

Mitokondri, Kloroplastlar ve Peroksizomlar



Do. Dr. Banu MANSUROĐLU

Diğer Plastidler

En tanınmışı olsa da, kloroplastlar **plastidler** adı verilen büyük bir bitki organeller ailesinin yalnızca bir üyesidir. Tüm plastidler kloroplastlarla aynı genoma sahiptirler, ancak yapı ve işlev yönleriyle farklılık gösterirler.

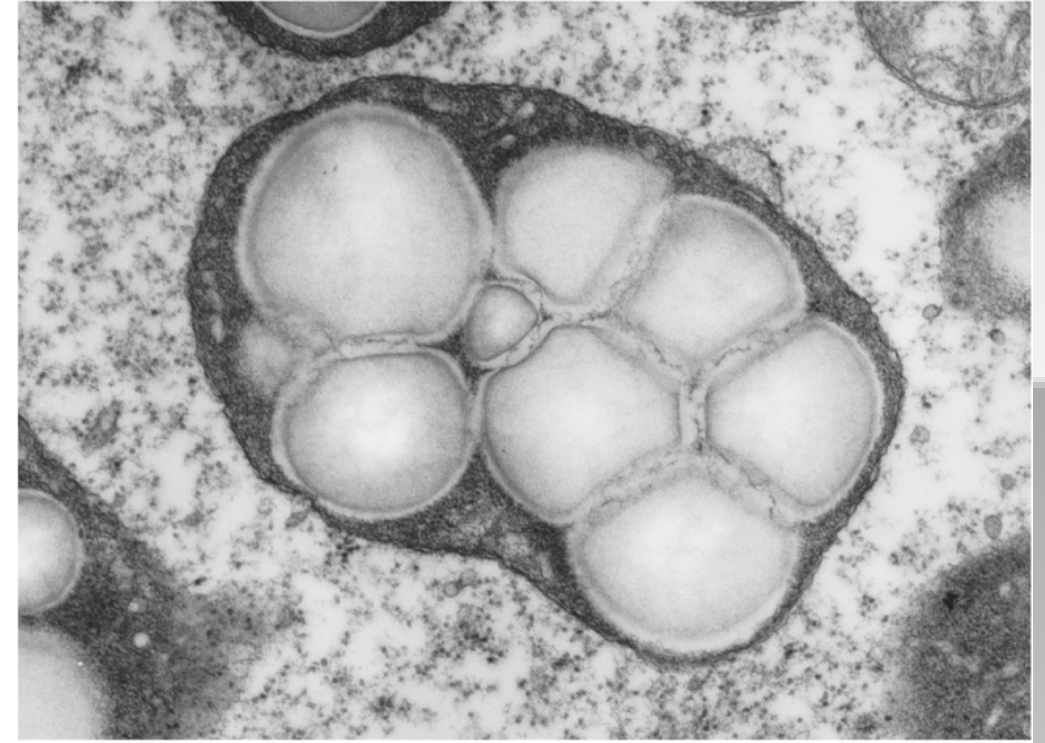
Kloroplastlar fotosentez için özelleşmişlerdir ve iç tilakoid zar sistemine sahip olmalarıyla ayrıcalıklıdırlar. Bitki hücresi metabolizmasının farklı yönlerinde görev alan diğer plastidler (amino asit, yağ asitleri ve lipidler, bitki hormonları, nükleotidler, vitaminler ve ikincil metabolitlerin sentezi gibi) plastid zarfının iki zarıyla çevrilmişlerdir ancak tilakoid zarlara ve fotosentez aygıtının diğer bileşenlerine sahip değildir.

Kloroplast ve amiloplastların elektron mikroskopi ile görüntülenmesi

(A)



(B)



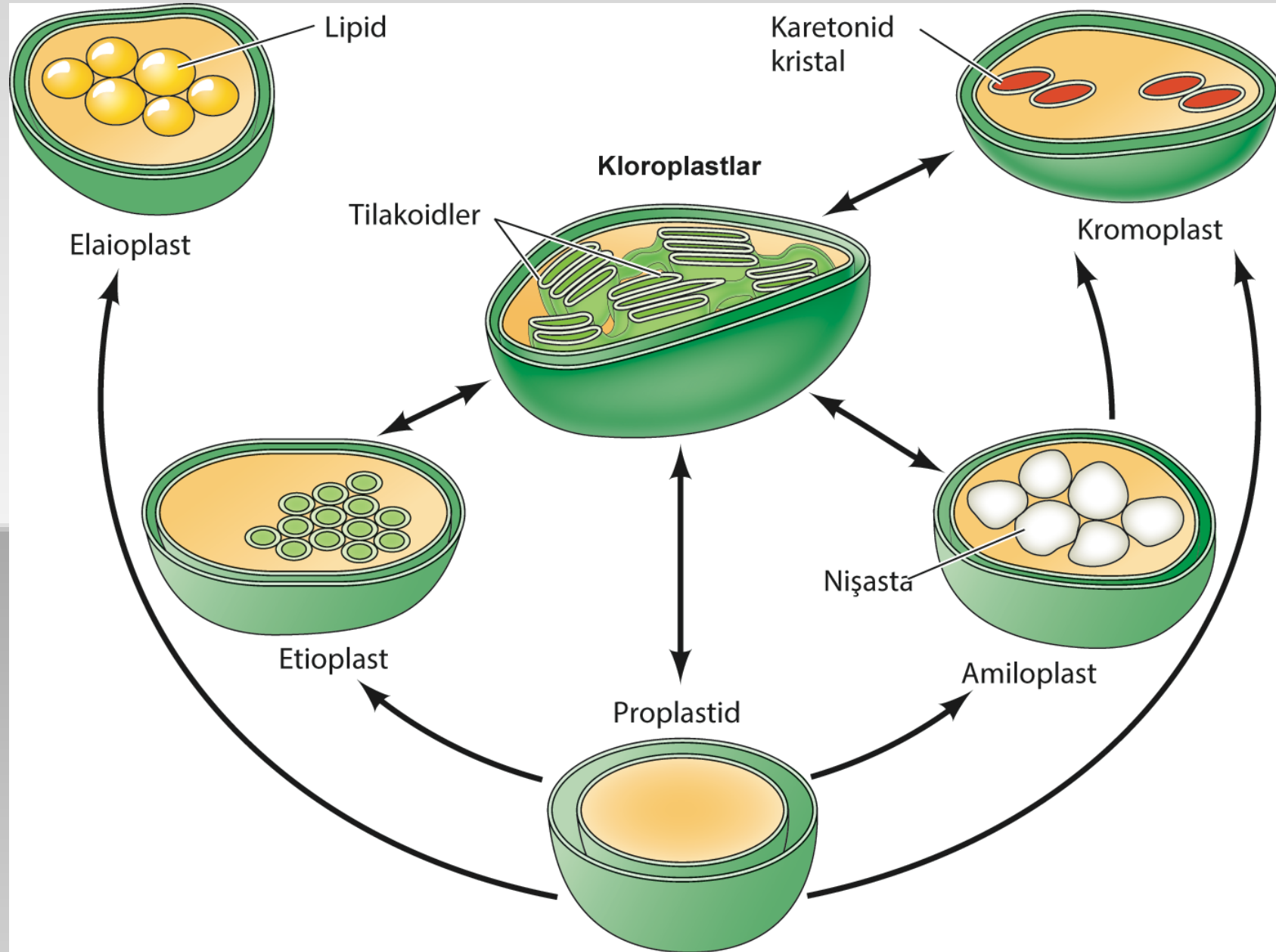
- A. Kloroplastlarda karatenoidlerin depolandığı lipid damlacıkları
- B. Amiloplastlar büyük nişasta granilleri içerir.

Farklı plastid tipleri genellikle içerdikleri pigmentlerin çeşidine göre sınıflandırılırlar. Kloroplastlar klorofil içerdikleri için böyle adlandırılmışlardır.

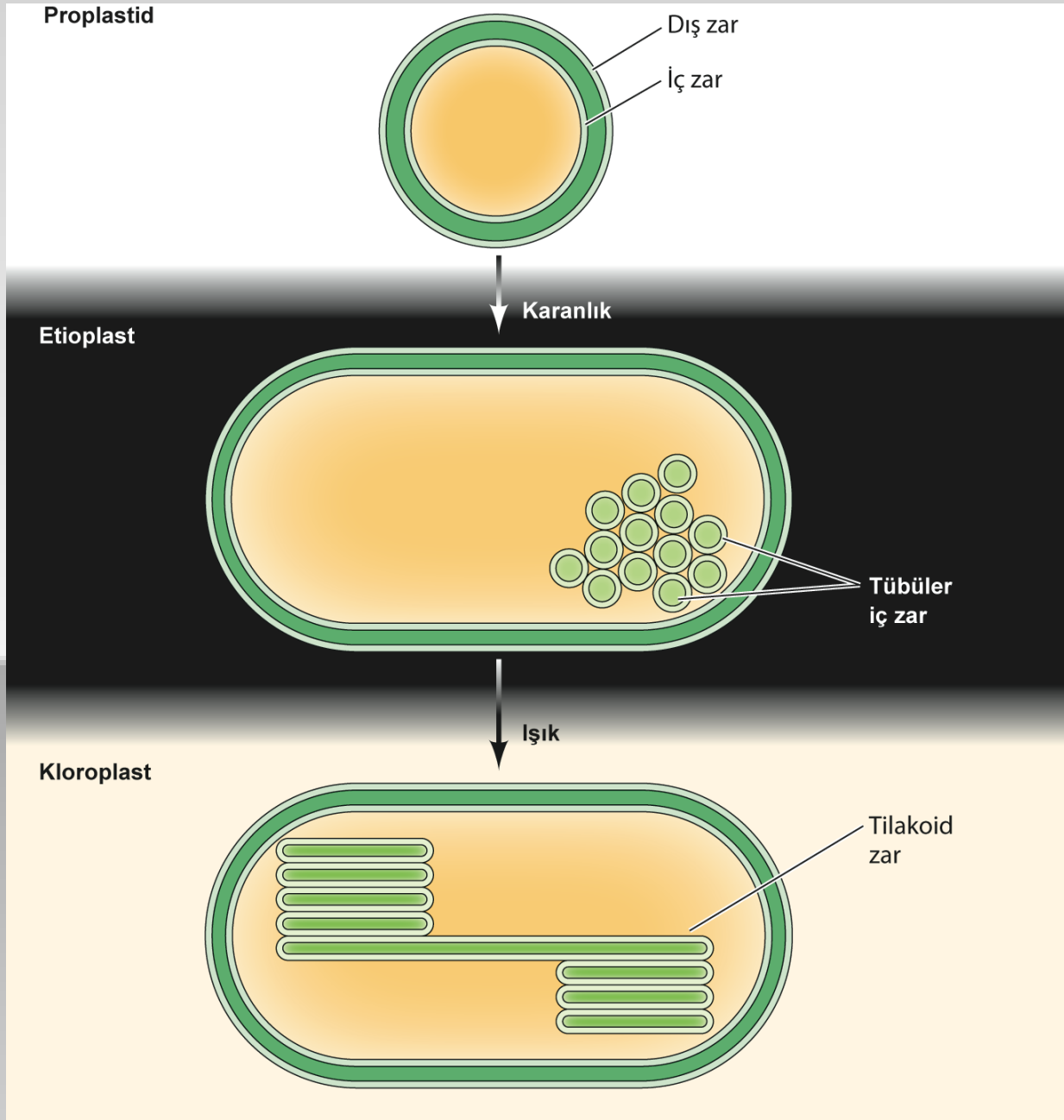
Kromoplastlar, klorofilden yoksundurlar fakat karetonoid içerirler, bazı çiçeklerin ve meyvelerin sarı, turuncu ve kırmızı renklerinin nedenidirler ancak, hücre metabolizmasındaki esas görevleri açık değildir.

Lökoplastlar pigment içermeyen plastidlerdir ve fotosentez yapamayan dokularda çeşitli enerji kaynaklarını depolarlar. **Amiloplastlar** ve **elایoplastlar** lökoplast örnekleridir ve sırasıyla nişasta ve lipid depolarlar.

Kloroplastlar dahil tüm plastidler, bitki kök ve filizlerindeki hızlı bölünen hücrelerde bulunan, küçük (çapı 0,5 ile 1 μm), farklılaşmamış organellerden, proplastidlerden türerler. Proplastidler daha sonra, farklılaşan hücrelerin gereksinimleri doğrultusunda, çeşitli tipte olgun plastidlere dönüşürler. Ayrıca, olgun plastidler bir tipten diğerine değişebilirler. Örneğin, meyvelerin olgunlaşması sırasında kloroplastlardan kromoplastlar gelişir. Bu olay sırasında, yeni tip karotenoidler sentezlenirken klorofil ve tilakoid zarlar yıkılır.



Plastidlerin dönüşümleri
Proplastidler, kloroplastlar, kromoplast, etyoplast ve amiloplastlara gelişebilir. Farklı plastidler diğer tiplere de dönüşebilir.



Kloroplastların gelişimi

Kloroplast yaprakların fotosentetik hücrelerinde bulunan proplastidlerden gelişir. Proplastidler sadece iç ve dış zardan oluşur. Tilakoid zar, kloroplast gelişimi sırasında iç zardaki vezikülün tomurcıklanması ile oluşur. Eğer bitki karanlıkta bırakılırsa kloroplast gelişimi ara evrede (etyoplast) Kalır. Etyoplastta kloroplast bulunmaz ve tübüler iç zardaki yarı kristal dizilere sahiptir. Işık varlığında kloroplast oluşturmak üzere gelişmeye devam eder.

Plastidlerin ilginç bir özelliği de, gelişimlerinin hem çevresel sinyallerle hem de hücre farklılaşmasının doğal programıyla kontrol edilmesidir. Örneğin,yaprakların fotosentetik hücrelerinde proplastidler kloroplastlara gelişir. Bu süreçte, plastid zarfının iç zarfindan tomurcuklanan veziküller tilakoid zarı oluştururken, fotosentez sisteminin çeşitli komponentleri sentezlenir ve birleştirilir. Ancak,kloroplastlar sadece ışık varlığında gelişir. Bitkiler, karanlıkta tutulacak olursa,yapraklardaki proplastidlerin gelişimi, iç zar tübüllerinin yarı kristal kümeler oluşturdukları ancak klorofolin sentezlenmediği bir ara kademede durur. Bu zarlar klorofil öncüllerine sahiptir fakat klorofil sentezlenememiştir. Karanlıkta büyütülmüş bitki daha sonra ışığa tutulacak olursa, etyoplastlar kloroplast oluşturmak üzere gelişmeye devam ederler.

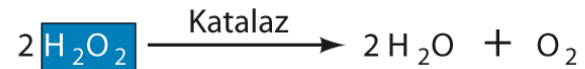
Kloroplastlar ve diğer plastidlerin içinde bulunan proteinlerin çoğu nükleer genler tarafından kodlandığından, plastid gelişiminin kontrolü plastid ve nükleer genom arasında gen ekspresyonunun koordinasyonunu gerektirir. Bu nedenle kloroplast ve diğer plastidler, nükleusa fotosentezde görev alan proteinler gibi plastid proteinleri kodlayan nükleer genlerin transkripsiyonunu düzenleyen sinyaller gönderir. Çekirdeğe doğru gelişen plastid sinyal iletiminden sorumlu mekanizmaların anlaşılması, bitki moleküler biyolojisinin önemli konularından bir tanesidir.

Peroksizomlar

Peroksizomlar küçük,tek bir zarla çevrili organellerdir,enerji metabolizmasının bazı yönleri dahil çeşitli metabolik reaksiyonlarda görev alan enzimleri içerirler.Birçok insan hücresi,hücrenin metabolik aktivitesine bağlı olarak 100-1000 arası peroksizom barındır.Peroksizomların kendilerine ait genomları yoktur ve bütün proteinleri nükleer genom tarafından sentezlenir.Mitokondri ve kloroplastlara benzer şekilde,birçok peroksizom proteini serbest ribozomlar üzerinde sentezlenir ve daha sonra peroksizomlara tamamlanmış polipeptid zincirleri şeklinde gönderilir.Ancak bazı zar proteinleri peroksizoma endoplazmik retikulumdan gönderilir.Ayrıca,mitokondri ve kloroplastlara benzer şekilde,peroksizomlar da bölünerek çoğalabilirler.Ancak bu organellerden farklı olarak hücrede tamamen kaybolsalar bile hızlı bir şekilde rejenere olabilirler.Mitokondri ve plastid proteinleri prokaryotlardaki proteinlere benzerken,peroksizom proteinleri endosimbiyotik kökenlerinden dolayı tipik ökaryot proteinleridir.

Peroksizomların İşlevleri

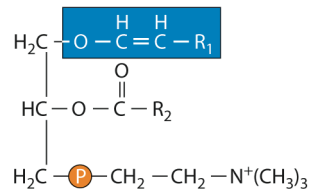
İnsan peroksizomları, belirli dokulara özgü çeşitli metabolik yolaklarda önemli olan 50'nin üzerinde farklı enzim içerir. Başlangıçta peroksizomlar, hidrojen peroksit üretimine yönelik oksidasyon reaksiyonlarının yer aldığı organeller olarak tanımlanmıştır. Hidrojen peroksitin hücre için zararlı olması nedeniyle peroksizomlar aynı zamanda, hidrojen peroksidi suya dönüştürerek veya diğer organik bileşikleri oksitlemek amacıyla kullanarak ayrıştıran **katalaz** enzimini de içerirler. Ürik asit, amino asitler, pürinler, metanol ve yağ asitleri gibi çeşitli substratlar peroksizom içersinde bu gibi oksidatif reaksiyonlarla yıkılırlar. Yağ asitlerinin oksidasyonu, metabolik enerjinin en büyük kaynağı olması nedeniyle özel öneme sahip bir örnektir. Hayvan hücrelerinde yağ asitleri hem peroksizomlarda hem de mitokondride oksitlenirler, maya ve bitki yağ asitlerinin yükseltgenmesi peroksizomlarla sınırlıdır. Memeli peroksizomları, özellikle çok uzun zincirli ve dallanmış yağ asitlerinin yıkımında rol oynar.



veya

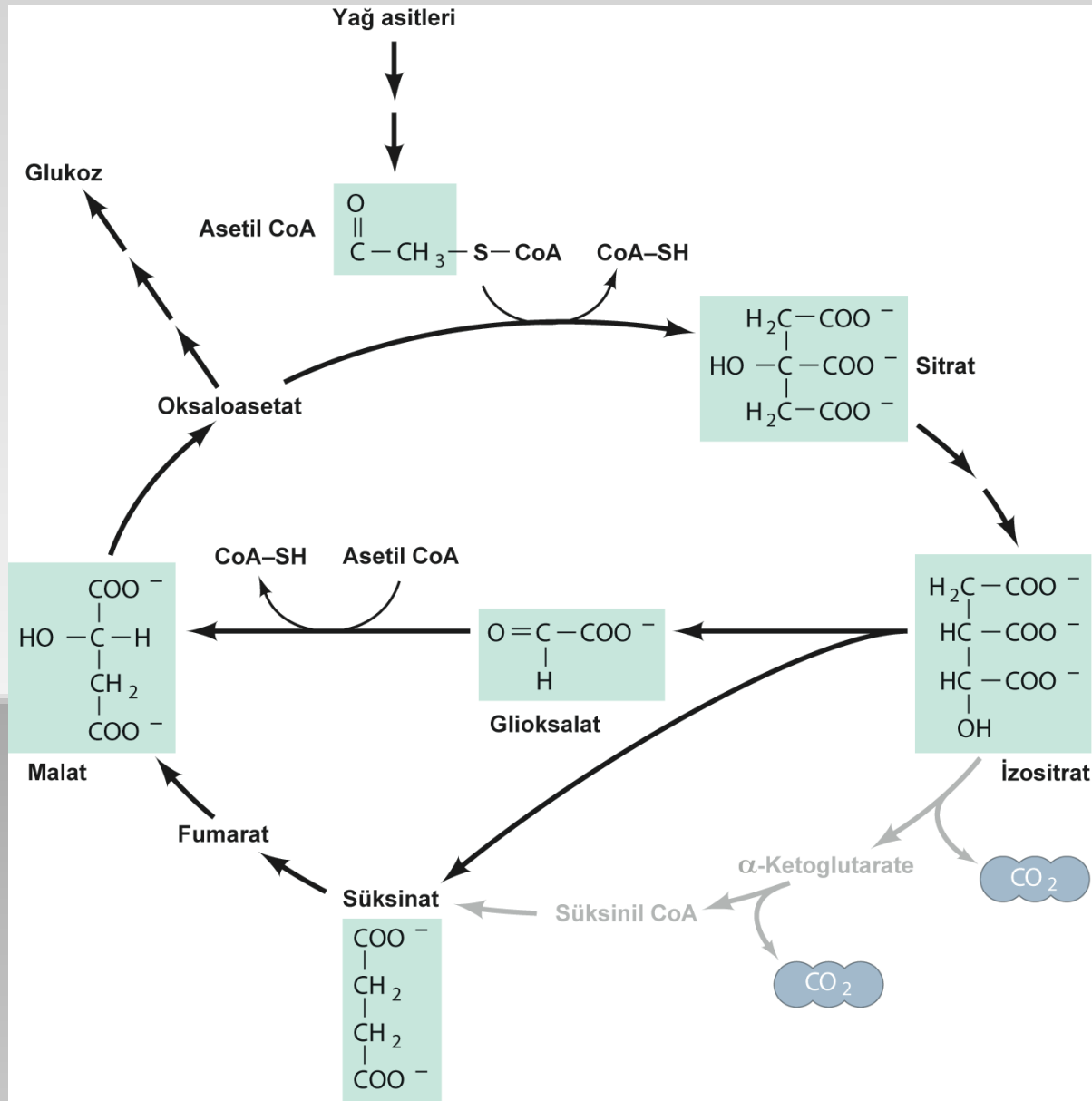


Peroksizomlarda yağ oksidasyonu yağ asitlerinin oksidasyonuna, oksijenden hidrojen peroksit oluşumu eşlik eder. Hidrojen peroksit katalaz tarafından, suya dönüştürülerek ya da diğer organik bileşikleri oksitleyerek ayrıştırır.



Plazmajenin yapısı

Görülen plazmajen fosotidil kolin benzeridir. Ancak, yağ asidi zincirinden biri gliserole ester yerine eter bağıyla bağlanmıştır.



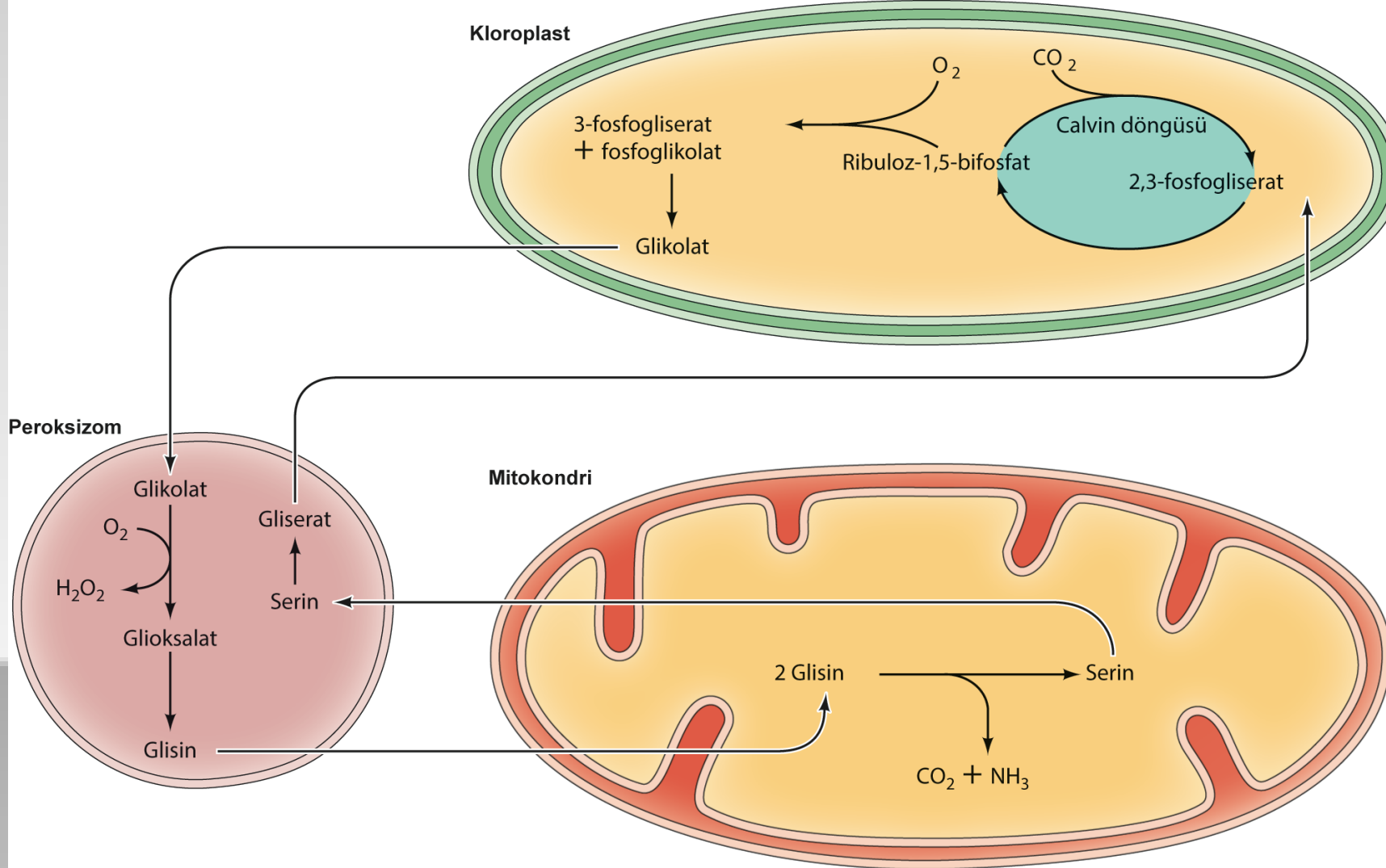
Glioksilat döngüsü

Bitkiler sitrik asit döngüsünün bir çeşidi olan glioksilat döngüsü ile yağ asidinden karbohidrat sentezleyebilirler.

Yükseltgenme reaksiyonları için bir bölme sağlamalarının yanı sıra,peroksizomlar lipidlerin ve lizin amino asidinin biyosenteziyle de ilgilidirler.Hayvan hücrelerinde kolesterol ve dolikol,ER ile birlikte peroksizomlarda da sentezlenir.Peroksizomlar,karaciğerde kolesterolden türetilen safra asitlerinin sentezinde de görev alırlar.Peroksizomlar ayrıca,gliserolle ester bağı yerine eter bağı yapan hidrokarbon zincirlerinden biri olan fosfolipid ailesi plazmojenleri sentezleyen enzimleri de barındırırlar.**Plazmojenler**,her dokuda bulunmamakla birlikte,özellikle kalp ve beyin olmak üzere bazı dokularda önemli zar bileşenleridir.

Peroksizomların bitkilerde özellikle önemli iki işlevi vardır. Birincisi tohumda bulunan peroksizomların depolanmış yağ asitlerinin karbonhidratlara çevrilmesinden sorumlu olması. Bu filizlenen bitkinin büyümesi için gerekli enerji ve ham maddenin sağlanması açısından son derece önemlidir ve **gliksilat döngüsü** adı verilen sitrik asit döngüsünün benzeri olan bir dizi reaksiyonlarla gerçekleşir. İçinde bu döngünün yer aldığı peroksizomlar glioksozom olarak adlandırılır.

İkinci olarak yapraktaki peroksizomlar,fotosentez sırasında ortaya çıkan bir yan ürünü metabolize eden fotosolunum ile ilgilidirler.Fotosentez sırasında karbondioksit Calvin döngüsü denilen bir dizi reaksiyonla karbonhidratlara dönüştürülür.İlk aşama,karbondioksitin iki molekül 3-fosfogliserat oluşturmak üzere,beş karbonlu şeker ribülöz 15-bisfosfat'a eklenmesidir.Ancak bazen ilgili enzim karbondioksit yerine oksijen bağlanmasını katalizleyerek bir molekül 3-fosfogliserat ve bir molekül fosfoglikolat oluşturur.Bu gerçekleştiğinde,fosfoglikolat glikolata dönüştürüldükten sonra peroksizomlara aktarılır ve burada oksitlenerek glisine çevrilir.Glisin daha sonra mitokondriye aktarılır ve burada iki molekül glisin,karbondioksit ve amonyak kaybıyla bir molekül serine dönüştürülür.Serin daha sonra gliserata dönüştürüldüğü peroksizomlara geri döner.Son olarak,gliserat kloroplasta geri gönderilir ve yeniden Calvin döngüsüne katılır.



Fotosolunumda peroksizomların rolü

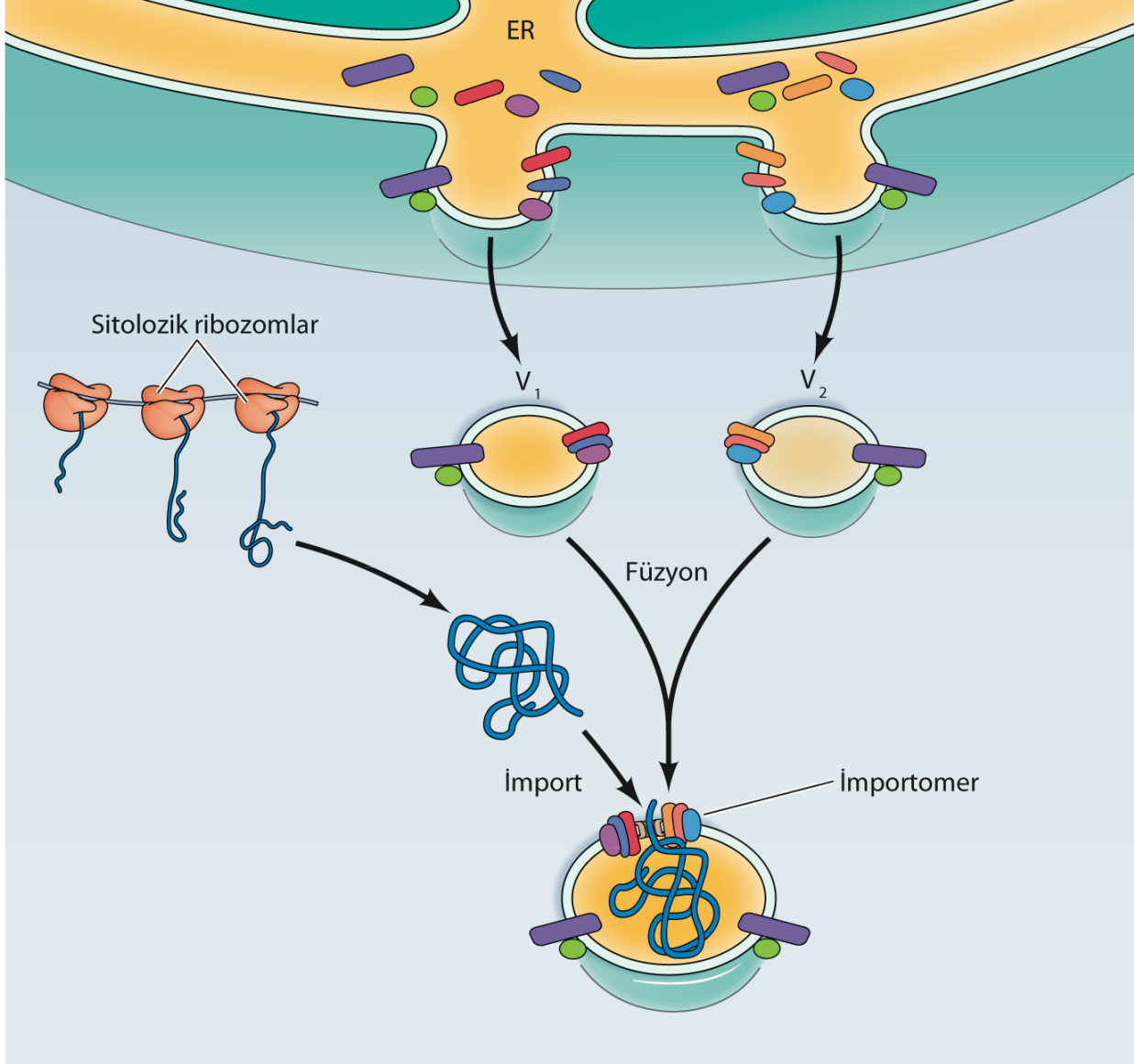
Fotosentez sırasında Calvin döngüsü ile, CO_2 karbohidratlara dönüştürülür ve bu döngü CO_2 'in beş karbonlu bir şeker olan ribüloz 1,5-bifosfata eklenmesi ile başlar. Ancak, bazen ilgili enzim CO_2 yerine O_2 eklenmesini katalizler ve bunun sonucunda iki karbonlu bir bileşik olan fosfoglikolat üretilir. Glikolata dönüşen fosfoglikolat daha sonra peroksizomlara iletilir ve burada oksitlenerek glisine dönüştürülür. Mitokondriye taşınan glisin serine dönüştürülür.

Aslında fotosentezin karřıtı olup,hiç ATP üretmeden oksijen kullanıp karbondioksit oluşturduğundan,fotosolunumun bitkiye bir yararı yoktur.Ancak arada sırada karbondioksit yerine oksijen kullanımı rubisconun doğal özelliğı olduğundan fotosolunum genellikle fotosenteze eşlik eder.Bu nedenle peroksizomlar,glikolat yapısındaki karbonların çoğunun geri kazanılmasını ve kullanılmasını sağlayarak önemli bir rol oynarlar.

Peroksizom yapılanması

Peroksizomların yapılanması serbest sitozolik ribozomlar üzerinde sentezlenen ve ER'den peroksizomlara taşınan proteinler üzerinden gerçekleşir.İç kısımda yerleşen peroksizomal proteinler,serbest sitozolik ribozomlar üzerinde sentezlenir ve daha sonra peroksizomlara alınırlar,ancak birçok peroksizomal transmembran protein peroksizomlara ER'den taşınırlar.Bu transmembran proteinler,metabolitlerin taşınmasında rol oynayan proteinleri ve peroksin ya da Pex proteinleri olarak adlandırılan ve peroksizom yapılanmasında rol oynayan proteinleri de kapsamaktadır.

Birçok transmembran proteini önce ER'ye doğru ilerler ve ER zarına yerleşir. Daha sonra ER'nin belli bir bölgesinden veziküller halinde tomurcuklanır. Peroksizomal ER'den vezikül tomurcuklanması, ER'den tomurcuklanan diğer veziküllerden COPII kılıfına sahip olmaması ve peroksizom üzerinden oluşması yönüyle ayrılır. Peroksizomal ER'den gelen veziküller golgi aygıtına hedeflenmek yerine, matriks proteinlerinin içeri alınabileceği peroksizomları oluşturmak üzere birleşir.

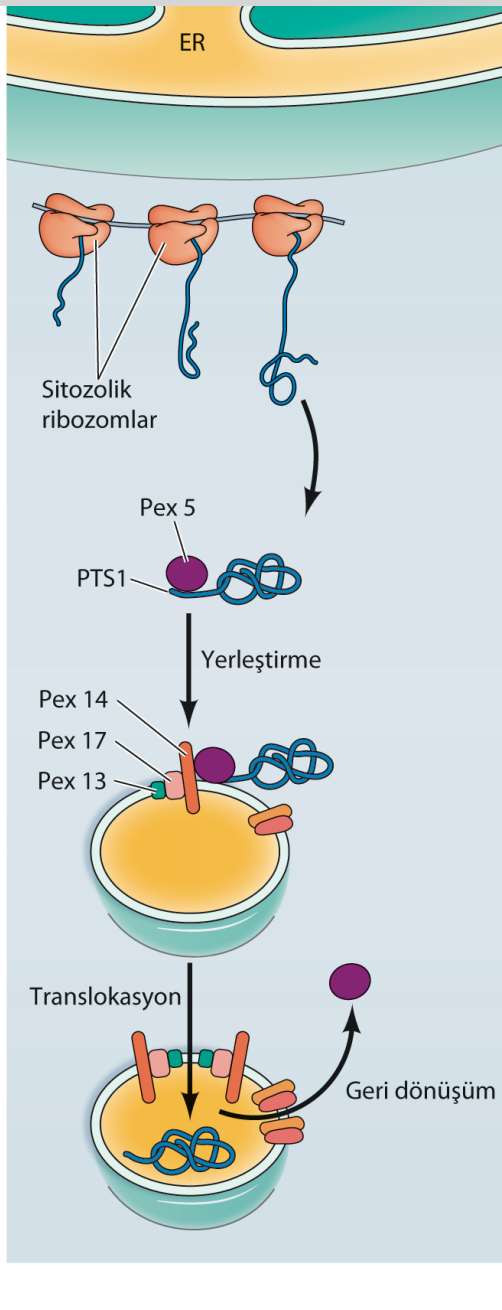


Peroksizomların birleşmesi

Proksizomların transmembran proteinleri ER'den köken alır. Farklı transmembran proteinleri taşıyan iki farklı tip vezikül (v1 ve V2) fonksiyonel bir peroksizom oluşturmak üzere birleşir. Bu farklı proteinlerin birleşimi sitozolik ribozomlar üzerinde sentezlenen, iç peroksizom proteinlerinin içeriye alınmasını sağlayan bir düzeneği oluşturur.

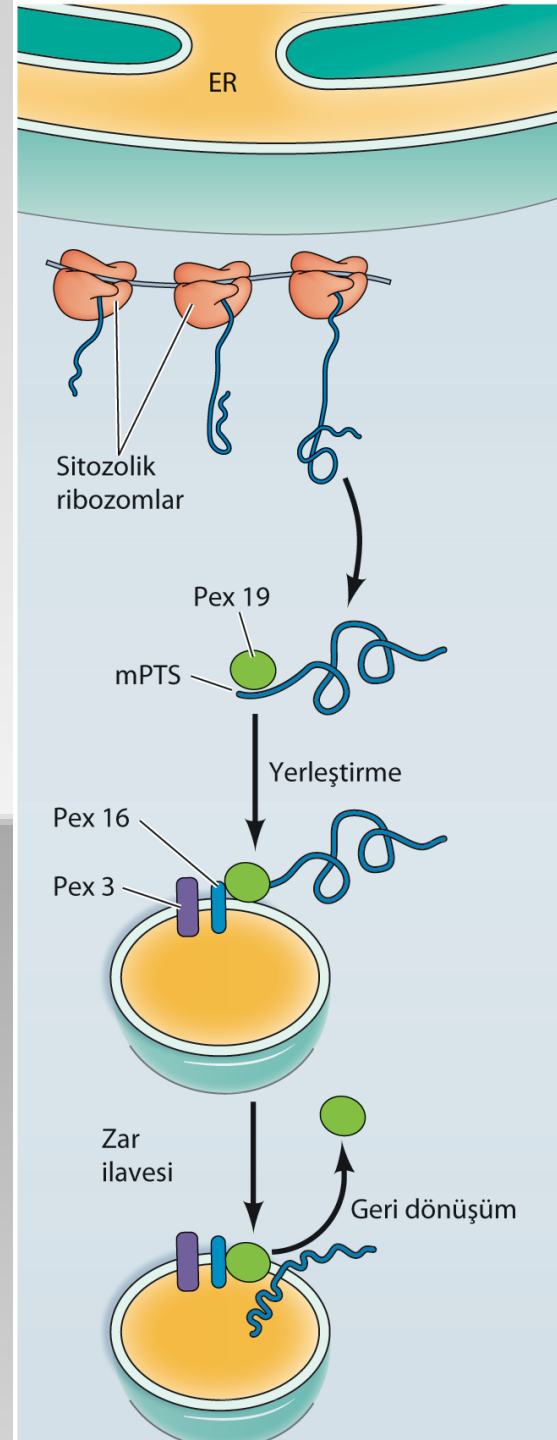
Peroksizom matriks proteinlerinin translasyonu serbest sitozolik ribozomlar üzerinde gerçekleşir. Daha sonra, tamamlanmış ve katlanmış polipeptidler olarak peroksizomlara alınırlar. Bu proteinler peroksizomlara, mayadan insana kadar korunmuş olan iki yolak üzerinden hedeflenirler. Birçok protein peroksizomlara karboksi uçlarındaki Ser-Lys-Leu basit amino asit dizisi (peroksizom hedef sinyali 1, PTS1) ile hedeflenir. Az sayıda protein ise amino uçlarındaki dokuz amino asitten oluşan sekans (peroksizom hedef sinyali 2, PTS2) ile hedeflenir. PTS1 ve PTS2, farklı sitozolik reseptörler olan sırasıyla Pex5 ve Pex7 peroksinleri tarafından tanınır. Peroksizomlara protein translokasyonu zar üzerinden büyük proteinlerin ve protein komplekslerinin geçişinde aracılık eder. Pex5/kargo kompleksi önce peroksizom zarı üzerinde, diğer 3 peroksini içeren bir bağlanma kompleksine bağlanır. Pex5 ve Pex14 sonrasında kargonun zar üzerinde kargonun peroksizoma geçeceği bir por oluşturur. Pex5, zardaki diğer Pex proteinleri tarafından geri dönüşür ve sonraki kargo alım döngülerinde kullanılır.

İç matriks proteinleri ve bazı peroksizom zar proteinleri sitozolik ribozomlar üzerinde sentezlenir. Bu proteinler, Pex19 sitozolik reseptörü tarafından tanınan ve peroksizom zarını hedefleyen bir sinyale sahiptir. Pex19/kargo kompleksleri peroksizom zarındaki Pex3 ve Pex16 tarafından tanınır. Pex19, kargo proteinlerinin lipid çift tabakaya dahil olmasının yanı sıra, kompleksler halinde yapılanmalarına aracılık eder.



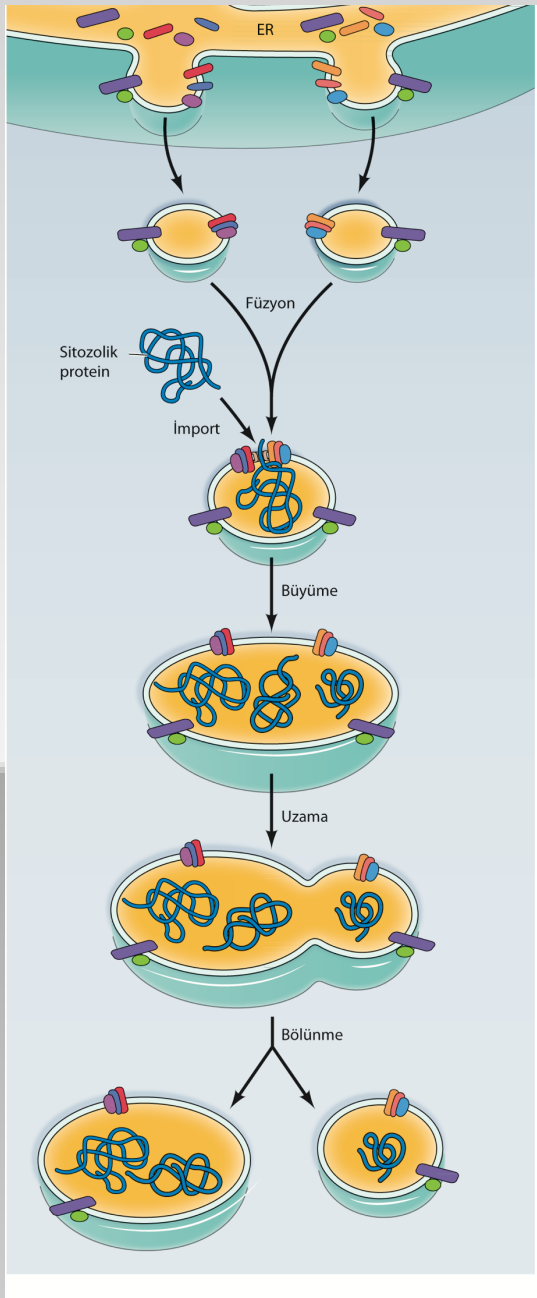
Peroksisomal matriks proteinlerinin içeriye alınması

PTS1 hedefleyici sinyal içeren peroksisomal matriks proteinleri Pex5 sitozolik reseptörü tarafından tanınır. Pex5/kargo kompleksi peroksisom zarı üzerindeki komplekse (pex13, pex14 ve Pex17) bağlanır. Pex5 ve Pex14 zar üzerinde bir por oluşturur ve kargo proteini peroksisoma aktarılır. Pex5 daha sonra sitozole geri döner.



Peroksisom zar proteinlerinin sitozolden alınması (import)

Sitozoldaki ribozomlar üzerinde sentezlenen peroksisomal zar proteinleri, Pex19 sitozolik reseptörü tarafından tanınan mPTS hedefleyici sekansına sahiptir. Pex19/kargo kompleksleri peroksisom zarındaki Pex3 ve Pex16'ya bağlanır. Pex19, kargonun zara yerleşimini ve lipid çift tabaka içerisindeki protein komplekslerinin birleşmesini düzenler. Pex19 sonra sitozole geri döner.



Yeni peroksizomlar ER'den vezikül tomurcuklanmasını takip eden matriks proteinlerinin içeri alınmasıyla oluşabildiği gibi eski peroksizomların büyüme ve bölünmesi ile de oluşabilir.

Hem yeni peroksizomların de novo oluşumu, hem de mevcut peroksizomların büyüme ve bölünmesinin hücrenin farklı metabolik gereksinimlerine yanıt vermesiyle peroksizom popülasyonunun korunmasına katkı sağladığı düşünülmektedir.