

**X.D.Abdullayev, R.İ.Xəlilov, N.M.Musayev, Q.İ.Əlizadə,  
N.M.Zeynalova, N.K.Köçərli**

# **BİOFİZİKA**

**Universitetlərin biologiya fakültəsində təhsilin bakalavr  
pilləsi üçün dərslik**

*(professor R.Ə. Həsənovun elmi redaktəsi ilə)*

*Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyinin  
21.07.2017-ci il tarixli, 208 sayılı əmri ilə təsdiq  
olunmuşdur*

**B A K I - 2 0 1 7**

**Rəyçilər:**

**BDU-nun Optika və molekulyar fizika kafedrasının professoru  
f.-r.e.d. , prof. N.M.Qocayev**

**AMEA-nın Fizika İnstitutunun  
Ekoloji Biofizika laboratoriyasının  
müdiri, b.e.d. prof. T.M. Hüseynov**

**Müəllif kollektivi:**

**prof. X.D.Abdullayev,  
prof. R.İ.Xəlilov, prof. N.A.Musayev,  
dos. Q.İ.Əlizadə, dos. N.M.Zeynalova,  
dos. N.K.Köçərli**

**Biofizika.Dərslik.** Bakı: Bakı Universiteti Nəşriyyatı, 2017, 440 s.

Bakı Dövlət Universitetinin biofizika və molekulyar biologiya kafedrasının professor-müəllim heyəti tərəfindən yazılmış “Biofizika” dərsliyində canlı aləmdə populyasiya, hüceyrə, orqanoid, molekulyar səviyyədə baş verən proseslərin riyazi, fiziki-kimyəvi şərhə verilmişdir. Dərslik kafedranın əməkdaşları tərəfindən dərc edilmiş tədris proqramı əsasında yazılmışdır. Dərslikdə Biofizikanın problemləri, inkişaf mərhələləri, bioloji proseslərin kinetikasi, termodinamikası və onların biologiyaya tətbiqi, molekulyar biofizika, membran proseslərinin biofizikası, fotobioloji proseslərin biofizikası, radiasiya biofizikası və ekoloji biofizika bölmələri öz əksini tapmışdır.

Kitabdan bioloq tələbələrlə yanaşı, biofizika sahəsində çalışan mütəxəssislər, magistrantlar, doktorantlar, həmçinin, bitki fiziologiyası, molekulyar biologiya, biokimya sahəsində çalışan mütəxəssislər faydalana bilər.

## M Ü N D Ə R İ C A T

	səh.
<b>MÜQƏDDİMƏ</b>	8
<b>MÜƏLLİFLƏRDƏN</b>	10
<b>GİRİŞ</b>	11
<b>FƏSİL 1. BİOLOJİ PROSESLƏRİN KİNETİKASI</b>	14
1.1 Bioloji proseslərin dinamik xassələri .....	15
1.2 Bioloji sistemlərin dinamik davranış tipləri .....	27
1.3 Fermentativ proseslərin kinetikasi. Mürəkkəb reaksiyaların kinetikasi .....	34
1.4 Fermentativ reaksiyaların kinetikasi. Mixaelis-Menten tənliyi.....	38
1.5 Temperaturun biokimyəvi reaksiyaların sürətinə təsiri. Reaksiyanın aktivləşmə enerjisi .....	58
<b>FƏSİL 2. BİOLOJİ PROSESLƏRİN TERMODİNAMİKASI</b>	62
2.1 Termodinamik sistemlər, onların xarakteristikası .....	62
2.2 Termodinamik potensiallar: daxili, sərbəst və qeyri-sərbəst enerji anlayışları. Entalpiya. Gibbs potensialı .....	64
2.3 Dönən və dönməyən termodinamik proseslər.....	65
2.4 Termodinamikanın birinci və ikinci qanunları .....	66
2.5 Hess qanunu, biologiyada onun əhəmiyyəti .....	70
2.6 Biosferdə vacib enerji çevrilmələrinə ümumi baxış .....	71
2.7 Entropiyanın termodinamik təyini .....	74
2.8 Stasionar hal və termodinamik tarazlıq .....	75
2.9 Fiziki modellərdə stasionar halların xüsusiyyətlərinin xarakteristikası .....	76
2.10 Stasionar halın termodinamik meyarı. Priqojin teoremi .....	77
2.11 Maksvell paradoksu (Maksvell demonu) .....	78
2.12 Qradyent anlayışı .....	79
2.13 Sellər və onların termodinamik tarazlıq yaxınlığında qarşılıqlı təsiri. Onzagerin qarşılıqlı əlaqəlilik münasibəti .....	80
2.14 Sellərin müştərəkliyinin bioloji mənası. Müştərəklik əmsalı .....	81
2.15 Dissipativ funksiya .....	83
2.16 Dissipativ quruluşlar .....	84
2.17 Belousov- Jabotinskiy reaksiyası .....	85

2.18	Entropiya və bioloji informasiya .....	87
2.19	Bioloji nizamlılıq .....	89
<b>FƏSİL 3. MOLEKULYAR BİOFİZİKA</b>		<b>91</b>
3.1	Makromolekullar arasında qarşılıqlı təsir .....	91
3.2	Qaz molekulları arasında Van-der-Vaals qarşılıqlı təsiri .....	92
3.3	Oriyentasiya qarşılıqlı təsiri .....	93
3.4	İnduksiya qarşılıqlı təsiri .....	95
3.5.	Dispersiya qarşılıqlı təsirləri .....	96
3.6	Məhlulda makromolekulların qarşılıqlı təsiri .....	98
3.7	Qeyri-müəyyənlik prinsipi .....	99
3.8	Materiyanın və şüalanmanın dualizmi .....	100
3.9	Şredingerin dalğa bərabərliyi .....	101
3.10	Kvant ədədləri və enerji səviyyələri .....	102
3.11	Atomların elektron quruluşu və dövrü sistem (Paulinin müstəsnaqlıq prinsipi) .....	104
3.12	Sadə birləşmələrin və biopolimerlərin fəzada təşkili, dinamik xassələri. Kovalent rabitələr .....	105
3.14	Orbitlərin hibridləşməsi və molekulun fəza quruluşu .....	106
3.15	Makromolekullar və yüksək elastiklik .....	110
3.16	Daxili fırlanma və fırlanma izomerliyi .....	111
3.17	Hidrogen rabitəsi və suyun quruluşu .....	114
3.18	Qlobul və yumaq .....	116
3.19	Polipeptid zəncirinin konformasiyası .....	118
3.20	Zülal qlobulu və hidrofob qarşılıqlı təsir .....	119
3.21	Fibrilyar zülallar .....	121
3.22	Nuklein turşularının biofizikası. Nuklein turşularının molekulyar quruluşu .....	122
3.23	İkiqat spiraldə molekul daxili qarşılıqlı təsir .....	123
3.24	DNT-nin denaturasiyası .....	124
3.25	DNT-nin renaturasiyası .....	125
3.26	DNT-nin reduplikasiyası .....	125
<b>FƏSİL 4. MEMBRAN PROSESLƏRİNİN BİOFİZİKASI</b>		<b>127</b>
4.1	Bioloji membranların molekulyar təşkili .....	127
4.2	Mozaika modeli .....	131
4.3	Bioloji membranların fəza keçidləri .....	136
4.4	Bioloji membranlarda molekulyar qarşılıqlı təsirlərin tipləri .....	141
4.5	Biomembranlarda qeyri-elektrolitlərin diffuziyası .....	143
4.6	Diffuziya əmsalı ilə membranda daşınan maddənin molekulyar parametrləri arasında əlaqə .....	145

<b>4.7</b>	Asanlaşmış diffuziya .....	146
<b>4.8</b>	Biomembranla sərhəddə potensialın və ionların konsentrasiyasının paylanması .....	148
<b>4.9</b>	İkiqat elektrik təbəqəsinin nəzəriyyələri .....	149
<b>4.10</b>	Qui-Çepmen nəzəriyyəsi .....	150
<b>4.11</b>	Ştern nəzəriyyəsi .....	153
<b>4.12</b>	Biomembranlarla ayrılmış fazalar arasında ion tarazlığı. Elektrokimyəvi potensial .....	154
<b>4.13</b>	Donnan tarazlığı .....	156
<b>4.14</b>	İonların membranda daşınmasının elektrodifuziya nəzəriyyəsi .....	158
<b>4.15</b>	Henderson-Plank yaxınlaşması .....	159
<b>4.16</b>	Qoldman yaxınlaşması .....	160
<b>4.17</b>	Biomembranların keçiriciliyi və nüfuzluğu .....	162
<b>4.18</b>	Membran potensialı üçün Qoldman tənliyi .....	163
<b>4.19</b>	Bioloji membranların volt-amper xarakteristikası .....	164
<b>4.20</b>	Ussinq-Teorel münasibəti .....	166
<b>4.21</b>	Membranda ionların diffuziyasının diskret təsviri .....	167
<b>4.22</b>	Lipid bitəbəqələri .....	170
<b>4.23</b>	Bioloji membranlarda ionların selektiv daşınma yollarının qurulması .....	173
<b>4.24</b>	Alametisin kanalı .....	175
<b>4.25</b>	Amfoteritsin kanalı .....	177
<b>4.26</b>	Qrammisidin kanalı .....	179
<b>4.27</b>	İon kanallarının funksional parametrləri .....	180
<b>4.28</b>	Bioloji membranların keçiricilik fluktuasiyaları .....	182
<b>4.29</b>	Kanalın açılıb-bağlanma küyü .....	184
<b>4.30.</b>	Biomembranların keçiriciliyinin istilik küyü .....	185
<b>4.31</b>	İonların elektrogen daşınması .....	186
<b>4.32</b>	Sızması olan nasos modeli .....	189
<b>4.33</b>	Bioloji membranların həyacanlanması fiziki təsviri .....	191
<b>4.34</b>	Sükunət potensialı .....	191
<b>4.35</b>	Təsir potensialı .....	192
<b>4.36</b>	Sinir impulsunun generasiyasının membranın keçiriciliyi vasitəsi ilə təsviri .....	194
<b>4.37</b>	İon cərəyanları .....	196
<b>4.38</b>	Membran potensialının fiksə edilməsi metodu .....	199
<b>4.39</b>	Sinir impulslarının yayılması .....	201

4.40	Bioloji membranlarda enerji transformasiyasının ümumi xüsusiyyətləri .....	205
4.41	Enerji transformasiyasının elektron nəqli dövrəsinin komponentləri .....	206
4.42	Tənəffüs və fotosintez prosesində $\Delta\mu_{H^+}$ generasiya mexanizmi .....	207
4.43	$H^+$ -ATP-sintaza kompleksi	210
4.44	Energetik əlaqələnmə mexanizmi .....	212
4.45	$H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin aktiv mərkəzində ATP sintezinin sxemi .....	214
<b>FƏSİL 5. KVANT BİOFİZİKASI</b>		217
5.1	Fotobioloji proseslərin fiziki-kimyəvi əsasları .....	217
5.2	Işıq kvantlarının bioloji mühüm birləşmələrlə qarşılıqlı təsiri ....	218
5.3	Bəzi biomolekulların spektral xassələri .....	222
5.4	Molekulun elektron-həyəcanlanmış halının dezaktivləşmə yolları .....	229
<b>FƏSİL 6. RADİASIYA BİOFİZİKASI</b>		242
6.1	İonlaşdırıcı şüalar .....	243
6.2	Şüalanma enerjisinin xətti daşınması .....	244
6.3	Şüalandırma dozası (ekspozisiya dozası) .....	245
6.4	Şüalanma dozası (udulma dozası) .....	245
6.5	İonlaşdırıcı şüaların enerjisinin udulmasının diskret xarakteri. Qrottqusun ümumi prinsipi .....	246
6.6	Müxtəlif növ ionlaşdırıcı şüaların nisbi bioloji effektivliyi .....	248
6.7	Bioloji effektin şüalanmanın udulma dozasından asılılığı. Doza effektivliyi .....	250
6.8	Hədəfə düşmə prinsipi və hədəf konsepsiyası .....	254
6.9	İonlaşdırıcı şüaların təsiri zamanı makromolekulların inaktivləşməsi .....	263
6.10	Makromolekulların radiasiya zədələnməsinin fenomenal təhlili .....	265
6.11	Şüalanmanın fermentlərə birbaşa təsiri .....	265
6.12	Şüalanmanın nuklein turşularına birbaşa təsiri .....	269
6.13	Radiasiyanın birbaşa təsir mərhələlərinin ardıcılığı .....	271
6.14	Oksigenin modifikasiyaedici təsiri .....	272
6.15	Sulu məhlullarda ionlaşdırıcı şüaların makromolekullara dolayı təsirinin ümumi xüsusiyyətləri .....	273
6.16	Məhlullarda molekulların radiasiya inaktivləşməsinin biofiziki təhlili. Su molekullarının radiasiya-kimyəvi çevrilmələri .....	276

<b>6.17</b>	Hüceyrənin ionlaşdırıcı şüaların təsirinə qarşı reaksiyası .....	278
<b>6.18</b>	Şüalandırılmış hüceyrədə DNT-nin zədələnməsi və bərpa olması prosesləri .....	279
<b>6.19</b>	Şüalandırılmış hüceyrələrin iki növ məhvi – hüceyrənin bölünmə mərhələsindən asılı olan fərqlər .....	281
<b>6.20</b>	Hüceyrələrin şüa zədələnməsinin modifikasiyası .....	283
<b>6.21</b>	Kiçik dozalarda şüalanmanın bioloji təsirinin kəmiyyətə qiymətləndirilməsi .....	286
<b>6.22</b>	Şüa xəstəliyi .....	287
<b>6.23</b>	Radiohəssaslığın modifikasiyası .....	289
<b>6.24</b>	Radiobioloji hadisələrdə oksigen effekti .....	290
<b>6.25</b>	Radioprotektorlar və radisensibilizatorlar .....	292
<b>FƏSİL 7. EKOLOJİ BİOFİZİKA</b>		295
<b>7.1</b>	Ekosistem. Ətraf mühitin çirklənməsi haqqında ümumi anlayış, çirklənmənin əsas tipləri .....	295
<b>7.2</b>	Texnogen fiziki çirklənmələrin təsnifatı .....	298
<b>7.3</b>	Optik şüaların bioloji sistemlərə təsiri .....	300
<b>7.4</b>	Səs-küy. Onun təbii və texnogen mənbələri .....	305
<b>7.5</b>	Səs-küyün bioloji təsiri .....	307
<b>7.6</b>	Vibrasiyalar və onların mənbələri .....	307
<b>7.7</b>	Vibrasiyanın bioloji təsiri .....	308
<b>7.8</b>	Elektromaqnit sahələrin (EMS) texnogen mənbələri .....	308
<b>7.9</b>	Elektromaqnit sahələrin bioloji təsiri .....	310
<b>ƏDƏBİYYAT SİYAHISI</b>		312

### MÜQƏDDİMƏ

Mənim müəllimlərimdən biri, M.V.Lomonosov adına Moskva Dövlət Universitetinin biologiya fakültəsinin biofizika kafedrasının həm qurucusu olmuş, həm də kafedra müdiri işləmiş professor Boris Nikolayeviç Tarusov elmin bu bölməsinin biofizika yox, məhz fiziki-kimyəvi biologiya adlandırılmasını daha düzgün hesab edirdi. Onun bu baxışlarını genişləndirməklə yanaşı onilliklər boyu biofizika istiqaməti üzrə aparılan elmi-tədqiqat işlərinin təhlili bizləri o qənaətə gətirdi ki, biologiyanın bölmələrindən biri olan biofizikada bioloji obyekt və prosesləri öyrənmək üçün fizikanın və fiziki-kimyayın həm nəzəri, həm də təcrübi üsullarından kompleks şəkildə geniş istifadə olunur.

Canlı materiya, insanlar tərəfindən öyrənilən bütün sistemlərlə müqayisədə daha mürəkkəb sistem olduğu üçün, onun müxtəlif bölmələrinin – kvant biofizikasının, molekulyar biofizikanın, membran biofizikasının, mürəkkəb sistemlər biofizikasının effektiv işləməsi fizikanın və fiziki-kimyayın mükəmməl riyazi aparatından, informasiyanın nəzəri aparatından düzgün istifadə edilmə bacarığından birbaşa asılıdır.

Biofizikanın inkişaf yolu, bu bölmənin formalaşmasında əməkləri olmuş alimlərin tədqiqat işləri kimi müxtəlif olmuşdur və olmaqdadır.

Biokimyaya və molekulyar biologiya sahəsindəki son illər gözə çarpan nailiyyətlər bizlərdə əminlik yaradır ki, yaxın gələcəkdə bir çox bioloji proseslərin kimyalanma detalları, o cümlədən molekulyar genetik proseslərin tənzimlənmə mexanizmləri bioloqlara məlum olacaq. Lakin bir şeyi xüsusi qeyd etmək istərdim ki, biz biokimyaya və molekulyar biologiya sahəsində baş verən bu cür proseslər haqqında nə qədər güclü və hərtərəfli biliklərə malik olsaq belə, əgər onların fiziki mexanizmlərinə lazımi dərəcədə nəzər yetirməsək, sona qədər bu prosesləri, xüsusilə də orqanizmlərin həyat fəaliyyətləri proseslərinin yüksək effektivliyini təmin edən hüceyrələrin yüksək səviyyədə təşkilini başa düşməkdən mərhum olacağıq.

Təbiət elmlərindən hər hansı birinin inkişafına nəzər yetirsək görürük ki, onların hər biri dəqiq elm sahəsinə çevrilənə kimi makroskopik, mikroskopik, molekulyar və submolekulyar mərhələlərindən keçmişlər. Hər bir mərhələdə əvvəlcə statistik hadisələr izah edilir, sonra empirik asılılıqların tədqiqinə üstünlük verilir, daha sonra isə hadisələrin dinamikası nəzərdən keçirilir.



Klassik fiziki-kimya, biokimya sahələrindəki müəyyən bilikləri biologiyaya cəlb etməklə əksər maddələr mübadiləsi proseslərini izah etmək, bioloji makromolekulların təbiəti haqqında bir çox məlumatlara yiyələnmək, katalitik proseslərin gedişinə cavabdeh olan fermentlərin fəaliyyət mexanizmlərini öyrənmək mümkün olmuşdur.

Bu dövr klassik fiziki kimyanın kvant nəzəriyyəsi ilə birləşməsi vaxtı ilə üst-üstə düşdüyü dövr idi. Bu isə bizlərdə tədqiqat işlərində yeni yanaşmadan və bioloji reaksiyaların mexanizmlərini izah edən zaman kvant-mexaniki konsepsiyadan istifadə etməyə geniş imkanlar açdı. Artıq kvant nəzəriyyəsindən götürülmüş və biofiziklər tərəfindən istifadə olunan enerji səviyyəsi, potensial sədd və s. anlayışlara tez-tez rast gəlmək olur.

Kimya və fizika terminologiyasından, məntiqi yanaşmadan və biologiyada əldə olunan nailiyyətlərdən geniş istifadə edən biofizika bütün bioloji istiqamətlər arasında özünün liderliyini qoruyub saxlaya bildi. Biofizikanın bu yeni mövqeyi isə bir çox dərslərin və dərs vəsaitlərinin yaranması ilə nəticələndi.

Suveren Azərbaycanda da biofizika dərsliyinin yazılması bu qanunauyğun bir nəticəsidir. Redaktoru olduğum bu dərslik, Bakı Dövlət Universitetinin biologiya fakültəsində bioloq və biologiya müəllimləri ixtisaslarında təhsil alan tələbələrə uzun illər bu kursu tədris etmiş və biofizikanın müxtəlif bölmələri (membranologiya, tibbi biofizika) üzrə dərs vəsaitlərinə malik olan biofizika və molekulyar biologiya kafedrasının bir qrup müəllim kollektivi tərəfindən yazılmışdır. Bu dərsliyin ayrı-ayrı bölmələri müxtəlif alimlər tərəfindən onların apardıqları tədqiqat işlərinə uyğun hazırlanmışdır (giriş və 1-ci bölmə - prof. X.D.Abdullayev, 3-cü bölmə - Q.İ.Əlizadə, 4-cü bölmə - prof. N.A.Musayev, 5-ci bölmə - dos.N.M.Zeynalova, 6-cı bölmə - dos. N.K.Köçərli, 2-ci və 7-ci bölmə - prof. R.İ.Xəlilov).

Əminəm ki, bu dərslik gec də olsa biologiya fakültəsinin tələbələri üçün böyük töhvə olacaq və təhsil prosesində mühüm rol oynayacaqdır.

Biofizika dərsliyi Azərbaycan dilində təhsilin bakalavr pilləsi üçün yazılmış ilk dərslik olduğu üçün, müəllif kollektivi və mən bir redaktor kimi bu dərsləkdə olan həm təhlil və rəylərə görə, həm də obyektiv tənqidi fikirlərə görə sizlərə öncədən minnətdarlığımızı bildiririk.

*Hörmətlə nəşrin elmi redaktoru professor R.A.Həsənov*

### MÜƏLLİFLƏRDƏN

Orqanizmdə həyati proseslərin fiziki-kimyəvi mexanizminin tədqiqi ilə məşğul olan Biofizika bir elm sahəsi kimi Universitetlərin biologiya fakültələrində təhsil alan tələbələrə tədris olunur. Bu mənada bioloq və biologiya müəllimi bakalavriatları üçün nəzərdə tutulan bu kitab yeni təhsil sistemi dövründə latın qrafikası ilə Azərbaycan dilində yazılmış ilk dərslikdir. Kitabda bioloji proseslərin kinetikasi və termodinamikası, makromolekulyar quruluşa malik bioloji strukturun fiziki-kimyəvi xüsusiyyətləri, membran proseslərinin biofizikası, fotobioloji və radiobioloji proseslər və ekoloji biofizika öz əksini tapmışdır.

Dərslik Bioloq (05.05.05) və Biologiya müəllimi (05.01.10) ixtisası alan tələbələr üçün tərtib olunmuş Biofizika proqramına uyğun yazılmışdır.

Biofizikanın bir elm sahəsi kimi sürətli inkişafı onun fizika, kimya, riyaziyyat kimi elm sahələri ilə qarşılıqlı təsirdə olması hesabınadır.

Müəlliflər dərsliyin əmələ gəlməsində əlyazmaya etdiyi irad və təkliflərə görə kitabın elmi redaktoru prof. R.Ə.Həsənova təşəkkürlərini və minnətdarlıqlarını bildirirlər. Müəlliflər dərsliyin əlyazmasına verdikləri müsbət rəylərə görə isə prof. N.M.Qocayevə və prof. T.M.Hüseynova öz dərin minnətdarlıqlarını bildirirlər.

Kitabın əlyazmasının çapa hazırlanmasındakı xidmətlərinə görə müəlliflər kafedranın əməkdaşları S.R.Çıraqovaya, S.Y.Ocaqverdiyevaya və Ş.Ə.Nəcəfəliyevaya razılıqlarını bildirirlər.

## GİRİŞ

Biofizika bioloji proseslərin əsasını təşkil edən ən sadə, elementar və fundamental qarşılıqlı təsiri öyrənən bir elmdir. Sadə, elementar qarşılıqlı təsir dedikdə adətən, atom və molekullarda baş verən qarşılıqlı təsir nəzərdə tutulur.

Həyati proseslərin öyrənilməsində fundamental bioloji fənnlər olan sitologiya, biokimya, genetika və fiziologiya kimi biofizika da mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Biofizika canlı sistemi müxtəlif inkişaf səviyyəsində – molekulyar, membran, hüceyrə, orqanizm və populyasiya səviyyəsində öyrənir.

Orqanizmlərdə fiziki və fiziki-kimyəvi prosesləri molekulyar səviyyədə tədqiq edən biofizika fizioloji proseslərin mexanizmini açmağa və bioloji hadisələrin səbəbini izah etməyə imkan verir.

Bioloji sistem spesifikliyi, heterogenliyi və dinamikliyi ilə cansız sistemdən fərqləndiyi üçün, orqanizmdəki fiziki və kimyəvi proseslər özünəməxsus bir şəraitdə baş verdiyindən, həmin proseslərin fiziki-kimyəvi əsaslarının tədqiqi müəyyən çətinliyə malikdir. Həmin proseslər xüsusi-spesifik qanunauyğunluqla həyata keçir. Göstərilən problemin çətinliyinin ikinci mühüm cəhəti ondan ibarətdir ki, bioloji sistem öz spesifikliyi, heterogenliyi və dinamikliyi ilə cansız sistemlərdən fərqlənir.

Biofizikanın mövzunu orqanizmdə baş verən fiziki və fiziki-kimyəvi proseslər təşkil etdiyindən biofiziki tədqiqatlarda fiziki və fiziki-kimyəvi üsullar tətbiq edilir. Biofiziki tədqiqatlarda biokimyəvi tədqiqatlardan fərqli olaraq canlı obyektin tamlığı pozulmur. Biofiziki tədqiqatlarda riyazi üsullardan, fiziki və riyazi modullaşdırmadan və hesablama texnikasından da geniş istifadə edilir. Məhz bunun nəticəsidir ki, biofizika biologiya elmini dəqiq elmləri səviyyəsinə çatdırmışdır.

Biofizika kvant biofizikası, molekulyar biofizika, hüceyrə biofizikası, hiss orqanlarının və mürəkkəb sistemlərin biofizikası və digər sahələri əhatə edir.

-Kvant biofizikası atom, ion, molekulların elektronlarının enerji səviyyələrini öyrənir. Onların donor-akseptor səviyyəsini tədqiq edir. Bundan əlavə kvant

biofizikasını fotoməhsulların alınması, fotobioloji proseslər və hadisələr nəticəsində əmələ gələn fotoməhsulların molekulyar qarşılıqlı təsirlərini tədqiq edir.

-Molekulyar biofizika biopolimerlərin (zülalların və nuklein turşularının) fəza quruluşunu, onların fiziki-kimyəvi xüsusiyyətini və funksional halını öyrənir.

-Membran proseslərinin biofizikasını hüceyrənin ultrastrukturunu, fiziki-kimyəvi xüsusiyyətlərini öyrənməklə yanaşı, hüceyrədə informasiyanın ötürülməsi, enerji sintezi, fəal və qeyri-fəal daşınmanın mexanizmini tədqiq edir.

-Hiss orqanlarının biofizikasını sinir hüceyrələrində oyanma və oyanmanın nəql olunmasının biofiziki mexanizmini öyrənir.

-Mürəkkəb sistemlərin biofizikasını çoxhüceyrəli orqanizmlərdə özü-özünü tənzimləmə proseslərini öyrənir. Bu sahədə biofizika bioloji kibernetika ilə qovuşur. Məlumdur ki, biofizika siqnalların əmələ gəlmə mexanizmini öyrəndiyi halda, biokibernetika həmin siqnalların mürəkkəb dinamik sistemlərin fəaliyyətindəki rolunu müəyyən edir. Mürəkkəb sistemlərin biofizikasını özündə həmçinin bioloji sistemlərin kinetikasını və termodinamikasını birləşdirir. Bioloji proseslərin kinetikasını canlı sistemdə biokimyəvi proseslərin mexanizmini və sürətini təhlil etməklə yanaşı, onların bir-biri ilə qarşılıqlı əlaqəsini də öyrənir. Bioloji proseslərin termodinamikasını isə bioloji sistemin funksional halını termodinamikanın birinci və ikinci qanunu nöqtəyi nəzərinə izah edir.

Bundan başqa, biofizikanın radiobiologiya, bioenergetika, biomexanika, bioinformatika, fotobiologiya, kosmik biologiya, biokibernetika və bionika kimi sahələri də vardır.

Şərti olaraq biofizikanın bir elm kimi formalaşmasını 3 mərhələyə bölmək olar:

Birinci mərhələ – XVII əsrin əvvəlindən XVIII əsrin ortalarına kimi;

İkinci mərhələ – XVIII əsrin ortalarından XX əsrin ortalarına kimi;

Üçüncü mərhələ – XX əsrin ortalarından hal-hazırda kimi.

Birinci mərhələ – ayrı-ayrı faktların – məlumatların toplanması mərhələsi.

İkinci mərhələ – canlı orqanizmin bir sıra fiziki-kimyəvi parametrlərinin təyin edilməsi ilə əlaqədar geniş miqdarda eksperimentlərin aparılması mərhələsi. Bu zaman mürəkkəb bioloji hadisələri izah etmək üçün fizika və kimya qanunlarından istifadə edilmişdir.

Üçüncü mərhələ – mürəkkəb biofiziki metodların hazırlanması, biofizikanın bir sıra müstəqil bölmələrinin ayrılması, bioloji proseslərin və hadisələrin biofiziki mexanizminin təhlilində təkcə fizika və kimya qanunlarından deyil, riyaziyyat və informasiya texnologiyasından da istifadə olunmağa başlanması mərhələsi.

## FƏSİL 1. BİOLOJİ PROSESLƏRİN KİNETİKASI

### 1.1. Bioloji proseslərin dinamik xassələri

*Bioloji kinetika.* Hüceyrənin əhatə olunduğu mühitlə maddə və enerji mübadiləsinin və daxili metabolizm proseslərinin əsasında zaman və məkan daxilində müxtəlif reaksiyaların mürəkkəb şəbəkəsi durur. Bioloji sistemlərdə struktur elementlərindən hər biri bir-birilə daimi və kəsilməz qarşılıqlı əlaqədədirlər. Bu bütöv bioloji sistemlərin dinamik davranışının təbiətini, onların özünü tənzimləmə və idarəetmə mexanizmlərini müəyyən edir. Bütün bunlar bioloji kinetika adlanır.

Bioloji sistemdə baş verən maddələr mübadiləsi müəyyən zaman və məkan daxilində baş verən mürəkkəb reaksiyaların cəminə əsaslanır. Bioloji proseslərin kinetikasi dedikdə müxtəlif şəraitdə mövcud olan canlı materiyanın zamandan asılı olaraq özünü aparması (hüceyrədə biokimyəvi çevrilmələr, bioloji membranda bioelektrik potensialının əmələ gəlməsi, biokütlənin toplanması və s.) nəzərdə tutulur.

Bioloji sistemdə mürəkkəb proseslər çox mərhələli çevrilmələr xüsusiyyətinə malik olub ayrı-ayrı mərhələlərin cəmindən ibarətdir. Bioloji proseslərin kinetikasını təhlil edərkən böyük müvəffəqiyyətlə riyazi modelləşdirmədən istifadə edilir.

Kinetik sistemə onun dəyişən və dəyişməyən vəziyyətlərinin cəmi kimi baxılmalıdır.

Bioloji sistemlərdə dəyişən kimi müxtəlif ölçülən kəmiyyətlər – biokimyada aralıq məhsulların qatılığı, mikrobiologiyada – mikroorqanizmlərin sayı, ekologiyada – növün sayı, membran proseslərinin biofizikasında – membran potensialları və s. aiddir. Parametrlərə temperatur,  $pH$ , rütubət və s. aiddir.

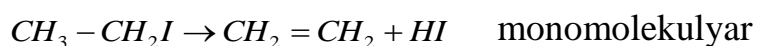
Bioloji sistemlər heterogen olduğu üçün kinetik nöqtəyi-nəzərcə müxtəlif funksional proseslər müxtəlif qanunauyğunluqla baş verir.

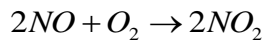
Bir-birilə qarşılıqlı əlaqədə olan reaksiyalar həlqəsində elə reaksiyalar vardır ki, onlar sürətləri ilə bir-birindən fərqlənir. Bioloji sistemdə müxtəlif sürətlə baş verən fermentativ kataliz ( $\tau=10^{-5}-10^{-1}s$ ), fizioloji (dəqiqə) və reproduksiya (bir neçə dəqiqə və daha çox) prosesləri baş verir.

Əksər hallarda bioloji sistemlərdə bir neçə mərhələdən ibarət olan çevrilmə reaksiyalarının sürəti daha yavaş gedən mərhələdən asılı olur. Belə ki, əgər prosesin ayrı-ayrı mərhələlərinin baş verməsi üçün  $T_1, \dots, T_{k-1}, T_k, T_{k+1}, \dots, T_n$  müddət tələb olunursa və  $T_k$  ən yavaş gedən mərhələni xarakterizə edirsə, o zaman prosesin başa çatması həmin  $K$  mərhələsinin sürətindən asılı olacaqdır. Prosesi təşkil edən mərhələlərdən ən yavaş sürətlə gedən mərhələ həmin prosesin təyinedici mərhələsi olacaqdır. Həmin yavaş gedən mərhələyə təsir etməklə prosesin sürətini dəyişə bilmək olar. Ona görə də prosesin yavaş gedən mərhələsi həmin proses üçün həlledici – təyinedici mərhələ adlandırılır.

Canlı orqanizmin əsas xüsusiyyətlərindən biri onu əhatə edən mühitlə maddə və enerji mübadiləsində olmasındadır. Orqanizmə daxil olan maddə tezliklə kimyəvi çevrilməyə məruz qalır. Kimyəvi çevrilmələrin sürəti həyati proseslərin tənzim olunmasında mühüm rol oynayır. Bununla əlaqədar olaraq orqanizmdə baş verən kimyəvi reaksiyaların qanunauyğunluqlarının öyrənilməsi mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Kinetika müəyyən vaxt ərzində proseslərin baş verməsi qanunauyğunluğunu öyrənir. Kinetika həmçinin müxtəlif amillərin hər hansı prosesə təsir mexanizmini öyrənir. Bioloji proseslər bir qayda olaraq konkret kinetik qanunlarla təsvir olunur. Ona görə də bioloji proseslərin kinetikasının öyrənilməsi onların mexanizmlərinin qərarlaşdırılmasını asanlaşdırır.

Orqanizmin toxuma və hüceyrələrində baş verən kimyəvi reaksiyaların sürəti həmin orqanizmin normal həyat fəaliyyətində mühüm rol oynayır. Məlumdur ki, reaksiyaya daxil olan molekulların sayı artdıqca onların bir-birinə toqquşma ehtimalı azalır. Adətən, reaksiyalar tiplərinə görə monomolekulyar, bimolekulyar, trimolekulyar və s. olur. Reaksiyaya daxil olan molekulların sayı üçdən artıq olduqda reaksiyanın baş verməsi ardıcıl mərhələlərdən ibarət olur. Belə ki, həmin maddələrin (molekulların) birdən toqquşması ehtimalı azalır. Canlı orqanizmdə əsasən mono- və bimolekulyar reaksiyalar aşkar edilmişdir. Hər hansı bir reaksiyanın gedişində bir hissəcik (molekul, sərbəst radikal, ion) iştirak edərsə monomolekulyar, iki hissəcik (molekul, sərbəst radikal, ion) iştirak edərsə bimolekulyar, üç hissəcik (molekul, sərbəst radikal, ion) iştirak edərsə, trimolekulyar reaksiya baş verəcəkdir. Məs.:





trimolekulyar reaksiyalardır.

Kimyəvi reaksiyaların kəmiyyət göstəricilərindən biri sürətdir. Reaksiyanın sürəti dedikdə vahid zaman müddətində reaksiyaya daxil olan maddələrin konsentrasiyalarının azalması və ya reaksiya nəticəsində əmələ gələn maddələrin konsentrasiyasının artması nəzərdə tutulur.

Reaksiyalar müxtəlif tərtibli olurlar. Kimyəvi və ya biokimyəvi reaksiyalar nəticəsində reaksiyaya daxil olan molekulaların bir hissəsi reaksiya məhsullarının əmələ gəlməsinə sərf olunur. Bu zaman götürülmüş maddələrin qatılığının azalması reaksiya sürətinin də azalmasına səbəb olur. Əgər  $A$  maddəsi reaksiya nəticəsində  $B$  maddəsinə çevrilirsə, o zaman reaksiya sürəti aşağıdakı düsturla ifadə olunacaqdır:

$$v = \frac{d[B]}{dt} = -\frac{d[A]}{dt} \quad (1.1.1)$$

Kimyəvi reaksiyaların sürəti əsasən 3 amildən – reaksiyaya daxil olan maddələrin qatılığından, temperaturdan və katalizatorların miqdarından asılıdır. Reaksiyanın sürəti reaksiyada iştirak edən bir maddənin qatılığından asılıdırsa, belə reaksiyalara bir tərtibli reaksiyalar deyilir. Məsələn, bir tərtibli reaksiyalar:

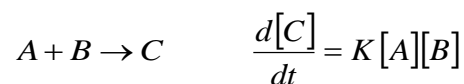
$$-\frac{d[A]}{dt} = K[A]$$

burada,  $K$  sürət əmsalındır. Hər tərəfi inteqrallaşdırsaq, o zaman bərabərlik aşağıdakı halı alacaqdır:

$$-\frac{d[A]}{dt} = K[A_0]e^{-kt}$$

$[A_0]-A$  – maddəsinin ilkin qatılığı,  $t$  – reaksiya müddəti,  $e$  – natural loqarifmanın əsasıdır.

Reaksiyanın sürəti iki maddənin qatılığından asılıdırsa, belə reaksiyalar iki tərtibli reaksiyalar adlanır:



Reaksiyanın sürəti reaksiyada iştirak edən maddələrin qatılığından asılı deyilsə, belə reaksiyalar sıfır tərtibli reaksiyalar adlanır. Bəzən tərtiblilik və molekulyarlıq uyğun gəlmir. Məsələn, bimolekulyar reaksiyalar bəzən bir tərtibli olurlar. Əgər reaksiyaya daxil olan maddələrdən birinin qatılığı sonsuz böyük olarsa, o zaman reaksiya nəticəsində onun qatılığı dəyişməz qalar. Məsələn,



$CH_3COOK$  -un hidrolizi zamanı suyun miqdarı çox olarsa, reaksiya sürəti yalnız  $CH_3COOK$  -un qatılığından asılı olacaqdır. Fermentin iştirakı ilə gedən reaksiyalar sıfır tərtibli olacaqdır. Sıfır tərtibli reaksiyaların reaksiya sürəti daimi - sabitdir. Belə reaksiyalarda reaksiya sürəti ferment-substrat kompleksinin parçalanması sürətindən asılıdır. Bimolekulyar reaksiyalar üçün  $A + B \rightarrow C$  və  $\frac{d[C]}{dt} = K[A][B]$  olar. Burada  $K$  – sürət əmsalındır. Sürət əmsalı vahid qatılığa malik olan molekulda vahid zaman müddətində reaksiyaya daxil olan molekulların həqiqi qiymətinin ifadəsidir. Sürət əmsalının qiyməti bir sıra amillərdən (əlverişli toqquşmaların ehtimallığından, molekulların hərəkət etdiyi yolun orta uzunluğundan, mühitin özlülüyündən və s.) asılıdır. Məlumdur ki, mühitin temperaturu artdıqca reaksiyanın sürəti də artır. Əvvəllər buna istiliyin artması ilə toqquşmaların sayının artması kimi baxılırdı. Sonralar məlum oldu ki, əgər hər bir toqquşma reaksiyaya səbəb olarsa, o zaman reaksiyanın sürəti real sürətdən  $10^2$ - $10^6$  dəfə çox olardı. Buradan belə bir fikir meydana çıxır ki, müəyyən forma toqquşmalar reaksiyaya səbəb olur. Mühitin temperaturu artdıqca reaksiyaya daxil olan molekulların orta kinetik enerjisi artır. Bu zaman molekulların reaksiyaya daxil olması üçün onların kinetik enerjisinin elə bir qiymətə çatmalıdır ki, həmin enerji molekulların elektron təbəqələri arasında olan məsafəni dəf etsin. Bu enerjiyə aktivləşmə enerjisi deyilir. Bəzən molekulların kifayət qədər kinetik enerjiyə və toqquşmalara malik olmalarına baxmayaraq, onlar reaksiyaya daxil olmur. Bu hal molekulların konfigurasiyasından asılı olur. Molekulların sayı nə qədər çox olarsa, onların əlverişli toqquşmaları bir o qədər az olar. Ümumiyyətlə, reaksiyada iştirak edən hissəciklər müəyyən aktivləşmə enerjisinə malik olmalıdırlar. Bunu ilk dəfə olaraq Bolsman, Maksvel müəyyən etmişlər.

Bioloji sistemlərdə kinetik qanunauyğunluğun təsvir edilməsi ümumiyyətlə kimyevi kinetikada olduğu kimidir.

Hesab edilir ki, zamanın hər bir anında dəyişən kəmiyyətlər uyğun differensial tənliklərlə təsvir oluna bilər. Kinetik sistem dəyişən kəmiyyətlərdən başqa müəyyən parametrlər yığımına da malikdir, onlar sistemin müşahidə edilməsi müddətində dəyişməzlər və reaksiyanın başvermə şəraitlərini (temperatur, rütubət, pH) səciyyələndirirlər. Bir qayda olaraq, reaksiya sürət sabitlərinin ədədi qiymətləri belə parametrlərlə təyin edilir.

Daxilində eyni bir zamanda çoxalma və məhv olma prosesləri gedən və qida maddələrinin bolluğu olan qapalı hüceyrə populyasiyasının ən sadə modelini nəzərdən keçirək. Belə sistemdə zaman keçdikcə hüceyrələrin sayının necə dəyişməsi və sonda stasionar vəziyyət yaranması zamanı hüceyrələrin sayının dəyişməməsinin izahı maraqlıdır. Belə tipik kinetik məsələ differensial tənliklərin köməyi ilə həll edilir. Qəbul edək ki, zamanın müəyyən bir anında ( $t$ ) mühitdə hüceyrələrin sayı  $N$ -ə bərabərdir. Hüceyrələrin miqdarının mühitdə dəyişmə sürəti  $dN/dt$  onların çoxalma ( $v_{\text{çoxalma}}$ ) və məhv olma sürətindən ( $v_{\text{məhv olma}}$ ) asılı olacaqdır:

$$\frac{dN}{dt} = v_{\text{çoxalma}} - v_{\text{məhv olma}}$$

Adi hallarda çoxalma sürəti – vahid zaman müddətində hüceyrələrin miqdarının artması – hər an onların sayı ilə mütənasibdir, yəni

$$v_{\text{çoxalma}} = k_1 N, \quad (1.1.2)$$

Burada  $k_1$  mühit şəraitlərindən (temperatur, qida maddələrinin mövcudluğu və s.) asılı olan çoxalmanı təyin edən mütənasiblik əmsəlidir.

Analoji olaraq

$$v_{\text{məhv olmalar}} = k_2 N,$$

burada  $k_2$  – hüceyrələrin məhv olma (ölüm) proseslərinin intensivliyini müəyyən edən əmsəldir. Belə olduqda hüceyrələrin miqdarının dəyişmə sürəti

$$dN/dt = k_1 N - k_2 N = k N \quad \text{ifadə olunur,} \quad (1.1.3)$$

burada  $k = k_1 - k_2$ .

Bu tənliyi həll edərək, hüceyrələrin sayının  $t$  zaman müddətində necə dəyişməsi tapmaq olar:  $N = N(t)$  tənliyini inteqrallamaqla

$$\int \frac{dN}{N} = \int k dt;$$

$$\ln N = kt + c$$

$$N = N_0 e^{kt} \quad (1.1.4)$$

alırıq. Burada  $N_0$  – zamanın başlanğıc anında ( $t=0$ ) hüceyrələrin sayıdır.

Göstərilən misaldan aydın olur ki, məhv olma proseslərinin ( $k_2$ ) və çoxalmanın ( $k_1$ ) sürət əmsallarının nisbətindən asılı olaraq bu qapalı populyasiyanın taleyi

müxtəlif olacaqdır. Əgər  $k_1 > k_2$ -dirsə, o zaman,  $k > 0$  olar. Belə olduqda sistemdə hüceyrələrin sayının qeyri-məhdud olaraq artması baş verəcəkdir

$$t \rightarrow \infty \text{ olduqda } N(t) \rightarrow \infty$$

Əgər  $k_1 < k_2$  olarsa, onda populyasiya zaman keçdikcə məhv olacaqdır.

$$t \rightarrow \infty \text{ olduqda } N(t) \rightarrow \infty$$

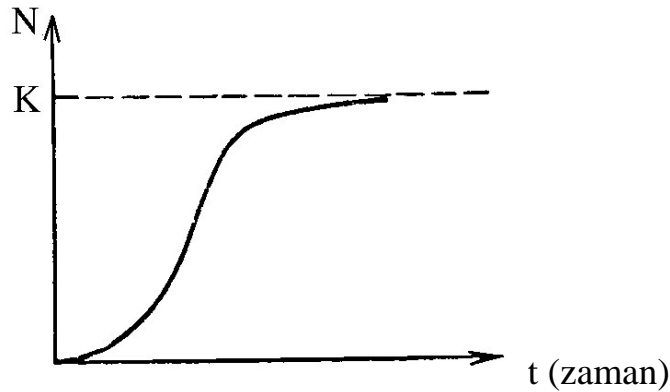
Yalnız xüsusi hallarda yəni  $k_1 = k_2$  olduqda, hüceyrələrin sayı sabit qalacaqdır

$$N = N_0$$

Qida maddələrinin məhdud olduğu mühitdə populyasiyada fərdlərin sayının artımı modelinə digər misal kimi logistik əyrini göstərmək olar. Ferxlyulstın logistik tənliyi aşağıdakı kimi ifadə olunur:

$$dN/dt = k_1 N \left( \frac{N_{\max} - N}{N_{\max}} \right)$$

Burada  $N_{\max}$  – populyasiyada müəyyən şəraitlərdə fərdlərin mümkün olan maksimal sayıdır. Bu tənliklə alınan  $N = N(t)$  əyrisi 1.1.1 sayılı şəkildə verilmişdir. Şəkildən görüldüyü kimi artımın ilkin anlarında, ( $N \ll N_{\max}$  olduqda), əyri eksponensial xarakter daşıyır. Sonra zamanın müəyyən anında diklik tədricən azalır və əyri  $N = N_{\max}$  -in yuxarı həddinə, yəni verilən şəraitlərdə əldə edilən maksimal səviyyəyə yaxınlaşır.



**Şəkil 1.1.1. Populyasiyada fərdlərin sayının dəyişməsinə əks etdirən əyri.**

Adi kimyəvi kinetika ilə müqayisədə bioloji proseslərin kinetikasi aşağıdakı xüsusiyyətlərlə səciyyələnir:

1. Bioloji proseslərdə maddələrin yalnız konsentrasiyaları deyil, həm də digər kəmiyyətləri dəyişir.

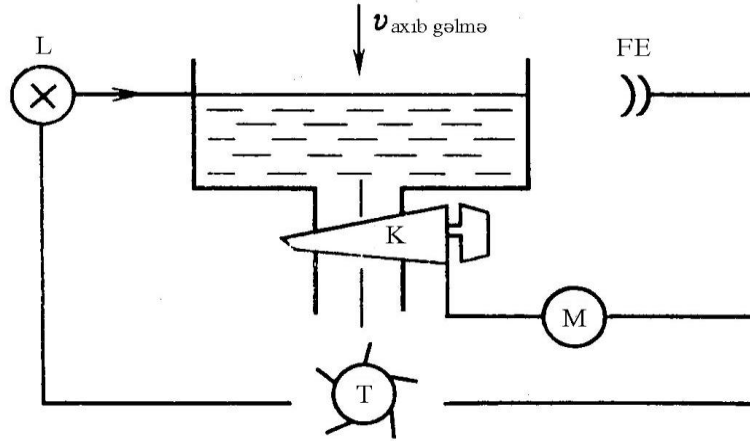
2. Dəyişənlər yalnız zamana deyil, eyni zamanda məkan etibarilə (biomembrandan reagentlərin diffuziyası) dəyişirlər.

3. Bioloji sistemlər məkanca heterogen olduqları üçün reagentlərin qarşılıqlı təsir şəraitləri sistemin müxtəlif nahiyələrində müxtəlif ola bilər.

4. Bioloji sistemlərdə əks əlaqə prinsipi üzrə təsir edən xüsusi özünütən-zimləmə mexanizmləri mövcuddur.

5. Bioloji proseslərin kinetik modelində differensial tənliyin sağ tərəfində duran polinom dərəcəsi heç də həmişə reaksiyanın tərtibliyi ilə əlaqəli olmur.

Bəzən açıq sistemləri tədqiq edərkən sadə modellərdən istifadə olunur. Açıq sistemin sadə modeli kimi adətən, borunun (qabların) hidrodinamik modeli götürülür. Həmin qaba eyni zamanda maye daxil edilir və xaric olunur. Boruda mayenin səviyyəsi bütövlükdə daxilolmanın və xaricolmanın sürətlərinin nisbətlərindən asılıdır. Həmin sürətlər bərabər olduqda, mayenin qabdakı səviyyəsi sabit qalır, sistemdə stasionar hal (səviyyə) meydana çıxır. Axınlardan birinin sürətinin dəyişməsi uyğun olaraq mayenin stasionar səviyyəsinin dəyişməsinə gətirib çıxarır (şəkil 1.1.2).



**Şəkil 1.1.2. Sistemin əks əlaqəli hidrodinamik modeli.**  
**L-lampa, FE-fotoelement, K-kran, M-elektrik mühərriki, T-turbin**

**Əks əlaqə prinsipi.** Baxılan modeldə əks əlaqə prinsipini nümayiş etdirmək üçün hidrodinamik modelimizi xüsusi qurğu ilə təchiz edək. Bu qurğuda boruda mayenin səviyyəsinin dəyişməsindən asılı olaraq, onun çıxışında olan kran vasitəsilə mayenin axıb-çıxma sürətini artırmaq və yaxud azaltmaq mümkündür. Belə bir sistem 1.1.2 sayılı şəkildə olan model vasitəsi ilə təsvir edilmişdir. Elektrik mühərriki ilə kranın döndərilməsi fotoelementdən daxil olan siqnalla baş verir. Fotoelementdə yaranan cərəyan işığın udulma dərəcəsiindən asılıdır, bu da boruda mayenin səviyyəsiindən asılı olaraq dəyişir. Fotoelementin lampasının və elektrik

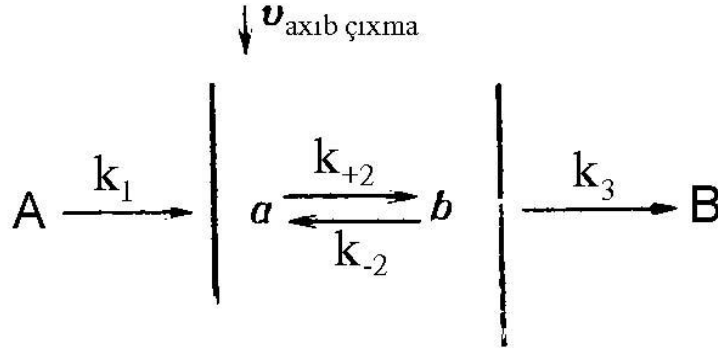
mühərrikinin qidalanması kiçik bir turbinlə yerinə yetirilir, həmin turbinin pərləri xaric olan su axını ilə fırlanır. Belə modeldə suyun axıb gəlmə sürətinin özünü tənzimləmə hesabına dəyişməsi zamanı mayenin səviyyəsi müəyyən hədudlarda saxlanılır. Bu isə qurğuda mövcud olan əks əlaqəni nümayiş etdirir.

Bioloji sistemlərdə əks əlaqə prinsipi üzrə bir çox fermentativ reaksiyalar tənzimlənir. Bu zaman fermentlərin fəallığı reagentlərin konsentrasiyasından yaxud xarici şəraitlərdən asılı olaraq dəyişir. Nəticədə reaksiya məhsullarının konsentrasiyası dəyişməz (sabit) səviyyədə saxlanılır. Bioloji sistemlərdə idarəedici parametrlərin qiymətlərindən asılı olaraq müxtəlif stasionar rejimlər qərarlaşa bilər. Aralıq məhsulların konsentrasiyası vaxt etibarlı ilə sabit tezliklə dövrü dəyişdikdə rəqsin stasionar səviyyələrdə meydana çıxması mümkündür.

Biofiziklər üçün əsas məsələ odur ki, mürəkkəb sistemlərdə dinamik rejimlərin xarakteristikasını əldə edə bilsinlər və onların canlı hüceyrədə reallaşmasını təmin edən parametrlərin sürətini və qiymətlərini aydınlaşdırma bilsinlər. Bunu, stasionar rejimlərin xassələrini, onların dayanıqlığını, stasionar səviyyəyə keçmə proseslərini öyrənmək yolu ilə əldə etmək olar.

*Açıq sistemin ən sadə kinetik modeli.* Elə açıq sistemi nəzərdən keçirək ki, onun daxilində  $a$  və  $b$  maddələrinin ətraf mühitlə mübadiləsi baş verir. Nəzərə alaq ki, birtərtibli  $a \rightleftharpoons b$  reaksiyası dönəndir. 1.1.3 sayılı şəkildə  $a$ ,  $b$  – sistem daxilində dəyişən konsentrasiyalar;  $A$ ,  $B$  – xarici tutumlarda həmin maddələrin sabit konsentrasiyaları;  $k_1$ ,  $k_2$ ,  $k_{-2}$ ,  $k_3$  – proseslərin sürət sabitləridir.

Sadəliyinə baxmayaraq, model hüceyrədə mübadilə proseslərinin əsas əlamətlərini əks etdirir. Substratın daxil olması və metabolitlərin xarici mühitə çıxarılması  $A \rightarrow a$ ,  $b \rightarrow B$  reaksiyaları ilə baş verir. Hüceyrə metabolizmi proseslərinə isə  $a \rightleftharpoons b$  çevrilməsi uyğun gəlir. Məsələn, nəfəs alma prosesi üçün  $A \rightarrow a$  mərhələsində qlükoza və oksigenin daxil olması baş verir,  $b \rightarrow B$  mərhələsi isə  $\text{CO}_2$  və  $\text{H}_2\text{O}$ -nun xaricə verilməsinə uyğun gəlir. Bütün metabolik tənəffüs – tsikli  $a \rightleftharpoons b$  reaksiyası ilə təsvir olunur. Sürət sabitlərinin qiymətləri, əlbəttə, fenomenoloji ümumiləşdirilmiş xarakter daşıyır və hər hansı konkret biokimyəvi mərhələyə aid edilə bilməz. Təsvir olunmuş sadələşdirilmiş model açıq sistem kimi hüceyrələrdə, metabolik reaksiyalarının məcmuunun əsas əlamətlərini əks etdirir.



Şəkil 1.1.3. Açıq sistemdə – hüceyrədə mübadilə proseslərinin modeli

Belə sistem üçün kinetik tənliklər sistemi aşağıdakı formanı alır:

$$\begin{aligned} \frac{da}{dt} &= k_1(A-a) + k_{-2}b - k_{+2}a = f_1(a, b), \\ \frac{db}{dt} &= k_{+2}a - k_{-2}b - k_3(b-B) = f_2(a, b) \end{aligned} \quad (1.1.5)$$

Sistemin stasionar halında a, b dəyişənləri sabit qiymətlər aldıklarından

$$\frac{da}{dt} = 0 \quad \text{və} \quad \frac{db}{dt} = 0$$

Sağ tərəfi sıfıra bərabər edərək:

$$\frac{da}{dt} = f_1(a, b) = 0; \quad \frac{db}{dt} = f_2(a, b) = 0 \quad \text{bərabərliklərindən} \quad (1.1.6)$$

cəbri tənliklər sistemini alırıq:

$$\begin{cases} -(k_1 + k_2)a + k_{-2}b + k_1A = 0, \\ k_{+2}a - (k_{-2} + k_3)b + k_3B = 0 \end{cases} \quad (1.1.7)$$

buradan a, b-nin stasionar qiymətləri üçün aşağıdakı ifadələr alınır:

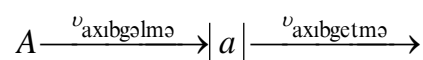
$$a = \frac{Ak_1(k_{-2} + k_3) + k_3k_{-2}B}{k_1k_{-2} + k_1k_3 + k_2k_3}; \quad b = \frac{k_3(k_1 + k_2)B + k_1k_2A}{k_1k_2 + k_1k_3 + k_2k_3} \quad (1.1.8)$$

Bu kəmiyyətlər, ifadələrdən görüldüyü kimi, başlanğıc şərtlərdən, yəni  $t=0$  anında  $a=a_0$  və  $b=b_0$ -nin başlanğıc qiymətlərindən asılı deyildir. Onlar yalnız A, B-nin xarici tutumlarda maddənin konsentrasiyalarının kəmiyyətləri və maddələrin bir-birinə çevrilmə sürət sabitləri ilə təyin edilir. Bu o deməkdir ki, sistem hansı başlanğıc halda olursa-olsun, onun daxilində nəhayət,  $a=a$ ,  $b=b$  olan bir stasionar rejim bərqərar olur.  $a=a(t)$  və  $b=b(t)$  asılılıqlarını tapmaqla həmin konsentrasiyaların zaman keçdikcə necə dəyişmələrini təyin etmiş oluruq. Bu isə (1.1.5) differensial tənliklər sisteminin həlli deməkdir.

Sadə sistemin təhlilindən (1.1.5) görünür ki, analitik həll etmələr çox iri, artıq yer tutan şəkildədir və çoxsaylı parametrlərdən asılıdır. Aydınır ki, dəyişənlərin sayı çox olduqda, belə həll nəinki çətinləşir, həm də bunlara görə sistemin kinetik davranışının parametrlərdən asılılığını aydınlaşdırmaq olduqca mürəkkəb bir məsələyə çevrilir. Diqqəti ona cəlb edək ki, (1.1.5)-in analitik həlli üçün tənliklərin sağ tərəfində yalnız xətti hədləri saxlayırlar. Bir qayda olaraq bioloji sistemlərdə proseslər xətti tənliklə ifadə olunmaya da bilər. Belə ki, sadə bimolekulyar reaksiyanın (iki tərtibli) sürəti riyazi olaraq reagentlərin konsentrasiyalarının hasili formasında təsvir olunur, yəni belə reaksiyanın modelində tənliklərin sağ tərəfləri qeyri-xətti hədlərə malikdirlər. Bu halda dəqiq analitik həllin tapılması ciddi riyazi çətinliklərlə üzləşir və bəzən heç mümkün olmur.

**Modelin keyfiyyət təhlili.** Müasir kinetikada və bioloji proseslərin riyazi modelləşdirilməsində əsas yanaşma ondan ibarətdir ki, differensial tənliklərin dəqiq analitik həlli mümkün olmadıqda onların təhlili yolu ilə kinetik sistemin halları qərarlaşdırılır. Belə halda ideya, sistemin dinamik davranışının keyfiyyət xüsusiyyətlərinin əldə edilməsidir; dayanıqlı və dayanıqsız stasionar hallar, onların arasında keçidlər, sistemin davranışının parametrlərinin böhran qiymətlərindən keyfiyyətə asılılığının öyrənilməsi əsas şərtlərdən biridir. Bu məsələlərin çoxu differensial tənliklərin keyfiyyətə təhlili metodları ilə həll edilir. Bu üsullarla naməlum funksiyaların aydın tərzdə tapılmasına cəhd etmədən modelin mühüm ümumi xassələrini aşkara çıxarmaq mümkündür. Stasionar halın ən mühüm xassəsi onun dayanıqlığıdır. Bu da dayanıqlıq sistemi başlanğıc stasionar haldan çıxaran xarici təsirlərin aradan qaldırılmasından sonra onun əvvəlki stasionar vəziyyətə qayıtma qabiliyyəti ilə müəyyən olunur.

**Stasionar halın dayanıqlığı.** Ən sadə açıq sistemi götürək:



$a$ -nın xarici tutumdan sabit sürətlə daxil olduğu üçün  $v_0 = v_{\text{axib gəlmə}} = \text{const}$ . Bu zaman kinetik tənlik çox sadə bir forma alacaqdır:

$$\frac{da}{dt} = v_{\text{axib gəlmə}} - v_{\text{axib getmə}} = v_0 - ka = f(a) \quad (1.1.9)$$

Burada  $K = v_{\text{axib getmə}}$ -nin sürət sabitidir. (1.1.9) tənliyini həll etmək çox asandır. Lakin (1.1.9) tənliyinin dəqiq həllinə cəhd etmədən  $a = \bar{a}$  stasionar nöqtəsinin qiymətini tapmaq və onun dayanıqlığını qrafik olaraq təyin edək. Şübhəsiz, (1.1.9)-

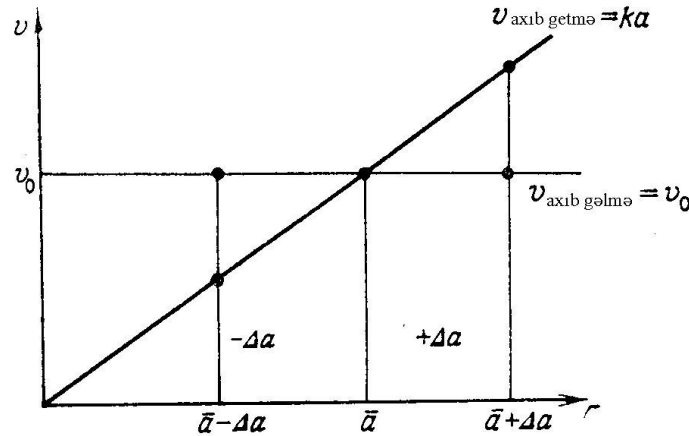


də  $\frac{da}{dt} = 0$  stasionar halı  $a = \bar{a}$ -nın elə qiymətində müəyyən edilir ki, o zaman

axıb gəlmə və axıb getmənin sürətləri ( $v_{axıb\ gəlmə} = v_{axıb\ getmə}$ ) bir-birinə bərabər olur.

1.1.4 sayılı şəkildə  $v_{axıb\ gəlmə} = v_0$  və  $v_{axıb\ getmə} = ka$  sürətlərinin  $a$ -nın qiymətlərindən asılılıqları göstərilib.  $v_{axıb\ gəlmə}$  və  $v_{axıb\ getmə}$  qrafikləri düz xətlərdir, onlar  $v_{axıb\ gəlmə} = v_{axıb\ getmə}$  olan nöqtədə, yəni  $a = \bar{a}$  stasionar nöqtəsində kəsişir.

Bu nöqtəyə uyğun gələn stasionar halın dayanıqlığına baxaq. Fərz edək ki,  $a = \bar{a}$  stasionar halında olan sistemimizdə təsadüfi kənarlanma baş vermişdir və o,  $\bar{a}$  stasionar konsentrasiyasının  $\Delta a$  miqdarına təsirinin artmasına və bununla da sistemi  $\bar{a}$  nöqtəsindən qonşu  $\bar{a} + \Delta a$  nöqtəsinə keçməsinə səbəb olmuşdur. Yeni kənarlanma vəziyyətində, yəni  $a = \bar{a} + \Delta a$ ,  $v_{axıb\ gəlmə}$  və  $v_{axıb\ getmə}$  miqdarı artıq bir-birinə bərabər deyildir və ona görə də  $\bar{a} - \Delta a$  konsentrasiyası dəyişməyə başlayacaqdır.



Şəkil 1.1.4. Axıb gəlmənin ( $v_{axıb\ gəlmə}$ ) və axıb getmənin ( $v_{axıb\ getmə}$ ) sürətlərinin  $a$  kəmiyyətindən asılılığı

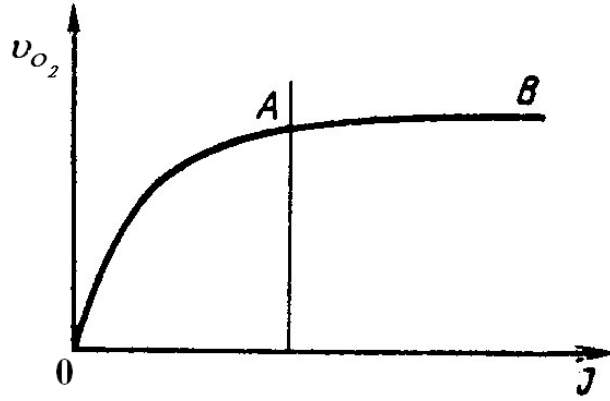
Stasionar haldan təsadüfi kənarlanmalar ( $\pm \Delta a$ ) sistemin özü tərəfindən kompensasiya edildikdə sistem dayanıqlı stasionar halda olur.

**Dayanıqlığın meyarları.** Stasionar səviyyənin dayanıqlığını müəyyən etmək üçün sadə analitik üsul mövcuddur. Bu analitik üsul differensial tənliklə ifadə olunan kinetik proseslər üçün Lyapunov tərəfindən işlənmişdir.

Eyni bir bioloji sistemdə dar məkan (yer) və yavaş mərhələ rolunu xarici şəraitlərdən asılı olaraq zəncirin müxtəlif həlqələri yerinə yetirə bilər. Misal olaraq,



fotosintezin işıq mərhələsinin xarakterini – oksigenin ayrılmasının işıqlanmanın intensivliyindən (1) asılılığını əks etdirən əyrini nəzərdən keçirək (şəkil 1.1.6). Bu əyrinin OA hissəsində işığın çatışmazlığı halında  $O_2$ -nin fotosintetik ayrılmasının bütün prosesində dar məkan, pigment aparatında işıq enerjisinin udulma və transformasiyasının başlanğıc fotokimyəvi mərhələləri təsvir olunur. Qeyd edək ki, özlüyündə bu proseslər praktiki olaraq temperaturdan asılı deyildir. Məhz ona görə də zəif işıqlanma zamanı fotosintezin ümumi sürəti, yaxud  $O_2$ -nin ayrılma sürəti, məlum olduğu kimi, ( $+5^\circ - +30^\circ$ ) fizioloji diapazonda temperaturdan asılı olaraq çox az dəyişir. İşıq əyrisinin bu hissəsində tez dəyişən rolunu elektronların nəqlinin qaranlıq prosesləri yerinə yetirir, onlar işıqlanma şəraitlərinin və uyğun olaraq zəif işıqlanmalarda fotosintetik aparatın reaksiya mərkəzlərindən olan elektron selinin dəyişmələrinə asanlıqla reaksiya verirlər.



Şəkil 1.1.5. Fotosintez zamanı oksigenin ayrılma sürətinin ( $v_{O_2}$ ) işıqlanmanın (C) intensivliyindən asılılığı

Lakin işıq əyrisinin AB hissəsində daha yüksək intensiv işıqlanma şəraitində elektron daşınmasının və suyun parçalanmasının baş verməsi qaranlıq biokimyəvi proseslər limitləşdirici mərhələ kimi özünü göstərir. Bu şəraitlərdə böyük intensivliklərdə qaranlıq proseslər dar məkan rolunu oynayır. Onlar işıqlanma zamanı pigment aparatından gələn güclü elektron selinin öhdəsindən gələ bilmirlər, bu da fotosintezin işıqla doymasına gətirib çıxarır. Bu mərhələdə qaranlıq proseslərinin fermentativ təbiəti üzündən temperaturun yüksəlməsi onların sürətlənməsinə səbəb olur və bununla da, fotosintezin işıqla doyması şəraitində onun ümumi sürətini (oksigenin ayrılmasını) artırır. Burada yavaş mərhələnin idarəedici-təyinedici rolunu qaranlıq proseslər yerinə yetirir. Sürətli mərhələyə isə

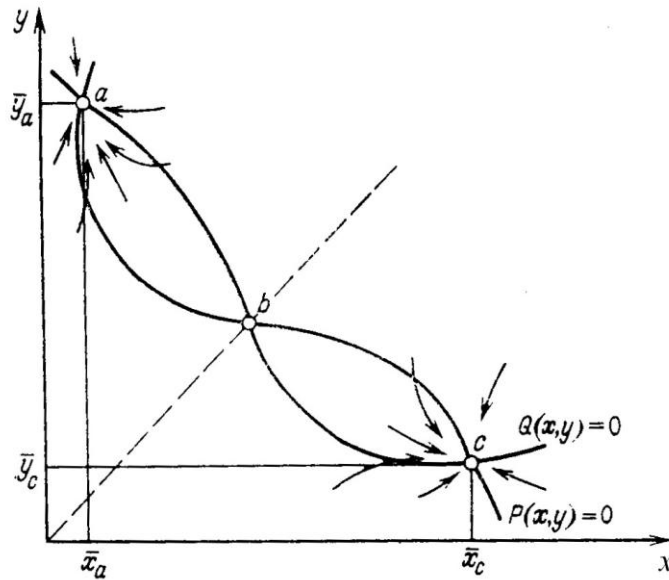
reaksiya mərkəzlərində enerjinin miqrasiya və transformasiya prosesləri uyğun gəlir.

### 1.2. Bioloji sistemlərin dinamik davranış tipləri

Riyazi modelləşdirmənin müasir təcrübəsi göstərir ki, ən məzmunlu və bununla yanaşı, detallarla (hissələrlə) çox da yüklənməmiş modellər, adətən, iki tənlikdən ibarətdir. Məhz bu halda, yəni dəyişənləri sürətli və yavaş dəyişənlərə ayırmaqla verilmiş sistemi aşağıdakı şəkllə salmaq mümkündür:

$$\frac{dx}{dt} = P(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = Q(x, y), \quad (1.2.1)$$

Keyfiyyətə təhlil üsullarından müvəffəqiyyətlə istifadə etməklə belə sistemlər tədqiq olunur.



Şəkil 1.2.1. Faza portretində üç məxsusi nöqtələrin olduğu hal - triqer sisteminin faza portreti:

*a, c* – dayanıqlı məxsusi nöqtələr, *b* – dayanıqsız məxsusi nöqtə

**Məxsusi nöqtələrin dayanıqlılığının tipləri.** Məqsədimiz məxsusi nöqtələrin dayanıqlılığının tipini verilmiş (1.2.1) tənliklər sisteminin sağ tərəfinə uyğun təyin etməkdir. Hər şeydən əvvəl aydındır ki, dayanıqlı məxsusi nöqtənin ətrafında  $M(x, y)$  təsviredici nöqtə ona faza trayektoriyaları üzrə yaxınlaşacaqdır və əksinə, rejimin dayanıqsız olduğu halda ondan uzaqlaşacaqdır. Belə ki, şəkil 1.2.2-də *a* və *c* məxsusi nöqtələri dayanıqlı, *b* – dayanıqsızdır. Bu hal faza portretində faza trayektoriyalarının istiqaməti üzrə müşahidə olunur.

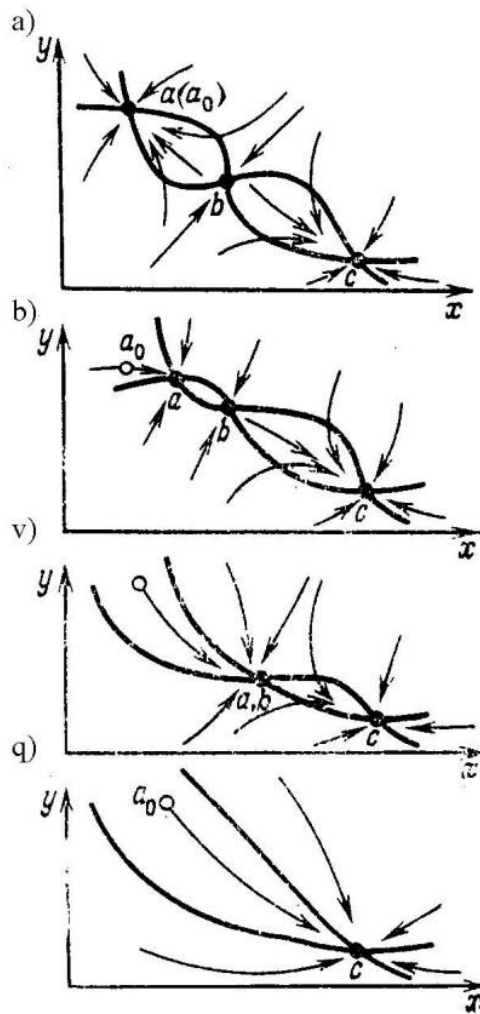
**Bioloji triqqlər.** 1.2.1 sayılı şəkildə üç məxsusi nöqtəyə:  $a$ ,  $c$  – dayanıqlı düyünlər,  $b$  – yəhər – malik olan faza portreti sistemi verilmişdir. Yəhərdən separatrissa keçir. O, faza portreti sistemini məxsusi nöqtələrin  $a$  (separatrisadan solda) və  $c$  (separatrisadan sağda) cəzətmə sahələrinə bölür. Əgər sistem dayanıqlı rejimdə  $a(\bar{x}_a, \bar{y}_a)$  fəaliyyət göstərirsə, onu  $\bar{x}_a$  –ni  $\bar{x}$  –nin dayanıqlı düyününün cəzətmə sahəsində olan qiymətlərinə qədər kəskin sürətdə artırmaqla  $c(\bar{x}_c, \bar{y}_c)$  rejiminə keçirmək mümkün olar. Bu zaman sistem özü faza trayektoriyalarının biri üzrə  $c$  rejiminə keçər. Lakin keçmə üçün faza portreti sisteminin bir idarəedici-təyinedici parametrdən asılılığından istifadə etmək olar. 1.2.2 sayılı şəkildə belə parametrin dəyişməsindən asılı olaraq faza portreti sisteminin dəyişməsi göstərilmişdir. Göründüyü kimi başlanğıcda  $a$  və  $b$  nöqtələrinin mürəkkəb yəhər-düyün nöqtəsinin əmələ gəlməsi ilə nəticələnən qovuşması baş verir, sonra isə müstəvi üzərində bir dayanıqlı nöqtə  $c$  qalır ki, buna da sistem müstəqil sürətdə keçir. Sonra idarəedici-təyinedici parametrin əvvəlki qiymətlərinə qayıtmaq və sistemin faza portretini bərpa etmək olar, lakin bu zaman o tələb edilən rejimdə qalacaqdır.

Triqqlər sisteminin bir rejimdən digərinə keçmə xassəsi mümkün dayanıqlı stasionar səviyyələrin və onların arasında olan keçidlərin mövcud olduğu bioloji proseslərin modellərinin tərtib edilməsində faydalıdır. Belə ki, toxumaların differensiasiyası prosesində hüceyrənin, biosintez məhsullarının uyğun dəyişməsinin baş verməsi bu qayda ilə həyata keçir. 1.2.3 sayılı şəkildə prokariotlarda zülal sintezinin tənzim olunma sxemi verilmişdir. İkinci sistemin məhsulu  $p_2$  birinci sistemin korepressoru kimi xidmət edir.

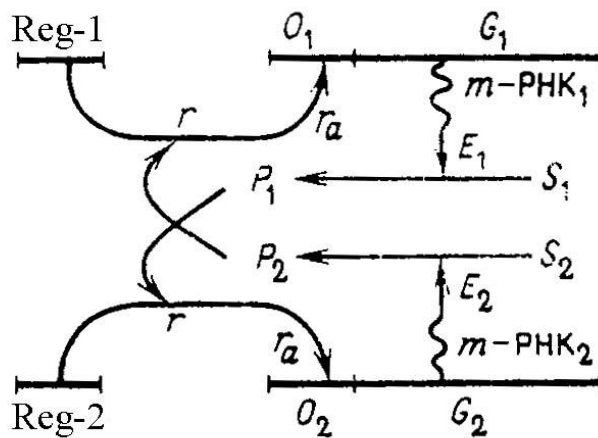
O, birinci sistemin gen-tənzimləyicisinin qeyri-fəal repressoru ilə fəal kompleksə birləşir, bununla da birinci sistemin struktur geninin operon sahəsini bağlayır. Analoji olaraq birinci sistemin məhsulu ikincinin korepressoru rolunu oynayır.

Riyazi modelin təhlili göstərir ki, bu sistem triqqlər xassələrinə malikdir. Onlar o vaxt təzahür edirlər ki, repressiya reaksiyası tərtibliliyin  $p_1$  və  $p_2$  məhsulların konsentrasiyasına nisbətə  $n \geq 2$  olsun. Bu, korepressiyada məhsulun iki, yaxud daha çox molekulları iştirak etdikdə baş verir.

Triqqlər sisteminin başqa misalları fermentativ proseslərin kinetikasına həsr olunmuş bölmədə veriləcəkdir.



Şəkil 1.2.2. Faza müstəvisi üzərində triqer sisteminin parametrik dəyişməsi (keçməsi)

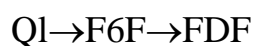


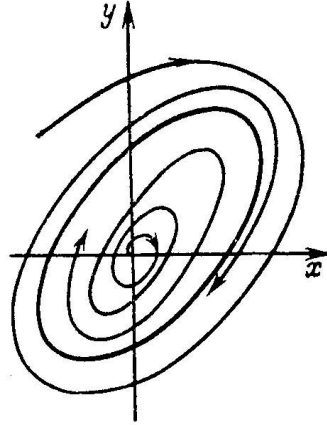
Şəkil 1.2.3. Fermentlərin sintezinin iki sisteminin qarşılıqlı tənzimləyici sxemi (Cakob və Mono sxemi)

**Rəqsi proseslər.** Bir çox bioloji sistemlərdə dövri proseslər müşahidə edilir: qlikolizdə və fotosintezdə aralıq məhsulların konsentrasiyalarının dəyişməsi, populyasiyada fərdlərin sayının dəyişməsi, dövrü biokimyəvi reaksiyalar. «Bioloji saatların» öyrənilməsi ilə əlaqədar rəqsi bioloji proseslərə maraq xüsusi ilə artmışdır. Onların əsasını hüceyrədaxili biokimyəvi reaksiyaların avtorəqs sistemi təşkil edir.

Bütün bu hallarda rəqsi proseslərlə baş verən dəyişmələrin səbəbi hər hansı xarici təsirlər deyil, məhz sistemin daxili dinamik xassələridir. Belə dəyişmələr avtorəqs proseslər adlanır. Dövri hərəkətə fəza müstəvisi üzərində qapalı əyri uyğun gəlir. Əgər bu qapalı əyri təcrid olunmuşdursa, ona xaricdən və daxildən qonşu trayektoriyalar yaxınlaşarsa, onda bu trayektoriyaların limiti dayanıqlı ən son dövrə olacaqdır (şəkil 1.2.4). Kiçik kənarlanmalardan sonra sistem yenidən davamlı dövrənin trayektoriyasına qayıdır. Onun dayanıqsız olan mərkəz məxsusi nöqtəsinin ətrafında olan trayektoriyalardan fərqi əsasən bundadır. Ən son dövrənin trayektoriyası boyunca hərəkətlərin dövr etmə müddəti və amplitudası başlanğıc şərtlərdən asılı deyildir.

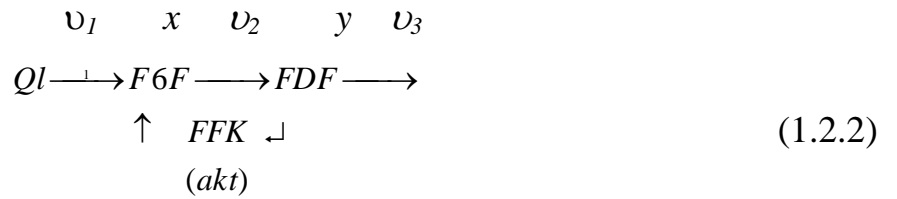
**Qlikolizdə rəqslər.** Qlikolitik zəncir – rəqsi prosesə malik biokimyəvi sistemə klassik misalıdır. Biofiziki tədqiqatların təcrübəsinə əsasən həssas spektrofotometrik metodların tətbiqi intakt hüceyrələrdə aralıq məhsulların konsentrasiyalarının bilavasitə dəyişmələrini müşahidə etməyə imkan verir. Maya göbələyi hüceyrələri kulturası üzərində aparılan təcrübələr göstərir ki, qlikoliz prosesləri, onlarda fruktoza-6 fosfatın F6F, fruktoza-1,6-difosfatın (FDF) və bərpa olunmuş HAD-in aralıq məhsullarının konsentrasiyalarının dövri dəyişmələri ilə müşayiət olunur. Bu rəqsi proseslər aclıq çəkən hüceyrələrdə xüsusilə aydın müşahidə olunmuşdur. Bu zaman substratın – qlükozanın sərf olunması nisbətən yavaş sürətlə baş verir. İlk dəfə qlikolizdə rəqsi proseslərin modelləşdirilmə cəhdləri dar məkan (yer) prinsipinin nəzərə alınmaması ilə aparılırdı. Bu model bir sıra tənlikdən ibarət olub qlükolizin ayrı-ayrı mərhələlərini əhatə edirdi. Dar məkan prinsipinin tətbiq edilməsi, dəyişənlərin sayının azalması modeldə sürətli və yavaş mərhələlərə ayırılmadan sonra yalnız fosfofruktokinaza (FFK) fermentinin təsiri ilə qlükozanın F6F və F6F-in FDF-yə çevrilmə mərhələləri qalır.





**Şəkil 1.2.4. Qlikoliz prosesində rəqsi proseslərin faza portreti, faza müstəvisində dayanıqlı limit.**

Modeldə qeyri-xətti toplananların iştirak etdiyi zaman xüsusi dinamik xassələr, o cümlədən, avtorəqsi proseslər meydana çıxır. Bu o zaman meydana çıxır ki, FFK fermenti fruktodifosfatın çevrilmə məhsulu ilə aktivləşir, yəni



(1.2.2)-də F6F substratının daxil olma sürəti  $\nu_1$  sabit kəmiyyət sayılır, o yalnız xarici mühitdə qlukozanın artıq konsentrasiyasından asılıdır. F6F→FDF sahəsində  $x \rightarrow y$  çevrilməsinin  $\nu_2 = k x$  sürəti yalnız x-dən deyil, həm də y kəmiyyətindən də asılı olmalıdır. Buna səbəb y-nin FFK fermentinin məhsulu ilə aktivləşməsidir. Riyazi olaraq bunu  $\nu_2 = k_2 x$  sürətinin  $k$  sabitinin y-dən asılılığı halında, yəni  $k = k' y$  kimi təsvir etmək olar. Bu zaman  $\nu_2 = kx = k' y x$ . Belə olduqda (1.2.2) sistemi üçün ən sadə modeli tərtib etmək olar:

$$\frac{dx}{dt} = \nu_1 - \nu_2 \quad (1.2.3)$$

$$\frac{dy}{dt} = \nu_2 - \nu_3$$

belə şəkllə düşür.

$$\frac{dx}{dt} = \nu_1 - k' x y ,$$

$$\frac{dy}{dt} = k' x y - k_2 y \quad (1.2.4)$$

kimi ifadə olunur.

Asanlıqla görmək olar ki, (1.2.4) sistemində bu reaksiyaların substratlarının  $x$  və  $y$  konsentrasiyalarının artırılması zamanı  $\nu_1$  və  $\nu_2$  sürətləri qeyri məhdud olaraq yüksəlir. Həm də yaxşı məlumdur ki, substratın konsentrasiyasının artması zamanı normal biokimyəvi prosesin sürəti əvvəlcə yüksəlir, sonra isə doyma halına çatır. Göstərilən xüsusiyyət biokimyəvi proseslərin fermentativ təbiətini əks etdirir. Sürətin maksimal həddə çatması fermentin bütün molekullarının ferment-substrat kompleksi halında dayanıqsız birləşmə əmələ gətirməsi nəticəsində baş verir. Bundan sonra substratın konsentrasiyasının yüksəlməsi reaksiyanın sürətinə təsir etmir. Yəni reaksiya sürətinin artmasına səbəb olmur. Məşhur Mixaelis- Menten tənliyində məhz bunlar təsvir edilib. Tənlikdə sürətin substratdan asılılığı aşağıdakı kimi təsvir edilir:

$$\nu = \frac{k x}{K_x + x}, \quad (1.2.5)$$

burada  $k$  – sürət sabiti,  $K_x$  – Mixaelis sabitidir.

Göründüyü kimi  $x \rightarrow \infty$  olduqda,  $\nu \rightarrow k = const$ , yəni bu halda ferment substratla doyur. Bu vəziyyəti (1.2.3) sistemində  $\nu_2$  və  $\nu_3$  sürətlərinin reagentlərin konsentrasiyasından asılılığını nəzərə alsaq o zaman istifadə etdiyimiz model aşağıdakı şəkllə düşər:

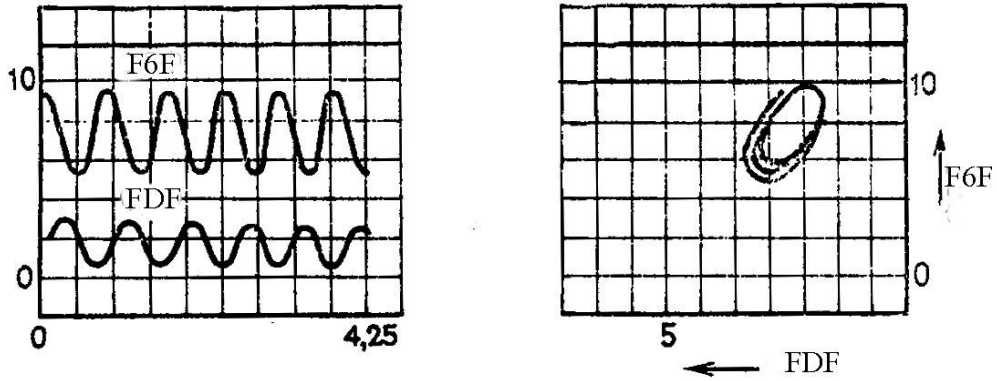
$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \nu_1 - \frac{k_1 x}{K_x + x} \cdot \frac{y}{K_y + y}, \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{k_1 x}{K_x + x} \cdot \frac{y}{K_y + y} - \frac{k_2 y}{K'_y + y}, \end{aligned} \quad (1.2.6)$$

burada  $k_1, k_2$  – sürət əmsalları,  $K_x, K_y, K'_y$  – Mixaelis sabitləridir.

Göründüyü kimi (1.2.6) aktivləşdiricinin  $y \left( \frac{y}{K_y + y} \right)$  konsentrasiyasının fasiləsiz artması zamanı aktivləşmə prosesinin doyması baş verir. Sonrakı tədqiqatlar  $K_x \gg x$  və  $K_y \gg y$  olduğu şərt daxilində aparılmışdır.  $x' = x/\bar{x}$  və  $y' = y/\bar{y}$  ölçüsüz dəyişənləri daxil edək. Burada  $(\dot{x} = \dot{y} = 0)$  məxsusi nöqtələrində stasionar konsentrasiyalardır.  $(\bar{x}, \bar{y})$  məxsusi nöqtəsinin dayanıqlıq xarakteri (1.2.3) ifadəsinə uyğun olaraq təyin edilir.



Alınan nəticələrdən məlum olur ki, (1.2.6) sisteminin faza portretinin xarakteri bir neçə parametrlərin (məsələn,  $\alpha$  və  $r$ ) nisbətlərindən asılı olaraq dəyişir.  $\alpha$  parametri qlikoliz prosesinin substratının, qlukoza daxil olma sürəti ilə tərs mütənasibdir:  $\alpha \sim 1/v_{jk1}$ ,  $r$  isə  $r = \bar{y}/K'_y$ -ya bərabərdir. Şübhəsiz,  $\alpha$  parametrini idarəedici-təyinedici parametr hesab etmək olar, çünki onun qiymətini xarici mühitdə qlukoza konsentrasiyasını dəyişdirməklə dəyişmək olar.  $(\bar{x}, \bar{y})$  məxsusi nöqtəsi,  $\alpha r/(1+r) < 1$  olduqda dayanıqlı fokusdur,  $\alpha r/(1+r) > 1$  olduqda isə dayanıqsız fokusdur. Birinci halda sistemdə yalnız sönən rəqsi proseslər baş verir. İkinci halda dayanıqsız fokus ətrafında limit dövrənin əmələ gəlməsi mümkündür (Şəkil 1.2.5) və belə olduqda sistemdə öz-özünə rəqsi proseslər baş verir. Beləliklə,  $\alpha r/(1+r) = 1$  parametrinin qiyməti bifurkasiyalı olacaqdır. Bifurkasiya nöqtəsindən keçdikdən sonra məxsusi nöqtənin dayanıqlığı,  $\alpha r/(1+r) < 1$  olduqda, limit dövrəyə,  $\alpha r/(1+r) > 1$  olduqda öz-özünə rəqsilik rejimə ötürülür.  $\alpha$  parametrinin artması rəqsi proseslərin yaranmasına, azalması isə – onların sönməsinə səbəb olur. Tədqiqatın bu nəticəsi eksperimentlərlə təsdiq olunur, onlarda qlukoza verilmə sürətinin aşağı düşməsi, həqiqətən avtorəqslərin yaranmasına gətirib çıxarmışdır.



Şəkil 1.2.5. EHM köməyi ilə hesablanmış FDF və F6F dəyişmələrinin kinetikası və qlukolizin faza portret modeli

Biologiyada öz-özünə rəqsi proseslərə başqa misallar da mövcuddur. Onlar üçün uyğun riyazi modellər işlənmiş və avtorəqs rejimin yaranmasını təyin edən parametrlərin qiymətlər oblastı tapılmışdır. Ən maraqlı bioloji periodik proseslərdən biri sutkalıq ritmlər, yaxud bioloji saatlardır. Burada dövrilik öz-özünə rəqsi biokimyəvi reaksiyalarla təyin olunur, onlarda bir sıra bioloji fəal maddələrin kon-



sentralizasiyalarının periodik dəyişməsi baş verir. Fotosintezin intensivliyinin sutka ərzində dəyişmələri hətta fasiləsiz işıqlanma şəraitlərində də müşahidə edilir. Model Kalvin tsiklində üçkarbonlu və altıkarbonlu şəkərlər arasında reaksiyaları təsvir edir və ən son tsiklə malikdir.

### 1.3. Fermentativ proseslərin kinetikasi. Mürəkkəb reaksiyaların kinetikasi

Canlı sistemlərdə reaksiyalar bir sıra ardıcıl və ya paralel gedən mərhələlərdən ibarətdir (məsələn, qlikoliz, fotosintez və s.). Belə reaksiyaların sürəti reaksiyada iştirak edən hər hansı molekulun qatılığından (konsentrasiyasından) asılıdır.  $A \xrightarrow{k_1} B \xrightarrow{k_2} C$  tipli reaksiyalarda

$$\frac{da}{dt} = k_1 a, \quad \frac{db}{dt} = k_1 a - k_2 b, \quad \frac{dc}{dt} = k_2 b \quad (1.3.1)$$

kimi ifadə olunmalıdır. Bu reaksiyanın bəzi xüsusiyyətlərinə baxaq:

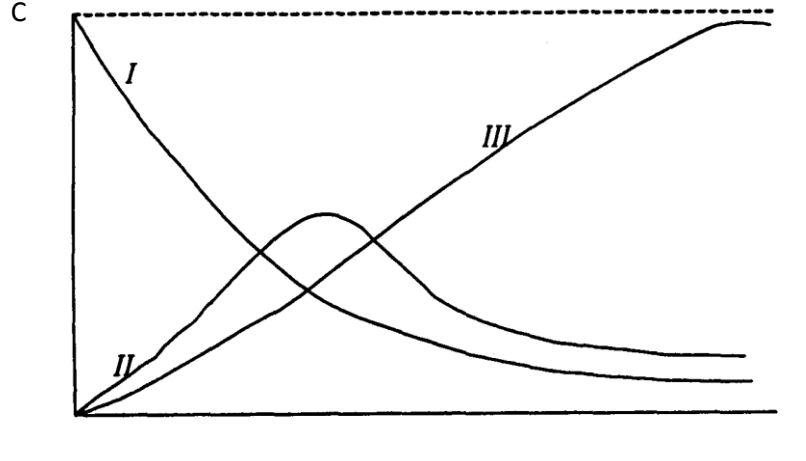
1)  $k_1 \gg k_2$ , yəni reaksiyanın birinci mərhələsi daha sürətli, ikinci mərhələ isə yavaşdır. O zaman reaksiyanın hər iki mərhələsi bir tərtibli reaksiyaların kinetik qanunlarına tabe olacaqdır.  $C$  maddəsinin toplanması II daha zəif gedən mərhələdən asılı olacaqdır.

2)  $k_2 \gg k_1$ . Belə halda  $B$  maddəsinə aralıq davamsız maddə kimi baxılır. Onun qatılığı  $A$  və  $C$  maddəsinin qatılığından azdır. Belə olduqda da  $C$  maddəsinin toplanma sürəti I reaksiyanın, daha yavaş gedən reaksiyanın sürətindən asılı olacaqdır. Göründüyü kimi reaksiyanın ümumi sürəti reaksiyanı təşkil edən elementar mərhələlərdə ən kiçik sürət əmsalına malik olan mərhələdən asılı olacaqdır. Belə mərhələ reaksiyanın təyinedici mərhələsi adlanır. Aralıq məhsul  $B$  reaksiyasının sonunda olmur.

Qanın laxtalanması reaksiyası (protrombin  $\rightarrow$  trombin  $\rightarrow$  trombin kompleksi  $\rightarrow$  antrombin) bir tərtibli ardıcıl reaksiya hesab olunur (şəkil 1.3.1).

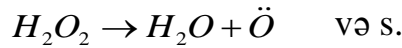
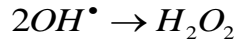
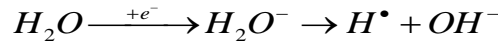
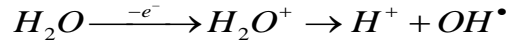
Hüceyrədə baş verən reaksiyalar təkcə ardıcıl reaksiyalar deyildir. Məhz, buna görə də hüceyrə proseslərinin kinetikasını izah edərkən açıq sistemlərin kinetikasından istifadə olunur.

Orqanizmlərin həyat fəaliyyətində zəncirvari reaksiyalar mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Bu reaksiyalar fəal hissəciklərin, doymamış valentli sərbəst atomların və ya radikalların mövcudluğu şəraitində baş verir. Zəncirvari reaksiyalar həmçinin zəngin enerjiyə malik ion və molekulların iştirakı ilə də baş verir.



**Şəkil 1.3.1. Ardıcıl gedən reaksiyalarda maddələrin qatılığının dəyişməsi**  
**I.İlkin A maddəsi; II.Aralıq B maddəsi; III.Son C maddəsi.**  
**Ordinat oxunda maddələrin qatılığı (c), absis oxunda zaman (t)**

Suyun radiolizi zamanı baş verən zəncirvari reaksiyaya nəzər salaq. Proses su molekullarının şüa enerjisini qəbul etdiyi andan başlayır və nəticədə su molekulu fəal hissəciklərinə parçalanır:



Zəncirvari reaksiyalarda əmələ gələn reaksiya məhsulları – aralıq məhsullar yeni reaksiyaların əmələ gəlməsinə səbəb olur. Bu reaksiyalar olduqca sürətlə baş verir. Bəzən zəncirvari reaksiyalar partlayışla da müşayiət olunur.

Zəncirvari reaksiyalar əsasən 3 mərhələdən – zəncirin əmələ gəlməsi, zəncirin davamı və zəncirin qırılmasından ibarətdir.

Zəncirin əmələ gəlməsi mərhələsində aralıq məhsullar (atomlar, ionlar, neytral molekullar) əmələ gəlir. Bu prosesin sürətlənməsi işıqla, ionlaşdırıcı şüa ilə, istilik enerjisi və katalizatorla baş verə bilər. Zəncirin inkişafı mərhələsi aralıq məhsulların başlanğıc maddə ilə reaksiyaya girməsinə səbəb olur ki, bu da yeni intermediatların və son məhsulların əmələ gəlməsinə səbəb olur. Zəncirin inkişafı mərhələsi bir neçə dəfə təkrar olunur ki, nəticədə çoxlu miqdarda başlanğıc və son məhsullar əmələ gəlir. Zəncirin qırılması mərhələsində aralıq məhsulların zəncirin qırılmasına tamamilə sərf olunması və ya parçalanması baş verir. Zəncirvari

reaksiyaların da qırılması ya öz-özünə, yaxud da xüsusi ingibitorların təsiri ilə baş verir.

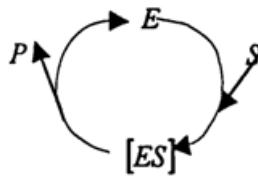
Zəncirvari reaksiyalar şaxələnən və şaxələnməyən reaksiyalara bölünür. Şaxələnən zəncirvari reaksiyalarda mövcud olan bir sərbəst radikalın və ya atomun əvəzinə iki və daha çox sərbəst radikal və ya atom əmələ gəlir. Məsələn, hidrogenin oksidləşməsi zamanı reaksiyanın şaxələnməsi aşağıdakı qaydada baş verir:



Şaxələnən zəncirvari reaksiyalar Arrenius qanununa tabe olurlar. Həmin reaksiyalarda reaksiya mühitinin temperaturu artdıqda Arrenius qanunundan kənarlanma baş verir. Belə ki, reaksiyanın sürəti Arrenius qanunundan gözlənilən sürətdən daha yüksək olur.

Orqanizmdə fermentlərin və ya hormonların təsiri ilə baş verən reaksiyalar zəncirvari xarakter daşıyır.

Tsiklik reaksiyalar sistemi maddələr mübadiləsi prosesində mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Tsiklik reaksiyanın ən sadə forması fermentativ reaksiyalardır. Belə reaksiyalarda ferment bir neçə dəfə sərbəst və birləşmiş halda olur. Bu proses aşağıdakı sxemdə təsvir oluna bilər: burada E-ferment, S-substrat, [ES]-ferment-substrat kompleksi, P-reaksiya məhsulu.



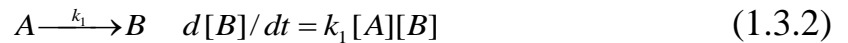
Tsiklik reaksiyalarda tsiklin davam etməsi maddələrin nisbi miqdarından asılı olur.

Mübadilə prosesində ikidən artıq reagentin iştirakı ilə baş verən tsiklik reaksiyalar mövcuddur. *In vitro* şəraitində aparılan təcrübələrdən aydın olur ki, oksidləşmə prosesində iştirak edən bir ferment bir dəqiqə müddətində  $10^3$ - $10^5$  substrat molekulun çevrilməsində iştirak edir. Orqanizmdə metabolik tsikllərin kinetikasi ardıcıl reaksiyaların kinetikasına uyğundur. Daha iri tsikllərin kinetik tənlikləri mürəkkəb xarakter daşıyır və qeyri-xətti formada olur. Tsiklik reaksiyalarda təyinedici aralıq mərhələlərin prosesin gedişinə təsiri azdır. Sistemdə

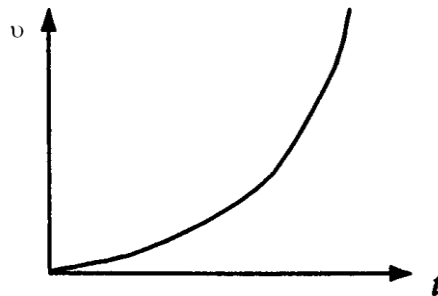
bütün maddələr bir-birləri ilə qarşılıqlı əlaqədədirlər. Dönməyən reaksiyalar xətti zəncirdə ümumi sürətə təsir edə bilməz.

Tsiklik reaksiyalar dönməyən proseslərin hesabına bir istiqamətdə dövr edir. Tsiklin dövr etmə sürəti tsiklin ayrı-ayrı mərhələlərini təşkil edən maddənin nisbi qatılıqlarından asılıdır. Nisbi qatılıq dedikdə isə  $[S_1]/[P_1]$  nəzərdə tutulur. Burada  $[S_1]$  reaksiyaya daxil olan maddə,  $[P_1]$  isə reaksiya nəticəsində əmələ gələn məhsulun qatılıqlarıdır.

Bəzən orqanizmdə elə reaksiyalar baş verir ki, reaksiyanın son məhsulu katalizator funksiyasını yerinə yetirir. Bu proseslər avtokatalitik proseslər adlanır. Pepsinogenin pepsinə çevrilməsi reaksiyası avtokatalitik proseslərə aiddir. Reaksiya nəticəsində əmələ gələn son məhsul – pepsin katalizator olub, biokimyəvi prosesi gücləndirir – sürətləndirir. Orqanizmdə avtokatalitik reaksiyalar periodik – dövri olaraq baş verir. Avtokatalitik reaksiyalar üçün inkubasiya dövrünün mövcud olması xarakterikdir. Sonra reaksiya sürətinin artması baş verir. Qidanın qidalanma zəncirinə daxil olması ilə profermentlərin fermentə çevrilməsi prosesi başlayır və onların çevrilməsi reaksiyaları həyata keçir. Belə ki, pepsinogen pepsinə, tripsinogen tripsinə çevrilir. Tripsinogenin çevrilməsi entorokinaza fermentinin təsiri ilə baş verir. Bu mədə divarının qida maddələrinin təsirindən qıcıqlanması nəticəsində baş verir. Avtokatalitik reaksiyaların sürəti başlanğıc və son məhsulların qatılığından asılıdır.



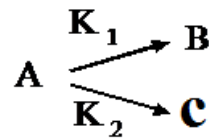
$B$  maddəsinin qatılığının artması ilə reaksiyanın sürəti də artır.



**Şəkil 1.3.2. Avtokatalitik reaksiyanın sürətinin reaksiyanın davam etmə müddətindən asılılığı**

Avtokatalitik reaksiyanın zəncirin uzunluğundan və mürəkkəbliyindən asılı olaraq periodu müxtəlif olur. İnduksiya periodundan sonra laq faza başlayır ki, o da son məhsulun eksponensial qaydada artdığını əks etdirir.

Əgər reaksiyanın gedişində bir çıxış maddəsi iştirak edirsə və o birgə baş verən reaksiyalarda istifadə olunursa, belə reaksiyalar paralel gedən reaksiyalar adlanır



(1.3.3)

$\frac{db}{dt} = k_1(a)$ ;  $\frac{dc}{dt} = k_2(a)$ .  $A$  – maddəsinin tam sərf olunması  $\frac{da}{dt} = k_1a + k_2a = a(k_1 + k_2)$

və ya  $a = a_0 e^{-(k_1+k_2)t}$  (inteqral tənlik qanunu ilə baş verir). Bir tərtibli paralel gedən iki reaksiya eyni zamanda baş verirsə, o zaman hər iki reaksiyada maddələrin çevrilmə sürətinin nisbəti həmin reaksiyaların sürət əmsallarının nisbətinə

bərabərdir:  $\frac{b}{c} = \frac{k_1}{k_2}$

Əgər paralel gedən reaksiyalardan biri «0» tərtibli ( $b$ ), digəri isə bir tərtiblidirsə ( $c$ ), bu o deməkdir ki,  $a$  maddəsinin qatılığının dəyişməsi-azalması  $b$  maddəsinin əmələ gəlmə sürətinə təsir etmədiyi halda  $c$  maddəsinin əmələ gəlmə sürətini artırır. Belə reaksiyalarda təyinedici rolu bir tərtibli reaksiya həyata keçir. Əgər paralel gedən reaksiyalar dönən deyilsə onlar eyni tərtibliliklə xarakterizə olunur. Reaksiyanın müxtəlif istiqamətdə paralel getməsi o zaman mümkün olur ki, həmin reaksiyaların hər biri üçün sərbəst enerjinin dəyişməsi mənfi qiymət alsın.

#### 1.4. Fermentativ reaksiyaların kinetikasi. Mixaelis-Menten tənliyi

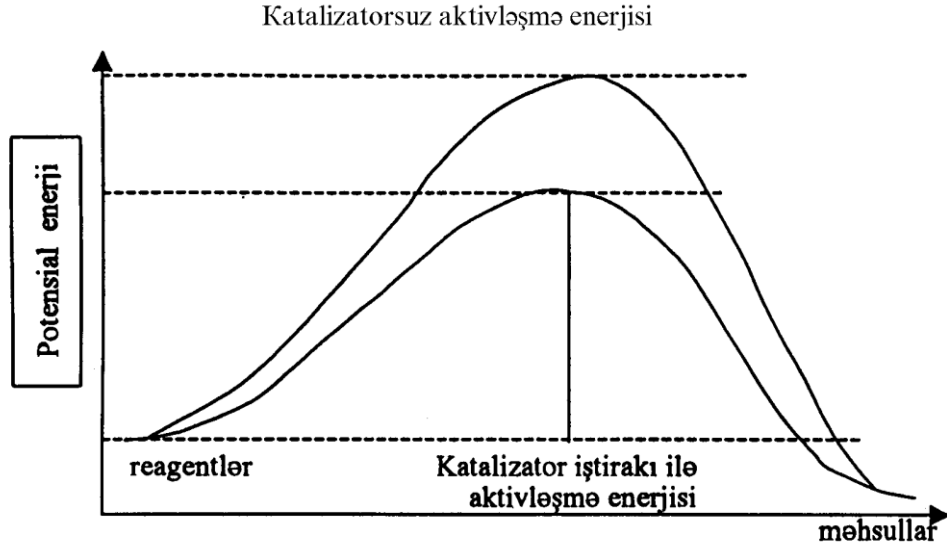
Məlumdur ki, fermentlər katalitik aktivliyə malik olub, yalnız öz substratlarına qarşı yüksək spesifikliklə fərqlənirlər. O, orqanizmdə yüksək həssaslıqla mühüm fizioloji temperaturda və pH-da fəaliyyət göstərir. Fermentlər hüceyrə metabolizminin funksional vahididir. Onlar müəyyən ardıcılıqla təsir edərək çox mərhələli reaksiyaları kataliz edir. Orqanizmdə ən çox tənzimə edici fermentlərə təsadüf olunur. Orqanizmdə irsi xəstəliklərin baş verməsi bu və ya digər ferment sisteminin çatışmaması hesabına meydana çıxır. Fermentlər kimyəvi reaksiyaya təsir edərək onların aktivləşmə enerjisini aşağı salır (cədvəl 1.4.1).

**Cədvəl 1.4.1. Bir sıra fermentativ və qeyri- fermentativ kataliz reaksiyalarının aktivləşmə enerjisi**

Reaksiyalar	Katalizator	E <sub>a</sub> kkal/mol
1. Hidrogen peroksidin parçalanması	1. Katalizatorsuz	1. 18000
	2. Platin kolloidi	2. 11700
	3. Katalaza	3. 12000
2. Saxarozanın hidrolizi	1. Hidrogen ionları	1. 25600
	2. Maya göbələyi invertazası	2. 8000-1000
3. Kazeimin hidrolizi	1. Hidrogen ionları	1. 20600
	2. Tripsin	2. 12000
4. Etibufertın hidrolizi	1. Hidrogen ionları	1. 16800
	2. Hidroksid ionları	2. 10200
	3. Mədəaltıvəz lipazası	3. 4500
5. β- metilglükozidin hidrolizi	1. Hidrogen ionları	1. 32600
	2. β- qlükozidaza	2. 12200

Məlumdur ki, kimyəvi reaksiyanın sürətini iki yolla (temperaturu dəyişməklə, katalizator və ya inhibitoru əlavə etməklə) artırmaq və ya azaltmaq olar. Katalizatorlar reagentlə birləşib yeni məhsulun əmələ gəlməsinə səbəb olurlarsa və bu proses tez-tez təkrar olunursa, o zaman reaksiyanın aktivləşmə enerjisi aşağı düşür (şəkil 1.4.1). Fermentlər öz substratları ilə yalnız katalitik tsikildə birləşirlər.

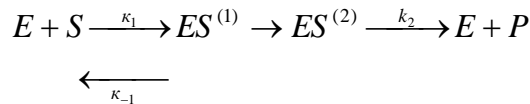
Fermentlər digər katalizatorlar kimi elə reaksiyaları sürətləndirir ki, o reaksiyaların gedişi termodinamik cəhətcə mümkün olsun. Fermentativ kataliz aktivləşmə enerjisini 66-75 kC azaldır. Qeyri-bioloji katalizatorlar isə aktivləşmə enerjisini 6,7-30 kC azaldır.



Şəkil 1.4.1. Katalizator iştirakı ilə aktivləşmə enerjisinin azalması

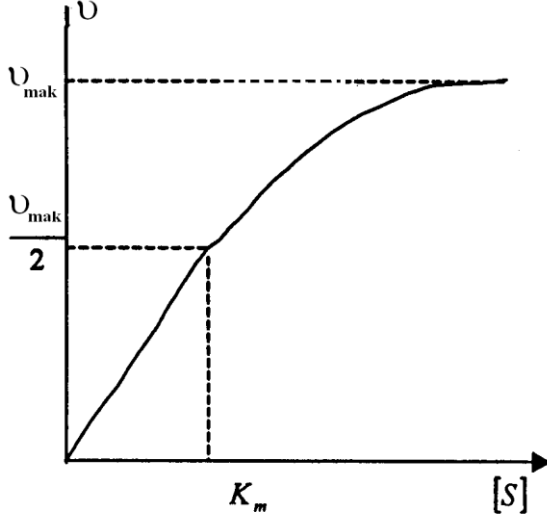
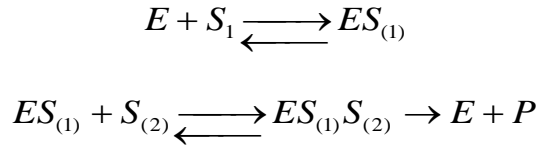
Fermentativ reaksiyalarda substratın konsentrasiyası fermentlə kataliz olunan reaksiyaların sürətinə güclü təsir göstərir. Şəkildə fermentlə kataliz olunan reaksiyalarda substratın qatılığının reaksiyanın sürətinə göstərdiyi təsir əks olunur (şəkil 1.4.2). Şəkildən görünür ki, substratın nisbətən aşağı qatılıqlarında reaksiyanın sürəti yavaş olur. Lakin substratın qatılığı artdıqca reaksiya sürəti artır. Lakin elə an çatır ki, substratın qatılığı artdıqca reaksiyanın sürəti onunla mütənəsb artmır. Sonra reaksiya sürəti maksimal həddə çatır. Reaksiya maksimal sürətdə olduqda ferment substratla tam «doymuş» vəziyyətdə olur. İlk dəfə bu fikir Henri (1908) tərəfindən irəli sürülmüş və sonralar fermentin ümumi təsir nəzəriyyəsi irəli sürülmüşdür. 1913-cü ildə Mixaelis və Menten göstərmişlər ki, fermentativ reaksiyalarda ferment  $E$  dönən və tez bir zamanda öz substratı ilə reaksiyaya girmək qabiliyyətinə malikdir.

Fermentativ reaksiyalar dönən və dönməyən reaksiyalara bölünür. Məsələn, kinetik sxemi aşağıdakı kimi verilmiş fermentativ reaksiya



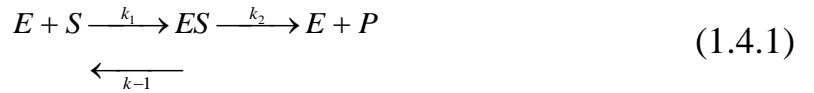
bir dönən, iki dönməyən reaksiya mərhələlərindən ibarətdir. Burada  $k_1$ ,  $k_{-1}$ ,  $k_2$  – müvafiq mərhələlərin reaksiya sürətləri sabiti,  $P$  – reaksiya məhsulunun simvoludur. Fermentativ reaksiyalarda iştirak edən substratın miqdarından asılı olaraq onlar bir və iki substratlı ola bilərlər.

Məsələ:



**Şəkil 1.4.2. Bir substratlı fermentativ reaksiyalarda reaksiya sürətinin substratın qatılığından asılılığı**

İki substratdan artıq substrat iştirak edən fermentativ reaksiyalara olduqca az təsadüf olunur. Qeyd etdiyimiz kimi bir ferment və bir substrat iştirak edən fermentativ reaksiyalarda reaksiyanın gedişi aşağıdakı sxem üzrə baş verir:



Bu reaksiyalar sürətli –  $E + S \xrightleftharpoons[k_{-1}]{k_1} ES$  və yavaş –  $ES \xrightarrow{k_2} E + P$  gedən

mərhələlərdən ibarətdir. Ona görə də reaksiya sürətinin maksimal qiyməti ferment-substrat kompleksinin parçalanma sürəti ilə ifadə oluna bilər:  $v_m = K_2[ES]$ . Bu reaksiya məhsulunun az miqdarı şəraitində dönməyən reaksiya formasında təzahür edir. Ferment-substrat kompleksinin effektiv parçalanma sabiti  $k_2$  vahid zaman müddətində fermentin dövr etmə müddətini müəyyən edir. Beləliklə, kinetik sxemi yuxarıda verilmiş fermentativ reaksiyaların ayrı-ayrı mərhələləri üçün aşağıdakı sxem üzrə yazmaq olar:

- 1)  $d[S]/dt = -k_1[S][E] + k_{-1}[ES]$
- 2)  $d[E]/dt = -k_1[S][E] + k_{-1}[ES] + k_2[ES]$
- 3)  $d[ES]/dt = k_1[S][E] - k_{-1}[ES] - k_2[ES]$

(1.4.2)



$$4) \frac{dP}{dt} = k_2 [ES]$$

Bu sistemin 2-ci və 3-cü tənliklərini toplasaq, o zaman sistemdə fermentin ümumi miqdarının saxlandığını görürük:

$$\frac{d}{dt}([E] + [ES]) = 0 \quad \text{və ya} \quad [E] + [ES] = [E_0] = \text{const}. \quad (1.4.3)$$

Real biokimyəvi reaksiyalarda substratın miqdarı fermentin miqdarından xeyli çoxdur. Adətən,  $[E_0] = 10^{-6} M$ ;  $[S_0] = 10^{-2} M$  olur. Beləliklə,  $[E_0]/[S_0] = 10^{-4}$  olur ki, bu da reaksiyanın optimal sürətdə getməsinə şərait yaradır. Fermentativ reaksiyalarda ferment bir neçə dəfə sərbəst və birləşmiş halda ola bilər. Fermentativ reaksiyanın sürəti o zaman yüksək olar ki, sistemdə sərbəst ferment olduqca az olsun və ferment ES formasında, yəni substratla tam doymuş vəziyyətdə olsun. Reaksiyanın ikinci mərhələsi ES-in parçalanması ilə yeni P və E-nin əmələ gəlməsinə səbəb olacaqdır. Əgər sistemdə S-in miqdarı çoxdursa, o zaman ayrılan E S-in yeni miqdarı ilə reaksiyaya girəcəkdir. Belə olduqda reaksiya həmişə yüksək sürətlə davam edəcəkdir. Fermentativ reaksiyanın sürəti ilə substratın qatılığı arasında miqdarı asılılıq vardır. Substratın konsentrasiyası ilə fermentativ reaksiyanın sürəti arasındakı asılılıq Mixaelis-Menten tənliyi ilə xarakterizə edilir.  $K_m$ , başqa sözlə Mixaelis-Menten sabiti götürülmüş substratın eyni konsentrasiyasını xarakterizə edir ki, substratın bu konsentrasiyasında ferment reaksiyanın maksimal sürətinin yarısını təmin etsin. Mixaelis-Menten tənliyi aşağıdakı kimi ifadə olunur:

$$v = \frac{v_{\max} [S]}{K_m + [S]} \quad (1.4.4)$$

Burada  $v$ —başlanğıc sürət;  $v_{\max}$ —maksimal sürət;  $K_m$ —müəyyən substrata uyğun gələn ferment üçün Mixaelis sabiti,  $[S]$  - substratın qatılığıdır.

Əksər fermentlər üçün reaksiya sürətinin substratın konsentrasiyasından asılılıq əyrisi hiperbola ilə təsvir olunur. Göründüyü kimi (şəkil 1.4.2) bu əyri iki əsas nöqtəyə malikdir:

1)  $K_m$  -reaksiyanın sürətinin maksimal sürətin yarısına bərabər olduğu halda substratın konsentrasiyası;

2)  $[S]$  - Maksimal sürət halında substratın konsentrasiyası.

Mixaelis və Menten göstərmişlər ki, fermentlərin doyması halının hiperbola əyrisini riyazi üsulla ifadə etsək, o zaman bir sıra məlumatlar əldə edə bilərik. Bu

qiymətin hədləri substratın qatılığı [S] ilkin sürət  $v_0$ , maksimal sürət  $v_{max}$  və Mixaelis sabiti  $K_m$ -dir.

Mixaelis-Menten tənliyinin izahını vermək üçün əvvəlcə ferment-substrat kompleksinin əmələ gəlməsi və parçalanmasını xarakterizə edən iki reaksiyanı yazaq:



Fermentativ reaksiyalarda fermentin konsentrasiyasını - qatılığını xarakterizə etmək üçün  $[E_t]$ ;  $[ES]$  və  $[E_t]-[ES]$  anlayışlarını müəyyənləşdirmək lazımdır. Burada  $[E_t]$  – fermentin ümumi qatılığı,  $[ES]$  – ferment-substrat kompleksinin qatılığı,  $[E_t]-[ES]$  – sərbəst fermentin qatılığını ifadə edir. Fermentativ reaksiyalarda  $[ES]$ -in əmələ gəlmə və parçalanma sürəti müəyyən əhəmiyyət kəsb edir.

1. $[ES]$ -in əmələ gəlmə sürəti (1) reaksiyasında  $k_1([E_t]-[ES])[S]$  ilə ifadə olunur. Buradakı ( $k_1$ ) reaksiyanın sürət sabitidir. 2-ci reaksiyada E+P-dən ES-in əmələ gəlməsi olduqca yavaş getdiyindən ES-in miqdarı olduqca azdır. Məhz buna görə onu nəzərə almamaq olar.

2. $[ES]$ -in parçalanma sürəti  $k_{-1}[ES]+k_2[ES]$ -lə ifadə olunur. Burada  $k_{-1}$  əksinə, (1) və  $k_2$  isə müvafiq olaraq (2) reaksiyalarının düzünə olan halını əks etdirir.

3.Stasionar hal – əgər sistemdə  $[ES]$ -in əmələ gəlmə və parçalanma sürətləri bir-birlərinə bərabərdirlərsə, o zaman sistemdə  $[ES]$ -in konsentrasiyası dəyişməz qalar. Bu o deməkdir ki,  $k_1([E_t]-[ES])[S]=k_{-1}[ES]+k_2[ES]$ .

4.Sürət əmsallarının bölünməsi ilə yuxarıdakı bərabərliyin sol tərəfdəki qiymətini mütərizə xaricinə çıxarsaq, o zaman  $k_1[E_t][S]-k_2[ES][S]$  olacaqdır. Sağ tərəfi isə sadələşdirsək  $(k_{-1}+k_2)[ES]$  alınar. Belə olduqda  $k_1[E_t][S]-k_1[ES][S]=(k_{-1}+k_2)[ES]$  olacaqdır. Əgər bərabərlikdən  $k_1[ES][S]$ -i sağ tərəfə keçirsək, onda bərabərlik aşağıdakı formanı alacaqdır:  $k_1[E_t][S]=(k_{-1}+k_2)[ES]+k_1[ES][S]$ .

Sonrakı sadələşmə  $k_1[ES][S]=(k_{-1}+k_2)[ES]$  formasında olacaqdır. Bu tənlik  $[ES]$ -ə görə həll edilərsə  $[ES]=\frac{k_1[E_t][S]}{(k_{-1}+k_2)+k_1[S]}$  alarıq.

Bu tənliyin sürət əmsallarını bir tənlikdə birləşdirərixsə, o zaman tənlik aşağıdakı şəkllə keçər:  $[ES]=\frac{k_1[E_t][S]}{[S]+(k_{-1}+k_2)/k_1}$ . Burada  $[ES]$  başlanğıc sürət kimi ifadə olunur. Mixaelis-Menten tənliyinə görə fermentativ reaksiyanın sürətinə

ferment-substrat kompleksinin parçalanma sürəti kimi baxılmalıdır. Bunun sürət əmsalı  $k_2$  –dir. Əgər  $[ES]$  yuxarıdakı tənlikdə sağ tərəfə bərabərdirsə

$v = \frac{k_2[E_t][S]}{[S] + (k_2 + k_{-1})/k_1}$  olacaqdır. Burada  $(k_2 + k_{-1})/k_1$ -i  $K_m$ -lə ifadə edərixsə o zaman

$v = \frac{k_2[E_t][S]}{S + K_m}$  formasını alar.  $k_2[E_t]$   $v_{max}$ -la ifadə olunarsa (çünki fermentativ

reaksiyalarda ferment tamamilə substratla birləşdikdə sürət maksimal olur),

$$v = \frac{v_{max}}{[S] + K_m} \quad (1.4.5)$$

formasında ifadə olunacaqdır. Göstərilən bu tənlik Mixaelis-Menten tənliyi və ya bir substratlı fermentativ reaksiyaların sürət tənliyi adlanır. Bu tənlik  $v$  ilə  $v_{max}$  və substratın konsentrasiyası arasında Mixaelis-Menten sabiti vasitəsilə olan qarşılıqlı əlaqəni əks etdirir.

Xüsusi hallarda əgər reaksiyanın başlanğıc sürəti maksimal sürətin yarısına bərabər olduqda Mixaelis-Menten tənliyindən istifadə edib fermentativ

reaksiyaların substratın mühüm ədədi qiymətini almaq olar:  $\frac{v_{max}}{2} = \frac{v_{max}[S]}{[S] + K_m}$ .

Tənliyin hər iki tərəfini  $v_{max}$ -a bölsək o zaman  $\frac{1}{2} = \frac{[S]}{[S] + K_{max}}$  alarıq.

$S + K_{max} = 2[S]$  tənliyi  $K_m$ -ə görə həll edilərsə,  $K_m = [S]$  olacaqdır. Bu o zaman mümkündür ki,  $v = \frac{1}{2}v_{max}$  olsun.

Bəzən təcrübi nəticələri izah etmək üçün Mixaelis-Menten tənliyini digər formaya çevirmək lazım gəlir:

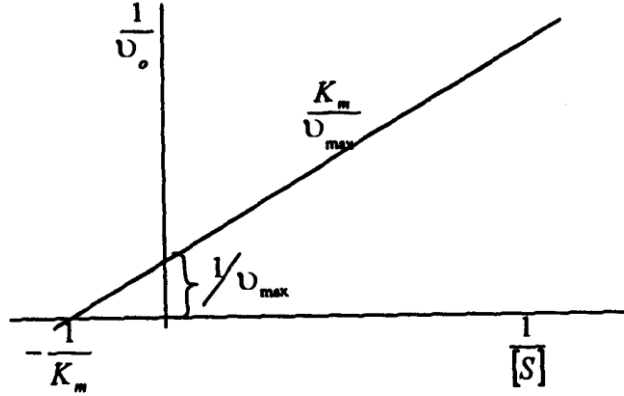
$$\frac{1}{v} = \frac{K_m + [S]}{v_{max}[S]}; \frac{1}{v} = \frac{K_m}{v_{max}} \frac{1}{[S]} + \frac{1}{v_{max}} \quad (1.4.6)$$

Bu tənlik Mixaelis-Menten tənliyinin xüsusi halı olub, Laynuiver-Berq tənliyi adlanır.

Bu tənlikdən görürük ki, Mixaelis-Menten kinetikasına tabe olan fermentativ reaksiyalarda  $1/v$ -nin  $1/[S]$ -dən asılılığı düz xətlə təsvir olunur. Bu düz xəttin absis oxu ilə əmələ gətirdiyi bucağın tangensi  $tg\alpha = K_m/v_{max}$  - u əks etdirir.

Hər bir ferment verilmiş substrat üçün xarakterik  $K_m$ -ə malikdir. Qeyd etmək lazımdır ki, Laynuiver-Berq tənliyindən istifadə edib bir sıra fermentativ

reaksiyaları öyrənmək mümkündür. Bəzi hallarda bu asılılıqlar düz xəttədən fərqli olurlar. Bu onunla əlaqədardır ki, sistemdə substratın artıq miqdarı reaksiyanın ümumi gedişinə həm aktivator, həm də ingibitor kimi təsir göstərir.



Şəkil 1.4.3.  $\frac{1}{v_0}$ -nun  $\frac{1}{[S]}$ -dən asılılığı

Hər bir fermentin xarakterini dəqiqləşdirmək üçün Mixaelis sabitini təyin etmək lazımdır. Mixaelis sabiti sistemdə fermentin konsentrasiyasından (qatılığından) asılı deyil. Bunun, yəni Mixaelis sabitinin fiziki mənası fermentin maksimal fəallığının yarısına bərabər olan qiyməti göstərməsindədir. Əgər yuxarıdakı tənlikdə  $0.5v_{\max} = \frac{v_{\max} [S]}{K_m + S}$  yazsaq, o zaman  $K_m = [S]$  olar.

Fermentin ümumi konsentrasiyası sistemdə sabit olduğu üçün  $[E] + [ES] = E_0$  cəmi dəyişməz qalır. Yuxarıda təsvir olunan reaksiyalarda iki qrup dəyişənləri ayırd etmək olar. S və P dəyişənləri substratın və uyğun olaraq meydana çıxan reaksiya məhsulunun simvollarıdır. E və ES dəyişənləri isə ferment-substrat kompleksinin əmələ gəlməsini və parçalanmasını xarakterizə edən simvoldur.

Prosesdə bu dəyişənlər özlərinin xarakterik mövcudluq müddətləri ilə bir-birindən fərqlənirlər. Qeyd etməliyik ki,  $[ES]$  kompleksinin mövcudluğunun müddəti prosesin sürətli mərhələsi ilə təyin olunur. Bu həmçinin sistemdə sərbəst fermentin regenerasiya və mövcudluq müddətini təyin edir. Başqa sözlə, E və ES dəyişənlərinin mövcudluq müddəti  $\tau_E = \frac{1}{k_2}$ . Burada  $k_2$  əmsalı ES-in parçalanma və P-nin vahid zaman müddətindəki əmələ gəlməsini xarakterizə edir. Burada  $\tau_E$

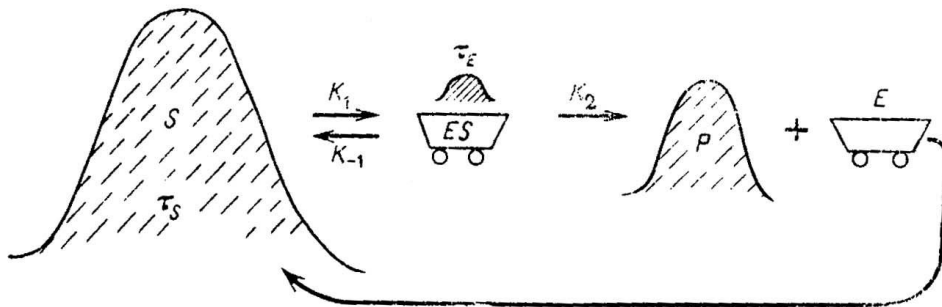
fermentin dövr etmə müddətini  $k_1$  isə dövr etmə konsentrasiyasını əks etdirir. Məlumdur ki, S-in sərf olunma müddəti və P–nin meydana çıxmasının sürətindən asılıdır:  $\tau_s = S / v_p$ . Fermentin hamısının birləşmiş halda olduğu zaman reaksiya sürəti maksimal qiymət alır:  $v_{p\max} = K_2 E_0$ . Belə olduqda S–in sərf olunma müddəti minimal qiymət alır:  $\tau_{s\min} = \frac{S}{K_2 E_0}$  Yuxarıda göstərdiyimiz kimi E və ES–in dəyişməsi sürətli olduğundan bütün hallarda özlərinin stasionar qiymətlərini saxlayırlar. Bu səbəbdən

$$\frac{d[E]}{dt} = \frac{d[ES]}{dt} = 0 \quad (1.4.7)$$

Alınmış nəticələri zamanın iki miqyasından istifadə etməklə aşağıdakı analogiya ilə təsvir etmək olar:

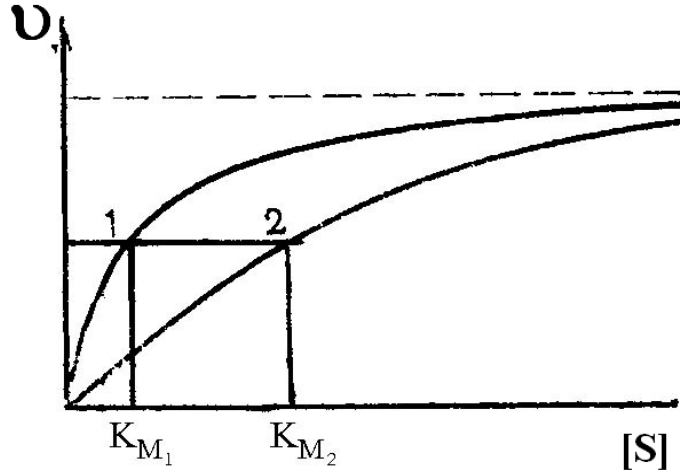
Təsəvvür edək ki, kiçik arabada [E] yük bir tərəfdən [S] digər tərəfə [P] köçürülür (şəkil 1.4.4). Araba bir tərəfdə yükü boşaldaraq tez bir zamanda yük götürmək üçün digər tərəfə gələcəkdir. Qeyd edək ki, ümumi proses, yəni yükün bir tərəfdən digər tərəfə köçürülməsi, yəni S sərf olunması və P meydana çıxması olduqca yavaş gedir. Lakin ayrı-ayrı mərhələlər sürətlə baş verir ( $\tau_S > \tau_E$ ). Belə olduqda biz fermentativ reaksiyalarda reaksiyanın stasionar sürətinin substratın qatılığından asılılıq tənliyini – Mixaelis-Menten tənliyini tapırıq  $\bar{v}_p = \frac{k_2 E_0 S}{K_m + S}$ ,

şəkildə təsvir olunan  $\frac{k_{-1} + k_{+2}}{k_1} = K_m$  Mixaelis sabitidir.



Şəkil 1.4.4. Fermentativ prosesin iki miqyash müddəti

Buradan aydın olur ki,  $S \rightarrow \infty$  halda reaksiyanın sürəti maksimal qiymət alır (şəkil 1.4.5). Fermentativ reaksiyalarda öz-özünü tənzimləmə prinsipi höküm sürür.



**Şəkil 1.4.5. Fermentativ reaksiya sürətinin ( $v$ ) substratın ( $S$ ) konsentrasiyasından asılılığı. 1 və 2 ayrıləri Mixaelisin müxtəlif kontaklı  $K_{M_2} < K_{M_1}$  iki fermentinə uyğun gəlir**

**Fermentativ reaksiyaların tənzimlənməsi.** Hüceyrə metabolizminin real şəraitlərində substratın fermentativ reaksiyalarda sərf edilən konsentrasiyası yalnız reaksiyanın özünün nəticəsində deyil, həm də onun reaksiya mühitinə axıb gəlməsi hesabına dəyişir. Eyni zamanda reaksiya mühitindən başqa sahələrə axıb getmə də baş verir və o burada sonrakı metabolik çevrilmələrə sərf olunur. Başqa sözlə, hüceyrədə hər bir fermentativ reaksiya, onların məcmuu kimi, özünü tənzimləmə mexanizmlərinə malik olan açıq sistemdir. Fermentativ prosesin ən güclü tənzimləmə qaydalarından biri fermentin aktivliyinin müxtəlif inqibitorların təsiri ilə dəyişməsidir. Göründüyü kimi, rəqib inqibitorlar mövcuddur. Onlar fəal olmayan kompleks əmələ gətirməklə, fermentin fəal mərkəzində substratın yerini tuturlar. Həmçinin, fermentativ reaksiyalarda rəqib olmayan (qeyri rəqib), yaxud allosterik ingibirləşməyə də təsadüf edilir. Bu halda ingibitorun substratla struktur yaxınlığı (oxşarlığı) olmur və o, fermentin fəal mərkəzinə deyil, zülal qlobulasının müəyyən yerlərinə birləşib fermentin deformasiyasına səbəb olur. Substratın, yaxud məhsulun böyük konsentrasiyaları halında reaksiya tənəzzülə getdikdə, tənzimləmə effektləri əks əlaqə prinsipi üzrə də həyata keçə bilər. İngibitorlarla yanaşı, fermentin fəallığını yüksəldən maddələr – aktivatorlar da mövcuddur.

Fəallaşdırıcı effekti reaksiyanın məhsulunun özü də törədə bilər (məhsulla fəallaşdırılma, aktivləndirmə).

Bütün bu xüsusiyyətlər, kinetikanın qeyri xəttiliyi ilə birlikdə, fermentativ proseslərin tənzimləyici mexanizmlərinin əsasını təşkil edir və nəticə etibarilə hüceyrədə metabolik çevrilmələrin mürəkkəb məcmusunun dinamik davranışını müəyyən edir.

Fermentativ reaksiyaların tənzimlənməsində fermentlərin ingibirləşməsinin də mühüm əhəmiyyəti vardır. Fermentlərin ingibirləşməsi elə maddələrlə baş verir ki, həmin maddələr ya fermentin strukturuna təsir edərək onu zədələyir, ya da fermentin fəal mərkəzi uğrunda substratla rəqabətdə olur. Beləliklə də, substratın çevrilmə sürətini azaldır. Reaksiya mühitindən fermenti kənar edən proseslər də reaksiya sürətini azaldır.

Fermentlərin təsiri ilə kimyəvi çevrilmə zamanı reaksiya sürətinə substratın konsentrasiyasının dəyişməsi də təsir göstərir. Əgər fermentin fəallığının pozulması - reaktivasiyası substratın təsiri ilə baş verirsə, bu cür ingibirləşmə qeyri-rəqabətli ingibirləşmə adlanır. Əgər fermentin fəallığı onun fəal mərkəzi ilə yalançı substratın birləşməsi hesabına baş verirsə, bu forma ingibirləşmə rəqabətli ingibirləşmə adlanacaqdır. Belə forma ingibirləşməni substratı əlavə etməklə aradan qaldırmaq olar. Bunlardan əlavə digər növ ingibirləşmə də mövcuddur ki, həmin ingibirləşmədə ingibitor fermentlə deyil, əmələ gəlmiş ferment-substrat kompleksi ilə birləşib ferment-substrat-ingibitor kompleksini əmələ gətirir. Bu cür ingibirləşmə kinetik cəhətcə digərlərindən fərqlənir və rəqabətsiz ingibirləşmə adlanır.

Hər bir ingibirləşmə üçün Mixaelis-Menten tənliyindən alınan məxsusi tənliklər mövcuddur:

Qeyri-rəqabətli ingibirləşmə: 
$$\frac{1}{v} = \frac{K_m}{v_{\max}} \left( 1 + \frac{[J]}{k_1} \right) \frac{1}{[J]} + \frac{1}{v_{\max}} \left( 1 + \frac{[J]}{[K_J]} \right)$$

Rəqabətli ingibirləşmə: 
$$\frac{1}{v} = \frac{K_m}{v_{\max}} \left( 1 + \frac{[J]}{K_J} \right) \frac{1}{[S]} + \frac{1}{v_{\max}}$$

Rəqabətsiz ingibirləşmə: 
$$\frac{1}{v} = \frac{K_m}{v_{\max}} \cdot \frac{1}{[S]} + \frac{1}{v_{\max}} \left( 1 + \frac{[J]}{[K_J]} \right) \quad (1.4.8)$$



Bu üç tənliyi bir yerdə təhlil edərkən  $[J]$  inhibitorun molyar qatılığı və  $K_J$  – ingibirləşmə sabiti kimi 2 hədd nəzərə çarpır. Bu hədlər  $\left(1 + \frac{[J]}{[K_J]}\right)$  ilə ifadə

olunur. Əgər biz ingibirləşməyə məruz qalmayan fermentativ reaksiyanın kinetik tənliyini Layniuver-Berq tənliyi ilə ifadə edərixsə, o zaman ingibirləşmə əmsalını hər üç tənlik üçün (1.4.8)-də verilmiş qaydada yazmaq olar. Fermentativ reaksiyanın ingibirləşməsi inhibitor kimi təsir edən maddənin müxtəlif fermentlərlə, substratla və aktivatorla birləşməsi nəticəsində baş verir. Əgər düzünə gedən reaksiya mühitinə reagentlərdən əlavə edərixsə, o zaman reaksiya sürəti dəyişəcəkdir. Bu ona görə baş verir ki, reaksiyanın dönmə sürəti dəyişir. Sistemə reaksiya məhsulu da əlavə edilsə reaksiyanın sürəti dəyişər. İngibirləşmə aşağıdakı hallarda baş verir:

1. Reaksiyanın məhsulu və substratın hər biri yalnız bir forma fermentlə birləşərsə, o zaman reaksiya məhsulu substratın rəqabətli inhibitoru olacaqdır. Məsələn, əgər  $A$   $E$  ilə dönmən formada birləşərək  $AE$  əmələ gətirərsə və  $QE$  dönmən formada dissosiasiyaya uğrayaraq  $Q$  və  $E$  əmələ gətirərsə, o zaman  $Q$   $A$ -ya rəqabətli inhibitor olacaqdır:  $A + E \rightleftharpoons AE$        $QE \rightleftharpoons Q + E$

2. Məhsul və substrat hər biri ayrı-ayrı fermentlə birləşərsə və məhsulla substrat arasında dönmən əlaqə yoxdursa, bu zaman məhsul substratın qeyri-rəqabətli inhibitoru olacaqdır.

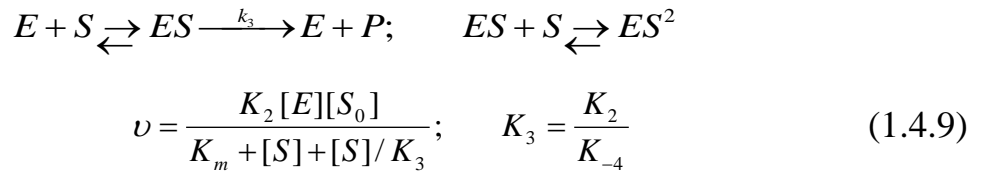
3. Məhsul və substrat müxtəlif forma fermentlə reaksiyanın dönməyən mərhələsində birləşirsə, o zaman məhsul substratın rəqabətsiz inhibitoru olacaqdır.

Şərh olunmuşlardan aydın olur ki, fermentlərin təsir effektini dəyişmək olar. Fermentlərin inhibitorlarının öyrənilməsi hər bir fermentin substrat spesifikliyi barədə məlumat əldə etməyə imkan verir. Eyni zamanda fermentin fəal mərkəzinin funksional qrupu və katalitik aktivliyi haqqında məlumat almaq mümkündür. Fermentlərin inhibitorları hüceyrə metabolizmi prosesində mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Tibbdən məlumdur ki, bəzi dərman preparatlarının təsir mexanizmi hüceyrədə funksiyası pozulmuş fermentlərin ingibirləşməsinə əsaslanır.

Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi rəqabətli inhibitor fermentin fəal mərkəzi ilə birləşmək üçün substratla rəqabətə girir. Onu da qeyd edək ki, substratdan fərqli olaraq fermentlə birləşən inhibitor heç də fermentativ çevrilməyə məruz qalmır. Məlumdur ki, qeyri-rəqabətli ingibirləşmə zamanı prosesin sürətini substratın

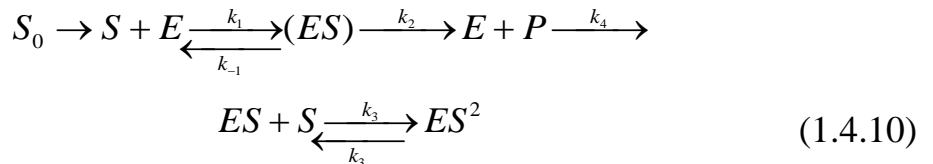
miqdarını artırmaqla dəyişmək olmaz. Qeyri-rəqabətli ingibitorlar sərbəst fermentlə olduğu kimi, ferment-substrat kompleksi ilə də birləşmə əmələ gətirirlər:  $E + J \rightleftharpoons EJ; ES + J \rightleftharpoons JES$ . Bəzi fermentlər sistemdə dirijor rolunu oynayır, substratın artıqlığı bəzən biokimyəvi reaksiyalarda prosesin qeyri-xətti gedişinə səbəb olur:  $E+S \rightarrow ES^2$ .

Bu zaman reaksiyaların kinetik sxemi və stasionar sürəti aşağıdakı kimi təsvir olunmalıdır:



Kinetik dayanıqlığı təyin etmək üçün Layniuver-Berq metodundan başqa digər metodlar da vardır. Bu metodlardan biri İdi-Xofsti metodudur. Bu metodla reaksiyanın  $v$ -nin  $v/S$ -dən asılılığı müəyyən edilir.

**Substrat qıtlığına malik açıq fermentativ sistem.** ( $S_0 \xrightarrow{k} S$ ) substrat axınının dönməz reaksiyasını, məhsulun ( $P \xrightarrow{k_4}$ ) reaksiya mühitindən axıb getməsini və qeyri-fəal kompleksin  $(ES) + S \rightleftharpoons (ES^2)$  əmələ gəlməsini ifadə etdiyi halda fermentativ reaksiyanın kinetik sxemi



kimi olar.

(1.4.10) sxemində məhsulun əmələ gəlmə sürəti  $v_P$  Mixaelis-Mentenin stasionar tənliyindən fərqli formanı alır:

$$v_P = \frac{k_2 E_0 S}{K_M + S + \frac{S^2}{k_S}}, \quad (1.4.11)$$

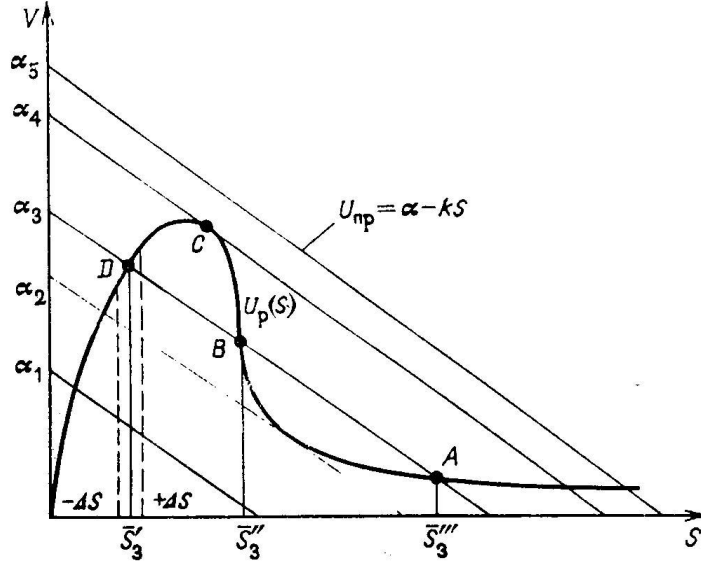
burada  $k_S = k_3 / k_{-3}$ .

Göründüyü kimi sistemdə substratın ikinci dərəcəsinin meydana çıxması ( $S^2/K$ ) sistemin güclü qeyri xəttliliyinə və tənliklərin kub hədlərin ( $S^3$ ) meydana çıxmasına səbəb olur.  $S(S \ll 1)$  kiçik olduqda – məxrəcdə  $S^2/k_S$  kəmiyyətləri nəzərə alınmadığı halda (1.4.10) və (1.4.11) tənlikləri üst-üstə düşür. Lakin  $S$  artdıqda, artıq  $ES^2$  qeyri-fəal kompleks əmələ gəlir və  $S \rightarrow \infty$  olduqda məhsulun

əmələgəlmə sürəti  $v_p \rightarrow 0$  olur.  $v_p(S)$  asılılığının əyrsi maksimumlu zəngəoxşar əyri şəklini alır.

(1.4.10) açıq sistemində stasionar vəziyyətdə, substratın konsentrasiyası dəyişməzsə,  $v_{axib\ gəlmə} - \bar{v}_p = 0$  bərabərliyi ödənməlidir.

Fermentativ reaksiyalarda  $\bar{v} = 0$  olduqda,  $S$  stasionar nöqtələri  $v_p(S)$  və  $v_{axib\ gəlmə}(S)$  əyriələrinin kəsişmə nöqtələrini əks etdirir (şəkil 1.4.6).

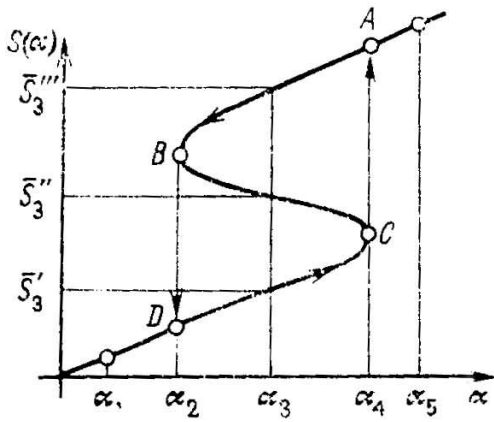


Şəkil 1.4.6. Stasionar halların sayının  $\alpha$  parametrinin qiymətlərindən asılılığı və onların substrat qıtlığı və onun dönən axıb gəlməsi olan sistemdə dayanıqlığı

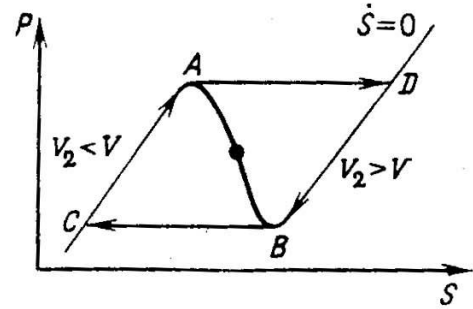
Sistemdə  $\alpha$  təyinedici parametrin qiymətini dəyişməklə stasionar nöqtələrin sayını dəyişmək mümkündür.  $\alpha_2 < \alpha < \alpha_4$  intervalında  $\alpha$ -nın hər bir qiymətinə sistemin üç müxtəlif stasionar halları cavab verir, stasionar nöqtələrin sayının dəyişdiyini halda  $\alpha_2$  və  $\alpha_4$  qiymətləri isə bifurkasiyadurlar.

$\bar{S}_3$  stasionar haldan ixtiyari kənarlanmada sistem yenidən əvvəlki stasionar səviyyəyə qayıdır. Deməli,  $\bar{S}_3$  halı dayanıqlıdır. Analoji mühakimələr göstərir ki,  $\bar{S}_3''$  nöqtəsi dayanıqsız  $\bar{S}_3'''$  isə dayanıqlıdır. Dayanıqlı nöqtələr  $v_p(S)$  əyrisinin AB və JD hissələrində, dayanıqsızlar isə BJ hissəsində yerləşirlər. Beləliklə,  $\alpha$  idarəedici – təyinedici parametridən asılı olan  $\bar{S}(\alpha)$ -nın stasionar səviyyəsini əks etdirən qrafik qurmaq olar.  $\alpha$  sisteminin dəyişməsi ilə bir dayanıqlı rejimdən digər rejimə keçməsi 1.4.7 şəklində öz əksini tapmışdır.

Fərz edək ki, başlanğıc halda sistem  $\bar{S}(\alpha)$  əyrisinin yuxarı budaqları üzərində  $A$  nöqtəsindədir. Axıb gəlmə sürətinin zəifləməsi və  $\alpha$ -nın azalması şəraitində sistem stasionar halları  $AB$  yuxarı dayanıqlı budağı üzərində sola «yerdəyişəcəkdir».  $\alpha_2$  parametrinin bifurkasiya qiymətinə çatdıqdan sonra sistem  $B$  dayanıqsız nöqtəsini tərk edəcəkdir və dayanıqlı stasionar halların aşağı hissəsinə  $B \rightarrow D$  sıçrayışlı keçid edəcəkdir. Parametrin qiymətini yenidən  $\alpha_2$ -dən  $\alpha_1$ -ə qədər artırmaqla, sistemi  $DC$  dayanıqlı budağı üzərində bifurkasiya  $C$  nöqtəsinə qədər keçirmək olar. Bu nöqtəyə çatdıqdan sonra sistem sıçrayışla  $AB$  yuxarı səviyyəsinə – öz başlanğıc vəziyyətinə qayıdacaqdır (şəkil 1.4.8).



Şəkil 1.4.7. Substrat qıtlığı və substratın axınının dönən olduğu sistemdə stasionar halların  $\bar{S}(\alpha)$  əyrisi



Şəkil 1.4.8. Reaksiya məhsulunun zəif qıtlığı halında sistemin faza müstəvisində ən son dövrəsi

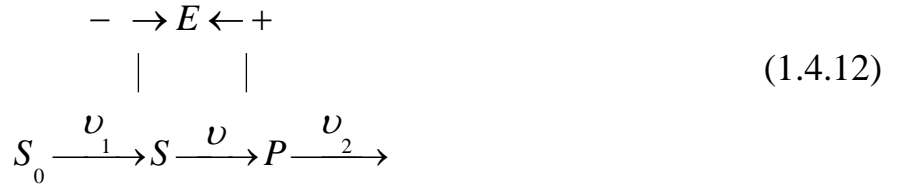
Beləliklə, bizim sistem iki dayanıqlı stasionar halların birində işləyə bilər və, deməli, o triqker xassələrinə malikdir. Keçidlərin istiqaməti, bu və ya digər dayanıqlı halın reallaşması parametrin azalmasından, yaxud artmasından asılıdır. Sistemin bu xassəsi, yəni parametrin əvvəlki artmasından ( $DC \rightarrow AB$ ) yaxud azalmasından ( $AB \rightarrow DC$ ), yaxud da sistemin əvvəlki vəziyyətindən asılı olaraq müxtəlif yollarla bir vəziyyətdən digərinə keçməsi histerezis adlanır.  $A \rightarrow B \rightarrow D \rightarrow C \rightarrow A$  histerezis dövrü boyunca periodik proses rəqsi xarakter daşıyır.

Substrat qıtlığı mexanizmləri ilə şərtlənən güclü qeyri-xəttilik, həmçinin sürətli və yavaş dəyişənlərin mövcudluğu sistemdə çoxlu stasionar vəziyyətlərin həm triqker həm də histerezis xassələrinin təzahür etməsinə səbəb olur.

*Fermentativ sistemlərdə rəqsi proseslər* analoji səbəblərdən baş verir. Fermentativ sistemlərdə adətən, substratın konsentrasiyası fermentin konsentrasiyasından çox olduğu üçün, substrat və ferment-substrat kompleksləri üçün birbirindən fərqlənən vaxt həddlərinin mövcudluğu üçün şərait yaradır. Sönməyən rəqsi proseslər üçün sistemin açıq xarakteri zəruri şərtidir. Qapalı fermentativ sistemlərdə isə yalnız sönən rəqsi proses müşahidə edilir.

Biokimyəvi sistemlərin qeyri-xəttiliyinin ən geniş yayılmış səbəbi reaksiyalar dövrəsində əks əlaqələrin mövcudluğuudur. Bu o zaman baş verir ki, reaksiya nəticəsində əmələ gələn məhsul reaksiya sürətini ya artırır, və ya zəiflədir. Bu eyni zamanda substrat qıtlığı zamanı da baş verə bilər. Bu amillər sistemə güclü qeyri-sabitləşdirici təsir göstərərək, sistemdə dayanıqsız məxsusi nöqtənin təzahür etməsinə səbəb olur. Sistemdə dayanıqsızlığın mövcud olması dayanıqlı öz-özünə rəqsi proseslər rejimi üçün şərait yaradır.

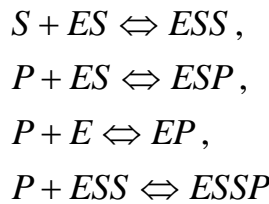
Substrat və məhsul qıtlığı reaksiyasının kinetik sxemini nəzərdən keçirək:



Məhsulun və substratın yavaş dəyişənlərinin konsentrasiyalarının dəyişməsi aşağıdakı tənliklərlə təsvir olunur.

$$\begin{aligned}
 \frac{dS}{dt} &= v_1 - v(S, P), \\
 \frac{dP}{dt} &= v(S, P) - v_2
 \end{aligned} \tag{1.4.13}$$

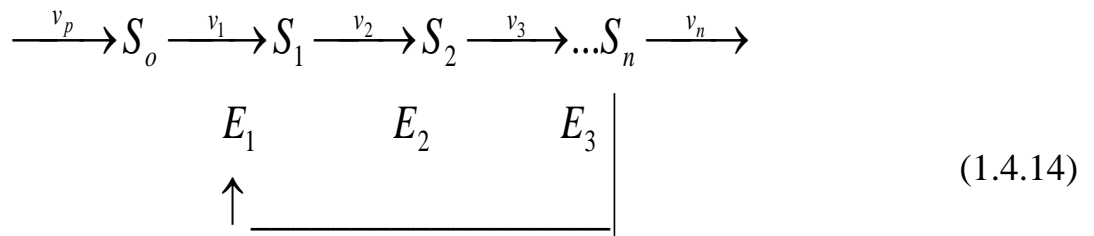
Qeyd edək ki, burada  $S, P$  ölçüsüz kəmiyyətlər ( $S/\bar{S}, P/\bar{P}$ ) şəklində verilməlidir. Bu sistemdə qıtlıq məhsul və substratla rəqabətsiz ingibirləşmə nəticəsində, aşağıdakı sxem üzrə baş verir:



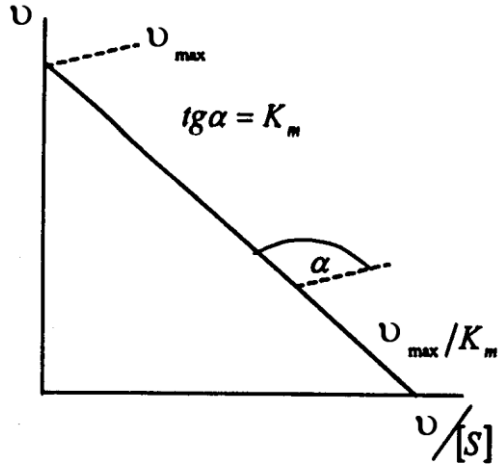
Nəzərə alınmalıdır ki, substratın axıb gəlmə reaksiyası dönən olduqda məhsulun axıb getməsi xətti xarakter daşıyır. Belə olduqda  $v(S)$  asılılığı maksimumlu zəngvari əyri şəklində təsvir olacaqdır.

Sistemin stasionar hallarının sayı və onların dayanıqlığı məhsul qıtlığının miqdarından asılıdır. Məhsulun zəif qıtlığı zamanı substratın nisbi konsentrasiyası məhsulun konsentrasiyasına nisbətən sürətli dəyişən halında olacaqdır. Bu zaman sistemdə  $v(S)$  xarakteristikasının dayanıqsız hissəsində yerləşən yeganə stasionar dayanıqsız hal reallaşır. Sistemdə,  $S, P$  faza müstəvisi üzərində dayanıqsız hal ətrafında (şəkil 1.4.8), həmin müstəvinin  $C \rightarrow A \rightarrow D \rightarrow B \rightarrow C$  dövrəsi boyunca hərəkəti zamanı öz-özüə rəqsi proseslər meydana çıxır.  $A$  və  $B$  nöqtələri ( $\dot{S} = 0$ ) kvazistasionar əyrinin dayanıqlı ( $AC$  və  $DB$ ) və dayanıqsız ( $AB$ ) budaqlarının sərhədlərində yerləşir.

Fermentativ reaksiyalarda rəqsi proseslərin yaranmasının ümumi şərtləri açıq zəncirdə aralıq mərhələlərin böyük sayda mövcudluğunu tələb edir. Aparılan tədqiqatlar göstərir ki, bu poliferment həlqəvi sistemlərdə reallaşır, burada son məhsul başlanğıc mərhələnin sürətinə təsir edir. Bu sistemlər dairəvi sistemlər adlanır və proses aşağıdakı kinetik sxem üzrə baş verir:



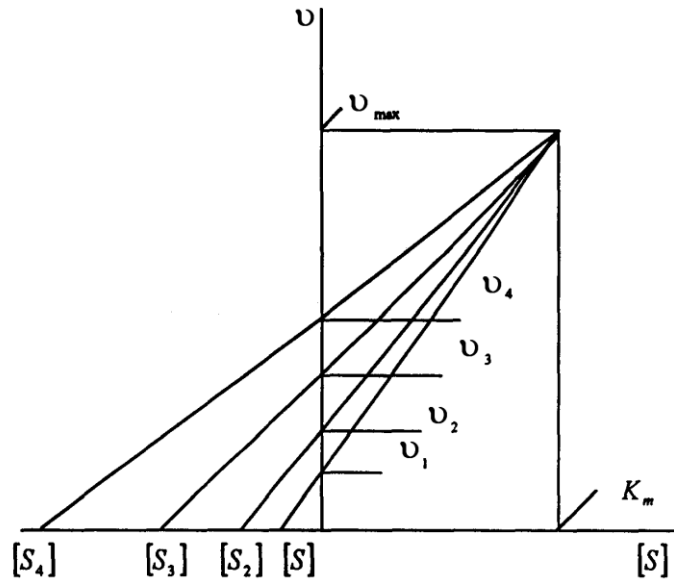
Əks əlaqənin oxu son məhsulun, əsas fermentin fəallığına təsirini göstərir. Qeyri-xətti kinetika, əks əlaqə prinsipi üzrə tənzimlənmə, xarakterik vaxtların ierarxiyası, dəyişənlərin mütəhərriqliyi bioloji proseslərin dinamik davranışının müxtəlif tiplərini müəyyən edir. Öz təbiətinə görə fərqli olan bioloji proseslər oxşar dinamik xassələrlə səciyyələnilirlər. Bu xassələr topoloji cəhətcə oxşar faza portretlərinə və onların tənzimləyici parametrlərdən asılılıqlarına malikdirlər. Bunun əsasında biokimyəvi sistemlərin dinamik davranışın tiplərinə görə təsnifatını işləyib hazırlamaq mümkündür.



**Şəkil 1.4.9. İdi-Xofsti koordinatında Mixaelis tənliyinin xəttləşdirilmiş təsviri**

$K_m$  və  $v_{max}$ -u təyin etmək üçün Xeyns üsulundan da istifadə edilir. İdi-Xofsti və Xeyns qrafikində asılı və asılı olmayan dəyişənlər hər iki koordinat oxu üzərində öz əksini tapır (şəkil 1.4.9).

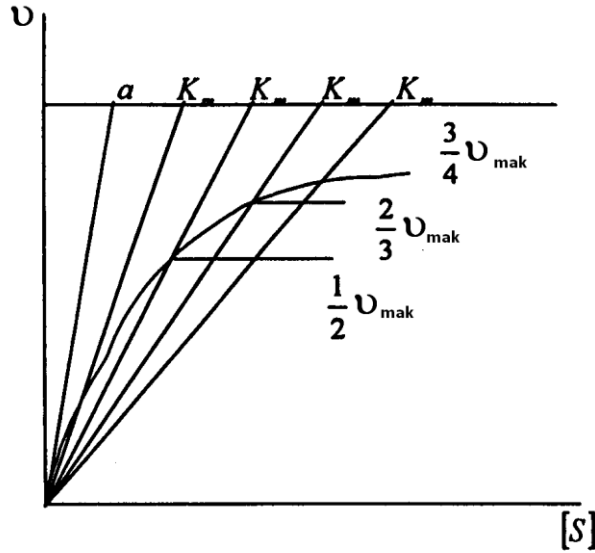
Kinetik parametrləri daha dəqiq olaraq Eyzental və Korniş-Bouden qrafiki ilə təyin edirlər (şəkil 1.4.10). Həmin qrafikdə substratın hər hansı qatılığına  $[S_i]$  reaksiyanın başlanğıc sürəti uyğun gəlir. Absis oxunda əks işarə ilə  $[S_i]$ , ordinat oxunda isə  $v_i$  qeyd edilir. Alınmış nöqtələr cütündən düz xəttlər çəkilir ki, həmin xəttlər ordinat oxunu kəsir. Bu xəttlərin kəsişmə nöqtəsinin absis oxuna proyeksiyası  $K_m$ -ə, ordinat oxuna proyeksiyası isə  $v_{max}$ -a uyğundur.



**Şəkil 1.4.10. Fermentativ reaksiyalarda kinetik sabitlərin Korniş-Bouden üsulu ilə qrafik təyini**

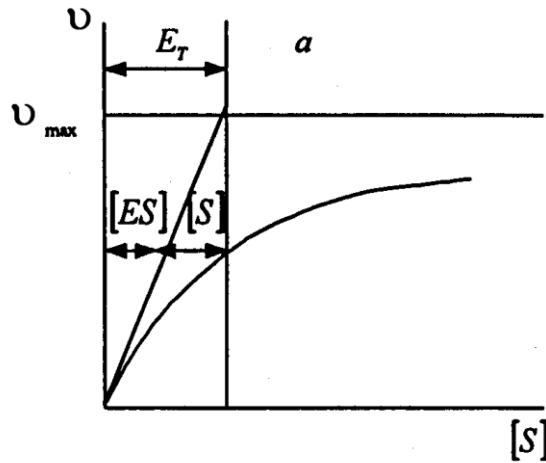


Fermentativ reaksiyaların kinetik göstəricilərini təyin etmək üçün Dikson üsulundan da istifadə edilir (şəkil 1.4.11). Bu halda absis oxunda substratın konsentrasiyası, ordinat oxunda isə reaksiya sürəti əks olunur. Koordinat başlanğıcı  $v_{max}/2$ ,  $v_{max}/3$ ,  $v_{max}/4$  və s. Uyğun gələn kinetik əyriylə birləşdirilir. Həmin düz xətlər  $v_{max}$ -un horizontal xəttində  $K_m$ -ə uyğun olan parçalarda kəsir.



Şəkil 1.4.11.  $K_m$  və  $v_{max}$  kinetik sabitlərinin Diksonun qrafik metodu ilə təyini

Horizontal xəttə kəsiklər bir-birinə o zaman bərabər olurlar ki,  $v_{max}$ -un hesablanmış qiyməti onun mütləq qiymətinə bərabər olsun. Əgər  $v_{max}$  hesablanmış qiymətdən kiçikdirsə,  $[S]$ -in artması ilə  $K_m$ -in qiyməti monoton olaraq azalır (şəkil 1.4.12).

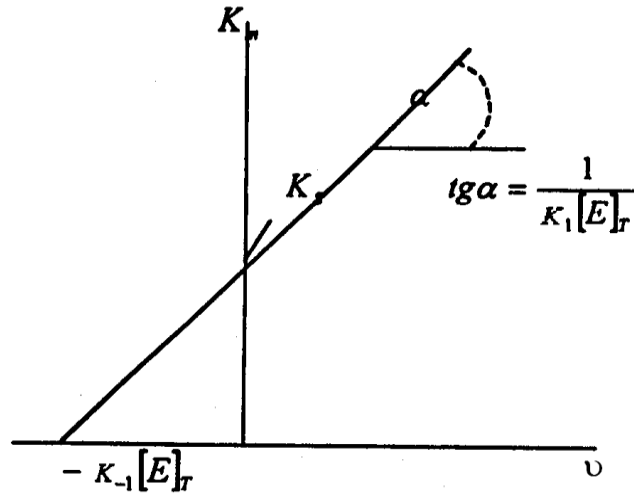


Şəkil 1.4.12. Dikson üsulu ilə sistemdə fermentin  $[E_T]$  və ferment-substrat kompleksinin  $[ES]$  konsentrasiyasının qrafik təyini

Mixaelis tənliyinə daxil olan  $K_m$  və  $v_{max}$  fermentativ reaksiyaların elementar mərhələlərinin sürət sabitləri ilə təyin edilir:



$K_2$  sürət sabitini  $k_2 = v_{max}[E_0]$  tənliyi ilə təyin etmək mümkündür.  $k_1, k_{-1}$  və  $k_{-2}$  sabitlərini təyin etmək çətinidir. Qeyd edək ki, həmin sabitlər fermentativ reaksiyalar zamanı baş verən real proseslər haqqında fundamental məlumatlar əldə etməyə imkan verir. Həmin sabitləri bilməklə tez bir zamanda fermentlə substratın qarşılıqlı əlaqəsini, ferment-substrat kompleksinin parçalanma sürəti ilə həmin qarşılıqlı əlaqənin sürətini müqayisə etmək olar. Bu məqsədlə tətbiq edilən eksperimental üsullardan biri Sleter üsuludur (şəkil 1.4.13).

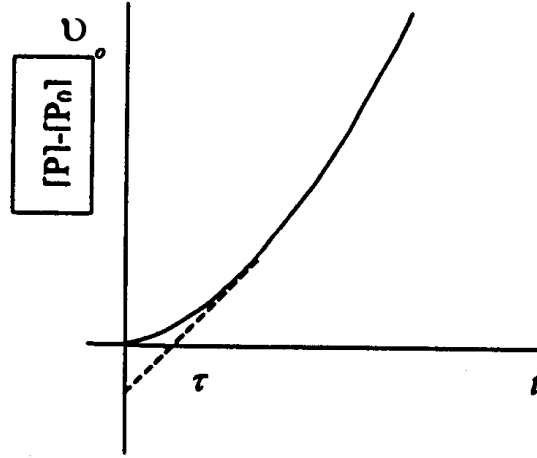


Şəkil 1.4.13. Fermentativ reaksiyanın sürət sabitlərinin Sleterin qrafik üsulu ilə təyini

Fermentativ reaksiyaların sürət sabitlərini təyin edən üsullardan biri də Qutfroynd və Rafton üsuludur. Bu üsulun mahiyyətini başa düşmək üçün fermentativ reaksiyanın məhsulunun toplanmasını müəyyən etmək lazımdır.

Fermentin substratla qarışması ilə bir neçə millisaniyə və ya bir neçə dəqiqə müddətində fermentlə substrat birləşib ferment-substrat kompleksi əmələ gətirir. Bu üsulla işləyərkən predstasionar fazanı təyin etmək lazım gəlir. Predstasionar faza ferment-substrat kompleksinin əmələ gəlmə müddətidir. Onu da spektrofotometr və ya digər avtomatik qeyd edən cihazlarla təyin etmək lazımdır.

Alınan nəticələr  $P-P_0$  koordinatında qeyd edilir. Burada  $P$ – reaksiya məhsulunun zamanın  $t$  anındakı,  $P_0$  isə başlanğıc anındakı konsentrasiyalarıdır.



Şəkil 1.4.14. Fermentativ reaksiyalarda predstasionar fazanın müddətinin təyini

Fermentativ reaksiyalarda reaksiya qarışığına məlum miqdarda əmələ gələcək məhsuldan əlavə edib, onun iştirakı ilə fermentativ reaksiyanın ilkin-başlanğıc sürətini təyin edirlər. Sonra yuxarıdakı qrafikdə xətti oblastı ekstropolyasiya etməklə predstasionar müddət  $\tau$  tapılır. Məlum  $\tau$ -ya əsasən  $\tau=1/k_1$  [S]. Bu asılılıqdan  $k_1$  tapmaq olar.  $k_{-1}$  isə  $K_m=k_{-1} + k_2/k_1$  tənliyindən hesablamaya qaydası ilə tapılır (şəkil 1.4.14).

### 1.5. Temperaturun biokimyəvi reaksiyaların sürətinə təsiri.

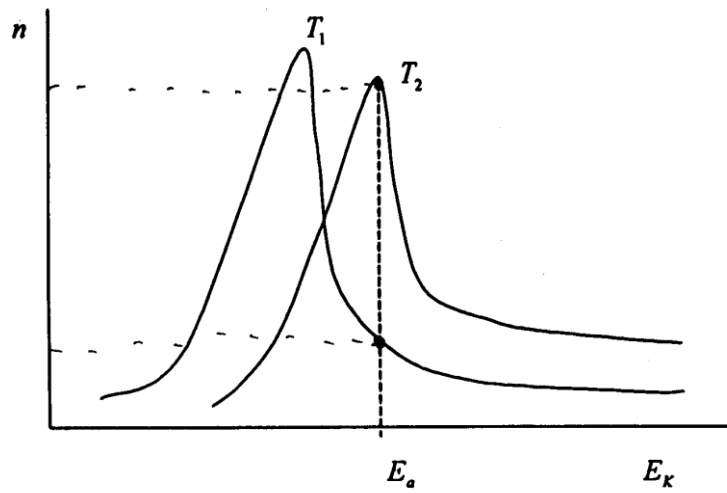
#### Reaksiyanın aktivləşmə enerjisi

Hollandiya alimi Vant-Hoff çoxlu miqdarda apardığı tədqiqatlar nəticəsində aydın etmişdir ki, kimyəvi homogen reaksiyalarda mühitin temperaturunun  $10^\circ\text{C}$  artırılması reaksiya sürətinin 2-4 dəfə artmasına səbəb olur. Bu məlumat ədəbiyyatda Vant-Hoff qanunu kimi məlumdur. Kimyəvi reaksiyaların sürətinin temperaturdan asılılığını müəyyən etmək üçün Vant-Hoff əmsalı qəbul edilmişdir.  $Q_{10}$  dedikdə reaksiya sürətinin  $T+10$  halındakı sürət sabitinin  $T$  temperaturundakı sürət sabitinə olan nisbəti ilə ölçülən kəmiyyət nəzərdə tutulur:

$$Q_{10} = k_{T+10} / k_T \quad (1.5.1)$$

Reaksiya sürətinin temperaturdan asılılığını, temperaturun artması ilə reaksiyaya daxil olan molekulların kinetik enerjisinin artması ilə izah etmək

lazımdır. Belə ki, həmin kinetik enerjili molekulların toqquşması zamanı kimyəvi qarşılıqlı əlaqə baş verir.  $Q_{10}$  əmsalı Vant-Hoff tənliyi ilə təyin edilir:  $d \ln K / dt = \Delta H / RT$ . Burada,  $K = k_1 / k_{-1}$  – reaksiyanın tarazlıq əmsalı,  $k_1$  və  $k_{-1}$  düzünə və əksinə gedən reaksiyanın sürət sabitləridir.  $\Delta H$  – reaksiyanın entalpiyasının dəyişməsi,  $R$  – universal qaz sabiti,  $T$  – mütləq temperaturdur. Qeyd etmək lazımdır ki, Vant-Hoff qanunu təxmini xarakter daşıyır. Bəzən  $Q_{10}$ -nun qiyməti 1,5-3,0 arasında dəyişməsi qeyd edilir. Müxtəlif temperatur həddlərində  $Q_{10}$ -nun qiyməti müxtəlif qiymətlə xarakterizə olunur (şəkil 1.5.1).



**Şəkil 1.5.1. Molekulların enerjiyə görə paylanması:  $T_1$ -273 K temperaturda,  $T_2$ -310 K temperaturda. Absis oxunda molekulların kinetik enerjisi  $E_k$ , ordinat oxunda  $E_k$  enerjisinə malik olan molekullar –  $n$**

Molekulların ölçü və formasını nəzərə almaqla reaksiya sürətinin temperaturdan asılılığı barədə daha əlverişli məlumat Arrhenius tənliyi ilə müəyyən edilir:

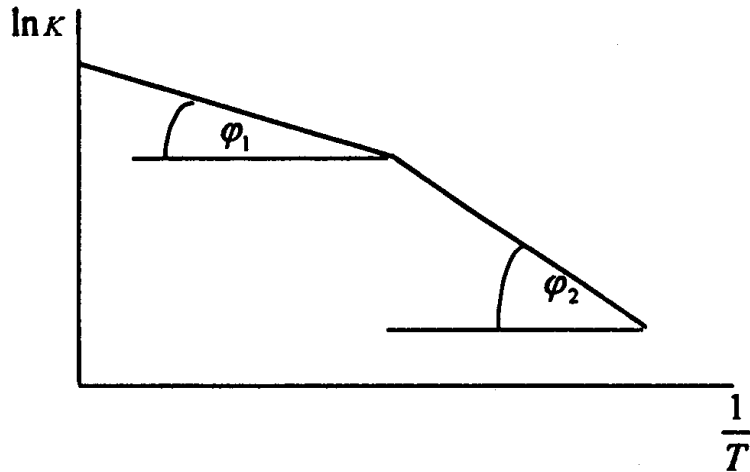
$$k = PZ e^{-E_{akt}/RT} \quad (1.5.2)$$

Tənlikdə  $E_{akt}$  – aktivləşmə enerjisi,  $Z$  – molekulların toqquşmalarının sayı,  $P$  – sterik faktor,  $k$  – reaksiyanın sürət sabitidir. Tənlikdən görünür ki, reaksiyanın sürət əmsalı – sabiti bu reaksiya üçün iki sabit qiymətlə – molekulların enerjiyə görə paylanması Maksvell funksiyası ilə təsvir edilir. Sistemdə 273 K-də müəyyən miqdar molekullar  $E_a$  enerjisinə malik olurlar. Sistemdə temperaturun artması ilə  $E_a$  enerjisinə malik olan molekulların sayı artır və əyri sağa doğru hərəkət edir.

Arrenius tənliyində  $e^{-E_{akt}/RT}$  molekulların elə bir miqdarını xarakterizə edir ki, həmin molekulların enerjisi  $E_{akt}$  –dən artıqdır və həmin molekullar daha effektiv olaraq kimyəvi çevrilməyə məruz qalır. Reaksiyanın aktivləşmə enerjisi yüksəldikcə verilmiş temperaturda reaksiya yavaş sürətlə baş verəcəkdir. Katalizatorlar reaksiyanın aktivləşmə enerjisini aşağı salır. Arrenius qanununa bioelektrik potensialının dəyişməsi, keçiricilik, hüceyrənin bölünmə sürəti, bakteriyalarda lüminessensiyanın intensivliyi, fermentativ reaksiyalar tabedirlər. Vant-Hoff əmsalını təyin etməklə bu və ya digər reaksiyanın aktivləşmə enerjisini aşağıdakı düsturla təyin etmək olar:

$$E_{akt} = 0,46T_1T_2 \lg Q_{10} \quad (1.5.3)$$

$T_1$  və  $T_2$  –Vant-Hoff əmsalını təyin etmək üçün istifadə olunmuş mütləq temperaturdur. Fermentativ reaksiyalar üçün  $E_{akt}=16-48$  kC/mol–a bərabərdir. Çünki Vant-Hoff əmsalı təqribi xarakter daşıyır. Biokimyəvi reaksiyalarda adətən,  $\ln K$ -nın  $1/T$ -dən asılılığı təyin edilir ki, bu zaman Arrenius əyrisində müəyyən sınımlar müşahidə edilir. Bu onu göstərir ki, bioloji sistemlərdə çox mərhələli proseslər baş verir ki, həmin proseslər də müxtəlif aktivləşmə enerjisi ilə müşayiət olunur. Arrenius diaqramında sınımların miqdarı reaksiyanın limitləşdirici mərhələsinin növbələşməsini əks etdirir (şəkil 1.5.2).



**Şəkil 1.5.2. Biokimyəvi reaksiyalar üçün sürət sabitinin Arrenius koordinatlarında mütləq temperaturun asılılığı. Sınıq xətlərlə müvafiq temperatur intervallarında aktivləşmə enerjisi həmin hissələrin meyl bucağının tangensi kimi hesablanı bilər.**

Mürəkkəb bioloji proseslərin aktivləşmə enerjisi Arrenius diaqramının ayrı-ayrı sahələri ilə təyin edilə bilər. Beləliklə, reaksiyaların ayrı-ayrı mərhələsini

xarakterizə etmək olar. Fermentativ reaksiyalar üçün Arrenius diaqramı əyilmə nöqtələrinə malik olar ki, bu da aşağıdakılarla izah edilə bilər:

- 1.Temperaturun dəyişməsi ilə həlledicinin fəza quruluşunun dəyişməsi;
- 2.Fermentin fəal mərkəzi ilə kataliz olunan iki paralel gedən reaksiyanın müxtəlif temperatur əmsalları ilə baş verməsi;
- 3.Reaksiyanı kataliz edən fermentin müxtəlif aktivliyə malik formalarının olması;
- 4.Temperaturun dəyişməsi substratın fermentlə birləşməsinə təsir etməsi.

## FƏSİL 2. BİOLOJİ PROSESLƏRİN TERMODİNAMİKASI

Canlı orqanizmlərin mühüm xüsusiyyəti onların enerjini udmaq, çevirmək və müxtəlif formalarda saxlamaq qabiliyyətinin olmasıdır. Enerji çevrilmələrini, xüsusən enerjinin işə və istiliyə çevrilməsini təyin edən ümumi qanunlar termodinamikada öyrənilir.

Termodinamikanın qanunları canlı və cansız təbiət üçün eynidir. Termodinamika nəzəri elmdir. O, atom – molekulyar nəzəriyyələrdən fərqli olaraq maddənin konkret quruluşu ilə bağlı olmayan qanunauyğunluqları öyrənir.

Bizi əhatə edən aləmin termodinamik baxımdan tədqiq və təsvir etmək istədiyimiz hissəsini *termodinamik sistem* adlandırırlar. Bizi maraqlandıran termodinamik sistemlərə misal olaraq hüceyrəni, mitoxondrini, bütövlükdə orqanizmi, biosferi göstərmək olar. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, termodinamik üsullar yalnız çoxlu sayda hissəciklərdən ibarət olan makroskopik sistemlərə tətbiq olunur. Bu səbəbdən “termodinamik sistem” və “makroskopik sistem” ifadələri eynigüclü terminlər kimi işlədilir.

### 2.1. Termodinamik sistemlər, onların xarakteristikası.

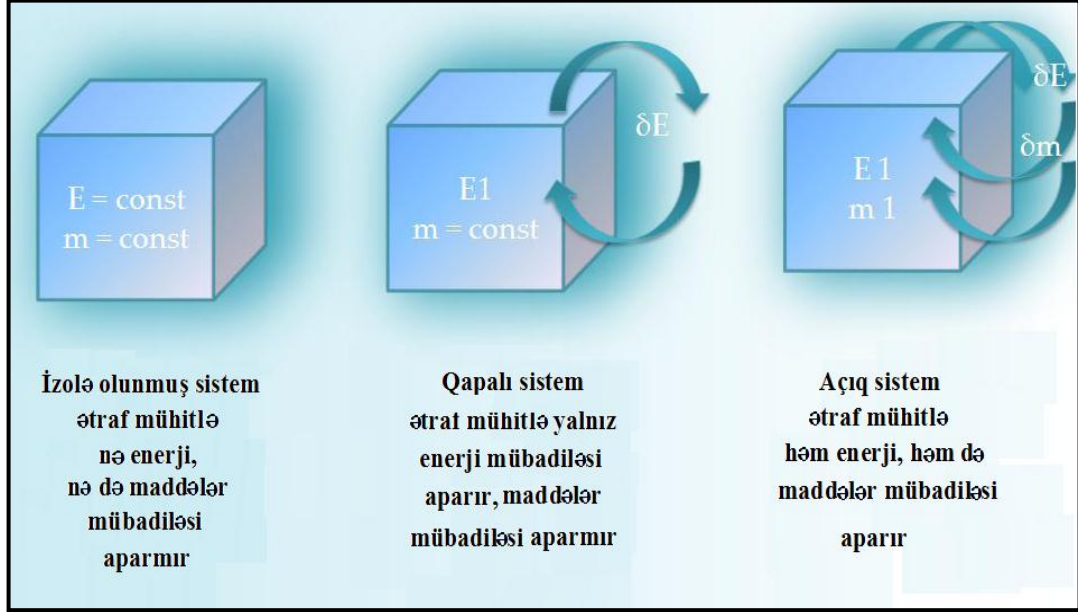
**Termodinamik sistem** - termodinamikada tədqiqat obyektini və ətraf mühitdən təcrid olunmuş maddi obyektlərin (cisim) məcmusu kimi başa düşülür. Termodinamik sistemin 3 forması var (şəkl 2.1.1).

1. Təcrid olunmuş sistem - ətraf mühitlə nə enerji, nə də maddə mübadiləsi aparmır (riyazi model, real mövcud olmayan abstrakt modeli).
2. Bağlı sistem - ətraf mühitlə yalnız enerji mübadiləsi aparır, maddələr mübadiləsində olmur (tərkibində maddə olan bağlı qab).
3. Açıq sistem - ətraf mühitlə həm enerji, həm də maddələr mübadiləsi aparır (canlı sistem).

Sistemin parametrlərinin zamana görə dəyişmədiyi hal stasionar hal adlanır. İzolə olunmuş sistemin stasionar halı tarazlıq halı adlanır. İzolə edilmiş termodinamik sistemlərə aid olan termodinamik tarazlıq – termodinamik sistemin elə halıdır ki, burada makroskopik proseslər baş vermir, mikroskopik proseslər, yəni atom və molekulların iştirakı ilə gedən proseslər isə mümkündür. Lakin bu



mikroskopik proseslərin ərəfəsində makroskopik parametrlərin baş verən fluktuasiyalarının müşahidə müddətindəki yekunu sıfıra bərabər olmalıdır.



Şəkil 2.1.1. Termodinamik sistemin tiplərinin sxematik təsviri

Termodinamik sistemi təsvir etmək üçün *termodinamik kəmiyyətlər* - fiziki kəmiyyətlər toplusundan istifadə edilir ki, bunlar da sistemin termodinamik halını müəyyən edir. Termodinamik parametrlərə misal: temperatur, təzyiq və s. aiddir.

Termodinamika bu kəmiyyətlərə sistemə məxsus olan, lakin onun mikroskopik quruluşu ilə bağlı olmayan bəzi makroskopik parametrlər və funksiyalar kimi yanaşır. Hal funksiyaları yalnız sistemin mövcud halından asılı olurlar və sistemin bu hala gəldiyi yoldan asılı olmur. Termodinamikada hal funksiyalarına aiddir:

1. Temperatur (T);
2. Təzyiq (P);
3. Həcm (V);
4. Entropiya (S);
5. Termodinamik potensiallar:
  - 5.1 Daxili enerji (U);
  - 5.2 Entalpiya (H);
  - 5.3 Helmholsun sərbəst enerjisi (F);
  - 5.4 Gibbs potensialı (G).

## 2.2. Termodinamik potensiallar: daxili, sərbəst və qeyri-sərbəst enerji anlayışları, entalpiya, Gibbs potensiali

Termodinamik sistemin daxili enerjisi ( $U$ ) onun hissəciklərinin xaotik hərəkətinin kinetik enerjisi ( $U_{mol.kin. h\ddot{a}r}$ ), aralarındakı qarşılıqlı təsirin potensial enerjisi ( $U_{mol.kin. h\ddot{a}r}$ ) və molekul daxili enerjinin ( $U_{moldax.ener}$ ) toplanmasından ibarətdir (2.2.1).

$$U = U_{mol.kin. h\ddot{a}r} + U_{mol.q.t.pot.ener} + U_{moldax.ener} \quad (2.2.1)$$

Daxili enerji sistemin halının birqiymətli funksiyasıdır. Bu o deməkdir ki, hər dəfə sistem verilmiş halda olanda, onun daxili enerjisi sistemin əvvəlki halından asılı olmadan bu hala uyğun olan qiyməti qəbul edir. Deməli, termodinamik sistem bir haldan digərinə keçən zaman daxili enerjinin dəyişməsi həmişə onun başlanğıc və son hallarda olan qiymətlərinin fərqinə bərabər olur. Bu fərq keçidin baş verdiyi yoldan asılı deyildir. Termodinamik sistemin daxili enerjisini birbaşa ölçməsi qeyri mümkündür. Lakin daxili enerjinin dəyişməsinin qiymətləndirilməsi üçün kifayət qədər nəzəri və eksperimental üsullar mövcuddur.

**Helmholsun sərbəst enerjisi ( $F$ )** – sistemin daxili enerjisinin bir hissəsidir və işin yerinə yetirilməsi üçün istifadə oluna bilər. Elektrik, osmotik və kimyəvi enerjilər işin yerinə yetirilməsi üçün, daha doğrusu cismə təsir edən qüvvələrə qarşı onun istiqamətli yerdəyişməsi üçün istifadə oluna bilər. Onun riyazi ifadəsi (2.2.2) kimi təyin olunur:

$$F = U - TS \quad (2.2.2)$$

Burada  $U$ - daxili enerji,  $T$ - mütləq temperatur,  $S$ - entropiyadır.

**Qeyri sərbəst və ya bağlı enerji ( $W_{q,s}$ )** – sistemin işə çevrilməsi mümkün olmayan, daxili enerjisinin qalan hissəsidir. Beləliklə, daxili enerji sərbəst və qeyri-sərbəst enerjilərin cəmindən ibarətdir (2.2.3):

$$U = F + W_{(q,s)} \quad (2.2.3)$$

Burada  $F$ - sərbəst enerji,  $W_{q,s}$ - qeyri sərbəst enerjidir.

Maye fazada kimyəvi reaksiyaların baş verməsi təzyiqli dəyişdirmir, lakin həcm dəyişməsinə səbəb ola bilər. Ona görə də, bu sistemlər üçün sistemin daxili enerjisinin dəyişməsi əvəzinə onun (2.2.4)-ə bərabər olan entalpiyasının ( $\Delta H$ ) dəyişməsindən istifadə edilir. Termodinamikanın I qanunundan istifadə edərək

göstərmək olar ki, entalpiya izobar prosesdə onun istilik effektinə bərabərdir. Onun dəyişməsi isə

$$\Delta H = \Delta U + p\Delta V \quad (2.2.4)$$

kimi olar. Burada  $p$ - təzyiq,  $\Delta V$ - həcmnin dəyişməsidir.

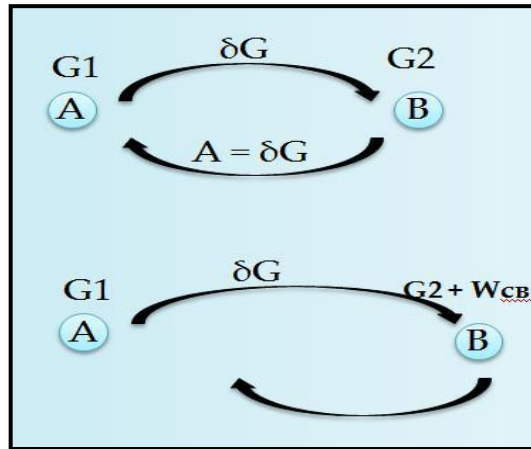
Sabit təzyiq altında baş verən izotermik reaksiyalar üçün prosesin baş vermə istiqamətinə təsiri ifadə edən funksiya – daxili enerjinin azalma tendensiyaları kimi, eləcə də, sistemin daha ehtimal olunan halına nail olmaq tendensiyası kimi **Gibbs enerjisidir (potensialı)**. Gibbs enerjisi entalpiya, entropiya və temperaturla aşağıdakı münasibətlə əlaqədardır:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S \quad (2.2.5)$$

Sabit temperatur və təzyiq altında reaksiyalar öz-özünə Gibbs enerjisinin azalması istiqamətində baş verir.

### 2.3. Dönən və dönməyən termodinamik proseslər

**Dönən proses** – elə bir prosesdir ki, orada  $A = \delta G$  işinin sərf olunması zamanı sistemi tamamilə (B halından) başlanğıc hala (A) qaytarmaq olar.



Şəkil 2.3.1. Dönən və dönməyən proseslərin sxematik təsviri.

**Dönməyən proses** – elə bir prosesdir ki, orada iş sərf olunan zaman sistemi tamamilə (B halından) başlanğıc hala (A) qaytarmaq olmaz. Nəticədə sərbəst enerjinin (G) bir hissəsi qeyri sərbəst enerjiyə çevrilir. Bu hadisə sərbəst enerjinin dissipasiyası (səpələnməsi) adlanır (şək.2.3.1). Təbiət proseslərinin hamısı dönməyən proseslərə aiddir. Bunlardan ən öşagəlməzi isə insanın tədricə qocalaraq təbii ölümə yaxınlaşmasıdır. Bəzi sərt sistemlərdə isə əlavə enerji sərf

etmək hesabına dönməyən termodinamik prosesləri dönən etmək mümkün etmək olur. Məsələn, təbii formada istilik özbaşına yalnız isti cisimdən soyuq cismə keçdiyi halda soyuducu tətbiq etməklə istiliyi soyuq cisimdən isti cismə ötürmə mümkün olur.

### 2.4. Termodinamikanın birinci və ikinci qanunları

Termodinamikanın birinci qanununa görə enerjinin müxtəlif növləri bir-birinə çevrilə bilər, lakin bu çevrilmələrdə enerji itmir və heç nədən yaranmır. Termodinamikanın birinci qanunu – enerjinin saxlanması prinsipinə əsaslanır. Bu qanuna görə sistem tərəfindən xarici mühitdən udulan istiliyin miqdarı ( $\delta Q$ ) onun daxili enerjisinin ( $dU$ ) artmasına və ümumi işin ( $\delta A$ ) görülməsinə sərf olunur. Bu ümumi iş xarici təzyiq qüvvəsinə ( $p$ ) qarşı sistemin həcmi ( $dV$ ) dəyişməsi və kimyəvi dəyişikliklərlə müşayiət olunan ( $\delta A_{\max}$ ) maksimal faydalı işə bərabərdir.

$$\delta Q = dU + \delta A \quad (2.4.1)$$

burada  $\delta A = pdV + \delta A_{\max} \quad (2.4.2)$

Deməli, alırıq ki,  $\delta Q = dU + pdV + \delta A_{\max} \quad (2.4.3)$

Termodinamikanın I qanunu XIX əsrin ortalarında alman alimi **Y.R.Mayer**, ingilis fiziki **C.P.Coul** və alman fiziki **H.Helmholsun** işləri nəticəsində meydana gəlmişdir. Termodinamikanın I qanununa əsasən termodinamik sistem işi yalnız öz daxili enerjisi və ya hər hansı xarici enerji mənbələri hesabına yerinə yetirə bilər. Termodinamikanın I qanununu adətən hər hansı bir mənbədən enerji almadan işi yerinə yetirən *birinci növ daimi mühərrikin* mövcudluğunun mümkünsüzlüyü kimi ifadə edirlər.

Orqanizmin enerji balansının ölçülməsinin ilkin təcrübə cəhdləri XVIII əsrin axırlarında **A. Lavuazye** və **P. Laplas** tərəfindən görülmüşdür. Termodinamikanın I qanununun bioloji obyektlərə tətbiqinin əsaslandırılması üçün buzlu kalorimetr tətbiq edilmişdir. Buzun ərimə sürətinə görə təcrid olunmuş kamerada və ya buzlu kalorimetrdə dəniz donuzundan ayrılmış istilik tapılırdı. Bundan sonra dəniz donuzunun  $CO_2$  və  $H_2O$  qida məhsullarına qədər birbaşa yandırılması ilə ayrılan istiliyin miqdarı təyin edilirdi. Lavuazye və Laplas istilik miqdarı üçün yaxın tərtibli qiymətlər almışlar. Beləliklə, biokimyəvi reaksiyanın gedişində və xarici mühitə orqanizmdən ayrılan istiliyin hesabına sərbəstləşən kimyəvi enerjinin tam ekvivalentliyi göstərilmişdir.

Termodinamikanın I qanununun tətbiqinin öyrənilməsinin növbəti mərhələsi **U. Etuoterin** təcrübələri olmuşdur (1904-cü il). Bu tədqiqatçı iri heyvanların və insanın enerji mübadiləsini öyrənməyə imkan verən kolorimetr düzəltdi. Cihaz oksigeni vermə sisteminə, ayrılan CO<sub>2</sub> üçün tələlərə, tərəziyə malik idi, belə ki, kolorimetrin ölçmə hissəsi istiliyin sızmasını aradan qaldırmağa və təkcə istilik enerjisinin miqdarını yox, həmçinin tənəffüs  $\Delta$  əmsalını (2.4.4) da qiymətləndirməyə imkan verirdi:

$$\Delta = V_{co2} / V_{o2} \quad (2.4.4)$$

Burada  $V_{co2}$  -tənəffüs zamanı buraxılan karbon qazının,  $V_{o2}$  -udulan oksigenin həcməsidir.

İstilik məhsullarının kalorimetrdə ölçülməsi və əyri kalorimetrdə təcrübə verilənlərin istifadəsi insanın sutka ərzində enerji balansını yüksək dəqiqliklə qiymətləndirməyə imkan verdi. İstiliyin qəbulu və sərfi arasında fərq eksperimentin xətalara hesabına 1% - dən çox olmamışdır.

Termodinamikanın birinci qanunundan belə bir nəticə çıxır ki, iş ya sistemin daxili enerjisinin dəyişməsi, ya da sistemə kənardan verilən istilik hesabına görülə bilər. Canlı sistemlərdə iş kənardan verilən istiliyə görə yox, sistemin daxili enerjisinin müxtəlif növ biokimyəvi proseslərdə çevrilməsi və ya entropiya amilinin dəyişməsi sayəsində də görülə bilər.

Termodinamikanın birinci qanunu proseslərin getməsi istiqaməti haqqında heç bir göstəriş vermir. Bu barədə məlumatı termodinamikanın ikinci qanununun köməyi ilə əldə etmək olar.

Termodinamikanın ikinci qanunu öz-özünə gedən, dönməyən proseslərin istiqamətinin kriteriyasını verir. Sistemin halının hər cür dəyişməsi xüsusi hal funksiyası olan entropiya  $S$ -lə ifadə olunur. Entropiya ( $S$ ) sistem tərəfindən qəbul edilmiş istiliklərin ümumi miqdarının onunmütləq temperaturuna olan nisbətə ( $Q/T$ ) müəyyən edilir:

$$dS \geq \delta Q/T \quad (2.4.5)$$

$\delta Q/T$  – kəmiyyəti termodinamikada gətirilmiş istilik adlanır,  $T$ - mütləq temperatordur. Burada, bərabərsizlik işarəsi qeyri-tarazlıq proseslərinə aiddir. İzolə edilmiş sistemlərdə  $\delta Q = 0$  və deməli

$$dS \geq 0 \quad (2.4.6)$$

İzolə edilmiş sistemlərdə dönməyən dəyişikliklərin istiqamətinin təkamül kriteriyası bundan ibarətdir. Entropiya prosesin gedişi ilə artır və termodinamik tarazlıq yaranır. Entropiyanın artması nizamlılıq dərəcəsinin azalmasına səbəb olur və sistemdə nizamsızlıq (xaos) yaranır.

İzolə edilmiş sistemin istilik enerjisinin dəyişməsi mütləq temperaturla (T) mütənasibdir və mütənasiblik əmsalı entropiya dəyişməsi adlanır (dS);

$$\delta Q = T dS \quad (2.4.7)$$

Termodinamikanın ikinci qanununa görə izolə olunmuş sistemin entropiyası dönməyən proseslərdə artır və dönən proseslərdə dəyişməz qalır. Öz – özünə gedən proseslərdə entropiya artımı çoxlu sayda molekuldan ibarət olan sistemin daha ehtimallı hala keçməsinə göstərir. Çoxlu sayda hissəciklərdən ibarət olan sistemin xarakteristikası üçün termodinamik ehtimal (w) anlayışından istifadə olunur. Termodinamik ehtimalın geniş şərhə sonrakı paragraflarda veriləcəkdir. Ən sadə təsəvvürlərə əsasən termodinamik ehtimal sistemin makrohallarının sayına bərabərdir. Misal üçün, dörd molekuldan (a, b, c, d) ibarət olan sistemin nə qədər makrohalla ola bildiyini nəzərdən keçirdək. Tutaq ki, a, b, c, d molekulları arakəsməsi olan sistemin iki müxtəlif tərəflərinə paylanıblar. Sistemin hər makrohalına öz termodinamik ehtimalı uyğundur. Məsələn, 2/2 makrohalına (membranın hər tərəfində 2 molekul olan) 6 makrohal (w = 6) uyğundur: ab/cd, ac/bd, ad/bc, cd/ab, bd/ac, bc/ad. Analoji olaraq digər makrohalların termodinamik ehtimalını hesablamaq olar:

Makrohal:	0/4	1/3	2/2	3/1	4/0
w:	1	4	6	4	1

Göründüyü kimi, 2/2 makrohalı üçün mikrohaların sayı (w) maksimaldır və 6-ya bərabərdir.

Tamamilə aydındır ki, sistem hər bir verilmiş zaman anında çox ehtimal ki, maksimal w halında, yəni 2/2 halında olacaq. Ona görə də, öz – özünə gedən proseslər bu makrohala görə gedəcəklər. w kəmiyyəti və entropiya arasında

$$S = k \ln w \quad (2.4.8)$$

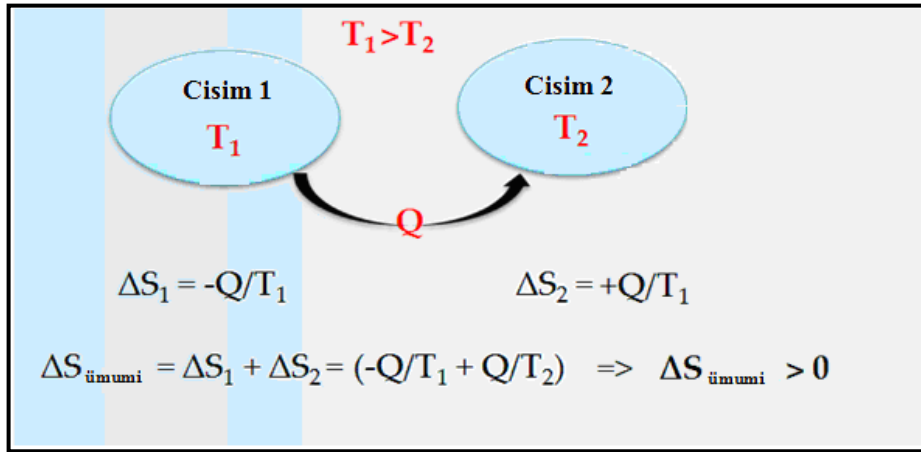
münasibəti mövcuddur. Bu münasibət Lüdviq Bolsman tərəfindən müəyyənləşdirilib və burada, k – Bolsman sabitidir. Bu münasibət onu göstərir ki, entropiya sistemin nizamsızlıq ölçüsüdür.



**Termodinamikanın II qanunu:** təcrid olunmuş sistemdə entropiyanın ümumi dəyişməsi həmişə müsbətdir, yəni dönməyən termodinamik proseslər entropiyanın artması istiqamətində baş verirlər, (şək. 2.4.1).

$$\Delta S_{\text{ümumi}} > 0 \quad (2.4.9)$$

**Klauzius postulatı:** “Təbiətdə yeganə nəticəsi istiliyin aşağı temperaturlu cisimdən yüksək temperaturlu cismə ötürülməsindən ibarət olan proses mümkün deyil” (belə proses Klauzius prosesi adlanır).



**Şəkil 2.4.1. Termodinamikanın ikinci qanununun sxematik təsviri. İşarələmələrin mənası mətdədir.**

Prosesin nəticəsi burada geniş mənada başa düşülür: sistemin istənilən hissələrinin termodinamik parametrlərinin dəyişməsi, mexaniki işin görülməsi, xarici cisimlərin vəziyyətinin və xarici qüvvələrin qiymətinin dəyişməsi və s. Beləliklə, Klauzius postulatı o anlama gəlir ki, elə bir proses həyata keçirmək mümkün deyil ki, onun sonunda sistemin bütün hissələrində termodinamik parametrlər başlanğıc qiymətlər alsınlar (xüsusilə, dövrü proses), heç bir mexaniki iş görülməsin (nə mənfi, nə müsbət), sistemdən xaricdə heç nə dəyişməsin və bununla bərabər istiliyin aşağı temperaturlu cisimdən yüksək temperaturlu cismə ötürülməsi baş versin. Belə bir proses təcrid olunmuş sistemdə istiliyin soyuq cisimdən istiyyə özbaşına keçməsinə ekvivalent olardı, bu isə mümkün deyil.

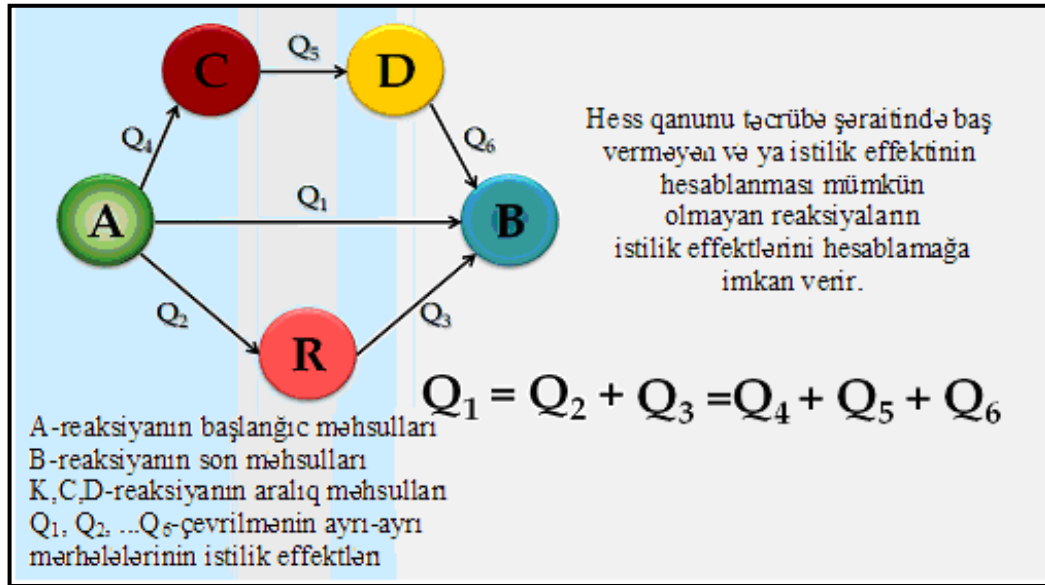
**Tomson postulatı:** “Yeganə nəticəsi istilik rezervuarının soyuması hesabına işin istehsalı olan dairəvi proses mümkün deyil” (belə proses Tomson prosesi adlanır).

Termodinamikanın ikinci qanunu (entropiyanın azalmaması formasında) mürəkkəbliyə doğru təbiətin inkişafının mümkün olmamasını göstərmək məqsədi ilə təkamülün tənqidçiləri tərəfindən bəzən istifadə olunur. Fiziki qanunun uyğun interpretasiyası düzgün deyil: entropiya yalnız qapalı sistemlərdə azalmır, canlı sistemlər isə açıq termodinamik sistemlərdir.

### 2.5. Hess qanunu, biologiyada onun əhəmiyyəti

Kimyəvi çevrilmələrdə termodinamikanın I qanununun nəticəsi Hess qanunudur.

**Hess qanunu:** Bir sıra aralıq mərhələlərdən keçən kimyəvi prosesin istilik effekti çevrilmə yolundan asılı deyil, kimyəvi sistemin yalnız başlanğıc və son məhsullarının entalpiyalarının fərqi ilə müəyyən edilir (şəkl.2.5.1).



Şəkil 2.5.1.Hess qanunun izahı üçün illüstrasiya.

Hess qanununun riyazi ifadəsi aşağıdakı kimidir.

$$Q = \Delta H = \sum H_{i,k} - \sum H_{j,u} \quad (2.5.1)$$

Burada,  $\sum H_{i,k}$  - bütün reaksiya məhsullarının entalpiyalarının cəmidir;  $\sum H_{j,u}$  - bütün ilkin məhsulların entalpiyalarının cəmidir;  $\Delta H$  - kimyəvi reaksiyanın entalpiyasının dəyişməsidir.

Qeyd etmək lazımdır ki, entalpiyanın dəyişməsi udulan və ayrılan istilik kəmiyyətlərinə uyğundur. Həmin kəmiyyətləri isə kalorimetrin köməyi ilə dəqiq təyin etmək olar.



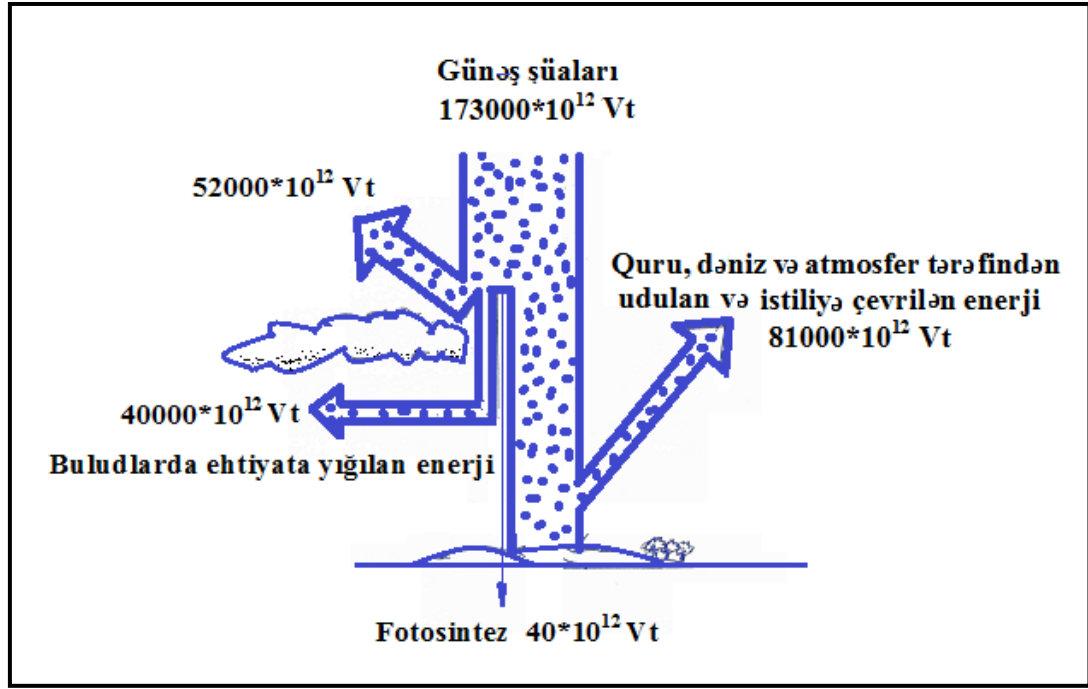
Hess qanununu tətbiq etməklə istənilən biokimyəvi reaksiyanın istilik effektlərini hesablamaq olar. Məlumdur ki, orqanizmdə biokimyəvi çevrilmələr müxtəlif aralıq mərhələlərdən keçir, çox zaman isə onları müəyyən etmək mümkün olmur. Hess qanunu əsasında biokimyəvi proseslərdə aralıq mərhələləri bilməyərək yalnız reaksiyanın başlanğıc və son məhsullarını bilərək cəm energetik effekti hesablamaq olar.

### **2.6. Biosferdə vacib enerji çevrilmələrinə ümumi baxış**

Günəşdə fasiləsiz hidrogenin heliuma çevrilməsi baş verir, dörd hidrogen atomundan bir helium atomunun yaranması zamanı kütlənin bir hissəsi “itir” (daha dəqiq desək, 4,003 q helium yaranan zaman 0,029 q kütlə itir və yaxşı məlum olan Eynşteyn düsturuna ( $E=mc^2$ , burada  $m$  – itən kütlə,  $c$  – işıq sürəti) uyğun enerjiyə çevrilir. Hər dəqiqə Günəşdə yüz milyonlarla tondan çox kütlə itdiyindən və işıq sürəti belə böyük olduğundan (300 000 km/san) çox böyük miqdarda enerji ayrılır. Bu artıq enerji Günəşdə toplanmır, ətrafa müxtəlif uzunluqlu elektromaqnit dalğaları şəklində: işıq, radiodalğa, rentgen şüaları, infraqırmızı şüalar və s. buraxılır. Kütlənin enerjiyə belə çevrilməsi prosesi son dərəcə yüksək temperaturun sayəsində Günəşdə saxlana bilər; bizim planetdə normal şəraitdə bu baş vermir.

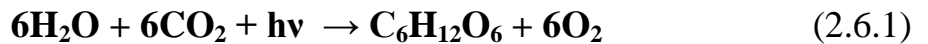
Biosfer günəş enerjisini necə udur? Bizim daim elektromaqnit dalğalarının təsir dairəsində olmağımıza baxmayaraq biz bilavasitə günəş spektrinin yalnız kiçik bir hissəsini və məhz bizim görünən işıq adlandırdığımız hissəsini və “istilik” kimi hiss etdiyimiz hissəsini duya bilərik. Qalan hissə bizim üçün hiss olunmaz, görünməz qalır. Lakin “görünən” anlayışı elektromaqnit dalğalarının özünə aid deyil, bu və ya digər obyektin şüalanmanı hiss etmək qabiliyyətini əks etdirir. Məsələn, insan televiziya siqnallarını vermək üçün istifadə olunan elektromaqnit dalğalarını görmür, lakin əgər onların yolunda uyğun qəbuledici yerləşdirsək, bu siqnallar görünən şəkllə çevriləcəklər. Bundan başqa, müxtəlif stansiyalar siqnalları müxtəlif tezliklərdə verirlər, ona görə də göndərilən siqnalı “tutmaq” üçün seçilmiş stansiyaya qoşulmaq lazımdır. Günəş şüası elektromaqnit dalğalarının bütün spektrini əhatə edir, lakin onun yalnız kiçik bir hissəsi Yer səthinə gəlib çatır. Yerə gələn enerjinin böyük hissəsi atmosfer tərəfindən tutulur; bu xoşbəxtlikdən, əsasən, spektrin ultrabənövşəyi hissəsidir. Belə ki, ultrabənövşəyi şüalar çox təhlükəlidir.

Beləliklə, Yerə düşən enerjinin 30 %-i itir. Düşən enerjinin 50 %-ə yaxın hissəsi istiliyə çevrilir və yenidən xarici mühitə infraqırmızı istilik şüaları şəklində şüalanır, 20 % suyun buxarlanmasına və buludların əmələ gəlməsinə sərf olunur. Və nəhayət, düşən enerjinin yalnız 0,02 %-ə yaxın bir hissəsi biosfer tərəfindən udulur (şək.2.6.1).



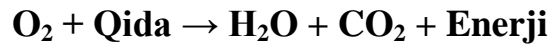
Şəkil 2.6.1. Günəş enerjisinin Yer səthinə cəlb olunmuş hissəsinin balansı. Yerə düşən günəş enerjisinin çox kiçik hissəsi fotosintez prosesində kimyəvi enerjiyə transformasiya olunur. Oxların eni udulan, əksolunan və ehtiyata yığılan enerjinin miqdarına uyğundur.

Bu udulma biologiya aləmdə “qəbuledici” olan yaşıl bitkilər tərəfindən həyata keçirilir. Heyvanlar onlara düşən günəş enerjisindən istifadə edə bilmədikləri halda, yaşıl bitkilər onu tutur və canlı aləmdə “energetik hədlər” funksiyasını yerinə yetirən qida maddələri yaradırlar. Yaşıl bitkilərin enerjini udaraq onu əsas kimyəvi enerji mənbəyinə - şəkərə çevirməsi prosesi fotosintez adlanır.



İşıq bitkilərdə xlorofil molekulları – bitkilərin yaşıl rəngini müəyyən edən pigment ilə tutulur. Biosferin bütün həyatı günəş enerjisinin xlorofil tərəfindən tutulmasının effektivliyindən asılıdır; heyvanlar fotosintezi həyata keçirə bilmədiklərindən onlar öz “yanacaq” ehtiyatlarını ya bitki yeməklə (oteyən), ya da bitki ilə qidalanan digər heyvanları yeməklə (yırtıcı) yığmalı olurlar.

Ali heyvanlar kimi, bitkilər də şəkər və ya başqa qida maddələrində, tənəffüs zamanı daxil olan oksigenin iştirakı ilə onları “yandıraraq”, ehtiyata yığılan enerjiden istifadə edirlər. Bu proses aşağıdakı tənliklə təsvir olunur:



Şəkər yanan zaman havada enerjinin istilik şəklində ayrılması baş verir. Eynilə bunun kimi, orqanizmdə qidanın həzmi baş verdikdə enerji ayrılır: onun bir hissəsi kimyəvi enerji formasında ehtiyata yığılır və sonra iş görülmə zaman istifadə olunur.

Yuxarıda göstərilənlərin köməyi ilə bitkilərin və ali heyvanların həyat fəaliyyətinin ümumi sxemini asanlıqla anlamaq olar. Lakin bəzi elə orqanizmlər mövcuddurlar ki, onlara enerji almaq üçün oksigen lazım deyil, həmçinin, bəzi bitkilər günəş enerjisini udmaq üçün xlorofil yox, başqa pıqmentlərdən istifadə edirlər. Bundan başqa, bəzi mikroorqanizmlər qeyri-üzvi molekulardan istifadə etməklə onlara vacib olan enerjini ala bilirlər.

Fotosintez zamanı günəş enerjisinin çevrilməsinin ilkin mərhələsində xlorofilin iştirakının molekulyar əsasının izahında akademik A.A. Krasnovskinin tədqiqatlarının mühüm rolu olmuşdur. O göstərmişdir ki, xlorofil molekulu işıq kvantını udması nəticəsində həyəcanlanmış hala keçərkən oksidləşmə - reduksiya reaksiyasına girmək xüsusiyyəti qazanır. Bu zaman xlorofil molekulu öz elektronunu itirə bilər, yəni onu bu halda elektronun akseptoru adlanan başqa maddəyə verərək oksidləşə bilər. Verilmiş reaksiyada xlorofil elektronun donoru kimi çıxış edəcək. Bu reaksiya Krasnovski reaksiyası adını almışdır.

Həyəcanlanmış xlorofil molekulu ( $XI^*$ ) reduksiya oluna bilər, yəni verilmiş halda elektronun donoru (D) olan başqa maddədən “artıq” elektron ala bilər. Əgər xlorofildən başqa sistemdə donor (D) və akseptor (A) iştirak edirsə xlorofil oksidləşməsi və reduksiya olunması prosesləri nəticəsində xlorofil tərəfindən udulan işıq elektronun D – dan A – a daşınmasını təmin edəcək. Bu halda, xlorofil elektron daşınmasının iki mərhələsində iştirak etsə də, öz əvvəlki neytral halına qaydır.



Nəticədə parçalanmış yüklü  $D^+ XI A^-$  sistemi alınır ki, burada da xlorofilin udduğu işıq enerjisinin müəyyən hissəsi ehtiyat şəklində yığıla bilər. Məhz bu

prinsip – yüklərin fotoparçalanması, fotosintez prosesində işıq enerjisinin ilkin çevrilməsinin əsasında durur.

Günəş enerjisinin fotosintetik çevrilməsi və ehtiyat şəklində yığılma miqyasları böyükdür. Hər il fotosintez hesabına Yer üzərində 200 mlrd. tona yaxın biokütlə yaranır ki, bu da  $3 \times 10^{21}$  C və ya  $7,2 \times 10^{20}$  Kal enerjiyə ekvivalentdir. Bu halda nəzərə almaq vacibdir ki, fotosintez – sərbəst enerjinin ehtiyat şəklində yığılması ilə gedən yeganə bioloji prosesdir. Bütün qalan proseslər həm bitkilərdə, həm də heyvanlarda kimyəvi enerji hesabına gedir ki, bu da udulan günəş işığının çevrilməsi nəticəsində fotosintezə orqanizmlərdə yığılır. Beləliklə, demək olar ki, Yer üzərindəki bütün canlı materiyanın mövcudluğu bitkilərin fotosintetik fəaliyyətinin nəticəsidir.

Beləliklə, günəş şüaları yaşıl yarpaq tərəfindən udularaq fotosintez prosesini əmələ gətirir ki, bunun da nəticəsində işıq enerjisi  $E_c = nh\nu$  üzvi birləşmələrdə, məsələn, qlükozada saxlanan kimyəvi enerjiyə ( $E_k$ ) çevrilir.

Qlükozanın kimyəvi enerjisinin bir hissəsi hüceyrədə oksidləşmə prosesinin nəticəsində bir istiliyə, bir hissəsi isə kimyəvi enerjinin başqa formasına, ATP – makroergik birləşmələrin enerjisinə çevrilir. ATP - in hidrolizi zamanı ayrılan enerji hesabına maddələrin qatılığı az olan mühitdən, qatılığı çox olan mühitə daşınması (osmotik iş), ionların daha yüksək elektrik potensiallı mühitə daşınması (elektrik işi), heyvan orqanizmində - əzələlərin yığılması (mexaniki iş) baş verə bilər. Bu halda ATP-in kimyəvi enerjisinin osmotik, elektrik və mexaniki enerjiyə çevrilməsi baş verir.

### 2.7. Entropiyanın termodinamik təyini.

Daxili enerjinin işə çevrilməsi mümkün olmayan hissəsi bağlı və ya qeyri sərbəst enerji adlanır. Qeyri sərbəst enerji ( $W_{q.s}$ ) molekulların nizamsız hərəkəti ilə təyin edilir. Bu hərəkətin kəmiyyət ölçüsü isə temperaturdur (T).

*Qeyri-sərbəst enerji temperaturla mütənasibdir, lakin eyni temperaturda müxtəlif sistemlərdə qeyri-sərbəst enerji müxtəlifdir.* Beləliklə, molekulyar hərəkətin nizamsızlıq dərəcəsi təkcə temperaturdan deyil, həm də hər hansı amildən - əmsaldan (S) və ya entropiyadan (2.7.1, 2.7.2) asılıdır:

$$W_{q.s} = S T \quad (2.7.1)$$

$$[S] = W_{q.s} / T \text{ (CK}^{-1}\text{)} \quad (2.7.2)$$

**Entropiya – (yunan sözüdür- çevrilmə, inkişaf, təkamül, dönmə) vahid temperatura (1K) düşən verilən sistemin qeyri-sərbəst enerjisinin qiymətini xarakterizə edən fiziki kəmiyyətdir.**

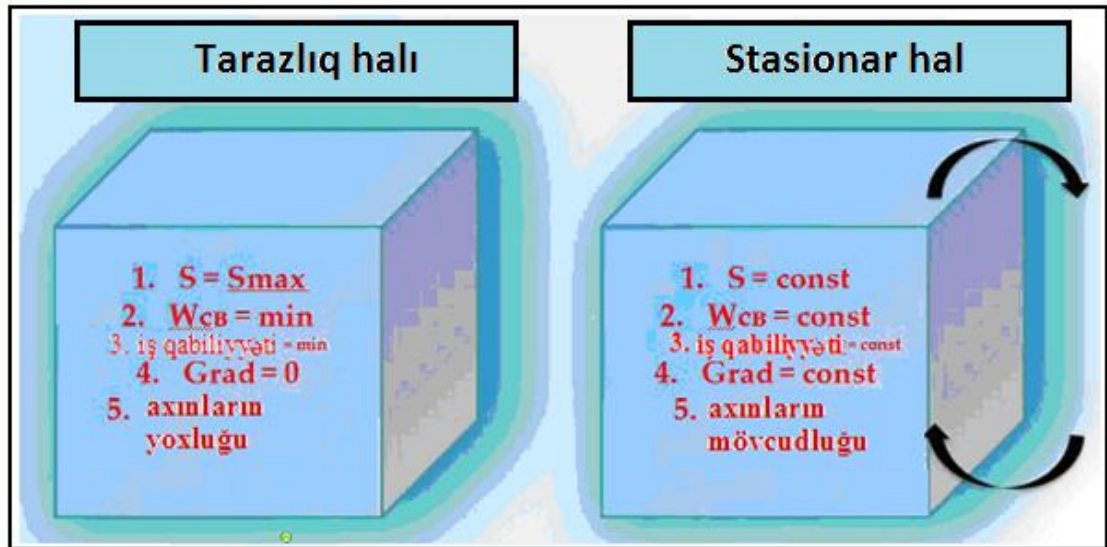
Entropiya anlayışı ilk dəfə 1865-ci ildə Rudolf Klazius tərəfindən işlədilmişdir. Entropiya hal funksiyasıdır, yəni verilmiş anda sistemin parametrləri ilə təyin edilir və onun “tarixindən” qətiyyən asılı deyil.

## 2.8. Stasionar hal və termodinamik tarazlıq

Sistem termodinamik tarazlıqda və ya stasionar halda ola bilər.

Termodinamik tarazlıq halında sistemdə molekulaların istilik hərəkətindən başqa bütün proseslər dayanır. Buna uyğun olaraq da bütün qradientlər bərabərləşir ki, bu da canlı orqanizmin məhvi deməkdir.

Stasionar halda kimyəvi reaksiyalar, diffuziya, ionların keçidi və başqa proseslər baş verir, lakin onlar elə balanslaşdırılmışlar ki, sistemin halı bütövlükdə dəyişmir. Sabit qiymətləri olan qradientlər mövcuddur. (şək 2.8.1 ).



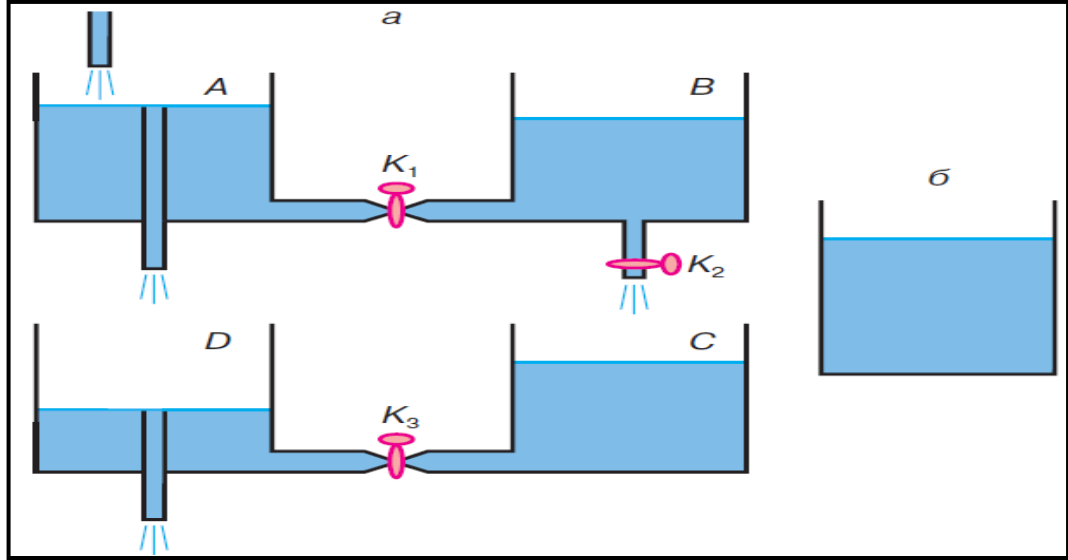
Şəkil 2.8.1. Termodinamik tarazlıq halının və stasionar halın xarakteristikası.

Boloji sistem stasionar halların kompleksinə malikdir. Bioloji sistemdə stasionar hal– *homeostazdır*, minimal entropiya məhsullu bioloji sistemin halıdır. Cüzi kənarlanmalar zamanı bioloji sistem başlanğıc və ya ona yaxın hala qayıdır.

**2.9. Fiziki modellərdə stasionar halların xüsusiyyətlərinin xarakteristikası**

Biosistemlərin xüsusiyyəti ondan ibarətdir ki, onlar sadəcə açıq sistem deyillər, həm də stasionar halda olan açıq sistemdir. Stasionar halda entropiyanın artması və azalması sabit sürətlə baş verir, ona görə də sistemin ümumi entropiyası zamana görə dəyişmir ( $dS/dt = 0$ ).

Stasionar halın klassik modeli “çənlər” sistemidir (Berton modeli, 1939) (şək.2.9.1). İçərisində mayenin səviyyəsi sabit olan (B və C qablarının həcmi ilə müqayisədə A qabının həcmi böyüklüyü hesabına və ya nasos mexanizminin işi nəticəsində) A qabı xarici mühitə rolunu oynayır. D borusu isə mənbə rolunu oynayır, o həmçinin xarici mühitə aiddir.



**Şəkil 2.9.1. Stasionar halın fiziki modelləri.**

Burada a – Berton stasionar halının hidrodinamik modelidir.  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $K_3$  kranlarının müəyyən dərəcədə açıq olan hallarında B və C çənlərində sabit səviyyə olur, belə ki, suyun axması onun daxil olması ilə kompensasiya olunur. b – səviyyənin sabitliyi axım olmayan qabda stasionar olur. O termodinamik tarazlığa uyğundur.

Xarici mühitlə  $K_1$  və  $K_3$  kranları ilə bağlı olan B və C qabları bizim nəzərdən keçirdiyimiz açıq sistemlərdir.  $K_1$  və  $K_3$  kranları suyun daxil olma və axma sürətlərini tənzimləyirlər və diffuziya prosesinə bənzəyir. Stasionar hal B və

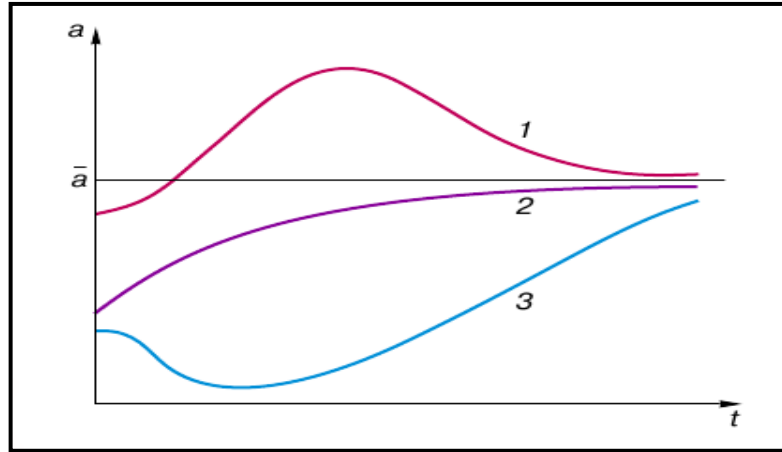


C qablarında maye müəyyən səviyyədə olduqda və  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $K_3$  kranlarının müəyyən vəziyyətlərində yaranır.

Bu səviyyələr biokimyəvi reaksiya zamanı reaksiyada iştirak edən maddələrin stasionar qatılığına uyğun gəlirlər.  $K_2$  kranı reaksiyanın sürət sabitinə uyğun rol oynayaraq suyun B qabından C qabına axma sürətini tənzimləyir. C qabındakı mayenin səviyyəsi sistemin stasionar halın göstəricisi rolunu oynayır. Əgər  $K_2$  kranının vəziyyətini dəyişsək, onda C qabındakı səviyyə dəyişəcək, daha doğrusu sistem yeni stasionar hala keçəcək.

Yeni stasionar hala keçid iki üsulla baş verə bilər:

1. Artıq təzyiqlə keçid – **overshüt**
2. Eksponensial yaxınlaşma – yumşaq keçid (**monoton**)
3. **Yanlış start.** (şək.2.9.2)



Şəkil 2.9.2. Stasionar vəziyyətin səviyyələri arasında sistemin keçid əyriləri. Keçid əyriləri: 1 – overshüt, 2 – monoton, 3 – yanlış start.

### 2.10. Stasionar halın termodinamik meyarı. Priqojin teoremi

Termodinamik sistemin halı onun parametrləri zamana görə dəyişmədikdə, lakin maddələr və enerji mübadiləsi getdikdə stasionar hal adlanır. Stasionar hal əksər biosistemlər üçün xarakterikdir.

**Stasionar halın termodinamik kriteriyası** orqanizmin entropiya məhsuldarlığı ilə ətraf mühitdən mənfi entropiya seli arasında bərabərlikdən ibarətdir.

$$(d_iS/dS) = - (d_eS/dt) \quad (2.10.1)$$

Bunun da nəticəsi olaraq, orqanizmdə entropiyanın tam dəyişməsi sıfır bərabərdir:

$$dS/dt = 0$$

1947 ci ildə aparılan işlərin əsasında İ.R.Priqojin qeyri-tarazlıq proseslərinin termodinamikasının əsas teoremlərindən birini – açıq sistemdə entropiyanın minimum vəqdarı haqqında teoremi formalaşdırmışdır.

**Priqojin teoremi: stasionar halda entropiya məhsulu sistemdə zamana görə sabitdir, kəmiyyətə görə minimaldır (fiksə olunmuş xarici parametrlər daxilində).**

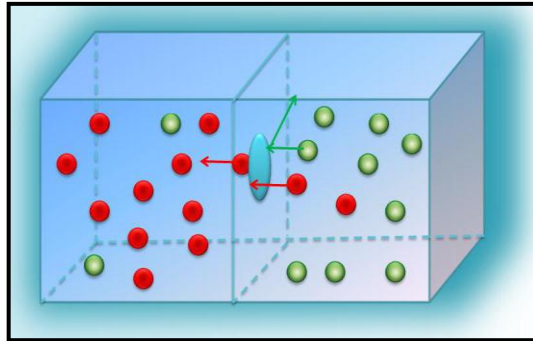
$$\begin{aligned} diS/dt &= const \\ diS/dt &\rightarrow min \end{aligned} \quad (2.10.2)$$

Priqojin teoremindən çıxan nəticə ondan ibarətdir ki, əgər sistem müxtəlif səbəblərə görə stasionar haldan kənara çıxıbsa, sistemdə onu stasionar hala qaytaran daxili dəyişmələr yaranır. Boiloji sistemlər üçün stasionar hal homeostaz şəraitdə mövcud olur.

### 2.11. Maksvell paradoksu (Maksvell demonu)

Maksvell demonu – 1867 ci ilin xəyali eksperimentidir, həmçinin onun əsas personajı – termodinamikanın II qanununun paradoksunu illüstrasiya etmək məqsədi ilə Ceyms Maksvel tərəfindən düşünülmüş mikroskopik ölçülü hipotetik “ağıllı” varlıqdır.

Xəyali eksperiment aşağıdakından ibarətdir: fərz edək ki, içərisində qaz olan qab keçilməz arakəsmə ilə iki hissəyə ayrılıb: sağ və sol hissələrə. Arakəsmədə dəlik (Maksvell demonu adlanan) qazın cəld (qaynar) molekullarına yalnız qabın sağ hissəsindən sol hissəsinə, yavaş molekullara isə ancaq qabın sol hissəsindən sağ hissəsinə sürətlə keçməyə imkan verir. Onda, uzun müddət keçdikdən sonra qaynar molekullar soldakı qabda, soyuq molekullar isə sağdakı qabda olacaqlar.



Şəkil 2.11.1. Maksvell paradoksunun təsviri.



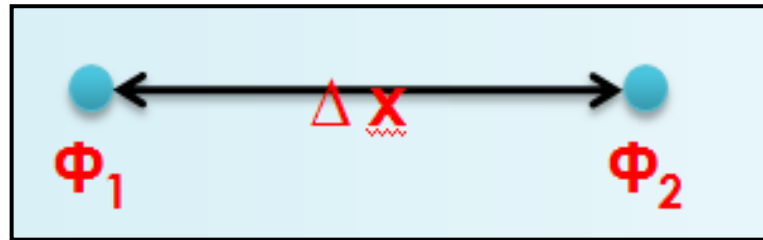
Beləliklə, alınır ki, Maksvell demonu qabın sol hissəsini qızdırmağa və sistemə əlavə enerji ötürülməsi olmadan sağ hissəsini soyutmağa imkan verir. Qabın sağ və sol hissəsindən ibarət olan sistem üçün entropiya başlanğıc vəziyyətdə çoxdur, nəinki son vəziyyətdə. Bu isə qapalı sistemlərdə entropiyanın azalmaması termodinamik prinsipinə ziddir (şək. 2.11.1).

Əgər Maksvell demonunu və qabı özünə daxil edən qapalı sistemi nəzərdən keçirsək paradoks mümkündür. Maksvell demonunun işləməsi üçün ona kənar mənbədən enerji ötürülməsi vacibdir. Bu enerji hesabına da qabda qaynar və soyuq molekulların bölünməsi, yəni az entropiyalı vəziyyətə keçid baş verir. İnformasiya nəzəriyyəsinin inkişafı ilə aşkar olunmuşdur ki, ölçmə prosesi entropiyanın artmasına gətirməyə bilər (termodinamik döngə olduğu halda). Lakin bu halda demon sürətlərin ölçülməsinin nəticələrini yadda saxlamalıdır (onların demonun yaddaşından silinməsi prosesi dönməyən edir). Yaddaş sonlu olduğu üçün müəyyən bir anda demon köhnə nəticələri yaddaşdan silməyə məcburdur. Bu isə son nəticədə bütün sistemin entropiyasının tamamilə artmasına gətirir.

### 2.12. Qradiyent anlayışı

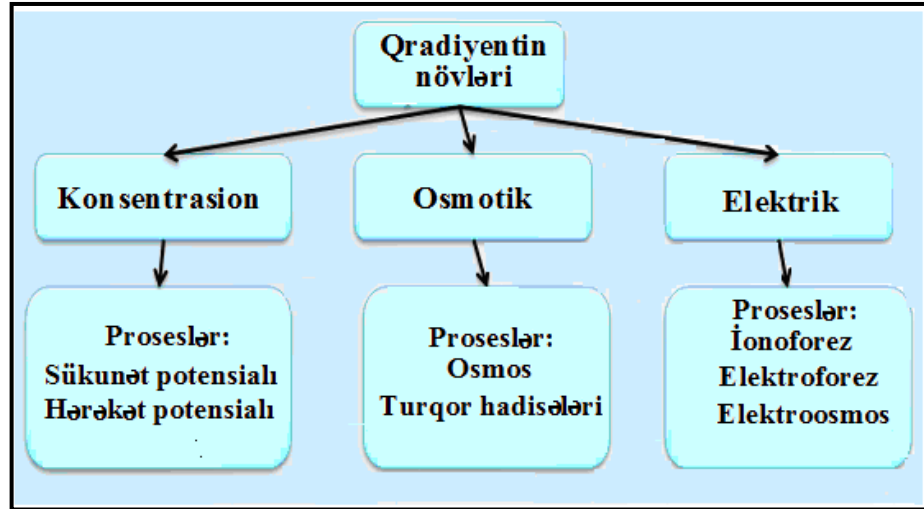
Sistemin hər hansı parametrinin qradiyenti (grad) iki nöqtədə bu parametrin  $\Delta\Phi$  kəmiyyət fərqi arasında  $\Delta x$  məsafəsinə olan nisbətini ifadə edir (2.12.1), (şək.2.12.1):

$$\text{grad} = \Delta\Phi / \Delta x \quad (2.12.1)$$



Şəkil 2.12.1. Qradiyent anlayışı

Bioloji sistemlər qradiyentlərin (osmotik, elektrik, qatılıq) böyük miqdarı ilə xarakterizə olunurlar (şək. 2.12.2).



Şəkil 2.12.2. Qradiyentlərin növləri

Əgər bioloji sistemdə qradiyent varsa, o işgörmə qabiliyyətinə malikdir. Beləliklə, qradiyent enerjinin özünəməxsus “anbarıdır” (depo). Sərbəst enerji ilə qradiyent arasında əlaqə (2.12.2) ifadəsində göstərilmişdir.

$$G = R T \ln \Phi_1/\Phi_2 \quad (2.12.2)$$

Burada G- sərbəst enerji, R – universal qaz sabiti,  $\Phi$  – termodinamik parametrlərin 1 və 2 nöqtələrindəki qiymətidir.

Sistemdə işin görülməsi sərbəst enerjinin reallaşması ilə əlaqədardır. Əgər iş görülsə, onda qradiyent bunun baş verdiyi enerji hesabına azalır, lakin paralel olaraq əks istiqamətin başqa qradiyenti yaranır. Geridönməyən proseslər zamanı ikinci qradiyentin qiyməti birincinin qiymətindən az olacaq.

### 2.13. Sellər və onların termodinamik tarazlıq yaxınlığında qarşılıqlı təsiri.

#### Onzagerin qarşılıqlı əlaqəlilik münasibəti

Larsom Onzagerin qarşılıqlı əlaqə münasibəti 1931-ci ildə onun tərəfindən əsas qoyulan, qeyri-tarazlıq proseslərin termodinamikasının əsas teoremlərindən biridir. Temperaturun, komponentlərin qatılıqlarının, kimyəvi potensialların qradiyentləri mövcud olan termodinamik sistemlərdə istilikkeçirmə, diffuziya, kimyəvi reaksiyanın getməsi ilə bağlı olan dönməyən proseslər yaranır. Bu proseslər istilik və diffuziya seli, kimyəvi reaksiyaların sürəti və s. ilə xarakterizə olunur. Onlar ümumi terminlə “sel” adlanırlar və ( $J_i$ ) kimi qeyd olunurlar, onları yaradan səbəblər isə (termodinamik parametrlərin tarazlıq qiymətlərdən

kənarlanması) - *termodinamik qüvvə* ( $X_k$ ) adlanırlar. Sellər  $J_i$  və qüvvələr  $X_k$  arasında əlaqə (2.13.1) xətti tənlikləri kimi yazılır:

$$J_i = \sum_k^n L_{ik} X_k \quad (2.13.1)$$

Burada,  $L_{ik}$  kinetik əmsalları  $J_i$  selinin yaranmasında müxtəlif termodinamik qüvvələrin  $X_k$  rolunu müəyyən edirlər. (2.13.1) münasibətini bəzən fenomenoloji tənliklər,  $L_{ik}$  əmsalını isə fenomenoloji əmsal adlandırırlar.  $L_{ik}$  – nın qiymətini təcrübi yolla hesablayır və ya tapırlar. Kəsişən proseslər zamanı sellərin qarşılıqlı təsiri halında Onzagerin qarşılıqlı əlaqə tənlikləri kinetiki əmsallar arasında əlaqəni təyin edirlər. Aşağıda 2 sel və qüvvə üçün Onzager tənlikləri göstərilib (2.13.2;2.13.3):

$$\begin{aligned} J_1 &= L_{11} X_1 + L_{12} X_2 \\ J_2 &= L_{22} X_2 + L_{21} X_1 \end{aligned} \quad (2.13.2)$$

$$L_{12} = L_{21} \quad (2.13.3)$$

Seldə kütlənin daşınması baş verəndə tənlik (2.15.4) şəklində olur:

$$dm/dt = - Ds dc/dx \quad (2.13.4)$$

Burada,  $D$  – diffuziya əmsalı,  $dc/dx$  – diffuziyanın qradiyenti,  $dm/dt$  – diffuziya sürəti və ya kütlə daşıyıcısı,  $s$  - diffuziyanın getdiyi səthin sahəsidir.

#### **2.14. Sellərin müştərəkliyinin bioloji mənası. Müştərəklik əmsalı**

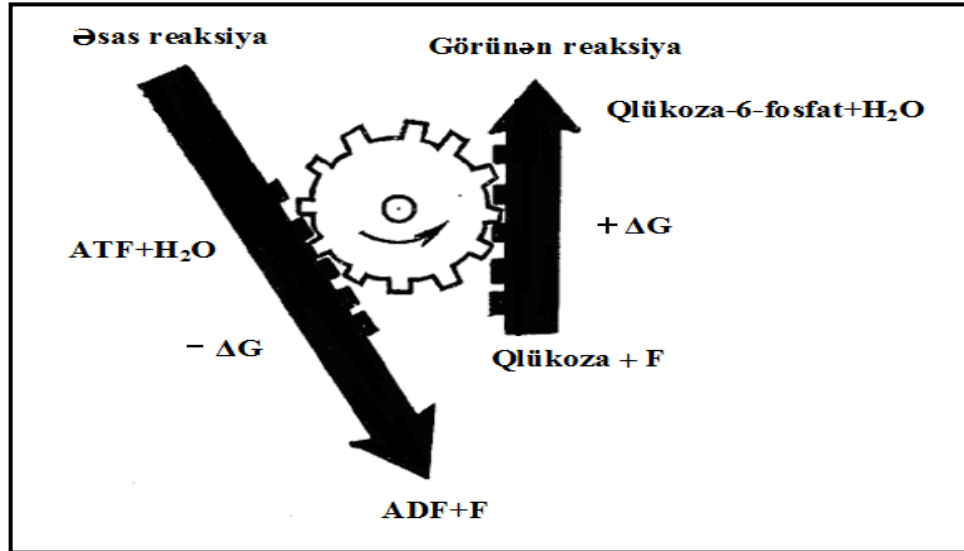
Canlı orqanizmlərdə enerji mübadiləsi elə təşkil olunub ki, onlar entropik termodinamik meyarı keçə bilirlər və onlarda tək-cə mümkün olan yox, həmçinin termodinamik nöqtəyi-nəzərdən mümkün olmayan reaksiyalar da baş verir. Bu entropiyası azalan, sərbəst enerjisi artan bütün reaksiyalardır – müxtəlif maddələrin biosintezi, fəal nəqliyyat sistemlərinin işi və s. Bu enerji müştərəkliyi adlanan mexanizm hesabına mümkün ola bilər. Bu müştərəkliyin mahiyyəti ondan ibarətdir ki, entropiya meyarı nöqtəyi-nəzərindən mümkün olan reaksiya termodinamik mümkün olmayan reaksiya ilə birləşir və ona enerji verir.

İki şərt energetik birləşmənin həyata keçməsi üçün vacibdir:

1) Termodinamik mümkün reaksiya ilə verilən sərbəst enerji, termodinamik mümkün olmayan reaksiyanın sərf etdiyi enerjiden artıq olmalıdır, başqa sözlə, enerjinin verilməsi zamanı mümkün itkilər nəzərə alınmaqla müəyyən enerji artığı olmalıdır.

2) Hər iki birləşmə reaksiyalarının ümumi komponentləri olmalıdır. Bioloji sistemlərdə belə komponentlər fosfat, protonun elektrokimyəvi qradienti və s. ola bilər.

Biosistemlərdə enerji müştərəkliyi - təbiətin ixtirasıdır. O, adətən hüceyrənin struktur elementlərinin iştirakı zamanı meydana çıxır. Belə müştərəkliyə ən yaxşı nümunə uyğun olaraq müştərək mitoxondrial və fotosintetik membranların iştirakı ilə baş verən oksidləşdirici və fotosintetik fosforlaşma prosesləridir. Bioloji sistemlərdə bir çox proseslər müştərəkdirlər: həll olan maddələrin və suyun daşınması, çoxlu biokimyəvi proseslər. Müştərək biokimyəvi reaksiyalara nümunə qlükolizin birinci mərhələsində qlükozanın fosforlaşması ola bilər (şək. 2.14.1).



Şəkil 2.14.1. Kimyəvi reaksiyaların müştərəkliyi sxemi.

Canlı hüceyrədə sərbəst enerjinin artması ilə ( $\Delta G > 0$ ) müşahidə olunan çoxlu reaksiyalar baş verir. Məsələn, qlükoliz zamanı qlükozanın aşağıdakı sxem üzrə fosforlaşması:



Bu proses öz-özünə gedə bilməz, o sərbəst enerji dəyişməsi mənfi olan başqa kimyəvi reaksiya ilə müştərəklik hesabına gedir, məsələn, ATP-in hidrolizi reaksiyası ilə:



Birinci və sonuncu reaksiyaları birləşdirərək yazı bilərik:



Reaksiyalar birgə baş verdikdə onların sərbəst enerji dəyişmələrini toplayaraq ATP-in iştirakı ilə qlükozanın fosforlaşması üçün alırıq:

$$\Delta G = -30,5 \text{ kCoul/mol} + 13,4 \text{ kCoul/mol} = -17,1 \text{ kCoul/mol}$$

Bu misal hüceyrədə enerji çevrilməsinin əsas üsulunu təsvir edir: kimyəvi iş sərbəst enerjinin “əlverişsiz” dəyişməsi ilə gedən reaksiyaya sərbəst enerjinin mənfi dəyişməsi ilə gedən reaksiyaya qoşulması yolu ilə baş verir. Proseslərin belə “müştərəkliyi” həyata keçirmək üçün hüceyrə təkamül zamanı xüsusi molekulyar “enerjiçevirən” qurğular yaratmalı olmuşdur. Bunlar, bir qayda olaraq, membranlarla bağlı olan ferment kompleksləridir.

Sellərin müştərəklik dərəcəsi müxtəlifdir. Müştərəklik dərəcəsinin xarakterizə olunması üçün müştərəklik əmsalı daxil edilir (2.14.1).

$$Q = L_{12} / \sqrt{L_{11}L_{22}} \quad (2.14.1)$$

Müştərəklik əmsalı 0 və 1 arasında dəyişir. Əgər sellər birləşmirsə  $Q \rightarrow 0$ , sellərin maksimal birləşməsi halında,  $L_{12} = L_{11} = L_{22}$  olduqda,  $Q \rightarrow 1$ .

## 2.15. Dissipativ funksiya

*Dissipativ funksiya* (səpələnmə funksiyası) – nizamlı hərəkət enerjisinin nizamsız hərəkət enerjisinə, son nəticədə - istiliyə keçməsinin hesablanması üçün daxil edilən funksiya. Beləliklə, dissipativ funksiya entropiyanın məhsulunun sürətini əks etdirir. Dissipativ funksiyanın mütləq temperatura nisbəti sistemdə entropiyanın artma sürətini müəyyən edir (2.15.1).

$$\beta(\sigma) = T d_i S / dt = \sum I_i X_i \quad (2.15.1)$$

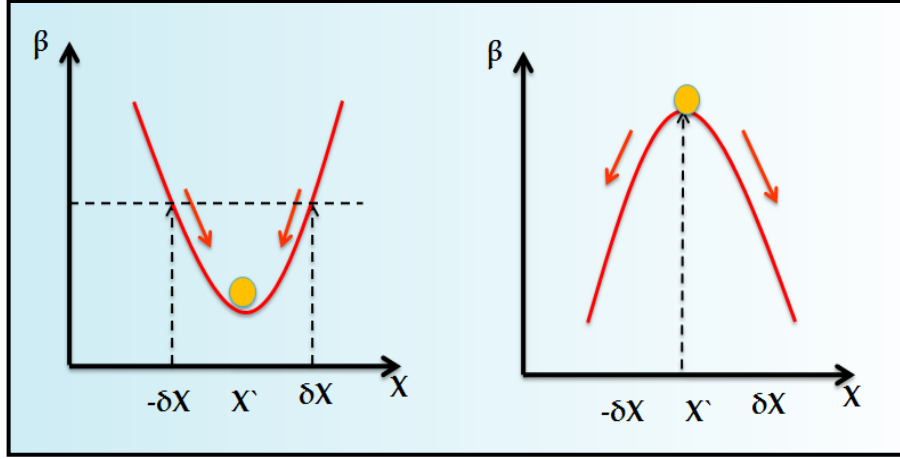
Burada,  $T$  – mütləq temperatur,  $d_i S / dt$  – sistemin daxilində entropiyanın yaranma sürəti,  $X_i$  – qradientlər,  $I_i$  – sellərin sürətləridir.

Kimyəvi proseslər üçün dissipasiya funksiyası (2.15.1) şəklində olacaq:

$$\beta(kim) = \sum A_k V_k \quad (2.15.2)$$

burada,  $A_k$  – kimyəvi dəyişikliyə səbəb olan qüvvə,  $V_k$  – bütün müştərək reaksiyalarının sürətidir.

Stasionar hal dayanıqlı və dayanıqsız ola bilər. Dissipativ funksiya stasionar halın dayanıqlıq meyarı kimi istifadə edilir (şəx 2.15.1).



Şəkil 2.15.1. Dayanıqlı stasionar halın meyarı kimi dissipativ funksiyanın illüstrasiyası.  
X – stasionar hala səbəb olan qüvvə.

Dissipativ funksiya dayanıqlı stasionar haldan istənilən kənarlanma zamanı artır, bu zaman stasionar hala səbəb olan qüvvə  $X'$  – in bir qiymətinə yaxınlaşacaq, **dissipasiya funksiyası ( $\beta$ ) isə özünün minimumuna (Priqojin teoreminin ikinci ifadəsi) yaxınlaşacaq.** Dayanıqsız stasionar halda sistem ondan çıxmağa can atacaq və bir daha başlanğıc hala qayıtmayacaq. Bu zaman yeni stasionar hallar yarana bilər.

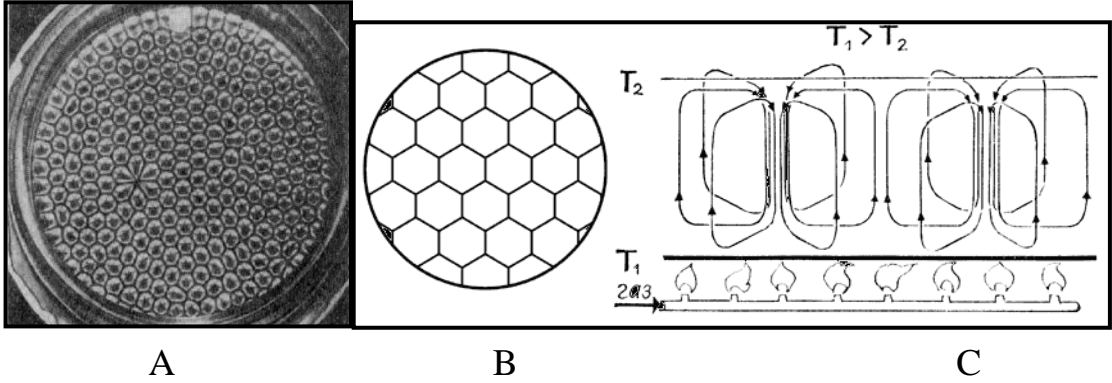
## 2.16. Dissipativ quruluşlar

Priqojinin əsas nailiyyətlərindən biri ondan ibarətdir ki, o, müəyyən şəraitlərdə ətraf mühətdən maddə və enerji udaraq mürəkkəbləşməyə keyfiyyətli sıçrayış edə bilən (dissipativ quruluşlar) tarazlıqda olmayan termodinamik sistemlərin mövcudluğunu göstərib. Statistikanın klassik qanunlarına görə belə sıçrayış qabaqcadan deyilə bilməz.

Beləliklə, dissipativ quruluş xaricdən daxil olan enerjinin dissipasiyası şəraitində (paylanma) tarazlıqda olmayan mühətdə yaranan dayanıqlı haldır. Dissipativ sistem mürəkkəb, əsasən xaotik quruluşun kortəbii yaranması ilə xarakterizə olunur. Dissipativ quruluşlara sadə misal Bernar oyuqları (özəkləri), lazerlər, Belousov- Jabotinskiy reaksiyası və bioloji proseslərdir.

**Bernar özəkləri:** 1900-cü ildə fransız tədqiqatçısı Bernarın görünüşünə görə arı pətəklərini xatırladan quruluşlu şəkil ilə məqaləsi dərc olundu (şək.2.16.1A). Yastı, enli qaba tökülmüş civə qatının aşağıdan qızması zamanı bütöv qat gözlənilmədən eyni, şaquli, altıüzlü prizmalara parçalanırdı. Sonralar bunlar Bernar oyuqları (özəkləri) adlandırılmışlar (şək.2.16.1B). Hər oyğun mərkəzi

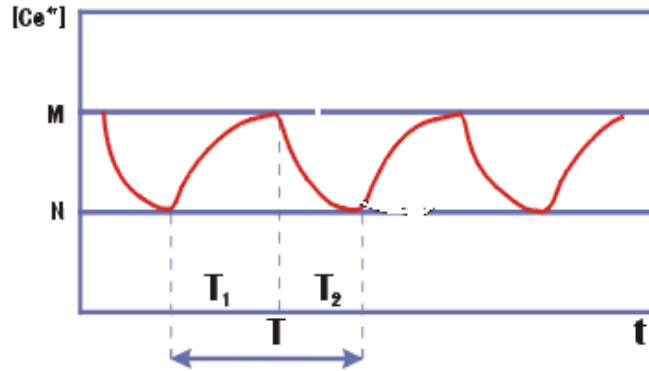
hissəsində maye qalxır, şaquli üzlərin yaxınlığında isə enir. Başqa sözlə, qabda qızmış mayeni ( $T_1$  temperaturu ilə) yuxarıya qaldıran, soyuq mayeni isə ( $T_2$  temperaturu ilə) aşağı endirən istiqamətlənmiş sellər əmələ gəlir (şək.2.16.1C).



Şəkil 2.16.1. Bernarın konvektiv oyuqları – dissipativ quruluşa misal.

### 2.17. Belousov- Jabotinskiy reaksiyası

Belousov – Jabotinskiy reaksiyası – titrəyən rejimlə gedən kimyəvi reaksiyalar sinfidir. Bu halda reaksiyanın bəzi parametrləri (rəng, komponentlərin qatılığı, temperatur və s.) reaksiya mühitinin mürəkkəb məkan-zaman quruluşunu əmələ gətirərək periodik dəyişirlər (şək.2.17.1).



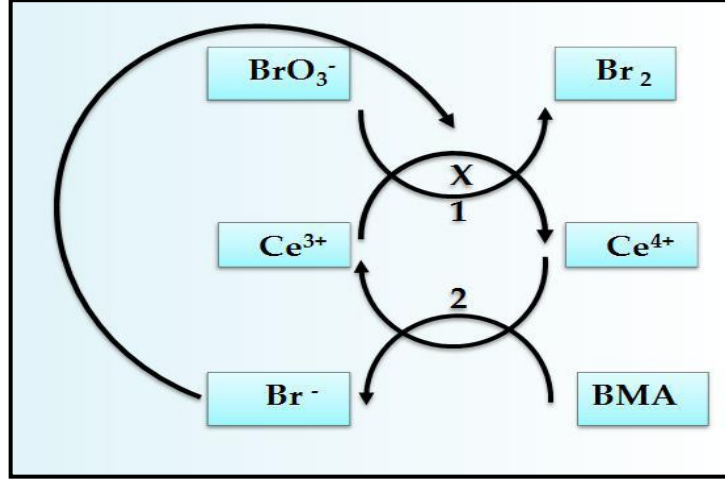
Şəkil 2.17.1. Belousov- Jabotinskiy reaksiyası zamanı məhlulun rənginin vibrasiyası.

1958-ci ildə rus kimyaçısı Belousov limon turşusunun kalium bromat ilə oksidləşməsini ( $Ce^{4+}$  -  $Ce^{3+}$  ion cütləri ilə katalizə olunan) təsvir etmişdir. Sonralar bu reaksiyanın öyrənilməsi ilə Jabotinskiy məşğul olmuşdur.

Müasir dövrdə bu ad altında mexanizmlərinə görə yaxın olan, lakin istifadə edilən katalizatorlarına ( $Ce^{3+}$ ,  $Mn^{2+}$  və  $Fe^{2+}$ ,  $Ru^{2+}$  kompleksləri), üzvi reduksiyaedicilərinə (malon turşusu, brommalonik turşusu, limon turşusu, almaturşusu və s.) və oksidləşdiricilərinə (bromat, yodat və s.) görə fərqlənən



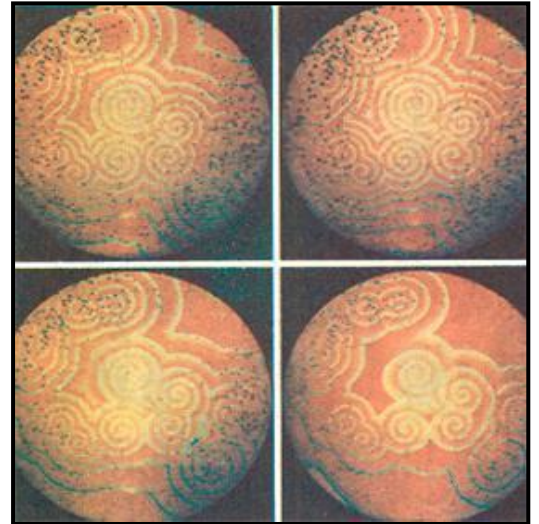
oxşar kimyəvi sistemlərin bütöv bir sinfi birləşir. Müəyyən şəraitdə bu sistemlər müntəzəm dövridən nizamsız (xaotik) rəqsə qədər çox mürəkkəb davranış formaları nümayiş etdirə bilir və qeyri-xətti sistemlərin universal qanunauyğunluqlarının mühüm tədqiqat obyektləridir.



Şəkil 2.17.2. Belousov-Jabotinskiy reaksiyasının gedişinin sadələşmiş sxemi.

Bir qayda olaraq, reaksiya  $25^{\circ}\text{C}$  temperaturda sulfat turşusu məhlulunda (kalium bromat, malon və brommalon turşuları və serium sulfat qarışığında) aparılır. Reaksiya aparılan zaman müxtəlif serium ionlarının qatılıqlarının vibrasiyası səbəbindən məhlulun rənginin dəyişməsi (vibrasiyası) müşahidə olunur (şək.2.17.2).

Reaksiya Petri qabında aparılan zaman kimyəvi rəqslərin (vibrasiya) yayılması xüsusilə aydın olur. Petri qabında qəribə fiqurlar əmələ gəlir- 1 mm/dəq. sürəti ilə yayılan konsentrik çevrələr, spirallar, “burulğanlar” (şək.2.17.3).



Şəkil 2.17.3. Belousov-Jabotinskiy reaksiyası zamanı Petri qabında nazik təbəqə ilə yaranan bəzi konfigurasiyalar.



### 2.18. Entropiya və bioloji informasiya

Əvvəlki paraqraflarda qeyd olunduğu kimi qapalı sistemdə entropiya azala bilməz. Entropiyanın maksimuma çatması tarazlıq halının başlanmasını xarakterizə edir. Burada artıq sonrakı enerji çevrilmələri mümkün deyil – ayrılan bütün enerji istiliyə çevrilir və istilik tarazlığı halı yaranır.

Bolsman düsturuna görə, entropiya verilmiş makroskopik sistemdə mümkün olan mikrohallerin sayının natural loqarifmi kimi təyin olunur.

$$S = k \ln W \quad (2.18.1)$$

burada  $k = 1,38 \cdot 10^{-23} \text{ C/K}$  və ya  $3,31 \cdot 10^{-24}$  entropiya vahidi,  $W$  – mikrohallerin sayı.

Məhz bu mənada entropiya sistemin nizamsızlıq və xaoslaşma ölçüsüdür. Real sistemlərdə dayanıqlı və dayanıqsız sərbəstlik dərəcələri var. Entropiya anlayışı məhz dayanıqsız dərəcələrlə bağlıdır, mümkün mikrohallerin sayı isə vahiddən çox böyükdür. Biologiyada “entropiya” anlayışını və uyğun olaraq termodinamik təsvirləri konkret metabolik təsvirlərə tətbiq etdikdə istifadə etmək olar. İnformasiya nəzəriyyəsində entropiya və informasiya əlaqəsi statistik sərbəstlik dərəcələri üçün qoyulub. Tutaq ki, biz bütün mümkün olan üsullardan konkret hansı üsulla sistemin verilən makrohalının yaranması haqqında informasiya almışıq. Aydındır ki, bu zaman sistemin başlanğıc qeyri – müəyyənliyi və ya entropiyası nə qədər çox olarsa, bizim aldığımız informasiyanın miqdarı da bir o qədər çox olar.

İnformasiya nəzəriyyəsinə görə bu halda sistemin yeganə real vəziyyəti haqqında informasiyanın miqdarı belə təyin olunacaq

$$\dot{I} = \log_2 W \quad (2.18.2)$$

Vahid informasiya miqdarı kimi başlanğıc mümkün halların sayı  $W = 2$  olduqda doğru məlumatlardan ibarət olan informasiya qəbul olunur.

$$\dot{I} = \log_2 W = 1 \text{ bit} \quad (2.18.3)$$

Məsələn, pul sikkəsini havaya atdıqda onun hansı üzünü üstə düşməsi haqqında məlumat 1 bit informasiya miqdarından ibarətdir. Eyni qayda ilə şahmat taxtasının 64 xanasından hansının dolu olduğu barədə informasiyanı  $\dot{I} = \log_2 64 = 6$  bit kimi hesablamaq olar. (2.18.1) və (2.18.2) düsturlarını tutuşdurmaqla entropiya (entropiya vahidi ilə) və informasiya (bitlə) arasında əlaqə tapmaq olar.

$$S(\text{e.v.}) = 2,3 \cdot 10^{-24} \dot{I} \text{ bit} \quad (2.18.4)$$

İndi isə  $10^{13}$  hüceyrədən ibarət olan insan orqanizmində formal olaraq informasiyanın miqdarını qiymətləndirməyə çalışaq. (2.18.1)-in köməyi ilə alarıq:

$$\dot{I} = \log_2 (10^{13} !) \sim 10^{13} \log_2 10^{13} \sim 4 \cdot 10^{14} \text{ bit.} \quad (2.18.5)$$

Bu sayda informasiya orqanizmdə hüceyrələrin yeganə düzgün yerləşməsini yaratmaq üçün vacib olardı. Buna sistemin entropiyasının nəzərə çarpmayan azalması ekvivalentdir.

$$\Delta S = 2,3 \cdot 10^{-24} \cdot 4 \cdot 10^{14} \sim 10^{-9} \text{ e.v.} \sim 4 \cdot 10^{-9} \text{ C/K} \quad (2.18.6)$$

Əgər hesab etsək ki, orqanizmdə həmçinin amin turşusu qalıqlarının zülallarda və nuklein qalıqlarının DNT-də yerləşməsinin unikal xarakteri meydana gəlir, onda insan bədənində olan informasiyanın ümumi miqdarı aşağıdakı kimi olacaq.

$$\dot{I} = 1,3 \cdot 10^{26} \text{ bit.} \quad (2.18.7)$$

Bu isə entropiyanın bir qədər  $\Delta S \approx 300 \text{ e.v.} = 1200 \text{ C/K}$  azalmasına ekvivalentdir. Metabolizm prosesində entropiyanın bu azalması 900 qlükoza molekulu oksidləşdikdə entropiyanın artması ilə asanlıqla kompensasiya olunur. Beləliklə, (2.18.1) və (2.18.2) düsturlarının formal olaraq tutuşdurulması, başqa sözlə desək müqayisəsi göstərir ki, bioloji sistemlər başqa cansız sistemlərlə müqayisədə hər hansı yüksək informasiya həcminə malik deyillər. Bu nəticənin ilk baxışda biologiyada informasiya proseslərinin roluna və mənasına zidd olduğu hesab olunur. Lakin (2.18.4) - də  $\dot{I}$  və  $S$  arasında əlaqə yalnız verilən anda bütün  $W$  sayda mikrohاللardan hansının reallaşması haqqında informasiyaya görə doğrudur. Əslində bu informasiya yadda qala və saxlana bilməz, belə ki, belə mikrohاللardan istəniləni istilik fluktuasiyasına görə başqasına keçəcək. Bioloji informasiyanın qiyməti isə onun miqdarı ilə deyil, ilk növbədə yadda qalma, saxlanma, işlənmə və orqanizmin həyat fəaliyyətində istifadə olunmaq üçün sonrakı ötürülmə imkanı ilə müəyyən olunur.

İnformasiyanın qəbul olunması və yadda saxlanmasının əsas şərti – reseptor sisteminin alınan informasiya nəticəsində dayanıqlı hallardan birinə keçməsi imkanındır. Buna görə də, yaranmış sistemlərdə informasiya prosesləri yalnız müəyyən sərbəstlik dərəcələri ilə bağlıdırlar.

İnformasiyanın yadda saxlanma prosesinin özü reseptor sistemində müəyyən enerji itkisi ilə müşayiət olunmalıdır ki, o kifayət qədər vaxt saxlana bilsin və istilik fluktuasiyası nəticəsində itməsin. Məhz burada sistemin yadda saxlaya

bilmədiyi mikroinformasiyanın, sistemin yadda saxladığı, qoruduğu və sonra digər akseptor sistemlərə ötürə bildiyi makroinformasiyaya çevrilməsi baş verir.

“Mən oyun zərini 5 dəfə atdım və hər dəfə 2 xal düşdü”. “32 kartdan ibarət olan dəstdən mən birini götürdüm və bu təsadüfən pik dama oldu”. “Dünən Moskvada yağış yağdı”. Bu üç məlumatdan hansında çox informasiya var?

Məlumatda olan informasiyanın mütləq miqdarının qiymətləndirilməsi problemi 1949-cu ildə həll olunub. İnformasiyanın miqdarı

$$\dot{I} = \log_2 (P_1/P) \quad (2.18.8)$$

Burada  $P$  – hər hansı hadisənin aprior ehtimalıdır (məlumat alana qədər ehtimallıq) və  $P_1$  – onun məlumatı aldıqdan sonra ehtimalıdır. Sadəlik üçün hesab edəcəyik ki, bütün məlumatlar doğru və birmənalıdırlar, yəni  $P_1 = 1$ . Onda

$$\dot{I} = -\log_2 P$$

$\dot{I}$  vahidi kimi aprior ehtimalı  $\frac{1}{2}$  olan hadisə haqqında doğru məlumatlarda informasiyanın miqdarı qəbul olunur.

1-ci misalda  $P = \left(\frac{1}{6}\right)^5 = \frac{1}{7776}$ ,  $\dot{I} = \log_2 7776 = 12,9$  bit .

2-ci misalda  $\dot{I} = -\log_2\left(\frac{1}{32}\right) = 5$  bit.

3-cü məlumatdakı informasiyanın miqdarını bilmək üçün Moskvada yağışlı havanın aprior ehtimalını bilmək vacibdir. Çoxillik statistikaya görə Moskvada orta hesabla ildə 170 yağışlı gün olub. Beləliklə,  $\dot{I} = -\log_2 170/365 \approx 1,1$  bit.

### 2.19. Bioloji nizamlılıq

Hüceyrədə baş verən bir çox kimyəvi proseslər entropiyanın mühüm dəyişiklikləri ilə müşayiət olunur. Bu dəyişikliklər adi kimyəvi reaksiyaların gedişində baş verən uyğun dəyişikliklərdən heç nə ilə fərqlənmir. Bu paragrafda “bioloji” nizamlılıq hesabına entropiya dəyişiklikləri hesablanacaq. Bioloji nizamlılıq dedikdə biz aşağıdakıları başa düşürük:

- 1) Hüceyrələrdən çoxhüceyrəli orqanizmin yaranması nizamlılığı;
- 2) Hüceyrələrin biopolimerlərdən yaranması nizamlılığı;
- 3) Zülalların və nuklein turşularının uyğun monomerlərdən yaranması nizamlılığı.

Bu hesablamalar son dərəcə təqribidirlər, lakin onlar bizi maraqlandıran əsas suala cavab verə bilərlər: bioloji nizamlılığın termodinamik kriteriya dərəcələri mövcuddurmu?

1) Hüceyrələrdən çoxhüceyrəli orqanizmin yaranması nizamlılığı.

İnsan bədənində  $10^{13}$  hüceyrə var. Tutaq ki, onlar arasında eyni hüceyrəli bir cüt də yoxdur və heç bir cütün yerini dəyişmək olmaz. Bu o deməkdir ki, hüceyrələrin nisbi yerləşməsi çox yaxşıdır. Belə yeganə quruluşu qurmaq üçün lazım olan informasiyanın miqdarı

$$\dot{I} = \log_2 (10^{13}!) \sim 10^{13} \log_2 10^{13} \sim 4 \cdot 10^{14} \text{ bit.} \quad (2.19.1)$$

Beləliklə, bu halda entropiyanın azalması

$$\Delta S = 2 \cdot 10^{-24} \cdot 4 \cdot 10^{14} \approx 10^{-9} \text{ e.v.} \quad (2.19.2)$$

2) Hüceyrələrin biopolimerlərdən yaranması nizamlılığı.

Hüceyrədə biopolimer molekulların (zülalların, nuklein turşularının, fosfolipidlərin və s.) miqdarı orta hesabla  $10^8$ -dir. Yenidən mühakimə edirik ki, bütün molekullar müxtəlifdirlər, onların nisbi yerləşdirilməsi isə yeganədir. Onda hazır polimerlərdən bir hüceyrənin yaranması üçün lazım olan informasiyanın miqdarı

$$\dot{I} = \log_2 (10^8!) \sim 10^8 \log_2 10^8 \approx 2,6 \cdot 10^9 \text{ bit,} \quad (2.19.3)$$

insan orqanizmində bütün hüceyrələr üçün isə

$$\dot{I} = 2,6 \cdot 10^{22} \text{ bit.} \quad (2.19.4)$$

Bu da entropiyanın  $\Delta S = 6 \cdot 10^{-2}$  e.v. azalmasına uyğundur.

3) Zülalların və DNT – nin monomerlərdən yaranması nizamlılığı.

Yaşlı insan orqanizmində 7 kq – a yaxın zülal və 150 q – a yaxın DNT var. Bu da  $3 \cdot 10^{25}$  amin turşusu və  $3 \cdot 10^{23}$  nukleotid qalıqlarına uyğundur. Bütün mümkün hallardan yeganə ardıcılığı yaratmaq üçün zülala təxminən  $1,3 \cdot 10^{26}$  bit informasiya lazımdır. DNT halında isə təxminən  $6 \cdot 10^{23}$  bit informasiya lazımdır. Entropiya ilə hesabladıqda isə zülallar və DNT üçün təxminən uyğun olaraq 300 və 1,4 e.v. informasiya tələb olunur.

Beləliklə, insan bədəninin bioloji təşkilinin nizamlılığı 301,5 e.v. – ni aşmır. İnsan bədəninin mürəkkəb bioloji təşkilinin yaranmasında entropiyanın belə azalması asanlıqla adi fiziki və kimyəvi proseslərlə kompensasiya olunur. Məsələn, entropiyanın 300 e.v. artması  $170 \text{ sm}^3$  suyun buxarlanması və ya 900 q qlükozanın oksidləşməsi ilə təmin olunur.

## FƏSİL 3. MOLEKULYAR BİOFİZİKA

Canlı aləmin struktur vahidi əsasən zülal və nuklein turşularının makromolekullarından ibarətdir. Bu makromolekulların polimer təbiətli olması molekulun kimyəvi rabitə ətrafında fırlanması və ya müəyyən bucaq qədər dönməsi imkanını yaradır. Bu isə molekulun sərbəstlik dərəcələrinin sayını artırır və makromolekula maddi nöqtə kimi deyil, makroskopik sistem kimi baxmaq zərurəti doğurur. Bu halda molekulun ölçüsü, forması, mümkün olan fəza quruluşlarının statistik xarakteri və s. nəzərə alınmalıdır. Bununla yanaşı makromolekulun konformasiya hallarının sayını məhdudlaşdıran faktlar mövcuddur. Bu məhdudiyyətlər makromolekulun atomları arasında mümkün olan qarşılıqlı təsirlərlə əlaqədardır və qarşılıqlı təsir makromolekulun molekul daxili dinamikası ilə təyin olunur.

Makromolekullar elektron daşınması, elektronların həyacanlanma enerjisinin miqrasiyası, enerji transformasiyası kimi mürəkkəb prosesləri həyata keçirirlər. Makromolekulların funksional fəallığında həmçinin elektron-konformasiya qarşılıqlı təsir (elektron buludları arasında təsir) xüsusi mövqeyə malikdir. Bu şərh olunmuş müddəaların molekulyar təbiətinin aydınlaşdırılması məhz molekulyar biofizikanın predmetini təşkil edir. Qarşıya qoyulmuş əsas problem isə bioloji makromolekulun ayrı-ayrı atom qruplarının qarşılıqlı təsirinin təbiətinin aydınlaşdırılmasından ibarətdir. Problemin həlli üçün fizikanın, kimyanın, riyaziyyatın, informatikanın tədqiqat metodları geniş imkanlar yaradır. Bu nöqteyi-nəzərdən makromolekullar arasında qarşılıqlı təsirin tiplərinin ilk növbədə araşdırılması məntiqlidir.

### 3.1. Makromolekullar arasında qarşılıqlı təsir

Molekulyar kinetik nəzəriyyəyə əsaslanaraq təsdiq etmək olar ki, makromolekullar arasında da eyni zamanda həm cəzətmə, həm də itələmə qüvvələri mövcud olmalıdır. Yaxın məsafələrdə itələmə, uzaq məsafələrdə isə cəzətmə qüvvələri üstünlük təşkil etdiyi üçün makromolekullar arasında məsafənin müəyyən qiymətində həmin qüvvələr kompensə olunurlar.

Makromolekullar arasında qarşılıqlı təsire müvafiq potensial enerji mövcud olmalıdır. Potensial enerji və mövcud qarşılıqlı təsir qüvvəsi arasında münasibət

$$F(r) = -\frac{dU(r)}{dr} \quad (3.1.1)$$

kimidir. Burada  $r$  - qarşılıqlı təsirdə olan makromolekullar arasındakı məsafədir.

Potensial enerjinin tam qiyməti  $U(r)$  qarşılıqlı cəzətmə  $U_c(r)$  və itələmə  $U_i(r)$  qüvvələrinə müvafiq enerjilərin cəmindən ibarətdir:

$$U(r) = U_i(r) - U_c(r) \quad (3.1.2)$$

Burada «-» işarəsi cəzətmə və itələmə qüvvələrinin əks istiqamətli olmasının nəticəsidir.

Qeyd edək ki, bu kəmiyyətlərin makromolekullar üçün ciddi nəzəri hesabı hələlik mümkün deyildir. Lakin atom-atom qarşılıqlı təsirinin Bukengem tərəfindən hesablanmış ifadəsi:

$$U(R) = -A/R^6 + Be^{-\mu R}, \quad (3.1.3)$$

Lennard-Cons tərəfindən hesablanmış ifadəsi:

$$U(R) = -A/R^6 + \frac{B}{R^{12}}$$

kimidir. Burada  $A$ ,  $B$ ,  $\mu$  - sabitlər,  $R$  - qarşılıqlı təsirdə olan atomlar arasında məsafədir. Hər iki bərabərliyin birinci həddi cəzətmə, ikinci həddi isə itələmə qüvvələrinə müvafiqdir.  $A$ ,  $B$  - sabitlərinin qiymətləri eksperimental material əsasında təyin edilir və ölçü vahidləri  $C \cdot m^6 / mol$  kimidir.

Makromolekullar arasında mövcud olan qarşılıqlı təsirin səbəbləri çox müxtəlif ola bilər. Tamamilə müxtəlif səbəblərdən meydana çıxan qarşılıqlı təsirlərin məcmusu Van-der-Vaals qarşılıqlı təsirləri adlanır. Aşağıdakı şərhdə bu qarşılıqlı təsirlərin təbiətinin fiziki şərh və riyazi təsviri veriləcəkdir.

### 3.2. Qaz molekulları arasında Van-der-Vaals qarşılıqlı təsiri

Van-der-Vaals qarşılıqlı təsir qüvvələri maddənin maye, bərk və kondensasiya olunmuş (məsələn, qazların kondensata çevrilməsi) hallarının formalaşmasında mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Van-der-Vaals qarşılıqlı təsirinin mövcudluğu ilk növbədə ideal qazın hal tənliyinə düzəlişlərin meydana çıxması, daha doğrusu ideal qazın hal tənliyinin real qazlar üçün əsaslandırılması ilə nəticələnmişdir. Bu düzəlişlərin nəticəsində alınmış

$$\left(p + \frac{a}{V^2}\right)(V - b) = \mu RT \quad (3.2.1)$$

tənliyi Van-der-Vaals tənliyi adlanır.

Burada  $p$ ,  $V$ ,  $T$ ,  $\mu$  -real qazın təzyiqi, həcmi, temperaturu və maddə miqdarı,  $R$  -universal qaz sabiti,  $\frac{a}{V^2}$  -paskallarla,  $b$  - $m^3$  ilə ölçülən düzəlişlərdir. Bu düzəlişlərin mahiyyəti ondan ibarətdir ki, qaz molekulları arasında mövcud olan cəzb etmə qüvvələri onun təzyiqini  $\frac{a}{V^2}$  qədər artırır, həcmi isə əksinə,  $b$  qədər azaldır.

$p$  təzyiqi və  $V$  həcmi qiyətlərindən asılı olaraq maddə qaz, maye hallarında ola bilər və həmçinin bu hallar arasında keçidlər mümkündür. Xüsusən, xüsusi buxarlanma istiliyi, bilavasitə molekullar arasındakı təsirlə müəyyən olunur.

Bioloji makromolekullara aqreqat hal nöqtəyi-nəzərdən zəif, qeyri-valent qarşılıqlı təsirlə müəyyən olunan kondensasiya olunmuş sistem kimi baxmaq olar. Makromolekulların müxtəlif konformasiya hallarının stabilləşməsində və onların funksional fəallığı zamanı bu konformasiya hallarının dəyişilməsində qeyri-valent, daha doğrusu, Van-der-Vaals qarşılıqlı təsirləri mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Van-der-Vaals qarşılıqlı təsirinə müvafiq potensial enerji qaz molekullarının otaq temperaturunda malik olduqları istilik hərəkətinə müvafiq enerjiden bir tərtib böyük, kovalent rabitə enerjisindən isə (170-630 kC/mol) bir tərtib kiçikdir. Van-der-Vaals qarşılıqlı təsir qüvvələri elektromaqnit təbiətlidir.

### 3.3. Oriyentasiya qarşılıqlı təsiri

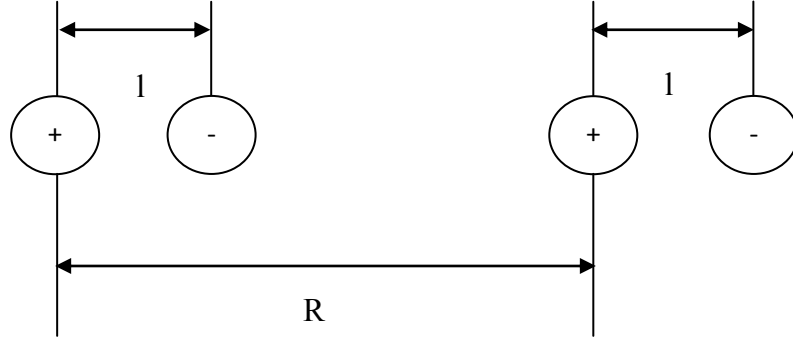
Makromolekullar arasında oriyentasiya qarşılıqlı təsiri onların dipol momentinə malik olduğu halda mümkündür. Başqa sözlə qarşılıqlı təsirin bu tipi polyar makromolekullar arasında meydana çıxır. Bu qarşılıqlı təsirin riyazi təsvirini vermək üçün əvvəlcə fərz edək ki, qarşılıqlı təsirdə olan molekullar eyni düz xətt üzərində yerləşmişlər (şəkil 3.1). Burada makromolekullar elektrik dipolları vasitəsi ilə təsvir olunmuşlar. Dipolların qarşılıqlı təsirinə potensial enerjisini qüvvə  $F$  və potensial enerji  $U$  arasındakı əlaqəsindən hesablamaq olar

$$F = -\frac{dU}{dr} \quad (3.3.1)$$

Qəbul etsək ki, dipolların mənfi və müsbət yüklərinin ədədi qiymətləri 1 elementar yük qədərdir, onda dipollar arasındakı qarşılıqlı təsirin potensial enerjisini aşağıdakı cəm kimi göstərmək olar:



$$U_{or}(R) = -\frac{e^2}{R-l_1} - \frac{e^2}{R+l_2} - \frac{e^2}{R+l_2-l_1} + \frac{e^2}{R} \quad (3.3.2)$$



**Şəkil 3.1.**  $P_1 = e l_1$  və  $P_2 = e l_2$  dipol momentlərinə malik molekulların qarşılıqlı təsirini aydınlaşdırən sxematik təsvir.  $l_1, l_2$ -dipolların uzunluqları,  $R$ -dipollar arasında məsafədir.

Bu bərabərliyin sağ tərəfini ümumi məxrəcə gətirib  $R \gg l_1, l_2$  şərti daxilində qarşılıqlı təsirin potensial enerjisi üçün

$$U_{or}(R) = -\frac{2e^2 l_1 l_2}{R^3} = -\frac{2P_1 P_2}{R^3} \quad (3.3.3)$$

alırıq. Bu alınmış ifadə  $P_1, P_2$  momentlərinə malik dipolların istilik hərəkətini nəzərə almır. Əslində dipollarla təsvir olunmuş molekullar daimi istilik hərəkətindədirlər. Ona görə də dipolların qarşılıqlı oriyentasiyası  $e^{-\frac{E}{kT}}$  -Bolsman faktoru ilə təyin olunur. Burada  $E$ -dipolların istilik hərəkətinə müvafiq enerjisi,  $k$ -Bolsman sabiti,  $T$ -mütləq temperaturdur. Həmin faktoru bütün istiqamətlərə görə cəmləyib orta qiymətini hesablasaq dipolların qarşılıqlı oriyentasiyalarından asılı potensial enerjiləri üçün

$$U_{or} = -\frac{2P_1^2 \cdot P_2^2}{3kTR^6} \quad (3.3.4)$$

alırıq. Alınmış düsturdan görüldüyü kimi, oriyentasiya qarşılıqlı təsirinə müvafiq enerji məsafəsinin 6-cı dərəcəsi ilə tərs mütənasibdir. Bu ifadədən həmçinin oriyentasiya qarşılıqlı təsirinə müvafiq enerjinin mütləq temperaturla tərs mütənasib olduğunu görmək olar. Bütün bunlarla yanaşı aydındır ki, oriyentasiya qarşılıqlı təsirinin potensial enerjisi qarşılıqlı təsirdə olan makromolekulların dipol momentləri ilə təyin olunur.



### 3.4. İnduksiya qarşılıqlı təsiri

Qarşılıqlı təsirin bu tipi də makromolekullar üçün xarakterikdir və bu qarşılıqlı təsir o makromolekullar arasında baş verir ki, makromolekullardan biri dipol momentinə malikdir, digəri isə neytraldır. Bu halda  $p_1$  dipol momenti makromolekulun elektrik sahəsinin təsiri ilə qarşılıqlı təsirdən əvvəl neytral olan makromolekul  $p_2 = \alpha E_1$  dipol momentinə malik olur. Burada  $E_1$  -polyarlaşan molekulun yerləşdiyi yerdə sabit  $p_1$  momenti dipolun yaratdığı sahənin intensivliyi,  $\alpha$  -polyarlaşan molekulun polarizasiya əmsəlidir. Sabit  $p_1$  dipol momentinə malik makromolekulun  $R$  məsafəsində yaratdığı sahənin  $E_1$  intensivliyi:

$$E_1 = \frac{2p_1}{R^3} \quad (3.4.1)$$

kimi təyin olunur və bu ifadədə nəzərdə tutulur ki,  $\vec{p}_1$  dipol momenti və  $\vec{R}$  vektorları paraleldirlər. Burada  $\vec{R}$  vektoru skalyar kəmiyyəti  $R$  məsafəsinə bərabər olan vektordur. Beləliklə qarşılıqlı təsirdən əvvəl neytral olan makromolekul qarşılıqlı təsir nəticəsində

$$p_2 = \frac{2\alpha p_1}{R^3} \quad (3.4.2)$$

dipol momentini qazanır və həmin andan dipol momentinə malik dipolların qarşılıqlı təsiri başlayır. Bu qarşılıqlı təsir bir makromolekulun digərinə təsiri nəticəsində meydana çıxdığı üçün induksiya qarşılıqlı təsiri adlanır. İnduksiya qarşılıqlı təsir enerjisi

$$U_{ind} = -\frac{1}{2} \alpha E_1^2 = -\frac{2\alpha p_1^2}{R^6} \quad (3.4.3)$$

kimi təyin olunur. Bu ifadədən görüldüyü kimi, induksiya qarşılıqlı təsiri enerjisi də məsafənin 6-cı dərəcəsi ilə tərs mütənasibdir.

Burada qeyd etmək vacibdir ki, bir makromolekulun neytral makromolekula polyarlaşdırıcı təsiri üçüncü molekul tərəfindən kompensə oluna bilər. Belə kompensasiyaya bərk və maye mühitlərdə daha çox rast gəlmək mümkündür. Belə ki, həmin mühitlərdə makromolekullar sistematik qarşılıqlı təsire məruz qala bilərlər.

### 3.5. Dispersiya qarşılıqlı təsirləri

Elektrik yükü və dipol momentinə malik olmayan makromolekullar arasında mümkün olan əsas qarşılıqlı təsir dispersiya və ya polyarizasiya qarşılıqlı təsiridir. Bu qarşılıqlı təsirin meydana çıxmasının əsas səbəbkarı öz molekuluna zəif bağlı olan elektronlardır.

Dispersiya qarşılıqlı təsiri kvant təbiətli hadisədir və makromolekulların ani dipol momentinin meydana çıxması ilə əlaqədardır. Kvant mexanikası nöqtəyindənərdən elektrona harmonik ossilyator kimi baxmaq olar. Bu rəqs sisteminin enerjisi

$$E_n = \left( \frac{n+1}{2} \right) \hbar \omega_0 \quad (3.5.1)$$

kimi təyin olunur. Burada  $n=0,1,2 \dots$  qiymətləri ala bilən kvant ədədi,  $\omega_0$  -harmonik ossilyatorun tezliyi,  $\hbar = h/2\pi$ , harada ki,  $h = 6,63 \cdot 10^{-34}$  C•san Plank sabitidir. (1) ifadəsindən göründüyü kimi ossilyatorun enerjisinin minimal qiyməti ( $n=0$  olduqda)

$$E_0 = \frac{\hbar \omega_0}{2}$$

olar. Harmonik ossilyatorun sıfırdan fərqli minimal enerjisinin olmasına səbəb Heyzenberqin qeyri-müəyyənlik prinsipidir:

$$\Delta x \cdot \Delta p \approx \hbar \quad (3.5.2)$$

harada ki,  $x$  -kvant zərrəciyinin koordinatı,  $p$  -impulsudur.

(2) ifadəsindən görünür ki, kvant zərrəciyinin koordinatının dəqiq təyini ( $\Delta x \rightarrow \infty$ ) onun sonsuz böyük impulsa ( $\Delta p \rightarrow \infty$ ) və ya impulsunun dəqiq təyini ( $\Delta p \rightarrow 0$ ) onun koordinatının sonsuz böyük olması ( $\Delta x \rightarrow \infty$ ) ilə əlaqədardır və qeyri-müəyyənlik məhz bundan ibarətdir. Başqa sözlə  $\Delta p \neq 0$  olmalıdır və bu ona gətirir ki, elektron həmişə yuxarıda qeyd olunmuş minimal enerjiyə malik olur. Bu minimal enerji elektronun tarazlıq vəziyyətindən qısa müddətli uzaqlaşması ilə əlaqədardır və bu uzaqlaşma makromolekulun «ani» dipol momentinin meydana çıxmasına gətirir. «Ani» dipol momentinə malik makromolekul qonşu makromolekulda «ani» dipol momenti oyadır. Bunun ardınca həmin dipol momentli makromolekulların qarşılıqlı təsiri baş verir. Bu qarşılıqlı təsir dipolların əlavə polyarlaşması ilə nəticələnir. Əlavə polyarlaşmanın nəticəsi ondan ibarət olur ki, əgər harmonik ossilyatorların hər biri  $\omega_0$  tezliyinə malikdirsə, qarşılıqlı təsirdən

sonra onlar  $\omega_0$ -dan fərqli  $\omega_+$ ,  $\omega_-$  tezlikləri ilə rəqs edirlər. Harmonik ossilyatorların hər biri diskret, kvantlanmış

$$E_{n_+} = \hbar\omega_+ \left( n_+ + \frac{1}{2} \right) \quad (3.5.3)$$

$$E_{n_-} = \hbar\omega_- \left( n_- + \frac{1}{2} \right)$$

qiymətlərinə malik enerjilərə malik olacaqlar. Burada  $n_+$  və  $n_-$  müvafiq kvant ədədləridir. Kvant mexanikası hesablarına əsasən

$$\omega_+ = \omega_0 \left( 1 - \frac{e^2}{R^3 f} - \frac{e^4}{2R^6 f^2} \right) \quad (3.5.6)$$

$$\omega_- = \omega_0 \left( 1 + \frac{e^2}{R^3 f} - \frac{e^4}{2R^6 f^2} \right)$$

harada ki,  $f = m\omega_0^2$ ,  $m$ -elektronun kütləsidir.

Qarşılıqlı təsirdə olan ossilyatorların tam enerjiləri

$$E = E_+ + E_- = \hbar\omega_0 \left( 1 - \frac{e^4}{2R^6 f^2} \right) = \hbar\omega_0 - \frac{\hbar\omega_0 e^4}{2R^6 f^2}$$

və ya

$$E = \hbar\omega_0 - \frac{\hbar\omega_0 e^4}{2R^6 f^2} \quad (3.5.7)$$

Bu ifadənin birinci həddi  $\hbar\omega_0$

$$\hbar\omega_0 = \frac{1}{2}\hbar\omega_0 + \frac{1}{2}\hbar\omega_0$$

qarşılıqlı təsir olmadıqda harmonik ossilyatorların enerjilərinin cəmini əks etdirir.

Təbii ki, ikinci hədd  $-\frac{e^4 \hbar\omega_0}{2f^2 R^6}$  harmonik ossilyatorların qarşılıqlı təsir enerjisindən ibarətdir.

İfadəsindən görüldüyü kimi, təsvir olunmuş qarşılıqlı təsirin enerjisi tezlikdən asılıdır. Bu səbəbdən həmin qarşılıqlı təsir dispersiya qarşılıqlı təsiri adlanır. Müvafiq enerji isə:

$$U_{\text{dis}}(R) = -\frac{e^4 \hbar\omega_0}{2f^2 R^6} \quad (3.5.8)$$

olar. Alınmış ifadədən görünür ki, dispersiya qarşılıqlı təsirinə müvafiq potensial enerji də məsafənin 6-cı dərəcəsi ilə tərs mütənasibdir.

Şərh olunmuş qarşılıqlı təsirlərin məcmusu Van-der-Vaals qarşılıqlı təsiri adlanır. Bu qarşılıqlı təsirlərin yekun potensial enerjisi  $1 \cdot 10^{-10} \frac{\text{kC}}{\text{mol}}$  tərtibə malikdir.

### 3.6. Məhlulda makromolekulların qarşılıqlı təsiri

Bioloji makromolekulların strukturunda adətən kifayət qədər ionlaşmış qruplar mövcud olur. Bu ionlaşmış qruplar bəzi makromolekulların yekun elektrik yükünə malik olmasına səbəb olur. Həmin makromolekulların yekun qarşılıqlı təsir enerjisi mühitdə ionların olub olmamasından ciddi surətdə asılı olacaq.

Elektrik yükünə malik makromolekulun  $x$  məsafəsində yaratdığı elektrik sahəsinin  $\varphi$  potensialı makromolekulun vakumda yarada biləcəyi sahənin potensialından fərqli olacaq. Buna səbəb mühitin ionlarının makromolekulun yaratdığı sahənin intensivliyi və potensialını dəyişdirməsidir. Bu halda  $\varphi$  potensialının məsafəyə görə paylanması Puasson tənliyi ilə təsvir olunur və birölçülü fəzada ( $\varphi$  yalnız bir koordinatdan asılıdır) həmin tənliyin ifadəsi

$$\frac{d^2\varphi}{dx^2} = -\frac{\rho}{\varepsilon} \quad (3.6.1)$$

kimidir. Burada  $\varepsilon$ -mühitin dielektrik sabiti,  $\rho$ -elektrik yükünün həcmi sıxlığıdır.

Axırıncı kəmiyyət mühitin  $i$  tipli ionun  $q_i$  yükü və onların molyar konsentrasiyası  $n_i$  ilə

$$\rho = \sum_i q_i n_i \quad (3.6.2)$$

kimi ifadə olunur.

Makromolekulların elektrolit mühitində yaratdığı sahənin  $\varphi$  potensialının paylanmasını təsvir etmək üçün (1) tənliyini həll etmək lazımdır. Bu tənliyin həlli zamanı makromolekulları əhatə edən ionların istilik hərəkəti nəzərə alınmalıdır. Başqa sözlə ionların istilik hərəkəti nəzərə alınmaqla makromolekulun elektrik sahəsinin potensialının paylanmasında yuxarıda adı çəkilmiş Bolsman faktoru ( $e^{-\frac{w}{kT}}$ ) nəzərə alınmalıdır. Həmin şərtlər daxilində (1) tənliyinin həlli üçün

$$\varphi = \varphi_0 e^{-\frac{x}{\delta}} \quad (3.6.3)$$

alır. Burada  $\varphi_0$  makromolekulun çox-çox yaxınlığında onun yaratdığı elektrik sahəsinin potensialıdır.  $\delta$  -potensialın  $e$  dəfə azaldığı məsafədir. Bu kəmiyyət məhlulun  $\mu = \frac{1}{2} \sum q_i^2 n_i$  ion qüvvəsi ilə

$$\delta = \sqrt{\frac{\epsilon k T}{2\mu}} \quad (3.6.4)$$

ifadəsi ilə bağlıdır.

Yuxarıda aparılmış şərtlərə əsasən görmək olar ki, zəif elektrolit mühitdə makromolekullar arasında məsafə kiçik olduqda Van-der-Vaals qarşılıqlı təsirləri daha çox nəzərə çarpan dərəcədə olacaq. Mühitin ion qüvvəsi çox olduqda isə (4) ifadəsinə əsasən  $\delta$  kəmiyyəti artacaq və makromolekullar arasında elektrostatik qarşılıqlı təsir daha önəmli olacaq.

### 3.7. Qeyri-müəyyənlik prinsipi

Qeyri-müəyyənlik prinsipi 1925- ci ildə Heyzenberq tərəfindən irəli sürülmüşdür. O zamana kimi qəti şəkildə hesab edilirdi ki, klassik fizikanın qanunlarını atomlarda elektronlara tətbiq etmək olmaz və beləliklə qeyri-müəyyənlik prinsipi belə problemlərin həllinə yeni yol açdı. Bu prinsip təsdiq edir ki, zərrəciyin impulsu və koordinatı haqqında dəqiq məlumat almaq mümkün deyil. Məsələn, əgər müəyyən anda hissəciyin koordinatı dəqiq məlumdursa, onun impulsu tamamilə qeyri-müəyyən olur. Əgər impuls dəqiq məlumdursa, onun koordinatı qeyri-müəyyən olur. Riyazi formada bu aşağıdakı bərabərliklə göstərilir:

$$\Delta z \Delta q \approx h / 2\pi$$

Burada  $z$  – zərrəciyin impulsu,  $q$  – onun koordinatı,  $h$  – Plank sabitidir

$\Delta z$ -də qeyri-müəyyənlik nə qədər çox olsa, onunla əlaqədar olan  $\Delta q$  qeyri-müəyyənlik o qədər kiçik olur. İstər  $p$ , istərsədə  $q$  kəmiyyətlərinin ölçülməsi, bunlardan birinin dəqiq təyin olunması avtomatik olaraq ikinci dəyişənin tam qeyri-müəyyən qalmasına səbəb olur. Məsələn, əgər zərrəciyin vizual müşahidə etsək şüalanma zərrəciyin üzərindən əks olunaraq gözə düşəcək. Lakin şüalanma zərrəciyin impulsu haqqında məlumat versə də onun koordinatı haqqında məlumat vermək mümkün deyil. Beləliklə şüalanma zamanı hissəciyin koordinatı haqqında məlumat vermək üçün gözə çatanda sonuncunun (hissəciyin) impulsu qeyri-müəyyən olur. Əlbəttə, nisbətən böyük ölçülü atom hissəcikləri üçün

şüalanmanın yaratdığı təsir o qədər kiçikdir ki, onu müəyyən etmək çox çətindir. Beləliklə də qeyri-müəyyənlik prinsipi burada özünü doğrultmur. Belə halda Nyuton mexanikası tətbiq olunur. Lakin elektronlar o qədər kiçikdir ki, şüalanma kifayət qədər güclü təsir göstərir və onların özlərini aparması qeyri-müəyyənlik prinsipinə əsasən təyin olunur. Kimyəvi məsələlərdə adətən elektronların enerjisi ölçülür və dəqiq təyin olunur. Buna görə də molekulda və atomda elektronun vəziyyəti tamamilə qeyri-müəyyən qalır.

### 3.8. Materiyanın və şüalanmanın dualizmi

Şəraitdən asılı olaraq materiya özünü həm hissəcik, həm də dalğa kimi göstərə bilər. 1924- cü ildə De Broyl müəyyən etdi ki, bu cür ikili xassəyə malikdir. Daha doğrusu materiyanın hissəcikləri bəzi şəraitdə özlərini dalğa kimi apara bilərlər.  $v$  - tezlikli şüalanmada fotonun enerjisi  $h\nu$  –bərabər götürülürdü. Əgər foton  $m$  kütləsinə malikdirsə və nisbilik nəzəriyyəsinə tabedirsə, onda onun enerjisi  $mc^2$  –yə bərabər olur. Burada  $c$  – işığın sürətidir.

$$mc^2 = h\nu \quad \text{və ya} \quad mc = h\nu / c$$

burada  $mc$  – fotonun impulsu  $c/v$  – şüalanmanın dalğa uzunluğu  $\lambda$

$$p = h/\lambda$$

Əgər bu uyğunluğu (hərçənd ki, onun gəldiyi nəticə şübhəli görünə bilər) materiyanın hissəciklərinə tətbiq etsək, sürəti  $V$  olan hissəciklərin «dalğa uzunluğu»

$$\lambda = h/mV \quad \text{olmalıdır.}$$

De Broylun fərziyyəsi 1927- ci ildə Devisson və Cermer tərəfindən təsdiq olundu. Onlar nikel kristalının üzərində elektron toplusunun difraksiyasını müşahidə etdilər. Səpələnmiş bucağını ölçərək və Breqqin tənəsübündən istifadə edərək onlar elektronların dalğa uzunluğunu təyin etdilər. Elektron toplusunun təcilini artırmaq üçün istifadə olunan potensialın qiymətindən onların sürətini və De Broyl nisbətində əsasən dalğa uzunluğunun qiymətini tapmaq olar. Həmin qiymət difraksiya təcrübələrindən tapılan qiymətlə demək olar ki, üst-üstə düşür. 1927- ci ildə Tomson nazik metal vərəqdən fotografik təbəqəyə yüksək sürətli elektron selini buraxdı. Bu zaman təbəqə üzərində bir ləkə əvəzinə müxtəlif intensivlikli həlgələrdən ibarət tipik difraksiya şəkilli alındı. Həmin hadisə rentgen şüalarının kristallarda difraksiyası zamanı alınan şəkilə oxşar idi. Bununla yanaşı

bu şəkil elektronların metala zərbəsi zamanı alına bilən rentgen şüaları tərəfindən yaranmamışdı. Bu difraksiya təsvirlərini sürüşdürən maqnit sahəsindən istifadə etməklə sübut olunmuşdu. Tomsonun təcrübəsində elektronların enerjisi sürətləndirici potensiala əsasən dəqiq təyin olunur. Amma qeyri-müəyyənlik prinsipinə uyğun olaraq onların vəziyyəti tamamilə qeyri-müəyyən qalır. Həqiqətdə bu belədir: fotografik təbəqə üzərində istənilən konkret elektron istənilən yerə düşə bilər (0 intensivlik oblastları müstəsna olmaqla).

### 3.9. Şredingerin dalğa tənliyi

Fotoelektrik effekti və atom spektrlərinə aid təcrübələr, qeyri-müəyyənlik prinsipi və elektronların dalğa təbiətinin aşkar olunması, elektronların vəziyyət dəyişikliklərini təsvir etmək üçün klassik mexanikanın tamamilə yararsız olduğunu göstərdi. O zaman bu hissəciklərin öyrənilməsi üçün tamamilə yeni yanaşma tələb olunurdu. Bu kvant və yaxud dalğa mexanikası idi. 1927-ci ildə Şredinger dalğa tənliyi adlanan postulat yarandı. Şredinger tənliyi 3N dəyişənlərinin xüsusi törəmələrində differensial tənlikdir. Bu dəyişənlər sistemi əmələgətirən hər bir N hissəciyin vəziyyətini müəyyənləşdirən 3 koordinatdır. Bu tənlik sistemin tam enerjisi, həmçinin onun potensial enerjisi elektron yüklərinin və vəziyyətinin koordinatlarının funksiyası kimi meydana çıxır. Dalğa özlüyündə dalğavari hərəkəti təsvir edən bərabərlik və funksiyanın riyazi forması kimidir.

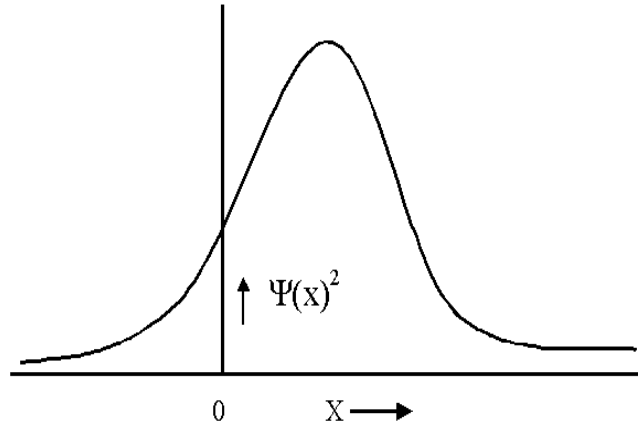
Tənliyin mümkün həlli sistem haqqında bütün məlumatı verir. Bu həll müəyyən yerdə ehtimalın paylanması funksiyası kimi şərh olunur. Şredinger dalğa tənliyi istənilən sistemə tətbiq oluna bilər. Lakin biz burada onun yalnız elektronlar üçün istifadəsinə baxacağıq. Öz hərəkətində yalnız bir düz xəttlə məhdudlaşan bir elektron üçün dalğa tənliyi yalnız bir X dəyişən olur. Bu dəyişən elektronun xətt boyunca sürüşməsini göstərir. Bu zaman tənlik aşağıdakı şəkildə olur.

$$\frac{8\pi^2m[E - V(x)]\varphi}{h^2} = 0 \quad (3.9.1)$$

burada  $m$ – kütlə,  $V(x)$ - elektronun vəziyyətindən asılı olan potensial enerjisi.



Bu tənliyi həll etmək, məsələn  $\Psi(x)$  funksiyası elektronun vəziyyəti və sürəti arasındakı asılılığı izah etmir. Nyuton mexanikasında isə adətən bu tələb olunur. Bunun əvəzinə  $\Psi(x)$  yalnız elektronun az kəsik xəttə yerləşmə ehtimalını təsvir edir. Həqiqətən, elektronun  $x=a$  və  $x=(a+dx)$  nöqtələri arasında olmaq ehtimalı  $[\Psi(a)]^2 dx$ , daha doğrusu  $x=a$  nöqtəsində dalğa funksiyasının kvadratının  $dx$  hasilinə bərabərdir ( $dx$  çox kiçikdir).



Şəkil.3.9.1. Xətt üzrə ehtimal funksiyasının gedişi

Şəkil 3.9.1-də tapılmış tipik ehtimal əyrisi verilmişdir ( $[\Psi(x)]^2$ -nin  $x$ -dan asılılıq qrafiki göstərilmişdir). Atomda elektronun vəziyyətini təsvir etmək üçün 3 dəyişən lazımdır. Onda hidrogen atomu üçün dalğa tənliyi aşağıdakı şəkildə olacaq. (Əgər nüvəni fiksə olunmuş nöqtə kimi təsəvvür etsək)

$$\frac{d^2\Psi}{dx^2} + \frac{d^2\Psi}{dy^2} + \frac{d^2\Psi}{dz^2} + \frac{8\pi^2m}{h^2} [E - V(x, y, z)]\Psi = 0$$

Bu cür hallarda bir xətt boyunca hərəkət edən tək elektron üçün baxılan interpretasiya üsulları mümkündür. Bir elektrondan çox hissəcikləri olan sistem üçün dalğa tənliyini dəqiq həll etmək mümkün deyil, lakin bunu həll üçün müxtəlif yaxın metodlar da mövcuddur.

### 3.10. Kvant ədədləri və enerji səviyyələri

Atom spektrinin öyrənilməsi XX əsrin birinci rübündə belə bir nəticəyə gətirdi ki, elektronların atomdakı davranışı 4 kvant ədədi ilə təsvir etmək olar. Hidrogen atomu üçün dalğa tənliyinin həlli bu kvant ədədlərinin üçünə gətirib çıxardı ki, bunlar da köhnə kvant nəzəriyyəsinin empirik kvant ədədinə uyğun gələn ədədlərdir. Nəzəriyyənin inkişafı dördüncü kvant ədədinin (spin kvant ədədi)

daxil edilməsinin vacibliyini göstərdi. Dördüncü kvant ədədi yalnız elektronun enerjisini deyil həm də onun orbitinin ölçüsünü təsvir edən dalğa funksiyasının xarakterini müəyyən edir. Hərçənd ki, mürəkkəb atomlar üçün dalğa tənliyinin dəqiq həlli qeyri mümkündür. Hidrogen atomu üçün alınmış nəticələr bəzi dəyişikliklərlə belə sistemlərə tətbiq oluna bilər. İstənilən atomda elektronlar üçün aşağıdakı nəticələri çıxarmaq olar:

Dörd kvant ədədi mövcuddur və bunlar aşağıdakılardır:

Baş kvant ədədi  $n = 1, 2, 3, 4, \dots$ ,

Əlavə kvant ədədi  $l = 0, 1, 2, 3, \dots, n-1$ ,

Maqnit kvant ədədi  $m = -l, -(l-1), \dots, -1, 0, +1, (l-1), l$ ,

Spin kvant ədədi  $s = 1/2, -1/2$ .

Buradan görünür ki,  $n$  istənilən tam ədəd ola bilər,  $l$  ya 0-a bərabər ya da  $n-1$ -ə qədər ( $n-1$  daxil olmaqla) tam qiymətlər ala bilər.  $m$  mənfi  $l$ -dən müsbət  $l$ -ə qədər qiymətlər ala bilər.  $s$  isə  $1/2$  və  $-1/2$  qiymətlərindən birini ala bilər. Atomda elektronun vəziyyəti birlikdə götürülmüş bu dörd ədədlə təyin olunur. Əlavə kvant ədədlərini işarə etmək üçün latın hərflərindən istifadə olunur.  $l=0$  üçün  $s$ ,  $l=1$  üçün  $p$ ,  $l=2$  üçün  $d$ ,  $l=3$  üçün  $f$ . Analoji olaraq baş kvant ədədləri üçün də bəzən latın əlifbasının baş hərflərindən istifadə olunur.  $n=1$  üçün  $K$ ,  $n=2$  üçün  $L$ ,  $n=3$  üçün  $M$ . Lakin geniş yayılmış nomenklaturaya əsasən baş kvant ədədi rəqəmlə, əlavə kvant ədədi isə hərflə işarə olunur. Məsələn  $4f$  o deməkdir ki,  $n=4$ ,  $l=3$ . Eyni qiymətli  $n$  malik olan bütün elektronlar eyni kvant örtüyünə də yerləşirlər. Hər bir belə örtüyün içərisində elektronlar  $l$  kəmiyyətinin qiymətinə əsasən qruplaşdırılır.

Maqnit kvant ədədi elektronun maqnit momentinin istiqamətini və enerjisini müəyyən edir. Bütün atomlarda daxili maqnit sahəsi olduğuna görə  $m$  öz mənasını xarici maqnit sahəsi olmadıqda belə saxlayır. Elektronun enerjisi  $m$ -dən asılı deyil.

Spin kvant ədədi elektronun orbitinin (adi şəraitdə) nə forma və ölçünü, nə də istiqamətini və enerjini müəyyən etmir. Bütün elektronlar özlərini elə aparırlar ki, sanki öz oxları ətrafında bucaq momenti yaradırlar. Belə spini təsvir edən vektor atom və ya molekulun oxuna görə yalnız iki istiqamətdə ola bilər. Bu istiqamətlərin hər birinə  $1/2, -1/2$  kvant ədədləri uyğundur.

### 3.11. Atomların elektron quruluşu və dövrü sistem

#### (Paulinin müstəsnaqlıq prinsipi)

1925-ci ildə alman fiziki Pauli belə bir fərziyyə irəli sürdü ki, atomda 4 kvant ədədi bərabər olan iki elektron ola bilməz. O, bu ümüləşməni (Paulinin müstəsnaqlıq prinsipi adı ilə məşhur olan) həm nəzəri həmdə təcrübi cəhətdən əsaslandırdı. Kvantlanma qaydalarının mövcudluğu kvant ədədlərinin mümkün kombinasiyalarını məhdudlaşdırır. Pauli prinsipinin əlavə olaraq daxil edilməsi yuxarıda təsvir olunan örtük və örtük altında yerləşə bilən elektronların sayını müəyyən edir. Yalnız aşağıdakı köməkçi səviyyələr mümkündür: K örtüyündə – yalnız  $1s$ , L örtüyündə –  $2s$  və  $2p$ , M örtüyündə –  $3s$ ,  $3p$ ,  $3d$ , N örtüyündə –  $4s$ ,  $4p$ ,  $4d$ ,  $4f$ .

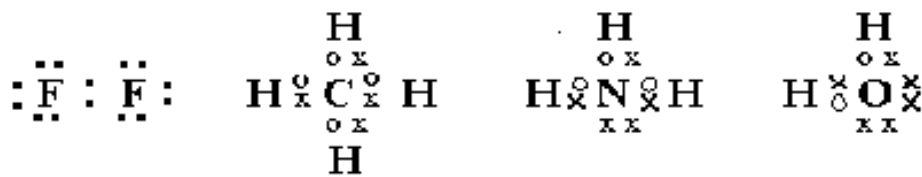
Beləliklə, məsələn  $2d$  və ya  $3f$  elektronları mövcud ola bilməz, çünki kvant ədədlərinin uyğun kombinasiyaları kvantlanma qaydalarına tabe olmur. L məlum qiyməti üçün  $m$ -in  $(2l+1)$  müxtəlif qiymətləri mümkündür. Beləki, onun kvant ədədi iki kəmiyyətdən  $l/2$  və  $-l/2$  yalnız birinzözhfözhjla bilər və verilmiş  $l$  üçün  $m$  və  $s$   $2(2l+1)$  müxtəlif kombinasiyaları mümkündür. Pauli prinsipinə görə, bu verilmiş  $m$  və  $s$  cütünə malik olan elektronların maksimal sayıdır. Buna görə hər bir  $s$  yarımqrupu 2 elektrona,  $p$  yarımqrupu 6,  $d$  yarımqrupu 10,  $f$  yarımqrupu 14 elektrona malik ola bilər.

Təsirsiz qazlar dövrü sistemdə mühüm yer tutur (He, Ne, Ar, Kr, Ks, Rn). Bu elementlərin atomlarında elektronlar tamamilə dolmuş yarım örtüklərdə yerləşirlər. Xarici yarım örtük həmişə (He müstəsna olmaqla) səkkiz  $s$  və  $p$  elektronlardan ibarətdir. Nəticədə təsirsiz qazlar dövrü sistemin elementlərinin «dövrələrinin» sonunda yerləşir. He yerləşən dövrdə heliumdan başqa yalnız bir hidrogen elementi var. He – dan sonra  $2s$  və  $2p$  yarım səviyyələri dolur. Bu yarım səviyyələr Li-la başlayıb ( $Z=3$ ) Ne-la qurtaran ( $Z=10$ ) ilk qısa dövrə əmələ gətirir. İkinci qısa dövrdə Na- la başlayıb  $Z=11$  Ar-la qurtarır  $Z=18$ .  $3s$  və  $3p$  yarım səviyyələrində analogi üsulla dolur. Sonrakı iki elektron (K və Ca əmələ gətirən)  $3d$  deyil,  $4s$  yarım səviyyəsinə əlavə olunur. Çünki  $4s$  yarım səviyyəsi enerjisinə görə bir qədər aşağıdır. Lakin sonrakı elementlərdə (Sc – dan Zn qədər) tədricən  $3d$  örtüyü dolur. Yalnız və yalnız o dolduqdan sonra elektronlar  $4p$  səviyyəsinə yığılmağa başlayır. Bununla ilk uzun dövr təsirsiz qazla başa çatır.

**3.12. Sadə birləşmələrin və biopolimerlərin fəzada təşkili, dinamik xassələri.**

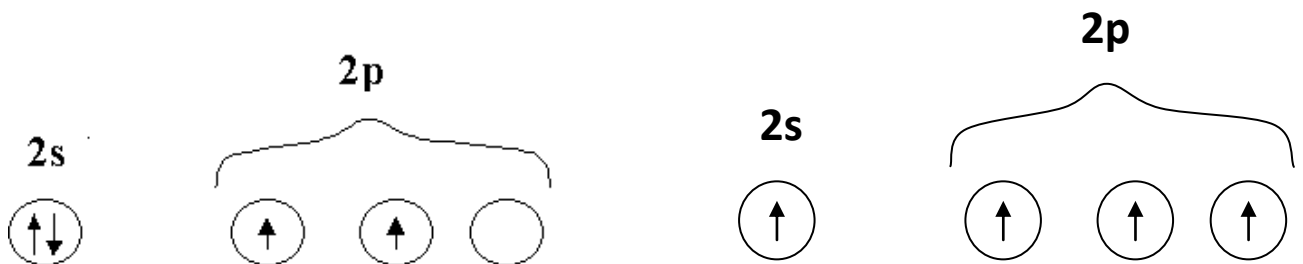
**Kovalent rabitələr**

Qeyri metal atomlar arasındakı kimyəvi rabitə elektronun bir atomdan başqasına keçməsi ilə izah oluna bilməz. Çünki hər iki atom inert qaz konfigurasiyasına (halına) keçməsi üçün əlavə elektron almalıdır. Bu rabitələrin əmələ gəlməsi başqa effekt hesabına - elektronların ümumiləşməsi effekti ilə yaranır. Məsələn, fluor molekulunu əmələ gətirən 2 atomun, hidrogen atomları ilə karbon atomunun, azot və ya oksigen atomu ilə hidrogen atomlarının birləşməsi aşağıdakı şəkildə göstərilə bilər:

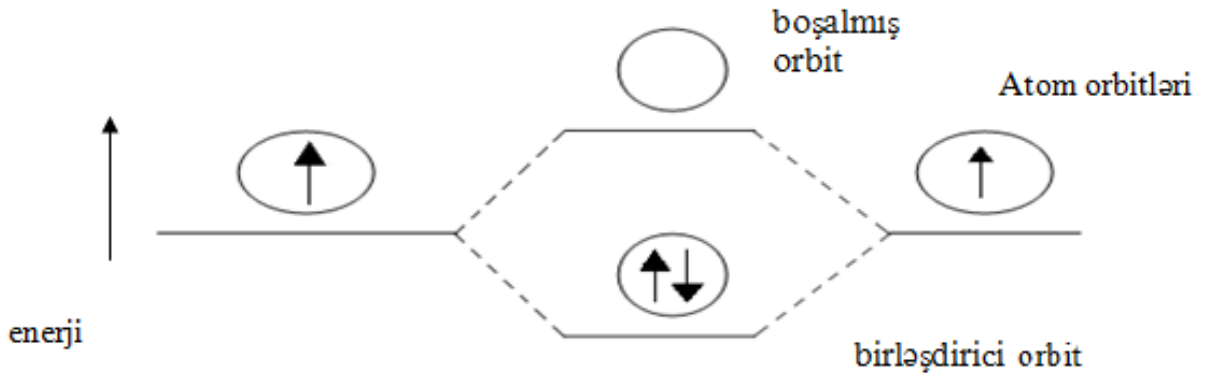


Bu və ya aşağıdakı diaqramlarda kovalent rabitələrin əmələ gəlməsində yalnız xarici və ya «valent» elektronları iştirak edir. Elektronların ümumiləşməsi zamanı hər bir atom valent elektronlarının tam oktetinə (yəni təsirsiz qazın xarici örtüyündəki elektronların sayına) malik olur. Hidrogen olduqda, heliumun (He) quruluşuna uyğun olan, iki elektronun qruplaşması baş verir. Burada belə hesab olunur ki, rabitənin iki elektronundan hər biri hər iki atoma aiddir.

Yuxarıda deyildiyi kimi izolə olunmuş atomda hər elektron müəyyən orbiti tutur, həm də hər bir orbitdə (Pauli prinsipinə əsasən) əks spinli iki elektron ola bilər. Anoloji olaraq kovalent rabitəni əmələ gətirən iki elektron bir ümumi orbiti tutur və onlar əks spinlərə malik olmalıdırlar. Bunlara misal olaraq karbon, azot və oksigen atomlarının əmələ gətirdikləri rabitələri təsvir edək. Karbon atomu 4 elektrona malikdir. İzolə edilmiş karbon atomun əsas halında bu elektronlar  $2s^2$ ,  $2p_x$ ,  $2p_y$  yerləşir



Bu halda ( $2s^2 2p_x^2$  vəziyyətində olmur, çünki Hund qaydasına əsasən bu cür yerləşmə daha yüksək enerjiyə uyğun gəlir və nəticədə az dayanaqlı vəziyyətdə olur). Lakin göstərilmiş halda karbon iki valentli olmalıdır, çünki o cütləşməmiş iki elektrona malikdir. Məlumdur ki, karbon atomu demək olar ki, həmişə dörd valentlidir. Görünür ki, rabitə əmələ gətirərkən  $2s$  elektronlarından birini  $2p$  orbitinə keçirmək üçün əlavə enerji lazımdır. Lakin 4 rabitə əmələ gələndə kifayət qədər enerji ayrılır ki, buda o itkini kompensasiya edir. Buna görə də hidrogen və karbon atomları arasında reaksiyanın stabil məhsulu  $CH_2$  yox,  $CH_4$  olur. Azot və oksigen atomları hər hansı bir elektronu başqa səviyyəyə keçirməyə ehtiyac yoxdur, çünki bu atomlar 3 və ya 2 cütləşməmiş elektrona malik olurlar. Azot üçün  $2s^2 2p_x 2p_y 2p_z$  və oksigen üçün  $2s^2 2p_x^2 2p_y 2p_z$ . İki atomun kovalent rabitə əmələ gətirməsi üçün onların hər biri bir elektronla tutulmuş orbitə, daha doğrusu cütləşməmiş bir elektrona malik olmalıdır. Rabitə yaranarkən hər iki elektron eyni ümumi orbiti tutur. Bu zaman ilk baxışdan görünür ki, orbit biri itir. Həqiqətdə isə iki atom bir-birinə yaxınlaşdıqda onların orbitləri iki birləşmiş orbit əmələgətirir ki, onlardan biri başlanğıc orbitlərə nisbətən kiçik enerjiyə, digəri isə yüksək enerjiyə malik olur.

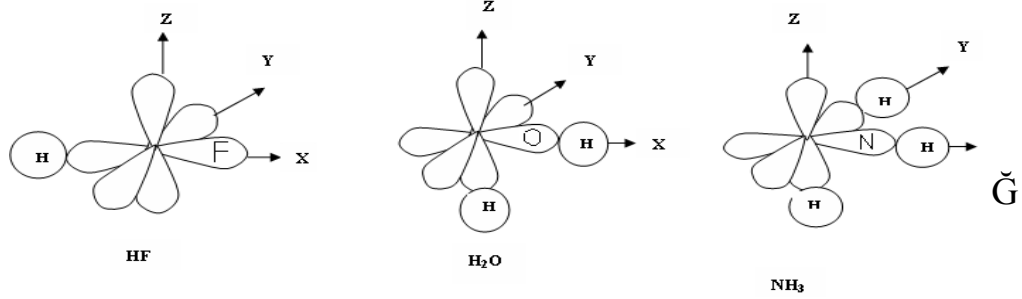


Rabitənin iki elektronu aşağı enerjili birləşdirici adlanan orbiti tutur. Bu zaman rabitə əmələgələrkən enerji ayrılır. İndi başa düşmək olar ki, nə üçün cütləşməmiş elektronlar olmadıqda rabitə yaranmır.

### 3.14. Orbitlərin hibridləşməsi və molekulun fəza quruluşu

Hal-hazırda bir çox molekulların həndəsi quruluşu məlumdur (formasını, rabitələr arasında bucaq, rabitənin uzunluğu). Valentliyin elektron nəzəriyyəsinə əsasən bu kəmiyyətləri təsvir etmək üçün molekulu əmələ gətirən atomların orbitinə baxmaq lazımdır. Təxmini kvant mexaniki hesablamalar göstərir ki, atom

orbitləri fəzada bir-birini nə qədər çox örtürsə, rabitə bir o qədər güclü olur. Şəkildə HF, H<sub>2</sub>O, NH<sub>3</sub> molekulların əmələ gəlməsi göstərilir.

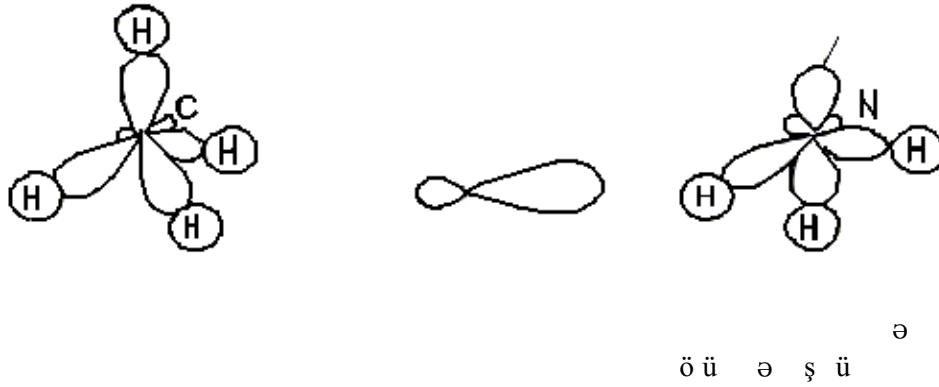


Şəkil 3.14.1. Atom orbitlərinin fəzada bir-birini örtməsi və molekulların əmələ gəlməsi

Bütün bu hallarda hidrogen atomu özündə olan yeganə bir  $s$  orbitini istifadə edir. Flor atomu bir cütləşməmiş elektrona malikdir, məsələn  $2p_x$  elektronu. Davamlı rabitə əmələ gətirmək üçün hidrogen atomu flor atomuna  $x$  oxu boyunca yanaşmalıdır. Belə ki, bu zaman iki orbitin bir-biri ilə elektronların maksimal mübadiləsi baş verir. Yaranan rabitəni « $sp$ » və ya  $\sigma$ -rabitə adlandırırlar. Oksigendə iki cütləşməmiş elektron,  $2p_x$   $2p_y$  elektronları var. Maksimal örtülmə üçün iki hidrogen atomu  $x$  və  $y$  oxları boyunca yerləşməli, nəticədə iki O-H rabitəsi. Həqiqətən, təcrübə göstərir ki, su molekulu xətti olmayıb, müəyyən bucaq altındadır. Bu bucaq valent bucağı adlanır. H-O-H bucağı  $104,5^{\circ}$ -ə bərabərdir. Göründüyü kimi, iki hidrogen atomu bir-birini itələyir. Bundan əlavə H-S-H (H<sub>2</sub>S) rabitəsi  $92^{\circ}$ -ə bərabərdir. Anoloji olaraq NH<sub>3</sub> azot atomu ilə birləşən 3 hidrogen atomunun elektronları  $2p_x$   $2p_y$   $2p_z$  orbitlərində yerləşir və 3 ədəd N-H rabitəsi NH<sub>3</sub> molekulunun piramidal formasını əmələ gətirərək qarşılıqlı perpendikulyar olmalıdır. Bu deyilənlər təcrübədə sübut olunub. Digər tərəfdən H-S-H bucağı  $107,5^{\circ}$ , PH<sub>3</sub>-də H-P-H bucağı  $94^{\circ}$  olur.

Göstəriləndiyi kimi, atom orbitlərinə baxış və örtülmə ideyası, həndəsi cəhətdən sadə molekulun formasını müəyyənləşdirməyə imkan verir. Lakin metan üçün bu təsəvvürləri genişləndirmək tələb olunur. H-F, H<sub>2</sub>O, NH<sub>3</sub> molekullarında F<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, N<sub>2</sub> molekulları  $2s$  orbitində iki elektrona malikdir və bu elektronlar rabitə yaranarkən nəzərə alınmırlar. Lakin karbon atomunun dörd rabitə əmələ gətirməsi üçün  $2s$  elektronlarından biri elə keçməlidir ki,  $2s$   $2p_x$   $2p_y$   $2p_z$  hər birində bir elektron olsun. Əgər bu bir orbiti dörd hidrogen atomu ilə rabitədə istifadə etsək

görürük ki, əmələ gələn rabitələrdən üç ədəd C-H rabitəsi qarşılıqlı perpendikulyar, dördüncü rabitə isə müəyyən istiqamətdə olur. Başqa sözlərlə desək, hidrogen atomunun dördüncüsü üç ədəd yerdə qalanına nisbətən harada yerləşməsindən asılı olmayaraq güclü (və ya zəif) örtülməyə məruz qalır. Digər tərəfdən gözləmək olar ki, hidrogen atomları arasındakı dəf etmə bu dördüncü atomun daha uzaqda yerləşməsinə gətirib çıxarır. Beləliklə, dördüncü rabitə, üç qalan rabitəyə nisbətən zəif olmalıdır. Lakin təcrübədən yaxşı məlumdur ki, metan simmetrik tetraedrik molekulaya malikdir və C-H rabitələrinin dördüdə ekvivalentdir.



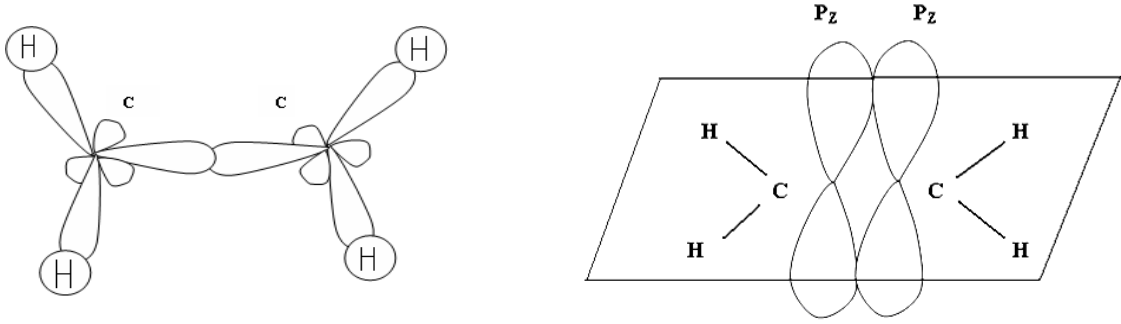
Şəkil 3.14.2. Sadə molekulların  $sp^3$  hibridləşməsi

Bunu izah etmək üçün yeni ideya-hibridləşmə anlayışı irəli sürüldü.  $s$  və  $p$  orbitlərini təsvir edən dalğa funksiyaları qismətin törəməsinin differensial tənliyinin həlli nəticəsində tapılır. Dalğa funksiyasının mümkün yığımlarından birini qurmaq üçün verilmiş  $s$  və  $p$  funksiyalarının xətti kombinasiyaları götürülür. Belə yığım tetraedrik dörd təpə nöqtəsində yerləşən, fəzada simmetrik istiqamətlənmiş və bir birinə tamamilə ekvivalent olan orbitlərə uyğun gələcək. Bu orbitlərdən hər biri qismən  $s$  və  $p$  orbitlərinə daxil edilir. Buna görə onlara  $sp^3$  hibrid orbitlər deyilir. Metan molekulunda elektronlar  $s$ ,  $p$  və ya  $sp^3$  hibrid orbitində yerləşə bilər. Digər tipli orbitlərdə də ola bilər. Lakin daha çox örtülməyə uyğun gələn davamlı rabitə, elektronlar  $sp^3$  hibrid orbitində olanda yaranır. Burada elektronlar müəyyən istiqamətlərdə güclü şəkildə sıxlaşmış olurlar.

Həqiqətən, karbon atomu dörd ədəd digər atomlarla rabitə əmələ gətirərkən  $sp^3$  hibridləşməsi baş verir. Tetraedrik quruluşa malik olan ammonium ionunda  $sp^3$  hibridləşməsidə misaldır. Hibridləşməyə misal olaraq etilen və asetilen molekullarını da göstərmək olar. Adətən etileni iki karbon atomu arasında ikiqat rabitə ilə təsvir edirlər. Hesablamalar göstərir ki, 1 ədəd  $s$  və 2 ədəd  $p$  orbitlərindən



3 ədəd ekvivalent  $sp^2$  hibrid orbitləri düzəltmək olar ki, onlarda bir müstəvidə yerləşərək bir biri ilə  $120^0$  bucaq əmələ gətirir. Əgər 2 ədəd  $p$  orbiti kimi  $p_x$  və  $p_y$  orbitlərini götürsək onda hibrid orbitinin müstəvisi  $x-y$  olacaq. Əgər bu hibrid orbitlərini etilen molekulunda karbon və hidrogen atomları arasındakı rabitəyə tətbiq etsək, onda etilen molekulunun bütün valent bucaqları simmetrik olub,  $120^0$ -ə bərabər olmalıdır.



Şəkil 3.14.3. Etilendə  $sp^2$  hibridləşmə

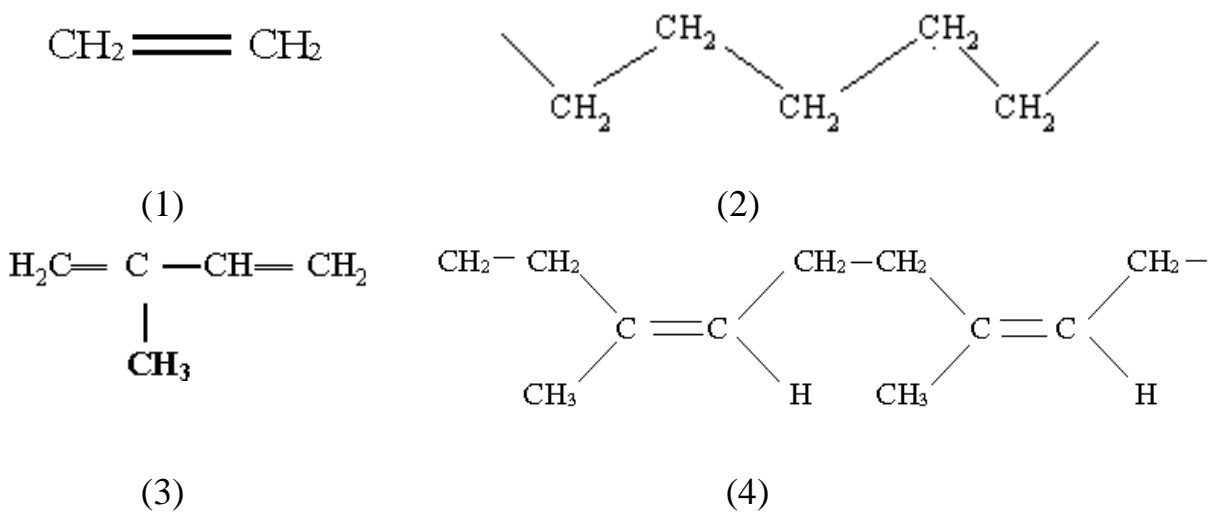
Həqiqətdə isə bucaqların qiyməti bu kəmiyyətdən bir az fərqlənir: C=C-H bucağı  $121,5^0$ , H-C-H bucağı  $117^0$ . Lakin tetraedrik  $sp^3$  hibridləşməsində H-C-H rabitəsinin bucağı  $109^0$ , C=C-H bucağı  $125,5^0$  olmalıdır. Bu göstərir ki, etilen molekulunu təsvir etmək üçün  $sp^2$  hibridləşməsi,  $sp^3$  hibridləşməsindən əlverişlidir. Bu zaman rabitələr üçün hər karbon atomunun 3 elektronu istifadə olunur. Dördüncü isə  $2p_z$  orbitində yerləşir. 2 ədəd  $2p_z$  orbitləri müəyyən dərəcədə örtülür. Lakin bu örtülmə indiyə qədər baxdığımız rabitələrə nisbətən zəif örtülmüş olur. Belə olduqda deyirlər ki,  $\pi$ - orbitində yerləşir və onları  $\pi$  elektronlar adlandırırlar. Onları əmələ gətirən  $\pi$ - rabitə,  $\sigma$  –rabitədən onunla fərqlənir ki,  $\pi$ - rabitə, rabitə xəttinə nisbətən oxlu simmetriyaya malik olmur. Lakin  $p_z$  orbitinin azca örtülməsi ona gətirib çıxarır ki, C-C rabitəsinin ətrafında sərbəst fırlanmaq mümkün olmur. Həqiqətən də, əgər belə fırlanma başlasaydı, 2 ədəd  $p_z$  orbiti eyni bir müstəvidə yerləşə bilməzdi və onların örtülməsi sürətlə azalardı, molekulun enerjisi isə artardı. Buna görə də etilenin törəmələri həndəsi izomerlər formasında mövcud olur.  $sp^2$  hibridləşməsi həm də  $BF_3$ - də mövcud olur.  $sp^2$  və  $sp^3$  hibridləşməsinin asetilenə tətbiqi çox zəif örtülməyə gətirib çıxarardı. Lakin müəyyən olunmuşdur ki, bir ədəd  $s$  və bir ədəd  $p$  orbitlərinin kombinasiyası iki ədəd  $sp$  hibrid orbitləri əmələ gətirir, bunlarda bir düz xətt boyunca iki istiqamətdə güclü sıxlaşmış olur

( $180^\circ$  bucaq altında). Əgər bu zaman H-C və C-C rabitələrinin əmələgəlməsi üçün  $p_x$  orbitləri istifadə olunursa, hər bir karbon atomunda  $2p_y$  və  $2p_z$  orbitlərində iki cütləşməmiş elektronu qalır. O zaman iki ədəd  $2p_y$  orbitləri və iki ədəd  $2p_z$  orbitləri altında örtülmə mümkündür. Bu zaman  $p_z$  və  $p_y$  rabitələri əmələ gəlir. Üçlü rabitə nəticəsində yaranan əlaqənin davamlılığı tək rabitənin üç qat davamlılığından azdır.

### 3.15. Makromolekullar və yüksək elastiklik

Bioloji makromolekullardan - zülallar, nuklein turşuları çox mürəkkəb quruluşa malikdirlər. Canlı sistemlərdə onların xassələri quruluş xüsusiyyətləri ilə təyin edilir. Bu makromolekullar xüsusi ilə informasiya daşıyıcıları olduqlarına görə «mətn kimi» iştirak edirlər.

Qeyd etmək lazımdır ki, biopolimerlərin xüsusiyyətləri makromolekulların tərkibinə daxil olan konkret atom qruplarından deyil, onların zəncirvari quruluşundan asılıdır. Bu problemin tədqiqi üçün sintetik polimerlərin informasiyasız sadə zəncirindən istifadə olunur. Polimerlər onların vacib fiziki xassələrindən ötrü kimyəvi üsullarla sintez olunur və ya bitkilərdən alınır (kauçuk, selluloza). Praktikada polimerlər plastik kütlə, izolyator, lif və yüksək elastiklikli materiallar - təbii və sintetik kauçuk kimi istifadə olunur. Sadə sintetik polimer - polietilen, etilenin polimerləşməsi nəticəsində ikiqat rabitənin qırılması yolu ilə alınır. (şəkil.3.15.1).



Şəkil 3.15.1. Etilen (1), polietilenin (2) izopren (3) və təbii kauçukun (4) kimyəvi quruluş simvolları

Oxşar qayda ilə, izoprenin polimerləşməsi nəticəsində təbii kauçukun analoqu olan sintetik sis-poliizopren alınır (şəkil 3.15.1).

Bir sıra polimerlər, məsələn, neylon və ona oxşarlar hər hansı maddənin ayrılması ilə gedən polikondensasiya reaksiyası nəticəsində alınır. Polipeptid zənciri suyun ayrılması ilə amin turşularının polikondensasiya, polinukleotid zənciri isə pirofosfatın ayrılması ilə nukleozid üçfosfatların polikondensasiyası nəticəsində alınır. Polimerlərin spesifik xassələrindən biofizika üçün ən vacibi onun yüksək elastikliyi – kauçuka bənzər polimerin kiçik modullu elastiklikdə 100%-ə yaxın deformasiyaya uğramaq qabiliyyətidir. Kauçuk başqa elastik cisimlər kimi kiçik deformasiyalarda Huk qanununa tabe olur. Bu qanuna görə, maddələr mexaniki gərginlik nisbi deformasiya ilə düz mütənasibdir:

$$\sigma = \varepsilon \frac{L - L_0}{L_0}$$

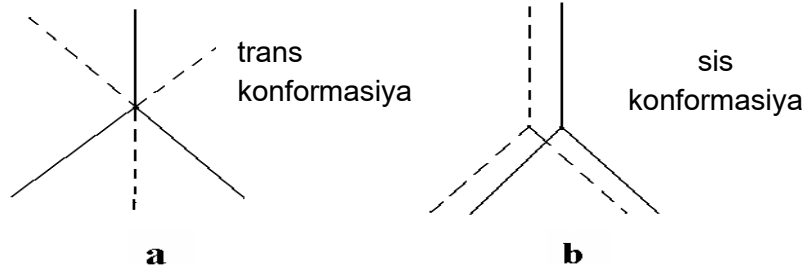
burada  $\sigma$ -mexaniki gərginlik  $L$ ,  $L_0$ - dartılmış və dartılmamış nümunənin uzunluğu,  $\varepsilon$ - elastiklik moduludur.

Makromolekulların kiçik molekullardan fərqi ilk növbədə düz zəncirdə birləşmiş eyni tipli quruluş həlqələrinin sayının çoxluğudur. Bir qayda olaraq makromolekulda tək qat  $\sigma$  - rabitələri C-C, C-H, C-O və başqaları olur. Bu rabitələr ətrafında atom qruplarının fırlanması mümkündür. Bu zaman zəncirdə müxtəlif konformasiya dəyişikliyi baş verir və makromolekul fəzada müəyyən stabil forma alır. Zəncirin sərbəst fırlana bilən hissələri mütəhərrik elementlər rolunu oynayır. Bioloji molekulların konformasiya xüsusiyyətləri onların funksional fəallığı üçün çox mühümdür. Bu xassələrlə tanışlığı kauçuk misalında araşdırmaq olar. Bu yolla biokimyəvi çevrilmələrdə fermentativ aktivliyin təbiətini anlamaq mümkündür.

### 3.16. Daxili fırlanma və fırlanma izomerliyi

Klassik üzvi kimya birqat rabitə ətrafında atom qruplarının fırlanmasının sərbəst olduğunu hesab edir. Məsələn, etanın ( $\text{CH}_3\text{-CH}_3$ ) daxili fırlanması nəticəsində əmələ gələn istənilən konformasiyası eyni enerjiyə malik olur. Bu zaman dönmə bucağının dəyişməsi enerji sərfinə səbəb olmur. Molekulun rabitə ətrafında fırlanması nəticəsində alınmış müxtəlif dayanıqlı konformasiyaları

fırlanma izomerləri adlanır. Etanın bəzi konformasiyaları şəkildə göstərilmişdir (şəkil.3.16.1)



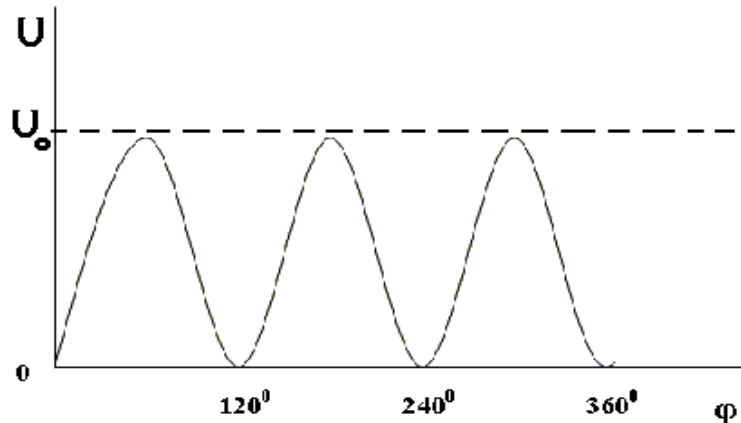
**Şəkil.3.16.1. Etan molekulunun trans (a) və sis (b) konformasiyalarında CH rabitələrinin qarşılıqlı vəziyyəti.**

Lakin etanın və başqa birqat rabitəli birləşmələrin termodinamik xassələrinin nüvə maqnit rezonansı spektroskopiyası metodu ilə öyrənilən struktur tədqiqatları göstərdi ki, daxili fırlanma heç də həmişə sərbəst şəkildə baş vermir. Etan molekulu *trans* və ya çarpaz konformasiyada (şəkil.3.16.1.a) minimum enerjiyə, *sis* və ya kölgələnmiş konformasiyada isə maksimum enerjiyə malik olur. C-C rabitəsi ətrafında molekulun  $120^\circ$  fırlatmaq yəni, bir *trans* konformasiyadan başqasına keçmək üçün 12200 C/mola bərabər enerji baryeri dəf edilməlidir. Etan, həmçinin digər  $C_3$  oxlu simmetriyaya malik olan birləşmələr üçün molekulun potensial enerjisinin molekulun C-C rabitəsi ətrafında dönmə bucağından  $\varphi$  asılılığı aşağıdakı tənlikdə ifadə olunur:

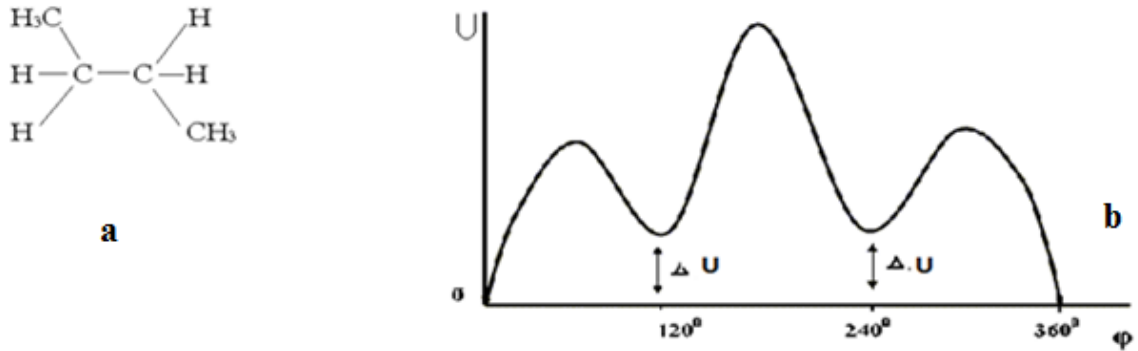
$$U = 1/2U_0 (1 - \cos 3\varphi)$$

Burada  $U_0$ - potensial çəpərin hündürlüyüdür. Molekulun daxili fırlanma enerjisinin dönmə bucağından asılılığının qrafiki təsviri növbəti şəkildə verilmişdir (şəkil 3.16.2.)

**Şəkil 3.16.2. Etan molekulunun daxili fırlanması zamanı potensial enerjisinin dönmə bucağından asılılığı**



$U_0$  kəmiyyəti hidrogen atomlarının daha iri həcmli atom və qruplarla əvəz olunması ilə artır və fırlanma oxundan uzaqlaşması ilə azalır. Daxili qruplaşmanın potensial enerjisi rabitə yaratmamış atom və qrupların zəif qarşılıqlı təsiri ilə müəyyən olunur ( $\text{CH}_3$  qrupunun H atomları ilə digər  $\text{CH}_3$  qrupun H atomları arasındakı qarşılıqlı təsiri nəzərdə tutulur).  $U_0$  kəmiyyətinin kvant-mexanikası yolu ilə dəqiq hesablanması çətindir. Belə ki, o molekuldakı kimyəvi rabitələrin enerjiləri cəmindən çox kiçikdir və molekulun *sis* və *trans* konformasiyalardakı tam enerjiləri fərqi ilə müəyyən olunur. Qeyri-valent atomlarının itələnməsi və fırlanma oxuna yaxın olan rabitələrin qarşılıqlı təsiri nəticəsində müəyyən enerji baryeri yarana bilər və (rabitənin istiqamətlənməsi effekti) bu da hər iki konformasiyanı davamlı edir. Əgər molekul etandan fərqli olaraq aksial simmetriyaya malik deyilsə,  $U(\varphi)$  əyrisi yuxarıdakı tənlik ilə təsvir oluna bilməz. Məsələn n-butan molekulu üçün daxili fırlanma enerjisinin C-C rabitəsi ətrafında dönmə bucağından  $\varphi$  asılılıq əyrisi etan molekulundan ciddi fərqlənmişdir (şəkil 3.16.3.)



**Şəkil 3.16.3.** Butan molekulu üçün (a) struktur formulu və (b) potensial enerjinin fırlanma bucağından asılılığı. Qrafikin aşağısında molekulu müxtəlif konformasiyalarının sxematik təsviri verilmişdir.

Asılılıq üç minimuma malikdir. Bunlardan birincisi nisbətən dərin olub  $0^\circ$  və  $360^\circ$  dönmə bucaqlarına malik konformasiyaya, yerdə qalan ikisi isə eyni dərinliyə malik olub, bir  $\text{C}_2\text{H}_5$  qrupunun digər  $\text{C}_2\text{H}_5$  qrupuna nisbətən  $120^\circ$  və  $-240^\circ$  fırlanması nəticəsində alınan konformasiyalara uyğun gəlir. Bu konformasiyalar «burulmuş» və ya qoş – konformasiyalar adlanır. n-butanın *trans* vəziyyətindəki molekullarının sayı ( $N_t$ ) və sola, sağa  $120^\circ$  burulmuş konformasiyalı molekulların sayı ( $N_d$ ,  $N_l$ ) Bolsmanın paylanma qanununa əsasən asanlıqla hesablanılır:

$$N_t = N \frac{1}{1+2\exp(-\Delta U|RT)} \quad (3.16.1)$$

$$N_d = N_L = N \frac{\exp(-\Delta U|RT)}{1+2\exp(-\Delta U|RT)}$$

( $\Delta U$ -minimumların enerji fərqi)

Aydındır ki,  $N_t+N_d+N_l=N$  molekulların tam sayına bərabərdir. Maddə müxtəlif konformasiyaların dinamik qarışığıdır ki, onları da müxtəlif cür adlandırırırlar: fırlanma izomerləri, rotomerlər, konformerlər. Qarışığın termodinamiki tarazlığının tərkibi rotomerlərin enerjiləri fərqi  $\Delta U$  və temperatur ilə təyin olunur.  $T \rightarrow \infty$  olduqda molekulların sayı  $N_t=N_d=N_l=N/3$  olur. Temperatur  $T$ -ərimə temperaturuna qədər azaldıqda maddə dayanıq bir rotomer formasında kristallaşır və yuxarıdakı (1) tənliklərinin tətbiqi mümkün olmur.

Molekulların konfigurasiyası və konformasiyaları arasındakı prinsiplial fərqi izah edək. Bir konformasiyanın başqasına keçməsi təqat rabitə ətrafında daxili fırlanma nəticəsində baş verir. Bu zaman konfigurasiya dəyişir. Əksinə konfigurasiyanın dəyişməsi üçün kovalent rabitələrin qırılması və onların yenidən yaranması vacibdir. Dönmə izomerliyi və ya izomerizasiyası, yəni konformasiya və konformasiya çevrilmələrinin öyrənilməsi üzvi və bioloji kimyada böyük əhəmiyyət kəsb edir. Sintetik və bioloji makromolekulların fiziki xassələri onların konformasiya xüsusiyyətləri ilə əlaqədardır.

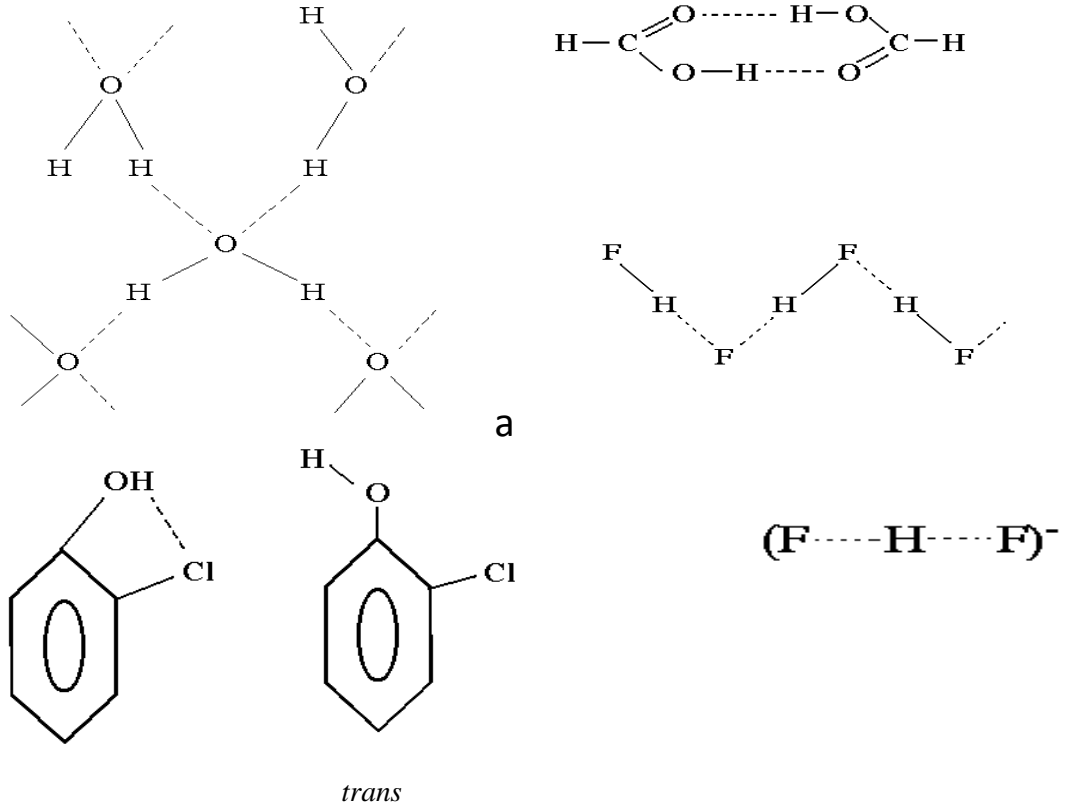
### 3.17. Hidrogen rabitəsi və suyun quruluşu

Hidrogen rabitəsi hidrogenin və O, N, F, Cl, elementlərinin elektromənfi atomları arasında mövcud olan rabitəyə deyilir. Bu rabitədə H atomları həmin atomlardan biri ilə kovalent rabitə formalaşdırır.

Zülal molekulu zəncirlərinin ikinci quruluşunda hidrogen rabitələri tərəfindən stabilləşir. Turşular və karbohidratların konformasiya quruluşunda hidrogen rabitəsi mühüm rol oynayır. Biopolimerlər öz funksiyalarını həmişə su mühitində həyata keçirir. Suyun xüsusi xassələrinin meydana çıxmasının səbəbi hidrogen rabitələridir. Bu rabitəni ümumi olaraq belə xarakterizə etmək olar. Hidrogenin bir atomu iki müxtəlif atomlarla qarşılıqlı təsirdə olur. Bu rabitə enerjisinin çox da böyük olmaması 12,6-33,6 kC/mol xüsusi əhəmiyyət kəsb edir.

Bu onunla əlaqədardır ki, müxtəlif bioloji sistemlərdə tez-tez hidrosil qruplarına rast gəlinir. Hidrogen rabitəsi buz kristalında da aydın görünür. Rabitənin uzunluğu 0,02-0,09 nm həddlərində olur.

Kifayət qədər aşağı temperaturlarda mümkün olan hidrogen rabitələri praktiki dolmuş olur ki, bu da oksigen atomlarından hər birinin ətrafında açıq tetraedrik struktur əmələ gəlməsinə səbəb olur. Su molekulunda hidrogen rabitəsi istiqamətlənmiş xarakterə malik olmasaydı, onda belə açıq strukturun dayanıqlılığını izah etmək çətin olardı. Ərimə prosesini rabitələrin müəyyən sayının qırılması kimi təsəvvür etmək olar. Otaq temperaturunda rabitələrin mümkün minimal sayının yalnız yarısına qədər qırılmamış qalır. Qalan rabitələrin qırılması maye fazadan qaz fazasına keçdikdə baş verir (ərimə zamanı udulan istilik 6 kC/mol, sublimasiya istiliyi 51,3 kC/mol təşkil edir). Bu belə düşünməyə əsas verir ki, yüksək dielektrik sabitinə malik olan güclü assosiasiya olunmuş mayelərdə çox vaxt hidrogen rabitəsi mövcud olur. Bu fərziyə həqiqətən təsdiq olunub.



Şəkil 3.17.1. Hidrogen rabitəsi qərarlaşmış müxtəlif maddələr: a-maye halda olan su, b-garişqa turşusu, v- xlor fenol, d- HF turşusu. Şəkildə hidrogen rabitəsi qırıq xətlərlə göstərilmişdir.



Ən azı 4 tiptə hidrogen rabitəsi aşkar edilmişdir. Hidrogen rabitəsinin bu tipləri şəkildə göstərilmişdir (şəkil.3.17.1). a-çoxlu sayda molekulardan aqreqlərin əmələ gəlməsini şərtləndirən molekullararası rabitə, b- dimerlərin əmələ gəlməsini şərtləndirən molekullararası rabitə, v-molekullardaxili rabitə, bunun köməyi ilə hidrogen atomu elə həmin molekulun iki digər atomu ilə qarşılıqlı təsirdə olur, q- (FHF)- tipli rabitə, bu anion,  $\text{KHF}_2$  polyar kristalında ayrıca yüklənmiş hissəcik kimi mövcuddur.

Belə rabitənin maye HF-dakı hidrogen rabitəsindən seçmək lazımdır. Maye HF- da FHF istiqamətləri arasındakı bucaq təxminən  $120^\circ$ -yə bərabərdir. Suyun və buzun quruluşu hidrogen rabitəsi ilə təyin olunur. Suyun hər molekulunu qonşu molekularla 4 hidrogen rabitəsi əmələ gətirə bilər. Bu rabitələrin vəziyyəti tetraedrikdir. Adi buz heksaqonal kristallik qəfəsə malikdir. Hər bir oksigen atomu qəfəsdə tetraedrin mərkəzində, təpələrində isə qonşu oksigen atomları yerləşir. O...O məsafəsi 0,276 nm-ə bərabərdir. Elementar qəfəsə 4 molekul daxil olur. Buzun molekulyar qəfəsi çox boşaldılmış – böyük boşluqlardır. O səbəbdəndə buzun sıxlığı suyunkundan kicikdir. Bu xassəyə tək buzda deyil, həmçinin almaz, silisium və germanium kristallarında da təsadüf edilir. Buzabənzər struktur maye suda da saxlanılır, lakin temperatur yüksək olduqca böyük dəyişikliklər baş verir. Suyun strukturu üçün müxtəlif nəzəri modellər təklif olunmuşdur. Hələlik vahid bir struktur seçmək çətindir. Amma suyun mühüm fiziki xassələrinin, ilk növbədə xüsusi həcmnin temperaturdan asılılığını öyrənilmiş hesab etmək olar.  $4^\circ\text{C}$ -də minimum xüsusi həcm olmasını iki prosesin rəqabəti ilə izah edirlər. Birinci - kiçik (4) koordinasiya ədədi olan buzabənzər strukturun dağılmasıdır hansı ki, həcm kiçilməsi ilə müşayiət olunur. Bu ərimənin davamıdır. Bir modeldə həcm kiçilməsi, qəfəsin  $\text{H}_2\text{O}$  monomer molekulaları ilə dolmasının nəticəsi kimi izah olunur. Başqa bir modeldə göstərilir ki, hidrogen rabitələrinin qatlanması qonşu molekulaların yaxınlaşmasına və beləliklə həcm kiçilməsinə səbəb olur. İkinci proses  $T > 4^\circ\text{C}$  – də üstünlük təşkil edən mayenin genişlənməsidir ki, bu da qeyri-hormonik molekul arası titrəyişlərin amplitudlarının artması nəticəsində baş verir.

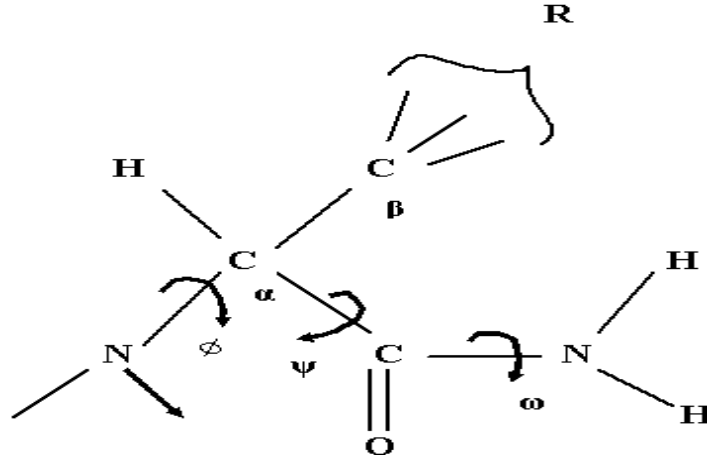
### 3.18. Qlobul və yumaq

Makromolekul zəncirinin ilkin və ya kimyəvi strukturu fiksələşmişdir – burada kimyəvi rabitələrin yeri dəyişmir. Bu o deməkdir ki, zəncirin tarazlıq

vəziyyəti həqiqətdə fiksə olunmuş xətti yaddaşlı porsial tarazlıq vəziyyətidir (Lifşis). Xətti yaddaşın mövcudluğu makromolekulun quruluş və xassələrindəki bəzi xüsusiyyətlərin əmələgəlməsinə səbəb olur. Biz artıq makromolekulun rotomerizasiyası yəni, təkqat rabitələr ətrafında dönmələr haqqında danışıbmışıq. Dönmələrin nəticəsində yumaq yaranır. Zəncirin elastikliyi nə qədər az olarsa, bu yumaq bir o qədər böyük ölçülü olur. Aydın ki, yumaqda zəncir boyunca bir-birindən uzaqda olan quruluş halqaları yaxınlaşa bilər. Bu zaman həcmi effektlər baş verir (Flori). Yumaqda monomer quruluş halqalarının qarşılıqlı təsiri real qazın molekullarının qarşılıqlı təsirinə oxşayır: kiçik məsafələrdə güclü itələmə nəticəsində iki monomer eyni yerdə qala bilmir və böyük məsafələrdə zəif cəzətmə mövcud olur. Yumağın ölçülərinin hesablanması zamanı bu effektlər nəzərə alınmır. Bu hesablamaları Florinin  $\theta$  nöqtəsindəki təcrübəsi ilə müqayisə etmək olar. Verilmiş həlledicidə cəzətmə və itələmə qüvvələrinin, həmçinin həcmi effektin mövcud olmadığı temperatur  $\theta$  nöqtəsi adlanır. Bu nöqtə real qazın Boyle nöqtəsinə uyğundur.  $T > \theta$  olduqda itələmə üstünlük təşkil edir (yaxşı həlledici).  $T < \theta$  olduqda cəzətmə böyük olur (pis həlledici). Bu zaman yumaq genişlənir və ya yığılır. Makromolekulyar yumaq dəyişən sistem kimi qatılıq korrelyasiyası, yəni fəzanın bir nöqtəsindəki qatılıq dəyişməsinə başqa bir nöqtədəki qatılıq dəyişməsi ilə əlaqələndirən bir kəmiyyətlə xarakterizə olunur. Korrelyasiyanın radiusu yumağın ölçüsü ilə eynidir. Korrelyasiyanın radiusunun böyüməsinin səbəbi zəncirdəki xətti yaddaşdır. Əgər belədirsə, yumağın qatılığı onun termodinamik xarakteristikası olmur, çünki sabit qiymət almır. Başqa sözlə makromolekulyar yumaq fasiləsiz dəyişir və bu dəyişmə mikroskopikdir. Flori nəzəriyyəsi polimer yumağa vahid zəncirdəki rabitələri nəzərə almadan monomer buludu kimi baxır. Həqiqətən monomerlərin qarşılıqlı təsiri yox, zəncirin sahələrinin qarşılıqlı təsirinə baxmaq vacibdir. Başqa sözlə polimer yumağın zəncirin bütün monomerlərinin (kvazi hissəciklərinin) kollektiv xüsusiyyətlərini xarakterizə edən kvazi monomerlərin buludu kimi təsəvvür etmək olar (Xoxlov). Bu nəzəriyyə təcrübə ilə sübut olunur. Əgər zəncirin quruluş halqaları arasında  $T < \theta$  olduqda güclü cəzətmə varsa və yumağa xarici sıxıcı sahə təsir edərsə, o kompakt struktura qlobula çevrilərək qapanır. Qazın mayeyə keçməsinə oxşar proses baş verir. Yumaq-qlobul nəzəriyyəsi Lifşis-Qrosberq və Xoxlov tərəfindən inkişaf etdirilmişdir.

### 3.19. Polipeptid zəncirinin konformasiyası

Zülalın strukturunu başa düşmək üçün onun kimyəvi polipeptid zəncirinin konformasiyalarına nəzər salmaq zəruridir. Onlar ən əvvəl CO-NH peptid rabitəsinin müstəvi quruluşu ilə təyin olunur. Şəkildə tam dartılmış zəncir göstərilir (valent bucağının deformasiya olunmadığı və rabitənin uzunluğunun dəyişmədiyi hal).



Şəkil 3.19.1. Polipeptid zəncirinin konformasiyasının sxematik təsviri

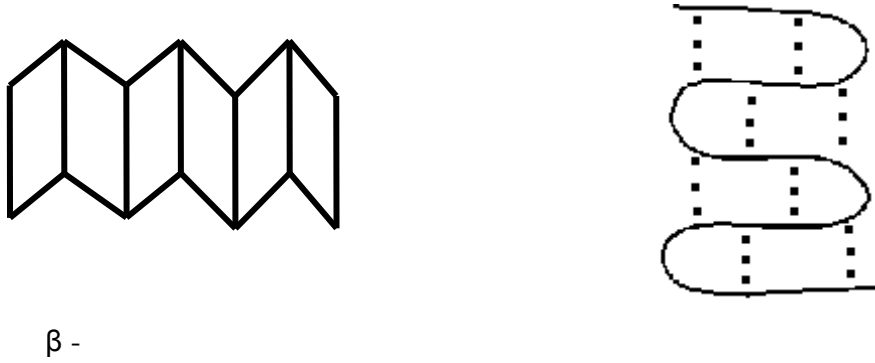
Bu zəncir  $\psi$ ,  $\omega$ ,  $\Phi$  dönmə bucaqlarının 0 qiymətdə olduğu *trans* konformasiyaya malikdir. Lakin belə konformasiya çox da stabil olmur. İmin qruplarının N-H hidrogen atomları karbonil qrupunun O<sub>2</sub> atomları ilə hidrogen rabitəsi əmələ gətirir:



Polipeptid zəncirinin daha da davamlı konformasiyasını molekul daxili hidrogen rabitələrinin enerjisi də daxil olmaqla onun tam enerjisini minimuma endirilməsini tələb edir.

Polinq və Kori maksimal sayda hidrogen rabitələri olan zəncirlərin sıx yığılmasına baxmaqla və rentgen quruluş tədqiqatlarına əsaslanaraq polipeptid zəncirinin nisbətən dayanıqlı konformasiyasını təyin etdilər. Belə konformasiyaların sayı üçdür. Birinci  $\alpha$  - spiraldır. Burada birinci C=O qrupu ilə 4-cü NH qrupu arasında hidrogen rabitəsi mövcuddur. Belə rabitələr bütün amin turşularının qalıqları arasında reallaşır, təkcə N-H qrupu olmayan prolini (Pro) çıxmaq şərti ilə.  $\alpha$ - spiral sol və ya sağ ola bilər.  $\alpha$  -spiral konformasiyası -CO-

NH- qruplarının müstəvidə yerləşməsi ilə müəyyən olunur. İkinci və üçüncü konformasiyalar maksimal hidrogen rabitələrinə malik olub paralel və antiparalel  $\beta$  – forma adlanır. Bu konformasiyalar artıq bir ayrıca zəncirin deyil, zəncirlər yığımının əmələ gətirdiyi bir mürəkkəb quruluşdur.  $\beta$  – formada zəncir müstəvidə *trans* quruluşa malik deyil. Ayrıca polipeptid zəncirində də sistematik qatlama nəticəsində  $\beta$  – forma əmələ gələ bilər. Belə  $\beta$  – formanın sxematik təsviri aşağıdakı şəkildə (şəkil 3.19.2) verilir. Beləliklə hidrogen rabitəsi məhlulda polipeptid (zülal) zəncirinin konformasiyasının stabilləşdirir. Aşkar olunan konformasiyaya zəncirin ikinci quruluşu adlanır. Dövrülüyə malik olan ikinci quruluşun mövcudluğu zəncirin kristalla oxşarlığını müəyyən edir.  $\alpha$  – spiral bir ölçülü  $\beta$  – forma iki ölçülü kristallara uyğun gəlir.  $\alpha$  və  $\beta$  – formaları yeganə deyil. Fibrilyar zülallar başqa konformasiyalarada malik olurlar.



Şəkil 3.19.2. Zülal polimerlərinin fəza quruluşunun şərti təsviri

### 3.20. Zülal qlobulu və hidrofob qarşılıqlı təsir

Monoton amin turşuların molekullarından fərqli olaraq, zülal molekulları, müxtəlif qalıqlara, o cümlədən prolinə –Pro malik olur. Bu qalıqla bunlar hidrogen rabitəsi əmələ gətirə bilmirlər. İkinci quruluşlar -  $\alpha$  - spirallar,  $\beta$  - formalar zülal molekulunda xaotik şəkildə müəyyən sahələrdə yerləşir. Bu onunla nəticələnir ki, zülal molekulu zənciri müəyyən dərəcədə elastikliyə malik olur. Nəticədə zülal makromolekulu müəyyən üçüncü fəza quruluşu alaraq qlobula çevrilir.

Bəzi hallarda zülal dördüncü quruluşada malik olur. Zülal molekulu və ya nadmolekulyar zülal sistemi bir neçə qlobuldan ibarət ola bilər. Məsələn hemoqlobin molekulu 2- növdə 4 qlobuldan, tütünün mozaikalı virusunun zülal qabığı 2 min identik qlobuldan ibarətdir. Zülal molekulu çox səviyyəli sistemdir.

Hər bir səviyyədəki quruluşun xarakteri özündən əvvəlki səviyyənin quruluşunun həndəsi xüsusiyyətləri, qarşılıqlı təsir qüvvələri və əhatə olunduqları şəraitlə müəyyən olunur. «Ali» quruluşun meydana gəlməsi avtomatik olaraq sistemin özünü qurması nəticəsində baş verir. Zülal molekulunda polifunksional və monoturşu qalıqlarından qlobulun əmələgəlməsində müxtəlif qüvvələr iştirak edir. Zülal qlobulunda yeganə güclü qarşılıqlı təsir kimyəvi disulfid rabitəsidir (sis-S-S-sistein). Bir neçə disulfid «tikişlərinin» bir və ya bir neçə zəncirin quruluş həlqələri arasında olması (məsələn insulin) mümkün konformasiyalara məhdudiyət qoyur. Əgər qarşılıqlı təsir kükürd körpüsü vasitəsilə həyata keçirilsə, qlobuldan söhbət gedə bilməz. Qlobul zəif qüvvələrlə – elektrostatik, van-der-Valas, hidrogen rabitəsi və birinci növbədə hidrofob qarşılıqlı təsiri ilə formalaşır. Qlobulyar zülallar onların strukturunun yüksək səviyyələrini daha çox dərəcədə müəyyən edən su mühitində fəaliyyət göstərir. Su mühiti hidrogen rabitəsini bərqərar edir. Lakin molekul daxili hidrogen rabitələri yaranarkən sərbəst enerji  $H_2O$  molekulları ilə bu cür rabitələrin enerjisi ilə müqayisədə çox cüzdür. Bu səbəbdən qlobulun stabilləşməsində su mühiti mühüm rol oynayır. Hidrofob effekt yeganə təşkilədiçi qüvvədir ki, o sistemin elementlərinin qarşılıqlı təsirinə deyil, həlledicidən itələnməsinə əsaslanır. Su molekulu özü polyar olduğundan qeyri-polyar molekulları itələyir. Həm polyar həm də qeyri-polyar qrupları olan molekullar elə yerləşirlər ki, birinci qruplar su ilə kontakta girir, ikincilər isə su mühitindən kənarlaşdırılır. Zülalın amin turşusu qalıqlarında həm polyar həm də qeyri-polyar, həm hidrofob həm də hidrofil qruplar olur. Zülal zənciri elastikliyə malik olduğu üçün qlobul elə çevrilir ki, hidrofob qalıqlar su ilə yox, biri biri ilə təmasda olurlar. Başqa sözlə desək qlobulun mərkəzi, özəyi hidrofob (yağlı) xarici qatı isə hidrofil (sabunlu) olmalıdır. Hidrofob qalıqlar qlobulun daxilinə itələnilir, zülalı əhatə edən su isə əlavə struktur dəyişikliyinə məruz qalmır. Əlbəttə,  $H_2O$  molekulları qlobulun səthində polyar qalıqlarla qarşılıqlı təsirdə olur. Lakin bu qarşılıqlı təsir adi solvatlaşma xarakterinə malikdir. Fişer hidrofob qalıqlarının qlobulun formasına təsirini qiymətləndirmişdi. O, bütün amin turşu qalıqlarını iki qrupa ayırmışdır: hidrofil (polyar) (Arq, Asp, Qis, Qlu, Liz, Ser, Tir, Tre) və hidrofob (qalan 12 amin turşusu, qeyri-polyar). Bütün qalıqların təxminən eyni həcmə malik olduğunu fərz etsək və qalıqların hər iki tipinin faizlə miqdarını bilsək, qlobulun formasını tapmaq olar. Verilmiş həcmdə ən kiçik səthə malik olan həndəsi fiqur kürədir.

Əgər hidrofil qalıqların sayı sferik hidrofob nüvənin səthini örtmək üçün kifayət qədərdirsə, onda qlobul sferik formaya malik olur. Əgər bu say çoxdursa, qlobul ellipsoid formasında olur. Nəhayət, əgər hidrofil qalıqların sayı azdırsa və onlar qlobulun nüvəsini örtməyə çatmırsa, onda müdafiə olunmamış hidrofob sahələr qalır. Bu zaman qlobul yapışaraq dördüncü quruluşu əmələ gətirir. Bu təsəvvürlər kobud şəkildə təcrübələrlə uyğun gəlir. Həqiqətdə isə burada baş verən hadisələr çox mürəkkəbdir. Qlobulun real quruluşuna və oradakı bütün qarşılıqlı təsirin balansına yenidən baxmaq lazım gəlir. Hidrofob qarşılıqlı təsiri həm quruluş, həm bioloji membran, həm də membran zülallarının xassələri üçün mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

### 3.21. Fibrilyar zülallar

Fibrilyar və yığıcı zülalların xassələri və quruluşu üzərində dayanaq. Birincilər dayaq və müdafiə komponenti rolunu oynayaraq vətərlərin, qığırdağın, dırnaqların, bağların (kollagenlərin) həmçinin dərinin, saçın, yunun, buynuzun və s. (keratinlərin) tərkibinə daxildir. İkincilər yığıcı sistemlərin, xüsusilə əzələlərin (miozin) işçi maddələridir. Bir çox qlobulyar zülallardan fərqli olaraq fibrilyar və ya lifli zülallar məhlulda olmasada fəaliyyət göstərir və molekul üstü toxuma sistemi əmələ gətirirlər. Əgər birləşdirici toxumaları ion qüvvələrinə malik olan mühitdə neytral duzların soyuq məhlulu ilə ekstraksiya etsək, onda kollagenin bir hissəsi həll olacaq. İkinci prokollagen adlanan hissə isə pH=3,8-də limon və sirkə turşusunda həll olur. Kollagen liflər (fibrillər) prokollagen zəncirlərin aqreqasiyası zamanı əmələ gəlir. Bu fibrillər osteoqenezdə, sümüklərin böyüməsində kristalların mərkəzi rolunu oynayır. Kollagen liflər suda həll olmur. Lakin su ilə uzun müddət qızdırıldıqda uzun zülal zəncirinin destruksiyası nəticəsində kollagen həll olan jelatinə çevrilir. Kollagen mühüm zülallardan biri olub, sadə quruluşuna və tərkibinə görə zülalların öyrənilməsində qiymətli modeldir. Keratinə baxsaq, tükün və yunun makroskopik xassələri onun yüksək stabilliyini və həll olmamasını göstərir. Bu xüsusiyyətlər birinci növbədə polipeptid zəncirləri arasındakı çarpaz disulfid rabitələri sayının çoxluğu ilə müəyyən olunur. İnsan tükünün və yunun keratinində 11-12% sistein, yəni 3% kükürd var. Keratin mürəkkəb zülaldır. Oksidləşmə və reduksiya nəticəsində disulfid rabitələri qırıldıqda həll olunan maddə alınır ki, bundanda iki fraksiya – kükürdü az olan və kükürdlə zəngin



fraksiyalarını ayırmaq mümkündür. Birinci fibrilyar, ikinci isə qlobulyar molekulardan ibarətdir. Güman edilir ki, qlobulyar molekulalar keratin liflərdə tikiş rolunu oynayır. Başqa bir fibrilyar zülaldə - inək fibrionunda 40%-dən artıq qlisin vardır.

### **3.22. Nuklein turşularının biofizikası.**

#### **Nuklein turşularının molekulyar quruluşu**

Nuklein turşuları 4 müxtəlif nukleotiddən təşkil olunmuş polimerlərdir. Nukleotidlərin hər biri N-qlikozid rəbitəsi və pentoza (dezoksiriboza DNT-də və riboza RNT- də) ilə birləşmiş azot əsasında və pentozanın hər hansı bir spirt qrupunu ətərifikasiya edən fosfor turşusundan ibarətdir. DNT-də azot əsaslarını iki purin (adenin və quanin) və iki pirimidin (sitozin və timin) əsasları təşkil edir. RNT-də birinci üç əsas eynidir, timin isə urasil ilə əvəz olunub. Nukleotidlər pentozanın 5<sup>1</sup> və 3<sup>1</sup> halları arasındakı fosfodiefir rəbitələrinin köməyi ilə öz aralarında polinukleotid zənciri vasitəsilə birləşmişlər. Nukleotidlərin birləşmə ardıcılığı nuklein turşularının birinci quruluşunu təşkil edir. Zəncirin kənarında pentoza qalıqları yerləşir və onlardan biri 5<sup>1</sup> halında, obirisi isə 3<sup>1</sup> halında sərbəst və fosforlaşmış spirt qrupuna malik olur. Rentgen şüalarının difraksiya metodu ilə DNT-nin kristalloqrafik tədqiqatları göstərir ki, əsaslarda bir biri ilə aralarındakı hidrogen rəbitələri vasitəsi ilə birləşmişlər. Burada əsaslar ikiqat spiralın içərisində şəkər və fosfat qalıqları isə xaricdə yerləşir və bu quruluşu vintəbənzər pilləkənə oxşadır. Burada pentoza qalıqları və fosfatlar məhəccərləri, azot əsasları isə pillələri xatırladır.

DNT-nin ikinci, əsaslarının cütləşməsi spesifikdir. Bu spesifikasiylik həmişə bir zəncirin quanini ilə obiri zəncirin sitozeni, uyğun olaraq adenin və timin arasında özünü biruzə verir. Özü də birinci iki əsaslar öz aralarında üç hidrogen rəbitəsi, adenin və timin isə iki hidrogen rəbitəsi əmələ gətirirlər. Hidrogen rəbitələri çox zəif rəbitələrə aiddir. Onlar 100<sup>0</sup>C qızdırıldıqda, qələvi mühit yarandıqda və nəhayət kimyəvi agentlər tərəfindən parçalana bilərlər. DNT-də əsasların komplementar cütləşməsinin sübutunu, biologiyada XX əsrin ən fundamental ixtirası kimi qiymətləndirmək olar. Göstərilmişdir ki, komplementarlıq DNT- nin əsas xassəsi olan irsi informasiya daşıyıcılığı xüsusiyyətini təmin edir. Doğrudanda hüceyrənin bölünməsi zamanı DNT-nin replikasiyası kimi genetik informasiyanın



meydana çıxmasında iştirak edən bütün mexanizmlər belə qarşılıqlı təsirə əsaslanmışdır. Həmdə DNT-nin quruluşunun xarakteri və onun irsi informasiyanı daşması funksiyası bütün canlı orqanizmlərdə eynidir. RNT nadir hallarda irsi informasiyanın daşıyıcısı kimi çıxış edir və çox vaxt hüceyrədə başqa funksiyanı yerinə yetirir. Uyğun olaraq onun ikinci quruluşu DNT-yə nisbətən fərqli olub, onun funksiyasından asılıdır. Yalnız RNT-nin irsiliyin daşıyıcısı kimi çıxış etdiyi hallarda (bəzi virus və bakteriofaqlar) onlar DNT-yə oxşar cüt zəncirli quruluşa malik olurlar. Yerdə qalan bütün hallarda RNT zəif quruluşa malikdir və bir zəncirdən ibarətdir. Zəncirin ayrı-ayrı sahələri eyni molekulun müxtəlif hissələrindəki əsasların cütləşməsi yolu ilə iki zəncirli fraqmentlər əmələ gətirə bilər. Nuklein turşularının fəza quruluşu daha mürəkkəb şəkildə ikiqat komplementar şəkildə öz üzərinə qoyulması hesabına da həyata keçirilə bilər. Bu hal ya DNT zəncirləri arasındakı, ya da zülalların iştirakı ilə (xromosom və viruslarda DNT və RNT-yə malik olan virus və ribosomlarda RNT) zəif molekul daxili rabitələrlə stabilləşir.

### **3.23. İkiqat spiraldə molekul daxili qarşılıqlı təsir**

DNT-nin qoşalaşmış spiralının və RNT-nin cütləşmiş spiralı sahələrinin strukturları zəif qarşılıqlı təsirlərlə - hidrogen rabitələrlə, elektrostatik və dispersiya qarşılıqlı təsiri ilə müəyyən olunur. Sərbəst azot əsasları hidrogenlə birləşmiş bərk halda kompleks əmələ gətirir. Belə komplekslərin quruluşu bəzi hallarda müəyyən olunmuşdur. Uotson-Krik quruluşundan fərqli quruluşlarda aşkarlanmışdır. Çox maraqlıdır ki, məhlulda əsasların assosiyasiyası çox hallarda Uotson-Krik modelinə uyğun şəkildə baş verir. Hidrogen rabitələri QU, AQ və AS cütlərində deyil, AU, AT, QS (A- adenin, Q- qvanin, T- timin, S- sitorin, U- urasil) cütlərində əmələ gəlir. Bunun müqabilində qeyri-komplementar cütlü kristalları məhluldan almaq olmur. İkiqat spiralın ərimə temperaturu, yəni spiral-yumaq keçidinin temperaturu QS cütünün sayından xətti asılıdır. Bu o demək deyil ki, ikiqat spiralın energetikası bütünlüklə hidrogen rabitələri ilə müəyyən olunur. Mühitin temperaturu artırıldıqda DNT-nin əriməsi zamanı əsaslar arasındakı hidrogen rabitələrinə su molekulları daxil olunur. Ona görə də spiraldə və yumaqda hidrogen rabitələrinin enerjilərinin fərqi azdır. İkiqat spiralı sabitləşdirən başqa faktorlarda olmalıdır. Azot əsaslarının «üfüqi» qarşılıqlı təsiri ilə yanaşı ikiqat

spiralda onların müstəvisində əsasların qonşu cütlərə məxsus «şaquli» qarşılıqlı təsiri də mövcuddur. Bu komplanar əsaslar arasında yox, qonşu cütlər arasındakı qarşılıqlı təsir olub, ikiqat spiral boyunca əsaslara perpendikulyar istiqamətdə yönəlir. DNT-dəki azot əsasları arasındakı qarşılıqlı təsirin nəzəri hesablanması göstərdi ki, QS cütü arasındakı Van-der-Vaals qarşılıqlı təsiri (yəni dipol-dipol, induksion və dispersion) AT-dəkinə nisbətən daha effektivdir. Sonralar elektrostatik qarşılıqlı təsir daha mükəmməl öyrənilmiş və atom-atom potensiallarının köməyi ilə itələmə qüvvələri hesablandı. Atomların ümumi qarşılıqlı təsiri kimi üfüqi və şaquli qarşılıqlı təsirin enerjisinin hesablanması metodu işlənib hazırlandı. Atom və rabitələrdəki yük kvant kimyasının yaxınlaşdırma metodu vasitəsilə tapılır. Ən böyük enerji iki qonşu antiparalel SQ, QS cütlərinə aiddir. Burada rəqəmlər ona görə göstərilmişdir, onlar hələlik bəzən uzlaşmır və əks halda hesablanma metodundan asılı olur. Görünür, şaquli qarşılıqlı təsirin enerjisi müxtəlif cütlər üçün 40-60 kC/mol arasında dəyişir və bu hidrogen rabitəsinin enerjisindən nəzərəcarpacaq dərəcədə artıqdır.

### 3.24. DNT-nin denaturasiyası

Nuklein turşularının denaturasiyası ikiqat spiralın (DNT) və ya ikiqat spirallı sahələrin (RNT) dağılmasına gətirib çıxarır. Nativ DNT məhlulunun qızdırılması ikiqat spirallı statistik yumağa çevrilmiş iki zəncirə parçalanır. Bu zaman optik aktivlik və özlülük azalır, hipoxrom effekti itir, yəni 260 nm oblastında udma intensivliyi artır. İki zəncirə parçalanmanı CsCl qatılıq qradientində  $^{15}\text{N}$ -ə malik DNT-nin sentrifugalıdırılması ilə sübut etmək olar. Bu zaman DNT- məhlulunun qatılıq artır, çünki yumaqlar spirala nisbətən daha kompaktdır. Denaturasiya zamanı DNT-nin molekulyar kütləsi 2 dəfə artır. Yumaqların əmələgəlməsi elektron mikroskopunda müşahidə olunur. İkiqat spiralın sadə modeli homopolinukleotidlərin 2 komplementar zəncirləri ilə, məsələn, poli-A poli-U- ilə yaranır. Bu ikiqat spiral  $65^{\circ}\text{C}$ -də 0,15M NaCl məhlulunda pH 7,0-də əriməsi zamanı udma zolağının intensivliyi 260 nm yəni 34% artır. DNT-nin ərimə temperaturunun QS cütünün miqdarından xətti asılılığı ekstrapolyasiya yolu ilə, poli-AT üçün  $T_{\text{ərimə}} = 69^{\circ}\text{C}$ , poli-QS üçün  $110^{\circ}\text{C}$  kimi təyin edilmişdir, bu da uyğun sintetik polinukleotidlər üçün təcrübi qiymətlərlə uyğunlaşır ( $65^{\circ}\text{C}$  və  $104^{\circ}\text{C}$  uzlaşır). DNT-nin ərimə temperaturu məhlulun ion qüvvəsinin artması ilə artır,

təqribən kationların qatılığının loqarifmi ilə mütənasib olur. Bu artma aydındır: kationların qatılığı nəqədər böyük olsa, fosfat qruplarının mənfi yükü bir o qədər çox dərəcədə kompensasiya olunacaq və nəticədə komplementar zəncirlər arasındakı itələnmə azalacaq.

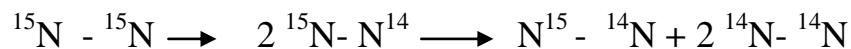
### 3.25. DNT-nin renaturasiyası

Denaturasiya olunmuş, yumağa bənzər təkqat DNT zəncirləri renaturasiya oluna, yəni yenidən ikiqat spiral əmələ gətirə bilirlər. DNT-nin renaturasiyası Marmur və Doti tərəfindən 1961-ci ildə kəşf olunmuş və öyrənilmişdir. Tədricən soyudulduqda denaturasiya olunmuş DNT-nin bir hissəsi, bioloji aktivliyi və hipoxrom effekti bərpa olunur. Əgər belə nümunəni yenidən T-ərimə temperaturundan kiçik temperatura qədər qızdırsaq, sürətlə soyudulduqdan sonra da denaturasiya olunmuş DNT-nin renaturasiyası baş verir. Renaturasiyanı sedimentasiyanın köməyi ilə CsCl sıxlıq qradientində sıxlığın dəyişməsinə əsasən müşahidə etmək mümkündür. Məsələn, nativ DNT-nin sıxlığı  $1,704 \text{ q/sm}^3$ , derenaturasiya olunmuş və həmin halda qızdırılmış DNT-də  $1,716 \text{ q/sm}^3$ , renaturasiya olunmuşda isə  $1,700 \text{ q/sm}^3$ -ə bərabərdir. Renaturasiya temperaturdan çox asılıdır. Renaturasiyada yumaqların açılması üçün kifayət qədər yüksək və ikiqat spiralın stabilləşməsi üçün kifayət qədər aşağı olan temperatur optimaldır. DNT-nin renaturasiyası  $67^\circ\text{C}$ -də  $80^\circ$  və  $50^\circ\text{C}$ -dəkinə nisbətən 2,5 dəfə sürətlə baş verir. Faq DNT-sinin renaturasiyası asan, bakterial nisbətən çətin, ali orqanizmlərdə isə qeyri-mümkündür. Bu da aydındır ki, dana timusundan, E.coli hüceyrəsindən və T2 faqından alınmış DNT nümunələrinin hamısının molekul kütləsi  $10^7$  olsaydı, onda birhüceyrəyə (və ya faq hissəciyinə) düşən DNT-nin müxtəlif molekullarının sayı  $10^6$ ,  $10^2$ , 10 olardı. Eyni kütlə qatılığında bu nümunələrin hər üçü komplementar zəncirlərin fərqli konsentrasiyalarına malik olardı və ali orqanizmin hüceyrəsindən alınan nümunədə DNT-nin denaturasiyası zamanı 2 belə zəncirin görüşmə ehtimalı çox kiçik olardı. Renaturasiya müxtəlif mənşəli DNT-dən hibrid ikiqat spirallaraalmağa imkan verir.

### 3.26. DNT-nin reduplikasiyası

Hüceyrənin bölünməsi zamanı genetik material işlənmiş, ikiqat DNT spiralının reduplikasiyası baş verir. Prinsipcə reduplikasiyanın üç mexanizmi

mümkündür: başlanğıc ikiqat spiralın törəndiyi konservativ və ona uyğun ikiqat törəmiş spirali; 2 ədəd ikiqat törəmiş spiralın hər birinin tərkibi bir yeni və birköhnə zəncirə malik olduğu yarımkonservativ; və nəhayət, başlanğıc materialın 2 törəmiş ikiqat spiralının 4 zənciri arasında bölündüyü dispers mexanizmi. 1958-ci ildə Meselson və Stal E.coli hüceyrələrinin bölünməsi zamanı nişanlanmış atomların və CsCl qatılıq qradientində sedimentasiyanın köməyi ilə DNT-nin reduplikasiyasını öyrənmişlər.  $^{15}\text{N}$  ilə nişanlanmış hüceyrə populyasiyası alınmışdır. Bu hüceyrələr tərkibində  $^{15}\text{N}$  olmayan lakin  $^{14}\text{N}$  olan mühitə keçirilərək orada çoxaldılmışdır. İlkin «uşaqlar» və «nəvələr» populyasiyalarından DNT molekulları ayrılmış və onların qatılığı, radioaktivliyi ölçülmüşdür.  $^{15}\text{N}$  nişanlanmış ilkin DNT-dən böyük qatılığa malik olmuşdur. «Uşaqların» DNT-si yarıya qədər nişanlanmışdır və onun qatılığı  $^{15}\text{N}$  və  $^{14}\text{N}$ -DNT-qatılıqlarının orta qiymətinə bərabər olmuşdur. Nəhayət «nəvələr» - in DNT-si sedimentasiya zamanı 2 zonaya - törəmə DNT-si ilə eyni yarıya qədər nişanlanmış və nişanlanmamış DNT zonasına bölünmüşdür. Bunu sxematik olaraq belə göstərmək olar.



Bu nəticələr yarımkonservativ mexanizmlərə uyğun gəlir. Reduplikasiya ilkin ikiqat spiralın açılmasını tələb edir. Replikativ sintez DNT-polimerazanın bilavasitə iştirakı ilə baş verir ki, bu da görünür ikiqat spiral boyunca yerini dəyişərək, spiralları açır və yeni zəncirlər yaradır. FX174, bir sap şəkilli DNT-yə malikdir. Müəyyən olunmuşdur ki, bu faqın çoxalması replikativ mərhələdən keçir və burada da DNT ikispirallı olur və belə halda ikiqat spiral replikasiya olunur. Bu virusların RNT-lərinə də aiddir. Bunların reduplikasiyası zamanı aralıq iki spirallı quruluş meydana çıxır.

## FƏSİL 4. MEMBRAN PROSESLƏRİNİN BIOFİZİKASI

Membran prosesləri dedikdə bioloji membranlarda baş verən, ayrı-ayrı mərhələləri konkret elementar qarşılıqlı təsirlərdən ibarət olan bioloji proseslər başa düşülür. Bu bioloji proseslər hüceyrə və hüceyrə orqanoidi səviyyəsində həyata keçirildiyindən onları hüceyrə prosesləri adlandırmaq qəbul olunub. Ona görə də mövcud ədəbiyyatda hüceyrə proseslərinin biofizikası və ya membran proseslərinin biofizikası eyni mənalı terminlər kimi işlədilir. Dərsləyin bu bölməsində membran proseslərinin dəqiq şəkildə qərarlaşdırılmış qanunları və qanunauyğunluqlarının müasir şərhini verilmişdir.

Membran prosesləri canlı orqanizmin həyat fəaliyyətindəki ən vacib proseslərdir. Bu fundamental proseslər aşağıdakılardır: enerji sintezi, informasiyanın qəbulu və ötürülməsi, maddə daşınması. Bu proseslərin icrası zamanı bioloji membranlar hüceyrələrin bir sıra vacib funksiyalarının həyata keçməsində bilavasitə iştirak edirlər. Bunlara ilk növbədə hüceyrədaxili mühitin turşuluğunun tənzimlənməsi, hüceyrədaxili fazalar arasında çəpər funksiyasının yerinə yetirilməsi, bir sıra oksidləşmə-reduksiya proseslərinin həyata keçirilməsi üçün şəraitin yaradılması daxildir.

Bütün dinamik sistemlər kimi bioloji membranların da funksiyaları onların quruluşları ilə sıx əlaqəlidir. Ona görə də bu bölmənin şərhinə biomembranların molekulyar təşkili və quruluş modellərinin xüsusiyyətlərinin açıqlanmasından başlayacağıq.

### 4.1. Bioloji membranların molekulyar təşkili

Çox mötəbər lüğətlərdə membran sözünün bir-birinə yaxın olmayan mənasına rast gəlmək olar. Bunlardan birincisi yarımnüfuzetdirici pərdə, ikincisi isə bütöv bir varlığı əhatə edən deməkdir. Biomembran üçün bu cür adların daxil edilməsi onların daşdıqları funksiyalarla əlaqədardır. Yuxarıda qeyd olunduğu kimi, biomembranların çəpər funksiyaları onların bəzi ionlara görə nüfuzetdirici, bəzilərinə görə isə nüfuzetdirici olmaması ilə əlaqədardır. Biomembranların bu funksiyası onların adlarının birinci mənasını əks etdirir. Biomembranların adlarının ikinci mənasını əks etdirən xassəsi isə bütün hüceyrələrin və əksər hüceyrə orqanoidlərinin onlarla əhatə olunmasıdır. Həqiqət nəminə qeyd etmək lazımdır ki,

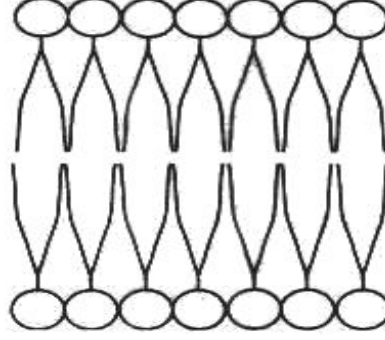
biomembranların mövcudluğu fikri onlar barədə yəqin təcrübə nəticələrinin alınmasından xeyli əvvəl, 1905-ci ildə alman fizioloqu Berşteyn tərəfindən söylənilmişdir. Berşteynə görə bütün hüceyrələr olduqca nazik, piy təbiətli maddə qatı ilə əhatə olunmuşdur. Hal-hazırda məlumdur ki, piy təbiətli maddədən təşkil olunmuş bu qat hüceyrə membranı (plazmatik membran) adlanır və onların qalınlığı 6-8 nm hədudlarındadır. Sonralar bitki hüceyrələrinin vakuollarının da membranla əhatə olunduğu aşkarlandı. Bu membranlar tonoplast və ya ümumiləşdirilmiş şəkildə vakuolyar membranlar adlanırlar.

Biomembranların tərkibi barədə ilkin, yəqin təcrübə nəticələr 1925-ci ildə alman biokimyəçiləri Qorter və Qrendel tərəfindən alınmışdır. Bu tədqiqatçılar biokimyəvi yolla insan qanının eritrositlərinin membranını ayıraraq, sınaq şüşəsində membran preparatı almağa müvəffəq olmuşlar. Bu preparatın əsasən polyar lipidlərdən təşkil olunduğu müəyyən edildi. Membran preparatının əsasını polyar lipidlər təşkil etdiyi üçün, preparatı suyun səthinə əlavə etdikdə su molekulları ilə qarşılıqlı təsir nəticəsində membran preparatı qalınlığı bir molekulun diametrinə bərabər monomolekulyar təbəqə formalaşdırılmışdır. Mövcud üsullarla bu monomolekulyar təbəqənin sahəsi ölçüldükdə, preparatın su səthində tutduğu sahənin eritrositlərin səth sahələrinin cəmindən 2 dəfə çox olduğu müəyyənləşdirildi. Bu fakt bioloji membranların ikiqat lipid təbəqəsindən təşkil olduğunu göstərdi. Bioloji membranların bu cür formalaşmasının səbəbi ondan ibarətdir ki, biomembranlar həmişə sulu mühitlə əhatə olunublar. Onların formalaşmasında əsas rolu su molekulları ilə lipid molekulları arasında olan, elektrostatik təbiətli, hidrofob qarşılıqlı təsir oynayır. Belə ki, biomembranların strukturlarında lipid molekulları öz polyar başlıqları ilə sulu mühitə, hidrofob hissələri ilə bir-birinə tərəf yönəlmiş olurlar. Bu cür təsvir olunan ikiqat lipid təbəqəsi bioloji membranların molekulyar təşkilinin güman olunduğu birinci quruluş modelidir (şəkil 4.1.1).

Bioloji membranların əsasən ikiqat lipid təbəqəsindən təşkil olunduğu Amerika fiziki Koulun ölçmələrində təsdiqləndi. Koul 1928-ci ildə elektrometrik üsulla *Nitella* hüceyrələrinin plazmatik membranlarının elektrik tutumunu ölçərkən, bu kəmiyyət üçün  $C_m=1\text{mkF}\cdot\text{sm}^{-2}$  almışdır. Koul *Nitella*-nın plazmatik membranını müstəvi kondensator hesab edərək (biomembranların qalınlığı çox kiçik olduğu üçün bu fərziyyə real və qəbul olunandır), onun dielektrik



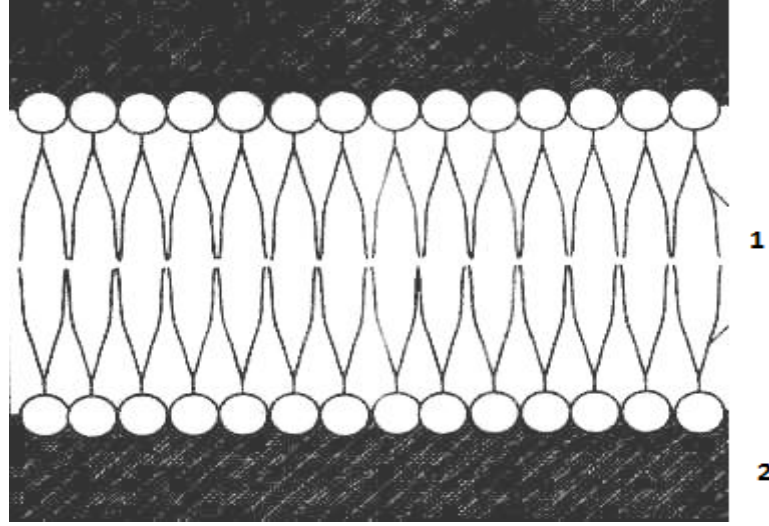
nüfuzluğunu ( $\varepsilon$ ) və qalınlığını ( $d$ ) hesablamışdır. Koulun hesabatlarından bu kəmiyyətlər üçün  $\varepsilon \approx 2,5$ ,  $d \approx 6$  nm alınmışdır. Dielektrik nüfuzluğunun alınmış qiyməti biomembranların doğrudan da əsasən lipidlərdən təşkil olunduğunu göstərdi.



**Şəkil 4.1.1. Bioloji membranların lipid bitəbəqəsindən təşkil olunduğunu göstərən quruluş modeli. Lipid molekullarının hidrofob hissələri bir-birinə, hidrofil hissələri isə su fazalarına yönəlmişdir. Burada dairəciklərlə lipid molekullarının polyar başlıqları, xətlərlə əlaqələndirici zəncir və karbohidrat hissələri göstərilmişdir**

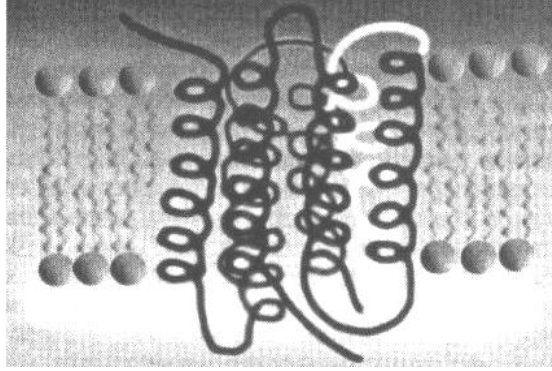
Ümumiyyətlə, Koulun ölçmələrində biomembranların xarakteristikaları üçün alınmış həmin qiymətlər öz aktuallıqlarını bu günə qədər saxlayırlar. Başqa sözlə, bu kəmiyyətlərin hal-hazırda ən müasir üsullarla ölçülmüş qiymətləri Koulun ölçmələrində alınmış qiymətlərdən ciddi fərqlənmir. Lakin biomembranların təklif olunmuş ilkin modeli tezliklə ciddi dəyişikliyə uğradı. 1943-cü ildə Daniyelli və Davsonun ölçmələrindən aşkar edildi ki, təmiz lipidlərdən təşkil olunmuş bitəbəqənin səthi gərilmə əmsalı biomembranların səthi gərilmə əmsalından çox-çox böyükdür. Təmiz lipidlərdən təşkil olunmuş bitəbəqənin səthinə səthi aktiv maddənin əlavə olunması, onların səthi gərilmə əmsalını membran preparatının səthi gərilmə əmsalı səviyyəsinə qədər azaltmışdır. Bu təcrübi fakt biomembranların strukturunda lipid bitəbəqəsinin səthi gərilmə əmsalını azaldan struktur komponentinin varlığını sübuta yetirdi. Bioloji maddələrin təbiətinə müvafiq olaraq bu maddələr zülallardan ibarət olmalıdır. Bu fərziyyə təcrübələrlə təsdiqə yetirildi. Beləliklə, bioloji membranların molekulyar təşkilinin ilkin modelinə ciddi düzəliş edildi və bununla bioloji membranların yeni quruluş modeli təklif olundu (şəkil 4.1.2).





**Şəkil 4.1.2. Bioloji membranların “yaxma” modeli. 1-biomembranların lipid, 2-zülal fazaları. Membran lipidlərinin polyar başlıqları dairəciklərlə, hidrofob hissələri xətlərlə göstərilmişdir.**

Həmin modelə görə biomembranların əsasını lipid bitəbəqəsi təşkil edir. Biomembranların zülal fazası isə onun səthinə yaxılmışdır. Bu səbəbdən biomembranların bu modeli elmi ədəbiyyatda «yaxma» («sandwich») modeli adlanır. Bu modelə əsasən güman olunur ki, lipidlərin səthi ilə membran zülallarının əlaqəsində elektrostatik qarşılıqlı təsir üstünlük təşkil edir. Lakin biomembranların molekulyar təşkili üçün təklif edilmiş bu model də mükəmməl model statusu ala bilmədi. 1956-cı ildə Daniyelli və Şteynin ölçmələrindən sonra məlum oldu ki, bioloji membranların elektrik keçiriciliyi üzərinə səthi aktiv maddələr əlavə edilmiş lipid bitəbəqəsinin elektrik keçiriciliyindən bir neçə tərtib böyükdür. Ona görə də biomembranlar onların keçiriciliyini artıran, membranın iki tərəfi arasında cərəyanın sərbəst keçməsinə təmin edən struktur elementinə malik olmalıdır. Hal-hazırda bu struktur elementinin bir neçə formasının mövcud olduğu müəyyən edilmişdir. Bələliklə, biomembranların molekulyar təşkilinə yeni variantda - onların keçiriciliyini artıran, daha aydın desək onların hər iki tərəfi arasında müntəzəm elektrik rəbitəsini təmin edən struktur elementi daxil edilməlidir. Adi məntiqə əsasən bu struktur elementi zülallardan təşkil olunmalıdır və həmin elementlər Daniyelli və Şteyn tərəindən «sızmanın məhdudlaşdırıcıları» adlandırılmışdır. Beləliklə, yeni düzəlişdən sonra bioloji membranların molekulyar təşkili aşağıdakı şəkildə göstərilirdiyi kimi olmalıdır (şəkil 4.1.3).



**Şəkil 4.1.3. Biomembranların Danielli və Şteyn tərəfindən təklif olunmuş modeli. 1-biomembranların lipid, 2-zülal fazaları.**

Artıq məlum olmuşdur ki, «sızmanın məhdudlaşdırıcıları» rolunda bir sıra struktur elementi ola bilər. Bunlara ilk növbədə potensialdan asılı keçiriciliyə malik ion kanalları, ion nasoslari, akvaporinlər, qeyri-selektiv daşınma yolları daxildir. Bunlardan başqa biomembranlarda həmçinin, onların keçiriciliyini artıran şəkər və aminturşularının daşınma yolları mövcuddur. Bütün bunlarla yanaşı, əslində, biomembranlar daha mürəkkəb quruluşa malikdirlər və tədqiqatlar bioloji membranların yeni-yeni komponentlərini və xarakteristikalarını aşkar etməkdədir. Bioloji membranların molekulyar təşkilini daha obyektiv surətdə təsvir edən onların mozaika modelidir. Mozaika modeli bir sıra nüfuzlu tədqiqatçıların (Daniyelli, Şteyn, Qrin, Bryüker, Sinqer, Nikolson, Kaqava, Bergelson və i.a.) çoxillik tədqiqatlarının nəticəsində qərarlaşdırılmışdır və mükəmməlləşdirilməsi hal-hazırda davam etməkdədir.

### **4.2. Mozaika modeli**

Bu modelə görə bioloji membranlar mütəhərrik, dinamik sistemlərdir. Mozaika modelinin əsas müəllifləri olan Sinqer və Nikolsonun obrazlı ifadəsinə əsasən «bioloji membranlar lipid dənizində üzən zülallardan ibarət aysberqləri xatırladırlar». Modelə görə güman edilir ki, membranların strukturunun əsası lipidlərdən ibarətdir. Fizioloji temperatur diapazonunda lipidlərin karbohidrat hissələrinin bitəbəqə daxilində maye halda olduğu təsdiqlənir. Alınmış nəticələr lipid molekullarının ümumiyyətlə mütəhərrik halda olduğunu göstərir. Başqa sözlə, lipid molekulları monotəbəqə hüdudlarında tangensial istiqamətdə daimi

hərəkətdədir. Lipid molekullarının bu hərəkəti molekulların diffuziya sürəti ilə ( $5 \cdot 10^{-6}$  m/s) baş verdiyi üçün lateral diffuziya adlanır.

Lipid molekullarının diffuziya sürətini onların diffuziya əmsallarını təyin etməklə hesablamaq olar. Lipidlərə nişanlaşmış atomlar daxil edib onların lateral diffuziya əmsalını

$$D = \frac{v_c a^2}{12c} \quad (4.2.1)$$

düsturundan tapmaq olar. Burada  $v_c$ -molekulların toqquşma tezliyi,  $c$ -nişanlaşmış atomların konsentrasiyası,  $\bar{a}$  -lipid molekulları arasında orta məsafədir. Lipid molekullarının diffuziya əmsalı üçün ölçmələrdən alınmış kəmiyyət  $10^{-8}$  sm<sup>2</sup>/san tərtibinə malikdir.

Lateral diffuziyadan başqa lipid molekullarının bitəbəqə həddlərində bir monotəbəqədən digərinə keçməsi də baş verir. Lipid molekullarının bitəbəqədə bu cür yerdəyişmələri flip-flop keçidlər adlanır və lipid molekullarının dönmə sürəti 5 dəf/saat həddlərində olur. Bu kəmiyyəti lipid molekullarının lateral diffuziya sürəti ilə müqayisə etsək görürük ki, lateral diffuziya sürəti flip-flop keçidlərin sürətindən  $10^{10}$  dəfə böyükdür.

Nüvə maqnit rezonansı (NMR) və elektron-paramaqnit rezonansı (EPR) metodlarının membran lipidlərinin quruluşunun öyrənilməsinə yönəldilmiş ölçmələri göstərdi ki, biomembranların qalınlığı onların təşkil olunduğu lipid molekullarının ikiqat uzunluğundan azdır. Bu fakt onu göstərir ki, bilipid təbəqələrində lipid molekullarının karbohidrat zənciri düzlənmiş halda deyil, büküklərə malikdir. Həmin büküklər karbohidrat zəncirində kənar qrupların qarşılıqlı təsiri nəticəsində molekulun öz oxu ətrafında burulmasının nəticəsində meydana çıxır. Burada –C-C- rabitəsi ətrafında burulma enerjisi 8-15 kC/mol, -C=C- rabitəsi ətrafında burulma enerjisi 150 kC/mol həddlərindədir və bu burulma ikiqat rabitənin qırılması ilə nəticələnir. Beləliklə, lipid molekulları bilipid təbəqəsində müxtəlif izomer halında olurlar.

Lipid molekullarının karbohidrat zəncirində qonşu molekullarla qarşılıqlı təsir nəticəsində ilgəklər meydana çıxır. Bu ilgəklər elmi ədəbiyyatda «kinklər» adlanırlar. Müəyyən şəraitdə kinklərə malik molekullar bir yerə toplanaraq struktur defektləri şəklində yığımlar əmələ gətirirlər. Bu yığımlar klaster adlanır.

Mozaika modelinə görə biomembranların quru maddələrinin orta hesabla 50%-ni təşkil edən funksional zülallar iki sinfə bölünürlər – periferik və inteqral

zülallar. Periferik zülallar funksional zülalların 20-30%-ni təşkil edir. Periferik zülallar bilipid təbəqəsinin yalnız səthi ilə qarşılıqlı təsirdə olan zülallardır. Bu zülalların lipid bitəbəqəsinin səthi ilə qarşılıqlı təsirində elektrostatik qarşılıqlı təsirin payı ən böyükdür.

Qismən və ya tamamilə lipid bitəbəqəsinə nüfuz edən funksional zülallar inteqral zülallar adlanırlar. Bu zülalların bəziləri (ion nasoslari və ion kanalları) lipid bitəbəqəsinə nüfuz edərək onun bir tərəfindən digər tərəfinə keçir. Bu funksional zülallar tikici zülallar adlanırlar.

Qərarlaşdırılmış faktlar membran zülallarının da müntəzəm hərəkət halında olduğunu göstərir. Başqa sözlə lipid molekullarının lateral diffuziyası kimi, biomembranların zülal komponentləri də lipid fazasının daxilində diffuziya hərəkəti edirlər. Membran zülallarının diffuziya əmsalı

$$D_z = \frac{1}{\pi} \frac{S_l}{S_z} D_l \quad (4.2.2)$$

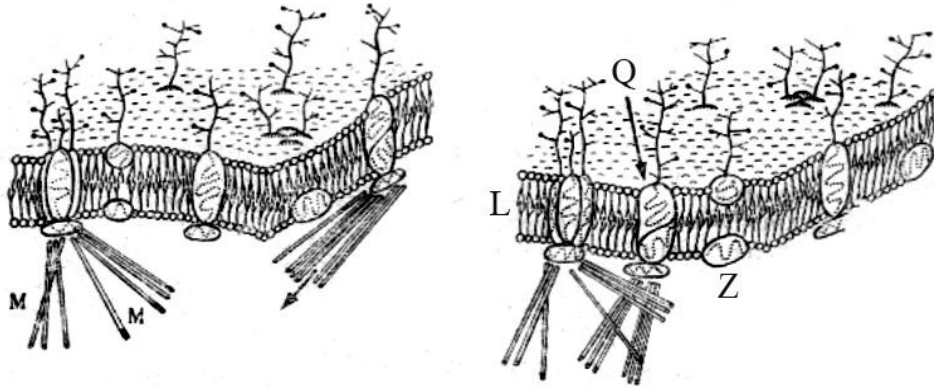
düsturundan təyin edilə bilər. Burada  $S_z$ ,  $S_l$  membranın səthində zülal və lipidlərin tutduğu sahələr,  $D_z$ ,  $D_l$ -zülal qlobulları və membran lipidlərinin molekullarının diffuziya əmsallarıdır. Membran zülallarının molekulyar kütləsi üçün alınan orta kəmiyyət  $10^5$  dalton tərtibindədir. Zülalın molekulyar kütləsini nəzərə almaqla diffuziya əmsalının hesablanmış qiyməti  $3 \cdot 10^{-10} \text{sm}^2/\text{san}$  ətrafında alınır. Bu o deməkdir ki, zülal molekullarının diffuziya sürəti lipid molekullarının diffuziya sürətindən 2 tərtib kiçikdir.

Qeyd etmək vacibdir ki, biomembranların funksional zülalları biokimyəvi çevrilmələrin fermentləri və ya oksidləşmə-reduksiya proseslərində elektron ötürücüləri, maddə daşınması (mütəhərrik daşıyıcılar, ion kanalları-darvaza mexanizmi, ion nasoslari), biomembranların mütəhərrikliyini təmin etmək, reseptor funksiyalara malikdir. Biomembranların funksional zülallarla yanaşı həmçinin, struktur zülalları da mövcuddur. Bu zülallar biomembranların strukturlarının tamlığını təmin edirlər. Membran zülallarının fəza quruluşu əksər hallarda  $\alpha$ -spiral halında olur. Bu spiralın uzunluğu 3-4 nm təşkil edir. Çox nadir hallarda biomembranların tərkibində  $\beta$ -strukturlu zülallara da rast gəlinir.

NMR ölçmə metodu vasitəsi ilə membran preparatının tərkibində bilipid təbəqəsinin lipidlərindən olmayan lipidlər aşkar edilmişdir. Bu lipidlər annulyar

lipidlər adlandırılmışdır. Tədqiqatlarla qərarlaşdırılmışdır ki, bu lipidlər biomembranların mütəhərrikiyini təmin edən mikroborucuqlar və mikrofilomentlərin əhatəsində mövcud olurlar. «Annular» - ingilis sözü olub həlqəvari, əhatə edən kimi tərcümə olunur. Məsələn burasındadır ki, bilipid təbiətli olmayan bu lipidlər məhz mikrofilomentlər və mikroborucuqları əhatə etdikləri üçün belə adlandırılmışdır (şəkil 4.2.1).

Mikrofilomentlər və ya mikroiplər zülallardan təşkil olmaqla üç tipə bölünür. Bunlardan birincisi - 5 nm diametrli aktin ipinə eukariot hüceyrələrinin əksəriyyətində rast gəlinir. İkinci tip filomentlər aktin tipindən xeyli böyük diametrə malik miozin filomentidir.



**Şəkil 4.2.1. Bioloji membranların qlikoproteinlərin müxtəlif paylanma hallarında mozaika modeli. Oxlar qlikoproteinlərə yönəlmişdir. M-mikrofilomentlər və mikroborucuqları göstərir, L-membranın lipid fazası, Z-membran zülalları, Q-qlikoproteinlər.**

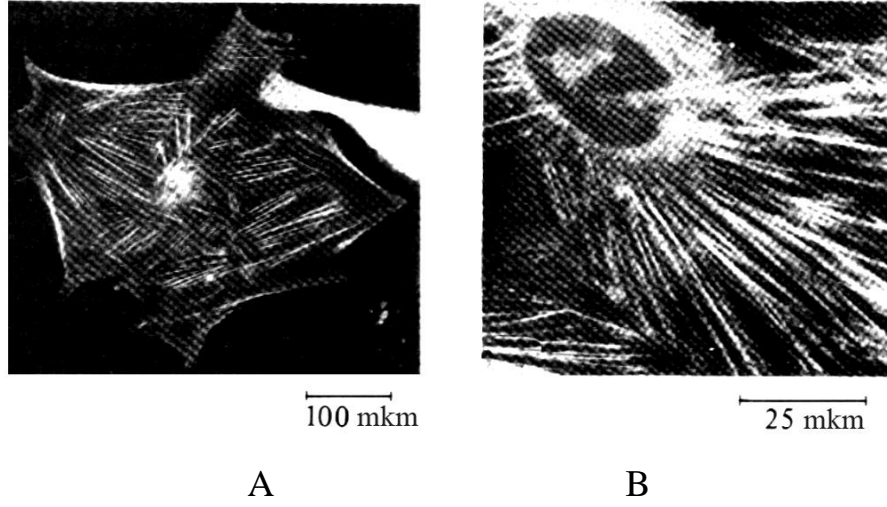
Miozin ipi skelet əzələsinin əsas komponentidir. Filomentlərdə aktin və miozin əksər halda eyni zamanda mövcud olurlar. Üçüncü tip filomentlər 10 nm diametrə malik olmaqla əksər hüceyrələrdə rast gəlinir (şəkil 4.2.2; 4.2.3). Bu filomentlər tubulindən təşkil olunub.

Biomembranların mütəhərrikiyini təmin edən mikroborucuqlar 25 nm diametrli (şəkil 4.2.3) 13 ədəd zülal molekulu zəncirindən təşkil olunmuş, içərisi boş, silindirik formalı quruluşa malikdir.

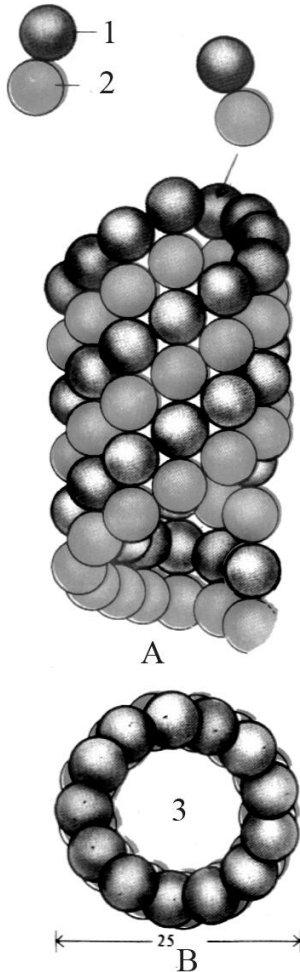
Membran preparatlarında bu zülallardan başqa oliqosaxarid qalıqlarına da rast gəlmək olar. Ona görə də bütün şərh olunmuşları nəzərə alan dinamik quruluşlu membran modeli göstərilən elementlərin hamısını özündə əks



etdirməlidir. Qeyd etmək vacibdir ki, tubulin zülalından ibarət mikroborucuqlara da də rast gəlinir.



**Şəkil 4.2.2. A-birləşdirici toxumanın xüsusi hüceyrələrinin fibroblastlarında aktin və miozin ipləri. Bu iplər flüoresent markeri vasitəsi ilə aşkar edilmişdir. B-nüvənin ətrafında miozin mikrofilamentləri.**

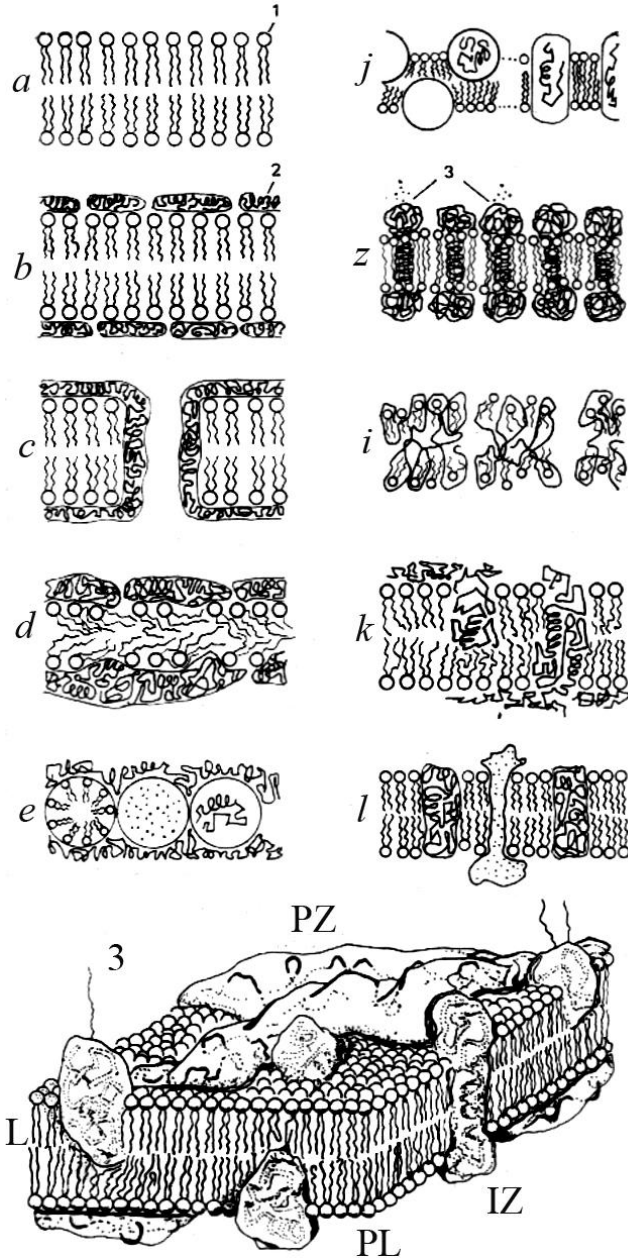


**Şəkil 4.2.3. (1) və (2) tubulindən yığılmış mikroborucuq (A). B-mikroborucuğun kəsiyi. 3-spiral şəkilli mikroborucuğun ortasında boşluq Mikroborucuqlar bir-birinə sarılmış 13 mikrofilament spiralından ibarətdir. Onlar hüceyrənin bölünməsində, membranın mütəhərriqliyinin dəstəklənməsində, maddə daşınmasında iştirak etməklə yanaşı hüceyrənin sitoskeletini təşkil edirlər.**

Bu şərhin sonunda biomembranların ilkin və müasir quruluş modellərinin müqayisəli sxematik təsviri verilmişdir (şəkil 4.2.4).

### 4.3. Bioloji membranların faza keçidləri

Faza keçidləri dedikdə, verilmiş mühitin fiziki xassələrində baş verən əsaslı dəyişikliklər başa düşülür. Faza keçidləri zamanı maddənin aqrekat halının dəyişməsi, eyni aqrekat halında onun fiziki xassələrinin sıçrayışla dəyişməsi (məsələn, adi keçiricilik halından ifrat keçiricilik hala keçmə) baş verə bilər. Ümumiyyətlə, faza keçidləri çox mürəkkəb bir proses olub, özünəməxsus fiziki-kimyəvi hadisələrlə müşayiət olunur.



Şəkil 4.2.4 Bioloji membranların struktur modellərinin təsvirinin inkişaf mərhələlərinin ardıcılığı və plazmalemmaın mozaika modeli (PL). 1-fosfolipidlər, 2-polipeptid zənciri, 3-qlikoproteidlər. L-müntəzəm lipid fazası, PZ-periferik zülallar, IZ-inteqral zülallar.



Erenfestin təsnifatına görə faza keçidləri termodinamik potensialların birinci tərtib törəməsinin sıçrayışla dəyişdiyi birinci növ faza keçidinə və ikinci tərtib törəməsinin sıçrayışla dəyişdiyi ikinci növ faza keçidlərinə bölünürlər. Birinci növ faza keçidləri zamanı istiliyin udulması və ya şüalanması prosesi baş verir. İkinci növ faza keçidləri zamanı isə istiliyin udulması və ya şüalanması baş vermir. Maddələrin aqrekat halını saxlamaqla fiziki-kimyəvi xassələrini dəyişməsi ikinci növ faza keçididir.

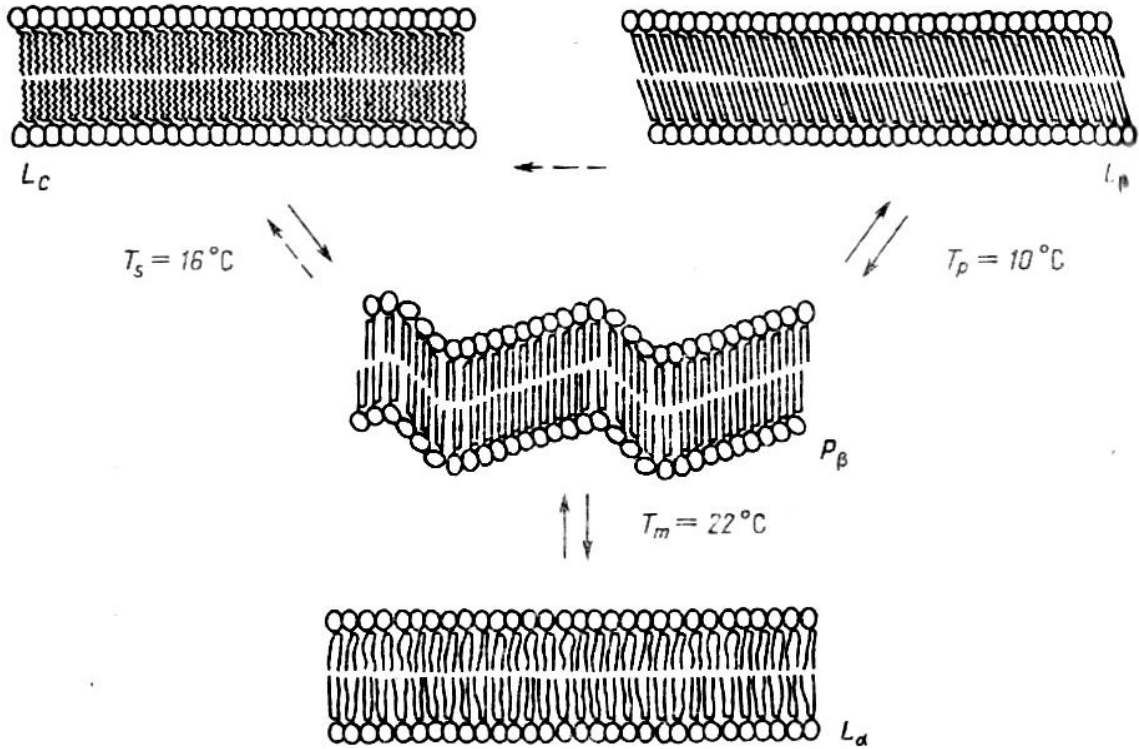
Bioloji membranlarda baş verən faza keçidləri əsasən membran lipidlərinin faza halının dəyişməsi ilə müşayiət olunur. Membran lipidlərinin faza halı temperaturdan kəskin asılı olduğu üçün onlarda baş verən faza keçidləri əsasən birinci növ faza keçidlərinə aid olunur.

Sulu mühitdə fosfolipidlər özlərini lamelyar, mitselyar, heksaqonal quruluşlu nizamlılıq nişanələrinə malik anizotrop maye kimi aparırlar. Bu hallar adətən, fosfolipidlərdə mövcud olan suyun miqdarından asılı olur. Fosfolipidlərin faza halının onların hidratlaşma dərəcəsindən asılılığı liotrop mezomorfizm, temperaturdan asılılığı isə termotrop mezomorfizm adlanır. Fosfolipidlərin bu xassələri qarşılıqlı əlaqəlidir. Belə ki, fosfolipidlərdə faza keçidinin baş verdiyi temperatur onların tərkibindəki suyun miqdarından asılıdır. Lipidlərin tərkibində suyun miqdarı müəyyən həddən aşağı olduqda onlar öz nizamlılığını faza keçidi temperaturundan yuxarı temperaturda belə saxlayırlar. Fosfolipidlərdə suyun miqdarı onların özlərinə birləşdirdiyi suyun miqdarından artıq olduqda faza keçidi temperaturu minimuma qədər azalır.

Liotrop mezomorfizm özünü membran lipidlərinin peroksidləşməsində daha aydın biruzə verir. Belə ki, bu hadisə lipid bitəbəqəsində suyun miqdarının artması ilə müşayiət olunur və bu zaman faza keçidi temperaturunun minimuma endiyinin şahidi olur. Lipidlərin hidratlaşması isə onlarda mövcud olan yükə malik qrupların miqdarından asılıdır.

Fizioloji temperatur diapazonunda faza keçidlərinin əsas nəticəsi biomembranların axıcılığının və ion nüfuzluğunun dəyişməsindən ibarət olur. Faza keçidinin baş verdiyi temperatur faza keçidi temperaturu adlanır. Təcrübələr göstərir ki, bioloji membranlarda faza keçidləri onların karbohidrat zəncirindəki –CH<sub>2</sub> qruplarının sayından asılıdır. Belə ki, zəncirdə bu qrupların sayının artıb-azalması faza keçidi temperaturunu azaldıb, artırır. Beləliklə, faza keçidi

temperaturu həm də karbohidrat zəncirinin uzunluğundan asılı olmuş olur. Aşağıda temperaturun təsiri ilə baş verən faza keçidlərinin sxematik təsviri verilmişdir (şəkil 4.3.1).



**Şəkil 4.3.1 Lamelyar bitəbəqənin 4 müxtəlif faza halının sxematik təsviri. Bitəbəqə dimiristoilfosfatidilxolin lipidindən formalaşdırılmışdır. Səlis oxlarla tez (5 dəq. ətrafında), qırıq oxlardan gec (aylarla) baş verən faza keçidləri göstərilmişdir.**

Faza keçidi temperaturuna həmçinin, karbohidrat zəncirindəki ikiqat rabitələrin təsiri böyükdür. Belə ki, ikiqat rabitəli karbohidrat zəncirləri –sis konfigurasiyada (daxili fırlanma enerjisinin maksimal halında) olduqları üçün karbohidrat zəncirində əyilmələr meydana çıxır. Bunun nəticəsində molekulların hidrofob oblastlarında qruplararası məsafə artır. Bu isə lipidlərin axıcılığını və bütünlükdə membranların nüfuzluğunu artırır.

Biomembranlarda baş verən əsas faza keçidi «gel-maye kristal» və əksinə baş verən keçidlərdir. Bu keçidlərdə temperaturun artması zamanı bitəbəqənin lipid molekullarının karbohidrat zəncirləri «trans» haldan tamamilə nizamsız (maye hala müvafiq) hala keçirlər. Bu zaman 1 molekulun membranda tutduğu sahə artır. Məsələn dipalmitiollesitin membranında 1 molekulun effektiv sahəsi 0,48-dən 0,58

$\text{nm}^2$ -ə qədər artır. Molekulların karbohidrat zəncirləri arasında məsafə 0,49-dan 0,53  $\text{nm}$ -ə qədər artır. Bunların nəticəsində membranın karbohidrat zənciri oblastında qalınlığı 0,5  $\text{nm}$  azalmış olur. Karbohidrat zəncirində kinklərin əmələ gəlməsi nəticəsində zəncirin effektiv uzunluğu 0,127  $\text{nm}$  azalmış olur.

Beləliklə, biomembranlarda karbohidrat (hidrofob) zəncirlərinin faza halı faza keçidləri zamanı kifayət qədər mütəhərriklə xarakterizə olunur. Bu mütəhərriklilik molekulda karbohidrat zəncirinin sonuna yaxınlaşdıqca artır. Membranın hidrofob zonasında özlülüyün azalması məhz həmin mütəhərrikliliyin artmasının nəticəsidir.

Qeyd etmək vacibdir ki, bu aspektdə kifayət qədər çoxlu eksperimental faktlar qərarlaşdırılmışdır. Təəssüflə qeyd olunmalıdır ki, hələlik biomembranların faza keçidlərini tam təsvir edən yetkin nəzəriyyə işlənməmişdir. Ümumiyyətlə, faza keçidlərinin universal nəzəriyyəsinin işlənməməsi fiziki nöqtəyi-nəzərdən həlli çətin olan məsələlərdəndir. Lakin bu o demək deyildir ki, faza keçidlərinin ümumi nəzəriyyəsinin qurulmasına heç bir cəhd göstərilməmişdir.

Binar birkomponentli mühit üçün həm birinci, həm də ikinci növ faza keçidlərini kifayət qədər yüksək dəqiqliklə təsvir edən nəzəriyyələr Frenkel və Erenfest tərəfindən (termodinamik nəzəriyyələr) qurulmuşdur. Lakin, yuxarıda qeyd edildiyi kimi bioloji membranlar çoxkomponentli, heterogen, dinamik sistemlərdir. Bu səbəbdən bioloji membranlara həmin nəzəriyyələrin tətbiqi çətinləşir. Dəqiq ölçmələr göstərir ki, biomembranların hidrofob zonasında axıcılıq gücləndikdə karbohidrat zəncirindəki kinklər zəncir boyu yerlərini dəyişə bilirlər və bu sürüşmə növbəti  $-C-C-$  rabitəsinin molekulun oxu ətrafında  $120^\circ$  fırlanması nəticəsində baş verir. Kink yeni vəziyyətə keçdikdə 0,13  $\text{nm}$  sürüşmüş olur. Kinklərin karbohidrat zənciri boyunca sürüşməsinə onlara məxsus diffuziya kimi qəbul etsək, hesabatdan onların diffuziya əmsalı üçün

$$D_k = \frac{v_k}{2}(\Delta L)^2 \quad (4.3.1)$$

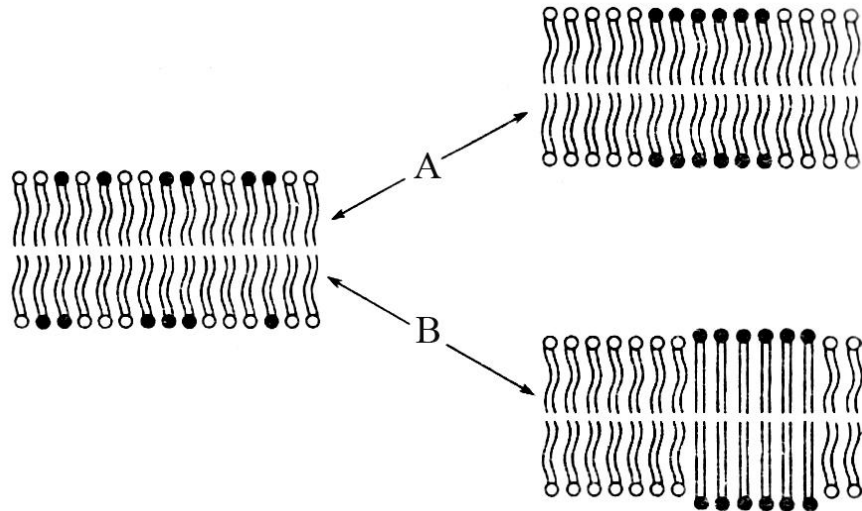
alınır. Burada  $v_k$ -kinkin yeni vəziyyətə sıçrama tezliyi,  $\Delta L$ -bir sıçrayış addımıdır. Kinklərin sıçrayış tezliyi kimi qoş-izomerləşmə tezliyini qəbul etsək ( $\sim 10^{10} \text{ san}^{-1}$ ), onda kinklərin diffuziyası üçün eksperimentlə uzlaşan  $D_k \sim 10^{-5} \text{ sm}^2/\text{san}$  qiyməti alınır. Diffuziya əmsalının bu qiyməti lipidlərdən su, oksigen və digər xırda molekulların nüfuzluq əmsalını təsdiq edir. Belə ki, güman olunur ki, bu xırda molekullar hidrofob zonadan kinklərin əmələ gətirdiyi sərbəst həcm vasitəsi ilə

daşınırlar.

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, bioloji membranlar çox mürəkkəb sistemlər olduğu üçün onlarda baş verən faza keçidlərinin nəzəriyyəsi indiyə qədər işlənməmiş qalmışdır. Lakin biomembranların lipidlərində faza keçidlərini təsvir edən nəzəriyyənin qurulmasına Nayql tərəfindən (1973-cü ildə) cəhd göstərilmişdir. Lipidlərin fırlanma izomerləşməsi nəzəriyyəsinə əsaslanan modelə görə faza keçidi istiliyinin hesablanmış və ölçülmüş qiymətləri bir-birinə yaxın olmuşdur.

Daha mükəmməl nəzəriyyə Marçeli tərəfindən 1974-cü ildə təklif olunmuşdur. Bu nəzəriyyədə daha çox parametrlər nəzərə alınaraq, karbohidrat zəncirinin enerjisinin onun konfigurasiyasından asılılığı nümayiş etdirilmişdir. Marçeli nəzəriyyəsindən faza keçidi temperaturu və keçidin istilik effektinin hesablanmış qiymətləri təcrübi nəticələrə çox yaxın olmuşdur. Bu adları çəkilməmiş kəmiyyətlərə mühitin çoxlu sayda faktorlarının təsirinin olduğu təcrübələr vasitəsi ilə nümayiş etdirilmişdir.

Yekunda qeyd etmək lazımdır ki, bioloji membranlarda faza keçidindən başqa müxtəlif faktorların təsiri ilə eyni tip lipidlərin struktur defektləri şəklində yığımları formalaşır. Bu proses faza ayrılımları adlanır (şəkil 4.3.2). Faza ayrılımlarını temperatur, pH, ikivalentli kationlar, səthi aktiv maddələr və s. doğura bilirlər.



**Şəkil 4.3.2. Heterogen bitəbəqdə faza ayrılımları: A-temperaturun təsiri ilə faza ayrılması, B-faza keçidi ilə müşayiət olunan faza ayrılması.**

### 4.4. Bioloji membranlarda molekulyar qarşılıqlı təsirlərin tipləri

Bioloji membranlar tərkib nöqtəyi-nəzərdən heterogen sistemlərdir. Bu heterogenlik özünü lipid təbəqələrinin monotəbəqələrində mövcud olan lipid tərkibinin müxtəlifliyində, monotəbəqələrin tərkibinə daxil olan zülal komponentlərinin müxtəlifliyində, oliqosaxarid qruplarının monotəbəqələrin tərkibində iştirak etməsi və ya etməməsində və s.-də biruzə verir. Bu isə biomembranların daxilində baş verən molekullararası qarşılıqlı təsirin dəqiq fiziki və riyazi təsvirini, həmçinin təsnifatını çətinləşdirir. Bununla yanaşı, həmin strukturlarda baş verən əsas qarşılıqlı təsirləri təsnifatlaşdırmaq və həmin qarşılıqlı təsirlər haqqında ümumiləşdirilmiş qanunauyğunluqları təsvir etmək mümkün olur. Bu qarşılıqlı təsirlərdən önəmliləri lipid-zülal və zülal-lipid qarşılıqlı təsirləridir. Bu qarşılıqlı təsirlərdən başqa biomembranlarda həm də lipid-lipid və zülal-zülal qarşılıqlı təsirləri də mümkündür.

Lipid-lipid qarşılıqlı təsirin meydana çıxmasının əsas səbəbi membran lipidlərinin qeyri-bircinsliyidir. Belə ki, bircins lipidlərdə hər bir molekula qonşu molekul tərəfindən təsir edən qüvvələr bir-birlərini kompensə etmiş olur. Lakin lipidlər qeyri-bircins olduqda bu cür kompensasiya mümkün olmur. Qeyd etmək vacibdir ki, biomembranlarda lipid molekullarının polyar hissələri zülallar və ya su fazası ilə təmasda olduğundan lipid molekullarının özlərinin arasında baş verən qarşılıqlı təsir, əsasən, onların karbohidrat (hidrofob) zəncirləri arasındakı qarşılıqlı təsirdən ibarət olur. Bu qarşılıqlı təsir əsasən dispersion qarşılıqlı təsirdən ibarət olub, karbohidrat zəncirlərinin uzunluqları çox fərqləndikcə daha effektiv olur.

Lipid-zülal qarşılıqlı təsirində dispersion, elektrostatik qarşılıqlı təsir və hidrogen rabitəsi ön planda olur. Bu qarşılıqlı təsir tiplərindən başqa konkret hallarda qarşılıqlı təsirin digər tipləri də effektiv ola bilər. Lipid-zülal qarşılıqlı təsiri adətən membran zülallarının lipid mono- və bitəbəqəsi, həm də bilavasitə lipid molekulları vasitəsi ilə qarşılıqlı təsir kimi təsnifatlaşdırılır. Membran zülalları ilə lipid monotəbəqəsi arasında elektrostatik qarşılıqlı təsir, zülalların izoelektrik nöqtəsindən uzaqlaşması zamanı onların lipidlərin səthinə sorbsiyasındakı ciddi dəyişmə ilə özünü biruzə verir.

Membran zülalları ilə lipid bitəbəqəsi arasında mövcud olan qarşılıqlı təsir, çoxmərhələli, yüksək spesifikliyə malik proses olub, zülalların lipidlərin səthinə sorbsiyası və ya onların daxilinə nüfuz etməsi ilə nəticələnir. Zülalların lipid



bitəbəqəsinə nüfuz etməsinin əsas göstəricisi lipid bitəbəqəsinin ion keçiriciliyinin güclü artmasıdır. Membran zülallarının lipid bitəbəqəsinə müvəffəqiyyətlə qoşulması membran proseslərinin identifikasiyasında mühüm əhəmiyyət kəsb edir.

Lipid-zülal qarşılıqlı təsiri membran zülallarının ətrafında fərqlənən lipid əhatəsinin formalaşmasında özünü biruzə verir. Hal-hazırda membran zülallarının lipid əhatəsinin intensiv tədqiqatı getməkdədir. Bu tədqiqatlarda elektron-paramaqnit (EPR) və nüvə-maqnit (NMR) rezonansı tədqiqat üsulları müstəsna əhəmiyyətə malikdir. Həmin tədqiqat üsullarının köməyi ilə lipid bitəbəqəsinin hidrofob hissəsində karbohidrat zəncirinin mütəhərrikiyinə və onların kiçikliyinə xarakterinə membran zülallarının ciddi təsiri sübuta yetirilmişdir. Bununla yanaşı, EPR və NMR-metodlarının vasitəsi ilə müxtəlif tipli inteqral və periferik zülalların perturbasiyasının onları əhatə edən lipidlərin 3-cü, 4-cü təbəqəsinə qədər yayıldığı aşkar edilmişdir. Membran zülallarını əhatə edən həmin lipidlər annulyar lipidlər adlanırlar.

Annulyar lipidlərin membran zülalları ilə qarşılıqlı təsirinin şərhində qeyd etmək vacibdir ki, məhz annulyar lipidlər membran zülallarının funksional fəallığının tənzimləyicisidir. Əksər hallarda membran zülallarının yüksək funksional fəallığı onların lipid əhatəsinin özlülüyünün nisbətən aşağı səviyyələrində zahir olunur. Hal-hazırda membran zülallarının funksional fəallığının onların lipid əhatəsinin fiziki halından ciddi asılılığı müəyyənləşdirilmişdir. Məsələn,  $\text{Na}^+$ -K-ATP-aza müstəsna olaraq fosfatidilserin, fosfatidilqlitserol əhatəsi mövcud olduqda funksional fəallığa malik olurlar. Qlükoza-6-fosfataza,  $\text{Ca}^{2+}$ -ATP-aza fosfatidiletaloamin, fosfatidilxolin, lizofosfatidilxolin əhatəsi mövcud olduqda funksional fəallığa malik olurlar. Bəzi membran zülallarının funksional fəallığının maksimal səviyyədə olması üçün konkret tərkibə malik lipid əhatəsinin olması vacibdir. Çox maraqlıdır ki, görmə piqmentinin əsas zülalı olan rodopsinin funksional fəallığı lipid əhatəsində lipid molekullarının karbohidrat zəncirinin uzunluğundan asılıdır.

Zülal-zülal tipli qarşılıqlı təsiri əksər hallarda membran zülallarının aqreqasiyası ilə nəticələnir. Aqreqasiya birgə fəallıyyət göstərmə naminə birləşmə deməkdir. Membran zülallarının aqreqasiyası ionların funksional və fermentativ fəallıqlarının dəyişməsinə gətirir. Məsələn, eritrosit membranlarında mühitin pH-ı 5,5 olduqda zülallardan ibarət membran hissəcikləri bərabər paylanmış olur və

dönən aqreqasiya dinamikliyi ilə fərqlənirlər. Zülalların aqreqasiyası su mühitinin ion tərkibinə, elektrolitin konsentrasiyasına çox həssas olur. pH-ın aşağı qiymətlərində zülalların aqreqasiyası dayanır.

Hal-hazırda aşkar edilmişdir ki, membran zülallarının aqreqasiya və dezaqreqasiyası hüceyrə proseslərində geniş yayılmış hadisədir. Bu əsasən özünü pinositoz və hüceyrə tsiklinin ayrı-ayrı mərhələlərində biruzə verir. Zülalların aqreqasiyasının əsas səbəbi onların elektrostatik qarşılıqlı təsiridir. Lakin zülalların aqreqasiyası zamanı onların lipid əhatələrinin fiziki hallarının rolu təkzibedilməzdir.

### 4.5. Biomembranlarda qeyri-elektrolitlərin diffuziyası

Elektrik yükünə malik olmayan zərrəciklərin bioloji membranlarda diffuziyası Fikin 2 qanunu ilə təsvir olunur. Diffuziya, maddənin hissəciklərinin konsentrasiya qradienti istiqamətində yerdəyişməsinə deyilir. Qradient dedikdə isə, verilmiş kəmiyyətin vahid məsafədə dəyişməsi başa düşülür.

Fikin birinci qanununa görə daşınan maddənin vahid zamanda, vahid səthdən keçən miqdarı (seli, J) konsentrasiya qradienti ilə düz mütənasibdir. Bu qanunun riyazi ifadəsi aşağıdakı kimidir:

$$J = -D \frac{dc}{dx}, \quad (4.5.1)$$

harada ki,  $\frac{dc}{dx}$  -konsentrasiya qradienti, D-diffuziya əmsalıdır. Diffuziya əmsalı maddə daşınmasının daha ümumi nəzəriyyəsi olan elektrodifuziya nəzəriyyəsindən təyin olunur;

$$D = uRT, \quad (4.5.2)$$

harada ki, u-daşınan maddənin hissəciyinin yürüklüyü, yəni vahid konsentrasiya qradienti mövcud olduqda qazandığı sürət, R-universal qaz sabiti, T-mütləq temperaturdur. Diffuziya əmsalının ölçü vahidi  $m^2 \cdot \text{san}^{-1}$ -dir. IV.5.1 düsturunda «-» işarəsi maddə daşınmasının konsentrasiya qradientinin azalması istiqamətdə baş verdiyini göstərir.

Stasionar diffuziya halında daşınma zamanı maddə selinin cəbhəsində  $\frac{dc}{dx} = \text{const}$  şərti ödənilir. Bu o deməkdir ki, diffuziya sabit sürətlə baş verir və konsentrasiya qradientini  $\frac{dc}{dx} = \frac{c' - c''}{h}$  -la əvəz etmək olar. Burada h-membranın

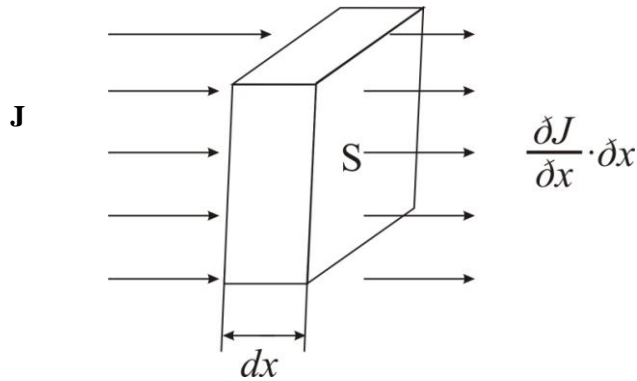


qalınlığı,  $c'$ ,  $c''$  isə membranın sulu mühitlərlə (biomembranlar həmişə sulu mühitlərlə əhatə olunmuşdur) sərhəddəki konsentrasiyalarıdır. Hockin və Katz daşınan maddənin bioloji membranların su fazası ilə sərhəddəki konsentrasiyalarını müvafiq su fazalarındakı konsentrasiyalarla mütənasib hesab etməyi təklif etmişlər. Başqa sözlə  $c' = \gamma c_1$ ,  $c'' = \gamma c_2$ , harada ki,  $c_1$  və  $c_2$  daşınan maddənin müvafiq su fazalarındakı konsentrasiyalarıdır. Qeyd olunmuşları nəzərə alsaq, daşınan maddənin seli üçün yekun ifadə aşağıdakı kimi olar:

$$J = -uRT \frac{c' - c''}{h} = \frac{URT\gamma}{h} (c_2 - c_1) = P(c_2 - c_1) \quad (4.5.3)$$

Burada  $P = \frac{uRT\gamma}{h}$  membranın daşınan maddəyə görə nüfuzluğudur və  $m \cdot \text{san}^{-1}$  vahidlərində ölçülür.

Maddə daşınmasının yuxarıdakı təsvirində daşınan maddənin seli zamandan asılı deyildir. Qeyri-stasionar diffuziya halında daşınan maddənin seli həm də zamandan asılı olur. Başqa sözlə, daşınan maddənin membranın hər hansı nöqtəsindəki konsentrasiyası məsafənin və zamanın funksiyası olur. Bu asılılığı qiymətləndirmək üçün daşınan maddənin selinin cəbhəsində qalınlığı  $dx$  və yan səthinin sahəsi  $1 \text{ sm}^2$  olan paralelepiped formalı elementar həcm götürək (şəkil 4.5.1).



**Şəkil 4.5.1. Birölçülü diffuziya halında yan səthi  $s$ , qalınlığı  $dx$  olan elementar həcmdə daşınan maddə selinin ( $J$ ) qradienti.**

$x$  nöqtəsində maddə seli  $J$ ,  $x+dx$  nöqtəsində  $J + \frac{dJ}{dx} dx$  olar. Bu elementar həcmdə maddə miqdarının  $t$  zamanda dəyişməsi  $-\frac{dJ}{dx} dx$  kimi və ya həcmdə

maddənin konsentrasiyasının  $t$  zamanda dəyişməsi  $dc/dt \cdot Sdx$  kimi qiymətləndirilə bilər. Buradan

$$-\frac{dJ}{dx}dx = \frac{dc}{dt}Sdx \quad (4.5.4)$$

və ya Fikin I qanununu nəzərə almaqla

$$\frac{dc}{dt} = D \frac{d^2c}{dx^2} \quad (4.5.5)$$

alırıq. Bu tənlik Fikin II qanununun ifadəsidir. Göründüyü kimi qeyri stasionar diffuziya halında daşınan maddənin konsentrasiyasının zaman və koordinata görə paylanması ikitərtibli xüsusi törəməli differensial tənliklə ifadə olunur. Daşınan maddənin  $t=0$  anında  $x=0$  nöqtəsindəki konsentrasiyasını  $c_0$ -la işarə etsək 4.5.5 tənliyinin həllindən konsentrasiyanın zaman və koordinatdan asılılığı üçün aşağıdakı ifadəni alırıq:

$$c = \frac{c_0}{2\sqrt{\pi Dt}} \cdot e^{-\frac{\bar{x}^2}{4Dt}} \quad (4.5.6)$$

$\bar{x}$ -daşınan maddənin hissəciklərinin  $t$  zamanda orta yerdəyişməsidir. Bu ifadədən göründüyü kimi  $\bar{x}^2 = 4Dt$  şərtini ödəyən məsafədə daşınan maddənin konsentrasiyası  $e$  dəfə azalır. Digər tərəfdən həmin ifadədən aydındır ki, daşınan maddənin konsentrasiyasının  $e$  dəfə azaldığı məsafə diffuziya əmsalının kvadrat kökü ilə düz mütənasibdir:

$$\bar{x} = \sqrt{4Dt} \quad (4.5.7)$$

4.5.6 ifadəsindən həm də daşınan maddənin konsentrasiyasının zaman və məkan genişləndikcə stasionar bir səviyyədə qərarlaşdığı faktı aydın olur.

#### 4.6. Diffuziya əmsalı ilə membranda daşınan maddənin molekulyar parametrləri arasında əlaqə

Bircins mühitdə maddə daşınması zamanı maddənin hissəciklərinin diffuziyası üçün bir sıra nəzəri və empirik ifadələr mövcuddur. Bu ifadələrdən ən önəmlisi sferik formalı hissəciklərin bircins mühitdə daşınmasını ifadə edən Eynşteyn-Stoks tənliyidir:

$$D = \frac{\kappa T}{6\pi\eta r} \quad (4.6.1)$$

Bu tənlik  $D$  diffuziya əmsalını sferik hissəciklərin  $r$  radiusu, mühitin  $\eta$  özlülüyü ilə

əlaqələndirir. Burada k-Bolsman sabiti, T-mütləq temperaturdur.

Daşınan maddənin molyar kütləsi M bir molekulun  $m_0$  kütləsi ilə düz mütənasibdir.  $m_0$  isə öz növbəsində sıxlıq və sferik zərrəciklərin həcmi ilə aşağıdakı kimi ifadə oluna bilər:

$$M = N_A m_0 = N_A \rho v_0 = N_A \rho \frac{4}{3} \pi r^3 \quad (4.6.2)$$

və ya  $r \sim M^{1/3}$   $N_A$ -Avoqadro sabitidir. Ona görə də Eynşteyn-Stoks düsturuna əsasən  $DM^{1/3} \sim \frac{\kappa T}{6\pi\eta}$ ; T=const olduqda  $\eta = \text{const}$  və ya  $DM^{1/3} = \text{const}$  alırıq.

Buradan

$$\lg D + \frac{1}{3} \lg M = \text{const} \quad (4.6.3)$$

Bu asılılıq iri molekullu zülalların (məsələn ribonukleaza) suda diffuziyası zamanı eksperimental asılılıqla tam üst-üstə düşür. Lakin şəkərlərin diffuziyası zamanı eksperimentlə uyğunlaşan asılılıq

$$DM^{\frac{1}{2}} = \text{const} \quad (4.6.4)$$

şəklindədir.

4.6.1, 4.6.3 və 4.6.4 münasibətlərindən aydın olur ki, iri zülal molekulları suda yumaqşəkilli bükülərək sferik formaya malik olurlar, şəkər molekulları isə öz xətti konfigurasiyalarını saxlayırlar. Digər tərəfdən isə hər üç ifadə diffuziya əmsalı ilə diffuziya edən molekulların molyar kütlələri, həmçinin, radiusları arasındakı əlaqəni ifadə edir.

#### 4.7. Asanlaşmış diffuziya

Maddənin bioloji membranları nüfuz etməsinin bir neçə yolu mövcuddur. Bunlar: 1) ionların selektiv daşınmasını təmin edən ion kanalları; 2) ionların enerji sərfi ilə daşınmasını təmin edən ion nasosları vasitəsilə daşınma; 3) lipidlərdə həll olma yolu ilə daşınma; 4) qeyri-selektiv daşınma yolları ilə daşınma; 5) ion və neytral molekulların daşıyıcı vasitəsi ilə daşınma yollarıdır.

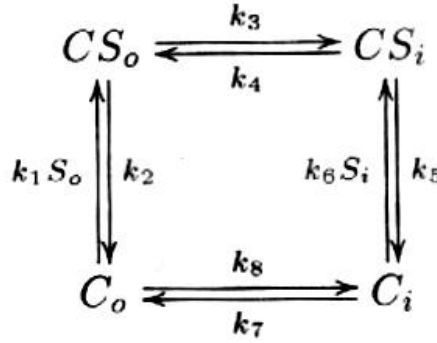
Asanlaşmış diffuziya daşıyıcılar tərəfindən həyata keçirilən daşınma prosesidir. Bu daşınmanın hərəkətverici qüvvəsi elektrokimyəvi potensial qradienti, neytral maddələr üçün isə konsentrasiya qradientidir. Asanlaşmış diffuziyada daşınan maddənin molekulu (ionu) daşıyıcı vasitəsi ilə membranın bir tərəfində kompleks əmələ gətirir. Bu kompleks membranı nüfuz edərək onun digər

tərəfinə daşınır. Bu mərhələdən sonra həmin kompleks parçalanaraq daşıyıcı və substratın bir-birlərindən azad olması baş verir. Beləliklə, daşıyıcı sərbəst hala keçərək yeni tsikli həyata keçirmək üçün başlanğıc vəziyyətə qaydır. Daşınan maddənin molekulu isə membranı nüfuz edərək onun digər tərəfinə keçmiş olur. Bu prosesin kinetik sxemini aşağıdakı kimi təsvir etmək olar (şəkil 4.7.1).

Burada  $c_0$  və  $c_i$  membranın şərti olaraq qəbul edilən xarici (out) və daxili (in) hissələrində daşıyıcının simvolları,  $S_0$  və  $S_i$  isə müvafiq olaraq substratın həmin simvollarıdır.  $K_1 - K_8$ -müvafiq mərhələlərin sürət sabitləridir. Təsvir edilən kinetik sxemə əsasən daşınan maddənin selini

$$J = K_1 c_0 S_0 - K_2 [c S_0] = K_3 [c S_0] - K_4 [c S_i] = K_5 [c S_i] - K_6 [c_i S_i] = K_7 c_i - K_8 c_0 \quad (4.7.1)$$

kimi təsvir etmək olar. Bu ifadədə orta mötərizə içərisində həmin komplekslərin konsentrasiyaları göstərilmişdir.



**Şəkil 4.7.1** Asanlaşmış diffuziyanın kinetik sxemi.  $c$ ,  $c_0$ ,  $c_i$ -daşıyıcının müxtəlif hallarda (0-xarici, i-daxili) simvollarıdır,  $S$ ,  $S_0$ ,  $S_i$ -substratın, yəni daşınan maddənin həmin simvollarıdır,  $k_1$ - $k_8$ -müvafiq mərhələlərin reaksiya sürətləri sabitləridir.

Göründüyü kimi, asanlaşmış diffuziya prosesində daşıyıcı daşınma tsiklində müəyyən mərhələdə sərbəst, digərində kompleks şəkildə olur. Ona görə də daşıyıcının tam konsentrasiyası aşağıdakı kimi ifadə oluna bilər:

$$c_i = c_0 + c S_0 + c_i + c S_i \quad (4.7.2)$$

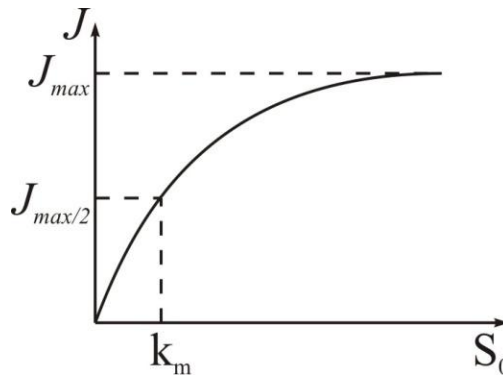
Qeyd etmək lazımdır ki, asanlaşmış diffuziyanın özünə məxsus xüsusiyyətləri vardır. Burada substratla daşıyıcının fəza quruluşları arasında ideal uyğunluq olmalıdır. Bu məqam daşıyıcı və substrat kompleksinin əmələ gəlməsi üçün vacibdir. Ona görə də müəyyən substratın daşınmasını ingibirləşdirmək üçün molekulunun fəza quruluşu ona çox yaxın olan maddədən istifadə etmək olar. Məsələn, qlükozanın daşınmasını floridzinlə, D-qlükozanın daşınmasını D-

qalaktoza vasitəsi ilə asanlıqla ingibirləşdirmək olur.

Asanlaşmış diffuziyanın bir xüsusiyyəti də ondan ibarətdir ki, asanlaşmış diffuziya seli substratın konsentrasiyasının müəyyən qiymətində doyma halına çatır. Yəni asanlaşmış diffuziya seli Mixaelis-Menten tənliyi vasitəsi ilə

$$J = \frac{J_{\max} \cdot S}{K_m + S} \quad (4.7.3)$$

kimi ifadə oluna bilər. Burada  $J_{\max}$ -asanlaşmış diffuziyanın maksimal seli,  $K_m$ -Mixaelis əmsalı və ya substratın maksimal selin yarısına bərabər seli təmin edən konsentrasiyasıdır (şəkil 4.7.2).



**Şəkil 4.7.2. Asanlaşmış diffuziya selinin (J) maddənin mühitdəki konsentrasiyasından asılılığı,  $K_m$ -asanlaşmış diffuziya üçün mixaelis əmsalıdır.**

Nəhayət, bir faktı da qeyd etməmək olmaz. Belə ki, bir sıra daşıyıcılar bir yox, iki əlaqələndirici mərkəzə malik ola bilərlər. Bu o deməkdir ki, daşıyıcı eyni zamanda 2 maddənin eyni (simport)və ya əks (antiport)istiqaqamətdə daşınmasını həyata keçirir.

#### **4.8. Biomembranla sərhəddə potensialın və ionların konsentrasiyasının paylanması**

Çoxsaylı təcrübələrin nəticələri göstərmişdir ki, bioloji membranlar səth yüklərinə malikdirlər. Bu yüklər biomembranların daxilində elektrik sahəsi yaradırlar. Bu sahə membrandaxili elektrik sahəsi adlanır. Biomembranların qalınlığı çox kiçik olduğundan bu sahə böyük intensivliyə malik ola bilər. Ona görə də membrandaxili elektrik sahəsi membranın funksional elementlərinin fəallığında öz əksini tapmalıdır.

Son illərin tədqiqatlarına əsasən müəyyən edilmişdir ki, membranaxili elektrik sahəsi həm ion kanallarının, həm də ion nasoslarının funksional hallarına ciddi təsir göstərir. Digər tərəfdən, təbii halda biomembranlar həmişə zəif olsa da, elektrolit məhlulları ilə əhatə olunmuşlar. Elektrolit məhlulları ionlarla zəngin olduqlarından, həmin ionların müəyyən hissəsi membranların səth yüklərinə cəlb olunurlar. Bu isə ona gətirir ki, membranın səthində xüsusi təbəqə formalaşır. Bu təbəqə ikiqat elektrik təbəqəsi adlanır.

İkiqat elektrik təbəqəsinin bir qatı membranın səth yüklərinin, digər qatı isə mühitin ionlarının yaratdığı qatdan ibarət olmuş olur. Hüceyrələr və onların orqanoidləri ətraf mühitlə daimi maddə mübadiləsində olduğundan həmin maddələr hər iki tərəfə daşınarkən ilk növbədə ikiqat elektrik təbəqəsi ilə üzləşirlər. Bu səbəbdən membranda maddə daşınmasının göstəriciləri ikiqat elektrik təbəqəsinin fiziki halından asılı olacaqdır. Şərh olunmuşlardan aydın olur ki, ikiqat elektrik təbəqəsi özündə biomembranlarla sərhəddə daşınan ionların konsentrasiyasının paylanmasını, həmçinin, həmin təbəqədə elektrik sahəsinin məsafəyə görə paylanmasını əks etdirməlidir. Qeyd olunmuş paylanma həmin kəmiyyətlərin profili adlanır. Beləliklə, ikiqat elektrik təbəqəsində elektrik sahəsi və ionların konsentrasiya profili membranda iondaşıma proseslərində önəmli vəziyyətə malik olmalıdır. İkiqat elektrik sahəsində bu kəmiyyətlərin profili ikiqat elektrik sahəsinin nəzəriyyələrində öz əksini tapmışdır.

### **4.9. İkiqat elektrik təbəqəsinin nəzəriyyələri**

İkiqat elektrik sahəsinin ilk nəzəriyyəsi elektrokinetik hadisələrin kəşfindən sonra 1880-ci illərdə Helmhols-Perren tərəfindən işlənmişdir. Bu nəzəriyyə elmi cəhətdən heç bir əhəmiyyət kəsb etmədiyindən biz onu şərh etməyəcəyik. Bu nəzəriyyə yalnız xronoloji əhəmiyyətə malikdir.

İkiqat elektrik təbəqəsinin sonrakı nəzəriyyələri Qui-Çepmen (1910) və Ştern (1924) tərəfindən işlənmişdir. Şternin nəzəriyyəsi Qui-Çepmen nəzəriyyəsinə düzəliş xarakteri daşdığından, bəzi dərsləklərdə və elmi ədəbiyyatda bu müəlliflər yeganə nəzəriyyənin müəllifləri kimi qeyd olunurlar. Müəlliflərin bu nəzəriyyəsində ikiqat elektrik təbəqəsi dinamik sistem kimi təqdim olunur. Belə ki, membranın səthində formalaşmış ikiqat elektrik təbəqəsində mühitdən səthə cəlb olunmuş yüklər daimi hərəkət halındadır. Bu nəzəriyyədə səth yükləri şərti olaraq

«ion», mühitin əks işarəli yükləri isə «əks ion» adlandırılmışdır. Bir məqamı da qeyd etmək lazımdır. Belə ki, həmin nəzəriyyə kolloid hissəciklərin səthlərində formalaşmış ikiqat elektrik təbəqəsi üçün işlənmişdir. Səth yükü nöqtəyi-nəzərdən biomembranlar və kolloid zərrəciklər identikdirlər. Kolloid zərrəciklərin səthləri anionların böyük ölçüləri hesabına mənfi yükə, biomembranların səthləri isə təbii şəkildə mənfi yükə malikdir. Ona görə də kolloid zərrəciklər üçün işlənmiş həmin nəzəriyyə biomembranların səthində formalaşmış ikiqat elektrik təbəqəsi üçün də tətbiq oluna bilər.

### 4.10. Qui-Çepmen nəzəriyyəsi

Bu nəzəriyyənin əsas fərziyyəsi aşağıdakılardır:

- «əks ionlar» nöqtəvi yüklərdir və membranın səthinə çox qısa məsafəyə qədər yaxınlaşa bilərlər;
- ikiqat elektrik təbəqəsində mühitin dielektrik nüfuzluğu məhlulun dielektrik nüfuzluğuna bərabərdir;
- membranın (kolloid zərrəciklərinin) səthində yüklərin paylanması bircinslidir;
- «əks ionlar» dielektrik nüfuzluğu böyük olan mühitdən (sulu) kiçik olan mühitə (membran) meyl edir;
- ikiqat elektrik təbəqəsində «ion» və «əks ionların» paylanması məsafəyə görə Bolsman paylanmasına tabe olur.

Qui-Çepmen nəzəriyyəsinə görə «əks ionlar» membranın səthində monoion təbəqəsi əmələ gətirməyib, membranın səthindən məhlulun dərinliyinə doğru səpələnmiş olur. İkiqat elektrik təbəqəsində «ion» «əks ionların» konsentrasiya profili (A) və təbəqədə elektrik sahəsinin potensialının (B) paylanması şəkildə göstərilən kimidir (şəkil 4.10.1).

Bu kəmiyyətlərin riyazi ifadələri Bolsman paylanması ilə verilir:

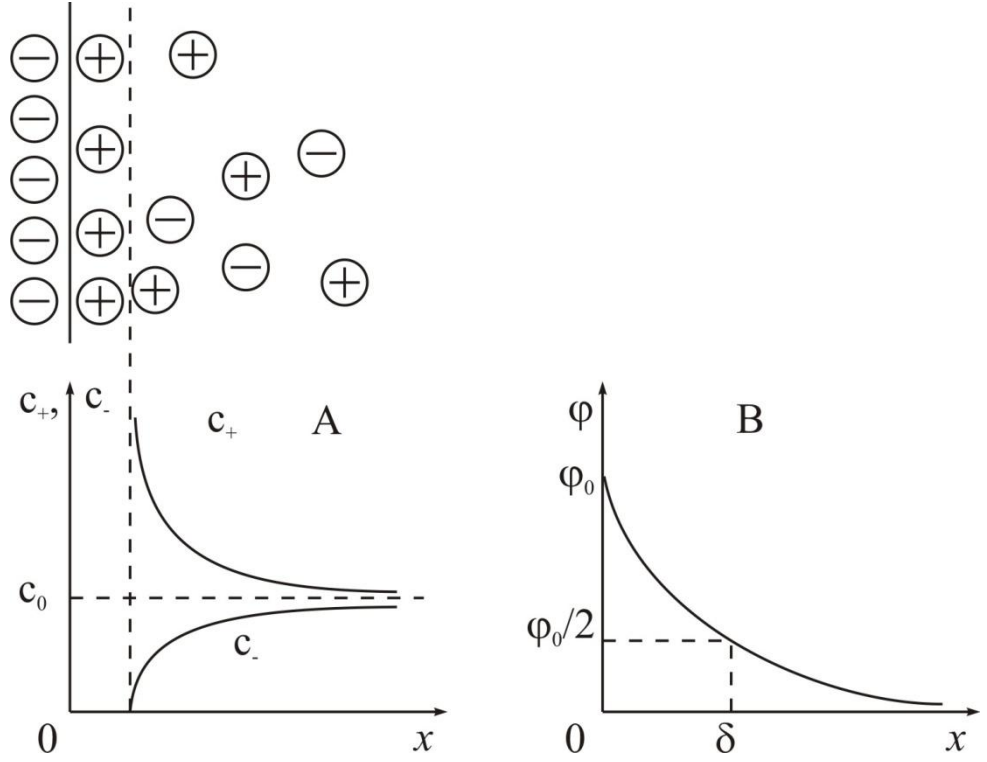
$$\text{əks kationlar üçün} \quad c_+ = c_0 e^{-\frac{ZF\varphi_x}{RT}} \quad (4.10.1)$$

$$\text{anionlar üçün} \quad c_- = c_0 e^{\frac{ZF\varphi_x}{RT}}$$

kimidir. Burada  $\varphi_x$ -ikiqat elektrik təbəqəsində membranın səthindən  $x$  məsafədə elektrik sahəsinin potensialı,  $F$ -Faradey sabiti,  $R$ -universal qaz sabiti,  $T$ -mütləq temperatur,  $z$ -valentlikdir.  $zF\varphi_x$  hasili 1 mol ionun potensialı  $\varphi=0$  olan nöqtədən



potensialı  $\varphi_x$  olan nöqtəyə daşınması üçün elektrik sahəsinin gördüyü işdir.



**Şəkil 4.10.1. A-İkiqat elektrik təbəqəsində ion ( $c_-$ ) və əks ionların ( $c_+$ ) konsentrasiyalarının membranın səthindən olan məsafədən asılılığı. B-ikiqat elektrik təbəqəsində potensialın membranın səthindən olan məsafədən asılılığı. Burada şəkilin A variantının yuxarısında ikiqat elektrik təbəqəsinin strukturunun sxematik təsviri verilmişdir,  $c_0$ -ion və əks ionların membranın səthindən çox-çox uzaq məsafədə konsentrasiyalarıdır,  $\delta$ -ekranlaşmanın debay uzunluğudur.**

İkiqat elektrik təbəqəsində potensialın paylanması Puasson tənliyinin həllindən almaq olar. Bu tənlik ümumi şəkildə

$$\nabla \varphi = -\frac{4\pi\rho}{\varepsilon} \quad (4.10.2)$$

kimidir. Burada  $\rho$ -yükün həcm sıxlığı olub  $\rho = \sum_{i=1}^n Fz_i c_i$  kimi təyin olunur.  $c_i$ ,  $z_i$  i-ci ionun konsentrasiyası və valentliyidir,  $\varepsilon$ -həllədicinin dielektrik nüfuzluğudur,  $\nabla$  (nabla Yunan əlifbasının bir hərfi)-operator olub aşağıdakı ifadəyə malikdir:

$$\nabla = \frac{d^2}{dx^2} + \frac{d^2}{dy^2} + \frac{d^2}{dz^2} \quad (4.10.3)$$

Birölçülü fəza üçün  $\nabla = \frac{d^2}{dx^2}$  və Puasson tənliyi  $\frac{d^2\varphi}{dx^2} = -\frac{4\pi\rho}{\varepsilon}$  şəklindədir.

Burada  $x=\infty$  halında  $\varphi=0$ ;  $\frac{d\varphi}{dx} = 0$  və  $\rho=0$   $x=\infty$  halında  $\varphi=\varphi_0$  və

$$\frac{d\varphi}{dx} = -\frac{4\pi\sigma}{\varepsilon} \quad (4.10.4)$$

harada ki,  $\sigma$ -yükün səth sıxlığıdır. Binar məhlul, yəni bir kation və bir anionu olan məhlul üçün yükün həcm sıxlığını  $\rho=Fz(c_+-c_-)$  kimi ifadə etmək olar.

Bu tənlikdə 4.10.1 ifadələrini nəzərə alsaq Puasson tənliyi

$$\frac{d^2\varphi}{dx^2} = -\frac{4\pi}{\varepsilon}c_\infty \left[ e^{-\frac{zF\varphi}{RT}} - e^{\frac{zF\varphi}{RT}} \right] \quad (4.10.5)$$

şəklində olar. Bu tənliyi 2 dəfə inteqralladıqdan sonra ikiqat elektrik təbəqəsində potensialın məsafəyə görə paylanması üçün

$$\varphi = \varphi_0 e^{-\frac{x}{\delta}} \quad (4.10.6)$$

alırıq. 4.10.6 tənliyindən görüldüyü kimi  $x = \delta$  olduqda  $\varphi = \frac{\varphi_0}{e}$  alınır. Yəni,  $\delta$  ikiqat elektrik təbəqəsinin qalınlığı boyunca potensialın  $e$  dəfə azaldığı məsafədir.  $\delta$  4.10.5 tənliyinin inteqrallaması ərəfəsində sabit kimi meydana çıxır və aşağıdakı kimi ifadə olunur:

$$\delta = \sqrt{\frac{\varepsilon RT}{8\pi F^2 z^2 c_0}} = \sqrt{\frac{\varepsilon k T}{8\pi e^2 z^2 N_A c_0}} \quad (4.10.7)$$

4.10.6 ifadəsindən görünür ki, ikiqat elektrik təbəqəsində membranın səthindən uzaqlaşdıqca potensial eksponensial qanunla azalır

Qui-Çepmen nəzəriyyəsindən ikiqat elektrik təbəqəsinin elektrik tutumu üçün

$$C = \frac{\varepsilon}{4\pi\delta}$$

alınır. Otaq temperaturunda ( $T \approx 300$  K)  $z=1$  halında ikiqat elektrik təbəqəsinin elektrik tutumu üçün  $200 \text{ mF/sm}^2$  alınır. Lakin ölçmələr göstərir ki, ikiqat elektrik təbəqəsinin elektrik tutumu  $1 \text{ mF/sm}^2$ -ı aşmır. Digər tərəfdən ikiqat elektrik təbəqəsində elektrik tutumunun nəzəri və təcrübi qiymətlərinin üst-üstə düşməsi üçün təbəqədə elektrolitin konsentrasiyası  $300 \text{ n}$  olmalıdır. Bu isə təsəvvür olunmayacaq dərəcədə böyük konsentrasiyadır.

Qui-Çepmen nəzəriyyəsinin digər çatışmazlığı ondan ibarətdir ki, mühitə çoxvalentli ionlar daxil edildikdə membranın səth yükü işarəcə dəyişir və bu dəyişmə həmin nəzəriyyəyə görə izah olunmazdır. Həmçinin, təcrübələr göstərir

ki, ikiqat elektrik təbəqəsində potensial və yükün paylanmasına eynivalentli müxtəlif ionların təsiri müxtəlifdir. Bu fakt da Qui-Çepmen nəzəriyyəsinə əsasən izah olunmazdır. Qui-Çepmen nəzəriyyəsinin bu çatışmazlıqları Ştern nəzəriyyəsində izah olunur.

### 4.11. Ştern nəzəriyyəsi

Bu nəzəriyyəyə görə ikiqat elektrik təbəqəsi özü iki qatdan ibarətdir. Bunlardan birincisi molekulyar ölçüyə malik Helmhols-Perren nəzəriyyəsində təsvir edildiyi kimi membranın səthində fiksə olunmuş, «əks ionlar»dan ibarət olan qatdır. Bu qatı «Helmhols», «Ştern» və ya «adsorbsion qat» adlandırırlar. Helmhols nəzəriyyəsində şərh olunduğu kimi, bu qat müstəvi kondensator təşkil edir və ikiqat elektrik təbəqəsində əsas potensial düşgüsü bu qatın payına düşür.

Təbəqənin ikinci qatı, yəni diffuzion, dinamik qat «Qui» qatı adlanır. Mütləq sıfırda ikiqat elektrik təbəqəsi sıxılaraq «helmhols» ikiqat təbəqəsinə çevrilir. Bu qat həm elektrostatik təbiətli, həm də adsorbsion qüvvələrin nəticəsində formalaşır.

Adları çəkilən qatlardan hər biri özünə müvafiq elektrik tutumu ilə təmsil olunurlar. Təbii ki, bu tutumlar ardıcıl birləşmişlər. Ona görə də ikiqat elektrik təbəqəsinin ümumi elektrik tutumu, tutumların ardıcıl birləşmə qanunlarına tabe olmalıdır. Əgər  $C_s$ -Ştern təbəqəsinin,  $C_d$ -diffuzion təbəqənin elektrik tutumlarıdırsa, ikiqat elektrik təbəqəsinin tutumu

$$C = \frac{C_d \cdot C_s}{C_d + C_s} \quad (4.11.1)$$

olar. Burada  $C_d \gg C_s$  olarsa  $C \approx C_s$

$C_s \gg C_d$  olarsa  $C \approx C_d$  alırıq.

Başqa sözlə, prinsip etibarı ilə ikiqat elektrik təbəqəsinin hansı qatınınsa böyük elektrik tutumuna malik olması mümkündür. Lakin təbəqənin ümumi tutumunun ölçmə nəticələri elektrik tutumu kiçik olan qatın tutumu ilə təmsil olunur. Bu isə Qui-Çepmen nəzəriyyəsinin «çatışmayan» kimi görünən bir nəticəsinin izahıdır.

İkiqat elektrik təbəqəsində Qui-Çepmen nəzəriyyəsində «əks ionların» konsentrasiyasının böyük qiymətə malik olmasının izahı da təbəqənin böyük elektrik tutumuna malik olmasının nəticəsidir. Başqa sözlə, gətirilmiş faktlar ikiqat elektrik təbəqəsinin Qui-Çepmen nəzəriyyəsinin digər çatışmazlığını da izah edir.

İkiqat elektrik təbəqəsinə eynivalentli, müxtəlif ionların təsirlərinin müxtəlif

olması faktını izah etmək üçün yüklü zərrəciklərin arasında elektrostatik qarşılıqlı təsir qüvvələrindən başqa, adsorbsion qüvvələrin təsirinin də mövcud olduğu qeyd olunur.

İon və ya əks ionlar arasında meydana çıxan adsorbsion qüvvələr onların müxtəlif cür hidratlaşma və polyarlaşma qabiliyyətinin nəticəsidir. Belə ki, eynivalentli ionlardan atom çəkisi kiçik olanlar intensivliyi daha böyük olan elektrik sahələri yaradırlar. Ona görə bunların hidrat təbəqəsi daha qalın olur. «Əks ion»ların polyarlaşma qabiliyyəti də onların həqiqi radiuslarından asılı olar. Başqa sözlə, eynivalentli ionlardan ölçüləri böyük olanlarda yüklərin yenidən paylanması daha nəzərə çarpacaq dərəcədə olar, nəinki kiçik radiuslu ionlarda. Ona görə də polyarlaşma zamanı həqiqi radiuslu böyük ionlar daha böyük dipol momentinə malik olurlar. İonların bu xüsusiyyətləri arasındakı fərq onların ikiqat elektrik təbəqəsinə təsiri zamanı da özünü biruzə verir.

Ştern nəzəriyyəsində çoxvalentli ionların iştirakı ilə ikiqat elektrik təbəqəsinin polyarlığının dəyişməsi membranın səth yüklərinin böyük «əks ionlar» tərəfindən ekranlaşması ilə izah olunur. İkiqat təbəqədə polyarlığın dəyişməsinin alüminium, torium asanlıqla törədə bilirlər. Polyarlığın dəyişməsinə böyük adsorbsiya potensialına malik birvalentli «əks ionlar» da törədə bilirlər. Bu maddələrə bir sıra alkaloidlər, rəngləyicilər daxildir.

Yekunda qeyd etmək vacibdir ki, şərh olunmuş Qui-Çepmen-Ştern nəzəriyyəsi biomembranlarla sərhəd hadisələrinin izahı üçün hal-hazırda müvəffəqiyyətlə tətbiq olunur. Nəzəriyyənin ayrı-ayrı detalları isə təkmilləşməkdədir.

### **4.12 Biomembranlarla ayrılmış fazalar arasında ion tarazlığı.**

#### **Elektrokimyəvi potensial**

Sadəlik üçün binar elektrolitlərin sulu məhlullarının membranla ayrıldığı halda ion tarazlığına baxaq. Membranın kation və aniona görə nüfuzluğu müxtəlif olduqda onların diffuziyası zamanı membranda potensiallar fərqi generasiya olunur. Membranın şərti olaraq bir tərəfini daxili (inside), digər tərəfini xarici (outside) adlandırsaq, ion tarazlığı zamanı hər iki tərəfdən elektrokimyəvi potensialın bərabər olması əsas şərtidir. Elektrokimyəvi potensial ionların passiv diffuziyasının hərəkətverici qüvvəsidir. Bu kəmiyyət iki komponentdən ibarətdir.

Birinci komponent kimyəvi potensial olub

$$\mu = \mu_0 + RT \ln c \quad (4.12.1)$$

kimi təyin olunur. Burada  $\mu_0$  standart kimyəvi potensial olub, həll olunan və həlledici maddələrin molekullarının qarşılıqlı təsiri ilə müəyyən olunur, R-universal qaz sabiti, T-mütləq temperatur, c-konsentrasiyadır. Kimyəvi potensial konsentrasiyanın hesabına görülməsi mümkün olan işdir.

Elektrokimyəvi potensial tam şəkildə aşağıdakı kimi təyin olunur:

$$\bar{\mu} = \mu_0 + RT \ln c + zF\varphi \quad (4.12.2)$$

Burada,  $zF\varphi$  elektrokimyəvi potensialın elektrik komponentidir. z-daşınan ionun valentliyi,  $\varphi$ -potensial, F-Faradey sabitidir. Elektrokimyəvi potensialın fiziki mənası 1 mol ionun c konsentrasiyalı məhluldan  $\varphi$  potensiallı nöqtədən sonsuz uzaq nöqtəyə daşımaq üçün görülən işdir. Ona görə də bu kəmiyyətin ölçü vahidi  $C \cdot \text{mol}^{-1}$ -dir.

Bəzi hesablamalarda 1 iona düşən elektrokimyəvi potensialı qiymətləndirmək lazım gəlir. Bunun üçün 4.12.2 bərabərliyinin hər iki tərəfini hədbəhəd  $N_A$ -Avoqadro sabitinə bölüb  $\mu^* = \frac{\bar{\mu}}{N_A}$  ;  $\mu_0^* = \frac{\mu_0}{N_A}$   $e = \frac{F}{N_A}$  işarələmələri etsək 1 iona düşən elektrokimyəvi potensial üçün aşağıdakı ifadəni alırıq,

$$\mu^* = \mu_0^* + kT \ln c + ze\varphi \quad (4.12.3)$$

Burada, k-bolsman sabiti, e-elementar yüküdür.

Beləliklə, membranla ayrılmış iki su mühitinin tarazlığı üçün  $\bar{\mu}_i = \bar{\mu}_0$  şərti ödənməlidir. Yəni,

$$\mu_0 + RT \ln c_0 + zF\varphi = \mu_0 + RT \ln c_i + zF\varphi \quad (4.12.4)$$

Bu bərabərlikdən membranı əhatə edən mühitlər arasında potensiallar fərqi üçün

$$\Delta\varphi = \varphi_0 - \varphi_i = \frac{RT}{zF} \ln \frac{c_i}{c_0} \quad (4.12.5)$$

alırıq. Bu tənlik Nernst tənliyi adlanır. Buradan aydın olur ki, elektrolitlərin məhlulları ilə əhatə olunmuş membranda generasiya olunan potensiallar fərqi məhlullardakı konsentrasiyalar fərqi tarazlaşdırır. Ona görə də 4.12.5 tənliyi ilə ifadə olunan potensiallar fərqi əksər hallarda tarazlıq potensialı adlanır. Bu tənlikdən görüldüyü kimi tarazlıq potensialı konsentrasiyaların nisbəti ilə təyin

olunur. Əgər  $T \approx 300 \text{ K}$ ,  $z=1$  olarsa 4.12.5 tənliyində onluq loqarifmə keçərək

$$\Delta\varphi = 0,0581g \frac{c_i}{c_0} \quad (4.12.6)$$

alırıq. Bu tənlikdən görünür ki, membranla ayrılmış məhlullarda kation və ya anionun konsentrasiyaları 10 dəfə fərqlənirsə, membranda generasiya olunmuş potensiallar fərqi 58 mV olmalıdır. Bu şərhə bir vacib məqam da ondan ibarətdir ki, məhlullarda ionlar tam sərbəst olduğu halda Nernst tənliyi doğrudur. Bu şərt kiçik konsentrasiyalarda həmişə ödənilir. Əgər məhlullarda ionların konsentrasiyaları böyükdürsə, onda tarazlıq potensialını hesablamaq üçün onların sərbəst konsentrasiyaları, yəni aktivlikləri götürülür. İonların aktivlikləri onların konsentrasiyaları ilə praktiki olaraq düz mütənasib olur.

Digər tip ion tarazlığı süni bilipid membranları ilə onları əhatə edən su məhlulları arasında qərarlaşır. Bu zaman da fazalar arasında müəyyən potensiallar fərqi qərarlaşır. Bu potensiallar fərqi meydana çıxmasına səbəb membran maddəsində kation və anionun həllolmaları (lipofilliyi) arasında fərqi olmasıdır. Belə ki, membran materialında lipofilliyi üstün olan ionun miqdarı membranda digər iona nisbətən çox, su fazasında isə az olacaq. Bunun nəticəsində fazalar arasında potensiallar fərqi birvalentli binar su məhlulları ilə əhatə halında Nernst tənliyinə analoji tənliklə ifadə olunur:

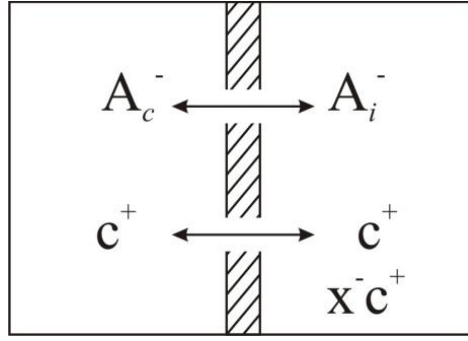
$$\Delta\varphi = \frac{RT}{2F} \ln \frac{\gamma_a}{\gamma_k} \quad (4.12.7)$$

Burada  $\gamma_a$ ,  $\gamma_k$ -anion və kationun fazalar arasında paylanma əmsallarıdır. 4.12.7 tənliyindən görüldüyü kimi fazalar arasında meydana çıxan potensiallar fərqi kation və anionun paylanma əmsallarının nisbətinin loqarifmi ilə təyin olunur.  $\gamma_a=\gamma_k$  olduqda  $\Delta\varphi=0$  alırıq.

### 4.13. Donnan tarazlığı

İon tarazlığının bu tipi bir-birindən membranla ayrılmış fazalardan biri membranı nüfuz etməyən və ya fiksə olunmuş ionlara malik olduqda qərarlaşır.

İkinci halda fazaların sərhəddində membranın olması vacib deyil, fazalar arasında sərhəd fiksə olunmuş yüklərin hesabına formalaşır. Birinci halda isə fazaların sərhəddi membrandan ibarət olur (şəkil 4.13.1).



**Şəkil 4.13.1. Donnan fazasından ibarət daxili kompartmentli olan iki kompartmentli model.  $x_i^-$  daxili kompartmentin membranı nüfuz etməyən anionu,  $C^+$  və  $A^-$  membranı eyni müvəffəqiyyətlə nüfuz edən kation və anion o-(outside)-xarici mühitə aid kəmiyyətlərin indeksi,  $i$  (inside)-daxili mühitə aid kəmiyyətlərin indeksi.**

Qərarlaşmış tarazlığı təsvir etmək üçün fərz edək ki, sərhədlə ayrılmış fazalarda  $C^+A^-$  elektrolitinin konsentrasiyası eynidir. Sistemdə  $C^+$  yeganə kation olduğu üçün o nüfuz edən  $A^-$  anionunun və nüfuz etməyən  $X^-$  anionunun «əks» ionu olacaq. Əgər baxılan sistem bütövlükdə elektroneytraldırsa

$$\begin{aligned} & \{[C^+][A^-]\}_i = \{[C^+][A^-]\}_o \\ \text{və} & [C^+]_i > [C^+]_o \quad \text{olmalıdır. Ona görə də} \\ & [C^+]_i = [A^-]_i + [X^-]_i \end{aligned}$$

Bu səbəbdən iki mühitin sərhəddində kationa görə konsentrasiya qradienti mövcud olar. Həmin qradientin hesabına kation daxili mühitdən xaricə daşınaraq iki mühitin sərhəddində mənfi qütbü daxilə olan potensiallar fərqi generasiya edər. Həmin potensiallar fərqi hesabına daxili mühitdəki anionlarda xaricə daşınmaq meyli yaranar. Bu hadisələrin sonu membranda elektrokimyəvi tarazlığın qərarlaşmasına gətirir. Elektroneytrallıq şərtindən fazalar arasında generasiya olunmuş potensiallar fərqi üçün (Donnan potensialı)

$$E_{Don} = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{[C]_o}{[C]_i} = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[A^-]_o}{[A^-]_i} \quad (4.13.1)$$

alarıq. Göründüyü kimi, Donnan potensialının ifadəsi Nernst tənliyi ilə identikdir. Donnan potensialının işarəsi nüfuz etməyən ionla müəyyənləşir. Burada

$$\frac{[C^+]_i}{[C^+]_o} = \frac{[A^-]_o}{[A^-]_i} = r \quad (4.13.2)$$



Donnan əmsalı adlanır.

Qeyd etmək lazımdır ki, bu şərhə təsvir olunmuş hadisə-yəni, nüfuz etməyən ionun hesabına fazalar arasında potensiallar fərqinin yaranması elektrokimyada Gibbs-Donnan effekti adlanır. Göründüyü kimi, nüfuz etməyən ion fazasında ionların konsentrasiyası daha yüksək olmalıdır. Bu faktor fiksə olunmuş elektrik yükünə hüceyrə qılfında ion daşınmasının effektivliyini artırmağa yönəlmişdir. Hüceyrə sistemlərində nüfuz etməyən yük protoplazmanın zülallarından ibarət ola bilər.

Donnan potensialının kəmiyyəti bitki hüceyrələrinin membran potensialından çox-çox kiçikdir. Ona görə də, bitki hüceyrələrində membran potensiallarının qeydiyyatında Donnan potensialı kiçik kəmiyyət kimi nəzərə alınmır.

#### **4.14. İonların membranda daşınmasının elektrodifuziya nəzəriyyəsi**

Bu nəzəriyyə fiziki-kimyəvi membranlar üçün işlənməklərinə baxmayaraq, bioloji membranlarda ion daşınması prosesinin təsviri üçün də müvəffəqiyyətlə tətbiq olunur.

Elektrodifuziya nəzəriyyəsində membran homogen mühit kimi qəbul olunur, membran daxilində elektrik sahəsi bircinsli hesab edilir, ionun sərhəd konsentrasiyası müvafiq su fazasındakı konsentrasiya ilə mütənasib hesab edilir, qəbul olunur ki, biomembranlarda ionlar daşınarkən onların qarşılıqlı təsiri baş vermir və bu təsdiq şərh olunan nəzəriyyədə «asılmazlıq prinsipi» adlanır.

Elektrokimyəvi tarazlıq halında membranda ionların yekun seli sıfıra bərabər olmalıdır. Lakin kation və anionun membran materialında yürüklüyü müxtəlif olduqda onların passiv diffuziyası da potensiallar fərqinin generasiyası ilə nəticələnir. Bu potensiallar fərqi tarazlıq potensialından (Nernst potensialı) fərqli olaraq, membranı əhatə edən məhlullardakı ionun konsentrasiyasından başqa, membranın konkret iona görə nüfuzluğu ilə təyin olunur.

Elektrodifuziya nəzəriyyəsində ionların əsas hərəkətverici qüvvəsi olaraq elektrokimyəvi potensial qradienti fəaliyyət göstərir. Beləliklə, elektrodifuziya nəzəriyyəsində membranda daşınan maddənin  $J$  seli onun  $c$  konsentrasiyası və  $u$  yürüklüyü ilə mütənasib götürülür:

$$J = -cu \frac{d\bar{\mu}}{dx} \quad (4.14.1)$$

Burada  $\bar{\mu} = \mu_0 + RT \ln c + zF\varphi$  elektrokimyəvi potensialdır. Elektrokimyəvi potensialın ifadəsini 4.14.1 tənliyində nəzərə alsaq membrandan axan ion seli üçün

$$J = -uRT \frac{dc}{dx} - uc_z F \frac{d\varphi}{dx} \quad (4.14.2)$$

alırıq. Burada  $z$ -ionun valentliyi,  $T$ -mütləq temperatur,  $R$ -universal qaz sabiti,  $F$ -Faradey sabitidir. 4.14.2 tənliyi elektrodifuziya üçün Nernst-Plank düsturu adlanır. Bu tənlikdən görüldüyü kimi, birinci toplanan daşınan maddənin diffuziya selini ifadə edir. İkinci toplanan isə ionların elektrik sahəsində miqrasiyasını ifadə edir. Ona görə də bu toplanan miqrasiya komponenti adlanır.

4.14.2 tənliyini Puasson tənliyi ilə bir sistemdə həll etməklə ion seli ilə membranda ionların elektrodifuziyası nəticəsində generasiya olunan potensiallar fərqinin aralarında analitik ifadə tapmaq olar. Lakin bu həlli nisbətən çətin olan məsələdir. 4.14.2 tənliyinin həllini müəyyən yaxınlaşmalarda asanlaşdırmaq mümkündür. Bunlardan membran daxilində ionların konsentrasiya qradientini sabit hesab edən yaxınlaşma  $\frac{dc}{dx} = const$  Henderson-Plank yaxınlaşması adlanır.

#### 4.15. Henderson-Plank yaxınlaşması

Bu yaxınlaşmada membran maddəsinin daxilində ionların konsentrasiya qradientinin sabitliyi, membranın daxili mühitinin elektroneytrallığına qəbul olunur. Başqa sözlə, elektroneytrallığın həm membranı əhatə edən fazalarda, həm də membranın daxilində qərarlaşdığı qəbul olunur. Bu isə o deməkdir ki, stasionar halda membrandan axan cərəyanın şiddəti sifira bərabərdir. Ona görə də binar, birvalentli ( $z=\pm 1$ ) məhlullarla əhatə olunmuş membranlar üçün aşağıdakı bərabərlik ödəyir:

$$u_+ RT \frac{dc}{dx} + u_+ c F \frac{d\varphi}{dx} = u_- RT \frac{dc}{dx} - u_- c F \frac{d\varphi}{dx} \quad (4.15.1)$$

Burada  $u_+$ ,  $u_-$  kation və anionun yürüklükləridir. 4.15.1 tənliyini qruplaşdıraraq

$$\frac{d\varphi}{dx} = - \frac{u_+ - u_-}{u_+ + u_-} \cdot \frac{RT}{F} \cdot \frac{1}{c} \cdot \frac{dc}{dx} \quad (4.15.1)$$

alırıq. Bu bərabərliyi  $\frac{1}{c} \frac{dc}{dx} = \frac{d(\ln c)}{dx}$  olduğunu nəzərə almaqla inteqrallasaq membranda potensiallar fərqi üçün

$$\Delta\varphi = \frac{u_+ - u_-}{u_+ + u_-} \cdot \frac{RT}{F} \ln \frac{c_2}{c_1} \quad (4.15.3)$$

alır. Burada  $\Delta\varphi = \varphi_2 - \varphi_1$  -dir. 4.15.3 tənliyi Henderson tənliyi adlanır. Bu tənlikdən görüldüyü kimi membranda generasiya olunan potensiallar fərqi membranı əhatə edən məhlullarda ionun konsentrasiyası ilə yanaşı, kation və anionun membranda yürüklükləri ilə təyin olunur. Digər tərəfdən, Henderson tənliyi ilə ifadə olunan potensiallar fərqi, ionların membranda diffuziyası nəticəsində generasiya olunduğu üçün diffuziya potensialı adlanır.

4.15.3 tənliyindən kation və anionun yürüklüklərini nəzərə almaqla hesablanmış diffuzion potensial 10 mV təşkil edir. Lakin bioloji membranda generasiya olunan membran potensialı isə bir neçə yüz mV-a çata bilər. Bununla yanaşı makroskopik ölçülü süni bilipid və ya texnoloji membranlarda hesabat apardıqda göstərilən kəmiyyətə yaxın nəticələr alınır. Makroskopik ölçülü membranlar elmi ədəbiyyatda «qalın» membranlar, bioloji membranlar isə «nazik» membranlar adlandırılır. Membranların «qalın» və ya «nazik» olması kriteriyası ekranlanmanın debay radiusu ilə təyin olunur:

$$\delta = \sqrt{\frac{\epsilon RT}{8\pi F^2 z^2 c}} \quad (4.15.4)$$

Bu kəmiyyət barədə ikiqat elektrik sahəsinin təsvirində məlumat verilmişdir. Burada,  $\epsilon$ -membranı əhatə edən məhlulda həlledicinin dielektrik nüfuzluğudur. Membranın qalınlığı  $h \gg \delta$  olduqda bu membranlar «qalın»,  $h \leq \delta$  olduqda isə «nazik» membran adlanır. Beləliklə, Henderson tənliyi fiziki-kimyəvi və ya texnoloji membranlar üçün yararlıdır.

#### 4.16. Qoldman yaxınlaşması

Bu yaxınlaşmada qəbul olunur ki, biomembranların daxilində elektrik sahəsi sabit intensivliyə malikdir. Yəni,  $\frac{d\varphi}{dx} = const$ . Bu fərziyyə çox məntiqlidir. Belə ki, yuxarıda qeyd edildiyi kimi, bioloji membranlar «nazik» membran kimi təsnifatlaşdırılır. Membranın qalınlığı  $h$  çox kiçik olduğundan bu kiçik məsafə boyu elektrik sahəsinin intensivliyinin dəyişməsi nəzərə çarpacaq dərəcədə olmaya da bilər. Ona görə də membran hüdudlarında  $\frac{d\varphi}{dx} = \frac{\varphi}{h}$  kimi olmalıdır. Bu halda Henderson-Plank tənliyi

$$\frac{dc}{dx} + \frac{zF\varphi c}{RT} = -\frac{J}{uRT} \quad (4.16.1)$$

şəklinə düşür. Burada,  $c$  membranı əhatə edən məhlulların konsentrasiyası,  $z$ -valentlik,  $F$ -Faradey sabiti,  $R$ -universal qaz sabiti,  $T$ -mütləq temperatur,  $J$ -daşınan maddənin seli,  $\phi$ -membranda elektrik sahəsinin potensiallar fərqi.

4.16.1 differensial tənliyinin həllinin sərhəd şərtləri

$$\begin{aligned} x=0 \quad c=c' \\ x=h \quad c=c'' \end{aligned} \quad (4.16.2)$$

ola bilər. Başqa sözlə,  $c'$  və  $c''$  daşınan ionun sərhəd konsentrasiyalarıdır. 4.16.2 sərhəd şərtləri daxilində 4.16.1 tənliyinin həlli hər hansı daşınan  $i$  ionunun seli üçün aşağıdakı ifadəni verir.

$$J_i = \frac{zF\phi u}{h} \cdot \frac{c' - c'' e^{\frac{zF\phi}{RT}}}{1 - e^{\frac{zF\phi}{RT}}} \quad (4.16.3)$$

4.16.3 ifadəsi ion seli üçün Goldman tənliyi adlanır. Hockin və Kats ionun membranla sərhəd konsentrasiyalarını onların membranı əhatə edən müvafiq məhlullardakı konsentrasiyaları ilə ifadə etməyi təklif etmişlər. Yəni,  $c' = \gamma c_0$ ;  $c'' = \gamma c_i$  harada ki,  $c_0$ ,  $c_i$  ionun membranın daxili (i) və xarici (0) tərəflərində konsentrasiyalarıdır,  $\gamma$ -paylanma əmsalı adlanır (bu kəmiyyət barədə qeyri-elektrolitlərin diffuziyasının şərhində məlumat verilmişdir). Yuxarıda qəbul olunmuş əvəzləmələrlə ion selinin yeni ifadəsini alırıq:

$$J = \frac{zF\phi P}{RT} \cdot \frac{C_0 - C_i e^{\frac{zF\phi}{RT}}}{1 - e^{\frac{zF\phi}{RT}}} \quad (4.16.4)$$

Alınmış tənlik Goldman-Hockin-Kats tənliyi adlanır. Burada  $P$ -membranın ion nüfuzluğu adlanır, m/san vahidlərində ölçülür və aşağıdakı kimi təyin olunur

$$P = \frac{uRT\gamma}{h} \quad (4.16.5)$$

Bu kəmiyyətin ifadəsinə daxil olan paylanma əmsalı və ya mütənasiblik əmsalı  $\gamma$  müəyyən mənada qeyri-müəyyən, mücərrəd kəmiyyətdir. Bu kəmiyyətin membranın hər iki tərəfi üçün eyni qiymətə malik olduğu qəbul olunur. Başqa sözlə bu kəmiyyətə görə membran simmetrik qəbul olunur. Əslində isə bioloji membranlar struktur cəhətdən, həm də əhatə cəhətdən asimmetrikdirlər. Bu səbəbdən membranın səthlərində formalaşmış ikiqat elektrik təbəqələrinin strukturları da fərqli olacaq. Bütün bunlar paylanma əmsalından ion daşınması proseslərinin təsviri üçün istifadə etdikdə bir qədər ehtiyatlı olmağa məcbur edirik.

Bununla yanaşı, P kəmiyyətinin nişanlanmış atomlarla ölçülməsi üsulu mövcuddur. P kəmiyyətinin qiymətini, membran potensialı  $\varphi$ ,  $c_0$  və  $c_i$  kəmiyyətlərini bilməklə membranda ion selini qiymətləndirmək olar. Bitki hüceyrələrində bu kəmiyyətin  $K^+$  üçün hesablanmış qiyməti  $10^{-8}$  sm/san həddlərində alınır.

#### 4.17. Biomembranların keçiriciliyi və nüfuzluğu

Keçiricilik simenslərlə ( $S_m = \frac{1}{O_m}$ ) ölçülən kəmiyyət olub Om qanununa mütənasiblik əmsalı kimi daxil edilmişdir. Ona görə də membranın hər hansı ion üçün keçiriciliyi Om qanununa əsasən

$$g_i = \frac{dI}{d\varphi} \quad (4.17.1)$$

kimi təyin oluna bilər. Burada  $d\varphi$ -membran potensialının sürüşməsi,  $dI$  cərəyan şiddətinin dəyişməsidir. Cərəyan şiddətinin 1 mol maddənin ion seli vasitəsi ilə ifadəsini  $I = zFJ$  kimi yazmaq olar. Ona görə də keçiriciliyin ion selinin vasitəsi ilə ifadəsi

$$g_i = zF \frac{dJ}{d\varphi} \quad (4.17.2)$$

kimi olar. Membran hər iki tərəfdən eyni konsentrasiyalı elektrolitlərlə əhatə olunduqda (buna simmetrik əhatə deyilir)  $c_i = c_0 = c$  Qoldman-Hockin-Kats tənliyindən selin ifadəsi üçün

$$J = \frac{zF\varphi Pc}{RT} \quad (4.17.3)$$

alırıq.

Burada,  $z$ -daşınan ionun valentliyi,  $F$ -Faradey sabiti,  $R$ -universal qaz sabiti,  $T$ -mütləq temperaturdur.  $P$  isə daşınan maddəyə görə membranın nüfuzluğudur.

Selin 4.17.3 ifadəsini keçiriciliyin 4.17.2 düsturunda nəzərə alsaq, onda membranın keçiriciliyi üçün

$$g_i = \frac{z^2 F^2 P c_i}{RT} \quad (4.17.4)$$

alırıq. Membran nüfuzluğunun ifadəsi isə əvvəlki paraqrafda olduğu kimi

$$P_i = \frac{uRT\gamma}{h} \quad (4.17.5)$$

qalacaqdır. 4.17.4 və 4.17.5 ifadələrindən görürük ki, keçiricilik və nüfuzluq

biomembranların bir-biri ilə mütənəsib xarakteristikalarıdır, qarşılıqlı əlaqəlidir və birinin dəyişməsi digərinin də dəyişməsi kimi öz əksini tapmalıdır. Eyni zamanda bu kəmiyyətlərin eyniləşdirilməsi yol verilməzdir. Belə ki, nüfuzluq biomembranın bilavasitə özünə aid kəmiyyətlərlə (qalınlıq-h, ionun ondakı yürüklüyü-u, ionun membran materialından asılı olan paylanma əmsalı- $\gamma$ ) təyin olunur. Keçiricilik isə bunlarla yanaşı xarici mühitin parametri olan konsentrasiyadan da asılıdır.

Yekunda qeyd etmək vacibdir ki, 4.17.4 və 4.17.5 tənlikləri eksperimental nəticələrlə ionun nisbətən aşağı, mM tərtibində konsentrasiyalarında yaxşı uzlaşır.

#### 4.18. Membran potensialı üçün Qoldman tənliyi

Bioloji membranlarda ion selinin əvvəlki paraqrafdakı ifadəsindən anion və kationların müxtəlif sürətlə diffuziyası nəticəsində generasiya olunan membran potensialını hesablamaq olar. Belə ki, stasionar halda membrandan axan müxtəlif tip ionlara məxsus cərəyanların şiddətləri cəmi sıfıra bərabər olmalıdır. Nəzərə alsaq ki, bioloji membranlarda həyacanlanma olmadıqda onlarda cərəyan əsasən  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ -ionları tərəfindən yaradılır, onda stasionar hal üçün aşağıdakı bərabərlik doğru olar:

$$I_k + I_{Na} + I_{Cl} = 0 \quad (4.18.1)$$

Burada  $I_k$ ,  $I_{Na}$ ,  $I_{Cl}$   $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  -ionlarının cərəyan şiddətləridir. Cərəyan şiddəti  $I$  ilə, ion seli  $J$  arasındakı  $I = zFJ$  münasibətindən istifadə etsək birvalentli ( $z = \pm 1$ ) ionlardan hər hansı birinin yaratdığı cərəyan şiddətini (məsələn  $K^+$  üçün) aşağıdakı kimi tapmaq olar:

$$I_k = \frac{F^2 \varphi (P_k [K_0] - P_k [K_i] e^{\frac{F\varphi}{RT}})}{RT (1 - e^{\frac{F\varphi}{RT}})} \quad (4.18.2)$$

Digər ionların cərəyan şiddətini də eyni qayda ilə yazıb alınmış bərabərliyi

$\frac{F^2 \varphi}{RT (1 - e^{\frac{F\varphi}{RT}})}$  ortaq vuruğuna ixtisar edərək aşağıdakı bərabərliyi alırıq:

$$P_k [K_0] - P_k [K_i] e^{\frac{F\varphi}{RT}} + P_{Na} [Na_0] - P_{Na} [Na_i] e^{\frac{F\varphi}{RT}} + P_{Cl} [Cl_i] - P_{Cl} [Cl_0] e^{\frac{F\varphi}{RT}} = 0 \quad (4.18.3)$$

Bu bərabərliyi membran potensialı  $\varphi$ -yə görə həll etsək:

$$\varphi = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_k [K_0] + P_{Na} [Na_0] + P_{Cl} [Cl_i]}{P_k [K_i] + P_{Na} [Na_i] + P_{Cl} [Cl_0]} \quad (4.18.4)$$

alırıq. Burada,  $[K_0]$ ,  $[Na_0]$ ,  $[Cl_0]$  və  $[K_i]$ ,  $[Na_i]$ ,  $[Cl_i]$  müvafiq ionların xarici və

daxili konsentrasiyaları,  $P_k$ ,  $P_{Na}$ ,  $P_{Cl}$ -membranın onlara müvafiq nüfuzluqlarıdır,  $R$ -universal qaz sabiti,  $T$ -mütləq temperatur,  $F$ -Faradey sabitidir. 4.18.4 ifadəsi membran potensialı üçün Goldman tənliyi adlanır. Bu tənliyin xarakterik cəhəti ondan ibarətdir ki, sağ tərəfdə kəsrin surətində kationun xarici konsentrasiyası ilə yanaşı, anionun daxili konsentrasiyası durur. Kəsrin məxrəcində isə əksinə. Əgər membran üç deyil, bir çox iona görə yüksək nüfuzetdirmə qabiliyyətinə malikdirsə, onda tənliyin sağ tərəfində kəsrin surət və məxrəcinə həmin ionlara görə hədlər daxil olacaq. Məsələn, *Nitella clavata* hüceyrələri üçün bu tənliyə hidrogen ionlarına görə hədlər daxil edilmişdir. Ümumiyyətlə, 4.18.4 tənliyi biomembranlarda elektrokimyəvi potensial qradientinin istiqamətində daşınmanı qiymətləndirmək üçün eksperimentlə uzlaşan nəticələrə gətirir. Həmin tənlikdən hesablanan potensial da diffuzion potensial adlanır.

#### 4.19. Bioloji membranların volt-ampere xarakteristikası

Volt-ampere xarakteristikası cərəyan keçən mühitdə cərəyan şiddətinin ona tətbiq olunmuş gərginlikdən asılılığına deyilir. Goldman-Hockin-Kats tənliyinə əsasən bioloji membranlar üçün bu asılılığı asanlıqla nümayiş etdirmək olar. Belə ki, cərəyan şiddəti  $I$  yüklə ion seli  $J$ -in hasil olduğunu nəzərə alsaq, onda biomembranların volt-ampere xarakteristikasının riyazi ifadəsi

$$I = zFJ \quad (4.19.1)$$

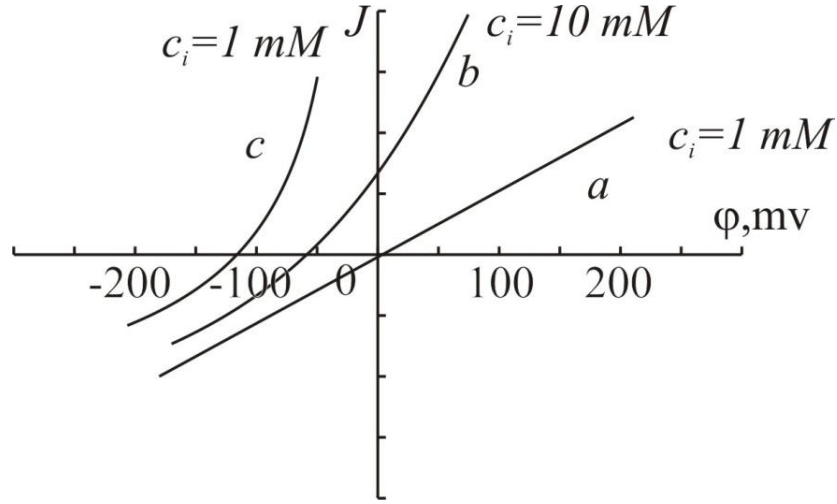
$$I = \frac{z^2 F^2 \varphi P}{RT} \cdot \frac{c_0 - c_i e^{\frac{zF\varphi}{RT}}}{1 - e^{\frac{zF\varphi}{RT}}} \quad (4.19.2)$$

olar. 4.19.2 ifadəsindən görünür ki, biomembranların Goldman-Hockin-Kats tənliyinə əsaslanan volt-ampere xarakteristikaları qeyri-xəttidir. Bu qeyri-xəttilik ilk növbədə xarakteristikanın membran potensialının  $\varphi \rightarrow +\infty$ ,  $\varphi \rightarrow -\infty$  yaxınlaşmalarında özünü göstərir. Həmin yaxınlaşmalarda volt-ampere xarakteristikaları

$$I = \frac{z^2 F^2 \varphi P c_i}{RT} \quad \text{və} \quad I = \frac{z^2 F^2 \varphi P c_0}{RT} \quad (4.19.3)$$

asimptotlarına yaxınlaşırlar (şəkil 4.19.1).





**Şəkil 4.19.1. Qoldman nəzəriyyəsinə görə membranın volt-ampere xarakteristikaları.**

**Şəkilə qrafiklər: a) simmetrik əhatə halında; b) və c) membranın konsentrasiyaları 10 və 100 dəfə fərqlənən məhlullarla əhatə olunduqda volt-ampere xarakteristikaları.  $c_i$ -ionun membranın daxili tərəfindəki konsentrasiyasıdır.**

4.19.3 ifadələrindən görüldüyü kimi, volt-ampere xarakteristikalarının qeyri-xəttiliyi membranı əhatə edən elektrolitin konsentrasiyaları  $c_i$ - $c_o$ -in fərqi ilə müəyyənəlşir. Bu fərq böyük olduqca qeyri-xəttilik daha kəskin şəkildə ifadə olunur. Əksinə, simmetrik əhatə halında ( $c_i=c_o=c$ ) qeyri-xəttilik itir və volt-ampere xarakteristikası xətti

$$I = \frac{z^2 F^2 \varphi P c}{RT} \cdot \varphi \quad (4.19.4)$$

tənliyi ilə ifadə olunur (şəkil 4.19.1). Burada, R-universal qaz sabiti, T-mütləq temperatur, P-membranın ion nüfuzluğu. 4.19.4 ifadəsindən görünür ki, simmetrik əhatə halında elektrolitin konsentrasiyası artdıqca membranın keçiriciliyi də artır. Lakin bu münasibət elektrolitin aşağı konsentrasiyaları üçün ödənilir. Başqa sözlə, konsentrasiya artdıqca asılmazlıq prinsipi pozulur və 4.19.4 tənliyi ödənmir.

Biomembranların qeyri-xətti volt-ampere xarakteristikaları onların düzləndirmə xassələrini aşkar edir. Qoldman-Hockin-Kats tənliyinə müvafiq bu düzləndirmə bir sıra bitki hüceyrələrində, xüsusən ibtidai su bitkiləri olan *Chara corallina*, *Hydrodictyon africanum*, *Acetabularia* hüceyrələrində aşkar edilmişdir. Lakin təcrübi nəicələrin Qoldman tənliyindən kənarlanması heç bir təəccüb doğurmur. Belə ki, Qoldman tənliyi canlı hüceyrələrin bir sıra xüsusiyyətlərini nəzərə almır. Məsələn, Qoldman tənliyi diffuzion (passiv) prosesləri təsvir etdiyi

halda, canlı hüceyrələr ion mübadiləsini tənzimləyən ion nasoslarına malikdirlər. Bu nasosların funksional fəallığı əksər halda membran potensialından asılı olur. Digər tərəfdən, aşkar edilmişdir ki, biomembranlarda ionların daşınmasını təmin edən selektiv daşınma yollarının, yəni ion kanallarının funksional fəallığı da membran potensialından asılıdır. Bu səpgidəki tədqiqat materiallarının araşdırılmasından aydın olur ki, biomembranlarda  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$  ionlarının selektiv daşınma yolları mövcuddur və eyni iona potensialın aşağı və yuxarı diapazonlarında bu selektiv daşınma yollarının müxtəlif tipləri uyğun gələ bilər. Bütün bunlarla yanaşı, son illərin tədqiqatlarında müəyyən edilmişdir ki, ion kanalları və ion nasosları öz aralarında elektrik sahəsi vasitəsi ilə həyata keçirilən qarşılıqlı tənzimləmə sisteminə malikdirlər. Ona görə də, təcrübi nəticələrin Qoldman «düzlənməsindən» kənarlanması təbii ki, real situasiyanı əks etdirir. Lakin sayılan kənarlaşdırıcı faktorların mövcud olmasına baxmayaraq, müəyyən eksperimental şəraitdə konkret tip ion kanalları üçün Qoldman tənliyi ilə yaxşı uzlaşan təcrübi nəticələrin alınması mümkündür.

Ümumiyyətlə, volt-ampere xarakteristikalarının tədqiqi bioloji membranların passiv xarakteristikalarının da potensialdan asılılığını üzə çıxartmışdır. Aşkar edilmişdir ki, bitki hüceyrələrinin plazmatik membranlarında mövcud olan  $\text{K}^+$ -kanalları potensialdan asılı fəaliyyət göstərirlər, digər tip kanallar əksinə, potensialın yuxarı qiymətlərində fəaliyyət göstərirlər. Bu kanallar eyni ion daşdıqlarına baxmayaraq onların keçiricilikləri, selektiv filtirlərinin lokalizasiyası müxtəlifdir.

#### 4.20. Ussinq-Teorel münasibəti

Bu münasibət Qoldman-Hockin-Kats tənliyindən alınır. Bu tənliyə əsasən hər hansı ionun membranda yekun selini əks istiqamətə sellərin cəmi kimi göstərmək mümkündür. Tənliyin ifadəsi aşağıdakı kimidir:

$$J = \frac{zF\phi P}{RT} \cdot \frac{c_0 - c_i e^{\frac{zF\phi}{RT}}}{1 - e^{\frac{zF\phi}{RT}}} \quad (4.20.1)$$

Bu tənliyin iki toplanan şəklində yazsaq

$$J = \frac{zF\phi P}{RT} \cdot \frac{c_0}{1 - e^{\frac{zF\phi}{RT}}} - \frac{zF\phi P}{RT} \cdot \frac{c_i \cdot e^{\frac{zF\phi}{RT}}}{1 - e^{\frac{zF\phi}{RT}}} \quad (4.20.2)$$

alırıq. Burada birinci toplanan ionun xarici konsentrasiyası ( $c_0$ ) ilə təyin olunduğundan onun hüceyrəyə daxil olan selini ( $J_{in}$ ) əks etdirir. İkinci toplanan isə ionun daxili konsentrasiyası ( $c_i$ ) ilə təyin olunduğundan hüceyrədən xaricə axan ( $J_{out}$ ) seli ifadə edir:

$$J_{in} = \frac{zF\varphi P}{RT} \cdot \frac{c_0}{1 - e^{-\frac{zF\varphi}{RT}}}$$

$$J_{out} = \frac{zF\varphi P}{RT} \cdot \frac{c_i \cdot e^{-\frac{zF\varphi}{RT}}}{1 - e^{-\frac{zF\varphi}{RT}}} \quad (4.20.3)$$

4.20.3 ifadələrini tərəf-tərəfə bölərək

$$\frac{J_{in}}{J_{out}} = \frac{c_0}{c_i \cdot e^{-\frac{zF\varphi}{RT}}} \quad (4.20.4)$$

Bu münasibət Ussinq-Teorel münasibəti adlanır. Burada  $z$ -daşınan ionun valentliyi,  $\varphi$ -membran potensialı,  $R$ -universal qaz sabiti,  $T$ -mütləq temperatur,  $F$ -Faradey sabitidir. 4.20.4 tənliyi Qoldman tənliyindən nəticə kimi alınmasına baxmayaraq, bu münasibət ionların elektrokimyəvi qradiyent istiqamətində passiv daşınması kriteriyası kimi tətbiq olunmaqdadır. Bu münasibətdən həmçinin, ion kanallarında ionların qarşılıqlı təsirdə olub-olmaması barədə məlumat almaq mümkündür. 4.20.4 münasibəti həmçinin, hüceyrə membranlarında elektrogen daşınmanın mövcud olub-olmaması kriteriyası kimi də tətbiq olunmaqdadır. Elektrogen daşınmanın digər kriteriyaları isə elektrogen daşınmanın nəzəri və təcrübi əsaslarının şərhində verilir.

#### 4.21. Membranda ionların diffuziyasının diskret təsviri

Əvvəlki fəsildə, membranda ionların diffuziyasının kəsilməz nəzəriyyəsinin şərhini verilmişdir. Bu nəzəriyyənin əsas fərziyyələrində bioloji membranlar kəsilməz, homogen faza kimi qəbul edilir. Digər tərəfdən, membran daxilində elektrik sahəsinin bircinsliyi, ionların sərhəd konsentrasiyalarının müvafiq su fazalarındakı konsentrasiyaları ilə mütənasibliyi və ionların membranı keçərkən öz aralarında qarşılıqlı təsirdə olmaması (“asılmazlıq” prinsipi) fərziyyələri qəbul edilmişdir. Bu postulatlardan membran daxilində elektrik sahəsinin intensivliyinin sabitliyi bütün hallarda qəbul olunandır. Belə ki, bioloji membranların qalınlığı çox kiçik olduğundan (6÷8 nm) bu qalınlıq boyu sahənin intensivliyinin dəyişməsi hiss

olunan dərəcədə olmayacaq. Lakin qalan fərziyyələrin mütləq həqiqət kimi qəbul olunması yəqin ki, mümkün deyil. Belə ki, bioloji membranlar əsasən zülal və lipidlərdən təşkil olunub. Ona görə də homogen deyillər. Bioloji membranlar səth yükünə malik olduqları üçün ionun sərhəd konsentrasiyası fərziyyələrdə qəbul olunduğu kimi olmaya da bilər. Digər tərəfdən, istər bitki, istərsə də heyvan hüceyrələrində aparılmış elektrofizioloji təcrübələrin nəticəsində «asılmazlıq» prinsipinin pozulduğu aşkarlanmışdır. Bu isə onun nəticəsidir ki, ionların bioloji membranlarda diffuziyası, əsasən, ion kanalları, yəni ionların selektiv daşınma yolları vasitəsi ilə həyata keçirilir. İonların daşınmasının «kəsilməz» nəzəriyyəsi isə faktı nəzərə ala bilməmişdir. İonların kanalda daşınması nəzəriyyəsi Eyringin kimyevi reaksiyanın mütləq sürətləri nəzəriyyəsinə əsaslanan diskret nəzəriyyədir. Bu nəzəriyyənin əsas fərziyyələri aşağıdakılardır:

1. İonun kanala daxil olması onun hidrat təbəqəsinin kanal boşluğuna sərilmiş polyar qruplarla əvəz olunması ilə müşayiət olunur;

2. İonun kanalla qarşılıqlı təsiri, kanala məxsus potensial çuxur və çəpərlərlə təsvir olunan enerji profilinə müvafiq baş verir. Başqa sözlə, ionun kanalda daşınmasına potensial çəpərlərdən potensial çuxurlar arasında sıçrayış kimi baxılır;

3. Potensial çuxurlar arasında sıçrayışlar, ehtimalı tətbiq olunmuş elektrik sahəsinin intensivliyindən asılı olan istilik fluktuasiyaları nəticəsində baş verir;

4. İon potensial çuxurda kifayət qədər uzun müddət dayana bilər, sıçrayış yalnız boş çuxura mümkündür. Elektrostatik qarşılıqlı təsirin mövcudluğuna görə tutulmuş potensial çuxura ikinci ionun düşməsi mümkün deyildir.

Ən sadə təcrübələr göstərdiyi kimi, ən ehtimallı halda membranın enerji profilində üç potensial çəpər mövcuddur. İki kənar çəpərlər kanalın giriş və çıxış hissələrinə aiddir. Bu o deməkdir ki, ion kanala daxil olarkən hidrat təbəqəsindən azad olmaq üçün müəyyən enerji sərf etməlidir. Enerji sərfi həmçinin, ionun kanaldan azad olması üçün təkzibolunmazdır.

Kanalın enerji profilində mərkəzi çəpər ionla kanalın selektiv filtr adlanan oblastının qarşılıqlı təsirini əks etdirir (şəkil 4.21.3).

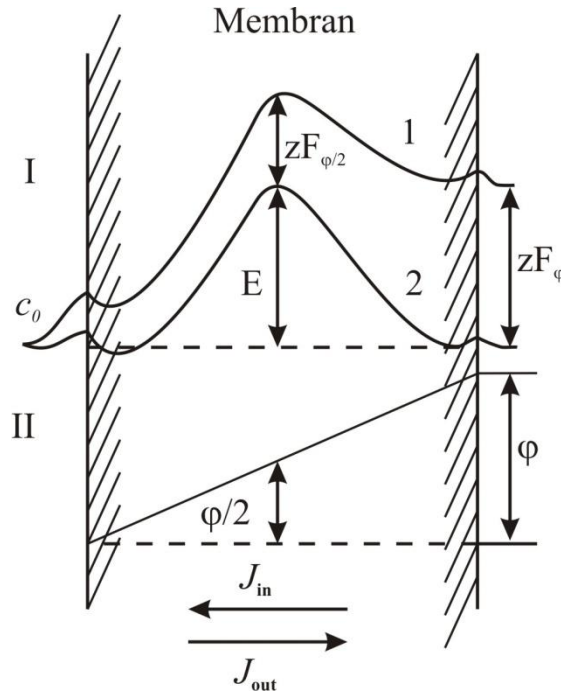
İonların daşınmasının diskret təsvirinə əsasən ionun daxil ( $J_{in}$ ) və xaric ( $J_{out}$ ) olan selləri aşağıdakı kimi ifadə olunur:

$$J_{in} = c_0 A e^{-\left[\frac{E}{RT} + \frac{zF\phi}{2RT}\right]} = c_0 v e^{-\frac{zF\phi}{2RT}} \quad (4.21.1)$$

$$J_{out} = c_i A e^{-\left[\frac{E}{RT} - \frac{zF\phi}{2RT}\right]} = c_i v e^{\frac{zF\phi}{2RT}} \quad (4.21.2)$$

Burada,  $v = A e^{-\frac{E}{RT}}$ , A-sabit kəmiyyət, E-mərkəzi cəpərin hündürlüyü,  $c_0$ ,  $c_i$  – daşınan ionun xarici və daxili konsentrasiyaları, F-faradey sabiti,  $\phi$ -membran potensialı, z-valentlik, R-universal qaz sabiti, T-mütləq temperatur.

$$\Psi = \frac{F\phi}{RT} \quad (4.21.3)$$



**Şəkil 4.21.3. I-üçcəpərli kanal modelinin (1)elektrik sahəsi olmadıqda, (2) elektrik sahəsi tətbiq etdikdə enerji profili; II –membranda elektrik sahəsinin profili:  $c_0$ ,  $c_i$ -membranı əhatə edən elektrolitin konsentrasiyası, E-mərkəzi cəpərin enerji vahidlərində hündürlüyü, Z-valentlik F-Faradey sabiti,  $J_{in}, J_{out}$  kanaldan daxil və xaric olan ion seli.**

Ölçüsüz potensial adlanan kəmiyyəti daxil etməklə ionun iki istiqamətdə sellərinin qiymətinə əsasən membranda cərəyan şiddətini (I) tapmaq olar:

$$I = zF(J_{in} - J_{out}) = zFv(c_i e^{\frac{z\Psi}{2}} - c_0 e^{-\frac{z\Psi}{2}}) \quad (4.21.4)$$

Simmetrik əhatə halında  $c_i=c_0=c$  və cərəyan şiddəti üçün aşağıdakı ifadəni alırıq:

$$I = zFvc(e^{\frac{z\Psi}{2}} - e^{-\frac{z\Psi}{2}}) \quad (4.21.5)$$

4.21.5 ifadəsində hiperbolik funksiyanın  $shx = \frac{1}{2}(e^x - e^{-x})$  xassəsindən istifadə etsək

$$I = 2zFvcsh \frac{z\Psi}{2} \quad (4.21.6)$$

olar.

Beləliklə, ionların daşınmasının diskret təsvirində membranın volt-amper xarakteristikası üçün hiperbolik asılılıq alınır. Bu təsvirdən fərqli olaraq ionların membranda diffuziyası zamanı, simmetrik əhatə halında xətti volt-amper xarakteristikası alınmışdır. İon daşınmasının iki nəzəriyyəsi arasındakı bu ziddiyyətin olmasına baxmayaraq, diskret təsvirdə elektrodifuziya nəzəriyyəsindən nəticə kimi alınan Ussinq-Teorel münasibəti təsdiqlənir. Doğrudan da 4.21.1 və 4.21.2 münasibətlərindən daxil və xaric olan sellərin nisbətini hesablasaq:

$$\frac{J_{in}}{J_{out}} = \frac{c_0}{c_i} \cdot e^{-\frac{zF\phi}{RT}} \quad (4.21.6)$$

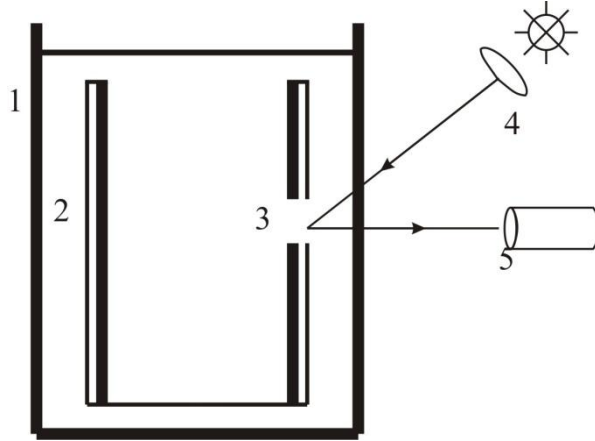
alarlıq. Bu münasibətdən belə aydın olur ki, membranda ionların kanal boyunca sıçrayışlarla daşınması ionların membranda diffuziyasını təkzib etmir. Belə ki, hal-hazırda biomembranlarda selektiv daşınma yolları ilə yanaşı qeyri –selektiv daşınma yollarının mövcud olduğunu göstərən təkzib olunmaz faktlar qərarlaşdırılmışdır. Qeyri-selektiv daşınma yollarının tədqiqi hal-hazırda böyük maraq doğurur və bu sahədə ən qabaqcıl məktəblərin nümayəndələri çalışmaqdadır. Bu daşınma yolları bioloji mənaya malikdir. Həmin məsələ hal-hazırda araşdırılmaqdadır.

#### 4.22. Lipid təbəqələri

Membran proseslərinin identifikasiyasında model obyekt kimi uzun illər membran vezikulları, yəni divarı bir (monolamelyar) və ya bir neçə (multilamelyar) ikiqat lipid təbəqəsindən ibarət olan girdə formalı qapalı membranlar tətbiq olunmuşdur. Bu “qapalı” membranlar vezikullar və ya liposomlar adlanır. Bu günlərdə də liposomlar membran proseslərinin tədqiqi üçün əvəzolunmaz obyekt kimi tətbiq olunmaqdadır. Lakin elektrometrik ölçmələrlə aparılan tədqiqatlarda müstəvi bilipid təbəqələri daha üstündür. Belə ki, müstəvi bilipid təbəqəsinə hər iki tərəfdən modifikatorların tətbiq edilməsi daha asandır. Müstəvi bilipid təbəqələrinin belə aktuallığına baxmayaraq, onların alınma üsulu

uzun müddət keçdikdən sonra zahir olunmuşdur. 1962-ci ildə alman alimi Müller tərəfindən aşkar olunmuş bu üsulun mahiyyəti çox sadədir. Bunun üçün teflon materiallarından ibarət bir-birinin içərisində iki stəkan götürülür (şəkil 4.22.1).

Stəkanların hər ikisi 1M KCl məhlulu ilə doldurulur. Bilipid təbəqəsi daxili stəkanın divarında açılmış 0,5-1 mm diametrlı deşikdə formalaşır. Bilipid təbəqəsinin formalaşmasında həlledici rolü lipid molekullarının amfifiliyi oynayır. Amfifillik dedikdə lipid molekullarının eyni zamanda həm su (polyar) mühitinə, həm də üzvi (qeyri-polyar) mühitə qarşı hərisliyidir. Lipid molekullarının bu xüsusiyyəti ona gətirir ki, daxili stəkanın divarındakı deşiyə pipetin ucu ilə lipid məhlulları əlavə edildikdə lipid molekulları öz polyar başlıqları ilə su fazasına, hidofob tərəfləri ilə bir-birlərinə tərəf yönəlmiş olurlar. Lipid molekullarının su fazası ilə bu qarşılıqlı təsiri və membran preparatının tərkibindən həlledicinin tədricən kənarlanması lipid bitəbəqəsinin formalaşması ilə nəticələnir.

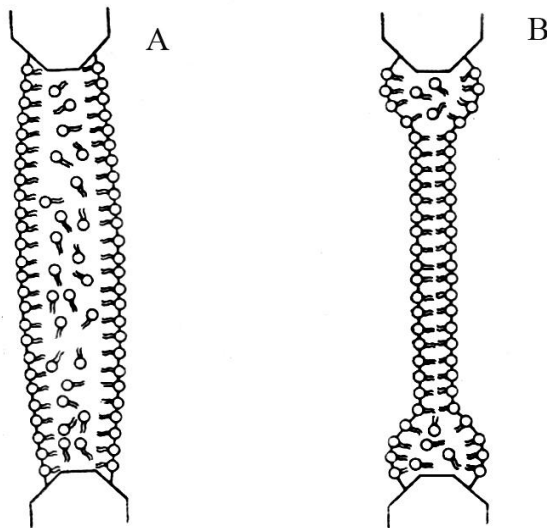


**Şəkil 4.22.1. Bilipid təbəqəsi almaq üçün qurğunun sxematik təsviri. 1,2-xarici və daxili stəkanlar, 3-daxili stəkanın divarında bitəbəqə formalaşacaq deşik, 4-paralel işıq dəstəsi almaq üçün mənbə, 5-bilipid təbəqəsinin formalaşmasının müşahidə olunması üçün optik qurğu. Stəkanlar bilipid təbəqəsinin formalaşması zamanı 1M KCl məhlulu ilə doldurulur.**

Lipid bitəbəqələrinin formalaşması 5-20 dəq müddətində baş verir. Bu müddət bitəbəqədəki lipidlərin tərkibindən, temperaturdan, əhatə edən məhlulların ion qüvvəsindən və ion tərkibindən, mühitin pH-dan və i.a.-dan asılıdır. Bitəbəqənin formalaşmasına lupa və ya mikroskopla nəzarət etmək olar (şəkil 4.22.1). Bunun üçün obyektiv lipid bitəbəqəsindən əks olunan işığa tərəf yönəldilir. Membranın qalınlığı işığın dalğa uzunluğu tərtibində olduğundan, onun hər iki tərəfindən əks olunmuş işıq interferensiya mənzərəsi verir və bu mənzərə



Nyüton həlqələri şəklində olur. Belə interferensiya mənzərəsinə malik membranlar «rəngli membranlar» adlanır. Membranların «rəngli» olması bitəbəqənin tam formalaşmadığının əlamətidir. Bitəbəqə tam formalaşdıqda onun hər iki tərəfindən əks olunan işıq dalğalarının interferensiyasının nəticəsi minimuma uyğun gəlir. Ona görə də bitəbəqə mikroskop və ya lupanın altında qara rəngli görünür. Bu səbəbdən tam formalaşmış bitəbəqələr «qara membranlar» (şəkil 4.22.2) adlanırlar. Qeyd etmək lazımdır ki, membranın «qaralması» ilə paralel lipid molekullarının arakəsmənin səthinə sərilməsi, həlledicinin su fazalarına daşınması, bitəbəqədə lipid molekullarının kipləşməsi prosesləri də gedir. Bu proseslər bitəbəqənin səthi gərilmə əmsalının tədricən azalması və elektrik tutumunun stasionar qiymətə qədər artması ilə nəticələnir.



Şəkil 4.22.2. Lipid bitəbəqələrinin formalaşması sxemi: A-rəngli, B-qara membranlar.

Ən sadə halda bitəbəqə simmetrik alınır. Lakin asimmetrik, yəni monotəbəqələri ayrı-ayrı lipidlərdən təşkil olunmuş bitəbəqələrin alınması da mümkündür. Məsələn, monotəbəqələrindən biri fosfatidilxolin, digəri fosfatidiletanolamindən ibarət olan bitəbəqənin formalaşması üçün deşiyi olan teflon arakəsmə, deşik havada qalması şərt ilə qismən su məhluluna salınır. Həmin lipidlər arakəsmənin əks tərəflərində suyun səthinə əlavə edilir. Bundan sonra arakəsmə, bitəbəqə formalaşacaq deşik su məhlullarına daxil olana qədər suya endirilir. Beləliklə, deşiyin əks tərəflərinə müxtəlif lipidlər «bulaşmış» olur. Bundan sonra hidrofob qarşılıqlı təsirin nəticəsində bitəbəqə formalaşır. Bu üsulla bir tərəfi lipiddən, digər tərəfi zülaldan ibarət bitəbəqənin alınması da

mümkündür.

Bitəbəqə bioloji membranlarda ion daşınmasının öyrənilməsi üçün önəmli tədqiqat obyektlərindən biridir. Belə ki, modifikasiya olunmamış bitəbəqənin özü də keçiricilik qabiliyyətinə malikdir. Yüklü hissəciklərin bitəbəqəni nüfuz edərək onun digər tərəfinə keçməsi ionun radiusundan ( $r$ ), su mühitinin ( $\epsilon_s$ ) və membranın ( $\epsilon_m$ ) dielektik nüfuzluğundan asılıdır. Bu asılılıq Born düsturu ilə verilir:

$$W = \frac{z^2 e^2}{2r} \left( \frac{1}{\epsilon_m} - \frac{1}{\epsilon_s} \right) \quad (4.22.1)$$

Burada,  $W$ -ionun membranı nüfuz etməsi enerjisi,  $z$ -ionun valentliyi,  $e$ -elementar yüküdür. Bu düsturdan  $W$  kəmiyyətinin  $\text{Na}^+$  və  $\text{K}^+$  üçün hesablanmış qiymətləri 250-300 C/mol təşkil edir. Burada ümumi enerjinin çox hissəsi ionun membranın hidrofob hissəsinin nüfuz etməsinə sərf olunur. Bu kəmiyyətin belə böyük qiymətə malik olmasının əsas səbəbi ionun membranı hidrat təbəqəsiz nüfuz etməsidir. Born düsturundan görüldüyü kimi, ionun membranı nüfuz etməsi enerjisi ionun radiusunun artması ilə azalır. Bu səbəbdən iri üzvi ionlar bitəbəqəni daha asan nüfuz edirlər. Məsələn, dipikrilamin və tetrafenilborat ionları bitəbəqəni çox asanlıqla nüfuz edirlər.

İonun bitəbəqəni nüfuz etməsi enerjisi yalnız ionun radiusunun artması ilə deyil, 4.22.1 ifadəsindən görüldüyü kimi,  $\epsilon_m$  və  $\epsilon_s$  kəmiyyətlərinin bir-birlərinə yaxınlaşması ilə də baş verə bilər. Bu mülahizələrdən ionun bitəbəqədə və ya biomembranlarda daşınmasının daşıyıcı vasitəsi ilə daşınmasının onun sərbəst halda daşınmasından daha asan olduğu faktı aydınlaşır.

#### **4.23. Bioloji membranlarda ionarın selektiv daşınma yollarının qurulması**

Bioloji membranların əksər funksiyalarının yerinə yetirilməsində onların ion nüfuzluğunun dəyişməsi baş verir. Bu proseslərin məqsədyönlü tənzimlənməsi yalnız onların molekulyar mexanizmlərinin aşkarlanmasından sonra mümkündür. Həmin məqsədlə süni bilipid təbəqələrinin tətbiqi geniş imkanlar açır. Belə ki, süni bilipid təbəqələri, əvvəllər qeyd olunduğu kimi, biomembranların struktur matriksini təşkil edir. Lipid bitəbəqələri daha sadə sistem olduğundan, ion nüfuzluğunun dəyişməsinin molekulyar mexanizmini burada izləmək daha asandır.

Lipid membranlarının ion nüfuzluğunu selektiv dəyişdirən çoxlu sayda

kimyəvi maddələr, fizioloji aktiv birləşmələr aşkar edilmişdir. Bu maddələrin bir sıra tipləri mütəhərrik daşıyıcı kimi fəaliyyət göstərərək asanlaşmış diffuziya prosesini stimullaşdırırlar. Məsələn, valinomitsin tipli birvalentli kation daşıyıcıları aşkar edilmişdir. Bunlara depsi-peptidlər, naktinlər, enniatinlər, kraun efirləri, nigeritsin daxildir. Oksidləşmə və fosforlaşma proseslərinin bir sıra ayırıcıları (tetraxlorotriflormetilbenzimidazol, karbonilsianidxorfenilhidrazin, dinitrofenol) proton daşıyıcıları rolunda olurlar.

Digər qrup maddələr isə bilipid təbəqəsində ionların selektiv daşınmasını təmin edən məsamələr, yəni ion kanalları formalaşdırırlar. Bu maddələrin ən tipik nümayəndələri bir sıra antibiotiklər, o cümlədən poliyen antibiotikləridir.

İon kanalı formalaşdırın maddələrin bir sıra ümumi xarakteristikaları mövcudur. Bu maddələrin molekulları ilk növbədə membran lipidlərinin molekulları kimi amfifildirlər. Yəni, onların molekullarının bir hissəsi polyar, digər hissəsi hidrofobdur. Kanaltörədici antibiotiklərin molekullarının bu xüsusiyyəti onların asanlıqla lipid bitəbəqəsinə qoşulmasını təmin edir. Belə ki, antibiotikin molekulunun polyar hissəsi su fazasına yönələrək lövbər rolunu oynayır. Onun hidrofob hissəsi bu zaman membran lipidlərinin karbohidrat zənciri oblastına qoşulmuş olur. Antibiotikin molekulu kifayət qədər uzunluğa malik olduğundan, monomer şəkildə olmasa da, dimer şəkildə membranı nüfuz edərək onun digər tərəfinə keçmiş olur. Bu isə bir neçə antibiotik molekulunun kompleks şəkildə ion kanalı formalaşdırmasına gətirir.

Nəhayət qeyd etmək lazımdır ki, təbii şəkildə mövcud olan ion kanalı ilə kanal induktorları tərəfindən törədilən ion kanallarının struktur və funksional xüsusiyyətlərini eyniləşdirmək olmaz. Digər tərəfdən ion kanalları barədə elmi ədəbiyyata hər gün yeni-yeni, təzələnen məlumatlar daxil olmaqdadır. Bu səbəbdən ion kanallarının hansı əlamətlərinə görə təsnifatlaşdırılması çətindir. İon kanalına 1982-ci ildə Yermişkin və Zilberşteynin verdikləri tərif də artıq ion kanalının bütün xüsusiyyətlərini əks etdirmir. «Canlı» membranlarda ion kanalları ion daşınma sistemlərinin potensialdan asılı dinamik elementləridir. Lakin bu təsdiq antibiotiklər və ya digər maddələr tərəfindən törədilən ion kanalları üçün gücə malik deyildir. «Biologičeskie membranı» (33, №2, 2006) jurnalının tematik buraxılışının girişində ion kanalının nədən ibarət olması fikri S.S.Kolesnikov tərəfindən belə səslənir: «Sinir impulsunun əmələ gəlməsi və yayılmasının keçən

əsrin 50-ci illərində Hockin və Haksli tərəfindən yaradılmış elektrik həyəcanlanması nəzəriyyəsi, ion kanalının əsas funksiyasının hüceyrələrin xarici membranlarında ionların selektiv daşınması doqmasının əsasını qoydu. Elektrofizioloqların, hüceyrə və molekulyar bioloqların birgə səylərinin nəticəsində çoxlu sayda yeni ion kanalları aşkar edildi. Aydınlaşdırıldı ki, bu kanallar hüceyrələrin müxtəlif funksiyalarına cəlb olunurlar və bunların arasında elektrik həyəcanlanması heç də birinci deyildir. Anlamalı oluruq ki, ion kanalı müxtəlif fiziki, kimyəvi stimulları plazmatik membranın ion nüfuzluğunun dəyişməsi şəklində resepsiya edən sensordan ibarətdir. İon kanalının fəallığı membran potensialından başqa, spesifik olaraq həll olmuş şəkildə qazların ( $O_2$ , NO, CO) konsentrasiyasından, mexaniki həyəcanlanmadan, mühitin osmotik fəallığından, pH-dan, ilkin vasitəçilərin (asetilxolin, qlütamat, ATP) xarici konsentrasiyasından və ikinci vasitəçilərin ( $Ca^{2+}$ ,  $IP_3$ , cAMP,  $PIP_2$ ) sitoplazmatik konsentrasiyasından asılıdır».

Gətirilmiş faktlar onu göstərir ki, təbii şəkildə formalaşmış ion kanalları funksional halları (keçirici, bağlı, qapalı) çoxlu sayda faktorlardan asılı olan mürəkkəb dinamik sistemdir. Bu sistemlərin işləmə mexanizmlərini daha sadə sistemlərin, yəni süni surətdə qurulmuş ion kanallarını araşdırmaqla qərarlaşdırmaq olar. Dərsliyin növbəti paraqraflarında bir sıra antibiotiklərin süni bilipid təbəqələrində əmələ gətirdikləri ion kanallarının struktur-funksional xüsusiyyətləri şərh ediləcəkdir.

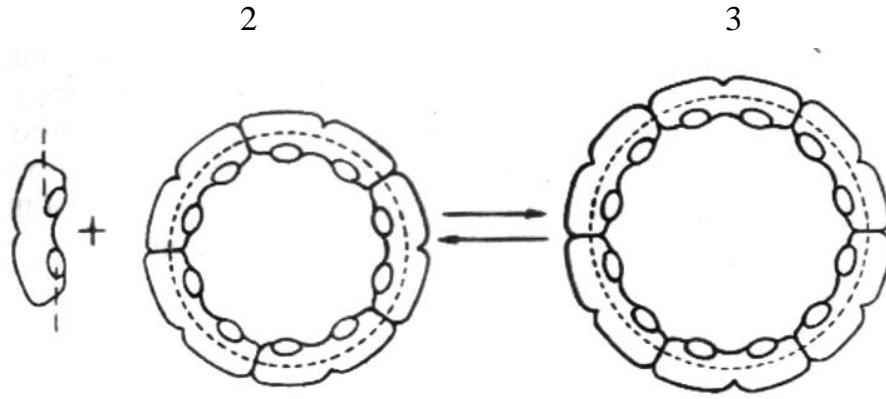
#### 4.24. Alametisin kanalı

Alametisin *Trichoderma viride* göbələyindən ayrılan peptid antibiotikdir. Antibiotikin zənciri 20 ədəd aminturşu qalığından ibarət olub, xətti peptid zənciri təşkil edir. Molekulyar zəncirə daxil olan aminturşuların əksəriyyəti hidrofobdur. Antibiotikin molekulyar zəncirinin bəzi hissələri  $\alpha$ -spiral quruluşuna malikdir.

Bilipid təbəqəsində alametisinin ion kanalı formalaşdırdığı barədə məlumatı membranın keçiriciliyini ölçməklə alırlar. Membranı əhatə edən məhlullara alametisin əlavə etdikdə membranın keçiriciliyi kəskin artır. Antibiotik əlavə edilmiş membranın keçiriciliyində antibiotikin konsentrasiyasından, membranı əhatə edən elektrolitin konsentrasiyasından və membrana tətbiq olunmuş potensialdan ciddi asılılıq müşahidə olunur. Alametisin əlavə edilmiş

membranların keçiriciliyinin membranın lipid tərkibindən asılı olduğu müəyyən edilmişdir. Bu fakt onu göstərir ki, antibiotik kanal formalaşdırarkən oliqomer struktura malik olur. Oliqomer strukturlu zülallar bir neçə polipeptid zəncirindən ibarət olan zülallara deyilir. Neer və Sakman tərəfindən membran fraqmentlərində tək ion kanalının qeyd olunması üsulunun ixtirası ion kanallarının qeydiyyatını tamam asanlaşdırdı. Aşkar edildi ki, alametisin kanalı 7 keçiricilik halında ola bilər. İlk 6 halda müvafiq keçiriciliklər 20, 280, 1300, 2700, 4400 və 6200 pSm olmuşdur.

Alametisin kanalı üçün Müller və Beumanın təklif etdikləri «çəllək» modeli özünü doğrultmuşdur (şəkil 4.24.1).



**Şəkil 4.24.1. Alametisin kanalının «çəllək» modelinin sxematik təsviri: 1-kanal seqmenti, 2, 3-kanalın pentamer və heksomer konfigurasiyaları.**

Bu modelə görə çəlləyin divarındakı taxtalar rolunu kanalda antibiotik monomerləri oynayır. Kanalın formalaşmasında iştirak edən antibiotik monomerlərinin sayının artması kanalın diametrini, həmçinin keçiriciliyini artırır. Bu modelə antibiotikin 1 molekulu kanalın 1 seqmentini təşkil edir. Alametisin kanalı formalaşdırmaq üçün antibiotik molekulları əvvəl membranı nüfuz edərək onun tərkibinə qoşulmuş olur. Növbəti mərhələdə antibiotik molekullarının lateral diffuziyalarının nəticəsində aqreqasiyası baş verir və bunun nəticəsində ion kanalı formalaşmış olur. Alametisin kanalının müvəffəqiyyətlə formalaşmasına kömək edən amillərdən biri onun lipidlərə güclü dənən sorbsiyasıdır. Antibiotikin effektiv adsorbsiyasını təsdiqləyən ən vacib fakt onun membranla elektrolitin sərhəddində paylanma əmsalıdır. Bu kəmiyyətin müxtəlif müəlliflər tərəfindən təyin olunmuş qiymətləri eyni  $10^5$  tərtibinə malikdir.

Sonda qeyd etmək vacibdir ki, alametisin kanalı aydın şəkildə ifadə olunan kation və ya anion selektivliyinə malik deyildir. Başqa sözlə alametisin kanalında həm kationlar, həm də anionlar eyni müvəffəqiyyətlə daşınırlar.

### 4.25. Amfoteritsin kanalı

Amfoteritsin poliyen antibiotiki olub, göbələk xəstəliklərinin müalicəsi üçün işlədilir. Poliyen antibiotikləri streptomyces göbələyinin məhsuludur. Bu sinif maddələrdən ən geniş tətbiq olunanı amfoteritsin B-dir.

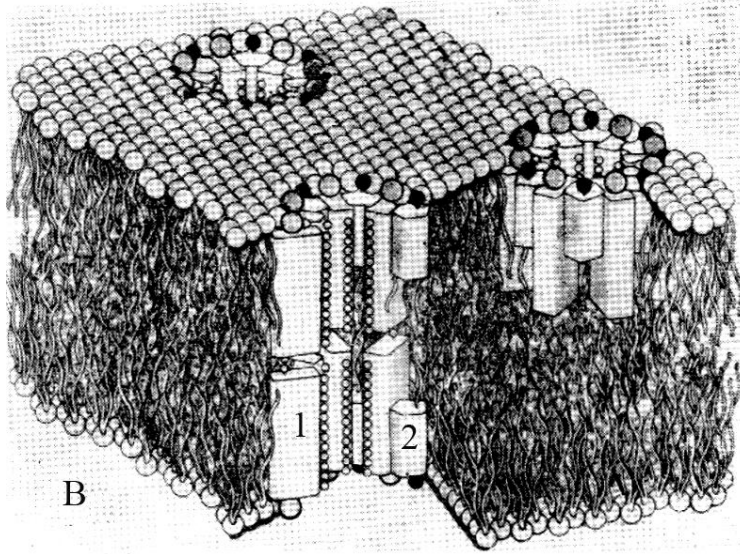
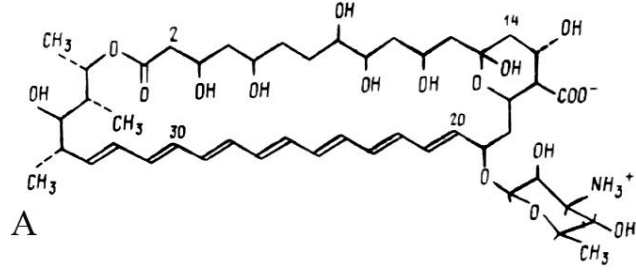
Amfoteritsin B qeyri-peptid antibiotiki olub, molekulyar kütləsi 1 kq/mol-dur. Molekulun strukturu 1970-ci ildə təyin edilmişdir. Molekulun əsasını 27 karbon atomlu lakton həlqəsi təşkil edir (şəkil 4.25.1).

Həlqə bir tərəfində 7 əlaqəli ikiqat rabitəyə malikdir, əks tərəfdə isə hidrofil radikalları olan zəncirə malikdir. Lakton həlqəsinin uzunluğu 2,8 nm-dir. Həlqənin C<sub>16</sub> atomu ilə əlaqəli aminşəkərin (mikozamin) hesabına molekul «+» yükə, C<sub>19</sub> atomu ilə əlaqəli karboksil qrupunun hesabına «-» yükə malikdir (şəkil 4.25.1). Qeyd edək ki, antibiotikin şəkildə göstərilmiş quruluş düsturu rentgen-quruluş təhlili üsulu ilə qərarlaşdırılmış və yəqinliyi heç bir şübhə doğurmur. Tərkibində sterini olan bitəbəqəyə hər iki tərəfdən amfoteritsin əlavə etdikdə bitəbəqənin keçiriciliyi güclü surətdə artır. Bu, antibiotikin bitəbəqədə ion kanalı formalaşdırdığını göstərir. Antibiotik qoşulmuş membranların keçiriciliyi antibiotikin konsentrasiyasının 4 ÷ 12 dərəcəsiindən asılı olur. Bu fakt kanalın oliqomer quruluşa malik olduğunu göstərir.

Amfoteritsin qoşulmuş membranların əhatəsində konsentrasiyası 10 dəfə fərqlənən KCl məhlulları olduqda membranda 50 mV (ideal anion və ya kation selektivliyi olduqda 58 mV olmalıdır) potensiallar fərqi generasiya olunur.

Potensialın polyarlığına görə müəyyən etmək olar ki, amfoteritsinlə işlənmiş bitəbəqələr əsasən anion selektivliyinə malik olurlar. Həmin bitəbəqələrdə müxtəlif maddələrin daşınmasının tədqiqi göstərmişdir ki, amfoteritsin, həmçinin nistatin lipid bitəbqəsində xolestirinlə kompleks şəkildə ölçüləri 0,8 nm-dən kiçik olan anion, su və digər molekulları daşıyan kanallar formalaşdırırlar.





**Şəkil 4.25.1. Amfoteritsin molekulunun kimyəvi strukturu (A) və lipid bitəbəqəsində formalaşmış amfoteritsin kanalı (B). 1,2-kanal seqmentində antibiotik və sterin molekullarının lokalizasiyası.**

Tək amfoteritsin kanalı ilk dəfə 1976-cı ildə SSRİ EA-nın Biofizika İnstitutunun membran biofizikası laboratoriyasında Qasımov X.M. və Potseluyev V.M. tərəfindən qeydə alınmışdır. Bu hadisə ona görə əlamətdardır ki, müəlliflərin tək amfoteritsin kanalını qeyd etmələri Neyer və Sakmanın məşhur ixtiralarından 10 il əvvəl baş vermişdir. Lakin amfoteritsin kanalının molekulyar modeli 1973-74-cü illərdə işlənmişdir. Bu modelə görə bərabər sayda antibiotik və sterin molekulları lipid monotəbəqəsində yarımməsamə formalaşdırırlar. Yarımməsamədə antibiotikin yüklü tərəfi, sterin molekulunun isə  $3\beta$ -OH-qrupu su fazasına yönəlmiş olur. Yarımməsamədə antibiotik molekulunun hidrofil tərəfi kanal boşluğuna yönəlmiş və lakton həlqəsinin hidrofil radikalları kanal boşluğuna sərilmiş olur. Antibiotikin molekulu yarımməsamədə sterin molekulunun müstəvi tərəfi ilə əlaqələnmiş olur. Hidrofob qarşılıqlı təsirdən başqa sterin-antibiotik əlaqəsi həmçinin, sterinin OH və antibiotikin karboksil və karbonil qrupları arasında hidrogen rabitəsinin hesabına stabilləşir. Lipid bitəbəqəsini nüfuz edən bütöv məsamənin formalaşması iki yarımməsamənin birləşməsi nəticəsində baş



verir. Bu birləşmə iki yarımməsamənin OH-qrupları arasındakı hidrogen rabitəsinin nəticəsində baş verir. 2 M KCl məhlulu ilə əhatə olunmuş bilipid təbəqələrində amfoteritsinin formalaşdırdığı ion kanalı 6-6,5 pSm keçiriciliyə malikdir. Kanalın orta yaşama müddəti 280 san-dir və kinetik xarakteristikaları membrana tətbiq olunmuş potensialdan asılı deyildir.

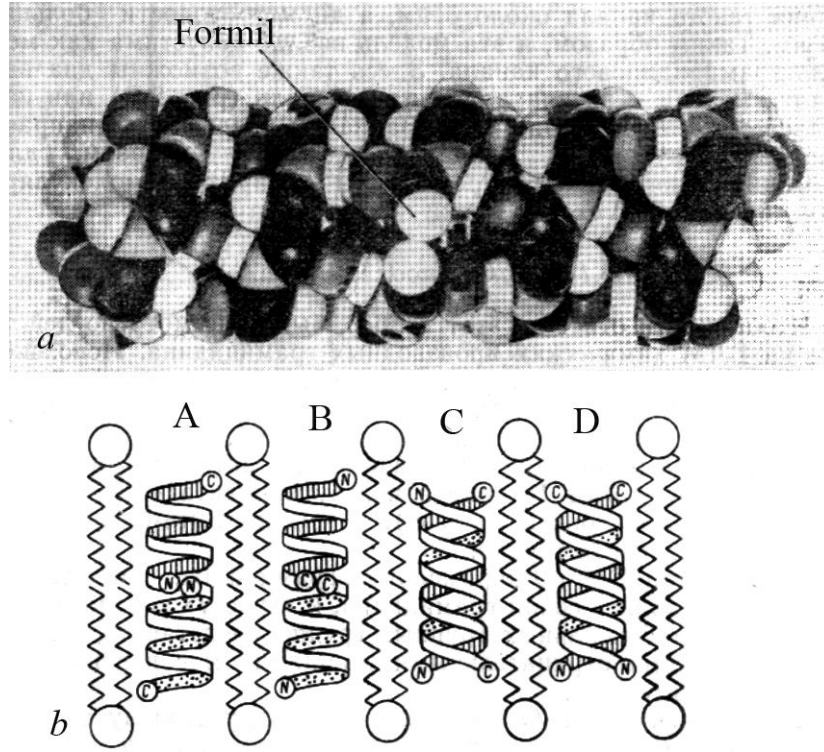
### 4.26. Qrammisidin kanalı

Qrammisidin antibiotiklər sinfinə daxildir və onun tam adı N-formilpentadekapeptidetanolamid kimidir. Molyar kütləsi 2 kq/mol-dur. Antibiotikin zəncirindəki aminturşu qalıqlarından Gly<sup>2</sup> istisna olmaqla qalanlar hamısı hidrofobdur. Molekulun zəncirində D və L-aminturşular növbələşirlər. Zəncirin N-sonluğu (başlıq) formil qrupu ilə, C-sonluğu (quyruq) etanolamin qrupları ilə tamamlanır.

Qrammisidin bilipid təbəqəsində ion kanalları formalaşdıraraq onun keçiriciliyini bir neçə tərtib artırır. «Rəngli» membranlarda antibiotik elektrokimyəvi effektdə malik deyildir. Bitəbəqə ilə qarşılıqlı təsir zamanı antibiotik burularaq uzunluğu 3 nm olan spiral formalaşdırır. Spiralın diametri 0,5-0,8 nm hüdudlarında olur. Spiralın hər dolağında 6 aminturşu iştirak etməklə heksaqonal fəza quruluşu törədir. Spiralda L və D aminturşu qalıqları növbələşdikləri üçün bu spiral  $\pi_{DL}^6$ -spiral adlanır. Bir  $\pi_{DL}^6$ -spiral yarımməsamə əmələ gətirir. Monotəbəqələrdə yarımməsamələr birləşərək ion kanalı formalaşdırırlar.

Qrammisidin kanalı bitəbəqəni 1 M KCl əhatə etdikdə 40 pSm keçiriciliyə malik olur. Kanal 1 saniyədə  $10^7$ - $10^8$  ion daşımaq qabiliyyətinə malikdir. Kanalın açıq halda yaşama müddəti 0,23 san-dir.

Qrammisidin kanalının molekulyar təşkili barədə 4 model təklif olunmuşdur (Şəkil 4.26.1). Bunlardan birincisində kanal antibiotikin dimerindən ibarət olub, başlıqları ilə birləşmiş iki qrammisidin molekulundan ibarətdir. Bu model Kori-Polinqin  $\pi_{DL}^6$ -spiral modelidir. İkinci modeldə də kanal qrammisidin dimerindən ibarətdir. Lakin bu modeldə (Urri modeli) antibiotik molekulları quyruq sonluqları ilə birləşmiş olur. Qalan iki modeldə (Vitça Balauta modelləri) qrammisidin kanalı antiparalel və paralel olan ikiqat spiraldan ibarətdir. Lakin nüvə-mağnit rezonansı metodunun köməyi ilə qrammisidin kanalının  $\pi_{DL}^6$ -spiral modeli təsdiqləndi. Qrammisidin kanalı zəif şəkildə özünü biruzə verən kation selektivliyinə malikdir.



**Şəkil 4.26.1. Qrammisidin molekulunun quruluşu (a) və qrammisidin kanalının müxtəlif variantlarda sxemtaik təsviri (b). A-Urrinin “baş-başa”, B-“quyruq-quyruğa”  $\pi_{LD}^6$ -spiralı, C-Vitç və Balautun ikiqat antiparalel, D-ikiqat paralel spiralları.**

#### 4.27. İon kanallarının funksional parametrləri

Bu parametrlər əsasən kanalın orta yaşama müddəti və tək kanalın keçiriciliyindən ibarətdir. Kanalların keçiricilik halları daimi dəyişir. Belə ki, bioloji membranlarda ion kanallarının formalaşması ilə yanaşı onların həmçinin quruluşlarının pozulması da baş verir. Bu prosesin nəticəsində ion kanalının keçirici halı keçirici olmayan halla əvəz olunur. İon kanalının bu keçidləri sırf staxostik prosesdir. Kanalın keçirici halı «açıq», keçirici olmayan halı «bağlı» adlanır. Kanalın açıq halda qalma müddətinin orta statistik kəmiyyəti kanalın orta yaşama müddəti adlanır. Kanalın orta yaşama müddətinin histogrammasının paylanmasına əsasən müəyyən edilmişdir ki, kanalın iki keçiricilik halları arasındakı keçidi eksponensial qanunla baş verir:

$$N(t) = N_0 e^{-\frac{t}{\tau_0}} \quad (4.27.1)$$

Burada  $N_0$ -keçirici halda olan kanalların başlanğıc,  $N(t)$  isə hər hansı  $t$  zamandakı sayıdır.  $\tau_0$ -kanalın orta yaşama müddətidir. Orta yaşama müddəti ilə kanalın iki

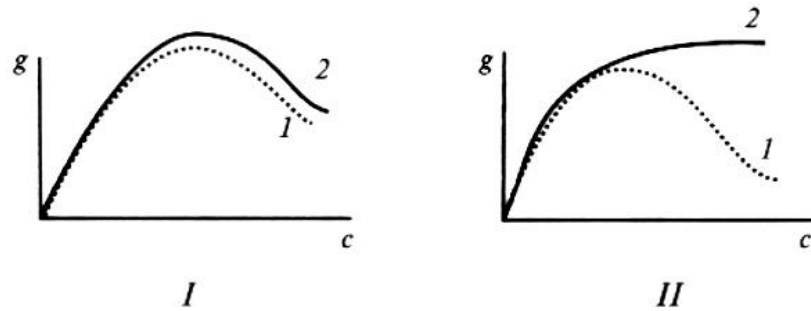
keçiricilik halları arasında keçid sürəti sabiti  $\alpha$  arasında aşağıdakı münasibət mövcuddur:

$$\alpha = \frac{1}{\tau_0} \quad (4.27.2)$$

Tək kanalın orta yaşama müddəti və keçiriciliyini avtokorrelyasiya funksiyasına görə hesablamaq mümkündür. Bu hesablamaları adətən kanalın keçiricilik küyündən qərarlaşdırılmış avtokorrelyasiya funksiyasının əsasında aparırlar. Lakin membran fraqmentlərində tək kanalın qeydiyyatının aparılması həmin kəmiyyətlərin hesablanması da asanlaşdırmışdır.

Digər önəmli məsələlərdən biri odur ki, bitəbəqənin keçiriciliyinin modifikasiyası zamanı ayırd olunmalıdır ki, verilmiş keçiricilik modifikatorunun təsirindən ion kanalları formalaşır, yoxsa asanlaşmış diffuziya baş verir? Bu sualın cavabını müasir ölçü texnikası asanlaşdırmışdır. Belə ki, mövcud ölçü texnikası tək ion kanalından axan cərəyan şiddətini, həmçinin, kanalın açılıb bağlanma kinetikasını qeyd etmək imkanı yaradır. Qeyd olunmuş məsələni, həmçinin, bitəbəqənin-inteqral keçiriciliyini sabit və dəyişən cərəyanla ölçməklə həll etmək olar.

Sabit cərəyanla ölçü halında keçiriciliyin daşınan ionun konsentrasiyasından asılılığı həm daşıyıcı, həm də kanalförmer halında maksimuma malik əyri ilə əks olunur (şəkil 4.27.1.I). Bu onun nəticəsidir ki, modifikatorun konsentrasiyası artdıqca əvvəlcə həm kanal, həm də daşıyıcı ilə ifadə olunan keçiricilik artır.



**Şəkil 4.27.1.I. Lipid bitəbəqəsinin sabit (I) və dəyişən (II) cərəyanlarda keçiriciliyinin elektrolitin konsentrasiyasından asılılığı: 1-kanal keçiriciliyi, 2-daşıyıcı keçiriciliyi.**

Bu artım membranın tərkibində həm kanalların, həm də daşıyıcının sayının artması ilə əlaqədardır. Daşınan ionların konsentrasiyasının yüksək qiymətində bir tərəfdən daşıyıcının sərbəst forması azalır, digər tərəfdən daşınan ion tərəfindən

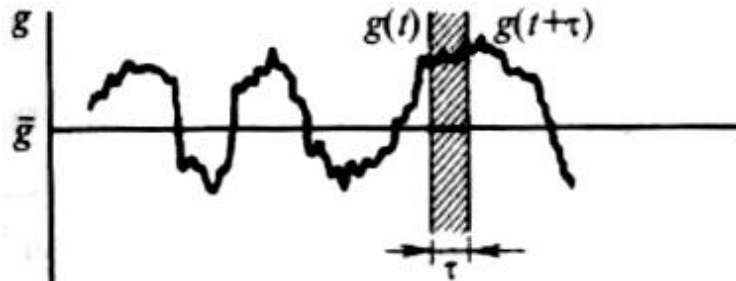
kanalın girişinin qapanması baş verir. Bunun nəticəsində membranın keçiriciliyi azalır. Beləliklə, membranda həm kanal, həm də daşıyıcı tərəfindən törədilən keçiriciliklə daşınan maddənin konsentrasiyasından asılılığı üst-üstə düşür (şəkil 4.27.2.I).

Dəyişən cərəyanla ölçülən keçiriciliyin elektrolitin konsentrasiyasından asılılığı iki müxtəlif mexanizm (kanal və ya daşıyıcı) üçün fərqli olacaq. Belə ki, elektrolitin yüksək konsentrasiyalarında kanalın hər iki girişi daşınan maddənin ionları tərəfindən tutulmuş olur və nəticədə kanal mexanizminə müvafiq keçiricilik daşınan maddənin yüksək konsentrasiyasında azalmış olur. İonla daşıyıcı kompleksinin fəaliyyəti isə dəyişən cərəyanın yüksək tezliyində hiss olunacaq dərəcədə dəyişmir. Nəticədə hər iki mexanizmə müvafiq keçiriciliyin elektrolitin konsentrasiyasından asılılığı fərqli olur (şəkil 4.27.2.II).

#### 4.28. Bioloji membranların keçiricilik fluktuasiyaları

Fluktuasiya sözü kənarlanma kimi tərcümə olunur. Keçiriciliyin fluktuasiyası dedikdə onun müəyyən stasionar qiymətdən kənarlanması nəzərdə tutulur.

Biomembranların keçiricilik fluktuasiyası onlarda mövcud olan ion kanallarının keçiricilik hallarının dəyişməsi ilə əlaqədardır. Bu prosesin nəticəsində membranın keçiriciliyi müəyyən orta qiymətin yaxın ətrafında staxostik olaraq dəyişir (şəkil 4.28.1). Başqa sözlə, ion kanallarının açılıb bağlanması müstəqil baş verdiyindən bu proses staxostik prosesdir. Bu prosesin riyazi (əksər halda spektral təhlil) təhlili ion kanallarının açıq halda orta yaşama müddətini və tək ion kanalının keçiriciliyinin hesablanmasına imkan yaradır.



Şəkil 4.28.1. Membranın keçiriciliyinin fluktuasiyası.  $\bar{g}$ -keçiriliyin orta qiyməti.  $\tau$ -keçiricilik və zamanın korrelyasiyasını xarakterizə edən kəmiyyət.

Keçiriciliyin fluktuasiyası hər hansı  $\bar{g}$  stasionar qiymətinin ətrafında baş

verirsə, bu kəmiyyətin dispersiyası

$$\sigma^2 = \sum_{i=1}^n (g_i - \bar{g})^2 \quad (4.28.1)$$

kimi hesablanılır. Burada  $g_i$  – keçiriciliyin ani qiymətidir.

Neer və Stivens kanalın bağlı halında «0», açıq halında «1» qiymətləri alan statistik dəyişən qəbul edərək tək kanalın  $h_0$  keçiriciliyi üçün aşağıdakı çox sadə münasibəti müəyyənləşdirmişlər:

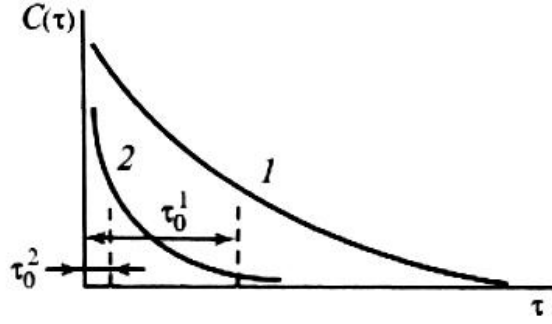
$$\frac{\sigma^2}{\bar{g}} = h_0 \quad (4.28.2)$$

Burada  $\bar{g}$  -membranın keçiriciliyinin orta qiymətidir. Həmin qəbul olunmuş statistik dəyişənin zaman asılılığı avtokorrelyasiya funksiyası ilə xarakterizə olunur. Bu funksiyanın mahiyyətini anlamaq üçün fərz edək ki, zamanın  $t$  anında membranın keçiriciliyi  $g(t)$ -dir. Əgər  $\tau$  elə zaman müddətidirsə ki, bu zaman ərzində keçiriciliyin dəyişməsi hiss olunmur, onda  $g(t+\tau)$  ifadəsi də keçiriciliyin zamanla korrelyasiya əlaqəsini göstərəcək. Lakin kifayət qədər böyük zaman müddəti üçün  $g(t)$  və  $g(t+\tau)$  funksiyaları korrelyasiya nöqtəyi-nəzərdən uzlaşmaya da bilər. Ona görə də  $g(t)$  və  $g(t+\tau)$  funksiyaları tamamilə bir-birindən asılı olmayan funksiyalar ola bilər. Buradan aydın olur ki,  $t$ ,  $g(t)$  və  $g(t+\tau)$  arasında korrelyasiyanın sönməsini (aradan çıxmasını) xarakterizə edən kəmiyyətdir. Ona görə də fluktuasiyaların zaman asılılıqları  $g(t)$  və  $g(t+\tau)$  funksiyalarının hasilinin orta qiymətindən ibarət avtokorrelyasiya funksiyası ilə ifadə olunur:

$$C(\tau) = \overline{g(t) \cdot g(t+\tau)} \quad (4.28.3)$$

Tez və tədricən dəyişən fluktuasiyalara müvafiq avtokorrelyasiya funksiyalarının qrafikləri aşağıdakı şəkildə verilmişdir (şəkil 4.28.2).

Sadəlik üçün fərz edək ki, keçiriciliyin fluktasiyası «0»-in ətrafında baş verir. Avtokorrelyasiya funksiyasının  $\tau=0$  müvafiq qiyməti hesablamalara görə fluktuasiya edən kəmiyyətin dispersiyasına bərabərdir. Bu kəmiyyət ( $\sigma^2$ ) kvadratik olduğundan həmişə sıfırdan böyükdür.  $t$ -un sıfırdan böyük qiymətlərində yuxarıda göstərilmiş hasil həm müsbət, həm də mənfi qiymətlər alacaq.  $t$ -un kifayət qədər böyük qiymətləri üçün göstərilən hasillərin cəmlərinin orta qiyməti sıfıra yaxınlaşacaq (Şəkil 4.28.2). Ona görə də  $t$ -un kifayət qədər böyük qiymətlərində  $C(t)$ -da sıfıra yaxınlaşacaq. İndi müxtəlif hallar üçün avtokorrelyasiya funksiyalarının tətbiqinə baxaq.



**Şəkil 4.28.2. Tez (1) və yavaş (2) baş verən fluktuasiyalara müvafiq avtokorrelyasiya funksiyalarının qrafikləri.  $\tau_0$ -kanalın orta yaşama müddətinə uyğun gəlir.**

#### 4.29. Kanalın açılıb-bağlanma küyü

Biomembranlarda ion kanallarının bir-birindən asılı olmadan açılıb-bağlanması onların küyü şəklində özünü biruzə verir. Kanalın açılıb bağlanması təsadüfi, heç nədən asılı olmayan proseslədirsə, göstərilirdiyi kimi açıq halda olan kanalların sayı  $N$  eksponensial qanunla ifadə olunur:

$$N = N_0 e^{-\frac{t}{\tau_0}} \quad (4.29.1)$$

Bu səbəbdən prosesin avtokorrelyasiya funksiyası da eksponensial qanunla ifadə olunur:

$$C(\tau) = \sigma^2 e^{-\frac{\tau}{\tau_0}} \quad (4.29.2)$$

Neer və Stivensin spektral təhlillərinə əsasən müəyyən edilmişdir ki, dispersiya  $\sigma^2$ , tək kanalın keçiriciliyi  $h_0$  arasında

$$\frac{\sigma^2}{g} = h_0 \quad (4.29.3)$$

əlaqəsi mövcuddur. Ona görə də prosesin avtokorrelyasiya funksiyası

$$C(\tau) = h_0 \cdot g e^{-\frac{\tau}{\tau_0}} \quad (4.29.4)$$

kimi ifadə oluna bilər. Burada,  $g$ -membranın keçiriciliyinin orta qiyməti,  $t_0$ -kanalın açıq halda qalma müddəti,  $t$ -korrelyasiyanın sönmə sürətini xarakterizə edən kəmiyyətdir.

4.29.4 ifadəsindən görüldüyü kimi avtokorrelyasiya funksiyasından tək kanalın keçiriciliyi və kanalın açıq halda yaşama müddətini təyin etmək



mümkündür.

#### 4.30. Biomembranların keçiriciliyinin istilik küyü

Bu küy biomembranlardan daşınan yüklü zərrəciklərin istilik hərəkəti nəticəsində yaranan küydür. Termodinamik tarazlıq halında olan sistemlər üçün gərginliyin fluktuasiyasının intensivliyi  $S_v(f)$  sistemin impedansı ilə Naykvist teoreminə görə aşağıdakı kimi bağlıdır:

$$S_v(f) = 4kTR_e Z(f) \quad (4.30.1)$$

Burada,  $k$ -Bolsman sabiti,  $T$ -mütləq temperatur,  $f$ -xətti tezlik,  $R_e Z(f)$ -sistemin impedansının həqiqi hissəsidir. İmpedans omik, tutum və induktivlik daxil olan dövrənin dəyişən cərəyanına görə tam müqavimətinə deyilir.

Bioloji membranların ekvivalent elektrik sxemi paralel birləşdirilmiş aktiv müqavimət ( $R$ ) və tutumdan ( $C$ ) ibarətdir. Belə dövrənin impedansını elektrotexniki qanunlar əsasında kompleks müqavimət şəklində

$$Z = R_s + iX_s = R_e Z + iImZ \quad (4.30.2)$$

kimi ifadə etmək olar. Burada  $imZ$ -impedansın xəyalı hissəsidir,  $i = \sqrt{-1}$  -xəyalı ədəddir,  $X_s$ -reaktiv müqavimətdir.

Naykvist teoremi naqillərdə yüklü zərrəciklərin istilik hərəkətinin nəticəsində yaranan küyün spektral sıxlığını ifadə edir və müvəffəqiyyətlə bioloji membranlara tətbiq oluna bilir. Belə ki, bioloji membranların təsvir olunduğu paralel birləşdirilmiş RC-dövrəsi üçün tam keçiricilik  $\frac{1}{Z}$  dövrənin aktiv və reaktiv elementlərinin keçiricilikləri cəmindən ibarət olar:

$$\frac{1}{Z} = \frac{1}{R} + i \frac{1}{\frac{1}{\omega C}} = \frac{1}{R} + i\omega C \quad (4.30.3)$$

Burada,  $\omega = 2\pi f$  dairəvi tezlikdir. Bu tənliklərdən sistemin impedansı üçün

$$Z = \frac{R}{1 + i\omega CR} \quad (4.30.4)$$

alırıq. 4.30.4 bərabərliyinin sürət və məxrəcini onun qoşmasına vursaq, onda impedans üçün

$$Z = \frac{R(1 - i\omega CR)}{1 + \omega^2 C^2 R^2} = \frac{R}{1 + \omega^2 R^2 C^2} - \frac{i\omega CR}{1 + \omega^2 C^2 R^2} \quad (4.30.5)$$

alırıq. Bu bərabərliyin sağ tərəfinin birinci həddi impedansın həqiqi hissəsi, ikinci



həddi isə xəyali hissəsidir.  $\omega=2\pi f$  olduğunu nəzərə alsaq, gərginlik küyünün spektral sıxlığını Naykvist teoreminə əsasən aşağıdakı kimi ifadə etmək olar:

$$S_v(f) = \frac{4kTR}{1+4\pi^2(RC)^2} \quad (4.30.6)$$

Membranda potensialın fiksasiyası halında gərginliyin fluktuasiyası mənasını itirir. Bu zaman cərəyan şiddətinin fluktuasiyasının spektral sıxlığının hesablanmış qiymətləri üçün

$$S_i(f) = \frac{4kT}{R} \quad (4.30.7)$$

alınır. Göründüyü kimi, yükdaşıyıcıların istilik hərəkəti ilə meydana çıxan cərəyan küyü tezlikdən asılı deyildir.

Bioloji membranalarda həmçinin, flikker-küy deyilən küy də mövcuddur. Bu küyün spektral sıxlığı tezliyin tərs qiyməti ilə mütənasibdir. Bu səbəbdən həmin küy  $\frac{1}{f}$ -küy kimi də ada malikdir.

Yüklü zərrəciklərin membranda daşınması zamanı meydana çıxan bir küy də yüklərin diskret xüsusiyyəti ilə əlaqədardır. Bu küy elektron lampalarında «qırma» effektini xatırladır və qırma küyü adlanır. Bu küyün spektral sıxlığı

$$S_i(f) = 2qI$$

kimi hesablanılır. Burada  $q$ -daşınan zərrəciyin yükü,  $I$ -cərəyan şiddətinin orta qiymətidir.

### 4.31. İonların elektrogen daşınması

Canlı hüceyrələrin funksional fəallığı onların ətraf mühitlə daimi ion mübadiləsi şəraitində baş verir. Bu mübadilə hüceyrə membranları tərəfindən həyata keçirilir. İonların membranda daşınması sərbəst enerjinin azalması ilə müşayiət olunduqda bu cür daşınma passiv, parsial sərbəst enerjinin artması ilə müşayiət olunduqda isə aktiv daşınma adlanır. Aktiv daşınma zamanı membranda əks istiqamətdə daşınan yüklər miqdarca fərqli olduğundan, bu proses membranda əlavə potensiallar fərqi generasiyasına gətirir. İonların membranda diffuzion potensialdan əlavə potensiallar fərqi generasiyası ilə nəticələnən aktiv daşınması elektrogen daşınma adlanır.

İonların elektrogen daşınması bioloji membralarda ion nasoslarının fəaliyyətinin nəticəsidir. İndiyə qədər aşkarlanmış ion nasoslari əsasən  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -

nasos,  $\text{Ca}^{2+}$ -nasos,  $\text{H}^+$ -nasoslarıdır. İon nasosu dedikdə biomembranlarda mövcud olan, ATP-in hidrolizi enerjisi hesabına ionların elektrokimyəvi potensial qradientinin əksinə daşınmasını təmin edən zülallar kompleksi başa düşülür. Bu zülallar kompleksi yalnız lipid əhatəsi mövcud olduqda funksional fəal halda olurlar. Elmi ədəbiyyatda  $\text{Cl}^-$ -nasos,  $\text{Co}^{2+}$ -nasos, suyun aktiv daşınmasını həyata keçirən nasosun fəaliyyət göstərdiyini təsdiqləyən məlumatlara rast gəlmək olar. Lakin bu məlumatlar yekun formada qərarlaşdırılmamış, təsdiq olunmamışdır. Ona görə də bu məlumatları araşdırmayacağıq.

$\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -nasos 1957-ci ildə Skou tərəfindən sinir hüceyrələrində aşkarlanmışdır. Nasosun mövcudluğu təsdiqlənib, fəaliyyət qanunauyğunluqları, funksional elementləri qərarlaşdırıldıqdan sonra 1997-ci ildə Skou Nobel mükafatına layiq görülmüşdür. Dəqiq şəkildə qərarlaşdırılmışdır ki,  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -nasos sinir hüceyrələrində, heyvanların epitelial hüceyrələrində, həmçinin, bitkilərin kök hüceyrələrində fəaliyyət göstərir.

$\text{H}^+$ -nasos Mitçell tərəfindən 1961-ci ildə mitoxondrilərdə aşkar edilmişdir. Mitçell ifrat sensasiyaya səbəb olan, tamamilə yeni ideya irəli sürmüşdür. Bu ideyaya görə  $\text{H}^+$ -nasos həm ATPəza, həm də ATP sintetaza rejimində işləmək qabiliyyətinə malikdir. ATP-in sintezi isə nasos tərəfindən generasiya olunan protonlara görə elektrokimyəvi potensial qradienti hesabına həyata keçirilir. Müəllif  $\text{H}^+$ -nasosların aşkarlanması və işləmə qanunauyğunluqlarının qərarlaşdırılmasına görə 1978-ci ilin Nobel mükafatına layiq görüldü. Sonralar  $\text{H}^+$ -nasoslar həm xloroplastlarda, həm də bitki hüceyrələrinin plazmatik membranlarında aşkar olundu.

$\text{Ca}^{2+}$ -nasos heyvan hüceyrələrinin sarkoplazmatik retikulumunda və bitki hüceyrələrinin endoplazmatik şəbəkələrində fəaliyyət göstərərək  $\text{Ca}^{2+}$  ionlarının sitoplazmadan (protoplazmadan) endoplazmatik şəbəkə (sarkoplazmatik retikulum) daxilinə aktiv daşınmasını həyata keçirirlər.

İon nasoslarının fəaliyyəti ilə həyata keçirilən elektrogen daşınmada bəzi bitki hüceyrələri (*Nitellopsis obtusa*, *Chara gymnophylla*) 300 mV-a qədər potensiallar fərqi generasiya edə bilirlər. Burada qeyd etmək vacibdir ki, müxtəlif tip ion nasoslarının həm struktur-funksional elementləri, həm işləmə mexanizmləri, həm də fəaliyyət qanunauyğunluqları tamamilə fərqlidir. Hətta eyni tip nasosun müxtəlif mənşəli hüceyrələrdə və ya orqanoidlərdə göstərilən xarakteristikaları

fərqlənir. Bu səbəbdən bütün tiptən olan elektrogen nasosların fəaliyyətini əks etdirən universal nəzəriyyənin qurulması məsələsi həlli kifayət qədər çətin olan məsələlərdəndir. Bununla belə elektrogen daşınmanın müəyyən obyektlərdə özünü doğruldan modelləri işlənmişdir. Bunlardan birincisi  $\text{Na}^+$ -nasos üçün qərarlaşdırılmış kinetik modeldir. Belə ki,  $\text{Na}^+$ -nasosun fəaliyyəti zamanı qəbul etsək ki, əsas ion selləri  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  ionları tərəfindən yaradılır, onda bu ionların daxil və xaric olunan selləri müvafiq ionların su fazasındakı xarici  $[\text{K}_0^+]$ ,  $[\text{Na}_0^+]$ ,  $[\text{Cl}_0^-]$  və daxili  $[\text{K}_i^+]$ ,  $[\text{Na}_i^+]$ ,  $[\text{Cl}_i^-]$  konsentrasiyaları ilə təyin olunur. Digər tərəfdən  $\text{Na}^+$  ionları hüceyrədaxili mühitdən xaricə aktiv daşındığı üçün xaric olunan selin ifadəsində bu daşınmanı əks etdirən müvafiq hədd olmalıdır. Beləliklə, ionların xaric olunan selləri

$J_{0k} = \mathfrak{R}_k[\text{K}_i]$ ,  $J_{0\text{Na}} = \mathfrak{R}_{\text{Na}}[\text{Na}_i] + \mathfrak{R}_a[\text{Na}_i]$ ,  $J_{\text{Cl}} = \mathfrak{R}_{\text{Cl}}[\text{Cl}_i]$  daxil olan selləri  $J_{ik} = \mathfrak{R}_k[\text{K}_0]e^{-\frac{F\varphi}{RT}}$ ,  $J_{i\text{Na}} = \mathfrak{R}_{\text{Na}}[\text{Na}_0]e^{-\frac{F\varphi}{RT}}$ ,  $J_{i\text{Cl}} = \mathfrak{R}_{\text{Cl}}[\text{Cl}_0]e^{\frac{F\varphi}{RT}}$  kimi ifadə oluna bilər. Burada,  $\mathfrak{R}_k$ ,  $\mathfrak{R}_{\text{Na}}$ ,  $\mathfrak{R}_{\text{Cl}}$  müvafiq ionların passiv daşınmasını xarakterizə edən sürət sabitləri,  $\mathfrak{R}_a - \text{Na}^+$  ionlarının aktiv daşınma əmsalı,  $\varphi$ -membran potensialı,  $F$ -Faradey sabiti,  $R$ -universal qaz sabiti,  $T$ -mütləq temperaturdur.

Membranın stasionar halında ionların daxil olunan sellərinin cəmi xaric olunan sellərinin cəminə bərabərdir:

$$J_{0k} + J_{0\text{Na}} + J_{0\text{Cl}} = J_{ik} + J_{i\text{Na}} + J_{i\text{Cl}} \quad (4.31.1)$$

Nəzərə alsaq ki, xlor ionlarının əks istiqamətdə selləri bir-birini tam kompensə edir, onda 4.31.1 bərabərliyindən həmin aniona müvafiq hədlər kənarlaşdırıla bilər. Həmin tənliyə əsasən digər ionların sellərinin cəmlərinin bərabərliyi aşağıdakı kimi ifadə oluna bilər:

$$\mathfrak{R}_k[\text{K}_0]e^{-\frac{F\varphi}{RT}} + \mathfrak{R}_{\text{Na}}[\text{Na}_0]e^{-\frac{F\varphi}{RT}} = \mathfrak{R}_k[\text{K}_i] + \mathfrak{R}_{\text{Na}}[\text{Na}_i] + \mathfrak{R}_a[\text{Na}_i] \quad (4.31.2)$$

Buradan

$$e^{-\frac{F\varphi}{RT}} = \frac{\mathfrak{R}_k[\text{K}_i] + \mathfrak{R}_{\text{Na}}[\text{Na}_i] + \mathfrak{R}_a[\text{Na}_i]}{\mathfrak{R}_k[\text{K}_0] + \mathfrak{R}_{\text{Na}}[\text{Na}_0]} \quad (4.31.3)$$

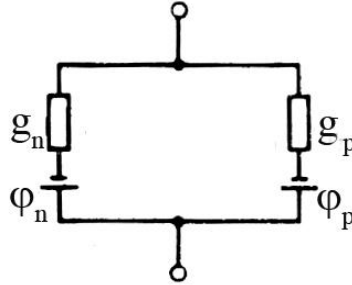
alırıq. 4.31.3 tənliyinin hər iki tərəfini loqarifmalayaraq alınmış ifadəni  $\varphi$ -yə görə həll etsək membran potensialı üçün aşağıdakı ifadəni alırıq:

$$\varphi = -\frac{RT}{F} \ln \frac{\mathfrak{R}_k[\text{K}_i] + \mathfrak{R}_{\text{Na}}[\text{Na}_i] + \mathfrak{R}_a[\text{Na}_i]}{\mathfrak{R}_k[\text{K}_0] + \mathfrak{R}_{\text{Na}}[\text{Na}_0]} \quad (4.31.4)$$

4.31.4 ifadəsi elektrogen nasosların kinetik təsvirində membran potensialının ifadəsidir. Elektrogen daşınma olmadıqda 4.31.4 ifadəsinin loqarifmi altındakı kəsrin surətində birinci toplanan sifra bərabər olur və bu halda IV.31.4 ifadəsi Qoldmanın membran potensialı üçün ifadəsi ilə üst-üstə düşür.

#### 4.32. Sızması olan nasos modeli

Elektrogen daşınmanın bu modeldə təsviri membranın ekvivalent elektrik sxeminə (şəkil 4.32.1) əsaslanır. Bu təsvir Kitosato tərəfindən verilmiş və bir sıra müəlliflər tərəfindən elektrogen daşınmanın təsviri üçün müvəffəqiyyətlə tətbiq olunmuşdur.



**Şəkil 4.32.1. Paralel təsir göstərən elektrogen daşınma sistemi və passiv daşınma yolları daxil edən membranın elektrik modeli.  $g_n$ ,  $g_p$ - nasos və passiv daşınma yollarının keçiriciliyi,  $\varphi_n$ ,  $\varphi_p$ -nasos və diffuzion potensiallar.**

Elektrogen daşınmanın bu modelində nasos və diffuzion daşınma yolları paralel birləşmə halında fəaliyyət göstərirlər. Ona görə bu təsvirdə nasosa «sızması» olan elektrik hərəkət qüvvəsi mənbəyi kimi baxılır. «Sızması olan nasos» modelində nasos potensialı  $\varphi_n$  və diffuzion potensial bir-birindən fərqlənərsə, onda membranda dairəvi  $i$  cərəyanı yaranmalıdır. Bu dairəvi  $i$  cərəyanı passiv daşınma yollarında  $\frac{i}{g_p}$  qədər əlavə potensiallar fərqi törədir. Burada  $\frac{1}{g_p}$  - passiv daşınma yollarının müqavimətidir. Beləliklə, Om qanununa əsasən membran potensialı

$$\varphi = \varphi_p + \frac{i}{g_n} \quad (4.32.1)$$

kimi ifadə oluna bilər. Göründüyü kimi, bu halda membran potensialı 2 potensialın - yəni nasos ( $\varphi_n$ ) və diffuzion ( $\varphi_p$ ) potensiallarının cəbri cəminə bərabər olar:

$$\varphi = \varphi_n + \varphi_p \quad (4.32.2)$$

Bu cəm nasos ( $g_n$ ) və diffuzion ( $g_p$ ) kanalların keçiriciliklərinə də şamil edilə

bilər:

$$g = g_n + g_p \quad (4.32.3)$$

Beləliklə, membrandan axan cərəyan şiddəti

$$i = \frac{(\varphi_n - \varphi_p)}{\left(\frac{1}{g_n} + \frac{1}{g_p}\right)} \quad (4.32.4)$$

kimi ifadə oluna bilər. Cərəyanın bu ifadəsini IV.32.1 tənliyində nəzərə alsaq, onda membran potensialı üçün

$$\varphi = \frac{g_g \varphi_g}{g_p + g_n} + \frac{g_n \varphi_n}{g_p + g_n} \quad (4.32.5)$$

ifadəsini alırıq. Diffuzion daşınma yollarının müqavimətini  $R_p = \frac{1}{g_p}$ , nasosun

daxili müqavimətini  $R_n = \frac{1}{g_n}$  kimi işarə etsək, onda membran potensialının

daşınma yollarının müqaviməti ilə aşağıdakı ifadəsini alırıq:

$$\varphi = \frac{R_n \varphi_p}{R_n + R_p} + \frac{R_p \varphi_n}{R_n + R_p} \quad (4.32.6)$$

4.32.4 və 4.32.5 membran potensialının 2 eynigüclü ifadələridir. Bu tənliklərdən görünür ki, membran potensialı yekun etibarilə diffuzion və nasos daşınma yollarının keçiricilikləri (müqavimətləri) nisbəti ilə təyin olunur. Buradan aydın olur ki,  $R_n \gg R_p$  halında nasos cərəyan,  $R_n \ll R_p$  halında gərginlik rejimində fəaliyyət göstərir. Bununla yanaşı qeyd olunmalıdır ki, həm nasos, həm də passiv daşınma yollarının keçiriciliyi (müqaviməti) membran potensialından asılıdır. Yəni,

$\frac{R_n}{R_p}$  nisbəti membran potensialından asılı olaraq, həm  $\frac{R_n}{R_p} \gg 1$ , həm də  $\frac{R_n}{R_p} \ll 1$  ola

bilər. Lakin bütün hallarda elektrogen nasos «sızması olan» nasos kimi fəaliyyət göstərirsə, membran potensialı üçün 4.32.4 və 4.32.5 ifadələri, membran müqaviməti üçün isə

$$R = \frac{R_n \cdot R_g}{R_n + R_g} \quad (4.32.7)$$

ödənilməlidir. Beləliklə, elektrogen nasosların «sızması olan» nasos modeli dedikdə 4.32.5, 4.32.6, 4.32.7 ifadələrinin məcmusu başa düşülür.

Elektrogen daşınmanın digər modeli  $H^+$ -nasoslar üçün işlənmiş

termodinamik modeldir.

### 4.33. Bioloji membranların həyəcanlanmasının fiziki təsviri

İlk növbədə qeyd etmək vacibdir ki, bioloji membranlardan həyəcanlanma qabiliyyətinə malik olan əsas membranlar sinir membranlarıdır. Ona görə də bu məsələyə əsasən sinir membranı misalında baxacağıq.

Sinir impulsunun sinir lifləri boyunca yayılması canlı aləmdə informasiyanın ötürülməsinin həyata keçirilməsində mühüm rol oynayır. İnformasiyanın qəbulu sinir membranlarının qıcıqlanmasını törədir. Bu qıcıqlanma sinir membranlarının həyəcanlanması, yəni, sinir liflərində cərəyan impulslarının generasiyası ilə nəticələnir. Sinir impulsu sabit amplituda və formaya malik olub, davam etmə müddətləri 1 msan tərtibində olur. Onların sinir lifləri boyunca yayılması sürəti çox geniş  $1 \div 100 \frac{m}{san}$  intervalında yerləşir. Sinir impulsunun amplitudunun kəmiyyəti 80-100 mV təşkil edir.

Sinir impulsunun generasiyası və yayılması sinir membranlarında müntəzəm baş verən bir sıra fiziki dəyişikliklərlə əlaqədardır. Sinir impulsunun yayılması və generasiyası məhz həmin dəyişikliklərin nəticəsidir.

Canlı toxumaların qıcıqlanması zamanı onlarda elektrik siqnallarının generasiyası faktı elmi tədqiqat praktikasında 19-cu əsrin ortalarında qeydə alınmışdır. Lakin bu hadisələrin düzgün şərhini yalnız bioloji membranların kəşfindən sonra, daha doğrusu bioelektrik hadisələrinin məhz hüceyrə membranları vasitəsi ilə törədildiyinin təsdiqindən sonra verildi. Sinir liflərində sinir impulslarının yayılmasının bu günə qədər aktuallığını saxlamış nəzəriyyəsi Hockin və Haksli tərəfindən işlənmişdir. Bu nəzəriyyəni araşdırmazdan əvvəl nəzəriyyəni təsvir edən bəzi anlayışların mənasını başa düşməyə çalışsaq.

### 4.34. Sükunət potensialı

Hər şeydən əvvəl qeyd etmək vacibdir ki, elektrik sahəsinin potensialı dedikdə nöqtəyə aid kəmiyyət başa düşülür. Bu nöqtəyi-nəzərdən «membran potensialı» və «sükunət potensialı» terminlərinin dəqiqləşdirilməsinə ehtiyac mövcuddur. Sükunət potensialı dedikdə, heç də elə kəmiyyət başa düşülmür ki, bu potensiala hərəkətdə olan hüceyrələr və ya membranlar malik deyildir. Sükunət potensialı dedikdə, həyəcanlanmamış membranların iki tərəfi arasındakı

potensiallar fərqi başa düşülür. Sükunət potensialının generasiyası mexanizmi əvvəlki paraqraflarda verilmişdir. Sükunət potensialının kəmiyyəti müxtəlif hüceyrələr üçün çox geniş intervalda yerləşmişdir. Məsələn, almanın hüceyrə kulturalarında bu kəmiyyətin ölçülmüş qiymətləri  $-10 \div -15$  mV, kalmarın sinir aksonlarında  $-70 \div -80$  mV, *Nitella*, *Chara* yosunlarının müxtəlif hüceyrələrində  $-120 \div -180$  mV, *Nitellopsis*, *Chara gymnophylla*, *Elodea* hüceyrələrində  $-200 \div -300$  mV həddlərində olmuşdur. Sükunət (membran) potensialı əsasən plazmatik membranlarda generasiya olunur və membranın bir iona görə nüfuzluğu digər ionlara nisbətən çox-çox böyük olduqda həmin potensial Nernst tənliyi ilə aşağıdakı kimi ifadə olunur

$$\varphi = \frac{RT}{F} \ln \frac{c_0}{c_i} \quad (4.34.1)$$

Membran bir neçə iona görə böyük nüfuzluğa malikdirsə, onda sükunət potensialı Qoldman tənliyi ilə ifadə olunur:

$$\varphi = \frac{RT}{F} \cdot \ln \frac{P_K[K_0] + P_{Na}[Na_0] + P_{Cl}[Cl_i]}{P_K[K_i] + P_{Na}[Na_i] + P_{Cl}[Cl_0]} \quad (4.34.2)$$

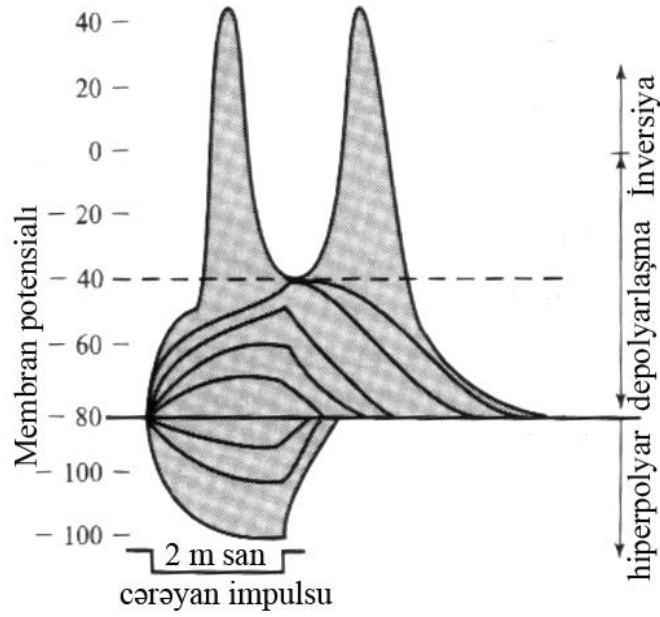
Burada, R, F-müvafiq olaraq universal qaz və Faradey sabitləri, T-mütləq temperatur,  $P_K$ ,  $P_{Na}$ ,  $P_{Cl}$ -müvafiq ionlara görə membranın nüfuzluğu,  $K_0$ ,  $Na_0$ ,  $Cl_0$  və  $K_i$ ,  $Na_i$ ,  $Cl_i$  müvafiq ionların xarici (0) və daxili (i) konsentrasiyaları. Nernst tənliyindəki  $c_0$  və  $c_i$  isə membranın böyük nüfuzluğa malik olduğu ionun xarici və daxili konsentrasiyalarıdır.

#### 4.35. Təsir potensialı

Bu kəmiyyət həyacanlanmış membranların generasiya etdiyi cərəyan impulslarından ibarətdir. Bu impulslar plazmatik membranda spontan, ritmik dəyişən potensial kimi müşahidə olunur. Sinir impulsları sinir membranlarının elektrik siqnalları ilə qıcıqlanması zamanı müşahidə olunur. Belə ki, sinir hüceyrələrindən cərəyan buraxdıqda cərəyanın təsiri ilə membran potensialının sürüşməsi baş verir. Membran potensialının bu sürüşməsi elektrotonik potensial adlanır. Cərəyanın təsiri ilə membran potensialı mütləq qiymətcə artırsa bu membranın hiperpolyarlaşması, azalırsa membran depolyarlaşması adlanır. Elektriklə qıcıqlanma zamanı sinir impulsunun generasiyası membranın depolyarlaşması zamanı müşahidə olunur (şəkil 4.35.1). Membranın depolyarlaşmasının amplitudu müəyyən astana qiymətdən yuxarı olduqda (şəkil 4.35.1) impuls



generasiyası baş verir. Kalmarın sinir aksonu üçün bu qiymət -40 mV-dur. Başqa sözlə, kalmarın sinir aksonunda impuls generasiyasını müşahidə etmək üçün membran potensialının depolyarlaşmasının qədərini -40 mV-dan çox etmək lazımdır. Depolyarlaşdırıcı cərəyanın elektrotonik potensialı bu qiymətdən yuxarı olduqda sinir hüceyrələri sabit amplitudlu ritmik (periodik) impulslar generasiya edir (şəkil 4.35.1).



**Şəkil 4.35.1. Sinir aksonunda plazmatik membranın depolyarlaşması zamanı impuls generasiyasının kinetikası. Punktirlə membran potensialının astana səviyyəsi göstərilmişdir.**

Sinir impulsunun generasiyası zamanı ayrı-ayrı ion cərəyanlarının riyazi təsviri, kinetik parametrləri sonrakı paraqraflarda ətraflı şərh ediləcəkdir. Lakin, burada qeyd etmək lazımdır ki, sinir impulsunun generasiyasının əsas səbəbi qıcıqlanma zamanı plazmatik membranın müxtəlif ionlara görə nüfuzluğunun müxtəlif cür dəyişməsidir. Belə ki, sinir aksonunun stasionar halında plazmatik membranın  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  ionlarına görə nüfuzluqlarının nisbəti  $P_k:P_{Na}:P_{Cl}=1:0,04:0,45$  kimidir. Sinir impulsunun generasiyası zamanı bu nisbət  $P_k:P_{Na}:P_{Cl}=1:20:0,45$  olur. Yəni,  $Na^+$  ionlarına görə plazmatik membranın nüfuzluğu 500 dəfə artır. Təsir potensialının zirvəsində membran potensialı tamamilə  $Na^+$  ionlarına görə nüfuzluqla müəyyən olunur və bu potensial

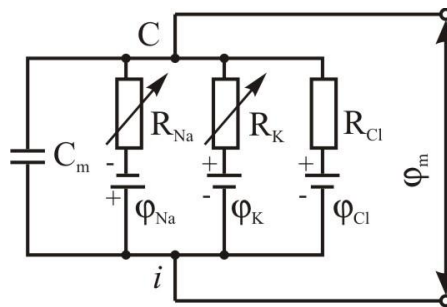
$$\varphi = \frac{RT}{F} \ln \frac{[Na_o]}{[Na_i]} \quad (4.35.1)$$

düsturu ilə hesablanır. Təsir potensialının sonrakı fazasında membranın nüfuzluğunun həyacanlanmaya qədər olan halının bərpası prosesi gedir (şəkil 4.35.1) Yəni, bu fazada əsasən plazmatik membranın  $Na^+$  ionlarına görə aşağı səviyyədə olan nüfuzluğu bərpa olunur. Sonra təsvir olunmuş proseslər ardıcılığı yenidən təkrarlanır. Bu isə sinir lifləri boyunca sinir impulslarının müntəzəm yayılması ilə nəticələnir.

Beləliklə, dərslinin bu paraqrafında sinir impulsunun generasiyasının membranın nüfuzluğu vasitəsi ilə şərh verildi. Analoji təsvir sinir membranının ayrı-ayrı ionlara görə keçiriciliyinə əsasən də verilə bilər. Bu isə dərslinin növbəti paraqrafında şərh edilmişdir.

#### 4.36. Sinir impulsunun generasiyasının membranın keçiriciliyi vasitəsi ilə təsviri

Bioloji membranların keçiricilik və nüfuzluqlarının şərhində qeyd edilmişdir ki, bu kəmiyyətlər mütənəsb kəmiyyətlərdir. Bu o deməkdir ki, sinir impulsunun generasiyası zamanı plazmatik membranın hər hansı iona görə nüfuzluğunun dəyişməsi, həmin iona görə eyni zamanda keçiriciliyinin dəyişməsi ilə müşayiət olunmalıdır. Sinir membranları eyni zamanda bir neçə iona görə keçirici olduğundan onun elektrik modeli paralel müqavimətlər və müvafiq elektrik hərəkət qüvvələri şəbəkəsindən ibarət olar (şəkil 4.36.1).



**Şəkil 4.36.1. Həyacanlanan sinir membranlarının ekvivalent elektrik sxemi. İşarələmələr:  $R_K$ ,  $R_{Na}$ ,  $R_{Cl}$ - $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  ionlarının selektiv daşınma yollarının müqavimətləri,  $\varphi_K$ ,  $\varphi_{Na}$ ,  $\varphi_{Cl}$ -həmin ionlara müvafiq tarazlıq potensialları,  $\varphi_m$ -membran potensialı,  $C_m$ -membranın elektrik tutumu, “o” və “i” membranın xarici (out) və daxili (in) tərəflərinin işarələri.**

Ona görə də sinir membranının yekun  $g_m$  keçiriciliyi əsas potensial törədici

ionlara ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ) müvafiq  $g_k$ ,  $g_{Na}$ ,  $g_{Cl}$  keçiriciliklərinin cəminə bərabər olar:

$$g_m = g_k + g_{Na} + g_{Cl} \quad (4.36.1)$$

Om qanununa əsasən hər bir iona müvafiq cərəyan şiddəti

$$I_i = g_i(\varphi_m - \varphi_i) \quad (4.36.2)$$

kimi təyin olunur. Burada,  $g_i$  membranın  $i$ -ci iona görə keçiriciliyi,  $\varphi_i$ -tarazlıq potensialıdır. 4.37.2 ifadəsini potensialtörədicilərə görə yazsaq

$$\begin{aligned} I_k &= g_k(\varphi_m - \varphi_k) \\ I_{Na} &= g_{Na}(\varphi_m - \varphi_{Na}) \\ I_{Cl} &= g_{Cl}(\varphi_m - \varphi_{Cl}) \end{aligned} \quad (4.36.3)$$

Sinir membranının iki tərəfi açıq dövrənin sıxaqlarıdır, onda bu sıxaqlar arasında yekun cərəyan şiddəti sıfıra bərabərdir:

$$I_k + I_{Na} + I_{Cl} = 0 \quad (4.36.4)$$

Buradan

$$g_k(\varphi_m - \varphi_k) + g_{Na}(\varphi_m - \varphi_{Na}) + g_{Cl}(\varphi_m - \varphi_{Cl}) = 0 \quad (4.36.5)$$

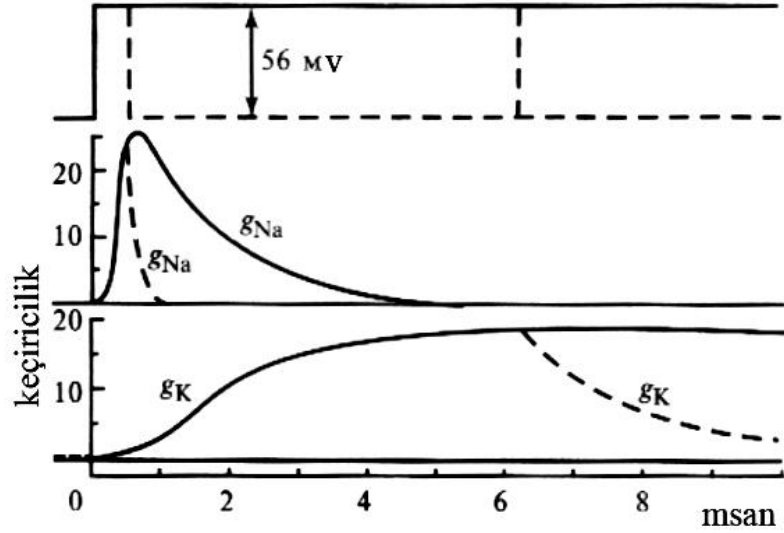
alırıq. 4.36.5 bərabərliyində mütərizələri açıb alınmış ifadəni  $\varphi_m$ -ə görə həll etsək membran potensialı üçün aşağıdakı ifadəni alırıq:

$$\varphi_m = \varphi_k \frac{g_k}{g_m} + \varphi_{Na} \frac{g_{Na}}{g_m} + \varphi_{Cl} \frac{g_{Cl}}{g_m} \quad (4.36.6)$$

4.36.6 ifadəsindən görüldüyü kimi hansı iona görə membranın keçiriciliyi böyükdürsə, membran potensialında həmin ionun payı da böyükdür.

Sinir impulsunun generasiyası zamanı əvvəlcə membranın  $Na^+$  ionlarına görə nüfuzluğunun artması başlayır. Bunun nəticəsi olaraq potensial «+» tərəfə sürüşür. Potensialın mütləq qiymətə belə azalması membran potensialının  $Na^+$ -tarazlıq potensialı ilə üst-üstə düşənə qədər davam edir. Bu hadisələrin arxasınca membranın  $K^+$ -a görə keçiriciliyinin artması başlayır. Nəticədə  $K^+$ -ionları hüceyrəni tərk etməyə başlayır. Bu proses membran potensialının bərpa olunması ilə müşayiət olunur və membran potensialı  $K^+$ -tarazlıq potensialı ilə üst-üstə düşəndə proses dayanır. Beləliklə, bir sinir impulsu generasiya olunmuş olur. Bu hadisələrin gedişində membranın  $Na^+$  və  $K^+$  ionlarına görə keçiriciliklərinin dəyişməsi kinetikası növbəti şəkildə verilmişdir (şəkil 4.36.2).

Sinir impulsunun generasiyası həm əvvəlki, həm də bu paragrafdakı şərhlərə görə membranın fiziki xassələrinin dəyişməsi ilə əlaqədardır.



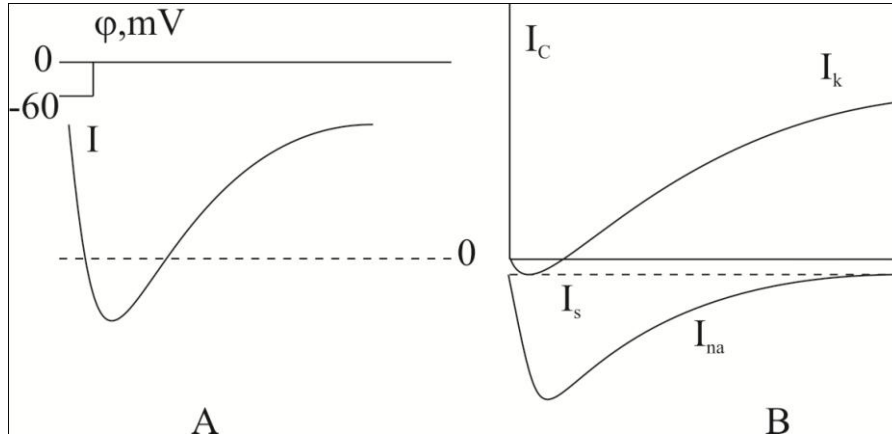
**Şəkil 4.36.2. Sinir membranlarının 56 mV depolyarlaşması zamanı  $Na^+$  və  $K^+$  ionlarına görə keçiriciliyin dəyişməsi kinetikasi.  $\phi_m$ -membran potensialı,  $\Delta\phi_m$ -depolyarlaşmanın səviyyəsi,  $g_K$ ,  $g_{Na-K^+}$  və  $Na^+$  ionlarına görə membranın keçiriciliyi. Səlis xətlərlə uzunmüddətli depolyaryalaşma, sınıq xətlərlə 0,6 və 6,3 m'san müddətdən sonra membranın repolyarizasiyası zamanı keçiricilikləri göstərilmişdir.**

Sinir impulsunun generasiyasının membran nəzəriyyəsi təkrar-təkrar təcrübələrdə təsdiqləndi. Aparılmış təcrübələr sinir impulsunun miqdar xarakteristikalarının qərarlaşdırılmasını da təmin etdi.

#### 4.37. İon cərəyanları

Sinir hüceyrələri elektrotonik potensial həmin hüceyrələr üçün qərarlaşdırılmış astana gərginliyini aşdıqda cərəyan impulsları generasiya etməyə başlayır. Yuxarıda qeyd olunduğu kimi, bu proses hüceyrələrin plazmatik membranlarında kompensə olunmamış cərəyanların meydana çıxması ilə müşayiət olunur. Çoxlu sayda təcrübələr göstərmişdir ki, həmin prosesdə  $Cl^-$  ionlarının qarşılıqlı cərəyanları bir-birlərini kompensə edir. Bu fakt  $Na^+$  və  $K^+$  cərəyanlarının identifikasiyasını asanlaşdırır. Həmin cərəyanların ayrılıqda müşahidə olunması üçün ion kanalları blokatorları müstəsna əhəmiyyət kəsb edir. Lakin bu məsələnin həllində vacib rolunu Amerika fiziki Koul tərəfindən işlənmiş membran potensialının fiksə olunması metodu oynamışdır. Bu metodun əsas prinsipləri sonrakı paragrafda şərh ediləcəkdir. Metodun əsas mahiyyəti ondan ibarətdir ki, onun köməyi ilə membran potensialını fizioloji diapazonda istənilən səviyyədə saxlamaq mümkündür.

Membran potensialını sürüşdürməklə sinir hüceyrələrinin həyəcanlanmasını törətmək olar. Bu zaman ilkin mərhələdə qısamüddətli tutum cərəyanı generasiya olunur (şəkil 4.37.1). Tutum cərəyanı membran dipollarının elektrik sahəsinin təsiri ilə repolyarizasiyasının nəticəsidir. Bu prosesin zaman sabiti çox kiçik olduğundan ion cərəyanlarına nisbətən bu cərəyanı ani meydana çıxan və tez yox olan kimi qəbul etmək olar.



**Şəkil 4.37.1. Kalmarın sinir aksonunun depolyarlaşması zamanı (-60 mV səviyyəsindən) meydana çıxan ion cərəyanları: A-integral I, B-differensial foramlarda, I<sub>c</sub>-tutum cərəyanı, I<sub>na</sub>-natrium cərəyanı, I<sub>k</sub>-kalium cərəyanı, I<sub>s</sub>-sızma cərəyanı.**

Tutum cərəyanının ardınca ion cərəyanları (əsasən K<sup>+</sup> və Na<sup>+</sup>) generasiya olunmağa başlayırlar. K<sup>+</sup> və Na<sup>+</sup> ionlarına məxsus cərəyanların fəallaşması əks istiqamətlərdə baş verir. Bu proses zamanı Na<sup>+</sup> cərəyanına məxsus zaman sabiti K<sup>+</sup> ionlarına nisbətən 1 tərtib kiçikdir (şəkil 4.37.1).

Qeyd olunmuş ion cərəyanlarından başqa sinir depolyarlaşması zamanı sabit səviyyəyə malik, Hockin tərəfindən «sızma cərəyanı» adlandırılmış, bir cərəyan da generasiya olunur. Bu cərəyan (I<sub>s</sub>) kiçik amplituda malik olduğundan, o tədqiqatçıların diqqətini cəlb etməmişdir. Lakin hazırda bu cərəyanın təbiəti araşdırılır. Beləliklə, depolyarizasiyaya uğramış sinir membranında generasiya olunan cərəyanların ümumi şiddətini aşağıdakı bərabərliklə ifadə etmək olar

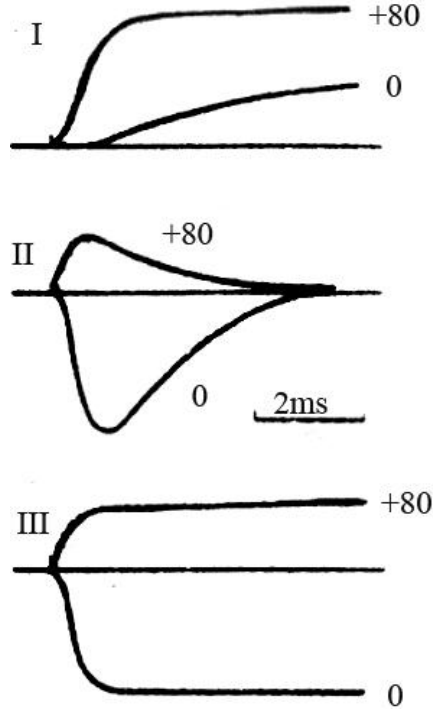
$$I_u = C_m \frac{d\varphi}{dt} + I_i + I_s \quad (4.37.1)$$

Burada, sağ tərəfin birinci toplananı tutum cərəyanıdır. I<sub>i</sub>-ion cərəyanının ümumi ifadəsi olub

$$I_i = g_i(\varphi - \varphi_i) \quad (4.37.2)$$

kimi təyin olunur. Burada,  $\varphi$ -membran potensialı,  $g_i$  və  $\varphi_i$   $\varphi$ -ci iona görə membranın keçiriciliyi və tarazlıq potensialıdır. İon cərəyanları ion kanallarında müvafiq ionların hərəkətləri ilə müəyyən olunur.

İon cərəyanlarının differensiasiyası, yuxarıda qeyd olunduğu kimi, ion kanalları blokatorları vasitəsi ilə həyata keçirilir. Məsələn,  $\text{Na}^+$ -kanalı tetrodotoksin,  $\text{K}^+$ -kanal isə tetraetilammonium və ikivalentli kationların əksəriyyəti ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Co}^{2+}$ ,  $\text{Ni}^{2+}$ ,  $\text{Ba}^{2+}$ ,  $\text{Cd}^{2+}$ ) tərəfindən müvəffəqiyyətlə qapanır. Kinetikası yuxarıdakı şəkildə verilmiş ion cərəyanlarının differensiasiyası həmin blokatorların köməyi ilə aparılmışdır. İon cərəyanlarının ümumi cərəyandan differensiasiyasına daha bir misal növbəti şəkildə verilmişdir (şəkil 4.37.2).



**Şəkil 4.37.2. Membran potensialının “0”-a və +80 mV-a qədər sürüşdürülməsi zamanı meydana çıxan ion cərəyanlarına tetrodotoksinin (TTX), tetraetilammoniumun (TEA) pronazanın təsiri. I-TTX-lə işlənmiş aksonlarda  $\text{K}^+$ -cərəyanı, II- 115 mM TEA əlavəsi olan məhlulla perfuziya olunan aksonda  $\text{Na}^+$ -cərəyanı, III-2 mg/ml TEA əlavə olunmuş məhlulla perfuziya zamanı ion cərəyanarı. Əyrilərin üzərində rəqəmlərlə hüceyrə daxili mühitin ətraf mühitə nəzərən potensialı göstərilmişdir.**

Təbii ki,  $\text{K}^+$ -kanallarının qapanması şəraitində həyəcanlanma zamanı yekun cərəyanda  $\text{Na}^+$ -cərəyanı üstünlük təşkil edəcək. Əksinə,  $\text{Na}^+$ -kanallarının qapanması zamanı həyəcanlanma zamanı yekun ion cərəyanı  $\text{K}^+$ -kanallarının

cərəyanlarını əks etdirəcəkdir. Sınır membranlarına tətbiq olunmuş gərginliyi pilləvari dəyişməklə  $K^+$ ,  $Na^+$ -cərəyanlarının kinetikasının ayrı-ayrı mərhələlərinin identifikasiyasını həyata keçirmək olar.

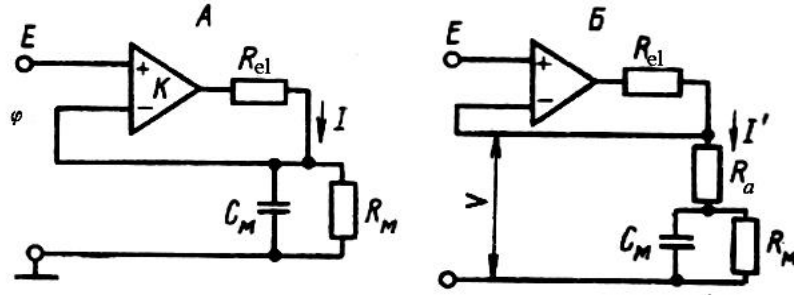
### 4.38. Membran potensialının fiksə edilməsi metodu

Bu metod tətbiq olunmağa başladığı andan bu günə qədər elektrofizioloji tədqiqatlar praktikasının ən mötəbər metodu olaraq qalmaqdadır. Metodun əsas mahiyyəti ondan ibarətdir ki, bu metoddan istifadə etməklə hüceyrələrin membran potensialını əvvəlcədən verilmiş səviyyədə saxlamaq mümkündür. Metodun müəllifi olaraq Amerika fiziki Koulu hesab etmək lazımdır. Lakin Koul özü həmin metodu 1938-ci ildə *Nitella* hüceyrələrinin elektrik parametrlərinin tədqiqi üçün tətbiq etdikdə metoda xüsusi məna verməmişdir. O, differensial gücləndirici tətbiq etməklə işlətdiyi ölçü üsulunu potensial üzərində nəzarət adlandırmışdır. Sonralar məlum oldu ki, canlı hüceyrələrdə ion cərəyanlarının kinetikasının tədqiqi üçün bu üsul geniş imkanlar açır. Həmin metodun köməyi ilə Britaniya alimləri A.L.Hoçkin, A.F.Haksli və Avstraliya alimi G.K.Ikkles sınır hüceyrələri membranlarında həyəcanlanmanın ion mexanizminin nəzəri və təcrübi əsaslarını işləyərək 1963-cü ildə Nobel mükafatına layiq görülmüşlər. Bu tədqiqatçılar Koulun işlədiyi metodu «Clamp-metod» adlandırmışlar. «Clamp» sözü sıxmaq, bərkitmək mənasında işlənir ki, bu da membran potensialının müəyyən qiymətdə saxlanması kimi başa düşülməlidir.

Membran potensialının fiksasiya metodunun əsas işlək elementi differensial gücləndiricidir. Differensial gücləndirici iki simmetrik girişə malikdir. Onun girişlərindən birinə membran potensialı ( $\varphi$ ), digərinə isə membran potensialının fiksə olunacağı qiymətə malik komanda siqnalı ( $E$ ) verilir (şəkil 4.39.1).

Differensial gücləndiricinin girişlərinə verilən siqnallar arasında fərq olduqda, bu fərq gücləndiricidə  $k$  dəfə güclənərək gücləndiricinin çıxışında cərəyan generasiyasına səbəb olur. Bu cərəyan, əks əlaqə dövrəsi vasitəsi ilə cərəyan mikroelektrodunun köməyi ilə tədqiq olunan hüceyrəyə verilir. Hüceyrədən bu cərəyan giriş siqnalları arasındakı fərq silinə qədər axmaqda davam edir.





**Şəkil 4.38.1. Membran potensialının fiksə olunması metodunun prinsipial sxemləri. A-ardıcıl müqaviməti nəzərə almamaqla, B-almaqla. İşarələmələr: k-differensial gücləndirici,  $R_{el}$ -elektrod müqaviməti, E-komanda signalı,  $C_M$ ,  $R_M$ -hüceyrə membranının elektrik tutumu və müqaviməti,  $\varphi$ -membran potensialı,  $R_a$ -hüceyrə impedansına ardıcıl müqavimət,  $v = \varphi + v_a$  ardıcıl müqavimətdə düşən  $v_a$  gərginliyi ilə membran potensialının cəmi, I, I'-müvafiq cərəyan şiddətləri.**

Beləliklə, əks əlaqənin mövcudluğu şəraitində şəkil 4.38.1-də verilmiş prinsipial sxemlərə əsasən aşağıdakı bərabərliyi yazmaq olar:

$$k(E - \varphi) = IR_{el} + \varphi \quad (4.39.1)$$

Bu ifadəni çevirsək

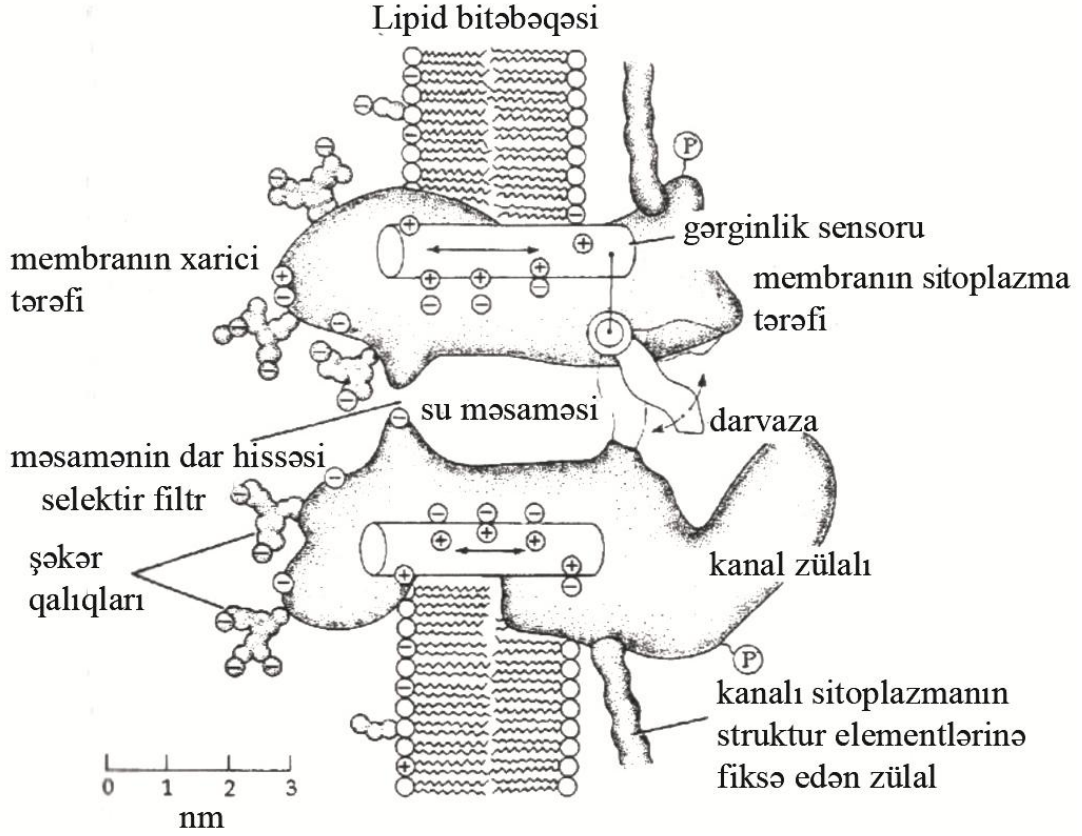
$$E = \frac{IR_{el}}{k} + \varphi \frac{k+1}{k} \quad (4.39.2)$$

alırıq. Burada,  $R_{el}$ -hüceyrədən cərəyan buraxılan elektrodun müqavimətidir. Müasir differensial gücləndiricilərin gücləndirmə əmsalı  $k \sim 10^{10}$  tərtibindədir. Ona görə də 4.38.2 bərabərliyindən  $E \approx \varphi$  alırıq. Buradan aydın olur ki, membran potensialının fiksə olunması differensial gücləndiricilərin böyük gücləndirmə əmsalının hesabına həyata keçirilə bilər. Qeyd etmək lazımdır ki, membran potensialının dəqiq fiksə olunmasına bəzi parametrlər təsir göstərə bilirlər. Bu məsələlərin dəqiq təhlilini praktikum dərslərində tapmaq olar.

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi əsas prinsipləri şərh olunmuş metod ion cərəyanlarının identifikasiyasına xidmət edir. Potensialın fiksə olunmuş halında membranın keçiriciliyinin dəyişməsi müəyyən iona məxsus cərəyanın dəyişməsini əks etdirəcəkdir.

Bu tədqiqatların çox vacib nəticəsi ondan ibarət oldu ki, sinir membranlarında  $Na^+$  və  $K^+$  ionlarının ayrı-ayrı yollarla daşdığı təsdiqləndi. Bu yollar həmin tədqiqatların nəticəsində ion kanalları adlandırılmışdır. Dəqiq surətdə qərarlaşdırıldı ki, həyəcanlanan ion kanallarının keçiricilikləri elektrik sahəsinin

təsirinə həssas olan xüsusi sensorlar-idarəedicilə zərrəciklər vasitəsi ilə tənzimlənilirlər. Burada eyni zamanda ion kanallarının selektivliyi və potensialdan asılılığı öz yerini tapmışdır. Bu nəzəriyyənin nəticələrinə görə ion kanalını şəkildə göstərilən kimi təsvir etmək olar (şəkil 4.38.2).



Şəkil 4.38.2. Darvaza mexanizmlilə ion kanalının sxematik təsviri

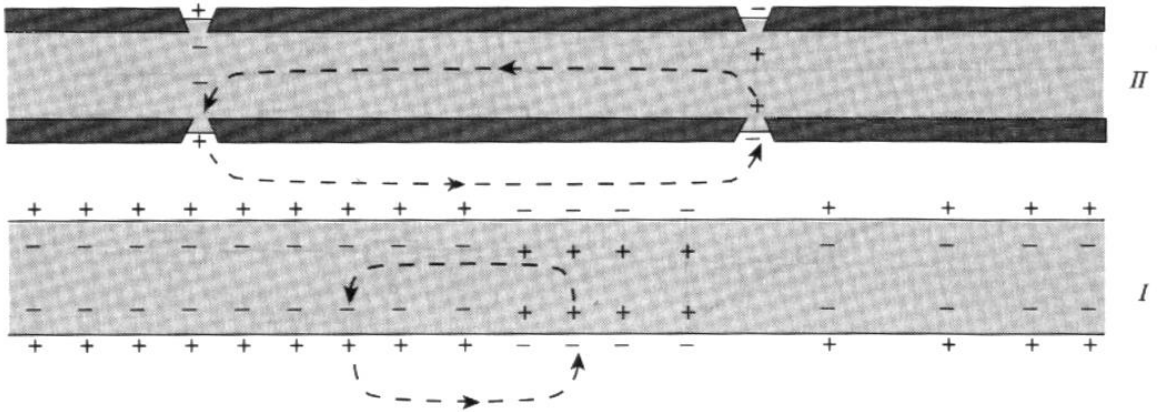
Sonda bir vacib məqamı da qeyd etməmək olmaz. Bu darvaza cərəyanının qeyd olunmasıdır. Darvaza cərəyanı idarəedicilə zərrəciklərin elektrik sahəsi vasitəsi ilə yerdəyişməsi zamanı yaranan cərəyana deyilir. Xüsusi metodikanın köməyi ilə ingilis tədqiqatçıları Armstrong və Bezanilla 1975-ci ildə bu cərəyanı qeyd etməyə müvəffəq olmuşlar. Bu işə Hockin-Haxsli modelinin təkrar təsdiqi deməkdir.

#### 4.39. Sinir impulslarının yayılması

Həyacanlanma zamanı meydana çıxmış sinir impulsu sönmədən sinir boyunca yayılma qabiliyyətinə malikdir. Sinir impulsunun yayılmasının başlıca səbəbi membranda dairəvi cərəyanların meydana çıxmasıdır. Belə ki, sükunət

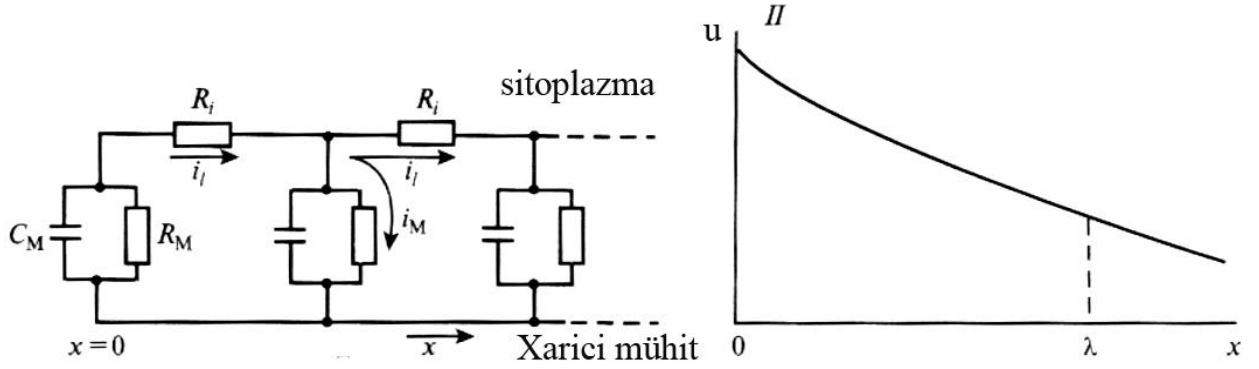
halında (qıcıqlanma olmadıqda) sinir hüceyrələrinin daxili hissəsi «-», xarici hissəsi isə «+» potensiala malik olur. Həyəcanlanma zamanı, həyəcanlanmanın meydana çıxdığı yerlərdə sinir hüceyrələrinin  $\text{Na}^+$  ionlarına görə nüfuzluğu artdığı üçün həmin hissə daxildən «+», xaricdən «-» potensiala malik olur (şəkil 4.39.1). Bu isə sinir hüceyrələrində yuxarıda qeyd olunmuş dairəvi cərəyanların meydana çıxmasına gətirib çıxarır. Bu dairəvi cərəyan qonşu oblastda da membranın polyarlığının dəyişməsinə gətirir və beləliklə, sinir impulsunun bütün hüceyrə boyunca yayılması təmin olunur.

Səthi mielinlə örtülmüş sinir liflərində impulsun yayılması Ranvyne buğumları arasında meydana çıxan dairəvi cərəyanlar (şəkil 4.39.1) tərəfindən həyata keçirilir. Ranvyne buğumlarında sinir impulsunun yayılması daha böyük sürətlə və daha az enerji sərfi ilə baş verir. Bu mielinli hissələrin daha az elektrik tutumuna malik olması ilə izah olunur. Belə ki, kiçik elektrik tutumunun dolması az vaxt aparır, həm də kiçik yük hesabına başa gəlir.



**Şəkil 4.39.1. Sinir liflərində lokal elektrik cərəyanlarının meydana çıxmasının xematik təsviri. I mielinsiz, II mielinli liflərdə.**

Sinir liflərini elektrik siqnallarının yayılması nöqtəyi-nəzərdən silindrik kabel kimi təsvir etmək olar. Bu halda kabelin silindrik mərkəzindən keçən məftil rolunda aksoplazma, kabelin izolyasiyası rolunda sinir membranı, kabelin ekranı rolunda böyük keçiriciliyə malik xarici mühit olacaqdır. Bioloji membranların həm də elektrik tutumuna malik olduğunu nəzərə alsaq, onda sinir liflərinin elektrik modelini aşağıdakı kimi təsvir etmək olar (şəkil 4.39.2).



**Şəkil 4.39.2. Sinir lifinin kabel xüsusiyyətlərini əks etdirən ekvivalent elektrik sxemi (I) və sinir lifi boyunca elektrotonik potensialın məsafədən asılılığı (II).**

**İşarələmələr:  $\lambda$ -sinir lifinin uzunluq sabiti,  $C_m$ -membran tutumu,  $R_m$ -membran müqaviməti,  $i_e$ -hüceyrə boyunca cərəyan şiddəti,  $i_m$  membranda cərəyan şiddəti.**

Kabel boyunca siqnalların yayılması ilk növbədə izolyasiyanın keyfiyyətindən asılıdır. Sinir lifi halında bu keyfiyyətin göstəriciləri membranın elektrik tutumu və müqavimətidir.

Sinir lifi boyunca cərəyan buraxsaq, bu cərəyan  $i_e$  membran potensialının sürüşməsinə, yəni  $U$  elektrotonik potensialının meydana çıxmasına səbəb olar. Aksoplazmanın vahid uzunluğunun müqavimətini  $r_i$  ilə işarə etsək, sinir lifi boyunca yayılan cərəyanın şiddətini aşağıdakı kimi ifadə etmək olar:

$$i_e = -\frac{1}{r_i} \frac{dU}{dx} \quad (4.39.1)$$

$x$ -sinir lifi boyunca məsafədir. Burada «-» işarəsi cərəyan şiddətinin sinir lifi boyunca membranda elektrik sızması nəticəsində azalmasını göstərir.  $i_e$ -in azalmasına səbəb olan bu sızma cərəyanı – yəni, membrandan axan cərəyanının şiddəti  $i_m$  aşağıdakı kimi ifadə oluna bilər.

$$i_m = -\frac{di_e}{dx} = \frac{1}{r_i} \frac{d^2U}{dx^2} \quad (4.39.2)$$

Bu bərabərlikdəki mənfi işarəsi membrandakı cərəyanın sinir lifi boyunca yayılan cərəyanın azalmasının hesabına yarandığını göstərir. Digər tərəfdən Om qanuna əsasən

$$i_m = \frac{U}{r_m} \quad (4.39.3)$$

Burada ki,  $r_m$ -in membranın vahid uzunluğunun müqavimətidir. Beləliklə, 4.39.2

və 4.39.3 bərabərliklərindən

$$\frac{r_m}{r_i} \frac{d^2 U}{dx^2} = U \quad (4.39.4)$$

alırıq. Bu tənlik kabel tənliyi adlanır. Göründüyü kimi elektrotonik potensialın sinir lifi boyunca paylanması iki tərtibli differensial tənliklə ifadə olunur. Bu tənliyin həllindən

$$U = U_0 e^{-\frac{x}{\lambda}} \quad (4.39.5)$$

alınır. Burada,  $U_0$ -cərəyan buraxılan nöqtədə elektrotonik potensial

$$\lambda = \sqrt{\frac{r_m}{r_i + r_0}} \quad (4.39.6)$$

sinir lifinin uzunluq sabiti adlanır.  $r_0$  xarici mühitin vahid uzunluğunun müqavimətidir. Adətən  $r_0 \ll r_i, r_m$ . Ona görə də

$$\lambda = \sqrt{\frac{r_m}{r_i}} \quad (4.39.7)$$

kimi ifadə olunur. 4.39.5 tənliyindən görünür ki,  $x=\lambda$  olduqda  $U = \frac{U_0}{e}$  alırıq.

Başqa sözlə, cərəyan buraxılan nöqtədən uzunluq sabitinə bərabər məsafədə elektrotonik potensial  $e$  dəfə azalır (şəkil 4.39.2).

Aksoplazmanın vahid uzunluğunun müqavimətinin onun xüsusi müqaviməti  $R_i$ -ilə ifadəsi

$$r_i = \frac{4R_i}{\pi d^2} \quad (4.39.8)$$

kimidir. Membranın vahid uzunluğunun müqavimətini isə onun vahid səthinin müqaviməti (membran müqaviməti)  $R_m$ -lə

$$r_m = \frac{R_m}{\pi d} \quad (4.39.9)$$

kimi ifadə etmək olar. Burada,  $d$ -sinir lifinin diametridir. 4.39.7, 4.39.8, 4.39.9 ifadələrindən uzunluq sabiti üçün

$$\lambda = \sqrt{\frac{R_m d}{4R_i}} \quad (4.39.10)$$

alırıq. Buradan görünür ki, uzunluq sabiti sinir lifinin membran müqaviməti və diametrinin kvadrat kökü ilə düz mütənəsibdir. Məsələn, 30 mkm diametrə, 5 kOm·sm<sup>2</sup> membran müqavimətinə,  $R_i=50$  kOm·sm<sup>2</sup> malik akson üçün  $\lambda \approx 2,7$  sm

alınmışdır. *Chara* su bitkilərinin hüceyrələri üçün də ölçmələrdən buna yaxın kəmiyyətlər alınmışdır.

Sonda qeyd etmək lazımdır ki, 4.39.4 tənliyi elektrotonik potensialın yalnız məsafədən asılılığını nəzərə alır. Sinir membranları elektrik tutumuna malik olduqları üçün elektrotonik potensial həm də zamandan asılı olar. Bu halda kabel tənliyi daha mürəkkəb şəkllə malik olur.

#### **4.40. Bioloji membranlarda enerji transformasiyasının ümumi xüsusiyyətləri**

Bu proses əsasən mitoxondri, xloroplast, xromatofor və bakterial membranlarda baş verir. Bioloji membranlarda enerji transformasiyası dedikdə elektron selinin hesabına ATP molekulunun sintezi başa düşülür. Bu molekulun hidrolizi zamanı kifayət qədər böyükrəmiyyətli kimyəvi enerji ayrılır. Bu enerji, onun sərfi ilə gedən hüceyrə proseslərində istifadə olunur. Lakin elektron selinin enerjisi hesabına ATP molekulunun sintezinin dəqiq molekulyar mexanizmi hələ də aydınlaşdırılmamışdır. Bu səbəbdən prosesin mexanizminə dair müxtəlif fərziyyələr hələ də hökm sürməkdədir. Bu fərziyyələrdən ən erkəni proseslər arasında kimyəvi əlaqənin mövcudluğu barədə təklif olunmuş fərziyyədir. Lakin elektron selinin kimyəvi reaksiyalar ardıcılığı ilə ATP molekuluna verilməsi kifayət qədər böyük zaman müddəti tələb edir və bu müddətdə elektron selinin enerjisinin istilik şəklində səpilməməsi mümkün deyildir. Bu səbəbdən «kimyəvi əlaqə» fərziyyəsi həqiqətə uyğun gəlmir. Hadisələrin qısa müddətdə baş verməsi isə o zaman mümkündür ki, adları çəkilən proseslər hamısı eyni kompleksin həddlərində baş versin. Belə kompleks ATP-sintaza fermentidir.

Beləliklə, elektron selinin ATP molekulunun enerjisinə çevrilməsinin ən önəmli prinsipi Piter Mitçellin hemiosmotik hipotezi oldu. Bu hipotezə görə elektron nəqli dövrəsində elektronların daşınması protonların membranın hidrofob çəpəri aşmasına gətirir. Bu isə membranda protonlara görə elektrokimyəvi potensial qradientinin  $\Delta\mu_{H^+}$  generasiyası ilə nəticələnir:

$$\Delta\mu_{H^+} = F\Delta\varphi + 2,3RT\Delta pH \quad (4.40.1)$$

Burada  $\Delta\varphi$ —membranın hər iki tərəfi arasında potensiallar fərqi, R və F müvafiq olaraq universal qaz və Faradey sabitləri, T—mütləq temperatur,  $\Delta pH$ —membranda pH qradientidir. 4.40.1 bərabərliyindən görüldüyü kimi, protonların



elektrokimyəvi potensial qradienti iki komponentdən ibərətdir. Birinci komponent ( $F\Delta\varphi$ ) elektrik, ikinci komponent ( $2,3RT\Delta pH$ ) kimyəvi komponent adlanır. Mitçell hipotezinə görə  $\Delta\mu_{H^+}$  ATP-sintaza fermenti tərəfindən ADP və fosfat qrupundan ATP molekulunun sintezinə sərf olunur. Bu prosesin molekulyar mexanizminin bəzi məqamları aydınlıq tələb etsə də, Mitçell nəzəriyyəsinin əsas müddəası təkzibedilməzdir.

### **4.41. Enerji transformasiyasının elektron nəqli dövrəsinin komponentləri**

Bioloji sistemlərdə enerji transformasiyası əsasən mitoxondri və xloroplast membranlarında həyata keçirilir. Ona görə də bu şərh adları çəkilmiş membranlar üçün ümumiləşdirilmiş şəkildə aparılacaq.

Mitoxondrilərdə elektron nəqli dövrəsinin (END) ilkin elektron donoru əksər hallarda NADH və suksinat, son akseptoru isə molekulyar oksigendən ibarət olur. Elektronun bu daşınması membranda 2 protonun membranın bir tərəfindən digər tərəfinə nüfuz etməsi ilə nəticələnir.

Mitoxondrilərdə elektron nəqli dövrəsinin 20 ədəd elektron daşıyıcısı aşkar edilmişdir. Bu daşıyıcılar mitoxondrilərin əsas struktur elementləri olmaqla mitoxondrial zülalın 25%-ni təşkil edir. END-in daşıyıcılarının zülal elementləri tərkiblərindəki metal atomlarının oksidləşmə və reduksiya proseslərini törətməklə, onların ətrafında spesifik kimyəvi və dielektrik əhatəsi formalaşdırır.

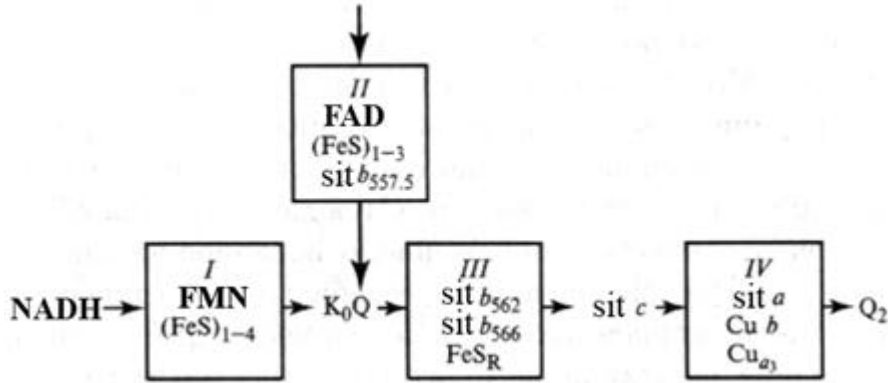
END-in daşıyıcılarının hər biri müəyyən aralıqda yerləşən oksidləşmə-reduksiya potensialına malikdir. Bu aralığın orta nöqtəsini  $E_{1/2}$ -lə işarə edirlər. Həmin kəmiyyətin qiymətləri, hidrogen elektroduna müvafiq potensial (0V) və  $O_2$ -in  $H_2O$ -ya qədər reduksiya olunduğu (1,1-1,2 V) potensiallar aralığında yerləşirlər. Bu potensiallar fərqi ATP molekulunun sintezinin hərəkətverici qüvvəsi olur. Burada qeyd etmək vacibdir ki, END-in daşıyıcıları membranda asimmetrik yerləşmişlər. Bu səbəbdən onların oksidləşmə-reduksiya potensialının qiymətinə membran potensialı və membranın səthində formalaşmış ikiqat elektrik sahəsinin potensialı təsir göstərir.

Heyvan ürəyinin əzələsindən ayrılmış mitoxondrilərin END-in fraksiyalaşdırılması onların 4 zülal-lipid komponentindən ibarət olduğunu göstərilmişdir (şəkil 4.40.1): I. NADH: ubixinon-oksidreduktaza, II. Suksinat:



ubixinon-oksidadreduktaza, III. Ubixinol: ferrisitoxrom s-oksidadreduktaza, IV. Sitoxrom s: oksigen-oksidadreduktaza.

Bu komponentlərin hər biri ən azı beş subvahiddən ibarətdir. Bunların bəziləri elektron nəqlində iştirak edən kofaktorlara malikdir.



**Şəkil 4.41.1 Mitoxondrinin tənəffüs dövrəsinin multiferment kompleksləri. Komplekslərin adları tam şəkildə mətindədir.**

Qeyd etmək lazımdır ki, bu komplekslərdən III-sü yalnız mitoxondrilərdə deyil, xloroplast, xromatofor və bakterial membranların enerji mübadiləsində vacib mövqeyə malikdir. Xloroplast membranlarında da multiferment komplekslərinin paylanması asimmetrikdir. Mitoxondri və xloroplast ATP-sintazaları praktiki olaraq eyni subvahidlərdən təşkil olunmuşlar. Multiferment kompleksi və ATP-sintazalar müxtəlif orqanizmlərin universal bioenergetik sistemlərini təşkil edirlər.

Bakterial fotosintezin END-də uzundalğalı qırmızı işığın udulan enerjisi elektron selinin III kompleksində nəqli üçün kifayət edir. IV kompleksi, yəni sitoxromoksidaza aerob şəraitdə işə düşür.

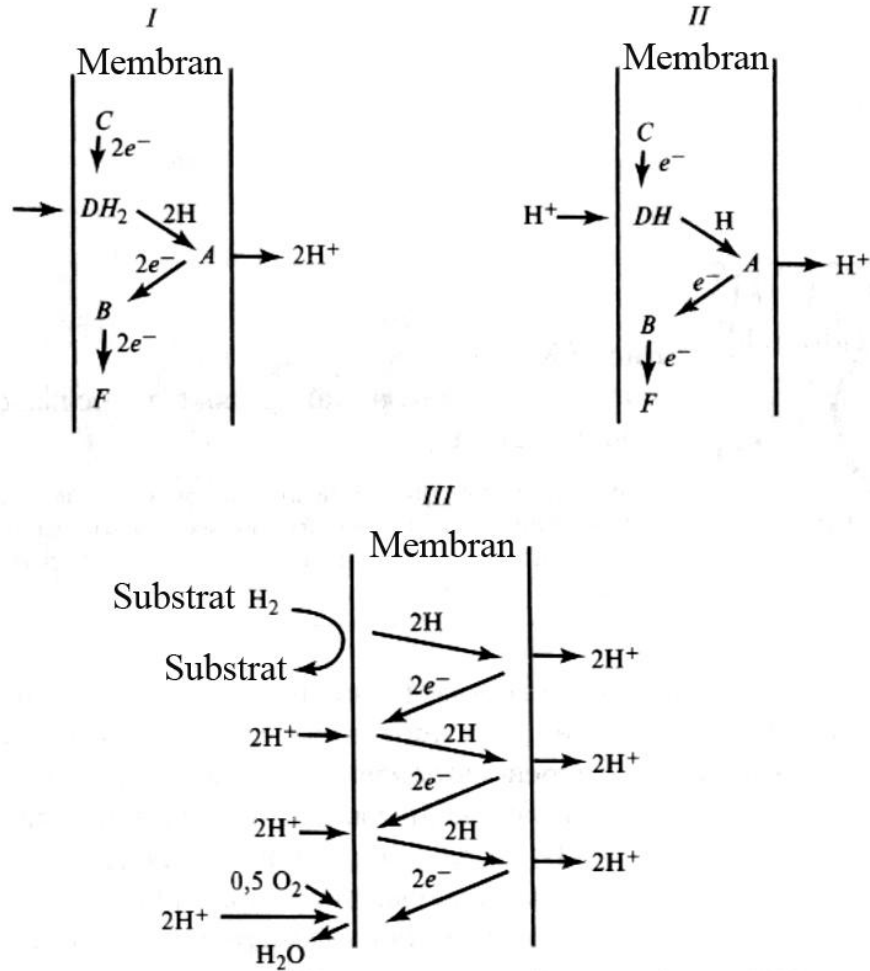
Ali bitkilərdə fotosintez prosesində elektronların II fotosistemdən (FS II) I fotosistemə (FS I) daşınması üçün III kompleksi istifadə oluna bilər. Buradan bakterial fotosintezin reaksiya mərkəzinin (R<sub>c</sub>M) akseptor tərəfi ilə yaşıl bitkilərin FS II –in arasındakı təbii oxşarlıq aydınlaşır. Yaşıl bitkilərin FS I-i və bakterial fotosintezdə END-in donor tərəflərində də oksidləşmə-reduksiya potensialı nöqtəyi-nəzərdən oxşarlıq mövcuddur. Hər iki sistemdə III kompleksi fotosintetik reaksiya mərkəzi ilə sıx əlaqəlidir.

#### **4.42. Tənəffüs və fotosintez prosesində $\Delta\mu_{H^+}$ generasiya mexanizmi**

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, bu proseslərdə END-də elektronların daşınması mitoxondri və xloroplast membranlarında 2 ədəd protonun (H<sup>+</sup>) membranın bir

tərəfindən digər tərəfinə atılması ilə nəticələnir. Lakin bu prosesin molekulyar mexanizmi indiyə qədər qərarlaşdırılmayıb. Bu aspektdə müxtəlif fərziyyələr mövcuddur. Bunlardan birincisi elektron daşıyıcılarının, həm də proton daşımalarıdır. Güman edilir ki, elektronların daşınması zamanı bu daşıyıcılar protonlara görə müxtəlif hallarda (oksidləşmiş və ya reduksiya olunmuş) müxtəlif konformasiyalara, həmçinin, hərisliyə malik olurlar. Bu isə onların protonları membranın bir tərəfində birləşdirib, digər tərəfində azad etmələri ilə nəticələnir.

İkinci fərziyyə protonların oksidləşmə-reduksiya olunma yolu ilə daşınmasıdır. Bu halda elektron daşıyıcısı həm də proton nasosu rolunu oynayır. Lakin bu fərziyyə də dəqiq molekulyar mexanizmə əsaslanmır.



Şəkil 4.42.1. Membranda yüklərin daşınma sxemi. I, II-ayrıca götürülmüş redoks-İlgək variantları, III mitoxondrinin tənəffüs dövrəsi.

Üçüncü fərziyyə protonların mütəhərrik proton daşıyıcısı ilə daşınmasıdır. Bu fərziyyəyə görə membranın bir tərəfində daşıyıcı elektron qəbul edərək bərpa

olunarkən, eyni zamanda özünə proton birləşdirir. Bu vəziyyətdə membranı diffuziya edərək onun digər tərəfinə keçir. Həmin tərəfdə daşıyıcının oksidləşməsi və protondan azad olması baş verir. Bu fərziyyəyə müvafiq olaraq Mitçell təklif edir ki, END-in hər seqmentində proton daşıyıcıları (daha doğrusu  $2\text{H}^+ + 2\text{e}^-$ ) elektron daşıyıcıları ilə ( $2\text{e}^-$ ) növbələşərək redoks-ilgək əmələ gətirirlər (şəkil 4.41.1). Bu sxemə görə D hidrogen daşıyıcısı membranın bir tərəfindən  $2\text{H}^+$ , elektron daşıyıcısından isə  $2\text{e}^-$  qəbul edir. Sonrakı mərhələdə D hidrogen daşıyıcısı 2 hidrogen atomunu membranın digər tərəfində yerləşmiş A hidrogen daşıyıcısına verir. Növbəti mərhələdə 2 elektron A daşıyıcısından END-in digər daşıyıcısına,  $2\text{H}^+$  isə membranın digər tərəfində mühitə ayrılır. Bu prosesə qısa şəkildə DH elektron donorunun yekun B akseptoru tərəfindən oksidləşməsi kimi də baxmaq olar. Beləliklə, redoks ilgəkdə 2 elektronun nəqli  $2\text{H}^+$ -in membranın bir tərəfindən digər tərəfinə daşınması ilə nəticələnir.

Tənəffüs dövrəsinin END-in üç kompleksi, I, III, IV  $\Delta\mu_{\text{H}^+}$  generatoru rolunu oynayırlar. Bu prosesdə  $\Delta\mu_{\text{H}^+}$  generasiyası elektron daşınması ilə əlaqəli şəkildə baş verir. Həmin komplekslərin liposomlara qoşulması zamanı da  $\Delta\mu_{\text{H}^+}$  -in generasiyası müşahidə olunmuşdur. Beləliklə, həmin komplekslər elektron seli ilə ATP sintezi arasında əlaqəni həyata keçirən funksional vahidlərdir.

İndi isə fotosintezin END-in fəaliyyəti zamanı  $\Delta\mu_{\text{H}^+}$  -in generasiyasını aydınlaşdırmaq. Bunun üçün iki fotosistemə malik ali bitkilərin xloroplastlarının tilakoid membranlarında gedən prosesləri araşdırmaq. Hər şeydən əvvəl qeyd etmək vacibdir ki, tilakoid membranları mitoxondrial membranlarla əks polyarlığa malikdir. Yəni, tilakoidlərin daxili mühiti stromaya nisbətən müsbət polyarlığa malikdir. Burada iki fotosistem arasında qarşılıqlı əlaqə sitoxrom kompleksi və mütəhərrik daşıyıcılar tərəfindən həyata keçirilir. Fotosistem II (FS II) və sitoxrom kompleksi mütəhərrik daşıyıcı olan plastoxinon vasitəsi ilə əlaqələnilir. Plastoxinon 20 msan ərzində tilakoid membranının xaricində (stromadan) 2 elektron və 2 protonu membrandaxili fəzaya atır. Bu protonlar su və plastohidroksinonun oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarının nəticəsində daxili mühitə atılırlar. Əksinə, plastoxinon və NADP-in reduksiyası zamanı xarici mühitin protonlarından istifadə olunur. Beləliklə, FS I və FS II-də elektronun daşınması 2 protonun tilakoid daxilinə atılması ilə nəticələnir. Suyun oksidləşməsi zamanı tilakoid daxilinə protonun atılması 300 mksan müddətində baş verir. Lakin xarici

mühitdə plastoxinon və NADP-in reduksiyası zamanı protonların zəbt olunması bəzi diffuzion çəpərlərin mövcudluğu hesabına çox yavaş - 60 msan ərzində baş verir. Burada protondaşıyıcı zülalların da olması müstəsna hal deyil. Görünür həmin zülalların mövcudluğu hesabına  $H^+/e^-$  nisbəti 2-dən fərqlənir.

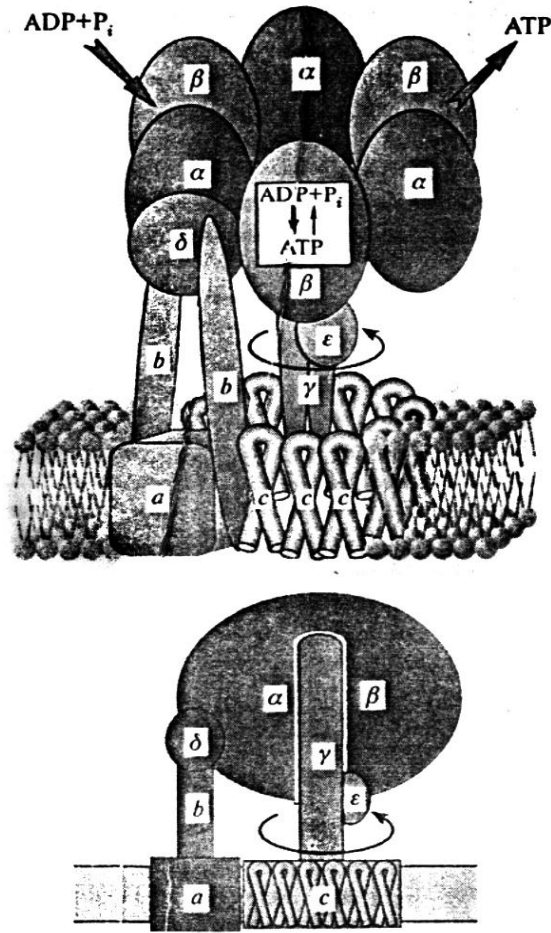
İşıqlanmanın ilk anlarında tilakoid membranlarında elektrik sahəsinin yaranması FS I və FS II komplekslərində elektronların daşınması hesabına olur. Bunun ardınca tilakoid membranının polyarlığının artması  $H^+$ -in plastoxinonla daşınması nəticəsində baş verir. Sonrakı mərhələdə elektrik sahəsinin təsiri ilə membranı yaxşı nüfuz etmə qabiliyyətinə malik ionların elektrogen daşınması baş verir. Bu daşınma membranda mövcud olan  $\Delta\varphi$  potensial fərqi konsentrasiya qradienti ilə kompensasiyasına gətirir. Xloroplastlarda belə nüfuz etmə qabiliyyətinə malik ionlar  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$  və  $Cl^-$ -dur.

Burada həmçinin, proton-kation antiportu və ya proton-anion simportu da mövcud ola bilər. Əgər ionların simport və ya antiport sürətləri END-i ilə daşınan protonların daşınma sürətlərinə bərabədirsə, protonların kimyəvi potensialı membranın hər iki tərəfində başlanğıc qiymətdə qalacaqdır. Bu halda elektron nəqli hesabına generasiya olunan  $\Delta pH$  qiyməti minimal, lakin  $\Delta\mu_{H^+}$ -in elektrik komponenti maksimal olur. Əksinə, sahənin qüvvə xətlərinin istiqamətində ionların elektrogen daşınması  $\Delta pH$  -ı artıraraq membran potensialını azaldır. Beləliklə,  $\Delta\mu_{H^+}$  həmin proseslərin nəticəsində «0»-a da çevrilə bilər. Qeyd olunanlara əsasən asanlıqla görmək olar ki, generasiya olunan elektrokimyəvi potensial qradienti təsvir olunmuş proseslərin hamısının sürətindən asılıdır. Burada məsələnin vacib tərəfi  $\Delta\mu_{H^+}$ -in ATP molekulunun sintezi üçün sərf olunma mexanizmidir.

### 4.43. $H^+$ -ATP-sintaza kompleksi

Bu kompleks yuxarıda qeyd olunduğu kimi mitoxondri, xloroplast və xromotofor membranlarının hamısında fəaliyyət göstərir. Kompleks həm ATP-aza, həm də ATP-sintaza rejimində fəaliyyət göstərə bilər. ATP-aza rejimində kompleks ATP molekulunun hidrolizi enerjisinin hesabına membranda  $H^+$ -ionlarının fəal daşınması baş verir. Bu proses  $H^+$ -elektrokimyəvi potensial qradienti generasiya edir. ATP-sintaza rejimində kompleks tərəfindən  $\Delta\mu_{H^+}$

hesabına ADP və P-qrupundan ATP molekulunun sintezi həyata keçirilir (şəkil 4.43.1).  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksi əsasən iki komponentdən ibarətdir. Bunlar membran komponenti- $F_0$  və suda həll olan  $F_1$  komponentlərdir. Bu baxımdan  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksini  $F_0F_1$ -ATP-sintaza kimi də işarə etmək olar. Qərarlaşdırılmışdır ki, kompleksin membran komponenti  $F_0$   $H^+$ -kanalından ibarətdir. Protonlar fermentin aktiv mərkəzinə bu kanal vasitəsi ilə daxil olurlar. Kanalın proton keçiriciliyi antibiotik oliqomitsin və ditsikloheksilkarbodiimid (DSKD) tərəfindən ingibirləşir. Protonların kanalda daşınmasında əsas rolu DSKD əlaqələndirici proteolipid oynayır.



Şəkil 4.43.1.  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin fəza quruluşu (A) və şaquli müstəvidə proyeksiyası (B) şəklində izahı mətindədir.

Güman olunur ki, b ATP-sintaza inhibitoru u proteolipid membranı nüfuz edərək polyar hissəsi ilə membranın xarici hissəsinə yönəlmişdir. Bu polyar hissə məhz kanalın girişidir. Protonların kanalda hərəkətinin ən ehtimal olunma variantı

kanal boşluğunda aminturşuların proton donoru və proton akseptoru olan qrupların arasında estafet ötürülməsidir. Qəbul etsək ki, protonların hidrogen rabitəsi boyunca və ya qruplar arasında sıçrayışlarla hərəkəti zamanı bir addımı 0,2-0,3 nm təşkil edir, onda o qalınlığı 4-5 nm olan membranı keçərkən 15-20 aminturşu qruplarında sıçrayış üçün təkan almalıdır.

.  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin ayrı-ayrı subvahidlərinin funksiyalarının aydınlaşdırılması üçün müxtəlif tədqiqat üsullarından istifadə edilmişdir. Məsələn, immunokimyəvi üsulla kompleksin digər subvahidlərdən təcrid olunmuş  $F_1$  komponenti alınmışdır. Ayırd edilmişdir ki,  $F_1$ -in katalitik funksiyalarını onun  $\alpha$  və  $\beta$  subvahidləri yerinə yetirirlər. Nukleotidlər müxtəlif nöqtələrdə müxtəlif hərissliklə bu subvahidlərlə əlaqələnilir.  $\alpha$ -subvahidi qeyri-katalitik, lakin ATP molekulunu böyük hərissliklə birləşdirən mərkəzə malikdir. Şübhəsiz ki,  $Mg^{2+}$ -ATP-dən ibarət olan ATP-sintaza reaksiyasının aktiv mərkəzi  $\beta$ -subvahidinə məxsusdur. Qeyd etmək vacibdir ki, həm  $Mg^{2+}$ , həm də ATP ayrılıqda  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin konkurent inhibitorlarıdır. ATP-sintaza aktivliyinin saxlanması üçün vacib olmayan minor  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\epsilon$  subvahidləri  $H^+$ -ionlarının membrandan  $H^+$ -ATP-sintaza vasitəsi ilə sızmasına,  $H^+$ -ATP-sintaza fəallığının tənzimlənməsinə və fermentin membrana «bərkidilməsinə» xidmət edir (şəkil 4.43.1).  $H^+$ -ATP-sintazanın fəaliyyəti fermentin IV quruluşunu «tərpədən» kooperativ konformasiya dəyişiklikləri ilə müşayiət olunur. Bu proseslərin gedişi enerji daxil olmasını tələb edir. Məsələn, xloroplastlarda ATP-sintaza funksional fəallıq nöqtəyi-nəzərdən latent (gizli) halda olduqda funksional fəal hala keçmək üçün  $Mg^{2+}$  ionlarının iştirakı ilə onun IV quruluşunu dəyişən işıqlanma mövcud olmalıdır. Bu cür fəallaşma həmçinin, membranda protonların elektrokimyəvi potensial qradienti və ya elektrik sahəsinin iştirakı ilə də baş verə bilər.

#### 4.44. Energetik əlaqələnmə mexanizmi

Hemiosmotik hipotezə görə END-də generasiya olunmuş  $\Delta\mu_{H^+}$  ATP molekulunun sintezi ilə nəticələnir. Bu proses proton kanalından daşınan  $H^+$ -selinin  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin enerjisinə çevrilməsi hesabına baş verir.

ADP və P fosfat qrupundan elektron daşıyıcıları olmadan membran vezikullarında ATP sintez oluna bilər. Bunun üçün müəyyən üsulla ATP-sintaza fermenti məskunlaşmış membranda  $H^+$ -in elektrokimyəvi potensiallar



qradiyentinin olması lazımdır. Bu cür sintez prosesini divarlarına həm ATP-sintaza, həm də işığın təsiri ilə  $H^+$  daşıyan bakteriorodopsin qoşulmuş liposomlarda müşahidə etmək mümkün olmuşdur.

$\Delta\mu_{H^+}$  -qradiyentini turşu-qələvi balansını tənzimləməklə yaratmaq olar. Lakin önəmli məsələ elektron daşınması zamanı  $\Delta\mu_{H^+}$  -ın  $H^+$ -ATP-sintaza ilə qarşılıqlı təsirinin mexanizminin dərk olunmasından ibarətdir.

Enerji transformasiyasının hemiosmatik prinsipi ATP sintezinin molekulyar mexanizmini izah etmir. Bu nəzəriyyənin ilkin fərziyyələrində ATP sintezi yüksək enerjili birləşmənin parçalanmasından sonra baş verir. Lakin bu yüksək enerjili birləşmə indiyədək aşkar edilməyib. Digər tərəfdən, hemiosmotik nəzəriyyəyə görə  $\Delta\mu_{H^+}$  -in rolu yalnız kimyəvi reaksiyalar sistemində tarazlığı passiv şəkildə sürüşdürməkdən ibarətdir. Burada protonların  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin aktiv mərkəzi ilə qarşılıqlı təsir mexanizmi də aydın deyildir. Hemiosmotik fərziyyəyə görə ATP sintezi fermentin aktiv mərkəzinin elektrik sahəsində yüksək sürət qazanmış protonlarla doldurulmasının hesabına baş verir. Başqa sözlə,  $\Delta\mu_{H^+}$  -in protonların kinetik enerjisinə çevrilməsi nəticəsində meydana çıxan «qaynar» protonların enerjiləri hesabına ATP sintezi baş verir. Lakin bu prosesin zaman göstəriciləri mövcud nəzəriyyələrlə uzlaşmır. Ona görə də  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksində ATP sintezi prosesinə daha ümumi şəkildə elektron-konformasiya qarşılıqlı təsiri nöqtəyi- nəzərdən baxmaq lazımdır. Bu nöqtəyi- nəzərdən kataliz aktı ferment və substratın konformasiya dəyişikliklərinin nəticəsində fəal konfiqurasiyalarının meydana çıxmasından sonra baş verir. Konformasiyaların dəyişməsi reaksiya məhsulunun kompleksdən qopması zamanı baş verir. Məhz bu təsəvvürlərə əsaslanaraq Con Boyer göstərmişdir ki,  $H^+$ -ATP-sintazanın fəal mərkəzində ATP-in əmələ gəlməsi hətta enerjisizləşdirilmiş ( $\Delta\mu_{H^+} = 0$ ) membranda da baş verə bilər. Lakin ATP-in bol sintezi mövcud olmur. Radioaktiv izotop tətbiqi ilə aydınlaşdırılmışdır ki, membranın enerjiləşdirilməsi prosesin sürətini  $10^3$  dəfə artırır. Prosesin sürətinin artımına səbəb isə  $\Delta\mu_{H^+}$  -in ATP sintezinə deyil, əsasən, sintez olunmuş ATP molekulunun fermentin aktiv mərkəzindən azad olmasına təsiridir. Protonların membrandakı elektrokimyəvi potensial qradiyentinin müəyyən hissəsi isə fermentin ADP-i və fosfat qrupunu özünə birləşdirməsinə sərf olunur.



ATP sintezinin təklif olunmuş sxemlərindən birində fermentin iki aktiv mərkəzinin olduğu göstərilir. Bu mərkəzlər açıq və ya qapalı halda ola bilərlər. Fermentin bir aktiv mərkəzdə özünə ADP və P qrupunu birləşdirməsi, digər mərkəzdə kompleksdən ATP molekulunun azad olması ilə nəticələnir. Eyni qayda ilə ATP-in hidrolizi reaksiyasında aktiv mərkəzlərdən birinə ATP-in birləşməsi, digər aktiv mərkəzdə nukleotidin hidrolizi, yəni ADP və P-qrupuna dissosiasiyası ilə nəticələnir.  $\Delta\mu_{H^+}$  -in  $\Delta pH$  komponentinin rolu müəyyən qrupların protonlaşdırılmasından,  $\Delta\varphi$  komponentinin rolu isə polyar qrupların elektrik sahəsinin təsiri ilə oriyentasiyasının dəyişməsindən ibarətdir. Bu halda zülal kompleksinin ayrı-ayrı qruplarının hərəkət xarakteri dəyişir. Bu isə həm ferment-substrat kompleksinin formalaşmasında, reaksiya məhsulunun aktiv mərkəzdən qopmasında, yəni konformasiya reaksiyası prosesində öz əksini tapır.

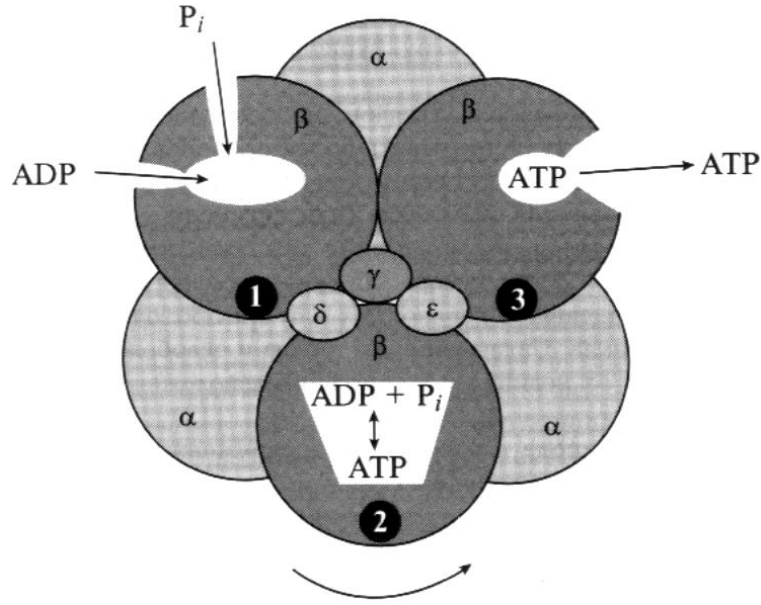
Beləliklə ATP sintezinin hərəkətverici qüvvəsi  $\Delta pH$ , müsbət yüklənmiş ATP kompleksinin hərəkətverici qüvvəsi isə  $\Delta\varphi$ -dən ibarət olduğu hesab olunur.

#### **4.45. $H^+$ -ATP sintaza kompleksinin aktiv mərkəzində ATP sintezinin sxemi**

Bu paragrafda ən müasir sayılan Boyer, Volker və Skounun nöqtəyi-nəzərini şərh edəcəyik. Bu müəlliflərin fikrincə  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin əlaqələndirici faktoru  $F_1$  mürəkkəb quruluşa malik olmaqla polifunksional zülaldır. Bu zülal kompleksi molyar kütləsi 30000-60000 dalton olan üç tip əsas subvahiddən ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ), molyar kütlələri 11000-20000 dalton olan 2 tip subvahiddən ( $\delta$ ,  $\epsilon$ ) ibarətdir. Kompleksin stexiometriyası  $\alpha_3 \beta_3 \gamma \delta \epsilon$  kimidir. Beləliklə,  $F_1$ -faktorunda subvahidlərin sayı 9 alınır (şəkil 4.43.1). Qeyd etmək lazımdır ki, müxtəlif obyektlərdən alınmış  $H^+$ -ATP-sintaza komplekslərində subvahidlərin sayı 6-14 arasındadır. Kompleksin subvahidlərə parçalanması onun katalitik fəallığının itməsinə gətirir.

$H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin  $F_1$  faktoru göbələkvari formaya malik olaraq 8 nm hündürlüyə, 10 nm enə malikdir. Kompleksin  $F_0$  hissəsi molekulyar kütlələri 6500 və 30000 dalton olan 3 tip (a, b, c) polipeptiddən ibarətdir. Qeyd olunduğu kimi bu hissə proton kanalından ibarətdir və kompleksin membrana «bərkidilməsini» təmin edir. Kompleksdə hər  $\alpha$   $\beta$  subvahidləri cütünə bir a və iki b polipeptidi və c tipin 9 ədədi düşür.  $\alpha$  və  $\beta$  subvahidləri homoloji olmaqla,  $\gamma$

subvahidinin ətrafında növbələşərək



**Şəkil 4.45.1.  $H^+$ -ATPsintaza kompleksinin katalitik mərkəzində funksional subvahidlərin qarşılıqlı vəziyyətlərinin dəyişməsinin sxematik təsviri.**

bütöv arxitektura ansamblı təşkil edirlər (şəkil 4.45.1).  $\beta$  subvahidlərinin hər biri  $F_1$ -in ətrafında  $120^\circ$  bucağı əhatə edir. Sübuta yetirilmişdir ki, bu subvahidlərin hər biri bir katalitik mərkəzə malikdir (şəkil 4.45.1).  $\gamma$  subvahidi  $F_1$  və  $F_0$  faktorlarını bir-birlərinə bağlayır. Burada a və b minor subvahidlər də həmçinin, kompleksin membranın lipid fazası ilə möhkəm bağlanmasını təmin edir.

Təcrübələrlə müəyyən edilmişdir ki,  $F_1$   $\gamma$  subvahidindən keçən ox ətrafında fırlana bilir. Həmin ox ətrafında  $120^\circ$  fırlanma  $\alpha$  və  $\beta$  subvahidlərinin özlərindən birinin digərinin yerini tutması ilə nəticələnir (şəkil 4.45.1). Lakin həmin ox ətrafında  $60^\circ$  dönmə a və b subvahidlərinin bir-birinin yerinin tutması ilə nəticələnir. Bu cür fırlanmaların mövcud olması Yaponiya alimləri tərəfindən flüoresent mikroskopu vasitəsi ilə sübuta yetirilmişdir. Fermentin həmin hərəkəti ATP-in hidrolizi zamanı müşahidə olunmuş və mühitdə ATP olmadıqda dayanmışdır. Fermentin bu hərəkətinin hərəkətverici qüvvəsi zülaldakı aminturşu qalıqlarının protonlaşma və deprotonlaşmasının nəticəsidir. Bunun nəticəsində zülalın fırlanmasına gətirən elektrostatik qarşılıqlı təsir meydana çıxır. Beləliklə,  $H^+$ -ATP-sintaza kompleksinin funksional fəallığı onun subvahidlərinin bir-birinə nisbətən fəzada vəziyyətlərinin dəyişməsi ilə nəticələnir. Hər dönmə  $\beta$  subvahidlərinin yeni əhatəyə düşməsi ilə nəticələnir. Bu, komponentlərin

konformasiya hallarını dəyişdirir.

$\beta$  subvahidinin 1 halında (şəkil 4.45.1) subvahidin katalitik mərkəzi açıqdır və bu zaman o özünə ADP və P qrupunu birləşdirir. Molekulun fırlanması  $\beta$  subvahidini 2 konformasiya halına gətirir (şəkil 4.45.1). ATP sintezi subvahidin həmin konformasiya halında baş verir. Belə ki, ADP və P katalitik mərkəzdə möhkəm fiksə olunur və həmin vəziyyətdə onların arasında kovalent rabitə bərqərar olur.

Beləliklə, ADP və P qrupu bir-birinə «tikilmiş» olur. Göründüyü kimi, bu mərhələ xüsusi enerji sərfi tələb etmir.

Sonrakı 3 halında enerji sərfi ilə ATP molekulunun zülal kompleksindən qopması baş verir. Zülal kompleksindən qopmuş ATP molekulu mühitə atılmış olur. Zülalın ATP-dən azad olmuş yerinə yeni ADP və P qrupları birləşirlər. Bundan sonra fermentin işinin yeni tsikli başlayır və hər tsikl mühitə yeni ATP molekulunun atılması ilə nəticələnir.

$F_0$  faktoruna proton selinin dayandırılması ilə nəticələnən dayanmalara malik fırlanan subvahidlər kollektivi kimi baxmaq olar. Müəyyən mühakimələrə əsasən protonların kanalda müvəqqəti əlaqələnməsi hər subvahiddə Asp-61 qalığı ilə mümkündür. Kompleks daxilində  $\gamma$  subvahidlərinin hər bir dönməsi kompleksin katalitik mərkəzinin ATP molekulu və ya ADP və P qrupu tərəfindən tutulmasına müvafiq baş verir. Bu konformasiya dəyişiklikləri tsikllərinin hər 3-cü mərhələsində 3-4 protonun daşınması baş verir. ATP və ADP-in hidrolizi, komplekslə əlaqələnməsi və ondan azad olması fermentin aktiv mərkəzində elektrik yüklərinin kəmiyyəti və qarşılıqlı vəziyyəti ilə müəyyən olunur.

Hələlik  $H^+$ -ATP-aza kompleksində molekul daxili fırlanmaları törədən yüklü molekulyar qrupların təbiəti məlum deyildir. Ümumilikdə  $H^+$ -ATP-sintəzinin fəallığı onun molekulyar təşkilinin yenidən qurulması ilə nəticələnən konformasiya qarşılıqlı təsirləridir.  $\Delta\mu_{H^+}$  aktiv mərkəzdə komponentlərin elektron hallarını dəyişdirir. Bunun nəticəsində konformasiya relaksasiyası baş verir. Substratın kompleksə birləşməsi və reaksiya məhsullarının kompleksdən ayrılması məhz bu konformasiya relaksasiyalarının nəticəsidir.

## FƏSİL 5. KVANT BIOFİZİKASI

### 5.1. Fotobioloji proseslərin fiziki-kimyəvi əsasları

Kvant biofizikası bioloji mühüm molekullarda (əsasən, makromolekullarda) elektron "strukturunu", bu molekullarda elektron keçidlərini və molekulların həyəcanlanma hallarının enerjisinin onların məhsullarının enerjisinə çevrilmə yollarını öyrənir.

Fotobioloji proseslərin biofizikası müxtəlif dərəcə mürəkkəblə təşkil olunmuş bioloji sistemlərə optik şüalanmanın təsir ilə baş verən proseslərin mexanizmini və qanunauyğunluğunu öyrənir. Optik şüalanma dedikdə ultrabənövşəyi, görünən və infraqırmızı şüalanma başa düşülür.

Kvant biofizikasında biomolekulların elektronlarının enerji səviyyələrin yerləşməsinə, onların donor-akseptor xüsusiyyətlərinə, maddənin işığı udarkən və ya şüalandırarkən elektron keçidlərinə, sərbəst radikalların xassələrinə və sərbəst radikallı proseslərin mexanizminə, biokimyəvi reaksiyaların gedişində ayrılan enerjinin elektron-həyəcanlanmış halın enerjisinə çevrilmə prosesləri ilə səciyyələnən xemilüminessensiyanın mexanizminə baxılır.

Bu məsələlərin bir çoxuna fotobioloji proseslərin biofizikasında da baxılır. Lakin, fotobioloji proseslərin əsas tədqiqat məsələsi elektron-həyəcanlanmış molekulun kimyəvi çevrilməsini araşdırmaq, ilkin labil və sonrakı stabil fotoməhsulların təbiətinin və onların reaksiya qabiliyyətinin müəyyənləşdirilməsidir. Başqa sözlə desək, fotobioloji proseslərin biofizikası işığın biosistemlərə təsirinin (sözün geniş mənasında) fiziki-kimyəvi əsaslarının öyrənilməsi ilə bağlı olan məsələlərə baxır. Müzakirə olunan məsələlərin həlli, xüsusən biologiya və tibb üçün kifayət dərəcədə nəzəri və praktik əhəmiyyət kəsb edir. Məsələn, ultrabənövşəyi şüalanmanın və görünən işığın canlı orqanizmə təsirinin, xüsusən onun təsirinin ilkin mərhələləri üzrə biliklər – foto- və fotoxemoterapiyanın nəzəri və praktik əsasıdır. Bu biliklər həm də orqanizmin normal həyat fəaliyyətinin tənzimlənməsi üçün, həmçinin bir çox patoloji proseslərin müalicəsi zamanı sərbəst radikal mexanizmi ilə baş verən reaksiyaların tənzimlənməsində optik şüalanmadan istifadə zamanı zəruridir.

Fotobioloji tədqiqatlar biosistemlərdə elektron-konformasiya qarşılıqlı təsirinin mexanizminin açılmasında əsas olmuşdur.

Fotobioloji proseslər çox müxtəlifdir: fotosintez, görmə, fotoreseptor reaksiyalar, optik şüalanmanın destruktiv-modifikasiyaedici təsiri və s. Bütün fotobioloji proseslərdə işıq enerjisi ilə fotokimyəvi reaksiyalar törədir: işıq enerjisi biomolekulların kimyəvi çevrilməsində fəal səddləri aşmaq üçün zəruridir.

Ayrıca götürülmüş fotobioloji proses müxtəlif mərhələlərin mürəkkəb ardıcılığından ibarətdir: biomolekulun xromofor qrupu ilə fotonun enerjisinin udulması və sistemin elektron həyəcanlanması halının yaranması → elektron həyəcanlanmasının enerji miqyası → ilkin fotofiziki akt və ilkin fotoməhsulların əmələ gəlməsi → özündə yük daşınmasını birləşdirən aralıq mərhələlər → stabil kimyəvi məhsulların yaranması → fizioloji-biokimyəvi proseslər → son fotobioloji effekt. Deməli, fotobioloji reaksiyalar ilkin mərhələdə təmiz fiziki, sonda isə sırf bioloji xarakter daşıyır. Fotobioloji proseslərin sonuncu mərhələləri fiziologiya və biokimyaya aid edilir, buna görə biz öz diqqətimizi bütün fotobioloji reaksiyalarda ümumilik baxımından fotobioloji proseslərin ilkin və başlanğıc mərhələlərinə yönəldəcəyik.

### **5.2. Işıq kvantlarının bioloji mühüm birləşmələrlə qarşılıqlı təsiri**

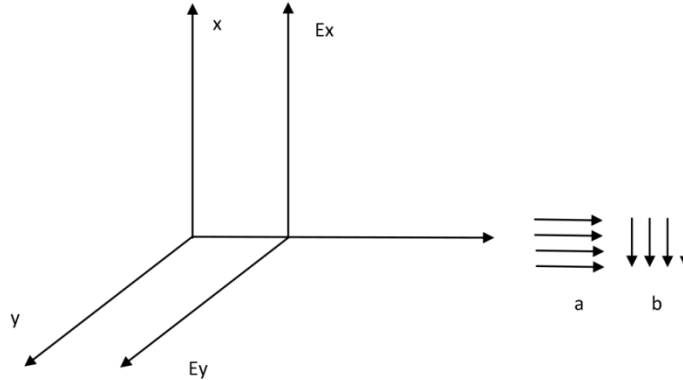
Verilmiş məhlulun və ya maddənin düşən işıq enerjisini udması üçün bəzi şərtlərin mövcudluğu zəruridir.

1. Enerji şəraitinə əməl edilməsi. Udulan şüalanmanın tezliyi Bor düsturuna uyğun olmalıdır:  $\nu = (E_2 - E_1)/h$ , burada  $h$  – Plank sabitidir, və  $6,6256 \cdot 10^{-34}$  Csan-dir;  $E_1$ - molekulin əsas halının;  $E_2$  – onun həyəcanlanmış halının enerjisidir. Bu tənliyin mənası ondan ibarətdir ki, kvantın (fotonun) enerjisi hissə-hissə deyil, bütünlüklə udulur. Uyğun olaraq  $E_2 - E_1 = h\nu = hc/\lambda$ , belə ki,  $\nu = c/\lambda$  ( $c$  – işığın vakuumdə yayılma sürəti,  $\lambda$  - işığın vakuumdə dalğa uzunluğudur).  $hc/\lambda$  kəmiyyəti bir molekul tərəfindən udulan  $\lambda$  - dalğa uzunluqlu işıq kvantının enerjisidir. Onu Avaqadro ədədinə ( $6,022 \cdot 10^{23}$ ) vuraraq 1mol maddə tərəfindən udulan, Eynşteyn adlanan enerjinin miqdarını alarıq.

2. Düşən işıq selində ossilyatorlarla və ya molekulun rotatorları ilə qarşılıqlı əlaqədə olma imkanına malik fotonların olması. Rotator –molekulun müəyyən ox ətrafında fırlanması ilə bağlı olan komponenti, ossilyator isə - maddənin molekulunun və ya qrupun rəqsi ilə bağlı olan komponentidir. Işıq kvantlarının molekulla qarşılıqlı təsirinin ən mühüm tipi onun molekulun elektrik sahəsinin  $E$  və  $P$  dipol momentləri ilə qarşılıqlı təsiridir.

Ossilyatorun (xromofor qrupları  $>C=C<$ ,  $>C=O$ ,  $>C=S$ ,  $-OH$ ,  $-SO_3H$ ,  $-NH_2$ ,  $-COOH$ ,  $-NH$  olan) enerji udması üçün, düşən işığın elektrik sahəsi onun dipol momentinə paralel toplanana malik olmalıdır. Rotator üçün anoloji şərt ondan ibarətdir ki, düşən işığın elektrik vektorunun molekulun fırlanma oxuna perpendikulyar toplananı olmalıdır.

Aşağıda düşən işıq dalğasının elektrik sahəsinin ( $E_x$  və  $E_y$ ) rotatorun və ossilyatorun dipol momentləri ilə mümkün ola bilən qarşılıqlı təsir halları göstərilmişdir (şəkil 5.2.1.).

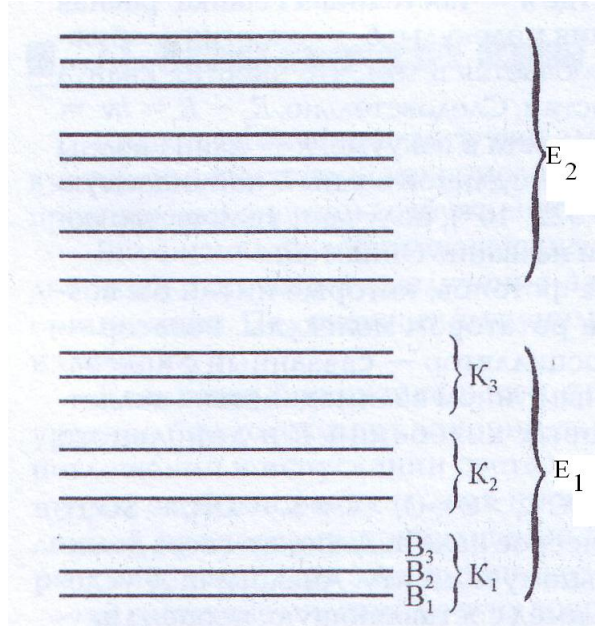


**Şəkil 5.2.1. Düşən işıq dalğasının elektrik sahəsinin ( $E_x$  və  $E_y$ ) rotatorun və ossilyatorun dipol momentləri ilə qarşılıqlı təsiri. Işıq  $Z$  istiqamətində yayılır; a- dipollar işığın yayılma istiqamətində yönəlib, b – dipollar işığın yayılma istiqamətinə perpendikulyar yönəlib. Fırlanma ilə qarşılıqlı təsirdə olan komponentlər: a halında -  $E_x$  və  $E_y$ , b halında -  $E_x$ , rəqs ilə  $E_y$ .**

3. Seçmə qaydasının nəzərə alınma zərurəti. Baxılan şərtlərdən başqa kvantın udulma ehtimalı keçidin seçimliliyindən asılıdır: seçmə qaydası ilə bütün keçidlər yol verilən deyil. Ən ehtimallı (intensivlikli) yalnız onlardır ki, eyni multipletlik halları, yəni sinqlet-sinqlet və ya triplet-triplet keçidlər arasında baş verir. Atomların fotonun enerjisini udması təmiz elektron keçidlərində əks olunan spektrdə ayrı-ayrı xəttləri xarakterizə edilir. Molekulda hər bir elektron müəyyən bir orbitdə ( $\sigma, \pi, n$  – orbitlər) yerləşir və müəyyən bir enerjiyə malikdir. Buna görə molekulda elektron enerji səviyyələri sistemi



mövcuddür. Molekulda elektron səviyyələri rəqsi əltsəviyyələrlə təmsil olunurlar, hər bir rəqsi əltsəviyyə isə - fırlanma çoxluğu ilə təmsil olunur (şəkil 5.2.2).



**Şəkil 5.2.2. Molekulun enerji səviyyələri sxemi. Xəttlər molekulun enerji səviyyələrini göstərir; xəttlər arası məsafə molekulun enerjisinin diskret qiymətinə uyğun gəlir.  $E_1$  – molekulun rəqsi və fırlanmasna uyğun gələn əltsəviyyələrə parçalanan bir elektron səviyyəsini bildirən xəttlər toplusudur,  $E_2$  - digər elektron səviyyələr;  $K_1, K_2, K_3$  – molekulun fırlanan hissələrinə müvafiq əltsəviyyələrə parçalanan rəqsi əltsəviyyələrdir,  $B_1, B_2, B_3$  – fırlanan əltsəviyyələrdir.**

Molekulun tam enerjisi :  $E_{\text{üm}} = E_{\text{el}} + E_{\text{rəqs}} + E_{\text{fir}}$ . Sadəlik üçün fırlanma keçidlərinə müvafiq enerji kiçik olduğundan onun  $E_{\text{üm}}$ -də payını nəzərə almamaq olar.

Molekulun hər bir enerji növünün  $E_{\text{el}}$ ,  $E_{\text{rəqs}}$  və  $E_{\text{fir}}$  tezlikləri, uyğun olaraq təxminən  $10^{15}$ ,  $10^{13}$  və  $10^{10} \text{ san}^{-1}$  –dir. Molekulun işıq kvantını udması ilə elektron əsas elektron-rəqsi (aşağı) səviyyədən həyəcanlanmış elektron-rəqsi səviyyəyə keçir. Həyəcanlanma halında elektron əsas halın sıfır rəqsi əltsəviyyəsindən həyəcanlanmış halın müxtəlif rəqsi əltsəviyyələrinə keçirsə onda molekulun udma spektri atomda olduğu kimi tək xəttlərlə deyil, bütöv zolaqla təsvir olunur.  $E_{\text{el}}$ ,  $E_{\text{rəqs}}$  və  $E_{\text{fir}}$ -in tezliklərinin dəyişmələrinin tutuşdurulmasından belə məlum olunur ki, elektron keçidi zamanı rəqsi hərəkətdə olan nüvənin vəziyyəti dəyişmir. Frank-Kondon prinsipindən belə aydın olur ki, molekulun elektronunun rəqs enerjisinin o əltsəviyyələri arasında keçidi mümkün olur ki, onların nüvə konfigurasiyası eyni olur.



M maddəsinin molekulu işığı udarkən həyəcanlanması aşağıdakı kimi təsvir olunur:  $M+h\nu \rightarrow M^*$ , burada  $M^*$  - molekulun həyəcanlanmış halı. İşığın tədqiq olunan maddədən keçəndən sonra udulması, intensivliyinin azalması ilə qeyd edilir. Şüalanma qəbuledicisinin köməyi ilə müəyyən etmək olar ki, nümunədən keçdikdən sonra işığın intensivliyi neçə dəfə azalır.

Spektrofotometrle ölçülən şüaburaxma (ışıqburaxma) adlanan  $T=I/I_0$  kəmiyyəti işığın intensivliyindən asılı deyil, amma işığın dalğa uzunluğundan asılıdır və verilən nümunənin xarakteristikası kimi qəbul edilə bilər. Keçən və udulan işığın cəmini nisbi vahidlərlə 1 qəbul etsək,  $1-T$  kəmiyyəti işıqudulmasını xarakterizə edir. Lakin, nə işıqburaxma, nə də işıqudma məhlulun konsentrasiyası ilə mütənasib deyil, konsentrasiya və küvetin qalınlığı ilə mürəkkəb asılılıqla (eksponensial) bağlıdır. Buna görə maddənin udma xarakteristikası kimi və onun konsentrasiyasının təyini üçün digər kəmiyyətdən – nümunənin optik sıxlığından ( $D$ ) istifadə olunur.

Sonsuz nazik  $dl$  qalınlıqlı təbəqədə işığın udulması təbəqənin qalınlığı və maddənin konsentrasiyası ilə mütənasibdir:  $-dI=Ikc dl$ . Küvetin sonlu qalınlığı nəzərə alınmaqla bu ifadənin inteqrallanmasından Buqer-Lambert-Ber tənliyi alınır:  $\lg I_0/I=D=-\lg T=\epsilon cl$ , və ya  $\lg I/I_0 = -\epsilon cl$ , burada  $\epsilon$  – molyar ekstinksiya əmsəlidir.

1 mol/l konsentrasiyalı məhlul 1 sm qalınlıqlı küvetdə  $\epsilon$  –na bərabər  $D$  – optik sıxlığa malikdir.

Molyar udma əmsalı ölçmə şəraitindən asılı deyil, və verilmiş maddənin molekulunun bu və ya digər dalğa uzunluqlu işığı udması qabiliyyətini xarakterizə edir.  $\epsilon$  –nin ölçüsü –  $l \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{sm}^{-1}$ .

$$\epsilon = \frac{1}{cl} \lg \frac{I_0}{I} = \frac{D}{cl}$$

1 sm qalınlıqlı küvetdə məhlulun optik sıxlığını ölçərək, molyar ekstinksiya əmsalına görə məhlulun  $c$  konsentrasiyasını təyin etmək olar (mol/l):

$$A=D/\epsilon$$

Əgər küvetin qalınlığı 1 sm-ə bərabər deyilsə:

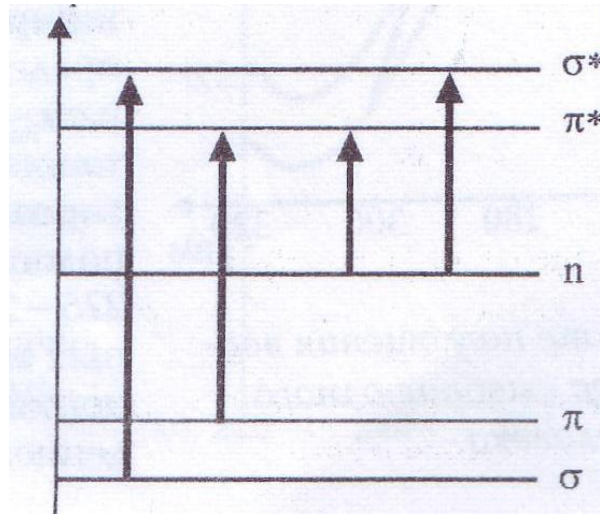
$$c=D/\epsilon l$$

$\epsilon$ -in qiyməti bir çox maddələr üçün təyin olunmuşdur və bir çox məlumat kitablarına daxil edilmişdir.  $\epsilon$  və  $D$  kəmiyyətləri ölçülən işığın dalğa

uzunluğundan asılıdır. Məhlulun optik sıxlığının dalğa uzunluğundan asılılığı əyrisi udma spektri, T-ışığıburaxmanın dalğa uzunluğundan asılılığı əyrisi – şüalanma spektri adlanır.

Udma spektri maddənin özünəməxsus xarakteristikasıdır, ona görə onun molekulunun quruluş xüsusiyyətləri özünü udma spektrində əks etdirir. Udma spektrinin öyrənilməsi və interpretasiyası əsasında maddənin keyfiyyət və miqdarı analizini aparmaq mümkündür.

Aşağıda görünən və ultrabənövşəyi oblastlarda udma spektri ilə səciyyələnən elektron keçidi tipləri verilmişdir, həm də nəzərə alınmışdır ki, molekulyar  $\sigma$  və  $\pi$  orbitalları bağlı və qeyri-bağlı ola bilər.



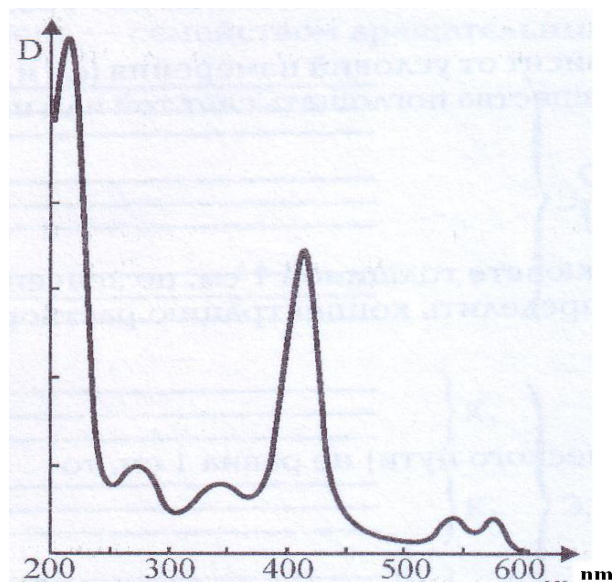
**Şəkil 5.2.3. Işığın görünən və UB-oblastında udma spektri ilə səciyyələnən elektron keçidlərinin sxemi**

Elektron keçidi sxemindən (şəkil 5.2.3) belə çıxır ki, ən çox enerji  $\sigma \rightarrow \sigma^*$  keçiddə olacaqdır. Bu kimi karbohidratlar üçün xarakterikdir və 200 nm-dən kiçik dalğa uzunluğu oblastında udulmaya uyğun gəlir.  $\pi \rightarrow \pi^*$  keçidləri doymamış birləşmə molekulalarında baş verir və işığın görünən və ya UB-oblastında enerji udulması ilə bağlıdır ( $\lambda > 200\text{nm}$ ). Belə birləşmələrin xromofor qrupları həmişə doymamış birləşmələrdən ibarətdir.  $n \rightarrow \sigma^*$  keçidləri qeyri-bağlı elektronlar yerinə yetirir. Bu cür elektronlar molekulda ən zəif qarşılıqlı təsirdədir. Bu tip keçidlər azot, kükürd, oksigen, hallogen kimi heteroatomlardan ibarət molekularda baş verir.

### 5.3. Bəzi biomolekulların spektral xassələri

Funksional cəhətdən mühüm olan bioloji birləşmələr olan zülallar, nuklein turşuları, lipidlər, xlorofillər, rodopsin, aromatik amin turşuları udma spektrinə baxaq. Biomolekulların struktur-funksional xassələrinin dərin təhlilini aparmaq üçün onların udma zolağının etibarlı şəkildə yerləşmə diapazonunu bilmək lazımdır. Bütün porfirin tərkibli birləşmələr ikiqat rabitəyə malikdir və spektrin həm görünən, həm də yaxın UB –oblastında güclü udma zolağı ilə səciyyələnən xromofor rolunu oynayır. İkiqat əlaqənin  $\pi$ -elektronları porfirin həlqəsinin ümumi əhatəsinə qoşulmuşdur. Əlaqəli sistemə iki pirrol həlqəsinin ikiqat rabitəsi daxil deyil və onlar “yarımizolə olunmuş” adlanırlar.

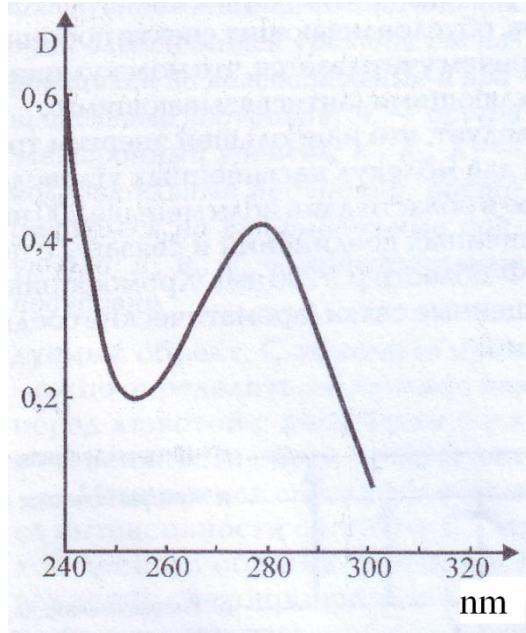
Hemoqlobinin oksigenləşmiş forması üçün xarakterik olan – ikikomponentli daşıma zülalı – spektrin görünən oblastında udma zolağında  $\lambda_{\max}$  412, 542 və 576 nm maksimumlara malikdir (şəkil 4). Birinci zolaq Sore zolağı adlanır. Udma zolaqları həmə aiddir. Hesab olunur ki, Sore zolağı ayrıca bir elektron keçidinə aiddir. Oksihemoqlobunun udma spektri həmçinin 342 nm zolağı ilə xarakterizə olunur ki, o da dəmir-porfirinin xüsusiyyəti ilə səciyyələnir. 275 nm udma zolağı hemoqlobin molekulunun zülal hissəsinin aromatik amin turşularının  $\pi$ -elektronlarının kvant enerjisini udması ilə əlaqəlidir.



**Şəkil 5.3.1. UB və görünən oblastda siçovulların oksihemoqlobinin sulu məhlulunun udma spektri**

Birkomponentli rənglənməmiş zülallar (zərdab və yumurta albuminləri, qamma-qlobulin, pepsin, tripsin, ribonukleaza, lizosim, aldoloza və b.)

ikikomponentli rənglənmiş (hemoqlobin, mioqlobin, katalaza, perroksidaza) zülallardan onunla fərqlənir ki, onlar görünən oblastda kvant enerjisini udmurlar. Onların udulma spektri 180-290 nm dalğa uzunluğu intervalında yerləşir. İki udma zolağı 280 nm və 190 nm xüsusi marağ kəsb edir. 280 nm-lik zolaq triptofan, tirozin və fenilalaninin əlaqəli nüvələrinin işıqudması ilə izah olunur (şəkil 5.3.2).



Şəkil 5.3.2.insanın zərdab albumininin sulu məhlulunun udma spektri

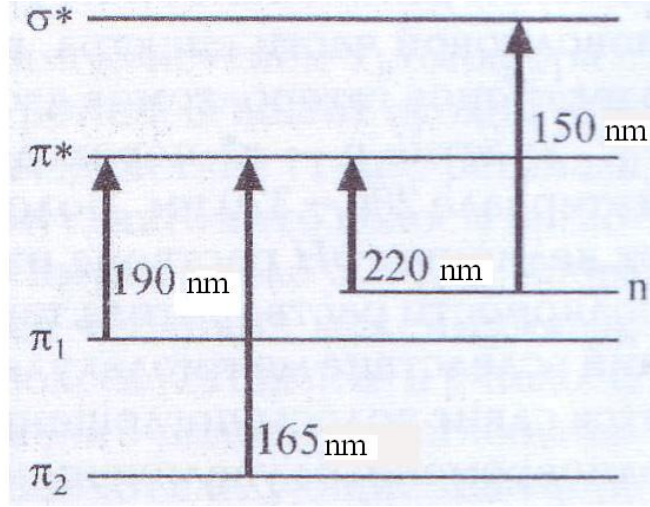
Hər bir verilmiş zülalın 275-280 nm-də udma zolağının intensivliyi onda olan xromofor qrupun sayından asılıdır. Bu udma zolağı zülal molekullarında  $\pi$ -elektronların həyəcanlanması ilə, yəni  $\pi \rightarrow \pi^*$  keçidlə izah olunur.

Ümumi spektrə aromatik aminturşularının qalıqlarından başqa həm də digər xromofor qruplar təsir edir. 240-300 nm oblastında spektr, əsasən triptofan, tirozin və fenilalanin udması ilə təyin olunur. Spektrin 220-255 nm oblastında kükürd tərkibli aminturşular – sistin, sistein, metionin udma zolaqlarına malikdir. Spektrin ən qısdalğalı oblastında (190 nm) zülal molekulunun peptid qrupunun xromoforu işıq udur.

Peptid qrupu zülalın ilkin quruluşunun mühüm elementidir. Polipeptidlərin və zülalların 190 nm-də peptid rabitəsi hesabına udma zolağı  $\pi_1 \rightarrow \pi^*$  elektron keçidi nəticəsində yaranır (şəkil 5.3.3).

$\pi_2$  - səviyyəsi CO-qrupunun orbitinə bağlı,  $\pi^*$  - səviyyəsi isə bağlı olmayan qruplara cavab verir,  $\pi_1$  - səviyyəsi azotun bağlı olmayan orbitinə, n-

səviyyəsi oksigenin bölünməz elektron cütünə uyğundur. Şəkil 6-da olan rəqəmlər bu və digər keçidləri törədən kvantlara məxsus dalğa uzunluğunu göstərir.



Şəkil 5.3.3..Peptid qrupunda elektron keçidlər

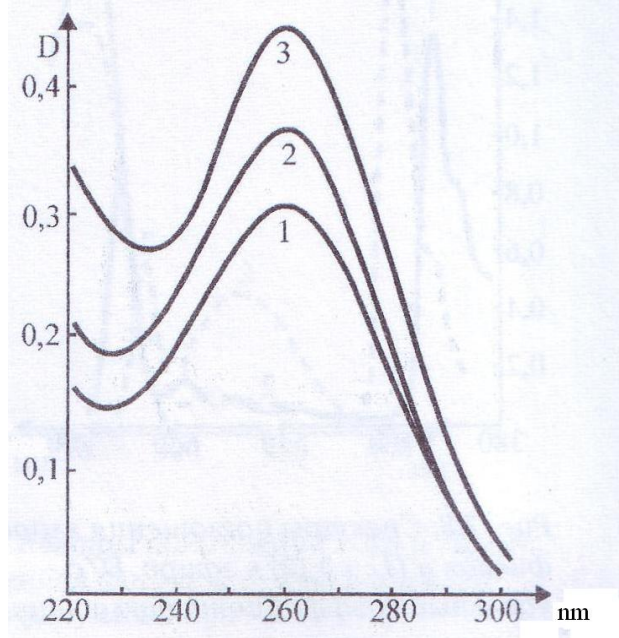
190 nm ətrafında udmanın intensivliyi zülal molekulunun struktur halından (spiral və ya statistik yumaq) asılıdır. Zülalı qızdırmaqla Polinq-Küri spiralını pozduqda 190 nm udma maksimumunun intensivliyi nəzərə çarpacaq dərəcədə artır, lakin zolağın sürüşməsi baş vermir. Əks proses maksimumun intensivliyinin azalması ilə müşayiət olunur. Bu hadisə hipoxrom effekti adlanır və zülal zəncirinin spirallıq dərəcəsinin qiymətləndirilməsi üçün istifadə olunur. Peptid pabitələrinin hipoxrom effektinin öyrənilməsi izolə olunmuş makromolekulun parametrlərini təyin etmək imkanını yaradır. Lakin rentgen-quruluş təhlili metodunun tətbiqi zülal molekulunun kristallaşdırmaqla həyata keçirilir. Bu proses molekulun quruluşunu yüngül formada olsa da dəyişdirir.

Zülalların udma zolağı, xüsusən 280 nm-lik zolaq, aromatik turşuların  $\pi$  elektronlarına qarşı müxtəlif təsirlərə həssasdır. Bu müxtəlif kompleksyanma tipləri, ion və dipol qarşılıqlı təsiri, aromatik nüvələrə birləşmiş funksional qrupların arasında hidrogen və digər rabitələrin yaranmasıdır.

Zülal nümunələrinin spektral xarakteristikasının təhlili normada, onların müxtəlif mikromühit şəraitində, fiziki-kimyəvi agentlərin təsiri zamanı, orqanizmdə patoloji proseslərin inkişafı zamanı zülal molekullarının halı haqqında dəqiq məlumat almaq imkanını yaradır.



Nuklein turşularının tərkibinə daxil olan azot əsaslarının udma spektrindən formalaşan spektr 255-270 nm diapazonda maksimumu olan udma zolağı ilə xarakterizə olunur, hansı ki, biopolimer molekulunun nukleotid tərkibindən asılıdır (şəkil 5.3.4). Nuklein turşularının əsas xromoforları nukleotidlərin purin və pirimidin əsaslarıdır. DNT-in tərkibinə adenin, quanin, sitozin və timin daxildir, RNT-də timinin yerinə urasil vardır. Işıqudulmaya cavabdeh əsas etibari ilə purin və pirimidin həlqələrinin  $\pi$  –elektron sistemidir. Azot əsaslılarının 260 nm-lik udma zolaqları yüksək intensivliklə fərqlənilir. Ümumi udmaya xüsusən spektrin uzundalğalı hissəsində müəyyən bir payı  $n \rightarrow \pi^*$  keçidləri verirlər.



**Şəkil 5.3.4. Nativ ikizəncirli DNT (1), istiliklə denaturasiya olunmuş DNT (2) və monomer nukleotidin (3) udma spektrləri**

$n \rightarrow \pi^*$  keçidlərinin udma spektrində iştirakı 280-320 nm intervalında “çiyin”şəklindədir. Əsasların udma spektrinin vəziyyəti müxtəlif ion formalarının yaranması hesabına məhlulun pH- kəmiyyətindən güclü şəkildə asılıdır. Həllədicinin polyarlığının dəyişməsi də molekullararası qarşılıqlı təsir səbəbindən, əsasən udma spektrinə təsir edir. DNT-in denaturasiyası zamanı onun nümunələrinin udma zolağının spektrin molyar ekstinksiyanın artması ilə müşayiət olunan uzundalğalı hissəsinə sürüşməsi qeyd olunur.

Nuklein turşularının, həmçinin nukleotidlərin udma spektrinin qeyd olunması və təhlili onların molekullarının radiasiya – və fotokimyəvi çevrilməsi, müxtəlif denaturasiya amillərinə nəzərən DNT və RNT –in dayanıqlığı, haqqında, termostabilliyi haqqında faydalı məlumat almağa imkan verir.

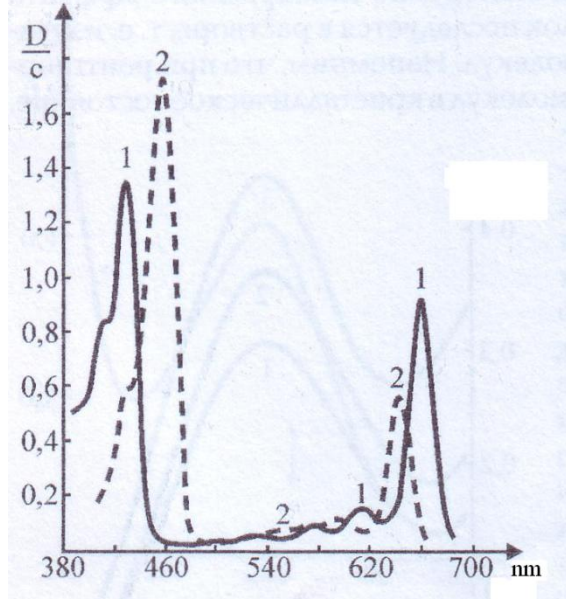
Fotosintez prosesi xüsusi xromoforlarla işıq kvantının udulmasından başlanır. Xromoforlar üç əsas qrupa bölünürlər: xlorofillər, karotinoidlər və fikobilinlər. Fotosintez prosesində ən çox xlorofillər (xlorofill a) mühüm funksional əhəmiyyət daşıyır. Xlorofillərin hamısı görünən işığı (a, b, c, d bakteriovidin, bakterioxlorofil a, bakterioxlorofil b) intensiv olaraq udurlar. Xlorofillərin udma spektrində dörd zolaq müşahidə olunur; onlardan üçü qırmızı-sarı və biri göy oblastda (şəkil 5.3.5). Hüceyrədə və üzvi həlledicilərdə xlorofillərin udma spektrlərinin maksimumları üst-üstə düşümlər. Məsələn, xlorofil üçün üzvi həlledicilərdə 365, 605 və 770 nm-də udma zolağı xarakterikdir və bu maksimumların hamısı nativ hüceyrələrdə qırmızı zolaqlardır (800, 870, 890 nm).

Görmə piqmenti rodopsin – görmə disklərinin membranlarının lipid bitəbəqəsini dəlib keçən molekulları olan mürəkkəb zülaldır. Rodopsin qlikoproteid hissədən – opsin və xromofor qrupundan – retinaldehiddən (retinal) ibarətdir. Sonuncu bir neçə fəza izomerindən, məsələn 9-sisretinal, 11-sis-retinal, tam –trans-retinal və s. ibarət ola bilər. Yalnız 11-sis- retinal strukturca retinalın zülalda birləşmə mərkəzinə uyğun gəlir və onunla möhkəm kompleks əmələ gətirir.

Rodopsinin spektral xassəsi xromoforun opsinlə qarşılıqlı əlaqəsi ilə səciyyələnir. İzolə olunmuş retinalda udma spektrinin maksimumu 370-380 nm-də, opsinin maksimum udulması – 278 nm-də olur. 11-sis- retinalın opsinlə qarşılıqlı təsiri onun udma zolağının 500 nm-lik əsas maksimumunun yaranması ilə yaşıl oblasta batoxrom (uzundalğalı) sürüşmə ilə müşayiət olunur. Beləliklə, rodopsinin udma spektri dörd maksimumla xarakterizə olunur:  $\alpha$ -zolaq (500 nm),  $\beta$ -zolaq (350 nm),  $\gamma$ -zolaq(278 nm) və  $\delta$ -zolaq (231 nm). Rodopsinin spektrində  $\alpha$ - və  $\beta$ -zolaqlar retinalın,  $\gamma$ - və  $\delta$ -zolaqlar opsinin udması ilə səciyyələnir (şəkil 5.3.6). Ekstinksiyanın molyar əmsalı 500 nm-də - 43250, 350 nm-də - 10600 və 278 nm-də - 71300 təşkil edir.

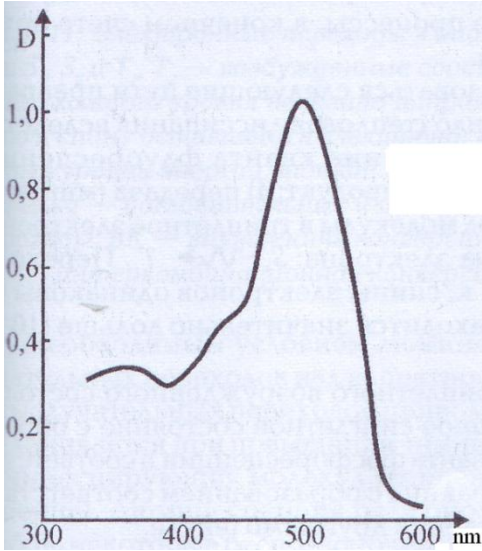


Görünən işıqın enerjisinin udulması nəticəsində rodopsinin rəngsizləşməsi və xromoforun 500 nm udma zolağının maksimumundan qısdalğalı oblasta sürüşməsi baş verir.

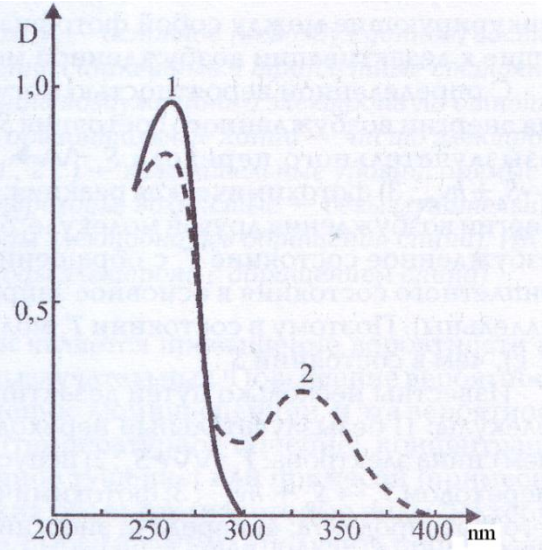


Şəkil 5.3.5. Xlorofillərin efirdə udma spektri a(1)və b (2).  $D/c$  – udulmanın xüsusi əmsəlidir.( $c$ -konsentrasiya,  $q/l$ )

Retinalın trans-formasının yaranması xromoforun və opsinin sterik uyğunluğunu pozur. Bu da öz növbəsində görmə pigmentinin udma spektrində dəyişikliklərlə müşayiət olunan zülal molekulunda konformasiya dəyişməsinə səbəb olur. Rodopsin molekulunun bu cür yenidən qurulması ilk dəfə Q. Uold tərəfindən öyrənilib. Bu tədqiqat üçün O 1966-cı ildə Nobel mükafatı almışdır. Rodopsinin son fotoliz mərhələsində albuminin kovalent rabitəsi qırılır və trans konformasiyalı sərbəst retinal azad olunur.



Şəkil 5.3.6. Retinalın xromoforu hesabına rodopsinin udma spektri (opsinin işıqudma zolağı göstərilməyib)



Şəkil 5.3.7. NAD və NADH-ın udma spektri. 1 – oksidləşmiş forması; 2 – dinukleotid formanın bərpası

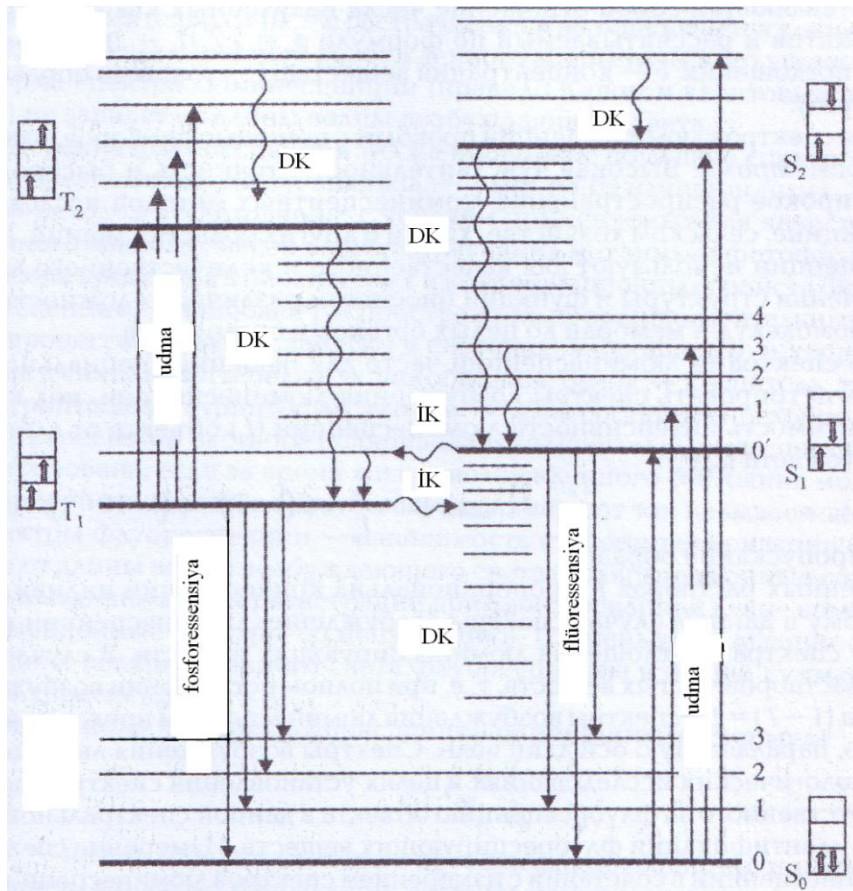
Nikotinamidadenin dinukleotid (NAD) və onun bərpa olunmuş forması (NADH) bioloji sistemlərdə elektron daşınması proseslərində mühüm rol oynayır. NAD spektrin UB-oblastında  $\lambda_{\max}=260$  nm-də udma zolağı ilə, NADH isə  $\lambda_{\max}=260$  nm və  $\lambda_{\max}=340$  nm ilə xarakterizə olunur (şəkil 10). NADH-ın sulu məhlulunun spektral tədqiqi əsasında nümunələrin optik sıxlığının onun temperaturundan asılılıq əyriləri alınmışdır və Vant-Hoff tənliyinin köməyi ilə dinukleotidin açıq formasından yığılmış formaya konformasiya keçidinin entalpiyası qiymətləndirilmişdir. Bu keçidin entalpiyası  $\Delta H$  33-69 kC/mol kimi qiymətlənib.  $\beta$ -NADH -ın nikotinamid hissəsinin maksimum udması onun məhlulunun temperaturu 0-dan 38<sup>0</sup>C-yə qədər dəyişdikdə 340 nm-dən 338 nm-ə sürüşür.

#### 5.4. Molekulun elektron-həyəcanlanmış hallinin dezaktivləşmə yolları

Yuxarıdakı bölmədə fotobioloji prosesin birinci mərhələsinə – xromoforla bioloji aktiv işığın udulması və biosistem molekullarının elektron-həyəcanlanmış halının yaranmasına baxdıq. Işıq kvantının udulması zamanı molekulun əldə etdiyi həyəcanlanma enerjisi müxtəlif yollarla sərf olunur. Şəkil 5.4.1-də elektron-həyəcanlanmış molekulun bütün mümkün fotofiziki dezaktivləşmə prosesləri sxematik olaraq təsvir edilmişdir. Səviyyələr arasındakı oxlar –udma və ya şüalanma keçidləri, dalğalı oxlar - qeyri-şüalanma

keçidlərdir. Molekul işıq kvantını udarkən bir elektronun tutulmuş ( $S_0$ ) səviyyədən tutulmamış səviyyələrdən birinə keçir.  $S_0$ ,  $S_1$ ,  $S_2$  səviyyələri arasında keçid zamanı elektronların spinləri dəyişmir (antiparalel).  $S_1$  halında molekulun mövcudluq müddəti  $10^{-8} - 10^{-9}$  san təşkil edir. Təxminən  $10^{-11} - 10^{-12}$  san müddətində həyəcanlanmış molekul şüalanmadan artıq elektron və ya rəqsi hərəkət enerjisini ətraf mühitə verir. Bu proses spektroskopiyada daxili konversiya adını almışdır.

Müəyyən bir ehtimalla  $S_1$  həyəcanlanmış halın enerjisinin aşağıdakı çevrilmə yolları reallaşa bilər: 1) istiliyə (şüalanmadan  $S_1 \rightarrow S_0$  keçid nəticəsində istilik dissipasiyası); 2) flüoresensiya kvantının buraxılması:  $S_1 \rightarrow S_0 + h\nu$ ; 3) fotokimyəvi reaksiya:  $S_1 \rightarrow$  fotoməhsul; 4) molekulun həyəcanlanma enerjisinin digər molekula miqrasiyası; 5) Elektron spininin çevrilməsi ilə molekulun  $T_1$  triplet elektron-həyəcanlanmış hala keçidi:  $S_1 \rightarrow T_1$ . Triplet haldan əsas hala keçid qadağandır, belə ki, elektronların spinləri eynidir (paraleldir). Buna görə molekul  $S_1$  halına nəzərən  $T_1$  halında çox qalır ( $10^{-4} - 10$  san).



**Şəkil 5.4.1. Biomolekullarda elektronların enerji səviyyələri arasında keçidləri:  $S_0$  - əsas hal;  $S_1$ ,  $S_2$  və  $T_1$ ,  $T_2$  - uyğun olaraq həyəcanlanmış sinqlet və triplet hallar;**

**hər bir səviyyənin yanında həyəcanlanmış elektronun spinin qalan elektrona nəzərən istiqaməti göstərilib; qalın üfiqi xəttlər – təmiz elektron enerjiləri səviyyəsi, naziklər (0, 1, 2... və ya 0', 1', 2'...)- rəqsi səviyyələri; düz oxlar – udma və şüalanma keçidləri, dalğalı - şüalanmasız keçidlər; DK- daxili konversiya (spin çevrilmədən elektron keçidləri); İK – interkombinasiya keçidləri (spin çevrilməsi ilə elektron keçidləri)**

Molekulda şüalanma ilə müşayiət olunan keçidlər (flüoresenssiya və fosforessenssiya) ümumi bir ada – lüminessenssiyaya malikdir. Lüminessenssiya anlayışı həm görünən işığın şüalanmasına, həm də yaxın UB və uzaq infraqırmızı diapazonda şüalanmaya aiddir. Həyəcanlanmanın mənzərəsinə görə fotolüminessenssiyanı (ışıqla həyəcanlanan), radiolüminessenssiyanı (ionlaşdırıcı radiasiya ilə həyəcanlanan), elektrolüminessenssiyanı (elektrik sahəsi ilə həyəcanlanan), tribolüminessenssiyanı (mexaniki rəqslərlə - deformasiya ilə həyəcanlanma), xemioluminenssiyanı (kimyəvi reaksiyalarla həyəcanlanan) fərqləndirirlər. Bir çox maddələr lüminessenssiyaedici xassəsinə malikdir. Müxtəlif cinsli həyəcanlanma ilə lüminessenssiyaya uğrayan bərk və ya maye halda maddələr lüminoforlar adlanır (məsələn, ZnS, Cu).

Lüminessenssiyanın zəruri şərti şüalandırıcı keçidlərin ehtimalının qeyri-şüalandırıcılardan çox olmasıdır. Bir çox bioloji obyektlərin lüminessenssiyası molekulyar səviyyədə hüceyrədə baş verən proseslər haqqında məlumat almağa imkan verir.

Lüminessenssiya spektri (şüalanma) – bu nümunənin lüminessenssiya intensivliyinin ölçülən işığın dalğa uzunluğundan (tezliyindən) asılılığıdır. Lüminessenssiya intensivliyi adətən enerji vahidləri ilə və vahid zaman müddətində şüalanan kvantların sayı ilə ifadə olunur.

Lüminessenssiyanın intensivliyi həyəcanlandırıcı şüalanmanın intensivliyi, maddənin işıq enerjisini udma qabiliyyəti və onun lüminessenssiya kvantlarının buraxma qabiliyyəti artdıqca aşağıdakı qanun üzrə artır:

$$I_e = \varphi(I_0 - I) = I_0 \varphi(1 - 10^{-\varepsilon c l})$$

burada  $I$  – nümunədən çıxan işığın intensivliyi;  $\varphi = I/(I_0 - I)$  düsturu ilə hesablanan lüminessenssiyanın kvant çıxımı,  $\varepsilon$  – udulmanın molyar ekstinksiya əmsalı;  $c$  – maddənin konsentrasiyasıdır;  $l$  – nümunənin qalınlığıdır (optik yolun uzunluğu).



Lüminessensiya spektrlərinin ölçülməsini spektroflüorometrlər adlanan cihazlarla yerinə yetirirlər. Yüksək həssaslıq, dəqiqlik və tez başa gəlmə kimi keyfiyyətlər biologiyada, tibbdə, kənd təsərrüfatında, kimyada və digər sahələrdə lüminessent tədqiqat metodlarının geniş yayılmasına səbəb olmuşdur. Lüminessensiyanın qeyd olunmasını həm də müxtəlif mürrəkkəbliyi ilə fərqlənən biosistemlərin funksional halı və üzvi quruluşunu öyrənmək, kəmiyyət və keyfiyyətə təhlili etmək üçün istifadə edirlər: makromolekullardan və membranlardan tutmuş, tam orqanlar və bütöv orqanizmlərə qədər.

Lüminessensiya spektrləri ilə yanaşı xüsusi məsələlərin həlli zamanı lüminessensiyanın həyəcanlanma spektrlərini qeyd etmək də lazım gəlir. Lüminessensiyanın həyəcanlanma spektri adı altında obyektin lüminessensiyasının intensivliyinin həyəcanlandırıcı işığın dalğa uzunluğundan asılılığı başa düşülür:

$$I_1/I_0=f(\lambda_{həy}), \text{ və ya } I_1/I_0=\varphi(1-T)=\varphi(1-10^{-\epsilon cl})$$

burada  $T$  – nümunənin işıqburaxmasıdır. Aşağı konsentrasiyalı məhlullarda lüminessensiyanın intensivliyi maddənin konsentrasiyası ilə düz mütənasib olur. Bu səbəbdən udma spektri ilə lüminessensiya spektrləri formaca oxşar olurlar. Yuxarı konsentrasiyalarda həyəcanlandırıcı işıq tamamilə udulduqda ( $1-T=1$ ) lüminessensiyanın həyəcanlanma spektri dalğa uzunluğu oxuna paralel düz xətdən ibarət olur. Lüminessensiyanın həyəcanlanma spektrini bioloji tədqiqatlarda udma spektrinin qərarlaşdırılması üçün tətbiq edirlər. Bu spektrlər, xüsusilə flüoressensiyaedici maddənin identifikasiyası üçün vacibdir.

Yuxarıda qeyd olunduğu kimi, həyəcanlanmış molekul  $S_1$  halından əsas hala flüoressensiya kvantını buraxmaqla keçə bilər. Flüoressensiya intensivliyinin işığın dalğa uzunluğundan asılılığı flüoressensiya spektri adlanır. Şüalanın kvantların sayının udulan kvantların sayına nisbəti – flüoressensiyanın kvant çıxımıdır:  $B=n_f/n_n$ . Buradan aydın olur ki, flüoressensiyanın kvant çıxımı sinqlet həyəcanlanmış halın şüalanma yolu ilə dezaktivləşmə ehtimalını əks etdirir. Məhlulda triptofanın flüoressensiya kvant çıxımı - 0,17 təşkil edir. Zülallar üçün onun qiyməti 0,02-dən 0,4-ə qədərdir. Tirozinin sulu məhlulu 0,2-ə bərabər kvant çıxımı ilə flüoressensiya edir. Şüalanmanın müxtəlif söndürülmə effektlərinin hesabına tirozinin zülalda flüoressensiya kvant çıxımı kiçik kəmiyyətlə xarakterizə olunur.

Fenilalaninin flüoressensiya kvant çıxımı məhlulda 0,04 təşkil edir. Onun molekullarının zülalların tərkibində flüoressensiyası isə adətən baş vermir.

Zülallı sistemlərdən fərqli olaraq nuklein turşuları, azot əsaslıları, nukleozidlər və nukleotidlər otaq temperaturunda və pH-ın neytral qiymətində praktik olaraq flüoressensiyaya uğramırlar. Adenin, quanin, sitozin, timin və DNT mühitin fizioloji şəraitində çox kiçik flüoressensiya kvant çıxımına malikdirlər (təxminən  $10^{-4}$ ). Nuklein turşularının və azot əsaslılarının flüoressensiya intensivliyi pH-ın ekstremal qiymətində, həmçinin aşağı temperaturalarda kifayət qədər artır.

Flüoressensiya spektrləri udulan dalğalarla müqayisədə uzundalğalı oblasta sürüşmüş (Stoks qanunu) və onların güzgü-simmetrikdir (Levşin qaydası). Stoks qanunu o deməkdir ki, flüoressensiyanın kvant enerjisi həyəcanlandırıcı işıq enerjisindən kiçikdir, belə ki, udulan enerjinin bir hissəsi təxminən  $10^{-12}$  san ərzində istiliyə çevrilir, və flüoressensiya həmişə aşağı həyəcanlanmış enerji səviyyəsində baş verir.

Lüminessensiya spektrinin forması (Kaşi qaydası) və kvant çıxımı (Vavilov qanunu) həyəcanlandırıcı işığın dalğa uzunluğundan asılı deyil.

Flüoressensiyanın ölçülməsi də spektroflüorimetrim köməyi ilə həyata keçirilir.

Flüorisent təhlil metodu –qeyri-universal, yüksək həssaslığa malik tədqiqat metodudur. Maddələr qarışığının keyfiyyət və kəmiyyətə təhlili, biosistemlərdə fotokimyəvi və fotofiziki proseslərin mexanizminin öyrənilməsi, biomakromolekulların konformasiya xassələrinin öyrənilməsi üçün flüorisent təhlil metodu müvəfəqiyyətlə tətbiq olunur. Flüoressensiya – aşağıdakı sistemlərdə enerjinin miqrasiya prosesini müşahidə etmək üçün ən geniş yayılmış eksperimental metoddur: xlorofill *b* → xlorofill *a*; aromatik zülal aminturşuları → fikobilin; zülal → boyayıcı; tirozin → triptofan; triptofan → triptofan; hemoqlobin tərkibində qlöbin → qem və s.

Məhlulu polyarlaşmış işıqla işıqlandırdıqda onun flüoressensiyası da polyarlaşmış olacaqdır. Bu halda flüoressensiyanın polyarizasiya spektrləri ölçülür. Polyarizasiya spektri dedikdə flüoressensiyanın polyarlaşma dərəcəsinin həyəcanlandırıcı işığın dalğa uzunluğundan asılılığı başa düşülür.

Flüoresensiyanın polyarlaşma dərəcəsi ( $P_f$ ) – flüoresensiyanın ümumi intensivliyində polyarlaşmış işığın payıdır.

Flüoresensiyanın polyarlaşma dərəcəsi

$$P_f = \frac{I_p - I_1}{I_p + I_1}$$

düsturu ilə təyin olunur. Burada  $I_p \nu I_1$  – polyarlaşmış işığın elektrik vektorunun qarşılıqlı perpendikulyar toplananlarına müvafiq, flüoresensiyanın işıqlanma selinin intensivliyidir.

Nəzəri olaraq  $P_f$  0,5 qiymətinə çata bilər. Praktiki olaraq güclü özlülüyə malik məhlullarda onun qiyməti 30-30%-i aşmır. Simmetrik molekullar halında  $P_f$  -in limit qiyməti 0,14 təşkil edir.  $P_f$  -in real qiyməti həyəcanlanma halının mövcudluq müddəti ( $\tau$ ) ərzində molekulun relaksasiya müddətindən asılıdır. Flüoresensiyanın polyarlaşma dərəcəsi ilə mühitin özlülüyü ( $\eta$ ) arasında əlaqə Perren və Yablonski tərəfindən verilmişdir:

$$\frac{1}{P} - \frac{1}{3} = \left( \frac{1}{P_0} - \frac{1}{3} \right) \left( \frac{\tau RT}{V\eta} + 1 \right)$$

burada  $P_0 - T/\eta \rightarrow 0$  zamanı polyarlaşmanın limit qiyməti;  $R$  – universal qaz sabitidir;  $T$  – mütləq temperaturdur;  $V$  – flüoresensiyaya uğramış molekulların molyar həcmidir. Bu düstur ilə  $\tau$ -in qiyməti hesablanılır.

Flüoresensiyanın polyarlaşma istiqamətinin yönəlmə bucağını dəyişərək təhlil olunan nümunədə molekulların (dipolların) istiqamətini və yönəlmə dərəcəsinə müəyyənləşdirmək olar. Flüoresensiyanın polyarlaşmasının tədqiqi biosistemlərdə enerji miqyasını öyrənməyə, biomakromolekulların ölçülərini və onların həyəcanlanma müddətini təyin etməyə imkan verir. Membran sistemində flüoresent zonda daxil edərək və  $P_f$  -i ölçərək membranın mikroözlülüyünü təyin etmək olar.

Flüoresensiyadan başqa, molekulun elektron-həyəcanlanma halının dezaktivləşdirməsində digər şüalandırma yolu fosforessensiyadır – triplet həyəcanlanmış halda yerləşən molekulların işıq kvantı ilə işıqlanmasıdır. Fosforessensiya intensivliyinin işığın dalğa uzunluğundan asılılığı fosforessensiya spektri adlanır. Işıqlandıran kvantların sayının ( $n_{fos}$ ) udulan kvantların sayına ( $n_n$ ) nisbəti – fosforessensiyanın kvant çıxımıdır ( $A$ ).

$$A = n_{fos} / n_n$$



Aydındır ki, fosforessensiyanın kvant çıxımı şüalanma yolu ilə triplet həyəcanlanma halının dezaktivləşmə ehtimalını əks etdirir. Belə ki, zülalların triptofan və triptofanilləri aşağı temperaturlarda intensiv olaraq 0,1 kvant çıxımı ilə fosforessensiyaya uğrayır.

Maddələrin fosforessensiya spektri onların flüoressensiya spektrləri ilə müqayisədə uzundalğalı hissəyə sürüşürlər, belə ki, onlar triplet həyəcanlanmış halın aşağı rəqs alt səviyyələrindən əsas sinqlet halın müxtəlif rəqs alt səviyyələrinə fotoelektronların şüalanmadan keçidi zamanı formalaşır.

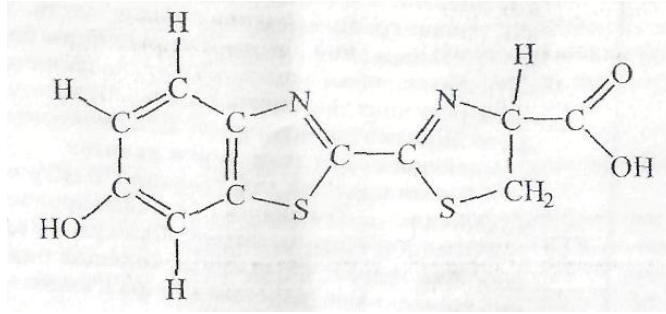
Kimyəvi reaksiyalarla müşayiət olunan müxtəlif növ lüminessensiyalara xemiolüminessensiya aiddir. Bu halda reaksiya məhsulları və ya reaksiya məhsullarından enerji keçməklə həyəcanlanan digər məhsullar, işıq kvantlarını buraxırlar. Xemiolüminessensiyanı iki mərhələyə bölmək olar: 1) ilkin reagentlərdən həyəcanlanmış ( $P^*$ ) məhsulların yaranması və 2) həyəcanlanmış ( $P^*$ ) molekulunun ( $P^* \rightarrow P + h\nu$ ) yüksək enerjili foton buraxmaqla ( $P$ ) əsas hala keçidi, yəni xemiolüminessensiya – kimyəvi enerjinin birbaşa işıq enerjisinə keçididir. Xemiolüminessensiya qaz fazalı, maye fazalı və heterofazalı reaksiyalar getdiyi mühitdə müşahidə olunur. Onun spektri infraqırmızı, görünən və ultrabənövşəyi oblastlarda yerləşə bilər. Xemiolüminessensiya reagentlərin qarışdığı zaman, və ya müxtəlif agentlərin təsiri altında baş verən reaksiyalar zamanı özbaşına gedə bilər. Xemiolüminessensiyanın intensivliyi reaksiyanın sürəti və xemiolüminessensiyanın effektivliyi ilə mütənasibdir. Xemilüminessensiyanın effektivliyi dedikdə bir reaksiya aktı zamanı xemiolüminessensiya kvantlarının sayı başa düşülür.

Xemiolüminessensiya ilə müşayiət olunan reaksiyalara müxtəlif oksidləşmə prosesləri (lüminolun, lüsigenin, siloksenin, ağ fosforun oksidləşməsi) aiddir.

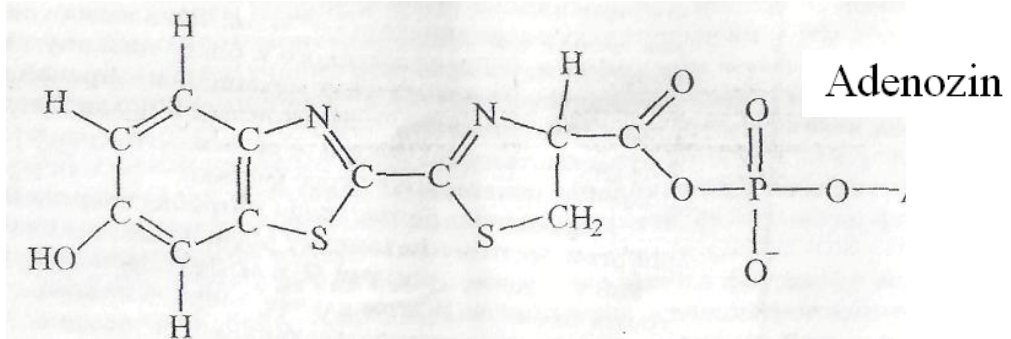
Xemiolüminessensiyanın xüsusi halı kimi biolüminessensiya göstərilə bilər. Bakteriyalardan balıqlaracan bir çox canlı orqanizmlərdə soyuq işıqlanmalar; həmçinin şimal enliklərinin işıqlanan – böcəkləri (*Lampyris noctiluca*) və Qafqazın qaradəniz sahillərində uçan işıldayanlar (*L.mingrelica*) hamıya yaxşı məlumdur. Biolüminessensiyanın mexanizmi hələ də tam açılmayıbdır, lakin bu hadisə böyük maraq kəsb edir. Ümumi şəkildə qəbul olunmuşdur ki, biolüminessensiya – müxtəlif uçan işıldayanlarda 550-595 nm

dalğa uzunluqlu görünən işıq oblastında müşaiyət olunan kimyəvi reaksiyadır. Bu reaksiyanın əsasında lüsiferin substratının lüsiferaza fermenti (E) olduqda hava oksigeni ilə oksidləşməsi durur. Lüsiferin – lüsiferaza sistemi rodopsin kimi membranda lokallaşmışdır. Biolüminessensiya üçün xidmət edən canlıların xüsusi üzvləri fotoforlar adlanır. Biolüminessensiya kvantlarının işıqlanması reaksiyası  $LH_2 + ATP + O_2 \rightarrow L = O + AMP + PP + CO_2 + \text{ışıq}$  kimidir. Burada PP– pirofosfatdır.

Uçan işıldayanlarda lüsiferin kimyəvi nöqteyi nəzərdən – aşağıdakı quruluş düsturuna malik karbon turşusudur:



Digər orqanizmlərin lüsiferinlərinin quruluşu bu uçan işıldayanlardan fərqlənirlər.



Göstərilən karbon turşusu ATP-in iştirakı ilə lüsiferiladenilata çevrilməklə gedən yuxarıda göstərilən reaksiyanın gedişində fəallaşır:

Sonuncu lüsiferaza fermentinin iştirakı ilə oksigenlə oksidləşir: asil-adenilat rabitəsi qırılır və karboksil qrupu  $CO_2$  şəklində qopur. Lüsiferaza hər hansı bir kofaktoru olmayan molekulyar kütləsi 50 kDa olan zülaldır. Biolüminessensiya zamanı ayrılan kvantların enerjisi ATP parçalandıqda ayrılan enerjiden qat-qat çoxdur. Deyilənlər onunla təsdiq olunur ki, işıldayanlarla buraxılan 560 nm dalğa uzunluqlu işıq 214 kC/mol enerjiyə malikdir, bu isə ATF parçalandıqda ayrılan enerjiden dəfələrlə çoxdur.

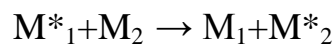
Lüsiferin - lüsiferaza sistemini çox həssas ATP indikatoru kimi istifadə edirlər. Burada lüminessensiyanın intensivliyinə görə ATP-in miqdarı haqqında mühakimə yürütmək olar.

Lüsiferinin reaksiyası çox ehtimal ki, sərbəst radikalların yaranması ilə gedir. Sərbəst radikallar rekombinasiyası görünən işıq kvantının ayrılması ilə müşayiət olunur. Eyni zamanda *Aequorea* meduzasının göy rəngli biolüminessensiyası molekulyar oksigenin iştirakı olmadan gedir. Bu meduza növü kalsium ionları əlavə etdikdə işıq buraxan ekvorin zülalına malikdir.  $Ca^{+2}$ -in rolu ekvorinin konformasiyasının modifikasiyasından ibarətdir. Bakteriyaların biolüminessensiyası bərpa olunmuş flavinmononukleotid (FMN.H<sub>2</sub>) iştirakı ilə gedir.

Biolüminessensiya halında xemioluminessensiyanın effektivliyi bir çox işıldayanlarda 100%-ə, eyni zamanda oksalat turşularının efirlərinin hidrogen peroksidi ilə oksidləşməsi reaksiyaları zamanı - 25%-ə, digər hallarda – 1%-ə və daha aşağı qiymətlərə yaxınlaşır. Bu hal xemioluminessensiyanın müşahidə olunması üçün yüksək həssaslığa malik fotoelektron avadanlıqlarından istifadə olunması zərurəti törədir.

Xemioluminessensiyanın tədqiqi reaksiya məhsullarında enerji paylanması məsələlərini, molekul quruluşunu, reaksiya sürətinin təyini və ya təmasda olan maddələrin konsentrasiyası məsələlərini həll etməyə imkan verir.

Molekulun elektron-həyəcanlanmış halının dezaktivləşmə yollarından biri də enerji miqrasiyasıdır. Bu özbaşına, şüalanmadan enerjinin bir hissəcikdən (atom, molekullar) digər hissəciyə atomlar arasına məsafədən xeyli uzaq məsafəyə ötürülməsidir. Bu cür ötürülmə istilik rəqslərinə, donor və akseptorun kinetik toqquşmasına enerji sərf olmadan baş verir:



burada  $M^*_1$  – elektron-həyəcanlanmış hissəciyin enerji donoru – (molekul);  $M_2$  – enerji akseptoru əsas halda olan molekul.

Enerji miqrasiyası təmiz fiziki prosesdir və maddədə kimyəvi dəyişiklik olmadan baş verir. Enerji miqrasiyasının bir neçə mexanizmləri məlumdur: induktiv – rezonans, mübadilə - rezonans, eksiton və yarımkəçirici (zona keçiriciliyi). Biz yalnız enerji miqrasiyasının üç növünə baxacağıq, belə ki, zona keçiriciliyi fizika kursunda geniş şərh olunur.

İnduktiv – rezonans enerji miqrasiyası rəngləyicilərdə öyrənilmişdir. Bu mexanizm üzrə enerji ötürülməsi hər hansı bir maddə hissəciyi və işıq kvantu verilmədən  $M_1$  və  $M_2$  molekulları arasında dipol-dipol qarşılıqlı təsiri hesabına baş verir. Bu halda qarşılıqlı əlaqə enerjisi  $R$  molekullar arası məsafənin üçüncü dərəcəsi ilə tərs mütənasibdir, enerji miqrasiyasının ehtimalı isə  $R^6$  ilə tərs mütənasibdir. Enerjinin induktiv – rezonans miqrasiyasını yerinə yetirmək üçün müəyyən  $M_1$  və  $M_2$  molekullarında enerji səviyyələri arasında eyni  $\Delta E$  uyğunluğu olmalıdır (rezonans şərti), və onlar arasındakı qarşılıqlı təsir kifayət qədər intensiv olmalıdır (induksiya şərti). İnduktiv – rezonans mexanizminə görə enerji miqrasiyası Fersterin üç qaydasının yerinə yetirilməsi hallarında ola bilər.

1. Enerji donoru ( $M^*_1$ ) flüoressensiya qabiliyyətinə malik olmalıdır.
2. Donorun ( $M^*_1$ ) flüoressensiya spektri akseptorun ( $M_2$ ) udulma spektri ilə örtülməlidir. Enerji miqrasiyasının effektivliyi göstərilən spektrlərin örtülmə sahəsi ilə düz mütənasibdir.
3. Enerji donoru ( $M^*_1$ ) və akseptoru ( $M_2$ ) müəyyən məsafəyə ( $R$ ) qədər yaxınlaşmalıdır.

Donor və akseptor arasında enerji miqrasiyası gedən məsafəni böhran radiusu ilə xarakterizə etmək qəbul olunmuşdur. Onun qiyməti müxtəlif molekul cütləri üçün 1-dən 10 nm-ə qədər dəyişir və donorun həyəcanlanmış halının mövcudluq müddəti ilə ( $10^{-8} - 10^{-9}$  san), yuxarıda göstərilən spektrlərin örtülmə sahəsi (inteqralı) ilə və enerjinin miqrasiya hissəsi ilə müəyyən olunur.

İnduktiv – rezonans yolu ilə donordan (D) akseptora (A) enerji miqrasiyasının sürət sabiti Ferster tənliyi ilə təsvir olunur:

$$k_n = \frac{9000 \ln 10 \chi^2 B_f}{128 \pi^2 n^4 N \tau_D R_{DA}^6} \int_0^\infty F_D(\gamma) \varepsilon_A(\gamma) \frac{d\gamma}{\gamma^4}$$

burada  $\chi^2$  - yönəlmə faktorudur: enerji donoru və akseptorlar biri-birinə nəzərən əlverişli istiqamətdə yönəlməlidir;  $B_f$  – flüoressensiyanın kvant çıxımı;  $n$  – hələdicinin sındırma əmsalı;  $N$  – Avaqadro ədədi;  $\tau$  – enerji köçürməsi olmadıqda donor molekulunun həyəcanlanmış halının yaşama müddəti;  $R$  – donor və akseptor arasında molekullarası məsafə;  $F$  – donorun nisbi vahidlərlə flüoressensiya intensivliyi;  $\varepsilon$  – akseptorun  $\nu$  tezlik funksiyası kimi molyar udulma əmsalıdır.

Bir çox donor-akseptor cütləri üçün induktiv-rezonans mexanizminə görə molekul daxili enerji miqrasiyası qeyd edilmişdir: zülalın aromatik aminturşusu → fikobilin (fikoeritrin və fikosianin); tirozin → triptofan; triptofan → triptofan; aromatik aminturşusu → zülalın nikotinamid və ya absorpsion kompleksində rəngləyicilər → boyayıcılar; adenin → NAD-da nikotinamid həlqəsi; tiazol → B<sub>1</sub> vitaminin molekulunda pirimidin həlqəsi və s. Molekulyar enerji miqrasiyasına nümunələr: fikoeritrin → fikosianin → xlorofill a; xlorofill b → xlorofill a.

İnduktiv – rezonans enerji miqrasiyası həm donor və akseptorun sinqlet səviyyələri arasında, həm də akseptorun triplet enerji səviyyəsi və donorun sinqlet səviyyəsi arasında mümkündür.

Mübadilə-rezonans, və ya triplet-triplet, enerji miqrasiyası ilk dəfə A.N.Terenin və V.L.Ermolayev tərəfindən 1952-ci ildə müşahidə edilmişdir. Bu halda enerji donorun həyəcanlanmış triplet səviyyəsindən  ${}^3D_{+1}A \rightarrow {}^1D_{+3}A$  sxeminə uyğun olaraq akseptorun triplet səviyyəsinə köçürülür. Elektron orbitlərinin (buludların) örtülməsi çox olduqca donor və akseptorun qarşılıqlı elektron mübadiləsi ehtimalı da artır. Buradan da mübadilə-rezonans termini yaranmışdır. Bunun üçün molekulların enerjisinin donor və akseptor arasında induktiv-rezonans köçürülməsi halından çox yaxınlaşması zəruridir ( $R_0 < 2$  nm). Mübadilə-rezonansla enerjinin miqrasiya effektivliyi molekullarası məsafənin altıncı dərəcəsi ilə tərs mütənəsbdir ( $1/R^6$ ). Bu mexanizm üzrə enerji köçürülməsi sürəti induktiv-rezonans köçürülməsi halından kifayət qədər çoxdur və onun müddəti  $10^{-11}$  san-dir. Mübadilə-rezonans enerji miqrasiyasını müşahidə etmək üçün sensibilizə fosforessensiya hadisəsi istifadə edilir. Bunun üçün elə donor-akseptor molekul cütü seçilir ki, donorun sinqlet səviyyəsi akseptorun sinqlet səviyyəsindən aşağıda yerləşmiş olsun (bu sinqlet-sinqlet ötürülməsini istisna edir), donorun triplet səviyyəsi isə akseptorun triplet səviyyəsindən yuxarıda olsun. Əgər verilmiş şərtlər daxilində donorun udduğu işıq akseptorun fosforessensiyasını həyəcanlandırırsa, və eyni zamanda onun müddətini azaltdıqda uyğun fosforessensiyanın sönməsi müşahidə olunarsa, onda bu öyrənilən sistemdə enerjinin triplet-triplet köçürülməsini sübut edir.

Eksiton enerji miqrasiyası ilk dəfə Y.M.Frenkel tərəfindən işlənmişdir. Onun tərəfindən həm də 1931-ci ildə eksiton haqqında anlayış

daxil edilmişdir. Eksiton enerji miqrasiyası molekul və ya ionlar arasında elektrik, dipol-dipol qarşılıqlı təsiri nəticəsində yaranır.

Eksiton – dielektrikdə və yarımkəçiricidə elektron həyəcanlanması şəklində kvazihissəcikdir, kristal üzrə miqrasiya edir və elektrik yükünün və kütlənin daşınması ilə bağlı deyil. Eksitonun bir neçə növü vardır. Molekulyar kristalda Frenkel eksitonu yaranır – kristalda dalğa şəklində yayılan ayrıca bir molekulun elektron sisteminin elementar həyəcanlanmasıdır. Yarımkəçiricilərdə Vannye-Mott eksitonu yaranır ki, ona vakuumda hərəkət edən kvaziatom kimi baxmaq olar.

Bioloji sistemlərdə əsasən induktiv-rezonans mexanizmi üzrə elektron-həyəcanlanmış halın enerjisi miqrasiyası baş verir. İnduktiv rezonansda olduğu kimi, eksiton enerji miqrasiyasında nümunənin işıqlanması zamanı fotokeçiricilik effekti və ya elektrik müqavimətinin azalması qeyd edilmir. Bu o deməkdir ki, molekulun elektronlarla deyil, yalnız elektron həyəcanlanması ilə mübadilə olunurlar.

Hal-hazırda biosistemlərdə eksiton mexanizmi üzrə enerji miqrasiyasının baş verdiyi isbat olunmamışdır.

İnduktiv-rezonans enerji miqrasiyasının müşahidə olunması üçün bu prosesin təsir spektrini ölçürlər. Təsir spektri dedikdə müxtəlif dalğa uzunluqlarının nisbi şüalanma effektivliyinin dalğa uzunluğundan asılılığı başa düşülür:

$$\text{Bioloji effekt / düşən kvantların miqdarı} = f(\lambda)$$

Bu münasibəti aşağıdakı formada yazmaq qəbul olunmuşdur:

$$\varphi(1-T) = f(\lambda)$$

burada  $\varphi$  – fotobioloji proseslərdə kvant çıxımı;  $T$  – nümunənin işıqburaxmasıdır. Fotokimyəvi reaksiyaların təsir spektri – fotokimyəvi reaksiyanın en kəsiyinin ( $\sigma$ ) şüalanmanın dalğa uzunluğundan asılılığıdır:  $\sigma = S\varphi$ , burada  $S$  – udulan fəal işığın en kəsiyi;  $\varphi$  – fotobioloji proseslərdə kvant çıxımı.  $S$  – molekuldan keçən kvantın udulma ehtimalıdır və həmin ehtimal bu düsturla təyin edilir:

$$S = \frac{1}{nl} \ln \frac{I_0}{I}$$

burada  $n$  –  $1\text{sm}^3$ -da olan molekulun sayı;  $l$  – optik yolun uzunluğu;  $I_0$  və  $I$  – uyğun olaraq nümunəyə düşən və ondan çıxan işığın intensivliyidir.



Udulmanın en kəsiyi (S) udulmanın molyar ekstinksiya əmsalı ilə bu münasibətlə bağlıdır:

$$S=3,8 \cdot 10^{-21} \varepsilon \text{ (sm}^2\text{)}$$

S-in fiziki mənası verilmiş dalğa uzunluğunda düşən fotonların udulduğu molekulun effektiv sahəsidir.

Fotokimyəvi reaksiyanın en kəsiyinin sahəsi  $\sigma$  ədədi qiymətcə  $1/D_{37}$ , burada  $D_{37}$  şüalanma dozasıdır, bu zaman 63% molekullar kimyəvi dəyişikliyə məruz qalır, 37% molekul ilkin bioloji aktivliyini saxlayır.

Təsir spektrləri optik şüalanmanın bioloji təsirinin mexanizmini araşdırmaq üçün tətbiq olunur. Onların təhlili bioloji aktiv işıqın akseptorunun təbiəti haqqında əsas məlumatı verir. Belə ki, çoxlu sayda zülallarda inaktivasiya təsir spektrinin ölçülməsi fotonların akseptorunun aromatik (amin turşu) və sistin olduğunu müəyyənləşdirməyə imkan verdi. Təsir spektrlərinin köməyi ilə qərarlaşdırıldı ki, nuklein turşularının ultrabənövşəyi şüanın təsiri ilə zədələnməsi əsasən onların molekulunun pirimidin azot əsasının fotokimyəvi çevrilməsi hesabına baş verir. Işıq akseptoru kimi pigmentlərin rolu fotosintezdə bir çox təsir spektrlərinin ölçülmələri ilə sübut olunmuşdur. Təsir spektri həm də digər fotobioloji proseslərin və reaksiyaların mexanizmini müəyyənləşdirmək üçün istifadə olunur (fototaksis, fototropizm, fotokinez, fotomorfogenez, fotoperiodizm və s.).

Fotokimyəvi reaksiyanın  $\varphi$  kvant çıxımının fiziki mənasına baxaq:  $\varphi$  – reaksiya verən molekulların sayının ( $n_1$ ) foton udan molekulların sayına ( $n_2$ ) nisbətidir:  $\varphi = n_1 / n_2$ .

Makromolekulyar sistemlərdə az effektiv proseslərin kvant çıxımı cəmi  $10^{-6}$  təşkil edir, fotokimyəvi zəncirvari reaksiyalarda isə  $10^6$  qiymətinə çatır.

Fotokimyəvi reaksiyanın kvant çıxımının qiyməti – fotokimyəvi reaksiyaların mühüm miqdarı xarakteristikasıdır. Fotokimyəvi reaksiyanın en kəsiyinin qiyməti ilə ifadə olunan bioobyektlərin fotohəssaslığının təyini məqsədi ilə  $\varphi$  –nin qiymətini hesablamaq lazımdır.

Bəzi zülalların fotoinaktivasiyasının kvant çıxımı  $10^{-2}$ - $10^{-3}$  arasında yerləşən aşağı qiymətlərlə xarakterizə olunur. Timinlərin fotodimerləşməsinin kvant çıxımının qiyməti 1-dən (timin monohidratının kristalı) 0,003-ə (timidiltimidin) qədər dəyişir. Piy turşularının UB şüalanması zamanı dien və



trien hidroperekisin yaranması reaksiyasının kvant çıxımı 1-dən xeyli böyükdür (məsələn, etillinoleat üçün 90). Biosistemlərin fiziki-kimyəvi və fizioloji halı haqqında onların əks etmə spektrinin təhlili yolu ilə müəyyən informasiya almaq olur. Əks etmənin qabiliyyəti, və ya əksolmanın spektral əmsalı ( $\rho$ ) – bu cisimdən əks olunan işığın intensivliyinin düşən işığın intensivliyinə nisbətidir:  $\rho = I/I_0$ .  $\rho$  –ın qiyməti böyük olduqca cismin səthi daha hamardır. Məsələn, belə şəkildə dəridə hemoqlobinin miqdarını təyin edirlər. Düşən monoxromatik işıq dəriyə daxil olaraq udulma səbəbindən zəifləyir. Eriteme zamanı (dəridə mürəkkəb xüsusiyyətli dəyişmə), məlum olduğu kimi, mikrosirkulyasiya kəskin artır, dəridə hemoqlobinin səviyyəsi artır, və buna görə bu hemzülalın işıqudması oblastında (542 və 576 nm yanında) əksolma qabiliyyətinin azalması eritemanın miqdarı kriteriyası kimi işlədilir.

## FƏSİL 6. RADİASIYA BİOFİZİKASI

**Radiasiya biofizikası** – ionlaşdırıcı şüaların bioloji təsirinin molekulyar mexanizmini öyrənən və radiasiya enerjisinin ayrı-ayrı molekullar tərəfindən udulduğu andan, hüceyrə və orqanizmdə baş verən mürəkkəb bioloji dəyişiklikləri ardıcıl şəkildə aydınlaşdıran elm sahəsidir. Mahiyyətinə görə radiasiya biofizikası radiobioloji problemləri biofiziki nöqteyi-nəzərindən həll edir. Çünki, radiobiologiya şüalanmanın bioloji obyektlərə və sistemlərə təsirini, biofizika isə normal həyati hadisələrin və patoloji halların əsasını təşkil edən molekulyar qarşılıqlı təsirləri öyrənir.

İonlaşdırıcı şüaların bioloji təsirinin tədqiqinin aktuallığı bir çox elmi və sosial məsələlərin həlli ilə bağlıdır.

Məlumdur ki, bütün canlılar daimi təbii radioaktiv fonun təsiri altındadır. Radioaktiv fonu kosmik radiasiya və Yerin səthində yerləşən canlı orqanizmlərin və onların qida məhsullarının tərkibinə daxil olan radioaktiv elementlərin şüalanması təşkil edir. Həmçinin, insanın texnogen fəaliyyəti nəticəsində nüvə partlayışı və atom elektrik stansiyalarında baş verən qəzalarla əlaqədar bizim planetin bir çox regionlarında radiasiya fonu xeyli artmışdır.

Digər tərəfdən, ionlaşdırıcı şüalar bir çox xəstəliklərin diaqnozunun müəyyənləşdirilməsində və müalicəsində çox əhəmiyyətlidir. Bu müalicə üsullarının nəzəri əsasları radiobiologiya elmində verilir. Radiobiologiya kompleks elmdir və fiziklərin, kimyaçıların, riyaziyyatçıların, həkimlərin, biofiziklərin, molekulyar bioloqların apardığı tədqiqatları birləşdirməyi tələb edir. Bu tədqiqatlar sırasında radiasiya biofizikasının xüsusi yeri vardır. İonlaşmış və həyəcanlanmış atom, molekulların yarandığı andan quruluş və funksional dəyişikliklər görünənə kimi davam edən şüalanmanın ilkin prosesində baş verən dəyişikliklərin molekulyar, fiziki-kimyəvi mexanizmini araşdırmaq radiasiya biofizikasının payına düşür. Bu məsələni həll etmək üçün canlı sistemdə şüalanma “enerjisinin bölüşdürülməsinin” bütün mərhələlərində baş verən prosesləri dərin təhlil etmək, bu mərhələləri molekulyar səviyyədə təsvir etmək, şüalanma dozasından asılı olan şüa zədələnmələrinə gətirib çıxaran reaksiyaların tam ardıcılığını əks etdirən vahid mənzərəni yaratmaq vacibdir. Bu səbəbdən dərsləyin növbəti fəslə ionlaşdırıcı şüaların canlı orqanizmə təsirinin biofiziki mexanizminin şərhinə həsr olunub.

## 6.1. İonlaşdırıcı şüalar

İonlaşdırıcı şüalara  $\gamma$ -şüalar, dalğa uzunluğu 19 nm-dan az olan rentgen şüaları və korpuskulyar şüalar; məsələn, müxtəlif elementlərin nüvələri və sürətləndirilmiş zərrəciklər daxildir.

Radiasiya fizikasında və kimyasında ionlaşdırıcı şüaların enerji vahidi kimi elektron-volt (eV) qəbul edilmişdir. 1 eV - bir elektronun sabit intensivlikli elektrik sahəsində potensiallar fərqi 1V olan iki nöqtə arasında hərəkəti zamanı əldə etdiyi kinetik enerjidir;  $1 \text{ eV} = 1,602 \cdot 10^{-19} \text{ C}$ .

Enerjisi 50 eV-dən 500 keV-ə qədər olan şüalanma rentgen şüaları adlandırılır, daha yüksək enerjili şüalanmalar isə  $\gamma$  şüaları adlandırılır.

Rentgen şüaları yumşaq (yəni kiçik enerjili  $E < 50 \text{ keV}$ ) və sərt (nisbətən yüksək enerjili  $E > 50 \text{ keV}$ ) şüalar halında olurlar.  $\gamma$  - kvantların enerjiləri onlarla keV-dən bir neçə MeV-ə qədər diapazonda yerləşir. Bu şüalanma enerjiləri həddlərinin bir qədər bir-birini “örtməsində” heç bir səhv yoxdur. Bu onun nəticəsidir ki, şüaların istər dalğa uzunluğu, istərsə də tezliklərinə görə kəskin sərhədləri yoxdur. Məhz bu səbəbdən  $\gamma$  - və rentgen şüalarının fiziki xassələrində oxşarlıqlar çoxdur.

“Korpuskulyar şüalanma” terminini sükunət kütləsinə malik istənilən zərrəciklərə aid edirlər. Şüalanmanın bu növünə elektronlar, pozitronlar, neytronlar,  $\alpha$ -zərrəcikləri, protonlar, sürətləndirilmiş ionlar, nüvə fraqmentləri və nüvələrin parçalanmasından əmələ gələn qəlpələr, eləcə də, bir çox qeyri-sabit hissəciklər aid edilir.

Elektron şüalanmalarına  $\beta$ -zərrəcikləri (radioaktiv nüvələrin parçalanması zamanı yaranan 0,002-2,3 MeV enerjili elektronlar) və sürətləndirici ilə sürətlənmiş enerji keV-dən yüzlərlə MeV-a qədər olan elektronlar aid edilir. Enerjisi  $\sim 10 \text{ MeV}$  olan bəzi radionuklidlərin parçalanması zamanı yaranan helium atomunun nüvələrini  $\alpha$ -zərrəcikləri adlandırırlar. Helium atomunun ionlaşdırılması və onların sürətləndirilməsi nəticəsində alınmış həmin nüvələr helium ionlarının dəstələrini yaradırlar.

Bu və digər yüklənmiş zərrəciklərin (protonlar, deytronlar, və ümumiyyətlə, istənilən çoxyüklü ağır ionlar (məsələn, karbon)) dəstəsini – proton və ion sürətləndiricilərində alırlar. Burada hədəfləri şüalandırma zamanı alınan neytral zərrəciklər – foton və neytronlar, eləcə də radioaktiv ion dəstələrini alırlar.

Neytronların daha intensiv selini uran və plutonium nüvələrinin nüvə reaktorunda, və eləcə də, neytron generatorlarında bölünməsi zamanı alırlar. Bu cür alınmış neytronlar maksimumları 1-2 MeV olan geniş enerji spektrinə malikdirlər.

İonlaşdırıcı şüaların mənbəyi kimi radionuklidlərin aktivlik vahidi onların çox vacib göstəricisidir. Aktivlik vahidi – fiziki kəmiyyətdir, və vahid zamanda parçalanmanın sayını göstərir. BS (beynəlxalq sistem) vahidlər sistemində aktivlik vahidi Bekkereldir (Bk, Bq). 1 saniyədə 1 parçalanma aktı baş verən radionuklidin aktivliyi 1 Bekkereldir: 1 Bk=1parç/s. BS vahidlər sisteminə qədər sistemə daxil edilməyən beynəlxalq vahid Küridir (Kü). 1 q Ra<sup>226</sup> radium bu aktivliyə malikdir: 1Kü=3,7·10<sup>10</sup> Bk.

**Cədvəl 6.1. Radionuklidlərin aktivlik vahidi və onların nisbəti**

Fiziki kəmiyyət	Vahidin adı və onun simvolu		Vahidlərarası nisbət
	Sistemdən kənar	Sistemli (BS)	
Nuklidin aktivliyi	Kü	Bk	1 Kü=3,7·10 <sup>10</sup> Bk 1 Bk=2,7·10 <sup>-11</sup> Kü
Radiaktiv çirklənmənin sıxlığı	Kü/km <sup>2</sup>	kBk/m <sup>2</sup>	1 Kü/km <sup>2</sup> =37 kBk/m <sup>2</sup> 1 kBk/m <sup>2</sup> =27·10 <sup>-3</sup> Kü/km <sup>2</sup>

## 6.2. Şüalanma enerjisinin xətti daşınması

Ayrı-ayrı zərrəciklər, və ya onların dəstəsinin maddəyə təsir göstərən zaman yaratdıqları effektlərə əsasən müşahidə etmək olar. Mühitdə yüklü hissəciyin izi və ya yolu trek adlanır. Dolayı yol ilə ionlaşdırılmış zərrəciklər kiçik enerjiyə malik olduqları üçün belə iz qoymurlar. Bu iz yalnız elektrik yükü daşıyan yüksək enerjili zərrəciklərin təsiri ilə yarana bilər.

İonlaşdırıcı şüaların maddəyə təsiri enerjinin xətti daşınması – EXD (Linear energy transfer, LET) adlanan kəmiyyətlə xarakterizə olunur. Bu kəmiyyət trekin həcmində ionlaşdırıcı zərrəciklərin vahid yolunda orta enerji itkisini təyin edir. Adətən, enerji udan maddə kimi sıxlığı 1q/sm<sup>3</sup> olan su götürülür. Buna görə də EXD keV/mkm vahidləri ilə ölçülür. Zərrəciyin xüsusi ionlaşdırıcı enerji itkisi isə onun 1 q/sm<sup>2</sup> maddədən keçdiyi zaman itirilən bütün enerjisini nəzərdə tutur.

EXD-nin etalon kəmiyyəti kimi 0,2 keV/mkm qəbul edilir. Bu minimum kəmiyyətə cox geniş diapazonda hər cür enerjili elektronlar və 0,5 MeV-dan böyük enerjili fotonlar üçün EXD –lar yaxındır.

Daha bir faktı qeyd etmək vacibdir. Hissəciklər mühitin içərilərinə keçdikçə, onların enerjisi daimi azalır, yəni mühitin atomlarının ionlaşması hesabına tez-tez kiçik porsiyalarla itir.

### 6.3. Şüalandırma dozası (ekspozisiya dozası)

Şüalanma zamanı obyektin üzərinə düşən ionlaşdırıcı şüaların enerjisini miqdari cəhətdən təsvir etmək üçün ekspozisiya dozası adlanan kəmiyyəti ölçürlər. Bu kəmiyyətin ölçü vahidləri dozanın zamana nisbətindən – dozanın gücündən törənmiş fiziki kəmiyyətlər vahidləri ilə birlikdə cədvəl 2-də verilmişdir.

**Cədvəl 6.2. İonlaşdırıcı şüaların ekspozisiya dozası vahidləri və onların nisbəti**

Fiziki kəmiyyət	Vahidin adı və onun işarə edilməsi		Vahidlərarası nisbət
	Sistemdənkənar	Sistemli (BS)	
Şüalanmanın ekspozisiya dozası	R (rentgen)	Kl /kq	1 R=2,58·10 <sup>-4</sup> Kl /kq 1 Kl/kq =3876 R
Şüalanmanın ekspozisiya dozasının gücü	R/s	A/kq <sup>1</sup>	1 R /c =2,58·10 <sup>-4</sup> A/kq

### 6.4. Şüalanma dozası (udulma dozası)

Enerji istənilən müəyyən həcmdə ortalana bilər. Bu halda orta doza həcmə ötürülmüş tam enerjinin bu həcmə kütələsinə olan nisbətində bərabərdir. (Radiasiyanın udulma doza vahidləri cədvəl 6.3-də göstərilmişdir.) Beynəlxalq Vahidlər Sistemində (BS) ingilis fizik-radiobioloqu Lui Qarold Qreyin şərəfinə Qrey (Qr) vahidi qəbul olunub. Bir Qrey – istənilən növ ionlaşdırıcı şüaların

<sup>1</sup> A/kq-amperin kiloqrama nisbəti V.I. Ivanov və onun əməkdaşlarının fikrincə, doza gücünün belə işarə edilməsi səhvdir: amper-cərəyan şiddəti vahididir, burada isə heç bir cərəyandan danışılmır. Düzgün olaraq: “kulonun kiloqram x saniyəyə nisbəti nəzərdə tutulmalıdır- Kl/(kq·san).

udulma dozasıdır ki, burada 1 kq olan maddədə 1 C şüalanma enerjisi udulur (1 Qr = 1 C/kq = 100 Rad)

**Cədvəl 6.3. İonlaşdırıcı şüaların udulma dozası vahidi və onların nisbəti**

Fiziki kəmiyyət	Vahidin adı və onun işarə edilməsi		Vahidlərarası nisbət
	Sistemdən kənar	Sistemli (BS)	
Udulma dozası	rad (rad)	Qr	1 rad = $1 \cdot 10^{-2v}$ Qr 1 Qr = 100 rad
Udulma dozasının gücü	rad/san	Qr/san	1 rad/san = $1 \cdot 10^{-2}$ Qr/san 1 Qr/san = 100 rad/san

### 6.5. İonlaşdırıcı şüaların enerjisinin udulmasının diskret xarakteri.

#### Qrottqusun ümumi prinsipi.

Rentgen və ya  $\gamma$  şüaların fotonlarının, neytronların, elektronların və ya elementlərin sürətləndirilmiş nüvələrinin selinin maddədən keçməsi enerjisinin bir hissəsinin bu maddə tərəfindən udulmasına səbəb ola bilər. Canlı materiyanın şüalanması zamanı biz radiasiya təsirinin bioloji nəticələrini müşahidə edirik. Sınaqları keçirilən bioloji effekt – şüalanma enerjisinin toxuma və hüceyrələri təşkil edən molekul və atomlar tərəfindən udulmasının nəticəsidir. Başqa sözlə desək, radiobiologiyada Qrottqusun ümumi prinsipi yerinə yetirilir ki, bu prinsipə görə şüalanma enerjisinin yalnız maddə tərəfindən udulan hissəsi maddədə dəyişikliklərə səbəb ola bilər; əks olunmuş və ya maddəni nüfuz edərək keçən şüalar heç bir dəyişiklik törətmir. Məhz bu prinsipə görə, bir tərəfdən, ekspozisiya və udma dozaları arasında, digər tərəfdən isə xüsusi enerji itkiləri və EXD arasında fərq yaranır. Bu haqda əvvəldə məlumat verilmişdir. İtirilmiş və udulmuş şüalanma enerjisi arasında fərq çox böyük qiymətə çata bilər, buna görə də  $\gamma$  - kvantlarla şüalanmış mühitdə və ionlaşmadan yaranmış elektronların enerjiləri arasındakı tarazlığın pozulmasından danışılır.

Qrottqus prinsipi şüa terapevtləri tərəfindən xəstənin bədənindəki anatomik kəsiyin təsvirində hədəf sahəsini müəyyənləşdirərkən (məsələn, bədxassəli şişi) və



onun sərhədlərini, adətən 90 %-li, izodoza ilə uyğunlaşdırarkən şüalanmaların doza paylanması (və ya doza sahəsini müəyyən edilməsi) zamanı nəzərə alınır.

İzodoza dedikdə homogen və heterogen mühitdə (bu anlayışların makroskopik mənasında) eyni dozanı udmuş nöqtələrdən keçirilən xətt başa düşülür.

Radiasiya biofizikası enerjinin maddədə paylandırılması zamanı fərqləri də nəzərə alır. Bunlar da Qrottqus prinsipi ilə bağlıdır. İonlaşdırıcı şüalar maddədən keçən zaman yalnız ayrı-ayrı, bir-birindən seyrək yerləşmiş mikrohəcmlərdə enerjinin ayrılması baş verir. Belə ki, şüalanma enerjisini udan maddənin atomları arasındakı enerji mübadiləsi diskret ehtimallı xarakter daşıyır.

Bir çox şüalandırılmış sahələrdə şüalanma, ümumiyyətlə, maddəyə enerji vermir. Buna görə də, bu sahələr şüalanmadan “xəbər tutmurlar” və sadəcə enerjini udan dəyişdirilmiş quruluşların ikincili təsirinə məruz qalırlar.

Enerjinin udulmasının ehtimallı xarakteri bir sıra radiasiya kəmiyyətlərinin statistika terminlərində təsvir edilməsini vacib edir. Radiasiya proseslərini təsvir edən kəmiyyətlərinin statistik təsviri zəruridir. Başqa sözlə, şüaların təsiri müvafiq kəmiyyətin orta (riyazi gözlənilən) qiyməti ilə deyil, həqiqi qiymətilə müəyyənləşdirilməlidir. Ona görə də radiobiologiyada qeyri-stoxastik kəmiyyətlərlə birlikdə stoxastik kəmiyyətlər də istifadə olunur.

Dozimetriyanın kəmiyyət metodlarından istifadə edərək udulmuş enerjinin qiyməti ilə şüalanmanın bioloji effektinin təzahürü arasında asılılığı, məsələn, müxtəlif orqanizmlərin məhvinə səbəb ola bilən minimum udulmuş dozaları müəyyən etmək olar.

Müəyyən edilmişdir ki, ionlaşdırıcı şüalanmanın xarici birdəfəlik və müntəzəm təsiri zamanı 7-10 Qr dozada udulması məməli heyvanlarda, eləcə də insanlarda şüa xəstəliyinin kəskin formasının yaranmasına və daha sonra canlının məhvinə səbəb ola bilər.

1 Qr doza 1 kq toxumada 1 C enerjinin udulması deməkdir. Deməli, ionlaşdırıcı şüalanmanın məməlilər üçün ölümcül sayılan 10 Qr ümumi şüalanma dozası, 1 qram toxuma tərəfindən  $10^5$  erq şüalanma enerjisinin udulmasına səbəb olur. Təəccüblüdür ki, enerjinin belə bir cüzi hissəsi orqanizm üçün qarşısızalmaz nəticələrə səbəb olur. Əgər enerjinin bu miqdarı toxumaya ionlaşdırıcı hissəciklər seli kimi deyil, istilik (infraqırmızı) şüalanma kvantları ilə verilərsə, onda

orqanizmə təsirin qeydə alınmış nəticəsi, temperaturun cəmi 0,002°S-dən də az artması ola bilər. Təbiidir ki, temperaturun bu qədər qalxması orqanizmin halına heç bir təsir göstərə bilməz. Bu “energetik paradoks” ionlaşdırıcı şüaların toxumalarda “itən” enerji kəmiyyəti ilə şüalanmanın səbəb olduğu bioloji nəticələr arasındakı uyğunsuzluğu göstərir.

Deməli, ionlaşdırıcı şüalanmanın dozasının udulması faktını başa düşmək üçün əvvəlcə ionlaşdırıcı şüalanma enerjisinin maddənin atom və molekullarına verilməsi ilə nəticələnən elementar fiziki proseslərə baxmaq lazımdır. Sonra isə onların bioloji mühitlərdə baş berən proseslər üçün əhəmiyyətlərini təyin etmək vacibdir.

### 6.6. Müxtəlif növ ionlaşdırıcı şüaların nisbi bioloji effektivliyi

Müxtəlif bioloji obyektlərdə ionlaşdırıcı zərrəciklərin müxtəlif tiplərinin effektivliyi müqayisə edilmişdir. Məməlilər üzərində aparılan təcrübə zamanı effektivlik meyarı kimi şüalanmaların ölümcül təsiri və şüa kataraktlarının və bədxassəli şişlərin əmələ gəlməsi, yaşama müddətinin azalması kimi müxtəlif effektlər əsas götürülüb. Hüceyrə suspensiyalarını şüalandırarkən, bərabər dozalarla ionlaşdırıcı zərrəciklərin müxtəlif növləri tərəfindən verilən radiasiyanın təsiri zamanı hüceyrələrin yaşama qabiliyyətini qiymətləndirərək, şüalanma yolu ilə induksiya edilmiş xromosom aberrasiyası və mutasiyalarının sayını hesablamışlar.

Bu və digər elmi təcrübələr ionlaşdırıcı şüaların müxtəlif növlərinin effektivliyini kəmiyyətcə qiymətləndirməyə və əmsal tətbiq etməyə imkan verir. Bu əmsal hər konkret bioloji sistem üçün müəyyən edilmiş standart şüalanma ilə müqayisədə şüalanmanın verilmiş növünün effektivliyini göstərən – nisbi bioloji effektivlik (NBE) əmsalıdır. NBE başlanğıc hissəsi “mütləq” bioloji effektivlikdən (bu termin çox nadir hallarda işlənir) onun nisbi kəmiyyətinə keçidini göstərən nisbətə müəyyənləşdirilir.

$$\text{NBE} = \frac{\text{tədqiq edilən şüalanmanın bioloji effektivliyi}}{\text{= 200 keV enerjiyə malik rentgen şüalarının bioloji effektivliyi}} = \frac{\text{200 keV (Qreylərlə) rentgen şüalarının təsiri altında məlum bioloji effektin alınması üçün vacib olan udma dozası}}{\text{tədqiq edilən şüalanmanın eyni bioloji effektin (Qreylərlə) alınması üçün vacib olan udma dozası}}$$

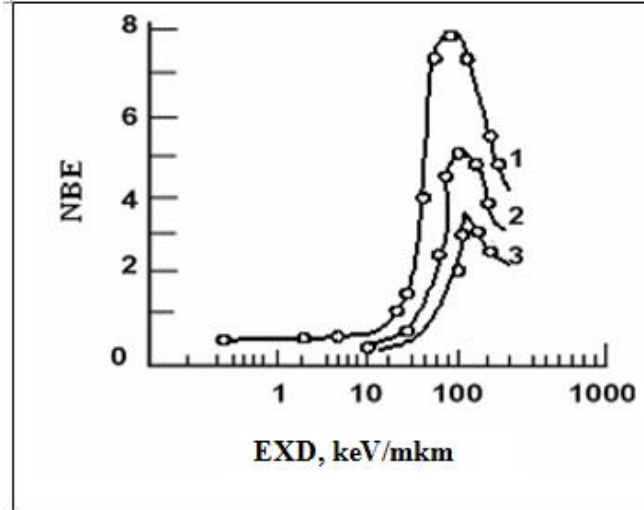
Tərifdən göründüyü kimi, burada standart kimi suda 1 mkm məsafədə 100 cüt ion əmələ gətirən 200 keV kvant enerjisi olan rentgen şüaları götürülmüşdür. Bu şüalanma üçün NBE vahidə bərabər götürülür. Qeyd etmək lazımdır ki, bəzən etalon kimi rentgen əvəzinə  $^{60}\text{Co}$  mənbəli şüalanma qəbul edilir ki, bu da NBE-də hesaba alınmayan bəzi fərqə gətirib çıxarır.

Hər tədqiq olunan sistem üçün NBE əmsalını bərabər dozada tətbiq edilmiş tədqiq edilən və standart şüalanma effektlərini müqayisə edərək tapırlar. Bu zaman NBE-nin qiyməti şüalanmanın hansı şərtlərlə aparılmasından, məsələn, müəyyən şüalanma dozasının obyekt tərəfindən bir dəfəyə, yaxud hissə-hissə udulmasından, eləcə də, dozanın şüalanma seli sıxlığından asılı olaraq qiymətinin dəyişə bilməsini nəzərə almaq lazımdır.

Yaxşı olardı ki, şüalanmanın müqayisə olunan növləri seçilmiş test-sistemə oxşar “təsir mənzərəsinə” malik olsun. Nümunə üçün siçanlarda şüalanma kataraktasının əmələ gəlməsi meyarına əsasən neytronların NBE-nin müəyyən edilməsi üçün aparılan təcrübələrdən birinin nəticələrini nəzərdən keçirək. Məlum olmuşdur ki, 8 Qr dozada standart rentgen şüalanması siçanların 50 %-də kataraktanın yaranmasına səbəb olur. Eyni effekt 2 Qr dozada neytron şüalanması (0,5 MeV) nəticəsində də yaranır. NBE-nin əmsalı bu sistem üçün 4-ə bərabərdir. Ancaq, eyni dozada şüalanma ayrı-ayrı fraksiyalarla aparılırsa, onda NBE əmsalı nəzərə çarpacaq dərəcədə artır.

NBE-nin EXD şüalanmasından səciyyəvi asılılıq qrafiki şəkil 1-də təsvir edilmişdir. Şəkildən görünür ki, şüalanmanın EXD-nin (0,2-dən 100 keV/mkm-ə qədər) geniş diapazonunda EXD artdıqca ionlaşdırıcı zərrəciklərin NBE –də artır. Beləliklə, radiasiyanın bioloji təsirinin effektivliyi üçün ionlaşdırıcı zərrəciklərin yolu boyu ionların paylanması sıxlığının əsas rola malik olması təcrübədə təsdiq edildi.

EXD 90-100 keV/mkm-dən yüksək qiymətlərdə NBE-nin EXD-in onluq laqorifmasından asılılıq əyrisi maksimum həddə çatır və sonra azalma fazasına keçir (şəkil 6.6.1). Ehtimal olunur ki, bu EXD 100 keV/mkm qiymətində ionlaşmanın, hüceyrədə onun məhvi üçün kifayət edən, “böhran” sayı yaranır. İonlaşdırma sıxlığının sonrakı artırılması effektiv deyil.



**Şəkil 6.6.1. İnsan böyrəyi hüceyrələrinin kulturada yaşaması meyarına əsasən şüalanmanın NBE-nin EXD-in onluq laqorifmasından asılılığı. 1, 2, 3 – dozalarla şüalanmanın nəticəsidir ki, burada sağ qalmış hüceyrələrin payı 0.8, 0.1 və 0.01 təşkil edir.**

Beləliklə, radiobioloji təcrübələrdə müxtəlif kəmiyyətli EXD-ı, deməli NBE-i şüalanmalardan istifadə olunması mümkündür. Bunun üçün müəyyən yüklü və sürətli (yəni enerjili) ionlaşdırıcı zərrəciklərin seçilməsi vacibdir. Uducu atomların ionlaşdırıcı zərrəciklərlə bir-birinə təsiri mexanizminin məlum olması şüalanmış bioloji substratda ionlaşma mexanizmlərinin xarakteri haqqında fikir söyləməyə imkan verir. Bu isə radioterapiyada ionlaşdırıcı şüaların tətbiqində müxtəlif bioloji obyekt və sistemlərin şüalanmasının optimal rejimini müəyyən edərkən vacibdir.

### **6.7. Bioloji effektin şüalanmanın udulma dozasından asılılığı.**

#### **Doza effektivliyi**

Hələ radiobiologiyanın inkişafının başlanğıc mərhələsində aparılan tədqiqatlar müxtəlif çoxhüceyrəli orqanizmlərin və hüceyrələrin radioaktiv şüalarla məhv edilməsinin kəmiyyətə ümumi şəkildə mənərəsinin müəyyənləşdirilməsinə imkan vermişdi. Tədqiqatçılar böyük maraqla bioloji obyektləri "rentgenləşdirməyə" məruz edirdilər. Onlar qeyd edirdilər ki, şüalanma nəticəsində hüceyrələrin bölünməsi tormozlanmaya məruz qalır, artım və inkişafın anomallığı yaranır, cinsi və digər orqanların atrofiyası baş verir. Toxumluqların və yumurtalıqların degenerasiyası, müxtəlif orqanizmlərin məməlilər də daxil olmaqla məhv olması, radiasiyanın digər blastomogen təsirləri zəif formada müşahidə olunur. Hələ XX əsrin əvvəllərində hüceyrələrin şüalanmaya qarşı

müxtəlif reaksiyaları artım və bölünmənin ləngiməsindən tutmuş tam dağılması və lizisə qədər təsvir edilirdi . Effektin təzahürü şüalanma dozası və obyektin fizioloji halından, genetik quruluşundan və s. kimi xüsusiyyətlərindən asılı olmuşdur.

Ciddi kəmiyyət təcrübələri ilk dəfə 20-ci illərin axırlarında aparılmışdır. Buna iki səbəb var idi. Birincisi, rentgenin ekspozisiya dozasının vahidi kimi götürülməsi və şüalanmanın dozimetriyasında ionlaşdırma metodunun geniş vüsət alması idi. Bunun sayəsində təcrübə obyektlərin şüalandırılması ciddi şəkildə dozalaşdırıla və təcrübə şəraitləri dəfələrlə təkrarlana bilər. İkincisi, kəmiyyət təcrübələri üçün radiobioloqlar bircins hüceyrələrin generasiya klonlarını, viruslu zərrəcikləri, makromolekul preparatlarını (yəni elə sistemləri ki, onlarda verilmiş dozada vahid obyektin şüalanmanın təsirinə reaksiyasını asan təyin etmək olsun) istifadə etməyə başlaması idi.

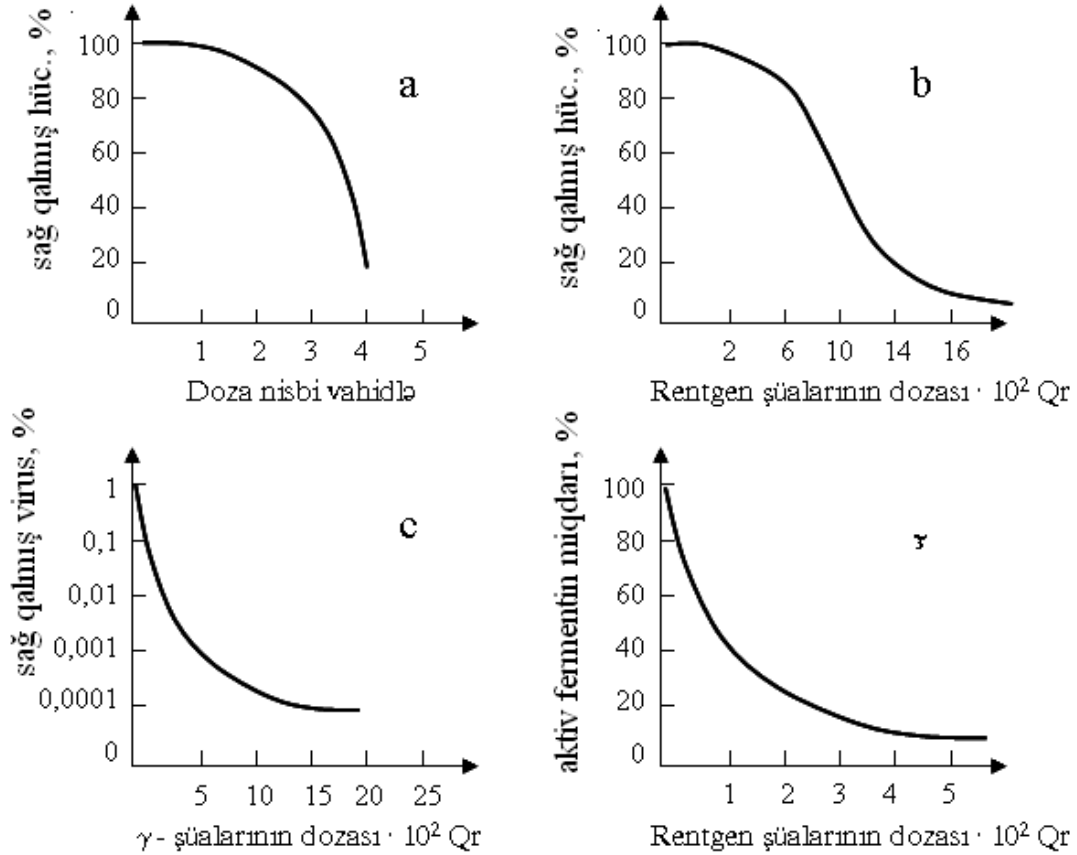
Hələ ilkin radiobioloji tədqiqatlarda ən mühüm qanunauyğunluq- hüceyrələrin şüalanmaya olan reaksiyasının ehtimal təbiətli olması müşahidə olunurdu. Hüceyrələrin məhv olan hissələrinin şüalanma dozası kəmiyyətindən asılılığı qiymətləndirilərkən məlum oldu ki, müxtəlif birhüceyrəli obyektlər şüalanmanın hətta ən az dozasında belə məhv olurlar. İonlaşdırıcı şüaların dozası artırıldıqca məhv olan hüceyrələrin sayı da artır. Lakin, şüalanmanın hətta ən yüksək dozalarında belə hüceyrələrin müəyyən hissəsi yaşama qabiliyyətlərini saxlayırlar.

Təqdirə layiq faktlardan biri odur ki, şüalanma dozası artdıqca, effektin təzahür dərəcəsinin deyil (ayrıca bir hüceyrənin zədələnmə dərinliyi), şüalanmış populyasiyada hüceyrələrin ölümcül zədələnmiş hissəsinin artması tədqiq edilirdi. Sağ qalmış hüceyrələrin şüalanmanın doza kəmiyyətindən asılılığını əks etdirən tipik qrafik əyrilərinin nümunələri şəkil 6.7.1-də göstərilmişdir.

Bu əyriləri qurmaq üçün verilmiş növün müəyyən sayda obyektlərini dozanın geniş diapozonunda şüalandırırdılar; şüalanmadan sonra hər dozada, şüalanmadan əvvəl onların ümumi sayına nisbətə əvvəlki keyfiyyətlərini saxlayan obyektlərin sayını müəyyənləşdirirdilər.

Şəkil 6.7.1-də təsvir edilmiş "doza-effekt" əyriləri ibtidai orqanizmlər, tək hüceyrəli, virus və fermentlərlə aparılan təcrübələr əsasında müxtəlif müəlliflər tərəfindən alınmışdır. Obyektlər müxtəlifdir, istifadə olunmuş şüalanma dozasının diapazonları fərqlidir, lakin bütün hallarda maraqlı qanunauyğunluq müşahidə

olunur: artıq çox kiçik dozalarda şüalanma zamanı<sup>2</sup> inaktivləşmiş orqanizmlər, hüceyrələr, virus hissəcikləri və ya makromolekullar aşkar edilir. Yüz və min dəfələrlə yüksək dozalarda isə hələ də özünün ilkin bioloji keyfiyyətlərini qoruyub saxlayan, yəni, şüalanmadan zədələnməyən obyektləri aşkar etmək mümkün olur. (lakin, nəticə etibarilə bütün əyrilər "0" nöqtəsinə çatır).



**Şəkil 6.7.1. Yekun bioloji effektlərin şüalanma dozəsindən asılılığı: a) şüalanmadan 2 saat sonra *Colpidium colpoda* infuzorunun məhvi; b) aerob şəraitində şüalanmadan sonra askarid yumurtalarının məhvi; c)  $\gamma$ -şüalarla tütün mozaikasında virusun inaktivasiyası; ç) quru ribonukleazanın inaktivasiyası**

Hüceyrələrlə təcrübələr zamanı müşahidə olunan "doza-effekt" əyrisinin mümkün "bioloji" izahı, radiohəssaslığın geniş fərdi variasiyası haqqında təsəvvürlərə əsaslanma bilər. Həqiqətən, farmakoloqlar yaxşı bilirlər ki, heyvan və hüceyrələrə zəhərlərin təsiri zamanı S-şəkilli "doza-effekt" əyriyə onların

<sup>2</sup> Hal-hazırda hamıya məlumdur ki, kiçik dozalarla şüalanmada daha mürəkkəb, monoton olmayan asılılıq müşahidə olunur.



zəhərli agentin təsirinə olan müxtəlif fərdi dayanıqlığı ilə bağlıdır. Müəyyən hədd dozaya qədər bütün orqanizmlər zəhərin təsirinə davam gətirirlər; müəyyən həddi keçdikdən sonra isə məhv olmuş fərdlərin sayı kəskin şəkildə artır. Zəhərin bir qədər yüksək dozasında isə 100%-li ölüm effekti müşahidə edilir. Fərdi müxtəliflik nə qədər təzahür edirsə, "doza-effekt" əyrisinin meyilliyi bir o qədər artır.

Lakin radiasiya təsiri zamanı belə izahat bu günə qədər çox da inandırıcı deyil. Birincisi, inandırıcı deyildir ki, genetik cəhətdən bircinsli populyasiyada hüceyrələrin şüalanmaya qarşı davamlılığı on və min dəfələrlə fərqlidir. İkincisi isə, "doza-effekt" əyrisində dəqiq hədd yoxdur. Hətta az dozalarda şüalanma hüceyrələrin bir hissəsini öldürür, yüksək dozalarda isə hələ də sağ qalan hüceyrələr müşahidə edilir. Hesab edilir ki, hüceyrələrin quruluşunda və ya maddələr mübadiləsində onları radiohəssaslıq baxımından bir-birindən minlərlə dəfə fərqli edəcək müxtəliflik ola bilməz. Bununla belə fərz olunur ki, eyni tip hüceyrələrdə maddə quruluşu və ya mübadiləsində elə fərq yoxdur ki, bu onları radiohəssaslığa görə min dəfələrlə fərqləndirsin. Lakin bu nəticədə hüceyrələrin dövrünün müxtəlif mərhələlərində fiziki halı, fizioloji funksiyaların reallaşmasında müxtəlif dərəcədə həssaslıq, qidalı mühitin mikroobyektlərindən qidalanma halı ionlaşdırıcı şüalanma selinə nəzərən istiqamətlənmənin müxtəlifliyi və s. nəzərə alınmamışdır.

Şüalanma zamanı eyni fiziki-kimyəvi xassələrə malik olan ribonukleazanın makromolekulları arasında bir sıra molekullar çox az dozalarda katalitik aktivliyini itirir, digər molekullar şüalanmaya məruz qalan obyektin özünün xüsusiyyətləri ilə əlaqədar olaraq min dəfələrlə çox dozalarda belə aktivliyini saxlayır. Hüceyrələr halında olduğu kimi, bu halda da fermentin müxtəlif molekullarının mövcudluğu və funksional fəallığı, onların "yaşı" davamlılığının müxtəlifliyində nəzərə alınmır. Fermentlər müxtəlif yaşlı hüceyrələrdən alınır, müxtəliflik isə molekulların tədricən "qocalmasında" onların ilkin "sərtlik" dərəcəsinin dəyişməsində ionlaşdırıcı radiasiyaya təsirinin molekulların kimyəvi davamlılığına nəzərə çarpacaq təsir göstərən atomlararası kimyəvi əlaqələrin möhkəmliyinin ilkin halında özünü göstərir.

Nəzərdən keçirilən "doza-effekt" əyrləri ionlaşdırıcı şüaların müəyyən miqdarda enerjisini udan obyektlərin hansı hissəsinin inaktivləşməsini göstərir.



Fərz edək ki, elə bu sistem (hüceyrələrin suspenziyası, makromolekul və ya viruslu zərrəciklər preparatı) enerjini başqa yolla, məsələn, hər hansı istilik mənbəyi tərəfindən qızdırılaraq alır. Bu zaman "doza - effekt" əyrisi başqa şəkil alır. Müəyyən  $T_1$  temperaturuna qədər heç bir inaktivləşmiş obyekt müşahidə olunmur; bu hədd temperaturundan sonra zədələnmiş obyektlərin sayı maksimuma çatır, əgər termoinaktivasiya prosesi dönməyəndirsə, onda müəyyən  $T_2$  temperaturunda biz bir dənə də olsa zədələnməmiş virus, hüceyrə və ya makromolekul müşahidə etməyəcəyik.

Effektin şüalanma dozasından asılılıq əyrilərinin müşahidə edilən növünün izahını ionlaşdırıcı şüalanmaların təsiri xüsusiyyətlərində, onların bioloji obyektə enerjini ötürməsi üsulunda, yəni, "doza-effekt" təcrübi əyrilərinin digər biofiziki izahında axtarmaq lazımdır. O, bu prinsiplərə - ionlaşdırıcı şüalanmaların diskret təbiəti haqqında təsəvvürlərə və hüceyrədaxili molekulyar strukturlara enerjinin ötürülməsinin ehtimalı xarakterinə əsaslanır.

### **6.8. Hədəfə düşmə prinsipi və hədəf konsepsiyası**

Radiobioloji effektlərin təhlili üçün C. Krouter, D.Lİ, K.Tsimmer, N.V.Timofeyev-Ressovski və başqaları tərəfindən hədəfə düşmə və hədəf konsepsiyası ya da, çox vaxt adlandırıldığı kimi hədəf "nəzəriyyəsi" işlənilib hazırlanmışdır.

1924-cü ildə C.Krouter "hədəfə düşmə" nəzəriyyəsini formalaşdırmışdır. Hədəfə düşməni şüalandırılmış obyektə ionlaşma aktının yaranması hesab edən müəllif fərz edir ki, qeydə alınmış effekt hüceyrə daxilində müəyyən həssas həcm tutan, hədəf dairəsində ionlaşmanın (hədəfə düşmənin) müəyyən böhran sayı ilə bağlıdır. Məlum olmuşdur ki, hədəfin parametrləri sentriol və nüvəciklərin ölçüləri ilə müqayisə oluna bilər. O vaxtdan etibarən radiobiologiyada hədəfə düşmənin statistik prinsiplərə əsaslanaraq hədəfin fəal axtarışına başlandı. Bu, hüceyrələrin ölümcül zədələnməsində nüvə və nüvədaxili irsi strukturların aparıcı rola malik olması nəticəsinə gətirib çıxardı.

Ümumi şəkildə "hədəfə düşmə" prinsipinə əsaslanan kəmiyyət təhlili ondan ibarətdir ki, təcrübə zamanı alınan "doza-effekt" əyriləri aşağıdakı fiziki müddəalara əsasən şərh edilir:

- ionlaşdırıcı şüalar enerjini diskret şəkildə daşıyırlar;

- təsir (hədəfə düşmə) aktları bir-birindən asılı deyillər və Puasson paylanmasına tabedirlər;
- tədqiq edilən effekt o zaman yaxşı müşahidə olunur ki, heterogen biloloji strukturun bəzi həssas nahiyyələrinə (hədəfə) dəymənin sayı ən azı  $n \geq 1$  təşkil etsin.

Sadə “təzkərbəli” dəymə halına, yəni müəyyən minimal enerji miqdarının birdəfəlik verilməsinin dəymə qəbul edilən hala baxaq. Ötürülən enerji ("hədəfə düşmə" enerjisi) şüalandırılan sistemin spesifikliyindən asılı olan zədələnmənin xarakterini müəyyən edir, yəni sınaqdan keçirilən effekt, müəyyən minimal enerji miqdarı həssas sahə-hədəf tərəfindən udulduğu zaman baş verir.

Fərz edək ki, şüalandırılan sistem hər biri S kəsikli və V həcmli hədəfə malik  $N_0$  sayda obyektlərdən təşkil olunmuşdur və obyektin inaktivləşməsi üçün sıx ionlaşdırıcı zərrəciklər treki S kəsikli hədəfdən keçməlidir. Bu hadisəni hədəfə düşmə adlandıracağıq.

Bu fərziyyə müəyyən fiziki mənaya malikdir. Belə ki, məsələn, 2,5 MeV enerjili  $\alpha$ -zərrəciyi 1 mkm yolda 3000 cüt ion əmələ gətirir. Trek boyunca ionların qeyri-bərabər paylanmasını nəzərə almasaq, hətta qalınlığı  $10^{-3}$  mkm olan hədəfdə zərrəciyin treki hədəfin hüdudlarında olduqda belə bir neçə ionlaşma baş verir. Əgər zərrəciklərin trayektoriyası təsadüfən və bir-birindən asılı olmayaraq obyektin en kəsiyi boyu paylanarsa, onda obyektin hüdudları çərçivəsində hədəfə n saylı düşmə ehtimalı aşağıdakı tənliklə təsvir edilir:

$$P(n) = \frac{\alpha^n e^{-\alpha}}{n!} \quad (6.8.1)$$

burada  $\alpha$  - hədəfə düşmənin orta sayıdır. Əgər F – flyuens, yəni vahid sahədən keçən zərrəciklərin orta sayı, S - hədəfin kəsiyidirsə, onda  $\alpha = SF$  alırıq.

Çox az şüalanma dozasında da zərrəciyin bir hədəfdən keçməsi ehtimalı vardır. Zərrəciklər selinin (yəni şüalanma dozasının) artırılması ilə obyektə hədəfə düşmənin sayı artır.

Əgər  $N_0$ - şüalandırılmış sistemdə obyektlərin ümumi sayı, N-isə şüalanmadan sonra əvvəlki xüsusiyyətlərini qoruyub saxlamış obyektlərin sayıdırsa, onda  $N/N_0$  kəmiyyəti hədəfə düşməmə ehtimalına uyğun gəlir ( $n=0$ ). Onda  $n=0$  halı üçün ( $0!=1$  hesab olunduqda) yuxarıdakı tənliyə əsasən

$$\frac{N}{N_0} = \frac{(SF)^0 e^{-SF}}{0!} = e^{-SF} \quad (6.8.2)$$

düsturunu alırıq.

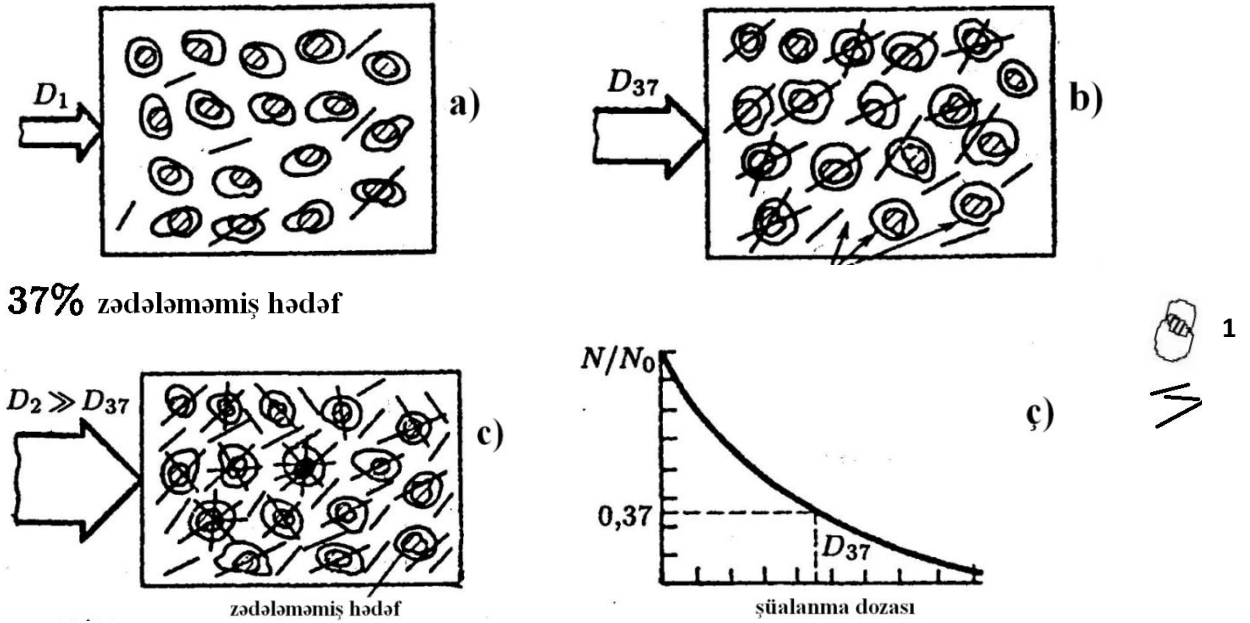
Bəzi şüalanma dozalarında SF= 1 şərti ödənilir ki, bu da hədəfə düşmənin orta sayının hədəflərin sayına bərabər götürülməsi hadisəsinə uyğun gəlir. Əslində isə elə hal mümkündür ki, hədəflərin bir hissəsi təkrar “düşməyə” məruz qalmış, bəzi hədəflərə isə bir dəfə də olsun düşmə baş verməmişdir. Puassonun statistikasına əsasən SF=1 olduqda real olaraq 63% hədəf “düşməyə” məruz qalır, 37% isə zədələnməmiş qalır. Həqiqətən, qeyd etdiyimiz düstura SF=1 qiyməti qoyularsa, onda

$$\frac{N}{N_0} = e^{-SF} = e^{-1} = 0,37 \quad (6.8.3)$$

düsturu ilə zədələnməmiş obyektlər 37 % təşkil edən halda şüalanma dozasını da müəyyən etmək olar, yəni  $N/N_0 = 0,37$ . Bunun üçün şüalanma dozası ilə flyuens və şüalanma dozasının arasındakı  $D = 1,602 \cdot 10^{-10} \text{LF}$  münasibətindən istifadə edilir. Burada L-orta EXÖ olub  $\text{MeV} \cdot \text{q}^{-1} \text{sm}^2$ -lə ölçülür.

$N/N_0$  nisbətini təcrübədə çox asanlıqla müəyyən etmək olar: bu "sağ qalmış" obyektlərin, bu obyektlərin şüalanmadan əvvəlki ümumi sayına olan nisbətidir. Şüalanmanın hansı dozasında obyektlərin 37 %-nin sağ qalmasını bilərək, yəni  $N/N_0 = 0,37$  (bu şüalanma dozasını  $D_{37}$  simvolu ilə işarələyirlər), və  $D_{37}$  dozasına  $SF_{37} = 1$ ,  $S = 1 / F_{37}$  formulu ilə təyin olunan  $F_{37}$  flyuens uyğun gəldiyini qəbul edərək, hədəf kəsiyini müəyyən edə bilərik.

Şəkil 6.8.1, a-b-də zədələnmiş hədəflərin sayının şüalanma dozasından asılılığını təsvir edən sxem verilmişdir. Şəkildən görünür ki, hətta ən kiçik şüalanma dozasında belə zərrəciklərin bir hissəsi hədəfdən keçir və onların inaktivləşməsinə səbəb olur. Doza artdıqca zədəyə məruz qalmış obyektlərin sayı təxminən xətti qanunla kəskin artır, sonra isə artıq zədələnmiş hədəflərdən zərrəciklərin təkrar keçməsi ehtimalı vardır.  $D_{37}$  dozada zərrəciklərin ümumi sayı hədəflərin sayına ( $SD=1$ ) uyğun gəlir, 63% hədəflərin 2 və daha artıq sayda hədəfə “düşməyə” məruz qaldığı halda 37% obyektlər zədələnməmiş qalır (şəkil 6.8.1,3 b). Hətta ən böyük şüalanma dozasında belə şüalanmadan zədələnməyən obyektlər qalır. Sağ qalmış hüceyrələrin doza kəmiyyətindən asılılıq əyrisi şəkil 6.8.1,3 ç-də verilmişdir.  $N/N_0 = e^{-SF} = e^{-D_{37}}$



**Şəkil 6.8.1. Zədəyə məruz qalmamış hədəflərin sayı ilə ionlaşdırıcı şüaların udulmuş dozası arasındakı asılılıq: 1- S kəsikli hədəfi olan obyekt; 2- zərrəciyin treki. a-kiçik şüalanma dozasında hədəfdən keçən zərrəciklər; b- $D_{37}$  dozada zərrəciklərin ümumi sayı hədəflərin sayına uyğundur, 63% hədəflərin 2 və daha artıq sayda hədəfə “düşməyə” məruz qaldığı halda 37% zədələnmiş hədəflər; c-böyük şüalanma dozasında zədələnmiş hədəflər; ç-sağ qalmış hüceyrələrin dozadan asılılıq əyrisi.**

Analoji mühakiməni şüalandırılan obyektin bütün həcmi boyu tək-tək yerləşmiş ionlaşdırma aktı yaradan rentgen və ya  $\gamma$  -şüalanmaların təsiri zamanı "birzərbəli proseslər" in təhlili üçün işlətmək olar. Bu halda hədəfin daha bir vacib olan parametrini-onun həcmi müəyyən etmək olar.

Tutaq ki, sistemdə V həcmli hədəfi olan  $N_0$  obyektləri mövcuddur və inaktivləşmə üçün bu hədəfin həddləri çərçivəsində birdəfəli ionlaşdırma kifayətdir. Əgər ionlaşdırma aktı puasson paylaşdırmasına tabedirsə, onda onun hədəfə düşmə ehtimalı

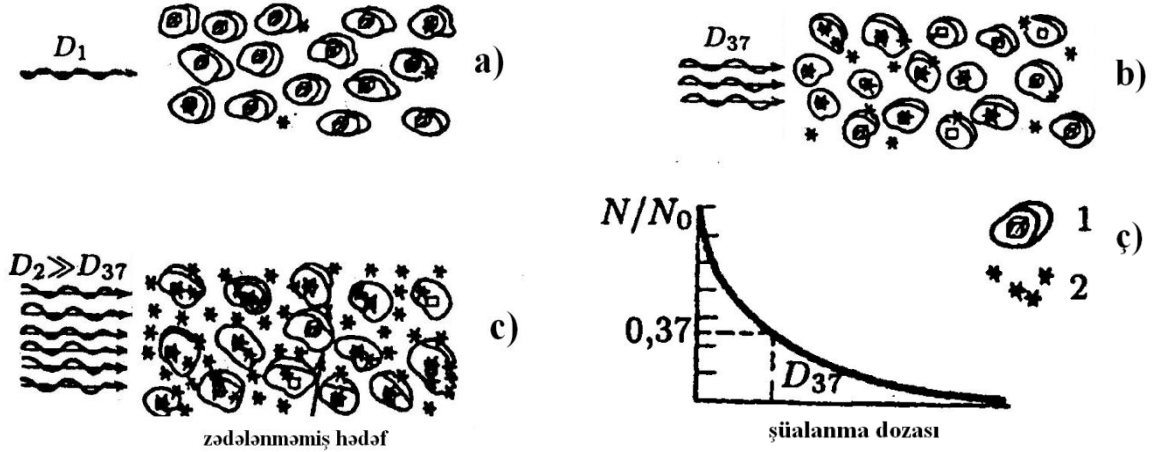
$$P(n) = \frac{\alpha^n e^{-\alpha}}{n!} \tag{6.8.4}$$

tənliyi ilə hesablanır. Burada  $\alpha$  - dozaya mütənasib olan hədəfə düşmənin orta sayıdır, yəni  $\alpha = \nu D$ ,  $\gamma$  əmsalın mənası o vaxt məlum olacaq ki, eksponent

göstəricisində fiziki olaraq ölçüsüz kəmiyyət\*<sup>3</sup> olan qanundan istifadə olunsun. n=0 olduqda sağ qalmış obyektlər

$$\frac{N}{N_0} = \frac{(vD)^0 e^{-vD}}{0!} = e^{-vD} \quad (6.8.5)$$

nisbəti ilə müəyyənləşdirilir.



**Şəkil 6.8.2. Zədəyə məruz qalmamış hədəflərin sayı ilə  $\gamma$  və rentgen şüalarının dozası arasındakı asılılıq. 1-V həcmli hədəfi olan obyekt; 2-ionlaşma aktları. a-b-c şüalandırılmış sistemdə ionlaşdırmanın sayı artdıqca (yəni, ionlaşdırıcı şüaların dozası artdıqca) zədələnmiş obyektlərin sayının necə artdığı göstərilmişdir. ç-zədələnmiş  $N/N_0$  obyektlərin nisbi sayı ilə udulmuş doza arasındakı asılılıq.**

Sıx ionlaşdırmada olduğu kimi, ən az dozada ən azı hədəflərdən birində ionlaşdırmanın yaranması ehtimalı var.  $D_{37}$  dozada isə ionlaşdırma ehtimalı demək olar ki, hədəflərin sayına bərabər olur. Zədələnmemiş  $N/N_0$  obyektləri ilə udulmuş doza arasındakı asılılıq eksponensialdır (şəkil 6.8.5, ç).  $D_{37}$  doza

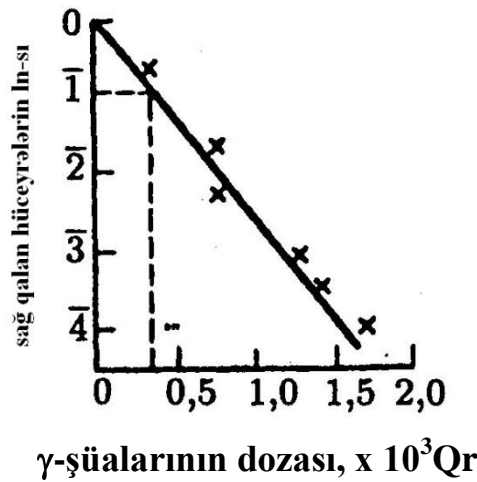
<sup>3</sup> Təəssüf ki, bu sadə riyazi qanun hədəf nəzəriyyəsi haqqında bir çox elmi əsərlərdə nəzərə alınmamışdır. Burada dərəcə göstəricisinin və ya loqarifma işarəsi altına müxtəlif fiziki ölçü vahidləri qoyulurdu. Lakin verilmiş sadə qanundan istifadə etməklə çətinlik çəkmədən müxtəlif müəlliflər tərəfindən yol verilən səhvləri tapmaq olar. Hədəf nəzəriyyəsinin

baniləri  $\frac{N}{N_0} = 1 - e^{-vD} \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(vD)^k}{k!}$  nisbətinin əmsalını hədəfin həcmi V-nin dozaya hasili kimi

göstərdilər. Bu vaxt onlar - qeyd edirdilər ki, verilmiş halda doza 1 sm həcmdə hədəfə düşmənin sayı ilə ölçülür. Lakin dozanın təyin edilməsi dəqiqləşdirildikdən sonra Simmen və başqalarının bu haqda fikirləri yaddan çıxdı.

kəmiyyəti ilə  $\nu$  hədəfi həcminə mütənasib olan radiohəssaslıq əmsalını ( $\gamma$ ) müəyyən etmək olar.

Beləliklə,  $\nu - 1/D_{37}$  əmsalının dəqiq mənası -  $D_{37}$  orta dozasının tərs qiymətidir. Bu zaman sağ qalma ehtimalı  $e = 2,72$  dəfə azalır (yəni  $1/e = 0,37$ ). Hədəfə düşmə prosesinin "birzərbə" haqqında fərziyyəsinə əsaslanan hədəf konsepsiyası nəzəri "doza-effekt" eksponensial asılılığından xəbər verir. Təcrübənin real şəraitində belə asılılığı makromolekul, virus, bakterial spor, bəzi təkhüceyrəli orqanizmlərin (şəkil 6.7.1 a,ç) şüalanması zamanı müşahidə edirdilər. Şüalanma effektinin udulmuş dozadan eksponensial asılılığının mövcudluğunu aşkar etmək üçün: obyektləri dozanın geniş diapazonunda şüalandırırlar, hər doza üçün sağ qalmış  $N/N_0$  hissəni müəyyən edirlər və bu kəmiyyətin natural loqarifminin qiymətini tapırlar. Əgər  $\ln N/N_0$ -nın udulmuş dozadan asılılığını əks etdirən qrafikdə bütün nöqtələr düz xətt üzərində yerləşirsə, deməli,  $\ln N/N_0 = -\nu D$ , və ya  $N/N_0 = e^{-\nu D}$  münasibəti yerinə yetirilir.



**Şəkil 6.8.3. Tütün mozaikası virusunun  $\gamma$  şüaları ilə inaktivləşməsi. "Doza-effekt" asılılığı şəkil 2c-dəki əyridən götürülmüşdür.**

Şəkil 6.8.3-də şəkil 6.8.2, c-dən götürülmüş əyrinin yarımloqarifmik koordinatlarda çevrilməsindən alınmış effektin dozadan asılılığı göstərilmişdir. Buradan görünür ki, əvvəlki aktivliyini qoruyub saxlayan virusların miqdarı eksponensial olaraq şüalanma dozasından asılıdır, belə ki, bütün eksperimental nöqtələr düz xəttə yerləşir, yəni,  $\ln N/N_0 = \nu D$  və ya  $N/N_0 = e^{-\nu D}$  tənliyi yerinə yetirilir.



Hədəfə düşmə prinsipinə əsaslanan kəmiyyət təhlili, ionlaşdırmanın birdəfəli aktından sonra hüceyrədə güclənən fiziki-kimyəvi proseslərin təbiətini açmağa qadir deyil. Lakin o, radiobiologiyaya hüceyrənin şüalanmaya vahid reaksiyanın ehtimallı təbiəti haqqında təsəvvürləri gətirdi. "Doza-effekt" ayrılmasının korrekt təsvirinə, ayrılmanın ən vacib parametrlərinin təhlilinə, radiobioloji eksperimentin planlaşdırılması və əldə edilən nəticələrin dəqiq kəmiyyət hesablamalarına imkan yarandı.

"Doza-effekt" eksponensial asılılığı inaktivləşmənin birzərbə prosesinin yeganə olmayan meyarıdır. Əgər obyektin inaktivləşməsi üçün hədəfə həqiqətən bir dəfə düşmək kifayətdirsə, onda aşağıdakı tələblər yerinə yetirilməlidir:

1 - verilmiş dozada şüalanma nəticəsində yaranan effekt nə şüalanmanın intensivliyindən (dozamn gücündən), nə də dozanın hansı hissələrlə obyektə verilməsindən asılı deyildir.

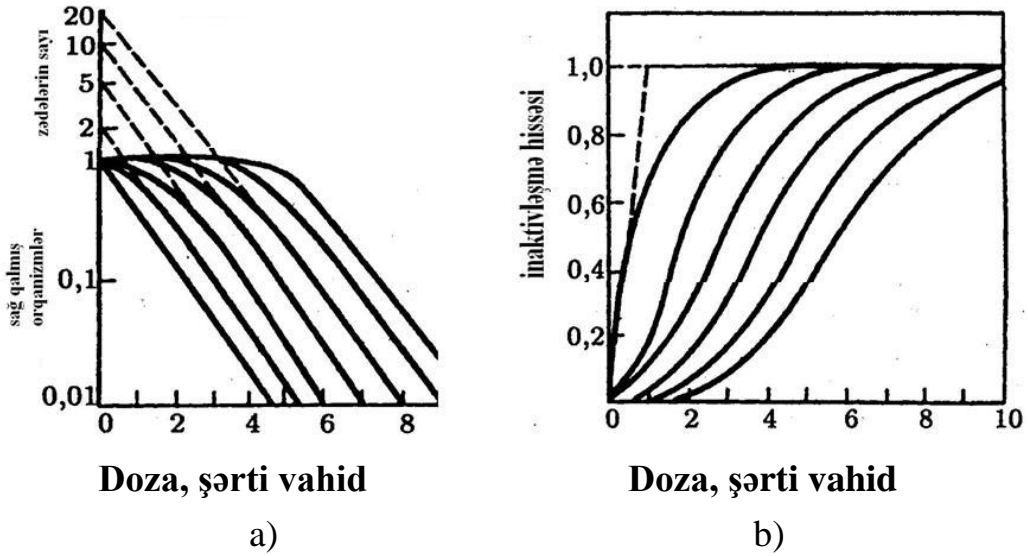
2 - eyni effektdə onu əmələ gətirən müxtəlif şüalanma dozası tək ionlaşmadan sıx ionlaşdırıcı zərrəciklərə keçən zaman artır.

Bu məhdudlaşdırıcı şərtlərin şərhini verək. Əgər birinci tələb yerinə yetirilsə, deməli yoxlanılan effekt bir neçə ardıcıl ionlaşdırmanın kumulyativ təsiri nəticəsində yaranmır (əks təqdirdə effekt ionlaşdırmanın zamanla paylaşdırılmasından asılı olardı). Şüalandırılmış obyektlərin həddlərində baş verən hər bir ionlaşdırma müəyyən effektinin yaranmasına səbəb ola bilmək ehtimalına malikdir. Lakin birzərbəli prosesdə bu ehtimallıq nə əvvəlki ionlaşdırmadan keçən zamandan, nə də sonrakı ionlaşdırmaya qədər olan zamandan asılı olmamalıdır. Deməli, verilmiş dozanın effekti yalnız onun kəmiyyəti ilə ölçülməlidir (yəni yaranmış ionlaşdırma aktının sayı ilə). Şüalandırmanın intensivliyi və zamana görə dozanın paylanması heç bir rol oynamamalıdır.

İkinci tələbin yerinə yetirilməsi göstərir ki, sıx ionlaşdırıcı şüalanmalar tək-tək ionlaşdırıcı şüalanmalara nisbətən az effektlidir. Doğrudan da, əgər birdəfəli ionlaşma yoxlanılan (sınaqdan keçirilən) effektin yaranması üçün kifayətdirsə, ondə vahid yolda daha çox sayda ionlar əmələ gətirən zərrəciklər hədəfin həddləri daxilində "lazım olmayan" çoxlu sayda ionlaşma yaradacaqdır. Tək-tək ionlaşdırıcı şüalanmalar bir-birindən xeyli aralı olan ionların sıxlaşdırılmasını generasiya edir və kiçik ölçülü hədəfin həddlərində bir neçə ionlaşmanın

yanarması ehtimalı çox azdır. Udulmuş dozanın qiyməti vahid həcmdə şüalanmanın verilmiş növündən yaranmış ionlaşdırmanın ümumi sayını müəyyən edir. Birzərbəli prosedə sıx ionlaşdırıcı şüalanma nəticəsində yaranmış ionlaşmaların çoxu "faydasız"dır. Buna görə də bərabər dozada, yəni ionlaşmanın ümumi bərabər saylarında tək-tək ionlaşdırıcı şüalanmalar daha effektivdir. Əksinə, əgər testləşdirilmiş effekt hədəfin həddləri çərçivəsində çoxsaylı ionlaşdırma nəticəsində baş vermişdirsə (inaktivləşmənin çoxzərbəli mexanizmi), onda yüksək sıxlıqlı ionlaşdırmaya malik zərrəciklər təkionlaşdırıcı zərrəciklərə nisbətən daha effektiv olacaqdır.

İnaktivləşmənin çoxzərbəli mexanizmində "doza-effekt" əyriləri birzərbəli prosedə müşahidə olunan eksponensial doza əyrilərindən fərqlənirlər. Yarımloqarifmik miqyasda  $n=2, 3, \dots, k$  olanda doza əyriləri ailəsi şəkil 6.8.4-də verilib.



Şəkil 6.8.4. Bir neçə hədəfə düşmə nəticəsində inaktivləşmiş obyektlər üçün yaşama qabiliyyətinin nəzəri əyriləri: a) yarımloqarifmik miqyasda; b) adi miqyasda. İnaktivləşmə prosesinin çox zərbəliliyi şəkil (a)-da göstərilmişdir.

Hədəfin "zərbəliliyi" nə qədər çox olursa əyrinin daha üfqi, ilkin hissəsi ("çiyin") gözə çarpan olur. "Çiyin" in ardınca mailliyi müvafiq təkzərbəli əyrinin mailliyi ilə üst-üstə düşən düzxətli hissəyə keçid başlanır. İnaktivləşmənin çoxzərbəli mexanizmində doza əyrisinin görünüşü belə müəyyən edilir; kiçik dozalarda çox az sayda obyektlər tələb olunan hədəfə düşməyə məruz qala bilər. Yerdə qalanlar isə  $K-1$ -dən çox olmayan hədəfə düşməyə məruz qala bilər. Hədəfə dəymə  $K-1$ -ə çatdıqda obyektlərin hamısında və ya onların çox

hissəsində elə vəziyyət yaranır ki, axırını K-1 hədəfə düşmə yoxlanılan effektdə gətirib çıxarır. Bu dozadan başlayaraq doza birzərbəli prosesə xas olan görünüş alır.

Formal olaraq belə ayrılır 0, 1, 2, ..., n-1 hədəfə dəyməyə məruz qalan obyektlərin toplanması zamanı alınabilir; Puassonun tənliyinə əsasən onların dəqiq sayı

$$\frac{N}{N_0} = 1 - e^{-\nu D} \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\nu D)^k}{k!} \quad (6.8.6)$$

münasibəti ilə təyin olunur, yəni 0-dan n-1-ə qədər dəymələrə məruz qalan sağ qalanlarda isə hüceyrələrin payı

$$\frac{N}{N_0} = e^{-\nu D} \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\nu D)^k}{k!} \quad (6.8.7)$$

düsturu ilə müəyyən edilir. Burada N-sağ qalan, N<sub>0</sub> -isə şüalanmış məcmuu obyektlərdə fərdlərin ümumi sayıdır. Təkrərbəli proseslər üçün tənliyi asanlıqla

$$P(n) = \frac{\alpha^n e^{-\alpha}}{n!}$$

münasibətində n=1 qoymaqla almaq olar. α-şüanın dozasına mütənasib olan hədəfə dəyən zərbələrin sayının orta qiymətidir, yəni α=γD.

Hədəfə dəymə prinsipi və hədəf konsepsiyası əsasında təcrübədə alınmış "doza-effekt" ayrısını təhlil etmək olar. Obyektin növündən və şüalanmanın xarakterindən asılı olaraq sadə eksponentdən çiyinin eni müxtəlif olan siqmoidə qədər doza ayrıləri alınır.

Birzərbəli radiobioloji reaksiyalar formal təhlil üçün daha etibarlıdırlar, burada hədəfə dəyməyə hədəf hədudlarında tək-tək ionlaşma və yə ionlar dəstəsi xidmət edir. Burada müxtəlif EXÖ qiymətli şüalanma üçün "doza-effekt" ayrıləri məlum olduqda, ionlaşma nəticəsində zədələnməsi qeydə alınan bioloji effektdə gətirib çıxaran ibtidai bioloji strukturların sayı və ölçülərini əks etdirən hədəflərin sayı və ölçülərini hesablamaq olar. Hədəfə dəymə prinsipinin belə tətbiqi ilk dəfə olaraq makromolekul, virus, genlərin ölçülərini təyin etməyə, bakteriya sporlarının daxili quruluşu haqqında məlumat almağa imkan verdi.

### **6.9. İonlaşdırıcı şüaların təsiri zamanı makromolekulların inaktivləşməsi**

Radiasiya-biofiziki tədqiqatların əsas məqsədi enerjinin udulmasından hədəfin zədələnməsinə, sonradan isə bütünlüklə şüalandırılmış obyektin dəyişməsinə səbəb olan hadisələrin ardıcillıq zəncirini açmaqdan ibarətdir. Hüceyrədə diskret udulmuş yüksək enerjinin qiymətindən və ionlaşdırıcı şüaların seçici təsirinin olmamasından dolayı, ionlaşdırıcı şüalar istənilən molekul, istənilən bioloji sistemin dəyişməsinə törədə bilər. Radiasiya biofizikası üçün əsas çətinlik hüceyrədə şüa zədələnməsinin formalaşmasında aparıcı “fıtil” mexanizminin, və “doza-effekt” asılılığını əmələ gətirən hadisələrin mürəkkəb zəncirində səbəb-nəticə əlaqələrinin təyin edilməsidir. Yəqin ki, radiasiya effektlərinin öyrənilməsində bioloqları maraqlandıran ən sadə makromolekulların və yaranan dəyişikliklər ardıcillığının qiymətləndirilməsindən başlamaq məntiqli cəhətdən düzgün olardı. Lakin bu zaman biz müşahidə olunan dəyişiklərin daha mürəkkəb sistemlərdə, məsələn şüalanmış hüceyrədə və ya sadəcə şüalanmış məhlullarda eynilə təzahür etməməsindən sığorta olunmayacağıq. Bunu qabaqcadan bilmək və hər halda radiasiya biofizikası tədqiqatlarının çətin, bununla yanaşı çox maraqlı yolunda ilk addımları atmaq lazımdır.

Makromolekulların şüalanması nəticəsində onların bioloji funksiyaları tamamilə və ya qismən itə bilər. Bu zaman molekulların ionlaşdırıcı radiasiya ilə inaktivləşməsindən danışılır. Makromolekulların inaktivləşməsi ionlaşdırıcı şüaların birbaşa və ya dolayı təsiri nəticəsində baş verir.

Birbaşa təsir bilavasitə şüalanma enerjisini udmuş molekulların inaktivləşməsinə səbəb olur.

Əgər molekul onun mikromühiti (məsələn, polyar və ya qeyri-polyar həlledicilər) tərəfindən şüalanma enerjisinin udulması nəticəsində yaranmış aktiv reaksiya qabiliyyətli maddələrlə zədələnməmişdirsə, onda radiasiyanın düzünə olmayan, dolayı təsirindən danışılar.

Struktur zədələnmələrinin müəyyən tipləri, məsələn, DNT molekulunda nukleotid və ya zülal molekulunda bəzi amin turşusu qalıqlarının dağılması müvafiq molekulların funksional xüsusiyyətlərinin dəyişməsinə səbəb olur. Struktur zədələnmələri və makromolekulların inaktivləşmə xüsusiyyətləri arasında səbəb-nəticə münasibətlərinin müəyyən edilməsi bioloji aktiv molekulların şüa

zədələnməsinin biofiziki təhlilinin yekun mərhələsini təşkil edir. Bu kimi tədqiqatlar təkcə radiasiya biofizikası üçün deyil, bütünlüklə molekulyar biologiya üçün mühüm əhəmiyyətə malikdir. Belə ki, həmin tədqiqatlar ayrı-ayrı submolekulyar strukturların funksional rolunu müəyyənləşdirməyə imkan verir.

Son onilliklərdə radiasiya biofizikasının xüsusi istiqaməti – molekulyar radiobiologiya müvəffəqiyyətlə inkişaf edir. Molekulyar radiobiologiyanın əsas məqsədi biomolekulların zədələnməsinə səbəb olan radiasiya-fiziki və kimyəvi proseslərin təhlil edilməsi və eləcə də molekulyar dəyişikliklər terminlərində həyati vacib proseslərin pozulmalarının izah edilməsidir.

Molekulların şüa təsiri ilə inaktivləşməsi mexanizmlərinin biofiziki təhlili diskret enerji porsiyasının udularaq bioloji makromolekullarda zədələyici təsirlərin və bunun nəticəsi kimi həyati vacib proseslərin pozulması effektlərinin fizika və kimya terminləri vasitəsi ilə təsvirindən ibarətdir.

Birinci mərhələ - bu molekulların şüa zədələnməsi prosesinin fenomenoloji təhlilidir. O, “doza-effekt” əyrilərinin qurulması və onların əsasında makromolekulların ayrı-ayrı bioloji funksiyalarının radiohəssaslığının<sup>4</sup> öyrənilməsi ilə yerinə yetirilir.

“Makromolekulların bioloji funksiyaları” anlayışının izahında məlum qeyri-müəyyənlilik vardır. Bu da onunla bağlıdır ki, hal-hazırda biz hüceyrə və orqanizmlərin həyat fəaliyyətində verilmiş tip molekulların unikal rolunu müəyyən edən funksional əlamətləri kəmiyyətcə xarakterizə etmək imkanına malik deyilik.

Ancaq bəzi biomolekullar üçün bir sıra keyfiyyətlər tam aydınlaşdırılmışdır. Bu kəmiyyətlərə onların maddələr mübadiləsi proseslərində əhəmiyyəti, irsi keyfiyyətlərini ötürməsi və saxlanılmasını, təbii dəyişkənliyin yaranması daxildir. Fermentlərə şüalanmanın təsirini təhlil edərkən, biz hər şeydən əvvəl onların katalitik aktivliyini, substrat spesifikliyini, müvafiq ingibitor və stimulyatorlara qarşı həssaslığını, onların sterik tənzimlənməsinə təsirlərin mümkünlüyünü qiymətləndirməliyik. Əgər bu funksional əlamətlərin hansı birində neqativ şüalanma effekti qeydə alınarsa, onda biz bu hadisəni fermentin şüa inaktivləşməsi adlandıracağıq. Müvafiq biokimyəvi üsullarla inaktivləşmənin dərəcəsini kəmiyyətcə qiymətləndirmək olar.

---

<sup>4</sup> Molekullar üçün radiohəssaslıq termini şərti qəbul edilmişdir.

Nuklein turşularının şüalanması təcrübəsi zamanı DNT-nin inaktivləşmə meyarı kimi onun yoluxuculuğunun, transformasiya etmiş aktivliyinin (bakterial və viruslu DNT), müxtəlif komplementar polinukleotid ardıcılıqlarının sintezi üçün matrisa rolunu yerinə yetirmək xüsusiyyətlərinin dəyişilməsi ola bilər. nRNT molekuluna şüalanmanın təsirini onların spesifik amin turşularının özlərinə birləşdirmək qabiliyyətinə görə qiymətləndirirlər.

Makromolekulların radiaktiv inaktivləşmə mexanizmlərinin biofiziki təhlilinin ikinci mərhələsində ardıcılıqla ionlaşdırıcı radiasiyanın (şərti olaraq onlar ilkin fiziki, fiziki-kimyəvi və kimyəvi-destruktiv mərhələlərinə bölünürlər) düzünə effektinin mərhələlərini qiymətləndirirlər.

Biofiziki təhlilin üçüncü mərhələsində makromolekulların inaktivasiya xarakteri ilə struktur zədələnmə tipləri arasındakı səbəb-nəticə əlaqələri müəyyənləşdirilir. Bu məsələlərin həlli üçün inaktivləşmənin xarakterini və ya struktur zədələnmə tiplərinin şəklini dəyişən modifikasiya agentlərinin istifadəsi daha əlverişlidir. Müxtəlif modifikasiya agentlərinin istifadəsi makromolekulların inaktivləşməsində bu və ya digər tip zədələnmələrin differensial rolunu qiymətləndirməyə imkan verir.

Makromolekulların radioaktiv inaktivləşməsinin bütün mərhələlərinin ətraflı təsviri müasir radiasiya biofizikasının ən əsas vəzifələrindən biridir. Bu problem hələ özünün tam həllini tapmamışdır. Lakin bu gün artıq ən əsas təfərrüatlardan danışmaq və tədqiqatların inkişaf etdiyi əsas istiqamətləri göstərmək olar.

### **6.10. Makromolekulların radiasiya zədələnməsinin fenomenal təhlili**

Makromolekullara ionlaşdırıcı radiasiyanın birbaşa təsirini, adətən, nuklein turşusu və qurudulmuş və ya kristallik fermentlərin preparatlarında tədqiq edirlər. Bu zaman molekulların çoxu şüalanma enerjisinin birbaşa udulması nəticəsində inaktivləşir<sup>5</sup>.

### **6.11. Şüalanmanın fermentlərə birbaşa təsiri**

Verilmiş dozada şüalanmanın təsiri zamanı fermentin inaktivləşmiş molekullarının sayının müəyyənləşdirilməsi məqsədilə aparılan təcrübənin sxemi

---

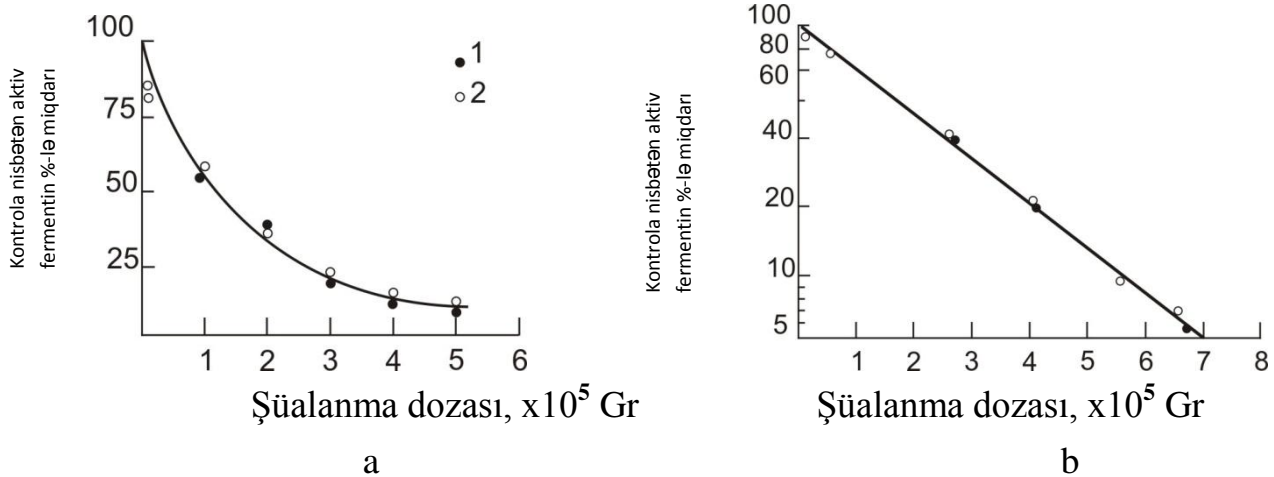
<sup>5</sup> Qeyd etmək lazımdır ki, hətta dərin vakuumda yüksək təmizlənmiş preparatların şüalanması zamanı yeganə düzünə təsirin olması şübhəlidir. Bir molekulun zədələnməsi nəticəsində yaranan aktiv məhsullar yaxınlıqda yerləşən molekulların struktur dəyişkənliklərini induksiya edə bilər.



ondan ibarətdir ki, burada homogen preparatlı (quru və ya kristallik) ampulanı şüalandırırlar, sonra isə kontrol və təcürbi nümünələrin aktivliyini müqayisə edirlər. Bu yolla hesablamaya əsasən inaktivləşmiş molekulaların payından (və ya inaktivləşmə faizindən) verilmiş dozada şüalanma ilə inaktivləşmiş fermentin molekulalarının həqiqi sayına keçmək olar. Müvafiq biokimyəvi metodlardan istifadə edərək şüalandırılmış fermentin müxtəlif funksional xüsusiyyətlərinin dəyişdirilməsini, yəni, katalitik aktivliyinin, substrat spesifikliyinin, sterik tənzimlənməsini və s. qiymətləndirmək olar.

Şəkil 6.11.1-də Yunq və Dertinqerin kristallik ribonukleaza ilə apardıqları təcürbələrədən birinin nəticəsi göstərilmişdir. Bu təcürbələrdə şüalanma dozasının geniş diapazonunda şüalandırılmış fermentin substrat spesifikliyi və katalitik aktivliyi ölçülmüşdür.

Ribonukleazanın təsiri altında RNT-nin deqradasiyası 2 mərhələdə yerinə yetirildiyi (əvvəlcə RNT-də fosfodi-efir əlaqəsi hissələrə ayrılır və tsikli diefir yaranır, ikinci mərhələdə isə fosfat əlaqəsi nukleotid 3-fosfata qədər hidroliz olunur) üçün; RNT-ni substrat kimi istifadə edərək yekun reaksiyanı, sitidin-2 ; 3-tsiklofosfatın köməyi ilə isə yalnız ikinci mərhələni tədqiq etmək olar.



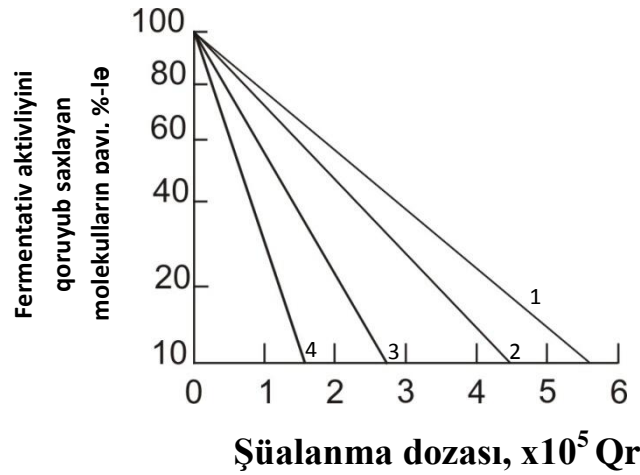
**Şəkil 6.11.1.  $\gamma$ -şüaları ilə RNT-azanın inaktivləşməsi. Ferment aktivliyi 2 müxtəlif substratlar üçün: 1-RNT; 2- sitidin-2; 3- tsiklofosfat; a) "doza-effekt" əsəhlığı xətti koordinatlarla göstərilib; b) həmin verilənlər yarımloqarifmik miqyasda göstərilmişdir.**

RNT-azanın eyni tipli radiasiya inaktivləşməsini hər iki substratdan istifadə edərəkən müşahidə etmişlər (şəkil 6.11.1), yəni, bərabər həddə şüalanma zamanı fermentin hər iki funksional vahidi zədələnmişdir. Effektin şüalanma dozasından

asılılığı eksponensialdır. Ən kiçik dozalarda belə fermentin hər iki tip substratları parçalamaq qabiliyyətini itirən molekulları müşahidə olunur: udulmuş doza artdıqca belə molekulların sayı əvvəlcə demək olar ki, xətti olaraq, kəskin artır, sonra isə dozanın artması ilə inaktivləşmiş molekulların sayının çox cüzi artımı müşahidə olunmuşdur. “Doza-effekt” asılılığının eksponensial xarakterini yoxlamaq məqsədilə mütləq şəkil 6.11.1 a-da göstərilən əyrini yarımloqarifmik koordinatlarda qurmaq (şəkil 6.11.1 b) lazımdır (ordinat oxu üzərində əvvəlki aktivliyini saxlayan molekulların hissə ilə payı deyil, bu kəmiyyətin natural loqarifmi götürülür). Bütün təcrübi nöqtələr ordinat oxuna bucaq altında keçən yönəlmiş düz xətt üzərində yerləşir, deməli

$$\ln N/N_0 = -kD \text{ və ya } N/N_0 = e^{-kD}. \quad (6.11.1)$$

“Doza-effekt” eksponensial asılılığı müxtəlif fermentlərin şüa inaktivləşməsi təcrübələri zamanı müşahidə edilmişdir (şəkil 6.10.1.2) ki, bu da radiasiyanın fermentlərə birbaşa təsirinin qanunauyğunluğu kimi qəbul edilə bilər.



**Şəkil 6.11.2. Vakuumda  $\gamma$ -şüaların təsirinə məruz qalmış bir sıra fermentlərin radiohəssaslığı 1. ribonukleaza; 2.  $\alpha$ -himotripsin; 3. tripsin; 4. invertaza**

“Doza-effekt” əyrilərini müqayisə edərək, müxtəlif fermentlərin radiohəssaslığını da müqayisə etmək olar. Şəkil 6.11.2-dən görünür ki, tədqiq edilən fermentlərin inaktivləşməsini törədən şüalanma dozaları ciddi fərqlənirlər. Adətən, radiohəssaslıq meyarı kimi fermentin şüalandırılmış preparatında 63% molekulların inaktivləşməsi üçün vacib olan şüalanma dozasını seçirlər. Bu zaman molekulların 37%-i nativ xüsusiyyətlərini qoruyub saxlayırlar. Bu dozanı “37% mühafizəli doza” və ya  $D_{37}$  adlandırırlar. Şəkil 6.11.2-dən müəyyən etmək olar ki,

$D_{37}$  invertaza fermenti üçün verilmiş şərt daxilində  $\approx 80$  kQr, ribonukleaza üçün isə - 280 kQr təşkil edir; yəni bərabər dozalarda I fermentin molekulları çox böyük ehtimallıqla zədələnmirlər. Bu makromolekulun müxtəlif ölçüləri, onun amin turşuları nöqtəyi nəzərdən tərkib xüsusiyyətlərindən, polimerdə enerji miqrasiyası xüsusiyyətindən və ya biofiziki təhlil zamanı müəyyən edilməli olan digər səbəblərlə bağlı ola bilər.

Məlumdur ki, fermentin funksional keyfiyyətləri onun müxtəlif struktur hissələri ilə müəyyən edilir. Belə ki, şüalanma enerjisinin udulması müxtəlif tip struktur zədələnmələrinə səbəb ola bilər, həm də fermentin heç də bütün funksiyaları bərabər dozalarda şüalanma ilə zəifləmir. Cədvəl 6.11.1-də bunu təsdiq edən müxtəlif tədqiqatçıların təcrübi nəticələri təqdim edilmişdir.

**Cədvəl 6.11.1. Fermentlərin bioloji aktivliyini müəyyən edən funksiyaların radiohəssaslığı**

Ferment	Fermentin aktivliyi ilə bağlı olan funksiyaların radiohəssaslığı ( $D_{37}$ doza kəmiyyəti ilə)
Himotripsin	Esteraza > proteaza > diizopropil fosfat bağlılığı > maksimal sürətin azaldılması > Mixaelis Menten sabitinin artırılması <sup>6</sup>
Tripsin	Proteaza > esteraza
Qlutamat-dehidrogenaza	Mixaelis-Menten sabitinin artırılması və maksimal sürətin azaldılması > aktiv mərkəzin və kofermenti bağlamaq qabiliyyətinin zədələnməsi.
Ribonukleaza	Maksimal sürətin azalması; Mixaelis-Menten sabiti dəyişməmişdir.
Aspartatkarbamo iltransferaza	Aktiv mərkəzin zədələnməsi > əks əlaqə prinsipinə əsasən (allosterik xüsusiyyətlər) ingibirləşmə sahəsinin inaktivləşməsi.

Ribonukleaza ilə təcrübə zamanı məlum olmuşdur ki, şüalanmış fermentin iştirakı ilə gedən reaksiyanın maksimal sürəti azalır, Mixaelis-Menten sabitinin

<sup>6</sup> Daha yüksək radiohəssaslıq (yəni az doza  $D_{37}$ -dir) > simvolu ilə işarə edilmişdir. Məsələn, esteraza > proteaza o deməkdir ki, fermentin esteraza aktivliyi proteaza aktivliyinə nisbətən daha radiohəssasdır.

qiyməti isə dəyişmir. Bu o deməkdir ki, şüalandırılmış preparatda katalitik aktiv molekulların sayı azalır, lakin fermentin zədələnmiş molekulları substrata hərisliklərini qoruyub saxlayırlar. Ehtimal olunur ki, baş verən struktur zədələnmələri aktiv mərkəzə təsir edir və fermentin spesifik substratla bağlılığına xələl gətirmir. Tripsinlə aparılan təcrübə zamanı proteaza aktivliyi esteraza aktivliyinə nisbətən daha çox zədələnir, yəni şüalandırma zamanı zədələnmələr əsas etibarilə fermentin proteaza aktivliyini müəyyən edən 3 struktur həlqəsində baş verir.

Əgər ionlaşdırıcı şüalar fermentin molekulunda spesifik struktur zədələnmələri yaradaraq onun funksional xüsusiyyətlərində müəyyən dəyişikliklərə uğradırsa, onda radiasiya təsiri vasitəsilə fermentin funksiyaları və strukturu arasındakı bağlılığın səbəblərini öyrənmək olar.

Fermentlərin şüadan zədələnməsi fenomenlərinin öyrənilməsi belə nəticəyə gəlməyə imkan verir: şüalandırmanın birbaşa təsiri nəticəsində fermentin funksional xüsusiyyətlərində müxtəlif dəyişikliklər baş verir; bioloji effektin udma dozasının kəmiyyətindən eksponensial asılılığı müşahidə edilir, yəni, şüalanmanın udma dozası artdıqca makromolekulların nativ xüsusiyyətlərini qoruyub saxlamış makromolekulların sayı  $e^{-kD}$  qanuna uyğun olaraq azalır. Burada  $k$ -sabitdir,  $D$ -udma dozasıdır. Şüalandırılmış ferment bir funksional xüsusiyyətlərini itirdiyi halda, digərlərini qoruyub saxlaya bilər, yəni fermentin müxtəlif bioloji xüsusiyyətlərinin radiohəssaslığının eyni olmaması müşahidə olunur; eyni meyarla, məsələn katalitik aktiviyə əsasən müxtəlif fermentlər eyni olmayan radiohəssaslığa malikdirlər.

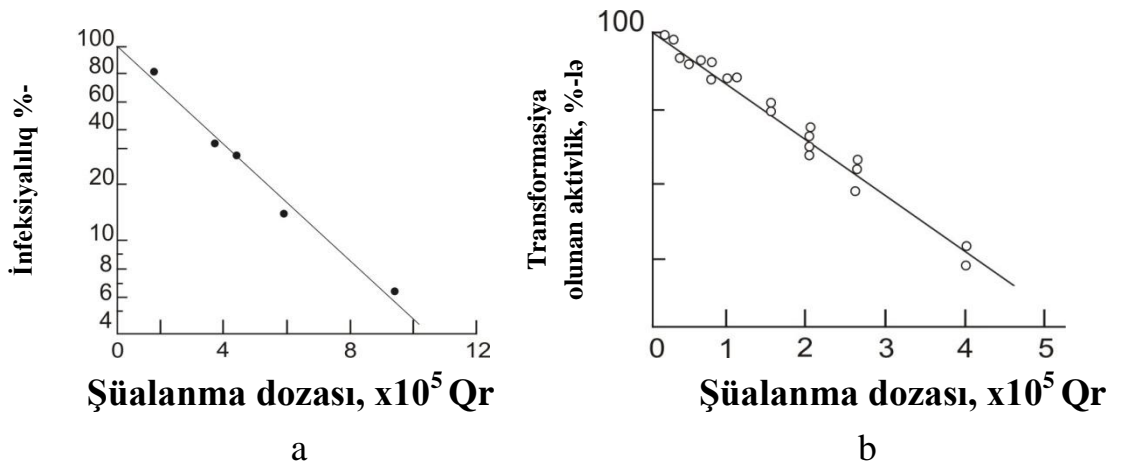
### **6.12.Şüalanmanın nuklein turşularına birbaşa təsiri**

Nuklein turşularının inaktivləşməsinin kəmiyyətə təyində müxtəlif çətinliklər mövcuddur. Aşağıda makromolekulların funksional xüsusiyyətlərinin ən vaciblərini kəmiyyətə qiymətləndirməyə imkan verən bir neçə model sistemlər sadalanmışdır və şüalandırılmış nuklein turşularının inaktivləşməsi xüsusiyyətlərini öyrənərkən alınmış fenomenoloji nəticələr göstərilmişdir.

“İnfeksiyalılıq” termini virus DNT və RNT-nin bakteriya hüceyrələrində yeni tam funksional faqların yaranmasını induksiya etmək qabiliyyətini ifadə edir. Metodik baxımdan təcrübə belə aparılır. Bakteriyaları lizosimlə təmizləyirlər,

nəticədə onlar hüceyrə qılafinın bir hissəsini itirir və bakteriofaqdan ayrılmış nuklein turşuları vasitəsilə yoluxdurula bilən sferoplast əmələ gətirirlər. Əgər yoluxdurulmuş bakteriyalarda yeni mükəmməl faqlar yaranırsa, onda onun bakterial divarı parçalanır və bakteriyadan 100-200 bakteriofaq azad olur. Lizisə uğramış sferoplastlardan azad olmuş virus zərrəciklərinin sayı müəyyən hədudlarda infeksiyon xüsusiyyətlərini qoruyub saxlamış DNT və ya RNT molekullarının sayına mütənəsbdir. Faqlar azad olduqları yerdə yeni sferoplastları lizisə uğratdıqları üçün aqarda becərilən bakteriya hüceyrələrinin tam sahəsində lizis ləkəsi -“nişanı” əmələ gəlir. Nişanların sayını vizual olaraq saymaq olar və onların sayı viruslu nuklein turşusunun kəmiyyət meyarına uyğun gəlir.

Bu metodla şüalandırma nəticəsində virus DNT –nin inaktivləşməsini müəyyən edirlər. Bu təcrübələrdən birinin nəticələri şəkil 6.12.1-də göstərilmişdir.



Şəkil 6.12.1. Vakuumda  $^{60}\text{Co}$   $\gamma$ -şüalarının təsirinə məruz qalmış  $\phi$  X174 faqın DNT-nin infeksiyalılığı (a) və 1 Mex enerjili elektronlarla şüalanmış *Bacillus subtilis*in quru sporlarının transformasiya olunan aktivliyinin (b) şüalanma dozasından asılılığı.

Yoluxduruculuğunu qoruyub saxlayan DNT molekulu loqarifmik miqyasda ordinat oxu üzərində yerləşdirilmişdir, bütün təcrübi nöqtələr düz xətt üzərindədir, yəni,  $\ln N/N_0 = -kD$ , “doza-effekt” əyrisi eksponensialdır.

Beləliklə, in vitro modul sistemlərində bu makromolekulların daxil olduğu molekulyarüstü komplekslərin və nuklein turşularının inaktivləşməsini təhlil etmək olar. Xromatinin radiyasiyadan zədələnməsini tədqiq etmək daha maraqlıdır. Bu təcrübələr hüceyrədə DNT-nin inaktivləşməsinin real proseslərini başa düşməyə kömək edir.

### 6.13. Radiasiyanın birbaşa təsir mərhələlərinin ardıcılığı

Burada şüalanma enerjisinin bilavasitə makromolekula ötürüldüyü andan onda möhkəm struktur və funksional dəyişikliklərin təzahür etdiyi ana qədər baş verən hadisələr ardıcılıqla nəzərdən keçiriləcəkdir. Şərti olaraq bu prosesləri 3 mərhələyə bölürlər.

Birinci, yaxud fiziki mərhələdə şüalandırma enerjisi maddəyə ötürülür və maddənin tərkibində qeyri-bərabər paylanmış həyəcanlaşmış və ionlaşmış molekullar yaranır. Bu hadisə ilk  $10^{-16} - 10^{-13}$  san-də baş verir.

İlkin fiziki prosesləri öyrənməkdən ötrü molekulun inaktivləşməsi üçün cavabdeh olan “hədəf”in parametrini müəyyən etmək vacibdir. Bu məsələnin həlli üçün “doza-effekt” əyrilərinin təhlili, şüalanmanın effektivliyinin müxtəlif EXÖ və doza gücü ilə müqayisə edilməsi, vahid aktda maddənin şüalanma ilə qarşılıqlı təsiri zamanı molekula ötürülən “energetik paketlər” kəmiyyətlərinin nəzəri təhlili vacibdir. Bu məqsədlə kvant mexanikası qanunları və mürəkkəb riyazi aparat cəlb olunur.

Növbəti, fiziki-kimyəvi mərhələ həyəcanlandırılmış molekulların izafi enerjisinin yenidən paylaşdırılmasına gətirib çıxaran müxtəlif tip reaksiyalardan ibarətdir. Bu reaksiyalar  $10^{-13} - 10^{-10}$  san müddətində baş verir. Fiziki-kimyəvi mərhələdə müxtəlif elektron həyəcanlaşmış halda olan şüalandırılmış molekullar növbəti şəkil dəyişmələr üçün çoxlu imkanlara malikdir. Nəticədə müxtəlif aktiv məhsullar – ionlar, radikallar yaranır. Buna görə də hətta bir tip molekullardan ibarət maddədə şüalandırma ion və geniş keyfiyyətlər spektrinə malik radikalların meydana çıxmasına gətirir.

Bu mərhələni öyrənmək məqsədilə, molekullar tərəfindən udulan izafi enerjinin yenidən paylaşdırılması zamanı fiziki-kimyəvi proseslər nəticəsində yaranan ilkin məhsullar spektrini tədqiq edirlər. Burada elektron paramaqnit rezonans (EPR) metodu və sərbəst radikalların identifikasiyası üsulu əsas rol oynayır.

Üçüncü və ya kimyəvi mərhələdə ionlaşdırıcı şüalanmanın təsiri ilə ionlar və radikallar bir-biri və ətraf molekullarla qarşılıqlı təsire girərək struktur zədələnmələrin müxtəlif tiplərini törədirlər. Kimyəvi mərhələnin reaksiyaları



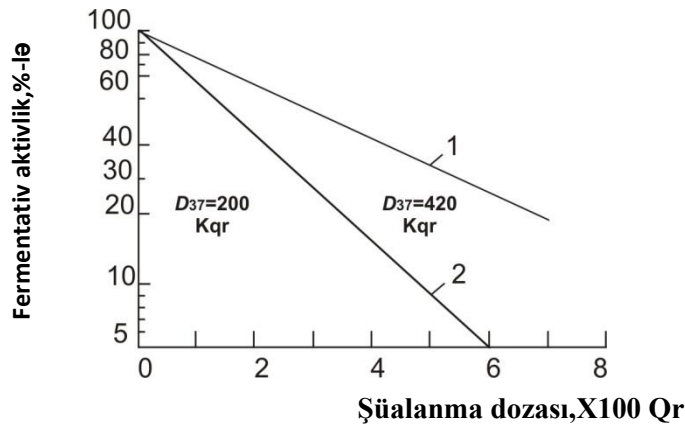
şüalanmadan sonra ilk  $10^{-6} - 10^{-3}$  san-də başa çatır<sup>7</sup>. Molekulların müxtəlif tip quruluş zədələnmələrini müəyyən etmək üçün makromolekulların təhlilinin fiziki və kimyəvi metodlarının müasir ehtiyatından istifadə edirlər.

#### 6.14. Oksigenin modifikasiyaedici təsiri

Fermentlərin quru preparatları ilə təcrübələr zamanı məlum oldu ki, əgər şüalandırma vakuumda deyil, oksigen atmosferində aparılırsa, onların radiohəssaslığı ciddi surətdə artır.

Şəkil 6.14, 1-də oksigen atmosferində və vakuumda quru RNT-nin  $\gamma$ -şüalarla inaktivləşmənin effektivliyi müqayisə olunur.

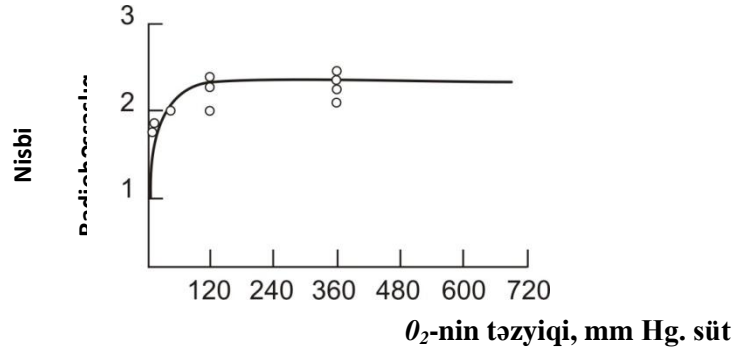
Vakuum şəraitində ribonukleazanın inaktivləşməsi üçün  $D_{37}$  dozasının qiyməti  $O_2$  atmosferinə nisbətən 2 dəfə artıqdır.



Şəkil 6.14.1. .1) Vakuumda və 2) oksigenin iştirakı ilə  $^{60}Co$   $\gamma$ -şüalarla quru RNT-nin inaktivləşməsi

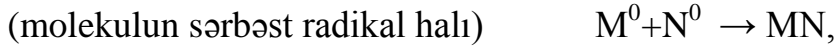
Şüalanmanın effektivliyinə oksigenin təsirinə digər nümunəsinə baxaq (şəkil 6.14.2). Şəkildən görünür ki, hətta mühitdə oksigenin çox az olması belə, verilmiş şüalanma dozasının inaktivləşdirmə qabiliyyətini kəskin artırır.  $O_2$  təzyiqini təqribən 120 mm Hg. süt. artırıqda inaktivləşmənin effekti artır; mühitdə oksigenin sonrakı artımı effektiv deyil.

<sup>7</sup> Nəzərdən keçirilən təsnifat və ayrı-ayrı mərhələlər üçün kəmiyyətlərin qaydası Platiman tərəfindən təklif edilib (1958, 1962).



**Şəkil 6.14.2.Şüalanma zamanı oksigenin iştirakından asılı olaraq quru tripsinin  $\gamma$ -şüaların təsirinə qarşı nisbi həssaslığı**

Şüalanmanın birbaşa təsirində molekulların oksigen radiosensibilizasiyası mexanizmi hələ tam öyrənilməmişdir. Bir sıra tədqiqatçılar (məsələn, Dertinqer və Yunq, 1973) şüalanmanın birbaşa təsirində makromolekulların həssaslığının artırılmasına oksigenin təsirini belə izah edirlər ki, əvvəlcədən zədələnmiş bəzi molekullar oksigen olmayan şəraitdə bərpa olunurlar:



ancaq oksigen elektronların zəbt edilməsi və ya M radikalının  $MO_2$  peroksidə keçməsi hesabına M radikalının peroksidləşməsi ilə bağlı olan və bərpa oluna bilməyən zədələnmələr törədir.

Hər iki halda güman edilir ki, oksigen potensial təsirə malikdir, yəni, o, ilkin zədələnmələrin sayını artırmır, əksinə, bərpa olunma prosesini ya tam dayandırır, ya da ləngidir.

### **6.15.Sulu məhlullarda ionlaşdırıcı şüaların makromolekullara dolaylı təsirinin ümumi xüsusiyyətləri**

Ümumi şəkildə biomakromolekulların şüa zədələnməsinin mexanizmi aşağıdakı proseslər zəncirindən ibarətdir: molekula diskret porsiyalarla şüa enerjisi ötürülür və onun tərəfindən udulur (yəqin ki, o, əsas haldan 10-30 eV yüksəkdir), udulan enerji ionlaşmaya, həyəcanlanmaya və ya ifrat yüksək həyəcanlanmaya sərf olunur. Ionlaşdırılmış və həyəcanlandırılmış molekullar qeyri-stabildir – sabit quruluşun yaranması üçün onların elektron konfigurasiyası molekullar arasındakı və ya molekul daxilindəki enerjinin miqyası hesabına yenidən qurulmalıdır. Nəticə etibarilə, izafi enerji kimyəvi dəyişikliklərə məruz qalan müəyyən “zəif bənddə”

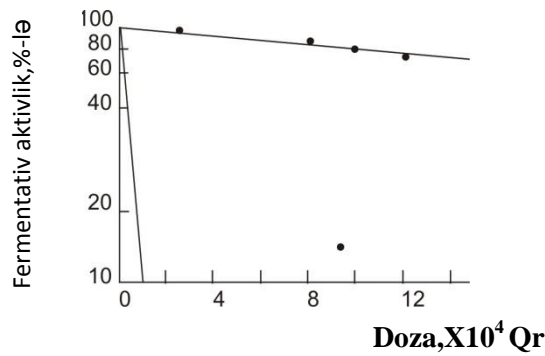
toplanır. Əmələ gəlmiş quruluş zədələnmələri inaktivləşmənin müəyyən növünə gətirib çıxara bilər. İnaktivləşmənin xarakteri makromolekulun zədələnmiş quruluş həlqəsinin funksional rolu ilə müəyyənləşdirilir.

Fərz edək ki, şüalanmaya məruz qalan qurudulmuş və ya kristal halında olan preparatlar deyil, onların aşağı konsentrasiyada sulu məhluludur. Burada hər biomolekulu çoxlu su molekulları əhatə edir. İonlaşdırıcı şüaların enerjisinin su və üzvi molekul tərəfindən udulması ehtimalı demək olar ki, eynidir. Buna görə də, sulu məhlullarda enerjinin böyük hissəsi həll edilmiş biomakromolekullara nisbətən daha çox olan su molekulları tərəfindən udulacaq.

Əgər ionlaşdırıcı şüalanmanın enerjisinin udulması nəticəsində su “kimyəvi aktiv” olursa, onda həll olmuş molekullar əlavə zədələnmələrə məruz qalacaqlar. Bu halda makromolekulların şüa zədələnməsinin effektivliyi sulu məhlullarda quru preparatlara nisbətən daha yüksək olmalıdır.

Şəkil 6.15.1-də ribonukleazanın quru preparat və sulu məhlulda radiohəssaslığı müqayisə edilmişdir.

Təcrübədən göründüyü kimi, əgər quru fermentin inaktivləşməsi üçün  $D_{37}$  doza qiyməti 420 kQr təşkil edirsə, sulu məhlulda müqayisə olunan inaktivləşmə şüalanmadan sonra 4 kQr dozaya çatır. Bu cür nəticə müxtəlif makromolekullar – zülallar, nuklein turşuları və b. üçün xarakterikdir; onların durulaşdırılmış sulu məhlulda radiohəssaslığı on və yüz dəfə artır.



**Şəkil 6.15.1. 5 mq/ml konsentrasiyada fermentin sulu məhlulunda ( aşağıdakı əyri) və quru halda ( yuxarıdakı əyri) ribonukleazanın  $\gamma$ -şüalarla inaktivləşməsi**

Makromolekulların sulu məhlulları şüalandırılan zaman “doza-effekt” asılılığı quru preparatların şüalanması zamanı müşahidə etdiyimizə analoji olaraq eksponensial xarakter daşıyır. Bu inaktivləşmə prosesinin təkzərbəli olmasına

müvafiqdir. Tərkərbəli mexanizmdə hədəfin inaktivləşməyə gətirən həcmi  $1/D_{37}$ -ə mütənasibdir. Quru və həll olunmuş fermentlərin  $D_{37}$  dozalarını müqayisə edərkən məlum olur ki, sulu məhlulda kvantın enerjisinin hədəfə 1 dəfə düşməsilə inaktivləşən hədəfin həssaslığı, qurudulmuş halda olan eyni fermentin eyni ölçüdə hədəfinin inaktivləşməsinə nisbətən yüz dəfələrlə artır. Lakin bu nəticə az ehtimallıdır. Makromolekulun həcmi onun suda həll edilməsi nəticəsində yüz dəfələrlə arta bilməz.

İnandırıcı fərziyyə odur ki, sulu məhlulda formal hədəf rolunu oynayan makromolekulun effekt törədən xətti ölçüləri onun xətti ölçülərindən böyük olur. Bu da fermentin ətrafındakı su molekullarını özünə birləşdirməsinin nəticəsində baş verir. Bu zaman nəinki nəzərdən keçirilən zülal molekulu, eləcə də onu əhatə edən su molekullarında hədəfə dəymə fermenti inaktivləşdirə bilər.

Suda həll olmuş hədəflərin zədələnməsi halına baxmaq üçün “effektiv həcm” anlayışı daxil edilir. Nəzərdə tutulur ki, həcmə istənilən yerindən təsir astanasından yuxarı səviyyəyə qədər düşən enerji bu və ya başqa yolla “təsir yerinə”, məsələn, inaktivləşməyə cavabdeh olan makromolekulun müəyyən struktur həlqəsinə çatır və “ vahid reaksiyanın” yaranmasına, yəni fermentin inaktivləşməsinə gətirir. Sulu məhlulda həlledici tərəfindən udulmuş enerji, suyun radiolizinin aktiv məhsullarının diffuziyası hesabına həll olmuş makromolekula ötürülə bilər.

Prinsip etibarilə sulu məhlulda makromolekulun radiohəssaslığının daha yüksək olmasını aktivləşmə enerjisinin azalması ilə izah etmək olar. Belə olduqda, quru preparata nisbətən məhlulda udma enerjisinin hər 100 eV –na daha çox molekul inaktivləşərdi. Şüalanma zamanı enerji ilə inaktivləşməni müqayisə etmək üçün məhlulda və ya quru preparatda fermentin inaktivləşməsinin G radiasiya-kimyəvi çıxımının aşağıdakı nisbətlə müəyyən etmək lazımdır.

$$G = \frac{\text{əmələ gəlmiş və ya zədələnmiş molekulların sayı}}{100 \text{ eV udulan enerji}}$$

RNT-aza ilə təcrübələr zamanı müəyyən edilmişdir ki, quru preparatda G 1,68, sulu məhlulda -0,89 bərabərdir. Hər iki kəmiyyət nisbətdə bir-birindən az fərqlənir. Yəqin ki, sulu məhlulda fermentin radiohəssaslığının artmasının səbəbi həllolma nəticəsində onun fiziki-kimyəvi xüsusiyyətlərinin dəyişməsi ilə deyil (aktivləşmə enerjisi nəzərə çarpmayan dərəcədə dəyişir), şüalandırılmış suda əlavə

zədələyici faktorların – suyun radiolizinin aktiv məhsullarının yaranması ilə bağlıdır. Buna görə də, makromolekulun radiohəssaslığının həqiqi artımından deyil, həssas hədəfin həcmnin artması ilə şərtləndirilmiş, verilmiş dozanın effektivliyinin artmasından danışmaq olar. Böyük ölçülü hədəfə inaktivləşməyə səbəb olan tək zərbənin dəymə ehtimalı çoxdur.

Suda həll olmuş molekulların radiasiya ilə inaktivləşmə mexanizminin öyrənilməsi üçün məntiqi cəhətdən bir-biri ilə bağlı olan bir sıra biofiziki təhlil mərhələlərini yerinə yetirmək lazımdır:

- su molekullarının şüalanma ilə kimyəvi dəyişkənliyinin xarakterini, yaranmış aktiv məhsulların təbiətini, onların fiziki-kimyəvi xassələrini və reaksiya qabiliyyətini öyrənmək;
- həll olmuş molekulların inaktivləşmə prosesinin kinetik xarakteristikalarını müəyyən etmək;
- suyun radioliz məhsullarını və üzvi molekulların daxil ola biləcəyi reaksiyaların əsas növlərini müəyyən etmək;
- suyun radioliz məhsulları ilə qarşılıqlı təsirdə olan biomakromolekullarda əmələ gələn quruluş zədələnmələrinin xarakterini tədqiq etmək və quruluş zədələnmələri ilə həll olunmuş makromolekulların inaktivləşmə xüsusiyyətləri arasında səbəb- nəticə əlaqəsini tapmaq.

İndi biz sadalanmış məsələlərin həlli üçün bir sıra metodiki yanaşmalara baxacaq və biofiziki tədqiqatlarda əldə edilən bir sıra ən vacib nəticələrin üzərində dayanacağıq.

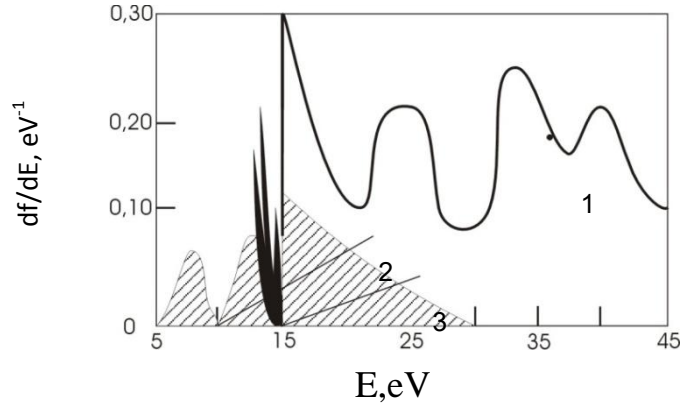
### **6.16.Məhlullarda molekulların radiasiya inaktivləşməsinin biofiziki təhlili. Su molekullarının radiasiya-kimyəvi çevrilmələri**

Şəkil 6.16.1-də  $H_2O$  <sup>8</sup> molekulunun ossilyatorları qüvvəsinin paylanması haqqında təsəvvür yaradan optik spektr göstərilmişdir. Spektrin  $I = 12,6$  eV ionlaşma potensialından az olan enerjiyə malik adi həyəcanlanmaya uyğun olan hissəsində üç sahəni ayırd etmək olar. Ən az enerjili kəsilməz udma zolaqları ancaq  $H+OH$  dissosiasiyasına gətirib çıxaran və 180 nm-dan qısa uzunluqda dalğalar üçün bütün faza hallarında suyun qeyri-şəffaflığını təmin edən sahəni əks etdirir. Həyəcanlandırmanın digər zolaqlarına kəsilməz udma sahəsi kimi suyun

---

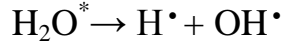
<sup>8</sup>  $H_2O$  optik spektri və onun şərhini R.L.Platsmanın (1972) elmi işlərindən götürülmüşdür.

dissosiasiyasının ilkin məhsullarını (H və OH\* və ya H<sub>2</sub> və O) əks etdirən bir sıra aydın zolaqlar da daxildir.

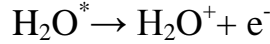


**Şəkil 6.16.1. Suyun udmasının optik spektri**  
1-ionlaşma; 2-həyəcanlanma; 3-ifrat həyəcanlanma

İfrat həyəcanlanma sahəsi  $I_0$  -dan 30 eV enerjiyə qədər uzanır. İfrat həyəcanlanma ionlaşmasız baş verən bütün ilkin hadisələrin təqribən 63%-in nəticəsində yaranır. Bu hadisələr zamanı ionlaşma və dissosiasiya arasında rəqabət isə təcrübə yolu ilə sübut edilmişdir. İfrat həyəcanlanmış H<sub>2</sub>O\* molekuları isə iki radikala dissosiasiya oluna bilər:



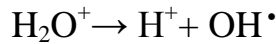
Rəqib proses -ifrat həyəcanlanmış su molekulunun –“avtoionlaşma”sı:



Ossilyatorların enerjisinin çox hissəsi ionlaşma potensialını üstələyir. H<sub>2</sub>O molekuluna keçid və ona  $I_0$  dan çox olan enerjinin ötürülməsi böyük ehtimalla ionlaşmaya səbəb olur:



H<sub>2</sub>O<sup>+</sup> ionları, bəziləri stabil, digərləri isə dissosiasiyaya səbəb olan müxtəlif elektron hallarında ola bilərlər. Müəyyən əlaqələrdə rəqsi enerjinin differensiasiyası müəyyən əlaqələrdə ionun parçalanmasına səbəb ola bilər;



H• və OH• sərbəst radikalları fəzaca bir-birindən ayrılmayıblar, ona görə də onlar böyük ehtimallıqla stabil molekulyar maddələrin yaranması ilə rekombinasiya edə bilərlər:







Şüalanmanın EXÖ-si çox olduqca, zərrəciyin vahid yolunda daha çox sərbəst radikallar əmələ gəlir və uyğun olaraq onların  $H^{\bullet} + OH^{\bullet} \rightarrow H_2O$  və  $OH^{\bullet} + OH^{\bullet} \rightarrow H_2O_2$  reaksiyalarına əsasən stabil molekulyar məhsulların yaranması ilə rekombinasiya ehtimalı da çoxdur.

### **6.17. Hüceyrənin ionlaşdırıcı şüaların təsirinə qarşı reaksiyası**

Hüceyrələrin ionlaşdırıcı şüaların təsirinə reaksiyası rentgen şüaları və radiaktivlik kəşf edildiyi dövrdən tədqiq edilir. Bu müddət ərzində şüalandırılmış hüceyrələrdə biokimyəvi və morfoloji dəyişikliklərin xarakteri haqqında çoxlu təcrübi material toplanmış, müəyyən zaman ərzində şüa zədələnməsinin inkişafının qanunauyğunluqları öyrənilmiş, şüalandırılmış populyasiyada hüceyrələrin məhvinin kəmiyyətə təhlili aparılmışdır.

Lakin bu günə qədər ionlaşdırıcı şüaların təsirinə hüceyrənin cavab reaksiyası mexanizminin identifikasiyası radiobiologiyanın ən əsas problemlərindən biridir. Onun həlli mühüm nəzəri əhəmiyyət kəsb edir, belə ki, radiasiya zədələnməsinin inkişafına səbəb olan proseslərin, eləcə də, hüceyrənin özünün və hüceyrədən daha alı səviyyədə olan bioloji quruluşların bərpasının mahiyyətini açıqlamağa imkan verir. Hüceyrə səviyyəsində aparılan tədqiqatların praktik əhəmiyyəti şübhəsizdir. Belə ki, ionlaşdırıcı radiasiya təsirinə qarşı müxtəlif hüceyrələrin reaksiyaları, mürəkkəb bioloji sistemlərin – orqanlar, toxumalar, məməlilər də daxil olmaqla bitki və heyvanlar aləminin orqanizmlərinin şüa zədələnməsinin əsasında dayanır.

Bu yaxınlara qədər hesab edilirdi ki, hüceyrələrin məhvi, xromosom aberrasiyaları, somatik mutasiyalar, eləcə də toxumaların şiş transformasiyası kimi, onların şüaya qarşı cavab reaksiyası ionlaşdırıcı şüaların birbaşa və bilavasitə molekulyar əhatəsinin təsiri nəticəsində yaranan DNT-nin ilkin strukturunun dönməyən radiasiya zədələnməsinin nəticəsidir. Lakin müasir molekulyar biologiya və radiasiya biofizikası, radiobiologiyanın nailiyyətləri radiasiya hədəflərinin (hüceyrənin homeostazının oksidləşdirici-reduksiya sistemi ilə bağlı bioloji membran (BM) və DNT-lər) özlərinin funksional reaksiyaları ilə əlaqəli daha mürəkkəb mexanizmlərin mövcudluğunu üzə çıxardı.

Bununla əlaqədar olaraq radiobioloqlar böyük maraqla diqqətlərini ionlaşdırıcı şüalanmaların təsiri altında DNT və bioloji membranda əmələ gələn molekulların oksiradikal və digər oksidləşmə məhsulları, eləcə də onların DNT və BM-ın iştirakı ilə hüceyrədə yerinə yetirilən tənzimləmə mexanizmlərində əmələ gətirdikləri dəyişikliklərə yönəlmişlər.

### **6.18.Şüalandırılmış hüceyrədə DNT-nin zədələnməsi və bərpa olması prosesləri**

Genetikanın mərkəzi postulatına uyğun olaraq, orqanizmin inkişafı və xüsusiyyətləri DNT-nin hissələri kimi irsiliyin diskret vahidləri - genlər ilə müəyyən edilir. Ümumilikdə onlar irsilik mexanizminə əsasən orqanizm və hüceyrələrin nəsillərində dəqiqliklə yenidən əmələ gələn genom təşkil edirlər. Genomun daimiliyini (stabilliyini) təmin edən bu mexanizmlərdən ən əsası reparasiya ilə korreksiya edilən DNT-nin replikasiyasıdır ki, bunun hesabına genomda onun digər xüsusiyyətinin daimi olmamasının təzahürü olan təsadüfi dəyişikliklər – mutasiyalar baş verir.

Mutasiyaların maddi əsasını genotoksik faktorların təsiri və ya replikasiya mexanizminin nadir səhvləri ilə əmələ gələn DNT-nin ilkin strukturunun pozulması təşkil edir. Müəyyən növ struktur dəyişikliklərinin (mutasiyaların) nəsildə (irsilik) möhkəmləndirilməsi, ataksiya – teleangiektaziya, Fankoni anemiyası, Blyum sindromu, piqment kseroderması və s. kimi bir sıra irsi xəstəliklərin əmələ gəlməsinə səbəb olur.

Mutasiya dəyişiklikləri fenomeni radiobioloji təcrübələr zamanı aşkar edilmişdi. Onun bioloji əhəmiyyəti haqqında təsəvvürlər də radiobiologiyanın məlumatları əsasında inkişaf etmişdir. Radiasiyanın orqanizmə təsirinin hüceyrənin məhvini, xromosom aberrasiyaları və şiş transformasiyası kimi nəticələrinin mutasiya prosesinin gedişi zamanı yaranması və ya şüalanma zamanı hüceyrə DNT-sinin ilkin quruluşunun dönməyən zədələnməsi kimi təzahürlərə xidmət etməsi aksiom olaraq qəbul edildi. Beləliklə, genomda mutasiya dəyişikliklərinin yaranması nəticələrindən biri də patologiyanın inkişafı ehtimalının artmasıdır.

Patologiyanın inkişafı mümkünlüyü ilə qismən bağlı olan genomun uyğunlaşma - təkamül dəyişkənliyi funksiyası da az əhəmiyyətli deyildi. Onun həyata keçməsi zamanı da xarici əlamətlərə görə genetik tədqiq edilənlərlə uyğun

olan mutasiya təzahürləri baş verir. Lakin, onlar başqa mexanizm və tezliyə malikdirlər. Genlərin aktivliyinin tənzimlənməsi, hüceyrə differensiasiyası proseslərini müşayiət edir. Onlar hüceyrə nəsillərinə epigenetik ötürülür, mühitin dəyişkən şərtlərinə uyğunlaşmaya yönəldilmişlər və təkamül prosesini təmin edirlər.

Hədəf – DNT makromolekulu – tərəfindən udulan ionlaşdırıcı şüalanma enerjisi həssas həcmdə lokallaşdırılmış molekullarda həyəcanlanma və ionlaşmaya səbəb olur. Həyəcanlanmadan fərqli olaraq, ionlaşmalar müəyyən ehtimalla molekullarda kimyəvi əlaqələrin qırılmasına səbəb olur. Həyəcanlanmış həcmi keçən ( $\delta$  -elektronları nəzərə almaqla) zərrəciklə trekdə induksiya olunan ionlaşmanın sayı şüalanmanın keyfiyyətindən asılıdır. Belə ki, 8 mkm diametrlilik nüvədə rentgen və ya  $\gamma$  şüaları ilə şüalanmalar zamanı onlarla ionlaşma induksiya olunur ki, bu da təqribən 1 mQr dozaya ekvivalentdir. Eyni parametrlilik nüvədə  $\alpha$ -zərrəciyinin (4MeV) keçməsi zamanı 370 mQr dozaya ekvivalent olan 23 000 ionlaşma baş verir. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, hətta EXD kiçik qiymətinə malik hissəciklərin trekində ionlaşmaların sıxlığı eynicinsli deyildir.

Məlumdur ki, qırılmış kimyəvi rabitələrin sayı yalnız molekulların həyəcanlanma və ionlaşmasından deyil, uçan hissəciyin trekində onların lokal konsentrasiyasından da asılıdır. Bu “qatılıq” öz növbəsində hədəf-molekulların fəzaca qruplaşma xüsusiyyətindən də asılıdır. Bəzi həcmdə hədəf-molekulların bərabər konsentrasiyalarında müvafiq zərrəciyin keçməsi müxtəlif növ zədələnmələrə səbəb ola bilər. Məsələn, əgər molekulların ayrı-ayrı hissələri məkanka bir-birinə yaxınlaşırsa və uçan hissəciyin sahəsində yerləşirlərsə, həmin hissələrdə eyni zamanda parçalanmaların ehtimalı artır.

Şüalandırmanın digər bərabər şərtlərində uçan zərrəciyin EXD-dən asılı olaraq hədəf-molekulun təhlil edilən hissəsində qırılan rabitələrin sayı və növləri dəyişə bilər. Lokal nahiyədə makromolekulların çoxlu zədələnmələrini kompleks zədələnmələr adlandırırlar. Beləliklə, hədəf-molekullarda zədələnmələrin spektrləri onların ayrı-ayrı fraqmentlərinin fəzaca təşkilindən və şüalandırmanın keyfiyyətindən asılıdır.

Şüalandırılmış hüceyrədə DNT zədələnmələrinin bütün növlərini 3 qrupa bölmək olar.

DNT molekulunun onun bir tam kimi fəzaca kəsilməzliyini pozmayan ikispirallı zəncirlərindən hər birində baş verən dəyişikliklər birinci qrupa aiddir. Bu zədələnmələr içərisində əsasların modifikasiya və zədələnməsinə gətirən birsaplı parçalanmalar (BP) və s. ayırırlar. Bu növ zədələnmələrin çoxu DNT-nin müvafiq sahələrinə mühitdə generasiya olunan radikallar tərəfindən hücum edildikdən sonra, yəni, şüalanmanın birbaşa olmayan təsiri nəticəsində yaranır.

İkinci qrupa ikispirallı DNT molekulunun bir tam kimi informasiya kəsilməzlik xüsusiyyətlərinin pozulmasına səbəb olan zədələnmələr daxildir. Zədələnmələrin bu növünə DNT-nin bir-birinə əks olan zəncirlərində BP əmələ gəlməsinin nəticəsində ikiqat zəncirin parçalanmalarının (İP) aid edirlər. Bu zaman bir-birinə əks olan zəncirlərin BP-ləri arasındakı məsafə vahiddən onlarla nukleotid cütlərinə qədər dəyişə bilər.

Şüalandırılmış hüceyrədə DNT zədələnmələrinin III qrupuna onun ikinci strukturunun pozulmalarını və şüa zədələnmələrinin ümumi şəklindəki rolu hələ yetərinə öyrənilməyən molekulüstü quruluşunun pozulmalarını aid edirlər.

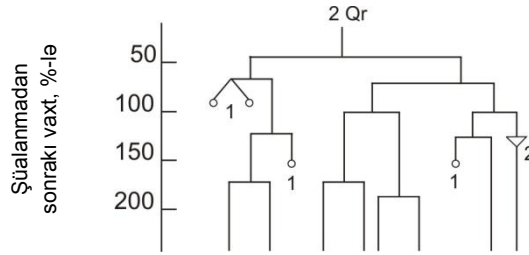
### **6.19. Şüalandırılmış hüceyrələrin iki növ məhvi – hüceyrənin bölünmə mərhələsindən asılı olan fərqlər**

Hələ XX əsrin əvvəllərində şüalanmaya qarşı hüceyrələrin artımının müvəqqəti ləngiməsindən tam tənəzzülünə qədər müxtəlif reaksiyalar haqqında məlumatlar meydana gəlmişdir. Effektiv təzahürü şüalanma dozası və obyektin xüsusiyyətlərindən asılı idi. 1906-cı ildə Berqonye və Tribondo o dövrə qədər məlum olan təcrübi materialları toplayaraq belə bir ümumi qayda müəyyən etdilər: hüceyrələr nə qədər intensiv bölünür və nə qədər az fərdi fərqlərə malikdirsə rentgen şüaları onlara, bir o qədər çox təsir edirlər. Bu empirik qayda göstərdi ki, şüaların təsirinə hüceyrələrin cavab reaksiyası obyektin fizioloji halı və onun genetik quruluşundan asılıdır.

Orqanizmdən xaricdə hüceyrələrin kultivasiya metodlarının yaranması ilə tezbölünən az differensiasiya edən və bölünməyən və ya yavaş bölünən yüksək dərəcədə differensiasiya edən hüceyrələrin məhvinin xarakterini dəqiqliklə təsvir etmək mümkün oldu. Aktiv və bölünməyən hüceyrə populyasiyalarının şüalanmaya qarşı reaksiyalarında əsaslı fərqlərin müəyyən edilməsi, onların, hüceyrələrin ölümü fenomeni kimi təzahür olunan şüa zədələnmələri

mexanizmlərini ayrı-ayrı tədqiq etməyə imkan verdi. Hüceyrələrin proliferativ statusundan, daha dəqiq desək hüceyrənin məhvi prosesinin reallaşması baş verən hüceyrə tsiklinin mərhələsindən asılı olaraq, müvafiq reproduktiv və interfaza məhvinə bir-birindən fərqləndirirlər.

**Tezbölünən hüceyrələr və ya bölünməyə stimullaşdırılmış hüceyrələr<sup>9</sup>.** Yavaşdılmış kino çəkilişinin köməyi ilə şüalandırılmış hüceyrələrdən birinin nəsilərinin müqəddəratını izləmək olar. Şəkil 6.19.1-də 2 Qr dozada şüalandırılmış L xəttinin hüceyrəsi və onun nəsiləri göstərilmişdir.



**Şəkil 6.19.1. Gecikmiş S fazasında 2 Qr dozada şüalandırılmış L xəttindəki hüceyrə nəsilərinin müşahidəsinin nəticələri 1) ölmüş hüceyrələr; 2) nəhəng hüceyrə**

Hüceyrənin şüalanmaya görünən ilkin reaksiyası – onların mitozə daxil olmasının ləngiməsidir, yəni interfazada şüalandırılmış hüceyrə gözlənilən anda bölünmürlər. Sinxronlaşdırılmış kulturalarla aparılan təcrübələr göstərdi ki, bölünmənin ləngiməsi hüceyrə tsiklinin mərhələsindən asılıdır: daha çox effekt S və G<sub>2</sub> mərhələlərində hüceyrənin şüalanması zamanı müşahidə edilir. Şüalanma dozası nə qədər çox olursa, bölünmənin ləngiməsi bir o qədər uzunmüddətli olur.

Şüalanma dozasının kəmiyyətindən asılı olan müəyyən zaman müddətindən sonra hüceyrələr mitozə daxil olur. Onların sonrakı taleyi müxtəlif olur. Şüalandırılmış populyasiyanın hüceyrələrinin bir hissəsi mitozə girdikdən sonra bölünə bilmirlər. Nəhəng hüceyrələr əmələ gəlir. Onun ölçüləri şüalandırılmamış hüceyrələrin ölçülərini yüz dəfələrlə üstələyir. Yəqin ki, nəhəng hüceyrələr şişmə hesabına deyil, sintez olunmuş hüceyrə komponentlərinin ümumi artımı nəticəsində yaranırlar (DNT, RNT və zülalların tərkibi hüceyrənin ölçülərinə mütənasib olaraq artır). Nəticə etibarilə, nəhəng hüceyrələr yəqin ki, membranın

<sup>9</sup> Ciyərdə hüceyrələrin bölünməsinə - qismən genatektomiya vasitəsilə, böyrək hüceyrələrinin-böyrəklərdən birini kəsməklə, kiçik limfositlərin-mühitə fitogemaqqliyutinlərin inkubasiyasını artırmaqla stimullaşdırırlar.

mexaniki davamlılığının pozulması və hüceyrənin səthi ilə onun həcmının qidalanma üçün optimal olan uyğunluğunun dəyişməsi nəticəsində məhv olurlar.

Şüalandırılmış hüceyrələrin böyük hissəsi mitozu keçir və bölünürlər. Ancaq elə birinci bölünmədən dərhal sonra məhv olmuş hüceyrələr əmələ gəlir. İkinci, üçüncü və s. mitozlardan sonra daha çox hüceyrələr məhv olurlar.

Hüceyrələrin məhvinin təsvir edilmiş növü mitoz prosesi ilə bağlıdır. Onun əsas xüsusiyyətləri ondan ibarətdir ki, şüalandırılmış hüceyrələr müəyyən müddət ərzində metabolik aktivliyini qoruyub saxlayırlar, lakin onlar sonradan bölünməyə qadir olan həyat qabiliyyətli qız hüceyrələrin yaranması ilə nəticələnən bölünməyə qadir deyillər. Birinci şüalandırmadan sonrakı mitozla qədər məhv olmuş hüceyrələr yaranmır – mitoz prosesləri sanki şüalanma ilə yaranan məhvedici zədələnmələri üzə çıxarır. Tez bölünən hüceyrələrin məhvi xüsusiyyətlərini müxtəlif dövrlərdə onun işarə edilməsi üçün qəbul edilmiş “mitotik məhv” (“mitozda məhv”), “təxirə salınmış məhv”, “bölünmə zamanı məhv”, “reproduktiv məhv” terminləri təsdiq edir.

Sonuncu termin daha çox istifadə olunur, belə ki, bu növ hüceyrə məhvi reproduksiya prosesi, hüceyrələrin reproduktiv xüsusiyyətlərinin kəmiyyətə qiymətləndirilməsi üsullarından istifadə edilməsi üçün xarakterik olan hüceyrələrin bərpası ilə əlaqəsini təsdiq edir.

### **6.20. Hüceyrələrin şüa zədələnməsinin modifikasiyası**

İonlaşdırıcı radiasiyanın məhvedici təsirinə (yəni məhvinə səbəb olan) hüceyrələrin həssaslığını, hüceyrələrin bioloji xüsusiyyətlərini (metabolitlərin səviyyəsi, tənəffüsün intensivliyi və digər maddələr mübadiləsi prosesləri) dəyişdirən fiziki, kimyəvi və digər modifikasiyaedici amillərin köməyi ilə artırmaq və ya azaltmaq olar.

Modifikasiya faktorlarından şüa terapiyasında, məsələn, şiş hüceyrələrinin radiohəssaslığının seçici artırılması və normal hüceyrələrin zədələnmədən qorunması, bütünlüklə orqanizmin radiasiyadan qorunması üçün istifadə etməyə çalışırlar.

Radiohəssaslığı dəyişdirən təsir vasitələrinin tətbiqi, hüceyrələrin şüa zədələnməsi mexanizminin müəyyən edilməsinə imkan verir. Əgər hüceyrədaxili proseslərdən hansısa modifikasiyaya məruz qalırsa və bu zaman hüceyrənin



şüalanmaya dayanıqlığı dəyişirsə, onda bu prosesin şüa zədələnməsi mexanizmi ilə əlaqəsini fərz etmək məntiqə uyğun olardı.

Radiasiyanın məhvedici təsirinə qarşı tezbölünən hüceyrələrin radiohəssaslığını hüceyrədaxili metabolizmin xarakterini, genomun çoxalma qabiliyyətini, həyat tsiklinin ayrı-ayrı mərhələlərinin davam etməsini dəyişdirən təsirlər hesabına modifikasiya etmək olar. Reproduktiv məhvə mühitin fiziki parametrləri (temperatur, atmosferin tərkibi, şüalanmış sistemdə bəzi kimyəvi agentlərin mövcudluğu, DNT nukleotidlərinin bromlaşdırılmış analoqlara dəyişilmə dərəcəsi) təsir göstərir.

Çoxillik tədqiqatlara baxmayaraq, bu günə qədər dəqiq məlum deyildir ki, bir çox modifikasiya edən faktorların təsiri hansı hüceyrədaxili sistem və proseslərə yönəldilmişdir. Hər halda onların bəziləri üçün göstərdikləri təsirin ehtimal olunan mexanizmlərini qeyd etmək olar .

**Hüceyrənin başlanğıc radiasiya zədələnməsinin dərəcəsini dəyişdirməyə imkan verən amillər.** Müəyyən edilmişdir ki, oksigenin iştirakı ilə şüalanma zamanı hüceyrələrin ölümcül zədələnməsinin effektivliyi və DNT-nin birsaplı parçalanmasının çıxımı artır. Digər modifikasiya edən agentin – bromdezokspuridinin istifadəsi zamanı onun timidinin əvəzinə DNT tərkibinə daxil olması baş verir. Nəticədə şüalanma zamanı birsaplı parçalanmaların sayı artır və radiohəssaslıq azalır.

Sisteanin və sistein hüceyrə DNT-sində bir və iki saplı parçalanmaların çıxımının eyni zamanda azalması zamanı hüceyrənin radiasiya təsirinə dayanıqlığını artırır.

Beləliklə, DNT-nin ilkin radiasiya zədələnməsini modifikasiya edərək, tezbölünən hüceyrələrin radiohəssaslığını dəyişmək və onların çox hissəsinin reproduktiv məhvinin labüdlüyünü azaltmaq olar.

**Bərpa prosesini modifikasiya edən amillər.** Hüceyrənin çoxalma qabiliyyəti artırıldığı zaman onun şüalanma təsirinə dayanıqlığı və zədələnməyə qarşı genetik aparatın bərpa olma qabiliyyəti artır. Əksinə, şüalanmanın EXÖ-nin artması ilə hüceyrələrin şüa zədələnməsinin effektivliyi 2-3 dəfə artır və onların bərpa olmaq qabiliyyəti, yəqin ki, aradan qaldırılması çətin olan zədələnmələr hesabına azalır.

Radiasiya zədələnmələrindən sonra hüceyrələrin bərpasına təsir göstərən bir sıra kimyəvi agentlər radiohəssaslığı modifikasiya edir (Dantonimisin, tsikloheksimid, A streptovitasin və b.)

Məlumdur ki, bölünmə tsiklinin müxtəlif mərhələlərində hüceyrələr müxtəlif məhvolma meyarına görə radiohəssaslığa malikdirlər. Bölünmədən əvvəl hüceyrələr bölünməyə hazırlıq mərhələsini keçirirlər. Bu interfaza adlanır və onu adətən 3 mərhələyə bölürlər: Presintetik, sintetik və postsintetik.

Presintetik mərhələ -  $G_1$  ilə işarə olunur. Presintetik mərhələdə hüceyrədə çoxlu miqdarda RNT və zülallar əmələ gəlir və DNT sintezində iştirak edən fermentlərin aktivliyi yüksəlir.

Sintetik mərhələ - S ilə işarə olunur. Bu mərhələdə RNT və zülalların sintezi ilə bərabər DNT-nin ikiləşməsi də baş verir və nəticədə DNT-nin miqdarı iki dəfə artır.

Postsintetik mərhələ -  $G_2$  ilə işarə olunur. DNT sintezinin sonundan hüceyrə bölünməsinin başlanmasına qədər olan mərhələdir.

Postsintetik mərhələdə hüceyrənin bölünməyə hazırlıq mərhələsi başa çatır və bundan sonra onun bölünməsi başlayır. Hüceyrələrin bir çoxu üçün “gecikmiş  $G_1$ ”, “gecikmiş  $G_2$ ” və “M” mərhələləri daha radiohəssasdırlar. “Erkən  $G_1$ ” və “gecikmiş S” mərhələlərində hüceyrələr şüalanmaya daha çox davamlıdırlar. Bəzi təsirlər hüceyrə tsiklinin ayrı-ayrı mərhələlərinin davam etmə müddətini dəyişərək hüceyrələrin populyasiyada “yaşa görə” paylanmasını dəyişir və beləliklə də, hüceyrələrin populyasiyasının radiohəssaslığını modifikasiya edir.

Kultural mühitdə zərdabın qatılıq dərəcəsinin aşağı düşməsi dağ siçanının hüceyrələrinin  $G_1$  mərhələsinin davam etmə müddətini uzadır, bu zaman populyasiyanın radiohəssaslığı da  $G_1$  mərhələsində azalır, çünki hüceyrələrin sayı normal qatılıq dərəcəsindəki zərdabda kultivasiya olunan hüceyrələrin sayına nisbətən aşağı olur.

DNT –nin sintezini dayandıran agentlər ilkin S və ya  $G_1$  mərhələsində hüceyrələrin toplanmasına səbəb olur. Bu zaman hüceyrələr daha çox radiohəssas olurlar.

Sinklerin (1968) dəlillərinə əsasən, qoruyucu sistemin agenti çin dağ siçanının hüceyrələrinin radiohəssaslığının “yaş” asılılığını ləğv edir – bölünmə tsiklinin bütün mərhələlərində hüceyrələr şüalanmaya eyni səviyyədə radiohəssas

hala gəlirlər. Bu o deməkdir ki, şüa zədələnməsi iki komponentdən – yaşdan asılı və sisteaminin mühafizəsinə həssas və sisteaminin qoruyucu təsir göstərmədiyi yaşdan asılı olmayan komponentlərdən ibarətdir. Bu komponentlərdə zədələnmələrin fərqlənmə mexanizmi və sisteaminin onlardan birinə təsiri məlum deyildir.

### **6.21. Kiçik dozalarda şüalanmanın bioloji təsirinin kəmiyyətə qiymətləndirilməsi**

Hal-hazırda dozanın “azlığı” anlayışının vahid təyini yoxdur. Kiçik adlandırılan doza diapazonunun kəmiyyətə sərhədinin bioloji qiyməti geniş hədudlarda istifadə olunur (burada da vahid fikir yoxdur).

1999-cu ildə atom şüasının öyrənilməsi üzrə Birləşmiş Millətlər Təşkilatının elm komitəsi NKDAROON-ın (UNSCEAR) verdiyi məlumata görə hüceyrənin şüalandırılmasının kiçik dozalarına 0,2 Qr-ə (200 mZv) qədər dozaları aid etmək olar. Lakin hətta 0,1 sQr dozada belə, bir trekin 8 mkm diametrlə nüvədən keçməsi müşahidə olunmuşdur. Ona görə də hüceyrədə dəyişikliklərin və müvafiq radiobioloji effektlərin baş verməsini gözləmək olar. Çox hallarda məməlilər üçün kiçik dozalar 1,0 Qr-dən aşağı sayılır; bəzən böyük və kiçik dozalar arasındakı sərhəddi 0,25-0,20 Qr-ə qədər azaldırlar. Bu zaman onu, hüceyrələr üçün kiçik kimi götürülən kəmiyyətlərə yaxınlaşdırırlar. Digər yanaşmaya əsasən bunlar hamısı o dozalardır ki, LD<sub>50/30</sub>-dan 100 dəfə az və təbii radiasiya fonu səviyyəsindən 100 dəfə çoxdur ..

Beləliklə, “kiçik dozalar” termini şərti anlayışdır. Canlı sistemlərin təşkilinin müxtəlif səviyyələri üçün kiçik dozaların qiyməti müxtəlifdir və o, zəif birdəfəli və ya xroniki radiasiya təsiri yaradan bioloji effektlərin səciyyəvi təzahürləri ilə təyin edilir. Belə ki, çoxhüceyrəli orqanizmlər üçün kiçik dozalar müəyyən edilərkən şüalanmanın məhvedici olmayan dozaları nəzərdə tutulur. Hüceyrə və digər bioloji obyektlər üçün kiçik dozalar böyük dozalara xas olmayan effektlərlə, məsələn, hormezislə xarakterizə olunurlar. Çox vaxt belə deyirlər ki, kiçik dozalar böyük dozalarda şüalanmaya “əks olan” effektlər yaradırlar.

Lakin “doza” termini hər şeydən əvvəl fiziki anlayışdır, və buna görə də udulan şüalanma enerjisinin qiymətindən irəli gələn kiçik dozalar diapazonuna ciddi tərif vermək lazımdır. Fiziki dozimetriyada kiçik və böyük dozalara

bölgünün olmadığı üçün radiobioloqlar belə bölgünü bioloji effektlərdəki fərqlərlə bağlı aparmaq məcburiyyətindədirlər.

Hüceyrə modellərində dozanın təsnifatına daha ciddi – biofiziki yanaşma mövcuddur. Bu yanaşma əsasında ionlaşmış zərrəciyin hüceyrənin heterogen strukturundan keçməsi xarakteristikası əsasında kiçik dozalar diapazonunu kəmiyyətə təyin etmək olar. Lakin onun bu üsulla qiymətləndirməsində “bioloji faktor”u nəzərə almamaq olmaz. Belə ki, birbaşa təsir ilə yanaşı hüceyrə populyasiyasında bilavasitə təsir də yerinə yetirilir. Hüceyrə və ya toxuma populyasiyalarında isə şüalandırılmış və ya şüalandırılmamış hüceyrəyə ionlaşmadan əlavə ədəbiyyatda şüalandırmanın “şahidləri” adlandırılan şüalandırılan “qonşu-hüceyrə”-lərin sekresiya ( onların tərkibində toksiki) maddələri də təsir göstərir.

### 6.22. Şüa xəstəliyi

Canlı hüceyrələrə (bioloji obyektlərə) ionlaşdırıcı şüalanmanın təsiri nəticəsində vacib bioloji molekul və hüceyrələrin müxtəlif strukturlarının zədələnməsi baş verir. Bu zədələnmələr şüa xəstəliyinin törənməsi və inkişafına (şüa zədələnməsi) səbəb olur.

Şüa xəstəliyi - müxtəlif növ ionlaşdırıcı şüaların orqanizmə (insan, heyvan, bitki) təsiri zamanı yaranan xəstəlikdir. Canlı orqanizmə radiasiyanın zədələyici təsirinin təzahürünün müxtəlifliyi, hər şeydən əvvəl, aşağıdakı amillərdən asılıdır: şüaların növü – ümumi və ya yerli, xarici və ya birləşdirici radioaktiv maddələrdən; zaman amili – birdəfəli, təkrar, müddəti uzadılmış, xroniki şüalanma; məkan amili – bərabər və ya qeyri-bərabər şüalanma, şüalandırılmış həcm və şüalandırılmış sahənin lokallaşdırılması.

İnsan, heyvan, mikroorqanizm və bitkilər daim kənardan - Yer qabığının gamma-şüalarının, kosmik şüaların təsirinə məruz qalır və daxildən orqanizmində cüzi miqdarda mövcud olan radioaktiv maddələrlə ( $^{40}\text{K}$ ,  $^{226}\text{Ra}$ ,  $^{222}\text{Rn}$ ,  $^{14}\text{C}$  və b.) şüalanırlar. Şüa xəstəliyi yalnız o vaxt inkişaf etməyə başlayır ki, şüalanmanın ümumi dozası təbii radioaktiv fonu üstələsin. Şüalanmanın udma dozası nə qədər çox olursa, radiasiyanın zədələyici təsiri bir o qədər effektiv təzahür edir. Daha yüksək dozalarda birdəfəli ümumi şüalanma nəticəsində yaranan kəskin şüa

xəstəliyini, keçirilmiş şüa xəstəliyini, və ya kiçik dozalarda xroniki təsir nəticəsində yarana bilən xroniki şüa xəstəliyini ayırd edirlər.

Kəskin şüa xəstəliyinin səciyyəvi xüsusiyyəti onun kliniki müddətinin dalğavarılıyidir. A.K.Quskova və Q.D. Baysoqolov (1970) kəskin şüa xəstəliyinin müddətinin üç mərhələsini ayırmağı təklif etmişlər: yaranma müddəti, bərpa müddəti, bir də çıxış və nəticə müddəti.

Kəskin şüa xəstəliyinin ilk mərhələsini – yaranma müddətini təfəsilatı ilə nəzərdən keçirək. Kəskin şüa xəstəliyinin bu mərhələsini də, öz növbəsində, 4 fazaya bölmək olar: 1) ilkin kəskin reaksiya fazası; 2) zahiri kliniki salamatlıq fazası (gizli və letant faza); 3) nəzərə çarpan kliniki təzahürlər fazası ( xəstəliyin qızğın fazası); 4) ilkin bərpa fazası.

Kəskin şüa xəstəliyini şüalanmanın udma dozasının qiyməti ilə təyin edilən radiasiya zədələnməsinin ağırlıq dərəcəsi ilə də fərqləndirirlər. İnsanın şüa xəstəliyi 1-10 Qr və daha yüksək dozalarda ( $\gamma$  - şüaların təsiri nəzərdə tutulur) şüalanma zamanı yaranır. Kiçik dozalarda insanın şüalanması zamanı onun ayrı-ayrı sistemləri tərəfindən müxtəlif dərəcələrlə təzahür edən reaksiyalar müşahidə olunur.

Dozaların 1-10 Qr intervalında kəskin şüa xəstəliyinin üç ağırlıq dərəcəsini ayırd edirlər: I dərəcəli (yüngül) kəskin şüa xəstəliyi (1-2 Qr) ; II dərəcəli kəskin şüa xəstəliyi (2-4 Qr) ; III dərəcəli (ağır) kəskin şüa xəstəliyi (4-6 Qr) ; IV dərəcəli ( çox ağır) kəskin şüa xəstəliyi (6 Qr –dən çox).

Şüalanmanın verilmiş udma dozasında bu və ya digər dərəcəli kəskin şüa xəstəliyinin inkişafı ehtimalı orqanizmin fərdi radiohəssaslığı ilə müəyyən edilir. Belə ki, məsələn, 6-10 Qr dozalarda şüa xəstəliyinin keçid forması təzahür edir ki, bu da bağırsaqların zədələnməsi ilə III dərəcəli kəskin şüa xəstəliyi kimi baş verir. İnsanın xüsusi müalicəsi onun sağ qalmasını təmin edə bilər. 10-20 Qr dozalarda bağırsaqların zədələnməsinin tipik forması inkişaf edir ki, 8-10 gündən sonra ölümlə nəticələnir. 20-80 Qr dozalarda toksemik zədələnmə (zədələnmənin damar forması) qeyd edilir. Beyin və meningit simptomlarında 4-7 – ci günlərdə ölüm baş verir. 80 Qr – dən yüksək dozalarda şüalanma zamanı şüalanmadan 1-3 gün sonra ölümlə nəticələnən kollaps və qıc olmalarla zədələnmənin serebral forması inkişaf etməyə başlayır.

Xroniki şüa xəstəliyi – orqanizmin kiçik dozalarda uzunmüddətli şüalanması zamanı inkişaf edən şüa zədələnməsinin nozoloji (xroniki patoloji halda inkişaf edən xəstəlik) formasıdır. Kəskin şüa xəstəliyi kimi bu forma da müddətin fazalılığı ilə şüalanmanın qeyri-bərabərliyi ilə bağlı olan təzahürlərin xüsusiyyətləri ilə xarakterizə olunur, və həmçinin, müxtəlif nəticələrə malikdir. Xroniki şüa xəstəliyinin müəyyən edilməsi, təsnifatı və diaqnostika prinsiplərinin müəyyənləşdirilməsində A.K.Quskovanın xidmətləri böyükdür. Xroniki şüa xəstəliyi şüalanma dozasının müəyyən böhran həddində inkişaf etməyə başlayır. O, orqanizmin orqan və sistemlərinin çox hissəsinin cəlb olunması ilə ağır, dəqiq, qeyd olunmuş kliniki sindromlarla müşayiət olunur. Heyvanlarda xroniki şüa xəstələnməsi ürək fəaliyyətinin tədricən zəifləməsi, daxili sekresita vəzilərinin funksiyalarının pozulması, arıqlama, infeksiyalı xəstəliklərə qarşı müqavimətin zəifləməsi ilə müşayiət edilir. Xroniki şüa xəstəliyinin nəzərə çarpan sindromu 0,7 – 1 Qr (70-100rad) ümumi dozalarda və şüalanmanın 0,001 – 0,005 Qr / sutka intensivliyində inkişaf edir. İnsan və heyvanların şüalandırılması dayandırıldıqdan sonra daha çox radiozədələnən toxumalarda (qan dövranı sistemi, nazik bağırsağın selikli epitel) reparativ proseslərin üstünlüyü ilə, eləcə də digər sistemlərdə funksional pozulmaların normallaşması ilə xarakterizə olunan bərpa mərhələsi başlanır.

Bitkilərdə şüa xəstəliyi müxtəlif növ ionlaşdırıcı şüaların təsiri altında yaranır. Bitkilərdə karbohidrat və yağ mübadiləsinin pozulmasına səbəb olan neytron və  $\alpha$ -hissəcikləri daha təhlükəlidir. Kök və cavan toxumalar radiasiyanın təsirinə daha həssasdır. Bitkilərin şüa xəstəliyinin ümumi simptomu onların boy artımının yubanmasıdır. Bitkilərin radiohəssaslığında onların növ və fərdi növdaxili müxtəliflikləri qeyd edilmişdir. Şüa xəstəliyi zamanı bitkilərin infeksiya xəstəliklərinə həssaslığı artır.

### **6.23. Radiohəssaslığın modifikasiyası**

Radiobioloji effektin aşkar edilməsi şüa zədələnməsinin modifikatorları adlandırılan fiziki və kimyəvi faktorların təsiri altında dəyişilə bilər. Radiohəssaslığın modifikasiyası məsələləri üzrə aparılan tədqiqatların yekun məqsədi – radiohəssaslığa aktiv və selektiv təsir yollarının tapılması, yəni zəruriyyətdən asılı olaraq onun zəiflədilməsi və ya gücləndirilməsini təmin



etməkdir. Radiohəssaslığın modifikasiyası, daha dəqiq desək, radiohəssaslığın tənzimlənməsi üsullarının öyrənilməsi problemi daha aktualdır. 1945- ci ildən sonra başlanan və insanların kütləvi şüa zədələnməsinin real təhlükəsi yarandıqdan, atom silahının intensiv olaraq sınaqdan keçirildiyi müddətdən sonra inkişaf etməyə başlamışdır. Dünyanın bütün inkişaf etmiş ölkələrində bu dövr alimlərin diqqəti radioaktiv şüalanmaya qarşı müdafiə vasitələrinin artırılmasına yönəldilmişdir. Bioobyektlərin (biosistemlərin) radiohəssaslığını müxtəlif yollarla modifikasiya etmək olar. İlk radiasiya-kimyəvi reaksiyaların çıxışını dəyişdirməklə, radiolizin sərbəst radikallar və digər aktiv məhsulların dezaktivasiyası ilə, reparasiya, bərpa olunma proseslərinin ingibirləşməsi və ya aktivləşməsi ilə və s.. Radiobioloji effektlərin modifikasiya prosesi şüa zədələnməsinin yaranmasının müxtəlif mərhələlərini əhatə edərək hüceyrənin təşkil olunmasının müxtəlif mərhələlərində həyata keçirilir.

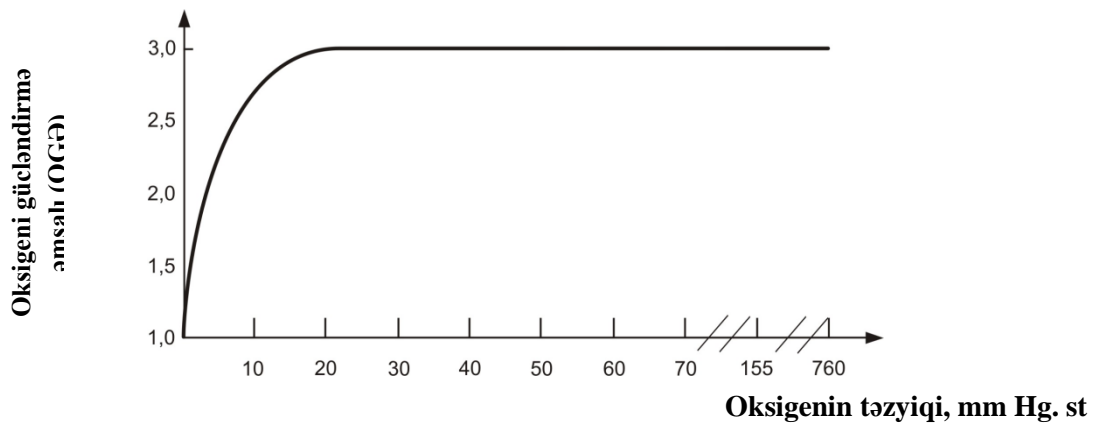
### **6.24. Radiobioloji hadisələrdə oksigen effekti**

Biosistemdə sərbəst oksigen biobirləşmələrinin bir çox növlərinin çevrilmələrinin radiasiya- kimyəvi çıxışı, kəmiyyətinə və orqanizmlərin şüa zədələnməsinin nəticəsinə güclü təsir göstərir. Söhbət oksigen effekti adlandırılan, radiobiologiyanın universal hadisəsindən gedir. Oksigen effekti - hipoksiya və ya anoksiya şəraitində şüalanmalar zamanı zədələnmələrə nisbətən oksigenin standart miqdarının iştirakı ilə orqanizmlərin şüa zədələnməsinin artması hadisəsidir. Radiobiologiyada oksigen effekti dedikdə canlı orqanizmlərin ionlaşdırıcı radiasiya ilə şüalandırılması zamanı oksigen asılılığının (hipoksiya) qoruyucu təsiri də başa düşülür. Oksigen effekti haqqında ilk dəfə 1909-cu ildə Q.Şvarts yazmışdır. Tənəffüs üçün havada oksigenin konsentrasiyasını mümkün qədər azaldaraq (siçanlar üçün -7%, siçovullar üçün- 5 %), A.Daudi və əməkdaşları (1950) mütləq ölümcül dozalarda rentgen şüaları ilə şüalanma zamanı həmin heyvanların müdafiə olunmaq faizinin yüksək olduğunu qeyd etmişlər. Oksigen effekti model sistemlərdə, eləcə də bioloji obyektlərin (subhüceyrə, hüceyrə, toxuma, orqan və orqanizm) bütün səviyyələrində eksperimentlərlə də şüa zədələnməsinin müxtəlif göstəricilərində müəyyən edilmişdir. Bioobyektdə oksigenin azalması zamanı bütün radiobioloji reaksiyalar (biokimyəvi pozulmalar, mutasiyalar, artım və inkişafa təzyiq) ciddi surətdə zəifləmişdir və şüalandırılmış orqanizmlərin sağ

qalma ehtimalı artmışdır. İndiyə qədər oksigenin hansı xüsusiyyətlərinin onun radiomodifikasiya təsirinə cavabdeh olduğu hələ tam aydın deyil. Hipoksiyanın qoruyucu təsir mexanizmi onunla izah olunur ki, biradikal olan oksigen molekulunun iştirakı ilə şüalanma zamanı peroksid radikallar əmələ gəlir. Bu radikallar həyat üçün vacib olan makromolekullar və hüceyrə strukturlarına ionlaşdırıcı şüaların təsirini artırır və (və ya) hüceyrədaxili qoruyucu maddələrin effektivliyini zəiflədir.

Oksigenin təsiri altında şüalanma effektinin dəyişkənliyinin kəmiyyətə təzahürü dozanın dəyişkənlik faktorudur (DDF). Verilmiş halda bunu həm də oksigeni qüvvələndirilmə əmsalı (OQƏ) adlandırırlar. Oksigen effektinin qiyməti başlıca olaraq şüalandırma şəraitində ionlaşdırıcı şüaların növündən asılıdır. Daha çox oksigen effekti rentgen və  $\gamma$ - şüalarının təsiri zamanı müşahidə edilir. İonlaşdırmanın sıxlığı artdıqca oksigen effekti azalır, daha çox sıx ionlaşdırıcı şüaların, məsələn,  $\alpha$ -hissəciklərin təsiri zamanı tamamilə itir.

Heyvan hüceyrələrinin şüalandırılması zamanı oksigenin sensibilizasiya, yəni gücləndirici təsiri o vaxt müşahidə edilir ki, o, şüalandırma prosesində birbaşa iştirak etsin. Belə ki, dağ siçanının hüceyrəsinə oksigenin şüalanmadan 0,3 msan sonra çatdırılması zamanı, OQƏ 2,6-dan (şüalanma zamanı oksigen iştirak etmişdirsə) 1,5-ə qədər düşür. Əgər oksigeni şüalanmadan 5 msan sonra çatdırıblarsa, onda OQƏ-nın kəmiyyəti 1,1-ə qədər azalır. Bu təcrübələr zamanı maksimum sensibilizasiyanın əldə edilməsi üçün oksigeni kameraya şüalanmadan 1-2 msan qabaq vermək lazım gəlmişdir.



Şəkil 6.24.1. Hüceyrələrin radiohəssaslığının oksigenin 37<sup>0</sup>C-də parsial təzyiqindən asılılığı

Oksigen effektinin oksigenin konsentrasiyasından klassik asılılığı ilk dəfə 50-ci illərdə L.Q.Qreem və əməkdaşları tərəfindən təcrübi yolla müəyyən edilmişdir. Şəkil 6.24.1-də ordinat oxu üzərində nisbi radiohəssaslıq OQƏ-nın kəmiyyəti verilmişdir ki, onun da vahidi kimi anoksiyanın qiyməti götürülmüşdür.

Müəyyən edilmişdir ki, 159 mm Hg. st (20,92 % O<sub>2</sub>) bərabər oksigen təzyiqində hüceyrələrin radiohəssaslığı maksimumdur. O, 3-ə yaxındır və oksigenin konsentrasiyasının 100 %-ə qədər artırıldığı zaman da artmır.

Oksigen effekti şüa terapiyasında tətbiq edilir. Şişdə oksigenin miqdarının artması və onu əhatə edən hüceyrələrdə hipoksial şərtlərin yaranması şiş hüceyrələrinin şüa zədələnməsini eyni zamanda sağlam hüceyrələrin azalması ilə artırır.

Beləliklə, şərh olunmuşlardan aydın olur ki, oksigen universal radiomodifikasiya agentidir.

### **6. 25. Radioprotektorlar və radisensibilizatorlar**

Elmin və texnikanın müxtəlif sahələrində ionlaşdırıcı şüaların istifadəsi getdikcə genişlənir. O cümlədən canlı orqanizmlərin radiohəssaslığının artırılması yollarının tapılmasını müasir radiobiologiyanın fundamental məsələlərindən biri kimi önə çəkir. Bu məsələnin real həlli yollarından biri farma-kimyəvi qorunma vasitələrindən – ionlaşdırıcı radiasiyanın zədələyici təsirini mümkün qədər azaldan protektorlardan istifadə etməkdir. Kimyəvi yolla şüadan qorunma problemi intensiv surətdə dünyanın laboratoriyalarında işlənilib hazırlanır və böyük nailiyyətlər əldə edilmişdir. Orqanizmin şüa zədələnməsini artıran vasitələrin tapılması problemi də az tədqiq edilmir.

Radioprotektor və radiosensibilizatorlar elə maddələrdir ki, onların ionlaşdırıcı şüalardan əvvəl heyvanlara yeridilməsi və eləcə də kultural mühitə və ya bioloji obyektə əlavə edilməsi radiasiya effektinin nəzərə çarpacaq dərəcədə artması və ya azalmasına səbəb olur. Radioprotektorun şüalanmadan sonra orqanizmə yeridilməsi effektiv deyildir. Radioqoruyucu preparatların bioobyektə şüalanmadan sonra əlavə edilməsi gözlənilən effekti verməyə də bilər. Sübut edilmişdir ki, sisteyinin şüalanmadan sonra (5 dəqiqədən gec olmamaq şərti ilə) siçovulun orqanizminə yeridilməsi effektivliyə malik deyildir.

Heyvanların və bioloji sistemlərin radiasiyanın zədələyici təsirindən kimyəvi maddələrlə qorunması radiasiya biofizikasının inkişafında ən əhəmiyyətli nailiyyətlərdən biridir. Orqanizm və müxtəlif bioloji obyektlərin radiorezistentliyinin artırılmasında radioprotektorlardan geniş istifadə edilir. Atom enerjisindən istifadə əsrinə fiziki müdafiə imkanlarının çox olmasına baxmayaraq kimyəvi protektorlara tələbat heç vaxt azalmayacaq.

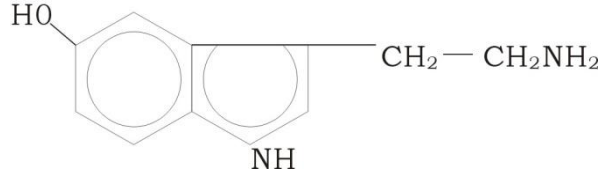
Şüa zədələnməsindən orqanizmlərin profilaktik kimyəvi müdafiəsi effekti 1949-cu ildə Z.Bak tərəfindən kəşf edilmişdir.

Hal-hazırda tədqiq edilmiş minlərlə birləşmələrdən daha effektivlərini – ölümcül dozalarla şüalandırılmış heyvanların ölümünün qarşısını ala bilənlərini seçmişlər. Bəzi radioprotektorlar artıq müalicəvi preparatlar kimi qəbul edilmişdir: onlardan bədxassəli yeni törəmələrin şüa terapiyasında istifadə edirlər.

İonlaşdırıcı radiasiyanın təsirindən sonra orqanizmdə inkişaf edən ilkin fiziki-kimyəvi və biokimyəvi proseslərin mexanizmini bilərək, müəyyən radioprotektorların köməyi ilə onları tənzimləmək (normallaşdırmaq) imkanı qərarlaşdırılmışdır. Digər tərəfdən, bir sıra birləşmələrin heyvan orqanizminə yeridilməsi ilə radiasiya zədələnmələrinin effektini azaldaraq şüalanma nəticəsində toxumada baş verən proseslərin mahiyyətini anlamaq olar.

Qoruyucu maddələr özlərinin kimyəvi quruluşu və bioloji təsirlərinə görə müxtəlifdirlər. Na sianat ilk maddələrdəndir ki, onun ölümcül dozalarda şüalanmadan əvvəl 5 mq/kq dozada siçanlara yeridilməsi onların kontrol heyvanlarla müqayisədə yaşamaq qabiliyyətinin artmasına səbəb olmuşdu. Sisteinin də radioqoruyucu xüsusiyyətləri öyrənilmişdir. Belə ki, 1000 mq/kq dozada onlar siçanın yaşamaq qabiliyyətini artırmışdır. Kükürd tərkibli maddələr – qoruyucu birləşmələrin daha çox və yaxşı tədqiq olunmuş qrupudur. Azidlər, amin turşuları, spirtlər, şəkərlər, fenollar, üzvi turşular və b. da radioqoruyucu təsirlərə malikdirlər. Lakin minlərlə kimyəvi birləşmələrin təcrübi yolla öyrənilməsi müəyyən etdi ki, onlardan ən perspektiv və yüksək effektivləri iki sinfə mənsub maddələrdir: indolillakilamin və merkaptalkilamin. İndolillakilaminlərə mənsub radioprotektorlar triptaminin törəmələridirlər. Sonuncu 79-95 mq/kq dozalarda şüalanmadan 5-20 dəqiqə əvvəl siçanlara yeridilmə zamanı kontrol heyvanlarla müqayisədə onların yaşamaq qabiliyyətini artırır.

5-oksitriptamin (serotonin) ən effektiv kimyəvi protektorlardan sayılır:



**Şəkil 6.25.1. Serotonin molekulunun fəza quruluşunun kimyəvi təsiri.**

İndi indolilakilaminlər sinfinə aid edilən iki yüzdən çox birləşmə tədqiq edilmişdir. Onların bir neçəsində şüalanmaya qarşı serotoninin qoruyucu effekti ilə müqayisə oluna bilən fəallıq müəyyən edilmişdir.

Sisteinamin və ya 2-merkaptoetilamin (MEA) heyvanları ölümcül dozalarda ionlaşdırıcı radiasiyanın təsirindən müdafiə etmək qabiliyyətinə malikdir. MEA-da radioqoruyucu aktivliyin müəyyən edilməsi digər tiolərkibli birləşmələrin də intensiv sintezinə təkan verdi. Bu da digər az effektiv olmayan radioprotektorların: merkaptopropilamin və onun disulfidi, aminoetilzotiuron, merkaptoetilquanidin, merkaptopropilquanidin, aminoetiltiofosfatlar və merkaptoalkilaminlər sinfinin bir çox digər maddələrinin müəyyən edilməsinə səbəb oldu.

Şüalanmaya qarşı müdafiə mexanizmləri haqqında müxtəlif hipotezlər onları bu və ya digər baxımdan ionlaşdırıcı şüaların enerjisinin udulması zamanı hüceyrədə induksiya olunan ən ilkin proseslərlə bağlayır. Metronidazol, mizonidazol və digər elektronəakseptor birləşmələrdə güclü radiosensibilizasiya edən effektivlik (siçan və siçovulların çox saylı ilkin şişlərinə nisbətə) göstərilmişdir. Bu zaman eyni effektin əldə edilməsi üçün radiosensibilizatorlarsız şüalanmaya nisbətən demək olar ki, ionlaşdırıcı şüaların 2 dəfə az dozası tələb olunmuşdur. Radiosensibilizatorlar qismində sinkavit, yodasetamid, metilhidrazin, yoddezoksiuridin və bu kimi başqa birləşmələr istifadə olunur. Oksigen də effektiv radipsensibilizatorlara aid edilir.

Radioonkoloji klinikalarda radioprotektorlar və radiosensibilizatorlardan istifadənin ümumi çətinlikləri preparatların böyük əksəriyyətinin zəhərli olması, eləcə də, onların normal və ya şiş toxumalarına təsirinin selektiv olmasıdır. Buna görə də kliniki radiobiologiyanın ən ümdə vəzifəsi elə şəraitin seçilməsidir ki, bu zaman sağlam toxumaların zədələnməsi minimal, şiş toxumaların zədələnməsi isə maksimum olsun, bununla yanaşı göstərilən fərqi artırılması üçün vasitə və üsullar düzgün seçilsin.

## FƏSİL 7. EKOLOJİ BIOFİZİKA

Müasir dövrdə ekoloji məsələlərlə əksər ixtisaslardan olan mütəxəssislər (bioloqlar, kimyaçılar, fiziklər, mühəndislər, hüquqşünaslar, sosioloqlar, siyasətçilər və s.) məşğul olurlar. Tədqiqat obyektindən, onun quruluş səviyyəsindən, təsir edən ekoloji amilin xarakterindən və s. asılı olaraq ümumi ekologiya bir sıra şərti bölmə və istiqamətlərə ayrılmışdır.

Əvvəlki fəsillərdə göstərdiyimiz kimi biofizika – canlı sistemlərin quruluşunun, fəaliyyətinin və inkişafının əsasında duran fundamental qanunlar haqqında elmdir. Bu elm müxtəlif quruluş səviyyəsinə malik canlı sistemlərdə, biomakromolekullardan başlayaraq, hüceyrə, subhüceyrə, orqan, orqanizm, populyasiya, biogeosenozlar, nəhayət bütövlükdə biosfer səviyyəsinə qədər nisbi sakitlik şəraitində və ətraf mühitdə dəyişikliklər baş verdiyi zaman canlı sistemlərdə baş verən proseslərin molekulyar mexanizmlərini öyrənir.

"Ekoloji biofizika" antropogen amillərin canlı sistemə müxtəlif quruluş səviyyələrində (molekulyar, hüceyrə, orqanizm, populyasiya) ilkin biofiziki təsirini öyrənən elm sahəsidir. Ekoloji biofizikanın öyrənilməsi bioloji sistemlərdə oksidləşdirici destruktiv prosesləri, xarici mühit amillərinə qarşı orqanizmin uyğunlaşmasının molekulyar mexanizmini, ekoloji diapazonda ultrabənövşəyi şüaların təsirindən DNT-nin fotozədələnməsinin molekulyar mexanizmini və s. öyrənməyə imkan verir.

*Ekoloji biofizikanın predmeti ayrıca götürülmüş molekulardan başlayaraq hüceyrə və orqanizm, eləcə də daha mürəkkəb bioloji sistemlərdə ətraf mühitlə qarşılıqlı təsir nəticəsində baş verən mürəkkəb dəyişikliklərdir.*

### **7.1. Ekosistem. Ətraf mühitin çirklənməsi haqqında ümumi anlayış, çirklənmənin əsas tipləri**

Biosfer adlandırılan fəal həyat sahəsi tam, mürəkkəb, dinamik bir sistemdir. Bu sistemdə canlı orqanizmlər və onların yaşayış mühiti üzvi surətdə bir-biri ilə bağlıdır və qarşılıqlı təsirdədirlər. "Biosfer" termini 1875-ci ildə E.Zyüs tərəfindən, biosfer haqqında təlim isə 1926-cı ildə rus alimi V.İ.Vernadski tərəfindən elmə gətirilmişdir.

Uzun təkamül nəticəsində biosferin sərhədləri (canlı orqanizmlərin yaşaya



biləyəcəyi) aşağıdakı kimi formalaşmışdır:

- temperatur diapazonu –  $-250^{\circ}\text{S}$  -  $+160^{\circ}\text{S}$
- təzyiq diapazonu –  $10^{-3}$ -dən  $3 \cdot 10^3$  atmosferə qədər
- suda ən aşağı sərhəd – təqribən 10 km-ə qədər
- litosferdə ən aşağı sərhəd – 2 km dərinliyə qədər
- atmosferdə ən yuxarı sərhəd – ozon təbəqəsinə qədər

Ekosistem (yunanca "oikos" – ev, yaşayış yeri + "systema" – birlik) – bir-biri ilə və ətraf mühitlə sıx qarşılıqlı əlaqədə olan növlərin əmələ gətirdikləri davamlı, öz-özünü tənzimləyən sistemdir.

Ekosistem biosferin funksional altsistemidir və müvafiq şəraitdə qeyri-müəyyən uzun müddətdə davamlılığını qoruyub saxlayır. Ekosistemin dayanıqlı tarazlığının şərtlərindən biri bu amillərin nisbi sabitliyi və yaxud, ən azı, onların canlı orqanizmlərin adaptasiya sürətini ötməyən hədlərdə dəyişməsidir. Məsələn, biotik və abiotik amillərin sutkalıq, fəsilələr üzrə, çoxillik dəyişmələri limitləşdirən hədlərdən kənara çıxmırlar.

Ekosistemin tarazlığını təmin edən şərtlərdən biri də ona mənfi təsir edən biotik və abiotik amillərin təkrarlanmasının canlı orqanizmlərin adaptasiya sürətini aşmamasıdır. Biosferdə geriye dönməsi mümkün olmayan proseslər milyon illərlə davam edir və canlılar ətraf mühitə uyğunlaşmağa macal tapa bilirlər. Atmosferin tərkibinin keyfiyyətə dəyişilməsi buna misal ola bilər.

Biosferdə dönməyən proseslər milyon illər ərzində baş verir və canlı orqanizmlər, xarici mühit şəraitinə uyğunlaşma qabiliyyəti sayəsində adaptasiya edirlər. Atmosferin tərkibinin dəyişməsi buna misal ola bilər. Uzun illər ərzində atmosferdə  $\text{O}_2$  tədricən bitkilərin fotosintez prosesləri sayəsində toplanmışdır. Ətraf mühitin antropogen (texnogen) dəyişiklikləri başqa xarakterə malikdirlər. Bu dəyişikliklər abiotik amillərin orta qiymətlərinin canlı orqanizmin mövcudluğunun və inkişafının hədlərini aşan kəskin dəyişikliklərə gətirib çıxarır.

Ali şüurlü varlıq olan insanın yaranması biosferə getdikcə artan təsir göstərmişdir və göstərir. İnsanı əhatə edən təbii mühit biosferin tərkib hissəsi olub, onun yaşayış, istehsalat və təsərrüfat fəaliyyətinin davam etdiyi mühitdir. İnsanın təbiətlə qarşılıqlı münasibətləri təzadlı xarakter daşıyır. Bir tərəfdən insan təbiətdən ayrılmışdır və onun ehtiyatlarını istifadə edir, digər tərəfdən isə o, intensiv fəaliyyəti sayəsində öz "ekosistemini" yaratmışdır. İnsanın təsərrüfat

fəaliyyəti ilə əlaqədar biosferdə yeni komponentlərin əmələ gəlməsini antropogen “çirklənmə” adlandırmışlar. Antropogen “çirklənmə” dedikdə insanın, cəmiyyətin təsərrüfat fəaliyyəti nəticəsində yaranan və ətraf təbii mühitə düşərək onun biotik və abiotik xassələrini dəyişən və ya dağıdan əlavə tullantılar başa düşülür.

Çirklənmə, həmçinin ətraf mühitin enerji balansına, fiziki-kimyəvi xassələrinə, radioaktivliyinə, elektromaqnit fonuna da təsir edə bilər. Hal-hazırda insanın texnogen fəaliyyətində Mendeleev cədvəlinin bütün elementləri və ətraf təbii mühitə xas olmayan bir çox süni birləşmə və materiallar iştirak edir. Onların istifadə olunması biosferdə elementlərin dövriyyəsinə mənfi təsir göstərir, onların təbii nisbətlerini pozur.

*Canlı orqanizmlərin mühit amillərinə uyğunlaşma mexanizmlərinin öyrənilməsi məhz ekoloji biofizikanın mühüm problemlərindəndir.* Canlı orqanizmin yaşayış mühitinin əlverişsiz şəraitinə uyğunlaşma qabiliyyəti onların davamlılığının müxtəlif növlərinin üzə çıxması üçün böyük əhəmiyyətə malikdir. Bu sahəyə həsr olunmuş çoxsaylı ədəbiyyatın təhlili göstərir ki, yeni şəraitə uyğunlaşma canlı sistemin bütün quruluş səviyyələrini əhatə edir. Hüceyrənin adaptasiyasında əsaslı rol, çox şübhəsiz ki, onun submolekulyar quruluş səviyyəli membran sistemi oynayır.

Təkamül prosesində canlı sistemin adaptasiya mexanizmləri də təbii seçməyə məruz qalmış və bu səbəbdən onların sayı çox deyil. Orqanizm və ya hüceyrə tərəfindən bu və ya digər uyğunlaşma strategiyasının seçilməsi təsirin ölçüsü və müddəti ilə müəyyən olunur. Əgər yaşayış şəraitində dəyişikliklər orqanizmin həyat fəaliyyətinin toleranlıq zonası hədlərində baş verirsə, hüceyrənin katalitik potensialının nizamlayıcı fermentlərinin təsirinə əsaslanan yüksək ixtisaslaşmış nəzarət sistemini (homeostaz) pozmur. Sistemi həyəcanlandıran amil aradan qaldırıldıqdan sonra hüceyrə çox tez bir zaman ərzində meydana çıxmış kənarlanmaları heç bir iz qoymadan kompensə edərək ilkin vəziyyətinə qaydır.

Antropogen amillər isə ətraf mühiti keyfiyyətcə elə sürətlə dəyişir ki, canlı orqanizmin adaptasiya sürətini aşır və nəticədə məhv olmasına gətirib çıxardır.

Texnogen çirklənmələri və mənfi təsirləri dörd böyük qrupa bölmək olar: fiziki, kimyəvi, bioloji və estetik.

*Fiziki çirklənməyə* səs-küy, vibrasiya, elektromaqnit sahəsi, radioaktiv maddələrin ionlaşdırıcı şüaları, istilik şüalanmaları, ultrabənövşəyi və görünən

şüalar daxildir.

**Kimyəvi çirklənməyə** müxtəlif kimyəvi elementlər və maddələrdən əlavə biosferə atılan tullantılarla biotik və abiotik amillərin qarşılıqlı təsiri nəticəsində əmələ gələn birləşmələr daxildir. Bu daha çox təhlükəlidir, belə ki, kimyəvi əlaqələrin sürətini və xarakterini təyin etmək çox çətindir.

Nəticədə yaranan son məhsul atılan tullantıdan dəfələrlə toksik xassəyə malik ola bilər. Sonuncu maddələrə ftorlu maddələr və başqa hallogenlər, ağır metallar, karbohidrogenlər, plastik kütlələr, pestisidlər, müxtəlif orqanik birləşmələr, yuyucu maddələr, törəmə kükürd, azot və s. aiddir.

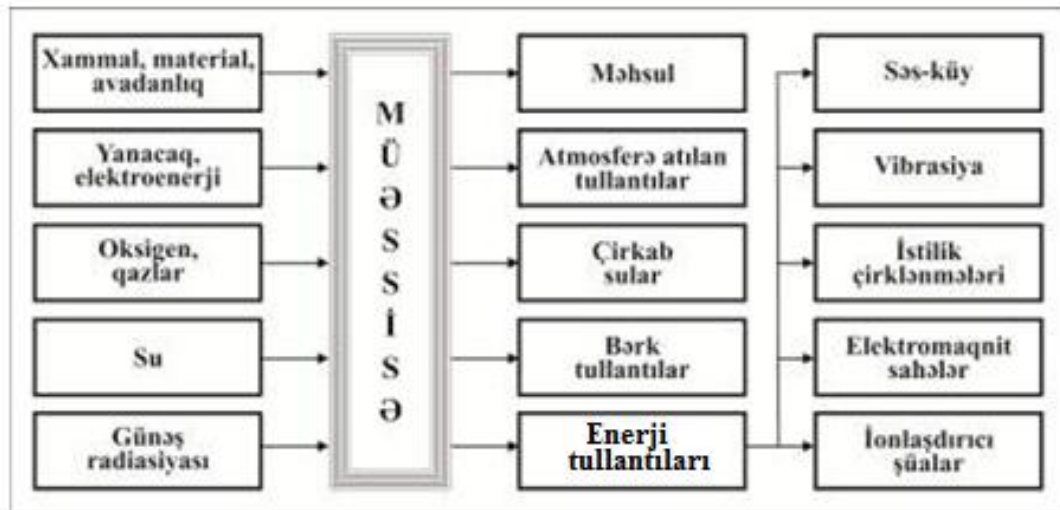
Zəhərli kimyəvi maddələrin intensiv qəbulu ətraf mühitin geniş çirklənməsinə səbəb olmuşdur. Hətta istifadə olunan yerlərdən on minlərlə kilometr uzaqlıqda olan Antarktidada 2000 tondan çox DDT toplanmışdır. Sözsüz, bu zərərli çirkləndiricilər biosferin tərkib hissələrinə böyük təsir edir.

**Bioloji çirkləndiricilərə** mikrobioloji zəhərlənmə, biosenozların strukturunun dəyişməsi və s. aid ola bilər.

**Estetik zərər** tikinti sənayesi olan, tullantılar toplanan və s. ərazilərdə mənzərələrin pozulması ilə müşahidə edilir.

## 7.2. Texnogen fiziki çirklənmələrin təsnifatı

Hər bir sənaye müəssisəsi texnogen çirklənmə mənbəyi hesab olunur. Aşağıdakı şəkildə sənaye müəssisələri ilə ətraf mühit arasındakı qarşılıqlı əlaqə nəticəsində mühitə atılan müxtəlif tullantıların sxemi verilmişdir:



Şəkil 7.2.1. Sənaye müəssisələri ilə ətraf mühit arasındakı qarşılıqlı əlaqə sxemi

Çirkləndiricilər arasında böyük hissəni enerji tullantıları tutur. Enerji tullantıları da öz növbəsində üç hissəyə bölmək olar: mexaniki, elektrostatik (maqnitostatik) və elektromaqnit.



**Şəkil 7.2.2. Enerji çirklənməsinin təsnifatı sxemi**

Enerji çirkləndiricilərinin birinci qrupuna səs-küy, vibrasiyalar (titrəyişlər), infrasəs, ultrasəs və hipersəs daxildir.

İkinci və üçüncü qrupa sənaye tezliklərindən yüksək tezlikli elektromaqnit titrəyişləri, rentgen və qamma diapazonlarına qədər daimi və dəyişən elektromaqnit sahələri özündə birləşdirən müxtəlif uzunluqlu dalğalar aiddir.

Öz növbəsində hər bir qrup da texnogen enerji çirkləndiricilərinin xüsusiyyətindən asılı olaraq müxtəlif qruplara ayrıla bilər.

Müasir dövrdə kosmik texnika intensiv inkişaf etmişdir ki, bununla əlaqədar olaraq yerətrafi kosmik məkan mənimsənilmişdir. Elmdə bu sahə aktual və perspektivli hesab olunur.

Artıq müasir cəmiyyəti qlobal peyk əlaqələri və televizorsuz təsəvvür etmək mümkün deyil. İnsanın kosmosa çıxışı, kosmik tədqiqatların aparılması, orbital stansiyaların yaradılması, müxtəlif məqsədlər üçün buraxılan peyklərin artan istehsalı elmi-texniki inkişafın lazımı və dönüşü olmayan prosesləridir.

Lakin bununla bərabər yerətrafi məkanın çirklənmə problemləri də yaranır. Kosmik cihazların buraxılması zamanı atmosferin yanacaq ilə çirklənməsi qaçılmazdır.

Tullantı məhsulları orbital stansiyaların fəaliyyəti nəticəsində də yaranır. Kosmik cihazın bir orbitdən digərinə keçməsi üçün mütləq sürətdə raket mühərriklərinin yandırılması zərurətdir ki, bu da nəticədə atmosferin yanacaq məhsulları ilə çirklənməsinə səbəb olur. Raketlərin düşən hissələri ya atmosferdə yanır, ya da bərk tullantı şəklində yerə enir.

Kosmik cihazların ətraf mühitə təsiri fiziki çirklənmələrlə də müşayiət olunur:

- start anında: səs-küy, vibrasiya, istilik çirklənməsi və s.;
- orbitdə iş zamanı: elektromaqnit sahəsinin yüksək fonu, çəkisizliyin təsiri və s.
- enən zaman.

### **7.3. Optik şüaların bioloji sistemlərə təsiri**

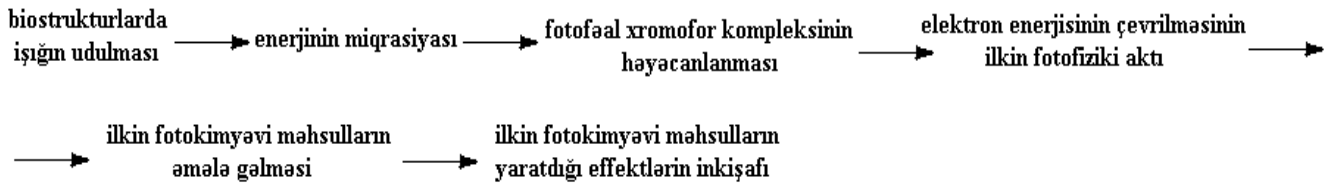
Optik şüaların biosistemlərə bu günə qədər məlum olan bütün təsirlərini 3 qrupa bölmək olar. I qrupu fotoenerji prosesləri təşkil edir. Bu proseslərin nəticəsində işıq enerjisinin son məhsullarda bilavasitə ehtiyat şəklində toplanması baş verir. Fotoenerji proseslərinə aid olan fotosintez uzunmüddətli təkamül inkişafı nəticəsində əmələ gəlmiş, ali səviyyədə təşkil olunmuş xüsusi strukturlarda gedir. Bu proses faydalı fotobioloji proseslər hesab olunur və Yer kürəsində həyatın qorunub saxlanması fundamental enerji əhəmiyyətinə malikdir. Fotosintezin sensibilizatoru - əsas pigmenti xlorofil və onun törəmələridir.

II qrupa fotoinformasiya və fotonizamlama prosesləri daxildir. Bu tipli proseslərdə də işıq enerjisi ilkin mərhələdə aktivləşmə baryerini aşmaq üçün istifadə olunur. Lakin fotosintezdən fərqli olaraq bu proseslərdə işıq enerjisinin son məhsullarda ehtiyata toplanması baş vermir. Heyvanlarda fundamental fotoinformasiya prosesi - görmədə fotoreseptor funksiyasını rodopsin molekulu yerinə yetirir. Bitkilərdə bu proseslərə fototropizm, fototaksis, fotoperiodizm və s. daxildir. Bu proseslərin bioloji əhəmiyyəti canlıların ətraf mühitdə davranmalarına (görmə), ya da şüalanmanın xarakterinin dəyişikliklərinə tez uyğunlaşmasına imkan verən informasiyanın alınmasından ibarətdir. Orqanizmlərin həyat fəaliyyətinin bir çox mərhələlərinə (böyümə, inkişaf, diferensasiya və s.) fəal təsir edən fotonizamlama prosesləri də böyük əhəmiyyətə malikdir. Fotonizamlama və fotoinformasiya proseslərinin səciyyəvi xüsusiyyəti onların kvantlara yüksək həssaslığı və bioloji təsirinin yüksək səmərəliliyindədir. Qırmızı və uzaq qırmızı

spektr sahələrinin təsiri ilə işə düşən fotomorfogenez və fotoperiodizm proseslərinin əsas piqmenti – sensibilizatoru rolunu yaşıl bitkilərin universal fotonizamlama sistemi olan fitoxrom oynayır. Göy və uzun dalğalı UB – işıqla induksiya olunan fototropizm, fotoinduksiya olunmuş karotinogenez və fototaksis kimi proseslərin ən çox ehtimal olunan fotoreseptorları flavin təbiətli birləşmələrdir.

Fotobioloji proseslərin III qrupuna bioloji təsirinə görə zərərli hesab olunan fotodestruktiv reaksiyalar aiddir. Destruktiv fotokimyəvi reaksiyalar nəticəsində hüceyrələrin ayrı-ayrı komponentlərinin, ilk növbədə nuklein turşularının, lipoproteidli membran strukturlarının zədələnməsi, yəni molekullarda elə kimyəvi dəyişikliklərin əmələ gəlməsi baş verir ki, nəticədə onların funksional xassələri ya pozulur, ya da tam itirilir.

İşığın bioloji sistemlərə təsiri mürəkkəb və müxtəlif xarakterə malikdir. Lakin fotobioloji proseslərin müxtəlifliyinə baxmayaraq, onları ümumi funksional təşkil birləşdirir. İşığın təsiri ilə bioloji sistemlərdə gedən istənilən prosesi aşağıdakı mərhələlərin ardıcılığı şəklində təsəvvür etmək olar:



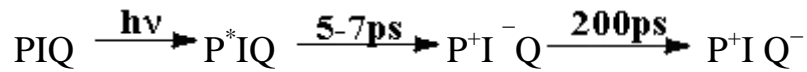
Bütün fotobioloji proseslərin ilkin mərhələlərinin molekulyar mexanizmləri ümumi prinsiplərə əsaslanır. Fotofəal xromofor molekulu elektron həyəcanlanması enerjisi hesabına, biostrukturlarda özünün yaxın mikroəhatəsinin halını dəyişir. Bu dəyişikliklər son bioloji effektlərə səbəb olan biokimyəvi prosesləri induksiya edən növbəti struktur-funksional yenidənqurmalara başlanğıc verir.

Xromoforların molekul daxili fotoinduksiya olunmuş ilkin çevrilmələrinin bir neçə tipi məlumdur və bu çevrilmələr müxtəlif fotobioloji proseslərin ilkin mərhələlərinin əsasında durur. Fotoreduksiya və fotooksidləşmə, fotoizomerləşmə və ototafutomerləşmə, fotoionlaşma, fotodissosiasiya və fotobirləşmə ən mühüm fotoinduksiya olunmuş çevrilmələrdir.

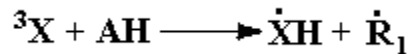
Fotosintez zamanı reaksiya mərkəzinin (P) işıqla həyəcanlanmış fotoaktiv xlorofil molekulu elektronu ilkin akseptora verən donor rolunu oynayır ki, nəticədə yüklərin parçalanması və  $<10$  ps müddətində ilkin ion-radikal cütünün ( $P^+I^-$ ) əmələ



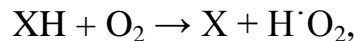
gəlməsi baş verir. Ayrılmış yüklər ~200 ps müddətində elektronun I–dən xion akseptoruna (Q) keçməsi yolu ilə stabilləşirlər.



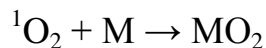
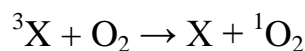
Bundan sonra P<sup>+</sup>-in P-yə qədər kənar donor hesabına regenerasiyası və elektronun daşıyıcılar zənciri üzrə fotosintezin reduksiya olunmuş məhsullarını əmələ gətirməklə daşınması baş verir. Öz bioloji təbiətinə görə fərqli olan fotodinamik destruktiv proseslərdə sensibilizatorun molekulu triplet həyəcanlanmış vəziyyətdə (<sup>3</sup>X) çox mühüm bioloji molekullarla (AH) oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarına girərək, onların dönməyən fotooksidləşməsinə və funksional xassələrinin itirilməsinə səbəb ola bilər.



burada  $\dot{X}H$  – sensibilizatorun sərbəst radikalı,  $\dot{R}_1$  substratın ilkin sərbəst radikalıdır. Sensibilizatorun radikalının O<sub>2</sub>-ilə qarşılıqlı təsiri reaksiyanın sonunda sensibilizatorun regenerasiyasına səbəb olur:

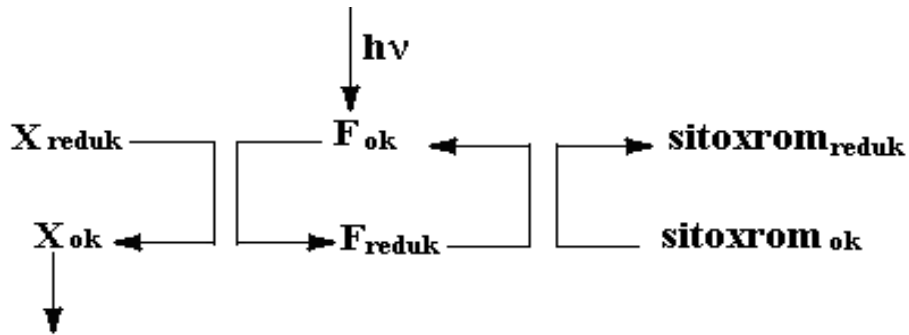


burada H $\dot{O}_2$  –hidroperoksid radikalıdır. Bioloji substratın oksidləşməsi fərqli mexanizmlə də gedə bilər. Bu zaman sensibilizatorun molekulu triplet həyəcanlanmış halda enerjisini oksigenə verərək onu elektron həyəcanlanmış sinqlet (<sup>1</sup>O<sub>2</sub>) vəziyyətə keçirir. Əmələ gəlmiş sinqlet oksigen sonradan bioloji substratı (M) oksidləşdirir:



Fotoreduksiya bəzi fotonizamlama proseslərinin sensibilizatoru olan flavin fotoreseptorlarının daxil olduğu ilkin fotokimyəvi reaksiyadır. Işıq kvantını udduqdan sonra fotoreseptor (flavoproteid) oksidləşmiş haldan (F<sub>ok</sub>) reduksiya olunmuş hala (F<sub>reduk</sub>) keçir. Bu proses elektron donoru olan digər birləşmələrin oksidləşməsi ilə müşayiət olunur. Məsələn, bitkilərdə fototropizm proseslərində fotosensibilləşmiş oksidləşməyə boy hormonu olan auksin məruz qalır. Bəzi göbələk və bakteriyalarda karotinoidlərin fotoinduksiya olunmuş sintezi proseslərində bu birləşmənin təbiəti hələ məlum deyil (X). Fotoreduksiya olunmuş flavoproteid qaranlıqda elektron akseptorları ilə (çox ehtimal ki, sitoxromlarla) tez reaksiyaya girərək ilkin oksidləşmiş vəziyyətə keçə bilər. Aşağıda molekulyar

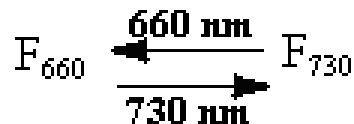
fotosensibilləşmə reaksiyası qismində karotinogenez prosesində flavin fotoreseptorunun ilkin fotoreaksiyalarının sxemi göstərilmişdir:



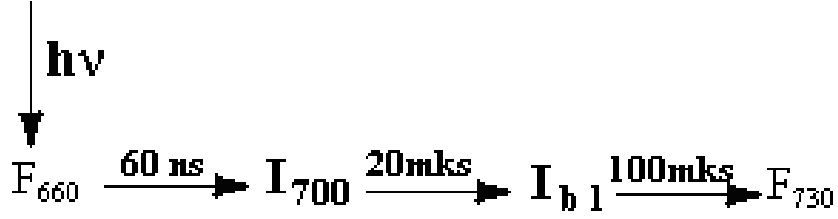
**karotinoidlərin sintezinin induktoru**

Molekul daxili dönan fotoyenidənqruplaşmalar 2 mühüm bioloji fotoreseptora – görmə pıqmenti rodopsinə və bitkilərin fotonizamlama pıqmenti - fitoxroma xasdır.

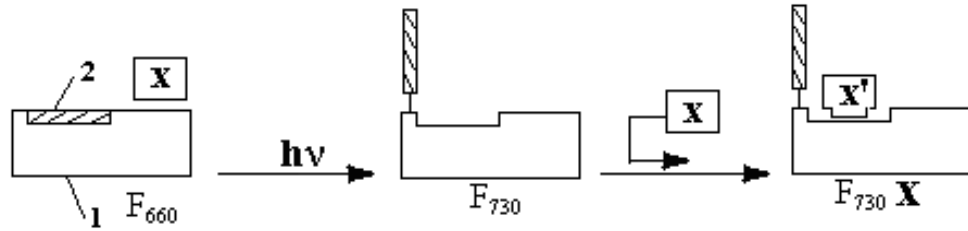
Rodopsin – qlöbulyar zülal opsin, lipid və retinal xromoforundan əmələ gəlmiş kompleks olan lipoxromoproteiddir. Rodopsinin ilkin fotokimyəvi reaksiyası onun xromoforunun fotoizomerləşməsindən ibarətdir. Bu zaman həyəcanlanmış retinal molekulu sis-izomer halından trans-izomer halına keçir. Bu rodopsin kompleksində retinalın lipid-zülal mikroəhatəsinin konformasiya çevrilmələri ilə müşaiyət olunur. Sonradan isə membranda fotoreseptor siqnalın yaranmasına səbəb olan biokimyəvi dəyişikliklər kaskadı işə düşür. Yaşıl bitkilərin universal fotoreseptoru fitoxrom optiki xassələri zülalla kovalent birləşmiş bilitrien xromoforu ilə (açıq tetrapirrol) müəyyən olunan xromoproteiddir. Fitoxromun xarakterik xüsusiyyəti - fotodönənlik və udma maksimumları 660 nm (F<sub>660</sub>) və 730 nm (F<sub>730</sub>) olan 2 qarşılıqlı bir-birinə çevrilən formalarının mövcud olması xromofor və apozülal arasında qarşılıqlı təsirdən asılıdır:



Fitoxromun həm düz, həm də əks istiqamətdə gedən fotokonversiyası zamanı zülalın bir neçə spektral cəhətdən fərqli aralıq məhsullarının əmələ gəlməsi və parçalanması baş verir. Bu proseslərin kinetikası düz istiqamətdə gedən fotokonversiya zamanı daha ətraflı tədqiq olunmuşdur:

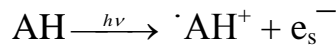


Protonun bilitrien xromoforda onun apozülalla SH- qrupu vasitəsi ilə yaranmış kovalent rabitələrindən birinin dissosiasiyası ilə müşayiət olunan fototautomer hala keçməsi fitoxromun ilkin fotokimyəvi reaksiyasıdır. Bunun nəticəsində o, özünün birləşdiyi yer ətrafında daha mütəhərrik olur, yəni,  $F_{660} \rightarrow F_{730}$  fotoçevrilməsi zamanı onun zülalla rabitəsinin xarakteri dəyişir. Bu da öz növbəsində, fitoxromun əlaqədə olduğu membranda struktur dəyişikliklərə səbəb olur. Fitoxromun membran səviyyəsində təsir mexanizmini aşağıdakı model şəklində təsvir etmək olar (burada 1 – apozülal, 2 - xromofordur):

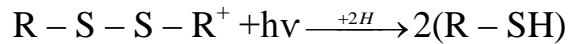


Qaranlıqda membranın reseptor sahəsi elə bir konformasiya halındadır ki, (X) o  $F_{660}$  ilə əlaqə yarada bilmir. Işıq təsir etdikdə (660nm)  $F_{660} \rightarrow F_{730}$  -a keçir, bu da xromoforun piqmentinin zülal hissəsi ilə əlaqəsinin dəyişməsi və onun üzərində böyük hidrofob sahənin əmələ gəlməsi ilə müşayiət olunur. Bütün bunların nəticəsində  $F_{730}$  liqandının membranın reseptor sahəsinə molekulyar hərisliyi artır. Sonra isə reseptor digər konformasiya halına ( $X'$ ) keçir, həm membranın özünün, həm də membranla bağlı fermentlərin strukturu, keçiriciliyi, funksional aktivliyi dəyişir.

Zülallara və nuklein turşularına qısa dalğalı UB-şüaların destruktiv təsiri zamanı daha çox fotoionlaşma, fotodissosiasiya və fotobirləşmə reaksiyaları gedir. Məsələn, zülalın tərkibində triptofanın (AH) UB-fotolizi zamanı ilkin baş verən fotoreaksiyası onun kation-radikal ( $\cdot AH^+$ ) və solvatlaşmış elektron ( $e_s^-$ ) əmələ gətirməklə fotoionlaşmasıdır:



Zülalların sistein qalıqlarında ilkin fotokimyəvi reaksiya isə S—S rabitələrinin fotodissosiasiyasıdır :



Sisteinin fotolizi sərbəst radikal mərhələsindən keçməklə baş verir. Zülallardan fərqli olaraq nuklein turşularında azotlu əsasların fotoionlaşması yalnız UB-ışığın 2 kvantı udulduqda baş verir. Belə 2 kvantlı reaksiyaları yüksək intensivlikli lazer UB-şüalarını istifadə edərkən müşahidə etmək olar. UB-ışığın nisbətən kiçik intensivliklərində isə azotlu əsasların daha çox baş verən fotokimyəvi reaksiyaları fotobirləşmə (dimerləşmə və hidratlaşma) reaksiyalarıdır.

Bütün nəzərdən keçirilən hallarda ilkin fotoreaksiyaları makromolekulyar xromofor kompleksində elektron-konformasiya qarşılıqlı təsir mexanizmi ilə baş verən müvafiq molekul daxili yenidənqurmalar törədirlər. Işığın bioloji təsir spesifikliyi fotofəal molekulların konkret lokalizasiya yerləri, biostrukturlarda baş verən ilkin fotoçevrilmələr və ilkin fotoməhsulların ən yaxın ətrafla qarşılıqlı təsir xarakteri ilə müəyyən olunur.

### 7.4. Səs-küy. Onun təbii və texnogen mənbələri

Səs-küy, xüsusilə də texnogen mənsəli səs-küy insan orqanizminə zərərli təsir göstərir. Bu təsir nəticəsində eşitmə orqanının spesifik zədələnməsi, digər orqan və sistemlərin isə qeyri-spesifik dəyişiklikləri baş verir. Güclü səs-küylərin sistemətik təsiri hipertoniya, hipotoniya və digər xəstəliklərə səbəb olur.

Səs-küyün təsir effekti onun səviyyəsindən, xarakterindən, spektral tərkibindən, təsir müddətindən, fərdi həssaslıqdan asılıdır. İntensiv səs-küyün uzunmüddətli təsiri zamanı sinir və endokrin sistemlərinin, mədə-bağırsağ yolu fəaliyyətinin, damar tonusunun pozulmaları, ilbiz sinirinin nevriti ilə əlaqədar meydana gəlmiş və getdikcə inkişaf edən karlıq müşahidə olunur. Peşə karlığı zamanı 4000-8000 Hs diapazonunda tezliyə malik səsin qəbul edilməsi pozulur. Səs-küyün qeyri-spesifik təsir əlamətləri bəzən eşitmə funksiyasının zədələnməsindən əvvəl asteniya, nevratik reaksiyalar, vegetativ sinir sisteminin funksiyalarının pozulması şəklində müşahidə olunur. Şəhərlərdə səs-küyün artan səviyyəsi ilə sinir xəstəliklərinin sayı arasında düz mütənasib asılılığın olması müəyyən edilmişdir. İnsana eşitmə və dəri duyğu orqanları tərəfindən qəbul edilən infrasəs də zərərli təsir göstərir. Texnogen səs-küyün uzunmüddətli təsiri nəticəsində yuxusuzluq, həzm orqanlarının funksional pozulmaları, görmə və dad hissiyyatlarının zəifləməsi, əsəbilik və s. əlamətlər meydana çıxır. 130 dB-ə çatan

intensiv səs-küyün təsiri zamanı (partlayış, zərbə dalğası və s.) ağrı hissi yaranır, 140 dB-dən güclü olduqda isə eşitmə aparatı zədələnir. İnsanın dözə bildiyi maksimal səs-küy səviyyəsi 154 dB-dir.

Səs-küyün texnogen və təbii mənbələri fərqləndirilir:

**Səs-küyün təbii mənbələri.** Real atmosferdə insanlardan asılı olamayaraq  $3 \cdot 10^{-3}$  Hz tezlikli infrasəsdən ultrasəs və hipersəsə qədər müxtəlif spektrli küylər mövcuddur. Səs-küyün təbii mənbələrinə dəniz dalğalanması, qar uçuqunu, ildırım, vulkan püskürməsi, meşələrdəki külək, quşların səsi, heyvanların səsi, axan şlalənin səsi və s. aiddir. İnfraşəsin təbii mənbələrinə meteoroloji və coğrafi hadisələr (maqnit qasırğası, qütb parıltısı, hava hərəkəti, fırtına, zəlzələ və s.) aiddir.

**Səs-küyün texnogen mənbələri.** Səs-küyün texnogen mənbələrinə bütün müasir texnika vasitələri, nəqliyyat və s. daxildir. Bu mənbələr ətraf mühitdə səs-küy çirklənməsi yaradır. Texnogen səs-küy fonu tikintilərdə, binalarda və onların arasında yaranır. Texnogen mənşəli mənbələrə relsli, suda, aviasiyada və təkərlə işləyən nəqliyyatı, sənaye və məişət obyektlərində istifadə olunan cihazları, ventilyasiya qurğularını, sanitariya-texnik qurğuları, istilik-energetik sistemlərini, elektromexanik qurğuları, qazturbokompressorları, elektrotexnik qurğuları və s. misal göstərmək olar.

**Səs-küyün fiziki təbiətdə təsnifatı.** Bu təsnifat aşağıdakı şəkildə aparılır:

- mexaniki səs-küy, müxtəlif mexanizmlərin detallarının səsi və s.
- elektromaqnit səs-küy, elektromaqnit sahələrin təsiri ilə müxtəlif mexanizmlərin detallarının səslənməsi (transformator, pər və s.);
- aerodinamik səs-küy, qazlarda burulğan prosesləri nəticəsində yaranan səslər;
- hidrodinamik səs-küy, maye halda olan maddələrdən yaranan səs.

**Spektral-zaman xarakterinə görə səs-küyün təsnifatı:**

Spektr<sup>10</sup> xüsusiyyətinə görə səs-küy 2 yerə bölünür:

1. Genişzolaqlı;
2. Tonal.

Zaman xüsusiyyətinə görə səs-küy 2 yerə bölünür:

1. Daimi

---

<sup>10</sup> hər hansı bir işıq mənbəyinin buraxdığı elektromaqnit dalğaları

### 2. Müvəqqəti

Müvəqqəti səs-küy 3 yerə bölünür:

1. İmpulslu
2. Fasiləli
3. Dəyişkən.

### 7.5. Səs-küyün bioloji təsiri

Texnogen səbəbdən yaranan səs-küy insan orqanizminə xüsusilə mənfi təsir edir. Tibbidə hipertoniya, hipotoniya və başqa narahatçılıqlarla müşayiət olunan "səs-küy xəstəliyi" termini mövcuddur.

Səs-küyün insanlara təsiri, yuxarıda qeyd olunduğu kimi onun dərəcəsi, xüsusiyyətindən, spektral tərkibindən, davam etmə müddətindən və şəxsin fərdi həssaslığından asılıdır. İntensiv səs-küyün uzun müddət davam etməsi insanlarda əsəb və endokrin sistemin fəaliyyətinin pozulması, damar gərginliyi, mədə-bağırsaq pozulması, inkişaf edən ağır eşitmə kimi mənfi hallara gətirib çıxarır.

Şəhərlərdə səs-küyün dərəcəsi insanlarda yaranan əsəb xəstəliklərinin sayı ilə birbaşa əlaqəlidir. İnsanlara ən çox eşitmə və hissiyyat orqanları ilə qəbul edilən infrasəslər mənfi təsir edir. Təyin edilmişdir ki, 15-20 Hz tezlikli infrasəslər insanlarda qorxu hissi yaradır.

Sənaye və məişət səs-küyü insanlarda yorğunluq, əsəb yaradır, əmək qabiliyyətini, diqqəti aşağı salır. Digər tərəfdən, ləpələnən dəniz dalğasının, yarpaqların xışıltısının, quşların cəh-cəhinin səsi insanlara rahatlandırıcı təsir edir.

Texnogen səs-küyün davamedici təsiri nəticəsində insanlarda həmçinin, yuxusuzluq, həzm sisteminin narahatlığı, dadbilmə hissinin və görmənin zəifləməsi, böyük əsəb gərginliyinin yaranması və s. kimi mənfi hallar baş verir.

### 7.6. Vibrasiyalar və onların mənbələri

Vibrasiyaların əsas mənbəyini relsli nəqliyyat (tramvay, metropoliten, dəmiryolu), müxtəlif texnoloji qurğular (kompresorlar, mühərriklər), dəmir-presləmə avadanlıqları, tikinti texnikası (gürzlər, şini hava ilə doldurulmuş texnika), istilik və su kəməri sistemləri, nasos stansiyaları və s. təşkil edir.

Vibrasiyalar zərərli və faydalı növlərə ayrılır.

**Zərərli vibrasiyalar** ətraf mühitdə səs-küy çirklənməsi və insan orqanizminə



mənfi təsir etməklə yanaşı, müxtəlif mühəndis qurğularına da dağıdıcı təsir göstərir.

**Faydalı vibrasiyalar** texnoloji proseslərdə (betonun vibrobərkidilməsi, vibrovakuumlu qurğular və s.) istifadə edilir. Lakin bu hallarda da vibrasiyalardan müdafiə tədbirləri görülməlidir.

### 7.7. Vibrasiyanın bioloji təsiri

Vibrasiyanın orqanizmə təsiri onun təsir xüsusiyyətindən asılıdır. Ümumi vibrasiya bütün orqanizmə təsir edir. Bu növ vibrasiyalar nəqliyyatda, tikinti zonalarında təsir edir. Lokal vibrasiyalar bədənin müəyyən hissəsinə təsir edir (məsələn, vibrasiyayarıdan əllə işləyən avadanlıqdan istifadə zamanı və s.).

Vibrasiyanın təsir müddətindən, titrəyişin sıxlığı və gücündən asılı olaraq orqanizmdə silkələnmə, titrəyişin uzun müddətli təsirindən isə dayaq-hərəkət, qandamar və əsəb sistemində fəaliyyət dəyişməsi müşahidə edilir.

Vibrasiyaların 15 Hs tezliyə qədər olan diapazonu vestibulyar aparatda fəaliyyət pozulmasına səbəb olur. Vibrasiyaların 25 Hs tezliyə qədər olan diapazonu sümük-oynaq dəyişkənliyi yaradır. Vibrasiyaların 50-250 Hs tezliyə qədər olan diapazonu ürək-damar, əsəb sistemlərinə mənfi təsir edir və adətən vibrasiya xəstəliyi (oynaqlarda ağrı, soyuğa qarşı yüksək həssaslıq, qıcolma) yaradır. Bu xəstəlik əsəb sistemi pozğunluğu, baş ağrısı, maddələr dövrəsinin pozğunluğu və s. ilə müşayiət olunur.

### 7.8. Elektromaqnit sahələrinin (EMS) texnogen mənbələri

Yer planeti yarandığı ilk andan Günəşin və Kosmosun elektromaqnit şüalanmasının təsirinə məruz qalır. Bu prosesdə maqnitoferdə və Yer atmosferində qarşılıqlı əlaqədə olan, canlı orqanizmlərə və yaşayış mühitinə təsir edən mürəkkəb hadisələr baş verir. Təkamül prosesində canlı orqanizmlər elektromaqnit sahələrinin təbii fonuna müəyyən qədər uyğunlaşmışlar. Lakin elmi-texniki inkişaf nəticəsində Yer elektromaqnit fonu həm yüksəlmiş, həm də keyfiyyət dəyişikliklərinə uğramışdır. Texnogen fəaliyyət nəticəsində süni mənbələrin yaratdığı dalğa uzunluğuna malik elektromaqnit şüaları (məs, dalğa uzunluqlarının millimetrik diapazonu) insanın yaşayış mühitinə daxil olmuşdur.

Yerdən kənar gələn elektromaqnit dalğaları onun atmosferi tərəfindən intensiv udulduğuna görə canlı orqanizmlər onlara adaptasiya etməmişlər.

Antropogen mənşəli əsas elektromaqnit dalğaları mənbələrinə televiziya və radiolokasiya stansiyaları, güclü radiotexniki obyektlər, mobil telefonlar, sənaye texnoloji avadanlığı, sənaye tezlikli yüksək gərginlikli elektrik xətləri və s. aiddir.

Ətraf mühitin elektromaqnit sahələri ilə çirklənməsi ilə əlaqədar olaraq onlardan qorunma vasitələri zərurətə çevrilir. Optimal müdafiyyə vasitələrinin seçilməsi üçün elektromaqnit sahələrinin aşağıdakı əsas xarakteristikaları məlum olmalıdır: tezliklər diapazonu, şüalanmanın enerjisi və gücü, iş rejimi, istiqamətləri diaqramı, atmosferdə yayılma xüsusiyyətləri, bioloji təsiri, polyarlaşma tipi, təyinatı və s.

Fiziki, xüsusilə də elektromaqnit sahələrinin biosferə təsiri müxtəlif və çoxcəhətlidir. EMS-in canlı hüceyrə ilə, canlı orqanizmlə qarşılıqlı təsir prosesləri həm də çox mürəkkəbdir. EMS-in bioloji sistemlə qarşılıqlı təsiri aşağıdakılarla müəyyən olunur:

- şüalanmanın parametrləri (dalğanın tezliyi və ya uzunluğu ilə, dalğanın yayılma sürəti və polyarlaşması);
- bioloji obyektin fiziki və biokimyəvi xüsusiyyətləri (dielektrik nüfuzu, elektrik keçiriciliyi, toxumada EMD-nın uzunluğu, nüfuzetmə dərinliyindən, hava-toxuma sərhədindən əks olunma əmsalı).

Canlı orqanizmlər çoxlu sayda hüceyrələrdən ibarətdir ki, onların da tərkibində çoxlu sayda molekullar, atomlar, yüklü hissəciklər vardır və özləri də EMD mənbəyidirlər. Bioloji obyektlərin təkamülü ekzogen və endogen EMS-lərinin təsiri altında getmişdir. Biosistemlərin xarici EMS-lərə qarşı həssaslığı şüaların tezlik və intensivlik diapazonlarından asılıdır.

Bioloji obyektlərə EMS-lərin təsir spesifikliyini nəzərdən keçirərkən qeyri-ionlaşdırıcı EMS-lər diapazonunu şərti olaraq aşağıdakı 3 qrupa bölmək olar:

- daimi təsir göstərən kiçik tezlikli sahələr (dalğa uzunluğu 1 m-ə qədər);
- ifrat yüksək tezlikli diapazon (dalğa uzunluğu 1 sm – 1 m);
- millimetrlik və submillimetrlik diapazon (0,1-10 mm).

Toxumaya daxil olarkən dalğanın amplitudunun azalması  $\delta$ -daxil olma dərinliyi – EMS amplitudunun  $e \approx 2,72$  dəfə azaldığı məsafə ilə xarakterizə olunur.  $\lambda=10$  sm olan EM şüalarının əzələ və dəriyə daxil olma dərinliyi 15 sm-dir.

$\lambda=8$  mm olduqda  $\delta=0,3$  mm.  $\delta$ -nın  $v$ -dən (və ya  $\lambda$ -dan) kəskin asılılığı müşahidə olunur.  $\lambda$ -nın mühtdə, hüceyrələrin və hüceyrə orqanoidlərinin ölçülərindən çox dəfə böyük olduğu qiymətlərinə qədər  $v$  artdıqca  $\delta$  azalır. Çox yüksək tezliklərdə EMŞ-lərin toxumalara nüfuz etməsi yenidən artır.

EMS-nin insan orqanizminə təsiri faydalı və zərərli ola bilər. EM şüalarının bioloji obyektlərlə qarşılıqlı təsiri zamanı rezonans effektləri yaranır. Bu proseslər tezlikdən asılı xarakter daşıyır və biosistemin vahid informasiya-idarəetmə sistemində təsir edir. Məşhur biofizik A.M.Jabotinskinin fikrincə, bu qarşılıqlı təsirin əsasında tsiklik dalğalı proseslər durur.

**Elektromaqnit sahəsi** - elektrik və maqnit sahələrindən yaranan fiziki sahədir. Yer kürəsi yarandığı andan Günəşin və kosmosun elektromaqnit şüalarının təsirinə məruz qalır. Elmi texniki tərəqqinin nəticəsində elektromaqnit fon böyüməklə yanaşı, həm də keyfiyyətini dəyişmişdir. Texnogen fəaliyyət nəticəsində süni elektromaqnit şüalar əmələ gəlmişdir. Süni elektromaqnit şüa olan millimetrik dalğalar intensiv olaraq Yer atmosferi tərəfindən udulur, ona görə də, canlı orqanizm bu şüalara adaptasiya ola bilmir.

Müasir dövrdə Yer kürəsində elektromaqnit fon əsasən yüksək inkişaf etmiş elmə əsaslanan sənaye zonalarında böyümüşdür.

Elektromaqnit sahələrin texnogen mənbələrinə əsasən televizor və radiolokasiya stansiyalar, böyük radiotexnik obyektlər, sənaye texnoloji avadanlıqları, sənaye tezlikli yüksəkvoltlu elektrik ötürücü xətləri, termik sexlər, plazma, lazer və rentgen qurğuları, atom və nüvə reaktorları və s. aiddir.

EMS-in təsirindən qorunmaq üçün onların mənbələrinin xarakterini (tezlik diapazonu, şüalanmanın enerjisini və böyüklüyünü, iş rejimini, istiqamət diaqramını, atmosferdə yayılma xüsusiyyətlərini, bioloji təsirini, təyinatını və s.) öyrənmək lazımdır.

### **7.9. Elektromaqnit sahələrinin bioloji təsiri**

Elektromaqnit sahəsi, özündə elektrik və maqnit sahələrini birləşdirən xüsusi növ materiyadır.

Elektromaqnit sahəsinin enerjisi başqa bir enerji növünə keçə bilər. Yer üzərində həyatın olması, elektromaqnit enerjinin (günəş şüası enerjisi) istilik, kimyəvi və sair enerjiyə çevrilməsi nəticəsində baş verir.

Elektromaqnit şüalanmasının insan orqanizminə təsiri, əsasən onun tərkibindəki enerjinin miqdarı ilə müəyyən olunur. Məlumdur ki, insan bədənində düşən şüaların bir hissəsi əks olunur, digər hissəsi isə udulur. Elektromaqnit sahəsi enerjisinin udulan hissəsi istilik enerjisinə çevrilir. Şüalanmanın bu hissəsi insan dərisindən keçir, insan bədəninin elektrik xüsusiyyətindən və elektromaqnit sahəsinin tezliyindən asılı olaraq orqanizmdə yayılır.

Dərinin, dərialtı yağlı qatın, əzələnin və s. elektrik xüsusiyyətinin müxtəlif olması enerji şüalanmasının insan bədənində yayılmasının mürəkkəbliyini artırır. Şüalanma nəticəsində yaranan istilik enerjisinin insan bədənində paylanmasını dəqiq hesablamaq mümkün deyil. Buna baxmayaraq aşağıdakı nəticəyə gəlmək olar: millimetr diapozonlu dalğalar dərinin üst qatlarında udulur, santimetrlik – dəridə və dərialtı hüceyrələrdə, desimetrlik–daxili orqanlar tərəfindən udulur.

Elektromaqnit şüalanması istilik təsirindən başqa insan bədənində molekulların polyarlaşması, ionların yerdəyişməsi, makromolekulların və bioloji strukturunun rezonansı, əsəbilik və bu kimi başqa təsirlər də göstərir.

Deyilənlərdən belə bir nəticə çıxır ki, insan elektromaqnit dalğaları ilə şüalandıqda, orqanizmdə mürəkkəb fiziki-bioloji proseslər gedir. Bu proseslər gələcəkdə insanların ayrı-ayrı orqanlarının və bütövlükdə orqanizmin normal fəaliyyətinin pozulmasına gətirib çıxara bilər.

Şüalanma mənbələrinə (elektrik avadanlıqlarına) xidmət edən personala təhlükəsiz iş şəraitinin yaradılması və bütün əhatədə olan şəxslər üçün buraxıla bilən şüalanma norması müəyyən olunur. Bu normalar yüksək tezlikli (60 kHs və daha çox) və yüksək gərginlikli (400 kV və daha çox) avadanlıqlara qulluq edənlər üçün müəyyən olunur.

### ƏDƏBİYYAT SİYAHISI

1. Биофизика. Под редакцией Артюхова В.Г., 2-е издание Академический проект, М-2013, 294 с.
2. Блюменфельд Л.А. Решаемые и нерешаемые вопросы биологической физики. М., 2006
3. Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С. Стресс у растений. Биофизический подход, М., 1993
4. Вечканов Е.М., Внуков В.В. Учебное пособие. Термодинамика и кинетика биологических процессов. 2010.
5. Гродзенский Д.Э. Радиобиология. Изд. «Атомиздат», М-2006 , 229 с.
6. Кудряшов Ю.Б., Петров Ю.Ф., Рубин А.Б. Радиационная биофизика: радиочастотные и микроволновые электромагнитные излучения. Физматлит. М-2008 , 184 с.
7. Кудряшов Ю.Б., Радиационная биофизика. Физматлит, М-2004, 448с.
8. Мамедов Т.Г. Биохемилюминесценция клеток и тканей. Баку- 1982, 188с.
9. Ревин В.В., Максимов Г.В., Кольс О.Р. Физиология и биофизика мембранных процессов. М- 1995, 94 с.
- 10.Рощупкин Д.И., Фесенко Е.Е., Новоселов В.И. Биофизика органов. Учебное пособие. Наука, М-2000. 255 с.
- 11.Рубин А.Б. Биофизика в 2-х кн. Учеб. для биол. спец. вузов., М.,2004, 936с.
- 12.Рубин А.Б. Биофизика. М.Изд-во: Книжный дом «Университет». т.1. 1999, т.2, 461 с.
- 13.Рубин А.Б. Биофизика. Т.2 Биофизика клеточных процессов. М.: Изд-во МГУ. М-2004, 480 с.
- 14.Самойлов В.О. Медицинская Биофизика. Спецлит. Санкт-Петербург- 2004, 495 с.
- 15.Суковатая И.Е., Кратасюк В.А., Межевики В.В., Свидерская И.В., Есимвекова Е.Н., Немцева Е. В. Фотобиофизика. СФУ. Красноярск-2008 с.
- 16.Эйдус Л.Х. Мембранный механизм биологического действия малых доз. М-2001, 82 с.
- 17.Ярмоненко П. Радиобиология человека и животных. «Высшая школа», М- 2004, 550с.

18. Abdullayev X.D., Həsənov R.Ə. Stress reaksiyalarının biofiziki mexanizmi. Dərs vəsaiti. "Turxan" nəşriyyəti. Bakı-2014, 208 s.
19. Cəfərov E.S. Radiobiologiya. Dərs vəsaiti. "Elm" nəşriyyat. Bakı2014, 328s.
20. Əfəndiyev M., İslamzadə F.Q., İslamzadə F.İ. İnsan biokimyasının əsasları. Şirvanəşr. Bakı-2002, 320s.
21. Əhmədov İ., Məmmədov Ə., Xəlilov R. Tibbi və bioloji fizika. Bakı- 2006, 415s.
22. Əlizadə Q.İ., Zeynalova N.M., Bioloji obyektlərin optiki tədqiqat metodları (spektrofotometriya, fotoelektrokolorimetriya). Bakı- 2005, 22 s.
23. Köçərli N.K., Hümətova S.T., Mahmudov Z.M. "Biofizika" fənnindən praktikum. Dərs vəsaiti. "Avropa" nəşriyyəti. Bakı -2016, 149 s.
24. Qasımov N.A. Bitki fiziologiyası. "Bakı universiteti" nəşriyyatı. Bakı, 2008, 484s.
25. Musayev N. A. Membran proseslərinin biofizikası. NPM "Təhsil". Bakı-2013, 242 s.