

N.A.MUSAYEV

MEMBRAN PROSESLƏRİNİN BİOFİZİKASI

**Dövlət universitetlərinin biologiya fakültəsində təhsilin
bakalavr və magistratura pilləsi üçün dərs vəsaiti**

BAKİ-2013

UOK 577.3.001.57

BBK 28.9

R82

Elmi redaktor : AMEA-nın müxbir üzvü, b.e.d., professor İ.M.Hüseynova

Rəyçilər : b.e.d., professor X.D.Abdullayev

b.e.d., professor T.M. Hüseynov

Musayev N.A.

Oxucunun diqqətinə çatdırılan dərs vəsaiti membran proseslərinin fiziki-kimyəvi mexanizmlərinin şərhinə həsr olunmuşdur. Bioloji membranlarda elektro-diffuziya hadisəsinin şərhə daha geniş planda verilmişdir. Dərs vəsaiti, həmçinin, elektrik sahəsinin təsiri ilə bioloji membranlarda ən son zamanlarda aşkar edilmiş hadisələrin fiziki mexanizmləri şərh edilmişdir. Vəsaitdə bioenergetik hadisələrin şərhə fotosintez, tənəffüs, və hüceyrə membranlarında baş verən daşıma hadisələrinin ümumiləşdirilmiş təhlilinə əsaslanır.

Dərs vəsaitindən bakalavrlar, magistrələr və biofizika, biokimya, molekulyar biologiya ixtisası üzrə doktorantlar da istifadə edə bilərlər.

ISBN 5 - 211 - 06 111

ISBN 5 - 211 - 06109 - 8

MÜNDƏRİCAT

Şərti işarələr	7
Ön söz	9
Giriş	11
 I Fəsil. Bioloji membranların kimyəvi xassələri və quruluş xüsusiyyətləri	 13
1.1. Bioloji membranların molekulyar təşkili	13
1.2. Bioloji membranların mozaika modeli	17
1.3. Bioloji membranların lipidləri	23
1.4. Xolesterolin	25
1.5. Membran lipidlərinin sintezi və daşınması	27
1.6. Biomembranların zülal komponentləri	28
1.7. Membran zülallarının sintezi və daşınması	30
1.8. Bioloji membranların karbohidrat komponentləri	31
1.9. Bioloji membranların asimmetrikliyi	33
 II Fəsil. Bioloji membranların fiziki xassələri	 35
2.1. Bioloji membranların elastikliyi	35
2.2. Elektrik sahəsinin biomembranlara təsiri	37
2.3. Elektroporasiya	38
2.4. Elektroqovuşma	40
2.5. Elektrotransfeksiya	44
2.6. Zülalların elektroaktivləşməsi	44
2.7. Elektrik sahəsinin təsiri ilə hüceyrələrin hərəkəti	46
2.8. Elektrik sahəsində membranın deformasiyası	49
2.9. Lipid təbəqələrinin elektrik sahəsində elastikliyi	50
2.10. Bilipid təbəqələrinin elektrik sahəsində destruksiyası	52
2.11. Elektrik sahəsində təbəqənindeşilməsi	54
2.12. Bioloji membranlarda faza keçidləri	56
2.13. Bioloji membranlarda molekulyar qarşılıqlı təsirin tipləri	61

III Fəsil. Bioloji membranlarla sərhəddə fiziki-kimyəvi hadisələr	64
3.1.Bioloji membranlarla sərhəddə potensialın və konsentrasiyanın paylanması	64
3.2.İkifat elektrik sahəsi nəzəriyyələri	65
3.3.Helmhols-Perren nəzəriyyəsi	66
3.4.Qui-Çepmen nəzəriyyəsi	68
3.5.Ştern nəzəriyyəsi	71
3.6.Biomembranlarla sərhəddə ion tarazlığı	73
3.7.Elektrokimyəvi potensial	74
3.8.Membranla ayrılmış iki su mühitinin sərhəddində ion tarazlığı	74
3.9.Su-lipid sərhəddində ion tarazlığı	76
3.10.Donnana tarazlığı	80
IV Fəsil. Bioloji membranlarda maddə daşınması	82
4.1.Qeyri elektrolitlərin bioloji membranlarda daşınması	82
4.2.Diffuziya əmsalı ilə membranda daşınan maddənin molekulyar parametrləri arasında əlaqə	86
4.3.Asanlaşmış diffuziya	87
4.4.Metal kationlarının asanlaşmış diffuziyası	89
4.5.İonların membranda daşınmasının elektrodifuziya nəzəriyyəsi	90
4.6.Henderson-Plank yaxınlaşması	92
4.7.Qoldman yaxınlaşması	93
4.8.Biomembranların keçiriciliyi və nüfuzluğu	95
4.9.Membran potensialı üçün Qoldman tənliyi	96
4.10.Bioloji membranların volt-amper xarakteristikaları	97
4.11.Ussinq-Teorell münasibəti	100
4.12.İonların kanalda daşınması – membranda ionların diffuziyasının diskret təsviri	101
4.13.Lipid bitəbəqələri	104

4.14. Bioloji membranlarda maddələrin lipidlərdə həllolma yolu ilə daşınması	108
V Fəsil. Bioloji membranlarda ionların selektiv daşınma yolları	110
5.1. Almetisin kanalı	112
5.2. Amfoterisin kanalı	113
5.3. Qrammisidin kanalı	115
5.4. İon kanalı	117
5.5. Na^+ -kanalı	119
5.6. Ca^{2+} -kanalı	121
5.7. K^+ -kanalı	123
5.8. İon kanallarının funksional parametrləri	124
5.9. Tək ion kanalının keçiriciliyi	126
5.10. Bioloji membranların keçiricilik fluktuasiyaları	128
5.11. Kanalin açılıb bağlanması küyü	130
5.12. Biomembranların keçiriciliyinin istilik küyü	132
VI Fəsil. İonların elektrogen daşınması, ion nasosları	134
6.1. Elektrogen daşınmanın kinetik modeli	135
6.2. Sızması olan nasos modeli	137
6.3. H^+ -nasosun termodinamik modeli	139
6.4. İon nasosları və ya nəqliyyat ATP-azaları	142
6.5. P-tip ATP-azalar	145
6.6. V-tip ATP-azalar	147
6.7. F-tip ATP-azalar	148
VII Fəsil. Bioloji membranlarla informasiyanın ötürülməsi	150
7.1. Bioloji membranlarda həyacanlanmanın fiziki təsviri	151
7.2. Sükunət potensialı	152
7.3. Təsir potensialı	153
7.4. Sinir impulsunun generasiyasının membranın keçiriciliyi vasitəsi ilə təsviri	155

7.5.İon cərəyanları	158
7.6.Membran potensialının fiksə edilməsi metodu	161
7.7.İon cərəyanlarının Hockin-Haksli modelində təsviri	163
7.8.K ⁺ -cərəyanının təsviri	165
7.9. Na ⁺ -cərəyanının kinetik parametrlərinin təyini	166
7.10.Sinir impulsunun yayılması	169
7.11.Sinir liflərinin kabel tənliyi	170
7.12.Silindrik hüceyrələrdə elektrotonik potensialın kabel tənliyi vasitəsi ilə təsviri	174
VIII Fəsil. Bioloji membranlarda enerji transformasiyası	176
8.1.Enerji transformasiyasının ümumi xüsusiyyətləri	176
8.2.Enerji transformasiyasının elektron nəqli dövrəsinin komponentləri	178
8.3.Tənəffüs və fotosintez prosesində $\Delta\mu_{H^+}$ generasiya mexanizmi	181
8.4.H ⁺ - ATP-aza kompleksi	185
8.5.Energetik əlaqə mexanizmi	188
8.6. H ⁺ - ATP-aza kompleksinin aktiv mərkəzində ATP sintezinin sxematik təsviri	190
IX Fəsil. Membran lipidlərində sərbəst radikal prosesləri	193
9.1.Lipidlərin peroksidləşməsi	193
9.2.Membran lipidlərinin sərbəst radikal mexanizmi ilə peroksidləşməsi	193
9.3.Membran lipidlərinin peroksidləşməsi zamanı xemilüminessensiya	196
X Fəsil. Bioloji membranların struktur-funksional hallarının öyrənilməsində istifadə olunan əsas tədqiqat metodları	200
10.1.Elektron-paramaqnit rezonansı metodu	200
10.2.Nüvə-maqnit rezonansı metodu	201
10.3.Optik fırlanmanın dispersiyası	202

10.4.Dairəvi dixroizm	202
10.5.Differensial skanerləşdirici kalorimetriya	203
10.6.Neytronların rentgen səpilməsi metodu	204
10.7.Flüoressensiya spektroskopiyası	205
İstifadə olunmuş ədəbiyyat	207

ŞƏRTİ İŞARƏLƏR

D – diffuziya əmsalı

J – maddə seli

I – cərəyan şiddəti

u – yürüklük

c – konsentrasiya

T – mütləq temperatur

P – nüfuzluq

γ - paylanma əmsalı

η - özlülük

M - molyar kütlə

z - valentlik

φ_m - membran potensialı

I_m – membran cərəyanı

R_m – membran müqaviməti

C_m – membran tutumu

g_m – membranın keçiriciliyi

τ_m - membranın zaman sabiti

φ_n - nasos potensialı

φ_p - diffuzion potensial

g_n – nasosun keçiriciliyi

R_n – nasosun müqaviməti

$\bar{\mu}$ - elektrokimyəvi potensial

ν - stexiometrik əmsal

h – membranın qalınlığı

δ - ionun debay radiusu

λ - xarakteristik uzunluq

$\Delta\mu_i$ - elektrokimyəvi potensial qradienti

ω - dəyişən cərəyanın dairəvi tezliyi

ε - dielektrik nüfuzluğu

$\vec{E}$ - intensivlik vektoru

$\vec{n}$ - membranın səth normalı

$\vec{T}$ - səthin normalı istiqamətində təsir edən qüvvə

σ - səthi gərilmə əmsalı

σ^2 - keçiriciliyin dispersiyası

k – Bolsman sabiti

F – Faradey sabiti

R – universal qaz sabiti

N_A – Avoqadro sabiti

ATP – adenzintrifosfat

ADP – adenzindifosfat

AMP – adenzinmonofosfat

NMR – nüvə maqnit rezonansı

EPR – elektron paramaqnit rezonansı

ÖN SÖZ

Bioloji membranların canlı aləmin mövcudluğu və fəaliyyətindəki rolunun daha geniş planda açıqlanması membran proseslərinin biofizikası kimi ümumibioloji fənnin meydana çıxmasına səbəb olmuşdur. Bu fənn 40 ilə yaxındır ki, Dövlət Universitetlərində tədris olunur. Membran proseslərinin biofizikası sahəsindəki müvəffəqiyyətli tədqiqatlar onun ayrı-ayrı bölmələrinin qəti şəkildə qərarlaşdırılmış müddəalarının formalaşmasına gətirmişdir. Bu isə bir sıra dolğun məntiqlə tərtib olunmuş dərsliklərin meydana çıxması ilə nəticələnmişdir. Lakin bu dərsliklərin tərtibatında müəyyən məhdudiyyətlər mövcuddur. Məsələn, Boldırev tərəfindən tərtib olunmuş dərslikdə (Болдырев А.А. Введение в биомембранологию. М., МГУ, 1990, 203 с.) bioloji membranların struktur-funksional təşkilinin şərhində biokimyəvi meyl daha güclü hiss olunur. Antonov tərəfindən tərtib olunmuş dərslikdə isə (Антонов и др. Липидные мембраны при фазовых превращениях. М., Наука, 1992) bilipid membranlarının fiziki-kimyəvi xarakteristikalarının şərhinə daha geniş yer verilmişdir. Bununla belə, bu dərsliklər rus dilində yazılmışdır.

Membran proseslərinin biofizikası fənni Bakı Dövlət Universitetində 30 ildən artıqdır ki, tədris olunur. Adı çəkilən fənnin mənimsənilməsi üçün universitetin tələbələri yalnız rus dilində tərtib olunmuş dərsliklər və mühazirə mətnlərindən istifadə etməli olmuşlar. Tədris prosesində azərbaycan dilinin ön plana çəkilməsi azərbaycan dilində yazılmış dərsliklərin tərtibatını daha da aktuallaşdırmışdır. Belə ki, həmin fənnin ali təhsilin ikinci pilləsində tədrisi üçün auditoriya və fərdi iş saatlarına müvafiq nəzəri materialın azərbaycan dilində tərtibatı çox vacibdir. Dərs vəsaitinin tərtibatında əsas məqsəd məhz bundan ibarət olmuşdur.

Yuxarıda qeyd olunmuşlarla yanaşı, dərs vəsaiti tərtib olunarkən, fənnin tədrisinə ayrılmış saatların miqdarına müvafiq olaraq onun bölmələri konkret və daha yığcam formada şərh olunmuşdur. Dərs vəsaiti universitetlərdə və digər ali təhsil müəssisələrində biologiya ixtisası üzrə təhsil alan magistr və

bakalavrlar üçün nəzərdə tutulmuşdur. Dərs vəsaitindən biofizika, biokimya, molekulyar biologiya ksenobiologiya, ekologiya sahəsində tədqiqat aparan doktorant və elmi işçilər də müvəffəqiyyətlə istifadə edə bilirlər.

Dərs vəsaiti TE050001 şifrlə 90 saat tədris yükünə hesablanmışdır.

Müəllif dərsləyin əlyazmasında etdikləri çox qiymətli iradlar üçün rəy verənlər: redaktor AMEA-in müxbir üzvü prof. İ.M.Hüseynovaya, prof. V.M. Əli-zadəyə, prof. N.A. Qasımova, prof. T.M.Hüseynova, prof. X.D.Abdullayevə öz dərin minnətdarlığını bildirir. Müəllif öz minnətdarlığını həmcinin dərsləyin çapa hazırlanmasında göstərdikləri köməkliliyə görə Biofizika və molekulyar biologiya kafedrasının əməkdaşları S.Y.Ocaqverdiyeva, Ş.Ə.Nəcəfəliyeva, S.R.Çıraqova İ.B.Əliyevaya və magistrantı G.Z. Xəlilovaya bildirir.

Dərs vəsaitinin birinci nəşrinə edilən hər bir irada görə müəllif öz minnətdarlığını bildirir və meydana çıxan hər bir anlaşılmazlığı yenidən müzakirə etmək üçün hazır olduğunu bəyan edir.

GİRİŞ

Membran prosesləri dedikdə bioloji membranlarda baş verən, ayrı-ayrı mərhələləri konkret elementar qarşılıqlı təsirdən ibarət olan bioloji proseslər başa düşülür. Bu bioloji proseslər hüceyrə və hüceyrə orqanoidi səviyyəsində həyata keçirildiyindən onlar hüceyrə biofizikasının əsasını təşkil edir. Membran proseslərinin biofizikası fənninin predmeti bioloji membranlarda baş verən hadisələrin fiziki-kimyəvi təbiətinin öyrənilməsindən ibarətdir. Oxucunun diqqətinə təqdim olunan bu dərs vəsaitində bioloji membranların fiziki-kimyəvi xassələrinin geniş şərh, membran proseslərinin dəqiq şəkildə qərarlaşdırılmış qanunları və qanunauyğunluqlarının müasir durumu verilmişdir.

Membran prosesləri canlı orqanizmin həyat fəaliyyətindəki ən vacib proseslərdir. Bu fundamental proseslər enerji sintezi, informasiyanın qəbulu və ötürülməsi, maddə daşınmasından ibarətdir. 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 dərs vəsaitinin şərh biomembranların molekulyar təşkili və quruluş modellərinin xüsusiyyətlərinin açıqlanmasından başlamışdır. Sonrakı fəsildə bioloji membranların fiziki xüsusiyyətlərinin yığcam şərh verilmişdir. Bu fəsilin arxasınca membranla sərhəddə baş verən fiziki-kimyəvi hadisələri təsvir edən nəzəriyyələr açıqlanmışdır.

Bioloji membranlar tərəfindən icra olunan həyati vacib proseslərin əksəriyyəti bioelektrik hadisələri ilə müşayiət olunduğu üçün dərs vəsaitində həmin hadisələrin şərhinə daha çox diqqət yetirilmişdir. Bioloji membranların bilavasitə iştirakı ilə gedən tənəffüs və fotositez kimi fundamental proseslərinin mexanizmləri yalnız energetik nöqteyi nəzərdən şərh olunmuşlar.