվում է գալակտոպիրանոզիդների ածանցյալներով՝ **փեղեքիչների** օգնությամբ: **Լակտոզի փեղափոխում փեղիչի ունենում նաև գլյուկոզի առկայությամբ:** Այս հայտնի երևույթի բացատրությունը կարող է ներառել գլյուկոզի կլանման համակարգի, որին կծանոթանանք հաջորդիվ, և լակտոզի տեղափոխիչի՝ միմյանց հետ փոխազդեցությունը թաղանթում, երբ մեկի աշխատանքը կասեցնում է մյուսինը: Հնարավոր է, որ լակտոզի տեղափոխիչի աշ-

խատանքը կարգավորվում է գլյուկոզի կլանման համակարգի HPr կամ E_HA սպիտակուցների միջոցով, որոնց ֆոսֆորիլացման դեպքում արգելակվում է լակտոզի կլանումը:

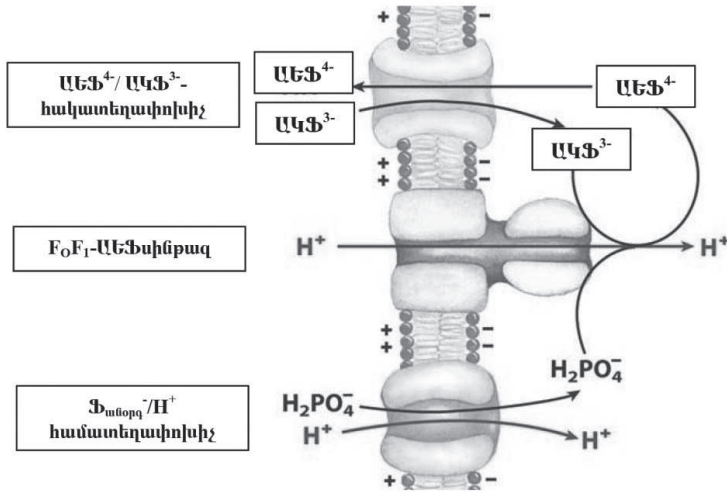
Հետաքրքիր է, որ ադիքային ցուպիկում պրոլինի տեղափոխումը կարող է իրագործվել ոչ միայն ԱԵՖ-ի էներգիայի, այլ նաև $\Delta\mu_H^+$ -ի հաշվին: Բայց այս դեպքում գործում է մի այլ համակարգ՝ **ProP**-ն: Այն կազմավորված է 1 սպիտակուցից (նկ. 4.27)՝ կազմված 500 ամինաթթվային մնացորդներից, ներկայացված է 12 α -պարուրավորված հատվածներով, ունի ցածր խնամակցություն պրոլինի նկատմամբ և աշխատում է որպես պրոլին- H^+ -համատեղափոխիչ: Այն նման է լակտոզի տեղափոխիչ M սպիտակուցին: Յույց է տրվել, որ ProP-ն զգայուն է միջավայրի օսմոսային ճնշման նկատմամբ, եթե $\Delta\psi > 0.1$ Վ: Այդպիսի զգայունությունը որոշվում է սպիտակուցի եզրի 26 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված հատվածով: ProP-ի ակտիվությունը

կախված է ProQ սպիտակուցից և K^+ -ից: Այդ համակարգի աշխատանքի մեխանիզմը և կարգավորումը պարզաբանվում են: Ենթադրվում է, որ թաղանթի արտաքին մակերևույթում սպիտակուցը կապում է պրոլինի մոլեկուլը և H^+ -ը և հետո թաղանթում շրջադարձի արդյունքում նրա մյուս կողմում անջատում: Նման համակարգ հայտնաբերվել է նաև այլ բակտերիաներում, այդ թվում՝ տարբեր ախտածիններում:

$\Delta\mu_H^+$ -ի հաշվին իրագործվող աշխատանքի օրինակ է միտոքոնդրիումներում **ԱԵՖ/ԱԿՖ հակապոնոմիսիչը**: Այն բացահայտվել է առնետի լյարդի բջիջների միտոքոնդրիումներում 1960-ական թթ.-ին: Հետագա հետազոտությունների արդյունքում պարզաբանվել է, որ այդ տեղափոխիչը թաղանթային ճարպալուծ սպիտակուց է, ունի 32.8 կԴա մոլեկուլային զանգված: Թաղանթում տեղափոխիչը ձևավորվում է երկմերի ձևով, ներկայացված է բազմաթիվ կրկնօրինակներով և կազմում է ներքին թաղանթի սպիտակուցների 5-ից մինչև



Նկ. 4.28. Միտոքոնդրիումների ԱԵՖ/ԱԿՖ հակապոնոմիսիչի կառուցվածքի մոդելը (թաղանթին ուղղահայաց տեսքը)



Նկ. 4.29. ԱԵՖ/ԱԿՖ-ի փոխանակումը և H^+ -ի հետ $\text{F}_{\text{անօրգ}}^-$ -ի համատեղափոխումը միտոքոնդրիումի ներքին բաղանրում և դրանց փոխազդեցությունը ԱԵՖ-ի սինթեզի մեխանիզմի հետ

10%-ը, մարդու միտոքոնդրիումներում՝ նույնիսկ 10%-ից ավելին: Այս սպիտակուցի կառուցվածքում տարբերում են 6 α -պարուրավորված հատվածներ և β կառուցվածքով մեկ հատված (**նկ. 4.28**): Այն ունի մեծ ընտրողականություն ադենինուկլեոտիդների նկատմամբ: Ենթադրվում է, որ կապման կենտրոնը գտնվում է սպիտակուցի միջնամասում: ԱԵՖ-ի և ԱԿՖ-ի փոխանակումը կատարվում է 1:1 հարաբերությամբ (**նկ. 4.29**):

Հաշվի առնելով այն, որ pH-ի չեզոք արժեքներում ԱԵՖ-ի բացասական լիցքը (ԱԵՖ^{4-}) մեկով ավելի է ԱԿՖ-ից (ԱԿՖ^{3-}), $\Delta\psi$ -ն ընդունվում է որպես հիմնական շարժիչ ուժ նյութերի տեղափոխման համար: Նման արդյունքն ունի տրվել փորձնականորեն: Բացահայտվել է արգինի և լիզինի մնացորդների դերը տեղափոխման գործըն-

թացում: Սակայն տեղափոխման մեխանիզմը մնում է ոչ պարզաբանված:

Այս փոխանակումը կարևոր դեր է կատարում բջջում էներգիական փոխանակության մեջ՝ մասնավորապես բջջապլազմում ԱԵՖ-ից կախված գործընթացների ընթացքում: Կարևոր է, որ օքսիդային ֆոսֆորիլացման գործընթացի էներգիային ելքի որոշ մասը ծախսվում է $\Delta\psi$ -ի ստեղծման վրա: Պետք է նաև հաշվի առնենք, որ $\text{F}_{\text{անօրգ}}^-$ -ի մուտքը դեպի միտոքոնդրիում ընթանում է H^+ -ի հետ համատեղ (տես **նկ. 4.29**): Հենց այս H^+ -ն է հաշվարկվում F_0F_1 -ԱԵՖսինթազի միջոցով ԱԵՖ-ի սինթեզի համար անհրաժեշտ H^+ -ների քանակի մեջ: Գումարում ԱԵՖ-ի, ԱԿՖ-ի և $\text{F}_{\text{անօրգ}}^-$ -ի տեղափոխման վրա ծախսվում է ձևափոխված էներգիայի մոտավորապես 25%-ը:

Ենթադրվում է, որ ԱԵՖ/ԱԿՖ փո-

խանակիչը և $\Phi_{\text{անօրգ}}^-/H^+$ տեղափոխիչը փոխազդում են ԱԵՖսինթազի հետ և առաջացնում մի գործառական կառույց՝ **ԱԵՖսիթազաում**:

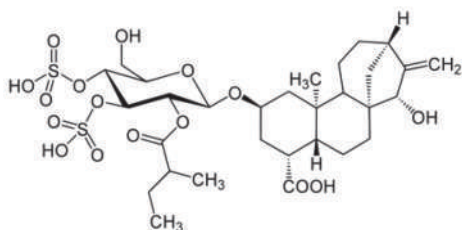
ԱԵՖ/ԱԿՖ փոխանակումն արգելակում են գլյուկոզերկսուլֆատի երկտերպենային ածանցյալները, օրինակ՝ ատրակտիլազիդը, կարբօքսիատրեկտիլաթթուն և եռկարբոնային ճարպաթթուներից բոնգիկաթթուն: Ատրակտիլազիդն անջատում է բարդաձաղկավորների ընտանիքի ուղտափուշը (**նկ. 4.30**), իսկ բոնգիկաթթուն՝ *Pseudomonas cocovenenans* բակտերիաները: Ենթադրվում է, որ փոխանակիչ սպիտակուցը կարող է գտնվել առնվազն երկու կոնֆորմացիաներում, երբ դրանցից մեկում այն կարող է կապվել մի արգելակչի և մյուսում՝ մեկ ուրիշի հետ: Ընդ որում՝ արգելակիչի մեկ մոլեկուլը կարող է կապվել սպիտակուցի երկու պոլիպեպտիդային շղթաների հետ: Միգուցե թաղանթում սպիտակուցը ներկայացված է երկմերի ձևով:

Հայտնի է նաև այդ տեղափոխիչը գաղտնագրող գենը տարբեր կենդանիների միտոքոնդրիումներում, որը

որոշվել է այսպես կոչված լրացական ԴՆԹում՝ սինթեզված տեղեկատվական ՌՆԹ-ի վրա հակադարձ տրանսկրիպտազի միջոցով: Այդ գենը կլոնավորվել է:

ԱԵՖ/ԱԿՖ տեղափոխիչներ ենթադրվում են քլորոպլաստներում և որոշ բակտերիաներում: Հետաքրքիր է այն, որ կենդանիների բջիջներում մակաբուծող ախտածին ռիկետսիաների թաղանթում հայտնաբերվել է այդ ադենինուկլեոտիդների տեղափոխման հատուկ համակարգ, որն իրականացնում է ԱԵՖ/ԱԿՖ փոխանակություն հակառակ ուղղությամբ և օգտագործում է տեր բջջի ԱԵՖ-ը: Այն 498 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված սպիտակուց է, որն իր կառուցվածքում ներառում է 12 α -պարուրավորված հատվածներ: Այդ տեղափոխիչը շատ է տարբերվում միտոքոնդրիումների ԱԵՖ/ԱԿՖ հակատեղափոխիչից:

Ինչպես արդեն նշեցինք, միտոքոնդրիումներում գործում է $\Phi_{\text{անօրգ}}^-/H^+$ -**համատեղափոխիչը**, որը ևս անջատվել է, ուսումնասիրվել և վերակառուցվել լիպիդային բշտիկներում: Այդ սպի-



Նկ. 4.30. Ատրակտիլազիդի կառուցվածքային բանաչևը և ուղտափուշ բույսը, որը փարածված է Եվրոպայում, Ասիայում և Հյուսիսային Աֆրիկայում

տակուցն ունի 30 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված: Դրանում տարբերակում են $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի և H^+ -ի կապման կենտրոններ: Համատեղափոխիչի աշխատանքի համար շարժիչ ուժ է ΔpH -ը:

$\Phi_{\text{անօրգ}}^- - H^+$ -համատեղափոխիչն արգելակվում է NEM-ի օգնությամբ, ինչպես նաև ԴՅԿԴ-ի և հակաքիտտիկ դոքսոռուսիցինի միջոցով: Նման տեղափոխում նկարագրված է նաև որոշ բակտերիաներում: Ցույց է տրվել, որ այդ տեղափոխումն արգելակվում է փեղեքիչների օգնությամբ:

$\Delta\mu_{Na^+}$ -ի հաշվին *տեղի է ունենում Na^+ -ի հեղուկ որոշ շաքարների և ամինաթթուների զուգորդված տեղափոխումը կենդանիների ու մարդու աղիքների կամ երիկամների և այլ բջիջների պլազմային թաղանթով*: Գլյուկոզի և գալակտոզի տեղափոխումն իրագործում է հատուկ մի սպիտակուց: Na^+ -ի հեռացումից կամ այլ իոնով փոխարինումից բջջում էապես նվազում է այդ շաքարների և ամինաթթուների քանակը թաղանթով դրանց տեղափոխման խափանման պատճառով: Պարզ է, որ նման տեղափոխումը կիսբանվի $\Delta\psi$ -ի արժեքի մեծացման դեպքում: Ինչ վերաբերում է տեղափոխվող նյութերի հարաբերությանը, ապա, օրինակ, աղիքային բջջի թաղանթով գլյուկոզի մեկ մոլեկուլը տեղափոխվում է $2Na^+$ -ի հետ միասին, սակայն երիկամի բջջի թաղանթով այն տեղափոխվում է մեկ Na^+ -ի հետ: Էրիթրոցիտների պլազմային թաղանթում գլիցինի տեղափոխիչը կարող է տեղափոխել ամինաթթվի մեկ մոլեկուլ $2Na^+$ -ի հետ: Այդ տեղափոխիչների աշխատանքը նման

է պրոլինի տեղափոխիչ ProP-ին:

Մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում զուգորդող թաղանթներով մեծ մասնիկների՝ *սպիտակուցների և նուկլեինաթթուների տեղափոխումը*, որը շատ դեպքերում ապահովվում է $\Delta\mu_{H^+}$ -ով: Այս հետաքրքրությունը պայմանավորված է նրանով, որ զուգորդող թաղանթները, ըստ Պ. Միտչելի, թափանցելի չեն նույնիսկ փոքր մասնիկների՝ էլեկտրոնների և H^+ -ների համար: Հստակ է, որ սպիտակուցների և նուկլեինաթթուների անցումը չի խախտում թաղանթների ամբողջականությունը: Ավելին՝ առանձին դեպքերում այդ տեղափոխումն ընթանում է մեծ արագությամբ: Նշենք, որ թաղանթով սպիտակուցների տեղափոխումը կարող է ապահովվել ԱԵՖ-ի կամ ԳԵՖ-ի էներգիայով, որին արդեն անդրադարձել ենք:

Թաղանթով անցնելու համար շատ սպիտակուցներում հայտնաբերվել են *ազդանշանային առաջնորդային հաջորդականություններ*: Վերջիններս հաճախակի գտնվում են սպիտակուցների N ծայրում, ունեն մինչև 10 կԴ-ա զանգված, սկսվում են մեթիոնինի մնացորդից, ընդգրկում են 12-30, իսկ առանձին դեպքերում, օրինակ՝ ջրիմուռների միտոքոնդրիումների H^+ -ային ԱԵՖագի 9-րդ ենթամիավորի համար՝ 66 ամինաթթվային մնացորդներ և տարբերվում բազմազանությամբ: Նման հաջորդականություններ հայտնաբերվել են տարբեր սպիտակուցներում, օրինակ՝ աղիքային ցուպիկի պերիպլազմային β լակտամազում, արքեյների բակտերիաառողապիմում,

խմորասնկերի միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի ցիտոքրոմ c-օքսիդազում, կենդանիների պրոպրապարաթիրեոիդ հորմոնում: Այդ հաջորդականություներին պոլիպեպտիդային շղթաներում հետևում են ամինաթթվային մնացորդներ, որոնք կազմավորում են α-պարուրավորված հատված: Ազդանշանային հատվածն անջատվում է սպիտակուցից **ազդանշանային կամ առաջնորդային պեպտիդազի** օգնությամբ և թաղանթում ներմուծվելուց հետո՝ սպիտակուցը ձևափոխվում է:

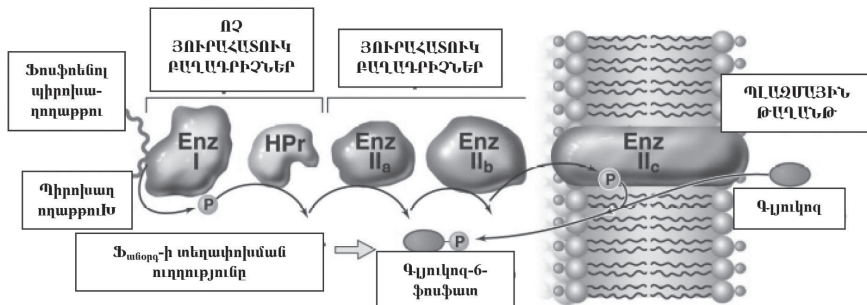
Պետք է ընդունել, որ բջջում տեղափոխվող կամ բջջից դուրս բերվող սպիտակուցները մնան չեն ռիբոսոմներում սինթեզված պոլիպեպտիդային շղթաներին: **Սպիտակուցներն անցնում են վերջնական չեի կազմավորման ընթանում է հասունացման մի գործընթաց:**

Թաղանթում շատ սպիտակուցների ներդրման համար օգտագործվում են $\Delta\mu_H^+$ -ը, վերջինիս երկու բաղադրիչները: Պարզ է, որ այդ գործընթացը խափանվում է փեղեքիչների օգնությամբ: Չի բացառվում յուրահատուկ տեղափոխիչների կամ էլ ՌՆԹ-պարունակող մասնիկների մասնակցությունը: Սպիտակուցները կարող են նաև հրվել դեպի թաղանթային որոշակի կառույց: Կարևորվում են սպիտակուցում լիցքի առկայությունը և թաղանթի հետ նրա էլեկտրաստատիկ ու հիդրոֆոբ փոխազդեցությունը: Քանի որ բևեռացված ամինաթթվային մնացորդների ներդրումը թերմոդինամիկորեն անթույլատրելի է, ապա դա հնարավոր է այդ մնացորդների պրոտոնացումից հետո:

Սպիտակուցների հետագա անցումը թաղանթով պայմանավորված է նրանցում որոշակի հաջորդականություններով:

Շատ դեպքերում բակտերիաների թաղանթով **ԳՆԹ-ի տեղափոխման շարժիչ ուժը** $\Delta\mu_H^+$ -ն է: Այդպիսի օրինակ է դեպի բջջապլազմ որոշ ֆագերի ԳՆԹ-ի ներարկումը *B. subtilis*-ի կամ *Haemophilus influenza*-ի թաղանթով: Հետաքրքիր է այն, որ ԳՆԹ-ի տեղափոխումը կարող է ընթանալ մեծ արագությամբ՝ մեկ նուկլեոտիդի անցման դեպքում դա կարող է կազմել 330 մկվրկ: Այս դեպքում տեղափոխման մեխանիզմը կարող է մնանվել մտրակների շարժմանը, որին արդեն ծանոթ ենք, երբ շարժիչ ուժը $\Delta\mu_H^+$ -ն է: Վերջինս կարող է ունենալ նաև կարգավորիչ դեր: Տարբեր բակտերիաների թաղանթներով ԳՆԹ-ի տեղափոխման ուսումնասիրության գործում մեծ ավանդ ունի լիտվացի կենսաէներգետիկոս **Լյանուս Լյանուսի Գրինյուսը**: Նա ցույց է տվել, որ *B. subtilis*-ի բակտերիաների գենետիկական տրանսֆորմացիան կամ *E. coli*-ի T4 ֆագային ինֆեկցիան պահանջում է $\Delta\mu_H^+$: Սակայն քիչ է հայտնի բույսերի, սնկերի և կենդանիների բջջիների թաղանթներով նուկլեինաթթուների տեղափոխման մեխանիզմի և էներգետիկայի մասին:

Շատ հետաքրքիր է վերջին տարիներին բացահայտված գրամբացասական բակտերիաների արտաքին թաղանթով նյութերի տեղափոխումը պլազմային թաղանթի $\Delta\mu_H^+$ -ի հաշվին: Ենթադրվում է, որ արտաքին թաղանթի ընկալչային որոշ սպիտակուցներ այլ



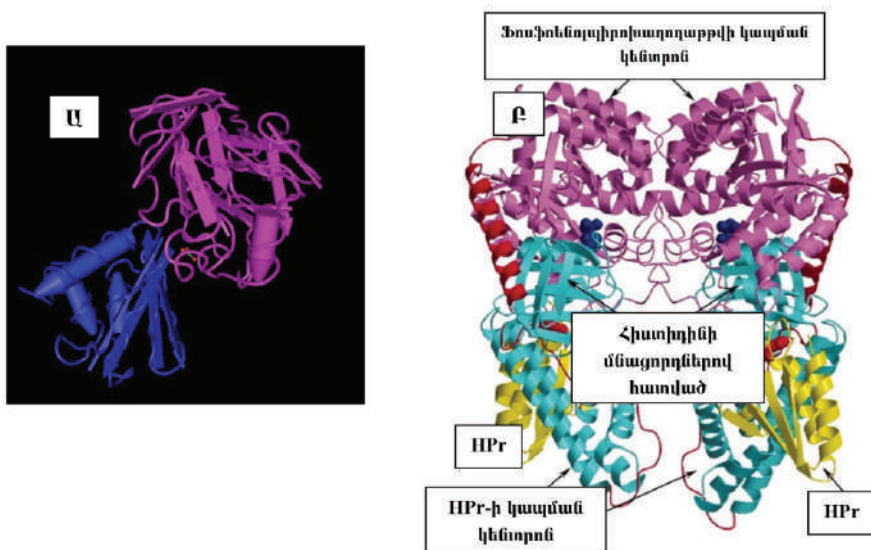
Նկ. 4.31. Ալդիբային ցուպիկի գլյուկոլի կլանման և գլյուկոլ-6-ֆոսֆատի ձևափոխման ֆոսֆորանաֆերազային համակարգը՝ կազմված բաղանդային սպիտակուցից և բջջապլազմային յուրահատուկ և ոչ յուրահատուկ բաղադրիչներից

սպիտակուցների միջոցով փոխադրում են պլազմային թաղանթի հետ և փոփոխում իրենց կոնֆորմացիան $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի ստեղծման ընթացքում:

Ակտիվ տեղափոխության շարքին է դասվում այսպես կոչված **ուղղորդված (վեկտորային) տեղափոխումը, երբ թաղանթով անցնելիս նյութը ենթարկվում է քիմիական ձևափոխման օգտագործելով քիմիական էներգիա**: Նման տեղափոխումն ընթանում է միայն մեկ ուղղությամբ:

Այդպիսի տեղափոխման օրինակ է **ֆոսֆոնոլպիրովատդոդաթրոսի հաշվին գլյուկոլի կլանումը** *E. coli*-ում: Այդ տեղափոխումը բացահայտել է ամերիկացի մանրէաբան **Ստույ Ռոզմանը** 1964 թ.-ին: Տեղափոխման համակարգի աշխատանքը պայմանավորված է մի քանի ֆերմենտային սպիտակուցներով, որոնցից մեկը՝ ***E_{II}C* (EnzII)_C-ը**, գտնվում է երկմերի ձևով պլազմային թաղանթում, իսկ մյուսները՝ ***E_{II}A* (EnzII)_A-ն**, ***E_{II}B* (EnzII)_B-ն**, ***HPr*-ը** և ***E_I* (EnzI)_I-ը** բջջապլազմում և փոխադրում են թաղանթի հետ (նկ.

4.31): Այդ սպիտակուցներն անջատել է, բյուրեղացրել և ուսումնասիրել ամերիկացի կենսաֆիզիկոս և մոլեկուլային կենսաբան **Մարիուս Բյորը**: E_{II} -ը ըստ էության ներկայացված է տարբեր կառուցվածքով երեք հատվածներով: E_{IIA} -ն և E_{IIB} -ն նախկինում դիտարկվում էին որպես E_{III} սպիտակուց: E_{IIB} -ում $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի միացումը կատարվում է պոլիպեպտիդային շղթայում հիստիդինի և ցիստեինի մնացորդների միջոցով: HPr հիստիդինային սպիտակուցն ունի 9,4 կԴա մոլեկուլային զանգված, ջերմակայուն է ու բավականին ընտրողական: Այս սպիտակուցին $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի միացումը կատարվում է պոլիպեպտիդային շղթայում հիստիդինի մնացորդների հաշվին: E_I -ն ունի 64 կԴա մոլեկուլային զանգված, ֆոսֆոպիրովատդոդաթրոսի $\Phi_{\text{անօրգ}}$ -ի անջատման համար պահանջում է Mg^{2+} : HPr -ի հետ փոխադրեցությունը և կապումը կատարվում են հիստիդինի մնացորդների միջոցով (նկ. 4.32): Այս սպիտակուցը համակարգում գտնվում է երկմերի ձևով: Բջջապլազմի E_I , HPr , E_{IIA} և E_{IIB}



Նկ. 4.32. Աղիքային ցուպիկի HPr-ի (Ա) և դրա հետ փոխազդող E₇-ի (Բ) երկմերային կառուցվածքի մոդելները

սպիտակուցների միջոցով ֆոսֆոնոլպիրոլադոդարբից E_{II}C-ին փոխանցվում է Ֆ_{անօրգ}-ը, որը բերում է ֆերմենտի կոնֆորմացիոն փոփոխությունների և նրանում կապված գլյուկոզի ձևափոխմանը գլյուկոզ-6-ֆոսֆատի: Ուստի այս **ֆերմենտային համակարգը կոչվում է ֆոսֆորանսֆերազային**: Իսկ գլյուկոզից գլյուկոզ-6-ֆոսֆատի ձևափոխման համար օգտագործվում է ֆոսֆոնոլպիրոլադոդարբից Ֆ_{անօրգ}-ի անջատման ընթացքում ազատված էներգիան, որի մասին նշել ենք նախորդ գլուխներում: Ավելացնենք, որ համակարգը կարող է արգելակվել N-էթիլմա-

լեիմիդի (NEM) օգնությամբ:

Նման համակարգով տեղափոխվում են նաև մանոզը, ֆրուկտոզը ու մի շարք այլ շաքարներ, ընդ որում՝ վերջինների նկատմամբ համակարգի ընտրողականությունը որոշվում է E_{II} սպիտակուցներով, իսկ E₇-ը և HPr-ը դիտարկվում են որպես ոչ յուրահատուկ բաղադրիչներ (տե՛ս **նկ. 4.31**): Շաքարների կլանման նման համակարգեր հայտնաբերվել են նաև աղիքային այլ բակտերիաներում, որոնք կարող են տարբերվել յուրահատուկ բաղադրիչներով:

4.5. $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -Ը ՈՐՊԵՍ ԹԱԼԱՆԹԱՅԻՆ ՍՊԵՏԱԿՈՒՅՆԵՐԻ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԻ ԵՎ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐԻՉ

Այսպիսով՝ *բջջում ընդդեմ նյութերի բարձր կոնցենտրացիայի թաղանթով նրանց տեղափոխման օսմոսային աշխատանքի կատարման համար օգտագործվում է տարբեր չեփ էներգիա:*

Կենդանի բջջում $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ը կարևոր դեր ունի թաղանթային սպիտակուցների կառուցվածքի և ակտիվության կարգավորման մեջ: Արդեն բերել ենք մի քանի օրինակ:

Շատ հետաքրքիր է հասկանալ թաղանթի վրա $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի տարբեր արժեքների նշանակությունը: Նախ, տարիների ընթացքում բազմաթիվ բջիջներում, հատկապես բակտերիաներում այդ մեծության արժեքների որոշումը տարբեր մեթոդներով հաստատել է նրա տարբեր արժեքներն աերոբ կամ անաերոբ շնչառության և խմորման պայմաններում: Հեղինակի կողմից տարիներ առաջ բացահայտվել է, որ չեզոք և թույլ հիմնային միջավայրում աղիքային ցուպիկում $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի արժեքը տատանվում է 0.12-0.16 Վ սահմաններում, սակայն խմորման ընթացքում այն որոշակիորեն՝ 0.015-0.04 Վ-ով ավելի ցածր է, քան աերոբ կամ անաերոբ պայմաններում: Այդպիսի տարբերությունը տարիներ անց հաստատվել է գերմանացի կենսաէներգետիկոս **Ֆրից Ունդենի** լաբորատորիաներում, և պետք է, որ ունենա որոշակի դեր: *Ենթադրվում է, որ խմորման և աերոբ կամ անաերոբ շնչառության պայմաններում պլազմային թաղանթում $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ից կախված փոփոխվում է ոչ միայն*

սպիտակուցների կազմը, այլև դրանց տարածադիրքային կառուցվածքը: Ըստ երևույթին, տարբեր արժեքները կարող են որոշել նաև, օրինակ, H^{+} -ային ԱԵՖազի ակտիվությունը: Յույց է տրվել, որ խմորման և աերոբ կամ անաերոբ շնչառության պայմաններում տարբեր են թաղանթում H^{+} -ային ԱԵՖազի կրկնօրինակների քանակը և ակտիվությունը. խմորման դեպքում քանակն ավելի քիչ է (մոտավորապես 3 անգամ), ակտիվությունը՝ ավելի բարձր: Սա միգրացիոն պայմանավորված է բջջում H^{+} -ային ԱԵՖազի էական նշանակությամբ և կարգավորման հատուկ մեխանիզմով: Ենթադրվում է, որ նյութափոխանակության տարբեր պայմաններում կարող է փոփոխվել նույնիսկ այդ ԱԵՖազի F_0 -ի բաղադրությունը:

$\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ը ներգործում է ԴՆԹ-ի և սպիտակուցների կենսասինթեզի ֆերմենտների վրա: Այդպիսի եզրակացությունը բխում է *E. coli*-ի փորձերից: H^{+} -ային ԱԵՖազից զուրկ մուտանտում ԴՆԹ-ի սինթեզի արագությունը շատ փոքր է, և նրա վերականգնումն արձանագրվել է շնչառության դեպքում էլեկտրոնների վերջնական ակցեպտորի ներմուծումից, երբ ստեղծվում է $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ը: ԴՆԹ-ի սինթեզի վրա այդպիսի ներգործությունը կարող է իրագործվել *սպիտակուցների լիցքավորված խմբերի վրա ուղղակի ազդեցությամբ, սպիտակուցների թիոլային (-SH) խմբերի օքսիդավերականգնողական*

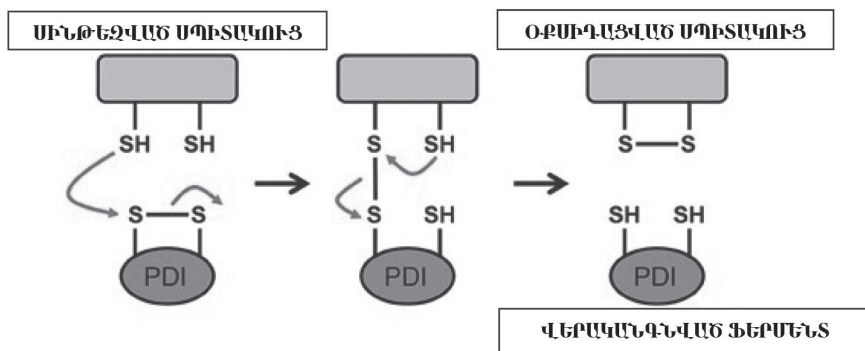
վիճակի և երկրիով -> երկսուլֆիդ անցման, կարգավորման փոփոխությանը և բաղանքի մակերևութային լիցքի խտության վրա ազդեցությանը:

Ինչպես նշվեց նախորդ բաժնում, լակտոզի M տեղափոխիչ սպիտակուցի աշխատանքը կարգավորվում է նրանում երկրիով-երկսուլֆիդ անցումներով, որոնք միգուցե բնորոշ են նաև օքսիդառեդուկտազներին:

Սպիտակուցների միջև երկրիով-երկսուլֆիդ անցումը կարող է իրագործվել **սպիրակուցային երկսուլֆիդիզմանրազ (PDI)** ֆերմենտի միջոցով օքսիդացնող համարժեքների տեղափոխումով, այդպիսի անցման արդյունքում սուբստրատային սպիտակուցներն օքսիդանում են, իսկ ֆերմենտը՝ վերականգնվում (**նկ. 4.33**): Նշված ֆերմենտը դասվում է **թիոռեդոքսինների շարքին**:

Ենթադրվում է, որ PDI-ը տեղակայված է ջրիմուռների բլոբուլաստների կամ խմորասանկերի և կենդանիների բջիջների էնդոպլազմային ցանցի թա-

ղանքներում, չապերոն է և ունի 55-57 կԴա մոլեկուլային զանգված: Այդ օքսիդառեդուկտազում երկսուլֆիդային կապն առաջանում է պոլիպեպտիդային շղթայի ակտիվ կենտրոնում գլիցինի (Gly) և հիստիդինի (His) ամինաթթվային մնացորդներով միմյանց կապված ցիստեինի (Cys) մնացորդների միջև՝ -Cys-Gly-His-Cys-: Այս հատվածի համար $\Delta E_0 = -0.18$ V, ուստի այն օքսիդացնող գործոն է: Բակտերիաների որոշ թիոռեդոքսինների $\Delta E_0 = -0.27$ V, և նրանք կարող են գործել որպես վերականգնող գործոններ: Բոլոր դեպքերում թաղանթային սպիտակուցների դեպքում կա որոշակի փոխկապակցվածություն ΔE_0 -ի և $\Delta \mu_H^+$ -ի միջև: Հետաքրքիր է այն, որ թիոռեդոքսիններն արգելակվում են չոր կարմիր գինու և խաղողի հյութի մեջ պարունակվող պոլիֆենոլների կողմից՝ խանգարվում է այդ սպիտակուցների օքսիդացնող ակտիվությունը, և դա կարող է լինել, ինչպես առաջարկել են ֆրանսիացի և կանադացի գիտնականները, ֆրան-



Նկ. 4.33. Սպիրակուցների միջև երկրիով -> երկսուլֆիդ անցման գծապարկերը

սիացիների հարաբերականորեն լավ առողջությամբ՝ անցյալ դարի վերջին բացահայտված այսպես կոչված **Ֆրանսիական պարադոքսի** բացատրություններից մեկը: Այստեղ կարելի է բանավիճել, սակայն խոսքը կարող է լինել գիմու միայն չափավոր քանակների մասին:

Փորձնականորեն ցույց է տրվել, որ ցիանաբակտերիաներում պլազմային թաղանթի մակերևութային լիցքը կախված է միջավայրի pH-ից և նյութավառարարականության ուժգնությունից: Մակերևութային լիցքի այդպիսի կախվածության արդյունքները բացատրվում են $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի ազդեցությամբ:

Թաղանթային սպիտակուցների կարգավորման առանձնահատկությունները բացատրելու համար կարևոր է պարզել $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի արժեքը չափող կամ ընկալող մեխանիզմի առկայությունը: Ստացվել են փորձարարական տվյալներ այն մասին, որ բակտերիաներում փեղեքիչների ազդեցությամբ կամ թթվածնի սահմանափակմամբ պայմանավորված՝ $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի փոփոխությունները բերում են բջիջների տեղաշարժման ուղղության փոփոխությանը: Թթվածնի ավելացումը մեծացնում է $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի արժեքը և խթանում նույն ուղղությամբ գծային շարժումը: Ըստ երևույթին, **բակտերիաներում կա մի պրոպոզաի, որը կարգավորում է տարբեր ներգործություններն էներգիային գործընթացների վրա:** Այդպիսի պրոտոչափի դեր կարող են կատարել շնչառական շղթաների բա-

ղադրիչները, Օ ցիկլը, ուբիքինոնը կամ, ինչպես արդեն նշել ենք, ֆոտոսինթեզի էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում էլեկտրոնների հակառակ ուղղությամբ տեղափոխիչները: Ենթադրվում է, որ բակտերիաների շնչառական կամ ֆոտոսինթեզի էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաների բազմազանությունը և կարգավորումը պայմանավորվում են պրոտոչափի կամ ֆոտոչափի դերակատարմամբ:

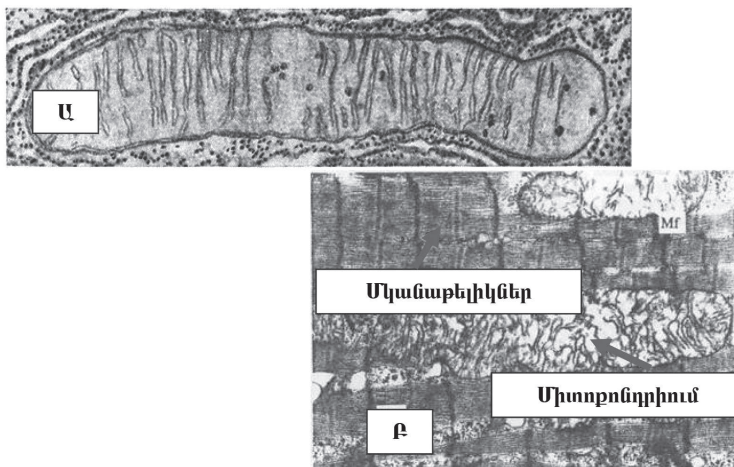
Իսկ կարող է բակտերիաներում կամ այլ բջիջներում լինի մի մեխանիզմ, որը չափում է ԱԵՖ-ը: Այս տեսակետից նման հնարավորություն ենթադրվում է կենդանիների համար, որոնց օրգանիզմներում ԱԵՖ-ը կարող է կատարել նյարդամիջնորդի դեր: ԱԵՖ-ի չափման մի մեխանիզմ ենթադրվում է ճանճերի համար, որոնք ծծում են ԱԵՖ-ի պարունակությամբ ցանկացած հեղուկ:

Հետաքրքիր է այն, որ H^{+} -ը կարող է օգտագործվել որպես երկրորդային միջնորդ բջջում տարբեր ազդակների փոխանցման և պատասխանի ձևավորման գործընթացներում: H^{+} -ի այդպիսի դերը կապված է H^{+} -ային ԱԵՖ-ի ակտիվության փոփոխության հետ, որը կարող է դիտվել, օրինակ, բուսական բջիջներում որոշ հորմոնների ազդեցությամբ: Հայտնի է, որ հորմոնները կարող են ներգործել կենդանիների միտոքոնդրիումներում էներգիային փոխանակության վրա: Սակայն նման գործընթացների մեխանիզմները դեռևս պարզ չեն:

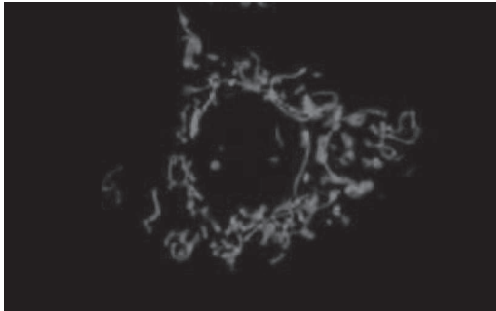
4.6. ԱԵՖ-Ի ԵՎ ՊՐՈՏՈՆԱՅԻՆ ԳՐԱԳԻԵՆՏԻ ՏԵՂԱՓՈԽՈՒՄԸ ԿԵՆԴՐԱՆԻ ԲԶՁՈՒՄ

Կենդանի բջջում բազմապիսի աշխատանքի կատարման հետաքրքիր հիմնահարցերից է էներգիայի աղբյուրների տեղափոխումը բջջապլազմի ներսում: **Հայտնի է, որ էներգիայի աղբյուրներից մեկի և գլխավորի՝ ԱԵՖ-ի գերակշռող քանակը սինթեզվում է պլազմային թաղանթում կամ միտոքոնդրիումներում, սակայն նրա տեղափոխումը դեպի աշխատանք կատարող կառույցներ սահմանափակ է ԱԵՖ-ի դիֆուզիայի ցածր մեծության, բջջապլազմի բարձր մածուցիկության և ներբջջային թաղանթների և տարբեր կառույցների առկայության պատճառով:** ԱԵՖ-ի հաշվին ընթացող գործընթացներն իրագործվում են միտոքոնդրիումների շուրջ՝ դրանցից ԱԵՖ-ի դուրս բերման ճանապարհով:

Այս տեսակետից հետաքրքիր է տարբեր ձևի միտոքոնդրիումների և միտոքոնդրիումային ցանցի առկայության մասին գերմանացի կենսաբան **Հանս Բուրենցերի** կողմից 1966 թ.-ին առաջ քաշած վարկածը: Վերջինս հաստատվում է *Saccharomyces cerevisiae*, *Pitorocporum arbutulare* խմորասնկերում, *Micromonas* միաբջջ ջրիմուռներում, *Polytomella agilis* մախակենդանիների՝ մինչև 50-60 մկմ երկարությամբ և 0.2-0.6 մկմ տրամագծով հսկա միտոքոնդրիումների (**նկ. 4.34**), քլամիդոմոնադներում, *Palytoma papillatum* ջրիմուռներում, որոշ սնկերում, կաթնասունների լյարդի բջիջներում՝ ճյուղավորված միտոքոնդրիումների, միջատների թռչող մկաններում և կաթնասունների ենթաստամոքսային



Նկ. 4.34. Հսկա (Ա) և քիթեղավոր (Բ) միտոքոնդրիումները՝ էլեկտրոնային մանրադիտակի տակ



Նկ. 4.35. Թելաննան միտոքոնդրիումները երևում են բջջակորիզի շուրջ լուսածորող մանրադիրակի տակ

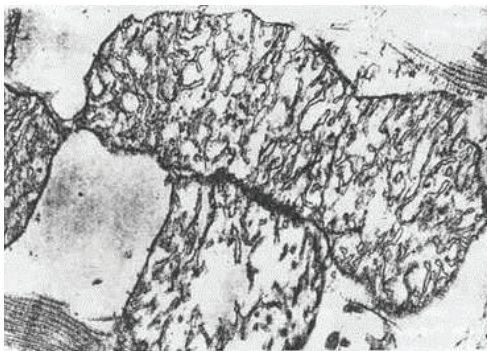
գեղձի բջիջներում և սպերմատոցոիդներում՝ մինչև 10 մկմ երկարությամբ քիթեղավոր (տե՛ս **նկ. 4.34**) կամ քելաննան (**նկ. 4.35**) միտոքոնդրիումների հայտնաբերմամբ:

Ընդ որում՝ բջջում կարող է լինել մեկ հսկա կամ միավորված ցանցաձև միտոքոնդրիում այն դեպքում, երբ այլ բջիջներում, օրինակ՝ հսկա ամեոբայում, միտոքոնդրիումների քանակը կարող է հասնել մի քանի հարյուր հազարի: Որոշ, այդ թվում՝ լյարդի կամ մկանային քաղցկեղային բջիջներում հայտնաբերվում են տարբեր քանակներով մի քանի ձևի միտոքոնդրիումներ: Ջրիմուռներից մեկի բջջում հայտնաբերվել են 246 մանր միտոքոնդրիումներ, 2 խոշոր և ճյուղավորված միտոքոնդրիում ու մեկ շատ խոշոր

գնդաձև միտոքոնդրիում: Մկանային բջիջներում ցանցաձև միտոքոնդրիումները տեղակայվում են Z սկավառակների շուրջ:

Հայտնի են նաև միտոքոնդրիումների հպումները կենդանիների սրտամկանում (**նկ. 4.36**): Այդ հպումների տրամագիծը կարող է հասնել մինչև 1 մկմ-ի: Հայտնի են նաև միտոքոնդրիումների և պլազմային թաղանթի հպումները նյարդային բջիջներում: Ենթադրվում է, որ միտոքոնդրիումների հպումներով տեղափոխվում են ԱԵՖ և տարբեր իոններ:

Հսկա կամ այլ ձևի միտոքոնդրիումների ձևավորումը դիտվում է կենդանի բջիջներում խմորասնկերի բողբոջման ժամանակ կամ թթվածնի սահմանափակման դեպքում կամ կենդանիների



Նկ. 4.36. Միտոքոնդրիումների միջև հպումը մկանապլազմում

օրգանիզմների աճի և զարգացման ընթացքում:

Բնական է նաև $\Delta\mu_H^+$ -ի տեղափոխումը բջջապլազմով դեպի տարբեր տեղամասեր: Միտոքոնդրիումային ցանցերում բջջապլազմի բարձր էլեկտրահաղորդականության և զուգորդող թաղանթներում ցածր էլեկտրահաղորդականության դեպքում միտոքոնդրիումների միջև կարող է տեղի ունենալ $\Delta\mu_H^+$ -ի, այդ թվում՝ դրա բաղադրիչ մեծությունների $\Delta\Psi$ -ի և ΔpH -ի ուղղակի տեղափոխում: ***Կարծես միտոքոնդրիումային ցանցն իրենից ներկայացնում է մի մալուխ, որով հարդավում է $\Delta\mu_H^+$ -ը:***

Հետաքրքիր է $\Delta\mu_H^+$ -ի տեղափոխումը պլազմային կամ զուգորդող թաղանթով կամ բջջում $\Delta\mu_H^+$ -ի սպեղծող մեխանիզմից դեպի օգտագործող համակարգ: Յույց է տրվել, որ աղասեր արքեյներում $\Delta\mu_H^+$ -ը տեղափոխվում է մինչև 1 մկմ հեռավորության վրա՝ BR-ի բշտիկներից դեպի H^+ -ային ԱԵՖազ: $\Delta\mu_H^+$ -ի տեղափոխում տեղի է ունենում նաև քլորոպլաստների թիլակոիդներում գտնվող 2-րդ ֆոտոհամակարգից դեպի նրա ստրոմի լամելներում H^+ -ային ԱԵՖազ: Այս տեսակետից կարևոր է ***միտոքոնդրիումների միջև e^- -ների անմիջական տեղափոխումը***

ցիտոքրոմ b_5 -ի միջոցով, որը հայտնաբերել են Վ. Պ. Սկուլաչովը և ռուս կենսաէներգետիկոս Ալեքսանդր Իվանովիչ Արչակովը:

$\Delta\Psi$ -ի համար տեղափոխման հեռավորությունը կարող է լինել բազմակի մեծ՝ մինչև 1 մմ: Այդպիսի տեղափոխում ցույց է տրվել միմյանց հետ միկրոպլազմադեմների միջոցով միացած ցիանաբակտերիաների բջիջների շղթայում՝ տրիխոմում, նրա մի փոքր հատվածի լուսավորման արդյունքում, և շղթայի երկարությունը կարող է հասնել մի քանի մմ-ի: Փորձնականորեն ցույց է տրվել, որ տրիխոմի երկարության մինչև 5%-ի հատվածի լուսավորումը բերում է նրա եզրի բջիջների շարժումներին: Նման լուսավորման արդյունքում տրիխոմի բոլոր բջիջներում արձանագրվել է $\Delta\Psi$ -ի ստեղծում: Դրա բացատրությունը բջջից բջիջ $\Delta\mu_H^+$ -ի տեղափոխումն է: Միգուցե նման տեղափոխում կարող է տեղի ունենալ նաև բույսերի հյուսվածքներում, երբ բջիջները միմյանց հետ միանում են իոնների նկատմամբ բարձր թափանցելիության պլազմադեմներով: Կարող ենք փաստորեն ավելացնել, որ $\Delta\mu_H^+$ -ը ***կարող է տեղափոխվել նաև բջջից բջիջ:***

ԳԼՈՒԽ 5. ՄԱՐԴՈՒ ԿԵՆՍԱԼԵՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՀԻՎԱՆԳՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

5.1. ԿԵՆՍԱԼԵՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՀԻՎԱՆԳՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԸՆԴՀԱՆՈՒՐ ԲՆՈՒԹԱԳԻՐԸ ԵՎ ՕՐԻՆԱԿՆԵՐԸ

5.2. ԿԵՆՍԱԼԵՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՀԻՎԱՆԳՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱՅՏՈՐՈՇՄԱՆ ԵՎ ԲՈՒԺՄԱՆ ՀԵՌԱՆԿԱՐՆԵՐԸ

5.1. ԿԵՆՍԱԼԵՆԵՐԳԻԱՅԻՆ ՀԻՎԱՆԳՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԸՆԴՀԱՆՈՒՐ ԲՆՈՒԹԱԳԻՐԸ ԵՎ ՕՐԻՆԱԿՆԵՐԸ

Նախորդ գլուխներում ծանոթանալով կենսաէներգետիկայի հիմնահարցերին՝ առանձնահատուկ նշեցինք էներգիային փոխանակության այն բազմապիսի գործընթացները, որոնք ընթանում են կենդանի բջիջներում, հատկապես նրանց միտոքոնդրիումներում և ունեն կարևորագույն նշանակություն նրանց կազմավորման ու կենսագործունեության մեջ: Միտոքոնդրիումների բացառիկ դերը արտամկանում բացահայտվել է մի պարզ փորձի արդյունքում, երբ ճտերի սաղմերում միտոքոնդրիումների շնչառական շղթայի արգելակիչ հակամիջինի ներմուծումից ձախողվել է սրտի, բայց ոչ այլ օրգանների կազմավորումը:

Վերջին տարիներին *հայտնի են դարձել նաև մարդու տարբեր օրգանների և հյուսվածքների բջիջների միտոքոնդրիումների քվաքանակի, կառուցվածքի, ներքին քաղանքում էլեկտրոնների և H^+ -ների տեղափոխման ու ԱԵՖ-ի սինթեզի*, ինչպես նաև եռկարբոնային թթուների օքսիդացման Կրեբսի ցիկլի և ճարպաթթուների β օքսիդացման *հարյուրավոր խանգարումներ*, որոնք դիտարկվում են որպես *կենսաէներգիային կամ միտոքոնդրիումային հիվանդություններ* և մարդու կյանքում են ունենալ դրամատիկ հետևանքներ: Շատ դեպքերում (մինչև 20%) հայտնաբերումից հետո մեկ տարվա ընթացքում միտոքոնդրիումային հիվանդություններն ավարտվում են մարդու մահով:

Մարդու կենսաէներգիային հիվանդությունների մասին գաղափարը հիմնավորվել է անցյալ դ. 60-70-ական թթ.-ին: Դրանք հիմնականում պայմանավորված են միտոքոնդրիումներում ժառանգական և ոչ ժառանգական խանգարումներով: Այնուհետև պարզաբանվեցին միտոքոնդրիումների փոփոխությունների որոշակի մոլեկուլային մեխանիզմներ: Ենթադրվում է, որ միտոքոնդրիումային փոփոխությունները կարող են դրսևորվել ցանկացած բջջում (բացի հասուն էրիթրոցիտներից) և ցանկացած տարիքում: Մեր օրերում այդ հիվանդությունները մեծ տարածում ունեն:

Միտոքոնդրիումների շարք գործընթացներ իրականանում են սպիրակուլոցների կողմից, որոնց գաղութացրող գեները գրավում են ինչպես միտոքոնդրիումի, այնպես էլ բջջակրիզի գենոմում: Մեկ միտոքոնդրիումն

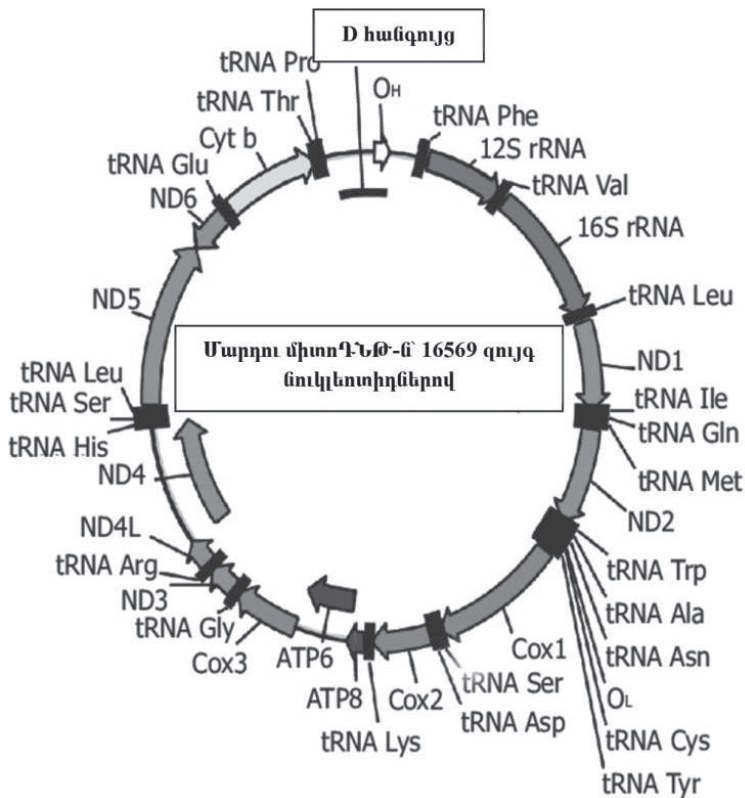
ունի մի քանի տասնյակ գեներ, սակայն նրա կառուցվածքը և ֆունկցիան ապահովում են մոտավորապես 1400 գեներ, որոնց զգալի մասը բջջակորիզային գեներ են: Բնականաբար, այդ գեներում փոփոխությունները կարող են փոխանցվել սերունդներին մայրական գծով, ուստի միտոքոնդրիումների շատ խանգարումներ կրում են ժառանգական բնույթ: Դիտարկելով միտոքոնդրիումներում ԴՆԹ-ի կառուցվածքի առանձնահատկությունները և սպիտակուցների հետ նրա փոխազդեցությունը, ինչպես նաև հաշվի առնելով միտոքոնդրիումներում վերականգնողական (ռեպարացիոն) մեխանիզմների անկատարությունը և թթվածնի սկստիվ ձևերի առաջացումը՝ կարելի է ընդգծել, որ **միտոքոնդրիումներում մուտացիաները մոտավորապես 10 անգամ ավելի հաճախ են, քան բջջակորիզում:** Այդ մուտացիաները մուկլեոտիդների կետային փոփոխություններ են կամ իրենցից ներկայացնում են մուկլեոտիդների դելեցիաներ ու կրկնապատկումներ, ընդ որում՝ կարող են դիտվել բազմակի դելեցիաներ:

Հիշեցնենք, որ մարդու բջիջներում հանդիպում են մինչև մի քանի հազար միտոքոնդրիումներ, որոնք պարունակում են մոտավորապես 17 հազար մուկլեոտիդների զույգերով օղակաձև երկպարույր միտոԴՆԹ-ներ (նկ. 5.1): Մեկ միտոքոնդրիումը կարող է ունենալ ԴՆԹ-ի մի քանի մոլեկուլներ: Միտոքոնդրիումային գեոմը բացահայտվել է 1981 թ.-ին և անվանվել **քոնդրիոմ** կամ **պլազմոն**: Բակտերիաների և բջջակորիզի գեներից միտոԴՆԹ-ի

գեները տարբերվում են իրենց կառուցվածքով, կան գենետիկական գաղտնագրի առանձնահատկություններ: ՄիտոԴՆԹ-ի մեկ մոլեկուլում տարբերում են 37 գեներ, որոնց մի մասը գաղտնագրում է օքսիդային ֆոսֆորիլացման գործընթացի հիմնական բաղադրիչների՝ ՆԱԴ.Ի-դեհիդրոգենազի 7, ցիտոքրոմ b-ի, ցիտոքրոմ c-օքսիդազի 3 և F_0F_1 -ԱԵՖազի F_0 -ի 2 ենթամիավորները (տես **նկ. 5.1**): Դրանք կազմում են միտոքոնդրիումների սպիտակուցների 1%-ը կամ նրանց շնչառական շղթաների սպիտակուցների 15%-ը: Մյուս գեները գաղտնագրում են ամինաթթվային տեղափոխիչ և ռիբոսոմային ՌՆԹ-ներ (տես **նկ. 5.1**):

Միտոքոնդրիումների մատրիքսում ընթանում է սպիտակուցների կենսասինթեզ ազատ ռիբոսոմների միջոցով, իսկ օքսիդային ֆոսֆորիլացման զլխավոր գործառույթն իրականանում է նրա ներքին թաղանթում ներփքումների՝ քրիստալների վրա (**նկ. 5.2**): Միտոքոնդրիումների կառուցվածքի և գեոմի ուսումնասիրման բերված արդյունքները վկայում են այն մասին, որ բջջի այդ օրգանոիդների կազմավորումը շատ բարդ գործընթաց է և շատ բան դեռևս հայտնի չէ:

Միտոքոնդրիումներում ԴՆԹ-ի կրկնապարկումը և գեների հաշվումը, ինչպես նաև նրանց ռիբոսոմները՝ միտոռիբոսոմները ունեն իրենց առանձնահատկությունները: Տարբեր են ամինաթթուներ գաղտնագրող մուկլեոտիդների եռյակները: Ավելացնենք, որ վերջին տարիներին մարդու միտոԴՆԹ-ի կառուցվածքում բացա-



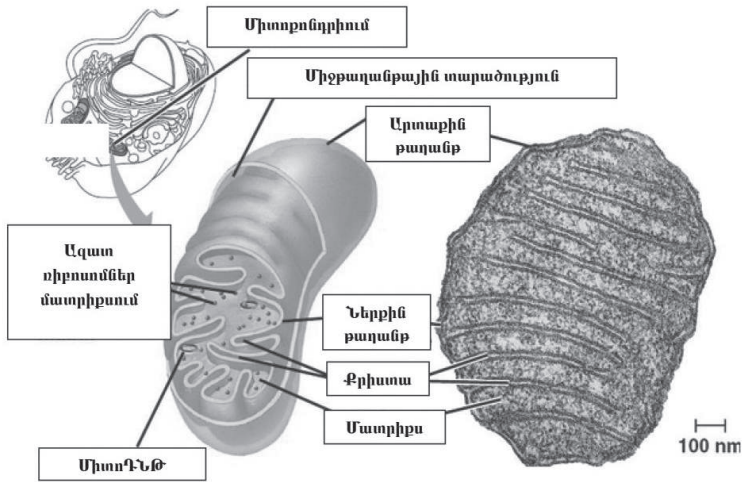
Նկ. 5.1. Մարդու միտոքոնդրիումի ԴՆԹ-ի քարտեզը

Կապույտ գույնով նշված են ՆԱԴ-H-դեհիդրոգենազի, կանաչով՝ ցիտոքրոմ c-օքսիդազի, մանուշակագույնով՝ F_0F_1 -ԱԵՖազի F_0 -ի ենթամիավորները և դեղինով՝ ցիտոքրոմ b-ի, իսկ կարմիրով՝ 12S և 16S ռԴՆԹ-ները (rRNA), սևով՝ ամինաթթվային տՌՆԹ-ները (tRNA) գաղտնագրող գենները:

հայտվել են ինտրոններ, որոնց դերը պարզ չէ: Միտոքոնդրիումները տարբերվում են բջջապլազմի ռիբոսոմներից:

Հետաքրքիր է այն, որ մեկ բջջում կարող են հանդիպել ինչպես բնականոն, այնպես էլ մուտացիաներ կրող ԴՆԹ-ի մոլեկուլներով միտոքոնդրիումներ, այսինքն՝ տարբեր կառուցվածքով և գործառնությամբ միտոքոնդրիումների հավաքածուներ, որոնց միջև փոխազ-

դեցությունները պարզ չեն: Ավելացնելով կարելի է նշել, որ միտոքոնդրիումներում ոչ բոլոր մուտացիաներն են դրսևորվում բջջում: Հարկ է նշել, որ միտոքոնդրիումներում հայտնաբերված են պրոտեազներ, որոնք կարող են քայքայել վնասված սպիտակուցները և դուրս բերել դրանց միտոքոնդրիումների թաղանթներից: Եթե վնասումները զգալի են, ապա քայքայվում են ամբող-



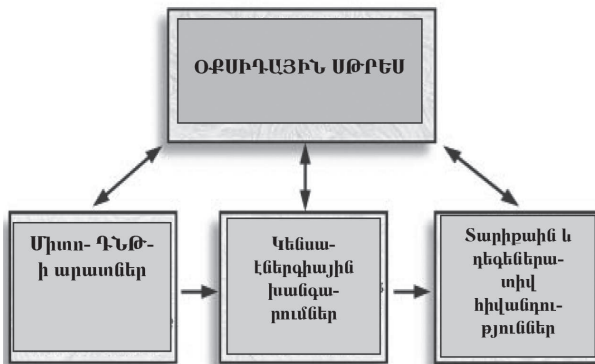
Նկ. 5.2. Միտոքոնդրիումի կառուցվածքի սկզբունքային գծապատկերը և նրա էլեկտրոնամանրադիտակային պատկերը (աջից)

ջական միտոքոնդրիումները: Նման գործընթացին մասնակցում են բջջի լիզոսոմները:

Միտոքոնդրիումների խանգարումները կարող են պայմանավորված լինել նաև բջջակորիզում գեների փոփոխություններով: Այդպիսի առաջին մուտացիան բացահայտվել է 1995 թ.-ին: Բջջակորիզում արդեն հայտնի են ավելի քան 100 գեներ, որոնց մուտացիաները հանգեցնում են միտոքոնդրիումների շնչառական շղթաների ախտաբանական փոփոխություններին: Հետաքրքիր է այն, որ վերջերս հայտնաբերվել են էնդոպլազմային ցանցի և միտոքոնդրիումների միջև փոխազդեցություններ, որոնց խախտումը միտոքոնդրիումային հիվանդությունների պատճառ է:

Միտոքոնդրիումներում ընթացող գործընթացները կարող են խափանվել նաև տարբեր արտաքին գործոնների պատճառով:

Միտոքոնդրիումներում ընթացող գործընթացները կարող են խափանվել նաև տարբեր արտաքին գործոնների պատճառով:



Նկ. 5.3. Օբսիդային սթրեսի և միտոքոնդրիումների փոփոխությունների և հիվանդությունների միջև փոխադարձ կապի գծապատկերը

ծոնների, այդ թվում էքսանոլի, հակաբիոտիկների, փոքսիանների և այլ քիմիական նյութերի, ինչպես նաև վիրուսների ազդեցությամբ: Վերջիններս միտոքոնդրիումներում կարող են հարուցել կառուցվածքային և գործառական արատներ: Օրինակ՝ ցույց է տրվել, որ թափանցելով բջիջ՝ մարդու իմունային անբավարարության վիրուսը փոփոխում է միտոքոնդրիումների շնչառական շղթայի 1-ին համալիրի աշխատանքը:

Միտոքոնդրիումների խանգարումների հիմնական պարանոթը թրվածնի ակտիվ ձևերով պայմանավորված օքսիդային սթրեսն է, որը կարող է հանգեցնել երեք տեսակի հեպտանքների (նկ. 5.3)

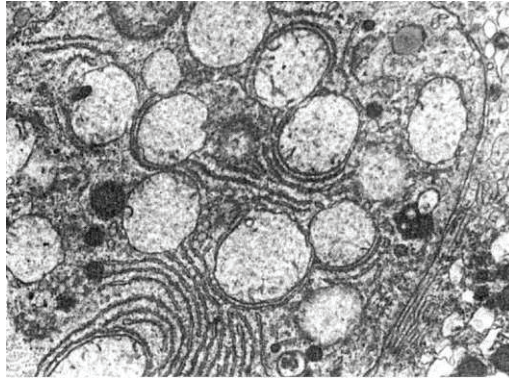
- **միտոԳՆԹ-ի արատներ (նուկլեոտիդների դեյեցիաներ, փոխարինումներ և վերակառուցումներ), օրինակ՝ օքսիդային սթրեսի հեպտանքով ցույց են տրված քիմիային նուկլեոտիդներով գուանինային նուկ-**

- **լեոտիդների փոխարինումներ, միտոքոնդրիումների կառուցվածքի և կենսաէներգիային գործընթացների փոփոխություններ (քաղանքի ձևափոփոխություններ և արատներ, նյութերի օքսիդացման շնչառության խախտումներ և ԱԵՖ-ի սինթեզի ակտիվության նվազում ու ԱԵՖ-ի քերի քանակ),**
- **էներգիային փոխանակությամբ պայմանավորված՝ նյութափոխանակության փոփոխություններ, որոնք կարող են կրել տարիքային բնույթ և տանում են օրգանիզմի ծերացման կամ կառույցների այլասերման (դեգեներացման) կամ հյուծման:**

Նման խանգարումների դեպքում դիտվում են հոգնածություն, մկանային թուլություն, արտի աշխատանքի խափանումներ, մկանների կծկելիության և օրգանիզմի շարժունակության խանգարումներ, ցնցումներ, գիտակցության կորուստ, հիշողության թուլացում,



Նկ. 5.4. Ութ ամսական երեխայի մոտ ախտորոշված է միտոքոնդրիումային խանգարում



Նկ. 5.5. Մարդու լյարդի բջջում երևում է միտոքոնդրիումների վակուոլիզացումը

տարբեր հյուսվածքներում կաթնաթթվի կուտակում՝ կաթնաթթվային ացիդոզ, տեսողության կամ լսողության խանգարումներ, լյարդի և երիկամների աշխատանքի փոփոխություններ և տարբեր այլ **կլինիկական դրսևորումներ** (սիմպտոմներ) (նկ. 5.4):

Բերենք կենսաէներգիային հիվանդությունների մի քանի օրինակներ: Նախ, մի շարք հիվանդություններ պայմանավորված են **միտոքոնդրիումների չհաբանության ախտաբանական փոփոխություններով**: Դրանք ներկայացվում են միտոքոնդրիումների չափերի, ձևի և ներքին կառուցվածքի փոփոխություններով: Այսպես՝ սրտամկանի միտոքոնդրիումների ձևաբանական փոփոխություններ նկարագրված են սրտի իշեմիկ հիվանդության դեպքում: Դիտվում են օբսիդյան ֆոսֆորիլացման խափանում, ԱԵՖ-ի քանակի նվազում և պուրինային հիմքերից մեկի՝ քսանտինի քանակի ավելացում: Ենթադրվում է, որ վերջինս սուպերօքսիդների աղբյուր է նույնիսկ թթվածնի

ցածր քանակների պայմաններում: Միտոքոնդրիումների խոշորացում բացահայտվել է կմախքային մկաններում, որտեղ հայտնաբերվում են բյուրեղային ներառուկներ: Միտոքոնդրիումների վակուոլիզացում և ուռչեցում բացահայտվել են լյարդի բջիջներում (նկ. 5.5): Բնականաբար այդպիսի փոփոխությունները հանգեցնում են տեղային տարբեր հիվանդությունների:

Առանձնահատուկ հետաքրքրություն է առաջացրել անվանի Է. Սլեյտերի հաղորդումը **միտոքոնդրիումների քաղցկեղի** մասին: Ներբջջային նորագոյացություններ մա դիտել է միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի բրիստանների գերաճի ձևով, որը խափանում է միտոքոնդրիումների գործառույթը: Շատ հիվանդությունների ախտորոշման նպատակով մա առաջարկել է որոշել միտոքոնդրիումների ձևաբանական առանձնահատկությունները:

Կան հիվանդություններ, որոնք պայմանավորված են նյարդային և

տարբեր այլ հյուսվածքների բջիջներում **միտոքոնդրիումների քանակի կտրուկ նվազմամբ**: Այդպիսի հիվանդություններից է **քրոնիկ հոգնածության համախտանիշը (սինդրոմը)**, որի դեպքում դիտվում են անբնություն, հոգնածություն, գլխացավեր և հաճախակի սպազմեր, հիշողության բուլացում: 2016 թ.-ին հրատարակվել են տեղեկություններ Մեծ Բրիտանիայում դեռահասների այդպիսի սինդրոմի մասին, որն ըստ երևույթին վիրուսի ներգործության արդյունք է: Միտոքոնդրիումների թերի քանակի և օքսիդացման գործընթացների փոքր ուժգնության պատճառով հյուսվածքներում արձանագրվում է կաթնաթթվի կուտակում: Չի բացառվում նաև կարնիտինի քանակի նվազման կարևորությունը ճարպաթթուների օքսիդացման գործընթացներում:

Մի խումբ հիվանդություններ պայմանավորված են միտոքոնդրիումների ներքին քաղաճումով էլեկտրոնների տրանսպորտի շղթայի խանգարումներով: Հանրահայտ Ա. Լենինգերը նկարագրել է 4 ամսական երեխայի

մկանային հյուսվածքի բջիջների միտոքոնդրիումներում շնչառական շղթայի 1-ին համալիրի՝ ՆԱԴ-Հ-ուրի-քինոն-օքսիդառեդուկտազի անբավարարություն: Ֆիտոքրոմ Ե-ի անբավարարություն, 3-րդ համալիրի՝ ուրիքինոն-ցիտոքրոմ Ը-օքսիդառեդուկտազի 4-րդ ենթամիավորի բացակայություն դիտել են ամերիկացի կենսաքիմիկոս **Ռոդերիկ Էնդրյու Կապալդին (նկ. 5.6)** և ֆիզիկոս Բրիտոն Չանսը 17-ամյա մի աղջկա կմախքային մկաններում: Պարզվել է, որ ցիտոքրոմ Ե-ի քանակը 6 անգամ քիչ է բնականոն վիճակից: Այդպիսի խանգարումները միտոԴՆԹ-ի փոփոխությունների արդյունք են: Նիդերլանդից մանկաբույժ **Պիեթր Բյորյոր (նկ. 5.6) անունով սինդրոմը** շնչառական 1-ին և 3-րդ համալիրների և ԱԵՖազի անբավարարությունն է: Այդպիսի փոփոխությունները պայմանավորված են հիմնականում բջջակորիզային X քրոմոսոմում ԴՆԹ-ի խանգարումներով և լիպիդների, մասնավորապես նշված շնչառական համալիրների հետ կապված կար-



Նկ. 5.6. Ռոդերիկ Էնդրյու Կապալդին (ծնվ. 1944 թ.) (ձախից) և Պիեթր Բյորյոր (ծնվ. 1937 թ.) (աջից)

դիտլիպինի նյութափոխանակության շեղումներով: Նման խախտումների արդյունքում խափանվում է մարդկանց զարգացումը, մարդիկ տառապում են հիպոգլիկեմիայով և թերշարժունակությամբ: Ընդ որում՝ ցույց է տրվել, որ համապատասխան սպիտակուցների կամ դրանց գործառույթը փոխարինող միացությունների ներմուծումը բուժման արդյունավետ եղանակ է:

Գերմանացի բժշկիկ **Թեոդոր Կարլ Գուսթավ Ֆոն Լեբերը** 19-րդ դ. վերջում նկարագրել է մարդու **լեւոստիկան նյարդի հյուծում և լեւոստոքյան սուր խափանում**, որը, ինչպես հետո (1991 թ.) բացահայտվեց, պայմանավորված է նյարդի բջիջների միտոքոնդրիումներում շնչառական շղթայի 1-ին համալիրի ՆԱԴ-Հ-դեհիդրոգենազի 1-ին, 4-րդ և 6-րդ ենթամիավորների խանգարումներով: Ցույց է տրված մուտացիայի հետևանքով այդ ֆերմենտի 1-ին ենթամիավորում ալանինի փոխա-

րինումը վալինով:

1951 թ.-ին բրիտանացի նյարդահոգեբույժ **Դենիս Արչիբալդ Լեյր (նկ. 5.7)** մինչև 2 տարեկան մանուկների մոտ հայտնաբերել է **թերզարգացման** մի սինդրոմ, որի դեպքում արձանագրվում է վիտամին B₁-երեքֆոսֆատի անբավարարություն կամ բացակայություն, ու վնասվում են կենտրոնական նյարդային համակարգի նյարդային բջիջների միտոքոնդրիումները: Առանձին դեպքերում նման սինդրոմ բացահայտվել է նաև մեծահասակների մոտ: Այնուհետև պարզվել է, որ այդ հիվանդությունը պայմանավորված է ցիտոքրոմ c-օքսիդառեդուկտազի և ԱԵՖազի փոփոխություններով: Ցույց է տրվել նաև էթանոլի բարձր կոնցենտրացիաների արգելակող ազդեցությունը միտոքոնդրիումներում ցիտոքրոմ c-օքսիդառեդուկտազի քանակի, ինչպես նաև ներքին թաղանթի հետ F₁-ի կապի վրա:

Շատ հետաքրքիր խանգարում է



Նկ. 5.7. Դենիս Արչիբալդ Լեյր (1916-1998 թթ.)



Նկ. 5.8. Ռալֆ Դուգլաս Քեննեթ Ռեհեն (1912-1977 թթ.)



Նկ. 5.9. Թոմաս Կերնսը (1922-2011 թթ.) (չափից) և
Ջորջ Պոմերոյ Սեյրը (1911-1996 թթ.) (աջից)

միտոքոնդրիումների ներքին քաղաքի H^+ -ային հաղորդականության մեծացումը: Ավստրալացի ախտաբան **Ռալֆ Դուգլաս Քեննեթ Ռենի (նկ. 5.8) սնունդով սինդրոմը** կայանում է բջիջների միտոքոնդրիումների քաղանքներում երկկարբոնային ճարպաթթուների կուտակման, ճարպաթթուների β օքսիդացման և ԱԵՖ-ի սինթեզի փեղեքման մեջ, որը սովորաբար վիրուսային վարակի և որոշակի դեղամիջոցների, մասնավորապես ասպիրինի ազդեցության արդյունք է, բերում է լյարդի չափերի կտրուկ մեծացման և ֆունկցիայի խանգարման ու արագորեն տարածվում է գլխուղեղում: Այդ սինդրոմը շատ ծանր մանկական հիվանդություն է՝ բարձր մահացությամբ:

Կան հիվանդություններ, որոնք պայմանավորված են միտոքոնդրիումների ներքին քաղանքի H^+ -ային F_0F_1 -**ԱԵՖազի խանգարումներով:** Այսպես՝ Դ. Լեյը նկարագրել է այդ ԱԵՖազի F_0 -ի 6-րդ ենթամիավորի խանգարում: Նշված ԱԵՖազում փոփոխություններ

բացահայտվել են մասնատվածով հիվանդ երեխաների մոտ:

Մի շարք հիվանդություններ պայմանավորված են միտոԴՆԹ-ում դեղեցիաներով: Այդպիսի մի խանգարում՝ հիմնականում 8469-րդից մինչև 13147-րդ գույգ նուկլեոտիդների (տես **նկ. 5.1**) կամ 4977 գույգ նուկլեոտիդների խոշոր դեղեցիա, նկարագրվել է դեռևս 1950-70-ական թթ.-ին և ստացել ամերիկացի բժիշկներ **Թոմաս Կերնսի և Ջորջ Պոմերոյ Սեյրի (նկ. 5.9) սինդրոմ** անվանումը: Դա բնականաբար տանում է շնչառության փոփոխությունների: Նման խանգարման դեպքում դիտվում են տեսողության խախտումներ՝ ակնագնդի հետին մասի գունակավորում, աչքի մկանների կծկումների խափանում, ինչպես նաև սրտամկանի հաղորդականության փոփոխություն և այլն, զարգանում է հավկուրությունը: Հիվանդությունը զարգանում է մինչև մարդու 20 տարին լրանալը:

Մի հետաքրքիր խանգարում հայտնաբերվել է ամերիկացի մանկաբույժ

Հովսեփ Ալլեն Պիրսոնի (նկ. 5.10)

կողմից 1979 թ.-ին միտոքոնդրիումներում միտոԴՆԹ-ի խոշոր դեֆեկցիաների արդյունքում, երբ խափանվում է **լամինիներ** սպիտակուցների սինթեզը: Այդ սպիտակուցները թաղանթային բաղադրամաս են, ունեն 400-500 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, կազմված են 3 ենթամիավորներից և կատարում են կարևոր գործառնություններ, այդ թվում՝ բջիջների աճի, տարբերակման և փոխազդեցության գործընթացներում: Ենթադրվում է, որ լամինիներներից մեկը մասնակցում է բջիջների քաղցկեղային ձևափոխմանը: Լամինիների հետ միտոԴՆԹ-ում փոփոխությունների կապը պարզ չէ: Միգուցե դա միջնորդավորված է:

Լամինիներն խանգարումները հաճախ արտահայտվում են աչքի բիբի սեղմմամբ, ուսպնյակի և եղջերաթաղանթի անոմալիաներով, դիտվում են փոփոխություններ ենթաստամոքսային գեղձում և երիկամներում: Պիրսոնի սինդրոմը մահացու է՝ երեխաներն սպրում են մի քանի տարի:

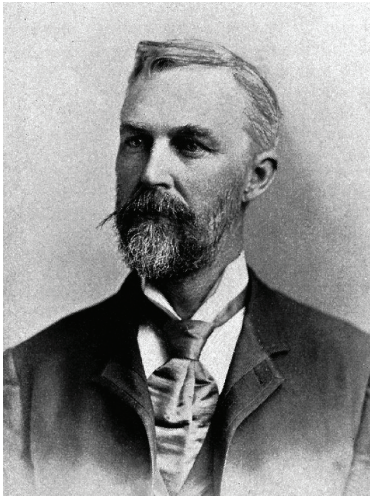
Հայտնի է նաև մի մուտացիա միտոԴՆԹ-ում՝ 3243-րդ և 3271-րդ գույգ նուկլեոտիդներում, երբ ադենինային նուկլեոտիդը փոխարինվում է գուանոզինայով և թիմինայինը՝ ցիտոզինայինով: Դա հանգեցնում է լեյցինի տԴՆԹ-ի գենի փոփոխությանը (տե՛ս **նկ. 5.1**): Հայտնաբերվել են նաև տարբեր դեֆեկցիաներ: Նման խանգարումները բնութագրվում են որպես **միպոքոնդրիումային բազմակի խանգարումների (MELAS) սինդրոմ**: Այդպիսի խանգարումները դրսևորվում են գլխու-



Նկ. 5.10. Հովսեփ Ալլեն Պիրսոնը (1929-2016 թթ.)

ղեղի արտերիաների և մազանոթների պատերի բջիջների միտոքոնդրիումների տարալուծմամբ, կաթնաթթվային հյուսվածքների թքվեցմամբ: Որպես հետևանք արձանագրվում են գլխացավեր և ինսուլտներ: Հիվանդությունը զարգանում է մանկական տարիքում և դեռահասների մոտ:

Վերջին տարիներին հատուկ ուշադրության արժանացան **նյարդադեգեներատիվ հիվանդությունները**, որոնց դեպքում հիվանդների մոտ դիտվում են դող, շարժումների, այդ թվում՝ աչքերի և վարքի (հոգեվարքի) խանգարումներ, այդ թվում՝ շարժումների սահմանափակում, հիշողության կորուստ, խոսքի խանգարումներ: Առանձնահատուկ է այն, որ այդ տարիքային հիվանդությունները երիտասարդանում են՝ առանձին դեպքեր նկարագրված են մինչև 40 տարեկան մարդկանց մոտ: Նշված դրսևորումները պայմանավորված են գլխուղեղի առանձին հատվածների նեյրոնների քայքայմամբ և ֆունկցիայի խանգարումներով: Նշենք,



Նկ. 5.11. Ալոիս Ալցգեյմերը (1864-1915 թթ.) (չափից) և
Ջորջ Հանրինգտոնը (1850-1916 թթ.) (աջից)

որ այդ հիվանդությունների դրսևորումները նկարագրված են վաղուց, բայց միայն վերջին տարիներին պարզ են դառնում դրանց մեխանիզմները:

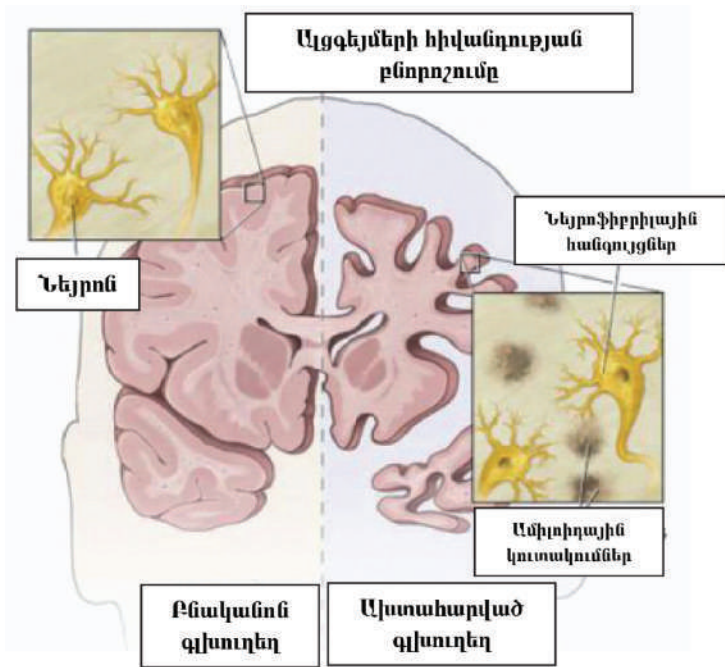
Նշենք, որ մարդու գլխուղեղը սպառում է օրգանիզմի թթվածնի մոտավորապես 20%-ը, որը ծախսվում է նրա բջիջների միտոքոնդրիումներում օքսիդային ֆոսֆորիլացման գործընթացներում:

Առավել տարածված նյարդադեգերատիվ հիվանդություններից մեկի՝ գերմանացի հոգեբույժ **Ալոիս Ալցգեյմերի** (նկ. 5.11) **անունով հիվանդության** (հանդիպում է 85 մարդուց 1-ի մոտ) դեպքում դիտվում է գլխուղեղի հիմնական հյուսվածքի բջիջների միտոքոնդրիումներում ցիտոքրոմ c-օքսիդազի կենսասինթեզի, քանակի և ակտիվության նվազում (2009 թ.), որը հանգեցնում է էներգիայի ձևավորման գործընթացի խանգարման և նեյրոնների

րի քայքայման ու մահվան (նկ. 5.12):

Մինչ այդ բացահայտվել է, որ β ամիլոիդ պեպտիդը կուտակվում է նաև միտոքոնդրիումներում, առաջացնում համալիրներ միտոքոնդրիումային թաղանթի սպիտակուցների տեղափոխման համակարգի TOM40 և TIM23 բաղադրիչների (տե՛ս **նկ. 4.19**) հետ և կասեցնում ցիտոքրոմ c-օքսիդազի 4-րդ և 5-րդ ենթամիավորների մուտքը, ինչպես նաև արգելակում է F_0F_1 -ԱԵՖսինթազի աշխատանքը: Արդյունքում աճում է թթվածնի ակտիվ ձևերից H_2O_2 -ի առաջացումը:

1986 թ.-ին ամերիկացի կենսաքիմիկոս Թոմաս Սինգերը **Պարկինսոնի հիվանդության** (հանդիպում է 500-ից 1-ում) դեպքում հայտնաբերել է միջին ուղեղի սև մասի հիմնական հյուսվածքի բջիջների միտոքոնդրիումներում ՆԱԴ-Հ-դեհիդրոգենազից դեպի ուրբինոն էլեկտրոնների տեղափոխման

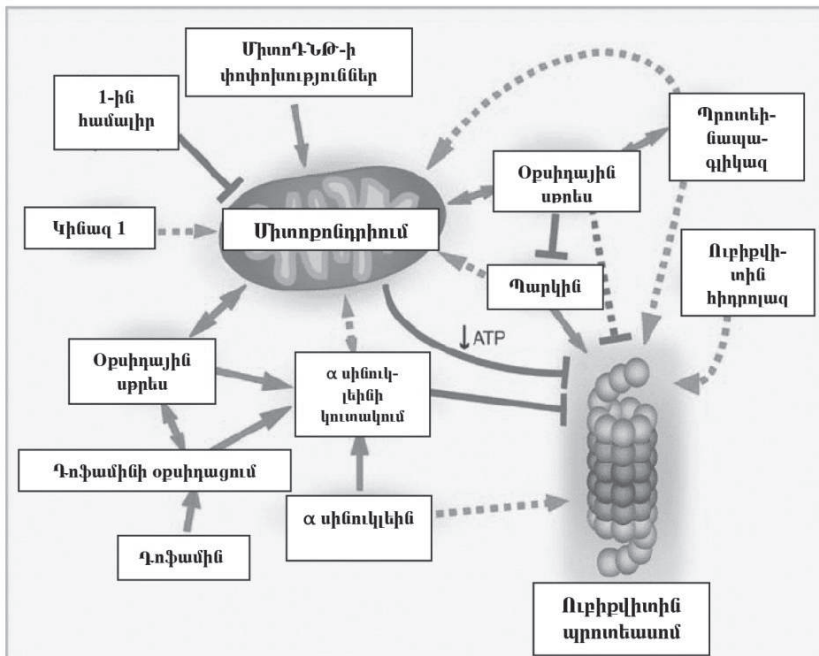


Նկ. 5.12. Գլխուղեղի հյուսվածքի քայքայումն Ալցգեյմերի հիվանդության ընթացքում

արգելակում (նկ. 5.13):

Յույց է տրվել, որ շնչառական շղթայի 1-ին համալիրի գործառույթի խախտումը փոխհասպակցված է գլխուղեղի բնային մասի նյարդային բջիջներում ֆոսֆորիլացված α սինուկլեինի կուտակման և ախտաբանական սպիտակուցային մարմնիկների առաջացման հետ: Արդեն բացահայտվել է նաև այդ մարմնիկների բաղադրությունը: Միտոքոնդրիումների և որոշ սպիտակուցների, մասնավորապես կինազ 1-ի, պրոտեինապազիկազի և ուրիքվիտինիլոլոլազի խանգարումներն ու α սինուկլեինի կուտակումները բերում են ուրիքվիտին-պրոտեասոմների գործառույթի թերացմանը:

Նման փոփոխությունների արդյունքում դիտվում է նյարդային բջիջների քայքայում, խափանվում է նյարդամիջնորդ **դոֆամինի** անջատումը (տե՛ս **նկ. 5.13**): Վերջինիս դերի բացահայտման համար շվեդ դեղաբան **Արվիդ Կարտսոնը** (նկ. 5.14) 2000 թ.-ին արժանացել է Նոբելյան մրցանակի: Ընդունվում է նաև օքսիդային սթրեսի ազդեցությամբ միտոքոնդրիումների թերֆունկցիայի պատճառով թթվածնի ակտիվ ձևերից ՕՀ՝ ռադիկալների առաջացումը: Նշենք, որ ցույց է տրվել միտոքոնդրիումների շնչառական շղթայի 1-ին համալիրի արգելակումը մի շարք տոքսիկների, պեստիցիդների և հերբիցիդների միջոցով, որի արդյունքում



Նկ. 5.13. Պարկինսոնի հիվանդության զարգացման բջջային մոլեկուլային մեխանիզմների գծապատկերը

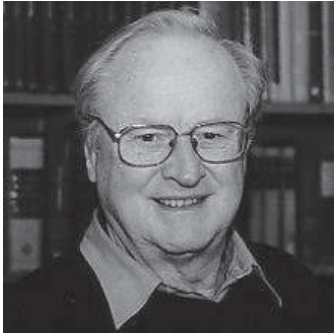
ՄիտոՎՆԹ-ի փոփոխությունները և α սինուկլին, պարկին սպիտակուցները և տարբեր ֆերմենտները զաղտնագրող գեներում մուտացիաները տրանսլանսմիտոքոնդրիումների և ուբիքվատին-պրոտեոսոմների թերֆունկցիային:

Կարմիրով նշված են արգելակող ազդեցությունները, կանաչով՝ հայտնի փոխազդեցությունները և կապույտով՝ բնականոն կամ ենթադրվող փոխկապակցվածությունը:

զարգանում է հիվանդությունը: Ինչպես արդեն նշել ենք, այդ համալիրն արգելակվում է ռոտենոնի օգնությամբ, և բացահայտվել է, որ հենց այդ պեստիցիդի ազդեցությամբ դիտվում է մեյոնների քայքայում: Նշենք, որ հիվանդությունը կոչվել է բրիտանացի քիմիկոս և բժիշկ Ջեյմս Պարկինսոնի անունով, որը 1817 թ.-ին առաջինն է նկարագրել մարդու ոտը և կաթվածը:

Ամերիկացի բժիշկ **Ջորջ Հանսինգտոնի** (նկ. 5.12) **անունով հիվանդու-**

թյան դեպքում ևս բացահայտվել է ոչ միայն **հանսինգտոն** խոշոր՝ 350 կԴա մոլեկուլային զանգվածով սպիտակուցի կառուցվածքի խախտում բջջակուրիզում սպիտակուցի պրոտեոլիզի կամ գաղտնագրող գենի մուտացիայի պատճառով, որը հանգեցնում է սպիտակուցում գլյուտամինի մնացորդների թվաքանակի մեծացմանը, այդ ձևափոխված սպիտակուցի կուտակմանը և շապերոնային սպիտակուցների ու կասպազների վրա ազդեցությանը,



Նկ. 5.14. Արմիդ Կախատյան
(ծնվ. 1923 թ.-ին)

այլ նաև **գլխուղեղի մեծ կիսագնդերի գծավոր մարմնի պոչավոր կորիզի մի-տրոնդրիումներում ցիտոքրոմ c-օքսիդազի մակարդակի կտրուկ նվազում**։ Վերջինս հանգեցնում է պոչավոր կորիզի հյուսմանը։ Հայտնի են նաև այդ հիվանդության դեպքում միջին ուղեղի սև մասի վնասումները։ Հետաքրքիր է, որ հանտինգտինի գործառույթը պարզ չէ, բայց նրա բացակայությունը կասեցնում է սաղմի զարգացումը։

Հայտնի է **շաքարախտի միտոքոնդրիումային չեփ** մասին, որը միտոԴՆԹ-ի մուկլեոտիդների 3243-րդ գույգի մուտացիայի արդյունք է։ Որոշվում է ենթաստամոքսային գեղձի β բջիջների կողմից ինսուլինի անբավարար արտադատում, երբ պահպանվում է այդ հորմոնի նկատմամբ հյուսվածքների զգայունությունը։ Շաքարախտը զարգանում է դեռահաս տարիքում հաճախ տղաների մոտ։ Նրա դրսևորմանը հաճախ նախորդում է լսողության նվազումը, հետագայում նաև կորուստը՝ խլությունը։ Նման հիվանդություններ արկում են ինսուլին։

Կան տեղեկություններ նաև **2-րդ**

տիպի շաքարախտի զարգացման ընթացքում միտոքոնդրիումների և օքսիդային ֆոսֆորիլացման տարբեր փոփոխությունների մասին։ Այդ հիվանդությունն ունի շատ մեծ տարածում, օրինակ՝ ԱՄՆ-ի հասուն բնակչության մինչև 30%-ը տառապում է շաքարախտով, և կա ավելացման միտում։ **Այն բնորոշվում է արյան մեջ գլյուկոզի բարձր քանակով՝ հիպերգլիկեմիայով և ինսուլինի նկատմամբ հյուսվածքների կայունությամբ**։ Դա տանում է ինսուլինի արտադատման նվազմանը։ Նման փոփոխությունները հանգեցնում են սիրտանոթային համակարգի, երիկամների, տեսողության և այլ հիվանդությունների։ Սակայն շաքարախտի մոլեկուլային մեխանիզմները հստակ պարզաբանված չեն։

Բոլորովին վերջերս առաջարկվել է **ինսուլինի արտադարձման մեջ միտոքոնդրիումների դերի մասին** մի վարկած։ Զննարկվում է օքսիդային սթրեսի հետևանքով միտոքոնդրիումներում ցիտոքրոմ c-օքսիդառեդուկտազի ակտիվության նվազման և ԱԵՖ-ի սինթեզի անբավարար ուժգնության ու բջջում ԱԵՖ/ԱԿՖ հարաբերության նվազման դեպքում բջջապլազմում պիրոլսադոլաթթվի կուտակման և կաթնաթթվի առաջացման խթանման հնարավորությունը (տես **նկ. 5.13**)։ Դա իր հերթին բերում է ներբջջային pH-ի նվազման և միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի H⁺-ային հաղորդականության մեծացման, իսկ բջջապլազմում ԱԵՖ-ի քանակի նվազումը՝ պլազմային թաղանթի ΔΨ-ի գերբևեռացման, դեպի բջիջ Ca²⁺-ի հոսքի նվազման և վերջինիս

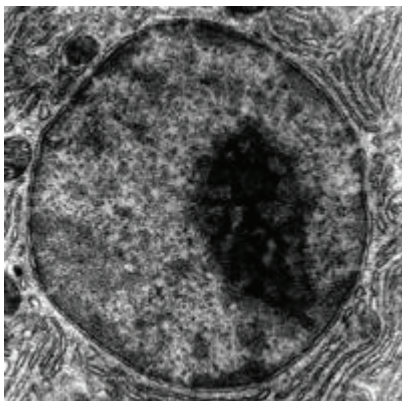
հետ կապակցված ինսուլինի արտազատման խափանման: ԱԵՖ-ի թերի քանակը կարող է նաև հանգեցնել եռզլիցերիդների քանակի աճին: Իսկ դա էլ տանում է ինսուլինի նկատմամբ կայունության: Յույց է տրվել նաև, որ շաքարախտի ընթացքում ԱԵՖ-ի թերի քանակը պայմանավորված է օքսիդային ֆոսֆորիլացման համակարգի սպիտակուցները գաղտնագրող գենոմի և պլազմոնի թվով 100-ից ավելի գենների հաշվման նվազմամբ կամ էլ միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում 2-րդ կամ 3-րդ փեղեքիչ սպիտակուցի վերակառուցմամբ:

Նշենք մի հիվանդություն ևս: Վերջերս հայտնաբերվել է, որ ***թիմիդին-ֆոսֆորիլազ ֆերմենտը գաղտնագրող բջջակորիզային գենի մուտացիան բերում է միտոքոնդրիումների և օքսիդային ֆոսֆորիլացման փոփոխություններին***: Վերջիններս ֆերմենտի բացակայության պատճառով բջջում թիմիդինային նուկլեոտիդների կուտակման արդյունք են, քանի որ թիմիդինային նուկլեոտիդները թունավոր են միտոԴՆԹ-ի համար: Այդպիսի փո-

փոխությունները հաճախ դրսևորվում են աղեստամոքսային հիվանդությունների ձևով:

Միտոքոնդրիումների թերֆունկցիայի մասին վերոնշված արդյունքները հիմք են այդ հիվանդությունների բուժման նոր ռազմավարության մշակման համար: Պետք է ուշադրություն դարձվի օքսիդային սթրեսի հաղթահարման ուղղված միջոցներին, միտոքոնդրիումների վրա ազդող հակաօքսիդանտների արդյունավետ օգտագործմանը:

Հայտնի են դարձել ճարպաթթուների β օքսիդացման խանգարումներ, որոնք պայմանավորված են այդ գործընթացին մասնակցող ֆերմենտները գաղտնագրող գեներում փոփոխություններով: Դրանցից է 6-12 ամիս անցանալի ճարպաթթուների ացիլ-կոֆերմենտ A-դեհիդրոգենազի խանգարումը, որի ընթացքում դիտվում են միտոքոնդրիումներում կարնիտինի կուտակում, լյարդում ճարպաթթուների կուտակում, արյան մեջ գլյուկոզի ցածր քանակ և այլն: Նորածինների և երեխաների համար դիտվում է բարձր



Նկ. 5.15. Պերօքսիսոմն էլեկտրոնային մանրադիփայլի տակ

մահացություն:

Կենսաէներգիային հիվանդությունների շարքին են դասվում նաև **պերօքսիտմային որոշ խանգարումները**: Դրանք վերաբերում են ածխածնային ատոմների մեծ քանակով ճարպաթթուների օքսիդացմանը (տե՛ս **գլուխ 2**), կենսաթաղանթների ֆոսֆոլիպիդների սինթեզին և միտոքոնդրիումներում առաջացող թթվածնի ակտիվ ձևերից բջջի պաշտպանությանը: Հատկապես տարածված են լյարդի և երիկամների փոփոխությունները՝ պայմանավորված պերօքսիտմաների խանգարումներով:

Պերօքսիտմաները բջջի փոքր կլորավուն օրգանոիդներ են (**նկ. 5.15**), մեկուսացված են բջջապլազմից մեկ թաղանթով: Նրանց ներքին պարունակությունը մատրիքսն է, որում տարբերվում է խիտ բյուրեղիկներից հատվածը, և բացակայում են ԴՆԹ-ն ու ռիբոսոմները: Պերօքսիտմաների սպիտակուցները, այդ թվում՝ տարբեր օքսիդազներ և կատալազներ ֆերմենտները սինթեզվում են բջջապլազմում և ԱԵՖ-ի էներգիայի հաշվին տեղափոխվում դեպի այդ օրգանոիդներ: Հայտնի են 14 նման գեներ, որոնք նշանակվում են *pex*-ով: Պերօքսիտմաներում թթվածինն օքսիդազների միջոցով ձևավոխվում է H_2O_2 -ի, որը կատալազի միջոցով ճեղքվում է: Պերօքսիտմաների ֆերմենտներից են գլյուկոզի օքսիդացման պենտոզաֆոսֆատային ուղու գլյուկոզ-6-ֆոսֆատդեհիդրոգենազը (տե՛ս **Գլուխ 2**): Օքսիդացման գործընթացների արդյունքում պերօքսիտմաներում անջատվում է էներգիա, որը, ի տարբերություն միտոքոնդրիումներում շնչառության հետևանքով անջատված

էներգիայի, ցրվում է ջերմության ձևով: Այդ օրգանոիդների չափսերը և քանակը տարբեր են կենդանիների և մարդու տարբեր բջջիջներում՝ նրանց թիվը հասնում է մինչև հարյուրի: Ենթադրվում է, որ պերօքսիտմաները գործում են միտոքոնդրիումների հետ համատեղ: Սակայն պերօքսիտմաների կառուցվածքի, գործառության, ձևավորման և ծագման մասին դեռևս պահանջվում են շատ ուսումնասիրություններ:

Պերօքսիտմային հիվանդություններից է ամերիկացի մանկաբույժ **Հանս Ույրիխ Յելվեգերի անունով սինդրոմը**, որը պայմանավորված է պերօքսիտմային սպիտակուցները գաղտնագրող տարբեր գեների դեղեցիաներով: Նման դեպքում դիտվում են պերօքսիտմաների քանակի կտրուկ նվազում կամ նույնիսկ նրանց բացակայություն, պերօքսիտմային ֆերմենտների ցածր ակտիվություն: Խանգարվում են ճարպաթթուների օքսիդացումը, լիպիդների սինթեզը, դիտվում է գլխուղեղի սպիտակ նյութի միելինազրկում: Նման խանգարումները կլինիկայում դրսևորվում են գլխուղեղի և սրտի արատների, մկանների թերզարգացման, երիկամների անբավարարության ձևով: Նորածինները երկար չեն ապրում: Նման դեպքերը հայտնաբերվել են 1973 թ.-ին և ներկայումս նկարագրված են ԱՄՆ-ում, Եվրոպական երկրներում և Շապոնիայում:

Առանձին հետաքրքրություն են ներկայացնում մարդու **բակլերիա-յին հիվանդությունները**, որոնց դեմ պայքարը հիմնականում իրականացվում է հակաբիոտիկների օգնությամբ: Այստեղ ևս կարևոր են կենսաէներգետի-

կայի գիտելիքները: Հայտնի է, որ շատ հակաբիոտիկներ սպանում են բակտերիաները՝ ներգործելով նրանց պլազմային թաղանթի կառուցվածքի և օքսիդային ֆոսֆորիլացման համակարգերի վրա: Սակայն կարևոր է այն, որ բջջում հակաբիոտիկների կուտակումը և հետագա ազդեցությունը կախված են բակտերիաների թաղանթում $\Delta\mu_{\text{H}}^{+}$ -ի արժեքից: Այստեղ կարող է դիտվել **հակաբիոտիկների նկատմամբ կայունություն**: Այսպես՝ **բացահայտվել է, որ $\Delta\psi$ -ի ցածր արժեքով *Streptococcus pneumoniae*-ի մուտանսը կայուն է գենտամիցինի նկատմամբ**: Հեղինակի լաբորատորիայում ցույց է տրվել, որ արտաքին ֆիզիկական գործոնները, մասնավորապես ցածր ուժգնությունների տեխնաձին գերբարձր հաճախականության էլեկտրամագնիսական դաշտերը, ունեն հակամանրէային ազդեցություն և այդ դաշտերի ազդեցությամբ մեծանում է հակաբիոտիկների նկատմամբ տարբեր բակտերիաների զգայունությունը: Միաժամանակ այդպիսի դաշտի և հակաբիոտիկի համատեղ ազդեցությունն ուժեղացնում է հակաբակտերիային արդյունքը: Բա-

ցահայտվել է, որ այդպիսի ազդեցության բջջային թիրախ է բակտերիաների թաղանթի F_0F_1 -ԱԵՖազը: Բայց միաժամանակ չի բացառվում այն, որ երկարատև կիրառման դեպքում այդ դաշտերը կարող են խթանել հակաբիոտիկների նկատմամբ կայունությունը: Բացահայտվել է նաև որոշ էնդեմիկ խոտաբույսերի առանձին օրգանների կամ կալուսային կուլտուրաների լուծամզվածքների հակաբակտերիային ազդեցությունը: Ընդ որում՝ այդպիսի ակտիվություն վերագրվում է բույսերի երկրորդային նյութափոխանակության միջնորդանյութերին, և այս դեպքում էլ որպես թիրախ հանդես է գալիս բակտերիաների F_0F_1 -ԱԵՖազը:

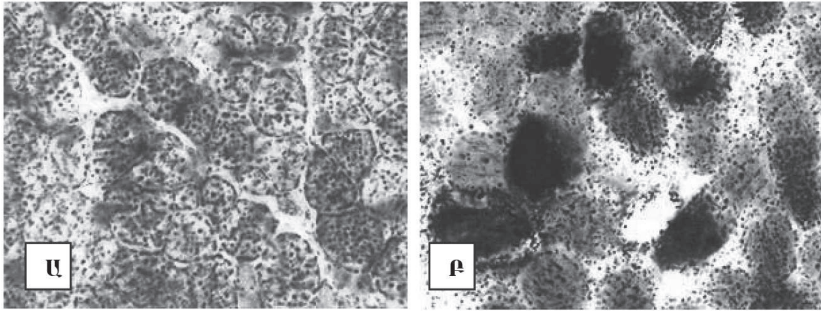
Նման արդյունքները պետք է հաշվի առնվեն հակաբակտերիային բուժման ռազմավարության մեջ: **Պետք է հայտնաբերվեն և մշակվեն նոր հակաբիոտիկներ, պարզաբանվի տարբեր հակաբիոտիկների սիներգիզմը, և կազմվեն մի քանի հակաբիոտիկների համալիրներ, կիրառվեն գերբարձր հաճախականության էլեկտրամագնիսական դաշտերը, կամ էլ օգտագործվեն բակտերիաֆագերը:**

5.2. ԿԵՆՍԱԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱՅԻՆ ՀԻՎԱՆԳՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱՆՏՈՐՈՇՄԱՆ ԵՎ ԲՈՒԺՄԱՆ ՀԵՌԱՆԿԱՐՆԵՐԸ

Արդեն այսօր հետաքրքրում է մի հարցի պատասխանը: **Կա՞ն արդյոք կենսաէներգիային հիվանդությունների հսրակ ախտորոշում և արդյունավետ բուժում**: Այո: Աշխարհի առաջատար բժշկական կենտրոններում

բուժում զբաղվում են կենսաէներգիային հիվանդությունների ախտորոշմամբ և բուժմամբ:

Մշակված են և արդեն կիրառվում են ախտորոշման կենսաքիմիական (նկ. 5.16), մանրադիտակակառուց-



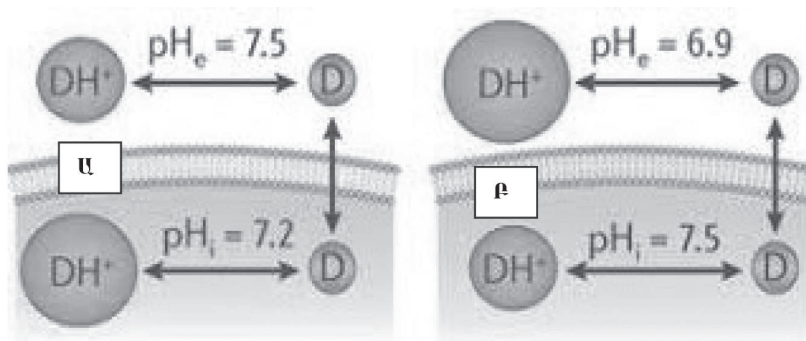
Նկ. 5.16. Մկաններում շնչառական շղթայի քաղաղրիչներից մեկի՝ սուկցինատօքսիդազի որոշումը բնականոն (Ա) և ախտահարված (Բ) միտոքոնդրիումներում
Քայքայված միտոքոնդրիումները ներկման արդյունքում տարբերակվում են մուգ գունավորմամբ:

վածքային, մոլեկուլակենսաբանական և գենետիկական համալիր մեթոդներ: Հետազոտվում են արյան, կմախքային մկանների և մաշկի նմուշները, լեյկոցիտները, մեկուսացված միտոքոնդրիումները, և որոշվում են միտոԴՆԹ-ում նուկլեոտիդների հաջորդականությունը ու միտոքոնդրիումների թաղանթների սպիտակուցների կազմը, օրինակ՝ կոֆերմենտ Q-ի պարունակությունը: Դրանց արդյունքները հնարավոր են դարձնում միտոքոնդրիումների խանգարումների բացահայտումը և դրանցով պայմանավորված հիվանդությունների ախտորոշումը: Առավել սկզբունքային է միտոքոնդրիումների ախտաբանական փոփոխությունների հաստատումը կամ բացառումը մանուկների մոտ:

Բուժման նպատակով փորձարկվում են տարբեր դեղամիջոցներ, և մշակվում է գենային փոփոխությունների ուղղումը: Որպես դեղամիջոցներ առաջարկվում են կոֆերմենտ Q-ն, B₁, B₁₂ վիտամիններ և տարբեր հակաօք-

սիդանտներ, պիրոլսադոլաթթուն և բազմապիսի այլ միացություններ, որոնց օգնությամբ կարելի է ուղղել միտոքոնդրիումների սպիտակուցների խանգարումները կամ ստեղծել նյութերի օքսիդացման այլընտրանքային ուղիներ: Արձանագրվել է գլխուղեղում α սինուկլեինի կենսասինթեզի արգելակման «վիրուսային» մասնիկի միջոցով գենային թերապիայի հաջողությունը Պարկինսոնի հիվանդության հաղթահարման գործում: Արդեն մշակված է բջջում նաև միտոԴՆԹ-ի փոխարինման եղանակ, և ընթանում են կլինիկական փորձարկումներ: 2016 թ.-ին ձվաբջջում իրականացվել է այդպիսի հաջող փոխարինում: Առաջարկվել է նաև ձևավորված միտոԴՆԹ-ի տարալուծման եղանակ:

Մի շատ հետաքրքիր կենսաէներգետիկական ռազմավարություն է առաջարկել Վ. Պ. Սկուլաչովը քաղցկեղի բուժման նպատակով: **Քաղցկեղը բնորոշվում է մարդու տարբեր բջիջների անվերահսկելի աճով և նորագոյս-**



Նկ. 5.17. Արտաքին միջավայրի և ներքջային pH-ի փոփոխությունները բնականոն (Ա) և քաղցկեղային (Բ) բջիջներում

ցուրյունների առաջացմամբ: Հայտնի է, որ քաղցկեղի դեպքում դիտվում է, ինչպես վաղուց ցույց է տվել հայտնի Օ. Վարբուրգը (տե՛ս Ներածությունը), բջջում գլյուկոզի յուրացման բարձր արագության՝ գլյուկոզի տեղափոխիչի առավել մեծ քանակի կամ հեքսակինազների բարձր ակտիվության պատճառով:

Բացահայտվել է, որ քաղցկեղային բջջի արտաքին միջավայրում տեղի է ունենում թթվեցում կաթնաթթվի կամ քույների (D) կուտակման պատճառով՝ pH-ի (pH_e) նվազում մինչև pH 6.5, միաժամանակ արձանագրվում է բջջի ներքին միջավայրի հիմնայնացում՝ ներքջային pH-ի (pH_i) բարձրացում մինչև pH 7.5 (**նկ. 5.16**): Հետագայում պարզ է դարձել, որ մման ժամանակ միանում է բջջի ծրագրավորված մասի՝ **սպոպորոզի** մեխանիզմը՝ մասնատվում է ԴՆԹ-ն, և վնասվում են շատ ֆերմենտներ, ու բջիջները մահանում են: Ինչպես արդեն նշեցինք, այդ գործընթացին մասնակցում են տարբեր պրոտեազներ, այդ թվում՝ ցիստեի-

նային պրոտեազները՝ **կասպազները**: Նշենք, որ կասպազները բացահայտել է ամերիկացի կենսաբան **Հովարդ Ռոբերտ Հոբլիցը**, որը 2002 թ.-ին արժանացել է Նոբելյան մրցանակի:

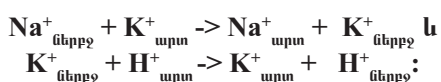
Հետաքրքիր է այն, որ այս հայտնի գիտնականն անվանի Փ. Բոյերի, Ի. Դեյզենհոֆերի, Ռ. Քուբերի, Հ. Միխելի, Ջ. Ուոլկերի և Ս. Չալֆիի (տե՛ս Ներածությունը) հետ միասին Նոբելյան մրցանակի 107 դափնեկիրների թվում 2016 թ.-ին դիմել է Միավորված ազգերի կազմակերպությանը (ՄԱԿ) «Գիտնականների նախազգուշացումը մարդկությանը» կոչով՝ վերջ տալու գենաձևափոխված օրգանիզմների դեմ պայքարին:

Շարունակելով նշենք, որ արդեն հայտնի է, որ մարդու բջիջներում կան 12 տարբեր կասպազներ: Ապոպտոզի երևույթ դիտվում է բազմակի անգամ ցանկացած օրգանիզմում: Սակայն միաժամանակ որոշ բջիջներում այդ պայմաններում արգելակվում է սպոպտոզի մեխանիզմը, խթանվում են ԴՆԹ-ի կրկնապատկումը և բջիջ-

ների կիսումը՝ բջիջները դառնում են քաղցկեղային: Միգրացե դա կասպագների անբավարարության արդյունք է: Իսկ միգրացե ա՞յլ գործոնի:

Վերջին տարիներին պարզվել է, որ ապոպտոզի խթանման գործում էական դեր է խաղում միտոքոնդրիումների արտաքին թաղանթի թափանցելիության մեծացումը նրանում մի սպիտակուցային համալիրի փոփոխության և ծակոտիների բացման հաշվին: Ցիտոքրոմ c-ն, անցնելով միտոքոնդրիումներից դեպի բջջապլազմ, փոխազդում է պրոտեազ ակտիվացնող 1-ին գործոնի հետ՝ առաջացնելով **սպոպպոտոմ**: Վերջինս հենց ակտիվացնում է կասպագները: Ցիտոքրոմ c-ի այդ նոր դերը մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում:

Վ. Պ. Սկուլաչովն առաջարկում է ապահովել արտաքին միջավայրի չեզոքացումը, ներքինի փոքր թթվայնացումը և O_2 -ի բավարար քանակը, որոնք վերադարձնում են բջիջը բնականոն վիճակի (տե՛ս **նկ. 5.15**): Նման կարգավորում կարող է իրականացվել բջջաթաղանթում H^+ տեղափոխող համակարգերի խթանման կամ վերականգնման միջոցով՝ Na^+-K^+-ATP -ազի և K^+-H^+ -փոխանակիչ նիգերիցինի օգնությամբ. բջջում համեմատաբար ցածր, չեզոք pH-ը և K^+ -ի ներբջջային կոնցենտրացիայի $[K^+]_{ներբջ}$ նվազումը բերում են ԴՆԹ-ի կրկնապատկման արգելակմանը՝



Այսպիսով՝ առաջարկվում է քաղց-

կեղի հաղթահարման կենսաէներգետիկական մի լուծում:

Միաժամանակ, ուսումնասիրելով pH-ի կարգավորման մեխանիզմները քաղցկեղի ընթացքում, Հ. Կոբայաշին ցույց է տվել նրա զգալի թթվայնացումը նորագոյացությունների որոշակի դեպքերում, բջջում թթվային արժեքներում մի շարք գեների հաշվման ակտիվացումը և առաջարկել նման քաղցկեղի բուժման նպատակով կիրառել հատուկ դեղամիջոցներ:

Այսինքն՝ քաղցկեղի հաղթահարման համար կարևոր է նորագոյացություններում pH_c -ի և pH_i -ի փոփոխությունների հստակ որոշումը և դրանից ելնելով՝ բուժման ռազմավարության մշակումը և կիրառումը:

Կարելի է պնդել, որ կենսաէներգետիկայի հետագա զարգացումը կրեքի մարդու շատ հիվանդությունների պատճառների և մոլեկուլային մեխանիզմների վերծանմանը, հստակ ախտորոշմանը և նպատակային բուժմանը:

Հիշատակենք, որ դեռևս 19-րդ դ.-ում իր «Բջջային պաթոլոգիան և մտորումներ ֆիզիոլոգիական և ախտաբանական հյուսվածքաբանության մասին» գրքում (1858 թ.) բջջային տեսության հիմնադիրներից մեկը՝ գերմանացի բնագետ և բժիշկ **Ռուդոլֆ Լյուդվիգ Կարլ Վիրխովը**, փորձեց բացատրել մարդու հիվանդությունները նրա բջիջներում խանգարումներով՝ հիմնադրելով **բջջային ախտաբանությունը**: 21-րդ դ.-ում արդեն խոսում ենք օրգանոիդների ախտաբանության և մտորում մարդու հիվանդությունների

ախտորոշման և բուժման մոր հնարավորությունների մասին:

Եկեք հիշենք մաև հանճարեղ **Արքերպ Էյնշտեյնի** խոսքերը «**Երևակա-**

յությունն ավելի կարևոր է, քան գիտելիքը: Գիտելիքը սահմանափակ է: Երևակայությունն օղակում է աշխարհը»:

ԳԼՈՒԽ 6. ԿԵՆՍԱԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱՅԻ ԿԻՐԱՌԱԿԱՆ ՀԻՄՆԱԽՆԴԻՐՆԵՐԸ

- 6.1. ԿԵՆՍԱԷԼԵԿՏՐԱՔԻՄԻԱԿԱՆ ՍԱՐՔԵՐ ԵՎ ԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ՀՈՍԱՆՔԻ ՍՏԱՅՈՒՄ
 6.2. ԿԵՆՍԱՎԱՌԵԼԻՔԻ ՏԵՍԼՈՆԵՐ ԵՎ ԱՐՏԱԳՐՈՒԹՅԱՆ ԱՌԱՆՉՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ
 6.3. ՕՐԳԱՆԱԿԱՆ ԹԱՓՈՐՆՆԵՐԻ ՎԵՐԱՄՇԱԿՈՒՄ ԵՎ ՇՐՋԱԿԱ ՄԻՋԱՎԱՅՐԻ ՄԱՔՐՈՒՄ
 6.4. ԿԵՆՍԱԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱՆ ԿԵՆՍԱԽՆՖՈՐՄԱՏԻԿԱՅՈՒՄ

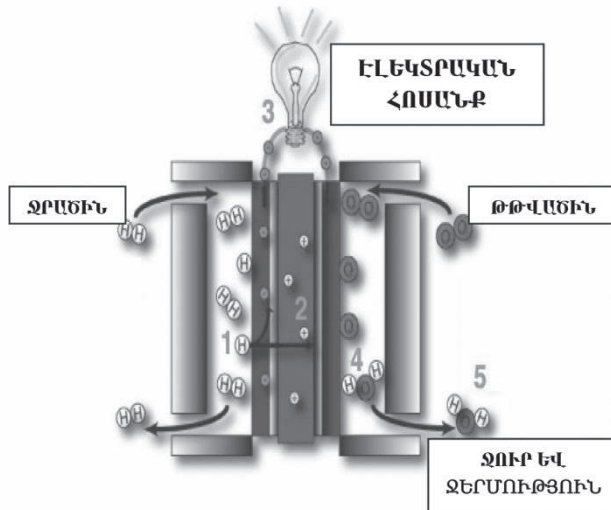
6.1. ԿԵՆՍԱԷԼԵԿՏՐԱՔԻՄԻԱԿԱՆ ՍԱՐՔԵՐ ԵՎ ԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ՀՈՍԱՆՔԻ ՍՏԱՅՈՒՄ

Կենսատեղեկատվական հասել է լուրջ հաջողությունների ոչ միայն կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի ձևափոխման և օգտագործման գործընթացների տեսական հիմնահարցերի պարզաբանման խնդրում, այլ նաև այդ գործընթացների կիրառական լուծումներում: Նախորդ գլխում ծանոթացանք այդ լուծումներից մարդու կենսատեղեկային հիվանդությունների առաջացման մեխանիզմներին և հաղթահարման ուղիներին: **Կիրառական արդիական հիմնահիմքերից են նաև կենդանի օրգանիզմների կամ կենսաբանական համակարգերի միջոցով էլեկտրական հոսանքի ստացումը և կենսավառելիքի արտադրումը:** Այստեղ կարելի է նաև տեսնել կենսատեղեկատվության կապը ֆիզիկայի, քիմիայի, կենսատեխնոլոգիայի և ճարտարագիտության հետ: Նման հայումները, ըստ ռուս քիմիկոս, ակադեմիկոս Ալեքսանդր Նիկոլակիչ Նեմեյանովի, որոշում են յուրաքանչյուր գիտական բնագավառի զարգացումը:

Նշենք, որ մարդկության ներկայիս հանաժող վառելիքի տնտեսությունն անկայուն է. այն ոչ վերականգնվող է, և էներգիայի հիմնական աղբյուր-

ներն էապես հանաժող աղբյուրներից են, որոնց օգտագործումը հանգեցնում է մեծ չափով ջերմոցային գազերի արտանետումների և Երկիր մոլորակի ջերմաստիճանի աճի: Ավելին՝ սպասվում է, որ էներգետիկ պաշարները կսպառվեն 21-րդ դ.-ի երկրորդ կեսին: Աշխարհի բնակչությունն աճում է, և կանխատեսվում է, որ մինչև 2050 թ. կհասնի 9 մլրդ-ի, ինչն էլ կարող է հանգեցնել ժողովրդագրական, էներգետիկայի և կլիմայական ճգնաժամի:

Քիմիական էներգիայի փոխակերպումը էլեկտրաէներգիայի **էլեկտրաքիմիական (վառելիքային) սարքերի** տեխնոլոգիայի կիրառմամբ էներգիայի ստացման շատ արդյունավետ այլընտրանքային միջոց է: **Վառելիքային սարքերը, միավորելով H_2 -ը և O_2 -ը, արտադրում են էլեկտրաէներգիա, ջերմություն և ջուր,** և հաճախ համեմատվում են մարտկոցների հետ: Երկուսն էլ քիմիական ռեակցիայի արդյունքում առաջացած էներգիան փոխակերպում են օգտագործելի էլեկտրաէներգիայի, սակայն վառելիքային սարքը, երբեք չլիցքաթափվելով, կարող է արտադրել էլեկտրաէներգիա, քանի դեռ մատակարարվում է վառելիք (H_2):



Նկ. 6.1. Էլեկտրաքիմիական վառելիքային տարրի սկզբունքային գծապատկերը

1. H_2 -ի մուծք և անոդի վրա օքսիդացում՝ H^+ -ի և էլեկտրոնների առաջացում, 2. H^+ -ի համար քափանցելի թաղանթով H^+ -ի անցում, 3. անոդից դեպի կատոդ էլեկտրոնների տեղափոխում՝ էլեկտրական հոսանք, 4. կատոդի վրա H^+ -ի, էլեկտրոնների և O_2 -ի փոխազդեցություն՝ H_2O -ի առաջացում, 5. H_2O -ի ելք:

Վառելիքային սարքերը սկզբունքորեն կազմված են երեք կառույցներից՝ անոդային և կատոդային հատվածներից ու այդ հատվածները միմյանցից բաժանող H^+ -ի համար քափանցելի թաղանթից (նկ. 6.1): Անոդային հատվածում թթվածնի առկայությունը կկապի էլեկտրոնները՝ թույլ չտալով էլեկտրոդին դրանց անցնելը:

Վառելիքային սարքերն ունեն շահավետ հատկանիշներ և՛ էլեկտրաէներգիայի արտադրության, և՛ կայունության տեսանկյունից, այնուամենայնիվ դրանք լայն տարածում չունեն: Դա հիմնականում պայմանավորված է անոդային և կատոդային հատվածները միմյանցից առանձնացնող, H^+ -ի համար քափանցելի թաղանթի արժե-

քով, ինչպես նաև H_2 -ի օքսիդացումը և O_2 -ի վերականգնումն արագացնող կատալիզատորների արժեքով (տե՛ս նկ. 6.1): Օրինակ՝ վառելիքային սարքերում H^+ -ի փոխանակման թաղանթում որպես կատալիզատորներ օգտագործվում են ածխածնային կրիչների վրա տեղակայված պլատինային խմբի մետաղները, որոնք թույլ են տալիս արագացնել քիմիական ռեակցիաները հոսանքի բարձր խտության և մույնիսկ չնչին պոտենցիալի դեպքում: Այս մետաղները բավականին քանկարժեք են, առկա են քիչ քանակներով և ենթակա չեն կենսաքայքայման: Խնդիր են նաև վառելիքային սարքերում բարձր ջերմաստիճաններում գործընթացները, որոնք սահմանափակում են այդ

սարքերի կիրառումը:

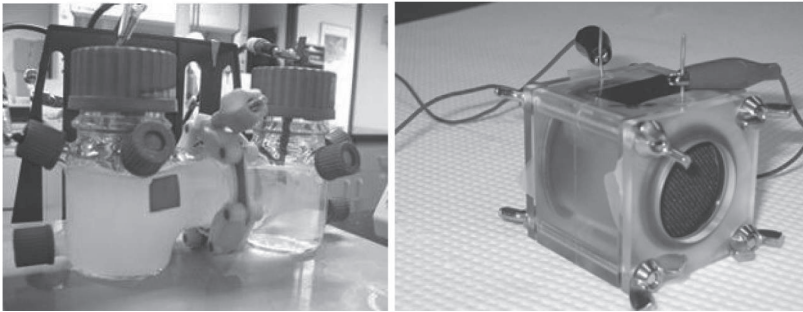
Վառելիքային սարքերը՝ որպես տեխնոլոգիական խոստումնալից լուծումներ, կարող են կիրառվել շենքերում որպես ջերմության և էլեկտրաէներգիայի, մեքենաներում շարժիչների էլեկտրական էներգիայի աղբյուր: Ավելին՝ վառելիքային սարքերն առավելագույնս լավ գործում են մաքուր H_2 -ի օգտագործմամբ:

Արդեն 20-րդ դ. երկրորդ կեսին հնարավոր դարձավ վառելիքային սարքերում մինչև 5 կՎտ հզորությամբ էլեկտրական հոսանքի ստացումը, որը բավարար է, օրինակ, գողման սարքի աշխատանքի համար: Ներկայումս այդ հզորությունը շատ ավելի մեծ է՝ մինչև 250 կՎտ:

Վերջին տարիներին մեծ ուշադրություն է դարձվում **կենսաէլեկտրաքիմիական կենսավառելիքային սարքերի** զարգացմանը: Վերջիններս նպատակահարմար են էկոլոգիապես մաքուր էներգիայի ստացման համար: Այս նոր հայեցակարգը ոգեշնչվել է բակտերիաներում, միտոքոնդրիումներում և քլորոպլաստներում էներգիայի սեփական աղբյուրի՝ ԱԵՖ-ի սինթեզի ուղիներից: Ինչպես արդեն գիտենք, մանրէների պլազմային թաղանթներում էներգիային զուգակցումը ներառում է հատուկ օքսիդավերականգնողական ֆերմենտներից կազմված էլեկտրոնների տեղափոխման շղթան և այդ թաղանթում ԱԵՖ-ի սինթեզի համար ստեղծում է H^+ -ային գրադիենտ: Ընդ որում, ինչպես նշել ենք, մանրէների էլեկտրոնների տեղափոխման շնչանական շղթաներին բնորոշ է էլեկտրոն-

ների արտաքին ակցեպտորների բազմազանությունը:

Կենսավառելիքային սարքի անողի վրա անքվածին պայմաններում մանրէներն օգտագործվում են որպես կենսաքանական կապալիզատորներ տարբեր սուբստրատներից H^+ -ի և էլեկտրոնների առաջացման համար: Որպես ասվածի համապատասխան օրինակ՝ կարելի է մեջքերել գերջերմասեր, չափավոր աերոբ *Aquifex aeolicus* մանրէն, որը թաղանթային քինոնային փուլի միջոցով զուգակցում է H_2 -ի օքսիդացումը և O_2 -ի վերականգնումը (**նկ. 6.2**): Օգտագործվում են նաև *Brevibacillus agri*, *Gluconobacter*, *Geobacter* և *Shewanella* ցեղերի ու այլ տարբեր տեսակների մանրէներ կամ մանրէների համախմբեր (ասոցիացիաներ): Ընդ որում՝ մանրէները յուրացնում են տարբեր օրգանական թթուներ, շաքարներ, սպիրտներ, ածխաջրածիններ, օրգանական թափոններ, կետաջրեր՝ արդյունքում առաաջացնելով H^+ -ներ և էլեկտրոններ, որոնց ուղղորդված շարժումը ճարտարագիտական սարքերում հենց էլեկտրական հոսանքի ստացումն է: Կենսավառելիքային սարքերում կիրառվող մանրէները կոչվում են **էլեկտրածիններ**: Մանրէների ընտրության համար կարևոր է էներգիայի ձևափոխության արդյունավետությունը, որը, օրինակ, *Escherichia coli*-ի դեպքում կարող է հասնել 80%-ի: Արդյունավետ մանրէների ընտրության և էլեկտրոնների կատարելագործման հաշվին հաջողվել է ստեղծել կենսավառելիքային սարքեր, որոնք կեղտաջրերի օգտագործման արդյունքում տալիս



Նկ. 6.2. Մանրէային կամ ֆերմենտային կենսավառելիքային սարքի լաբորատոր նախապրիպերը

են մինչև 250 մԱ ուժով էլեկտրական հոսանք: Ակնհայտ է, որ էլեկտրական հոսանքի ստացման այս ուղին կարելի է համարել **մանրէային «in vivo» վառելիքային սարք**:

Մանրէային կենսաէլեկտրաքիմիական սարքերի միջոցով ստացվող H_2 -ը մաքուր է, քանի որ ընտրողական թաղանթը պաշտպանում է առաջացող գազն աղտոտումից և դրանով իսկ բացառում գազի մաքրման գործընթացները և նվազեցնում ծախսերը: Սակայն մնան սարքերը պահանջում են ոչ մեծ քանակի որոշակի արտաքին էներգիա սուբստրատի օքսիդացման էներգիային արգելքը հաղթահարելու համար: Այդ էներգիան շատ ավելի քիչ է H_2O -ի էլեկտրոլիզի դեպքում կիրառվող արժեքներից: Խնդիր է նաև էլեկտրոդներում պլատինային խմբի մետաղների փոխարինումը, որը ևս կնվազեցնի ծախսերը: Փորձարկվում են Ni-ը, Cu-ը, ինչպես նաև **գրաֆիտ** կամ **գրաֆենը**: Վերջինի նկատմամբ մեծ հետաքրքրությունը պայմանավորված է նրա մեխանիկական ամրությամբ և առանձնահատուկ էլեկտրա-

ֆիզիկական հատկություններով (մեծ ջերմահաղորդականություն, լիցքակիր մասնիկների բարձր շարժունություն և այլն): Նշենք, որ գրաֆենի ուսումնասիրման համար 2010 թ.-ին շնորհվեց Նոբելյան մրցանակ:

Մանրէների միջոցով էլեկտրական հոսանքի սպացումն առաջարկել է անգլիացի բուսաբան Մայքլ Քրիս Պոպերը դեռևս 1911 թ.-ին: Նա նկատել է, որ բակտերիաների կախույթի և մանրէազերծ միջավայրի մեջ համապատասխանաբար ներդրված երկու էլեկտրոդների միջև առաջանում է էլեկտրական պոտենցիալների տարբերություն, իսկ այդ էլեկտրոդների միացման դեպքում՝ էլեկտրական հոսանք: Իր առաջարկը նա հիմնավորել է գորտի վերջույթի միջոցով էլեկտրական հոսանքի հայտնաբերման՝ իտալացի ֆիզիոլոգ **Լուիջի Գալվանիի** 18-րդ դ.-ի հայտնի փորձերի արդյունքներով: Այդ արդյունքներով հիմնադրվեց **էլեկտրաքիմիան**. շատ գիտնականների առաջարկով շնորհակալություն պետք է հայտնել գորտին:

H_2 -ի օքսիդացման և O_2 -ի վերա-

կանգնման կենսաէներգիային զուգակցման ուղիում ներառված հատուկ ֆերմենտների բացահայտումն ու արտադրությունը կարող են բերել **ֆերմենտային կենսավառելիքային սարքերի** ստեղծմանը, որոնք կարող են գործել տառացիորեն որպես H^+ -ի փոխանակման թաղանթային վառելիքային սարքեր: Այսպիսի համակարգերում կենսակատալիզատորները քիմիական կատալիզատորների համեմատությամբ ունեն առավելություներ ինչպես կենսահասանելիության, կենսաքայքայման, այնպես էլ էներգիայի ձևափոխման գործընթացի բարձր արդյունավետության և սուբստրատի նկատմամբ մեծահատկության շնորհիվ: Այդ վերջին առավելությունները հնարավոր են դարձնում կենսավառելիքային սարքերի աշխատանքը՝ առանց առանձնացնող թաղանթի:

Ներկայումս հասանելի հազարավոր օքսիդավերականգնողական ֆերմենտներից միայն քչերն են ընդունակ համապատասխանաբար ընդունել կամ փոխանցել էլեկտրոններն էլեկտրոդով: Այդ պատճառով **կենսավառելիքային սարքերի զարգացման ամենակարևոր մարտահրավերներից մեկը մանրէների, ֆերմենտների և էլեկտրոդների միջև էլեկտրոնի տեղափոխման ապահովումն է**, իսկ այդ նպատակով էլ իրականացնում են էլեկտրոդի վրա մանրէների կամ ֆերմենտների **խմբիկիզացումը (ամբուցումը)**, կամ օգտագործվում են բնական կամ արհեստական տարբեր միջնորդներ, օրինակ՝ բենզաքսինոնը կամ 2,6-երկբլորֆենոլինոլֆենոլը:

Որոշ մանրէներում հայտնաբերվել են էլեկտրոնահաղորդող լարեր՝ **նանոսյուղեր**, որոնց օգնությամբ մանրէներից էլեկտրոններն անմիջապես փոխանցվում են բջջից բջջին կամ անոդին: **Միջնորդների ընկրությունը բարդ խնդիր է, սակայն բոլոր դեպքերում նրանք պետք է թափանցեն մանրէների բջջապարով ինչպես օքսիդացված, այնպես էլ վերականգնված վիճակներում, լինեն էլեկտրաքիմիապես ակտիվ անոդի վրա, կայուն ժամանակի մեջ, չքայքայվեն մանրէների ֆերմենտների օգնությամբ և ունենան համապատասխան օքսիդավերականգնողական պոտենցիալ:** Կենսավառելիքային սարքերի վրա հիմնված օքսիդառեդուկտազների զարգացումը նախադրյալ է արդյունաբերության, բժշկության, բնապահպանության և տիեզերագիտության ոլորտներում կիրառվող հաջորդ սերնդի էլեկտրոնային սարքավորումների ստեղծման համար: Այդպիսի սարքավորումները հարմար են, օրինակ, սրտի աշխատանքի խթանման նպատակով: Հնարավոր է այդ սարքերի օգտագործումը խմելու ջրի ստացման՝ ծովային ջրի ապահովայնացման համար:

Մինչ այժմ մշակված կենսավառելիքային սարքերը հիմնված էին ֆլավին պարունակող ֆերմենտի՝ գլյուկոօքսիդազի կամ գլիցերոլօքսիդազի կողմից համապատասխանաբար գլյուկոզի կամ գլիցերոլի օքսիդացման վրա (**գլյուկոզ կամ գլիցերոլ $\rightarrow H_2$** (անոդի վրա)), և բազմապղնձային ֆերմենտների՝ լակկազի կամ բիոլիտոբիոօքսիդազի կողմից O_2 -ի վերականգնման

վրա ($4\text{H}^+ + \text{O}_2 + 4\text{e}^- \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$ (կատոդի վրա)): Այդ սարքերը տալիս են մինչև 40 մԱ ուժով և 1 կՎտ հզորությամբ էլեկտրական հոսանք և կարող են շահագործվել մինչև մի քանի ամիս: Հաշվի առնելով H_2 -ի՝ գլյուկոզի նկատմամբ ունեցած առավելությունները (էներգիայի խտություն, H_2/O_2 կամ $\text{H}_2/\text{«X»}$ հարաբերությունը)՝ ֆերմենտային կենսավառելիքային սարքերը կարող են ունենալ կիրառելիության ավելի լայն շրջանակ: Այսպիսի նոր սարքերի զարգացումը կնպաստի գլյուկոզ/ O_2 ֆերմենտային կենսավառելիքային սարքերում արդեն իսկ օգտագործվող օքսիդացների վերաբերյալ գիտելիքների ընդլայնմանը, ինչպես նաև H_2 -ի օքսիդացման հիմնական ֆերմենտների՝ **հիդրոգենազների** (Հիդ) կենսաքիմիական և կատալիզային մեխանիզմները հասկանալուն:

Հիդ-ները ֆերմենտային կենսավառելիքային սարքերում կարող են օգտագործվել որպես կենսակաթալիզատորներ: Ինչպես արդեն գիտենք, Հիդ-ները մետաղ պարունակող ֆերմենտներ են, որոնք բակտերիաների անաերոբ նյութափոխանակային ուղիներում կատալիզում են H_2 -ի դարձելի օքսիդացումը H^+ -ների և էլեկտրոնների: Այս ռեակցիան մեծացնում է ջրածնահենք վառելիքային սարքերի կիրառելիությունը, սակայն բոլոր Հիդ-ների՝ O_2 -ի նկատմամբ ցուցաբերվող գերզգայնությունը խոչընդոտում է դրան: Հիդ-ները՝ որպես կենսաբանական կատալիզատորներ, կայուն են ջրում, կազմված են երկրային ամենատարածված քիմիական տարրերից, ունեն բարձր

խնամակցություն սուբստրատի նկատմամբ և դարձելիության բարձր արագություն: Նշված բոլոր գործոնները մեծացնում են ջրածնային տնտեսության հետաքրքրությունն այս ֆերմենտների նկատմամբ: Ցանկացած կենսաջրածնային տեխնոլոգիայում հիմնարար կարևորություն և մեծ նշանակություն ունի Հիդ-ների՝ որպես կենսաբանական կատալիզատորների գործառնությունների պարզաբանումը:

Կենսավառելիքային սարքերում կապոդային հալվածում ևս կարող են օգտագործվել որոշակի մանրէներ կամ ֆերմենտներ:

Կենսավառելիքային սարքերի հեփազա կապարելագործման ուղիներից է արտաքին էներգիայի հաշվին էլեկտրոլիզի օգտագործումն արդեն կապոդի վրա H_2 -ի առաջացման համար: Այդ էներգիան շատ ավելի քիչ է սուբստրատից անջատվող քիմիական էներգիայից: Նման լուծումը կարող է ծառայել տարբեր նպատակներով H_2 -ի արտադրությանը: Կենսաէթանոլից H_2 -ի արտադրման և հետագայում մթնոլորտային O_2 -ի հետ փոխազդեցության համար այդպիսի սարք արդեն փորձարկվել է Բրազիլիայում՝ ավտոմեքենաների շահագործման նպատակով (նկ. 6.3):

Մի քանի մանրէային կենսավառելիքային սարքերի օգտագործմամբ 21-րդ դ.-ում ստեղծվել են **էկոլոգիական ռոբոտներ** (նկ. 6.4): Մանրէները «տալիս» են էլեկտրական հոսանք այդ ռոբոտներին, որոնք էլ կատարում են տարբեր աշխատանք, որոնցից է նաև այդ մանրէների համար միջավայրից

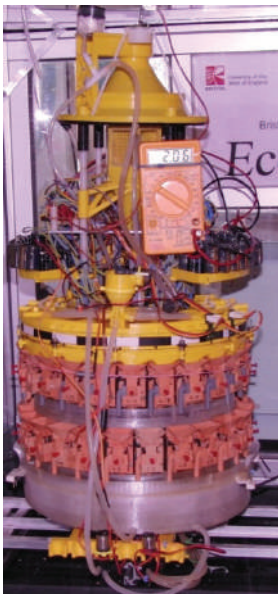


Նկ. 6.3. Էթանոլի լիցքավորմամբ կենսավառելիքային սարքով ավտոմեքենան

սուբստրատների կամ օրգանական քափոնների հավաքը:

Կենսավառելիքային սարքերի հետագա կատարելագործման ուղիներից է **քուսական և կենդանական օրգանիզմների** օգտագործումն էլեկտրական հոսանքի ստացման նպատակով: Ըստ «Nature» հանդեսում հրատարակված հոդվածի՝ Անգլիայում ստեղծվել է կանաչ ջրիմուռներ պարունակող կեն-

սավառելիքային սարք, որում էլեկտրական հոսանքի ստացման նպատակով օգտագործվում են ֆոտոսինթեզի ընթացքում բջիջներից անջատվող էլեկտրոնները: Ընդ որում՝ գենետիկապես մոդիֆիկացված ջրիմուռները տալիս են մի քանի անգամ ավելի բարձր խտությամբ հզորություն: Ֆրանսիայում փորձարկվում է «**էլեկտրական կակիդուսը**» (նկ. 6.4): Կակիդուսի մեջ



Նկ. 6.4. Էկոլոգիական ռոբոտը և «էլեկտրական կակիդուսը»

տեղադրվել է կենսավառելիքային սարք (էլեկտրոդներ), ու օգտագործելով ֆոտոսինթեզի վերջնանյութերը՝ գլյուկոզը և O_2 -ը ստացվում է էլեկտրական հոսանք:

Նման ձևով էլեկտրական հոսանք կարելի է ստանալ խավարասերմե-

րի մարմնում էլեկտրոդներ ներդնելու արդյունքում: Այդ կենդանիների օրգանիզմում արյան մեջ կենսակատալիզատոր-անոդի վրա տրեհալոզ շաքարը ճեղքվում է՝ տալով էլեկտրոններ, որոնց հաշվին ստեղծվում է էլեկտրական պոտենցիալների տարբերու-

6.2. ԿԵՆՍԱԿԱՆ ԵԼԻՔԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐ ԵՎ ԱՐՏԱԴՐՈՒԹՅԱՆ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ

քյուն անոդի և կատոդի միջև:

Կենսավառելիք են կոչվում կենսազանգվածը կամ դրանից սրացված օրգանական նյութերը, որոնք օքսիդանալիս անջատում են բավական շատ էներգիա:

Կենսազանգվածի՝ որպես կենսավառելիքի կարևոր առանձնահատկություններն են էժանությունը, էկոլոգիական մաքուր լինելը, մատչելիությունը և վերարտադրելիությունը:

Դարերի ընթացքում մարդկությունը սննդի պատրաստման և տաքանալու նպատակով իր պահանջմունքների բավարարման համար օգտագործում է կենսավառելիք: Մեր օրերում կենսավառելիք օգտագործում է մարդկության 38%-ը, և տարեցտարի դրա օգտագործումն աճում է: 2040 թ.-ին այն կկազմի վառելիքի ընդհանուր արտադրության 20%-ը, իսկ 2050 թ.-ին կգերազանցի 34%-ը: Նախատեսվում է, որ մինչև 2030 թ. էլեկտրաէներգետիկայում կենսավառելիքի օգտագործման տարեկան աճը կազմելու է 7-9%: Այստեղ առաջատար դիրքերում են ԱՄՆ-ն,

Գերմանիան, Բրազիլիան, Չինաստանը, Ճապոնիան: Կենսազանգվածը որպես վառելիք շատ է օգտագործվում նաև Մերձբալթյան երկրներում: ԱՄՆ-ում, օրինակ, կենսավառելիքի արտադրությունը կազմում է կենսավառելիքի համաշխարհային արտադրության 45,4%-ը: Հետաքրքիր է, որ, օրինակ, Գերմանիայում կենսավառելիքը կկազմի ավտոփոխադրումների համար ծախսվող վառելիքի 35%-ը: Իսկ Շվեդիայում և Ֆինլանդիայում կենսավառելիքի օգտագործումը գերազանցում է ընդհանուր էներգիային սպառման 30%-ը: Սակայն այստեղ պետք է հաշվի առնեն այն, որ փոխվում է կենսավառելիքի տեսականին:

Նախ, տարբերում են տարբեր սերունդների կենսավառելիք: ***Առաջին սերնդի կենսավառելիք են բույսերը, որոնց բուսական զանգվածից սրանում են կենսադիզել կամ կենսաէթանոլ: Այդ բույսերի օգտագործումը որպես կենսավառելիք սահմանափակվում է բույսերի որպես մարդու սնունդ ծառայելու հատկությամբ: Երկրորդ սերնդի կենսավառելիք են***



Նկ. 6.5. Կենսավառելիքի արտադրության սկզբունքային փուլերը

ոչ սննդային նշանակության բուսական զանգվածը, օրինակ բնափայրք կամ լիզնոցելյուլոզային մնացորդները, և փարբեր օրգանական բափոնները: Երրորդ սերնդի կենսավառելիք է մանրէների, այդ թվում միկրոջրիմուռների կենսազանգվածը, որոնց սրացման համար որպես հումք ծառայում են փարբեր արտադրական, գյուղատնտեսական, կենցաղային և այլ օրգանական բափոնները և կեղտաջրերը: Երկրորդ և երրորդ սերունդների կենսավառելիքի օրինակներ են նշված հումքից սրացվող կենսաաթանոլը, կենսաաթանոլը, կենսաաթիզելը, կենսազազը և կենսաջրածինը:

Նշված օրինակներից պարզ է դառնում, որ կենսավառելիքը լինում է պինդ, հեղուկ և գազային:

Կենսավառելիքի և նրա տարբեր տեսակների հետագա օգտագործման նպատակով կատարելագործվում է **արտադրության տեխնոլոգիան**, որն ընդգրկում է, օրինակ, տարբեր մանրէների օգտագործմամբ էներգիային փոխանակության խմորման հայտնի գործընթացների միջոցով (տե՛ս **Գլուխ 2**) կենսազանգվածից և տարբեր օր-

գանական բափոններից նոր տեսակի կենսավառելիքի (էթանոլ, կենսազազ, ջրածին) ստացումը: Այդ գործընթացներում սկզբունքորեն տարբերում են **երկու փուլ (նկ. 6.5)**`

■ **կենսազանգվածի կամ օրգանական բափոնների նախամշակում, որն իրագործվում է մեխանիկական, ֆիզիկական, ֆիզիկաքիմիական, քիմիական և կենսաքանական (օրինակ՝ ֆերմենտների) փարբեր գործունեությանը,**

■ **խմորում մանրէների միջոցով:**

Ծանոթանալով կենսավառելիքի մի քանի տեսակներին և դրանց արտադրության առանձնահատկություններին:

Կենսաաթանոլի ստացումը մշակվել է հազարամյակներ առաջ Հին Եգիպտոսում և Բաբելոնում: Կենսաաթանոլի մեծ մասն օգտագործվում է տարբեր արտադրություններում, այդ թվում՝ ալկոհոլային խմիչքների արտադրությունում, ինչպես նաև փոխադրամիջոցների շահագործման համար: Ներքին այրման շարժիչներում բենզինի հետ խառնուրդի ձևով կենսաաթանոլի շահագործումը սկսվել է 20-րդ դ. սկզբում:

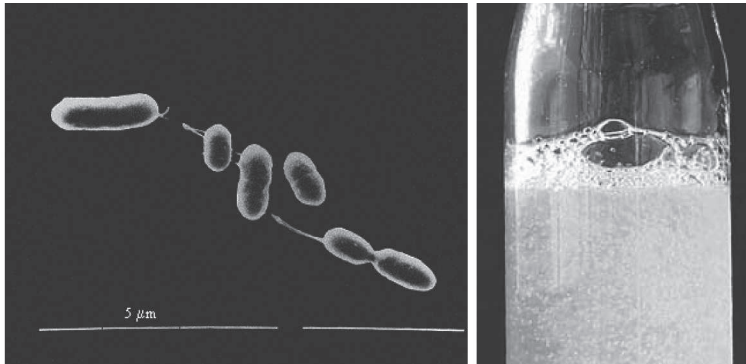


Նկ. 6.6. ԱՄՆ-ում (Նեքրասկա նահանգ) կենսաէթանոլի արտադրության գործարաններից մեկը

Կենսաէթանոլի տարեկան արտադրությունը ԱՄՆ-ում 2017 թ. կազմել է 130 մլրդ լ (նկ. 6.6): Դրա զգալի մասը ստացվում է եգիպտացորենից: Այդ կենսաէթանոլի տարեկան արտադրությունը Բրազիլիայում կազմում է 80 մլրդ լ, սակայն նրա զգալի մասը ստացվում է շաքարեղեգից: Կենսաէթանոլ կարող է արտադրվել նաև շաքարի ճակնդեղից, ցորենից, գարուց, կարտոֆիլից, բրնձից և այլ բույսերից սպիրտային խմորման մանրէների կամ ֆերմենտների խառնուրդների միջոցով: Կենսաէթանոլի օգտագործումը ներքին այրման շարժիչներով ավտոմեքենաներում ապահովում է բենզինի խնայողությունը և ավելի է ժամ է: Էթանոլի օգտագործումն ունի նաև կարևոր էկոլոգիական նշանակություն. այն նվա-

զեցնում է ջերմոցային գազերի (CO_2) արտանետումները մոտավորապես 19%-ով: Նախատեսվում է այդ ցուցանիշն էապես մեծացնել: ԱՄՆ-ում 2006 թ. այդպիսի արտանետումները նվազել են 8 մլն տոնայով, որը համարժեք է 1,21 մլն ավտոմեքենաների շահագործմանը: Կարևոր է նաև կենսաէթանոլի օգտագործման հաշվին քաղցկեղածին նյութերի արտանետումների քանակի կրճատումը մի քանի տասնյակ անգամ:

Կենսաէթանոլի արտադրության ծավալի մեծացումը և արդյունավետության բարձրացումը պայմանավորված են այդ գործընթացն իրագործող մանրէների հեղափոխական բարելավմամբ: Այդ մոտեցումները կարող են իրականացվել համապատասխանաբար մոր, դեռևս չնկարա-

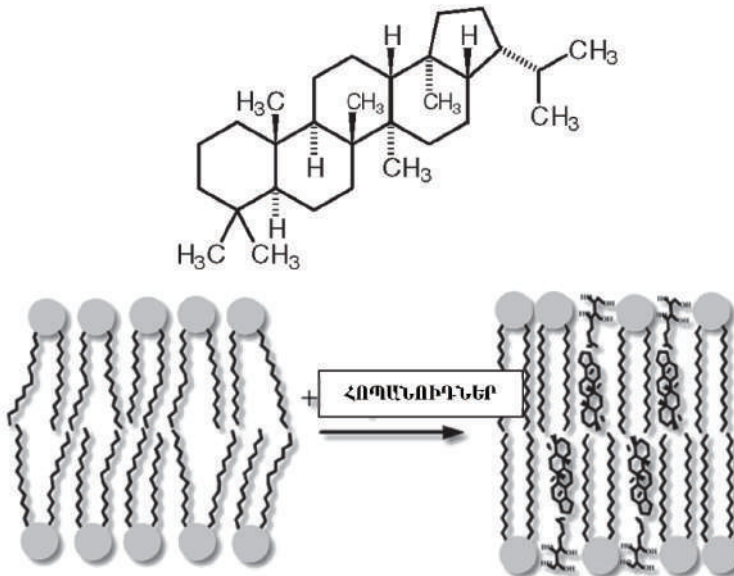


Նկ. 6.7. *Zymomonas mobilis* բակտերիաները՝ որպես էթանոլի արտադրիչներ

գրված մանրէների կամ անհայտ նյութերի կամ ֆերմենտների որոնման և օգտագործման միջոցով ու արտաքին միջավայրի ֆիզիկական և ֆիզիկաքիմիական գործոնների միջոցով:

Օրինակ՝ վերջին տարիներին *Zymomonas mobilis* բակտերիաների

(նկ. 6.7) պլազմային թաղանթում բացահայտվել են օրգանական միացություններ, որոնք մեծացնում են էթանոլի նկատմամբ բջիջների կայությունը: Այդ նյութերն (նկ. 6.8) անվանվել են **հոպանոիդներ**՝ շոտլանդացի բուսաբան և բժիշկ Ջոն Հոպլի անունով: Նրանց



Նկ. 6.8. Հոպանոիդները (վերևում) և դրանց դերը պլազմային թաղանթում



ԷԹԱՆՈԼ

Նկ. 6.9. Էվրիկ Գեղամի Աֆրիկյանը (1925-2016 թթ.) և գերմասրանջը՝ որպես էթանոլի արտադրության էլանյութ

հաշվին բակտերիաները կարող են կենսագործել էթանոլի մինչև 16% կոնցենտրացիայի պայմաններում: Մյուս կողմից, ցույց է տրվել, որ ջերմաստիճանի փոքր բարձրացումը կամ թույլ էլեկտրական դաշտը (0,25 Վ լարումով) խթանում են խմորումը մանրէներում:

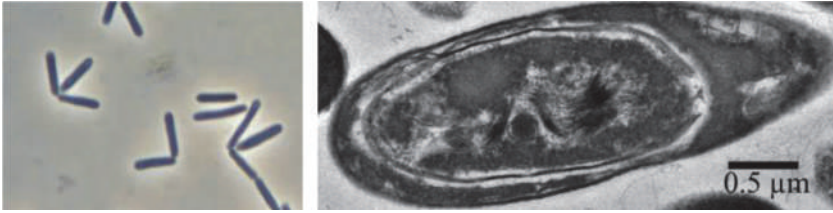
Խմորման արդյունքում ստացվող էթանոլն այնուհետև մաքրվում է և խտացվում:

Գենետիկական ճարտարագիտությունը թույլ է տվել կառուցել **գեների և համապատասխան ֆերմենտների կենսասինթեզի համակարգի ներմուծմամբ նոր բջիջներ**, որոնք, ի տարբերություն իրենց նախնիների, խմորում են մի քանի շաքարներ, ասենք՝ գլյուկոզ և քսիլոզ, կամ էլ սպիրտներ, ասենք՝ գլիցերոլ: Արդեն իսկ կառուցվել են *E. coli*-ի, *Zymomonas mobilis*-ի և *Klebsiella*-ի տարբեր տեսակների պատկանող նոր մանրէային բջիջներ, որոնք խմորում են հինգ տարբեր շաքարներ: Սա բնականաբար էապես մեծացնում է բնական հումքից և օրգանա-

կան թափոններից էթանոլի ստացման արդյունավետությունը: Դեռ ավելին՝ մշակվում են այդ բջիջների նոր հավաքածուներ, որոնց կիրառումը կբացահայտի էթանոլի արտադրության նոր հնարավորություններ:

Այստեղ մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում գետնատանձից Հայաստանում հայտնաբերված ջերմասեր մանրէների օգտագործմամբ էթանոլի ստացման կենսատեխնոլոգիան, որը մշակվել է հայ մանրէաբան և կենսատեխնոլոգ **Էվրիկ Գեղամի Աֆրիկյանի** ղեկավարությամբ (նկ. 6.9):

Ուսումնասիրվում է **խմորասնկերի օգտագործումը կենսաէթանոլի արտադրությունում**: Սակայն նրանցից մեկը՝ *Saccharomyces cerevisiae*-ն, չի յուրացնում քսիլոզը, որի պարունակությունը շատ է լիզնոցեյուլոզային կենսազանգվածում՝ հիդրոլիզի արդյունքում հասնում է մինչև 40%, իսկ մյուսներում՝ *Candida* կամ *Pichia* ցեղերի տեսակներում, կենսաէթանոլի արտադրության արագությունը ցածր է:



Նկ. 6.10. *Clostridium acetobutyricum* բակտերիաներն աճման ընթացքում (չափից) և սպորի վիճակում էլեկտրոնային մանրադիտակի տակ (աջից)

Հեռանկարային է էթանոլի ստացումը **կենցաղային բափոններից**, որոնց քանակը մեծ է խոշոր քաղաքներում: Շատ կարևոր է այն, որպեսզի կենսաէթանոլը լինի էժան: Ներկայումս նրա 1 լ-ի արտադրության ինքնարժեքը փոքր է 0,2 դոլարից:

Ավելացնենք, որ նմանատիպ ճանապարհով օսլայից արտադրվում են **բութանոլը** և ագետոնը: Բութանոլի առաջացումը մանրէների խմորման արդյունքում բացահայտել էր դեռևս Լ. Պաստերը: *Clostridium acetobutyricum* բակտերիաներում (նկ. 6.10) դրա բացահայտումը 1910 թ.-ին իսրայելցի քիմիկոս **Չեյմ Վեյզմանի** կողմից հիմնադրեց արդյունաբերական խմորման ուղղությունը: Մանրէն կարող է խմորել նաև կաթի շիճուկը, ցելյուլոզը և լիզնինը՝ արտադրելով բութանոլ և ագետոն, այսինքն՝ կարող են օգտագործվել այդպիսի նյութեր պարունակող գյուղա-

տնտեսական քափոններ: Ընդ որում՝ այդ վերջնանյութերի ծավալային հարաբերությունը հավասար է 2:1: Չնչին քանակներով արտադրվում են նաև կարբոնային թթուներ, ջրածին և CO_2 (տե՛ս **Գլուխ 2**): Արդեն իսկ 1-ին Համաշխարհային պատերազմի տարիներին շատ երկրներում կազմակերպվեց այդ բակտերիաների միջոցով ագետոնի մեծածավալ արտադրությունը, երբ ագետոնն օգտագործվում էր որպես պայթյունիչ: Այնուհետև ագետոնն օգտագործվեց որպես հրթիռային վառելիք:

Հետաքրքիր է, որ բութանոլ արտադրում են *Apis* ցեղի մեղրատու մեղուները (նկ. 6.11), որը ծառայում է որպես ֆերմոն:

Ներկայումս **կենսաբութանոլի** նկատմամբ գոյություն ունի մեծ հետաքրքրություն որպես կենսավառելիքի և լուծիչ: Բութանոլի տարեկան



Նկ. 6.11. *Apis* ցեղի մեղրատու մեղուները



Նկ. 6.12. ԱՄՆ-ում՝ Լաս Վեգասում, կենսաաղի-
զելի արտադրության գործարանը

արտադրությունը ԱՄՆ-ում կազմում է 1,39 մլրդ լ, մեծ ծավալներով այն արտադրվում է մաս Արևմտյան Եվրոպայի երկրներում և Ճապոնիայում: Մեծ Բրիտանիայում կենսաաբությանը վաճառվում է բենզինի հետ խառնելու նպատակով:

Բուքանոլը մի քանի անգամ ավելի արդյունավետ է և քիչ ախտիվ կամ ազդեցիվ, քան էթանոլը: Այն նաև հեշտությամբ խառնվում է բենզինի հետ և ավելի անվտանգ է, քանի որ էթանոլի և բենզինի համեմատությամբ քիչ է ջնդում: Բուքանոլը վառ է խառնվում ջրի հետ:

Կենսաաբությանի կենսատեխնոլոգիան մնալ է կենսատեխնոլի արտադրությանը և արագորեն կատարելագործվում է: Արդեն ձևակերպված են մի քանի տասնյակ պատենտներ: Համագործակցելով գերմանացի գիտնականների հետ՝ հեղինակի լաբորատորիայի երիտասարդ գիտնականներից մեկը ցույց է տվել գլիցերոլից կենսաաբությանի ուժգին և արդյունավետ արտադրումը *C. beijerinckii* բակտերիաներում: Ստացվել են մանրէների նոր արդյունավետ բջիջներ, և գտնվել են արտադ-

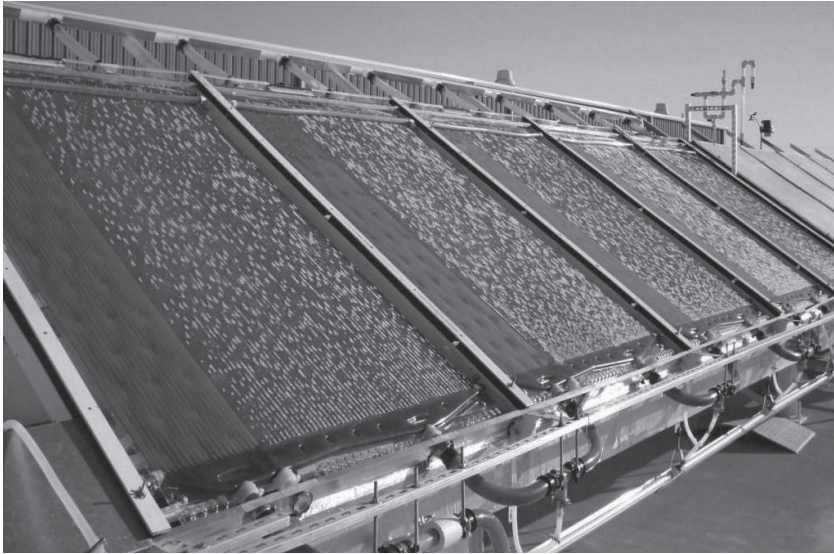
րության նպաստավոր պայմանները: Կենսաաբությանը արդեն արտադրում են նաև աղիքային ցուպիկի գենետիկորեն ձևափոխված բջիջները: Կարևոր է մեծացնել կենսաաբությանի նկատմամբ մանրէների բջիջների կայունությունը: Մի՞գուցե կօգնեն հոպանոլիդները:

Կենսաաբությանը օգտագործվում է կենսավառելիքային սարքերում և որպես հումք ջրածնի ստացման համար:

Հեղուկ կենսավառելիքի տեսակ է **կենսաաղիզելը:**

Կենսաաղիզելի արտադրությունն արագորեն ընդլայնվում է եվրոպական երկրներում, ինչպես նաև ԱՄՆ-ում և Բրազիլիայում (նկ. 6.12): Եվրամիության երկրներում գործում են կենսաաղիզելի հարյուրավոր արտադրություններ: Նախատեսվում է 2020 թ.-ին նրա տարեկան արտադրությունը հասցնել մինչև 23 մլն տ:

Կենսաաղիզելը դիզելի հետ մինչև 30% խառնուրդի ձևով օգտագործվում է որպես վառելիք ավտոփոխադրումներում: Հիշեցնենք, որ առաջին դիզելային շարժիչն առաջարկվել է գերմանացի ճարտարագետ **Ռուդոլֆ Դիզելի** կողմից և շահագործվել է Գերմանիա-



Նկ. 6.13. Ջրիմուռների կենսազանգվածի սրացումը հորիզոնական կենսաառեակտորներում

յում 1893 թ.-ին:

Իսկ ի՞նչ է իրենից ներկայացնում կենսաաղիզելը: Այն ճարպաթթուների եթերների խառնուրդ է: Սրացվում է բուսական յուղերից և կենդանական ճարպերից: Բույսերից հաճախ և մեծ քանակներով օգտագործվում են եգիպտացորենը, արևածաղիկը, արմավենին կամ սոյան: **Ներկայումս կենսաաղիզելը սրացվում է նաև օրգանական քափոններից և միկրոօրգանիզմների լիպիդներից:** Լիպազների օգնությամբ սպիրտների առկայությամբ երեքգլիցերիդները (տե՛ս **Գլուխ 2**) ճեղքվում են՝ անջատելով ճարպաթթուների եթերներ: Միկրոօրգանիզմները բուսական զանգվածի լավ այլընտրանք են: Նրանք աճում են արագ, պարունակում են մեծ քանակությամբ լիպիդներ (մինչև 50%), ածխաջրեր ու սպիտա-

կուցներ և ի տարբերություն բույսերի՝ չեն պարունակում լիզին: Միկրոօրգանիզմների կենսազանգվածից լիպազների մշակման արդյունքում ստացվում է կենսաաղիզելի ամենամեծ քանակը մեկ հեկտար տարածության հաշվարկով:

Ջրիմուռների կենսազանգված արտադրվում է ինչպես բաց ջրավազանների պայմաններում, այնպես էլ կենսաառեակտորներում: Ջրիմուռների աճեցման առանձնահատկությունը CO_2 -ի յուրացումն է, որի կոնցենտրացիայի մեծացումը խթանում է կենսազանգվածի կտրուկ աճը և աղի (ծովային) ջրերում աճը: Սակայն ջրիմուռների աճեցման հիմնական խնդիրը ջերմաստիճանի հարաբերական կայունությունն է, այդ իսկ պատճառով տարածվում է նրանց արտադրությունը կենսաառեակտորներում (**նկ. 6.13**):

Արդեն նշել ենք, որ կենսաաղիզելի արտադրության ընթացքում անջատվում է գլիցերոլ, որն իր հերթին ունի մեծ կիրառություն, այդ թվում՝ կենսավառելիքի այլ տեսակների արտադրությունում:

Կենսաաղիզելի օգտագործման առավելություններից է այն, որ նա չի ներգործում բույսերի և կենդանիների վրա, հողում կամ ջրում այն գրեթե ամբողջովին յուրացվում է մանրէների կողմից: Կենսաաղիզելը հարաբերականորեն անվտանգ է: Կենսաաղիզելի շահագործման դեպքում նվազում են նաև դեպի մթնոլորտ CO_2 -ի արտանետումները:

Կենսազազր լայն տարածում ունեցող և շատ արտադրվող կենսավառելիք է:

Նշենք, որ բնության մեջ ճահիճներում կենսազազր բացահայտել են իտալացի ֆիզիկոս և քիմիկոս **Ալեսանդրո Վոլպան** և բրիտանացի քիմիկոս **Քեմֆրի Դեյն** (նկ. 6.14) դեռևս 18-

րդ դ.: Պարզվել է, որ կենսազազ անջատում են նաև որոշ բույսերի տերևային հյուսվածքները:

Եվ արդեն 1859 թ.-ին Հնդկաստանում ստեղծվել է կենսազազի ստացման առաջին սարքը՝ **դայջեսթերը**: Տարիներ հետո կենսազազի միջոցով սկսեցին լուսավորվել փողոցները Բրիտանիայում: Տարիների ընթացքում այդ դայջեսթերները կատարելագործվել են, և այսօր Չինաստանում, Հնդկաստանում, Մեծ Բրիտանիայում, Գերմանիայում, Լատվիայում և բազմաթիվ այլ երկրներում կենսազազի ստացման նպատակով շահագործվում են միլիոնավոր դայջեսթերներ (նկ. 6.15), որոնք ծառայում են միջին և փոքր բնակավայրերի բնակչության էներգիական պահանջմունքների բավարարմանը կամ տարբեր արտադրությունների էներգիական ապահովմանը: 2030 թ.-ին Գերմանիայում կենսազազը կապահովի օգտագործվող էներգիայի 10%-ը:



Նկ. 6.14. Ալեսանդրո Ջուզեպպե Անյոտինո Անաստասիո Ջերոլամո Ումբերտո Վոլպան (1745-1827 թթ.) (ձախից) և Քեմֆրի Դեյն (1778-1829 թթ.) (աջից)



Նկ. 6.15. Կենսագազի արտադրության դաշեփերների ընդհանուր տեսքը

Հետաքրքրություն են ներկայացնում կենսագազով արդեն աշխատող ավտոմեքենաները, հատկապես ավտոբուսները և այլ փոխադրող միջոցները (նկ. 6.16), որոնց քանակն աստիճանաբար ավելանում է:

Կենսագազի արտադրությունը, օրինակ, Դանիայում կազմում է վառելիքի ծավալի 18%-ը, Գերմանիայում տարեցտարի բարձր արագությամբ զարգանում է կենսագազի արտադրությունը, Ռուսաստանում այն ևս արտադրվում է: «Լուչկի» անվանումով կենսագազային կայան գործում է Բել-

գորդի մարզում: Վերջինս տարեկան մշակում է 95 հազ տ օրգանական թափոններ և արտադրում 29,8 մլն կՎտ/ժ էլեկտրաէներգիա ու 27,3 հազ ԳԿալ ջերմային էներգիա: Ուկրաինայում գործող մի քանի կենսագազային կայաններից խոշորը գտնվում է Դնեպրոպետրովսկի մարզում:

Ի՞նչ է իրենից ներկայացնում կենսագազը: **Կենսագազի հիմնական պարունակությունը մեթանն է**, այն կարող է հասնել մինչև 87%-ի: CH_4 -ի պարունակությունն արտադրվող կենսագազում կախված է կենսազանգ-



Նկ. 6.16. Կենսագազով աշխատող ավտոմեքենան

վածի կամ օրգանական թափոնի տեսականուց, խմորում իրականացնող մանրէի տեսակից կամ մանրէների համակեցությունից, միջավայրի կազմից և պայմաններից ու մի շարք այլ գործոններից և ստացել է տարբեր անվանումներ: Օրինակ՝ բուսական պլանկտոնից ստացվող կենսազազը կոչվում է կլար-գազ, իսկ գոմաղբից ստացվողը՝ գոբար-գազ: Աղբակույտերում կենցաղային աղբից ևս անջատվում է կենսազազ, որը տարբեր երկրներում հավաքվում է և սպառվում: Այն կոչվում է լենդֆիլ-գազ: Կենսազազում պարունակվում է նաև մեծ քանակով CO_2 , ինչպես նաև փոքր քանակներով՝ H_2S , H_2 , N_2 և այլ գազեր: Կենսազազը չունի տհաճ հոտ:

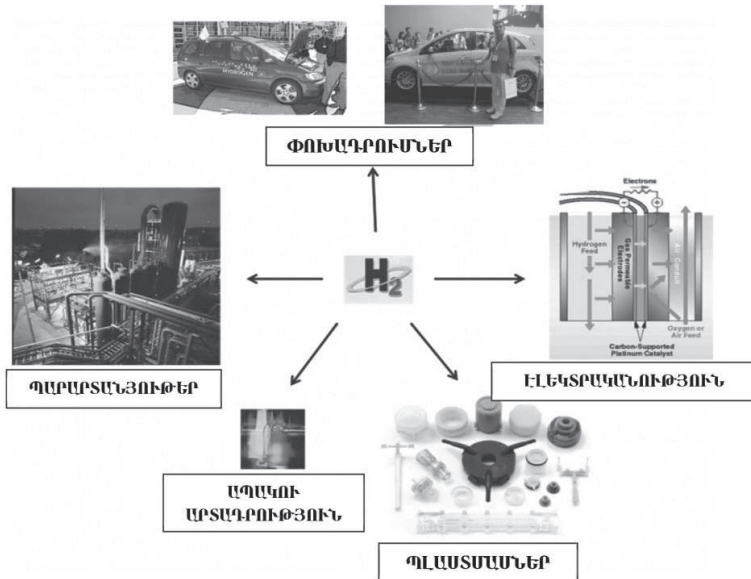
Հիշեցնենք, որ մեթանն առաջանում է անաերոբ պայմաններում **մեթանածին բակտերիաների** կամ **արքեյների**, ինչպես նաև **միկրոօրգանիզմների** օգնությամբ ինչպես քացախաթթվից, այնպես էլ CO_2 -ից և H_2 -ից: Այդ մանրէների թվում են տարբեր ջերմաստիճաններ, որոնք կարող են կենսագործել մինչև 70°C ջերմաստիճանում: Կենսազազի բարձր ելք ստացվում է ճարպերի մշակումից և խմորումից: Օգտագործվող մանրէները յուրացնում են ածխածնի տարբեր աղբյուրներ՝ խոտը, սիլոսը, բնափայտը, գոմաղբը, թռչնաղբը, ձկնաղբը, տիղմը, ջրիմուռների կենսազանգվածը, սպիրտի արտադրության, գարեջրաեփման և կաթի արտադրության կամ կենցաղային թափոնները, կեղտաջրերը և այլն: Մշակված է բավարար ջերմաստիճաններում օրգանական թափոնների խառնուրդների օգտագործման տեխնոլոգիա: Կենսա-

զանգվածի կամ թափոնի ընտրության հարցում կարևոր են C:N:P-տարրերի հարաբերությունը, նրանց նախամշակումը, օգտագործվում են նաև տարբեր խթանիչներ: Հատուկ ուշադրություն է դարձվում կենսազանգվածի կամ թափոնների մասնիկների չափսերին, որոնց՝ տարբեր մեթոդներով փոքրացումը նպաստում է հետագայում մանրէների հետ նրանց փոխազդեցությանը և խմորմանը: Անհրաժեշտ է նաև երկարացնել կենսազանգվածի յուրացման և կենսավառելիքի ստացման ժամանակահատվածը: Ներկայումս դա կազմում է մինչև մի քանի ամիսներ:

Կենսազազը կարող է հավաքվել և պահեստավորվել հատուկ սարքերում՝ **գազգոյղերներում**: Վերջիններում համապատասխանեցվում են գազի կազմը և ճնշումը: Մշակված են արևի լույսի, տեղումների և գոլորշիացումների նկատմամբ կայուն հատուկ թաղանթներ: Ներկայիս գազգոյղերները կարող են շահագործվել 15 տարի:

Վերջին տարիներին կենսազազի տեխնոլոգիայում զարգացվում է մանրէներից **մեկուսացված ֆերմենտների** օգտագործումը: Հայտնի են տասնյակ ֆերմենտների խառնուրդներ, որոնք ձևավորում են արհեստական մի համակարգ և իրականացնում են կենսազանգվածից կամ օրգանական նյութերից կենսազազի ստացումը:

Մեթանը պահպանվում է մթնոլորտում մոտավորապես 12 տարի, և մեթանի ու կենսազազի՝ որպես վառելիքի արտադրությունը և հետագա օգտագործումը սահմանափակում է այն, որ **մեթանի արդյունավետությունը մեծաց-**



Նկ. 6.17. H_2 -ի կիրառումը տնտեսության տարբեր բնագավառներում

նում են մթնոլորտում ջերմոցային էֆեկտը 21-25 անգամ ավելի ուժեղ, քան CO_2 -ը: Այդ պատճառով երկրագնդի համընդհանուր տաքացումից խուսափելու նպատակով մշակվում են միջոցառումներ մթնոլորտում մեթանի քանակության նվազեցման ուղղությամբ:

Ջրածինը ընդունվում է որպես ամենահեռանկարային վառելիք: Այն ունի մի շարք կարևոր **առավելություններ**, որոնք կանխանշում են H_2 -ի նկատմամբ մեծ հետաքրքրությունը: Դրանցից են՝

- **H_2 -ն արդյունավետ է այրման արդյունքում այն անջատում է 3 անգամ ավելի շատ էներգիա, քան նավթը կամ բնական գազը:**
- **H_2 -ը մաքուր է և օգտագործման ընթացքում չի աղտոտում մի-**

ջավայրը, քանի որ այրման արդյունքում առաջացնում է միայն ջուր:

- **H_2 -ն էներգիայի վերադարձողովոդ աղբյուր է ստացվում է պարբերական ռեժիմով:**

Ջրածնի ամենաձավալուն արտադրությունը վերջին տարիներին գրանցվում է Չինաստանում: Սակայն ԱՄՆ-ն, Եվրամիության երկրները, հատկապես՝ Գերմանիան, և Ճապոնիան տարեցտարի մեծ արագությամբ մեծացնում են H_2 -ի արտադրության ծավալները: Այսօր արդեն H_2 -ն օգտագործվում է փոխադրամիջոցների ներքին այրման շարժիչներում, և շատ երկրներում շահագործվում են հազարավոր ջրածնային ավտոմեքենաներ, գործում են բազմաթիվ լիցքավորման



Նկ. 6.16. Նեջաթ Վեզիրօղլուն (ծնվ. 1924 թ.) (չախից) հեղինակի հետ միասին միջազգային կոնգրեսներից մեկում

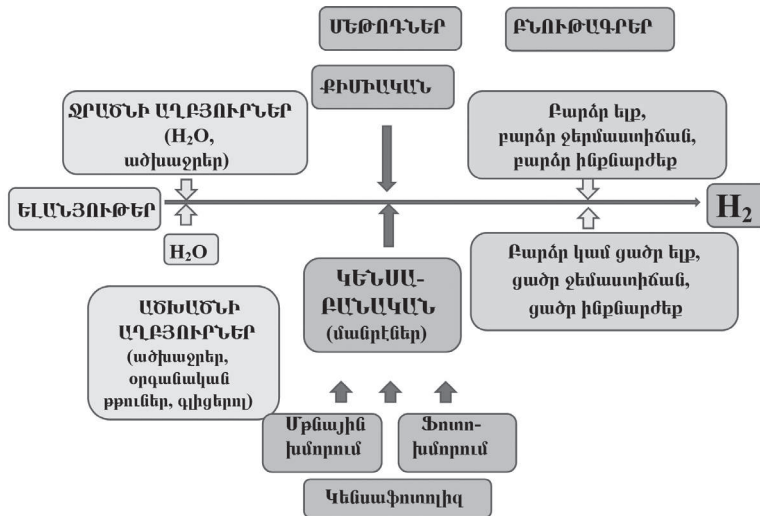
կայաններ: Դրանց քանակը կտրուկ ավելանում է: H_2 -ի արտադրության աճը պայմանավորված է ոչ միայն որպես վառելիք նրա օգտագործման նպատակահարմարությամբ, այլ նաև տարբեր այլ ոլորտներում և նպատակներով նրա կիրառմամբ (նկ. 6.17):

Այդ նպատակին է ծառայում Ջրածնի էներգետիկայի միջազգային ասոցիացիան, որը հիմնադրվել է 1974 թ. «ջրածնային ռումանտիկ» ամերիկացի ճարտարագետ **Նեջաթ Վեզիրօղլուի** (նկ. 6.18) ջանքերով: Իր խմբագրությամբ է հրատարակվում ջրածնային էներգետիկայի միջազգային հեղինակավոր հանդեսը՝ տարեկան 48 համարներով:

Ներկայումս H_2 -ն արտադրվում է հիմնականում բնական գազից, նավթից կամ քարածուխից: Սակայն այդ դեպքում մեծ քանակով անջատվում է նաև CO_2 , որը բերում է համընդհանուր

տաքացման: H_2 -ի արտադրությունն ընթանում է նաև այլ մեթոդներով, այդ թվում՝ էլեկտրոլիզի քիմիական եղանակով: Սակայն քիմիական մեթոդներն ունեն որոշակի խնդիրներ, և անհրաժեշտ է դառնում H_2 -ի արտադրությունն ավելի մատչելի և էժան ճանապարհով: Այդտեղ են առավելություն ստանում H_2 -ի արտադրության կենսաբանական մեթոդները, այդ թվում՝ մանրէների օգնությամբ (նկ. 6.19), որոնց միջոցով արտադրվող H_2 -ը կոչվում է **կենսաջրածին**:

Այդ մեթոդներից են **խառը քրվային կամ մթնային խմորումը** և **ֆոտո-խմորումները**, որոնց՝ որպես էներգիային փոխանակության հիմնական գործընթացներին, արդեն ծանոթացել ենք: Հնարավոր է նաև կենսաջրածնի ստացումը ջրի **կենսաֆոտոլիզի** արդյունքում (տե՛ս **նկ. 6.19**), որն իրականացնում են միկրոօրգանիզմները և ցիանա-



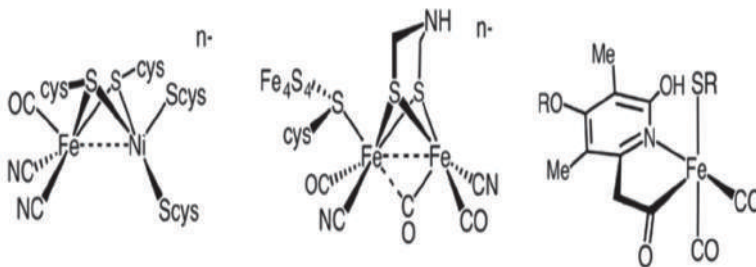
Նկ. 6.19. H_2 -ի արտադրության քիմիական և կենսաբանական մեթոդների համեմատումը

բակտերիաները:

Կենսաջրածնի խթանման նպատակով ուսումնասիրվում են մանրէների **հիդրոգենազները** (Հիդ), որոնք պատասխանատու են H_2 -ի առաջացման համար: Այդ ֆերմենտները նկարագրվել են դեռևս 1931 թ.-ին: **Գրանք ներկայացված են բակտերիաներում և արքեյներում երեք դասերի ֆերմենտներով, որոնք տարբերվում են իրենց ակտիվ կենտրոնում մետաղների, մասնավորապես Ni-ի և Fe-ի**

պարունակությամբ, ըստ որի՝ տարբերակում են $[Ni-Fe]$, $[Fe-Fe]$ և $[Fe]$ Հիդ-ներ (նկ. 6.20):

Լավագույնս ուսումնասիրված բակտերիան՝ *E. coli*-ին, ինչպես արդեն նշել ենք (տե՛ս **Գլուխ 2**), սինթեզում է չորս տեսակի **$[Ni-Fe]$ -Հիդ-ներ** (աղյուսակ 6.1), որոնք կապված են բջջի պլազմային թաղանթին և միասին աշխատելով՝ բջջում կազմավորում են **ջրածնային ցիկլ** (նկ. 6.21):

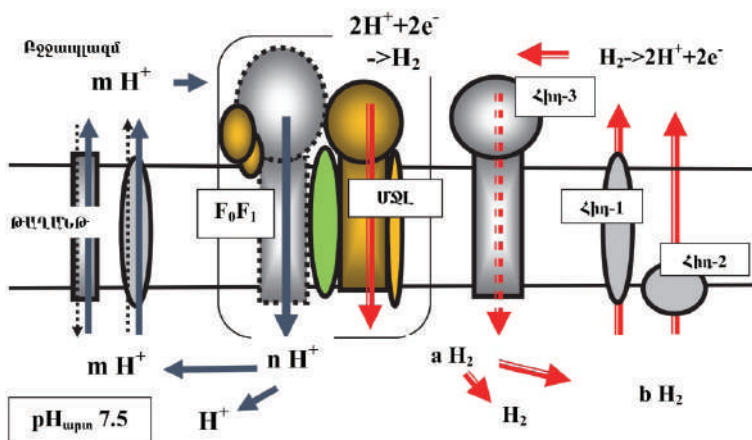


Նկ. 6.20. Տարբեր հիդրոգենազների ակտիվ կենտրոններում մետաղների առկայությունը Cys-ը ցիստեինի մնացորդն է:

Աղյուսակ 6.1.
E. coli-ի [Ni-Fe]-Հիդ-ների համառոտ
 բնութագիրը

Բնութագիր	Հիդ-1	Հիդ-2	Հիդ-3	Հիդ-4
Գաղտնագրող օպերոնը	<i>hya</i>	<i>hyb</i>	<i>hyc</i>	<i>hyf</i>
Օպերոնում գենե- րի թիվը	3	8	8	10
Սպիտակուցում ենթամիավորնե- րի թիվը	3	4	6	9
Կարգավորող սպիտակուցներ	-	4	2	1
Երկաթածմբա- յին հատված	-	+	+	+
Մոլեկուլային զանգված, կԴա	137	178	232	369,5
Աշխատանքի ուղղությունը գլյուկոզի խմոր- ման դեպքում	+	+	-	-
H ₂ -ի օքսիդացում H ₂ -ի առաջացում	-	-	+	+
Դարձելիությունը	+	+	+	+
pH-ից կախումը	+	+	+	+
Ջգայունությունը օսմոսային ճնշման նկատ- մամբ	+	?	+	+

Հիդ-ները գաղտնագրող գեները կազմավորված են տարբեր օպերոններում, նրանց կենսասինթեզը բավականին բարդ գործընթաց է և պահանջում է բազմապիսի գործոններ, այդ թվում՝ որոշակի սպիտակուցներ: Հիդ-ների կենսասինթեզը վերահսկվում է օքսիդավերականգնողական պոտենցիալի և երկբաղադրամաս ազգանշանային համակարգերի, օրինակ՝ Arc-ի կամ Fnr-ի կողմից: Դեռ ավելին՝ բջջում սինթեզվելուց հետո Հիդ-ներն անցնում են հասունացման գործընթաց, և միայն հասուն սպիտակուցներն են իրականացնում H₂-ի նյութափոխանակությունը: Հիդ-ներից 2-ը՝ Հիդ-3-ը և 4-ը, կարող են փոխազդել մրջնաթթուդեհիդրոգենազի հետ՝ կազմավորելով, ինչպես արդեն նշել ենք նախորդ գլխում (տե՛ս **Գլուխ 2**), մրջնաթթուջրածիլիազային ուղի: Հիդ-ների աշխատանքում էլեկտրոնների տեղափոխման գործընթացում կարևոր դեր են կատարում երկա-



Նկ. 6.21. H⁺-ային և H₂-ային ցիկլերի փոխազդեցությունը բակտերիաներում H⁺-ային ցիկլը նշված է սև սլաքներով և, H₂-այինը՝ կարմիր:

քաժծմբային հատվածները: Մթնային խմորման հաշվին H_2 -ի արտադրության խթանման նպատակով անհրաժեշտ է կառավարել բոլոր այդ գործընթացները:

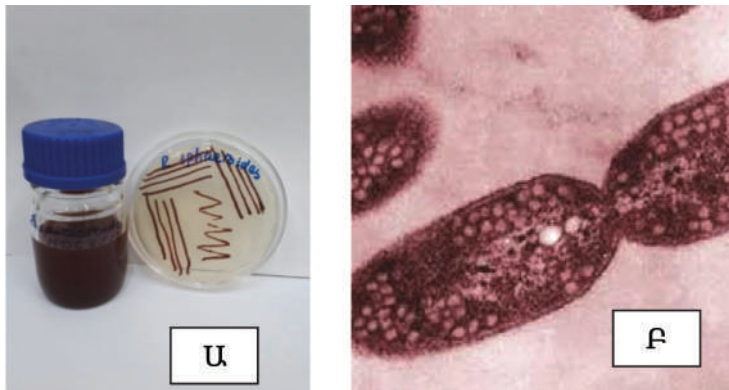
Վերջին տարիներին բացահայտվել է **Հիդ-ների դարձելիությունը՝ կախված խմորման ելանյութերից և միջավայրի տարբեր այլ պայմաններից**: Այդտեղ կարևոր դեր ունեն մանրէների կողմից յուրացվող ածխածնի աղբյուրները, միջավայրի ռեակցիան (pH), միջավայրի օքսիդավերականգնողական պոտենցիալը, օսմոսային ճնշումը և այլ գործոններ: Կենսաէներգետիկայի տեսակետից կարևոր է Հիդ-ների փոխադնությունը H^+ -ային ԱԵՖազի հետ, որի օգնությամբ միջնորդվում է H^+ -ային և H_2 -ային ցիկլերի փոխադնությունը, և պահպանվում է $\Delta\mu_H^+$ -ը (տե՛ս **նկ. 6.21**): Վերջերս ցույց է տրվել *E. coli*-ի Հիդ-1-ի կարևոր դերը H_2 -ի արտադրության մեջ հիմնային միջավայրում:

Կենսաջրածնի արտադրության մեծ հեռանկար է բացվել վերջին տարիներին ածխածնի մատչելի և էժան աղբյուրների խմորման և դրա ընթացքում H_2 -ի արտադրության բացահայտման հետ: Այդպիսի աղբյուրներից են, ինչպես արդեն նշել ենք, գլիցերոլը, բնավայտային շաքարը՝ քսիլոզը, տարբեր օրգանական թափոնները: Վերջիններից է **լիզոնգելյուլոզային կենսազանգվածը**, որը հարուստ է ածխաջրերով և կարող է ծառայել որպես արդյունավետ աղբյուր H_2 -ի արտադրության համար: Նրա նախամշակման արդյունքում զանգվածում կու-

տակվում են զգալի չափով գլյուկոզ և քսիլոզ: Հեղինակի լաբորատորիայում ցույց է տրվել բակտերիաներում H_2 -ի արտադրությունը գլիցերոլի, օրգանական թթուների, քսիլոզի, էթանոլի արտադրության և գարեջրաեփման թափոնների յուրացման արդյունքում: Բացահայտվել են պատասխանատու Հիդ-ները (տե՛ս **աղյուսակ 6.1**): Վերջինս արդեն իսկ հնարավոր է դարձրել **մոլեկուլակենսաբանական և ճարտարագիտական մեթոդներով** ստեղծել *E. coli*-ի մուտանտ շտամներ, որոնցում արգելափակված են խմորման վերջին փուլերում օրգանական թթուների և էթանոլի առաջացման ճանապարհները, և որոնք մթնային խմորման արդյունքում գլիցերոլից արտադրում են 20 անգամ ավելի շատ կենսաջրածին, քան նախնիները: Իսկ արտաքին գործոնների կառավարման միջոցով այդ խթանումը կարելի է ավելացնել ևս մի քանի անգամ:

Կենսաջրածնի արտադրությունում մեծ հետաքրքրություն են ներկայացնում արդեն ծանոթ *Clostridium* ցեղի բակտերիաները: Դրանք օրվաատ անաերոբներ են, արագ աճում են և առաջացնում սպորներ, շատ թույնների նկատմամբ զգայուն չեն, յուրացնում են ածխաջրերի լայն տեսականի և տարբեր օրգանական թափոններ, իրականացնում են մթնային խմորում, ունեն դարձելի Հիդ-ներ և օժտված են H_2 -ի արտադրության բնականոն բարձր արագությամբ: Այդ բակտերիաների թվում են ջերմասեր և մեզոֆիլ տեսակներ:

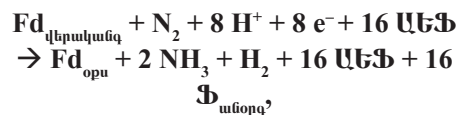
Կենսաջրածնի արտադրության



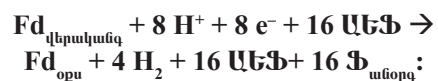
Նկ. 6.22. Ջերմուկի հանքային ջրերի աղբյուրներից մեկուսացված ռոդոսպիրիաները կուլտուրայում և սննդամիջավայրի վրա (Ա) ու մանրադիտակի տակ (Բ)

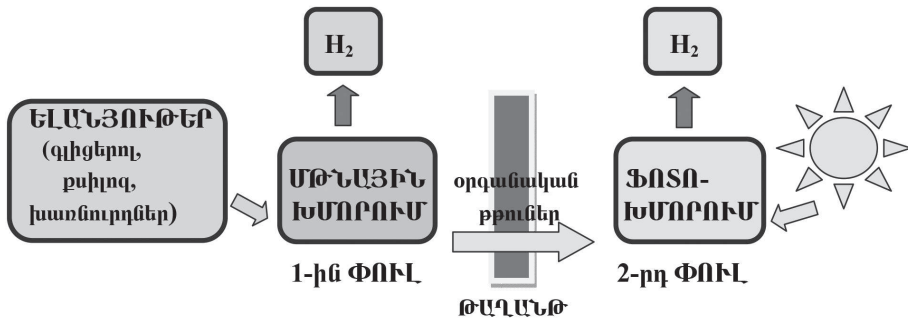
համար ուսումնասիրվում են նաև **Ֆոփոսինթեզող օրգանիզմները**, որոնք լույսի տակ օրգանական նյութերի **Ֆոփոսինթեզում** ընթացքում անջատում են H_2 : Դեռևս 1939 թ.-ին ամերիկացի քիմիկոս **Հանս Գաֆթոնը** հայտնաբերեց կանաչ ջրիմուռներում H_2 -ի անջատումը: Այնուհետև H_2 -ի առաջացումը բացահայտվեց **ծիրանագույն ոչ ծծմբային** բակտերիաներում: Այդպիսի *Rhodospirillum rubrum* բակտերիաներ մեկուսացվել են Հայաստանի Արզնիի և Ջերմուկի հանքային ջրերի աղբյուրներից (Նկ. 6.22): Այդ բակտերիաներում H_2 -ի արտադրությունն իրականանում է Fd -ի միջոցով, և H_2 -ի արտադրության համար տարբեր պայմաններում պատասխանատու են միտոքոնդրիոնները և Հիդ-ները, որոնց ակտիվությունները կախված են տարբեր գործոններից: Պետք է նշել, որ այս բակտերիաներում գործում են ինչպես $[Fe-Fe]$ -, այնպես էլ $[Ni-Fe]$ -Հիդ-ներ: Հեղինակի լաբորատորիայում ցույց է

տրվել լույսի ուժգնության, ջերմաստիճանի, ածխածնի և ազոտի աղբյուրների, վիտամինների, տարբեր մետաղների և դրանց խառնուրդների, օքսիդիչների ու վերականգնիչների և այլ գործոնների դերը, որոնց կառավարման միջոցով կարելի է ծիրանագույն ոչ ծծմբային բակտերիաներում խթանել H_2 -ի արտադրությունը մոտավորապես 14 անգամ: Օրինակ՝ ազոտի աղբյուրի տարբեր քանակներից կախված՝ կարող է գնահատվել H_2 -ի առաջացումը տարբեր քանակներով՝ ազոտի աղբյուրի (խմորասնկային խտանյութի) բավարար քանակի (>5 գ/լ) դեպքում՝



ազոտի աղբյուրի սահմանափակ քանակի (<5 գ/լ) դեպքում՝





Նկ. 6.23. H_2 -ի արտադրության բազմափուլ տեխնոլոգիայի գծապատկերը

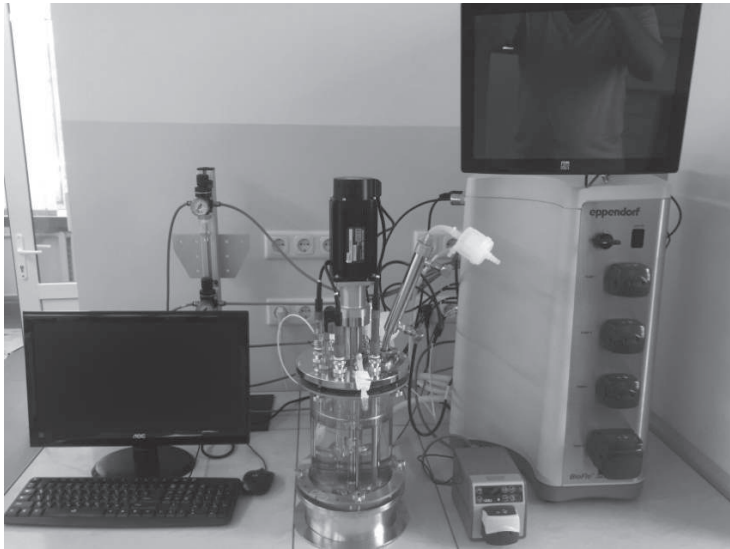
Մեծ հետաքրքրություն են ներկայացնում մթնային և ֆոտոխմորման տարբեր մանրէների միջոցով **խառը կուլտուրաների սպեղծումը և H_2 -ի արտադրության բազմափուլ իրականացումը** (նկ. 6.23): Խառը կուլտուրաների օրինակներ են արդեն նշված մանրէների, ինչպես նաև, օրինակ, *Enterobacter*, *Citrobacter* և *Bacillus* ցեղերի տարբեր տեսակների բակտերիաների 1:1:1 հարաբերությամբ խառնուրդները: Բազմափուլ տեխնոլոգիայում 1-ին փուլի տարբեր ելանյութերի մթնային խմորման վերջնանյութերը, օրինակ՝ օրգանական թթուները, կարող են յուրացվել 2-րդ փուլում՝ H_2 -ի լրացուցիչ արտադրության համար: Այդ վերջնանյութերի գտման նպատակով անհրաժեշտ է կիրառել ընտրողական թաղանթ (տես նկ. 6.21):

Հետաքրքիր է H_2 -ի անջատումը միկրոօրգանիզմների կողմից: Հաջողվել է բացահայտել, որ ծծմբի բացակայությամբ ֆոտոսինթեզի արդյունքում նրանք դադարում են անջատել O_2 -ը և առաջացնում են H_2 : Այս երևույթը դեռևս պարզաբանված չէ, բայց կարող է պիտանի լինել H_2 -ի արտադրության համար:

Կենսաջրածնի ելքը լայնածավալ փորձարկման տվյալներով կարող է գերազանցել 6 մոլ H_2 -ը՝ յուրացվող ածխածնի աղբյուրի 1 մոլ-ի համար: Տեսականորեն այն կարող է ավելին լինել՝ կախված ածխածնի աղբյուրի տեսակից և քանակից, օգտագործվող մանրէից և այլ պայմաններից: Այսպես, օրինակ, 1 մոլ գլյուկոզի հիդրոլիզի արդյունքում կարող է անջատվել 12 մոլ H_2 ՝

$C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \rightarrow 12H_2 + 6CO_2$, գլիցերինի դեպքում՝ $C_3H_8O_3 + 3H_2O \rightarrow 7H_2 + 3CO_2$ կամ քսիլոզի դեպքում՝ $C_5H_{10}O_5 + 5H_2O \rightarrow 10H_2 + 5CO_2$:

Կենսաջրածնի արտադրությունում օգտագործվում են նաև **մանրէների բնականոն ասոցիացիաներ (կոնսորցիումներ)**: Դրանք անջատվում են տարբեր միջավայրերից, այդ թվում՝ կենդանիների աղիներից կամ տիղմից, ընդգրկում են տասնյակ տեսակների բակտերիաների լայն տեսականի, արտաքին գործոնների արգելակող ներգործության նկատմամբ կայուն են: Նրանք կարող են յուրացնել տարբեր



Նկ. 6.24. Կենսագործընթացների կառավարման կենսատեակտորը Երևանի պետական համալսարանի մանրէաբանական կենսափոխակերպման և կենսավառելիքի նորարարական կենտրոնում

օրգանական թափոններ և արտադրել H_2 : Քանի որ H_2 -ի արտադրությունը կախված է մանրէների կենսազանգվածի քանակից և աճում է այդ քանակի մեծացման հետ, ապա կարևոր է որոշել մանրէների ասոցիացիայի ներմուծվող նպաստավոր քանակը կամ ծավալը և աճման փուլում գտնվելու դրա վիճակը՝ H_2 -ի առավել ելք ստանալու նպատակով: Շատ դեպքերում այդ ծավալը կազմում է 5%-ից մինչև 10%:

Նշված մոտեցումներն առավել կարևորում են կենսաջրածնի ստացումը տնտեսական և բնապահպանական տեսակետից՝ ներկայացնելով արտադրվող H_2 -ի ինքնարժեքի իջեցումը և շրջակա միջավայրի՝ թափոններից մաքրումը: Ռազմավարական տեսակետից հետաքրքիր է այն, որ կենսաջրա-

ծինը հնարավոր է դարձնում տարածաշրջանային էներգետիկայի զարգացումը սովորական ջերմաստիճաններում կենսազանգվածի և տեղական թափոնների յուրացման միջոցով: Հաստատում տարեկան կուտակվում են անասնապահության 1 մլն տ քանակով թափոններ, օգտագործելի են արտադրական և գյուղատնտեսական այլ թափոններ, որոնք կենսաջրածինը ռազմավարական վառելիք են դարձնում նաև մեր տարածաշրջանի համար:

Հեռանկարային է տեխնոլոգիական նոր մոտեցումների մշակումը՝ մեկուսացված Հիդ-ների օգտագործմամբ: Այստեղ անհրաժեշտ է նախընտրել այն ֆերմենտները, որոնք քիչ զգայուն են O_2 -ի նկատմամբ և պահպանում են իրենց ակտիվությունն իմոբիլիզացման

ընթացքում:

Հետագա ուսումնասիրությունների կարևոր հիմնախնդիրներից են նոր արդյունավետ մանրէների ընկերությունը կամ կառուցումը, փարբեր մանրէների ասոցիացիաների կամ համակեցությունների ստեղծումը, դրանց թերմոդինամիկայի պարզաբանումը, համապատասխան ֆերմենտների բացահայտումը և դրանց խթանումը, Հիդ-ների մեկուսացումն ու խմորի լիզացումը և այլն:

Մանրէների միջոցով կենսավառելիքի արտադրության համար կարևոր են արտադրության ընթացքում մանրէներով աղտոտման կանխումը, մեծ ծավալների արտադրության անցումը, անջատվող տարբեր նյութերի պիտանելիության (թունավորության) որոշումը, արտադրական գործընթացից հետո մանրէների զանգվածի հետագա օգ-

տագործումը կամ ոչնչացումը և այլն: Նշված տարբեր տեսակների կենսավառելիքի արտադրության ճարտարագիտական կարևոր հիմնախնդիր է **կենսառեակտորների** հետագա կատարելագործումը, որոնք կնպաստեն խմորման գործընթացների հեռավար կառավարմանը և այդ նպատակով համակարգչային նոր ծրագրերի մշակմանը: Լաբորատոր պայմաններում արդեն շահագործվում են շոգեախտահանվող կենսագործընթացների կառավարման մասն կենսառեակտորներ (նկ. 6.24):

Ամփոփելով կարելի է եզրակացնել այն մասին, որ **կենսաէներգետիկան ունի կիրառական կարևոր նշանակություն, և նրա նկատմամբ հետաքրքրությունը դեռևս շատ մեծ աճի միտում կունենա:**

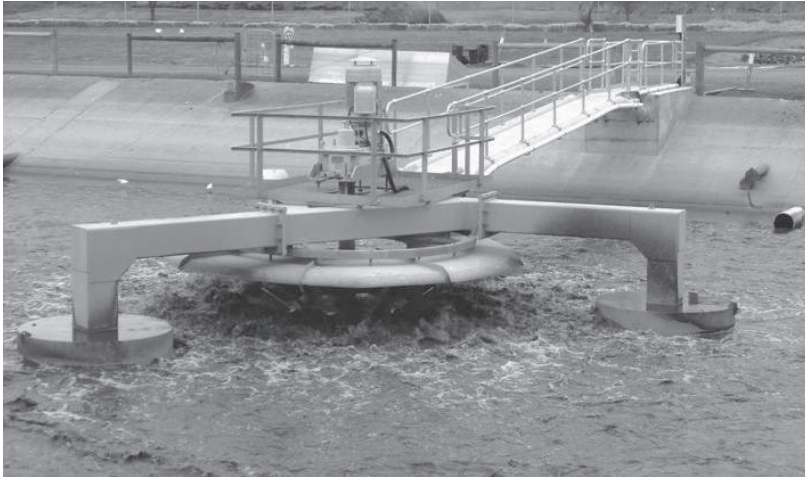
6.3. ՕՐԳԱՆԱԿԱՆ ԹԱՓՈՆՆԵՐԻ ՎԵՐԱՄՇԱԿՈՒՄ ԵՎ ՇՐՋԱԿԱ ՄԻՋԱՎԱՅՐԻ ՄԱՔՐՈՒՄ

Նախորդ բաժնում արդեն ծանոթացանք անատեր օգյամաններում օրգանական թափոնների վերամշակմանը, երբ ստացվում է կենսավառելիք՝ մեքան, կենսազազ կամ կենսաջրածին: Դա վերաբերում է օրգանական թափոնների հարաբերականորեն բարձր կոնցենտրացիաներին: Մանրէների միջոցով կենսավառելիքի արտադրության անատեր գործընթացների առանձնահատկություններն են օրգանական նյութերի ածխածնի և էներգիայի զգալի մասի անցումը կենսավա-

ռելիք և միայն չնչին մասի օգտագործումը մանրէների զանգվածի կառուցման կամ աճի համար:

Օրգանական թափոնների ցածր կոնցենտրացիաների դեպքում արդյունավետ է դրանց վերամշակումը առերես տեխնոլոգիաների միջոցով, որի արդյունքում միջավայրն ազատվում է՝ մաքրվում թափոններից, և ստացվում են նաև հետագա օգտագործման համար պիտանի նյութեր:

Օրգանական թափոնների բնութագրման համար օգտագործվում են



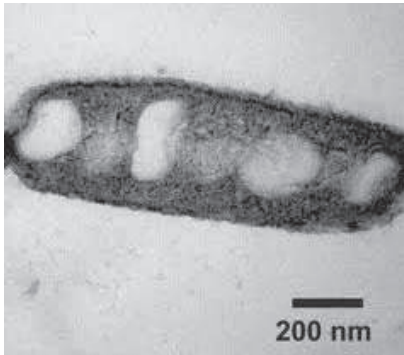
Նկ. 6.25. Կեղտաջրերի մշակման կայանը, որում իրականացվում է խառնման միջոցով նրանց՝ թթվածնով հարստացումը, և օգտագործվում է ակրիլիկացված փղղմը

թթվածնի քիմիական և կենսաքանակական յուրացման ցուցանիշները: Վերջիններից առաջինը մինչև CO_2 նյութի լրիվ օքսիդացման համար թթվածնային համարժեքների թիվն է: Կեղտաջրերում այդ ցուցանիշը մոտ է օրգանական նյութի կոնցենտրացիայի արժեքին: **Թթվածնի կենսաքանակական յուրացումն արդեն մանրէների միջոցով մինչև CO_2 -ը նյութի լրիվ օքսիդացման համար թթվածնային համարժեքների թիվն է:** Այդ ցուցանիշը որոշվում է տիղմի մանրէների օրինակով որոշակի ժամանակահատվածի համար սովորաբար 25°C ջերմաստիճանում:

Կենդանի օրգանիզմների միջոցով շրջակա միջավայրից օրգանական թափոնների կամ տարբեր աղտոտիչների, այդ թվում՝ ծանր մետաղների հեռացումը կոչվում է **կենսառեմեդիացում (կենսաավերականգնում)**: Այստեղ դրսևորվում է օրգանական նյութերն

օքսիդացնելու կենդանի օրգանիզմների ներուժը: Կենդանի օրգանիզմներում, օրինակ՝ մանրէներում, օքսիդավերականգնողական գործընթացների էլեկտրոնների ակցեպտորներ են O_2 -ը, NO_3^- -ը, SO_4^{2-} -ը, Fe^{3+} -ը և այլն, որոնց արդեն ծանոթացել ենք շնչառության մասին տեղեկությունների թվում (տե՛ս **Գլուխ 2**):

Բնական պայմաններում օրգանական թափոններից միջավայրի մաքրումն իրականանում է նստեցման և գտման ճանապարհով: Բնական գտումը տեղի է ունենում ավազի կամ կավի միջոցով: Հաճախ օգտագործվում են մանրէների կենսաշերտերից կազմավորված կառույցներ: Օրգանական թափոններից մաքրման տեխնոլոգիական եղանակն ընդգրկում է օքսիդացման համար նրանց՝ թթվածնով մշակումը և տիղմի մանրէների օգտագործումը: Տիղմի մանրէները շատ բազմազան են,



Նկ. 6.26. *Alcanivorax borkumensis* քակտերիան
էլեկտրոնային մանրադիտակի տակ
Երևում են բջջում նավթով լցված վակուոլները:

սակայն դրանք հաճախ չեն աճում լաբորատոր պայմաններում և նույնականացվում են մոլեկուլակենսաբանական մեթոդներով: Առանձին դեպքերում այդ մանրէները կարող են յուրացնել օրգանական քափոնների մինչև 99%-ը: Այդպիսի եղանակն օգտագործվում է հատուկ կայաններում (նկ. 6.25):

Հողում նմանատիպ գործընթացների խթանմանը մասնակցում են նաև բույսերը, որոնք նպաստում են մանրէների համար թթվածնի մատչելիությանը: Հողային մանրէներից է *Pseudomonas putida*-ն, որը կարող է քայքայել նավթալենի ածանցյալներ և սպահովել հողերի կենսավերականգնումը:

Օվկիանոսներում հայտնաբերվել են *Alcanivorax borkumensis* հազվագյուտ բակտերիաները (նկ. 6.26), որոնք ունակ են յուրացնելու նավթը և դրա ածանցյալները՝ նպաստելով նավթից միջավայրի մաքրմանը:

Անհրաժեշտ է իմանալ, որ բնական միջավայրում, այդ թվում՝ տիղմում կամ հողում, առկա են մանրէների ասոցիացիաներ (կոնսորցիումներ), որոնք կա-

րողանում են իրականացնել **համանյութափոխանակություն** և համատեղ օքսիդացնել կամ քայքայել այս կամ այն բարդ և կայուն ածխաջրածնային միացությունը: Մանրէների այդպիսի ասոցիացիաները, ինչպես արդեն նշել ենք, անվանվում են **սինպրոֆ**: Նման մանրէներում նյութափոխանակային գործընթացները, հատկապես շնչառության ուղիները դեռևս ուսումնասիրվում են: Նոր տեղեկությունները կրերեն կենսավերականգնման և այլ նպատակով նրանց օգտագործման ընդլայնմանը:

Վերջին տարիներին գենային ճարտարագիտության մեթոդով կառուցվել են մանրէների բջիջներ, որոնք ձեռք են բերել տարբեր օրգանական միացություններ քայքայելու կամ յուրացնելու ունակություն: Օրինակ՝ աղիքային ցուպիկում ներմուծվել է դեօքսիգենազը գաղտնագրող գենը, որի հաշվին մանրէն կարողանում է քայքայել երկֆենիլային ածանցյալներ:

Կենսավերականգնումը շրջակա միջավայրի համար անվնաս է և տնտեսապես արդյունավետ, այն չի պահանջում մեծ ծախսեր:

6.4. ԿԵՆՍԱԼԵՆԵՐԳԵՏԻԿԱԼ ԿԵՆՍԱԼԻՖՈՐՄԱՏԻԿԱԼՅՈՒՄ

Վերջին տարիներին կենսաէներգետիկայի զարգացումը, կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի ձևափոխման հիմնական հասկացությունների և գործընթացների պարզաբանումը պայմանավորված են նաև մեծ քանակի տարբեր տվյալների մշակման անհրաժեշտությամբ, որով զբաղվում է **կենսաինֆորմատիկան (կենսափնդակալարանությունը)**: Վերջինս իրենից ներկայացնում է համակարգչային տարբեր մեթոդների և մոտեցումների ամբողջություն, որն ընդգրկում է կենսաբանական տվյալների շտեմարանների ստեղծում, կենսամակրոմոլեկուլների, այդ թվում՝ սպիտակուցների տարածական կառուցվածքի կանխորոշման տարբեր ալգորիթմներ և ծրագրեր, կենսաբանական համակարգերի բարդության գնահատման և կառավարման հաշվողական մեթոդներ: Բնականաբար, այն կարևոր է փորձարարական տվյալների օգտակար տեղեկատվության ձևավորման համար: Կենսաինֆորմատիկան, ինչպես պատկերավոր ասել է ռուսաստանյան կենսաինֆորմատիկոս **Միքայել Սերգենիչ Գելֆանդը**, կենսաբանությամբ զբաղվելու եղանակ է՝ առանց կենդանի օրգանիզմների դիտարկման և փորձանոթներում փորձերի կատարման, այլ զանգվածային տվյալների արդյունքների և մեծ նախագծերի վերլուծությամբ:

Ծանոթանալով կենսաէներգետիկայի տեսական և կիրառական հիմնահարցերին կարող ենք նշել այն

հիմնահիմնադրերը, որոնց լուծումն էրում որոշակի դեր ունի կենսաինֆորմատիկան: Դրանցից են

- **բջջային քաղանքային սպիտակուցների, այդ թվում էներգիային փոխանակության ֆերմենտների կառուցվածքի և դիմամիկայի վերլուծությունը և փարբեր պայմաններում դրանց կառավարման առաջարկների մշակումը, ռենտգենակառուցվածքային և այլ մեթոդների օգնությամբ վերլուծության տվյալների հիման վրա սպիտակուցների մոդելների մշակումը (նախորդ գլուխների փարբեր նկարներում բերված են քաղանքների փոխադրիչ սպիտակուցների կամ շնչառական շղթաների որոշ քաղադրիչների համակարգչային մոդելներ),**
- **բջջային և գուգորդող քաղանքների կենսաէներգիական բնութագրերի վերլուծությունը՝ քաղանքային պոպուլացիայի միջին արժեքի որոշումը՝ մի քանի գեներապորների (մեկ բջջում միևնույն մի քանի հազար) դեպքում,**
- **փարբեր բջիջներում էներգիական փոխանակության, այդ թվում խմորման կամ շնչառության գործընթացների համեմատական վերլուծությունը և էներգիական արդյունավետության գնահատումը,**



Նկ. 6.27. Ժակ Լյուսեն Մոնոն (1910-1976 թթ.), կենսազանգվածի աճի նրա հայրնի մոդելը (հավասարումը)

$$\mu = \mu_{\max} S / (K_s + S),$$

որտեղ՝

μ -ն մանրէների աճի տեսակարար արագությունն է, $\mu_{\max}$ -ը՝ դրա առավելագույն արժեքը, S -ը՝ սուբստրատի կոնցենտրացիան և K_s -ը՝ հագեցման գործակիցը:

- **Էներգիական և նյութափոխանակային հոսքերի կառավարումը** փառքեր մանրէներում և մոլեկուլային կենսաբանական ու գենետիկական մեթոդների օգնությամբ կառուցված (փոփոխված՝ մուրանո) բջիջներում ծրագրային փաթեթների մշակում և կիրառում: Օրինակ՝ H^+ -ային և այլ իոնային կամ նյութափոխանակային հոսքերի վերլուծություն *MathLab* կամ *LabView* ծրագրային փաթեթի կիրառմամբ,
- **մարդու կենսաէներգիային հիվանդությունների վաղ ախտորոշման և արդյունավետ բուժման մեթոդների մշակում,**
- **մանրէների կենսազանգվածի և ածխածնի ու ազոտի աղբյուրների (սուբստրատների) միջև կորելյացիոն կապերի բացահայտումը, երբ կարելի է կիրառել փառքեր մոդելներ, օրինակ՝ ֆրանսիացի կենսաբանիկոս և**

մանրէաբան, Նորելյան մրցանակակիր Ժակ Լյուսեն Մոնոյի հայրնի մոդելը (հավասարումը) (նկ. 6.25), որը կիրառվում է շրջակա միջավայրի ճարտարագիտական լուծումներում, օրինակ՝ կեղտաջրերից փրկմի մաքրման հիմնախնդրի լուծման նպատակով, կամ Էնդրյուսի մոդելը (հավասարումը) և այլ մոդելներ ու դրանց հեղափոխական մշակումները,

- **կենսավառելիքի արտադրության ֆերմենտային գործընթացների համակարգչային մոդելավորումը, օրինակ՝ Գոմպերսի մոդելը (հավասարումը) և այլն:**

Հետաքրքիր է նշել, որ կենդանի բջջում կենսաքիմիական գործընթացների բնույթին նվիրված իր «Պատահականությունը և անհրաժեշտությունը» գրքում Ժ. Մոնոն հայտնել է կարծիք այն մասին, որ կյանքի ծագումը և նրա էվոլյուցիան պատահականության

արդյունք են: Միգրացե դա ունի իր դերը կենսասինֆորմատիկայի զարգացման մեջ:

Ինչևէ, արդեն ձևավորվել է կարծիք այն մասին, որ կենսասինֆորմատիկայի մեթոդների և մոտեցումների կիրառմամբ կստացվեն նոր տեղեկություններ և կձևավորվեն ամբողջական պատկերացումներ կենդանի օրգանիզմներում էներգիայի ձևափոխման գործընթացների, ինչպես նաև կենսաէներգետի-

կայի նոր հիմնախնդիրների մասին:

Ամփոփելով կարող ենք կանխագուշակել, որ կենսաէներգետիկայի հետագա զարգացումը և նրա սկզբունքների կիրառումը մոտակա ժամանակում կտան նոր արդյունավետ շարժիչներ, էլեկտրական հոսանքի նոր աղբյուրներ, կենսավառելիքի նոր տեսակներ, նոր որակի մաքուր ջուր և շրջակա միջավայր: Վստահ ենք...

ԳԻՏՆԱԿԱՆՆԵՐԻ ՈՒՂԵՑՈՒՅՑ

- Ալցգեյմեր, Ալոիս 232, 233
 Առնոն, Դանիել Իզրայել 137
 Ատկինսոն, Դան 29
 Աֆրիկյան, Էվրիկ Գեղամի 254
 Բակկեր, Էվերտ 44
 Բարկեր, Հորաս Ալբերտ 112
 Բելիցեր, Վլադիմիր Ալեքսանդրովիչ 120
 Բերգ, Հովարթ 189, 192
 Բյորտ, Պիթեր 228
 Բյոմենսֆելդ, Լև Ալեքսանդրովիչ 172
 Բոյեր, Փոլ 14, 15, 165, 240
 Բուբենցեր, Հանս 219
 Բուխել, Վոլֆգանգ 115, 116
 Բուլաներ, Էդվարդ 61, 62
 Գալվանի, Լուիջի 246
 Գանսեր, Ալեն 50
 Գարդեն, Արթուր 61
 Գաֆրոն, Հանս 266
 Գելֆանդ, Միքայել Սերգեյի 272
 Գիրբս, Ջոզույա Ուիլյարդ 18, 19
 Գրին, Դևիդ Էզրա 91
 Գրինյուս, Լյանուս Լյանուսի 213
 Գուլկիչ, Վլադիմիր Սերգեևիչ 204
 դա Վինչի, Լեոնարդո 7
 Դեյզենհոֆեր, Իոհան 15, 140, 240
 Դեշչերևսկի, Վլադիմիր Իվանովիչ 185
 Դևի, Քեմֆրի 258
 Դյուբուա-Ռեյմոն, Էմիլ Հենրիխ 51
 Դիգել, Ռուդոլֆ 256
 Դիկկենս, Ֆրանկ 72
 Դիմրոթ, Պիթեր 35, 36
 Դուդորով, Մալք 76, 77
 Էգլտոն, Գրեյս 40
 Էգլտոն, Ֆիլիպ 40
 Էմբդեն, Գուստավ Գեորգ 62, 63, 76, 78
 Էմերսոն, Ռոբերտ 129
 Էնգելգարդ, Վլադիմիր Ալեքսանդրովիչ 7, 182, 186
 Եմբեն, Նաթան 76, 77
 Էնշտայն, Ալբերտ 242
 Էպստայն, Վոլֆգանգ 43, 47
 Էռնստեր, Լարս 10
 Թեյլոր, Էդվին 186
 Թսիենի, Ռոջեր 16, 17
 Լեյ, Դենիս Արչիբալդ 229, 230
 Լենինցեր, Ալբերտ Լեսթեր 8, 122, 173, 206, 228
 Լիբերման, Եֆիմ Արսենևսկիչ 33, 173
 Լիմն, Ռոբերտ 186
 Լինեն, Ֆելդոր Ֆելիքս Կոնրադ 122
 Լիպման, Ֆրից Ալբերտ 8, 13, 206
 Լյուքսմուլա, Մարիցա Նիկոլասնա 7, 182, 186
 Լոման, Կարլ 7, 41
 Կազավա, Յաստո 169, 172
 Կալվին, Մելվին 13
 Կապալդի, Ռոդերիկ Էնդրյու 228
 Կարլսոն, Արվիդ 233, 235
 Կեյլին, Դևիդ 85
 Կերնս, Թոմաս 230
 Կլագիուս, Ռուդոլֆ 21
 Կլինգենբերգ, Մարկ 91
 Կոռոպ, Ֆրանց 122
 Կոբայաշի, Հիրոշի 37, 241
 Կորանա, Հար Գորինս 149
 Կրեբս, Հանս Ադոլֆ 10, 13, 79, 82, 83, 111, 119, 120, 121, 124, 222
 Կրեստրի, Հերբերտ Գրեյս 70

- Կրիմբերգ, Ռոբերտ Պետրովիչ 204
 Կրոզեր, Աքիմ 91
 Կուլակ, Իգոր Ստեփանովիչ 28
 Հարություն, Ֆրանկլին 36, 37, 44
 Հաքսլի, Էնդրյու Ֆիլլինգ 183, 184
 Հաքսլի, Հազ Էսմոր 183, 184
 Հանտինգտոն, Ջորջ 232, 234
 Հելմոնտ, Իոհաննես 7
 Հոպ, Ջոն 253
 Հորեկեր, Բերհարդ Լեոնարդ 73
 Հորվից, Հովարդ Ռոբերտ 240
 Մակ-Մուն, Չառլզ Ալեքսանդր 85
 Մեյերհոֆ, Օտտո Ֆրից 62, 63, 76, 78
 Մեցլեր, Դևիդ 179
 Միխել, Հարամուտ 15, 140, 240
 Միտչել, Պիթեր Դենիս 10, 11, 14, 30, 31, 35, 45, 96, 102, 106, 135, 142, 164, 168, 169, 176, 177, 192, 212
 Մոնո, Ժակ Լյուսեն 273
 Յագենդորֆ, Անդրե Թրիդոն 171, 172
 Յոնգ, Ուիլյամ 61
 Նելսոն, Դևիդ 9
 Շրյոդինգեր, Էրվին Ռուդոլֆ Յոզեֆ Ալեքսանդր 22
 Չալֆի, Մարտին 16, 17, 240
 Չանս, Բրիտոն 228
 Պարկինսոն, Ջեյմս 232, 234, 239
 Պաստեր, Լուի 61, 62, 70, 255
 Պառնաս, Յակոբ Օսկար 62, 63, 76, 78
 Պիրսոն, Հովարդ Ալլեն 231
 Պոտտեր, Մայքլ Քրիս 246
 Պֆեֆֆեր, Վիլհելմ 126
 Ջոուլ, Ջեյմս Պրեսկոտ 21
 Ռեե, Ռալֆ Դուգլաս Քեննեթ 229, 230
 Ռեկեր, Էֆրաիմ 169, 172
 Ռոզման, Սոուլ 214
 Սեյր, Ջոնս Պոմերոյ 230
 Սենտ-Դյորդի, Ալբերտ 9, 10, 13, 111, 183
 Սիմոնուրա, Օսամու 15
 Սինջեր, Թոմաս 94
 Սլեյտեր, Էֆրաիմ 10, 227
 Սկոու, Յենս Քրիստիան 49, 50
 Սկուլաչով, Վլադիմիր Պետրովիչ 10, 11, 33, 35, 39, 43, 107, 142, 150, 173, 178, 192, 221, 239, 241
 Ստոկենիուս, Վալտեր 147
 Սուբարոու, Յելապրազադ 7
 վան Դամ, Կարլ 10
 վան Նիլ, Կոռնելիս Բեռնարդուս 139, 140
 Վարբուրգ, Օտտո Հենրիխ 13, 18, 72, 96, 129, 240
 Վեզիրովու, Նեջաթ 262
 Վեյզման, Չեյմ 255
 Վեստերհոֆ, Հանս Վիկտոր 178, 179
 Վիլյամս, Ռոբերտ Ջոզեֆ Պաթոն 177
 Վինոգրադով, Անդրեյ Դմիտրիևիչ 155
 Վինոգրադսկի, Մերգել Նիկոլասիչ 58
 Վիրխով, Ռուդոլֆ Լյուդվիգ Կարլ 241
 Վիքստրյոմ, Մարտին 107
 Վոլտա, Ալեսանդրո Ջուզեպպե Անտոնիո Ամաստասիո Ջերոլամո Ումբերտո 258
 Տաուեր, Ռուդոլֆ 115, 116
 Տիմիրյազև, Կլիմենտ Արկադիևիչ 126
 Յելվեգեր, Հանս Ուլրիխ 237
 Ունդեն, Ֆրից 216
 Ուոքսոն, Ջեյմս Դևի 94
 Ուոլկեր, Ջոն Էրնեստ 14, 15, 157, 165, 198, 240
 Քեյն, Ֆրեդերիկ 90
 Քեննեդի, Յուզեն Պատրիկ 206
 Քեֆներ, Դևիդ 37
 Քլոր, Մարիուս 214
 Քոքս, Մայքլ 9

Քրեյն, Ռոբերտ Քալոնգ 10
 Քուբեր, Ռոբերտ 15, 140, 240
 Օստերքեյտ, Դեյտեր 147
 Օվչիննիկով, Յուրի Անատոլևիչ 149,
 150
 Ֆիշեր, Հանս 85

Ֆոլկերս, Կառլ Օուգուստ 90
 Ֆոն Լեբեր, Թեոդոր Կարլ Գուստավ
 229
 Ֆոն Մայեր, Յուլիուս Ռոբերտ 126
 Ֆորտե, Ջոն Գաետանո 50
 Ֆրիսկե, Սայրուս 7, 40

ԵԶՐՈՒՅԹՆԵՐԻ ԵՎ ԱՌԱՐԿԱՅԱԿԱՆ ՈՒՂԵՑՈՒՅՑ

Աղենիլատային լիցք 29

աղենին 23, 24, 154

աղենոզիններեքֆոսֆորական թթու

(ԱԵՖ) 5, 23, 24, 26, 27, 29, 34, 39, 40, 41, 44, 54, 55, 59, 67, 68, 70, 78, 81, 82, 122, 137, 158, 160-165, 170, 174, 176, 181, 182, 186, 187, 190, 192, 193, 197, 198, 209-211, 218, 219, 226, 235-237, 266

ճեղքում 26, 50, 53, 123, 155, 157, 160, 167, 188 200, 202

կառուցվածք 24

սինթեզ 8, 9, 19, 20, 24, 51, 57, 60, 66, 75-77, 111-113, 119, 120, 124, 147, 153-157, 159, 164, 166-168, 170, 171, 175, 176, 179, 194, 222, 230, 235, 245

աղենոզինկրկնակիֆոսֆորական թթու

(ԱԿՖ) 20, 24, 26, 27, 29, 41, 53, 57, 58, 60, 66-68, 81, 82, 104, 109, 117-120, 124, 135, 137, 146, 155, 157-159, 162, 164, 165, 168, 173, 175-177, 179, 186, 187, 198, 209-211, 218, 235

աղենոզինմեկֆոսֆորական թթու

(ԱՄՖ) 26, 27, 29, 123, 187

ԱԵՖազ 15, 37, 50-55, 72, 155-168, 170, 172, 176, 178, 182, 190, 192, 196-200, 212, 216, 218, 221, 223 228-230, 238, 241, 265

կարգավորում 159

մալթոզի տեղափոխման 198, 199

պրոլինային 200

վակուոլային 166, 167

A 166, 197

A_oA₁ 167

F 166

Ca²⁺-ային 197H⁺-ային 15, 72, 156, 159-161, 167, 168, 190, 192, 197, 203, 212, 216, 218, 221, 265K⁺-ային 47, 54, 55, 197K⁺- H⁺-ային 50, 241Na⁺ տեղափոխող 37Na⁺-K⁺-ային, պոմպ 50-55, 197, 241

P 54, 197

V 166, 197

V_oV₁ 167

ԱԵՖսինթազ 6, 135, 137-156, 165, 169, 179, 187, 193, 194, 210, 211, 224, 230, 232, 238,

F_oF₁ 37, 44, 156-159, 166, 170, 172, 177-179, 210, 224, 230

ակտիվության կարգավորում 160

արգելակիչներ 160, 161, 163

կառուցվածք 156, 162

ենթամիավորներ 37, 156-158, 162, 163, 165, 167, 168, 223

ակտին 182-187

ամիթալ 104, 105

9-ամինաակրիդին 32, 34

1-անիլինամալթալեն-

8-սուլֆոնաթթու 32, 34

անցքուղի, H⁺-ային 107, 148, 158, 192

աշխատանք, ձևեր 18

Էլեկտրական 18, 29

մեխանիկական 18, 28, 29, 46, 180, 181

օսմոսային 18, 23, 29, 41, 55, 196, 216

քիմիական 6, 18, 29, 165, 193, 194, 196

ապոպտոզ 88, 240, 241

ապոպտոսոմ 241

- ասոցիացիաներ, մանրէների 245,
267-269, 271
սինթոֆ 271
արգինինֆոսֆատ 40, 41
արքեյներ
մեթանածին 38, 112 113, 196, 260
ացիլ-կոֆերմենտ A-դեհիդրոգենազ
123, 124
Բակտերիաներ
ազոտֆիքսող 88, 114
ախտածին 36, 46, 72, 114, 117, 161,
200, 209
ակտինոբակտերիաներ 32
դենիտրիֆիկացնող 111
երկաթաբակտերիաներ 115
էրիթրոբակտերիաներ 145
թթվայնասեր 32, 139
ծիրանագույն 15, 139, 140, 266
կաթնաթթվային 68, 75, 77,
79
կանաչ 145
մեթանածին 260
ցիանաբակտերիաներ 31, 126, 127,
132, 133, 218, 262
քացախաթթվային 83
ֆոտոսինթեզող 159, 163, 188, 195,
266
բակտերիառոդոպսին 61, 147-154, 170,
172
բակտերիաբլորոֆիլ 60, 139-145
a 140-143, 145
b 140-142
c 145
բակտերիաֆեոֆիտին 140-142
բաֆիլոմիցին 167
Գազգոլլեր 260
զենտամիցին 238
գլիկոլիզ
Էնթների-Դուդորովի ուղի 76-77
պենտոզաֆոսֆատային կամ
Վարբուրգի-Դիկենսի-Հորեկերի
ուղի 68, 72-75
ֆրոկտոզաերկֆոսֆատային կամ
Էմբդենի-Մեյերհոֆի-Պառնասի
ուղի 62-67
գլիցերոլ (գլիցերին) 26, 61, 69, 77, 78,
140, 247, 254, 257, 265
գլիցերոլ-3-ֆոսֆատ 26
գլյուկոզ
խմորում 12, 77
օքսիդացում 67, 72, 75, 187
գործակից, ռեակցիայի
հավասարակշռության 20
գրադիենտ
իոնային 20, 29, 192
մատրիումային, Na^+ -ային 34, 35,
37-39
մատրիում-կալիումային, Na^+ - K^+ -
ային 41, 42, 46
պրոտոնային, H^+ -ային 14, 29, 30,
34, 39, 57, 60, 147, 245
 Cl^- -ային 153
 K^+ -ային 44, 45
 pH -ի (DpH) 30, 31, 33-38, 42, 44, 45,
138, 171, 172, 204, 221
գրաֆեն 246
գուանոզիներեֆոսֆորական թթու
(ԳԵՖ) 25, 27, 81, 82, 124, 200, 203,
212
դայջեսթեր 258, 259
դեօքսիռիբոնուկլեինային թթու
(ԴՆԹ) 14, 55, 97, 174, 211, 213,
216, 223, 224, 237, 240, 241
միտոքոնդրիումային (միտոԴՆԹ)
223, 226, 228, 230, 234-236, 239
քարտեզ 224
տեղափոխում 213
դեկարբօքսիլազ 36-38

- դիմիտրոֆենոլ 171-173, 192
 դիցիկլոհեքսիլկարբոներկ(դի)իմիդ
 (ԴՅԿԴ) 108, 160, 161, 167, 168,
 194, 195, 212
 դիուրոն 132
 դոֆամին 233
 Երեքզլիցերիդներ 121, 124, 257
 զգայական ռոդոպսին 154
 Էլեկտրաքիմիական (վառելիքային)
 սարքեր 243
 կենսաէլեկտրաքիմիական 5, 243,
 245, 246
 մանրէային 246, 248
 ֆերմենտային 246, 248, 273
 Էլեկտրոնների ակցեպտորներ 58, 111,
 270
 Էլեկտրոնների երկբևեռացում 103
 Էլեկտրոնների տեղափոխում 8, 95,
 101, 102, 105, 106, 110, 113 118,
 120, 132, 143, 144, 152, 244
 արգելակիչներ 105
 գծային (ոչ ցիկլային) 60, 61, 130,
 137, 145
 հետադարձ 146
 ցիկլային (օդակային) 60, 122, 137,
 138
 Էկոլոգիական ռոբոտներ 249
 Էկվորին 15
 Էներգետիկա
 ջրածնային 262
 մատրիումային, Na^+ -ային 35,
 38
 պրոտոնային, H^+ -ային 34, 38
 Էներգիա
 ազատ 19. 21. 23. 54
 Էլեկտրաքիմիական 6, 203
 լուսային 60, 139, 146, 147, 152, 196
 ներքին 19
 ջերմային 19
 պահուստային (բուֆերային) 40
 պոտենցիալ 26, 185
 քիմիական 214, 243, 248
 Էներգիայի աղբյուրներ
 ԱԵՖ, տե՛ս
 ադենոզիներեքֆոսֆորական թթու
 արգինինֆոսֆատ 41
 թաղանթակապ 23, 29
 կրեատինֆոսֆատ 40, 41, 186, 187
 ջրալուծ 23
 պահուստային (բուֆերային) 40
 պոլիֆոսֆատներ 28, 29
 $\Delta\mu_{\text{H}}^+$, տե՛ս պրոտոնային գրադիենտ
 $\Delta\mu_{\text{Na}}^+$, տե՛ս մատրիումային գրադիենտ
 Էներգիական զուգորդում
 վարկածներ
 զուգորդող միավորների 179
 տեղային Էներգիական զուգորդման
 178
 քեմիոսմոսային տեսություն 14, 15,
 35, 169, 176
 Էներգիական (ադենիլատային) լիցք 29
 Էներգիական փոխանակություն 5, 9,
 13, 15, 210, 272
 խանգարումներ 6
 Էնթրոպիա 21, 22, 146
 Էֆեկտ
 Էմերսոնի՝ ուժեղացման 129
 Կրեստրիի 70
 Պաստերի 70
 Ֆենի 185
 Զոնդեր
 9-ամինաակրիդին 34
 Լուսածորվող 32, 34, 91
 Թափանցող իոններ 31, 33
 Թափոններ 245, 248, 251, 254, 255,
 257, 259, 260, 265, 268-271
 Լիզոնցելյուլոզային 251, 254, 265
 Թերմոգենին 172-174, 176

- քերմողինամիկա, օրենքներ 39
 1-ին 18, 126, 164
 2-րդ 22, 23
- քերմողինամիկական համակարգեր
 բաց 22
 ստացիոնար կամ կայուն վիճակ 22
 կենսաբանական 22
 մեկուսացված 21, 22
- թթվածին, ակտիվ ձևեր 94, 101, 174,
 223, 26, 232, 233, 237
- թիմիդինֆոսֆորիլազ 236
- թիոռեդօքսին 217
- Իմոբիլիզացում, ֆերմենտների 247,
 269
- ինսուլին 64, 235, 236
- Լամինին 231
- Խմորասնկեր 32, 61, 63, 69, 70, 72, 77,
 85, 118, 161, 167, 213, 217, 219, 220,
 254
 խմորում
 գլյուկոզի 12, 77
 էքսանոլային 58
 խառը (թթվային) 58, 70, 78
 հետերոֆերմենտային 58, 68, 75
 հոմոֆերմենտային 58, 68
 կաթնաթթվային 58, 61, 68, 69, 75
 կարագաթթվային 61
 սպիրտային 69, 77, 252
 ֆոտոխմորում 144
- Նալլումի (K)-ի իոն(ներ) 31, 35, 169
 բաշխում 31, 42, 52
 տեղափոխում թաղանթով 43, 44,
 47, 51
- K⁺-ային ԱԵՖազ 47
- Kdp համակարգ 47-50
- Trk համակարգ 42, 44, 206
- կալոբիա 21
- կասպազներ 88, 234, 240, 241
- կատալիզ 6, 15, 165-167, 197
- ռոտացիայի (ռոտացիոն) 6, 15, 166
- կապսահին 104, 105
- կարբոնիլցիանիդբլորֆենիլհիդրազոն
 171, 173
- կարբօքսին 105
- կարնիտին 204, 205
- կարոտինոլոներ 78, 127, 130, 145, 147
- β կարոտին 127-129, 133, 135
- կեղտաջրեր 245, 251, 260, 270, 273
- կենսաբանական օքսիդացում 13
- կենսաբանություն ֆիզիկաքիմիական
 9
- կենսագազ 251, 258-260, 269
- կենսաէքսանոլ 250-252, 254-256
- կենսաէլեկտրաքիմիական
 (կենսավառելիքային) սարքեր 5,
 243, 245, 246
 ֆերմենտային 246, 248, 273
- կենսաէներգետիկա, օրենքներ 23, 39
- կենսահիմնաբանական 272, 274
- կենսաջրածին 251, 262, 265, 268, 269
- կենսատեմեդիացում
 (կենսավերականգնում) 270
 թթվածնի քիմիական և
 կենսաբանական յուրացում 270
- կենսատեմեդիացում 257, 268, 269
- կենսատեխնոլոգիա(ներ) 6, 9, 76, 243,
 254, 256, 268
- կենսավառելիք 5, 72, 243, 250, 251,
 255, 256, 258, 260
- կենսագազ 251, 258-260, 269
- կենսաէքսանոլ 250-252, 254-256
- կենսաջրածին 251, 262, 265, 268,
 269
- կենսաֆիզիկա 9, 17
- կենսաքիմիա 8, 9, 13, 17, 28
- 2-կետո-3-դեզօքսի-6-
 ֆոսֆոգլյուկոնաթթու 76
- 2-կետո-3-դեզօքսի-6-

- ֆոսֆոզլյուկոնաթթուալոլազը 76
կիտրոնաթթուսինթազ 79-81
կոֆերմենտ Q 93, 96, 103, 239
կրեատինֆոսֆատ 40, 41, 186, 187
Հալոռոդոպսին 153
հակաբիոտիկներ 14, 32, 35, 104, 106, 157, 160-163, 167, 199, 205, 212, 226, 237, 238
ամիքալ 104, 105
բաֆիլոմիցին 167
գենտամիցին 238
կայունություն, հակաբիոտիկների նկատմամբ 238
կապսալիցին 104, 105
հակամիցին 104-106, 222
վենտուրիցիդին 161
օլիգոմիցին 157, 162, 163
հակամիցին A 104-106, 222
հակապորտերներ
(հակատեղափոխիչներ) 33, 45, 93, 209
ԱԵՖ/ԱԿՖ 209
 K^+/H^+ - 33
NhaA, NhaB 45, 46
համալիրներ
 bc_l 95, 114, 134, 143
 $b_d f$ 132-134, 137, 143
շնչառական
1-ին՝ ՆԱԴԻ. H-ուրիքինոն-օքսիդառեդուկտազ 71, 91-93, 98, 101, 103-108, 203
2-րդ՝ սաթաթթու-ուրիքինոն-օքսիդառեդուկտազ 71, 94, 103, 104
3-րդ՝ ուրիքինոն-ցիտոքրոմ c-օքսիդառեդուկտազ 95-98, 101-108, 117, 120, 143, 203
4-րդ՝ ցիտոքրոմ c-թթվածին-օքսիդառեդուկտազ 96-98, 101, 103, 104, 107, 108, 120, 203
լույս կլանող 127
համակեցություններ (սառցիացիաներ) մանրէային 245, 267-269, 271
համատեղափոխիչներ
լակտոզ/ H^+ - 206
 $\Phi_{\text{անօրգ}}/H^+$ - 211, 212
հանգստի պոտենցիալ 52, 55
հեքսակինազ 62-64, 67, 240
հիդրոգենազ(ներ) 70, 72, 74, 112, 115, 117, 248, 263
[Ni-Fe]- 70, 263
[Fe]- 263
[Fe-Fe]- 263
հիպոգլիցին 125
հիվանդություններ
Ալցզեյմերի 232, 233
բակտերիային 237
Հանտինգտոնի 234
կենսաաֆերզիային կամ միտոքոնդրիումային 105, 222, 227, 238, 243, 273
նյարդադեգեներատիվ 231, 232
շաքարախտ 10, 235, 236
միտոքոնդրիումային ձև 235
սինդրոմներ 288-291, 237
Պարկինսոնի 232, 234, 239
պերօքսիսոմային 237
տարիքային 231
հոպանոլիդներ 253, 256
Մանրէաբանություն 9
մեթան 112, 113, 196, 259-261, 269
մեթիլեն կապույտ 108
մեթիլռոլամին 32, 34
մեյիտին 163
մենաքինոն 90, 91, 110, 112, 114, 115, 141-145
մետաբոլոն 62, 83
միկրոէլեկտրոդներ 31
միտոքոնդրիումներ

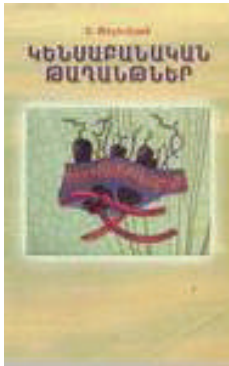
- խանգարումներ 223, 225, 226, 239
 հիվանդություններ 105
 միտոԴՆԹ 223, 226, 228, 230, 231, 234-236, 239
 միտոռիբոսոմներ 223, 224
 քաղցկեղ 227
 միոզին 7, 182-187
 մրջնաթթու ջրածինիլազ 70-72
 մոդելներ
 Գոմպեսի 273
 Դեշչերսկու 185
 ԴՆԹ-ի կրկնակի շղթայի 14
 Էնոլյուսի 273
 լիպիդային թաղանթների 31, 32, 34
 մկանի կծկման
 ԱԵՖազային ակտիվության 186
 կինետիկական 185
 Մոնոյի 273
 սպիտակուցների կառուցվածքի 47, 51, 81, 87, 89, 92, 94-96, 98, 107, 109, 123, 134, 172, 191, 194, 199, 206, 208, 209, 215
 մոլեկուլային ջրածին 5, 58
 ՆԱԴ-H-դեհիդրոգենազ 35, 113, 114, 223, 224, 229, 232
 նանոկառուցվածքներ 153
 նանոմետր, նանոշարժիչ 15, 191
 նանոպիլեր 247
 նիտրատոնեյուկտազ 111, 112, 114
 նիտրիտոնեյուկտազ 111, 112
 նիտրոտիմամիդադեմինիլ(երկ)-
 մուկլեոտիլ (ՆԱԴ-) 59, 65, 66, 68, 69, 78, 81, 82, 84 85, 91-93, 99, 100, 106, 107, 109, 114, 118-120, 123, 124, 142, 145, 152, 195
 նիտրոտիմամիդադեմին(երկ)
 մուկլեոտիլ ֆոսֆատ (ՆԱԴ-Ֆ) 60, 73, 75, 84, 133, 136, 137, 152, 175, 196
 նիտրոգենազ 266
 Շղթաներ
 Էլեկտրոնների տեղափոխման շնչառական 15, 35, 70, 82-85, 87, 90, 91, 99, 100, 104, 106+108, 110, 111, 113, 116-121, 123, 134, 143, 145, 218, 223, 225, 245, 272
 մանրէների 91, 110, 111, 113, 114, 116-121
 շնչառական վերահսկողություն 120
 շնչառություն
 ազատ 109, 110, 118
 անաերոբ, անթթվածին 58, 112, 113
 կարբոնատային 112, 113
 նիտրատային 111-113
 ֆումարային 111
 թթվածնային 12, 58
 Պերօքսիտ 121, 236, 237
 պիրոլիսադոլաթթուդեկարբօքսիլազ 69, 77, 79, 81
 պիրոլիսադոլաթթուկինազ 69, 79, 81
 պիրոլիսադոլաթթու-
 ֆերենթօքսիդառնեյուկտազ 77
 պլազմոն 223, 236
 պլաստոցիանին 134
 պլաստոքինոն 91, 91, 130-133, 135, 137, 138
 պոլիֆոսֆատներ 28, 29
 վոլյուտին 28
 պոտենցիալ(ներ)
 Էլեկտրական 103, 169, 246, 250
 Էլեկտրաքիմիական 29
 թաղանթային 30, 52, 99, 100, 102
 հանգստի 52, 55
 օքսիդավերականգնողական 20, 77, 86, 93, 99-102, 115-117, 113, 134, 137-142, 146, 247, 264, 265
 ֆոսֆորիլացման 26
 պրոտոնային գրադիենտ ($D\mu_H^+$) 6, 14,

- 30, 41
որոշում 30-33
պրոտոնաշարժ ուժ 30, 156
պրոտոնաֆոր(ներ) 192
Ջերմություն 19, 21, 175, 185, 243
Ջոուլ 21
Ռենտգենականառուցվածքային
վերլուծություն 11, 15, 47, 52, 88,
90-92, 95, 97, 98, 117, 134, 140, 150,
206
ռեսպիրատոմ (շնչառամարմնիկ) 91,
97, 99, 116, 118
ռեսինալ 150-153
ռիթմոկլեինաթթու (ՌՆԹ) 24, 211,
213, 223, 231
ռոբոտներ էկոլոգիական 249
ռոտենոն 104, 234
Սինդրոմ (համախտանիշ) 228-231, 237
Բյուրտի 228
թերգարգացման 229
Կերմաի-Սայրի 230
Ռենյի 230
Յելվեգերի 237
MELAS 231
սպիրտներ
բութանոլ 255, 256
էթանոլ 58, 61, 68, 69, 75, 83, 187,
206, 229, 249, 251-254, 256, 265
մեթանոլ 196
սպիտակուցներ
ակտին 182-187
գլիկոպրոտեիններ 199
երկաթածծմբային 84, 88-90, 92,
113, 142
թերմոգենին 172-174, 176
կանաչ լուսածորող 15-17
կարգավորող 264
համտինգտին 234
միոզին 7, 182-187
շապերոն 201
պեպտիդազ 202, 203
պիրիդինային 84, 85, 89
պրոտոնաֆորային 174
Ռիսկերի 90, 95, 96, 102, 110, 117,
133, 143
տրանսլոկացներ 201
փեդերիչ 174, 236
օլիգոմիցին կապող հատուկ (OSCP)
162
Ֆլագելին 189-191
Ֆլավինային 84, 85, 89, 92, 100, 101,
112, 116, 117, 135, 136, 145
սուպերօքսիդիլիամուտազ 101
Վալինոմիցին 30-32
վարկածներ
գուգորդող միավորների 179
տեղային գուգորդման 178
վենտուրիցիդին 161
վիճակներ ստացիոնար կամ կայուն 22
վոլյուտին 28
Տեղափոխիչներ
էլեկտրոնների 86, 102, 106, 112,
129, 132,
լակտոզի, M 206-209, 217
պրոլինի 209, 212
տետրաֆենիլբորատի անիոն 32, 33
տետրաֆենիլֆոսֆոնիումի կատիոն
32, 33
Ցիկլ
բակտերիառոդոպսինի լուսային
ձևափոխությունների 150, 151, 154
եռկարբոնային թթուների կամ
կիտրոնաթթվի 79-83
Կնոռայի-Լինենի 122
Կրեբսի 79
պենտոգաֆոֆատային 13, 75
ջրածնային 263
միլիքինոնային (Q) 14, 96

- ցիտոքրոմ(ներ)
 a 84, 97-100, 103
 a₃ 97, 104
 b 70, 87, 94, 95, 100, 109, 117, 134, 143, 144, 223, 224, 228
 b₂ 118
 b₅ 18, 109, 224
 b₆ 132-134, 137, 143
 b₅₅₂ 85
 c 86-88, 95, 96, 99, 100, 102-104, 107, 108, 110, 111, 115, 134, 140-142, 172, 213, 223, 224, 228, 229, 232, 235, 241
 c₁ 95, 96, 102, 103, 143
 c₂ 143, 144
 d 88, 110
 d₁ 112
 f 133
 o 114
 P450 108
 Ուաբահին 50, 54
 ուրիդիներեքֆոսֆորական թթու (ՈՒԵՖ) 25, 27
 ուրիքինոն 14, 35, 87, 90-96, 101-104, 106, 110, 112, 115, 123, 141-145, 218, 228, 232
 ուրիքինոնային (Q) ցիկլ 14, 96
 Ֆերեդոքսին (Fd) 60, 77, 89, 117, 133, 135, 137, 145, 152
 ֆերեդոքսին-ՆԱԴ-Ֆ⁺-ռեդուկտազ 133, 136
 ֆեոֆիտին 129-134
 ֆերրիցիանիդ 108
 ֆիկոբիլին 127
 ֆիկոցիանոբիլին 127
 ֆլազելին 189-191
 ֆլավինմեկնուկլեոտիդ (ՖՄՆ) 83-85, 91, 103, 145
 ֆլավինադենինիլ(երկ)նուկլեոտիդ (ՖԱԴ-) 82, 84, 94, 106, 113, 117-119, 123, 124
 ֆորոտոդոպսին 154
 ֆոսֆոենոլպիրովսադոլաֆթու 25, 27, 64, 66, 78, 214, 215
 ֆոսֆորիլացում 7, 10, 57, 60, 62, 64, 66, 76, 113, 117, 119, 124, 137, 155, 168, 175, 179, 186
 ԱԿՖ-ի 117-155, 168, 186
 գլյուկոզի 62, 76
 սուբստրատային 57, 66, 113
 օքսիդային (շնչառական) 7, 10, 119, 124, 179
 ֆոտոֆոսֆորիլացում 60, 137
 ֆոտոհամակարգեր 60, 127-131, 133, 138, 140, 221
 1-ին 130, 134-137
 2-րդ 129-131, 133-135, 137, 221
 Ֆոտոսինթեզ 5, 13, 20, 24, 27, 60, 61, 126-128, 130, 136-140, 143-147, 154
 ձևեր 24, 61, 126, 139
 ադենինային 154
 անաերոբ 145
 բակտերիալբլոթֆիլային 139, 140, 145
 ռեակցիոն կենտրոն 15, 136
 Z-գծապատկեր 136
 քլորոֆիլային 126, 132, 137-139, 143, 146
 փուլեր 13, 146
 լուսային 146
 Օլիգոմիցին 157, 162, 163
 օքսիդային սթրես 101, 225, 226, 233, 235, 238
 օքսիդային ֆոսֆորիլացում 7, 119, 124, 179
 օքսիդացում
 անօրգանական նյութերի 59
 գլյուկոզի 72, 75, 187

- ճարպաթթուների 58, 121, 122, 124, 125, 174, 205, 237
 կենսաբանական 13
 շաքարների 68
 պիրոլիսաղողաթթվի 119
 օրգանական նյութերի 13, 16, 79, 168
 ֆոսֆորսիդացում 143
 Fe^{2+} -ի 59, 86
 H_2 -ի 59, 70, 115, 244, 245, 248, 264
 H_2S -ի 58, 59
 $\text{H}_2\text{S}_2\text{O}_3$ -ի 59
 Mn^{2+} -ի 59
 NH_3 -ի 59
 S^{2-} -ի 59
 SO_3^{2-} -ի 59
 օքսիդառերուկտազ(ներ) 88, 117, 124, 217, 247
 օքսիդավերականգնողական
 պոտենցիալներ 20, 77, 86, 93,
 99-102, 115-117, 133, 134, 137-142,
 146, 247, 264, 265
 օքսիդավերականգնողական
 ռեակցիաներ 57, 99
 Քենիոսմոսային տեսություն,
 Էներգիային զուգորդման 14, 15, 35,
 169, 176
 քեմոսինթեզ 59
 քլորոպլաստներ 31, 34, 46, 75, 90, 91,
 126-128, 133, 137, 138, 162, 163,
 170-172, 193, 196, 197, 211, 217,
 221, 245
 թիլակոիդներ 127, 137, 158, 221
 քլորոտոմ 140
 քոնդրիոմ 223
 քրոմատոֆորներ 34, 194
 քլորոֆիլ 60, 126-129, 131-133, 135,
 136, 139
 a 133, 135
 Փեղեքիչ(ներ) 170, 173, 176, 194, 205,
 208, 212, 213, 218

ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ



Ս. Պողոսյան,
Կենսաբանական
րախանքներ,
Երևան, Չանգակ-97,
2001:



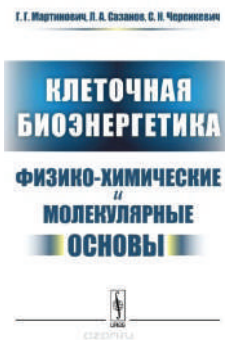
Д.Дж. Никольс.
Биоэнергетика.
Введение в
хемиосмотическую
теорию. М. Мир.
1992.



С.Н. Кузьмин,
В.И. Ляшков,
Ю.С. Кузьмина.
Биоэнергетика.
Тамбов, 2011.



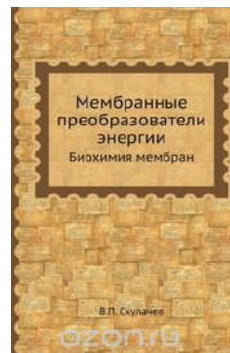
Н.Е. Кучеренко,
В.М. Войццкий.
Биоэнергетика.
Киев. 1982.



Г.Г. Мартинович,
Л.А. Сазанов,
С.Н. Черенкевич.
Клеточная
биоэнергетика.
Физико-химические
и молекулярные
основы. М. Ленанд,
2017.



В.П. Скулачев.
Биоэнергетика.
Мембранные
преобразователи
энергии. М. Высшая
школа. 1989.



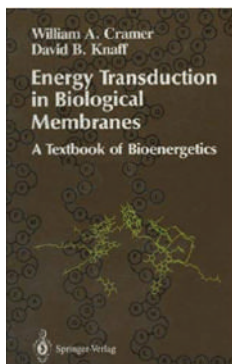
В.П. Скулачев.
Мембранные
преобразователи
энергии. Биохимия
мембран. М. 2012.



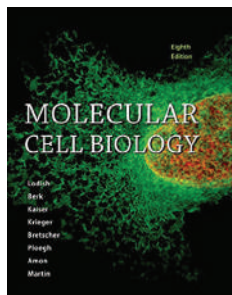
В.П. Скулачев.
Энергетика
биологических
мембран. М. Наука.
1989.



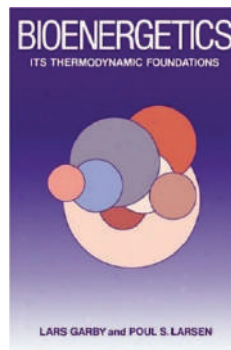
В.П. Скулачев, А.Ф. Богачев и М.С. Каспаринский.
Мембранная
биоэнергетика. М.
МГУ. 2010.



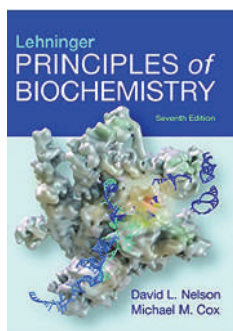
W.A. Cramer, D.B. Kraff. Energy
Transduction
in Biological
Membranes. Springer,
1991.



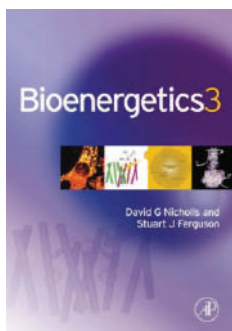
H. Lodish, A. Berk, C.A. Kaiser, M. Krieger, A. Bretscher, H. Ploegh, A. Amon, K.C. Martin.
Molecular Cell
Biology. 8th Ed. F.H.
Freeman. 2016.



L. Garby, P. Larsen.
Bioenergetics.
Cambridge Univ.
Press, 1995.



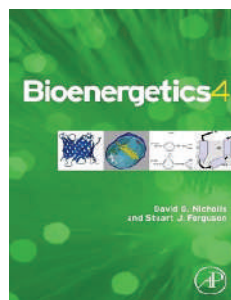
D.L. Nelson, M.M. Cox. Lehninger
Principles of
Biochemistry. 7th Ed.
F.H. Freeman, 2017.



D.G. Nicholls, S.J. Ferguson.
Bioenergetics-3.
Acad. Press, 2008.



V.P. Skulachev.
Membrane
Bioenergetics. 2nd Ed.
Springer, 2014.



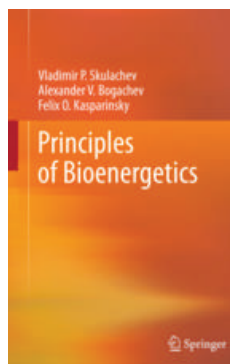
D.G. Nicholls, S.J. Ferguson.
Bioenergetics-4.
Acad. Press, 2013.



H.J. Morowitz.
Foundations of
Bioenergetics. Acad.
Press, 1978.



Advances in
Mitochondrial
Medicine. *Eds. R.*
Scatena, P. Bottone,
B. Giardina. Springer,
2012



V.P. Skulachev,
A.V. Bogachev,
F.O. Kasparinsky.
Principles of
Bioenergetics.
Springer, 2013.

CONTENT

INTRODUCTION	5-17
What is bioenergetics.....	5
Brief history of bioenergetics.....	7
Chapter 1. ENERGY SOURCES IN THE LIVING CELL	
1.1. Energy and work in living cell	18
1.2. Energy sources in cell.....	23
1.2.1. Water soluble energy sources. ATP and other phosphor-organic substances	23
1.2.2. Inorganic phosphate substances	28
1.2.3. Membrane bound energy sources. Proton and other ionic gradients	29
1.3. Sodium energetics	35
1.4. Laws of bioenergetics about energy sources	39
1.5. Reserve (buffer) energy sources.....	40
1.6. Bioenergetics role of potassium ions.....	47
Chapter2. BASIC PROCESSES OF ENERGY EXCHANGE	
2.1. What is energy exchange	56
2.2. Basic processes of energy exchange in the cell	57
2.3. Fermentation and mechanisms of substrate phosphorylation	61
2.4. Respiration and mechanisms of oxidative phosphorylation	79
2.4.1. Krebs citric acid cycle	79
2.4.2. Components of respiratory chains	83
2.4.3. Organization of respiratory chains in mitochondria: complexes and operation	91
2.4.4. Peculiarities of respiratory chains of microbes.....	110
2.4.5. Energy yield of Krebs cycle and respiration.....	119
2.5. Oxidation of fatty acids.....	121
2.6. Forms, mechanisms and energetics of photosynthesis	126
2.7. Photosynthesis in archaebacteria (archaea)	147
Chapter 3. ENERGETIC COUPLING IN BIOLOGICAL MEMBRANES	
3.1. Energetic coupling and synthesis of ATP.....	155
3.2. Chemiosmotic theory of energetic coupling.....	168
3.3. Alternative hypothesises of energetic coupling	177
Chapter 4. ENERGY UTILIZATION AND WORK IN THE LIVING ORGANISMS	
4.1. Energy balance and work in living organisms.....	180
4.2. Mechanical work. Principles and forms of mobility.....	180
4.2.1. Muscles contraction.....	181
4.2.2. Microbial whims and movement mechanisms.....	188
4.3. Chemical work. Synthesis of substances in the living cell	193
4.4. Osmosis Work. transfer of materials to biological membranes.....	196
4.5. $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ is a regulator for the structure and activity of the proteins	216
4.6. Transfer of ATP and proton gradient in a live cell	219
Chapter 5. HUMAN BIOENERGETIC DISEASES	
5.1. General description and examples of bioenergetic diseases	222
5.2. Prospects for the diagnosis and treatment of bioenergetics diseases.....	238

Chapter 6. APPLIED BIOENERGETICS ISSUES	
6.1. Biological electrochemical devices and electric current.....	243
6.2. Biofuels types and production characteristics.....	250
6.3. Organic waste recycling and cleaning of environment.....	269
6.4. Bioenergetics in bioinformatics	272
Scientists guide	275
Terms and item guidelines	278
LITERATURE	287

ԵՐԵՎԱՆԻ ՊԵՏԱԿԱՆ ՀԱՄԱԼՍԱՐԱՆ

ԱՐՄԵՆ ԹՈՂՈՒՆՅԱՆ

ԿԵՆՍԱԼԷՆԵՐԳԵՏԻԿԱ

Դ ա ս ա գ ի ր ք

Համակարգչային ձևավորումը՝ Կ. Չալաբյանի
Կազմի ձևավորումը՝ Ա. Պատվականյանի
Հրատ. սրբագրումը՝ Հ. Ասլանյանի

Տպագրված է «Time to Print» օպերատիվ տպագրությունների սրահում:
ք. Երևան, Խանջյան 15/55

Ստորագրված է տպագրության՝ 07.10.2019:
Չափսը՝ 70x100 $\frac{1}{16}$: Տպ. մանուլը՝ 18,25:
Տպաքանակը՝ 200:

ԵՊՀ հրատարակչություն
ք. Երևան, 0025, Ալեք Մանուկյան 1
www.publishing.am