

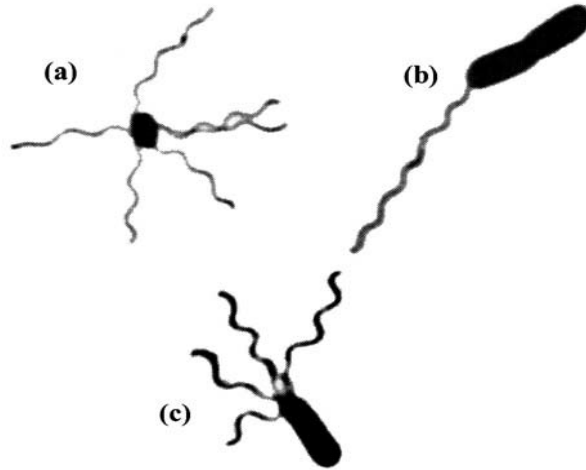
Mikrobiyal Hareket

Hücrelerin bir çoğu hareket etme yeteneğine sahiptir. Hareket bir enerji harcamasını gerektirmesine rağmen, bir hücrenin kendi habitatına doğru hareket etme yeteneği oldukça önemlidir. Çünkü, bir hücrenin hareket etme yeteneği, ekolojik anlamda o hücreye ölüm veya yaşam arasında bir süre kazandırabilmektedir. Prokaryotların bulundukları çevredeki hareketleri, **gaz vezikülleri**, **kayma hareketi** ya da **flagellumlar** aracılığı ile gerçekleşmektedir. Spiroketler adı verilen helikal morfolojideki bakteriler **axial filament** adı verilen organelleri aracılığı ile hareket ederler.

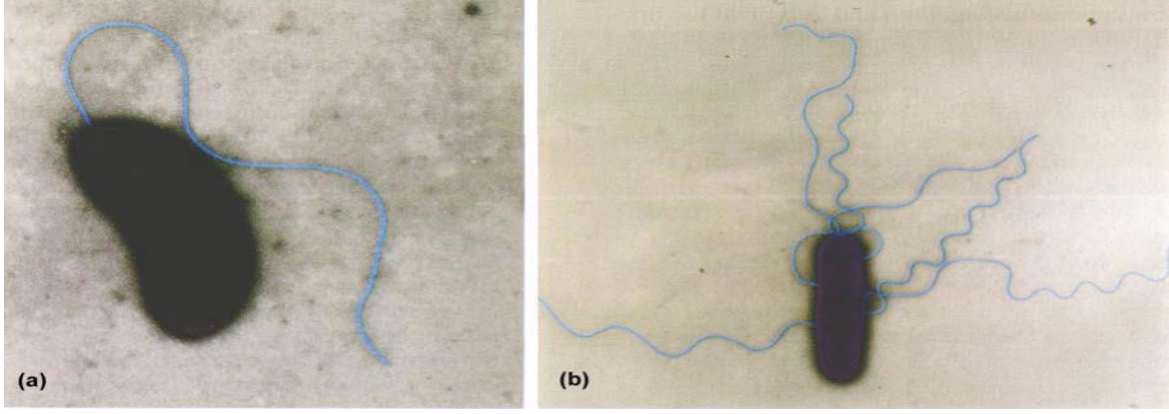
Flagella ve hareketlilik

Prokaryotların bir çoğu hareketlidir ve genellikle bu hareketlilik **flagellum** (kamçı) (çoğulu ise flagella) tarafından sağlanır. Flagellum, yaklaşık olarak 10-20 nm çapında, 15-20 µm boyunda, iplik şeklinde yapılardır. Flagellumların çaplarının çok ince olmasından dolayı ışık mikroskopları ile görülmeleri, ancak özel boyalar ile boyandıktan sonra mümkün olmaktadır. Flagellumların elektron mikroskopları ile görülebilmeleri ise çok daha kolay olmaktadır (Şekil).

Flagellumların hücre yüzeyindeki sayı ve dizilişleri ise karakteristiktir. Flagellumlar, eğer tüm hücre yüzeyine dağılmış ise **peritrik** (Şekil_a ve Şekil_b), uçlarda gruplanmış ise **polar** flagella durumundan bahsedilir. Eğer flagellum, hücrenin bir ucundan çıkıyorsa **monopolar**, her iki uçtan da çıkıyorsa **bipolar**, iki uçtan birçok flagella çıkıyorsa **lofotrik** (lofo = püskül) flagella durumundan bahsedilir.



Şekil: Farklı flagella yapısına sahip olan prokaryotların ışık mikroskopundaki görünüşleri. Hücreler Leifson flagella boyası ile boyanmıştır. (a) peritrik; (b) polar ve (c) lofotrik flagella.



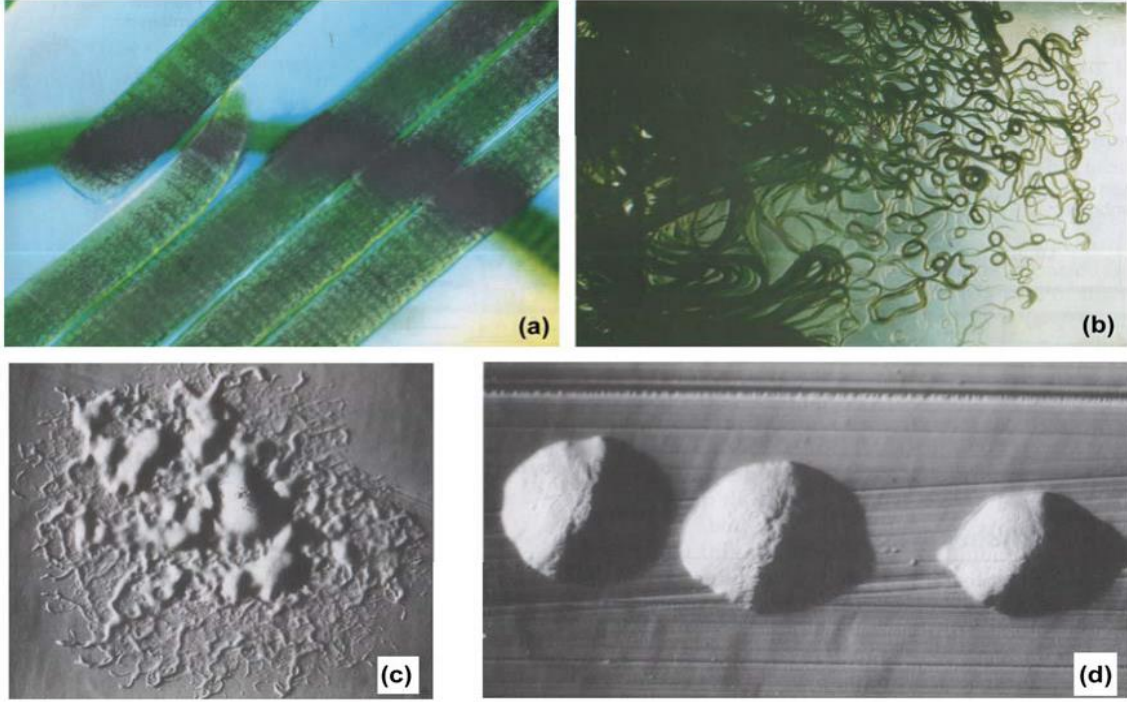
Şekil: (a) Tek bir polar flagelluma sahip olan *Vibrio* sp. hücresinin ve (b) peritrik flagella yapısına sahip olan *Salmonella* sp. hücresinin elektron mikroskopundaki görünümü.

Flagellumun pozisyonu, bir tür veya cinsin karakteristiğidir. Hatta eskiden, bakteriler arasında iki büyük grubun ayırt edilmesinde bu flagellumun özelliklerinden faydalanılmıştır. Bu nedenle, polar flagelluma sahip olanlar Pseudomonadales, peritrik flagellumlu olanlar Eubacteriales olarak gruplandırılmıştır. Fakat daha sonraki çalışmalar, ultrasutrüktürel (ince yapı) yapıları ve metabolizma tipleri benzer bakterilerin bir kısmının polar, bir kısmının da peritrik flagelluma sahip olduğunu göstermiştir. Örneğin, Pseudomonadales grubuna giren *Pseudomonas* polar, *Alcaligenes* peritrik tipte flagelluma sahiptir. Aynı şekilde Eubacteriales grubundan *Aeromonas* polar, *Escherichia* peritrik flagelluma sahiptir. Kural dışı olarak *Vibrio parahaemolyticus* ise oldukça büyük bir polar flagellum ve ince peritrik flagellumlar olmak üzere her iki tip flagellum durumunu da gösterir. Ayrıca bir kural olarak, gram-pozitif ve polar flagelluma sahip bir bakteri gösterilemediği gibi flagelluma sahip bir kok da gösterilememiştir.

Kayma hareketi

Bakterilerdeki hareket sadece flagellar hareket ile sınırlı değildir. Flagelluma sahip olmadıkları halde hareket yeteneğine sahip olan çok sayıda prokaryot da bulunmaktadır. Bu tip prokaryotlar katı yüzeyler üzerinde **kayma (gliding)** olarak adlandırılan bir süreç ile hareket etmektedirler. Kayma hareketi, *Bacteria* üyeleri arasında oldukça yaygın olmasına rağmen, sadece birkaç grup organizmada çok iyi çalışılmıştır. Kayma hareketin sonucunda bazı bakteriler $10 \mu\text{m sn}^{-1}$ hıza ulaşabilmektedirler. Buna rağmen kayma hareketi, flagellar hareket ile karşılaştırıldığında oldukça yavaş bir hareket olmasına rağmen, hücrenin habitatında hareket etmesini sağlamaktadır.

Kayma hareketi gösteren prokaryotlar filamentli veya çubuk-şekilli hücrelerdir ve kayma prosesi, hücrenin katı bir yüzey ile temasını gerektirmektedir. Tipik bir kayan bakterinin oluşturduğu koloninin morfolojisi, hücrelerin koloni merkezinden kayarak uzaklaşmaları nedeni ile kendine özgü bir görünüme sahiptir (Şekil_c). Kayan bakteriler arasında en iyi bilinenleri ise muhtemelen filamentli yapıya sahip olan siyanobakteriler (Şekil_a ve b), *Myxococcus xanthus* ve diğer miksobakteriler gibi bazı gram-negatif *Bacteria* üyelerinin yanı sıra *Cytophaga* ve *Flavobacterium* (Şekil_d) üyeleridir.



Şekil: Kayan bakteriler. (a, b) büyük filamentli bir siyanobakteri olan *Oscillatoria princeps*. **(a)** Fotomikrograf. Bir hücrenin genişliği yaklaşık olarak 35 µm'dir. **(b)** Agar yüzeyinde kayan filamentlerin fotoğrafı. (c, d) Gram-negatif kayan bakteri *Flavobacterium johnsoniae*. **(c)** Koloni merkezinden uzağa kayan hücrelerin oluşturduğu biyokitle. (Koloninin çapı ise yaklaşık olarak 2,7 mm). **(d)** *Flavobacterium johnsoniae*'nin **kaymayan** mutantlarının oluşturduğu koloniler. (Koloni çapları ise 0,7-1mm).

Davranış Tepkileri

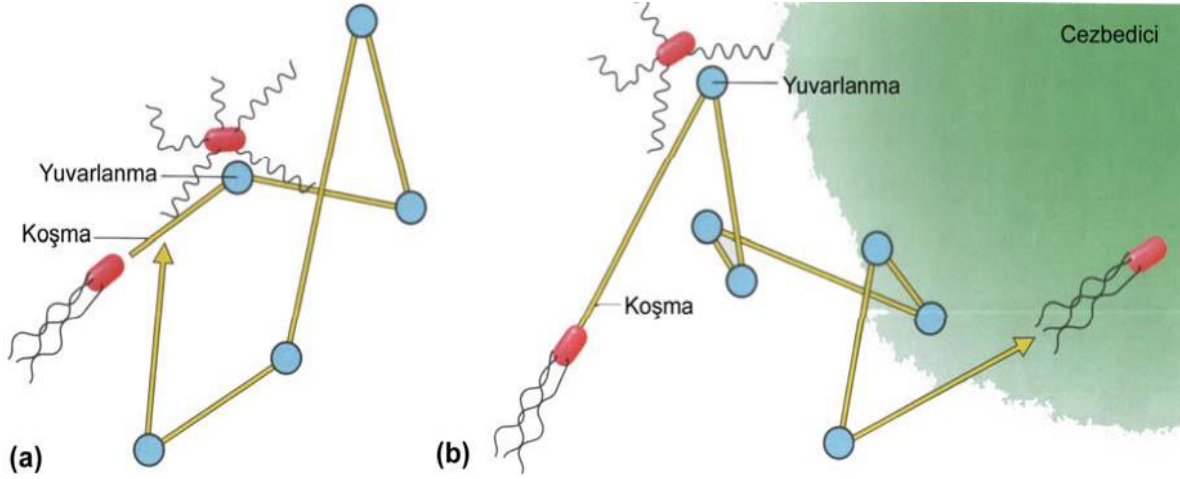
Prokaryotların tümü hareketli olmamasına rağmen birçoğu hareketlidir. Prokaryotik hücrelerin hareketli olması, belirli çevresel koşullar altında bu hücrelere bazı seçici avantajlar kazandırmaktadır. Prokaryotlar doğada, genellikle fiziksel ve kimyasal ajanların **değişikliğiyle** karşı karşıya kalırlar. Doğada karşılaştıkları bu değişikliklere karşı hücreler, filogenetik süreç içerisinde bir hareket mekanizması geliştirmişlerdir. Prokaryotların geliştirmiş olduğu hareket mekanizmaları ise doğada karşılaştıkları bu değişikliklere karşı ya pozitif ya da negatif tepki şeklindedir. Hücrelerin geliştirmiş olduğu **pozitif tepki**, hareket mekanizması sayesinde hücrenin sinyal molekülüne doğru hareketini sağlarken, **negatif tepki** ise sinyal molekülünden uzaklaşmayı sağlamaktadır. Bu şekildeki yönelme hareketleri ise **taksi** olarak adlandırılmakta ve mikroorganizmalar arasında çeşitli tiplerde tepkiler bulunmaktadır. Örneğin çok iyi bilinen taksi hareketlerinden birisi olan **kemotaksi** kimyasal maddeler karşı olan bir tepki iken, **fototaksi** ise ışığa karşı olan tepkidir.

Kemotaksi

Bakterilerdeki hareket olgusu her zaman amaçsız değildir. Hareket, amino asit, şeker gibi besinsel değeri olan kimyasal maddelere doğru olabildiği gibi, toksik maddelerden uzaklaşma şeklinde de olabilmektedir. Bir kimyasala yönelme ya da uzaklaşma şeklinde olan bu hareketlere **kemotaksi** denir. Ortamdaki itici ya da cezbedici karakterdeki maddelerin varlığı, bakteri yüzeyindeki protein yapısındaki algılayıcılar (reseptörler) ile anlaşılır. Bu güne kadar bakterilerde 20 kadar cezbedici, 10

kadar da itici maddeyi tanıyan reseptör belirlenebilmiştir.

Kemotaksinin daha iyi anlaşılabilmesi için, cezbedici bir kimyasal madde gradienti ile karşılaşan tek bir bakteriyel hücrenin davranışını ele alalım (Şekil). Büyük organizmalardan farklı olarak prokaryotlar, hücresel uzantıları ile çevrelerindeki fiziksel ve kimyasal değişiklikleri algılayabilmek için çok küçüktürler. Bunun yerine prokaryotlar, hareket ederlerken, içinde bulundukları ortamın fiziksel ve kimyasal koşullarını, birkaç saniye önce algıladıkları ile karşılaştırmak zorundadırlar. Diğer bir deyişle bakteriyel hücreler, bir ortamda yüzerek hareket ederlerken bulundukları çevrede meydana gelen geçici değişikliklere tepki verirler.



Şekil : Bakterilerde (a) gelişigüzel ve (b) kemotaktik hareketlerin şematik açıklaması.

Kemotaksi çalışmalarının çoğu, peritrik flagella yapısına sahip olan *E. coli* hücresi ile yapılmıştır. Kimyasal bir değişikliğin olmadığı koşullarda *E. coli* hücresi, **koşma** ve **yuvarlanma** olarak adlandırılan hareketlerle gelişigüzel hareket etmektedir. **Koşma** hareketinde hücre, düzgün bir şekilde ileriye doğru yüzerken, **yuvarlanma** hareketinde hücre durmakta ve olduğu yerde kendi etrafında dönmektedir (Şekil_a). Hücrenin yuvarlanma hareketinden sonraki hareketi ise hücrenin yeni yöne göre gelişigüzel olmaktadır. Böylece hücre, koşma ve yuvarlanma hareketlerinin bir sonucu olarak bulunduğu ortamda gelişigüzel hareket etmekte fakat, gerçekte hiçbir yere gitmemektedir. Buna rağmen, şayet hücrenin bulunduğu ortamda **cezbedici** bir kimyasal madde gradienti bulunuyorsa, hücre gelişigüzel hareket etmeyi bırakarak bu kimyasala doğru yönelmektedir. Kimyasal cezbediciye doğru hareket eden hücre, geldiği noktada cezbedicinin daha **yüksek konsantrasyonunu** algıladığında, koşma hareketi daha uzun olmakta ve daha az yuvarlanma göstermektedir (Şekil_b). Şayet organizma **itici** bir kimyasal maddenin varlığını algılıyorsa, aynı genel mekanizma ile hücre, itici maddeden uzaklaşmaktadır. Bu durumda ise hücrenin koşma hareketinin artmasına itici maddenin daha **düşük konsantrasyonunun** algılanması yol açmaktadır. Koşma hareketinde, flagellanın dönme yönü saat yönünün tersine olurken hücre ileriye doğru hareket etmektedir. Flagella saat yönünde döndüğünde ise demet hâlinde bulunan flagellumlar dağılmakta, hücrenin ileri doğru olan hareketi sona ermekte ve hücre yuvarlanmaktadır (Şekil_b).

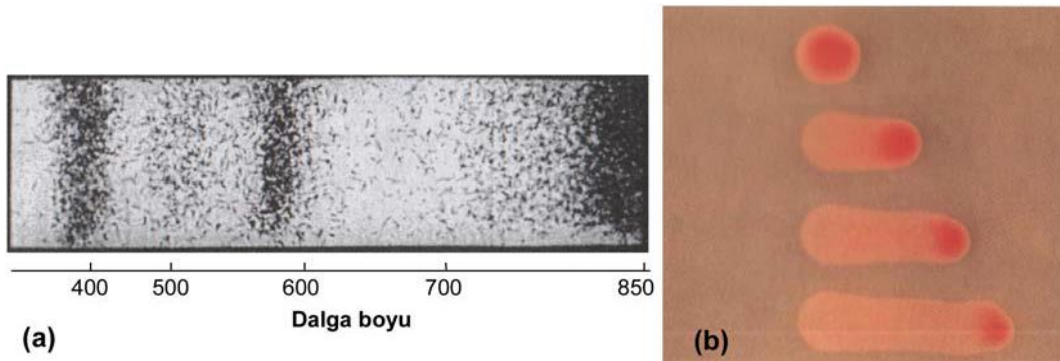
Polar flagellaya sahip olan hücrelerde ise durum biraz daha farklıdır. *Pseudomonas* türlerinde olduğu gibi polar flagellaya sahip olan bakterilerde olduğu gibi, flagellumlarının dönme yönünü tersine çevirerek hareket yönünü de tersine çevirebilirler (Şekil_a). Buna rağmen, polar flagellaya sahip olan fototrofik *Rhodobacter sphaeroides* gibi bazı bakteriler, sadece saat yönünde dönem **tek-yönlü** flagellaya sahiptirler. Bu tipteki hücreler yönlerini nasıl değiştirebiliyorlar ve bu hücreler kemotaktik midir? Tek bir polar flagelluma sahip olan *R. sphaeroides*'de flagellumun dönmesi, periyodik olarak durmaktadır. Bu esnada hücre, rastgele bir yöne doğru yönelmektedir. Flagellum tekrar dönmeye başladığında ise hücre yeni yönelmiş olduğu tarafa doğru hareket etmektedir (Şekil_a).

R. sphaeroides hücreleri ise değişik karbon bileşiklerine karşı oldukça kemotaktik olup, aynı zamanda oksijen ve ışığa karşı da taktik tepkiler göstermektedir. *R. sphaeroides*'de flagellumun dönme yönü tersine çevrilmemesine rağmen kemotaksi, bu bakteride de *E. coli*'dekine benzer olarak çalışmaktadır: Cezbedicinin artan konsantrasyondaki gradienti *R. sphaeroides*'in flagellumunun sürekli olarak dönmesine yol açarken, cezbedicinin daha az bir konsantrasyonu veya iticinin daha yüksek bir konsantrasyonu ise flagellumun durmasına ve hücrenin yeniden yönelmesine yol açmaktadır.

Fototaksi

Fototrofik mikroorganizmaların bir çoğu, **fototaksi** olarak adlandırılan bir proses ile ışığa doğru hareket ederler. Fototaksinın avantajı ise fototrofik olan organizmanın kendisini, en iyi fotosentez yapabilecek şekilde yönlendirmesine yol açmasıdır. Bunu göstermenin en iyi yolu ise mikrobiyal bir kültürün yayılmış olduğu mikroskop preparat üzerine ışık spektrumunun gönderilmesidir. Bu preparat içerisinde bulunan fototrofik mikroorganizmalardan hareketli olanları, fotosentetik pigmentlerinin absorbe ettikleri ışığın dalga boyuna denk gelen bölgelerde birikirler (Şekil_a).

Fototrofik prokaryotlarda iki farklı tipe taksi görülmektedir. Bunlardan birisi **skotofobotaksi** olarak adlandırılmakta ve sadece mikroskopik olarak gözlenebilmektedir. Skotofobotaksi, fototrofik bir bakterinin, mikroskobun ışıklandırılan alanından karanlık alanına şans eseri olarak hareket etmesidir. Hücrenin aydınlık alandan karanlık alana girmesi, hücrenin enerji durumunu negatif olarak etkilemekte ve hücrenin yuvarlanma hareketi yaparak ters yöne dönmesi için sinyal oluşturmaktadır. Bu yön değiştirme hareketi ile hücre tekrar koşma hareketi ile yüzerek aydınlık alana yeniden girmektedir.



Şekil: Fototaksi. (a) Fototrofik bir bakteri olan *Thiospirillum jenense* hücrelerinin pigmentlerinin

absorbe ettikleri dalga boylarında skotofobik olarak birikmesi. **(b)** Mor fototrofik bir bakteri olan *Rhodospirillum centenum* hücrelerinin oluşturduğu kolonilerin birlikte, 2 saat içerisinde gösterdikleri fototaksi.

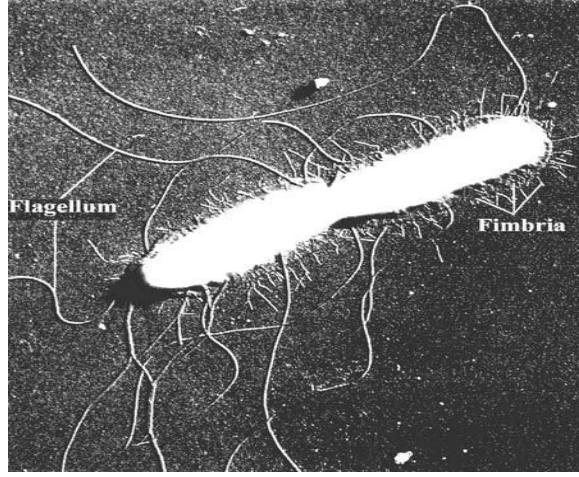
Skotofobotaksi'ye ilaveten fototrofik mikroorganizmalar ışık gradientinin bulunduğu bir ortamda, ışığın az yoğun olduğu ortamdaki çok daha yoğun olduğu ortamlara doğru gerçek bir **fototaksi** de göstermektedirler. Bu olay ise pozitif kemotaksiye anologtur fakat, buradaki cezbedici kimyasal bir madde değil de ışıktır. Oldukça hareketli bir fototrofik organizma olan *Rhodospirillum centenum* gibi bazı türlerde hücrelerin oluşturduğu **bütün bir koloni** birlikte fototaksi göstererek ışığa doğru hareket etmektedirler (Şekil_b). Fototaksinin moleküler mekanizmasının detayları bilinmemesine rağmen, kemotaksinin regülasyonunda rol alan sistemin birkaç parçasının fototaksi de de rol aldığına dair deliller bulunmaktadır. Bu sistemde ise özellikle flagellanın dönme yönünü belirleyen sitoplazmik proteinler (Che proteinleri) yer almaktadırlar. Bu bulgular ise fototrofik bakterilerin, fototaksi defektif olan mutantları ile yapılan çalışmalardan elde edilmiştir. Fototaksi defektif olan mutantlar, aynı zamanda çoğunlukla defektif kemotaksi sistemlerine de sahip olmaktadır. Kemoreseptöre analog olan fakat, kimyasallar yerine ışık yoğunluğuna karşı duyarlı olan bir **fotoreseptör** ise fototaksi olayının gerçekleşmesini organize etmektedir. Fotoreseptör ile ilgili hipotez ise hücrenin ışığın yoğun olduğu bir çevreye doğru hareket etmesi durumunda fotoreseptör, flagellanın dönmesini etkileyen proteinlerle interaksiyon göstererek hücrenin koşma hareketini sağlamaktadır. Böylece hücre ışığın daha az yoğun olduğu bölgeden daha fazla yoğun olduğu bölgeye yüzerek hareket etmektedir.

Prokaryotlarda Hücre Duvarının Dış Yüzey Yapıları

Tüm bakteri türlerinde bulunmayan, ancak bulunduğu bakteriye önemli işlevsel özellikler kazandıran hücre yapıları bulunmaktadır. Bu grup hücre yapıları arasında, yerleşim yeri bakımından hücre duvarı yüzeyinde yer alan oluşumlardan bazıları, hücrenin dış ortam koşullarına karşı korunmasında rol oynarken (glikokaliks yapılar gibi), bazıları da hücrelere hareket yeteneği (flagellum gibi) ve yüzeylere tutunma (pilus gibi) özelliği kazandırır. Prokaryotik hücrelerin hücre duvarının yüzeyinde bulunan yapılar başlıca fimbriyum, pilus, kapsül ve mukus salgısı gibi yapıları içermektedir.

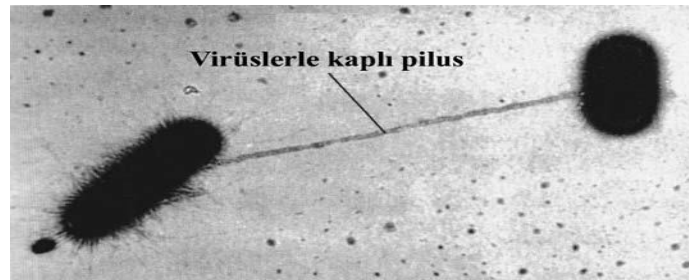
Fimbriyum ve pilus

Bir çok gram-negatif bakteri (nadiren gram-pozitif bakteriler), hücre yüzeyinde flagelluma göre daha ince, kısa ve kırılkan, tüy görünümünde yapılara sahiptir. Bir hücrede çok sayıda (örneğin 1000 kadar) olabilen bu yapılara **fimbriyum** (çoğulu fimbria) veya **pilus** (çoğulu pili) adı verilir. Fimbriyum ve pilus, flagellumdan farklı olarak hücrenin hareket etmesinde rol almazlar. Flagelluma oranla daha kısa olan fimbriyumlar, flagellum gibi proteinlerden oluşmaktadır. Fimbriyumların fonksiyonları kesin olarak bilinmemekle birlikte, fimbriyuma sahip olan bazı patojenlerin hayvan dokularına tutunmasında ve bu organizmaların katı yüzeylere tutunmasında rol aldığı ile ilgili bazı deliller bulunmaktadır (Şekil).



Şekil: Flagellum ve fimbria taşıyan bir *Salmonella typhi* hücresinin bölünme esnasındaki elektron mikroskobu görüntüsü.

Pilusların yapısını, heliks konfigürasyonuna sahip **pilin** adı verilen ve flagelline nazaran proteinik olan birimler oluşturmaktadırlar. Bu nedenle piluslar, yapısal olarak fimbriyumlara benzemektedirler fakat, genel olarak fimbriyumlardan daha uzundurlar. Ayrıca pilusların hücre yüzeyindeki sayıları da fimbriyumlar kadar fazla olmayıp, genellikle bir hücre yüzeyinde bir veya birkaç tane pilus bulunmaktadır. Pilusların konjugasyon yapan hücrelerin birbirlerine tutunmalarında rol oynadığı bilinmektedir. Konjugasyonda rol alan eşey piluslarının yapısı, hücrenin yüzeylere tutunmasını sağlayan fimbriyumların yapısından farklıdır. Bu farklılıkların başında eşey piluslarının çaplarının (9-10 nm) fimbriyumlarınkinden daha kalın olması gelmektedir. Ayrıca, eşey piluslarının bir bakteride varlığı, o bakteride **eşey faktörü** adı verilen plazmid varlığına bağlıdır (**F plazmid**). Eşey pilusları transdüksiyon ve konjugasyon denilen, bakteriler arasındaki genetik rekombinasyonların gerçekleşmesini sağlayan olaylarda rol oynar. Transdüksiyon olayında, eşey pilusları bakteriyofajın bakteri hücrelerini tanımasını ve bağlanmasını belirleyen reseptörleri üzerinde bulundurulur. Konjugasyon olayında, bakteriler arasında genetik materyal alışverişini sağlayacak konjugasyon köprüsünün kurulmasında eşey pilusları işlev görmektedir. Bu eşey piluslarının üzerinde genetik materyal aktaran fajlara da rastlanmaktadır (Şekil).



Şekil: *E. coli* hücresindeki pilusların görünümü.

Parakristalin yüzey tabakası (S-Tabakası)

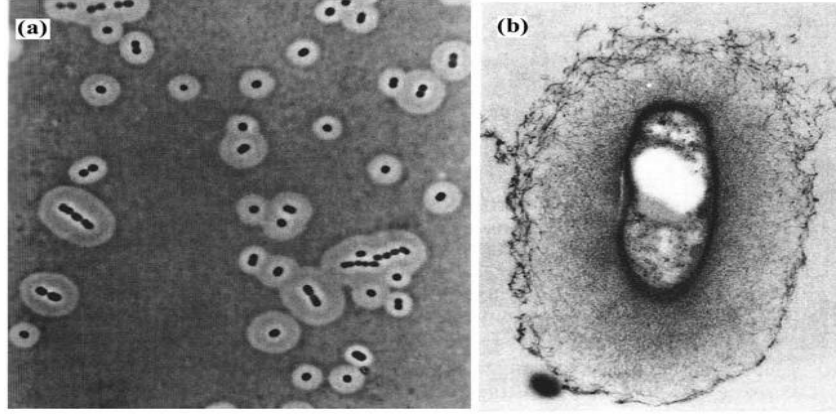
Birçok prokaryot, iki-boyutlu düzendeki proteinden oluşan bir hücre yüzey tabakası içermektedir. Bu tabaka ise **S-tabakası** olarak adlandırılmaktadır. S-tabakası, *Bacteria* domaininin neredeyse bütün filogenetik gruplarının temsilcilerinde belirlenmiş olup, *Archaea* üyeleri arasında çok daha yaygın olarak bulunmaktadır. *Archaea* üyelerinin bazı türlerinde ise S-tabakası, aynı zamanda hücre duvarını oluşturmaktadır. S-tabakası kristal bir görünüme sahip olup, bu tabakayı oluşturan protein veya glikoprotein alt-birimlerinin yapısına ve sayısına bağlı olarak hegzogonal, tetragonal veya trimetik yapıda farklı simetriler göstermektedir.

S-tabakası muhtemelen, hücre ile hücrenin bulunduğu çevre arasında bir arayüzey olarak, en azından eksternal bir permeabilite bariyeri olarak fonksiyon göstermekte, küçük moleküllerin geçişine izin verirken büyük moleküllerin geçişini engellemektedir. Ayrıca, patojen bakterilerin de S-tabakasına sahip olduğuna dair deliller bulunmaktadır. Patojen bakterilerin sahip olduğu S-tabakası muhtemelen, ilgili bakterileri konakçı organizmanın savunma mekanizmasına karşı korumaktadır.

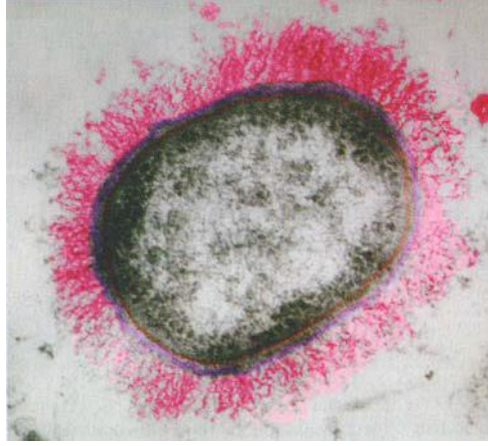
Kapsül ve mukus salgısı: Glikokaliks

Bazı bakteriler biyopolimerlerden çeper dışında gevşek, biçimsiz bir tabaka sentezlerler. Bu tabakalar genellikle farklı polisakkaritlerden oluşmakla birlikte, çok az sayıda da olsa proteinden oluşmaları da bulunmaktadır. Eğer bu tabaka jelatinimsi, mukoz yapıda, net olarak belirlenebilen ayrı bir tabaka halinde ve yıkama ile hücre yüzeyinden kolayca uzaklaştırılamayan bir yapıda ise **kapsül**; düzgün bir organizasyon göstermeyen, viskoz ve yıkama ile hücre yüzeyinden kolayca uzaklaştırılabilen bir yapıda ise **mukus salgısı** adı verilmektedir (Şekil).

Glikokaliks ise hücreleri dıştan saran, polisakkarit-içeren materyaller için kullanılan bir terimdir (Şekil). Bu tabakaların kompozisyonu ise farklı organizmalarda değişiklik göstermektedir. Ayrıca, bir organizmadaki glikokaliks tabakanın yapısı, kimyasal özelliğine bağlı olarak ince veya kalın, sert veya esnek olabilmektedir. Bu nedenle, yüzey tabakalarının varlığı negatif boyama tekniği ile boyanan hücrelerde ya da özel kapsül boyası ile boyandığında ışık mikroskobu altında kolaylıkla gözlenebilir. Bu amaçla kapsülden içeri giremeyen bir boyanın (çin mürekkebi, nigrosin, Hint boyası, Rutenyum kırmızısı, Kongo kırmızısı gibi) kullanılması gerekmektedir. Bazı *Bacillus* türlerinde kapsül polimerleri proteinik, bazılarında ise polisakkaritlerinden ibarettir (Tablo).



Şekil: Bakteriyal kapsül. **(a)** Hint boyası ile negatif olarak boyanmış ve faz-kontrast mikroskopunda gözlenen *Acinetobacter*'de kapsül yapısının gösterilmesi. **(b)** Rutenyon kırmızısı ile boyanmış bir *Rhizobium trifolii* hücreindeki kapsül yapısının elektron mikroskopundaki görüntüsü.



Şekil: Gram-negatif bir bakteride glikokaliks.

Tablo: Bazı bakterilerde görülen kapsül yapısı ve birimleri.

Organizma	Kapsül	Kimyasal alt-birimleri
<i>Bacillus anthracis</i>	Polipeptit	D-Glutamik asit birimleri
<i>Leuconostoc mezenteroides</i>	Dekstran	Glukoz birimleri
<i>Streptococcus salivarius</i>	Levan	Fruktoz birimleri
<i>Acetobacter xylinum</i>	Selüloz	Glukoz birimleri
<i>Enterobacter aerogenes</i>	Kolanik asit	Glukoz, Fruktoz, Glukuronik asit

Glikokaliks yapılar, bakteriye doğal koşullarda bazı avantajlar sağlar. Örneğin, fagositoza karşı hücreyi koruduğu gibi *Streptococcus pneumoniae* örneğinde olduğu gibi bakteriye patojenite özelliği de kazandırır. Ayrıca kapsül, mukus salgısına göre daha az solubil (çözünen) ve hidrate olabilen (su emen) polimerlerden oluştuğu için, doğal koşullarda karşılaşılabilecek kurumaya karşı hücreyi korur. Bunlara ek olarak kapsül gibi glikokaliks yapılar, bulundukları bakteri hücrelerini faj enfeksiyonuna, deterjan gibi maddelerin toksik etkilerine karşı da korurlar. Glikokaliks yapılar bu koruyuculuk özelliklerinin yanı sıra, akuatik ortamlarda hücrelerin katı yüzeylere, bitki ve hayvan

dokularına tutunmasını da sağlar. Kapsül oluşturan bakteri kolonileri kaygan, düz ve parlaktır. Bakteriler tarafından oluşturulan polisakkarit salgılar, bitkisel polisakkaritlere göre biyolojik parçalanmaya daha dayanıklıdır. Bu polisakkaritler toprak dengesini sağlamakta ve bitki kökleri tarafından emilerek bitkilerin büyüme ve beslenmelerinde yardımcı olmaktadır.

Birçok gram-pozitif ve gram-negatif bakterilerin hücre yüzeylerinde düzgün bir organizasyon göstermeyen, gelişigüzel yapılanmış bir başka tabakaya daha rastlanabilir. Protein ve glikoproteinden oluşan bu gelişigüzel yapılanmış tabaka, bulunduğu bakterileri ortamdaki pH değişimlerine, ozmotik basınca, enzimlere ve *Bdellovibrio* cinsine ait bakterilerin predatör etkisine karşı korumaktadır.

Sitoplazma ve Sitoplazmik Matrikste Yer Alan Yapılar

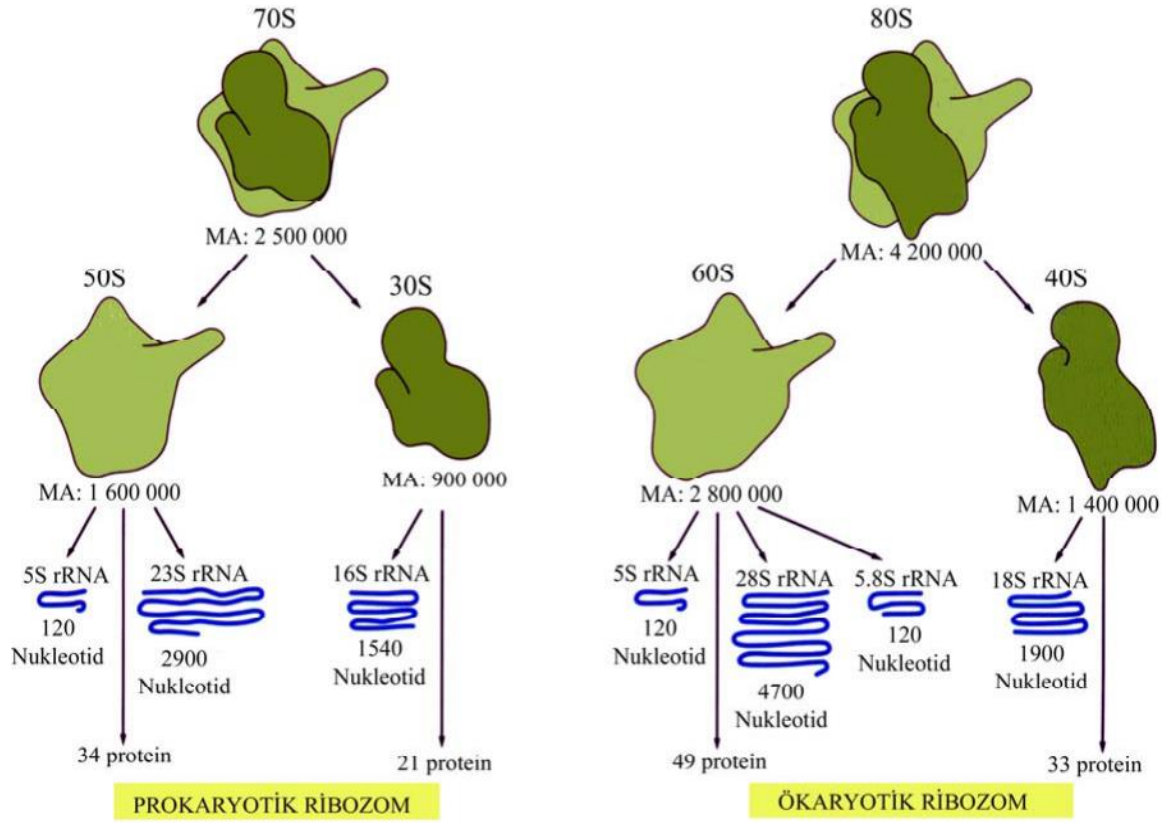
Prokaryotik hücrelerin sitoplazmik matriksinde yer alan yapılar ökaryotik hücreler ile karşılaştırıldıklarında, çeşit bakımından çok sınırlıdır. Hücre lizatları santrifüjlendiğinde (140 000 g'de iki saat) sitoplazmik fraksiyon elde edilir. Bu sitoplazmik fraksiyon içinde membran, sitoplazmik sıvı, depo granülleri (inklüzyon cisimleri), ribozomlar ve bakterilerde kromozom ödevini gören nükleer materyal ve plazmidler bulunmaktadır.

Sitoplazmik sıvı

Bu kısım çeşitli iyonların, amino asitler, proteinler, vitaminler, glikoz, riboz gibi maddelerin bulunduğu bölgedir. Bunlar, protein sentezinin yapı taşları, enerji ve karbon kaynakları ve metabolizma artıklarıdır. Sitoplazmik sıvı içerisinde glikolizis enzimleri, süksinat dehidrogenaz hariç olmak üzere Krebs çemberi enzimleri, ototrof organizmalar da Calvin çemberi (oksijenin fikse edildiği çember) enzimlerinin yanı sıra çözünür RNA (t-RNA) bulunur. Ozmotik konsantrasyonu yaklaşık %10-20'lik sakkaroz çözeltisine eşit olan sitoplazmik sıvının pH'ı ise 7-7,2'dir.

Ribozomlar

Ribozomlar bakteri sitoplazmasında sayı, yoğunluk ve büyüklükleri türe göre değişen 10-20 nm çapındaki yapılardır. Ribozomlar, kimyasal olarak RNA (%63) ve proteinlerden (%27) oluşmuş ribonükleoprotein yapısındaki oluşumlardır. Prokaryotik canlılarda ribozomlar 70S çöktürme sabitinde olup, 30S küçük alt-birim ve 50S büyük alt-birimden oluşmuştur. 30S alt-birimi, yaklaşık olarak 21 kadar değişik protein ve 16S birimlik tek bir çeşit r-RNA (1540 baz) içerir. 50S birimlik büyük alt-birimi ise 34 çeşit protein ve çöktürme sabiti 23S (2900 baz) ve 5S (120 baz) olan iki r- RNA'dan oluşur (Şekil). Ribozomlarda m-RNA'daki mesaja uygun proteinler sentezlenir. m- RNA üzerinde birden fazla sayıda ribozomun sıralanmış şekline **polizom** veya **poliribozom** denir. Prokaryotik canlılarda endoplazmik retikulum olmadığından, ribozomlar tamamen sitoplazma içinde dağılmış olarak veya sitoplazmik membrana bağlı olarak bulunurlar.



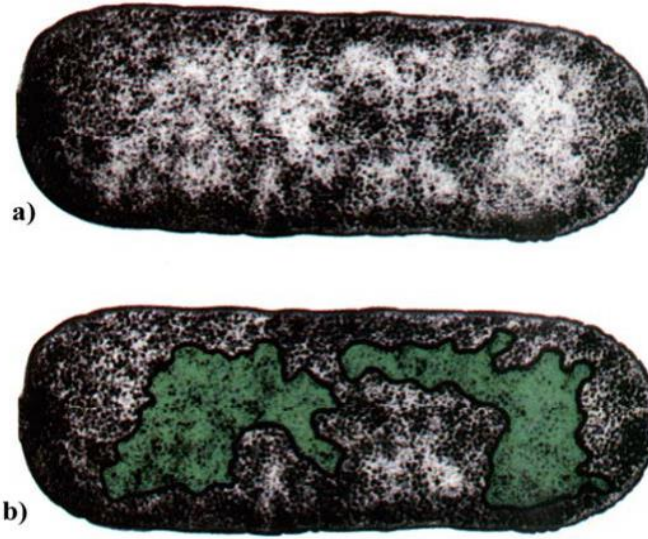
Şekil: Prokaryotik ve ökaryotik organizmalardaki ribozomların yapısal olarak karşılaştırılması.

Ökaryotik hücrelerde ise ribozomlar 80S çöktürme sabitinde olup 40S küçük alt-birim ve 60S büyük alt-biriminden oluşurlar. Küçük alt-birimde 18S birimlik tek bir çeşit r-RNA (1900 baz) ve yaklaşık olarak 33 farklı protein bulunurken, 60S'lik büyük alt-birimde ise 28S (4700 baz) ve 5S (120 baz) olmak üzere iki tip r-RNA ve yaklaşık olarak 49 farklı protein bulunmaktadır (Şekil). Yüksek canlıların ribozomlarındaki protein miktarı prokaryotik hücre ribozomlarına oranla daha fazladır. Protein sentezi yapılacağı zaman, m-RNA ribozomdaki küçük alt-birim üzerindeki oluğa yerleşir. Yüksek Mg konsantrasyonunda prokaryotik hücrelerde 70S, ökaryotik hücrelerde 80S'de tam, bütünlüğü bozulmamış (intakt) ribozomları meydana getirilerek protein sentezi başlatılır.

Nükleoid (Çekirdek materyali)

Klasik nükleus boyaları ile boyanamadığı için, uzun bir süre nükleussuz (akaryotik) denilen bakterilerde çekirdek materyali feulgen reaksiyonu ile ortaya konmuştur. Oysa prokaryotik hücrelerde bulunan genetik materyal, ökaryotik hücrelerde olduğu gibi bir zar içinde paketlenmiş olmadığından, gerçek bir nükleustan söz edilemez. Prokaryotik kromozom, çift-sarmallı çıplak DNA molekülü olup, tek bir halka şeklindeki bu genetik materyal, hücre içinde düzensiz bir yerleşim gösterir. Bu düzensiz yerleşim bölgesine **nükleoid** adı verilir (Şekil). Nükleoid için aynı zamanda **nüklear cisim**, **kromatin cisim**, **nüklear bölge** deyimleri de kullanılmaktadır. Kullanılacak boyama yöntemine göre, değişik boyanma özellikleri gösteren bu bölgenin boyanma özelliği, içerdiği DNA'dan kaynaklanmaktadır. Nükleoid, canlı bakteri hücrelerinde faz-kontrast mikroskopları ile gözlenebilirler. Elektron mikroskobu ile yapılan çalışmalar, bu bölgede yer alan çıplak ve halkasal DNA sarmalının bir ucundan bir mezozom ile temas halinde olduğunu göstermiştir.

Nükleoid bölge üzerine yapılan çalışmalar, bu bölgede %60 DNA'nın dışında bir miktar RNA ve protein bulunduğunu da göstermiştir. Yine *E. coli* ile yapılan çalışmalarda, boyu 1-3 µm olan bu bakterideki halkasal DNA materyalinin 1360 µm boyutunda olduğu ve hücre içine ancak kendi üzerinde yapmış olduğu çok sayıdaki katlanmadan sonra sığıldığı anlaşılmıştır. Bu katlanmalarda, çıplak DNA üzerindeki negatif yükü nötralize eden bazı proteinlerin rol oynadığı belirlenmiştir. Ancak, bu proteinlerin ökaryotlardaki aynı işlevi gören histon proteinler ile aynı olmadığını da bilinmektedir. Yine çıplak prokaryot DNA'sındaki negatif yükün nötralizasyonunda Mg^{2+} ve Ca^{2+} iyonlarının ve ayrıca spermin ve spermidin gibi poliaminli bileşiklerin rol oynadığı ileri sürülmektedir.



Şekil : Bakteriyal nükleoid. (a) *E.coli*'ye ait ince bir kesitin elektron mikroskopundaki görüntüsü. (b) Aynı kesitin nükleoid kısmının renklendirilmiş görüntüsü.

Plazmidler

Plazmidler, hücresel kromozomlardan bağımsız olarak bulunan ve replike olabilen genetik elementlerdir. Plazmidlerin çoğu, çift-zincirli DNA molekülleri olup çoğunluğu dairesel yapıda (Şekil) olmasına rağmen, lineer yapıda olan plazmidler de bulunmaktadır. Plazmidler, iki özellikleri nedeni ile virüslerden ayrılmaktadır. Bu özellikler ise:

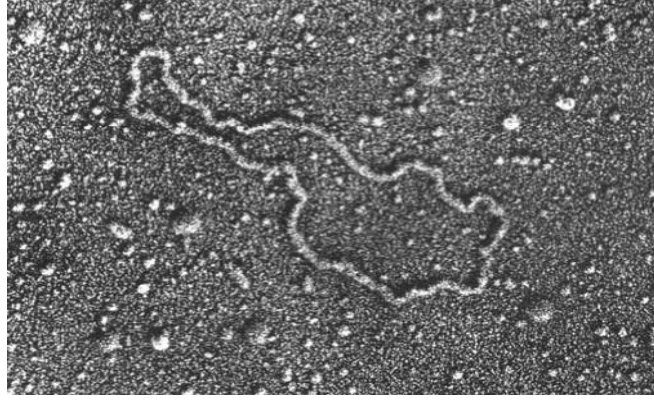
i. Plazmidler, replikasyonları sonucunda bulundukları hücrenin hasarına yol açmazlar, üstelik çoğu zaman bulundukları hücreye yararlı özellikler kazandırır.

ii. Virüslerin ekstrasellüler formları olduğu halde plazmidlerin tamamı intrasellüler yapıdadırlar.

Plazmidler, sadece birkaç ökaryotik organizmada bulunmuş olsa da birçok prokaryotik organizmanın plazmid taşıdığı bilinmektedir. Bazı plazmidler ise gen manipülasyonu ve gen mühendisliği uygulamalarında geniş uygulama alanları bulunmaktadır.

Birçok prokaryotik organizma ise kromozomal DNA'ya ilaveten bir ya da daha fazla sayıda plazmid içermektedir. Bazı plazmidler hücreye antibiyotiklere karşı dirençlilik gibi özellikler kazandıran proteinlerin sentezinden sorumlu genleri içermektedirler. Plazmidlerin

çoğu, sadece birkaç kbp'den (kilo baz-çifti) oluşan, oldukça küçük DNA molekülleri olmasına rağmen, birkaç Mbp'den (mega baz-çifti) oluşan oldukça büyük plazmidler de bulunmaktadır. Buna rağmen, plazmidlerin hiçbirisi içerisinde bulundukları hücrenin kromozomları kadar büyük değildirler. Bu bilgiler ışığında, prokaryotik organizmaların kromozomları basitçe, hücrede bulunan en büyük genetik element olarak tanımlanabilir.



Şekil : Tipik bir dairesel plazmid DNA'sı.

Bakteriyal kromozomun neden oluştuğunun tanımı ise hala ihtilafli olmasına rağmen, gittikçe yaygınlaşan ve kabul gören tanıma göre bakteriyal kromozomlar, “hücrenin hayat döngüsünün bütün aşamalarında gerekli olan metabolik faaliyetlerin gerçekleştirilmesi için gerekli olan genleri bulunduran yapılar” olarak tanımlanmaktadır. Bu tip genler ise zaman zaman **ev sahibi genler** olarak da adlandırılmaktadırlar. Örneğin, DNA giraz enzimini kodlayan gen, hücre için her zaman gerekli olmasına rağmen, bazı antibiyotiklere karşı dirençlilik sağlayan genler ise ancak bu hücrelerin antibiyotik ile karşı karşıya kaldığı özel durumlarda gerekmektedir. Bu tanımlamaya göre, birden fazla kromozoma sahip olan herhangi bir prokaryot organizma, henüz üzerinde tartışılarak benimsenmiş bir ortak görüş ile belirlenememiş olmasına rağmen, bazı prokaryotların birden fazla kromozom içermesi de muhtemeldir.

Mikroorganizmaların genom sekanslarının belirlenmesi sonucunda ortaya çıkan değişik bulguların değerlendirilmesi sonucunda, belki de bazı klasik görüşlerin yeniden düzenlenmesi ve kitapların yeniden yazılması gerekecektir. Çünkü, son zamanlarda yapılan çalışmalardan elde edilen veriler, bakteriyal genomun tanımlanmasında klasik görüş olan “*dairesele tek bir kromozomun yanı sıra zorunlu olmayan fonksiyonlardan sorumlu olan küçük, ekstrakromozomal elementlerden (plazmidler) oluşur*” fikrinin doğru olmadığını ve bazı bakteriyal genomların oldukça kompleks olduğunu göstermektedir. Bunun kanıtlanması ise, her bir genetik elementin (kromozomun) hücre yaşamı için bulunması zorunlu olan genleri tek kopya olarak içerdiğini göstermekle olacaktır. Buna rağmen, birkaç bakteri türünün birden fazla kromozom içerdiğinin belirtileri de elde edilmiş bulunmaktadır. Bu bakterilerden *Rhodobacter sphaeroides*, iki dairesel kromozom taşımaktadır. Bir spiroket olan ve **Lime hastalığına** neden olan *Borrelia burgdorferi* ise genom sekansı tamamı ile belirlenmiş ve yayımlanmış mikroorganizmalar arasında yer almaktadır. *B. burgdorferi* 0,91 Mbp büyüklüğünde, lineer bir kromozom taşımaktadır ve bu kromozom DNA replikasyonu, transkripsiyon, translasyon, çözünmüş maddelerin transport ve metabolizması ile ilgili genleri taşımaktadır. Buna rağmen, bu organizmada hücresel biyosentetik reaksiyonların gerçekleştirilmesini sağlayan genlerin çoğunluğu ise 17 farklı plazmid üzerinde bulunmaktadır. Bazısı dairesel, bazısı lineer olan bu

plazmidlerin büyüklükleri ise 9 ila 56 kbp arasında değişmekte ve toplam büyüklükleri ise 0,5 Mbp'i geçmektedir. Bu durumda sorulması gereken soru ise: Büyük plazmidler, gerçekten ilave kromozomlar mıdır? Bu sorunun cevabı ise ancak uzun araştırmalar ve tartışmalardan sonra verilebilecektir.

Depo granülleri (İnklüzyon cisimleri)

Depo granülleri, organik ve inorganik depo granülleri olarak ikiye ayrılırlar. Organik depo granülleri enerji ve karbon kaynağı deposu ödevi görmekte ve bu granüller bakterilerin geliştirildiği besiyerinin bileşimi ve üreme durumlarına göre sayıca değişmektedir. Depo granüllerden en çok rastlanılanları glukon (glikojen), siyonofisin, lipit, volutin, poli- β -hidroksibütirat (PHB) ve sülfir granülleridir. Bu depo materyalinin haricinde *Siderobacteria* genuslarında demir hidroksitleri depolanmaktadır.

Karbon depo polimerleri

Prokaryotik hücrelerin sitoplazmalarında granüllere veya diğer inklüzyon (depo) cisimlerine sıklıkla rastlanmaktadır. Bu granüllerin ve inklüzyon cisimlerin özellikleri ise organizmadan organizmaya değişmektedir. Fakat, bu yapılar hemen her zaman, enerji depolanmasında ya da biyomoleküllerin yapısal birimlerin depolanmasında fonksiyoneldirler. Depo granülleri faz-kontrast mikroskobu ile doğrudan doğruya görülebilirler fakat, bu yapıların kontrastları boyaların kullanılması ile daha da artırılabilir. Depo granüllerinin elektron mikroskopları ile çok daha iyi bir şekilde gözlenebilirler (Şekil). Hücre içindeki depo granüllerinin çoğu, lipitten meydana gelen, ince ve **birim membran yapısında olmayan** bir membran ile çevrilerek sitoplazmadan ayrılmaktadırlar.

Poli- β -hidroksi bütirat: Prokaryotik organizmalarda en yaygın depo granüllerinden birisi, **poli- β -hidroksi bütirat** (PHB)'dir. Ökaryotlarda sıkça depo materyali olarak rastlanan nötral lipitler (trigliseridler) prokaryotlarda sadece sitoplazmik membran ve çeper yapı taşı olarak bulunur. Bu nedenle, prokaryotlarda depo materyali olarak β -hidroksi bütirik asit'ten meydana gelen ve lipid- benzeri bir yapı olan poli- β -hidroksi bütirat bulunur (Şekil_a). Bu asidin monomerleri ise ester bağları ile bağlanarak uzun PHB polimerlerini oluştururlar. Meydana gelen PHB polimerleri ise granülleri meydana getirecek şekilde agregat oluştururlar. PHB polimerleri içerisindeki monomerlerin sayıları ise organizmaya bağlı olarak C4 ile C18 arasında değişmektedir. Bu nedenle, karbon/enerji depo polimerleri olan bu polimer sınıfı için genel olarak **poli- β -hidroksialkanoat (PHA)** terimi kullanılmaktadır.

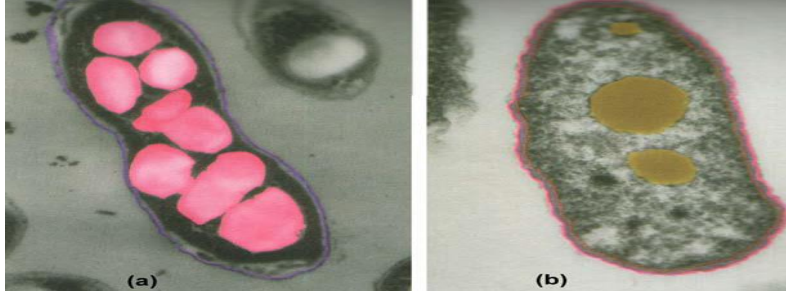
Hem *Bacteria* hem de *Archaea* üyelerini içeren oldukça geniş bir prokaryot grubu PHA'ları üretmektedirler. Bunlar Sudan Siyahı ile siyah, naftol mavisi ile mavi renge boyanırlar. Karbon kaynaklarının dominant olduğu ortamlarda protein sentezi ve büyüme durduğu halde, karbon Emilimi devam etmekte ve PHB granülleri oluşmaktadır. Bu tip hücreler, azotça zengin fakat karbon kaynağının az olduğu ortamlara aktarıldığında, depolamış oldukları PHB granüllerini büyüme için kullanarak gelişimlerini ve üremelerini sürdürmektedirler.

Glikon: Bazı bakteriler azot kaynaklarına göre C kaynaklarının fazla olduğu bir ortamda büyütüldüklerinde, glikozun bir polimeri olan glikon depo ederler. Glikon, hayvanlardaki glikojene benzer bir yapıdadır. Bunlar, periyodik asit ile mavi renge

boyanırlar. PHB depo eden bakteriler glukon depo etmezler, fakat istisnai durumlar da görülmektedir.

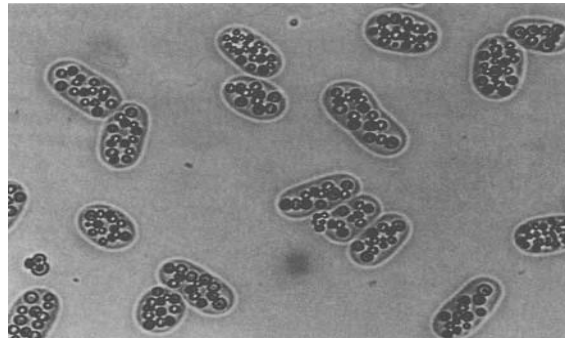
Diğer depo materyalleri

Volütün: Hücrenin fosfor deposu olarak görev yapan volütün (polifosfat), ilk kez *Spirillum volutans*'ta bulunduğu için bu ad verilmiştir ve sonraları birçok mikroorganizmada da rastlanılmıştır. Volütün, inorganik polifosfat zincirlerinden ibaret bir yapıdır. Söz konusu olan polifosfat granülleri, bunu taşıyan bakteriler tarafından nükleik asitler ve fosfolipitler gibi yapısında fosfat grubu içeren bileşiklerin sentezinde gerekli fosfatı sağlamakta kullanılır (Şekil_b). Volütün, metilen mavisi ile kırmızı-menekşe rengine boyanır.



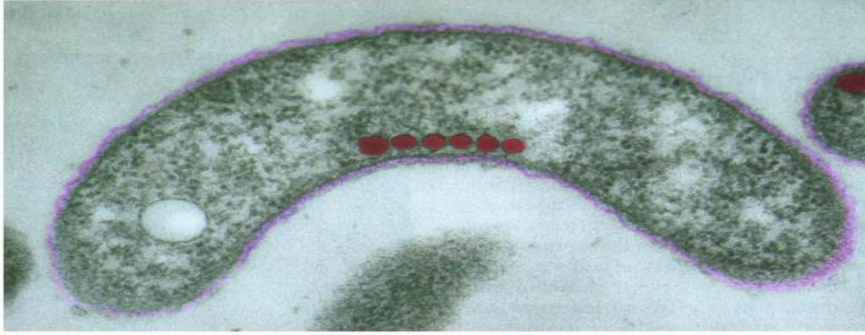
Şekil: (a) *Vibrio* türlerinde polibetahidroksibütirat (PHB) granülleri. (b) *Pseudomonas aeruginosa* hücrelerinde volütün (polifosfat) granülleri.

Sülfür granülleri: Prokaryotların bazıları ise hidrojen sülfid ve tiyosülfat gibi bazı indirgenmiş kükürt bileşiklerini okside edebilmektedirler. Kükürt bileşiklerinin oksidasyonu ise ya enerji metabolizması ile ya da biyosentez ile ilişkilidir. Fakat, her iki durumda da **elementel kükürt** hücre içersinde depolanarak, büyük ve kolaylıkla görülebilir granülleri oluşturmaktadır (Şekil). Hücre içerisinde elementel kükürt depolayan prokaryotların birinci grubu *Beggiotaa thiothyrix* gibi, hidrojen sülfürü (H₂S) elektron (e) kaynağı olarak kullanan fotosentetik mor-kükürt bakterileridir. Elementel kükürt depolayan prokaryotların ikinci grubunu ise fotosentetik olmayan (aerobik kemoototrof) kükürt bakterileri oluşturmaktadır. Bu bakterilerin bulunduğu çevrede indirgenmiş kükürt bileşikleri bulunduğu sürece, hücre içerisinde depolanmış olan kükürt granülleri kullanılmadan kalmaktadır. Buna rağmen, hücrelerin bulunduğu çevredeki indirgenmiş kükürt bileşikleri tükenmeye başladığında, depolanmış olan kükürt oksitlenerek genellikle sülfat (SO₄) bileşiklerine dönüştürülür. Oksitleme işlemi devam ettikçe hücre içerisindeki kükürt granülleri de kaybolmaya başlamaktadır.



Şekil: Mor-kükürt bakterisi *Isochromatium buderi*'de sülfür granüllerinin aydınlık-saha mikroskobundaki görüntüsü.

Magnetozomlar: Magnetozomlar, demir mineral magnetitlerinin (Fe_3O_4) hücre içi kristal partikülleridir (Şekil). Magnetozomlar, bir hücrenin manyetik alana karşı tepki oluşturmalarını sağlayan sürekli bir dipol özelliği kazandırmaktadırlar. Magnetozom üreten bakteriler **magnetotaksi** göstererek, jeomagnetik bir alana yönelerek o yöne doğru hareket edebilirler. Magnetotaksi kelimesi –taksi son eki kullanılmasına rağmen, magnetotaktik bakterilerin kemotaktik veya fototaktik bakterilerdeki sensör sistemlerini kullandığına dair bir delil bulunmamaktadır. Bunun yerine, magnetozomların hücre içindeki pozisyonları, hücrelerin manyetik özellik kazanmasına rol açarak, hücrenin bulunduğu çevrede manyetik alana doğru yönelmesini sağlamaktadır. Magnetozomlar, çoğunlukla akuatik *Bacteria* üyelerinde tanımlanmıştır. Bu bakterilerin çoğu, oksijen konsantrasyonunun oldukça düşük olduğu çevrelerde en iyi şekilde büyümektedirler. Bu nedenle, magnetozomların en temel fonksiyonlarının akuatik hücrelere, oksijen konsantrasyonunun düşük olduğu sedimentlere doğru yönelmesinde rehberlik ettiği düşünülmektedir.



Şekil: Manyetik alana karşı tepki oluşturmayı sağlayan karakteristik magnetozomların görüldüğü *Aquaspirillum magnetobacterium*'un elektron mikroskopundaki görüntüsü.

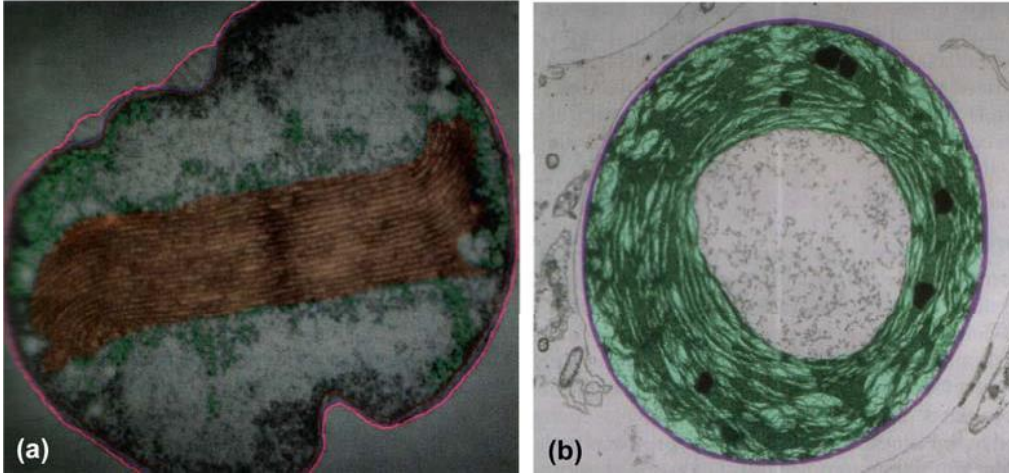
Magnetozomlar ise fosfolipidleri, proteinleri ve glikoproteinleri içeren bir membranla çevrilidirler. Bu membran ise sitoplazmik membran yapısında olduğu gibi birim membran yapısında olmayıp, poli- β -hidroksi bütirat granüllerini saran membran yapısındaki gibi tek katlıdır. Magnetozom membranında yer alan proteinler ise muhtemelen, Fe^{3+} iyonlarının (şelatör) olarak demir iyonlarının çözünür halde hücre içine getirilmesini sağlayarak Fe_3O_4 şeklinde presipitasyonunda rol almakta ve magnetozomların oluşmasını sağlamaktadırlar. Magnetozomların morfolojileri ise bulundukları organizma türüne bağlı olarak değişmektedir. Farklı organizmalarda belirlenen magnetozomların şekilleri ise kare, dikdörtgen veya diken-şekli olabilmekte ve tür- spesifikliğı göstermektedir. Bazı bakterilerde ise magnetozomlar hücre içerisinde zincirler oluşturacak şekilde bulunmaktadır (Şekil).

Prokaryotlarda iç-zar sistemleri

Bakteriler her ne kadar ökaryotik hücrelerde olduğu gibi mitokondri, golgi, lizozom, endoplazmik retikulum v.b. membranlı hücre içi yapılar taşımaları da, yine de bazı küçük hücre içi zar yapılarına bunlarda da rastlamak mümkündür. Bunlar arasında sitoplazma zarının hücre içine kıvrılması sonucu oluşan mezozomlar iyi bilinenlerden birisidir. Hem gram-pozitif hem de gram- negatif

bakterilerde bulunan mezozomların gerçek işlevleri tam olarak bilinmemektedir. Hücrelerde daha çok hücre bölünme bölgesine (septum) yakın bulunurlar ve bazen kromozom ile bağlantılı olarak bulunur. Bu bakımdan bölünme sırasındaki hücre duvarı oluşumu ve kromozom replikasyonu ile ilgili işlevleri olabileceği düşünülmüştür. Hücrenin sekresyon işlevi ile de ilgili olabilecekleri ileri sürülen görüşler arasında bulunmaktadır.

Bazı bakteri gruplarında ise mezozomlardan daha gelişmiş bir iç-zar sistemi bulunmaktadır. Hücre içinde yer alan, daha karmaşık ve yaygın olan bu zar sistemine yüksek solunum aktivitesi gösteren nitrifikasyon bakterilerinde (Şekil_a) ve fotosentetik bakterilerde (Şekil_b) rastlanmaktadır. Nitrifikasyon bakterileri, azot-içeren inorganik bileşikler oksitleyerek ATP üretmektedirler. Fotosentetik bakteriler ise ATP enerjisinin üretiminde ışık enerjisinden yararlanmaktadırlar. Bu nedenle fotosentetik bakterilerde, ışık enerjisinin ATP olarak kimyasal bağ enerjisine dönüştürülmesi iç-zar sistemlerinde gerçekleştirilmektedir. Bu iç-zar sistemleri ise mor- kükürt bakterilerinde olduğu gibi sitoplazmik membranın hücre içerisinde doğru olan uzantılarından, yeşil fotosentetik bakterilerde olduğu gibi silindirik şekilli veziküllerden veya siyanobakterilerde olduğu gibi membranın üst üste katlanması ile meydana gelmiş olabilir (Şekil). Bu tipteki yaygın iç-membran sistemlerinin temel işlevi, yüksek metabolik aktivite için geniş bir zar yüzeyi sağlamaktır.



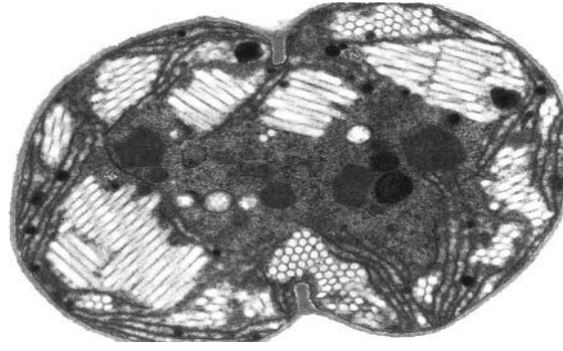
Şekil: (a) Nitrifikasyon bakterisi olan *Nitrosococcus oceanus*'da iç-zar sistemi.
(b) Fotosentetik *Prochloron didemni*'de fotosentetik yeşil pigment içeren iç-zar sistemi.

Gaz vezikülleri

Prokaryotlarda rastlanan bir başka önemli iç-zar sistemini ise hücre içi gaz keseciklerinde görülmektedir. Bunlara daha çok siyanobakterilerde, mor ve yeşil fotosentetik bakterilerde ve bazı halobakteriyumlarda rastlanmaktadır. Bunun yanı sıra göl ve havuzlarda yaşayan bazı fototrofik olmayan bakterilerde de gaz veziküllerine rastlanmaktadır. Bu gaz vezikülleri mikroorganizmaların akuatik ortamda su yüzeyinde kalmalarını ve sucul ortamlarda hareket etmelerini sağlar.

Gaz vezik llerinin yapısı

Gaz vezik lleri  apları ve boyları deęişken olan ię-şekilli yapılar olup, proteinlerden oluşmuştur ve i leri boş olmasına rağmen dayanıklı yapılardır (Şekil). Gaz vezik llerinin boyları farklı organizmalarda 300-1000 nm,  apları ise 45-120 nm arasında deęişmekle birlikte, bir organizmadaki gaz vezik llerinin boyutları az  ok aynıdır. Gaz vezik lleri h crenin sitoplazması i erisinde bulunmakta ve bir h credeki sayısı birkaç taneden birkaç y ze kadar deęişmektedir. Gaz vezik llerinin membran yapısında lipitler bulunmayıp, zar tamamı ile k   k proteinlerden meydana gelmekte ve yaklaşık olarak 2 nm kalınlığındadır. Gaz vezik llerinin zarı, sıvıyı ve     nm   maddeleri ge irmeyen, sadece gazlara kar ı ge irgenlik  zellięi g steren bir yapıdadır. Y ksek basın  altında gaz keseciklerinin zarlarının par alandıęı saptanmı tır.



Şekil: Bir siyanobakteri olan *Microcystis*'de hem enine hem de boyuna k meler olu turan gaz vezik llerinin elektron mikroskopundaki g r nt s .