

Mikrobiyal Hücre Yapısı ve İşlevi

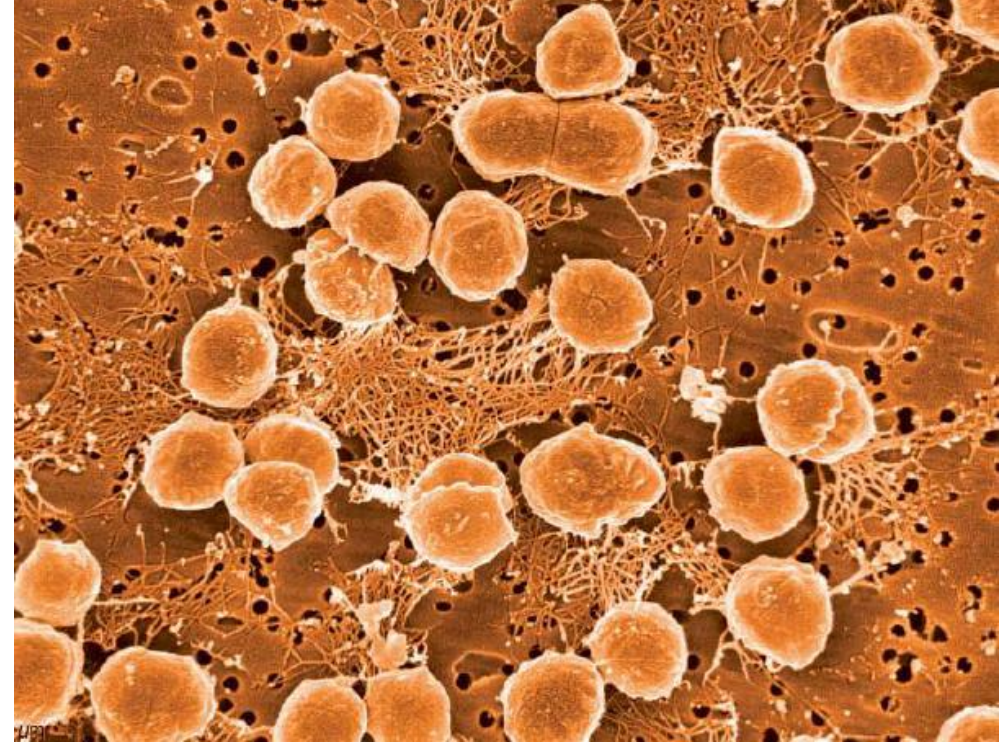
Prof. Dr. Bektaş TEPE

Mikrobiyoloji

Bölüm 2

Mikroorganizmalarda Hareketliliğin Önemi

- Mikroorganizmalar için hareketlilik yeni habitatları keşfetme ve kaynaklardan yararlanma fırsatı sağlar.
- *Escherichia coli* üzerinde yapılan 50 yılı aşkın araştırmalar, bakteriyel kamçının bir pervane gibi döndüğünü ortaya koymuştur.
- Bu hareketin ATP ile değil, proton-motor kuvveti ile sağlandığı anlaşılmıştır.
- Diğer bakterilerde yapılan çalışmalar, kamçı yapısının ve işlevinin genel olarak korunduğunu göstermiştir.



Archaea Türlerinde Hareketliliğin Keşfi

- Archaea türlerinin keşfiyle birlikte bazı türlerin de hareketli olduğu hızla anlaşılmıştır.
- Örneğin *Methanocaldococcus* gibi bazı Archaea türleri, bakterilere benzer şekilde dönen kamçılara sahiptir.
- Bu nedenle ilk başta, arkeal kamçıların yapısal olarak bakteriyel kamçılarla akraba olduğu varsayılmıştır.
- Ancak arkeal kamçının ayrıntılı incelenmesi bu varsayımı tamamen değiştirmiştir.

Arkeal Kamçı Yapısındaki Temel Farklılıklar

- Çalışmalar, arkeal kamçıların bakteriyel kamçılara göre daha ince olduğunu göstermiştir.
- Bakteriyel kamçılar tek tip flagellin proteini içerirken arkeal kamçılar en az üç farklı proteinden oluşmaktadır.
- Bu proteinlerin hiçbiri flagellin ile yapısal benzerlik göstermemektedir.
- Kamçıyı döndüren motor proteinlerinin yapısı da iki grup arasında belirgin şekilde farklıdır.

Bakterilerde Tip IV Pilus ile Beklenmedik Benzerlik

- Genomik çalışmalar, arkeal kamçının bakteriyel kamçıya değil tip IV pilusa benzediğini ortaya koymuştur.
- Bakterilerde tip IV piluslar dönmez, “twitching motility” adı verilen kısa sıçrayıcı hareketi sağlar.
- Bu yapılar birçok patojen bakterinin konak dokularına tutunmasında önemlidir.
- Tip IV pilus aktiviteleri ATP ile çalışır ve arkeal kamçının dönüşünü de ATP sağlar.

Evrimsel Bir Örnek: Dönen Tip IV Pilus

- Arkeal kamçı, bu nedenle “dönen tip IV pilus” olarak tanımlanmaktadır.
- Bu durum, evrimin tek bir yapıyı farklı işlevlere dönüştürebileceğinin güzel bir örneğidir.
- Bu bulgular, yerleşik bilimsel paradigmaların farklı türlerin incelenmesiyle nasıl değişebileceğini göstermektedir.
- Özellikle bakteriyel kamçı hakkındaki klasik görüşler Archaea araştırmalarıyla önemli ölçüde yeniden şekillenmiştir.

Hücresel Çeşitlilik İncelemesine Giriş

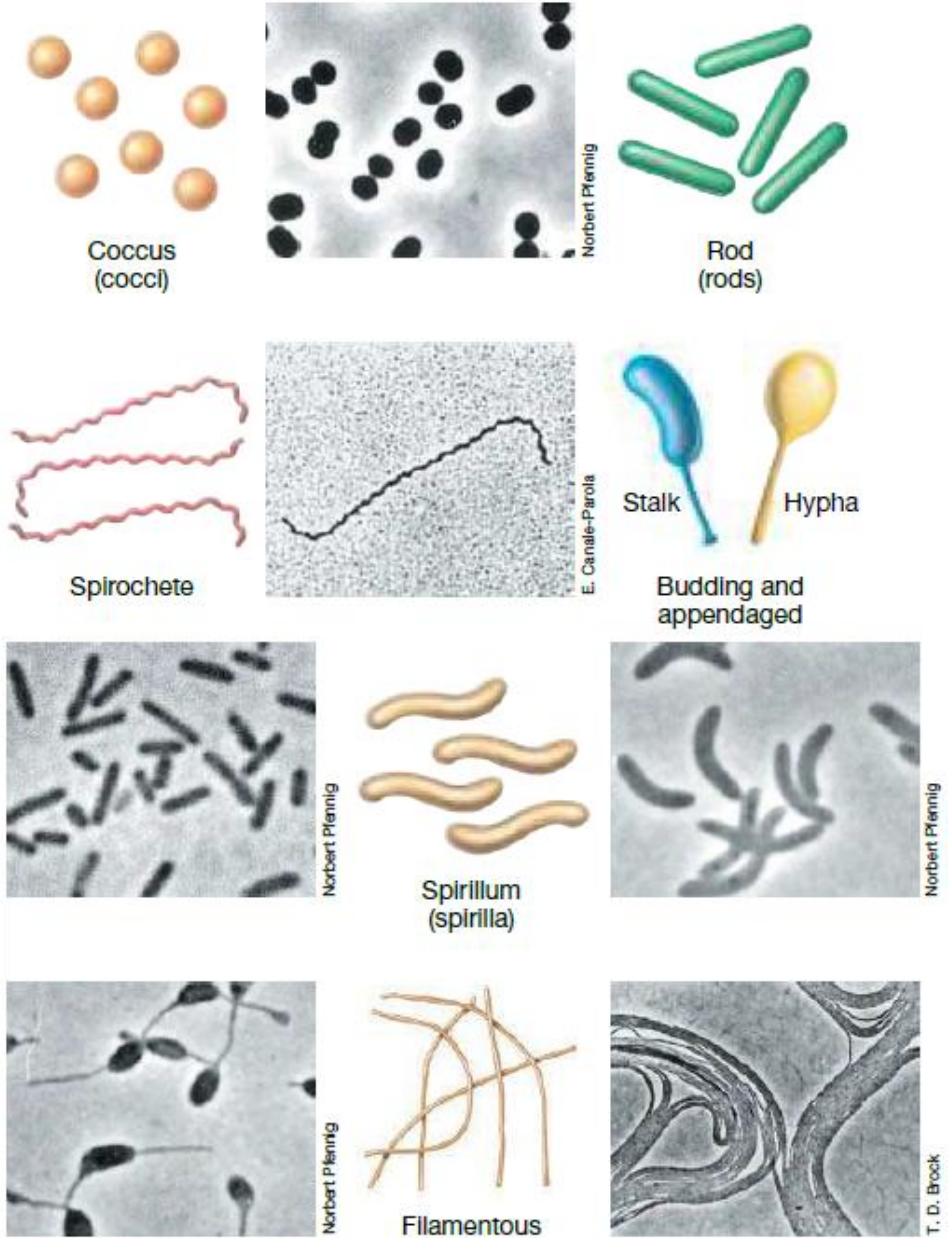
- Mikrobiyal dünya geniş bir çeşitlilik sunduğundan, hücre yapısı ve işlevinin ayrıntıları önem taşır.
- Bu bölümde, mikroorganizmaların hücresel özellikleri daha ayrıntılı bir şekilde ele alınacaktır.
- Mikroskobik incelemeler, mikroorganizmaların şekil ve boyut açısından büyük bir değişkenlik gösterdiğini ortaya koyar.
- Hem prokaryotik hem ökaryotik mikroorganizmaların boyut ve form çeşitliliği biyolojilerini ve ekolojilerini doğrudan etkiler.

Hücre Şeklinin Önemi

- Hücre şekli, mikroorganizmaların tanımlanmasında ve sınıflandırılmasında önemli bir ipucu sağlar.
- Çevresel koşullar, hücre şeklinin evrimsel olarak korunmasında etkili olabilir.
- Mikroskopik incelemeler, hücre şekillerinin ekolojik ve fizyolojik işlevlerle ilişkili olduğunu göstermektedir.
- Bu nedenle hücre şekli, mikrobiyal biyolojinin temel çalışma konularından biridir.

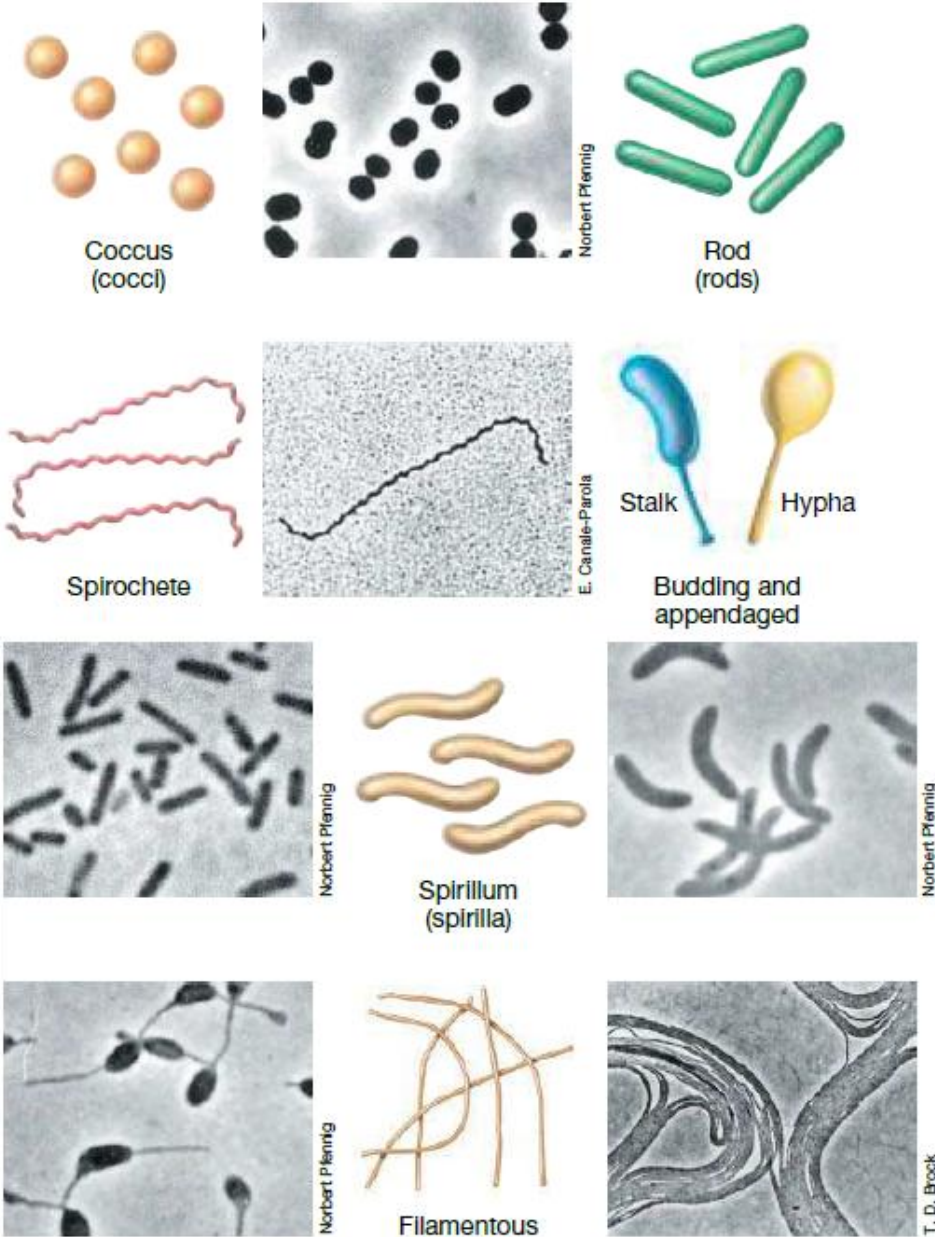
Hücre Morfolojisi Kavramına Giriş

- Mikrobiyolojide “morfoloji” terimi hücrenin şeklini ifade eder.
- Bakteri ve Archaea’da birden fazla temel hücre şekli görülmektedir.
- Bu temel şekiller mikrobiyologların sıkça kullandığı kavramlardır.



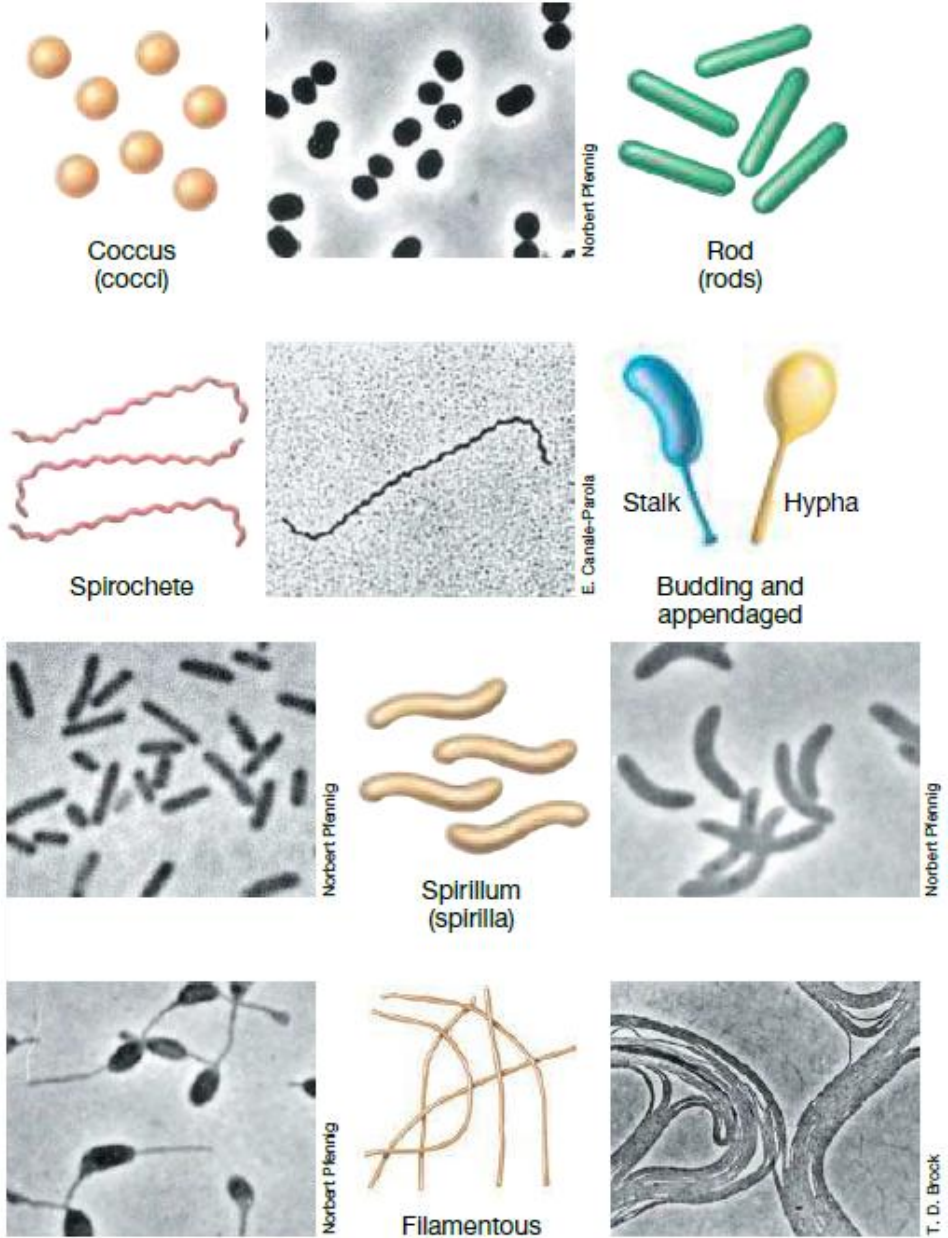
Prokaryotlarda Temel Hücre Şekilleri

- Küresel ya da oval şekilli hücreler “kokus” olarak adlandırılır (çoğul: koksi).
- Silindirik hücreler “rod” veya “basillus” olarak bilinir.
- Gevşek ya da hafif spiral şekilli hücreler “spirilla” olarak adlandırılır.
- Bu temel şekiller, pek çok Bakteri ve Archaea türünün sınıflandırılmasında kullanılır.



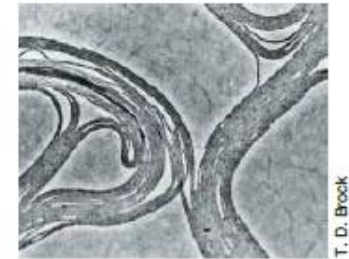
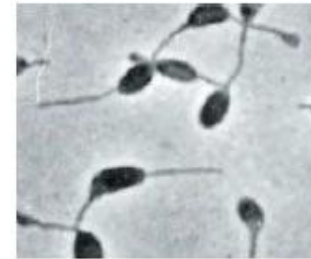
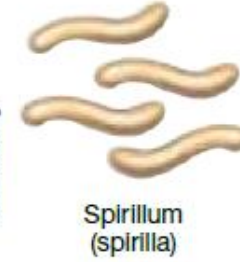
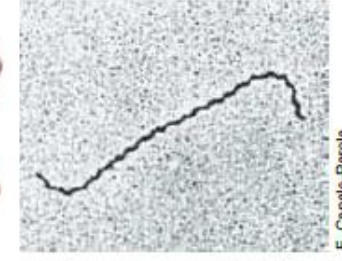
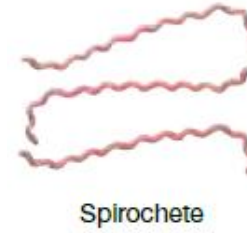
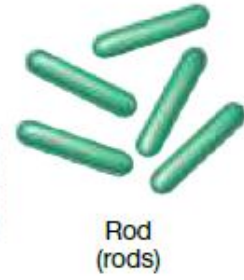
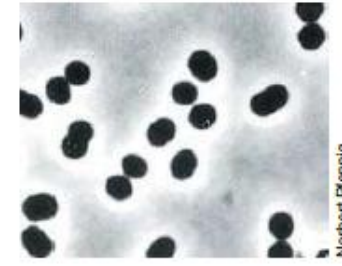
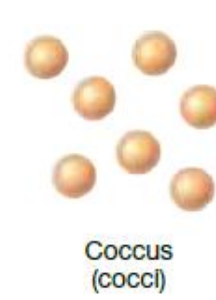
Hücrelerin Gruplaşma Eğilimleri

- Bazı Bakteri ve Archaea türleri bölünmeden sonra birbirinden ayrılmayarak tipik dizilimler oluşturur.
- *Streptococcus* uzun zincirler hâlinde dizilim gösteren koklara bir örnektir.
- *Sarcina* üç boyutlu küpler oluşturan koksi türlerindendir.
- *Staphylococcus* ise üzüm salkımına benzer kümeler oluşturan koksi yapılarındandır.



Daha Az Görülen Morfolojik Gruplar

- “Spiroket” adı verilen bakteriler sıkı şekilde kıvrılmış hücre yapısıyla kolayca tanınır.
- Bazı bakteriler uzun tüp ya da sap biçiminde hücresel uzantılar oluşturur (appendaged forms).
- Filamentöz bakteriler uzun ve ince hücre zincirleri ya da tekil ince hücreler oluşturur.
- Bu örnekler, mikrobiyal morfolojinin sanılandan çok daha çeşitli olduğunu göstermektedir.



Morfolojik Çeşitlilikte Süreklilik

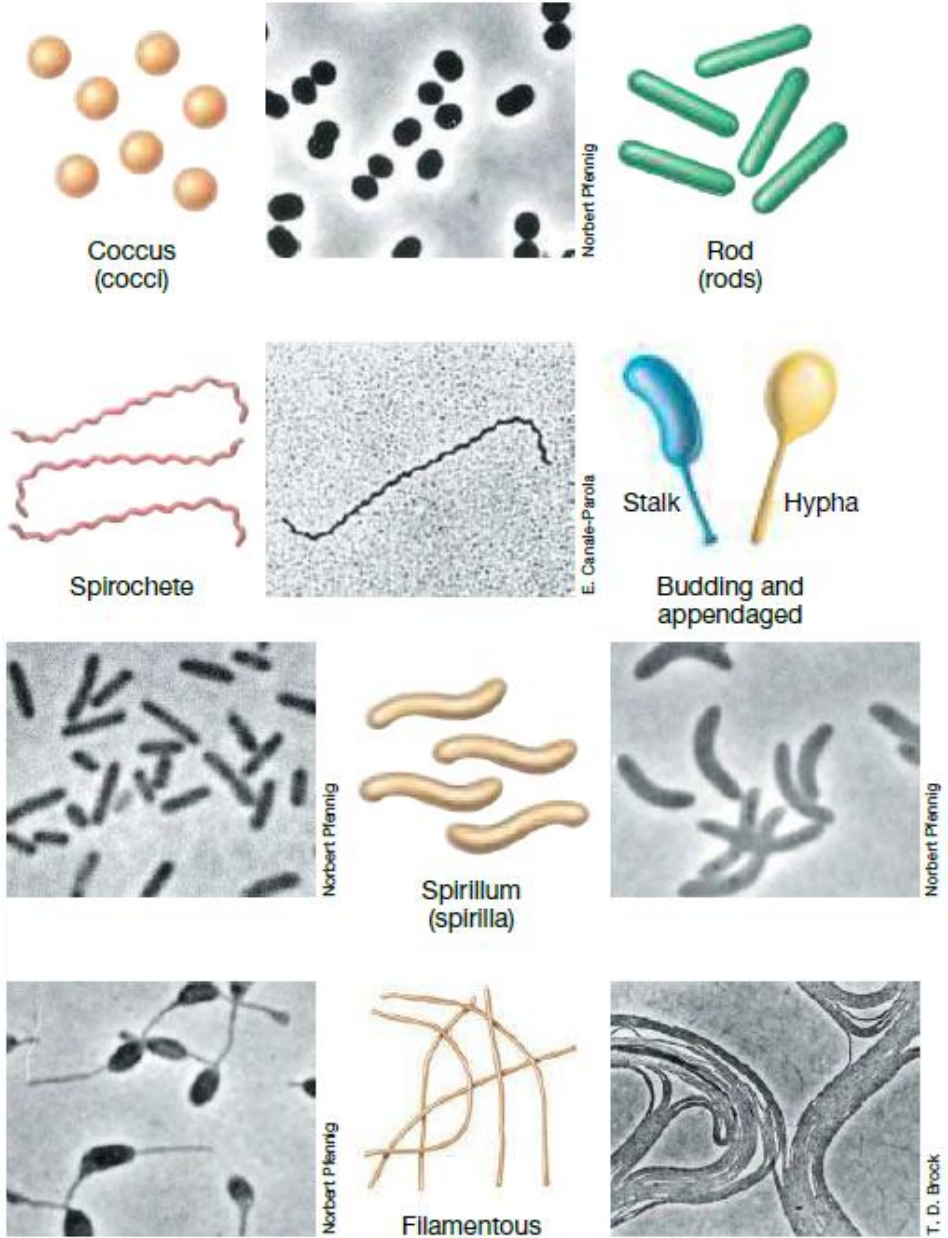
- Hücre şekilleri basit üç-beş kategoriyle sınırlı olmayıp geniş bir varyasyon spektrumu oluşturur.
- Aynı “rod” grubunda bile kısa, uzun, ince veya kalın çubuk biçimleri görülebilir.
- Doğada kare şeklinde hatta yıldız şeklinde bakterilere bile rastlanabilmektedir.
- Bu nedenle hücresel morfolojiler bir süreklilik içinde yer almakta ve çevresel koşullara bağlı olarak çeşitlenmektedir.

Hücre Morfolojisi ve Biyoloji Arasındaki İlişki

- Hücre morfolojisi kolayca gözlemlenebilse de bir hücrenin diğer biyolojik özelliklerini öngörmek için yeterli değildir.
- Mikroskopta aynı biçimde görünen çubuk şekilli Archaea ve Bakteriler farklı filogenetik domainlere aittir.
- Morfoloji tek başına fizyoloji, ekoloji veya patojenite gibi temel özellikleri tahmin etmeye imkân vermez.
- Buna rağmen morfoloji, tür tanımlamalarında her zaman kaydedilen temel bir özelliktir.

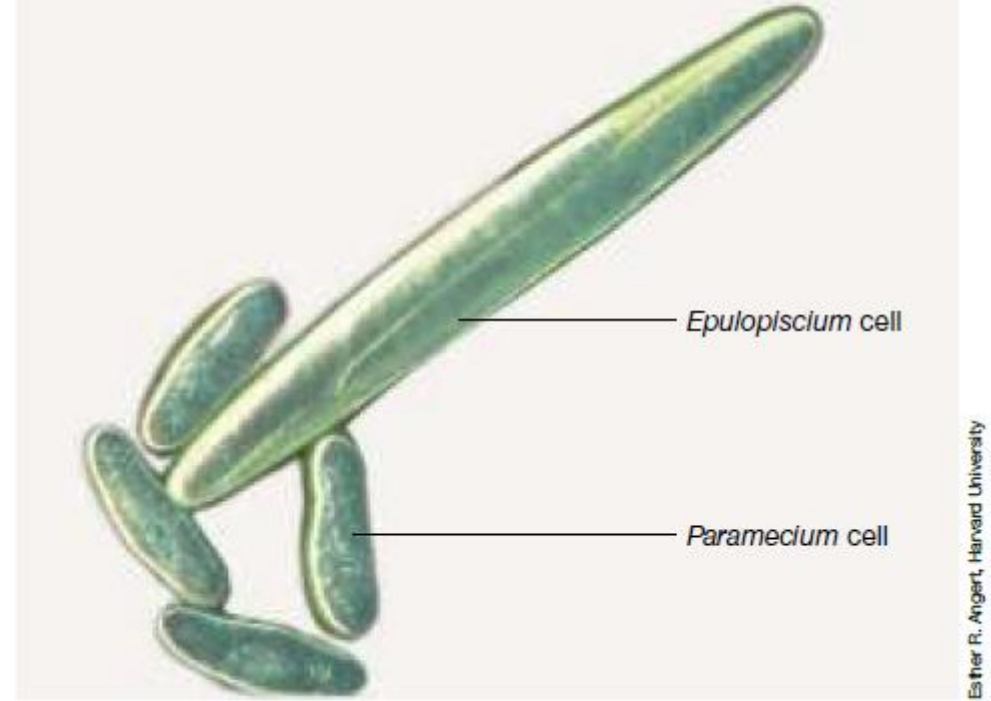
Hücre Şeklinin Evrimsel Arka Planı

- Bir türün neden belirli bir morfolojiye sahip olduğu sorusu tam olarak aydınlatılmış değildir.
- Hücre şekli, o türün habitatında rekabetçi başarısını artıracak seçim baskılarının bir sonucudur.
- Besin kısıtlı ortamlarda yüksek yüzey-hacim oranı sağlayan küçük hücreler ve uzantılı formlar avantaj sağlayabilir.
- Viskoz ortamlarda hareket eden türler spiral ya da helezonik şekiller geliştirirken, yüzey boyunca kayan türler filamentöz yapılardan yararlanabilir.



Prokaryot Dünyasında Hücre Boyutlarının Aralığı

- Bakteri ve Archaea hücreleri yaklaşık 0.2 μm ile 700 μm arasında değişen geniş bir boyut aralığına sahiptir.
- Kültüre alınmış çubuk biçimli türlerin çoğu 0.5–4 μm genişlikte ve 15 μm 'den daha kısa yapıdadır.
- Çok büyük bakterilerden *Epulopiscium fishelsoni*, 600 μm 'yi aşan hücre uzunluğuyla dikkat çeker.
- Bu tür, büyük hücre hacmine uyum sağlamak için genomunun çok sayıda kopyasını taşır.



Esther R. Angart, Harvard University



En Büyük Prokaryot Hücreler ve Nedenleri

- Bilinen en büyük bakteri olan *Thiomargarita*'nın hücreleri yaklaşık 750 µm çapındadır ve çıplak gözle görülebilir.
- Bu türün büyük boyutunun, kükürt depolayabilmek için evrimleşmiş olabileceği düşünülmektedir.
- Archaea içerisinde *Epulopiscium* veya *Thiomargarita* kadar büyük türler bilinmemektedir.
- Bunun nedeni, bu türlerin henüz keşfedilmemiş olması ihtimaliyle de açıklanabilir.



Heide Schulz-Vogt

Prokaryot Hücrelerde Boyut ve Besin Alımı

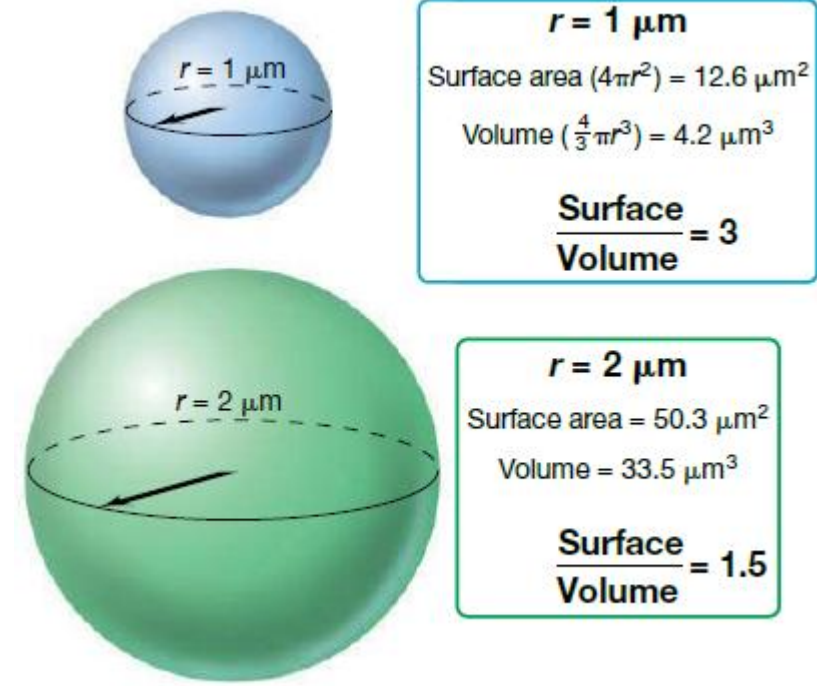
- Prokaryotlarda üst boyut sınırının besin taşıma kapasitesinin azalmasıyla ilişkili olduğu düşünülmektedir.
- Çok büyük hücrelerde yüzey-hacim oranının düşmesi, besin alımını ve metabolizmayı sınırlayabilir.
- Bu nedenle çok büyük hücreler prokaryotik dünyada oldukça nadirdir.
- Ortalama bir bakterinin, örneğin *E. coli*'nin boyutları 1–2 μm olup prokaryotik canlılar için tipiktir.

Prokaryot ve Ökaryot Boyutlarının Karşılaştırılması

- Ökaryot hücreleri 2 μm 'den 600 μm 'ye, hatta daha büyük değerlere kadar değişen geniş bir boyut dağılımı gösterir.
- Ancak çok küçük ökaryotik mikroorganizmalar (yaklaşık 6 μm 'den küçük olanlar) oldukça enderdir.
- Bu bölümü takip eden kısımlarda mikrobiyal ökaryotların dünyası daha ayrıntılı incelenecektir.
- İlerleyen kısımlarda prokaryot ve ökaryot çeşitliliğinin temel farkları açıklanacaktır.

Yüzey-Hacim Oranı: Hücre Boyutunun Temel Etkisi

- Küçük hücreler büyük hücrelere göre daha yüksek yüzey-hacim oranına sahiptir.
- Bir kok hücreinde hacim yarıçapın küpüne, yüzey alanı ise karesine bağlı olduğu için S/V oranı $3/r$ şeklindedir.
- Hücre boyutu arttıkça S/V oranı azalır ve besin değişim hızı yavaşlar.
- Bu değerler, *Pelagibacter ubique* için 22, *E. coli* için 4.5 ve *E. fishelsoni* için 0.05 şeklindedir.



S/V Oranı ve Hücresel Büyüme Dinamikleri

- Besin ve atıkların çevreyle değişim hızı doğrudan S/V oranına bağlıdır.
- Yüksek S/V oranına sahip küçük hücreler daha hızlı büyüme potansiyeline sahiptir.
- Aynı miktarda besinle küçük hücrelerden oluşan daha büyük bir popülasyon desteklenebilir.
- Bu durum, ekosistem içinde küçük hücrelerin rekabet gücünü artırır.

Mutasyon Birikimi ve Evrimsel Hız

- Her hücre bölünmesinde kromozom kopyalanır ve bu süreçte ara sıra mutasyonlar oluşur.
- Mutasyon oranları genelde tüm hücrelerde benzer olduğu için daha fazla bölünme daha fazla mutasyon demektir.
- Mutasyonlar evrimin hammaddesi olduğundan küçük hücre popülasyonları daha geniş bir evrimsel varyasyon havuzu oluşturur.
- Prokaryotların haploid olması, mutasyonların hemen ifade edilmesini sağlar ve evrimsel hızlarını artırır.

Ökaryotlarda Genetik Yapı ve Evrimsel Sonuçlar

- Ökaryot hücrelerinin daha büyük olması S/V oranını düşürür ve büyüme hızlarını sınırlar.
- Diploid genetik yapı, bir genin mutasyona uğramış kopyasının diğer sağlıklı kopya tarafından maskelenmesine yol açar.
- Bu durum ökaryotlarda evrimsel değişimlerin daha yavaş ilerlemesine katkı sağlar.
- Prokaryotların hızlı adaptasyon göstermesi bu temel boyut ve genetik farklarla yakından ilişkilidir.



Hücre Boyutunun Alt Sınırları Neden Vardır?

- Doğada çok küçük hücrelerin seçim avantajı olacağı düşünülse de hücre boyutunun bir alt sınırı bulunur.
- Serbest yaşayan bir hücrenin proteinler ve nükleik asitler gibi temel bileşenlerini taşıyabilmesi için yaklaşık 0.15–0.2 μm çap zorunlu bir alt sınırdır.
- Bu nedenle bakteriler arasında çok küçük hücreler bulunsa da, hücreler bu boyutun daha altına genellikle inemez.

Doğada Bulunan En Küçük Prokaryotlar

- Açık okyanus suları, çapları 0.2–0.4 μm arasında değişen çok küçük prokaryotlarla yoğun şekilde doludur.
- Dünya'nın derin yeraltı ekosistemlerinde de yaklaşık 0.2 μm çapında bakteriyel ve archaeal hücreler keşfedilmiştir.
- Bu hücre toplulukları, olağan prokaryotlardan çok daha küçük oldukları için “ultramicrobacteria” olarak adlandırılır.

Ultramikrobakterilerin Genom Özellikleri

- Ultramikrobakterilerin genomları incelendiğinde, çoğu zaman oldukça sadeleşmiş (streamlined) bir yapıya sahip oldukları görülür.
- Bu hücrelerde birçok temel gen eksiktir ve gerekli bazı işlevler genellikle başka mikroorganizmalar veya konak canlılar tarafından sağlanır.
- Evrimsel başarıları, büyük ölçüde minimalist biyokimya ve zorunlu ortak yaşam (obligate association) ilişkilerine dayanır.

Zorunlu Ortak Yaşamın Rolü

- Bu küçük hücreler, başka bir organizmayla kurdukları özel ilişki olmadan çoğu zaman hayatta kalamazlar.
- Bazı durumlarda, bu karşılıklı bağımlılık öylesine özelleşmiştir ki her iki taraf da partneri olmadan yaşayamaz.
- Derslerimizin ilerleyen bölümlerinde, Bacteria ve Archaea'nın hem büyük hem de küçük genomları daha detaylı ele alınacaktır (özellikle Bölüm 9).

Hücre Zarı ve Hücre Duvarının Temel Rolü

- Sitoplazmik zar ve hücre duvarı, hücrenin en temel iki yapısal birimidir.
- Sitoplazmik zar, çözünmüş maddelerin giriş-çıkışını kontrol eden bir geçit görevi görür.
- Hücre duvarı ise ozmotik basınca karşı hücreye mekanik dayanıklılık kazandırır.

Sitoplazmik Zarı Tanıyalım

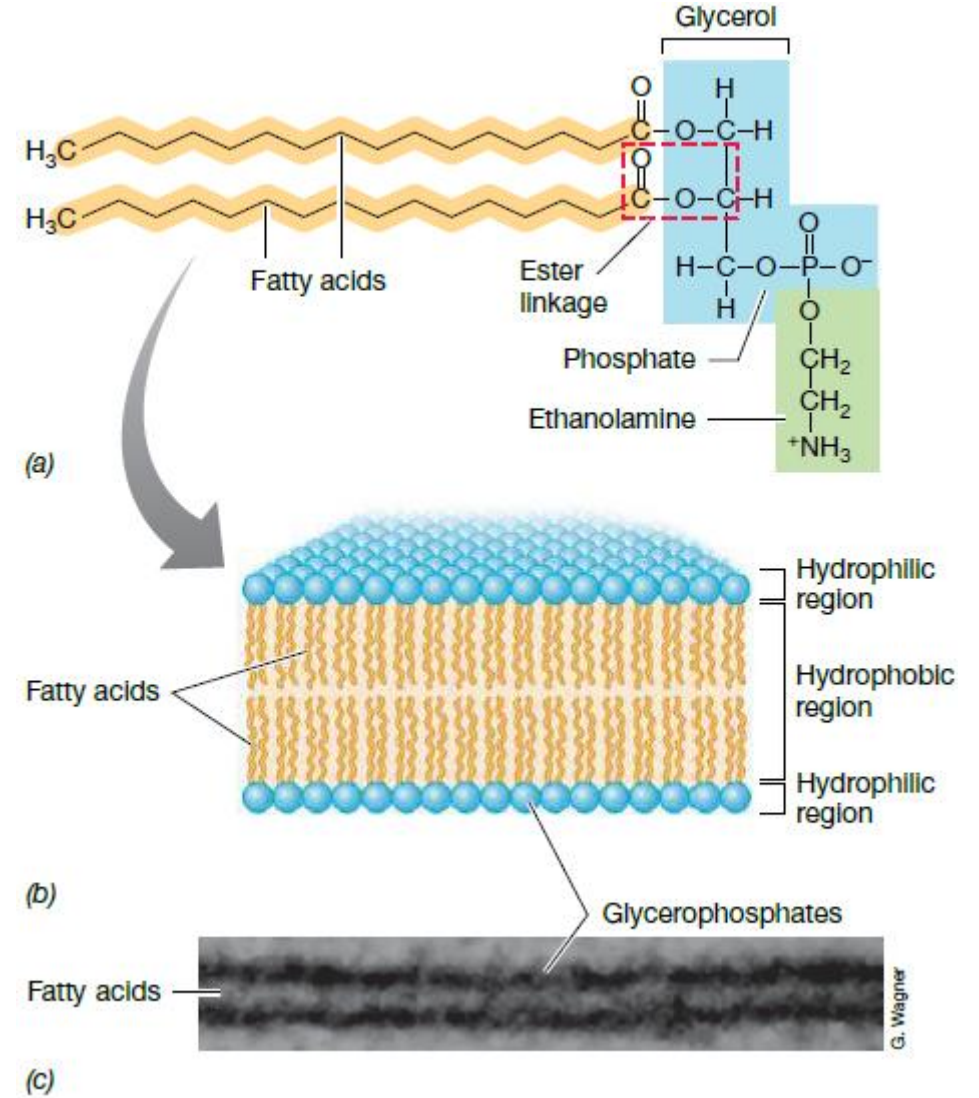
- Sitoplazmik zar, hücre içi sıvı olan sitoplazmayı dış ortamdan ayırır.
- Zarın kendisi fiziksel olarak zayıf olmasına rağmen seçici geçirgenlik açısından ideal bir yapıdır.
- Hücrenin büyümesi için besinlerin içeri alınması ve atıkların dışarı verilmesi bu zar üzerinden gerçekleşir.

Zar Üzerindeki Proteinlerin Önemi

- Zar üzerinde yer alan çeşitli proteinler, madde taşınması ve enerji metabolizmasının büyük bölümünü yürütür.
- Bazı proteinler taşıyıcı olarak görev yaparken bazıları enerji dönüşümlerinin merkezinde yer alır.
- Bu nedenle sitoplazmik membran, yalnızca bir sınır değil aynı zamanda aktif bir metabolik platformdur.

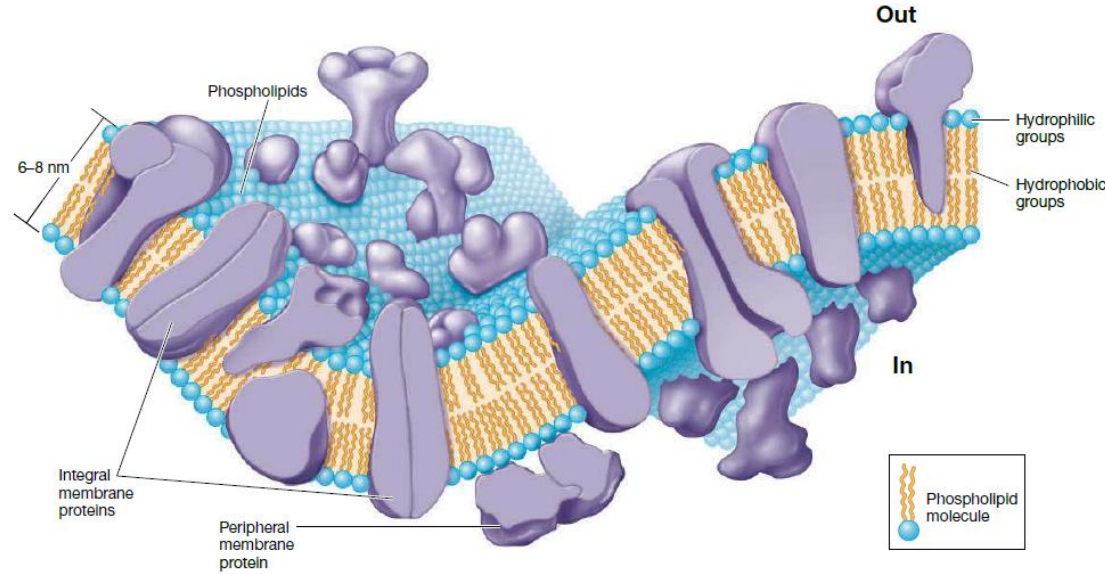
Bakteriyel Sitoplazmik Zarın Yapısı

- Tüm hücrelerde sitoplazmik zar, fosfolipit çift tabakasından ve bu tabakaya gömülü proteinlerden oluşur.
- Fosfolipitlerin bir kısmı hidrofobik, bir kısmı hidrofilik yapıdadır; bu özellik, zarın suya karşı davranışını belirler.
- Bakterilerde ve ökaryotlarda hidrofobik bölüm yağ asitlerinden, hidrofilik bölüm ise fosfat ve ek gruplar içeren gliserolden oluşur.



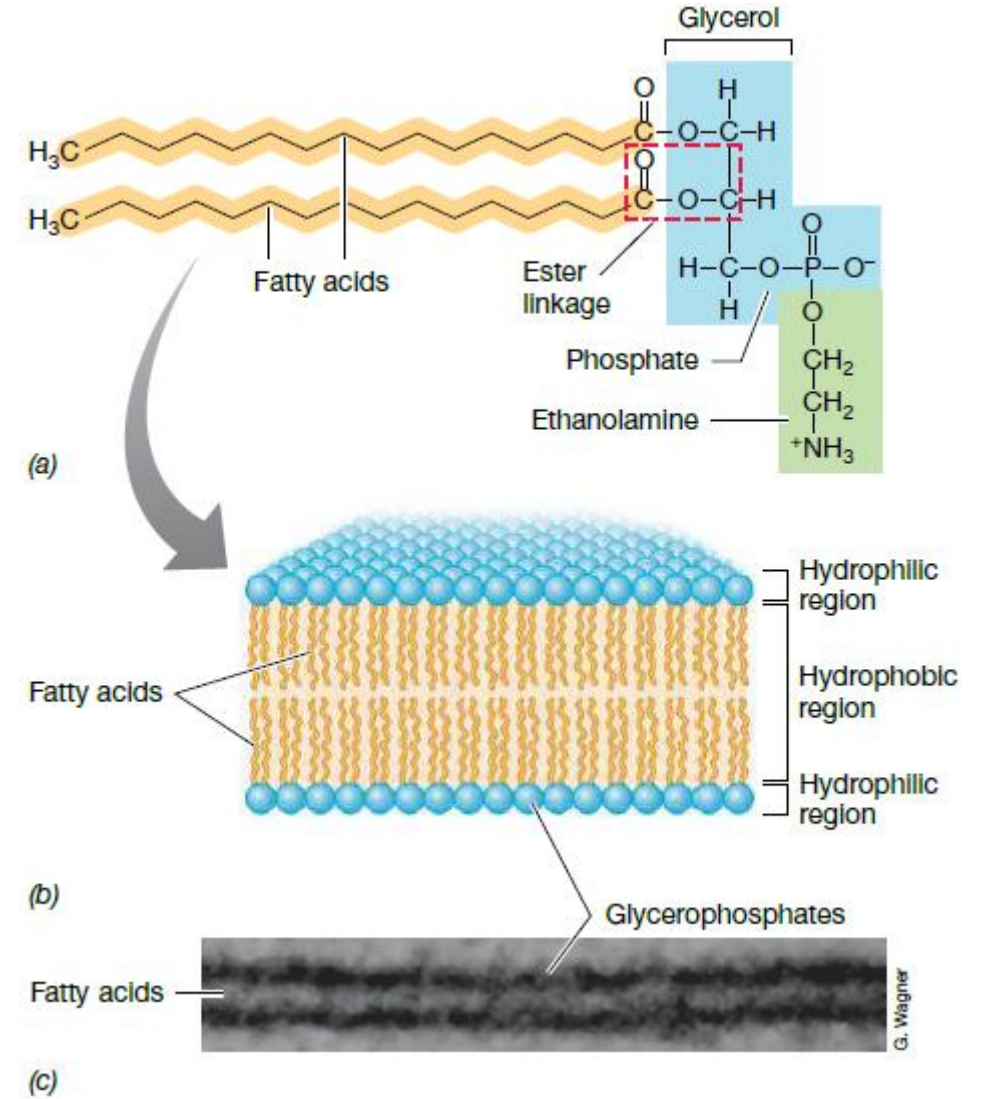
Lipit Çift Tabakasının Yapısı

- Yağ asitleri zara doğru içeri bakan hidrofobik bir bölge oluşturur; dış ve iç yüzeyler ise hidrofilik kısımlarla çevrilidir.
- Bu yapı “lipit çift tabakası” olarak adlandırılır ve her fosfolipitin bir “yaprak” oluşturması nedeniyle “birim zar” olarak da bilinir.



Lipit Çift Tabakasının Yapısı

- Zar yalnızca 8–10 nm kalınlığındadır ancak Transmisyon Elektron Mikroskopisi ile kolayca görüntülenebilir (Figür c).

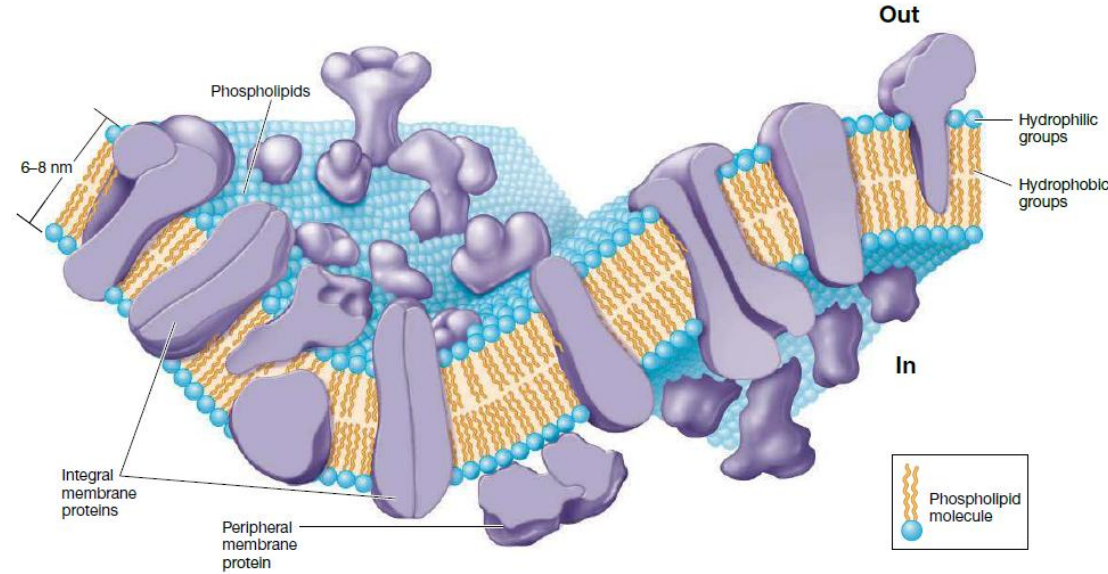


Zarın Dayanıklılığını Artıran Moleküller

- Bazı bakterilerde zar, hopanoid adı verilen sterol benzeri moleküllerle güçlendirilir.
- Hopanoidler, ökaryotlarda hücre zarını güçlendiren sterollere benzer bir işlev görür.
- Steroller özellikle hücre duvarı olmayan ökaryotik hücrelerde zarın stabilitesi için önemlidir.

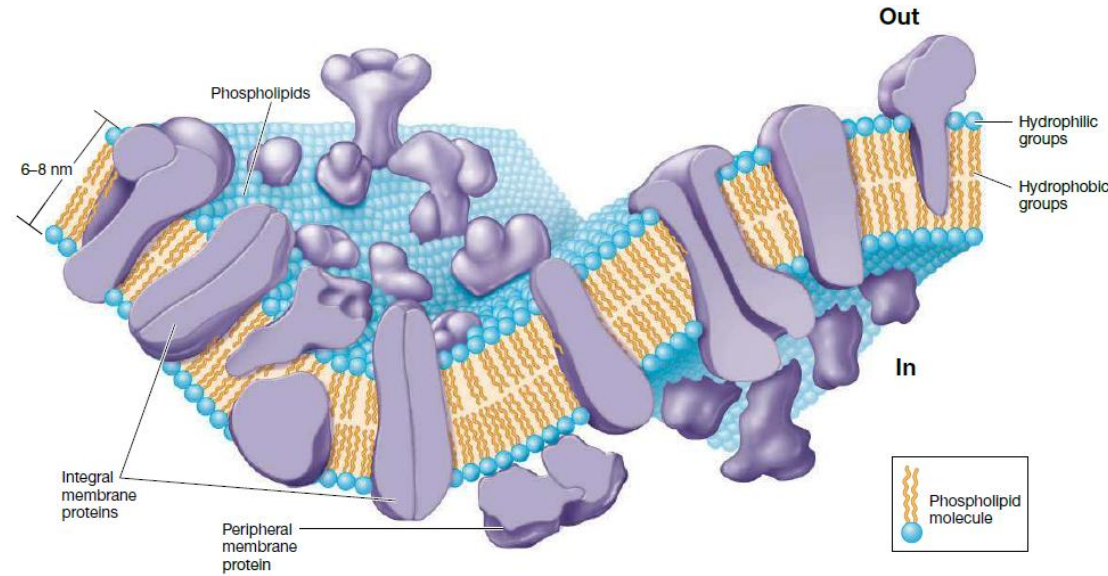
Zar Proteinleri: İntegral ve Periferik

- Zarın içine sıkıca gömülü olan proteinler integral membran proteinleri olarak adlandırılır.
- Zara daha gevşek şekilde tutunanlar ise periferik membran proteinleridir.



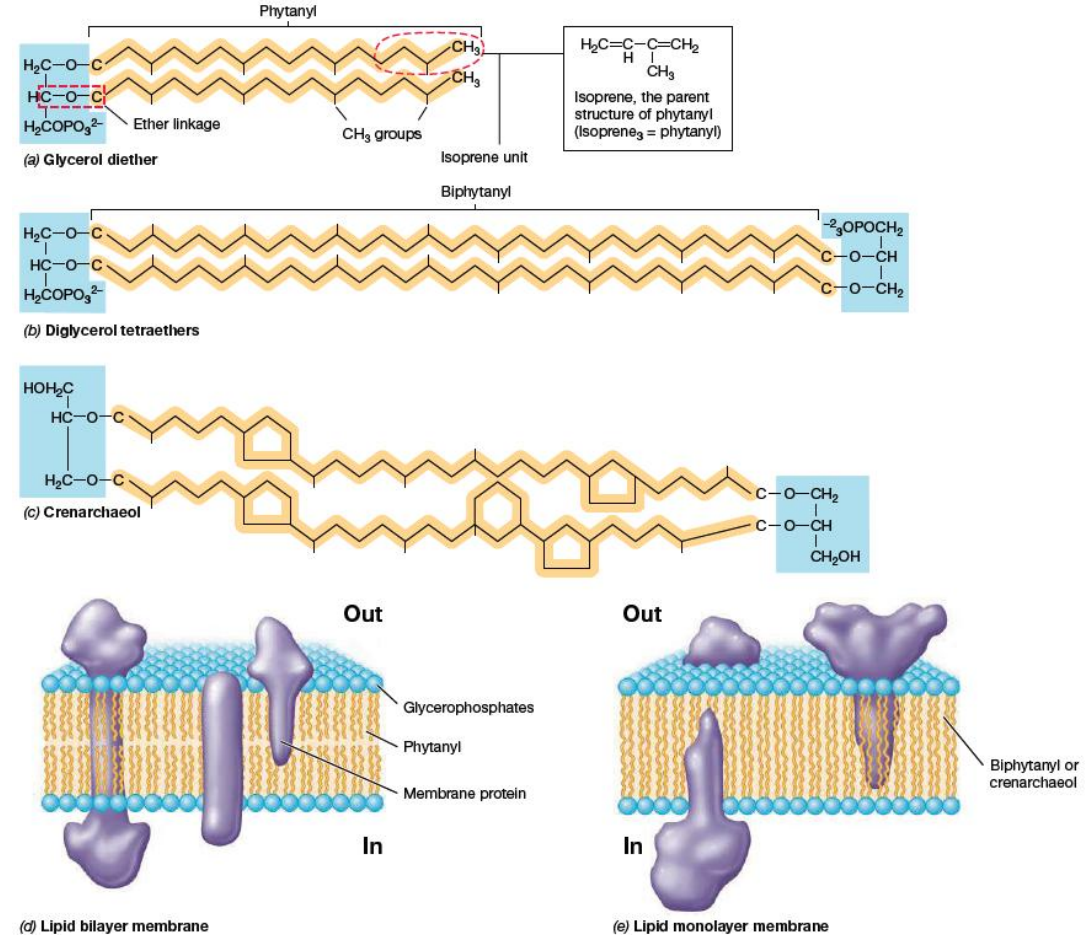
Zar Proteinleri: İntegral ve Periferik

- Periferik proteinlerin bir kısmı lipoprotein yapısındadır ve lipid kuyrukları sayesinde zara tutunur.
- Bu proteinler, integral proteinlerle birlikte enerji metabolizması ve madde taşınmasında kritik rol oynar.



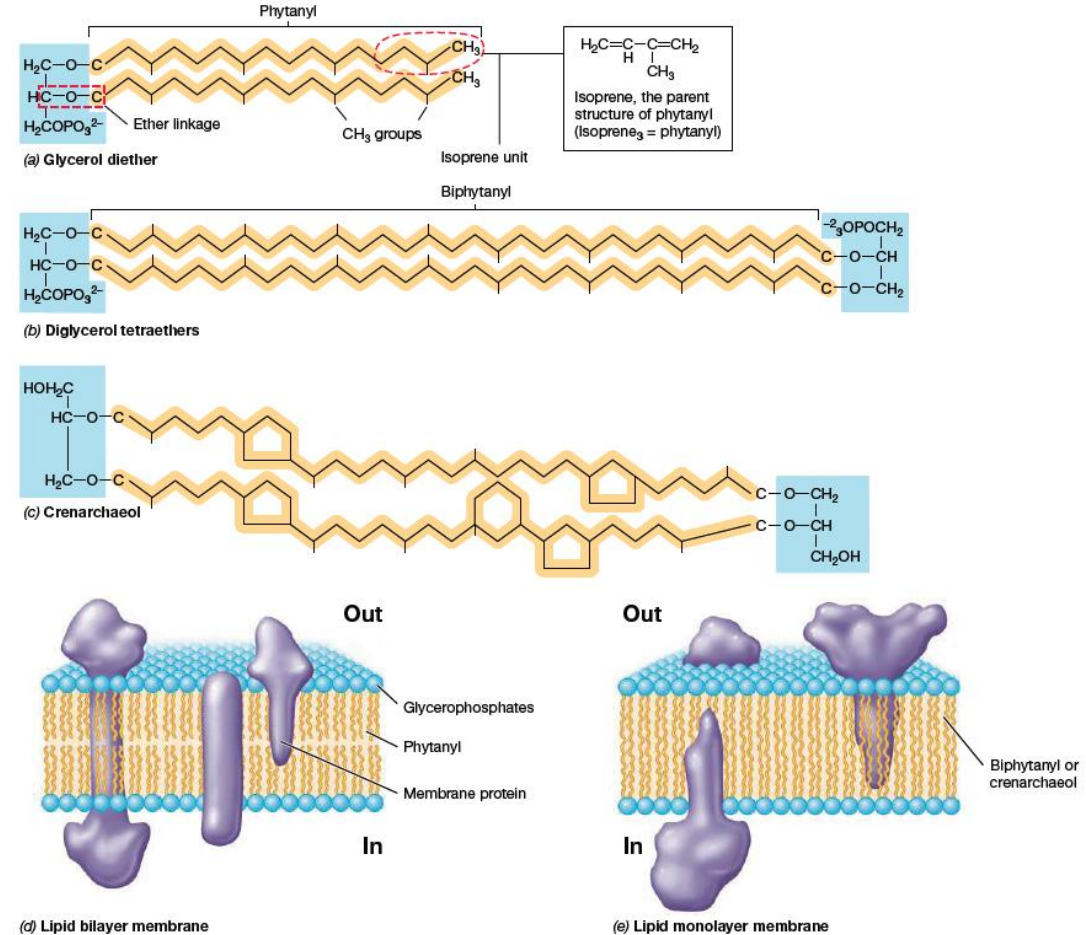
Archaea Zarlarına Genel Bakış

- Archaea hücrelerinin sitoplazmik zarı, yapı olarak Bakteri ve Ökaryotların zarlarına benzer, ancak kimyasal açıdan belirgin farklılıklar gösterir.
- Bakteri ve Ökaryotlarda yağ asitleri gliserole ester bağlarıyla tutunurken, Archaea'larda gliserol ile hidrokarbon zinciri arasında eter bağları bulunur.
- Archaea zarlarının hidrofobik kısmı, yağ asitleri yerine izopren birimlerinden oluşur.



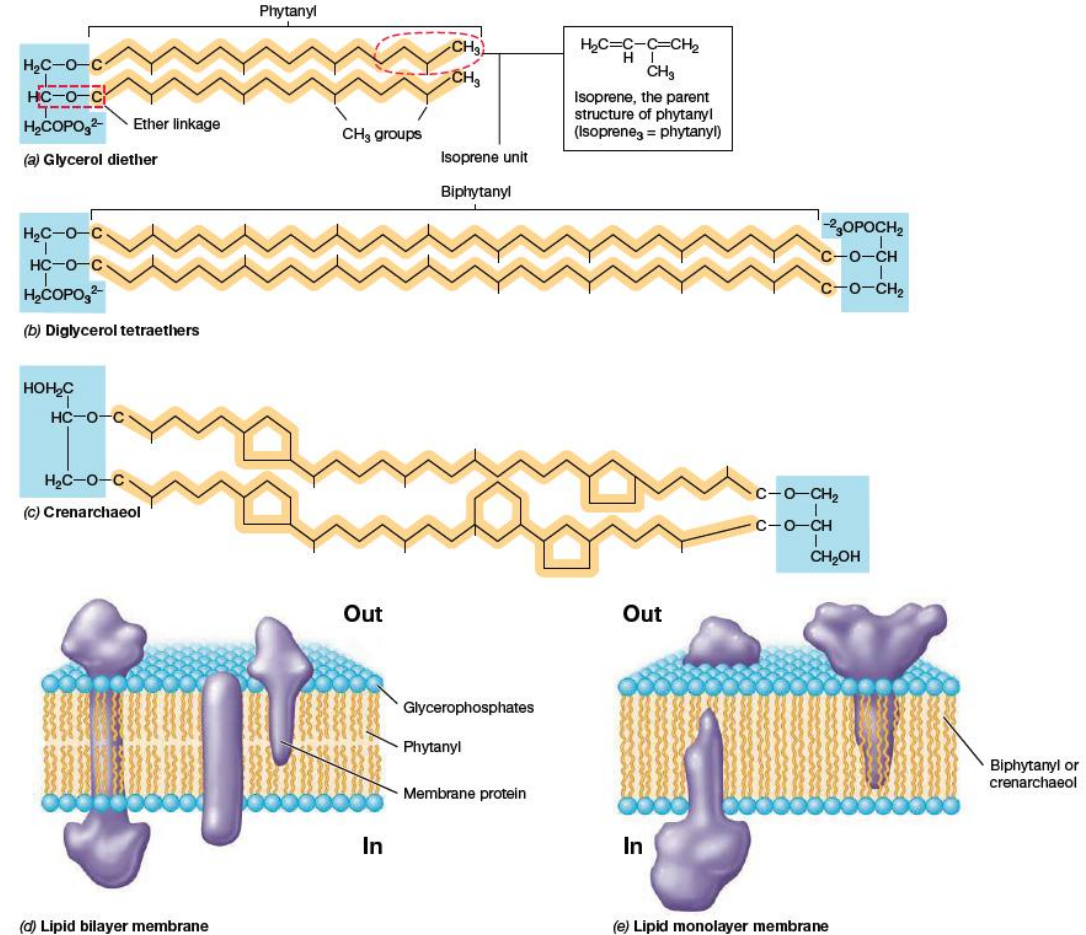
Archaea'lara Özgü Lipid Türleri

- Archaea zarları, C_{20} uzunluklu fitanil grupları içeren fosfogliserol dietherlerden veya C_{40} uzunluklu bifitanil grupları içeren difosfogliserol tetraetherlerden oluşabilir.
- Tetraether lipidlerde, iki fitanil zincirinin uç uca bağlanmasıyla tek tabakalı bir 'lipid monolayer' oluşur (Figür e).
- Buna karşılık diğer lipidlerde gözlenen klasik 'lipid bilayer' (çift tabaka) yapısı Figür d'de gösterilmiştir.



Halkalı Archaea Lipitleri ve Fonksiyonları

- Bazı Archaea lipitlerinde hidrokarbon zincirinin içinde halka yapıları bulunur; bu halkalar zarın kimyasal özelliklerini değiştirir.
- Örneğin krenarkaeol, Crenarchaeota üyelerinde sık görülen ve dört C₅ ile bir C₆ halkası içeren özel bir lipittir (Figür c).
- Archaea lipitlerinin polar baş grupları, tıpkı diğer canlılardaki gibi şekerler, etanolamin veya çeşitli diğer moleküllerden oluşabilir.
- Bakterilerin zarlarında bulunan hopanoidler, Archaea zarlarında bulunmaz.

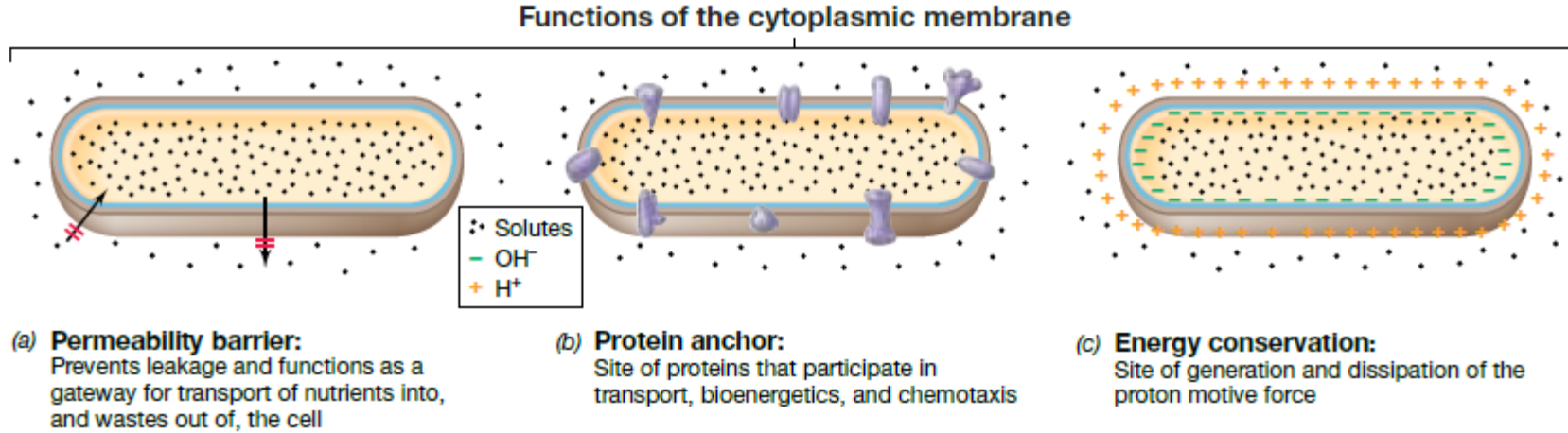


Tüm Canlılarda Ortak Zar Mimarisi

- Kimyasal farklılıklara rağmen Archaea sitoplazmik zarının temel tasarımı, iç ve dış yüzeyin hidrofilik, orta kısmın ise hidrofobik yapıda olmasıdır.
- Bu mimari tüm hücrelerde aynıdır; evrim, zarın işlevsel gerekliliklerini en iyi karşılayan yapıyı korumuştur.
- Bu temel tasarım, zara özgü kritik görevlerin yerine getirilebilmesine olanak tanır.

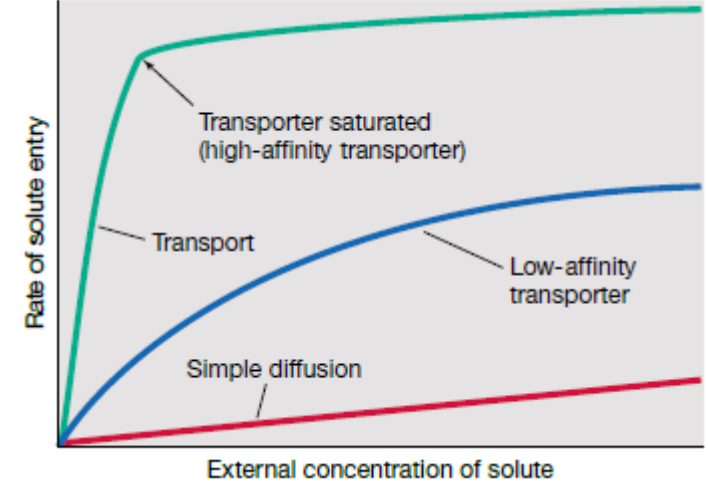
Sitoplazmik Zarın Üç Ana Görevi

- Sitoplazmik zar, hücre içi ve dışı arasında seçici geçirgenlik sağlayan bir permeabilite bariyeridir.
- Zar, hücredeki pek çok temel reaksiyonu katalizleyen proteinlerin tutunduğu bir platform görevi görür.
- Bakteri ve Archaea'da zar, enerji üretimi ve enerji tüketimi süreçlerinde de kritik rol oynar.



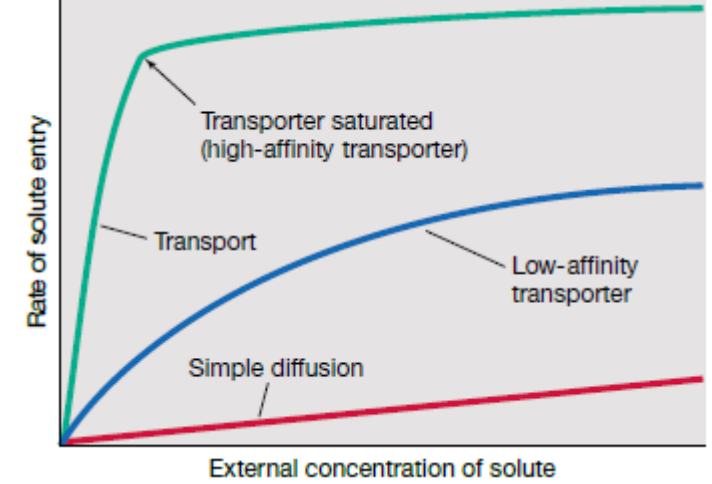
Zarın Seçici Geçirgenliği

- Zar, özellikle polar ve yüklü maddelere karşı oldukça düşük geçirgenlik gösterir.
- Bu nedenle, hücreye giren veya çıkan maddelerin çoğu, taşıyıcı proteinler aracılığıyla taşınır.
- Taşıma işlemi, difüzyonun yapamayacağı şekilde maddeleri yoğunluk gradyanına karşı biriktirebildiği için enerji gerektirir.



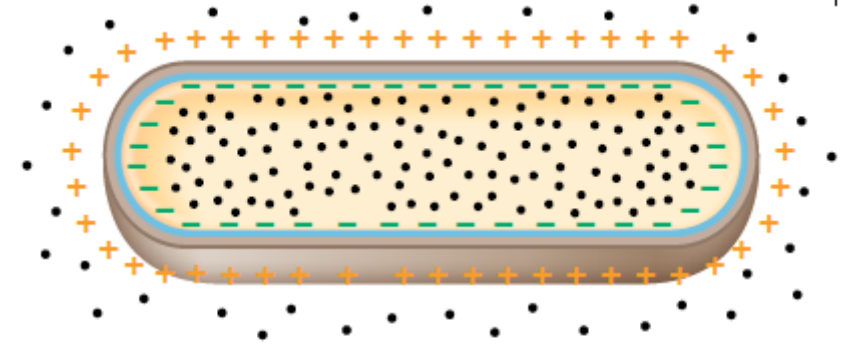
Taşıyıcı Proteinlerin Özellikleri

- Taşıyıcı proteinler hem yüksek hassasiyet hem de yüksek özgüllük sergiler; çoğu yalnızca tek bir molekül türünü taşır.
- Doğada besin düzeyleri çok düşük olduğunda, taşıyıcıların hızla doygunluğa ulaşması sayesinde alım hızı yüksek kalabilir.
- Bazı maddeler, dış ortam konsantrasyonuna göre hem düşük hem yüksek afiniteye sahip farklı taşıyıcı sistemlerle hücreye alınır.
- Bu çeşitlik, her molekül için ayrı taşıyıcı gereksinimini azaltarak hücre açısından enerji ve yer tasarrufu sağlar.



Zarın Enerji Üretimindeki Rolü

- Bakteri ve Archaea'da sitoplazmik zar, enerji üretiminin merkezidir ve protonların (H^+) zara göre konumlandırılmasıyla yük ayrımı oluşturur.
- Bu yük ayrımı, bir proton motor kuvvet meydana getirir; bu durum, dolu bir bataryadaki potansiyel enerjiye benzetilebilir.
- Proton motor kuvvetin çözülmesi, ATP sentezi, hücre hareketi ve maddelerin taşınması gibi enerji gerektiren süreçlerle ilişkilendirilebilir.



(c) **Energy conservation:**
Site of generation and dissipation of the proton motive force

Ökaryotlarda Enerji Korunumu

- Ökaryotik mikroorganizmalarda madde taşınması yine sitoplazmik zar üzerinden gerçekleşir ve bu süreç Bakteri/Archaea'daki ile benzerdir.
- Ancak enerji korunumu, hücre zarında değil; mitokondri (solunum) ve kloroplast (fotosentez) gibi özel organellerin zarlarında gerçekleşir.
- Böylece prokaryot ve ökaryot hücreler aynı temel süreçleri yürütse de bunu farklı yapısal düzenekler üzerinden gerçekleştirirler.

Prokaryotlarda Hücre Duvarının Önemi

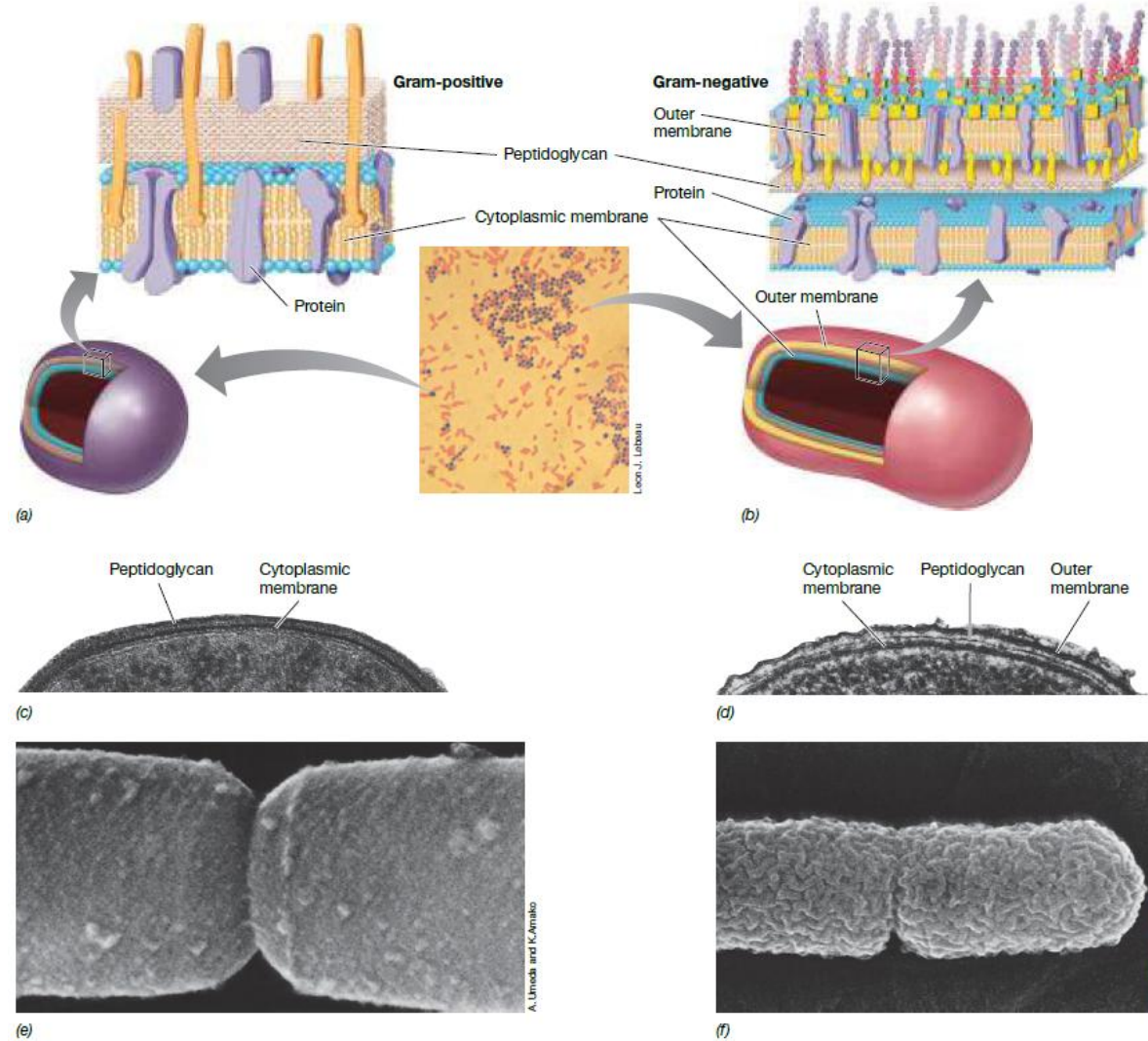
- Prokaryot hücre sitoplazması, yüksek çözünmüş madde konsantrasyonu nedeniyle yaklaşık 2 atm düzeyinde ozmotik basınç oluşturur.
- Bu yüksek basınca karşı hücrenin patlamasını önleyen koruyucu yapı, sitoplazmik zarın dışında yer alan hücre duvarıdır.
- Hücre duvarı ozmotik lizise karşı koruma sağlarken aynı zamanda hücreye şekil ve rijitlik kazandırır.
- Hücre duvarının yapısı ve işlevi, hem mikrobiyal biyolojiyi anlamak hem de antibiyotiklerin etki mekanizmalarını kavramak açısından önemlidir.

Hücre Duvarı ve Antibiyotiklerin Etkisi

- Penisilinler ve sefalosporinler, bakteriyel hücre duvarı sentezini hedef alarak hücreyi ozmotik lizise duyarlı hale getirir.
- İnsan hücrelerinde hücre duvarı bulunmadığı için bu ilaçlar yalnızca bakterilere etki eder.
- Bu nedenle söz konusu antibiyotikler, bakteriyel enfeksiyonların tedavisinde seçici avantaj sağlar.
- Hücre duvarı biyosentezinin anlaşılması, antibiyotik etki mekanizmalarını daha iyi kavramamızı sağlar.

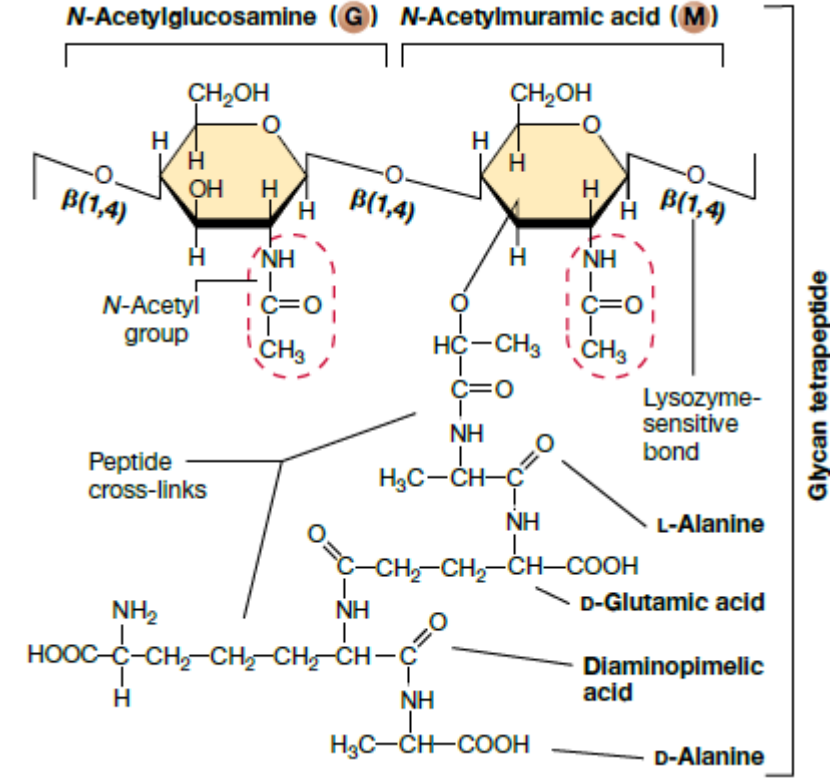
Gram-pozitif ve Gram-negatif Bakteriler

- Bakteriler, Gram boyama tepkisine göre gram-pozitif ve gram-negatif olmak üzere iki ana gruba ayrılır.
- Hücre duvarı yapısındaki farklılıklar, Gram boyama sonucunu belirleyen temel etmenlerdendir.
- Elektron mikroskopunda iki grubun yüzey yapıları belirgin şekilde farklı görünür.
- Gram-negatiflerde hücre duvarı en az iki katmandan oluşurken gram-pozitiflerde daha kalın ve çoğunlukla tek tip molekülden oluşan bir yapı bulunur.



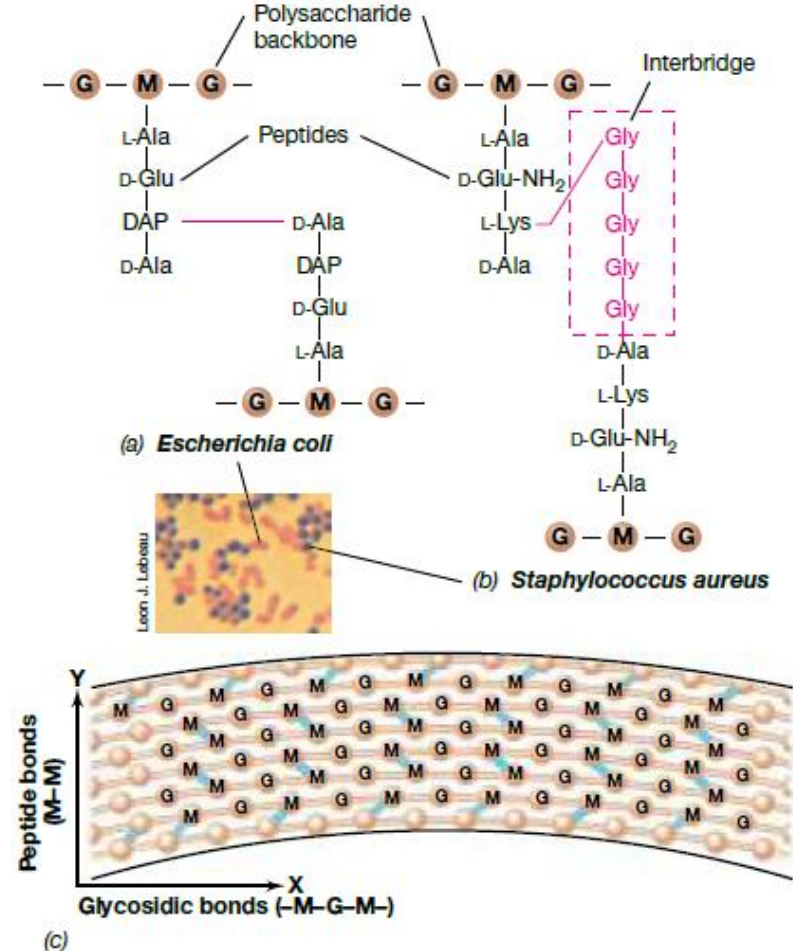
Peptidoglikanın Yapısal Bileşenleri

- Peptidoglikan, bakterilerin hücre duvarında yer alan ve hücreye yapısal sağlamlık kazandıran rijit bir polisakkarittir.
- Archaea ve ökaryot hücre duvarlarında peptidoglikan bulunmaz.
- Yapı, N-asetilglukozamin ve N-asetilmuramik asit isimli iki modifiye glikoz biriminin ardışık tekrarlarından oluşur.
- Bu birimlere L-alanin, D-alanin, D-glutamik asit ve L-lizin ya da DAP gibi amino asitler eklenerek glikan tetrapeptit oluşturulur.



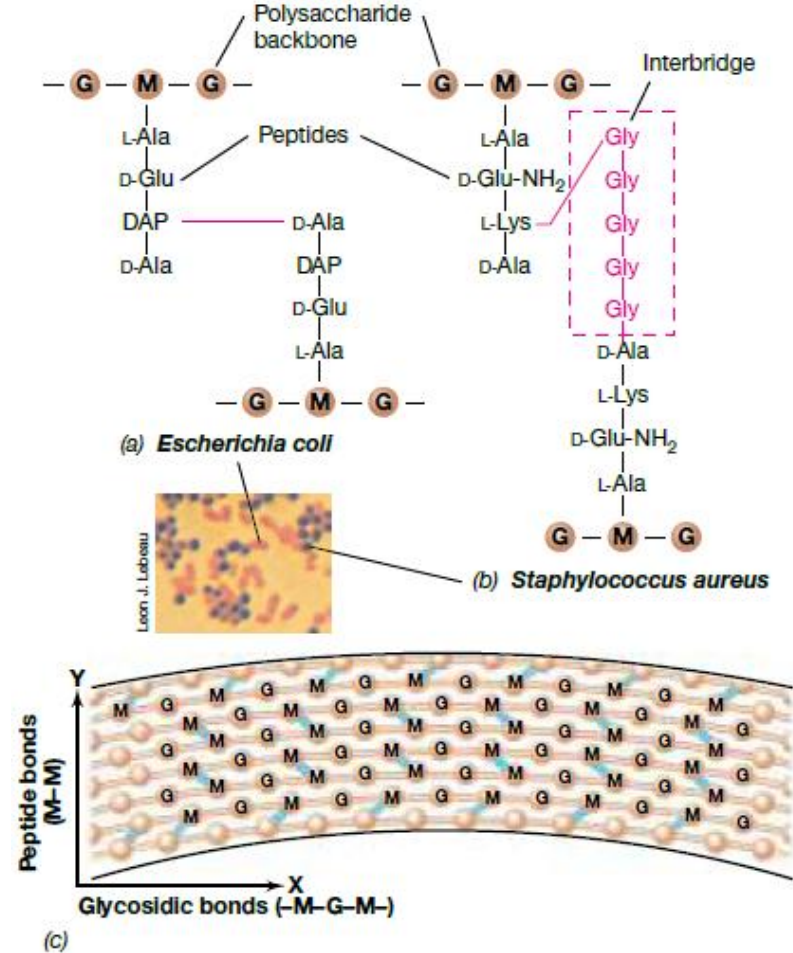
Peptidoglikan Zincirlerinin Organizasyonu

- Uzayan glikan zincirleri hücreyi tamamen çevreleyen bir tabaka hâlinde yan yana dizilerek organize olur.
- Bu zincirler, aralarındaki peptit çapraz bağlarıyla birbirine bağlanarak hem X hem Y doğrultusunda güçlü bir yapı oluşturur.
- Gram-negatif bakterilerde çapraz bağ, bir zincirdeki DAP'ın amino grubundan diğer zincirdeki D-alaninin karboksil grubuna uzanır (Figür a).
- Gram-pozitif bakterilerde ise çoğu zaman kısa bir peptit “interbridge” yapısı bulunur ve bu yapı türler arasında farklılık gösterebilir.



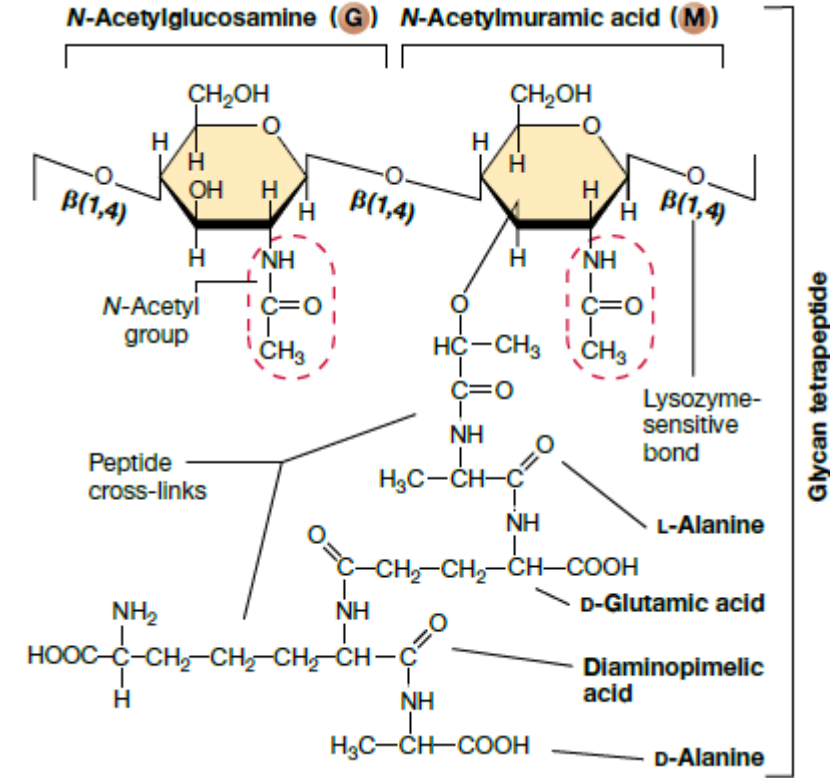
Gram-pozitif Interbridge (Peptidoglikan Ara Köprüsü) Örneği

- *Staphylococcus aureus* gibi iyi incelenmiş bir gram-pozitif türde interbridge, art arda bağlanan beş glisin biriminden oluşur (Figür b).
- Bu interbridge yapısı, gram-pozitif hücre duvarının karakteristik kalın ve dayanıklı mimarisine katkı sağlar.
- Peptidoglikanın genel mimarisi Figür c'de bütünsel olarak gösterilmiştir.
- Çapraz bağların türden türe değişmesi, peptidoglikan çeşitliliğinin temel nedenlerindendir.



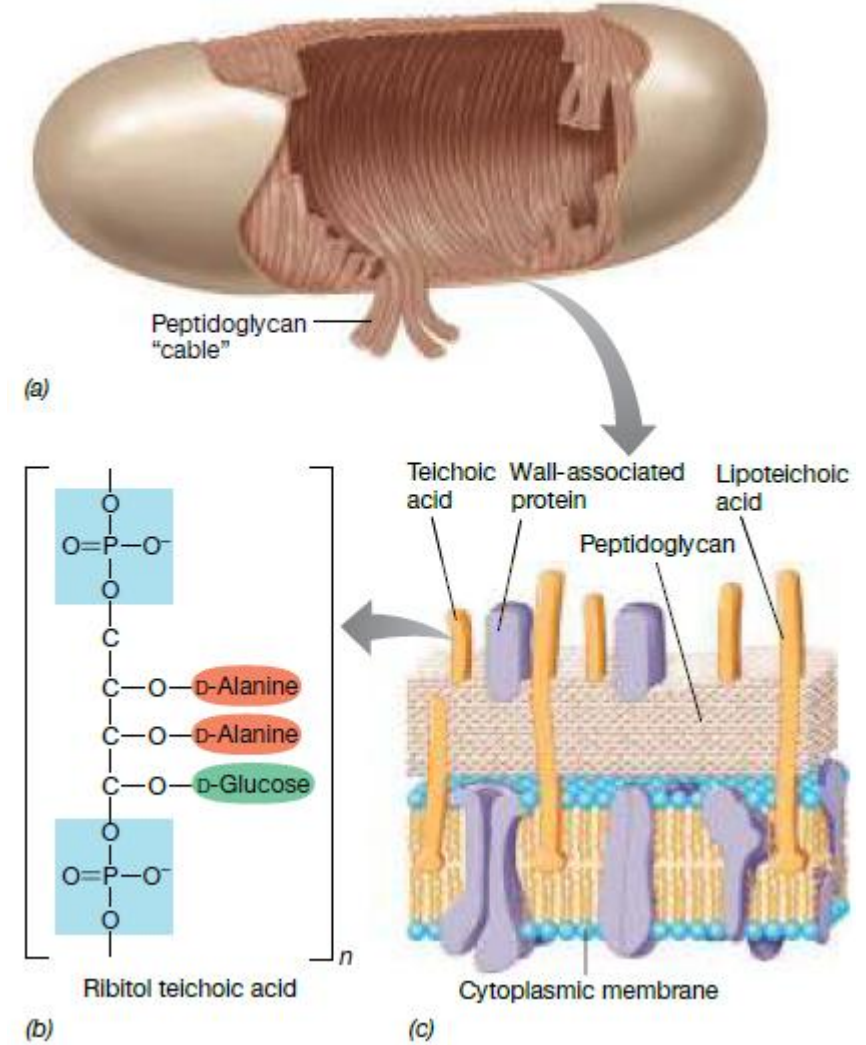
Peptidoglikanın Kimyasal Çeşitliliği

- Peptidoglikanın dikkat çekici özelliklerinden biri, yapısında D-alanin ve D-glutamik asit gibi D-izomer amino asitlerin bulunmasıdır.
- Teikoik asitlerde de D-amino asitler yer alır; bu durum proteinlerin yalnızca L-amino asitlerden oluşması durumuna belirgin bir karşıtlık gösterir.
- Peptidoglikanlar arasında çapraz bağ yapıları ve interbridge çeşitleri bakımından 100'den fazla kimyasal varyasyon tanımlanmıştır.
- Bununla birlikte glikan zinciri tüm bakterilerde ortaktır ve yalnızca N-asetilglukozamin ile N-asetilmuramik asidin ardışık β -1,4 bağlarıyla oluşur.



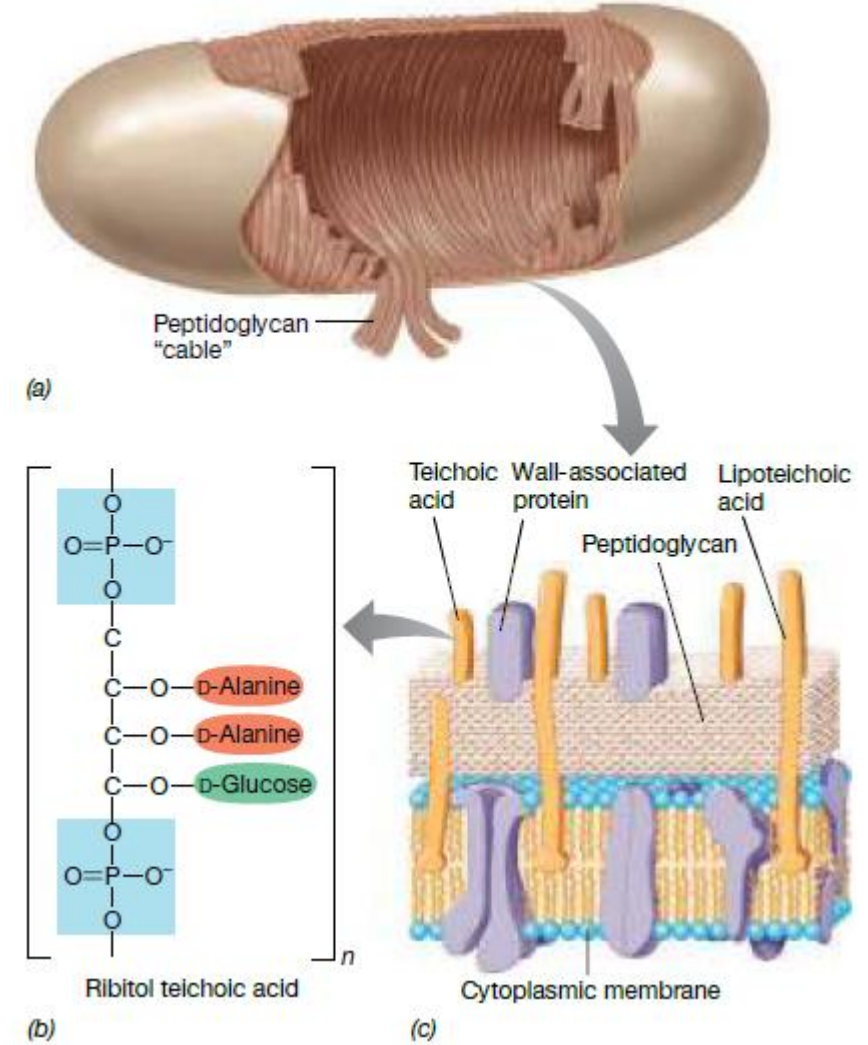
Gram-Pozitif Hücre Duvarına Genel Bakış

- Gram-pozitif bakterilerin hücre duvarının büyük kısmını peptidoglikan oluşturur ve bu oran hücre duvarının yüzde 90'ına kadar çıkabilir.
- Bazı türlerde tek bir peptidoglikan tabakası bulunurken, çoğu gram-pozitif bakteri üst üste yığılmış çok sayıda tabaka içerir.
- Peptidoglikanın hücre tarafından yaklaşık 50 nm genişliğinde “kablolar” hâlinde sentezlendiği ve bu kabloların birden çok glikan zincirinden oluştuğu düşünülür.
- Peptidoglikan kabloları sentez sonrası birbirine çapraz bağlanarak hücre duvarının dayanıklılığını artırır.



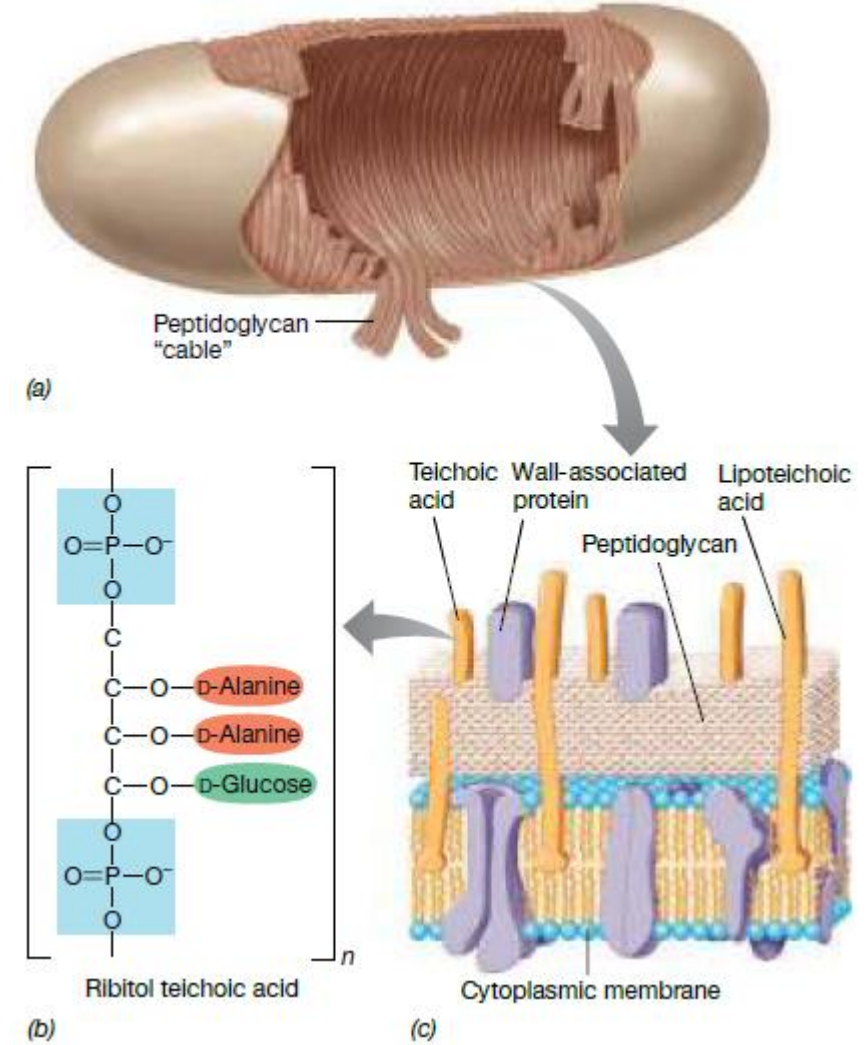
Teikoik Asitlerin Yapısı ve Rolü

- Gram-pozitif bakteriler, hücre duvarlarına gömülü “teikoik asit” adı verilen asidik moleküller üretir.
- Teikoik asitler; gliserol fosfat veya ribitol fosfatın, glikoz ya da D-alanin bağlı hâlde uzanan uzun zincirlerinden oluşur (Figür b).
- Bu uzun zincirler fosfat grupları üzerinden birbirine bağlanır ve peptidoglikana kovalent olarak tutunur.
- Teikoik asitler Ca^{2+} ve Mg^{2+} gibi iki değerlikli metal iyonlarını bağlayarak bu iyonların hücre içine taşınmasından önce tutulmasını sağlar.



Lipoteikoik Asitler ve Genel Duvar Organizasyonu

- Bazı teikoik asitler, peptidoglikan yerine zar lipidlerine bağlanır ve lipoteikoik asit olarak adlandırılır.
- Lipoteikoik ve teikoik asitlerin hücre duvarındaki genel düzeni Figür c'de gösterilmiştir.
- Bu yapı, gram-pozitif hücre duvarında hem mekanik dayanıklılığı hem de iyon bağlanmasını düzenler.
- Teikoik ve lipoteikoik asitler hücre duvarının bütünsel mimarisinin önemli bileşenleridir.



Hücre Duvarı Bulunmayan Bakteri ve Archaea'lar

- Çok az sayıda Bakteri ve Archaea türü hücre duvarından tamamen yoksundur.
- *Mycoplasma* türleri, insan ve hayvanlarda çeşitli enfeksiyonlara neden olan ve gram-pozitiflerle ilişkili olan bakterilerdir.
- Hücre duvarı olmayan bu türlerin zarları yapısal olarak olağanüstü dayanıklı olup sterol içerir.
- *Thermoplasma* ve bazı akrabalarının zarlarında ise benzer şekilde güçlendirici işlev gören lipoglikanlar bulunur.

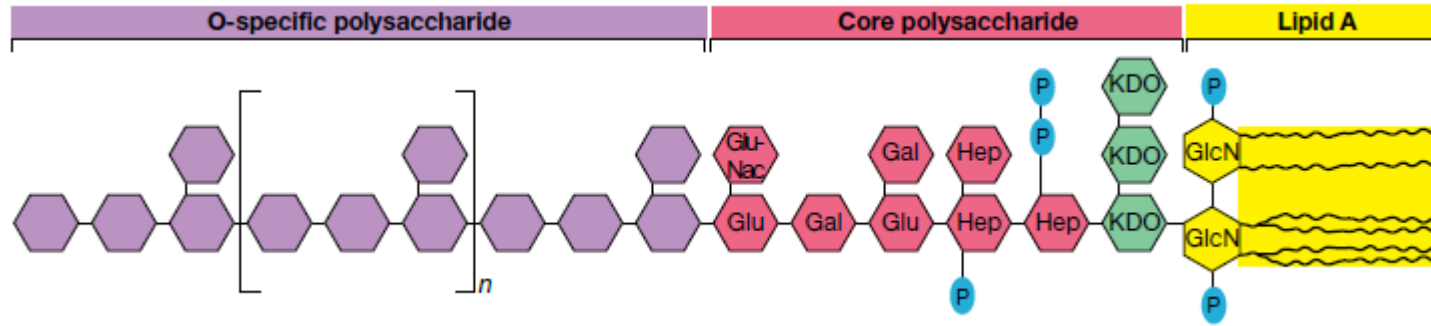
Gram-Negatif Hücre Duvarında Lipopolisakkarit Katmanı

- Gram-negatif bakterilerde hücre duvarının küçük bir bölümü peptidoglikandan, büyük bölümü ise dış zardan oluşur.
- Dış zar, fosfolipid ve proteinin yanı sıra polisakkarit içeren özel bir yapıdır ve bu nedenle lipopolisakkarit tabakası olarak adlandırılır.
- Peptidoglikan gram-negatif hücre duvarının ana güçlendiricisi olmaya devam etse de dış zar birçok zararlı maddeye karşı etkili bir bariyer oluşturur.
- Gram-pozitif bakterilere etkili bazı antibiyotiklerin gram-negatif bakterilere etki etmemesinin önemli nedeni bu dış zardır.

Lipopolisakkarit Yapısı:

Çekirdek ve O-Spesifik Polisakkarit

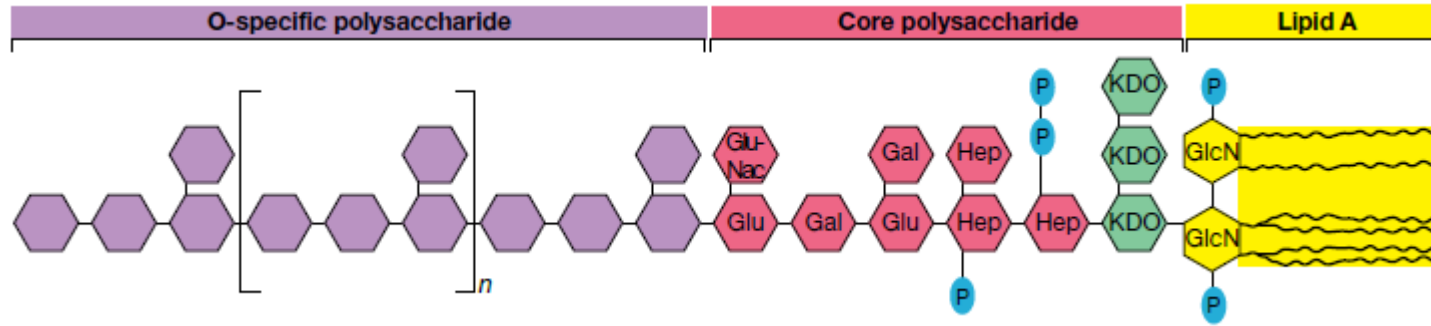
- Lipopolisakkaritin polisakkarit kısmı iki ana bölümden oluşur: çekirdek polisakkarit ve O-spesifik polisakkarit.
- *Salmonella* türlerinde çekirdek bölüm; KDO, çeşitli yedi karbonlu şekerler, glikoz, galaktoz ve N-asetilglukozamin içerir.



Lipopolisakkarit Yapısı:

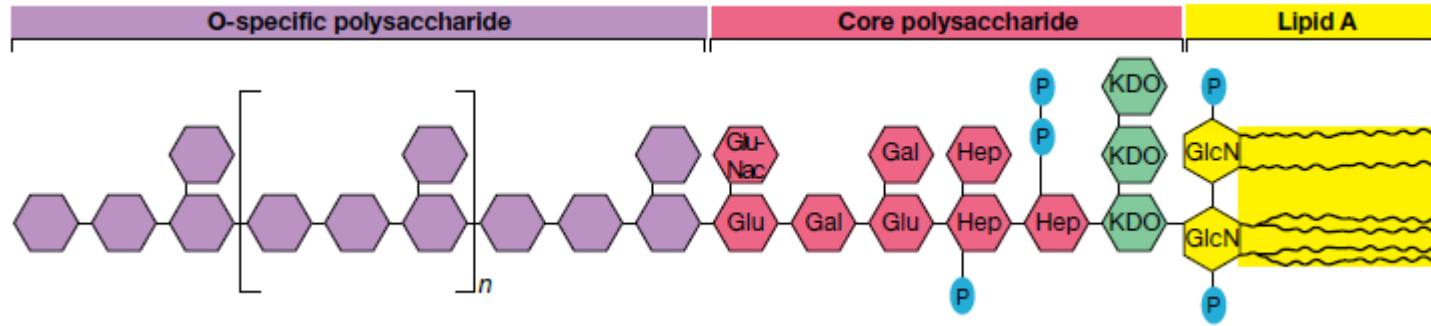
Çekirdek ve O-Spesifik Polisakkarit

- Çekirdeğe bağlı O-spesifik polisakkarit; galaktoz, glikoz, ramnoz, mannoz ve çeşitli dideoksiheksozlardan oluşan tekrar eden diziler içerir.
- Bu tekrar eden diziler uzadıkça karakteristik uzun O-spesifik zincir meydana gelir.



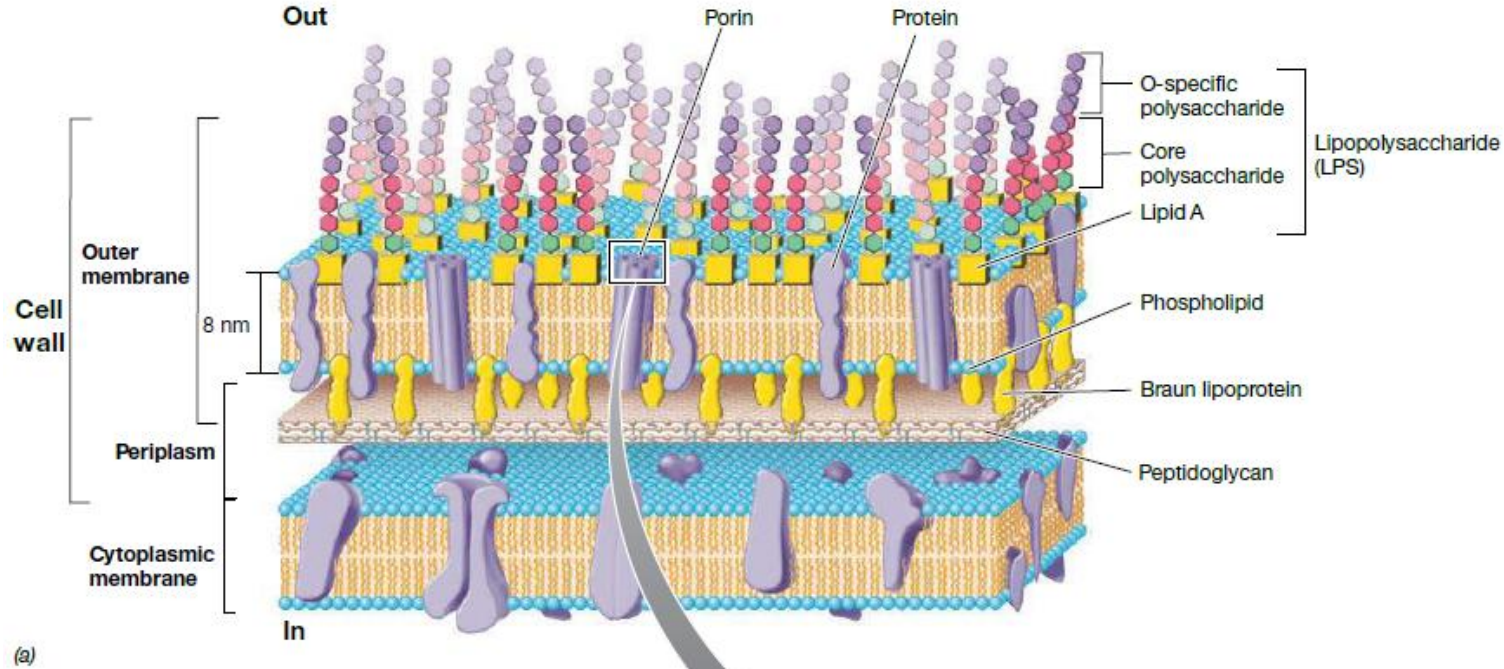
Lipid A ve Dış Zardaki Düzeni

- Lipopolisakkaridin lipid kısmı olan Lipid A, tipik gliserol lipitlerinden farklıdır ve yağ asitleri glukozamin fosfattan oluşan bir disakkaritin amin gruplarına bağlanmıştır.
- Bu disakkarit, KDO üzerinden çekirdek polisakkarite tutunur ve dış zardaki fosfolipidlerin büyük bölümünün yerini alır.



Lipid A ve Dış Zardaki Düzeni

- Yağ asitleri arasında C_6 , C_{12} , C_{14} , C_{16} ve C_{18} gibi zincir uzunlukları bulunur.
- Dış zarın, peptidoglikan tabakasına Braun lipoproteini aracılığıyla bağlanma biçimi aşağıda gösterilmiştir.



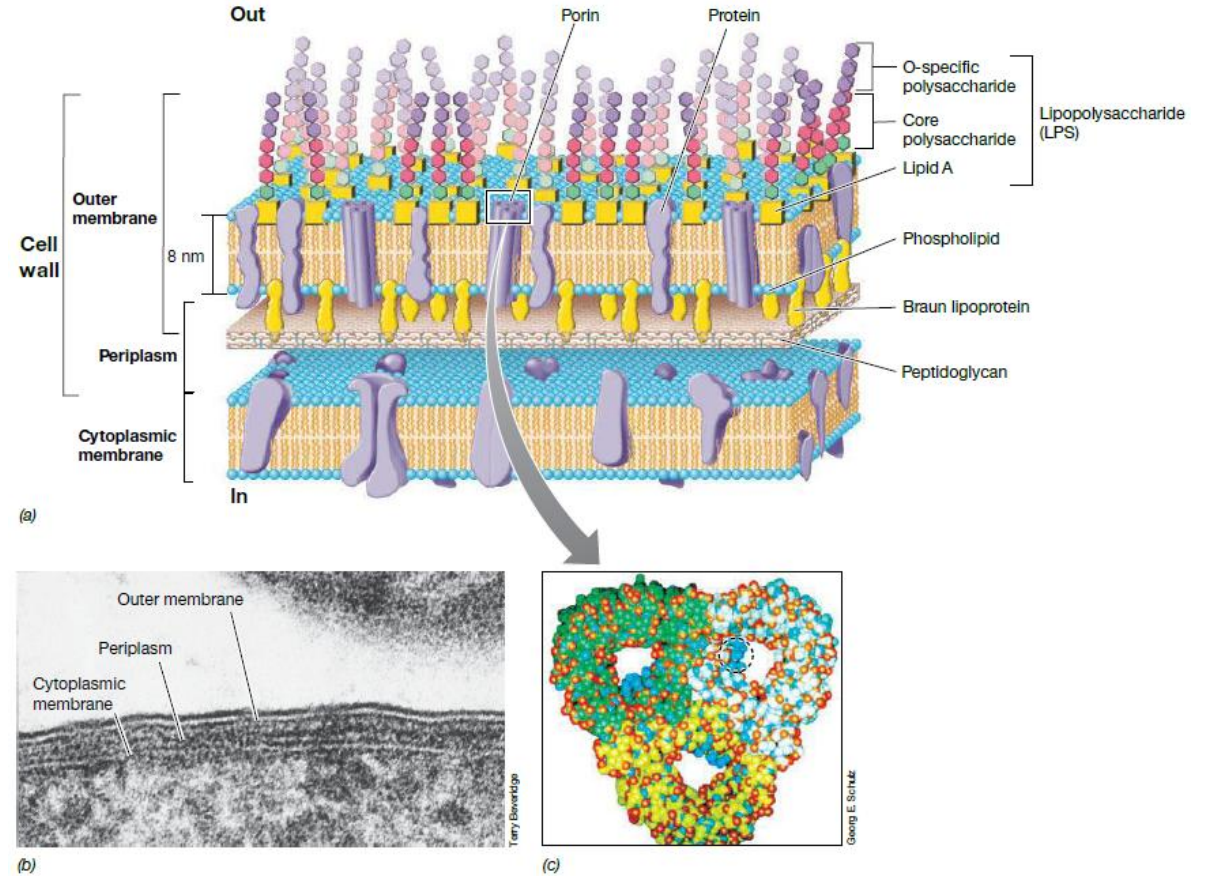
(a)

Lipopolisakkaritin Biyolojik Aktivitesi ve Endotoksin Etkisi

- Lipopolisakkarit, özellikle gram-negatif bakterilerin hayvanlarda toksisite oluşturmamasından sorumlu önemli bir bileşendir.
- *Salmonella*, *Shigella* ve *Escherichia* türleri gibi patojenlerde gözlenen gastrointestinal belirtilerin bir kısmı bu toksik dış zar bileşenleriyle ilişkilidir.
- Toksisite esas olarak Lipid A bölümüne bağlıdır ve bu toksik yapı endotoksin olarak adlandırılır.
- *Salmonella* ve enteropatojenik *E. coli*'nin ürettiği endotoksinlerin gıda kaynaklı enfeksiyonlarda gaz, ishal ve kusma gibi şiddetli semptomlara yol açabildiği bilinmektedir.

Periplazmanın Konumu ve Genel Özellikleri

- Sitoplazmik zarın dış yüzeyi ile dış zarın iç yüzeyi arasında yer alan periplazma yaklaşık 15 nm genişliğindeki bir aralıktır (Figür a, b).
- Dış zar, büyük moleküllerin geçişini engelleyerek hücre dışına yönelmiş proteinlerin ortamdan uzaklaşmasını önler.
- Bu nedenle, hücre dışı işlev gösterecek birçok protein periplazmada tutulur.
- Periplazma, hücrenin dış ortamla kurduğu biyokimyasal bağlantıların yürütüldüğü önemli bir bölgedir.



Periplazmadaki Protein Türleri

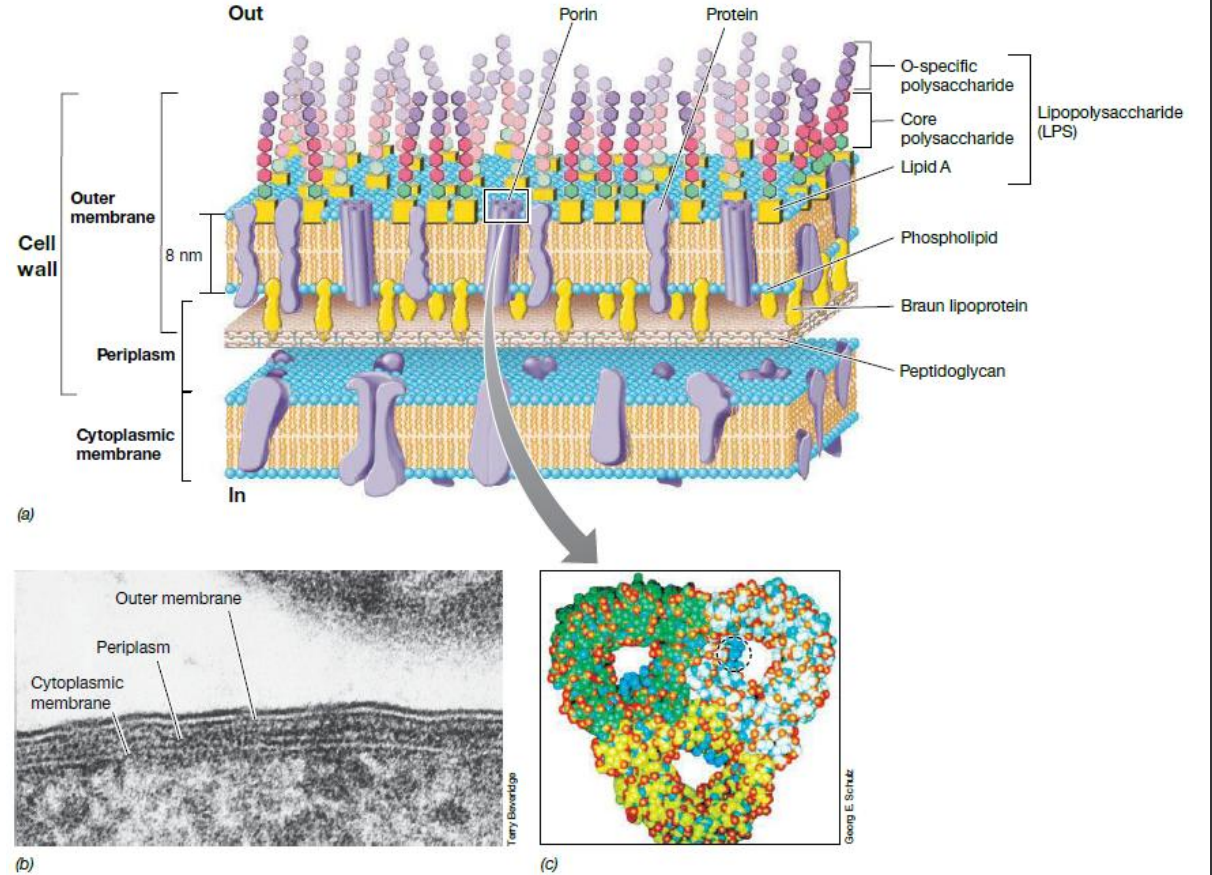
- Periplazma, büyük polimerleri parçalamaya başlayan hidrolitik enzimler gibi çeşitli protein sınıflarını barındırır.
- Substratların taşınma sürecini başlatan bağlayıcı proteinler bu bölgede bulunur.
- Kemotaksiyi yöneten kemoreseptör proteinler periplazmada yer alır.
- Hücre duvarı ve dış zar bileşenlerinin öncül maddelerden inşası da periplazmadaki özel proteinler tarafından yürütülür.

Periplazmik Proteinlerin Taşınması

- Periplazmik proteinlerin çoğu, sitoplazmik zar da bulunan bir protein ihracat sistemi ile periplazmaya aktarılır.
- Bu ihracat sistemleri, proteinleri katlanabilir veya işlenebilir şekilde periplazmaya iletir.
- Böylece hücre dışı işlevi olan proteinler doğru bölgeye yönlendirilir.
- Bu mekanizma, hücrenin karmaşık yapılarını düzenli biçimde oluşturabilmesini sağlar.

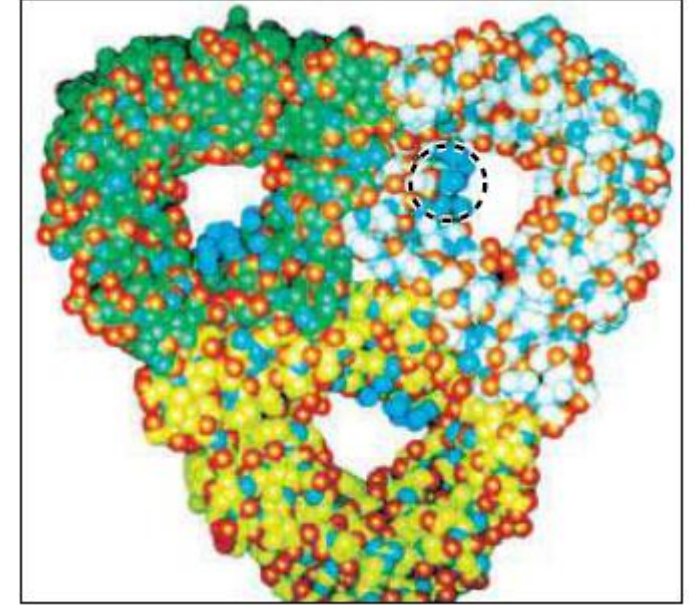
Porinlerin Rolü ve Genel Yapısı

- Dış zar küçük moleküllere karşı geçirgendir ve bu geçirgenlik porin adı verilen kanal proteinleri sayesinde gerçekleşir (Figür a, c).
- Porinler su dolu kanallar oluşturarak çok küçük hidrofilik maddelerin giriş çıkışını sağlar.
- Bazı porinler belirli maddelere özgü bağlanma bölgeleri taşıırken bazıları yapısal olarak genel işlev görür.
- Porinler üç özdeş polipeptitten oluşan birer transmembran proteindir.



Porin Kanalları ve Molekül Geçiři

- Her porin alt biriminde bir kanal bulunur ve alt birimler birleřtiğinde yaklaşık 1 nm apında ek bir açıklık oluşur.
- Bu yapı, ok küçük moleküllerin dıř zar boyunca hızlı ve kontrollü biçimde taşınmasını mümkün kılar.
- Porinler, hücrenin dıř ortamla madde alışverişini düzenleyen temel kapılar işlevi görür.
- Böylece dıř zarın seçici geçirgenliğı sağlanmış olur.



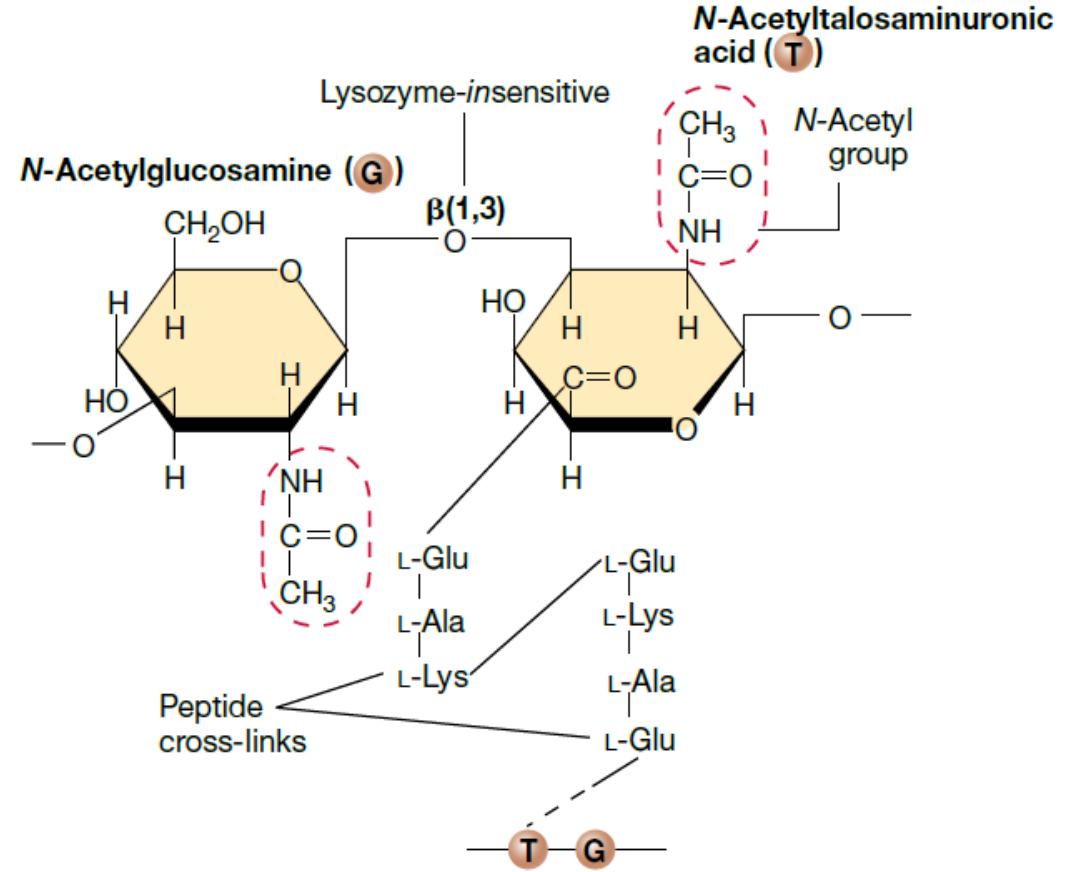
Georg E. Schulz

Arkeal Hücre Duvarlarına Giriş

- Archaea'larda hücre duvarı yapıları oldukça çeşitlidir ve polisakkaritler, proteinler, glikoproteinler veya bunların karışımlarından oluşabilir.
- Bu hücre duvarı çeşitliliği Archaea âleminin yapısal uyum yeteneğini yansıtır.
- Bakterilerde bulunan peptidoglikan Archaea'larda bulunmaz ancak Archaealar da benzer ozmotik baskılarla karşılaşır.
- Bu nedenle Archaea'lar, duvar yapılarını farklı kimyasal bileşimlerle güçlendirir.

Pseudomureinin Yapısı

- Bazı metanojen Archaea'larda, peptidoglikana çok benzeyen pseudomurein adlı bir polisakkarit bulunur.
- Pseudomureinin omurgası N-asetilglukozamin ile N-asetiltalosaminuronik asitin tekrarlayan birimlerinden oluşur.
- Bu yapı, peptidoglikandaki N-asetilmuramik asidin yerine geçen bir şekere sahiptir.
- Ayrıca pseudomurein, β -1,3 bağı içeren glikozidik bağlantılar taşıması ve tüm amino asitlerinin L- izomerinde olması bakımından peptidoglikandan ayrılır.



Pseudomureinin Direnci ve Evrimsel Yorumu

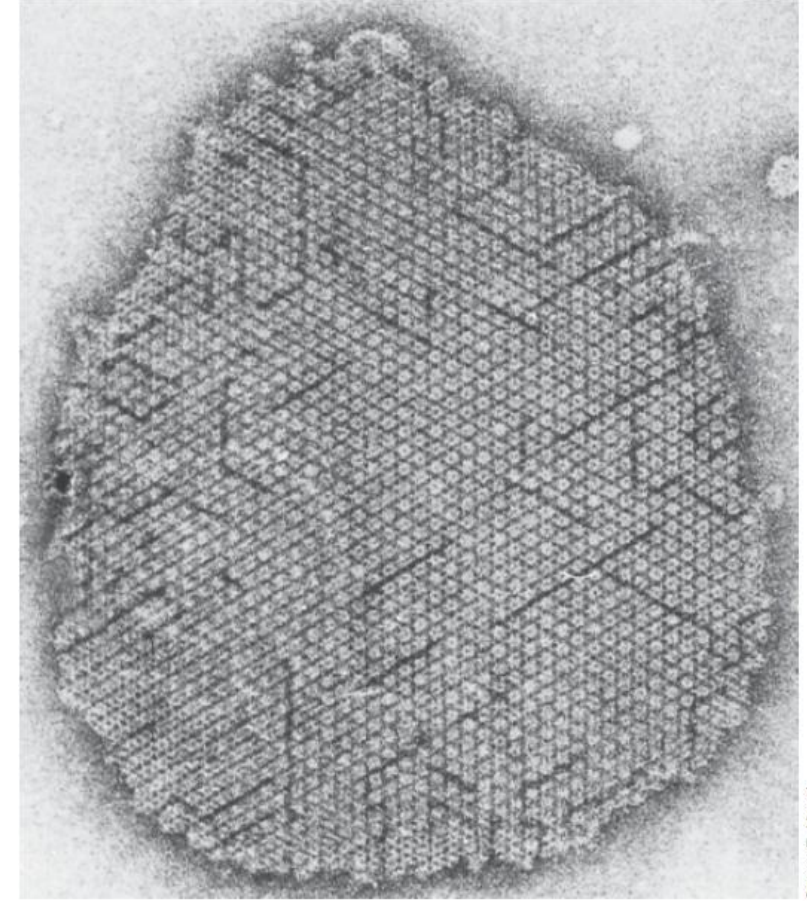
- Pseudomurein, yapısal farklılıkları nedeniyle lizozim ve penisilin tarafından parçalanmaya karşı dayanıklıdır.
- Bu durum, Archaea'ların çevresel baskılara özgün kimyasal çözümlerle uyum sağlamış olduğunu gösterir.
- Peptidoglikan ve pseudomureinin, ortak bir atasal duvar polisakkaritinin varyantları olabileceği düşünülmektedir.
- İki yapının benzerliği kadar farklılıkları da evrimsel ayrışmayı işaret eder.

Arkeal Polisakkarit Duvarların Çeşitliliği

- Pseudomureine sahip olmayan bazı Archaea'larda, farklı polisakkarit bileşimlerinden oluşan kalın hücre duvarları bulunur.
- Örneğin *Methanosarcina* türlerinin duvarları glikoz, glukuronik asit, galaktosaminuronik asit ve asetat polimerlerinden oluşur.
- Aşırı tuzlu ortamlarda yaşayan *Halococcus* türlerinin duvarları büyük miktarda sülfat içerir.
- Sülfat iyonlarının negatif yükleri çevrede bol miktarda bulunan Na^+ iyonlarını bağlayarak hücre duvarının stabilitesine katkı sağlar.

S-Tabakalarının Genel Özellikleri

- Archaea'larda en yaygın hücre duvarı tipi parakristalin yüzey tabakası olan S-tabakasıdır.
- S-tabakaları, birbirine kenetlenen protein veya glikoprotein alt birimlerinden oluşur.
- Bu yapı altıgen, tetragonal veya üçlü benzeri farklı simetriler gösterebilir.
- S-tabakaları, Archaea'ların tüm büyük soylarında ve bazı bakterilerde gözlenmiştir.



Susan F. Koval

S-Tabakalarının İşlevi ve Mekanik Dayanımı

- Bazı Archaea'larda S-tabakası tek başına tüm hücre duvarını oluşturur ve ozmotik basınca karşı yeterli dayanıklılığı sağlar.
- Diğer türlerde ise S-tabakası, polisakkarit gibi başka duvar bileşenlerinin üzerinde yer alan en dış tabakadır.
- S-tabakası hücre ile çevresi arasındaki temas yüzeyini oluşturduğu için seçici bir filtre görevi de görebilir.
- Ayrıca, sitoplazmik zar dışı işlev gören proteinlerin hücre yüzeyinde tutulmasına da yardımcı olur; bu yönüyle bakterilerin dış zarıyla benzer bir işlev sergiler.

Hücre Yüzey Yapılarına Genel Bakış

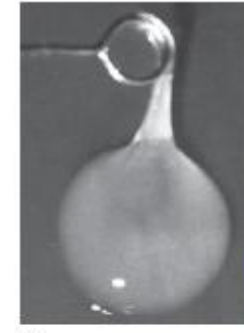
- Bakteri ve Archaea hücrelerinde zar ve hücre duvarına ek olarak çevre ile temas eden başka yüzey yapıları bulunur.
- Bu dış yüzey yapıları hücrenin çevresel koşullara uyumunu, tutunmasını ve korunmasını destekler.
- Hücreler ayrıca sitoplazmada bir veya daha fazla tipte depo niteliğinde hücresel inklüzyon bulundurabilir.
- Bu kısımda özellikle yüzeyde yer alan kapsül, slime tabakası, fimbria, pilus ve hamı gibi yapılar ele alınacak.

Kapsüller ve Slime Tabakaları

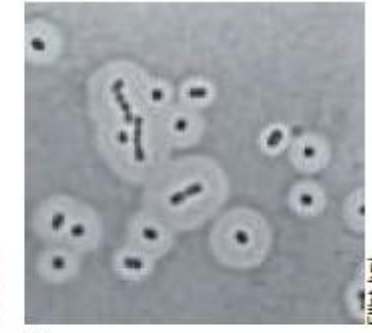
- Pek çok bakteri ve Archaea hücre yüzeyinde polisakkarit veya proteinden oluşan yapışkan maddeler salgılar.
- Bu yüzey maddeleri hücre duvarının bir parçası sayılmaz çünkü hücreye belirgin bir mekanik dayanıklılık kazandırmaz.
- Bu dış tabakalar iki ana gruba ayrılır: kapsül ve slime tabakası.
- Kapsül ile slime tabakasının farkı, yapıların düzenliliği ve yüzeye tutunma derecesidir.

Kapsüllerin Yapısı ve Görüntülenmesi

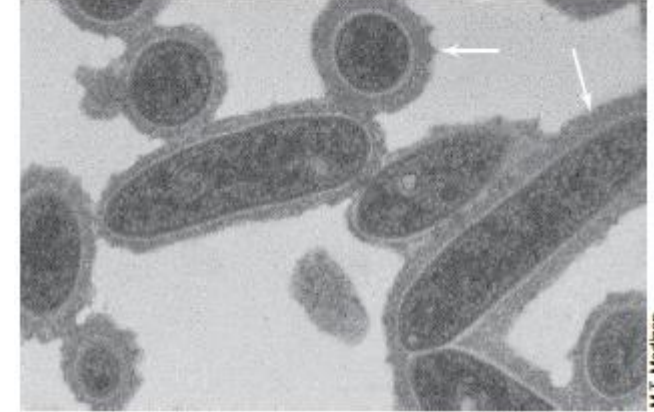
- Kapsül, küçük partikülleri dışlayan, düzenli bir matrikse sahip, sıkı bağlanmış bir yüzey tabakasıdır.
- Kapsüller, Hint mürekkebi ile boyandığında ıslık mikroskopunda kolayca görülebilir.
- Kapsüllerin elektron mikroskobu görüntüleri Figür b–d'de ayrıntılı biçimde gösterilmektedir.
- Kapsüller sıkı yapıları nedeniyle slime tabakalarından kolayca ayırt edilir.



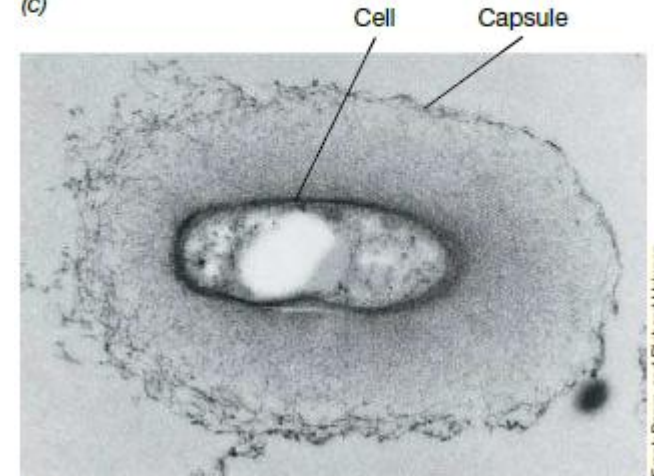
(a)



(b)



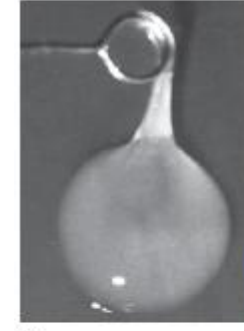
(c)



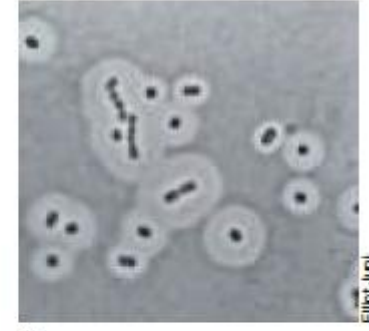
(d)

Slime Tabakalarının Özellikleri

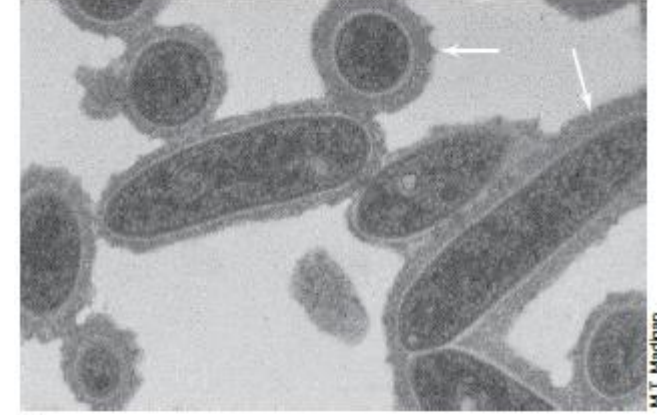
- Slime tabakası, daha gevşek yapılı olduğu için küçük partikülleri engelleyemez.
- Bu tabaka mikroskopta kapsüle göre daha zor görülür.
- Slime tabakaları, özellikle *Leuconostoc* gibi slime oluşturan türlerin kolonilerinde belirgindir (Figür a).
- Slime tabakasının yapısal bütünlüğü zayıf olsa da tutunma ve koruma süreçlerinde etkilidir.



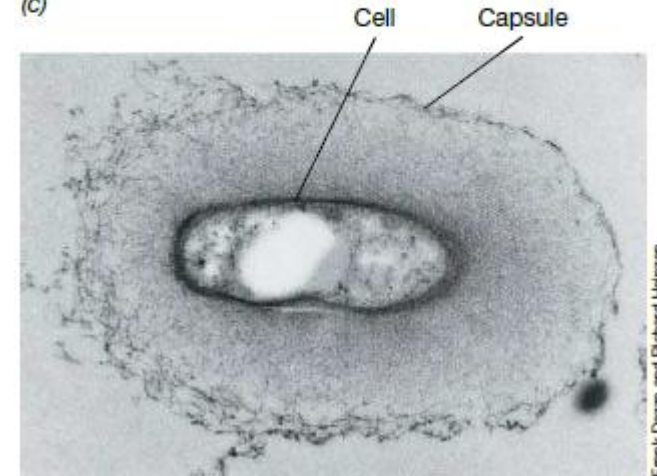
(a)



(b)



(c)



(d)

Kapsül ve Slime Tabakalarının İşlevleri

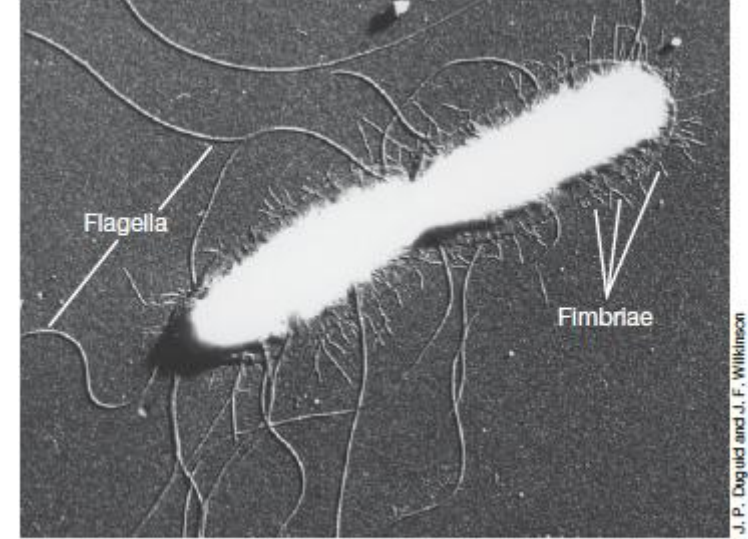
- Bu yüzey tabakaları, mikroorganizmaların katı yüzeylere tutunmasına önemli katkı sağlar.
- Pek çok patojen organizma, konak dokularına özgül bağlanmayı bu yüzey polisakkaritleri aracılığıyla gerçekleştirir.
- Uygun koşullarda bakteriler, bu tabakaların yardımıyla yüzeylere bağlanarak biyofilm oluşturabilir.
- Biyofilmlerin gelişiminde ve korunmasında hücre dışı polisakkaritler belirleyici rol oynar.

Yüzey Tabakalarının Koruyucu Roller

- Kapsüller birçok bakteride virölans faktörü olarak görev yapar ve konağın bağışıklık hücrelerinden kaçmayı sağlar.
- *Bacillus anthracis* protein kapsülü, *Streptococcus pneumoniae* ise polisakkarit kapsülü ile bağışıklık sisteminden korunur.
- Kapsüller, bağışıklık hücrelerinin patojeni tanımasını engelleyerek yok edilmelerini önler.
- Bu dış tabakalar aynı zamanda su tutarak hücreyi kuruma (desikasyon) tehlikesine karşı korur.

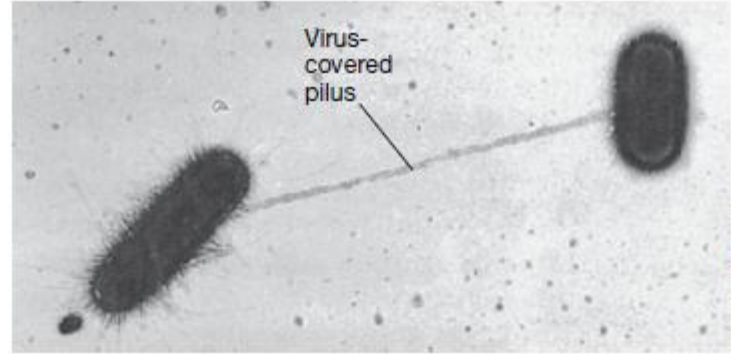
Fimbria ve Pilusların Yapısal Özellikleri

- Fimbria ve piluslar, 2–10 nm çapında ince ve protein yapılı filamentöz uzantılardır.
- Fimbrialar hücrelerin yüzeylere, dokulara veya birbirlerine tutunmasını sağlar.
- Piluslar genellikle fimbriyalardan daha uzun olup hücre başına yalnızca bir veya birkaç adet bulunur.
- Gram-negatif bakterilerin tümünde, birçok gram-pozitif bakteride ise farklı pilus türleri mevcuttur.



Pilusların Mikroskopik Görünümü ve Sınıfları

- Bazı virüsler piluslara tutunduğu için piluslar elektron mikroskopunda kolayca tanımlanabilir.
- Piluslar yapısal ve işlevsel özelliklerine göre farklı sınıflara ayrılır.
- En bilinen pilus işlevlerinden biri konjugasyonla genetik materyal aktarımını sağlamaktır.
- Bazı piluslar (özellikle tip IV) patojenlerin dokuya özgül tutunmasını mümkün kılar.



Tip IV Pilus ve Twitching Motilite (Sıçrayıcı Hareket)

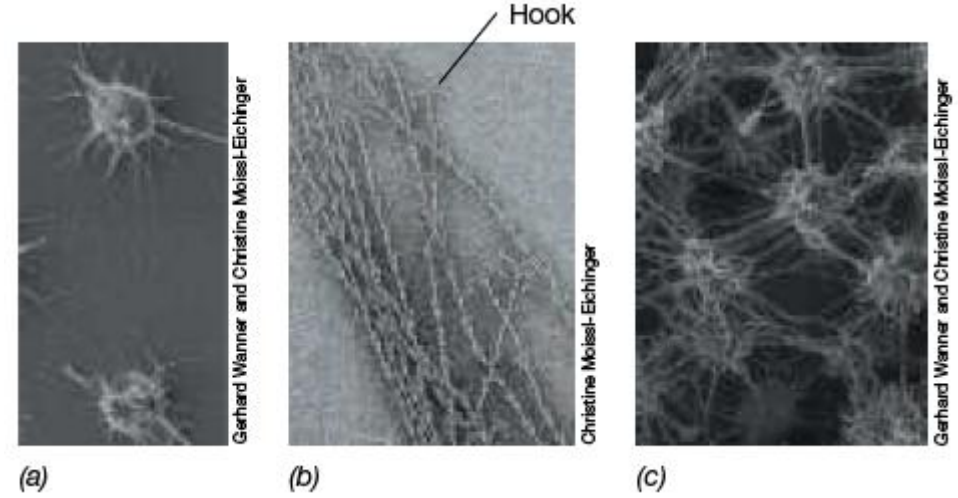
- Tip IV piluslar hem tutunmada hem de hücrelerin yüzey boyunca kayarak hareket ettiği twitching motilitesinde görev alır.
- Bu hareket, pilusun uzayıp geri çekilmesiyle hücrenin zemine doğru çekilmesi şeklinde gerçekleşir.
- Twitching motilite, çubuk şekilli bazı bakterilerde yalnızca hücre kutuplarında bulunan tip IV piluslar sayesinde gerçekleşir.
- Bu süreçte gereken enerji ATP tarafından sağlanır.

Tip IV Pilusun Hastalık Sürecindeki Rolü

- *Pseudomonas* ve *Moraxella* türlerinin yüzeyde hareketi tip IV pilus aracılı twitching motilitenin bilinen örnekleridir.
- *Vibrio cholerae*, *Neisseria gonorrhoeae* ve *Streptococcus pyogenes* gibi patojenlerde tip IV piluslar hastalığın başlamasında kritik rol oynar.
- Bu piluslar patojenlerin hedef dokulara doğru ilerlemesine ve uygun bağlanma bölgelerini bulmasına yardımcı olur.
- Tip IV piluslar ayrıca bazı bakterilerde dönüşüm yoluyla genetik materyal aktarımını da gerçekleştirir.

Archaea'da Hami Yapısı

- SM1 grubuna ait Archaea türleri, ucunda çengeli andıran özel bir yapıya sahip hami adı verilen yüzey uzantıları üretir (Figür a, b).
- Hami yapıları, hücrelerin birbirlerine ve yüzeylere tutunarak ağ benzeri biyofilmler oluşturmalarını sağlar (Figür c).
- Bu biyofilmler, Archaea'nın besin kıtlığı olan derin yeraltı suyu ortamlarında tutunmasına ve besinleri yakalamasına yardımcı olur.
- Hami, yapısal olarak tip IV piluslara benzese de uç kısımlarındaki barblar (tırnak benzeri çıkıntılar) sayesinde çok daha güçlü bir tutunma sağlar.



Hami ve Ekolojik Uyumluluk

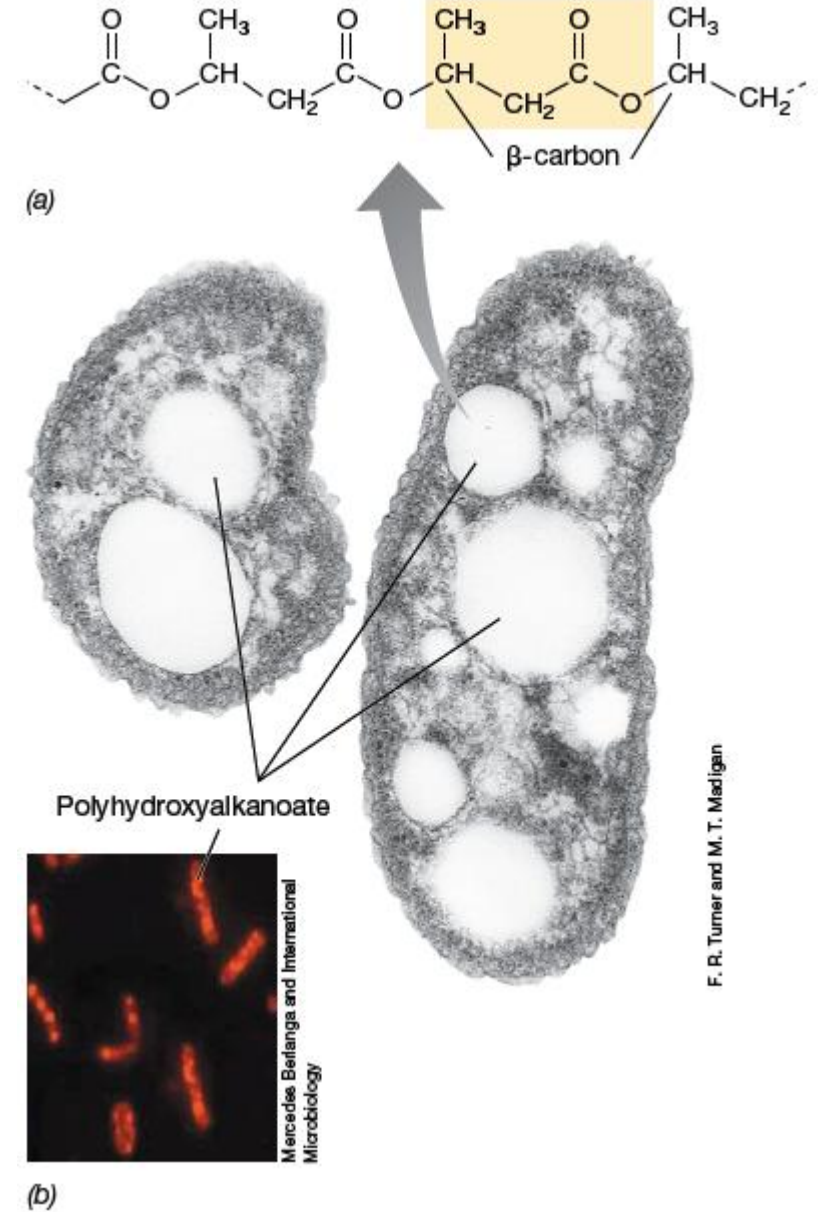
- SM1 Archaea türleri 1 μm 'den küçük hücre boyutlarıyla besinin sınırlı olduğu ortamlarda yaşamaya uyum sağlamıştır.
- Hami yapıları bu canlıların yeraltı su akışıyla taşınmasını engelleyerek yüzeylere güçlü biçimde tutunmasını mümkün kılar.
- Ağ benzeri biyofilm yapısı, besinlerin daha verimli yakalanmasına katkı sağlar.
- Bu özel yüzey yapısı, Archaea'nın derin yeraltı ekosistemlerindeki varlığını sürdürebilmesi için kritik bir adaptasyondur.

Hücre İçi İnklüzyonlara Giriş

- Prokaryotik hücrelerde sıkça çeşitli inklüzyonlar bulunur ve bu yapılar enerji veya karbon depo eder ya da özel işlevler üstlenir.
- İnklüzyonlar, ışık mikroskopunda görülebilen ve sitoplazmada ince bir zarla çevrili yapılardır.
- Hücrelerin karbon ya da başka maddeleri çözünmez formda depolaması, aynı miktarın sitoplazmada çözünmüş hâlde bulunmasına kıyasla ozmotik stresi azaltır.
- Bu nedenle inklüzyonlar, hücresel dengeyi korumada önemli bir avantaj sağlar.

Karbon Depolayan Polimerler: PHB ve PHA

- Prokaryotlarda en yaygın inklüzyonlardan biri poli- β -hidroksibütirik asit (PHB) olup, β -hidroksibütirik asit monomerlerinin ester bağlarıyla birleşmesiyle oluşur.
- PHB polimeri granüller hâline gelir ve bu granüller hem ışık hem de elektron mikroskopunda görülebilir.
- PHB'nin C_4 olan monomeri türden türe değişerek C_3 – C_{18} aralığında değişebilir; bu nedenle daha genel ad olan poli- β -hidroksialkanoat (PHA) kullanılabilir.
- PHA'lar, karbon fazlalığında sentezlenir; karbon veya enerji ihtiyacında ise parçalanarak kullanılır.

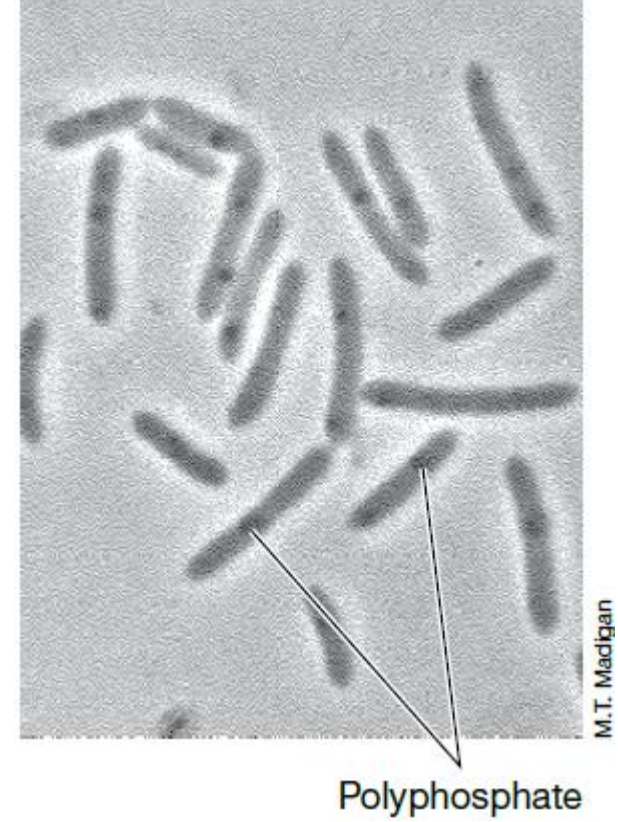


Glikojen ve Diğer Karbon Depoları

- Bir diğer depo inklüzyonu glikojen olup glikoz birimlerinden oluşur ve tıpkı PHA gibi hem karbon hem enerji rezervi görevi görür.
- Glikojen, bitkilerdeki nişastaya benzer; ancak glikoz birimlerinin bağlanma biçimi nişastadan biraz farklıdır.
- Hem Bakteri hem de bazı Archaea türleri glikojen ve PHA depolayabilir.
- Bu depolar, hücre ortamında karbon fazlası olduğunda sentezlenir.

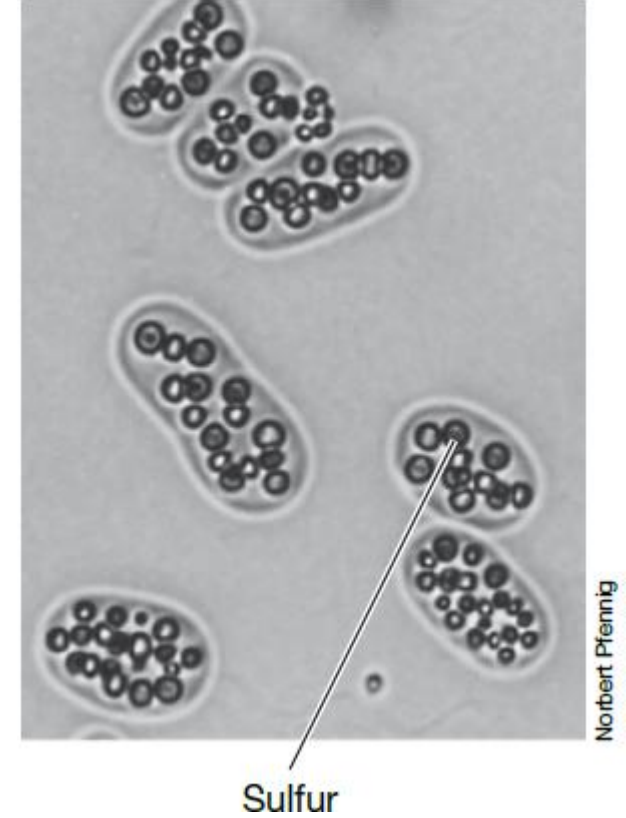
İnorganik Fosfat Deposu: Polifosfat Granülleri

- Pek çok prokaryotik ve ökaryotik mikroorganizma, fazla fosfatı polifosfat granülleri hâlinde biriktirebilir.
- Fosfat sınırlı hâle geldiğinde bu granüller, nükleik asit ve fosfolipit sentezi için kaynak olarak kullanılabilir.
- Bazı organizmalarda polifosfat; ADP'den ATP üretmek için bile parçalanabilir.
- Bu nedenle polifosfat granülleri, hücresel fosfor metabolizmasında kritik rol oynar.



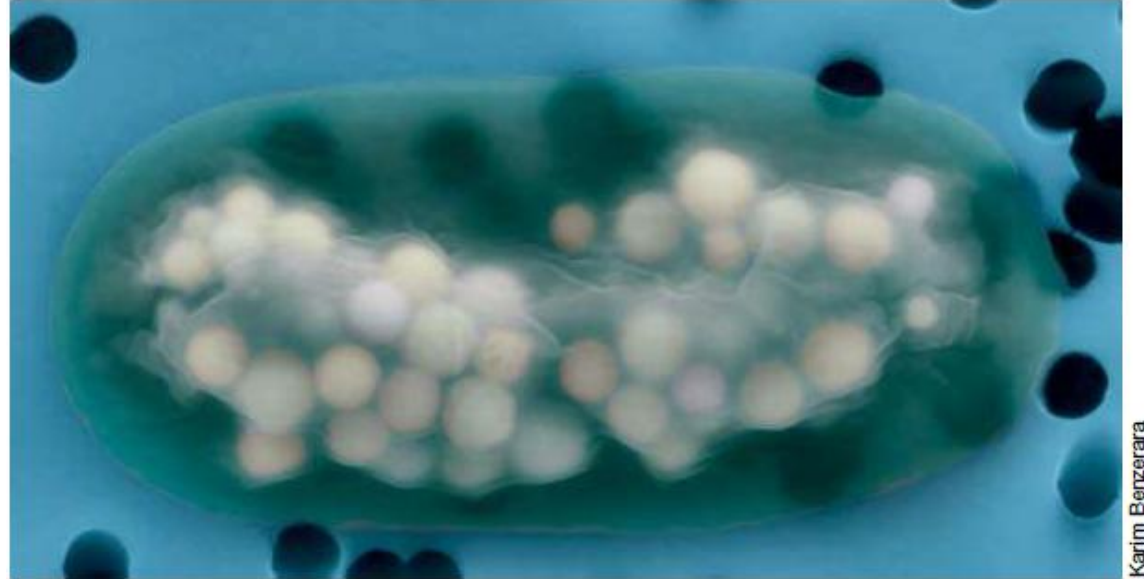
Kükürt Oksidasyonu ve Elemental Kükürt Granülleri

- Çok sayıda gram-negatif Bakteri ve Archaea, H_2S gibi indirgenmiş kükürt bileşiklerini oksitleyerek enerji metabolizması (kemolitotrofi) veya CO_2 fiksasyonu (ototrofi) için elektron elde eder.
- Bu süreçte açığa çıkan elemental kükürt (S^0) hücre içinde granüller olarak birikir.
- İndirgenmiş kükürt kaynağı bulunduğu sürece granüller hücrede kalır; kaynak azaldığında ise S^0 , sülfata (SO_4^{2-}) oksitlenir ve granüller kaybolur.
- İlginç şekilde, S^0 granülleri sitoplazmada görünse de aslında periplazmada bulunur; periplazma bu granüllere yer açmak için genişler veya daralır.



Karbonat Mineralleri ve Biyomineralizasyon

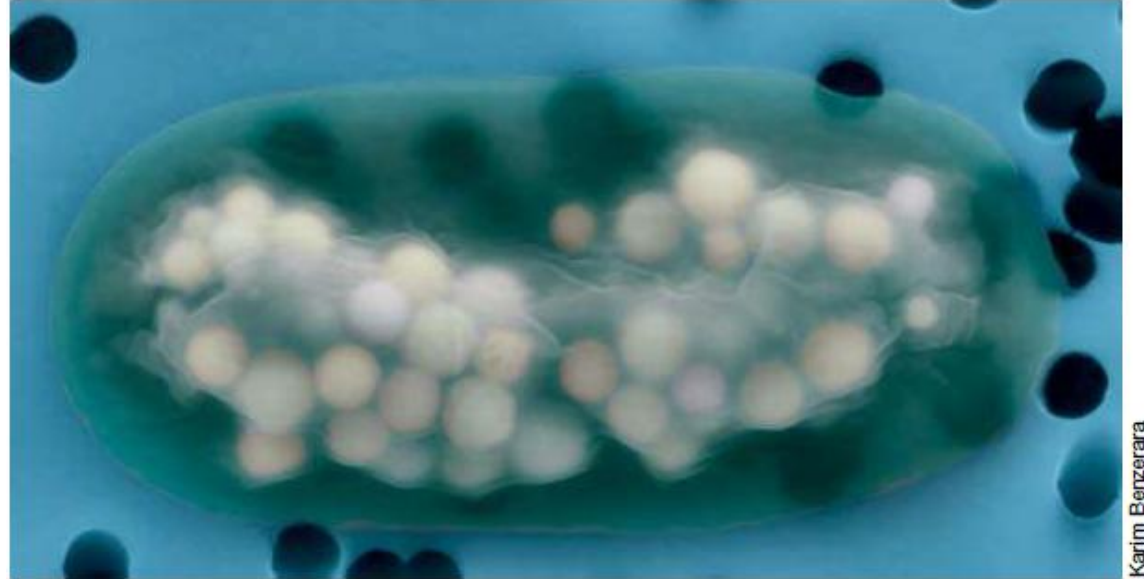
- Bazı siyanobakteriler hücre dış yüzeylerinde karbonat mineralleri oluştururken, bazıları bunları hücre içinde biriktirir.
- Örneğin *Gloeomargarita*, baryum, stronsiyum ve magnezyum içeren karbonat minerali bentonit granüllerini hücre içinde oluşturur.



Karim Benzerara

Karbonat Mineralleri ve Biyomineralizasyon

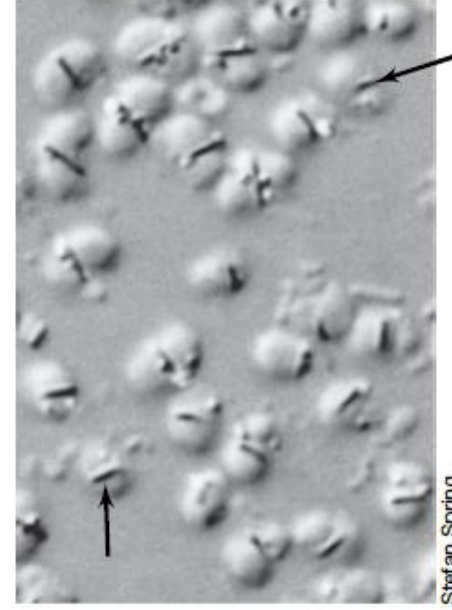
- Minerallerin hücre içinde biyolojik olarak oluşturulması biyomineralizasyon olarak adlandırılır.
- Bentonitin işlevi tam olarak bilinmese de, bu mineral hücreyi derin alkali göl ortamında dengede tutan bir ballast (dengeleyici ağırlık) veya CO₂ kaynağı olarak işlev görüyor olabilir.



Karim Benzerara

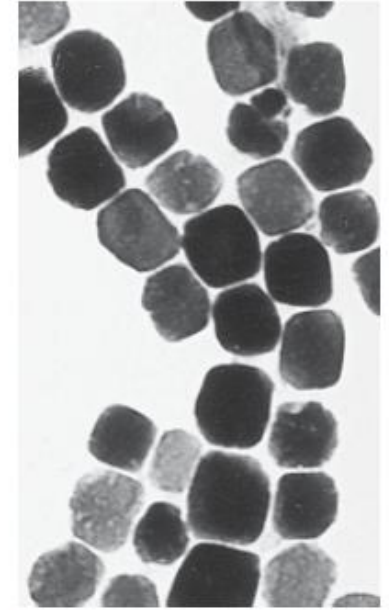
Manyetik Depolama Yapıları: Magnetozomlar

- Bazı bakteriler, hücrelerinde magnetozom bulunduđu için manyetik alanda yönlenebilir.
- Magnetozomlar, magnetit $[\text{Fe(II)Fe(III)}_2\text{O}_4]$ veya grejgit $[\text{Fe(II)Fe(III)}_2\text{S}_4]$ minerallerinden oluşmuş biyomineralize partiküllerdir.
- Hücreye manyetik dipol kazandırarak, bakterinin Dünya'nın manyetik alan çizgileri boyunca hareket etmesini sağlar (magnetotaksi).
- Magnetozomlar özellikle düşük O_2 'yi tercih eden ya da anaerobik yaşayan sucul organizmalarda görülür.



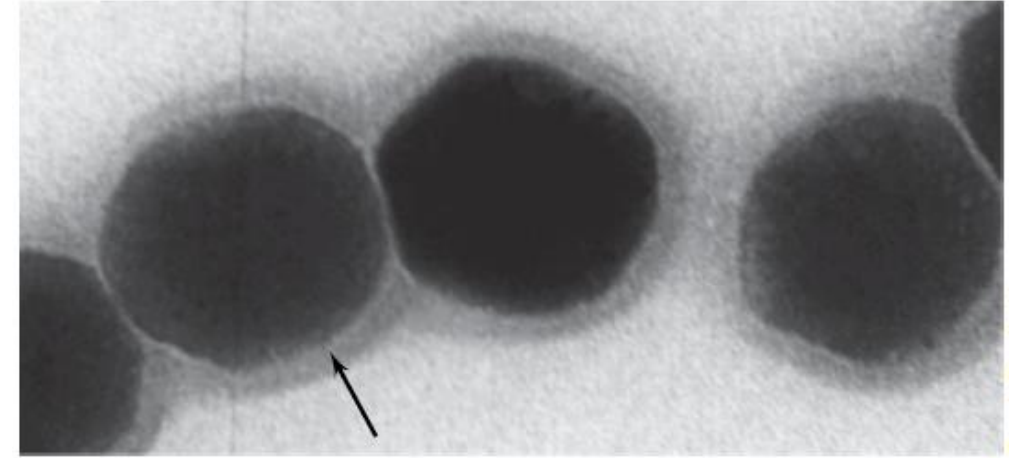
(a)

Stefan Spring



(b)

R. Blakemore and W. O'Brien



(c)

Dennis Bazylinski

Magnetozomların Biyosentezi ve Yapısal Özellikleri

- Magnetozom sentezi, magnetozoma özgü proteinlerin sitoplazmik zar üzerine yerleşmesi ve zarla invajinasyon (içe doğru çökme) oluşmasıyla başlar.
- Bu invajine zar keseciği Fe(II) ağırlıklı demir ile doldurulur; ardından magnetozom proteinlerinin katalizlediği süreçle biyomineralizasyon gerçekleşir.
- Magnetozomlarda Fe(III)'ü oluşturan bir demir oksidaz bulunur ve bu sayede manyetik mineraller oluşur.
- Magnetozom morfolojisi türlere göre değişir; kare, dikdörtgen veya sivri uçlu şekiller en yaygın görülen yapılardır.

Planktonik Mikroorganizmalar ve Yüzdürme Yeteneđi

- Bazı Bakteriler ve Archaea'lar göl ve okyanusların su kolonunda yaşayan planktonik canlılardır.
- Bu canlıların bir kısmı, içerdikleri gaz vezikülleri sayesinde su kolonunda yukarı veya aşağı hareket ederek metabolizmalarına en uygun bölgelere yerleşebilir.
- Çođu planktonik organizma akıntılara göre hareket ederken, gaz vezikülleri taşıyanlar aktif bir yüzdürme kontrolüne sahiptir.
- Gaz vezikülleri, hücrenin su içinde uygun pozisyonu koruyabilmesini sağlayan özel yapılardır.

Cyanobacteria ve “Bloom” Oluşumu

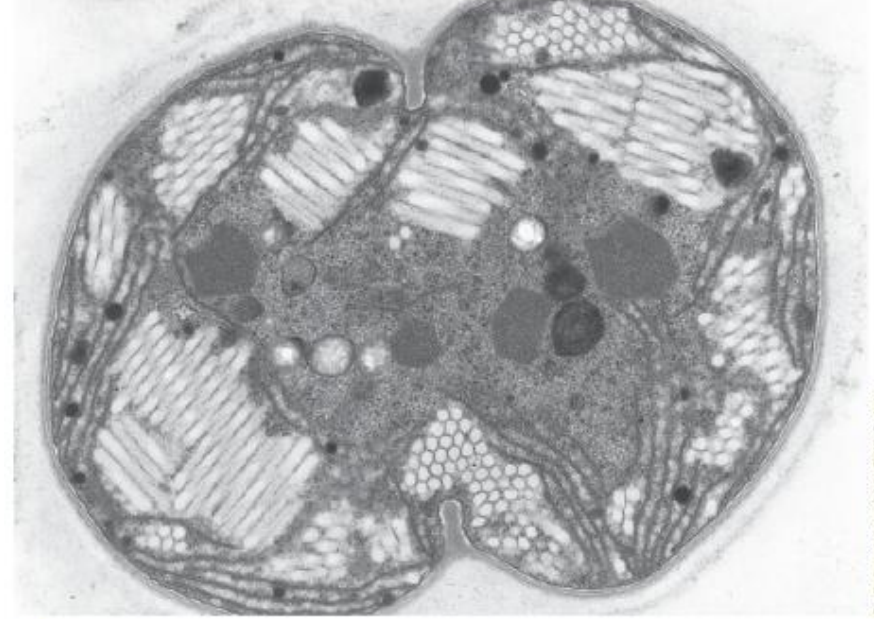
- Gaz veziküllerinin en çarpıcı örnekleri, göllerde büyük kütleler hâlinde “bloom” oluşturan siyanobakterilerdir (Figür a).
- Siyanobakteriler oksijenli fototrof bakterilerdir ve gaz vezikülleri sayesinde su yüzeyine çıkarak ışığın en yoğun olduğu bölgede bulunabilirler.
- Yüzeye çıkan bu hücreler rüzgârla taşınarak yoğun tabakalar hâlinde birikme eğilimindedir.
- Gaz vezikülleri birçok bakteride ve Archaea türünde görülse de mikrobiyal ökaryotlarda bulunmaz.



(a)



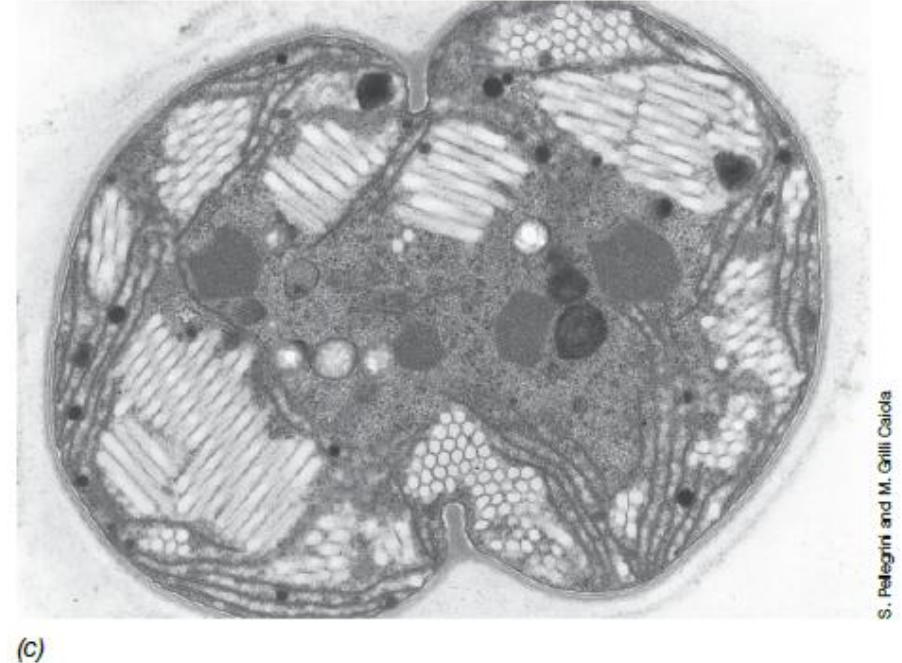
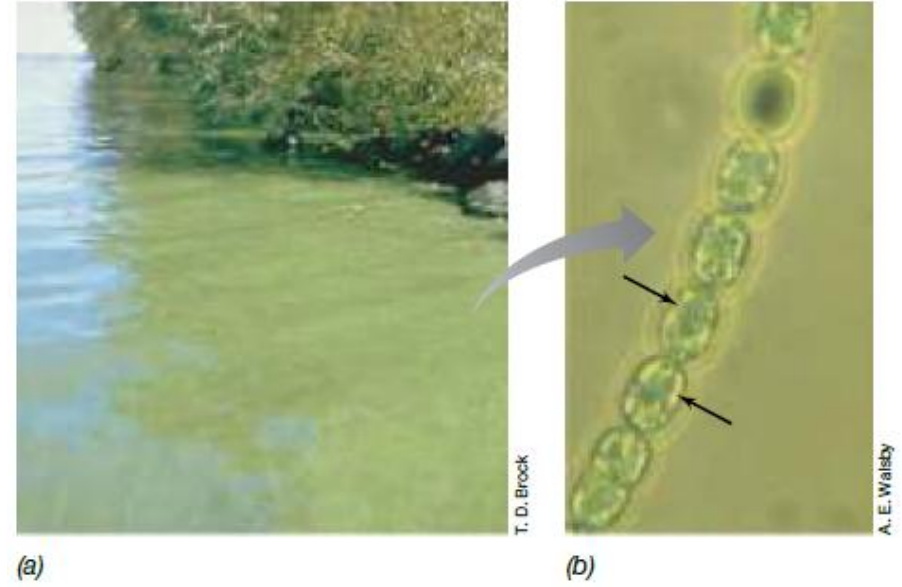
(b)



(c)

Gaz Vezikülünün Genel Yapısı

- Gaz vezikülleri proteinlerden oluşmuş, içi boş fakat oldukça rijit konik yapılardır (Figür b, c).
- Farklı türlerde uzunlukları yaklaşık 300–1000 nm, genişlikleri ise 45–120 nm arasında değişir ancak aynı tür içinde boyutlar sabittir.
- Bir hücrede birkaç adet olabileceği gibi yüzlerce gaz vezikülü de bulunabilir.
- Veziküller suya ve çözünmüş maddelere geçirimsizdir fakat gazlara geçirgendir.



Mikroskobik Gözlemler

- Gaz vezikülleri ışık mikroskopunda “gaz vakuolleri” olarak adlandırılan parlak, düzensiz kümeler şeklinde görülür (Figür b).
- Bu yapılar ince kesitlerde transmisyon elektron mikroskopunda daha net biçimde ayırt edilebilir (Figür c).
- Mikroskobik gözlemler gaz veziküllerinin hücre içindeki dağılımı ve yoğunluğu hakkında bilgi sağlar.
- Bu teknikler, gaz veziküllerinin varlığını belirlemek için yaygın olarak kullanılır.



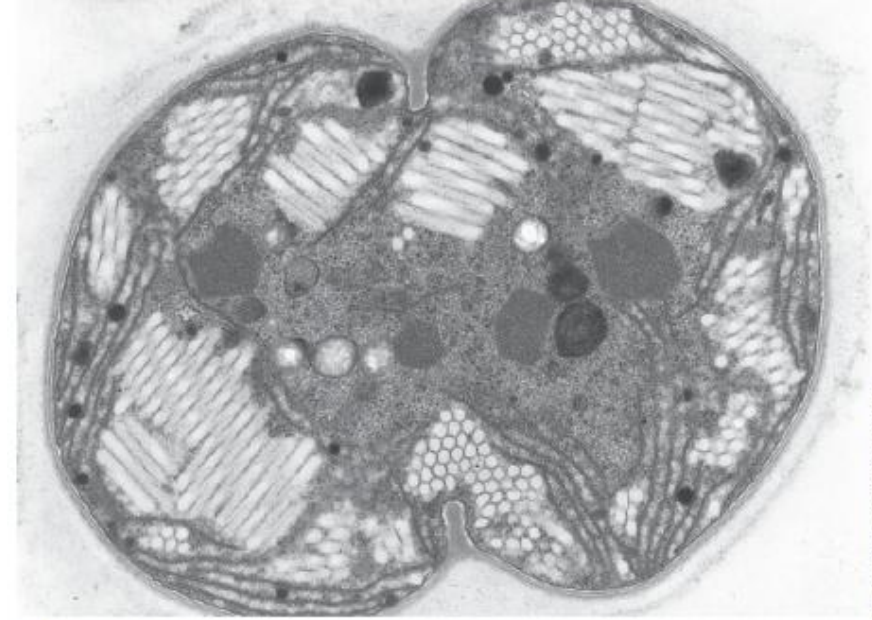
T. D. Brock

(a)



A. E. Walsby

(b)

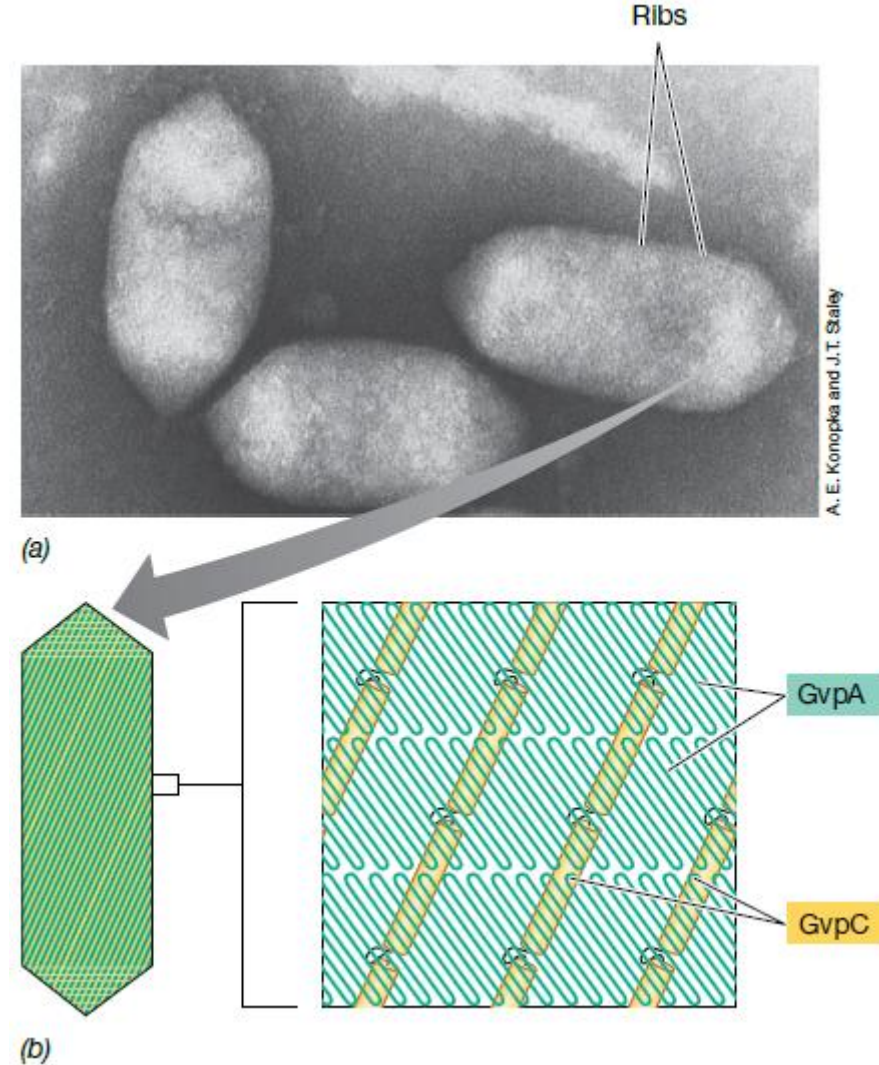


S. Pellegrini and M. Grillo Calda

(c)

Gaz Vezikül Proteinleri: GvpA ve GvpC

- Gaz vezikülleri iki temel proteinden oluşur ve yapıyı oluşturan ana protein GvpA'dır.
- GvpA hidrofobik, sert bir yapıdadır ve vezikül kabuğunu oluşturan paralel “kaburgaları” meydana getirir.
- GvpC adı verilen ikinci protein kabuğu güçlendirir, GvpA kaburgalarını çapraz bağlayarak yapının dayanıklılığını artırır.
- Bu iki protein birlikte vezikülün su basıncına karşı dirençli olmasını sağlar.

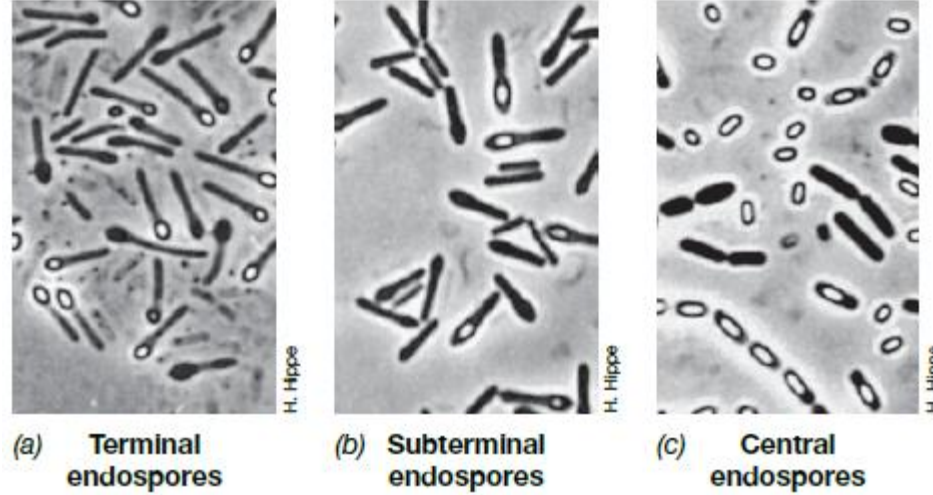


Gaz Veziküllerinin İşlevi ve Yüzdürme Kontrolü

- Gaz vezikülünün içindeki gaz basıncı, hücrenin bulunduğu ortamın gaz basıncıyla aynıdır.
- Şişmiş bir gaz vezikülünün yoğunluğu, hücrenin geri kalanına göre yaklaşık onda birdir ve bu da hücrenin toplam yoğunluğunu düşürür.
- Gaz vezikülleri şişik olduğunda hücre yükselir, çöktüğünde hücrenin yüzme özelliği kaybolur.
- Özellikle fototrof bakteriler, ışığın en uygun olduğu derinliğe inip çıkmak için gaz veziküllerinden büyük fayda sağlar.

Endospor Oluşumu: Dayanıklı Yaşam Evresi

- Bazı bakteri türleri, elverişsiz çevre koşullarında endospor adı verilen özel yapılar oluşturur.
- Endosporlar ısıya, kimyasallara ve radyasyona son derece dayanıklı, yüksek derecede farklılaşmış hücrelerdir.

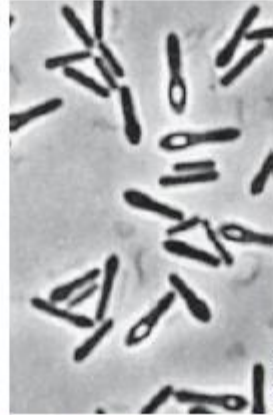


Endospor Oluşumu: Dayanıklı Yaşam Evresi

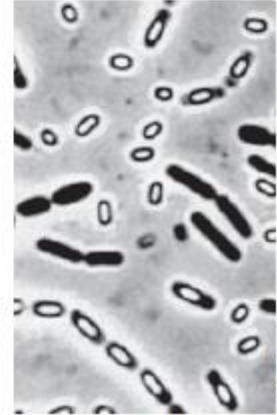
- Bu yapılar organizmanın sıcaklık uçları, kuraklık veya besin kıtlığı gibi zorlu şartlarda hayatta kalmasını sağlar.
- Endosporlar, bakterilerin yaşam döngüsünde “vejetatif hücre → endospor → vejetatif hücre” şeklinde bir döngü oluşturur.



(a) Terminal endospores



(b) Subterminal endospores



(c) Central endospores

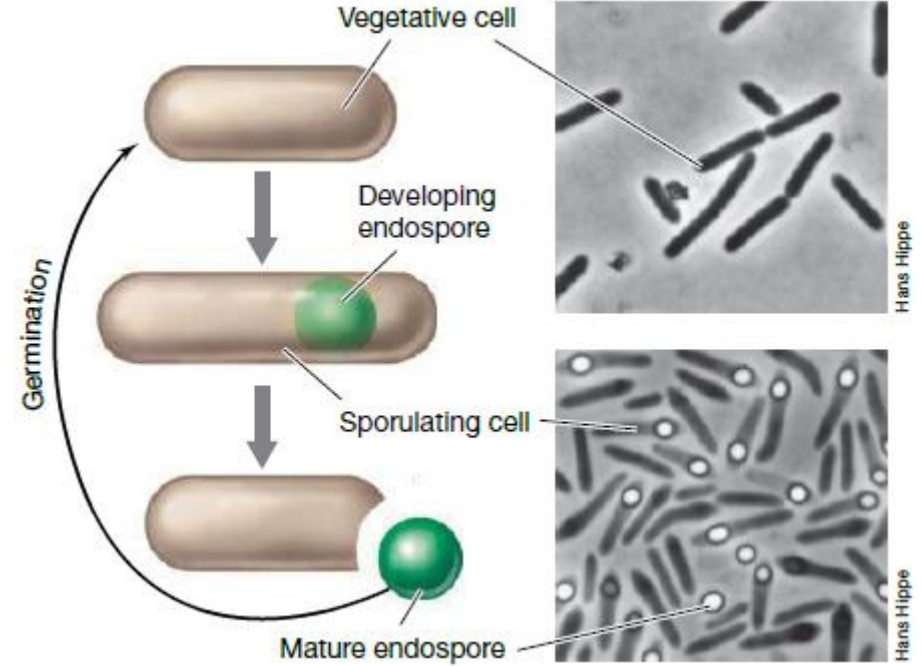
Endosporların Ekolojik ve Tıbbi Önemi

- Endosporlar rüzgârla, suyla veya hayvan bağırsakları yoluyla kolayca taşınabilir ve bu nedenle doğada yaygın biçimde bulunur.
- *Bacillus* ve *Clostridium* cinsleri endospor oluşturan en iyi çalışılmış bakterilerdir ve toprakta sık rastlanır.
- Bazı endospor oluşturan türler ciddi insan ve hayvan hastalıklarının etkenleridir.
- Botulizm, tetanos ve bazı gıda kaynaklı enfeksiyonlar bu bakterilerin oluşturduğu endosporlarla ilişkilidir.



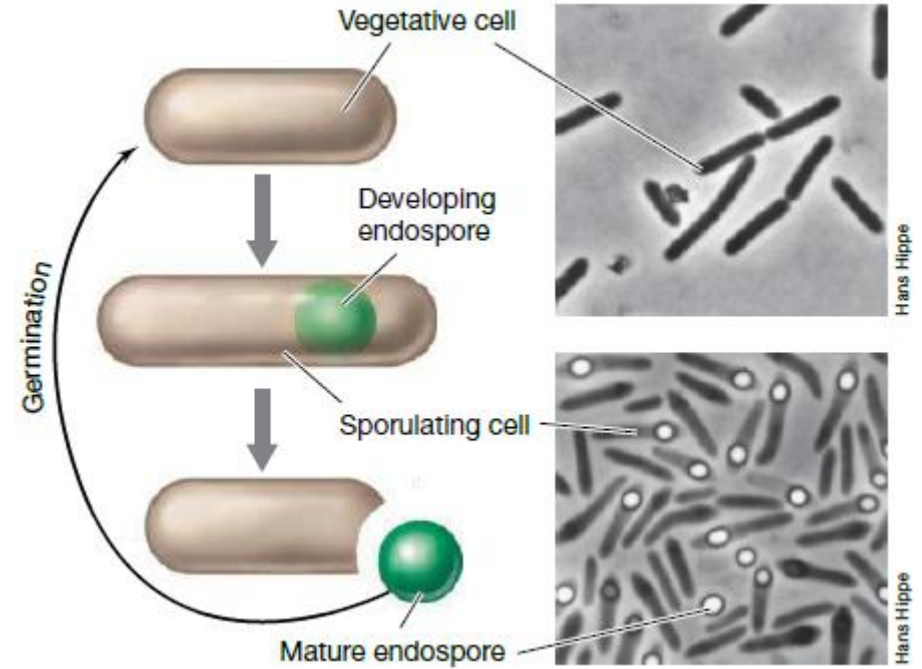
Endospor Oluşum Süreci

- Endospor oluşumu sırasında vejetatif hücre, büyümeyen fakat dayanıklı bir yapıya dönüşür.
- Hücreler aktif büyüme döneminde spor oluşturmaz; sporülasyon ancak temel bir besinin tükenmesiyle başlar.
- Örneğin *Bacillus* türleri, karbon veya nitrojen gibi ana bir besin sınırlandıncaya sporülasyona yönelir.
- Bu süreç, hücrenin hayatta kalmasını sağlayan korunmuş bir mekanizmadır.



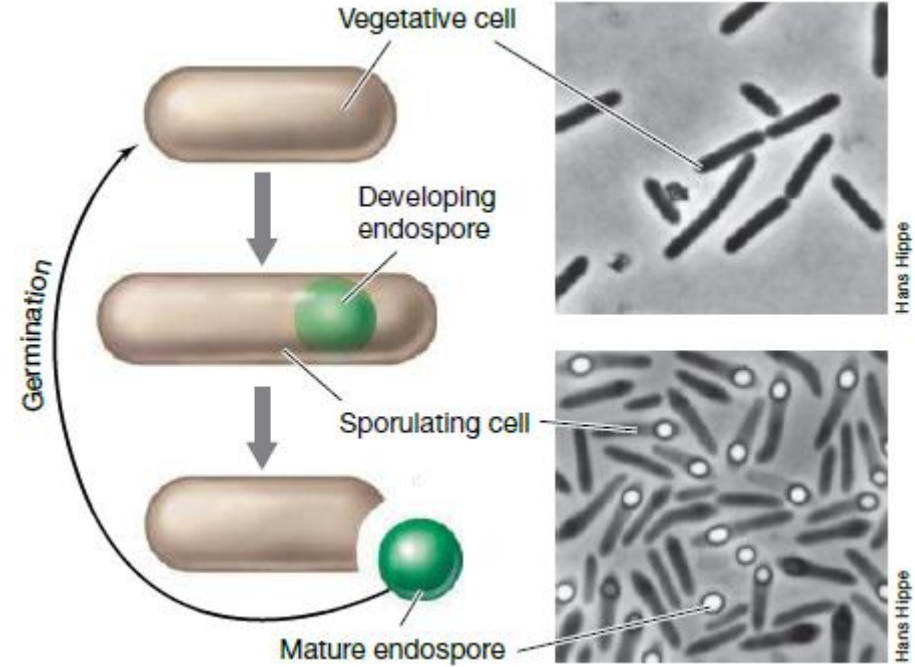
Endosporun Uyanması: Aktivasyon, Germinasyon ve Büyüme

- Endosporlar yıllarca dormant kalabilir; uygun koşullar oluştuğunda hızla vejetatif hücreye dönüşür.
- Üç aşama bulunur: aktivasyon, germinasyon ve büyüme.
- Aktivasyon, endosporun kısa süre subletal sıcaklıklarda ısıtılmasıyla gerçekleşir ve onu germinasyona hazır hâle getirir.
- Germinasyon sırasında endospor ışığı kırma özelliğini kaybeder ve ısıya/kimyasallara direnç azalır.



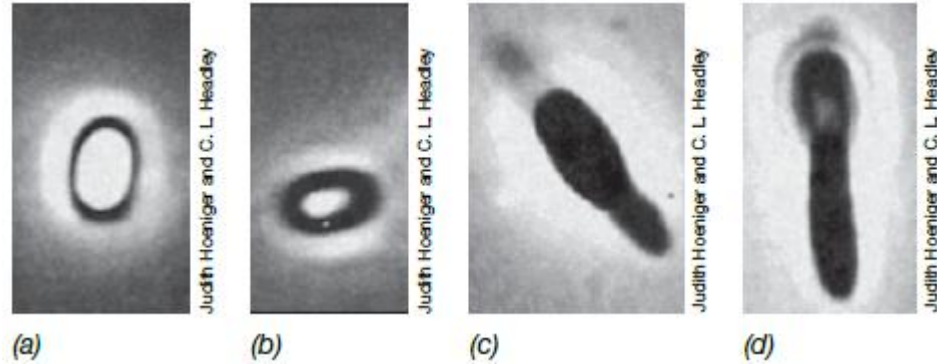
Vejetatif Hücreye Dönüş ve Yeniden Büyüme

- Son aşama olan büyüme (Figür c, d), su alımı ve RNA, protein ve DNA sentezinin başlamasıyla belirgindir.
- Endosporun kabuğu kırılır ve içinden yeni bir vejetatif hücre çıkar.
- Hücre tekrar aktif büyümesine devam eder; çevresel sinyaller değiştiğinde sporülasyon yeniden tetiklenebilir.
- Böylece bakteriler çevresel döngülere uyum sağlayabilen esnek bir yaşam stratejisi kullanır.



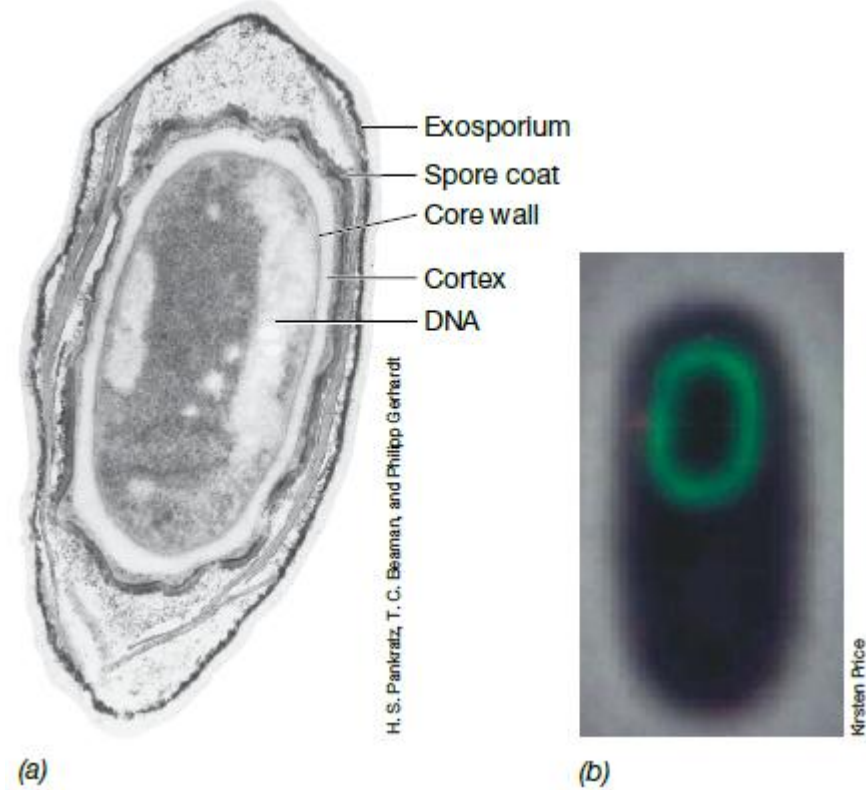
Endosporların Mikroskopik Görünümü

- Endosporlar ışık mikroskopunda belirgin şekilde ışığı yüksek kırma özelliğine sahip yapılar olarak görülür (Figür a).
- Boya geçirmezlikleri nedeniyle, temel boyalarla boyanmış hücrelerde bazen boyanmayan bölgeler şeklinde izlenirler.
- Endosporları görünür hâle getirmek için özel boyama teknikleri kullanılır.
- Klasik yöntemde, malahit yeşili boyası buharla birlikte endospora nüfuz ettirilerek boyama sağlanır.



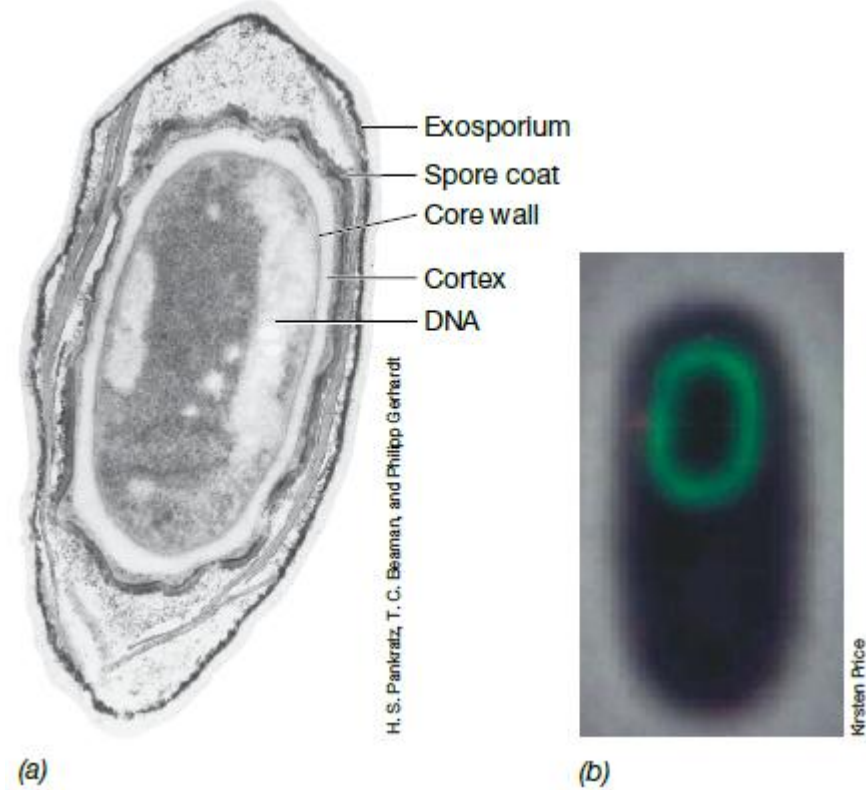
Endospor ve Vejetatif Hücrenin Yapısal Farkı

- Elektron mikroskopunda endospor yapısı, vejetatif hücreden belirgin şekilde farklı görünür.
- Endospor, vejetatif hücrede bulunmayan çok katmanlı bir yapıya sahiptir.
- En dışta, ince bir protein tabakası olan ekzosporiyum bulunur.
- Ekzosporiyumun altında, endospora özgü proteinlerden oluşan birden fazla spor kılıfı yer alır.



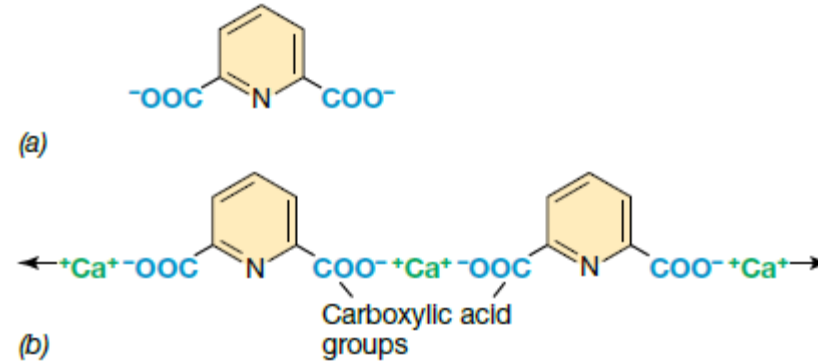
Endosporun Temel İ Yapısı

- Spor kılıflarının altında, gevşek bağlanmış peptidoglikan yapısına sahip korteks bölgesi bulunur.
- Korteksin hemen içinde, endosporun yaşamsal bileşenlerini taşıyan çekirdek (core) yer alır.
- Çekirdekte; çekirdek duvarı, sitoplazmik membran, sitoplazma, nükleoid ve ribozomlar bulunur.
- Böylece endospor, özellikle çekirdeğin çevresindeki katman çeşitliliğiyle vejetatif hücreden ayrılır.



DPA ve Kalsiyumun Rolü

- Endosporlarda bulunan, ancak vejetatif hücrelerde bulunmayan önemli bir molekül dipikolinik asittir (DPA) (Figür a).
- Endospor çekirdeğinde yüksek miktarda Ca^{2+} iyonu, DPA ile kompleks hâlinde birikir (Figür b).
- Bu Ca–DPA kompleksi, endospor kuru ağırlığının yaklaşık %10'unu oluşturur.
- Kompleks, endospor içindeki suyu bağlayarak gelişmekte olan endosporun dehidratasyonuna katkı sağlar.



DPA Kompleksinin Koruyucu Etkileri

- Ca–DPA kompleksi, DNA bazları arasına yerleşerek ısı kaynaklı DNA denatürasyonunu sınırlar.
- Endospor çekirdeği, vejetatif hücreye göre çok daha az su içerir; bu da çekirdek yapısının jelimsi olmasına yol açar.
- Dehidratasyon, makromoleküllerin yüksek sıcaklıklara karşı direncini önemli ölçüde artırır.
- Bazı türlerde endosporlar 150°C'ye kadar dayanabilir; çoğu ise 121°C'de (otoklav sıcaklığı) inaktive olur.

Endosporun Kimyasal ve Fiziksel Direnci

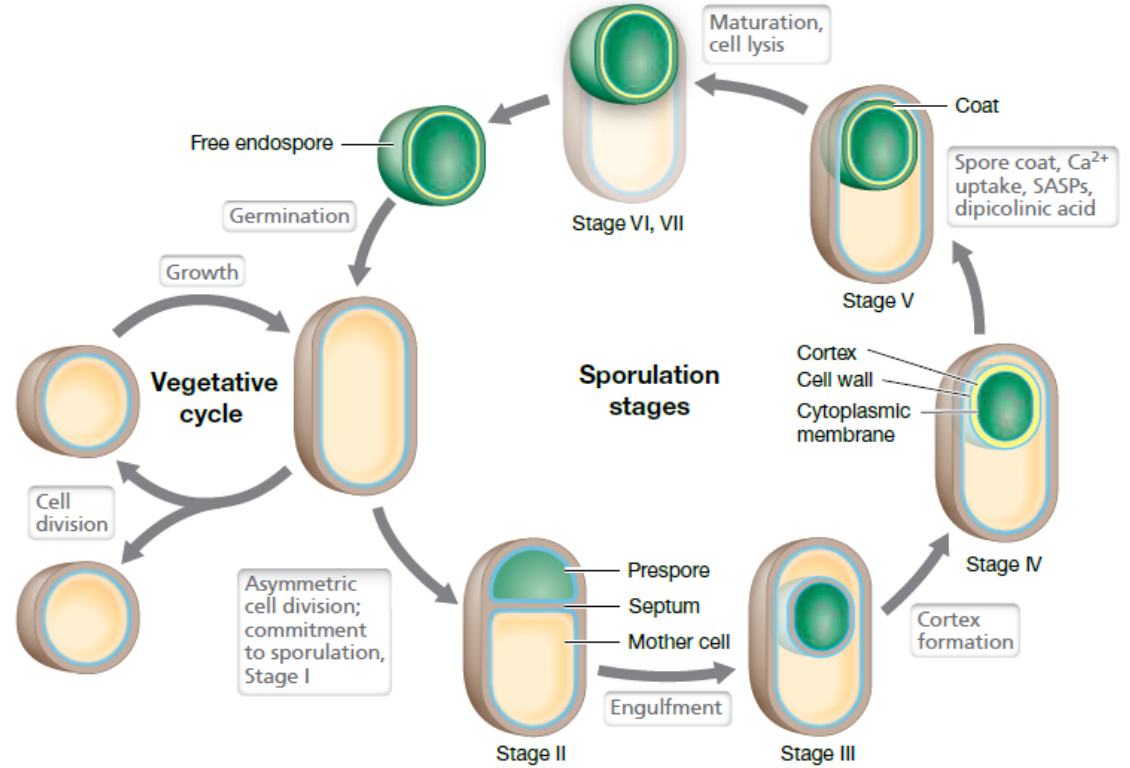
- Çekirdeğin düşük su içeriği, endosporu H_2O_2 gibi toksik kimyasallara karşı da dirençli kılar.
- Dehidratasyon, çekirdekteki enzimlerin inaktif hâlde kalmasına neden olur.
- Endospor çekirdeğinin pH'ı, vejetatif hücre sitoplazmasından yaklaşık bir birim daha düşüktür.
- Bu özelliklerin tümü, endosporun metabolik olarak inert (tepkimeye girmeyen) ve dayanıklı olmasını sağlar.

SASP'lerin (Küçük Asidik Endospor Proteinleri) Önemi

- Endospor çekirdeğinde yüksek miktarda SASP bulunur; bu proteinler yalnızca spor oluşumu sırasında sentezlenir.
- SASP'ler DNA'ya sıkıca bağlanarak, çekirdeği UV ışınları, kuruma ve kuru ısı gibi etkenlere karşı korur.
- UV'ye direnç, DNA'nın SASP etkisiyle B formundan daha kompakt olan A formuna dönüşmesiyle artar.
- SASP'ler, endosporun çimlenmesi sırasında yeni vejetatif hücre için karbon ve enerji kaynağı olarak kullanılır.

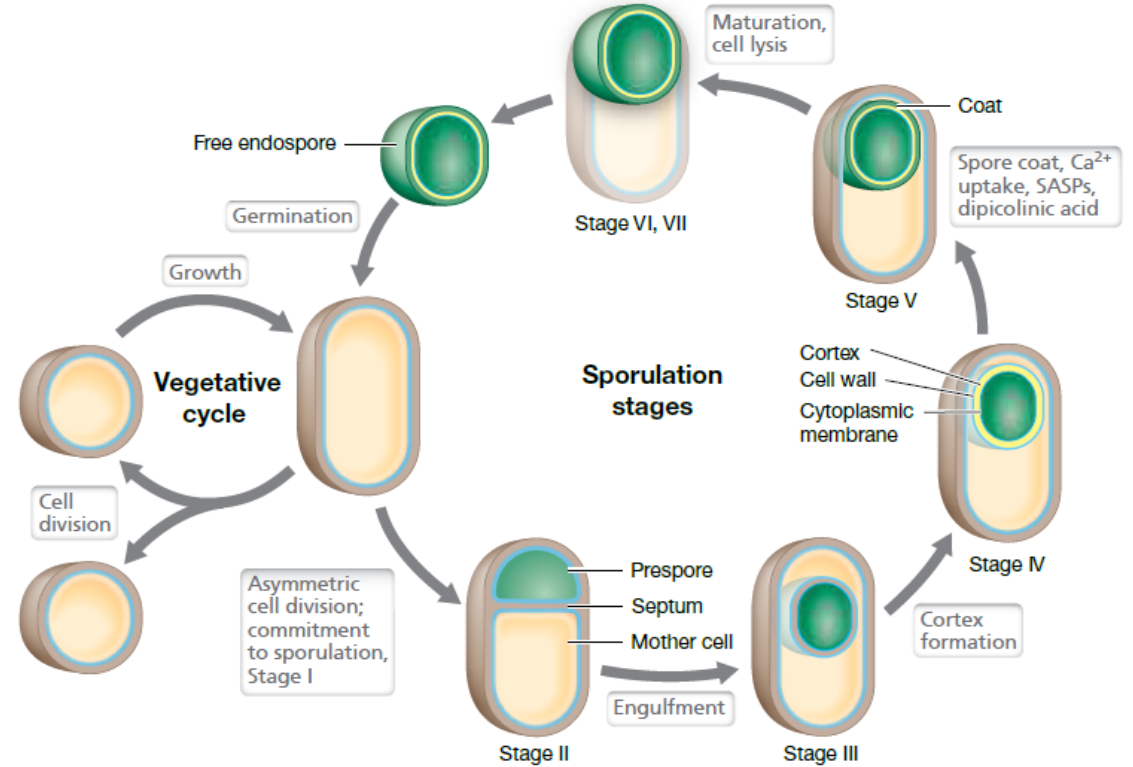
Sporulasyonun Başlangıcı

- Sporulasyon, hücrenin farklılaşma sürecinin bir örneğidir.
- Vejetatif hücreden endospor oluşumuna geçişte, hücrede çok sayıda genetik olarak yönlendirilmiş değişim gerçekleşir.
- *Bacillus* türlerinde sporulasyonun yapısal aşamaları yanda gösterilmiştir.
- Süreç, yaklaşık 8 saat sürer ve asimetric hücre bölünmesi ile başlar.



Sporulasyon Sürecinin Kronolojisi

- Asimetrik bölünmeyi takiben, endospora özgü bir dizi zamanlanmış olay gerçekleşir.
- Bu olaylar arasında korteks oluşumu, SASP sentezi gibi kritik adımlar yer alır.
- *Bacillus subtilis* üzerinde yapılan genetik çalışmalar, her aşamada duraklayan mutantların incelenmesiyle 200'den fazla spor-spesifik genin bulunduğunu göstermiştir.
- Bu genler, sporulasyon aşamalarının tam sırasıyla gerçekleşmesini sağlar.



Sporulasyon ve Gen İfadesi

- Endospor oluşumu sırasında diferansiyel protein sentezi gereklidir.
- Endospora özgü gen aileleri ardışık şekilde aktive edilirken, pek çok vejetatif hücre fonksiyonu devre dışı bırakılır.
- Bu özel proteinler, nemli ve aktif bir hücreden, kuru ve metabolik olarak inaktif fakat olağanüstü dayanıklı bir endospora dönüşümü sağlar.
- Endospor oluşumunun moleküler ayrıntıları, bölüm 7'de incelenecektir.

Endospor Oluşturan Bakterilerin Çeşitliliği

- Yaklaşık 20 bakteri cinsi endospor oluşturabilir; ancak detaylı çalışmalar yalnızca birkaç tür üzerinde yapılmıştır.
- DPA sentezi, SASP üretimi gibi temel olaylar, bu gruptaki tüm türlerde ortak görünmektedir.
- Endospor üretme kapasitesi, filogenetik olarak gram-pozitif bakterilerin belirli bir soyuna özgüdür.
- Bu sınırlı filogenetik dağılıma rağmen, spor oluşturan bakteriler anaerob, aerob, fototrof ve kemolitotrof gibi çok farklı metabolik özellikler gösterebilir.

Endospor Oluşumunu Tetikleyen Faktörler

- Endospor üretimini başlatan sinyaller türlere göre değişebilir.
- *Bacillus*'ta en yaygın tetikleyici besin kıtlığıdır; ancak bazı türlerde farklı çevresel sinyaller etkili olabilir.
- Şu ana kadar hiçbir Archaea türünde endospor oluşumu gözlenmemiştir.
- Bu durum, endospor oluşturma yeteneğinin Bakteri ve Archaea ayrımından sonra, yaklaşık 3.5 milyar yıl önce ortaya çıktığını düşündürür.

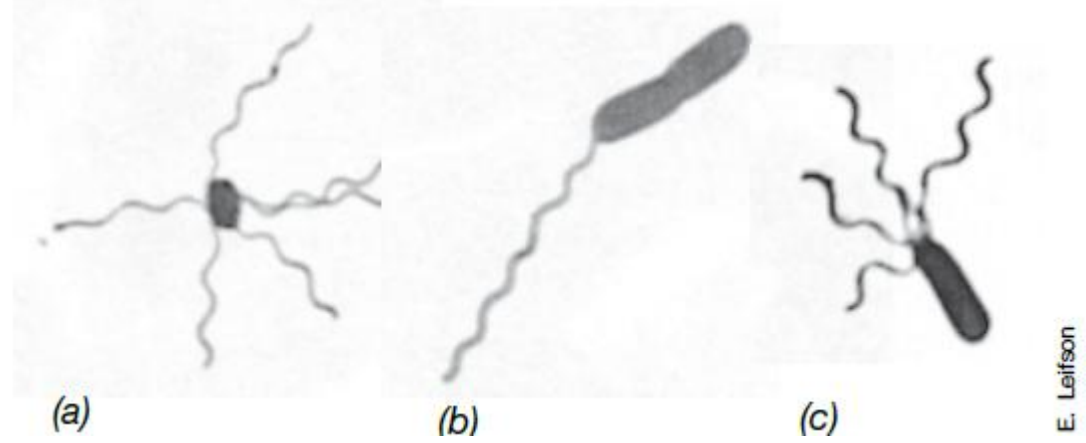


Hücre Hareketine Giriş

- Prokaryotik hücrelerin birçoğu kendi güçleriyle hareket edebilir ve bu hareketlilik çevrede yeni kaynaklara ulaşmalarını sağlar.
- Hareket edebilme, doğadaki değişken koşullarda bir hücrenin yaşamla ölüm arasındaki farkı belirleyebilir.
- Bu kısımda prokaryotlarda iki temel hareket biçimi olan yüzme ve kayma hareketi ele alınacaktır.
- Ayrıca, hücrelerin belirli uyaranlara doğru ya da onlardan uzak yönelimli hareket etmesini sağlayan taksi davranışları incelenecektir.

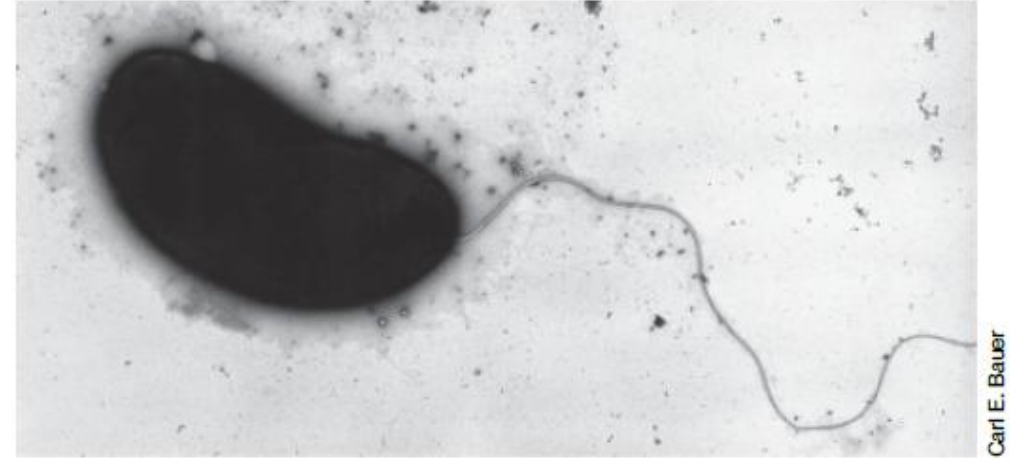
Yüzme Hareketi ve Flagellum/Archaeellum

- Birçok bakteri, flagellum adı verilen yapı sayesinde yüzme hareketi yapar.
- Archaea hücrelerinde buna karşılık archaeellum bulunur; görev olarak flagelluma benzerdir.
- Flagellum ve archaeellum, hücreyi sıvı içinde iten ya da çeken küçük döner makineler gibi çalışır.
- Bu yapıların dönmesi hücrenin sıvı ortamda aktif şekilde ilerlemesini sağlar.



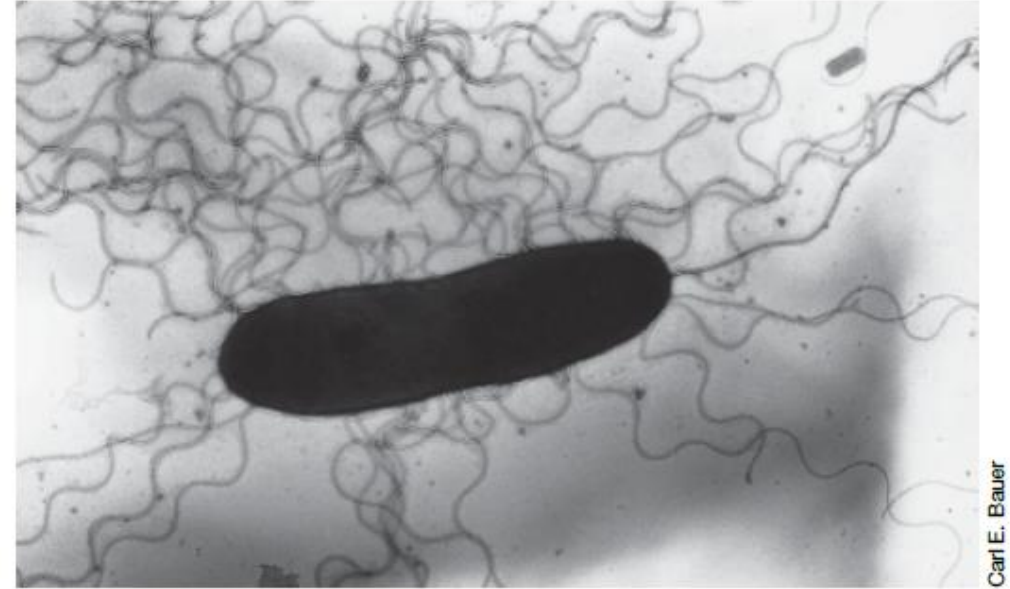
Flagellumun Yapısı ve Genel Özellikleri

- Bakteriyel flagellum, bir ucu serbest olan, diğer ucu ise hücreye bağlı ince ve uzun bir uzantıdır (15–20 nm genişliğinde).
- Flagellum, ışık mikroskopunda ya da elektron mikroskopunda görüntülenebilir.
- Hücreye farklı bölgelerden bağlanabilir ve bu bağlanma biçimleri flagellasyon tiplerini oluşturur.
- Flagellanın farklı bağlanma biçimleri hücrenin yüzme davranışını da etkiler.



Carl E. Bauer

(a)

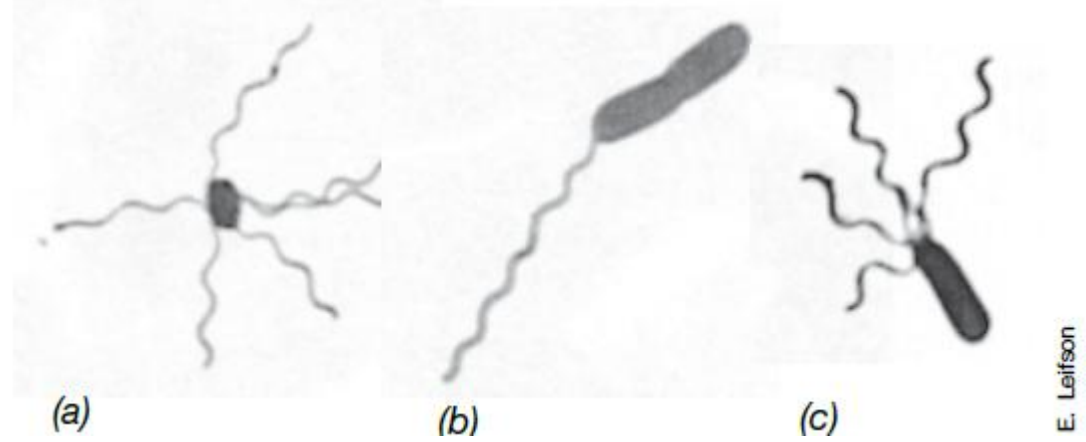


Carl E. Bauer

(b)

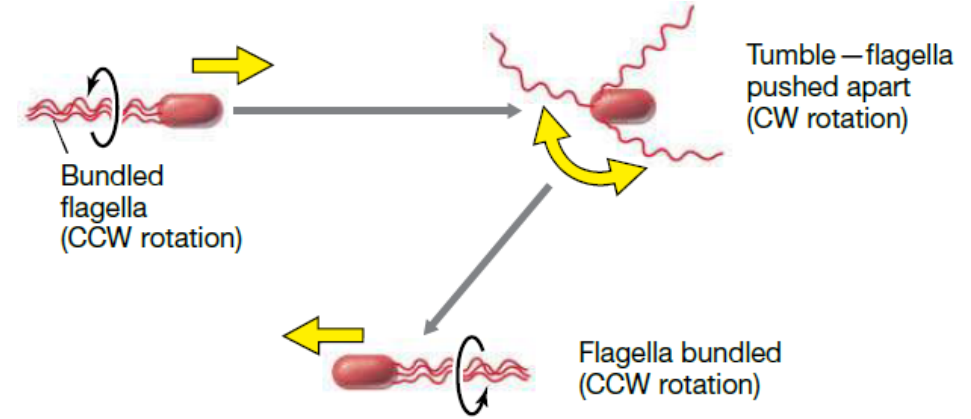
Flagellasyon Tipleri

- Polar flagellasyon durumunda flagellum hücrenin bir veya her iki ucunda bulunur (Figür b).
- Lofotrik flagellasyonda hücrenin bir ucunda birden fazla flagellumdan oluşan bir 'tutam' yer alır (Figür c).
- Flagellum tutamları büyük ve boyanmamış hücrelerde karanlık alana da faz kontrast mikroskopuyla görülebilir.
- Amfitrik tipte flagellum tutamları hücrenin her iki ucundan çıkar; peritrik tipte ise flagellalar hücrenin çevresine dağılmıştır (Figür a ve b).

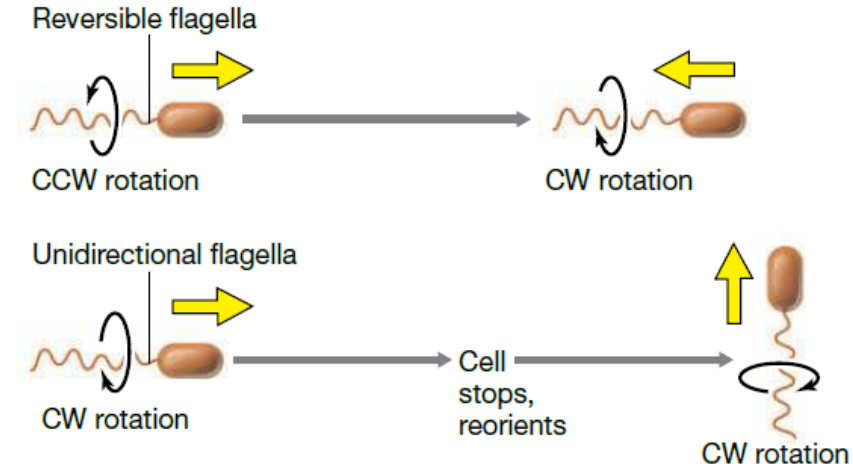


Flagellumun Dönme Hızı ve Hareket Performansı

- Flagellum sabit hızda dönmez; dönüş hızı proton-motor kuvvetin şiddetine göre artıp azalır.
- Flagellum saniyede 1000 devire kadar dönebilir ve hücreyi saniyede kendi uzunluğunun 60 katı kadar hareket ettirebilir.
- Karşılaştırma yapıldığında, vücut uzunluğu başına hız bakımından bir bakteri, bir çitadan bile daha hızlıdır.
- Polar ya da lofotrik flagellalı bakterilerin hareketi daha ani ve hızlıyken, peritrik flagellalı bakteriler genelde daha yavaş ve doğrusal hareket eder.



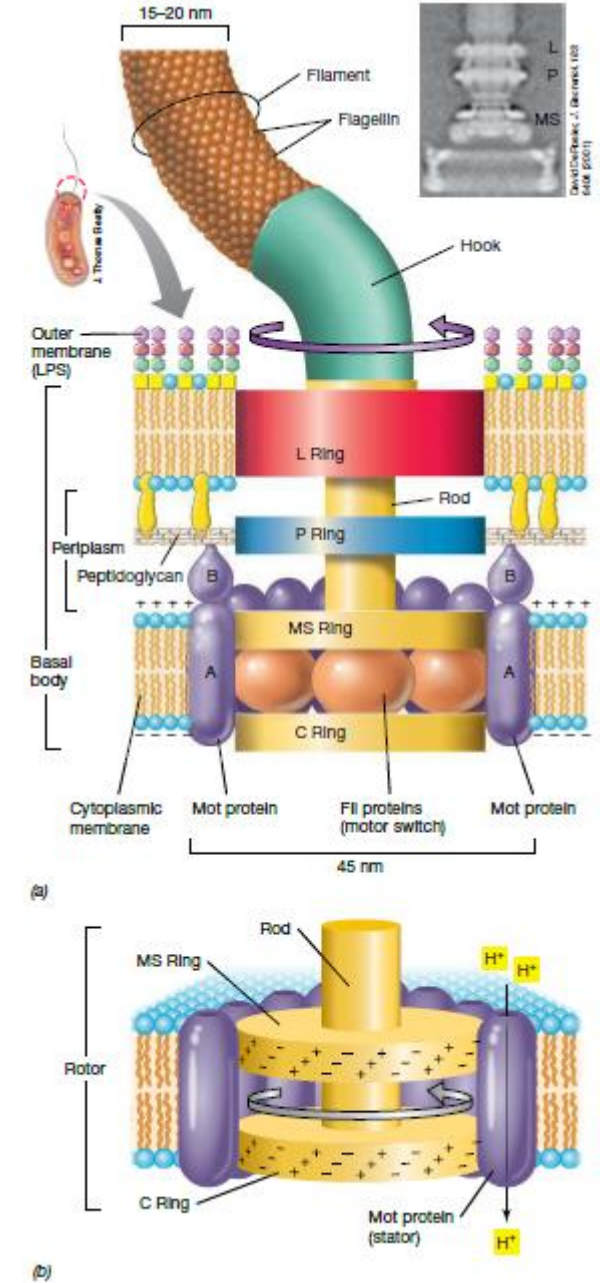
(a) Peritrichous



(b) Polar

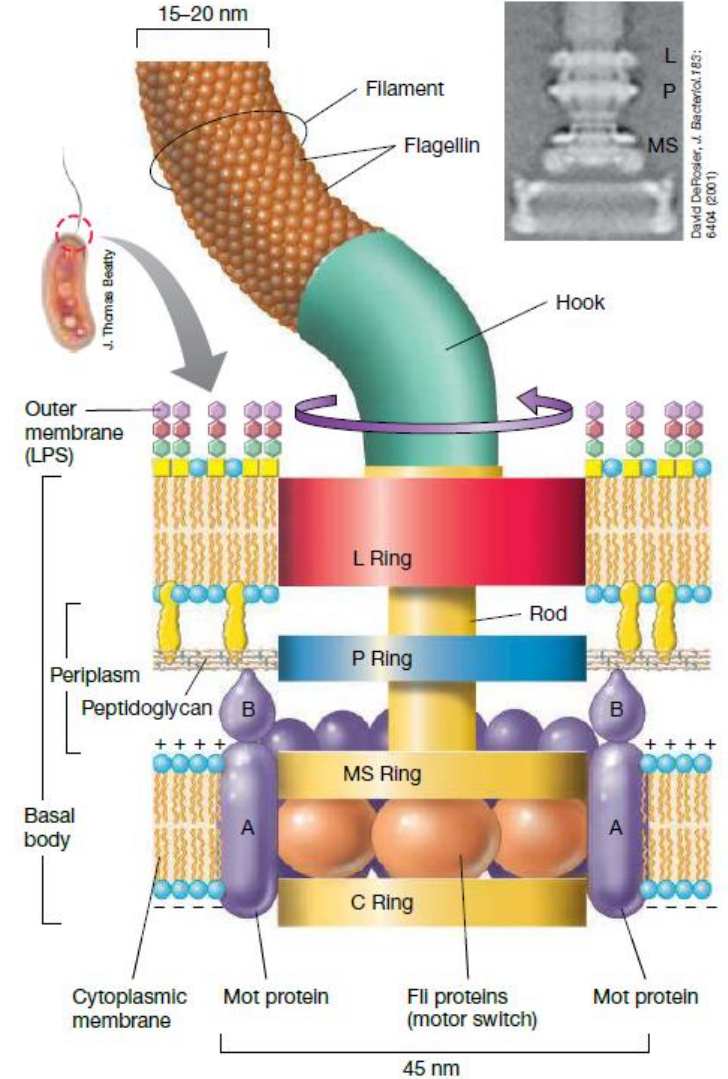
Flagellumun Helikal Yapısı ve Filament Bölümü

- Flagellum düz bir yapı değildir; helikal bir formdadır ve bu yapı yüzme hareketini kolaylaştırır.
- Flagellumun ana bölümünü oluşturan filament, flagellin adı verilen proteinin çok sayıda kopyasından oluşur.
- Flagellin dizisinin bakterilerde çok korunmuş olması, flagellar hareketin evrimsel olarak çok eskiye dayandığını düşündürür.
- Filamentin altında yer alan hook bölgesi, filament ile motor yapısı arasında bağlantı görevi görür.



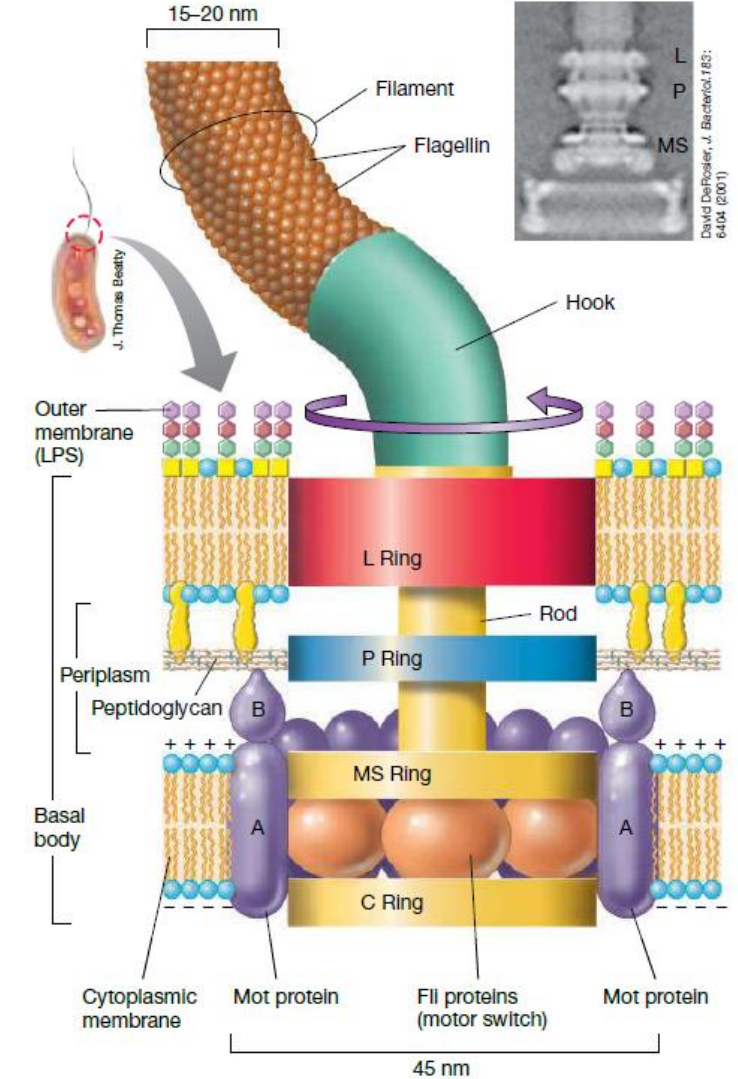
Flagellum Motoru: Temel Bileşenler

- Flagellum motoru, sitoplazmik membrana ve hücre duvarına gömülü, dönebilen bir makine gibi çalışır.
- Motorun ortasında yer alan merkezî rod, bir dizi halka yapısının içinden geçer.
- Gram-negatif bakterilerde dışta L halkası, ardından P halkası, iç kısımda ise MS ve C halkaları bulunur.
- Gram-pozitif bakterilerde dış zar olmadığı için yalnızca içteki halka çiftleri bulunur.



Motorun Çevresindeki Proteinler: Mot ve Fli Kompleksleri

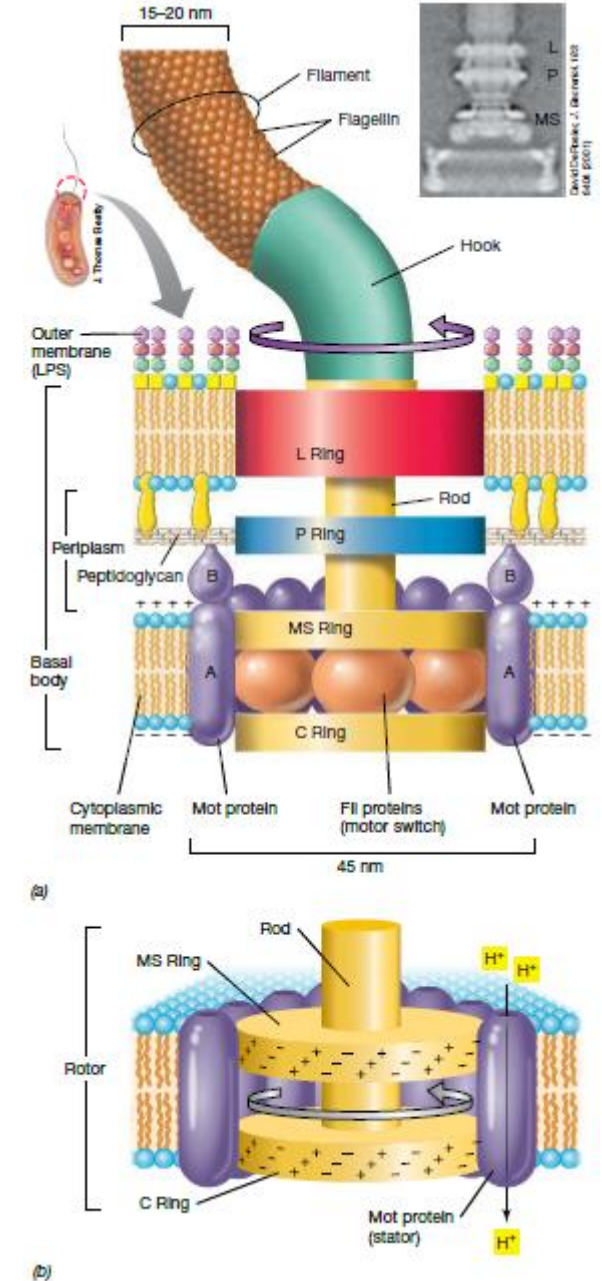
- Motorun iç halkasını çevreleyen Mot proteinleri, sitoplazmik membrana ve peptidoglikana gömülüdür.
- Mot proteinleri flagelluma dönme torkunu sağlayan yapılardır.
- Motor yönünü değiştiren Fli proteinleri, hücre içi sinyallere yanıt vererek flagellumun dönüş yönünü tersine çevirebilir.
- Bu mekanizma, hücrenin çevresel uyaranlara göre yön değiştirmesini mümkün kılar.



(a)

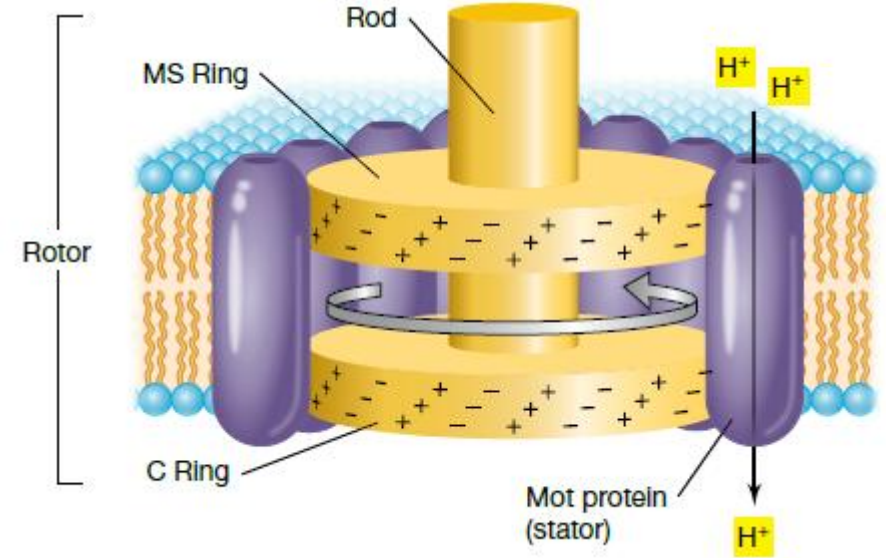
Rotor ve Stator Yapıları

- Flagellum motoru iki ana bileşenden oluşur: rotor ve stator.
- Rotor; merkezî rod ile L, P, C ve MS halkalarından meydana gelir ve tümü birlikte bazal cisim olarak adlandırılır.
- Stator; rotoru çevreleyen Mot proteinlerinden oluşur ve tork üretimini sağlar.
- Bu iki yapı birlikte flagellumun düzenli ve güçlü hareketini oluşturur.



Proton-Motor Kuvvet ve Flagellumun Dönüş Mekanizması

- Flagellumun dönüş enerjisi proton-motor kuvvetten sağlanır.
- Protonların Mot kompleksinden geçişi, rotor üzerindeki yüklerle etkileşerek dönme hareketini başlatır.
- Her bir tam flagellum dönüşü için yaklaşık 1200 protonun Mot proteinlerinden geçtiği düşünülmektedir.
- Proton akış hızındaki değişiklikler flagellumun dönüş hızını da doğrudan belirler.

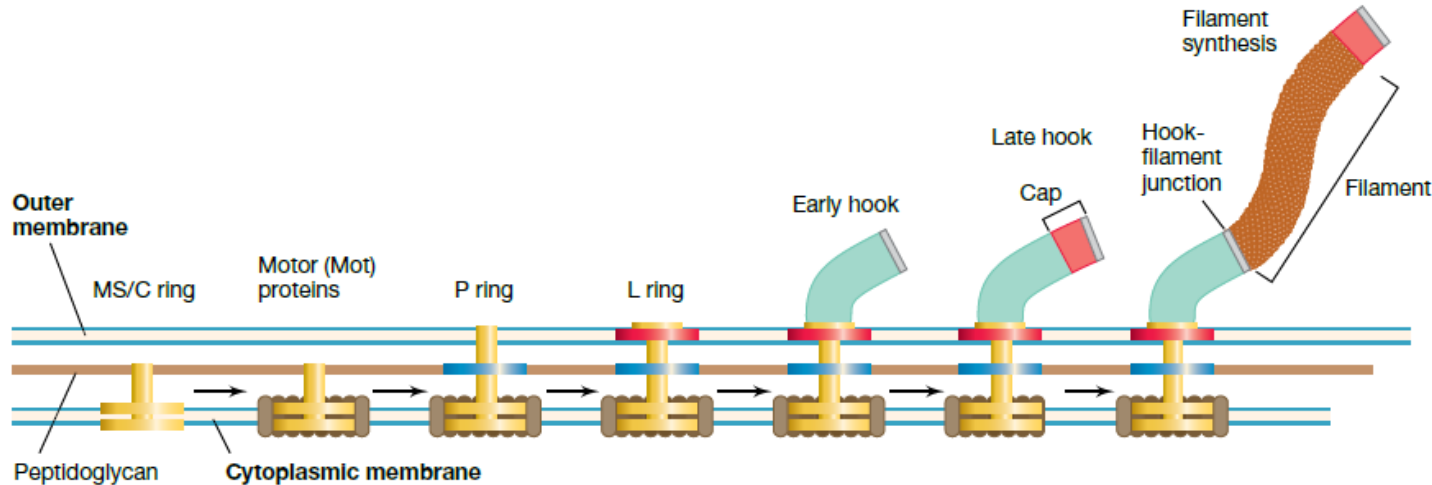


Bakteriyel Hareket Aygıtının Genetik Temeli

- *Escherichia* ve *Salmonella* gibi türlerde, hareketliliğin farklı yönleriyle ilişkili 50'den fazla gen bulunur.
- Bu genler, kamçının ve motor yapının yapısal proteinlerini kodlar.
- Ayrıca, sitoplazmik membranı aşarak dışarı taşınacak bu yapısal proteinleri hücre dışına aktaran proteinleri de kodlar.
- Yeni kamçıların sentezini düzenleyen proteinler de yine bu genler tarafından üretilir.

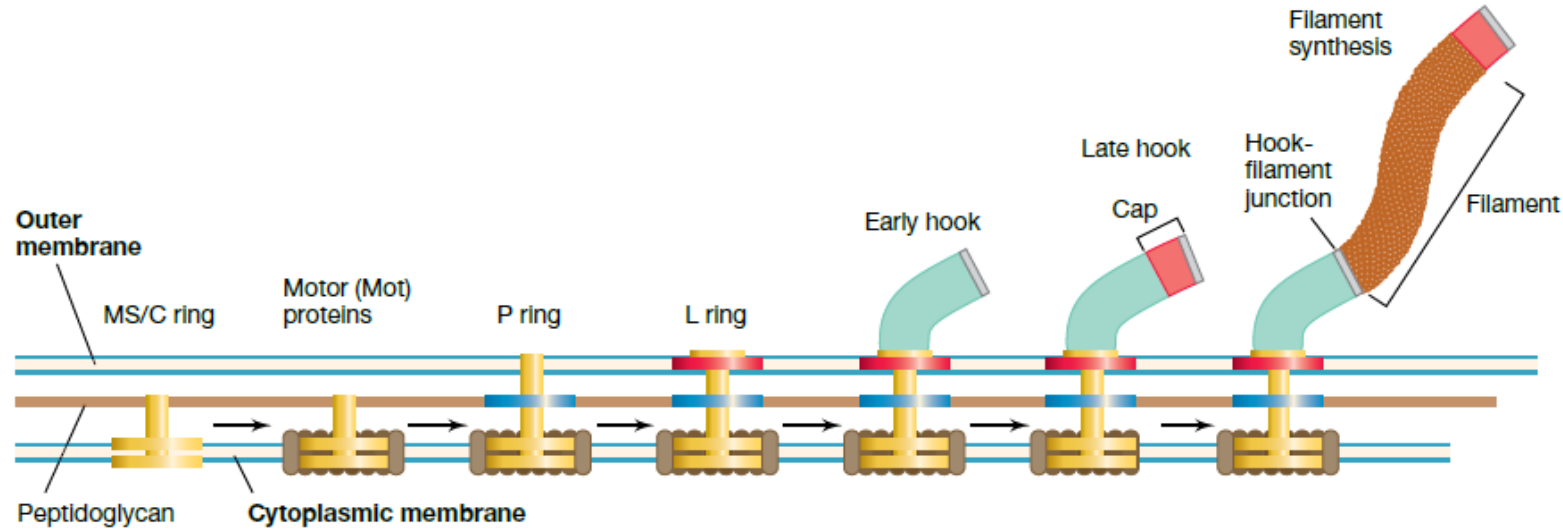
Kamçı Sentezinin Başlangıcı

- Kamçı, hayvan tüyü gibi tabandan değil, uç kısmından büyür.
- İlk olarak MS halkası sentezlenir ve sitoplazmik membrana yerleştirilir.
- Ardından, ankraj (bağlantı) görevi gören diğer proteinler ve kanca (hook) yapı oluşturulur.
- Filament oluşumu bu aşamalardan sonra başlar.



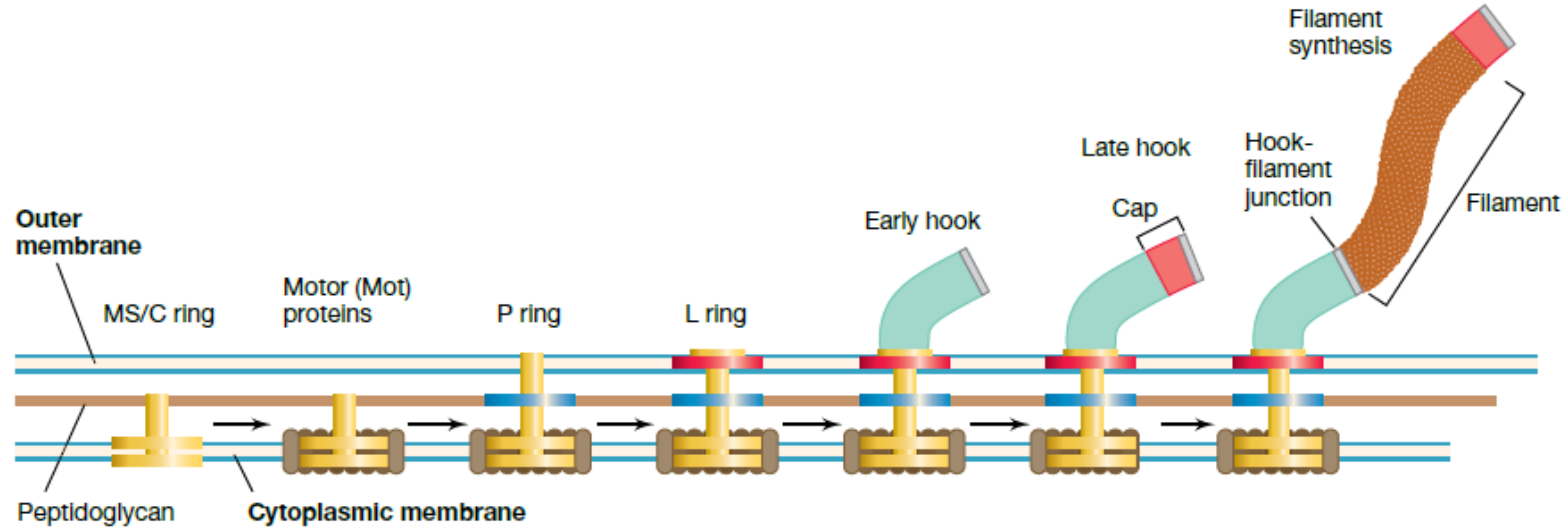
Flagellin Taşınması ve Filamentin Uçtan Büyümesi

- Sitoplazmada sentezlenen flagellinler, filament içerisindeki 3 nm genişliğindeki kanaldan uca doğru taşınır.
- Flagellinin uca doğru şekilde yerleşmesini sağlayan bir protein “kapak” bulunur.



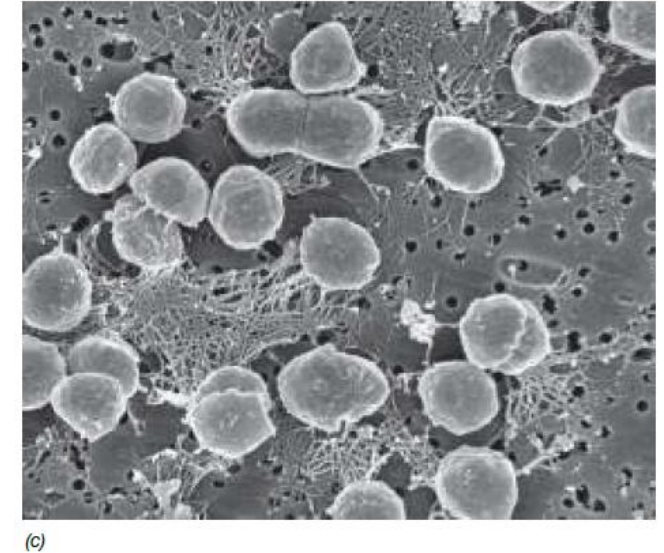
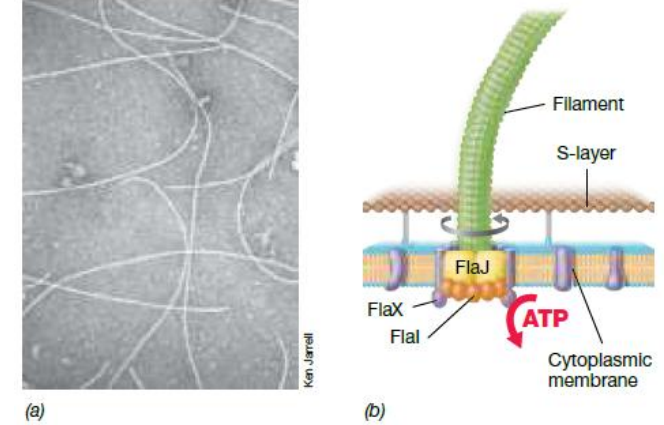
Flagellin Taşınması ve Filamentin Uçtan Büyümesi

- Tek bir filamentin oluşması için yaklaşık 20.000 flagellin molekülüne ihtiyaç vardır.
- Kamçı sürekli olarak büyür ve gerekli uzunluğa ulaştığında durur; kırılan kamçılar yine bu kanaldan taşınan flagellinlerle onarılarak dönebilir hâlde kalır.



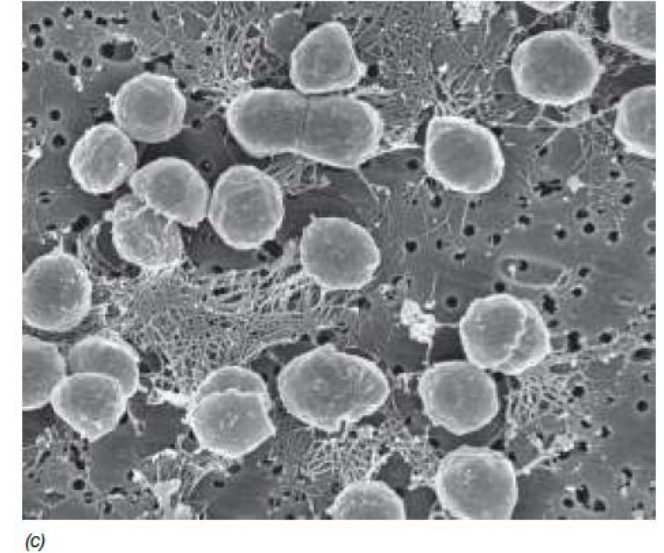
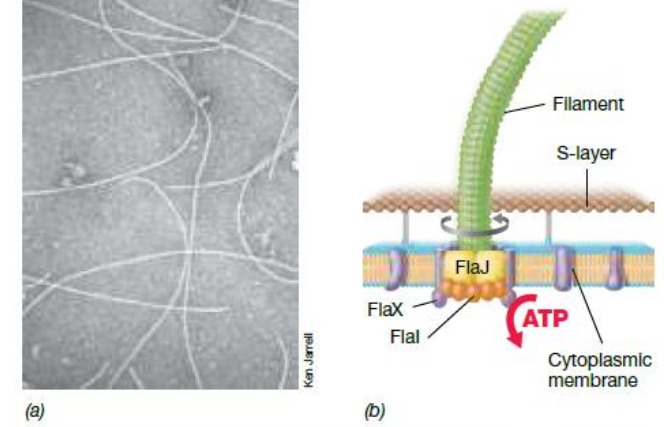
Archaea Kamçısı (Archaeellum) ve Genel Özellikleri

- Archaea türlerinde de yüzme hareketi, kamçı analogu olan archaeellum yapısının dönüşüyle gerçekleşir.
- Archaeellum, yaklaşık 10–13 nm çapındadır ve bu açıdan bakteriyel kamçıdan daha incedir (Figür a).
- Farklı Archaea türlerinde filament yapısını oluşturan birden fazla protein tipi bulunur.
- Filament proteinlerini kodlayan 7–12 gen, bakteriyel flagellin genleri ile dizilim açısından benzer değildir.



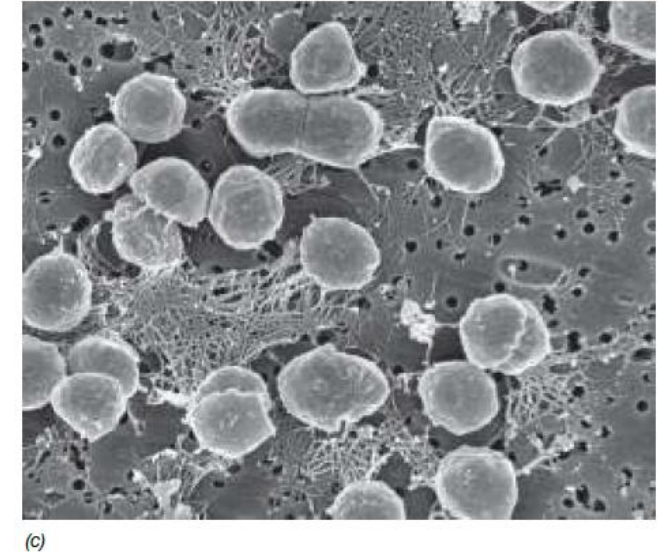
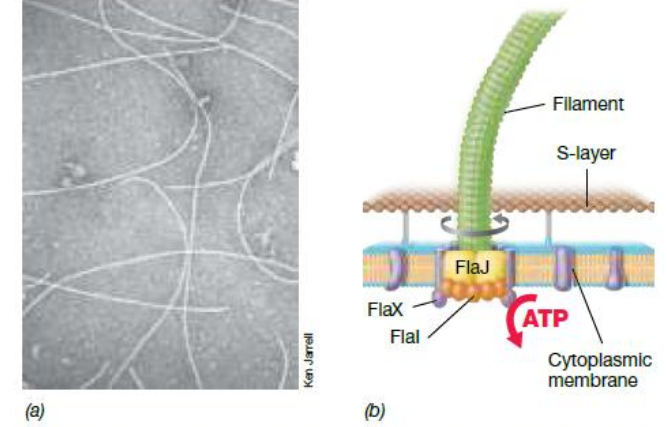
Archaeellum'un Türlerine Göre Çeşitliliği ve Hız Karşılaştırmaları

- Archaeella, *Halobacterium*, *Sulfolobus* ve *Methanocaldococcus* gibi türlerde ayrıntılı biçimde incelenmiştir.
- *Halobacterium* hücreleri, *E. coli* hücrelerine göre yalnızca onda biri kadar hızda yüzer.
- *Methanocaldococcus* ise *Halobacterium*'dan 50 kat, *E. coli*'den 10 kat hızlıdır ve yaklaşık 500 hücre boyu/sn hızla hareket eder (Figure c).
- Bu farklılıklar, archaeellum yapılarının tork ve dönme hızlarında büyük çeşitlilik olduğunu gösterir.



Archaeum'un Yapısal Benzerlikleri ve Enerji Kaynağı

- Archaeum, genel yapısı itibarıyla Tip IV pilus yapısına güçlü bir şekilde benzer (Figür b).
- Bu yapı, saat yönünde ve saat yönünün tersine dönebilir bir rotasyon yeteneğine sahiptir.
- Bakteriyel kamçı proton-motor kuvvet ile çalışırken, archaeumun rotasyonu ATP hidrolizi ile sağlanır.
- Bu durum, yüzme hareketinin Bakteriler ve Archaea'da bağımsız olarak evrimleştiğini düşündürür.

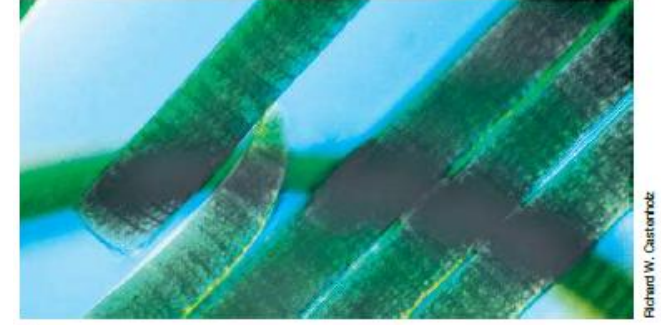


Gliding (Süzölme-Kayma) Hareketine Giriş

- Bazı bakteriler kamçılara sahip değildir ancak yine de gliding motility ile hareket eder.
- Bu hareket, kamçı hareketine göre daha yavaş ve düzgün, dur-kalk içermeyen bir harekettir.
- Gliding hareketi genellikle hücrenin uzun eksenini boyunca gerçekleşir.

Gliding Motility'nin Çeşitliliği

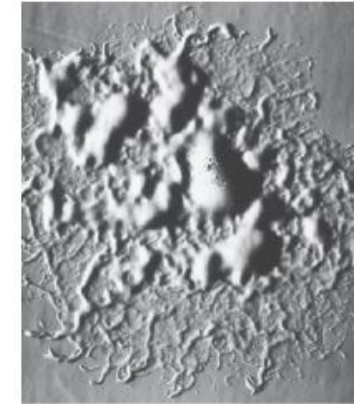
- Gliding motility, birçok bakteri grubunda görülür ancak yalnızca bazı türlerde ayrıntılı olarak çalışılmıştır.
- Bu hareket, bazı gliding bakterilerde saniyede 10 μm kadar olabilir.
- Gliding bakteriler genellikle filamentöz ya da çubuk (rod) formunda yapılardır.
- Gliding için hücrelerin mutlaka bir katı yüzeye temas etmesi gerekir.



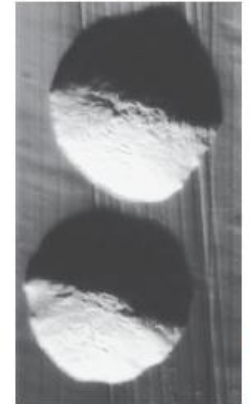
Richard W. Castenholz



Richard W. Castenholz



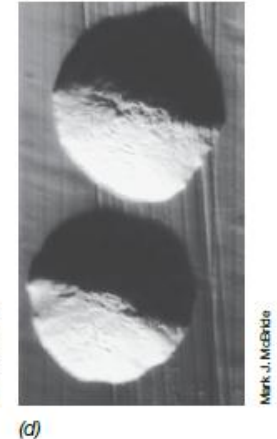
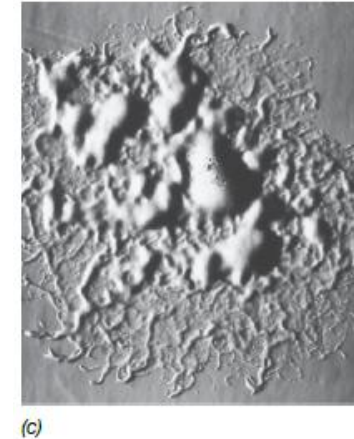
Mark J. McBride



Mark J. McBride

Gliding Bakterilerin Koloni Yapısı ve Örnek Türler

- Gliding yapan bakterilerin kolonileri karakteristiktir; hücreler merkezden dışa doğru süzülerek yayılır (Figür c).
- Bu grupta en bilinenler:
 - Filamentöz siyanobakteriler (Figür a, b)
 - *Myxococcus* ve diğer myxobacteria
 - *Cytophaga* ve *Flavobacterium* türleridir (Figür c, d)
- Şu ana kadar gliding yapan Archaea türü bilinmemektedir.



Gliding Hareketin Genel Yapısı

- Gliding motility, farklı bakteri gruplarında birden fazla mekanizma ile gerçekleşen bir yüzey hareketidir.
- Bu hareket, hücrenin bir katı yüzeye temas ederek düzenli bir şekilde ilerlemesine dayanır.
- Farklı türler gliding için farklı biyolojik yapılar ve enerji kaynakları kullanır.
- Ekolojik olarak, gliding bakterilere yeni alanlara yayılma ve diğer hücrelerle etkileşim kurma fırsatı sağlar.

Cyanobacteria'da Slime Salınımı ile Gliding

- *Cyanobacteria*, yüzeye yapışan polisakkarit yapıdaki bir slime'ı hücre yüzeyindeki porlardan dışarı vererek gliding yapar.
- Salgılanan slime hem hücre yüzeyiyle hem de hareket edilen yüzeyle temas hâlinindedir.
- Slime yüzeye tutundukça hücre, salgılama yönüne doğru kayarak ilerler.
- Bu mekanizma, yüzey üzerinde pürüzsüz ve sessiz bir kayma hareketi oluşturur.

Cytophaga'da Slime Tabanlı Gliding

- Phototrof olmayan bir bakteri olan *Cytophaga*, *Cyanobacteria*'ya benzer şekilde slime salgılayarak gliding gerçekleştirir.
- Hücre ilerlerken uzun eksenini boyunca döner; bu, ona karakteristik bir hareket kazandırır.
- Hareket, tamamen slime salgılamasına bağlı olarak gerçekleşir.
- Bu mekanizma, yüzeye sıkı tutunmayı ve ilerlemeyi bir arada sağlar.

Twitching (Sıçrama) Motilitesi ile Gliding

- Bazı hücreler gliding'i twitching motility adı verilen bir pilus mekanizması ile gerçekleştirir.
- Bu mekanizmada, Tip IV pilusların sürekli uzayıp kısalması hücreyi yüzey boyunca sürükler.
- Tip IV pili yüzeye tutunur, kısalırken hücreyi kendine doğru çeker.
- Böylece hücre, adım adım ilerleyen bir yüzey hareketi sergiler.

Myxococcus xanthus'ta İki Tür Gliding Mekanizması

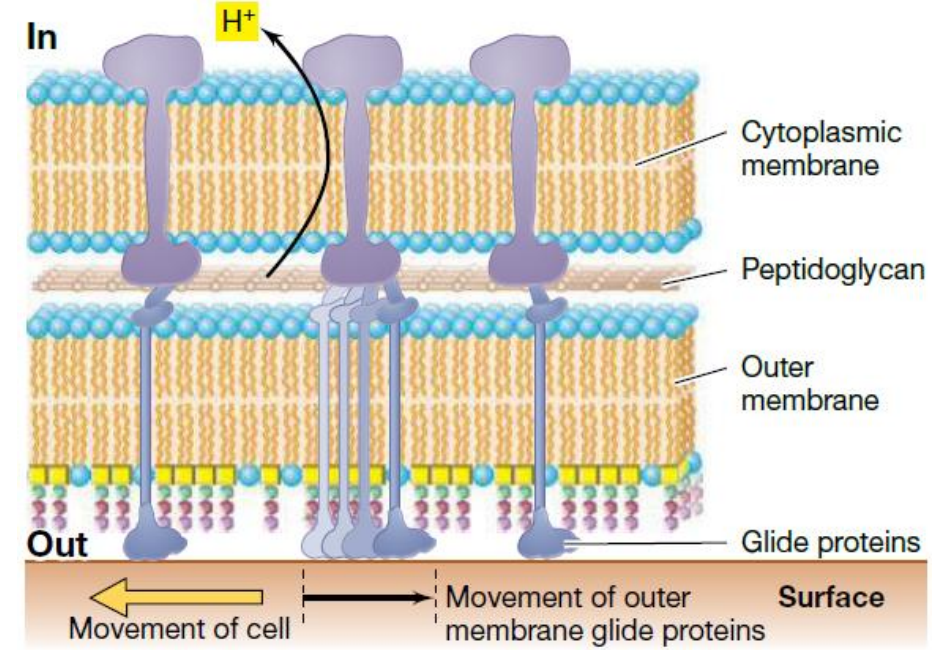
- *Myxococcus xanthus* gliding motility için iki farklı sistem kullanır.
- Bunlardan biri Tip IV pili tabanlıdır; hücreyi yüzeye doğru çeken klasik twitching mekanizmasıdır.
- Diğer mekanizma slime salgısından da pili hareketinden de bağımsızdır.
- Bu ikinci mekanizmada, hücrenin bir ucunda oluşan protein-adhezyon kompleksi yüzeyde sabit kalır ve hücre ileri kaydıkça kompleks ters yönde hareket eder.

M. xanthus'taki Adhezyon Kompleksinin Rolü

- Adhezyon kompleksi, çubuk şeklindeki hücrenin bir kutbunda oluşur ve yüzeyde sabit bir noktada kalır.
- Hücre ileri doğru gliding yaptığında, kompleks hücreye göre zıt yönde yer değiştiriyor gibi görünür.
- Bu süreç, hücre içinde çalışan bir “sitoplazmik motilite motoru” tarafından enerjiyle desteklenir.
- Bu mekanizma, *M. xanthus*'ın sosyal yaşam döngüsündeki hücre–hücre etkileşimlerine katkı sağlar.

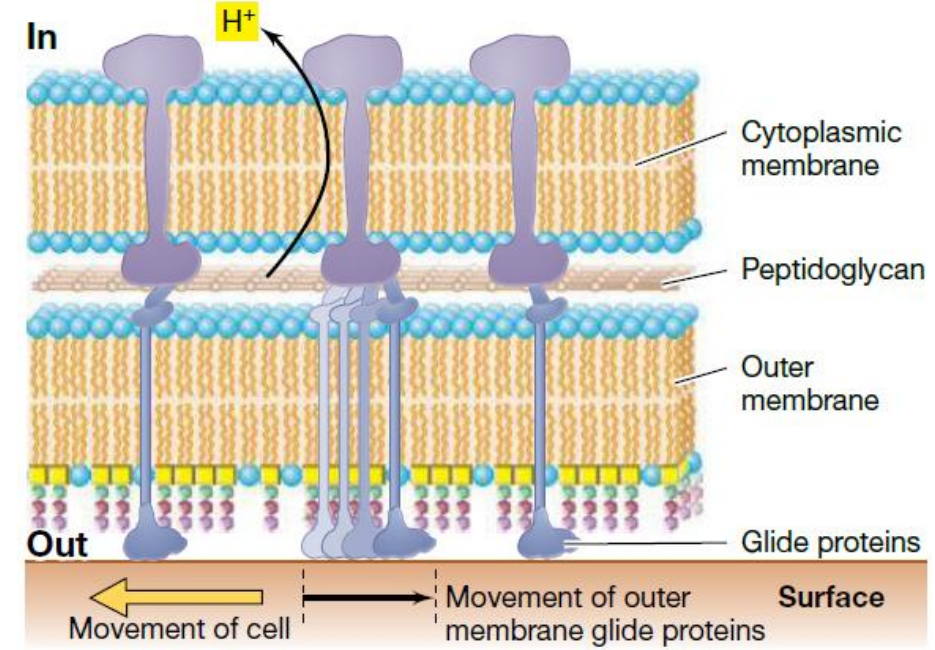
Flavobacterium'da Benzersiz Gliding Mekanizması

- *Flavobacterium* türleri slime salgılamaz ve Tip IV pilleri bulunmaz.
- Bu bakterilerde gliding, hücre yüzeyindeki özel proteinlerin hareketiyle sağlanır.
- İç ve dış zar arasında konumlanan motilite proteinleri hücreyi ileri iten bir “ratcheting (adım adım geri dönüşsüz ilerleme)” hareketi oluşturur.
- Bu proteinlerin hareketi proton-motor kuvvet tarafından enerjilendirilir.



Flavobacterium'un Zar Proteinleri ile İlerleyişi

- Sitoplazmik zardaki gliding proteinleri proton-motor kuvvet ile hareket eder.
- Bu hareket dış zardaki tamamlayıcı gliding proteinlerine aktarılır.
- Dış zardaki proteinlerin yüzeye karşı yaptığı hareket hücrenin ileri doğru çekilmesini sağlar.
- Böylece hücre, slime veya pilus olmadan sürekli bir yüzey hareketi sergiler.



Gliding Motilitenin Ekolojik Önemi

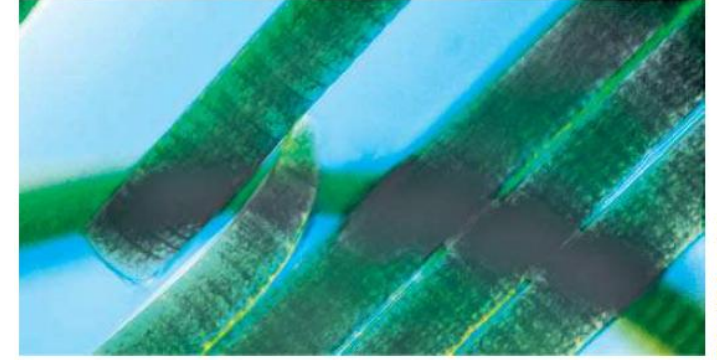
- Gliding, hücrelerin yeni kaynaklara ulaşmasına ve farklı mikroçevrelere yayılmasına olanak tanır.
- Bu hareket biçimi, yüzeyde organize koloniler veya çok hücreli yapılar oluşturmada etkilidir.
- *Myxococcus xanthus* gibi türlerde sosyal davranışların düzenlenmesinde gliding kritik rol oynar.
- Bu hareket, türlerin yaşam döngüsünde hücrel iş birliğini destekler.

Taksi Kavramına Giriş

- Bakteri ve Archaea hücreleri doğada çeşitli kimyasal ve fiziksel gradyanlarla karşılaşır.
- Bu gradyanlara doğru veya gradyandan uzak yönde yapılan yönlü hareket taksi olarak adlandırılır.
- En iyi çalışılmış örnekler kemotaksi (kimyasallara yanıt) ve fototaksi (ışığa yanıt) hareketleridir.
- Taksi davranışları, hücrelerin kaynaklara erişimini artırma veya zararlı maddelerden kaçınma açısından ekolojik önem taşır.

Kemotaksinin Çalışıldığı Organizmalar

- Kemotaksi, özellikle yüzerek hareket eden bakterilerde ayrıntılı şekilde incelenmiştir.
- *E. coli* gibi peritrik flagellalı bakteriler kemotaksinin model organizmalarıdır.
- Bazı gliding bakteriler de kemotaktik davranış sergileyebilir.
- Filamentöz *Cyanobacteria*'da fototaktik hareketler gözlenmiştir (Figür a, b).



(a)

Richard W. Castenholz



(b)

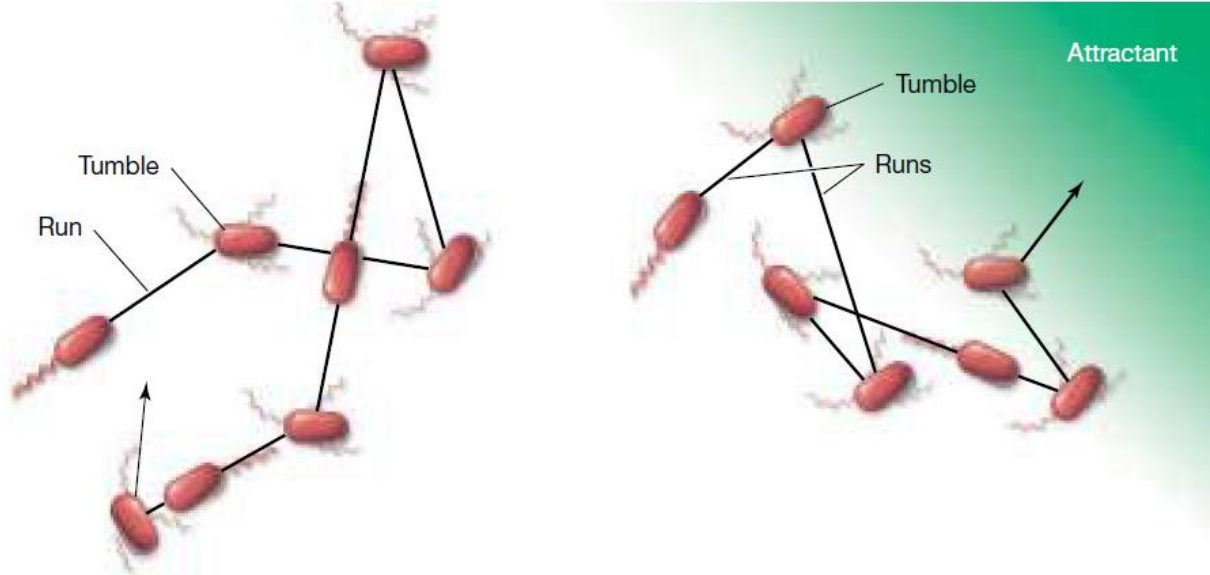
Richard W. Castenholz

Kemotaksi Mekanizmasının Türler Arası Korunumu

- Birçok Archaea türü de hem kemotaksi hem de yüzme davranışı gösterir.
- Bakterilerde kemotaksiyi kontrol eden bazı proteinlerin Archaea homologları bulunur.
- Bu benzerlik, taksi mekanizmalarının evrimsel olarak korunmuş olduğunu düşündürür.
- Ayrıntılı moleküler mekanizma Bölüm 6'da ele alınacaktır.

E. coli'de Run (Yüzme) ve Tumble (Yön Değiştirme) Davranışları

- *E. coli* kimyasal gradyan olmadığında düzensiz bir şekilde ilerler; bu hareket “run” ve “tumble” döngülerinden oluşur.
- “Run” sırasında hücre ileri doğru düzgünce yüzer; flagellar motor saat yönünün tersine döner.

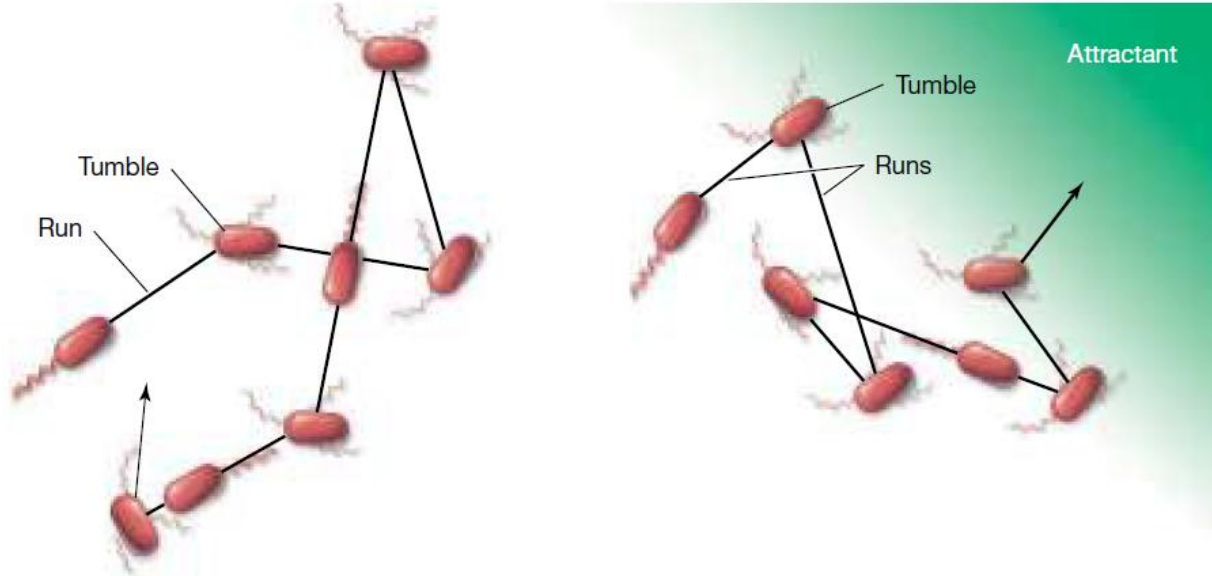


(a) No attractant present: Random movement

(b) Attractant present: Directed movement

E. coli'de Run (Yüzme) ve Tumble (Yön Değiştirme) Davranışları

- “Tumble” sırasında hücre durur, flagella dağılır ve hücre yön değiştirir; bu sırada flagella saat yönünde döner.
- Her tumble'dan sonra hücrenin yeni hareket yönü rastlantısaldır.

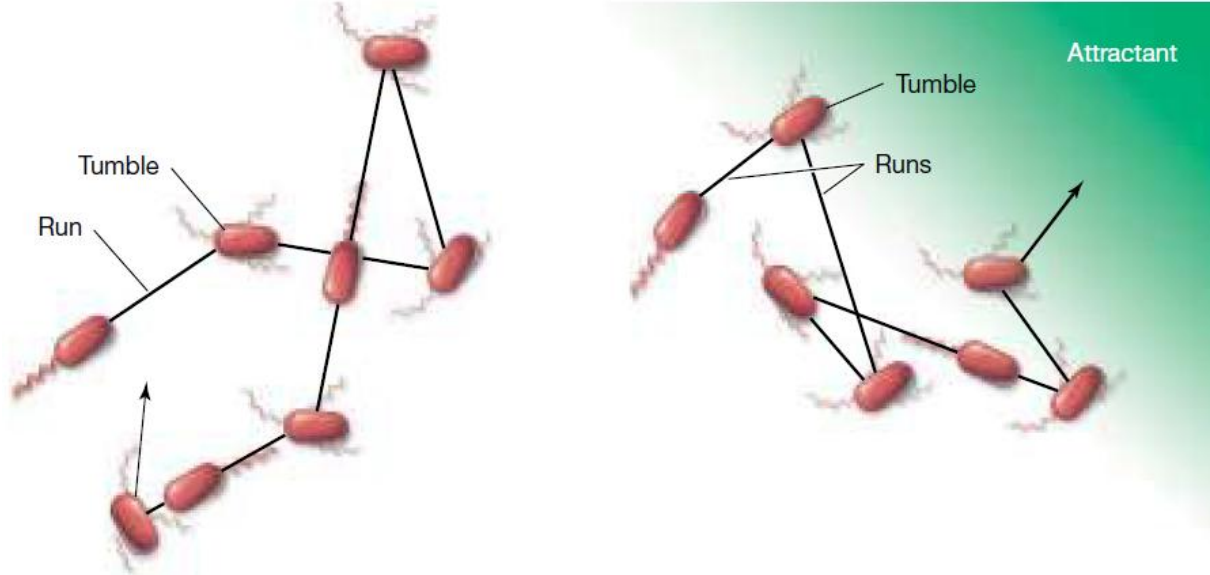


(a) No attractant present: Random movement

(b) Attractant present: Directed movement

Attractant (Kemotaktik Çekici) Varlığında Hareketin Yönlendirilmesi

- Bir çekici madde (attractant) gradyanı olduğunda hücre davranışı rastgele olmaktan çıkar.
- Hücre, yüksek konsantrasyona doğru ilerlediğini algıladığında run süreleri uzar, tumble sıklığı azalır.

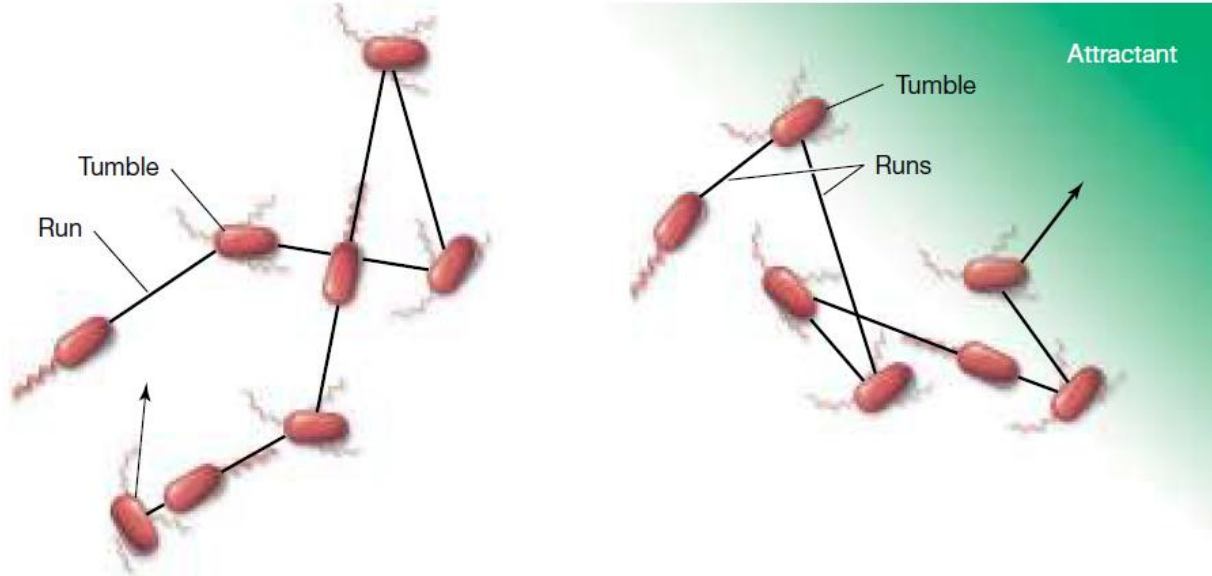


(a) No attractant present: Random movement

(b) Attractant present: Directed movement

Attractant (Kemotaktik Çekici) Varlığında Hareketin Yönlendirilmesi

- Böylece hücre, attractant (çekici) gradyanı boyunca yukarı doğru ilerler (Figür b).
- Repellent (kemotaktik itici) algılandığında ise hücre düşük konsantrasyona doğru yönelir.



(a) No attractant present: Random movement

(b) Attractant present: Directed movement



Bakteriler Gradyanı Nasıl Algılar?

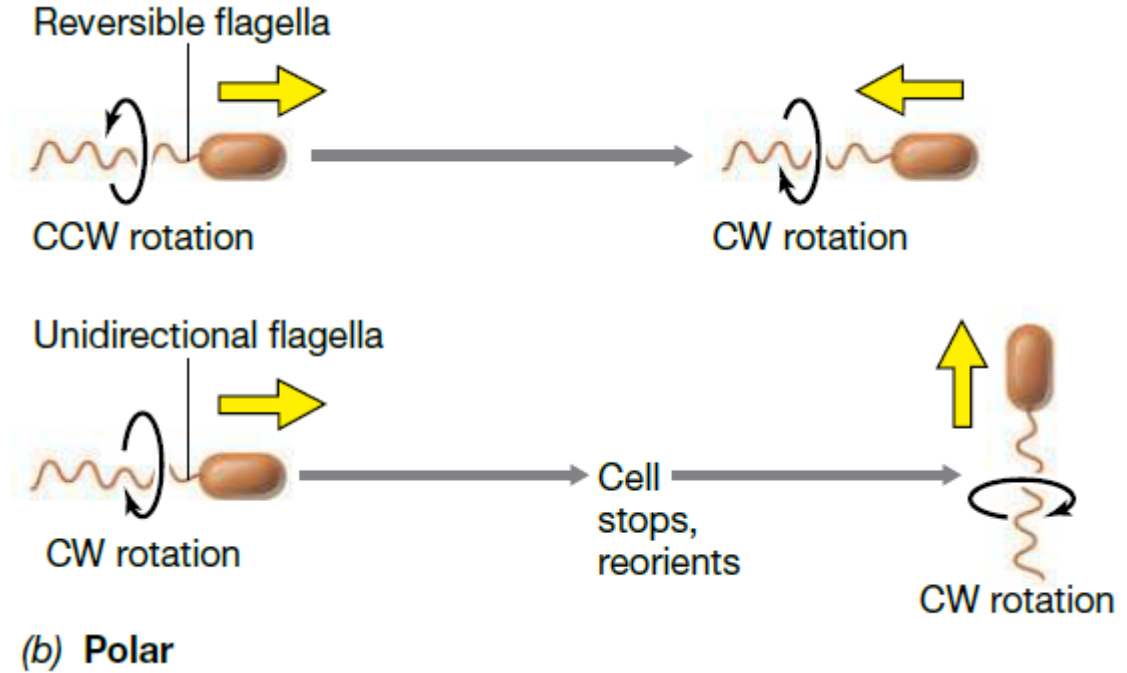
- Prokaryotik hücreler tek bir hücre boyundaki gradyanı algılayamayacak kadar küçüktür.
- Bu nedenle hücre, hareket ederken kimyasal zaman içinde örnekleyerek karşılaştırma yapar.
- Hücre, birkaç saniye önceki kimyasal düzey ile şimdiki düzeyi karşılaştırarak karar verir.
- Bu nedenle kemotaksi, zamansal algılama temelli bir yönlendirme sistemidir.

Kemoreseptörlerin Rolü

- Attractant (çekici) ve repellent (itici) maddeler hücre zarındaki kemoreseptör proteinlere bağlanır.
- Kemoreseptörler, bu bilgiyi karmaşık bir protein dizisi üzerinden flagelluma iletir.
- Böylece flagellar motorun dönüş yönü değiştirilerek run–tumble döngüleri düzenlenir.
- Bu süreç, hayvanlardaki sinir sistemi tepkilerine benzer bir duyuşsal yanıt örneğidir.

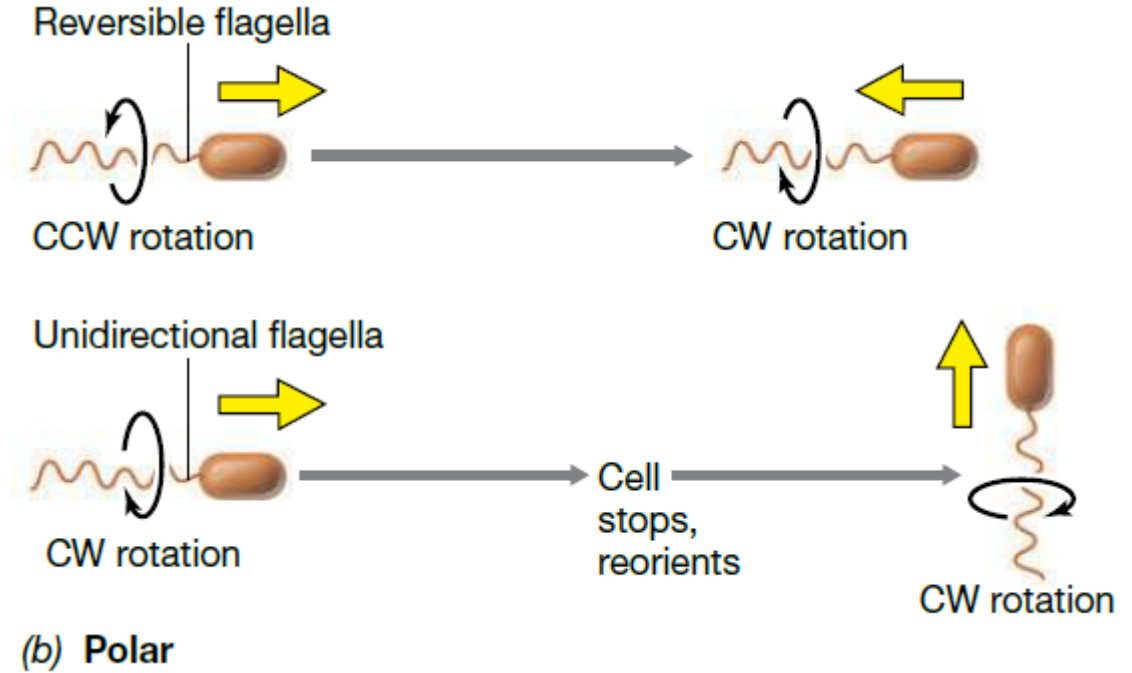
Polar Kamçılı Bakterilerde Hareketin Temel Özelliği

- Polar kamçılı bakterilerde kemotaksi, peritrik kamçılı bakterilerdekine benzese de tamamen aynı değildir.
- Pek çok polar kamçılı bakteri (ör. *Pseudomonas* türleri), kamçı dönüş yönünü tamamen tersine çevirebilir.
- Dönüş yönü tersine çevrildiğinde hücre “tumble” yapmaz, doğrudan hareket yönünü değiştirir.
- Bu hızlı yön değişimi, çevresel sinyallere çabuk yanıt vermelerini sağlar.



Rhodobacter'da Tek Kamçı ve Hareketin Durup Başlaması

- Fototrof *Rhodobacter* hücrelerinde tek bir kamçı vardır ve kamçı tek yönde dönebilir.
- Kamçı periyodik olarak durduğunda hücre, Brown hareketi sayesinde yeniden yönlenir.
- Kamçı yeniden dönmeye başladığında hücre yeni yönünde harekete geçer.
- Bu döngü, hücrenin ortamda farklı yönleri keşfetmesini sağlar.



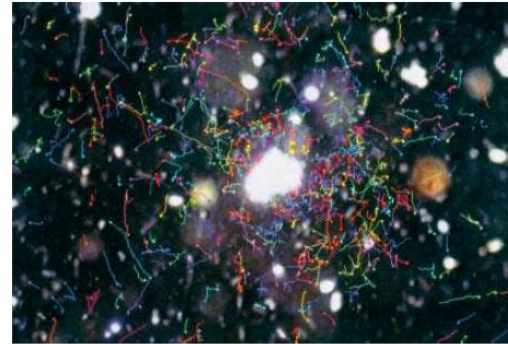
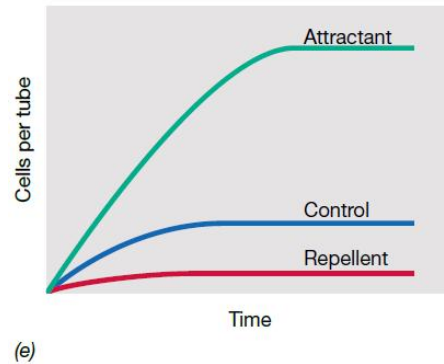
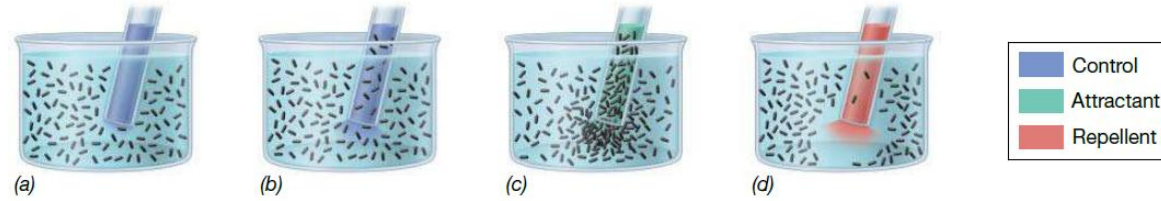
Rhodobacter'in Kemotaktik Yeteneđi

- Görünüşte rastlantısal olan bu hareketlere rağmen *Rhodobacter*, çeşitli organik bileşiklere, oksijene ve ışıđa karşı güçlü bir kemotaksi gösterir.
- *Rhodobacter*, *E. coli* gibi geriye dönüp “tumble” yapamaz; ancak artan çekici konsantrasyonu algıladığında “run” süresini korur.
- Çekici konsantrasyonu azaldığında hareket durur ve hücre yeniden yönlenir.
- Bu dur–başla mekanizması hücrenin çekici artışına sahip doğru yolu bulmasını sağlar.



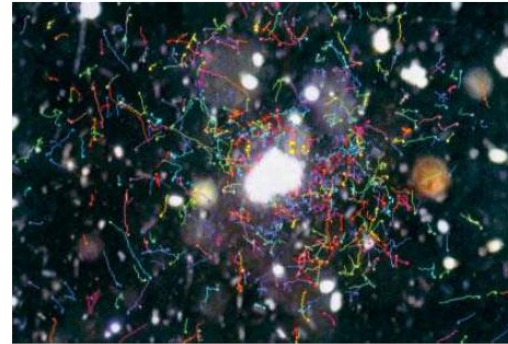
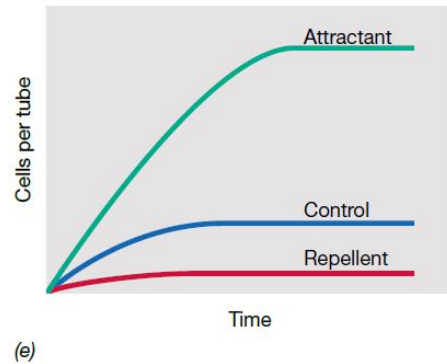
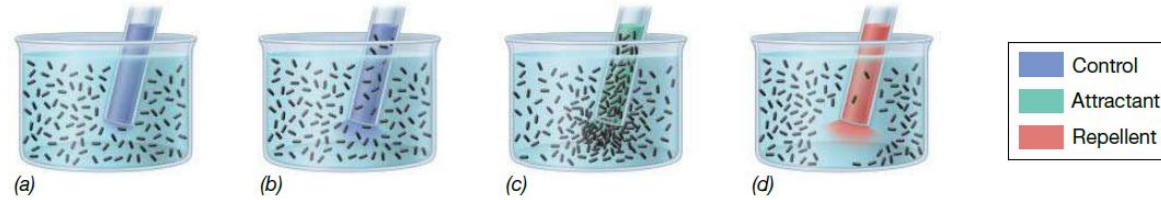
Kemotaksinin Kapiller (Kılcal Boru) Yöntemle Ölçülmesi

- Kemotaksi, çekici madde içeren küçük bir cam kapiller tüpün çekici içermeyen bakteri süspansiyonuna daldırılmasıyla gösterilebilir.
- Kapiller ucundan ortama bir konsantrasyon gradyanı yayılır.



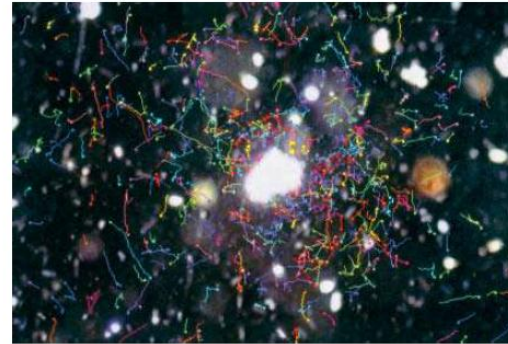
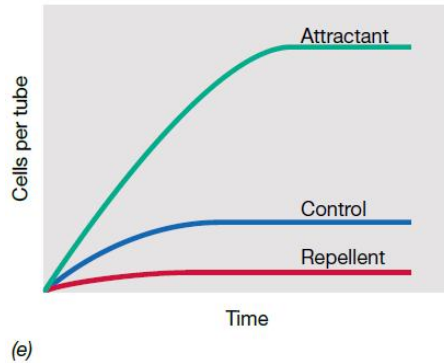
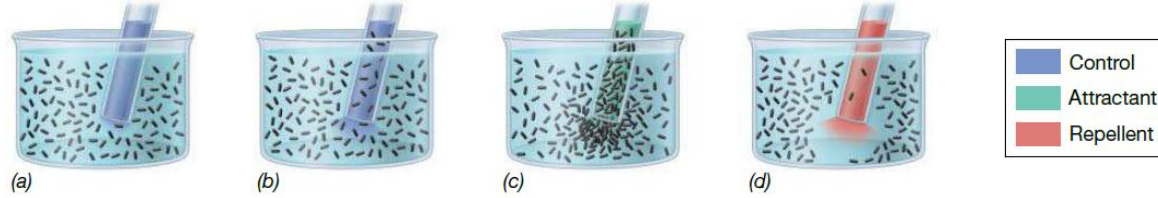
Kemotaksinin Kapiller Yöntemle Ölçülmesi

- Çekici mevcutsa bakteriler tüpün açık ucunda yoğun bir “sürü” oluşturur ve bir kısmı tüpün içine girer (Figür c).
- Kontrol çözeltisinde de az sayıda hücre tüpe rastlantısal olarak girer (Figür b).



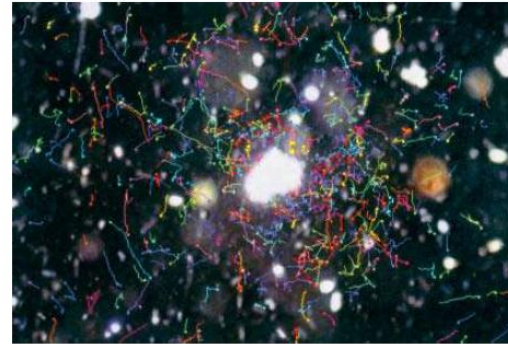
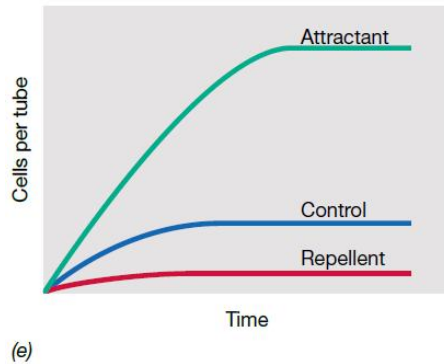
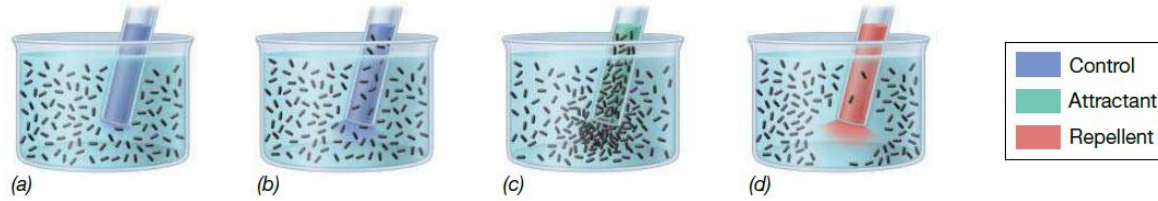
Çekici ve İtici Maddelerin Ayırt Edilmesi

- Çekici içeren kapiller tüpteki hücre sayısı, kontrol tüpüne göre çok daha yüksektir (Figür e).
- Kapiller tüp bir itici içeriyorsa bakteriler artan itici gradyanını algılar ve uzaklaşarak tüpe daha az girer (Figür d).



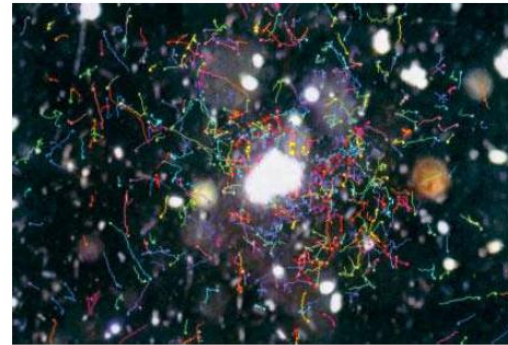
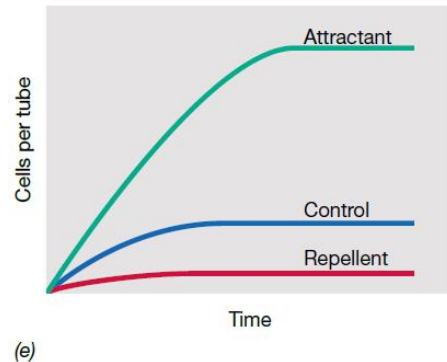
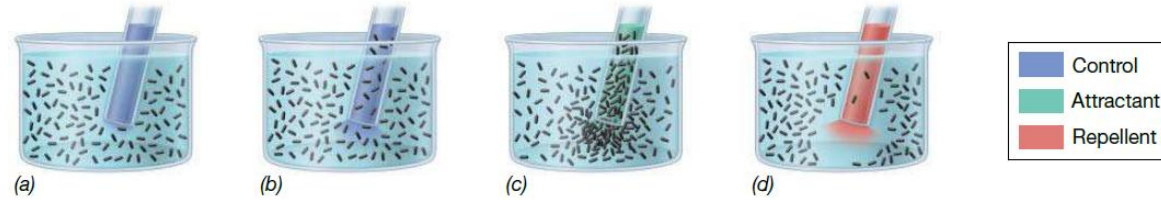
Çekici ve İtici Maddelerin Ayırt Edilmesi

- Bu basit yöntemle herhangi bir kimyasalın çekici mi yoksa itici mi olduğu kolayca belirlenebilir.
- Yöntem, farklı bakteriler için hızlı tarama yapmayı mümkün kılar.



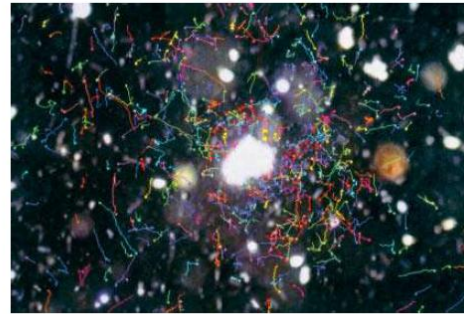
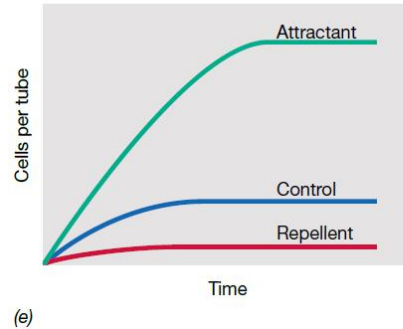
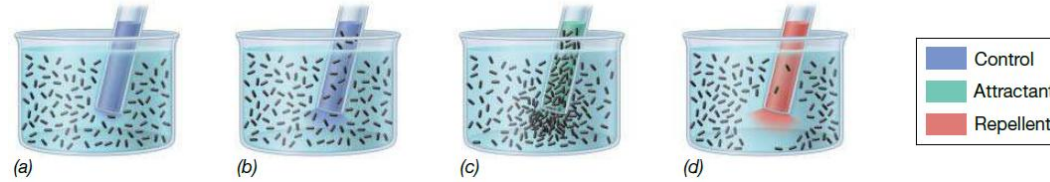
Mikroskobik Gözlemle Kemotaksi İncelemesi

- Kemotaksi, hücre hareket yollarını zaman içinde kaydeden video mikroskopisiyle de gözlemlenebilir (Figür f).
- Bu yöntem doğal ortamlardaki mikroorganizma karışımlarında kemotaktik davranışların incelenmesini sağlar.



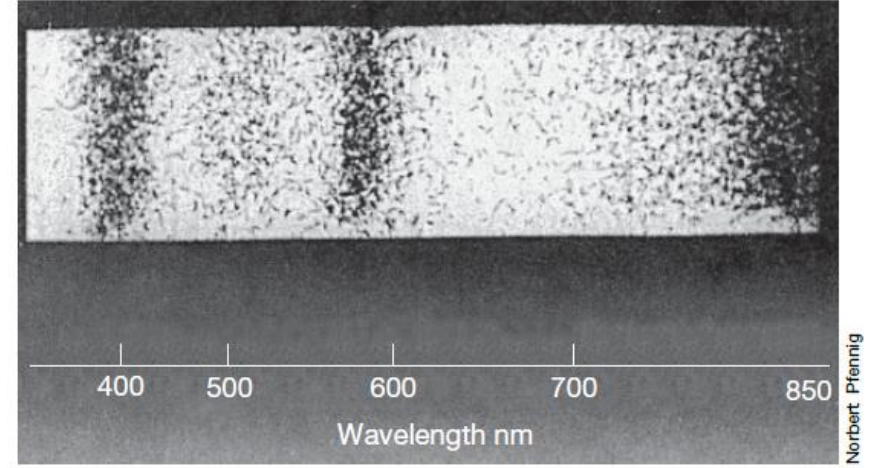
Mikroskobik Gözlemle Kemotaksi İncelemesi

- Doğada bakteriler için başlıca kemotaktik sinyaller, daha büyük mikroorganizmalar veya makroorganizmalar tarafından salınan besin maddeleridir.
- Örneğin algler hem organik bileşikler hem de fotosentezden kaynaklanan oksijen salgılayarak bakterilerin kendilerine doğru hareketini tetikler (Figür f).

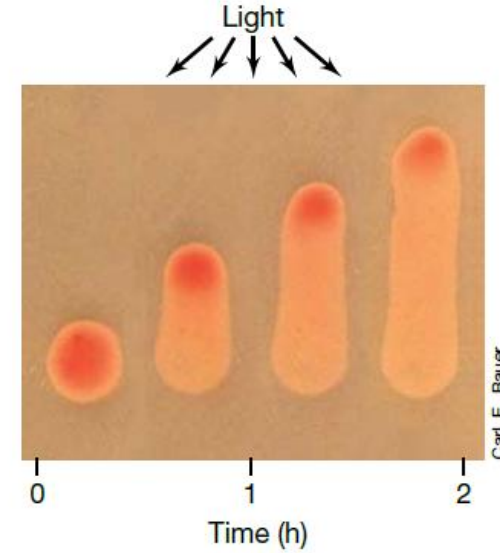


Fototaksi: Işığa Doğru Hareket

- Birçok fototrof mikroorganizma ışığa doğru hareket eder; bu süreç fototaksi olarak adlandırılır.
- Fototaksi, hücrenin fotosentez için en uygun ışık koşullarına yerleşmesini sağlar.
- Işık spektrumu bir lam üzerine yayıldığında, mor fototrof bakteriler absorbsiyon yaptıkları dalga boylarında toplanır (Figür a).
- Bu davranışta başlıca pigmentler bakteriyoklorofiller ve karotenoidlerdir.



(a)



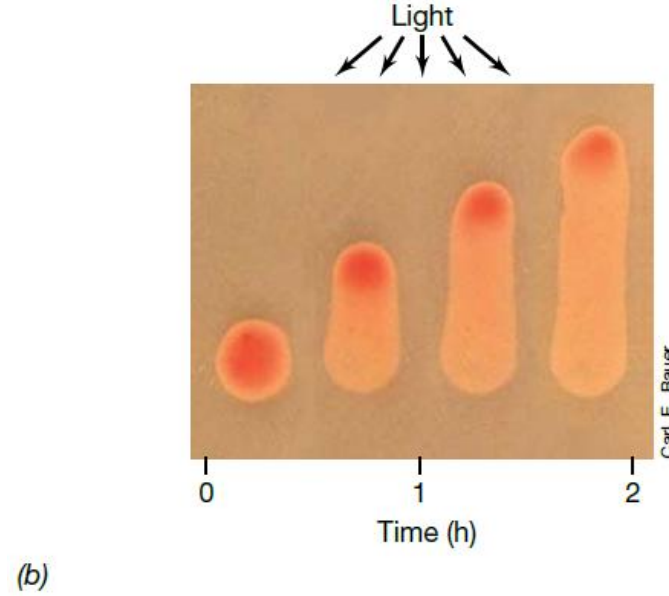
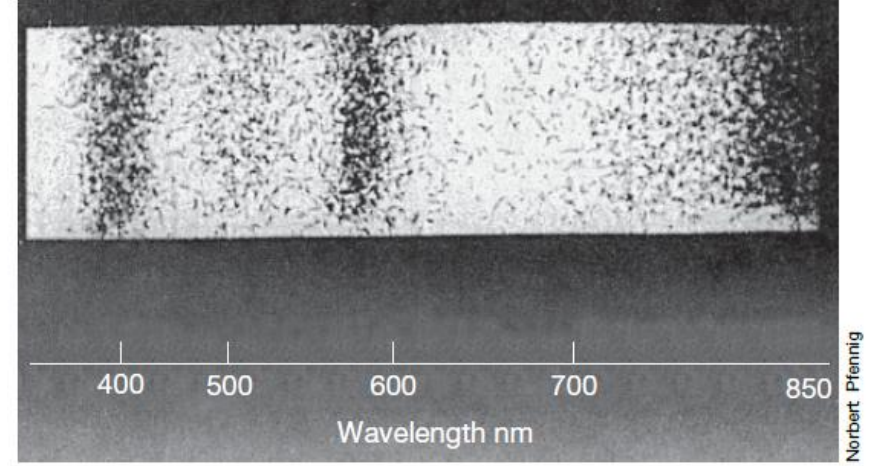
(b)

Skotofobotaksi: Ani Karanlıkta Yön Deęiřtirme

- Skotofobotaksi yalnızca mikroskobik gözlemle fark edilen bir davranıřtır.
- Fototrof bir bakteri, aydınlık alandan karanlıęa çıktıęında fotosentez ve enerji durumu olumsuz etkilenir.
- Bu durum hücreye tumble yapma, yön deęiřtirme ve yeniden aydınlık bölgeye dönme sinyali verir.
- Skotofobotaksi, fototrof mor bakterilerin karanlık bölgelere girmesini önlemeye yardımcı olur.

Fototaksi ile Skotofobotaksi Arasındaki Farklar

- Fototakside hücre, ışık gradyanında düşük yoğunluktan yüksek yoğunluğa doğru hareket eder.
- Bu süreç kemotaksiye benzer; ancak çekici kimyasal değil ışıktır.
- Bazı fototrof bakterilerde (ör. *Rhodospirillum centenum*) tüm koloni birlikte ışığa doğru hareket eder (Figür b).
- Işığa toplu yönelim, bu türlerin çevresel ışık koşullarına hızlı uyum sağlamasına yardımcı olur.

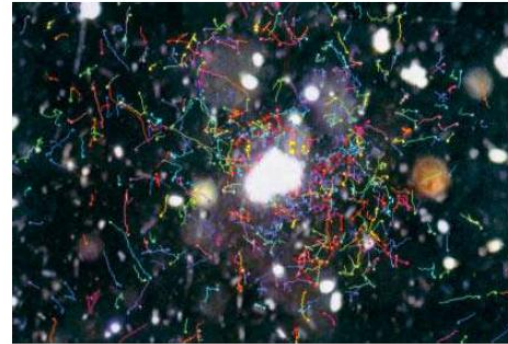
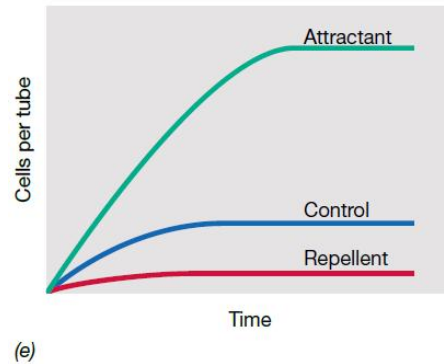
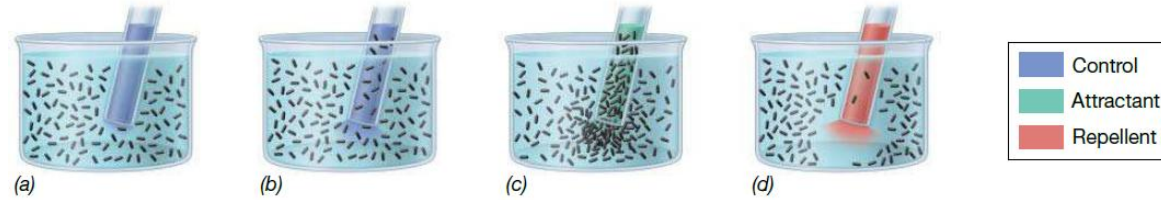


Fototaksinin Moleküler Düzenlenmesi

- Kemotaksiyi düzenleyen sistemin bazı bileşenleri fototaksiyi de kontrol eder.
- Fotoreseptör, kimyasal yerine ışık gradyanını algılayan bir protein olarak ilk sensördür.
- Fotoreseptörün sinyalleri, flagellum dönüşünü düzenleyen sitoplazmik proteinlere iletilir.
- Hücre artan ışık yoğunluğuna doğru yüzüyorsa “run” korunur.

Diğer Bakteriyel Taksiler

- Aerotaksi, oksijene doğru veya oksijenden uzak hareket davranışdır (Figür f).
- Ozmotaksi, yüksek iyonik şiddet bölgelerine doğru veya uzak hareketi ifade eder.



Diğer Bakteriyel Taksiler

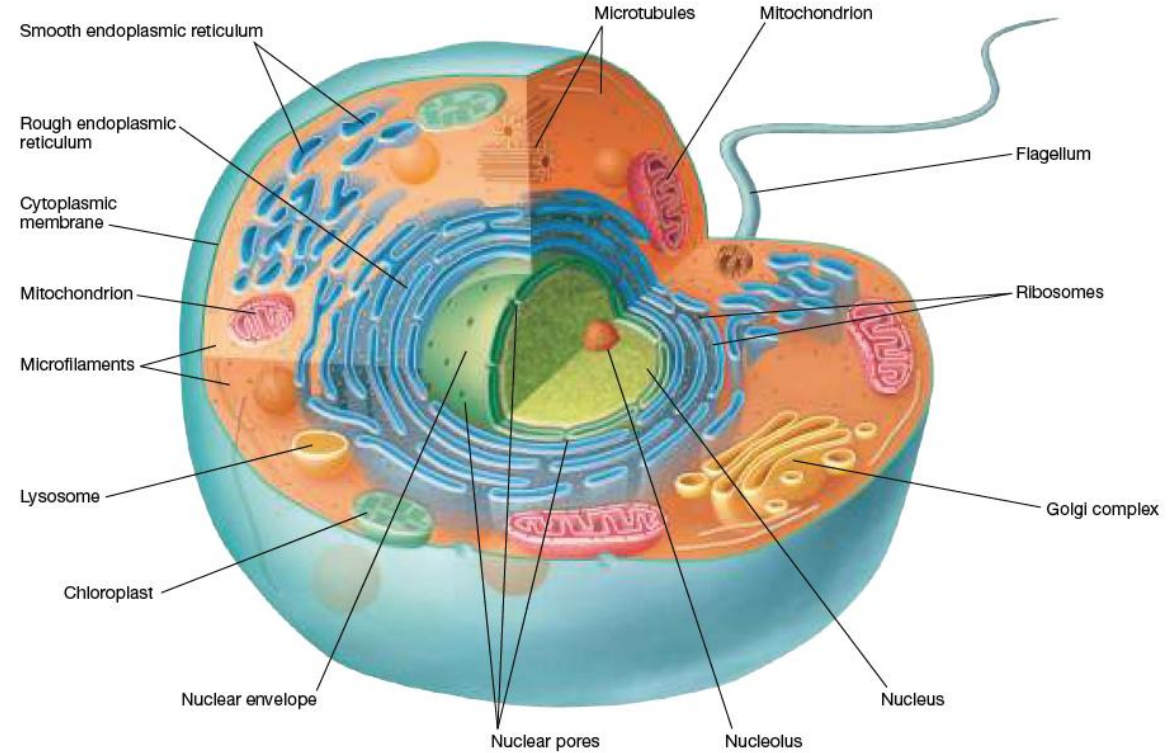
- Bazı kayma hareketi yapan siyanobakterilerde hidrotaksi gözlenir; hücreler artan su gradyanına doğru hareket eder.
- Hidrotaksi özellikle çöl gibi kuru ortamlarda yaşayan siyanobakterilere hayatta kalma avantajı sağlar.

Ökaryotik Mikrobiyal Hücrelere Genel Bakış

- Ökaryotik mikrobiyal hücreler, prokaryotlara göre yapısal olarak daha karmaşık ve genellikle daha büyük hücrelerdir.
- Bu hücreler, ökaryotik biyolojinin anlaşılmasında model olarak kullanılan mantarları, algleri, protozoaları ve diğer protistleri içerir.

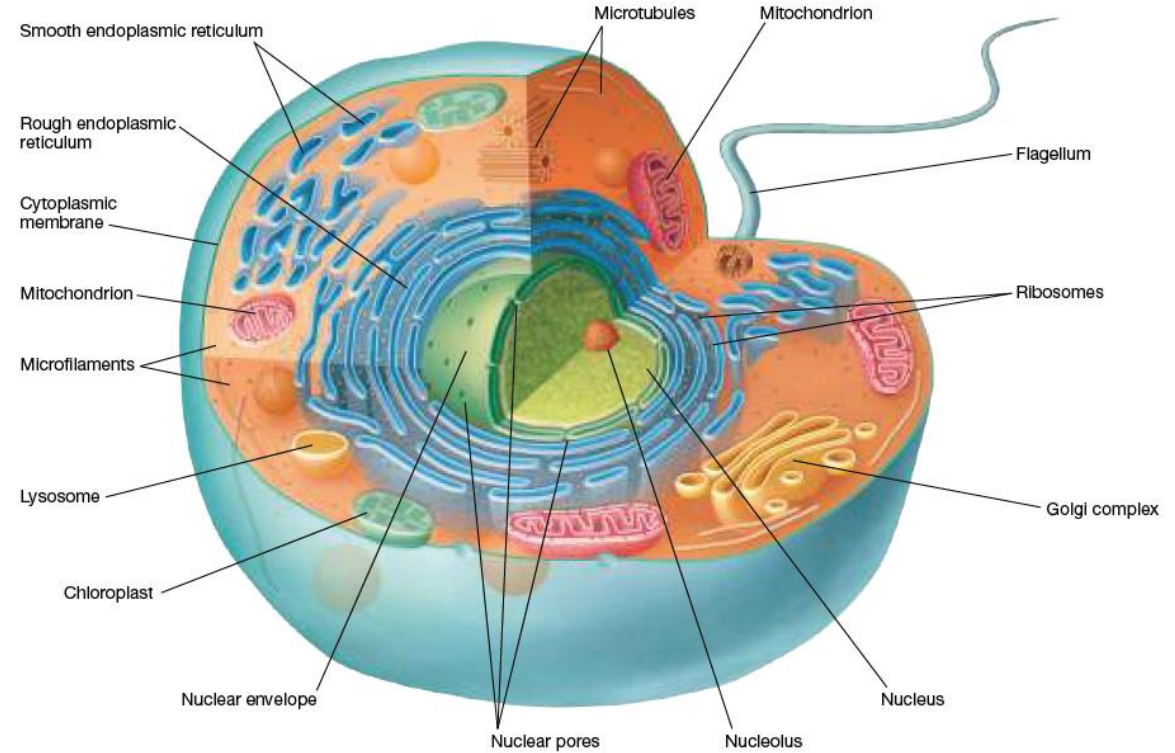
Ökaryot Hücrelerde Organellerin Varlığı

- Tüm ökaryotik hücrelerde zarla çevrili bir çekirdek bulunması temel ayırt edici özelliktir.
- Mitokondri hemen hemen tüm ökaryotlarda yaygınken, kloroplast sadece fototrofik hücrelerde yer alır.



Ökaryot Hücrelerde Organellerin Varlığı

- Golgi kompleksi, lizozomlar, endoplazmik retikulum ve mikrotübül ile mikrofilamentler yandaki figürde gösterilen diğer yapılardır.
- Bazı ökaryotik mikroorganizmalar hareket için kamçı veya sil kullanır ve mantar ile alglerin çoğunda hücre duvarı bulunur.

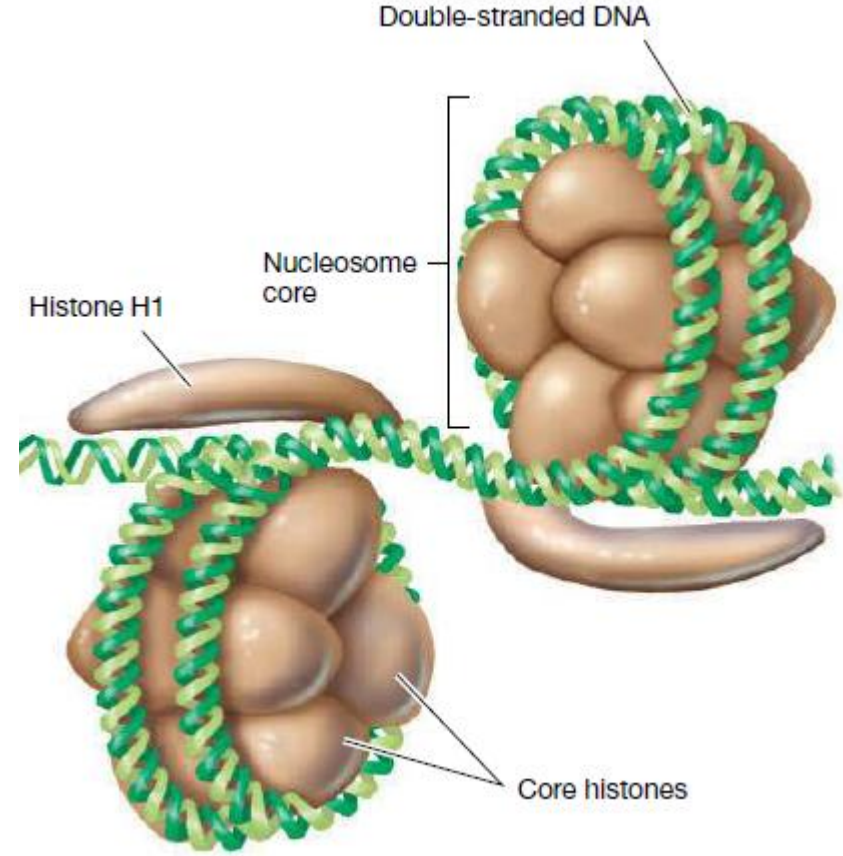


Steroller ve Hücre Zarının Yapısal Gücü

- Ökaryotik hücre zarlarında bulunan steroller, bu hücrelere yapısal güç kazandırır.
- Prokaryotik hücrelerin büyük çoğunluğunda steroller bulunmaz; bu nedenle steroller ökaryotlara özgü bir özellik olarak öne çıkar.
- Hücre duvarı olmayan protozoa gibi hücrelerde steroller, zar bütünlüğünün korunması açısından özellikle önemlidir.

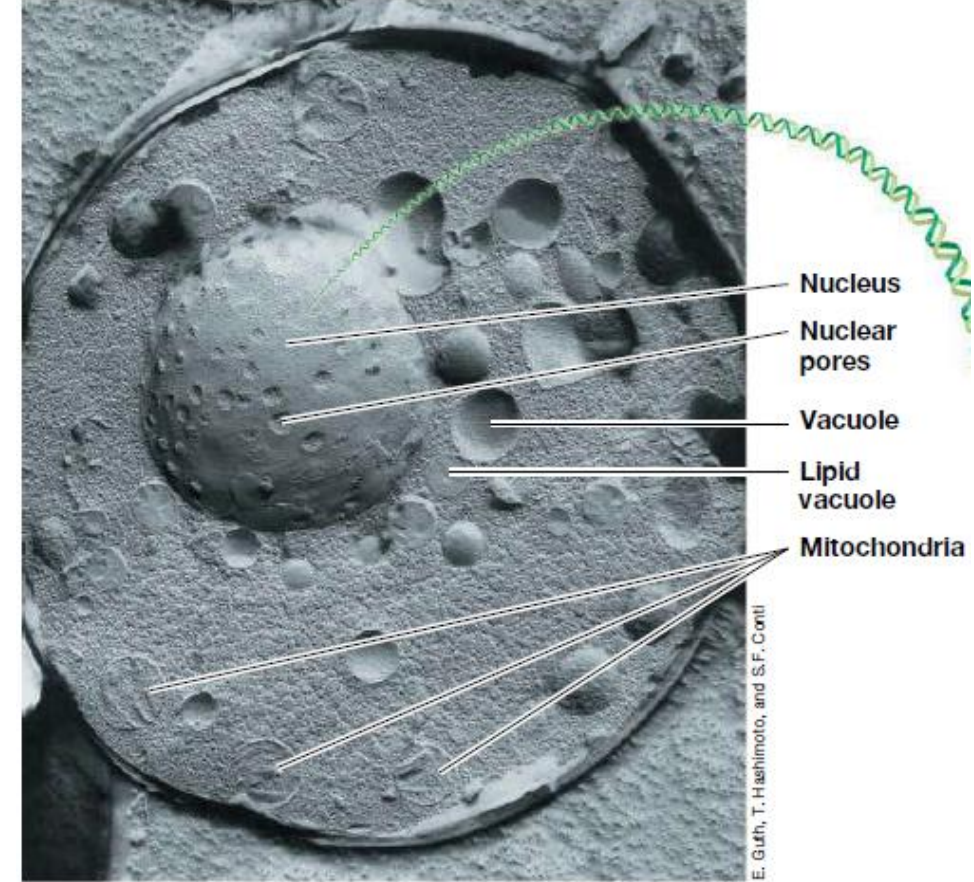
Çekirdeğin Yapısı ve İşlevi

- Çekirdek, ökaryotik hücrenin kromozomlarını içerir ve DNA, histon proteinleri etrafında sıkıca paketlenerek nükleozom yapısını oluşturur.
- Çift katlı çekirdek zarı, iç ve dış membranlardan oluşur ve bu membranlar arasında bir boşluk bulunur.
- Dış zarın birçok bölgede endoplazmik retikulum ile devamlılığı vardır.



Çekirdek Zarındaki Gözenekler ve Taşıma Sistemi

- Çekirdek zarı, iç ve dış zarların birleştiği bölgelerde oluşan gözenekler içerir.
- Gözenekler, protein ve nükleik asitlerin çekirdek ile sitoplazma arasında kontrollü biçimde taşınmasını sağlayan özel bir taşıma sistemi sunar.
- Bu süreç nuklear taşıma olarak adlandırılır.



(a)

Nukleolus ve Ribozom Alt Birimlerinin Üretimi

- Çekirdek içinde yer alan nukleolus, ribozomal RNA'nın sentezlendiği bölgedir.
- Sitoplazmada sentezlenen ribozomal proteinler nukleolusa taşınarak rRNA ile birleşir ve ribozomun küçük ve büyük alt birimleri oluşur.
- Bu alt birimler daha sonra sitoplazmaya geri taşınır ve burada protein sentezinde görev yapan tam ribozomları oluşturur.

Ökaryotik Hücre Bölünmesinin Genel Yapısı

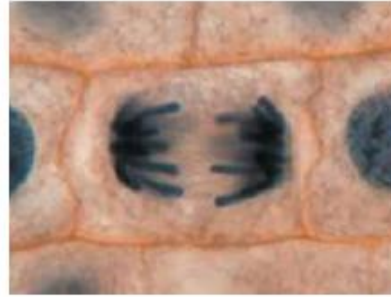
- Ökaryotik hücre bölünmesi sırasında kromozomlar eşlenir, çekirdek çözülür, kromozomlar ayrılır ve her bir yavru hücrede çekirdek yeniden oluşturulur.
- Aşağıdaki figürde, bu sürecin ayrıntıları görülmektedir.
- Prokaryotlardan farklı olarak, birçok mikrobiyal ökaryot hem haploid hem de diploid genetik durumda bulunabilir.



(a)



(b)



(c)



(d)



Mitozun Ökaryotik Hücrelerdeki Rolü

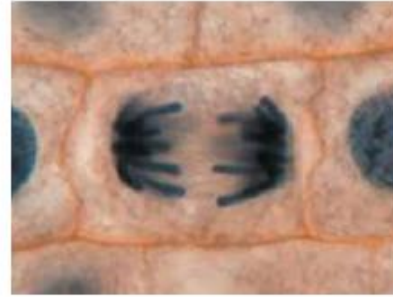
- Mitoz sırasında kromozom sayısı önce iki katına çıkar, ardından bölünme ile her yavru hücreye doğru kromozom seti aktarılır.
- Mitoz, kromozomların yoğunlaşması, ayrılması ve iki yeni çekirdeğe eşit şekilde dağıtılması süreçlerini içerir.
- Aşağıdaki figürde mitoz evrelerinin görsel bir özeti vardır.



(a)



(b)



(c)



(d)

Mayoz Bölünme ve Haploid Hücrelerin Oluşumu

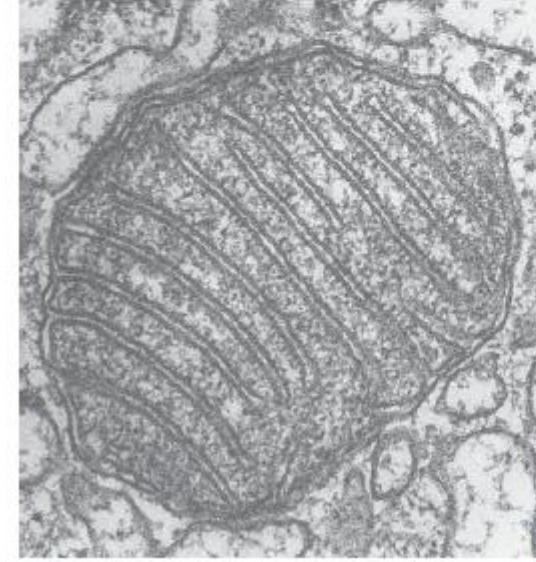
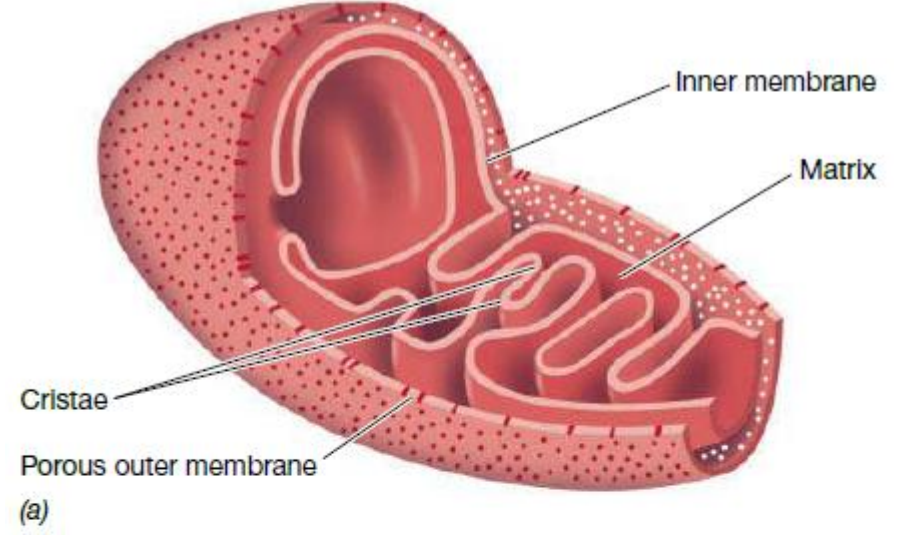
- Mayoz, diploid bir hücreyi art arda iki kez bölerek haploid hücrelere dönüştürür.
- İlk mayotik bölünmede homolog kromozomlar ayrılarak genetik durum diploidden haploide dönüşür.
- İkinci bölünme, mitoz benzeri bir süreçtir ve toplamda dört adet haploid gamet veya mikrobiyal ökaryotlarda spor oluşur.

Enerji Metabolizmasında Uzmanlaşmış Organeller

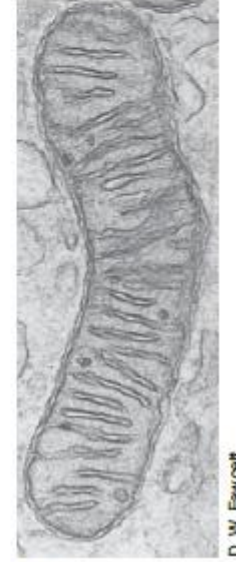
- Ökaryotik hücrelerde enerji metabolizması, mitokondri veya hidrojenozom gibi organellerde gerçekleşir.
- Fototrofik ökaryotlarda kloroplast da enerji dönüşümünde görev alır.
- Bu organeller, ATP üretimi için organik bileşiklerin oksidasyonunu veya ışık enerjisinin kullanılmasını sağlar.

Mitokondrinin Genel Özellikleri

- Aerobik ökaryotik hücrelerde solunum mitokondride gerçekleşir ve mitokondriler bakterilere benzer boyutlarda olup farklı şekillerde bulunabilir.
- Bir hücredeki mitokondri sayısı, hücre tipine ve büyüklüğüne bağlı olarak birkaç taneden bine kadar değişebilir.
- Mitokondri çift zarlı bir yapıya sahiptir; dış zar daha geçirgen iken iç zar daha seçici bir yapıya sahiptir.



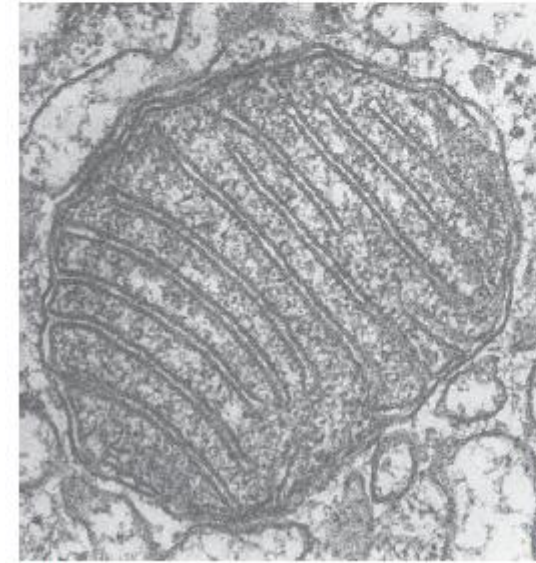
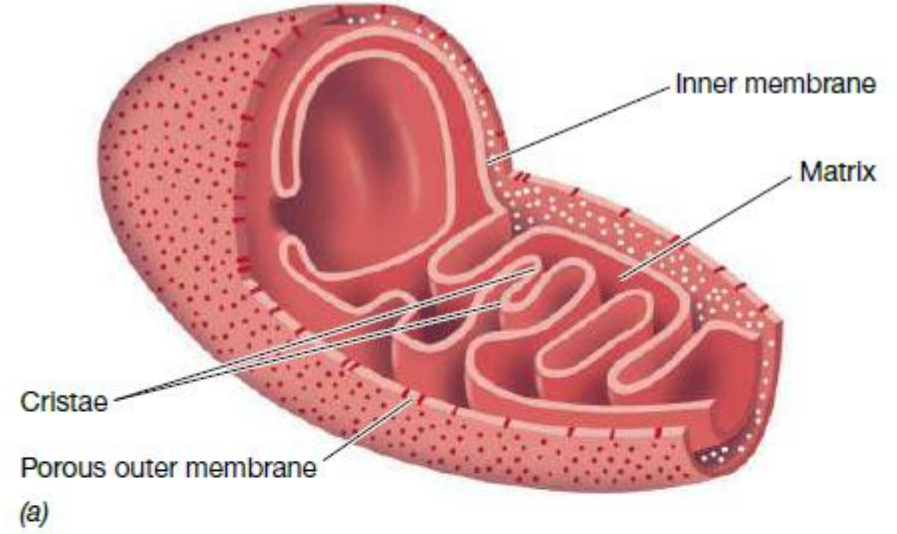
(b)



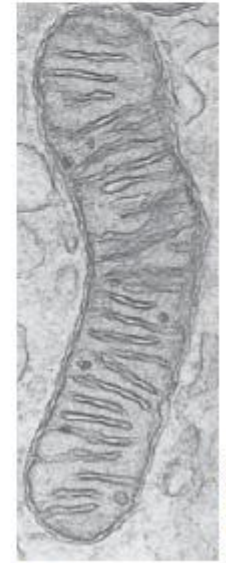
(c)

Mitokondri İç Yapıları ve Enerji Üretimi

- Mitokondrinin iç zarının kıvrımlarıyla oluşan kristalar, solunum ve ATP üretimi için gerekli enzimlerin bulunduğu özel yapılardır.
- Figür a'da görülen kristalar, ATP ve diğer önemli moleküllerin matriks ile çevre arasındaki taşınımını düzenleyen taşıyıcı proteinleri barındırır.
- Matriks bölgesi, organik bileşiklerin oksidasyonu için sitrik asit döngüsü enzimlerini içerir.



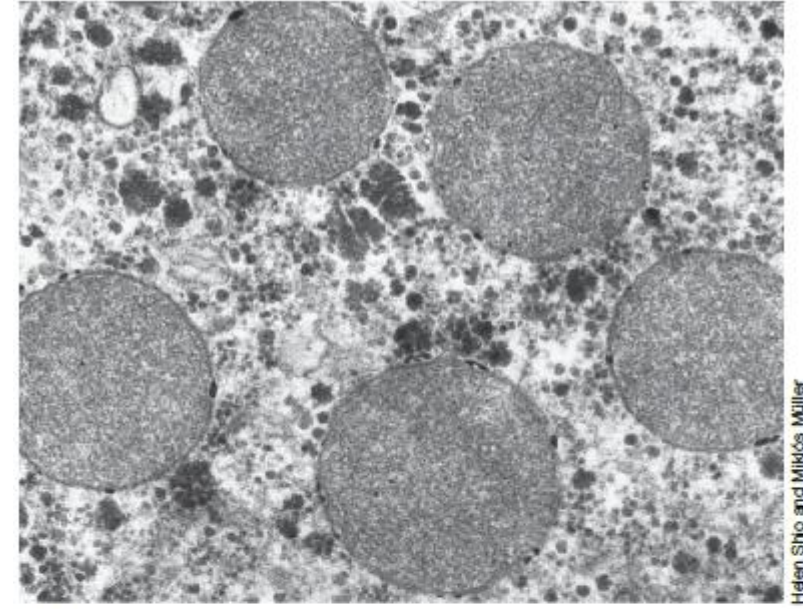
(b)



(c)

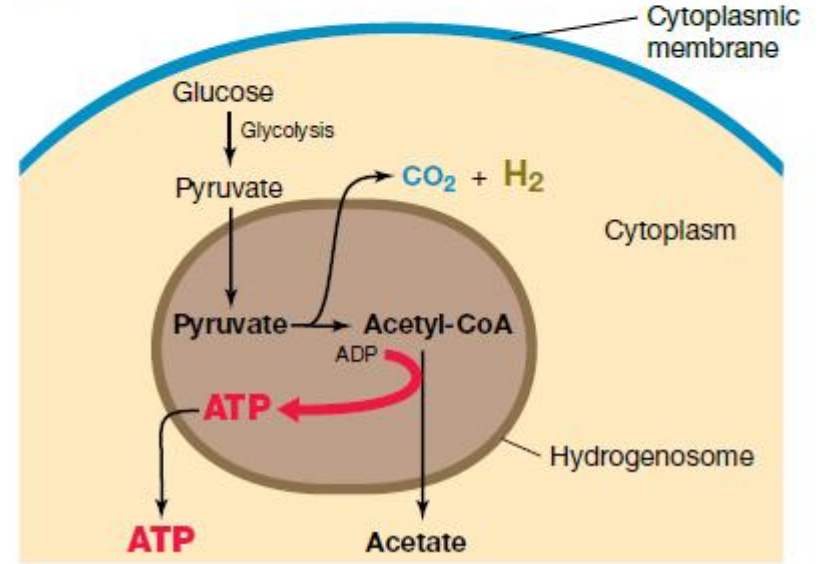
Anaerobik Ökaryotlarda Özel Organeller: Hidrojenozomlar

- Oksijene duyarlı bazı ökaryotik mikroorganizmalar, mitokondri yerine hidrojenozom adı verilen özel organeller taşır.
- Hidrojenozomlar boyut olarak mitokondrilere benzese de sitrik asit döngüsü enzimlerini ve kristalleri içermezler.
- Bu organellere sahip mikroorganizmalar zorunlu olarak fermentatif bir metabolizma yürütürler.
- *Trichomonas* ve geviş getiren hayvanların işkembe mikroorganizmaları bu gruba örnek olarak verilebilir.



Helen Shio and Miklós Müller

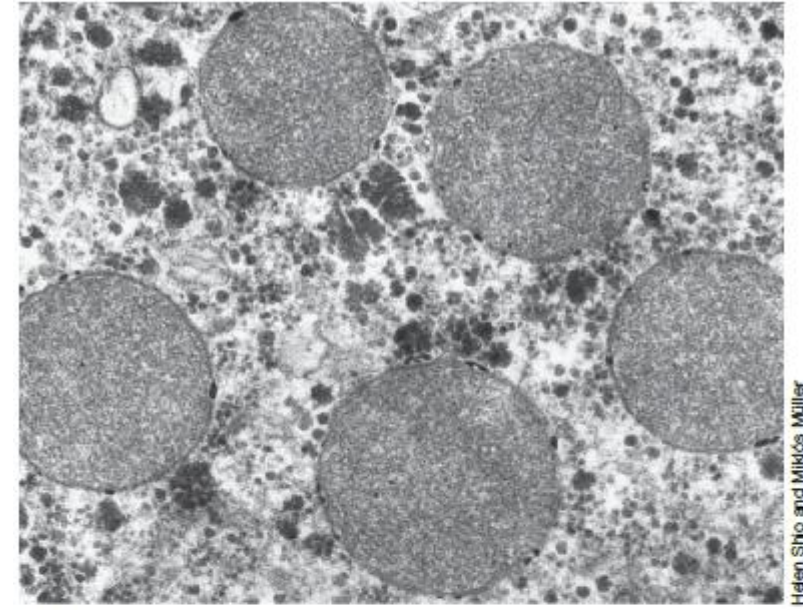
(a)



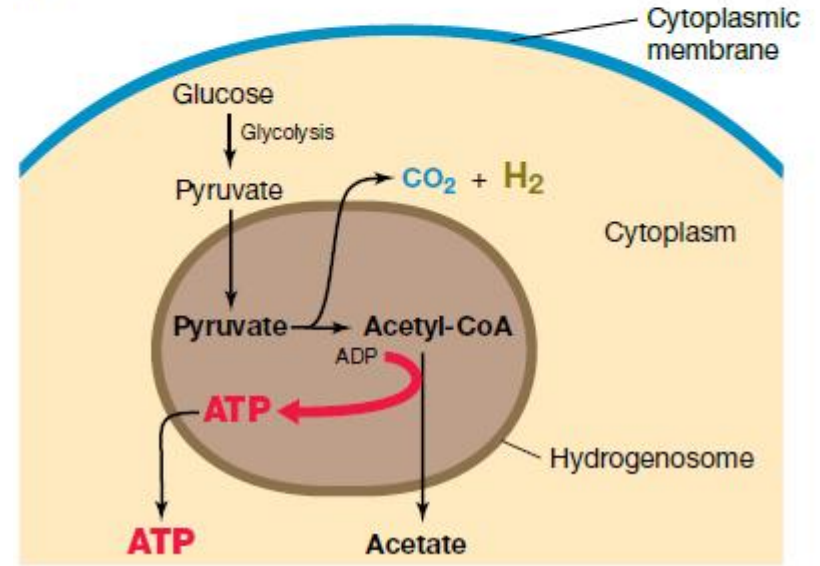
(b)

Hidrojenozomların Temel Görevi

- Hidrojenozomlarda pirüvat, H_2 , CO_2 ve asetat oluşturacak şekilde oksitlenir (Figür b).
- Bazı anaerobik ökaryotların sitoplazmalarında, hidrojenozomun ürettiği H_2 ve CO_2 'yi tüketerek metan oluşturan Archaea'lar bulunur.
- Hidrojenozomlar oksijensiz ve solunum yapamayan yapılar olduğu için oluşan asetatı oksitleyemezler.
- Bu nedenle asetat, hidrojenozomdan hücre sitoplazmasına salınır (Figür b).



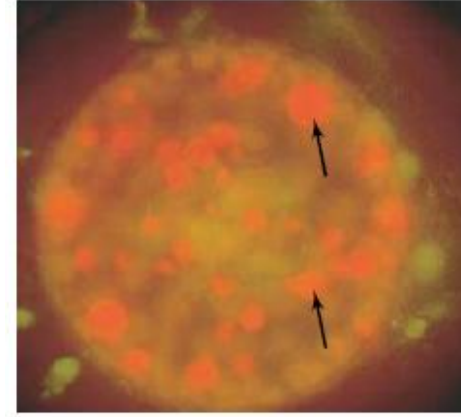
(a)



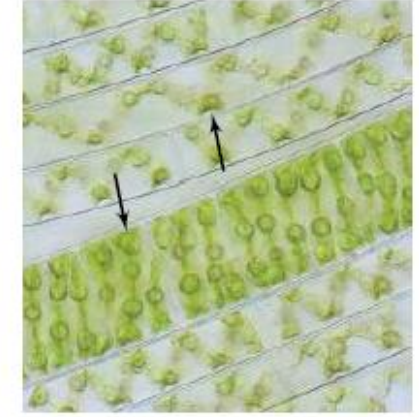
(b)

Fotosentetik Ökaryotlarda Enerji Merkezi: Kloroplastlar

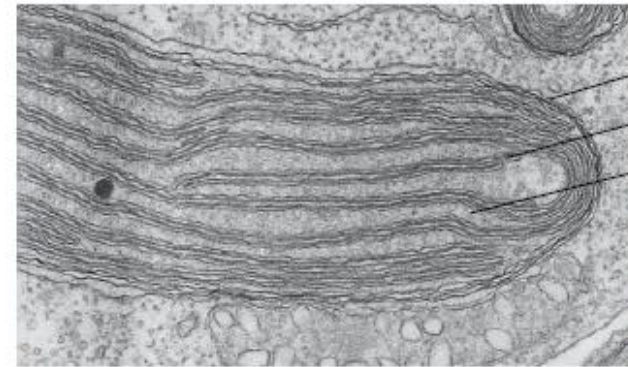
- Kloroplastlar, alg gibi fototrof ökaryotlarda fotosentezi gerçekleştiren klorofil içeren organellerdir.
- Bu organeller büyük boyutları nedeniyle ışık mikroskopunda rahatlıkla görülebilir.
- Kloroplast sayısı türden türe değişiklik gösterebilir.
- Kloroplastlar dışta geçirgen, içte daha az geçirgen iki zardan oluşur ve en içte stromayı çevreleyen bir zar bulunur (Figür c).



(a)



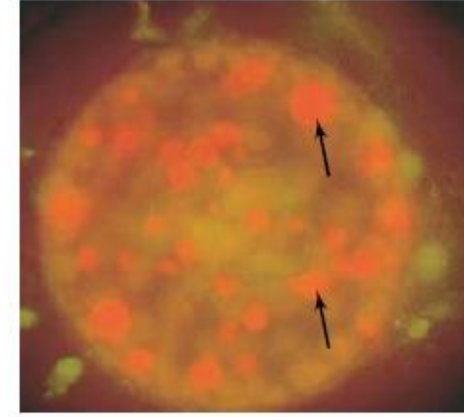
(b)



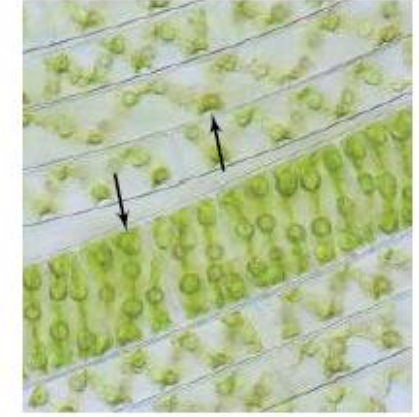
(c)

Stromanın Rolü ve Fotosentez Ürünlerinin Kullanımı

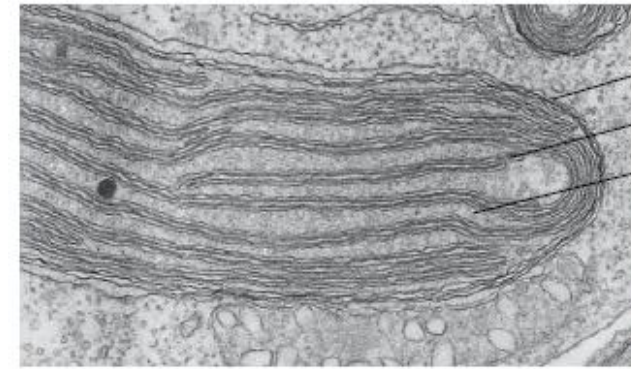
- Stroma, mitokondri matriksine benzer şekilde, Calvin döngüsünün temel enzimi olan RubisCO'yu içerir (Figür c).
- Calvin döngüsü, fototrofların CO₂'yi organik bileşiklere dönüştürdüğü temel biyosentetik süreçtir.
- Kloroplastın dış membranının yüksek geçirgenliği sayesinde fotosentezde üretilen glukoz ve ATP sitoplazmaya geçebilir.
- Bu moleküller sitoplazmada çeşitli biyosentetik reaksiyonlarda kullanılır.



(a)



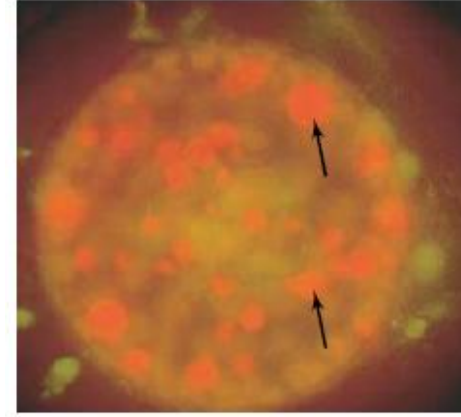
(b)



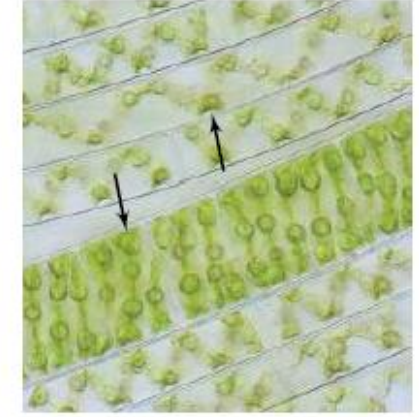
(c)

Tilakoidler: ATP Sentezinin Sahnesi

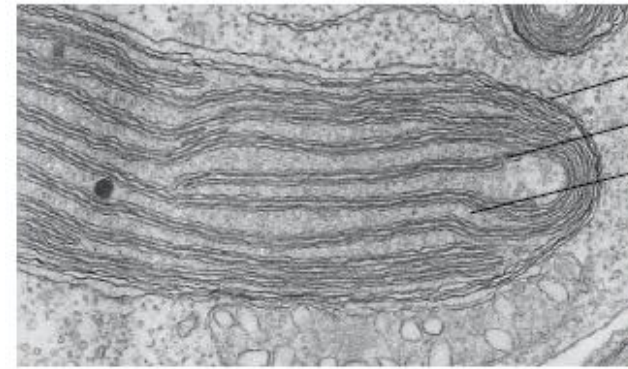
- Klorofil ve ATP sentezi için gerekli tüm bileşenler, tilakoid adı verilen yassı membran disklerinde bulunur (Figür c).
- Tilakoid membranı, hücre zarına benzer şekilde oldukça az geçirgendir.
- Bu zar, proton-motor kuvvet oluşturarak ATP sentezinin gerçekleşmesini sağlar.
- Böylece fotosentezin ışık reaksiyonları tilakoidler üzerinde yürütülür.



(a)



(b)



(c)

Organellerin Kökenine Dair Görüş: Endosimbioz

- Mitokondri ve kloroplastların kökeninin bakteriyel hücrelere uzandığı fikri yaklaşık yüz yıl önce ortaya atılmıştır.
- Fototrof veya respiratuvar bakterilerle ökaryotik konak hücrelerin simbiyotik yaşamı, her iki tarafa da metabolik avantaj sağlamıştır.
- Zamanla bu serbest yaşayan bakteriyel hücreler, konak hücrenin ayrılmaz bir parçası hâline gelmiştir.
- Mitokondri, hidrojenozom ve kloroplastların böyle bir ortak yaşamdan türediği görüşü endosimbiyotik hipotez olarak adlandırılır.

Endosimbiyoz Hipotezini Destekleyen Kanıtlar

- Mitokondri, hidrojenozom ve kloroplastların kendi genom ve ribozomlarına sahip olmaları bu hipotezi destekler.
- Bu organellerin genomları, tıpkı bakterilerde olduğu gibi halkasal yapıdadır.
- Ribozomal RNA gen dizileri de bu organellerin bakteriyel kökenine işaret eder.
- Ökaryotik hücre böylece iki yaşam âleminin genetik özelliklerini barındıran bir "genetik kimera" hâline gelir.

Ökaryotik Hücrede Diğer Yapılar

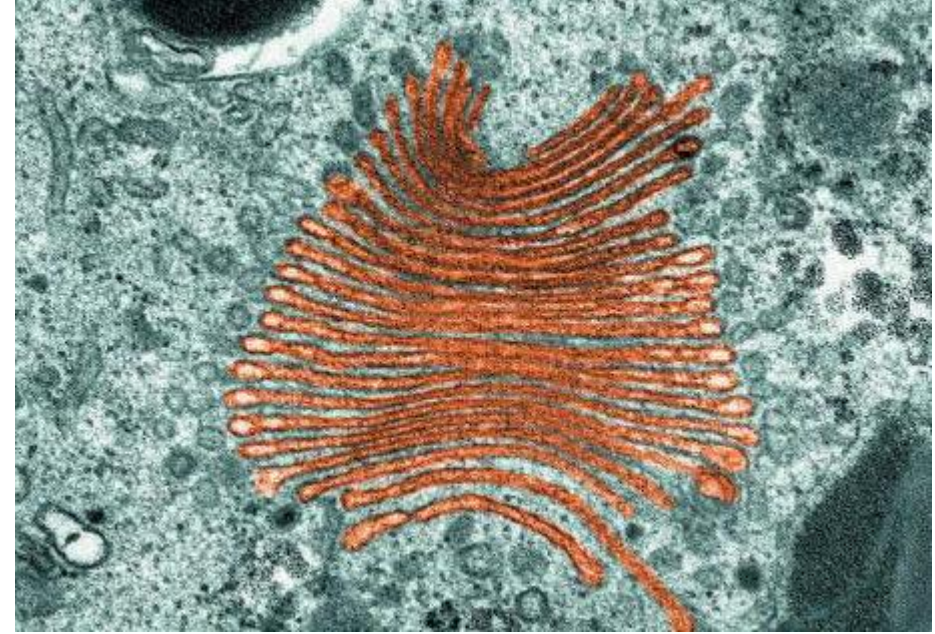
- Çekirdek, mitokondri/hidrojenozom ve kloroplastların dışında birçok sitoplazmik yapı bulunur.
- Bunlar arasında endoplazmik retikulum, Golgi kompleksi, lizozomlar ve çeşitli tübüler yapılar yer alır.
- Ayrıca bazı ökaryotlarda, hücreye şekil veren ve ozmotik basınca karşı dayanıklılık sağlayan hücre duvarı da bulunur.
- Bu yapılarda DNA yer almaz ve endosimbiyotik kökenli değildir.

Endoplazmik Retikulumun Yapısı ve Görevleri

- Endoplazmik retikulum (ER), çekirdek zarıyla bağlantılı bir membran ağıdır.
- ER iki bölüme ayrılır: ribozom içeren kaba ER ve ribozom içermeyen düz ER.
- Düz ER, lipid sentezi ve bazı karbonhidrat metabolizması süreçlerinde görev alır.
- Kaba ER ise glikoprotein üretiminin ana merkezidir ve hücre bölünmesi öncesi membran sistemlerinin genişlemesi için yeni zar materyali üretir.

Golgi Kompleksinde Ürünlerin İşlenmesi ve Yönlendirilmesi

- Golgi kompleksi, sisterna adı verilen zarla çevrili keseciklerin oluşturduğu bir yığından oluşur.
- ER'den gelen ürünler burada kimyasal olarak değiştirilir ve hücre içinde çeşitli bölgelere yönlendirilir.
- Golgide gerçekleşen değişikliklerin çoğu glikozilasyon olup proteinleri glikoprotein hâline getirir.
- Bu glikoproteinler daha sonra hücre içindeki doğru hedef bölgelere taşınmak üzere etiketlenir.



Lizozomların Sindirim ve Geri Dönüşüm İşlevi

- Lizozomlar, protein, yağ ve polisakkaritleri parçalayabilen sindirim enzimlerini içeren zarla çevrili bölmelerdir.
- Hücre içine besin içeren bir koful girdiğinde lizozom bu yapı ile birleşerek sindirim enzimlerini içeri salar.
- Bu süreçle açığa çıkan besinler sitoplazmaya geçerek hücresel reaksiyonlarda kullanılır.
- Lizozomlar ayrıca hasarlı hücresel bileşenleri parçalayarak geri dönüşüm sağlar.

Lizozomal Sindirimin Hücre İçindeki Önemi

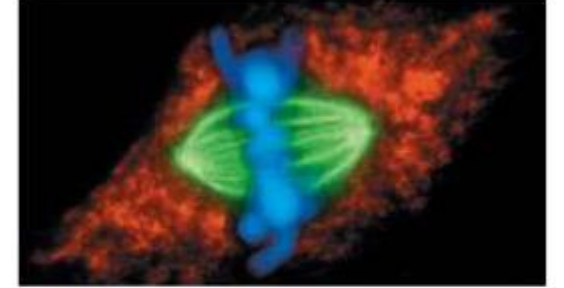
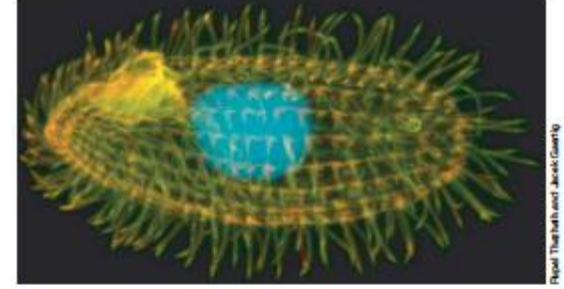
- Lizozomlar sayesinde hücresel yıkım faaliyetleri sitoplazmadan ayrı bir bölmede güvenli biçimde yürütülür.
- Makromoleküllerin parçalanmasıyla oluşan küçük moleküller yeniden biyosentez için kullanılmak üzere sitoplazmaya aktarılır.
- Böylece hücre, hem besinleri hem de kendi iç bileşenlerini verimli şekilde geri dönüştürebilir.
- Lizozomal sistem, hücresel homeostazın korunmasında kritik bir rol oynar.

Hücre İskeletinin Ana Bileşenleri

- Ökaryotik hücrelerin büyük boyutu ve hareket edebilmesi, yapısal bir destek ağı gerektirir; bu destek mikrotübüller, mikrofilamentler ve ara filamentlerden oluşur.
- Bu üç yapı birlikte hücrenin sitoplazmik iskeletini meydana getirir.
- Sitoplazmik iskelet, hücreye dayanıklılık kazandırır ve hücresel hareketlerin gerçekleşmesini sağlar.

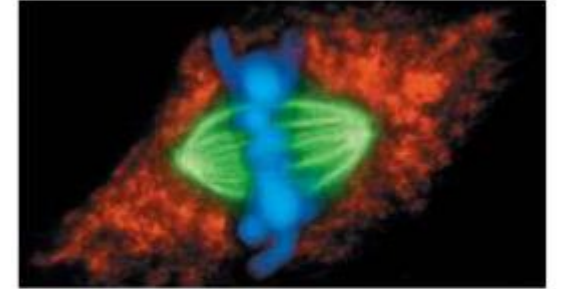
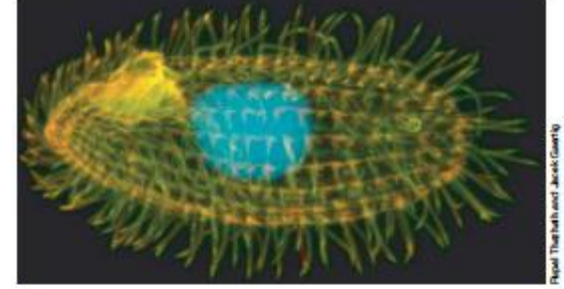
Mikrotübüllerin Yapısı

- Mikrotübüller, yaklaşık 25 nm çapında, içi boş silindirik yapılardır.
- Bu yapılar α -tubulin ve β -tubulin proteinlerinden oluşur.
- Mikrotübüllerin temel yapısı ve görünümü Figür a'da gösterilmiştir.



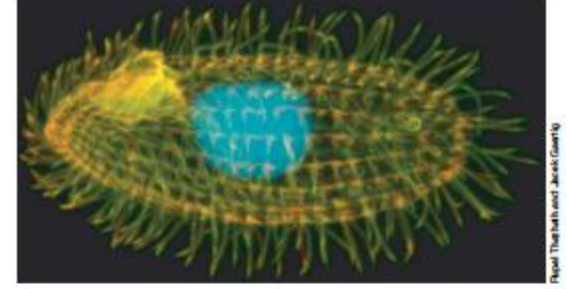
Mikrotübüllerin Görevleri

- Mikrotübüller, hücre şeklinin korunmasında ve silia ile flagellaların hareketinde rol oynar.
- Mitoz sırasında kromozomların taşınmasında görev alırlar (Figür b).
- Hücre içinde organellerin hareketini sağlarlar.

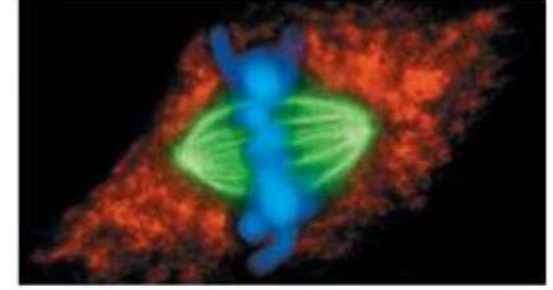


Mikrofilamentlerin Yapısı

- Mikrofilamentler, mikrotübüllere göre daha küçük olup yaklaşık 7 nm çapındadır.
- İki zincir hâlinde birbirine dolanmış aktin proteinlerinden oluşur.
- Mikrofilamentlerin yapısal görünümü Figür c'de verilmiştir.



(a)



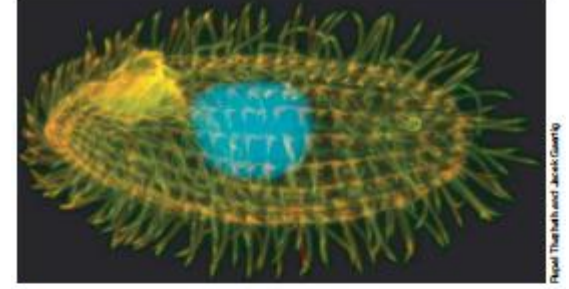
(b)



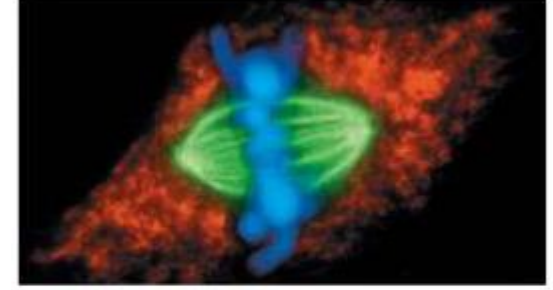
(c)

Mikrofilamentlerin Görevleri

- Hücre şeklinin korunması veya şeklin değiştirilmesinde görev alırlar.
- Ameboid hareket yapan hücrelerde hücre hareketini sağlarlar.
- Hücre bölünmesi sırasında görev alırlar.



(a)



(b)



(c)

Ara Filamentler

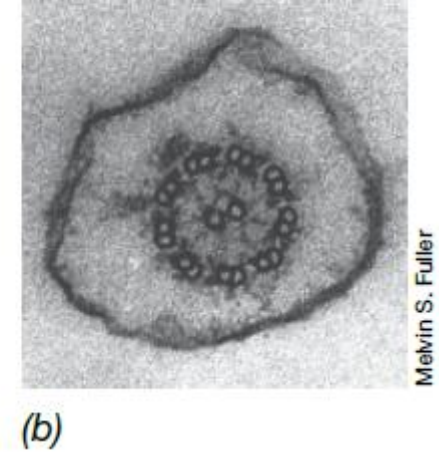
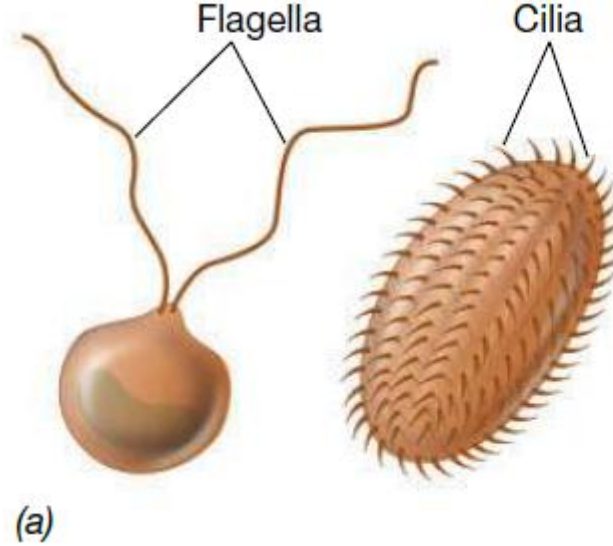
- Ara filamentler, 8–12 nm apında lifsi keratin proteinlerinden oluşur.
- Hücre şeklinin korunmasına katkıda bulunurlar.
- Hücre içinde organellerin doğru konumlanmasına yardımcı olurlar.

Flagellum (Kamçı) ve Sil: Hücre Hareket Yapıları

- Pek çok ökaryotik mikroorganizmanın yüzeyinde bulunan flagellum ve sil, hücrenin yüzme yoluyla hareket etmesini sağlar.
- Hareket, organizmanın bulunduğu ortamda yeni kaynakları kullanmasına imkân tanır.
- Sil, kısa ve çok sayıda olup, düzenli atımlar ile hücreyi hızlı şekilde ilerletir.

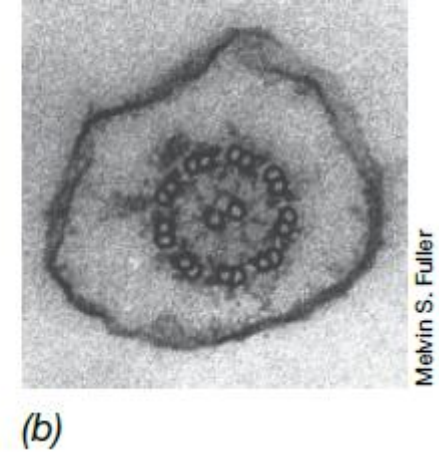
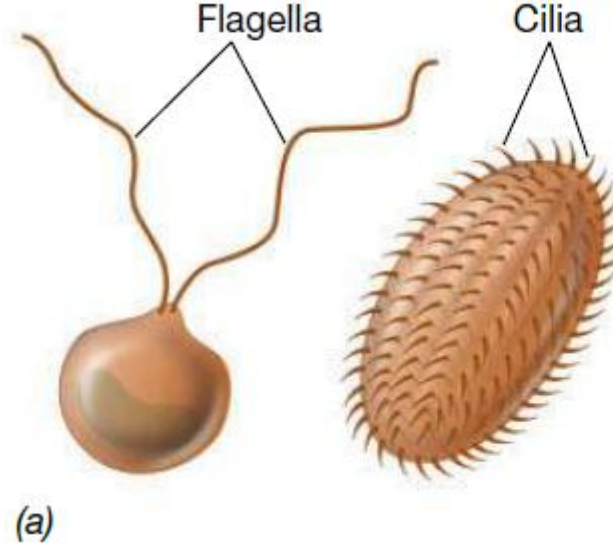
Flagellumların Özellikleri

- Flagellum, tek veya birkaç adet bulunabilen, uzun yapılar olup hücrenin ilerlemesini sağlar.
- Flagellumların hareketi genellikle sillerle göre daha yavaştır ve flagellum benzeri bir hareketle gerçekleşir (Figür a).
- Ökaryotik flagellumlar yapısal olarak bakteriyel flagellumlardan farklıdır ve dönme hareketi yapmazlar.



Sil ve Flagellumların İç Yapısı

- Kesit incelendiğinde, sil ve flagellumların aynı yapıya sahip olduğu görülür.
- Yapıları, merkezde bir çift mikrotübül ve bunu çevreleyen dokuz çift mikrotübül şeklindedir (Figür b).
- Mikrotübüllere bağlı dynein proteini, ATP kullanarak hareketi sağlar.



Sil ve Flagellumların Hareket Mekanizması

- Hem flagellum hem de sil hareketi, mikrotübül çiftlerinin birbiri üzerinden kayması ile ortaya çıkar.
- Bu kayma hareketi, yapının kamçı benzeri bir şekil almasını sağlar.
- Bu mekanizma sonucunda hücre, içinde bulunduğu ortamda ilerleyebilir.

Teşekkür ederim

Prof. Dr. Bektaş TEPE

