# ԹԵՄԱ 3
Բջջային շնչառություն և ֆոտոսինթեզ

## Պլաստիկ և էներգետիկ փոխանակություն (2 ժամ)
## Էներգիայի կարիքը կենդանի օրգանիզմներում

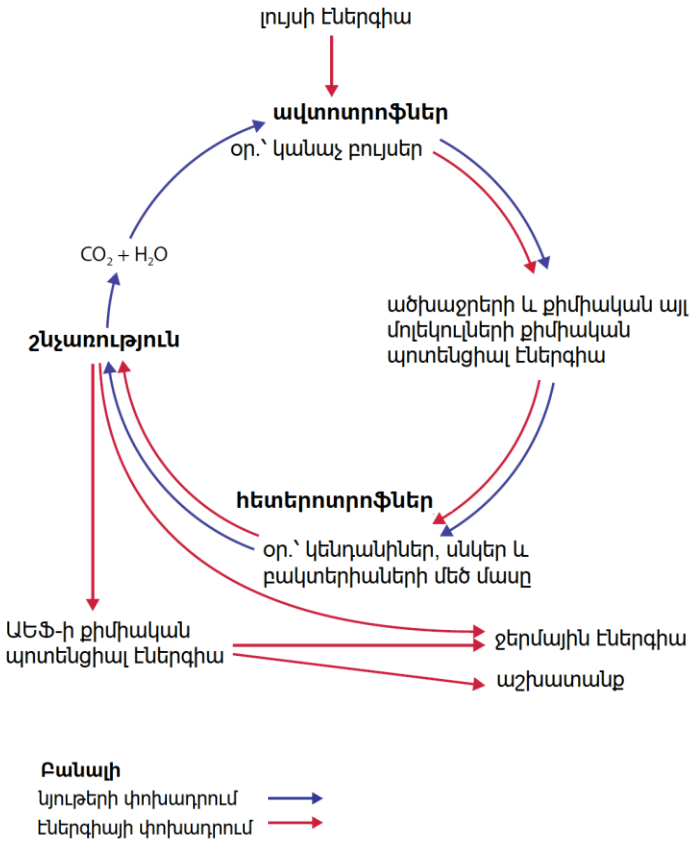
Բոլոր կենդանի օրգանիզմները կենդանի մնալու համար պահանջում են էներգիայի շարունակական պաշար կա՛մ լույսի էներգիայի կլանումից, կա՛մ քիմիական պոտենցիալ էներգիայից (սննդանյութի մոլեկուլներում պահվող էներգիան): Ֆոտոսինթեզի գործընթացում լույսի էներգիան վերածվում է քիմիական պոտենցիալ էներգիայի, և այդ պատճառով Երկրի վրա գրեթե ամբողջ կյանքը ուղղակի կամ անուղղակի կերպով կախված է ֆոտոսինթեզից: Ֆոտոսինթեզը կենդանի օրգանիզմների երկու կարևոր պահանջ է բավարարում՝ մատակարարելով էներգիա և ածխածնի օգտագործելի միացություններ:

Կենսաբանական բոլոր մակրոմոլեկուլները, ինչպիսիք են ածխաջրերը, լիպիդները, սպիտակուցները և նուկլեինաթթուները, պարունակում են ածխածին: Ուստի, բոլոր կենդանի օրգանիզմները ածխածնի աղբյուրի կարիք ունեն: Օրգանիզմները, որոնք կարող են անօրգանական ածխածնի աղբյուր օգտագործել ածխածնի երկօքսիդը, կոչվում են ավտոտրոֆներ: Պատրաստի օրգանական ածխածնի մատակարարման կարիք ունեցողները հետերոտրոֆ են:

Օրգանական մոլեկուլը միացություն է, որում ածխածին և ջրածին կա: Այս եզրույթն ի սկզբանե նշանակում էր օրգանիզմից ստացված մոլեկուլ, բայց այժմ ներառում է ածխածնի և ջրածնի բոլոր միացությունները, եթե նույնիսկ դրանք բնական եղանակով չեն առաջանում:

Կենդանի օրգանիզմները օրգանական մոլեկուլները կարող են օգտագործել երկու եղանակով: Դրանք կարող են ծառայել օրգանիզմին որպես «կառուցման աղյուսներ» այլ անհրաժեշտ օրգանական մոլեկուլներ պատրաստելու համար և կարող են ներկայացնել քիմիական պոտենցիալ էներգիա, որը կարող է անջատվել շնչառության ժամանակ մոլեկուլների ճեղքման շնորհիվ: Այս էներգիան

այնուհետև կարող է օգտագործվել աշխատանքի բոլոր ձևերի համար: Հետերոտրոֆները կախված են ավտոտրոֆներից ինչպես նյութերի, այնպես էլ էներգիայի պահանջը լրացնելու համար (նկար 12.2):




Նկար 12.2 Նյութերի և էներգիայի փոխադրումը էկոհամակարգում

## Աշխատանք

Աշխատանքը կենդանի օրգանիզմներում ներառում է՝

■ բարդ նյութերի սինթեզը ավելի պարզ նյութերից (անաբոլիկ ռեակցիաներ), ինչպիսիք են բազմաշաքարների սինթեզը միաշաքարներից, լիպիդների սինթեզը գլիցերինից և ճարպաթթուներից, պոլիպեպտիդների սինթեզը ամինաթթուներից և նուկլեինաթթուների սինթեզը նուկլեոտիդներից,

■ նյութերի ակտիվ փոխադրումը դիֆուզիայի գրադիենտի հակառակ ուղղությամբ, ինչպիսին է նատրիում-կալիումական պոմպի գործունեությունը (նկար 4.18),

■ մեխանիկական աշխատանքը, ինչպիսիք են մկանների կծկումը և այլ բջջային շարժումները. օրինակ՝ թարթիչների և մտրակի շարժում, ամեոբայանման շարժումները և բշտիկների շարժումը ցիտոպլազմայով,

■ մի քանի օրգանիզմներում՝ կենսաբանական լյումինեսցենցիա և էլեկտրական պարպում:

Կաթնասուններն ու թռչուններն օգտագործում են ջերմային էներգիա (ջերմություն), որն անջատվում է նյութափոխանակային ռեակցիաներից՝ մարմնի կայուն ջերմաստիճանը պահպանելու համար: Կենդանիների մեծ մասը սառնարյուն է, անջատում է այնքան ջերմային էներգիա, որ անհրաժեշտության դեպքում պահպանի շրջապատի ջերմաստիճանից բարձր մարմնի ջերմաստիճան: Նրանք նաև պահպանում են մարմնի կայուն ջերմաստիճանը բացասական հետադարձ կապի միջոցով:

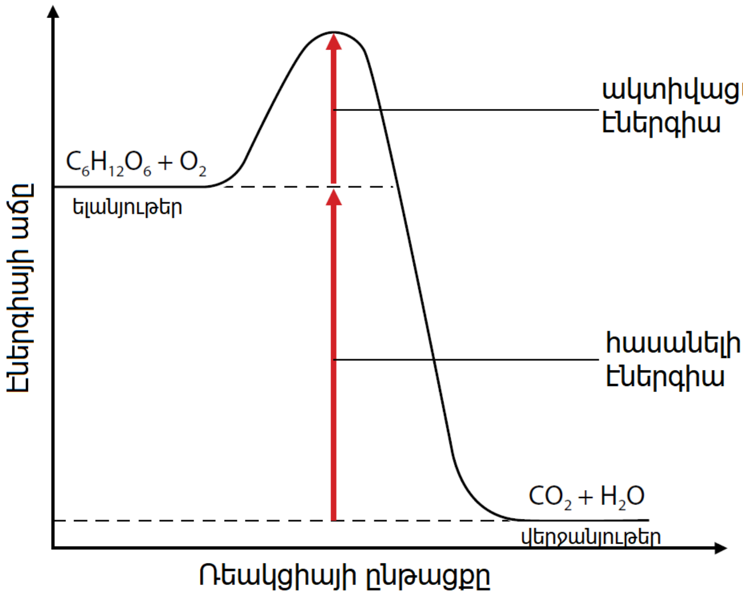
Որպեսզի կենդանի օրգանիզմն աշխատանք կատարի, էներգիա պահանջող ռեակցիաները պետք է կապվեն էներգիա արտադրող ռեակցիաների հետ: Թթվածնային պայմաններում գլյուկոզի ($C_6H_{12}O_6$) ամբողջական օքսիդացման դեպքում մեծ քանակությամբ էներգիա է մատչելի դառնում.

$$C6H12O6 + 6O2 \rightarrow 6CO2 + 6H2O + 2870 \text{ կՋ}$$

Այսպիսի ռեակցիաները տեղի են ունենում մի շարք փոքր քայլերով, որոնցից յուրաքանչյուրի ժամանակ մատչելի ընդհանուր էներգիայի փոքր քանակ է անջատվում: Բազմաքայլ ռեակցիաները թույլ են տալիս ճշգրիտ վերահսկել հետադարձ մեխանիզմների միջոցով: Ավելին, բջիջը չէր կարողանա արդյունավետ օգտագործել ընդհանուր մատչելի էներգիան, եթե ամբողջ էներգիան հասանելի լիներ մեկ ակնթարթում:

Թեև գլյուկոզի լիակատար օքսիդացումը ածխածնի երկօքսիդի և ջրի շատ բարձր էներգիական ելք ունի, այդ ռեակցիան հեշտությամբ տեղի չի ունենում: Գլյուկոզի մոլեկուլը իրականում բավականին կայուն է ակտիվացման էներգիայի պատճառով, որը պետք է ավելացվի մինչև որևէ ռեակցիա տեղի ունենա (նկար 12.3): Կենդանի օրգանիզմներում ակտիվացման էներգիան հաղթահարվում է՝ ֆերմենտների միջոցով այն նվազեցնելով, ինչպես նաև գլյուկոզի էներգիայի մակարդակը բարձրացնելով:

Տեսականորեն շնչառության յուրաքանչյուր քայլի ժամանակ անջատված էներգիան կարող էր ուղղակիորեն օգտագործվել բջիջում որևէ աշխատանք կատարելու համար: Սակայն, իրականում գործում է շատ ավելի ճկուն համակարգ, որի դեպքում բոլոր օրգանիզմներում էներգիա անջատող ռեակցիաների ժամանակ սինթեզվում է միջնորդ մոլեկուլ՝ ԱԵՖ:

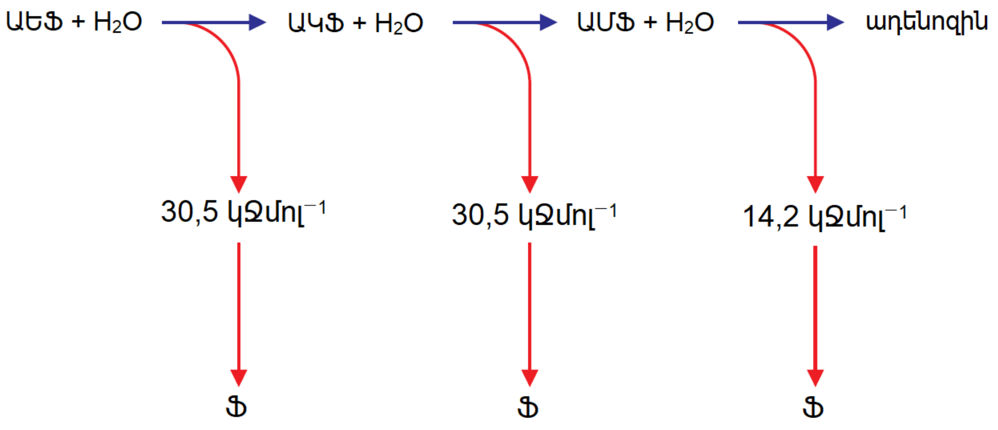



Նկար 12.3 Գլյուկոզի օքսիդացումը

Տե՛ս հղումը՝
https://drive.google.com/drive/folders/1Fj06lFFtrJb1jofeMYt-zKpnPlTcB1uN

## ԱԵՖ (1 ժամ)
## ԱԵՖ-ը՝ որպես էներգիայի «արժույթ»

Վերհիշենք ԱԵՖ-ի կառուցվածքը: Երբ ֆոսֆատային խումբը հեռացվում է ԱԵՖ-ից, առաջանում է ադենոզին կրկնաֆոսֆատ (ԱԿՖ) և 30,5 կՋմոլ$^{-1}$ էներգիա է անջատվում: Երկրորդ ֆոսֆատի հեռացման դեպքում առաջացնում է ադենոզին միաֆոսֆատ (ԱՄՖ), և կրկին 30,5 կՋմոլ$^{-1}$ էներգիա է անջատվում: Վերջին ֆոսֆատի հեռացման դեպքում, երբ մնում է միայն ադենոզինը, անջատվում է ընդամենը 14,2 կՋմոլ$^{-1}$ էներգիա (նկար 12.4): Նախկինում արտաքին ֆոսֆատային երկու խմբերը միացնող կապերը համարվել են բարձր էներգիա ունեցող կապեր, քանի որ դրանց ճեղքման ժամանակ ավելի շատ էներգիա է անջատվում, քան վերջին ֆոսֆատը պոկելու ժամանակ: Այս նկարագրությունը ապակողմնորոշիչ է և պետք է խուսափել դրանից, քանի որ էներգիան գալիս է ոչ թե պարզապես այդ կապերը ճեղքելուց, այլ համակարգի բոլոր մասերի քիմիական պոտենցիալ էներգիայի փոփոխություններից:




**Նկար 12.4** ԱԵՖ-ի հիդրոլիզը (Ֆ-ն օրգանական ֆոսֆատն է, $H_3PO_4$)

Այս բոլոր ռեակցիաները դարձելի են: ԱԵՖ-ի և ԱԿՖ-ի՝ մեկը մյուսին փոխակերպվելն է, որը կարևոր է բջջին անհրաժեշտ էներգիան ապահովելու համար.

ԱԵՖ + $H_2O$ = ԱԿՖ + $H_3PO_4$ ± 30,5 կՋ

Փոխադարձ փոխակերպման արագությունը շատ մեծ է: Հաշվարկվում է, որ հանգստի վիճակում մարդը 24 ժամվա ընթացքում օգտագործում է մոտ 40 կգ ԱԵՖ, բայց ցանկացած պահի ունի ընդամենը մոտ 5 գ ԱԵՖ: Շատ ակտիվ մարզվելիս կարող է մեկ րոպեում 0,5 կգ ԱԵՖ ճեղքվել:

Բջջի՝ էներգիա արտադրող ռեակցիաները կապված են ԱԵՖ-ի սինթեզի հետ: Բջիջը ԱԵՖ-ն օգտագործում է աշխատանքի բոլոր ձևերն իրականացնելիս: ԱԵՖ-ը համընդհանուր միջնորդ մոլեկուլ է բջիջում ընթացքող էներգիա արտադրող և էներգիայի կարիք ունեցող ռեակցիաների միջև՝ անկախ բջիջների տեսակից: Այլ կերպ ասած՝ ԱԵՖ-ը բջիջի «էներգիայի արժույթն» է: Բջիջն «առևտուր» է անում ԱԵՖ-ով մի շարք տարբեր միջանկյալ մոլեկուլներ օգտագործելու փոխարեն: ԱԵՖ-ն այս դերի համար շատ հարմար մոլեկուլ է: Այն ոչ միայն հեշտությամբ հիդրոլիզվում է՝ անջատելով էներգիա, այլև փոքր է և լուծվում է ջրում: Դա հնարավորություն է տալիս, որպեսզի այն հեշտությամբ տեղափոխվի բջիջում:

Էներգիայի փոխանցումներն անարդյունավետ են: Երբ էներգիան փոխանցվում է, որոշ էներգիա վերածվում է ջերմայինի: Շնչառության պես բազմաքայլ ռեակցիայի տարբեր փուլերում մատչելի էներգիան կարող է կատարելապես չհամապատասխանել ԱԵՖ սինթեզելու համար անհրաժեշտ էներգիային: Ցանկացած ավելցուկային էներգիա վերածվում է ջերմայինի: Բացի այդ, բջիջներում էներգիա պահանջող շատ ռեակցիաներ ավելի քիչ էներգիա են օգտագործում, քան ԱԿՖ-ի առաջացմամբ ԱԵՖ-ի հիդրոլիզի ժամանակ անջատվող էներգիան է: Դարձյալ ցանկացած ավելցուկային էներգիա անջատվում է որպես ջերմային էներգիա:

Զգույշ եղիր այն մոլեկուլները տարբերակելիս, որոնք օգտագործվում են որպես էներգիայի արժույթ և որպես էներգիայի պահուստ: Էներգիայի արժույթի մոլեկուլը հանդես է գալիս որպես էներգիայի անմիջական դոնոր բջիջի էներգիա պահանջող ռեակցիաների համար: Էներգիա պահեստավորող մոլեկուլը

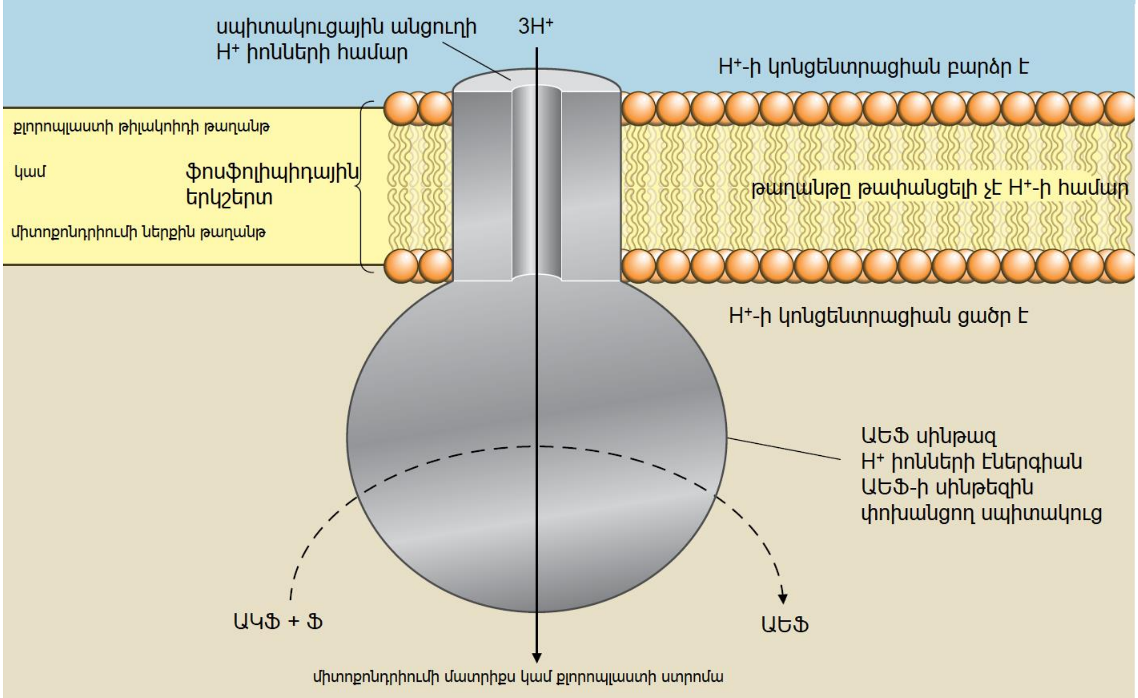
քիմիական պոտենցիալ էներգիայի կարճաժամկետ (գլյուկոզ կամ սախարոզ) կամ երկարաժամկետ (գլիկոգեն, օսլա կամ եռգլիցերիդ) պաշար է:

## ԱԵՖ-ի սինթեզը

Էներգիան ԱԵՖ-ի սինթեզի համար կարող է հասանելի լինել երկու եղանակով: Շնչառության ժամանակ գլիկոլիզի և Կրեբսի ցիկլի ընթացքում քիմիական կապերը (քիմիական պոտենցիալ էներգիա) վերադասավորելու ընթացքում անջատված էներգիան օգտագործվում է որոշ քանակությամբ ԱԵՖ արտադրելու համար: Սակայն բջիջներում ԱԵՖ-ի մեծ մասն առաջանում է էլեկտրական պոտենցիալի էներգիայի օգտագործմամբ: Այս էներգիան առաջանում է միտոքոնդրիումներում և քլորոպլաստներում էլեկտրոնի կրիչների կողմից էլեկտրոնների փոխանցումից: Այն պահվում է որպես պրոտոնների (ջրածնի իոնների) կոնցենտրացիայի տարբերություն միտոքոնդրիումների և քլորոպլաստների որոշ ֆոսֆոլիպիդային թաղանթներում, որոնք, ըստ էության, անթափանց են պրոտոնների համար: Դրանից հետո պրոտոններին թույլատրվում է հոսել իրենց կոնցենտրացիայի գրադիենտի ուղղությամբ (հեշտացված դիֆուզիոն միջոցով) մի սպիտակուցի միջով, որը տեղակայված է ֆոսֆոլիպիդային երկշերտում: Այս սպիտակուցի մի մասը գործում է որպես ֆերմենտ, որը սինթեզում է ԱԵՖ և կոչվում է **ԱԵՖ սինթազ**: Երեք պրոտոնների տեղափոխումը թույլ է տալիս արտադրել ԱԵՖ-ի մեկ մոլեկուլ, պայմանով, որ օրգանոիդի ներսում առկա են ԱԿՖ և անօրգանական ֆոսֆատային խումբ (Ֆ): Այս գործընթացը տեղի է ունենում ինչպես միտոքոնդրիումներում, այնպես էլ քլորոպլաստներում և ամփոփված է նկար 12.5-ում: Այս գործընթացն առաջին անգամ առաջարկել է Փիթեր Միտչելը 1961թ., կոչվում է **քեմիօսմոս**:

Նշենք, որ ջրածնի ատոմը բաղկացած է մեկ պրոտոնից և մեկ էլեկտրոնից: Էլեկտրոն կորցնելիս առաջանում է ջրածնի իոն, որը մեկ պրոտոն է.

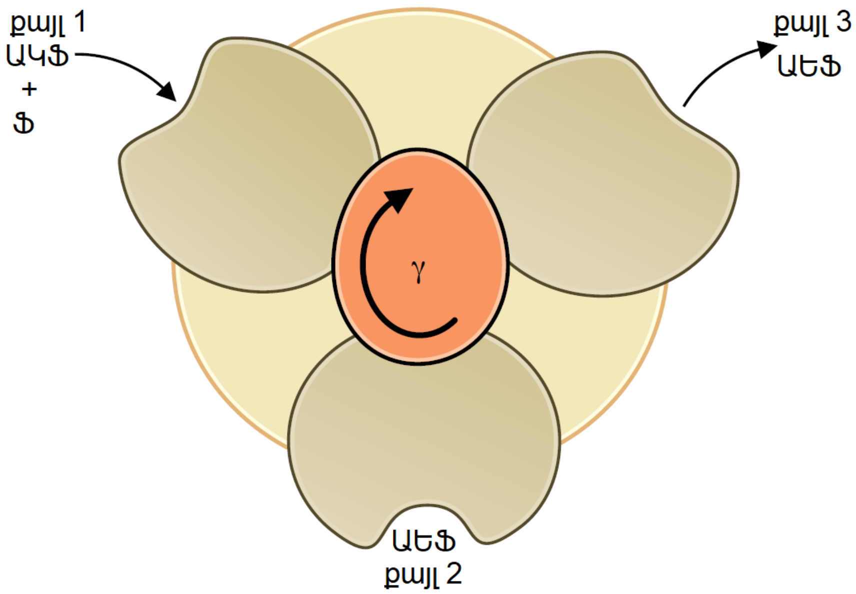
$$H \rightleftharpoons H^{+} + e^{-}$$




**Նկար 12.5** ԱԵՖ սինթեզը (քեմիօսմոս)

ԱԵՖ սինթազը երեք կապող հատված ունի (նկար 12.6), և մոլեկուլի մի մասը (γ) պտտվում է, երբ ջրածնի իոններն ($H^+$) անցնում են: Սա կառուցվածքային փոփոխություններ է առաջացնում կապող հատվածներում և թույլ է տալիս հաջորդական երեք փուլերի ընթացքը.

- ԱԿՖ-ի և Ֆ-ի միացում,
- ԱԵՖ-ի առաջացում,
- ԱԵՖ-ի անջատում:




**Նկար 12.6** ԱԵՖ սինթազի լայնակի կտրվածքը (ԼԿ), որտեղ երևում է վերջինիս աշխատանքը

## ԱԵՖ-ի դերը ակտիվ փոխադրման ժամանակ

**Ակտիվ փոխադրումը** մոլեկուլների կամ իոնների շարժումն է մասամբ թափանցելի թաղանթի միջով իրենց կոնցենտրացիայի գրադիենտի հակառակ ուղղությամբ: ԱԵՖ-ի էներգիան անհրաժեշտ է այդ մասնիկների՝ իրենց կոնցենտրացիայի գրադիենտի ուղղությամբ շարժվելու հակվածությանը հակազդելու համար:

Բջիջներում իոնների, մասնավորապես՝ նատրիումի և կալիումի իոնների կոնցենտրացիաները տարբեր են բջջի ներսում և դրանց շրջապատող լուծույթում: Բջիջների մեծ մասի բջջաթաղանթում կան նատրիումի պոմպեր, որոնք բջիջից դուրս են մղում նատրիումի իոնները: Սովորաբար, դա զուգորդվում է շրջապատող լուծույթից կալիումի իոնները պոմպով դեպի բջջի ներսը մղելու հետ:

Նատրիում-կալիումական պոմպը սպիտակուց է, որը ներդրված է բջջաթաղանթում (նկար 4.18): Այն ներսից ունի նատրիումի իոնների ($Na^+$) և ԱԵՖ-ի միանալու հատվածներ, և կալիումի իոնների ($K^+$) միանալու հատվածներ՝

արտաքին կողմում: Սպիտակուցը գործում է որպես ԱԵՖ-ազ և կատալիզում է ԱԵՖ-ի հիդրոլիզը ԱԿՖ-ի և անօրգանական ֆոսֆատի՝ անջատելով էներգիա, որն օգտագործվում է պոմպն աշխատեցնելու համար: Սպիտակուցի ձևի փոփոխությունների շնորհիվ նատրիումի և կալիումի իոնները տեղափոխվում են թաղանթով հակառակ ուղղությամբ: Օգտագործված յուրաքանչյուր ԱԵՖ-ի համար կալիումի երկու իոն տեղափոխվում է բջիջ, և նատրիումի երեք իոն դուրս է գալիս բջիջից: Քանի որ բջիջից դուրս եկած նատրիումի յուրաքանչյուր երեք իոնների համար բջիջների պարունակությանն ավելացվում է կալիումի միայն երկու իոն, թաղանթի երկու կողմերում առաջանում է պոտենցիալների տարբերություն, որը բացասական է ներսում՝ դրսի նկատմամբ: Ինչպես նատրիումի, այնպես էլ կալիումի իոնները հետ են հոսում թաղանթի միջով՝ ըստ իրենց կոնցենտրացիայի գրադիենտների նվազման ուղղության: Սակայն, բջջաթաղանթները շատ ավելի քիչ են թափանցելի նատրիումի իոնների, քան՝ կալիումի իոնների համար, ուստի այս տարբերությունը իրականում մեծացնում է թաղանթի պոտենցիալ տարբերությունը:

Պոտենցիալների հնարավոր տարբերությունն առավել նկատելի է նյարդային բջջի հանգստի պոտենցիալի համար: Նյարդային բջիջի մասնագիտացումներից մեկը նատրիում-կալիումական պոմպի գործունեության արդյունքում բջջաթաղանթում պոտենցիալ տարբերության մեծացումն է:

Չի կարելի թերագնահատել ակտիվ փոխադրման կարևորությունը իոնների՝ բջջից դուրսուներս շարժվելու մեջ: Հանգստի վիճակում գտնվող կաթնասունի օգտագործած ԱԵՖ-ի մոտ 50%-ը ծախսվում է բջիջների իոնային պարունակության պահպանման համար:

## ԱԵՖ և բջջային աշխատանք

Սննդից ստացվողածխաջրերը, ճարպերը և այլ վառելիքային մոլեկուլները ուղղակիորեն չեն սնում մեր բջիջներում կատարվող աշխատանքը: Իրականում բջջային շնչառության ընթացքում օրգանական մոլեկուլների ճեղքումից արտազատված քիմիական էներգիան օգտագործվում է ԱԵՖ-ի մոլեկուլների սինթեզի համար: ԱԵՖ-ի այս մոլեկուլներն այնուհետև բջջային աշխատանքին

էներգիա են տրամադրում: ԱԵՖ-ը գործում է էներգետիկ մաքոքի նման՝ պահելով սննդից ստացված էներգիան և հետագայում անհրաժեշտության դեպքում արտազատելով այն:

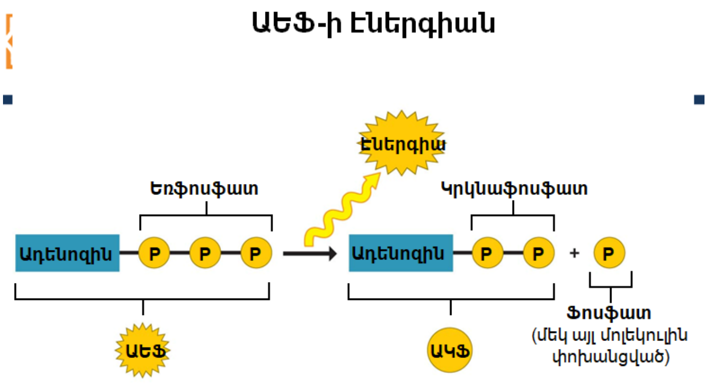
## ԱԵՖ-ի կառուցվածքը

ԱԵՖ հապավումը նշանակում է ադենոզին եռֆոսֆատ: **ԱԵՖ**-ը կազմված է ադենոզին կոչվող օրգանական մոլեկուլից՝ ավելացրած երեք ֆոսֆատային խմբերով պոչիկը () (**նկար 5.4**): Եռֆոսֆատային պոչիկը ԱԵՖ-ի «աշխատող» ծայրն է, այն մասը, որն էներգիա է ապահովում բջջային աշխատանքի համար: Յուրաքանչյուր ֆոսֆատային խումբ լիցքավորված է բացասական: Բացասական լիցքերը վանվում են մեկը մյուսից: Եռֆոսֆատային պոչիկի բացասական լիցքերի ամպը ներդրում ունի ԱԵՖ-ի պոտենցիալ էներգիայի մեջ: Դա նման է սեղմված զսպանակում կուտակված էներգիային, եթե զսպանակը բաց թողնես, այն «կթուլանա», և դու կարող ես այդ ձգվածությունն օգտագործել որոշակի օգտակար աշխատանք կատարելու համար: ԱԵՖ-ի ուժի դեպքում ֆոսֆատն անջատվում է եռֆոսֆաատային պոչիկի ծայրից, ինչը էներգիա է տրամադրում բջիջների գործունեության համար: Մնում է **ԱԿՖ**-ն՝ ադենոզին կրկնաֆոսֆատը (երեքի փոխարեն երկու ֆոսֆատային խումբ, տե՛ս նկար 5.4-ը):

### Ֆոսֆատի տեղափոխումը

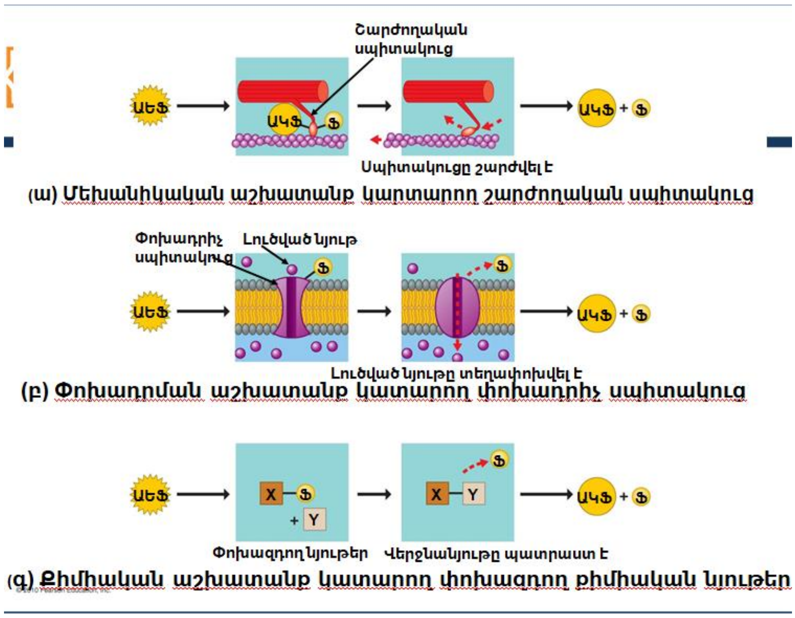
Երբ ԱԵՖ-ը բջիջների աշխատանքի համար էներգիա է տրամադրում, ֆոսֆատային խմբերն ուղղակի չեն ցրվում տարածության մեջ: ԱԵՖ-ը բջջի մյուս մոլեկուլներին ակտիվացնում է ֆոսֆատային խումբն այդ մոլեկուլների վրա տեղափոխելով: Ֆոսֆատային խմբերի այսպիսի տեղափոխումը բջիջներին օգնում է իրականացնելու աշխատանքի երեք հիմնական տեսակները՝ մեխանիկական աշխատանք, փոխադրման աշխատանք և քիմիական աշխատանք:

Պատկերացրու՝ հեծանվորդը բլրով վեր է բարձրանում: Հեծանվորդի ոտքերի մկանային բջիջների դեպքում ԱԵՖ-ը ֆոսֆատային խմբերը տեղափոխում է շարժողական սպիտակուցների վրա: Այնուհետև սպիտակուցները փոխում են իրենց տարածական ձևը՝ հանգեցնելով մկանային բջիջների կծկման և մեխանիկական աշխատանքի կատարման (**նկար 5.5ա**): ԱԵՖ-ը նաև հեծանվորդի ուղեղի բջիջների թաղանթների միջով իոնների և այլ նյութերի տեղափոխման հնարավորություն է տալիս (**նկար 5.5բ**): Իոնների տեղափոխումը ուղեղի բջիջներին նախապատրաստում է մկաններին և այլ հյուսվածքներին ազդանշաններ հաղորդելու գործընթացին: ԱԵՖ-ը նաև էներգիայով ապահովում է բջջային որոշ մեծ մոլեկուլներ կառուցելու քիմիական աշխատանքը (**նկար 5.5գ**): Նկար 5.5-ում կրկին ուշադրություն դարձրու, որ աշխատանքի այս բոլոր տեսակներն իրականանում են, երբ թիրախ մոլեկուլները ԱԵՖ-ից մեկ ֆոսֆատային խումբ են ընդունում:




**Նկար 5.4. ԱԵՖ-ի էներգիան**

ԱԵՖ-ի եռֆոսֆատային պոչիկի յուրաքանչյուր Ⓟ իրենից ներկայացնում է մեկ ֆոսֆատային խումբ՝ ֆոսֆորի ատոմը միացած թթվածնի ատոմներին: Ֆոսֆատի տեղափոխումը եռֆոսֆատային պոչիկից այլ մոլեկուլներին բջջային գործունեությանն ապահովում է անհրաժեշտ էներգիայով:



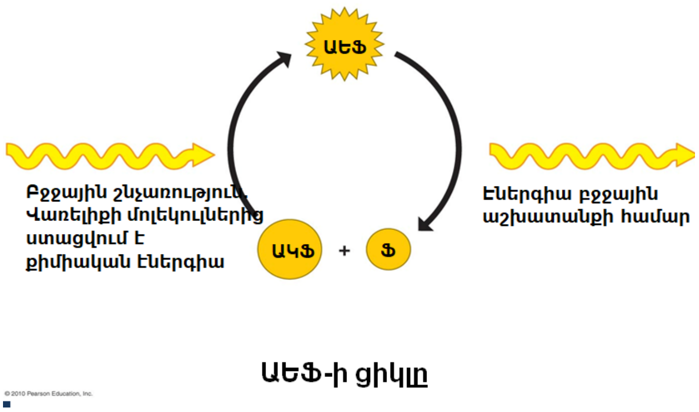

**Նկար 5.5. Ինչպես է ԱԵՖ-ն ապահովում բջջային աշխատանքը**

Այստեղ պատկերված յուրաքանչյուր աշխատանքի տեսակ իրականացվում է, երբ ֆերմենտները ֆոսֆատային խումբն ԱԵՖ-ից տեղափոխում են ընդունող մոլեկուլ:

**ԱԵՖ-ի ցիկլը**

Քո բջիջներն անընդհատ ԱԵՖ են ծախսում: Բարեբախտաբար դա վերականգնվող պաշար է: ԱԵՖ-ը կարելի է վերականգնել՝ ֆոսֆատային խումբը նորից ԱԿՖ-ին վերադարձնելով: Դա, զսպանակը սեղմելու նման, էներգիա է պահանջում: Ահա թե ուր է սնունդը վերադառնում այս պատմության մեջ:

Քիմիական էներգիան, որը բջջային շնչառությունը ստանում է շաքարներից և այլ օրգանական վառելիքներից օգտագործվում է բջիջի ԱԵՖ-ի պաշարների վերականգնման համար: Բջջային աշխատանքը ծախսում է ԱԵՖ, որը վերականգնվում է, երբ ԱԿՖ-ն և ֆոսֆատը միանում են՝ օգտագործելով բջջային շնչառության արտազատած էներգիան (**նկար 5.6**): Այսպիսով, այս էներգիա առաջացնող գործընթացների էներգիան, օրինակ՝ օրգանական վառելիքների ճեղքման էներգիան փոխանցվում է այնպիսի էներգիա սպառող գործընթացներին, ինչպիսիք են մկանային կծկումը և բջջային այլ աշխատանքները: ԱԵՖ-ի ցիկլում երրորդ ֆոսֆատային խումբը գործում է որպես էներգետիկ մարտկոց:




**Նկար 5.6. ԱԵՖ-ի ցիկլը**

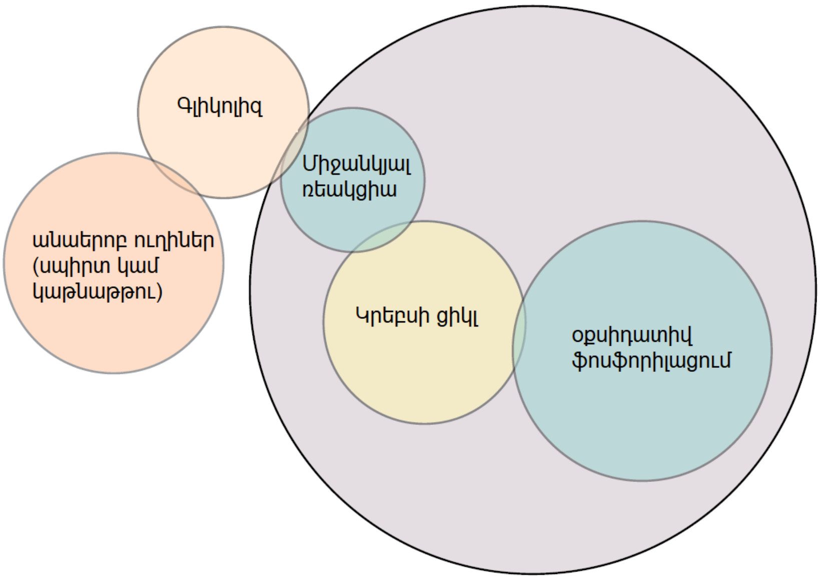
ԱԵՖ-ի ցիկլն ընթանում է ապշեցուցիչ արագությամբ: Աշխատող մկանային բջիջներն իրենց ամբողջ ԱԵՖ-ը վերականգնում են յուրաքանչյուր րոպեում մոտավորապես մեկ անգամ: Այսինքն՝ մեկ բջջում մեկ վայրկյանում ծախսվում և վերականգնվում է մոտավորապես 10 միլիոն ԱԵՖ-ի մոլեկուլ: √

## Բջջային շնչառություն. ակնարկ (4 ժամ)

**Շնչառությունն այն** գործընթացն է, որում օրգանական մոլեկուլները հանդես են գալիս որպես վառելիք: Օրգանական մոլեկուլները ճեղքավորվում են մի շարք փուլերով՝ անջատելով քիմիական պոտենցիալ էներգիա, որն օգտագործվում է ԱԵՖ-ի սինթեզի համար: Բջիջների մեծ մասի հիմնական վառելիքը ածխաջրերն են, սովորաբար՝ գլյուկոզը: Շատ բջիջներ, որպես շնչառական սուբստրատ, կարող են օգտագործել միայն գլյուկոզը, բայց մյուսները շնչառության ժամանակ ճեղքավորում են ճարպաթթուներ, գլիցերին և ամինաթթուներ:

Գլյուկոզի ճեղքավորումը կարելի է բաժանել չորս փուլի՝ **գլիկոլիզ**, **միջանկյալ ռեակցիա**, **Կրեբսի ցիկլ** և **օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացում** (նկար 12.7):

Գլիկոլիտիկ ուղի




**Նկար 12.7** Իրադարձությունների հաջորդականությունը շնչառության ժամանակ

Տե՛ս հղումը՝

Բջջային շնչառություն, ակնարկ, հայերեն նյութեր

https://drive.google.com/drive/folders/1uHJh66zyios47_QbO9kigcm_3sLc4eDR

Հարցաշար անգլերեն

https://drive.google.com/drive/folders/1uHJh66zyios47_QbO9kigcm_3sLc4eDR

Բջջային շնչառություն, հայերեն նյութեր

https://drive.google.com/drive/folders/1Jalxz3MkNcNpNAUCkVs6O1VcHpuWerTW

## Գլիկոլիզ (4 ժամ)

### Սովորողներին տրվող նյութ

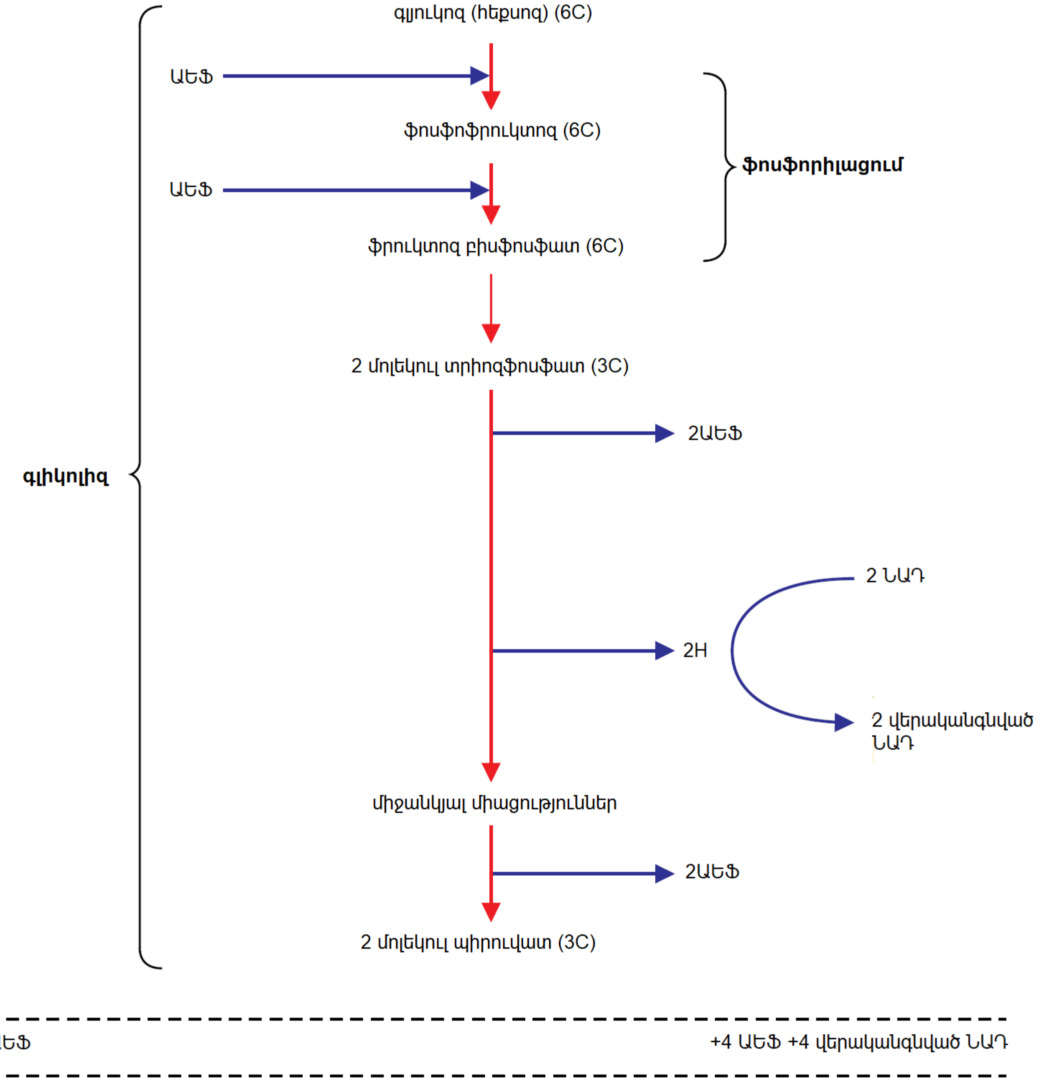
**Գլիկոլիզը** գլյուկոզի մասնատումը կամ քայքայումն է: Դա բազմաքայլ գործընթաց է, երբ ածխածնի ատոմ ունեցող գլյուկոզի մոլեկուլը ի վերջո բաժանվում է պիրուվատի երկու մոլեկուլի, որոնցից յուրաքանչյուրն ունի ածխածնի երեք ատոմ: ԱԵՖ-ի էներգիան անհրաժեշտ է առաջին փուլերում, իսկ հետագա փուլերում անջատվում է էներգիա, որը կարող է օգտագործվել ԱԵՖ արտադրելու համար: Գլյուկոզի մեկ մոլեկուլի քայքայումն ընթանում է

գումարային երկու մոլեկուլ ԱԵՖ-ի շահույթով: Գլիկոլիզը տեղի է ունենում բջջի ցիտոպլազմայում: Ուղու պարզեցված տրամագիրը ներկայացված է նկար 12.8-ում:

Առաջին փուլում՝ **ֆոսֆորիլացման** ընթացքում, գլյուկոզը ֆոսֆորացվում է՝ օգտագործելով ԱԵՖ: Գլյուկոզն էներգիայով հարուստ է, բայց հեշտությամբ չի փոխազդում: Գլյուկոզի կապի էներգիան ստանալու համար նախ պետք է էներգիա օգտագործվի՝ ռեակցիան ավելի հեշտ դարձնելու համար (նկար 12.3): ԱԵՖ-ի երկու մոլեկուլ է օգտագործվում գլյուկոզի յուրաքանչյուր մոլեկուլի համար, նախ ֆոսֆոգլյուկոզ, ապա ֆոսֆոֆրուկտոզ և հետո ֆրուկտոզ բիսֆոսֆատ ստանալու համար, որը քայքայվում է՝ առաջացնելով տրիոզֆոսֆատի երկու մոլեկուլ:

Դրանից հետո ջրածինը հեռացվում է տրիոզֆոսֆատից և տեղափոխվում է կրող մոլեկուլ ՆԱԴ-ի (նիկոտինամիդ ադենին դինուկլեոտիդ) վրա: Գլիկոլիզին մասնակից գլյուկոզի յուրաքանչյուր մոլեկուլի համար արտադրվում է վերականգնված ՆԱԴ-ի երկու մոլեկուլ: Վերականգնված ՆԱԴ-ի միջոցով տեղափոխվող ջրածինները հեշտությամբ կարող են փոխանցվել այլ մոլեկուլների և օգտագործվել օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացման մեջ՝ ԱԵՖ արտադրելու համար:

Գլիկոլիզի վերջնական արտադրանքը՝ պիրուվատը, դեռ պարունակում է մեծ քանակությամբ քիմիական պոտենցիալ էներգիա: Երբ ազատ թթվածինը հասանելի է, այս էներգիայի մի մասը կարող է անջատվել Կրեբսի ցիկլի և օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացման միջոցով: Սակայն, պիրուվատը նախ մտնում է միջանկյալ ռեակցիայի մեջ, որը տեղի է ունենում միտոքոնդրիումում:




**Նկար 12.8** Գլիկոլիտիկ ուղին

## Միջանկյալ ռեակցիա

Պիրուվատն ակտիվ փոխադրմամբ միտոքոնդրիումի արտաքին և ներքին թաղանթներով ցիտոպլազմայից անցնում է միտոքոնդրիումի մատրիքս: Այստեղ այն դեկարբոքսիլացված է (սա նշանակում է, որ ածխածնի երկօքսիդը հեռացվում է), դեհիդրոգենիզացվում է (ջրածինը հեռացվում է) և այն միանում է կոֆերմենտ A-ին (CoA)՝ առաջացնելով ացետիլ կոֆերմենտ A: Սա հայտնի է որպես **միջանկյալ ռեակցիա** (Նկար 12.9): Կոֆերմենտ A-ն բարդ մոլեկուլ է, որը բաղկացած է վիտամինին (պանտոտենաթթու) միացած նուկլեոզիդից (ադենին գումարած ռիբոզ) վիտամինով (պանտոտենաթթու) և գործում է որպես Կրեբսի ցիկլում ացետիլ խմբեր կրող: Պիրուվատից անջատված ջրածինը փոխադրվում է ՆԱԴ-ի վրա.

պիրուվատ + CoA + ՆԱԴ

$\rightleftharpoons$ ացետիլ CoA + $CO_2$ + վերականգնված ՆԱԴ

Ճարպերի նյութափոխանակությունից ստացված ճարպաթթուները նույնպես կարող են օգտագործվել ացետիլ կոֆերմենտ A արտադրելու համար: Ճարպաթթուները ճեղքավորվում են միտոքոնդրիում այնպիսի ռեակցիաների արդյունքում, երբ յուրաքանչյուր ցիկլում ճարպաթթվային շղթան կրճատվում է երկու ածխածին պարունակող ացետիլ միավորով: Սրանցից յուրաքանչյուրը կարող է փոխազդել կոֆերմենտ A-ի հետ՝ առաջացնելով ացետիլ կոֆերմենտ A, որը, ինչպես պիրուվատից արտադրվածը, այժմ մտնում է Կրեբսի ցիկլ:

**Տե՛ս հղում՝**

**Գլիկոլիզի կապը պենտոզ-ֆոսֆատային ուղու հետ, հայերեն տեսանյութ**

https://drive.google.com/drive/folders/1uHJh66zyios47_QbO9kigcm_3sLc4eDR

## Կրեբսի ցիկլ (6 ժամ)

Կրեբսի ցիկլը (հայտնի է նաև որպես կիտրոնաթթվային ցիկլ կամ եռկարբոնաթթվային ցիկլ) հայտնաբերել է Հանս Կրեբսը 1937 թ.: Այն ներկայացված է նկար 12.9-ում:

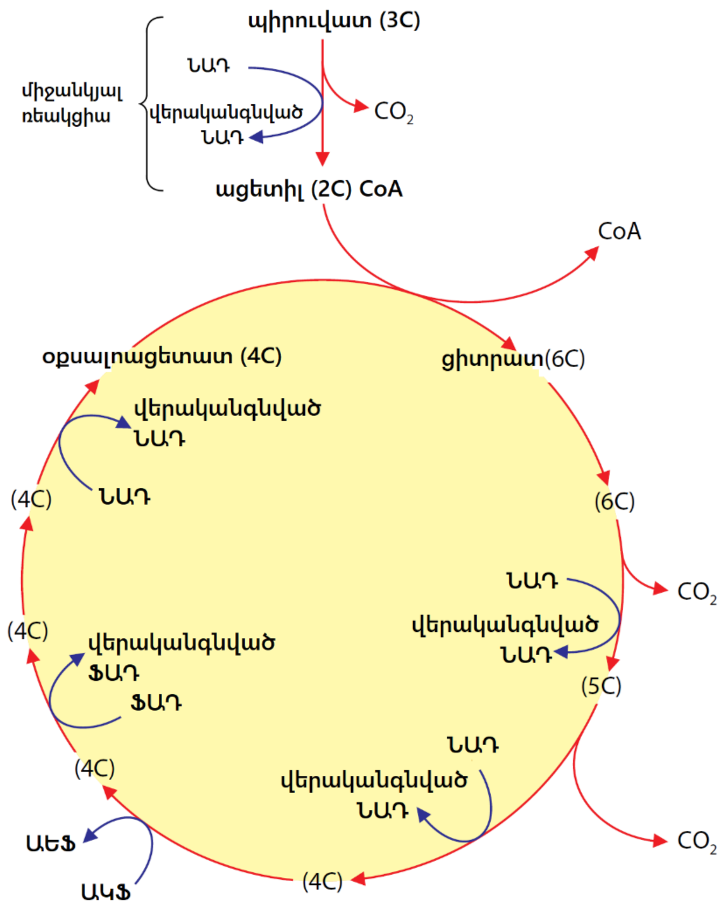
Կրեբսի ցիկլը ֆերմենտներով կարգավորող ռեակցիաների փակ ուղի է:

- Ացետիլ կոֆերմենտ A-ն միանում է չորս ածխածնային միացության (օքսալոացետատ) հետ և առաջացնում վեց ածխածնային միացություն (ցիտրատ):
- Ցիտրատը դեկարբօքսիլացվում և դեհիդրոգենիզացվում է մի շարք քայլերով՝ ածխաթթու գազ ստանալու համար, որն արտանետվում է որպես թափոնային գազ, իսկ ջրածինները ընդունվում են ՆԱԴ և ՖԱԴ կրիչների կողմից:
- Օքսալոացետատը վերականգնվում է՝ մեկ այլ ացետիլ կոֆերմենտ A-ի հետ միանալու համար:

Ցիկլի յուրաքանչյուր շրջադարձի ընթացքում արտադրվում է ածխաթթու գազի երկու մոլեկուլ, մեկ մոլեկուլ ՖԱԴ և երեք մոլեկուլ ՆԱԴ է վերականգնվում, և մեկ մոլեկուլ ԱԵՖ է առաջանում միջանկյալ միացության միջոցով:

Կրեբսի ցիկլի ռեակցիաները թեև թթվածնային շնչառության մաս են կազմում, չեն օգտագործում մոլեկուլային թթվածին: Սակայն թթվածինն անհրաժեշտ է թթվածնային շնչառության վերջին փուլի համար, որը կոչվում է օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացում:

Կրեբսի ցիկլի ամենակարևոր ներդրումը բջջի էներգետիկայում ջրածնի անջատումն է, որը կարող է օգտագործվել օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացման մեջ՝ էներգիա տրամադրելով ԱԵՖ-ի սինթեզի համար:




**Նկար 12.9** Միջանկյալ ռեակցիան և Կրեբսի ցիկլը

ՀԱՐՑ

12.2 Բացատրիր, թե Կրեբսի ցիկլի իրադարձություններն ինչպես կարող են ցիկլային լինել:

**Տե՛ս հղումը՝**

**Կրեբսի ցիկլ, հայերեն նյութեր**

https://docs.google.com/document/d/1H5haWhJRJUPmt2hNVRosqeUtCcve-oqZ/edit

**Կրեբսի ցիկլ, հայերեն տեսանյութ**

https://drive.google.com/drive/folders/1eUzG0FFDaeIUAspmNse0_WQsORxABgGe

## Էլեկտոնափոխադրիչ շղթա (4 ժամ)

### Օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացում և էլեկտրոնափոխադրիչ շղթա

Թթվածնային շնչառության վերջին փուլում՝ **օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացման** ժամանակ, ԱԵՖ-ի առաջացմամբ ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման էներգիան ապահովվում է **էլեկտրոնափոխադրիչ շղթայի** գործունեության շնորհիվ: Օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացումը տեղի է ունենում միտոքոնդրիումի ներքին թաղանթում (նկար 12.10):

Վերականգնված ՆԱԴ-ը և վերականգնված ՖԱԴ-ը փոխանցվում են էլեկտրոնափոխադրիչ շղթային: Այստեղ ջրածինները հեռացվում են ջրածնի երկու կրիչներից և յուրաքանչյուրը բաժանվում է իր բաղկացուցիչ մասերի՝ պրոտոնի ($H^+$) և էլեկտրոնի ($e^-$): Էներգետիկ էլեկտրոնը փոխանցվում է էլեկտրոն կրող մոլեկուլներից առաջին խմբին:

Փոխադրողների մեծ մասը կապված է թաղանթային սպիտակուցների հետ և դրանք չորս տեսակի են: Կառուցվածքային միավորը, որ կոչվում է շնչառական համալիր, բաղկացած է այս սպիտակուցներից յուրաքանչյուրից, որոնք այնպես են դասավորված, որ էլեկտրոնները կարող են մեկից մյուսը փոխանցվել իրենց էներգիայի գրադիենտի նվազման ուղղությամբ:

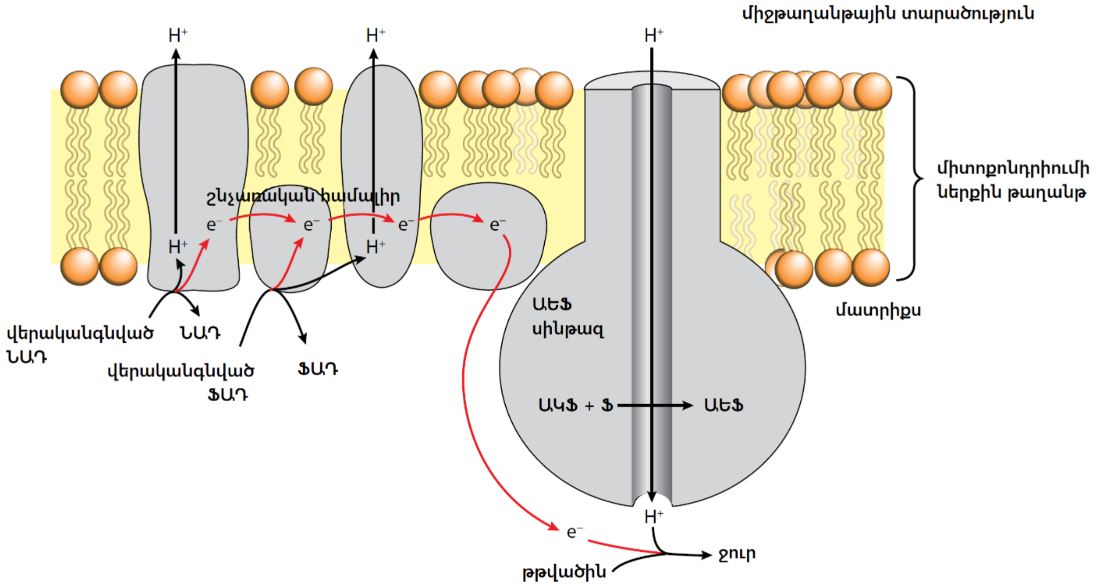
Երբ էլեկտրոնը տեղափոխում է բարձր էներգիական մակարդակով կրիչից ավելի ցածր էներգիական մակարդակ ունեցող կրիչին, անջատվում է էներգիա: Այս էներգիայի մի մասն օգտագործվում է պրոտոնները միտոքոնդրիումի մատրիքսից (նկար 12.11) ներքին և արտաքին թաղանթների միջև եղած տարածություն տեղափոխելու համար: Սրա հետևանքով միջթաղանթային տարածքում պրոտոնների կոնցենտրացիան ավելի է մեծանում, քան մատրիքսում, ստեղծելով կոնցենտրացիայի գրադիենտ:

Այժմ պրոտոնները վերստին անցնում են միտոքոնդրիումի մատրիքս՝ ներքին թաղանթում գտնվող սպիտակուցային անցուղիներով՝ շարժվելով իրենց կոնցենտրացիայի գրադիենտի նվազման ուղղությամբ: Յուրաքանչյուր անցուղու հետ կապված է ԱԵՖ սինթազ ֆերմենտը: Երբ պրոտոններն անցնում են անցուղով, դրանց էլեկտրական պոտենցիալ էներգիան օգտագործվում է ԱԵՖ սինթեզելու համար՝ քեմիօսմոս կոչվող գործընթացում (նկար 12.5):

Վերջապես, թթվածինը հանդես է գալիս որպես էլեկտրոնների վերջնական ընդունիչ: Միտոքոնդրիումի մատրիքսում էլեկտրոնն ու պրոտոնը միանում են թթվածնին՝ առաջացնելով ջուր: Թթվածնային շնչառության գործընթացն ավարտված է:

Շնչառության ռեակցիաները և դրանց վայրերը ներկայացված են նկար 12.11-ում: Շնչառության ուղի մուտք գործող գլյուկոզի յուրաքանչյուր մոլեկուլի համար օգտագործված և սինթեզված ԱԵՖ-ի հաշվեկշիռը ներկայացված է աղյուսակ 12.1-ում:

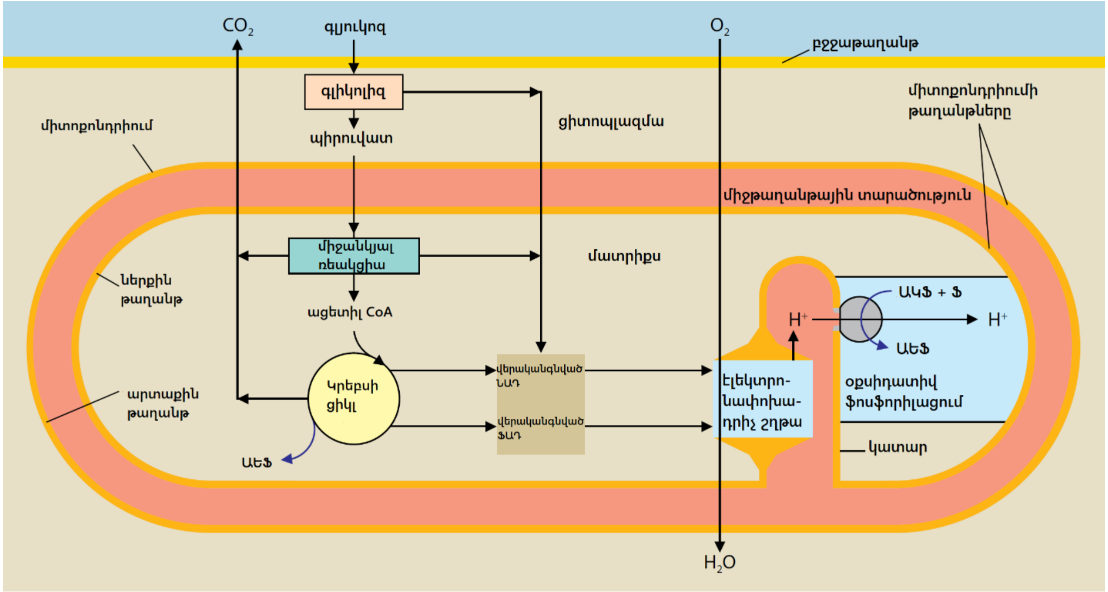
Տեսականորեն, վերականգնված ՆԱԴ-ի յուրաքանչյուր մոլեկուլի համար կարող է արտադրվել երեք մոլեկուլ ԱԵՖ, իսկ վերականգնված ՖԱԴ-ի յուրաքանչյուր մոլեկուլի համար՝ երկու մոլեկուլ ԱԵՖ: Սակայն այդպիսի ելք հնարավոր չէ, քանի դեռ միտոքոնդրիումի ներսում առկա չեն ԱԿՖ և Ֆ: Էլեկտրոնների փոխանցման ընդհանուր էներգիայի ելքի մոտ 25%-ն օգտագործվում է ԱԿՖ-ն միտոքոնդրիում, իսկ ԱԵՖ-ը՝ ցիտոպլազմա տեղափոխելու համար: Հետևաբար, շղթա մտնող վերականգնված ՆԱԴ-ի յուրաքանչյուր մոլեկուլ արտադրում է միջինը երկուսուկես մոլեկուլ ԱԵՖ, իսկ վերականգնված ՖԱԴ-ի յուրաքանչյուր մոլեկուլ առաջացնում է մեկուկես մոլեկուլ ԱԵՖ: Արտադրվող ԱԵՖ-ի մոլեկուլների քանակն իրականում տատանվում է տարբեր հյուսվածքներում և տարբեր հանգամանքներում. հիմնականում դա կախված է նրանից, թե որքան էներգիա է օգտագործվում նյութերը միտոքոնդրիումներ փոխադրելու և այնտեղից դուրս բերելու համար:




**Նկար 12.10** Օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացում. էլեկտրոնափոխադրիչ շղթա

| | Օգտագործված ԱԵՖ | Սինթեզված ԱԵՖ | ԱԵՖ-ի գումարային ելքը |
|---|---|---|---|
| գլիկոլիզ | –2 | 4 | +2 |
| միջանկյալ ռեակցիա | 0 | 0 | 0 |
| Կրեբսի ցիկլ | 0 | 2 | +2 |
| օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացում | 0 | 28 | +28 |
| Ընդհանուր | **–2** | **34** | **+32** |

**Աղյուսակ 12.1** ԱԵՖ-ի օգտագործման և սինթեզի հաշվեկշիռը շնչառություն մտնող գլյուկոզի յուրաքանչյուր մոլեկուլի համար




**Նկար 12.11** Շնչառության ռեակցիաները և դրանց վայրերը

**Ջրածին կրող մոլեկուլներ**

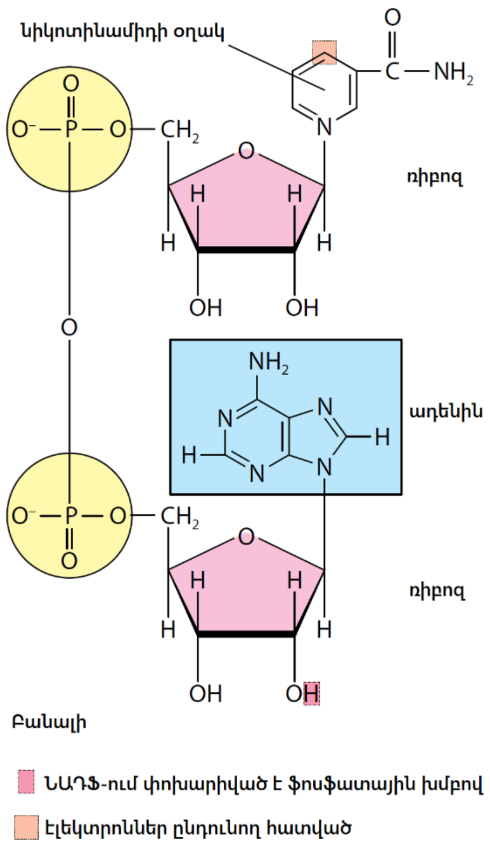
ՆԱԴ-ը կազմված է իրար միացած երկու նուկլեոտիդներից (նկար 12.12), երկուսն էլ պարունակում են ռիբոզ: Նուկլեոտիդներից մեկը պարունակում է ադենին ազոտային հիմքը, իսկ մյուսն ունի նիկոտինամիդի օղակ, որը կարող է ընդունել ջրածնի իոն ու երկու էլեկտրոն և վերականգնվել.

ՆԱԴ $+ 2H \rightleftharpoons$ վերականգնված ՆԱԴ

ՆԱԴ$^+ + 2H \rightleftharpoons$ ՆԱԴH$^+ + H^+$

ՆԱԴ-ի մի փոքր այլ ձևը ռիբոզի օղակներից մեկի 1-ին ածխածնի ջրածնի փոխարեն պարունակում է ֆոսֆատային խումբ: Այս մոլեկուլը կոչվում է ՆԱԴՖ (նիկոտինամիդ ադենին դինուկլեոտիդ ֆոսֆատ) և օգտագործվում է որպես ջրածին կրող մոլեկուլ ֆոտոսինթեզի ընթացքում:

ՖԱԴ-ը (ֆլավին ադենին դինուկլեոտիդ) իր գործառույթով նման է ՆԱԴ-ին և օգտագործվում է շնչառության ժամանակ Կրեբսի ցիկլի ընթացքում: ՖԱԴ-ը կազմված է ռիբոզ և ադենին պարունակող մեկ նուկլեոտիդից, և մեկ այլ նուկլեոտիդից, որն ունի անսովոր կառուցվածք՝ ռիբոզի փոխարեն պարունակում է գծային մոլեկուլ՝ ռիբիտոլ:




**Նկար 12.12** ՆԱԴ (նիկոտինամիդ ադենին դինուկլեոտիդ)

Պետք չէ սովորել այս մոլեկուլի կառուցվածքը, բայց կարող ես այն համեմատել ԴՆԹ և ՌՆԹ կազմող միավորների հետ:

## ՀԱՐՑ

**12.3** Ինչո՞վ է տարբերվում ՆԱԴ-ի նուկլեոտիդների միջև եղած կապը պոլինուկլեոտիդում եղած կապից:

## Միտոքոնդրիումի կառուցվածքը և գործառույթը

Կորիզավոր օրգանիզմներում Կրեբսի ցիկլը և էլեկտրոնափոխադրիչ շղթան տեղի են ունենում միտոքոնդրիումում: Միտոքոնդրիումները ձողաձև կամ թելանման օրգաններ են՝ մոտ 0,5–1,0 մկմ տրամագծով: Լուսանկարը ցույց է տալիս, որ դրանք կոշտ չեն, բայց կարող են փոխել իրենց ձևը:

Բջիջում միտոքոնդրիումների քանակը կախված է դրա գործունեությունից: Օրինակ՝ կաթնասունների լյարդի ակտիվ բջիջները պարունակում են 1000-2000 միտոքոնդրիում՝ զբաղեցնելով բջիջների ծավալի 20%-ը:

Միտոքոնդրիումի կառուցվածքը ներկայացված է նկար 1.22-ում և 12.13-ում: Քլորոպլաստի նման, յուրաքանչյուր միտոքոնդրիում շրջապատված է ֆոսֆոլիպիդային թաղանթի երկշերտով: Արտաքին թաղանթը հարթ է, բայց

ներքինը ներսից ծալված է՝ առաջացնելով **կատարներ** (գագաթ, կրիստ): Այս կատարները մեծացնում են ներքին թաղանթի ընդհանուր մակերեսը: Տարբեր տիպի բջիջների միտոքոնդրիումների կատարների չափերը տատանվում են, բայց, ընդհանուր առմամբ, ակտիվ բջիջների միտոքոնդրիումներն ունեն ավելի երկար, ավելի խիտ փաթեթավորված կատարներ, քան ավելի պակաս ակտիվ բջիջների միտոքոնդրիումները:

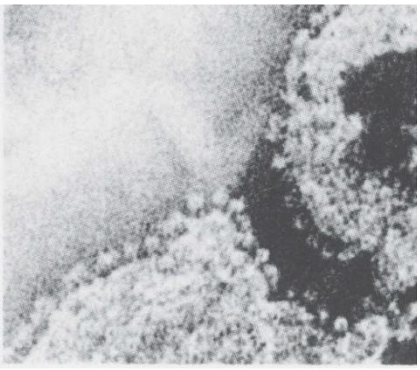
**Նկար 12.13** Ենթաստամոքսային գեղձի միտոքոնդրիումի տրանսմիսիոն էլեկտրոնային մանրապատկեր (15 000x)

Երկու թաղանթների կառուցվածքը և հատկությունները տարբեր են: Արտաքին թաղանթը համեմատաբար թափանցելի է փոքր մոլեկուլների համար, մինչդեռ ներքին թաղանթը պակաս թափանցելի է:

Ներքին թաղանթը ցրված է շուրջ 9 նմ տրամագիծ ունեցող փոքրիկ գնդերով, որոնք ամրանում են ներքին թաղանթին (նկար 12.14): Այդ փոքրիկ գնդիկները **ԱԵՖ սինթազ** ֆերմենտի մոլեկուլներն են: Ներքին թաղանթը էլեկտրոնափոխադրիչ շղթայի գտնվելու տեղն է և պարունակում է դրա համար անհրաժեշտ սպիտակուցներ: Երկու թաղանթների միջև ընկած տարածությունը սովորաբար ավելի ցածր pH ունի, քան միտոքոնդրիումի մատրիքսը, քանի որ էլեկտրոնափոխադրիչ շղթայի գործունեության շնորհիվ առաջացած պրոտոններն անջատվում են դեպի միջթաղանթային տարածություն:

Միտոքոնդրիումի մատրիքսը միջանկյալ ռեակցիայի և Կրեբսի ցիկլի վայրն է և պարունակում է այդ ռեակցիաների համար անհրաժեշտ ֆերմենտներ: Այն նաև պարունակում է փոքր (70S) ռիբոսոմներ և միտոքոնդրիումային օղակաձև ԴՆԹ-ի մի քանի նույնական պատճեններ:

Կատարի վրա գտնվող ԱԵՖ սինթազի միջոցով մատրիքսում սինթեզվում է ԱԵՖ: ԱԵՖ-ի սինթեզի համար անհրաժեշտ էներգիան գալիս է միջթաղանթային տարածության և մատրիքսի միջև պրոտոնային գրադիենտից: ԱԵՖ-ը կարող է օգտագործվել բջջի՝ էներգիա պահանջող բոլոր ռեակցիաների համար ինչպես միտոքոնդրիումի ներսում, այնպես էլ նրանից դուրս:



Նկար 12.14 Միտոքոնդրիումի ներքին թաղանթում գտնվող ԱԵՖ սինթազի մասերի տրանսմիսիոն էլեկտրոնային մանրապատկեր (400 000x)

Տե՛ս հղումը՝
Էլեկտրոնների փոխադրման համակարգ, հայերեն տեսանյութ
https://drive.google.com/drive/folders/1uHJh66zyios47_QbO9kigcm_3sLc4eDR
Էլեկտրոնափոխադրիչ շղթա, հայերեն նյութեր
**https://docs.google.com/document/d/1UulXyOsyP_3SEiF-ppkX2ud_i-tSvciW/edit**

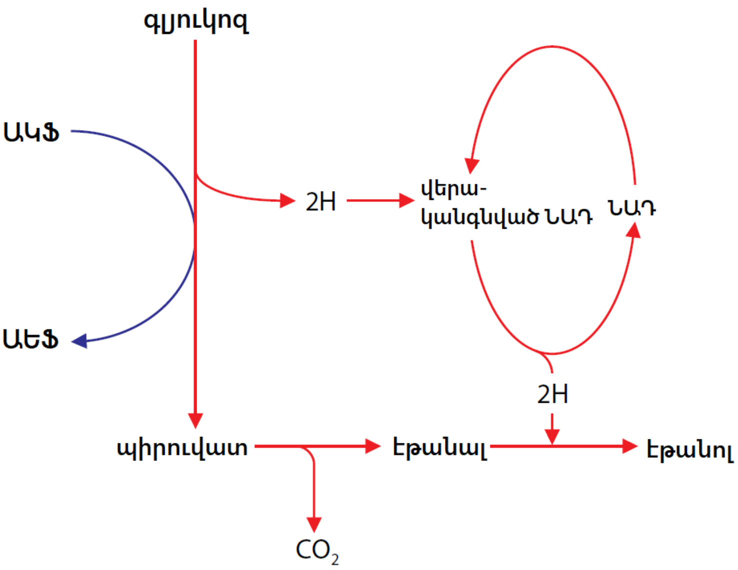
## Խմորում (4 ժամ)
## Շնչառությունը թթվածնի բացակայությամբ

Երբ ազատ թթվածին չկա, ջրածինը չի կարող հեռացվել՝ թթվածնին միանալով: Հետևաբար էլեկտրոնափոխադրիչ շղթան այլևս չի գործում և օքսիդատիվ ֆոսֆորիլացումից այլևս ԱԵՖ չի առաջանում: Եթե անգամ գլյուկոլիզով ստացված յուրաքանչյուր գլյուկոզի համար բջիջը ստանա ԱԵՖ-ի երկու մոլեկուլը, անհրաժեշտ է, որ գլիկոլիզի ընթացքում վերականգնված ՆԱԴ-ի մոլեկուլներից ջրածինները փոխանցվեն: Գոյություն ունեն երկու տարբեր անթթվածին ուղիներ, որոնք լուծում են ջրածնի՝ այսպես կոչված «թափման» (արագ հեռացման) խնդիրը: Երկու ուղիներն էլ տեղի են ունենում բջջի ցիտոպլազմայում:

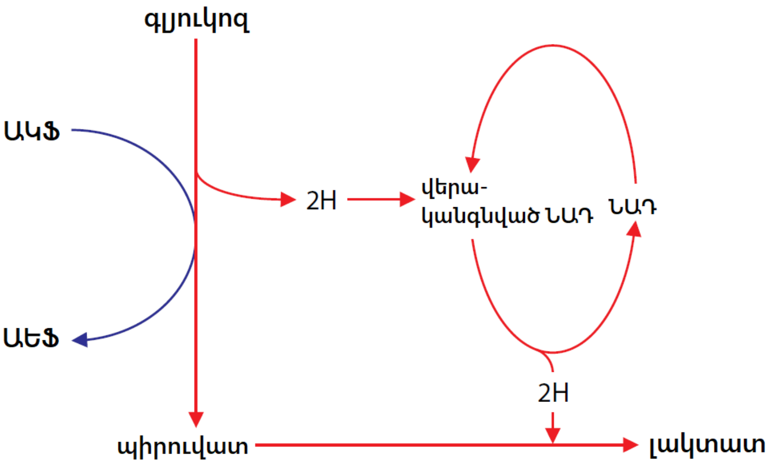
Տարբեր միկրոօրգանիզմներում, ինչպիսիք են խմորասնկերը, և որոշ բուսական հյուսվածքներում վերականգնված ՆԱԴ-ից ջրածինը փոխանցվում է էթանալին ($CH_3CHO$): Սրա հետևանքով ՆԱԴ-ն ազատվում է և թույլ տալիս շարունակել գլիկոլիզը: Ուղին ներկայացված է նկար 12.15-ում: Նախ, պիրուվատը դեկարբօքսիլացվում է էթանալի, այնուհետև էթանալը վերածվում է էթանոլի ($C_2H_5OH$) ալկոհոլ դեհիդրոգենազ ֆերմենտի օգնությամբ: Գլյուկոզի՝ էթանոլի վերածումը կոչվում է **սպիրտային խմորում**:

Այլ միկրոօրգանիզմներում և կաթնասունների մկաններում թթվածնից զրկվելիս պիրուվատը գործում է որպես ջրածնի ընդունիչ և վերածվում է **լակտատի (կաթնաթթու)** լակտատ դեհիդրոգենազ ֆերմենտի միջոցով (այդպես է կոչվում հակադարձ ռեակցիայի պատճառով, որը նույնպես կատալիզում է): ՆԱԴ-ն ազատվում է և թույլ է տալիս, որ գլիկոլիզը շարունակվի անթթվածին

պայմաններում: Այս ուղին կոչվում է **կաթնաթթվային խմորում** և ներկայացված է նկար 12.16-ում:




**Նկար 12.15** Սպիրտային խմորում

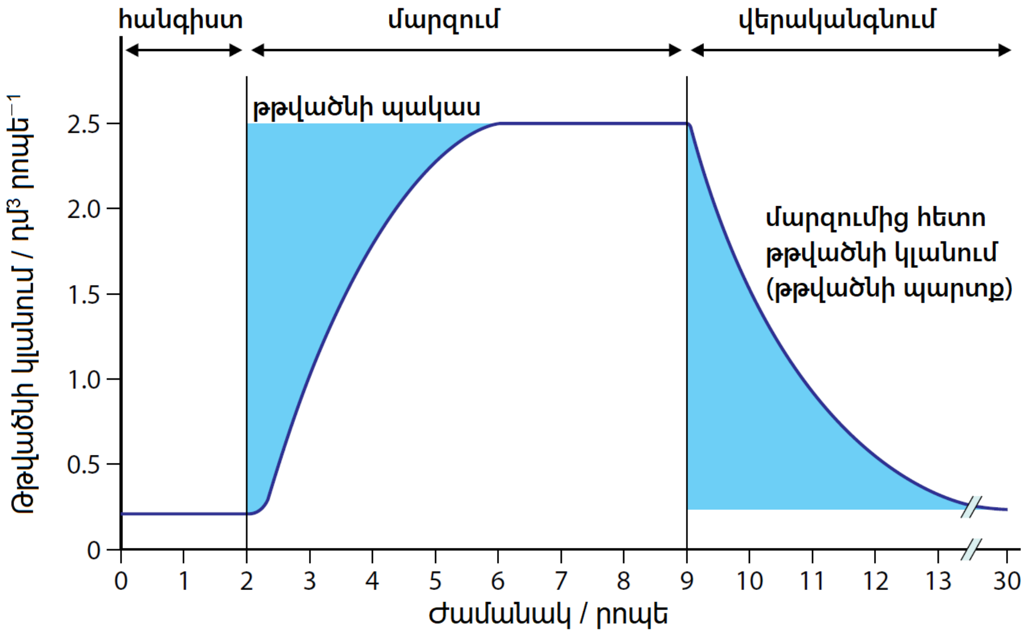



**Նկար 12.16** Կաթնաթթվային խմորում

Այս ռեակցիաները «ժամանակ են առնում»: Դրանք թույլ են տալիս շարունակաբար արտադրել առնվազն որոշ քանակությամբ ԱԵՖ այն դեպքում, երբ թթվածինը հասանելի չէ որպես ջրածնի ընդունիչ: Սակայն, քանի որ անթթվածին ռեակցիայի արտադրանքը՝ էթանոլը կամ լակտատը թունավոր են, ռեակցիաները չեն կարող անվերջ շարունակվել: Դեպի էթանոլ տանող ուղին դարձելի չէ, և էթանոլի մնացած քիմիական պոտենցիալ էներգիան վատնվում է: Կաթնաթթվային ուղին դարձելի է կաթնասունների մոտ: Կաթնաթթուն արյան պլազմայի միջոցով տեղափոխվում է լյարդ և վերափոխվում է պիրուվատի: Լյարդը եկած կաթնաթթվի մասը (20%) օքսիդացնում է ածխաթթու գազի և ջրի՝ թթվածնային շնչառության միջոցով, երբ թթվածինը կրկին հասանելի է: Կաթնաթթվի մնացորդը լյարդը վերածում է գլիկոգենի:

Նկար 12.17-ը ցույց է տալիս, թե ինչ է տեղի ունենում մարդու օրգանիզմում թթվածնի կլանման հետ ծանր վարժություններ կատարելուց առաջ, դրա ընթացքում և հետո: Անշարժ կանգնած մարդը կլանում է 0,2 դմ³ րոպե⁻¹ թթվածին հանգստի մակարդակում: (Սա մարդու նյութափոխանակության մակարդակի չափն է:) Երբ վարժությունը սկսվում է, անհրաժեշտ է ավելի շատ թթվածին մարդու մկաններում թթվածնային շնչառությունն ապահովելու համար՝ ընդհանուր պահանջարկը բարձրացնելով մինչև 2,5 դմ³ րոպե¹: Սակայն, սրտից և թոքերից պահանջվում է չորս րոպե այդ պայմաններին դիմանալու համար, որից հետո մկաններում սկսվում է կաթնաթթվային խմորում: Այսպիսով, մարդու օրգանիզմում սկսվում է թթվածնի պակաս կուտակվել: Հաջորդ երեք րոպեների ընթացքում բավարար քանակությամբ թթվածին է մատակարարվում: Երբ մարզումը դադարում է, մարդը շարունակում է խորը շնչել և թթվածին կլանել ավելի մեծ արագությամբ, քան հանգստի ընթացքում: Լրացուցիչ թթվածնի այսպիսի կլանումը մարզումն ավարտելուց հետո, որը «վերադարձնում է» թթվածնի պակասը, կոչվում է **թթվածնի պարտք**: Թթվածինն անհրաժեշտ է, որպեսզի.

- լյարդում կաթնաթթուն վերածվի գլիկոգենի
- արյան մեջ հեմոգլոբինը թթվածին միացնի
- նյութափոխանակության մակարդակը բարձր լինի, քանի որ շատ օրգաններ գործում են հանգստից բարձր մակարդակում:




**Նկար 12.17** Թթվածնի կլանումը մարզումից առաջ, ընթացքում և հետո

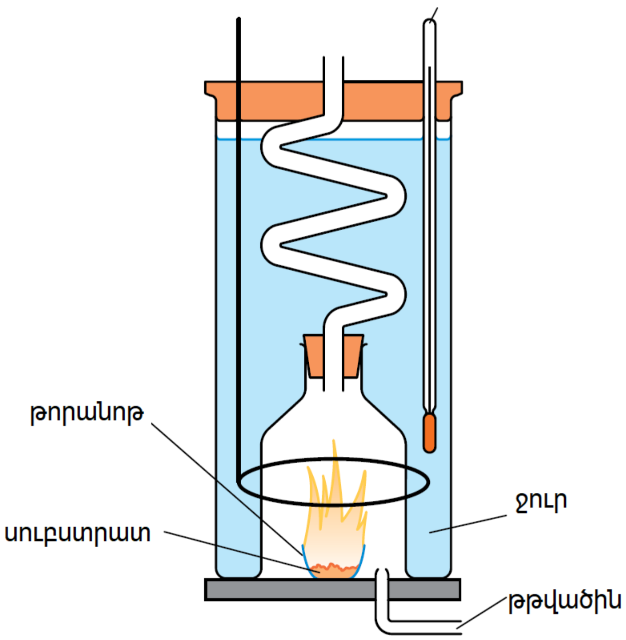
**Տե՛ս հղումը**
**Խմորում, հայերեն նյութեր**
[https://drive.google.com/drive/folders/1znYiGyfX9nzllEE0Rb1KZRSRSECSdA5V](https://drive.google.com/drive/folders/1znYiGyfX9nzllEE0Rb1KZRSRSECSdA5V)

**Շնչառական սուբստրատներ**

Թեև գլյուկոզը որոշ բջիջների՝ ուղեղի նեյրոնների, արյան կարմիր բջիջների և լիմֆոցիտների համար անհրաժեշտ շնչառական սուբստրատն է, ուրիշ բջիջներ կարող են օքսիդացնել լիպիդներ ու ամինաթթուներ: Լիպիդների շնչառության դեպքում ածխածնի ատոմները ճարպաթթվային շղթաներից զույգերով հանվում են որպես ացետիլ կոֆերմենտ A և սնուցում են Կրեբսի ցիկլը: Ամինաթթուների ածխածնաջրածնային կմախքները վերածվում են պիրուվատի կամ ացետիլ կոֆերմենտ A-ի:

**Շնչառական սուբստրատների էներգիայի արժեքները**

Թթվածնային շնչառության ընթացքում անջատված էներգիայի մեծ մասը ստացվում է ջրածնի օքսիդացումից (որի ընթացքում առաջանում է ջուր), երբ վերականգնված ՆԱԴ-ն ու վերականգնված ՖԱԴ-ը փոխանցվում են էլեկտրոնափոխադրիչ շղթային: Հետևաբար որքան շատ է ջրածնի քանակը սուբստրատի մոլեկուլում, այնքան բարձր է էներգիայի արժեքը: Ճարպաթթվի մեկ մոլեկուլում ավելի շատ ջրածին կա, քան ածխաջրի մեկ մոլեկուլում, հետևաբար լիպիդներն ավելի մեծ էներգիական արժեք ունեն միավորի զանգվածում կամ **էներգիայի խտություն**, քան ածխաջրերը կամ սպիտակուցները: Սուբստրատի էներգիայի արժեքը որոշվում է հայտնի զանգվածով նյութը թթվածնի առկայությամբ **կալորիաչափում** այրելու միջոցով (Նկար 12.18):




**Նկար 12.18** Պարզ կալորիաչափ, որում չափվում է շնչառական սուբստրատի էներգիայի արժեքը

Սուբստրատը օքսիդացնելու միջոցով անջատված էներգիան կարելի է որոշել կալորիաչափում՝ ջրի հայտնի զանգվածի ջերմաստիճանի բարձրացումից: Էներգիայի արժեքները ներկայացված են աղյուսակ 12.2-ում:

| Շնչառական սուբստրատը | Էներգիայի խտությունը / կՋ գ$^{-1}$ |
|---|---|
| ածխաջուր | 15,8 |
| լիպիդ | 39,4 |
| սպիտակուց | 17,0 |

**Նկար 12.2** Էներգիայի արժեքները

**Շնչառական գործակից (ՇԳ)**

Գլյուկոզի՝ թթվածնային շնչառության ընդհանուր հավասարումը ցույց է տալիս, որ օգտագործված թթվածնի և արտադրված ածխաթթու գազի մոլեկուլների քանակը, որից հետևում է, որ ծավալները նույնն են.

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{էներգիա}$$

Այսպիսով, վերցված թթվածնի և անջատված ածխաթթու գազի **հարաբերակցությունը** 1:1 է: Սակայն, այլ սուբստրատների շնչառության ժամանակ օգտագործվող թթվածնի և անջատվող ածխաթթու գազի ծավալների հարաբերակցությունը տարբերվում է: Դրանից բխում է, որ այս հարաբերակցությունը չափելը, որը կոչվում է **շնչառական գործակից (ՇԳ)**, ցույց է տալիս, թե ինչ սուբստրատ է օգտագործվում շնչառության ժամանակ: Այն կարող է նաև ցույց տալ, թե արդյոք առկա է անթթվածին շնչառություն:

$$\text{ՇԳ} = \frac{\text{միավոր ժամանակում անջատված ածխաթթու գազի ծավալը}}{\text{միավոր ժամանակում կլանված թթվածնի ծավալը}}$$

կամ՝

$$\text{ՇԳ} = \frac{\text{անջատված ածխաթթու գազի մոլերի կամ մոլեկուլների քանակը}}{\text{կլանված թթվածնի մոլերի կամ մոլեկուլների քանակը}}$$

Գլյուկոզի թթվածնային շնչառության դեպքում՝

$$\text{ՇԳ} = \frac{CO_2}{O_2} = \frac{6}{6} = 1{,}0$$

Երբ օլեինաթթու կոչվող ճարպաթթուն (ձիթապտղի յուղից) մասնակցում շնչառությանը, հավասարումը հետևյալն է.

$$C_{18}H_{34}O_2 + 25{,}5O_2 \rightarrow 18CO_2 + 17H_2O + \text{էներգիա}$$

Օլեինաթթվի թթվածնային շնչառության դեպքում՝

$$ՇԳ = \frac{CO_2}{O_2}$$

$$= \frac{18}{25{,}5}$$

$$= 0{,}7$$

Թթվածնային շնչառության ընթացքում տարբեր սուբստրատներին բնորոշ ՇԳ-ները ներկայացված են աղյուսակ 12.3-ում:

| Շնչառական սուբստրատը | Շնչառական գործակիցը (ՇԳ) |
|---|---|
| ածխաջուր | 1,0 |
| լիպիդ | 0,7 |
| սպիտակուց | 0,9 |

**Աղյուսակ 12.3** Տարբեր սուբստրատների շնչառական գործակիցները

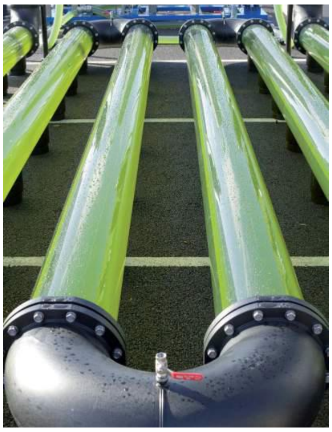
### Ֆոտոսինթեզ. ակնարկ (4 ժամ)

**Վառելիք ջրիմուռներից**

Չնայած միլիոնավոր ժամերի ուսումնասիրությանը՝ մարդկությանը դեռ չի հաջողվել ստեղծել քիմիական արտադրության այնպիսի համակարգ, որը կկարողանա լույսի էներգիան կլանել և օգտագործել այն բարդ քիմիական նյութեր պատրաստելու համար այնպես, ինչպես դա անում են բույսերը և որոշ պրոտոկտիստներ: Այսպիսով, ինչո՞ւ թույլ չտանք, որ բջիջները դա անեն մեզ համար:

Նկար 13.1-ը ցույց է տալիս կենսաբանական ֆոտոռեակտոր՝ խողովակների հավաքածու, որը լցված է ֆոտոսինթեզ կատարող միաբջիջ օրգանիզմով՝ *Chlorella*-ով: Ապահովիր լույս, ածխաթթու գազ և անօրգանական նյութեր, և բջիջները ֆոտոսինթեզ կկատարեն: Նման կենսաբանական ֆոտոռեկտորներն ամբողջ աշխարհում օգտագործվում են կենսազանգված արտադրելու համար՝ որպես

կենդանիների կեր, և քիմիական նյութեր արտադրելու համար, որոնք կարող են օգտագործվել որպես սննդային հավելումներ կամ կիրառվել կոսմետիկայի արտադրության մեջ: Դրանք կարող են օգտագործվել նաև Արևի էներգիան էթանոլի կամ կենսավառելիքի վերածելու համար, բայց մինչ այժմ կենսաբանական ռեակտորները չեն կարող այնքան էժան կենսազանգված արտադրել, որ մրցակցեն հանածո վառելիքի օգտագործման հետ:



Նկար 13.1 Կենսաբանական ֆոտոռեակտոր

**Էներգիայի փոխանցման գործընթացը**

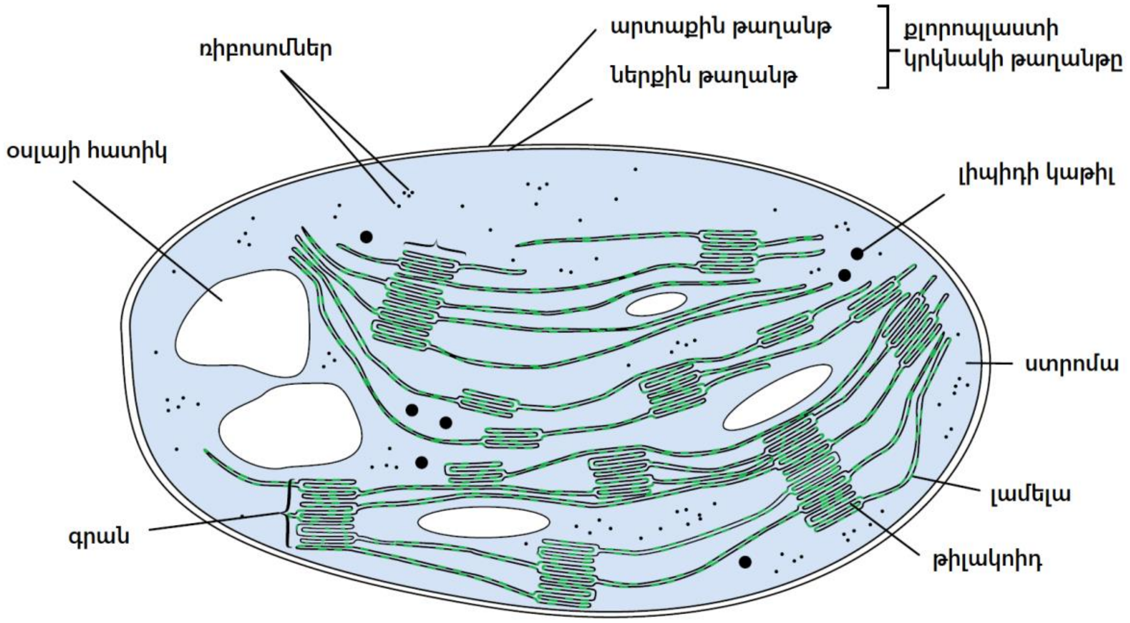
Ֆոտոսինթեզի գործընթացում լույսի էներգիան փոխարկվում է օրգանական մոլեկուլների քիմիական պոտենցիալ էներգիայի: Այս էներգիան այնուհետև կարող է օգտագործվել շնչառության ժամանակ աշխատանք կատարելու համար (նկար 12.2): Բոլոր կենդանի օրգանիզմների գրեթե ամբողջ էներգիան, որը ԱԵՖ-ի մոլեկուլների է վերածվում, ստացվում է լույսի էներգիայից՝ ավտոտրոֆների իրականացրած ֆոտոսինթեզի ընթացքում: Այսպիսի ֆոտոավտոտրոֆներին են պատկանում կանաչ բույսերը, ֆոտոսինթետիկ նախակորիզավորները և միաբջիջ ու բազմաբջիջ պրոտոկտիստները (ներառյալ կանաչ, կարմիր և շագանակագույն ջրիմուռները): Որոշ ավտոտրոֆներ կախված չեն լույսի էներգիայից, փոխարենն օգտագործում են քիմիական էներգիայի աղբյուրներ: Այս քեմոավտոտրոֆներին են պատկանում ազոտ կլանող բակտերիաները, որոնք այնքան կարևոր են ազոտի շրջապտույտի մեջ: Նիտրիֆիկացնող բակտերիաներն իրենց էներգիան ստանում

են ամոնիակի ($NH_3$)՝ նիտրիտի ($NO^{2-}$) օքսիդացումից կամ նիտրիտից նիտրատի ($NO^{3-}$) օքսիդացումից:

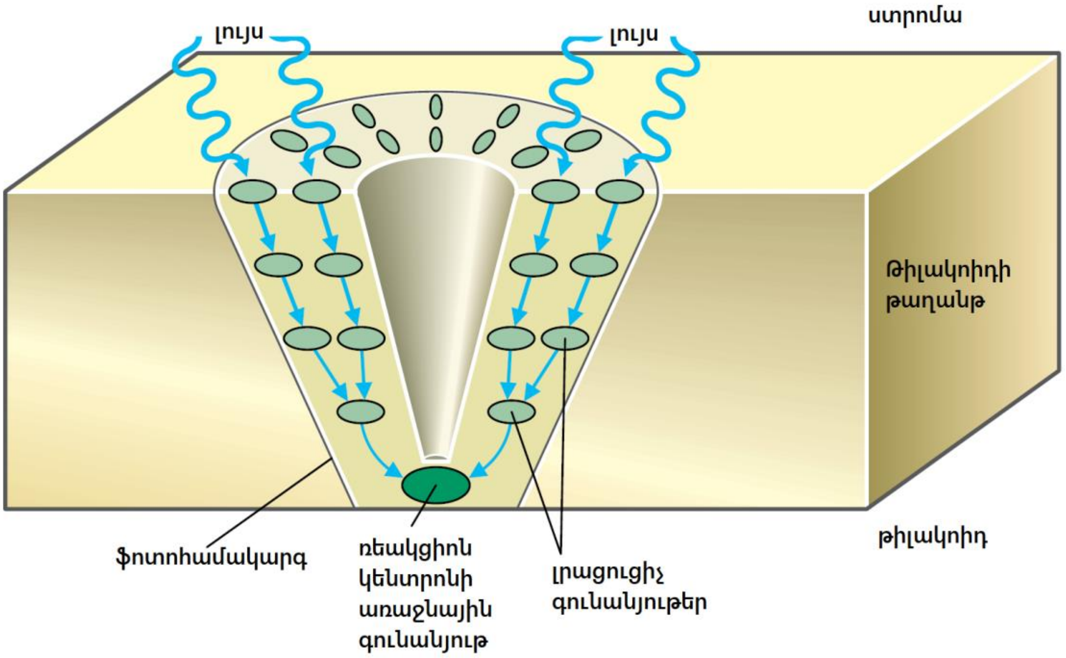
**Գործընթացի նկարագրությունը**

Ֆոտոսինթեզն ածխածնի երկօքսիդի կլանումն է (ֆիքսումը) և դրա հետագա վերականգնումը ածխաջրերի՝ օգտագործելով ջրի մեջ պարունակվող ջրածինը: Այն տեղի է ունենում քլորոպլաստներում (նկար 13.2):

**ա**



բ




**Նկար 13.2 ա.** Քլորոպլաստի տրամագիր: **բ.** Ֆոտոհամակարգ. ֆոտոսինթեզին մասնակցող գունանյութերը քլորոպլաստի թիլակոիդի թաղանթում: Ցուցադրված են գունանյութերի մոլեկուլներից միայն մի քանիսը:

Կանաչ բույսերում ֆոտոսինթեզի ընդհանուր հավասարումը հետևյալն է.

$$\underset{\text{ածխածնի երկօքսիդ}}{nCO_2} + \underset{\text{ջուր}}{nH_2O} \xrightarrow{\text{լույսի էներգիա և քլորոֆիլ}} \underset{\text{ածխաջուր}}{(CH_2O)n} + \underset{\text{թթվածին}}{nO_2}$$

Հիմնականում առաջանում են հեքսոզ շաքարներ ու օսլա, ուստի հետևյալ հավասարումն է հաճախ օգտագործվում.

$$\underset{\text{ածխածնի երկօքսիդ}}{6CO_2} + \underset{\text{ջուր}}{6H_2O} \xrightarrow{\text{լույսի էներգիա և քլորոֆիլ}} \underset{\text{ածխաջուր}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{թթվածին}}{6O_2}$$

Ռեակցիաների երկու շարք է ներգրավված: Դրանք են՝ լուսային փուլի ռեակցիաները, որոնց համար լույսի էներգիա է անհրաժեշտ, և մթնային փուլի

ռեակցիաները, որոնք լույսի էներգիայի կարիք չունեն։ Լուսային փուլի ռեակցիաները տեղի են ունենում միայն համապատասխան գունանյութերի առկայության դեպքում, որոնք կլանում են լույսի որոշակի ալիքի երկարություններ
:

Լույսի էներգիան անհրաժեշտ է ջրի քայքայման (ֆոտոլիզի) համար, որի հետևանքով առաջանում է ջրածին և թթվածին. թթվածինը թափոնային արտադրանք է։ Լույսի էներգիան անհրաժեշտ է նաև ԱԵՖ-ի տեսքով քիմիական էներգիա ապահովելու համար, որպեսզի մթնային փուլի ռեակցիաների ընթացքում ածխածնի երկօքսիդը վերականգնվի՝ առաջացնելով ածխաջրեր։

Այս փուլերին մասնակցող ֆոտոսինթետիկ գունանյութերը բաժանվում են երկու տեսակի՝ առաջնային և լրացուցիչ։ Գունանյութերը դասավորված են լուսահավաք համալիրների մեջ, որոնք կոչվում են ֆոտոհամակարգեր։ Ֆոտոհամակարգերը երկուսն են՝ 1-ին և 2-րդ։ Ֆոտոհամակարգում առաջնային գունանյութի մոլեկուլը շրջապատված է լրացուցիչ գունանյութի մի քանի հարյուր մոլեկուլով, և տարբեր գունանյութերով կլանված լույսի էներգիան փոխանցվում է առաջնային գունանյութին (նկար 13.2բ)։ Առաջնային գունանյութերը քլորոֆիլի երկու տեսակ են։ Այս հիմնական գունանյութերը գործում են որպես ռեակցիոն կենտրոններ։

**Ֆոտոսինթեզի լուսային փուլի ռեակցիաները**

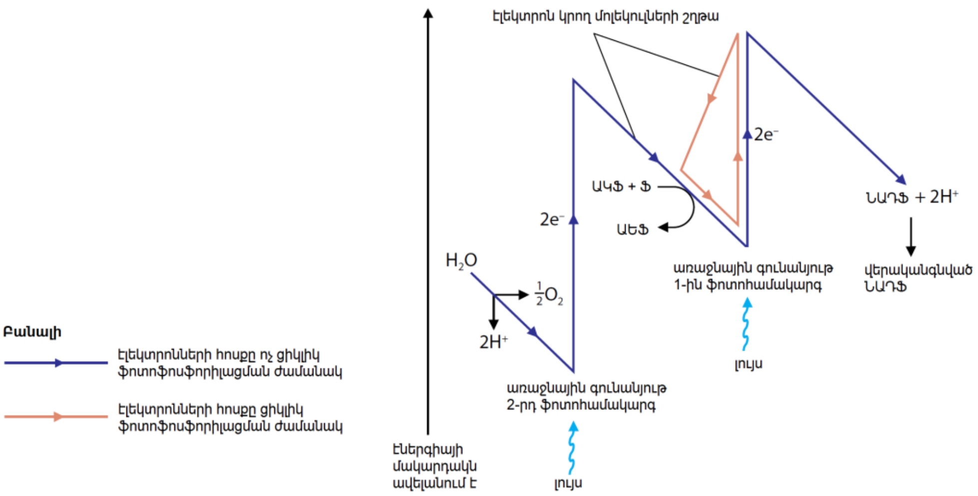
Լուսային փուլի ռեակցիաները ներառում են ջրի քայքայումը ֆոտոլիզի միջոցով, որի ընթացքում անջատվում են ջրածնի իոններ (պրոտոններ), և ԱԵՖ-ի սինթեզը՝ ֆոտոֆոսֆորիլացման ժամանակ։ Ջրածնի իոնները միանում են ՆԱԴՖ-ի մոլեկուլին՝ առաջացնելով վերականգնված ՆԱԴՖ։ ԱԵՖ-ն և վերականգնված ՆԱԴՖ-ն լուսային փուլի ռեակցիաներից անցնում են մթնային փուլ։ ԱԵՖ-ի առաջացմամբ ԱԿՖ-ի ֆոտոֆոսֆորիլացումը կարող է լինել ցիկլիկ կամ ոչ ցիկլիկ՝ կախված մեկ կամ երկու տեսակի ֆոտոհամակարգերում էլեկտրոնների հոսքի տեսակից։

## Ցիկլիկ ֆոտոֆոսֆորիլացում

Ցիկլիկ ֆոտոֆոսֆորիլացումը ներառում է միայն 1-ին ֆոտոհամակարգը: Լույսը կլանվում է 1-ին ֆոտոհամակարգի կողմից և փոխանցվում առաջնային գունանյութին: Քլորոֆիլի մոլեկուլում էլեկտրոնը գրգռվում է՝ անցնելով ավելի բարձր էներգիական մակարդակ և պոկվում է քլորոֆիլի մոլեկուլից: Սա կոչվում է ֆոտոակտիվացում: Ֆոտոհամակարգ վերադառնալու և էներգիան ջերմային էներգիայի կամ ֆլուորեսցենցիայի տեսքով կորցնելու փոխարեն գրգռված էլեկտրոնը կլանվում է էլեկտրոնի ընդունիչից և էլեկտրոն կրող մոլեկուլների շղթայի միջոցով փոխանցվում է քլորոֆիլի մոլեկուլին: Այս գործընթացի քեմիօսմոսի ընթացքում անջատվում է բավականաչափ էներգիա՝ ԱԿՖ-ից և անօրգանական ֆոսֆատային խմբից (Ֆ) ԱԵՖ սինթեզելու համար (էջ 270): Այնուհետև սինթեզված ԱԵՖ-ն անցնում է մթնային փուլ:

## Ոչ ցիկլիկ ֆոտոֆոսֆորիլացում

Ոչ ցիկլիկ ֆոտոֆոսֆորիլացումը ներառում է երկու ֆոտոհամակարգերը՝ էլեկտրոնների հոսքի այսպես կոչված «Z սխեմայով» (նկար 13.3): Լույսը կլանվում է երկու ֆոտոհամակարգերի կողմից և գրգռված էլեկտրոնները պոկվում են երկու կենտրոնների առաջնային գունանյութերից: Այս էլեկտրոնները կլանվում են էլեկտրոնը ընդունող մոլեկուլների կողմից և անցնում են էլեկտրոնային կրիչների շղթաներով՝ թողնելով ֆոտոհամակարգերը դրական լիցքավորված: 1-ին ֆոտոհամակարգի առաջնային գունանյութը կլանում է 2-րդ ֆոտոհամակարգի էլեկտրոնները: Դրա առաջնային գունանյութը փոխարինող էլեկտրոններ է ստանում ջրի քայքայումից (ֆոտոլիզ) ստացված էլեկտրոնների տեսքով: Սինթեզվում է ԱԵՖ՝ ինչպես ցիկլիկ ֆոտոֆոսֆորիլացման ընթացքում, քանի որ էլեկտրոնները կորցնում են էներգիան՝ կրող մոլեկուլների շղթայի երկայնքով անցնելիս:




**Նկար 13.3** Ֆոտոֆոսֆորիլացման ժամանակ էլեկտրոնների հոսքի «Z սխեման»:

**Ջրի ֆոտոլիզ**

2-րդ ֆոտոհամակարգում գտնվում է ջուրը քայքայող ֆերմենտ, որը կատալիզում է ջրի քայքայումը.

$$H_2O \rightarrow 2H^+ + 2e^- + \frac{1}{2}O_2$$

Թթվածինը այս գործընթացի թափոնն է: Ջրածնի իոնները միանում են 1-ին ֆոտոհամակարգի էլեկտրոններին և ՆԱԴՖ կրիչ մոլեկուլի էլեկտրոններին՝ առաջացնելով վերականգնված ՆԱԴՖ.

$$2H^+ + 2e^- + \text{ՆԱԴՖ} \rightarrow \text{վերականգնված ՆԱԴՖ}$$

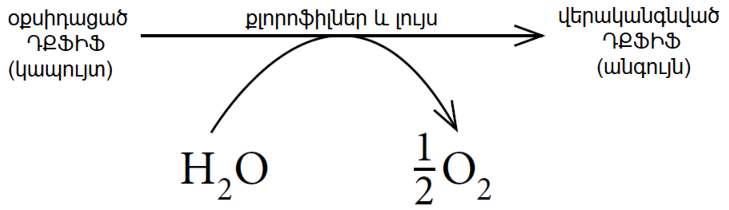
Վերականգնված ՆԱԴՖ-ն անցնում է մթնային փուլ և օգտագործվում է ածխաջրերի սինթեզում: Ջրի ֆոտոլիզը կարելի է ներկայացնել Հիլի ռեակցիայով:

**Հիլի ռեակցիան**

Ռեդոքս ռեակցիաները օքսիդավերականգնման ռեակցիաներ են, որոնց ընթացքում էլեկտրոնները էլեկտրոնի դոնորից (վերականգնիչ) փոխանցվում են

էլեկտրոն ընդունողին (օքսիդիչ): Երբեմն տեղափոխվում են ջրածնի ատոմներ, հետևաբար, դեհիդրոգենիզացումը հավասարազոր է օքսիդացման:

1939 թ. Ռոբերտ Հիլը ցույց տվեց, որ բջիջից անջատված քլորոպլաստները «վերականգնող ուժ» ունեն և ջրից թթվածին են անջատում օքսիդիչի առկայության դեպքում: «Վերականգնող ուժը» ցուցադրվեց՝ օգտագործելով ռեդօքս նյութ, որը վերականգնվելիս փոխում է գույնը: Այս տեխնիկան կարող է օգտագործվել լույսի ինտենսիվության կամ լույսի ալիքի երկարության ազդեցությունը քլորոպլաստների կախույթով իրականացվող ֆոտոսինթեզի արագության վրա ուսումնասիրելու համար: Որպես ակցեպտոր՝ ընդունող, Հիլն օգտագործեց $Fe^{3+}$ իոնները, բայց տարբեր օքսիդիչներ (ինչպիսին է կապույտ ներկանյութ ԴՔՖԻՖ-ը (դիքլորֆենոլինդոֆենոլ) որոնք այս համակարգում կարող են փոխարինել ՆԱԴՖ-ին (նկար 13.4): ԴՔՖԻՖ-ը դառնում է անգույն, երբ վերականգնվում է.



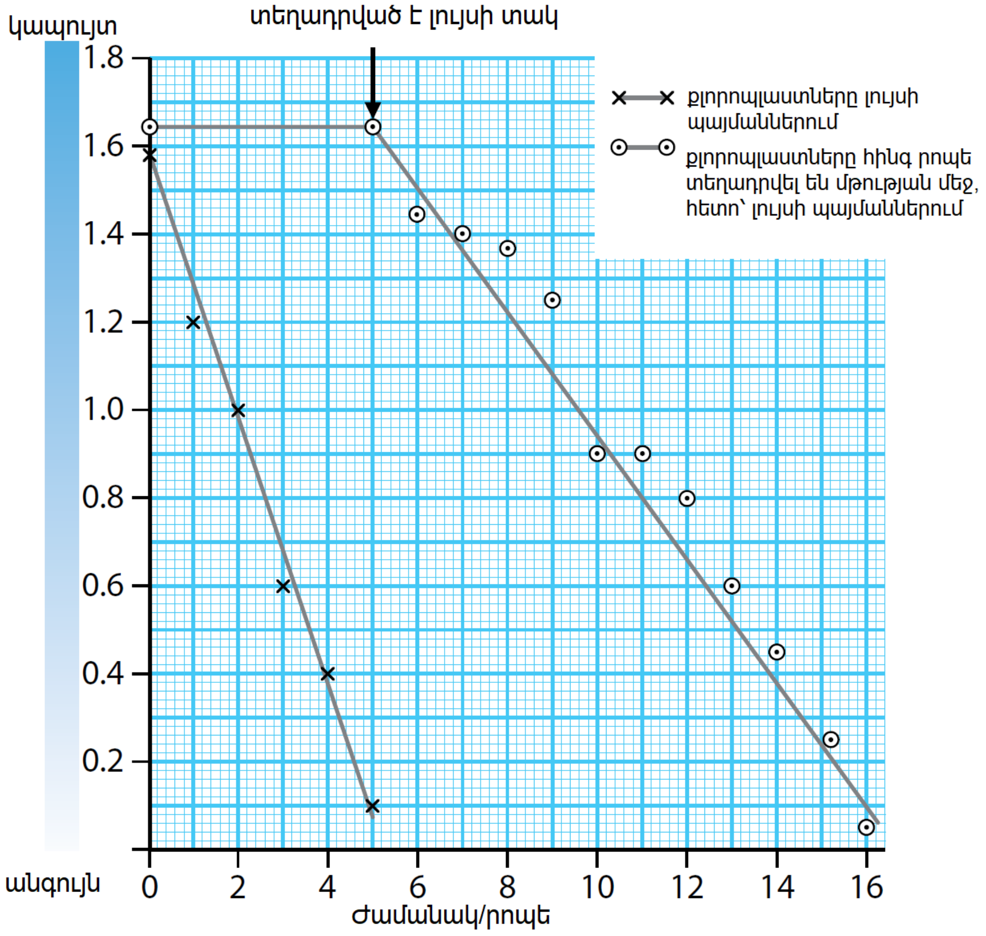

Նկար 13.4-ում պատկերված են դասարանում իրականացված այս ռեակցիայի արդյունքները:

Տուփ 13.1 Հիլի ռեակցիայի հետազոտությունը

Քլորոպլաստները հնարավոր է անջատել բույսերի, օրինակ, հազարի կամ սպանախի տերևներից՝ վերջիններս լուծելով սառը բուֆերի մեջ և ապա ֆիլտրելով կամ ցենտրիֆուգելով ստացված կախույթը՝ անցանկալի մասերը հեռացնելու համար: Արագ աշխատելով և օգտագործելով ապակյա սառը իրեր՝ քլորոպլաստներ պարունակող բուֆերային կախույթի և դրան ավելացված ԴՔՖԻՖ-ի լուծույթի սրվակները տեղադրվում են լույսի տարբեր ինտենսիվությունների պայմաններում կամ լույսի տարբեր ալիքի

երկարություններում, և որոշակի ընդմիջումներով գնահատվում է կապույտ գույնը:

Կապույտ գույնի անհետացման արագությունը (որը չափվում է գունաչափիչ սարքով՝ կալորիմետրով կամ փորձնական սրվակները համապատասխանեցնելով հայտնի կոնցենտրացիաներով ԴՔՖԻՖ-ի լուծույթ պարունակող սրվակների հետ) ցույց է տալիս քլորոպլաստի ակտիվության վրա հետազոտվող գործոնի (լույսի ինտենսիվությունը կամ լույսի ալիքի երկարությունը) ազդեցության չափը:




**Նկար 13.4** Հիլի ռեակցիան: Քլորոպլաստներն անջատվել են հազարից և տեղադրվել ԴՔՖԻՖ պարունակող բուֆերային լուծույթում: Գունաչափի գրանցած արդյունքները համամասն են չվերականգնված ԴՔՖԻՖ-ի քանակին:

Տե՛ս կից

**Ֆոտոսինթեզ. հայերեն տեսանյութ**

https://drive.google.com/drive/folders/11ot5Y3C7HPGax0inkJP0iHhXUfJns5AE

Ֆոտոսինթեզ.՝ հայերեն սահիկաշար

https://docs.google.com/presentation/d/1W93vXcNrTfzAPIVkpsD__F8JPefSdYVZ/edit#slide=id.p1

Ֆոտոսինթեզ՝ հայերեն նյութեր

https://docs.google.com/document/d/1mVzikiTxeB8n3tvt4pTBOuq0IRxZaJb7/edit

Ֆոտոսինթեզի ինտենսիվությանը վերաբերվող վիրտուալ փորձ՝

https://drive.google.com/drive/folders/11ot5Y3C7HPGax0inkJP0iHhXUfJns5AE

Ֆոտոսինթեզին վերաբերվող լաբորատոր փորձի տեսանյութ՝

https://drive.google.com/drive/folders/11ot5Y3C7HPGax0inkJP0iHhXUfJns5AE

Ֆոտոսինթեզի գործընթացը. Անգլերեն տեսանյութ

https://drive.google.com/drive/folders/11ot5Y3C7HPGax0inkJP0iHhXUfJns5AE

Կալվինի ցիկլ (6 ժամ)

**Ֆոտոսինթեզի լուսային փուլի ռեակցիաները**

Ածխածնի երկօքսիդի կլանումը լույսից անկախ գործընթաց է, որի ընթացքում ածխաթթու գազը միանում է հինգ ածխածին պարունակող շաքար ռիբուլոզ կրկնաֆոսֆատի (ՌուբԿՖ) հետ՝ առաջացնելով երեք ածխածնային միացություն գլիցերատ 3-ֆոսֆատի (ԳՖ) երկու մոլեկուլ: (Այս միացությունը երբեմն հայտնի է նաև որպես ՖԳԱ:)

ԳՖ-ն, ԱԵՖ-ի և վերականգնված ՆԱԴՖ-ի առկայությամբ, լուսային փուլի ռեակցիաների ընթացքում վերածվում է տրիոզ ֆոսֆատի (ՏՖ, երեք ածխածնային շաքար): Սա այն պահն է, երբ ֆոտոսինթեզի ընթացքում արտադրվում է ածխաջուր: Տրիոզ ֆոսֆատների մեծ մասը (հինգ վեցերորդ մասը) օգտագործվում է ՌուբԿՖ-ն վերականգնման համար, իսկ մնացած մասը (մեկ վեցերորդը)

օգտագործվում է բույսին անհրաժեշտ այլ մոլեկուլներ արտադրելու համար: Այս տրիոզ ֆոսֆատներից մի քանիսը միանում են՝ դառնալով հեքսոզ ֆոսֆատներ, որոնք էլ իրենց հերթին օգտագործվում են օսլա (պահեստավորելու նպատակով), սախարոզ (բույսի մեջ տեղափոխման համար) կամ բջջաթաղանթ (բջջապատեր պատրաստելու համար) արտադրելու համար: Մի քանիսն էլ վերածվում են գլիցերինի և ճարպաթթուների՝ բջջաթաղանթների համար լիպիդներ արտադրելու համար, կամ ացետիլ կոֆերմենտ A-ի՝ շնչառության մեջ օգտագործելու համար կամ էլ ամինաթթուների՝ սպիտակուցների սինթեզի մեջ օգտագործվելու համար:

Իրադարձությունների այս շրջափուլը մշակվել է Կալվինի, Բենսոնի և Բասհամի կողմից 1946-1953 թվականներին և կոչվում է Կալվինի ցիկլ (նկար 13.5): Ռիբուլոզ կրկնաֆոսֆատ կարբօքիլազ (ռուբիսկո) ֆերմենտը, որը կատալիզում է ածխածնի երկօքսիդի և ՌուբԿՖ-ի միացումը, աշխարհում ամենատարածված ֆերմենտն է:

**Նկար 13.5** Կալվինի ցիկլը

## Քլորոպլաստներ (6 ժամ)

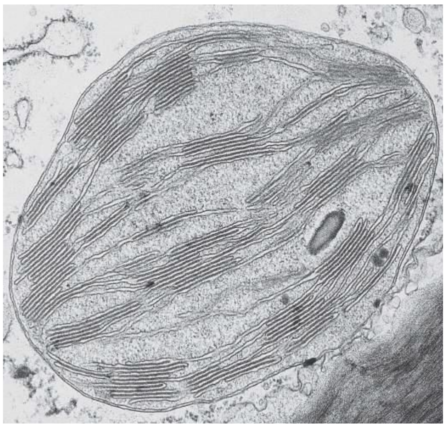
### Քլորոպլաստների կառուցվածքը և գործառույթը

Կորիզավոր օրգանիզմներում ֆոտոսինթեզը տեղի է ունենում **քլորոպլաստում:** Երկշաքիլ բույսերում քլորոպլաստները կարելի է տեսնել լուսային մանրադիտակի միջոցով, որոնք երևում են մոտ 3–10 մկմ տրամագիծ ունեցող սկավառակների տեսքով: Բջջում կարող է լինել ընդամենը մի քանի քլորոպլաստ, իսկ palisade մեզոֆիլի որոշ բջիջներում՝ 100-ը:

Քլորոպլաստի կառուցվածքը ներկայացված է նկար 13.2 ա-ում և 13.6-ում: Յուրաքանչյուր քլորոպլաստ շրջապատված է կրկնակի ֆոսֆոլիպիդային թաղանթով: Թաղանթներից կազմված համակարգն անցնում է նաև քլորոպլաստների ներսում գտնվող նյութի կամ ստրոմայի միջով: Թաղանթային համակարգը ֆոտոսինթեզի լուսային փուլի ռեակցիաների վայրն է: Այն

բաղկացած է մի շարք տափակ և հեղուկով լցված պարկերից՝ թիլակոիդներից: Դրանք իրար թաղանթով միացած կույտեր են առաջացնում, որոնք էլ կոչվում են **գրաններ**: Գրանների թաղանթները մեծ մակերես են ապահովում, որտեղ գտնվում են գունանյութեր, ֆերմենտներ և էլեկտրոն կրող մոլեկուլներ, որոնք անհրաժեշտ են լուսային փուլի ռեակցիաների համար: Թաղանթները հնարավորություն են ստեղծում մեծ քանակությամբ գունանյութի մոլեկուլների համար, որպեսզի վերջիններս կարողանան կլանել այնքան լույս, որքան անհրաժեշտ է: Գունանյութերի մոլեկուլները դասավորված են լուսահավաք կլաստերներով՝ լույսը արդյունավետ կլանելու համար: Յուրաքանչյուր ֆոտոհամակարգում տարբեր գունանյութերը դասավորված են թիլակոիդում՝ ձագարաձև կառույցներում (նկար 13.2): Յուրաքանչյուր գունանյութ էներգիա է փոխանցում կլաստերի հաջորդ անդամին՝ վերջապես «կերակրելով» քլորոֆիլ a-ին՝ որպես ռեակցիայի կենտրոնի (առաջնային գունանյութ): Գրանի թաղանթները պարունակում են ԱԵՖ սինթազ և քեմիօսմոսի միջոցով ԱԵՖ-ի սինթեզի վայրեր (էջ 270):

Ստրոմայում տեղի են ունենում ֆոտոսինթեզի մթնային փուլի ռեակցիաները: Ստրոման պարունակում է Կալվինի ցիկլի ֆերմենտներ, շաքարներ և օրգանական թթուներ, բացի այդ, ողողում է գրանի թաղանթները և այդպիսով կարող է ստանալ լուսային փուլի ռեակցիաների արդյունքում ստացված նյութերը: Ստրոմայի մեջ կան նաև փոքր (70 S) ռիբոսոմներ, օղակաձև ԴՆԹ, լիպիդի կաթիլներ և օսլայի հատիկներ: Օղակաձև ԴՆԹ-ն կոդավորում է քլորոպլաստներում գտնվող որոշ սպիտակուցներ, որոնք սինթեզվում են քլորոպլաստներում գտնվող ռիբոսոմների միջոցով: Սակայն, քլորոպլաստում հայտնաբերվող այլ սպիտակուցներ կոդավորվում են բուսական բջիջների բջջակորիզում գտնվող ԴՆԹ-ով:



**Նկար 13.6** *Potamogeton*-ի տերևի քլորոպլաստի էլեկտրոնային տրանսմիսիոն մանրապատկեր (27 000 x): Տես նաև նկար 1.29-ը

ՀԱՐՑ

**13.3** Թվարկի՛ր քլորոպլաստի առանձնահատկությունները, որոնք նպաստում են ֆոտոսինթեզին:

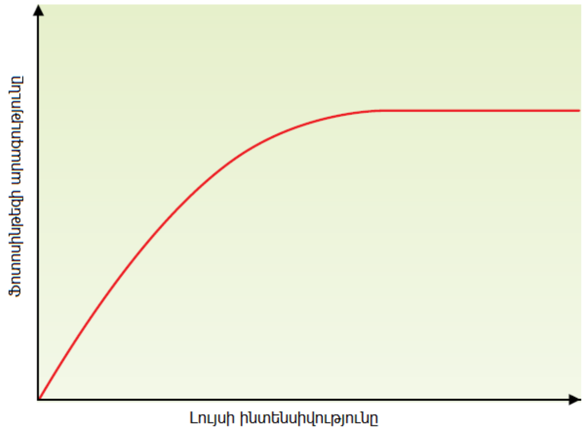
Ֆոտոսինթեզի համար անհրաժեշտ գործոնները

Ֆոտոսինթեզի համար անհրաժեշտ են որոշակի գործոններ, այն է՝ համապատասխան ֆոտոսինթետիկ գունանյութի առկայություն, ածխաթթու գազի, ջրի և լուսային էներգիայի մատակարարում:

**Ֆոտոսինթեզի արագության վրա ազդող գործոններ**

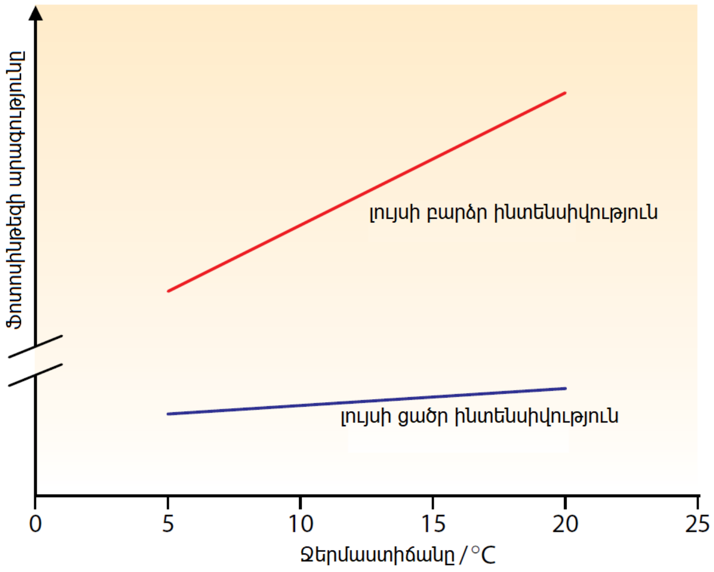
Ֆոտոսինթեզի արագության վրա ազդող հիմնական արտաքին գործոններն են լույսի ինտենսիվությունը և ալիքի երկարությունը, ջերմաստիճանը և ածխաթթու գազի կոնցենտրացիան: 1900-ական թթ. սկզբին Ֆ. Ֆ. Բլեքմանը հետազոտում էր լույսի ինտենսիվության և ջերմաստիճանի ազդեցությունը ֆոտոսինթեզի արագության վրա: Հաստատուն ջերմաստիճանում ֆոտոսինթեզի արագությունը տատանվում է՝ կախված լույսի ինտենսիվությունից՝ նախապես աճելով լույսի ինտենսիվության մեծացմանը զուգընթաց (Նկար 13.7): Սակայն,

լույսի ավելի բարձր ինտենսիվության դեպքում այս հարաբերությունն այլևս չի պահպանվում, և ֆոտոսինթեզի արագությունը հասնում է կայուն վիճակի:




**Նկար 13.7** Ֆոտոսինթեզի արագությունը լույսի տարբեր ինտենսիվության և հաստատուն ջերմաստիճանի պայմաններում

Լույսի հաստատուն ինտենսիվության պայմաններում փոփոխվող ջերմաստիճանի ազդեցությունը ֆոտոսինթեզի արագության վրա կարելի է տեսնել նկար 13.8-ում: Լույսի բարձր ինտենսիվության պայմաններում ֆոտոսինթեզի արագությունը մեծանում է, քանի որ ջերմաստիճանը բարձրանում է սահմանափակ տիրույթում: Լույսի ցածր ինտենսիվության դեպքում ջերմաստիճանի բարձրացումը քիչ ազդեցություն է ունենում ֆոտոսինթեզի արագության վրա:



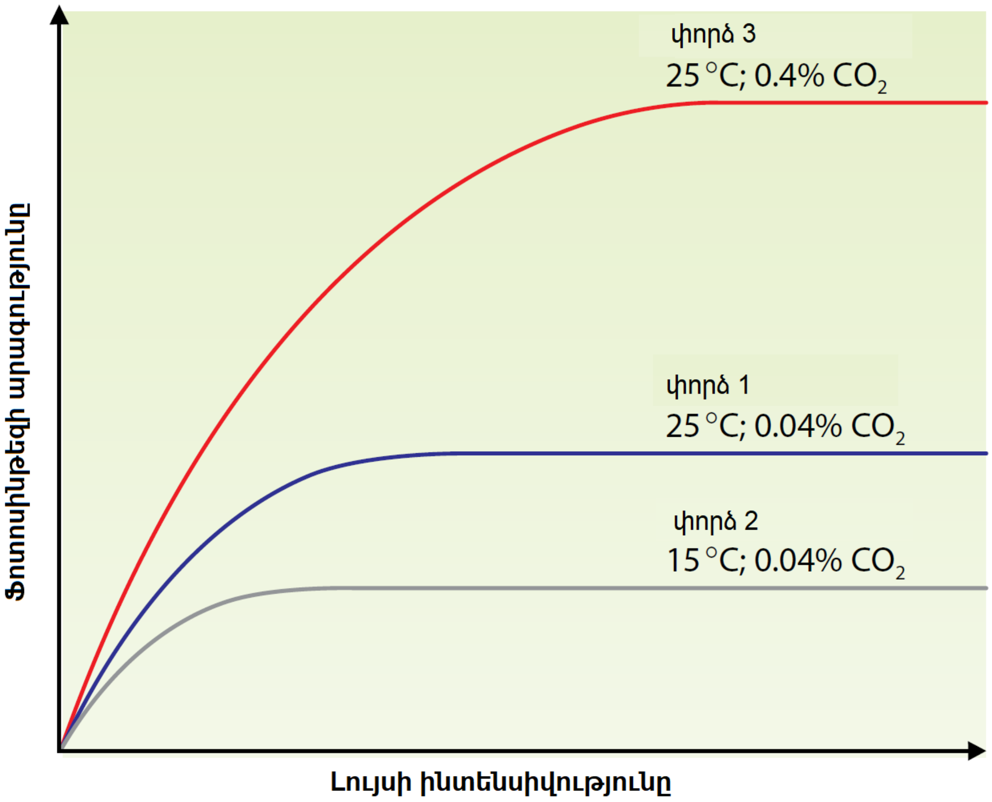

**Նկար 13.8** Ֆոտոսինթեզի արագությունը տարբեր ջերմաստիճաններում և լույսի տարբեր ինտենսիվության պայմաններում

Այս երկու փորձերը ցույց են տալիս երկու կարևոր կետ: Նախ՝ այլ հետազոտություններից մենք գիտենք, որ ֆոտոքիմիական ռեակցիաների վրա ջերմաստիճանը հիմնականում չի ազդում: Սակայն այս փորձերը հստակ ցույց են տալիս, որ ջերմաստիճանն ազդում է ֆոտոսինթեզի արագության վրա, հետևաբար ֆոտոսինթեզի ամբողջական գործընթացում ռեակցիաների երկու խումբ է ներգրավված: Դրանք են լույսից կախված ֆոտոքիմիական փուլը և լույսից անկախ, ջերմաստիճանից կախված փուլը: Երկրորդ՝ Բլեքմանի փորձերը ցույց են տալիս սահմանափակող գործոնների գաղափարը:

## Սահմանափակող գործոններ

Մի շարք ռեակցիաներից կազմված ցանկացած գործընթացի արագությունը սահմանափակվում է շարքի ամենադանդաղ ռեակցիայով: Կենսաքիմիայում, եթե գործընթացի վրա ազդում են մեկից ավելի գործոններ, արագությունը կսահմանափակվի այն գործոնով, որը մոտ է իր ամենացածր արժեքին:

Տե՛ս նկար 13.9-ը: Լույսի ցածր ինտենսիվության դեպքում ֆոտոսինթեզի արագությունը կարգավորող սահմանափակող գործոնը լույսի ինտենսիվությունն է. ինտենսիվության աճի հետ արագությունը մեծանում է: Բայց լույսի բարձր ինտենսիվության դեպքում մեկ կամ մի քանի այլ գործոններ պետք է սահմանափակեն, ինչպիսիք են ջերմաստիճանը կամ ածխաթթու գազի մատակարարումը: Լույսի ոչ բոլոր ալիքների երկարությունները կարող են օգտագործվել ֆոտոսինթեզում: Սա նշանակում է, որ լույսի ալիքի երկարությունները, որոնք հասնում են բույսի տերևներին, կարող են սահմանափակել ֆոտոսինթեզի արագությունը (նկար 13.16 բ, էջ 295):




**Նկար 13.9** Ֆոտոսինթեզի արագությունը տարբեր ջերմաստիճաններում և ածխաթթու գազի տարբեր կոնցենտրացիաներում: (0,04% $CO_2$-ը մթնոլորտային կոնցենտրացիան է)

**C4 բույսեր**

Հավանաբար հիշում եք, որ ֆոտոսինթեզի մթնային փուլի ռեակցիաներում ածխածնի երկօքսիդը միանում է ՌուբԿՖ-ի հետ և առաջացնում վեց ածխածնային միացություն, որն անմիջապես կիսվում է և առաջացնում երկու՝ երեք ածխածնային մոլեկուլ (էջ 290): Սա տեղի է ունենում C3 բույսերում:

Սակայն եգիպտացորենի և սորգոյի բույսերը, և շատ այլ արևադարձային խոտաբույսեր այլ բան են անում: Մթնային փուլի ռեակցիաներում արտադրվող առաջին միացությունը պարունակում է ածխածնի **չորս** ատոմ: Ուստի դրանք կոչվում են C4 բույսեր:

**Խուսափելով ֆոտոշնչառությունից**

Ինչո՞ւ է անհրաժեշտ, որ արևադարձային բույսերը մյուս բույսերից տարբեր բան անեն ֆոտոսինթեզի մթնային փուլում: Պատճառը ռուբիսկո ֆերմենտի հետ կապված խնդիրն է: Այս ֆերմենտը կատալիզում է ածխածնի երկօքսիդի և ՌուբԿՖ-ի միացման ռեակցիան: Բայց, ցավոք, այն կարող է նաև կատալիզել թթվածնի և ՌուբԿՖ-ի միացման ռեակցիան: Երբ դա տեղի է ունենում, ավելի քիչ ֆոտոսինթեզ է կատարվում, քանի որ ՌուբԿՖ-ի որոշ մասը «վատնվում» է և ավելի քիչ քանակն է հասանելի մնում ածխաթթու գազի հետ միանալու համար: Այս անցանկալի ռեակցիան հայտնի է որպես ֆոտոշնչառություն: Դա տեղի է ունենում բարձր ջերմաստիճանի և լույսի բարձր ինտենսիվության պայմաններում, այսինքն՝ այն պայմաններում, որոնք հայտնաբերվում են ցածրադիր գոտիներում՝ աշխարհի արևադարձային մասերում:

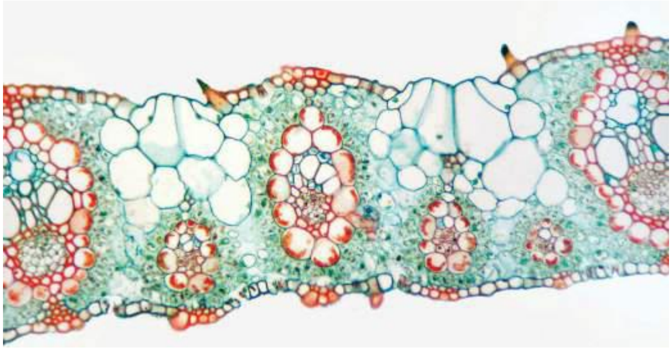
Արևադարձային բույսերը, ինչպիսիք են եգիպտացորենը, սորգոն և շաքարեղեգը, զարգացրել են ֆոտոշնչառությունից խուսափելու մեթոդ: Նրանք հեռու են պահում ՌուբԿՖ-ն և ռուբիսկոն թթվածնի բարձր կոնցենտրացիաներից: ՌուբԿՖ և ռուբիսկո պարունակող բջիջները դասավորված են անոթային խրձի շուրջ և կոչվում են անոթային խրձի բջիջներ (նկարներ 13.11, 13.12 և 13.13): Դրանք անմիջական կապ չունեն տերևի ներսում եղած օդի հետ:

Ածխածնի երկօքսիդը կլանվում է բջիջների մեկ այլ խմբի՝ **մեզոֆիլի** բջիջների կողմից, որոնք ուղղակի **շփման մեջ են օդի հետ** (նկար 13.13): Մեզոֆիլի բջիջները պարունակում են ՖԷՊ կարբօքիլազ կոչվող ֆերմենտը, որը կատալիզում է օդի ածխածնի երկօքսիդի և երեք ածխածնային միացություն **ֆոսֆոէնոլպիրուվատի** (ՖԷՊ) միացումը: Այս ռեակցիայից առաջացած միացությունը օքսալոքացախաթթուն (օքսալոացետատ) է (նկար 13.14):

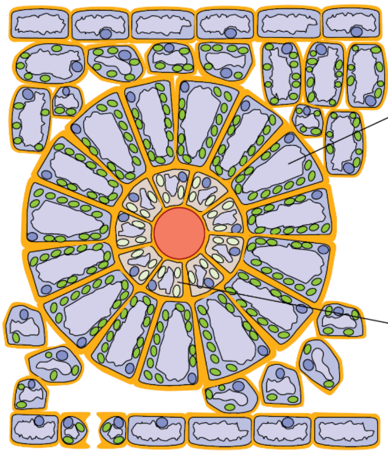
Դեռևս մեզոֆիլի բջիջներում օքսալոքացախաթթուն վերածվում է մալատի, որն անցնում է անոթային խրձի բջիջներին: Դրանից հետո մալատի մոլեկուլներից անջատվում է ածխածնի երկօքսիդ, որը սովորական եղանակով ռուբիսկոյի օգնությամբ հասնում է ՌուբԿՖ-ին: Դրանից հետո լուսային փուլի ռեակցիաներն ընթանում են սովորականի նման:

C4 բույսերի ֆերմենտները սովորաբար ունեն ավելի բարձր օպտիմալ ջերմաստիճան, քան C3 բույսերի ֆերմենտները: Սա տաք կլիմայական պայմաններում աճելուն հարմարողականություն է: Օրինակ՝ մի ուսումնասիրության արդյունքում պարզվել է, որ ամարանտի մեջ, որը C4 բույս է, ՖԷՊ կարբօքսիլազի գործունեության օպտիմալ ջերմաստիճանը մոտ 45°C է: Եթե ջերմաստիճանը իջնում է 15°C, ֆերմենտը կորցնում է իր աշխատունակության շուրջ 70%-ը: Եվ հակառակը, պարզվել է, որ ոլոռի նույն ֆերմենտը, որը C3 բույս է, օպտիմալ ջերմաստիճանը մոտ 30°C է և կարող է շարունակել աշխատել շատ ավելի ցածր ջերմաստիճաններով, քան ամարանտի ֆերմենտը:

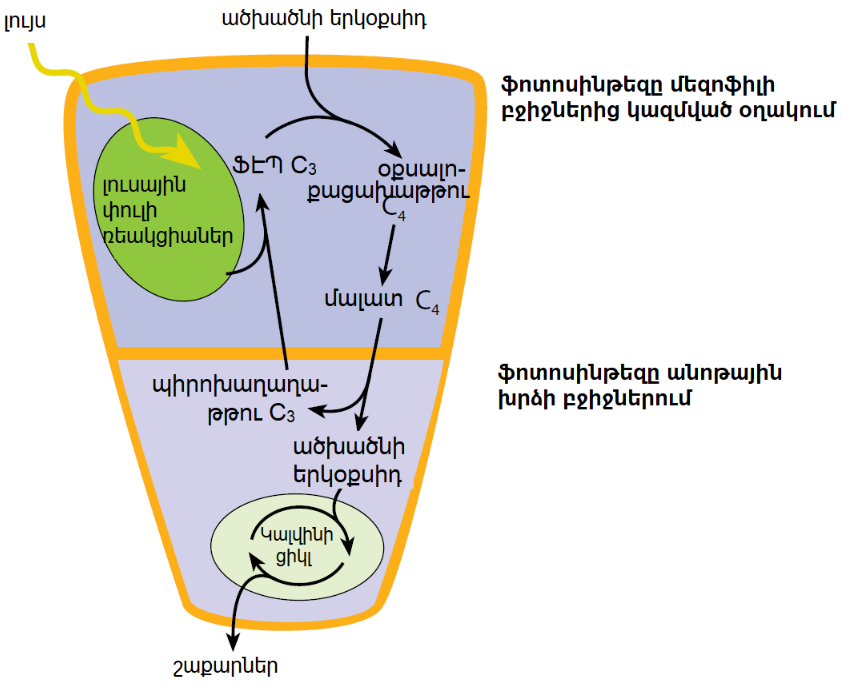
**Նկար 13.11** Եգիպտացորենի տերևի լայնական կտրվածքի լուսամանրապատկեր (125x)



**Նկար 13.12** Շաքարեղեգի տերևի լայնական կտրվածքի լուսամանրապատկեր (120x)




**Նկար 13.13** C4 բույսի տերևի անոթային խրձի բջիջները շրջապատող հյուսվածքները




**Նկար 13.14** Ֆոտոսինթեզը C4 բույսերում

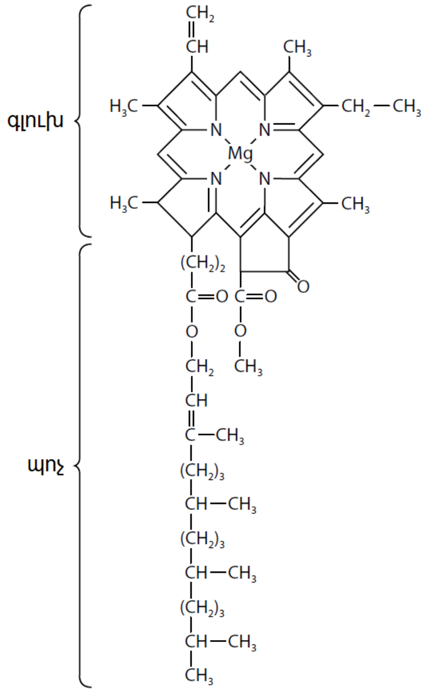
**Լույսի էներգիայի կլանումը**

Քլորոպլաստները պարունակում են մի քանի տարբեր գունանյութեր, և այդ տարբեր գունանյութերը կլանում են լույսի ալիքի տարբեր երկարություններ: Բարձրակարգ բույսերի ֆոտոսինթետիկ գունանյութերը երկու խմբի են բաժանվում՝ քլորոֆիլներ (առաջնային գունանյութեր) և կարոտինոիդներ (լրացուցիչ գունանյութեր): (Տե՛ս աղյուսակ 13.1)

| **Խումբը** | **Գունանյութը** | **Գույնը** |
|---|---|---|
| քլորոֆիլներ | քլորոֆիլ *a*<br>քլորոֆիլ *b* | դեղնականաչ<br>կապտականաչ |
| կարոտինոիդներ | β կարոտին<br>քսանտոֆիլ | նարնջագույն<br>դեղին |

**Աղյուսակ 13.1** Հաճախ հանդիպող ֆոտոսինթետիկ գունանյութերի գույները

Քլորոֆիլները հիմնականում կլանում են լուսային սպեկտրի կարմիր և կապտամանուշակագույն շրջաններում: Դրանք արտացոլում են կանաչ լույսը, այդ իսկ պատճառով բույսերը կանաչ են թվում: Քլորոֆիլ *a*-ի կառուցվածքը ներկայացված է նկար 13.15-ում: Կարոտինոիդները հիմնականում կլանում են սպեկտրի կապտամանուշակագույն շրջանում:

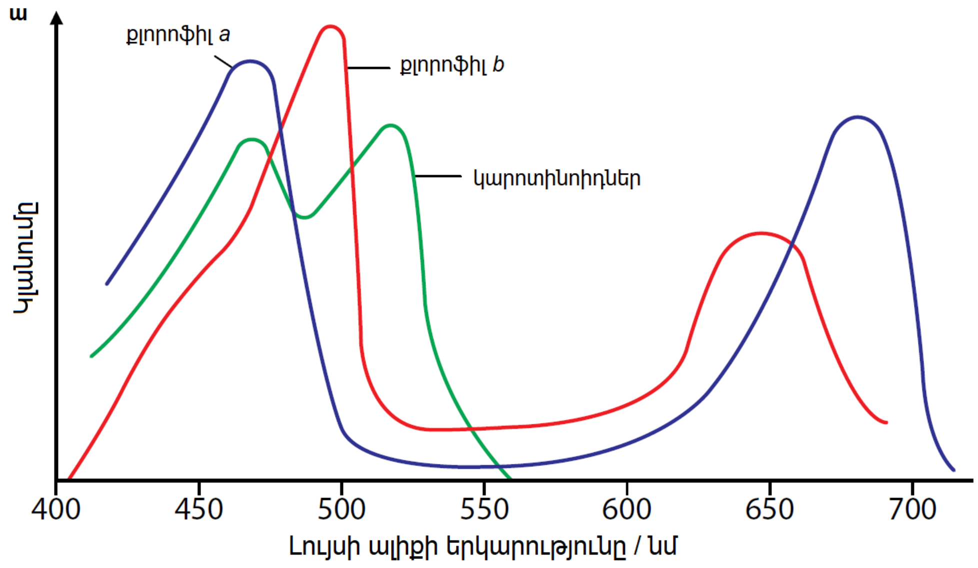


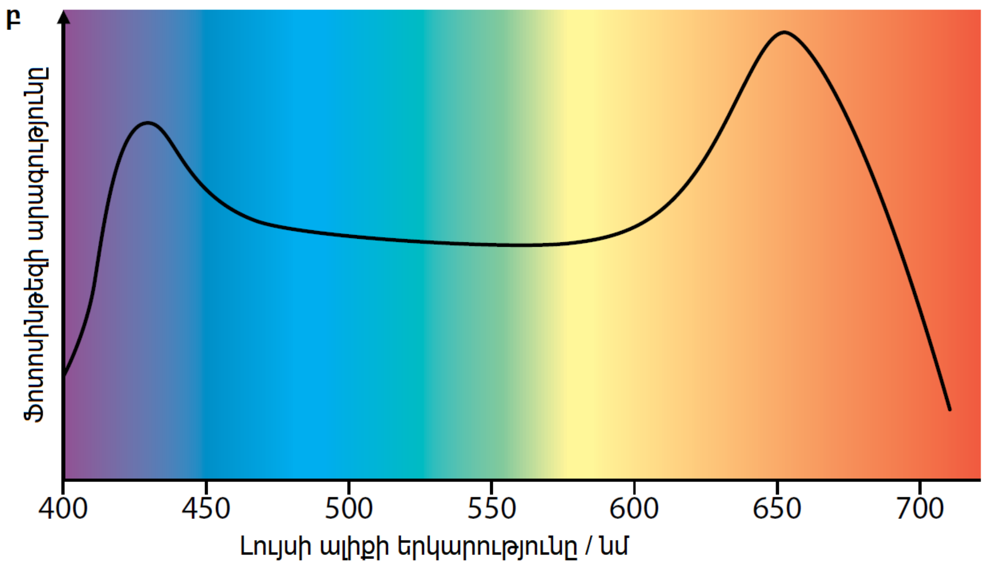

**Նկար 13.15** Քլորոֆիլ *a*-ի կառուցվածքը

Հարկ չկա այս մոլեկուլային կառուցվածքը սովորել:

Կլանման սպեկտրը գունանյութի կողմից լույսի տարբեր ալիքների երկարության կլանման գրաֆիկն է (նկար 13.16ա):

Գործողության սպեկտրը լույսի տարբեր ալիքի երկարությունների պայմաններում ֆոտոսինթեզի արագության գրաֆիկն է (նկար 13.16բ): Սա ցույց է տալիս ալիքի տարբեր երկարությունների արդյունավետությունը, ինչը, իհարկե, կապված է դրանց կլանման և պարունակած էներգիայի հետ: Որքան կարճ է ալիքի երկարությունը, այնքան մեծ է դրա պարունակած էներգիան:




**Նկար 13.16 ա.** Քլորոֆիլ *a*-ի, *b*-ի և կարոտինոիդների կլանման սպեկտրները, **բ.** ֆոտոսինթեզի գործողության սպեկտրը

### Քեմոսինթեզ (2 ժամ)

Պլաստիկ փոխանակության եղանակներից է նաև քեմոսինթեզը:

Քեմոսինթեզը անօրգանական նյութերից օրգանական նյութեր սինթեզելու ունակությունն է, որով օժտված են բակտերիաների որոշ տեսակներ: Այն եղանակը, որի շնորհիվ դրանք էներգիա են կուտակում սինթեզի ռեակցիաների համար, սկզբունքորեն տարբեր է բուսական բջիջների համեմատությամբ:

Փոխանակության այս տիպը հայտնաբերել է ռուս գիտնական, մանրէաբան Ա.Ն. Վինոգրադսկին: Այդ բակտերիաներն օժտված են հատուկ ֆերմենտային ապարատով, որը նրանց հնարավորություն է տալիս սինթեզելու օրգանական միացություններ: Այս գործընթացը կոչվում է քեմոսինթեզ: Էներգիա կարող է անջատվել ջրածնի, ծծմբաջրածնի, ծծմբի, երկաթի (II), ամոնիակի, նիտրիտի և այլ անօրգանական միացությունների օքսիդացումից: Կարևոր քեմոսինթեզողներից են նիտրիֆիկացնող բակտերիաները: Դրանից մի տեսակի համար էներգիայի աղբյուրն ամոնիակի օքսիդացումն է ազոտային թթվի, իսկ նիտրիֆիկացնող բակտերիաների մյուս խումբն օգտագործում է ազոտային թթուն ազոտականի օքսիդացնելու ժամանակ անջատվող էներգիան:

$NH_3 \rightarrow NO_2^-$+էներգիա

$NO_2^- \rightarrow NO_3^-$+էներգիա

Ամոնիակը (ամոնիում իոնը), որը կարող է առաջանալ ինչպես ազոտֆիքսացիայի, այնպես էլ օրգանական նյութերի հանքայնացման արդյունքում, թթվածնի առկայության պայմաններում հողում արագ ենթարկվում է օքսիդացման: Կատիոնի փոխարկումն անիոնի հանգեցնում է հողի թթվայնության մեծացմանը՝ դրանով իսկ մեծացնելով հանքային աղերի լուծելիությունը: Ավտոտրոֆ քեմոսինթեզողներ են նաև երկաթաբակտերիաները և ծծմբակատերիաները: Դրանցից առաջիններն օգտագործում են երկվալենտ երկաթը, եռավալենտ երկաթի փոխարկվելուց

անջատվող էներգիան, երկրորդները օգտագործում են, օրինակ, անգույն ծծմբակտերիաները, ծծումբը օքսիդացնում են մինչև ծծմբական թթու.

$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$+էներգիա

$S \rightarrow SO_4^{-}$+էներգիա

Երկաթ և ծծումբ օքսիդացնող որոշ բակտերիաներ օգտագործվում են աղքատ հանքաքարերից տարբեր մետաղների՝ պղնձի, ցինկի, նիկելի, մոլիբդենի, ուրանի և այլ մետաղների կորզման համար: Ներկայումս այդ մեթոդը լայն կիրառություն ունի հանքարդյունաբերության բնագավառում:

Բոլոր քննարկված բակտերիաներն աէրոբ օրգանիզմներ են: Քեմոսինթեզողների դերը շատ մեծ է: Դրանք կարևոր նշանակություն ունեն նյութերի և տարրերի շրջապտույտում:

**Տես հղումը՝**

**Քեմոսինթեզ. ռուսերեն տեսանյութ**

https://www.youtube.com/watch?v=56nTck4-unI

**Քեմոսինթեզ. ռուսերեն տեսանյութ**

https://www.youtube.com/watch?v=nl4rFg1trTA

**Քեմոսինթեզ. ռուսերեն նյութեր և տեսանյութ**

https://interneturok.ru/lesson/biology/10-klass/bosnovy-citologii-b/avtotrofnoe-pitanie-hemosintez