

UOT 581.17:581.192.7:577.31

**Ş.S.Mahmudova**

Azərbaycan Dövlət Pedaqoji Universiteti  
mahmudovashirin656@gmail.com

## MÜHİTİN STANDART ŞƏRAİTİNDƏ *NITELLOPSIS OBTUSA* HÜCEYRƏLƏRİNİN PLAZMATİK MEMBRANININ ƏSAS ELEKTROFİZİOLOJİ PARAMETRLƏRİ

**Açar sözlər:** *Nitellopsis obtusa* plazmatik membranı, hüceyrə qılafı, potensial, müqavimət, tutum

*Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin standart şəraitdə membran potensialı  $\varphi_m$ , müqaviməti  $R_m$ , tutumu  $C_m$ -in qiymətləri çoxluğunun statistik təhlili, onların plazmatik membranın daşıma sisteminin komponentlərinə differensiasiyası verilmişdir.  $\varphi_m$ ,  $R_m$ ,  $C_m$ -in orta kəmiyyətləri müvafiq olaraq  $171 \pm 0,4$  mV,  $3,8 \pm 0,15$  Om·m<sup>2</sup>,  $0,93 \pm 0,12$  mkF·sm<sup>-2</sup> təşkil etmişdir.  $\varphi_m$ ,  $R_m$  arasında  $R_m = 0,032 - 0,03 \varphi_m$  asılılığı müəyyənləşdirilmişdir.  $C_m$ ,  $\varphi_m$  kəmiyyətləri arasında korrelyasiya aşkarlanmamışdır. Plazmatik membranın ion mübadiləsi fazası olan hüceyrə qılafının müqaviməti  $R_o = 0,34 \pm 0,01$  Om·m<sup>2</sup>, potensialı  $\varphi_o = -20 \pm 0,3$  mV olmuşdur. Onun V-A xarakteristikasının təhlilindən H<sup>+</sup>-pompaların daxili müqaviməti  $4,0$  Om·m<sup>2</sup>, qısaqapanma cərəyanı sıxlığı  $0,09$  A/m<sup>2</sup>, ENQ-si üçün  $360$  mV tapılmışdır.

**Ш.С.Махмудова**

## ОСНОВНЫЕ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ В КЛЕТКАХ *NITELLOPSIS* *OBTUSA* В СТАНДАРТНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

**Ключевые слова:** плазматическая мембрана *Nitellopsis obtusa*, клеточная стенка, потенциал, устойчивость, емкость

В работе дан статистический анализ ценового множества мембранного потенциала  $\varphi_m$ , сопротивления  $R_m$ , емкости  $C_m$  клеток *Nitellopsis obtusa* в стандартных условиях и их дифференциации на компоненты транспортной системы плазматической мембраны. Средние величины  $\varphi_m$ ,  $R_m$ ,  $C_m$  соответственно составили  $171 \pm 0,4$  мВ,  $3,8 \pm 0,15$  Ом. м<sup>2</sup>,  $0,93 \pm 0,12$  мкФ см<sup>-2</sup>. Между  $\varphi_m$  и  $R_m$  была определена зависимость  $R_m = 0,032 - 0,03 \varphi_m$ . Корреляции между величинами  $C_m$  и  $\varphi_m$  не выявлено. Сопротивление клеточной стенки, являющейся ионообменной фазой плазматической мембраны, составило  $R_o = 0,34 \pm 0,01$  Ом.м<sup>2</sup>, потенциал  $\varphi_o = -20 \pm 0,3$  мВ. На основании его V-A характеристического анализа внутреннее сопротивление

насосов  $H$  + составило  $4,0 \text{ Ом}\cdot\text{м}^2$ , плотность тока короткого замыкания составила  $0,09 \text{ А} / \text{м}^2$ , ЭДС  $360 \text{ мВ}$ .

*Sh.S.Mahmudova*

**THE BASIC ELECTROPHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF PLASMATIC MEMBRANE IN *NITELLOPSIS OBTUSA* CELLS IN THE ENVIRONMENTAL STANDARD CONDITIONS**

**Keywords:** *Nitellopsis obtusa* plasmatic membrane, cell wall, potential, resistance, capacity

In the work were given the statistical analyses of prices plurality of the membrane potential  $\varphi_m$ , resistance  $R_m$ , capacity  $C_m$  of *Nitellopsis obtusa* cells in standard conditions, and their differentiation to the components of the plasmatic membrane transport system. The average quantities of  $\varphi_m$ ,  $R_m$ ,  $C_m$  respectively have been  $171 \pm 0,4 \text{ мВ}$ ,  $3,8 \pm 0,15 \text{ Ом}\cdot\text{м}^2$ ,  $0,93 \pm 0,12 \text{ мкФ см}^{-2}$ . Between  $\varphi_m$  and  $R_m$  has been determined the dependence of  $R_m = 0,032 - 0,03\varphi_m$ . The correlation between  $C_m$  and  $\varphi_m$  quantities was not identified. The resistance of the cell wall, which is the ion exchange phase of plasmatic membrane was  $R_0 = 0,34 \pm 0,01 \text{ Ом}\cdot\text{м}^2$ , the potential  $\varphi_0 = -20 \pm 0,3 \text{ мВ}$ . Based on its V-A characteristic analyses the internal resistance of  $H^+$  pumps was  $4,0 \text{ Ом}\cdot\text{м}^2$ , short-circuit current density was  $0,09 \text{ А}/\text{м}^2$ , EMF  $360 \text{ мВ}$ .

Bitki hüceyrələrinin plazmatik membranlarının əsas elektrofizioloji parametrləri onun müqaviməti, potensialı və elektrik tutumudur. Bu inteqral göstəricilərin əsasında plazmatik membranda baş verən həyati vacib proseslərin əsas qanunauyğunluqlarını müəyyənləşdirmək və bunların təhlilindən həmin prosesləri proqnozlaşdırmaq, gedişini tənzimləmək mümkündür. Bu planda qurulmuş tədqiqatlarda, adətən, iri ölçülərə malik *Chara* yosunlarının internodal (buğuması) hüceyrələrindən istifadə olunur. *Chara* yosunlarının elektrofizioloji tədqiqatlar obyektini keyfiyyətində ən münasibi *Nitellopsis obtusa*-nın internodal hüceyrələridir. Bu hüceyrələrin şəffaflığı, nazik hüceyrə qılaflı struktur funksional komponentlərinin elektrofizioloji xarakteristikalarını onların intaktlığı şəraitində differensiallaşdırmaq imkanı yaradır. Bu məqsədlə istər klassik tədqiqatlarda [2;16], istərsə də son zamanların tədqiqat praktikasında [7;11] müəyyən uğurlu addımlar atılmışdır. Bununla yanaşı, son illər ərzində plazmatik membranların yeni struktur-funksional vahidlərinin aşkarlanması [12; 19], funksional komponentlərin qarşılıqlı təsir qanunauyğunluqlarının müəyyənləşdirilməsi [13; 17] mühitin standart şəraitində bitki hüceyrələrinin əsas elektrofizioloji parametrlərinin struktur komponentlərinə differensiallandırılmasının təsvirini nəzərdə tutan yeni tədqiqat məsələsini qarşıya qoyur. Beləliklə, təqdim olunan tədqiqat materialında əsas məqsəd

*Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin mühitin standart şəraitində membran potensialı  $\varphi_m$ , müqaviməti  $R_m$ , tutumu  $C_m$ , kalium ionlarının aktivliyinin  $a_{K^+}$  hüceyrə fazalarında müəyyənləşdirilməsi, həmçinin hüceyrələrin sayına görə paylanması skriningi olmuşdur.

### Tədqiqat metodikası

Qarşıya qoyulmuş tədqiqat məsələlərinə müvafiq olaraq silindrik hüceyrələrin plazmatik membranının elektrofizioloji parametrləri kompleksini müntəzəm qeyd etmək üçün Musayev və Vorobyov tərəfindən işlənmiş [2; 4] tədqiqat metodikasından istifadə edilmişdir. Bu metodika ölçü standartı səviyyəsinə yüksəlmiş və onun təsviri dərsliklərdə özünə yer tapmışdır [8]. Ölçü qurğusu mikroelektrod texnikasının köməyi ilə silindrik hüceyrələrin, eyni zamanda membran potensialı  $\varphi_m$ , müqaviməti  $R_m$ , plazmatik membranın impedansını  $Z_m$  və hüceyrə qılfının müqaviməti  $R_o$ - 1 müntəzəm və uzunmüddətli qeyd etməyə imkan yaradır. Adları çəkilməmiş elektrofizioloji parametrlərin qeyd olunması üçün bir hüceyrədaxili mikroelektrod vasitəsi ilə hüceyrədən eyni zamanda həm sabit cərəyan impulsları (müddəti 1-2 san. qədər), həm də müntəzəm olaraq 0,02- 1000 Hz tezlikli sinusoidal cərəyan buraxılmışdır. Hər iki halda cərəyan sıxlığı 0,1 mA/ m<sup>2</sup> -dan çox olmamışdır. Hüceyrələrdən buraxılan sabit cərəyan şiddətinin kəmiyyəti etalon müqavimətdə düşən gərginliyə görə konvertor gücləndirici vasitəsi ilə ölçülmüşdür. Dəyişən cərəyanın şiddəti infratezlik generatorunun çıxışındakı cihazın göstərişi ilə təyin edilmişdir.

Hüceyrələrin membran potensialı  $\varphi_m$ , plazmatik membranın aktiv müqavimətində ( $R_m$ ) düşən  $\Delta\varphi$  - elektronik potensial və dəyişən gərginlik düşgüsü  $U$  ikinci hüceyrədaxili mikroelektrod vasitəsi ilə qeyd olunmuşdur. Hüceyrələrin membran müqaviməti  $R_m$  elektrotonik potensial  $\Delta\varphi$  və onlardan buraxılan cərəyan şiddətinin qiymətinə  $I$  görə:

$$R_M = \frac{\Delta\varphi}{I} \cdot \pi dl$$

kimi hesablanır. Burada  $d$ ,  $l$  eksperimental hüceyrənin diametri və uzunluğudur.

Eyni qayda ilə hüceyrə qılfının  $R_o$  müqaviməti təyin edilmişdir. Bu halda ölçü mikroelektrodunun ucu hüceyrəyə daxil edilməyib, onun qılfı ilə toxundurulur. Kəmiyyətin hesablanması membran müqavimətində olduğu kimidir. Hüceyrələrin tam müqavimətinin kəmiyyəti:

$$Z = \frac{U}{I_\varphi} \cdot \pi dl$$

düsturu ilə hesablanır. Burada  $I_\varphi$  – hüceyrədən buraxılan dəyişən cərəyanın şiddəti,  $U$  – hüceyrə membranında düşən dəyişən gərginlikdir. Tam

müqavimətdən tutum müqaviməti vektor diaqramı vasitəsi ilə ayrılır. Plazmatik membranın tutum müqaviməti və elektrik tutumu aşağıdakı kimi əlaqəlidir:

$$X_c = \frac{1}{2\pi f C_m}$$

Burada  $f$  dəyişən cərəyanın tezliyi,  $C_m$  onun səth vahidinin elektrik tutumudur.  $X_c$  tutum müqavimətinin göstərilmiş düsturuna əsasən membran tutumunun  $C_m$  qiyməti tapılır.

Hüceyrələrin vakuol və sitozolunda  $K^+$ -un aktivliyini ( $a_{k+}$ )  $K^+$ -həssas mikroelektrodların tətbiqi ilə [12] həyata keçirilmişdir.

Təcrübə ərəfəsində sınaq hüceyrə ion tərkibi süni göl suyundakı [2; 14] kimi mühitdə, 18-20° S və pH 6,8-7,2 şəraitdə olmuşdur.

### Nəticələr və onların müzakirəsi

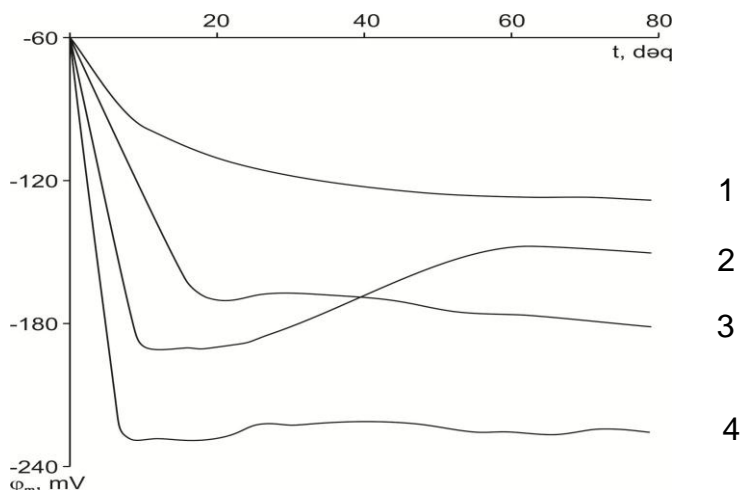
Elektrofizioloji parametrlərin qeydiyyatı üçün təcrübələrimizdə bitkilərin apikal (zirvə) hissələrindən ikinci hüceyrədən istifadə olunmuşdur. Başqa sözlə, tədqiqat obyektini kimi işlədilən hüceyrələr praktiki olaraq eyni inkişaf fazasında olmuşlar. Bu səbəbdən onlar həndəsi ölçüləri cəhətdən də demək olar ki, bircinsli olmuşlar. Buna baxmayaraq ölçü mikroelektrodunun ucunu hüceyrə qılafına toxundurduqda onunla müqayisə elektrodu arasındakı potensiallar fərqi kəmiyyəti müxtəlif hüceyrələr üçün müxtəlif qiymətə malik olmuşdur. Bu potensiallar fərqi hüceyrə qılafının potensialı adlanır. Onun qiymətləri çoxluğu -12÷ -26 mV həddlərində səpilmiş və 30 hüceyrə üçün alınan qiymətlərin orta kəmiyyəti  $\varphi_0 = -20 \pm 0,3$  mV olmuşdur.

Cərəyan mikroelektrodunu hüceyrə qılafı ilə kontakta gətirərək hüceyrədən cərəyan buraxdıqda qılafın potensialına  $\Delta\varphi_0$  kəmiyyəti əlavə olunmuşdur. Hüceyrədən buraxılan cərəyan şiddəti  $I$  və hüceyrə qılafında düşən  $\Delta\varphi_0$  gərginliyə görə onun vahid səth sahəsinin müqaviməti  $R_0$  hesablanmışdır. 64 hüceyrə üçün bu kəmiyyətin orta qiyməti  $R_0 = 0,34 \pm 0,01$  Om·m<sup>2</sup> olmuşdur.

Hüceyrə membranlarının elektrofizioloji parametrlərinin təyini üçün qonşu buğumarası hüceyrələrdən izolə olunmuş təcrübə hüceyrəsinin tən ortasında ona əvvəlcə cərəyan mikroelektrodu daxil edilmişdir. Onun ardınca hüceyrəyə ölçü mikroelektrodu daxil edilmişdir. Bu ardıcılıq cərəyan mikroelektrodu ilə ölçü mikroelektrodunun arasındakı 1/4 məsafəsinin yerini təyin etmək üçün lazımdır. Burada  $l$ -hüceyrənin uzunluğudur. Onun ölçülməsi izolə olunmuş hüceyrənin ölçü kamerasında yerləşdirilməsindən sonra ölçü kamerasını üfüqi hərəkət etdirən sürgəc üzərində qoyulmuş noniusun köməyi ilə 0,1 mm dəqiqliyi ilə aparılmışdır.

Təcrübə hüceyrəsinə hər iki mikroelektrod daxil edilməsindən sonra onun potensialı ( $\varphi_m$ ), müqaviməti ( $R_m$ ) və impendansının ( $Z$ ) müntəzəm qeydiyyatı başlamışdır. Bunun üçün təcrübə hüceyrəsindən fasiləsiz olaraq 30-40 Hz tezlikli dəyişən elektrik cərəyanı buraxılmışdır. Dəyişən cərəyanın sıxlığı *Chara*-lar üçün limit qiymətindən ( $0,10 \text{ A/m}^2$ ) bir tərtib aşağı olmuşdur. Bu şərt həmçinin sabit cərəyan tətbiqi ilə hüceyrə fazalarının müqavimətinin ölçülməsi zamanı da ödənilmişdir. Başqa sözlə, ölçü prosesi təcrübə hüceyrəsinin tam intaktlığı şəraitində baş vermişdir. Beləliklə, hüceyrələrin impendansının müntəzəm qeydiyyatı onun plazmatik membranının elektrik tutumuna müntəzəm nəzarət etmək imkanı yaratmışdır. Bizim təcrübə şəraitində tonoplastın tutum müqaviməti onun kiçik omik müqaviməti ilə şuntlanmışdır [10; 4].

Ölçü mikroelektrodunun hüceyrəyə daxil edilməsindən sonra membran potensialının stasionar səviyyədə qərarlaşması bir neçə xarakterik kinetika üzrə baş vermişdir (şəkil 1). Bu kinetikalar tamamilə plazmatik membranın ilkin aktiv daşınma sisteminin fizioloji halı ilə müəyyən olmuşdur.



**Şəkil 1.** *Nitellopsisi obtusa* hüceyrələrinin membran potensialının stasionar səviyyədə qərarlaşmasının müxtəlif fizioloji hallarda olan hüceyrələr üçün kinetikalarının tipləri: 1-plazmatik membranın əsasən xaricə düzləndirən  $K^+$ -kanalları fəal haldadır, ölçü mikroelektrodunun ucu sitoplazmaya daxil edilmişdir; 2,3 – ölçü mikroelektrodunun ucu vakuola daxil edilmişdir, əsasən xaricə düzləndirən  $K^+$ -kanalları fəal haldadır; 4-ölçü mikroelektrodunun ucu vakuola daxil edilmişdir, əsasən daxilə düzləndirən  $K^+$ -kanalları fəal haldadır.

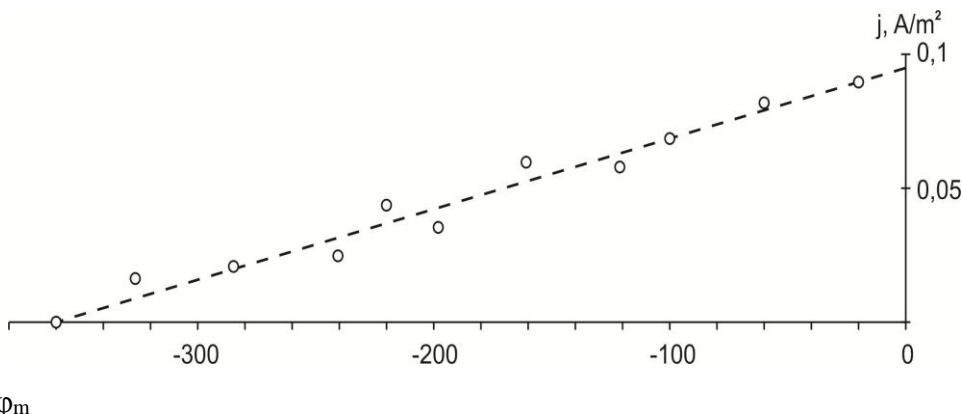
Plazmatik membranda fəaliyyət göstərən ilkin aktiv daşınma sisteminin elementlərinin ətraflı elektrofizioloji xarakteristikalarını [9; 13]

işlərində tapmaq olar. Alınmış kinetik əyriyədən hüceyrəni əhatə edən mühitə nisbətən vakuolun, sitoplazmanın potensialının kəmiyyətinin tərtibini müəyyən etmək mümkündür. *Nitellopsis obtusa* hüceyrələri üçün müəyyən edilmişdir ki, vakuolun sitoplazmaya nisbətən potensialı müsbətdir və onlar arasındakı potensiallar fərqi  $+10 \div 15$  mV-dur [2; 11; 18]. Bu kəmiyyət ölçü mikroelektrodunun ucunun əvvəlcə sitoplazmaya, sonra isə vakuola daxil edilməsi ilə müəyyənəndirilmişdir. Həmin müddəə həmçinin *Nitella* və *Chara gymmophylla* [7; 9; 11] hüceyrələri üçün öz təsdiqini tapmışdır. Nəzərə alsaq ki, istər *Chara* [4; 5], istərsə də *Nitellopsis* hüceyrələri [10] - 300 mV-a qədər potensiallar fərqi generasiya etmək iqtidarındadır, onda 10-15 mV-un bu kəmiyyətə nisbətən tərtibinin çox kiçik olduğu aydın olur. Başqa sözlə, *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin membran potensialı dedikdə, onun vakuolu və xarici mühit arasında potensiallar fərqi başa düşülür. *Nitellopsis obtusa* hüceyrələri üçün bu kəmiyyət  $-110 \div -270$  aralığında səpilmiş və 100 hüceyrə üçün onun orta qiyməti  $\phi_m = -171 \pm 0,4$  mV təşkil etmişdir.

Membran potensialı əsasən ilkin aktiv daşıma sisteminin komponenti olan  $H^+$ -pompalar tərəfindən generasiya olunur. Onların EQ-ni (elektrik hərəkət qüvvəsi) təyin etmək üçün ümumi qəbul olmuş inhibitor təhlilindən istifadə edilmişdir. Bu məqsədlə  $H^+$ -pompanın standart inhibitoru olan disikloheksilkarbodiimidən (DSKD) istifadə olunmuşdur.

$H^+$ -pompanın EQ-in mütləq kəmiyyətini membran potensialının ümumi kəmiyyətindən sadəcə olaraq  $Na^+-K^+$  potensialını çıxmaqla almaq mümkün deyil.  $H^+$ -pompanın EQ-in hesablanmasını bütün daşıma yollarının EQ-sı və daxili müqavimətlərinin nəzərə alınması ilə aparmaq olar. Lakin daha rəssional yol plazmatik membranın inhibitorun təsirinə məruz qaldıqdan sonrakı volt-ampere xarakteristikası ilə onun mühitin standart şəraitində volt-ampere xarakteristikasının müqayisəsinə əsaslanır. Bu üsul ilk dəfə Gradman Slayman tərəfindən (1979), sonra isə Bobrov-Yurin (1986) və Musyev (2012) tərəfindən tətbiq olunmuşdur. Bu metodikanın tətbiqi ilə *Nitellopsis obtusa* hüceyrəsinin plazmatik membranının  $H^+$ -pompalarının alınmış volt-ampere xarakteristikasına əsasən (şəkil 2) alınmış EQ-sı 360 mV olmuşdur. Alınmış qrafikdən həmçinin hüceyrənin qısaqapanma cərəyanının sıxlığı  $0,09 A/m^2$  təşkil etmişdir. Bu alınmış rəqəmlərə əsasən Om qanunu tətbiq etməklə  $H^+$ -pompaların daxili müqavimətinin kəmiyyəti üçün  $R_m = 4,0$  Om·m<sup>2</sup> alınmışdır.

Bu alınmış kəmiyyətin digər tədqiqatlarda *Nitellopsis obtusa* [1], *Chara gymmophylla* [7], *Nitella flexilis* [9] hüceyrəsinin plazmatik membranında elektrogen pompalar üçün alınmış qiymətlərlə yaxşı uzlaşdığını görmək olar.



**Şəkil 2.** *Nitellopsis obtusa* hüceyrəsinin plazmatik membranının  $H^+$ -pompaının volt-ampere xarakteristikası. Qrafikdən pompanın EQH-si üçün 360 mV, qısaqapanma cərəyanı üçün 0,09 A/m<sup>2</sup> tapılmışdır. Hüceyrənin diametri 0,46 mm, uzunluğu 1,76 mm. Plazmatik membranın potensialı -221 mV, müqaviməti 6,2 Om·m<sup>2</sup>, elektrik tutumu 1,12 mkF·sm<sup>-2</sup> olmuşdur.

Tədqiq olunmuş hüceyrələrin membran müqavimətinin stasionar səviyyədə qərarlaşması monoton qanunla baş vermişdir. Membran müqavimətinin artması hüceyrə qılafının müqaviməti səviyyəsindən başlamışdır. Bu səbəbdən  $R_m$ -membran müqavimətinin dəqiq qiymətləndirilməsi üçün mühitlə hüceyrələrin vakuolu arasındakı müqavimətdən hüceyrə qılafının müqaviməti çıxılmışdır. Burada mühit və hüceyrələrin vakuolu arasındakı müqavimət hesablanarkən sitoplazma və tonoplastın müqaviməti qəti şəkildə  $R_o+R_m$  müqavimətinə nisbətən nəzərə alınmamışdır. Sitoplazma maddəsi, xüsusən sitozol sərbəst ionlarla zəngin olduqları üçün çox kiçik xüsusi müqavimətə malikdir [4; 5]. *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrində vakuol və mühit arasındakı müqavimətdə tonoplastın müqavimətinin çox kiçik olduğu hesablamalarla Bernhardt, Pauli [10] və Skirçinçinskaya [16], Vorobyov və Musayev [2] tərəfindən xüsusi prosedurun köməyi ilə eksperimental olaraq təsdiq edilmişdir.

Plazmatik membranın standart şəraitdə ölçülmüş müqavimətinin kəmiyyətləri 2,3-9 Om·m<sup>2</sup> aralığında səpilmişdir.  $\Phi$ ,  $R_m$ -in 100 hüceyrə üçün orta qiymətləri  $-171 \pm 0,4$  mV,  $R_m=3,8 \pm 0,15$  Om·m<sup>2</sup> kimi olmuşdur. Koordinatları  $R_m$ ,  $\Phi_m$  olan nöqtələrin səpilmə diaqramının reqressiya təhlili həmin kəmiyyətlər arasında  $r=0,67$  əmsallı müsbət korrelyasiyanın olduğunu göstərdi. Reqression təhlilə əsasən,  $R_m$  və  $\Phi_m$  kəmiyyətləri

arasında  $R_m=0,032 - 0,03\varphi_m$  xətti asılılığı qərarlaşdırılmışdır. Bu asılılıqda  $R_m - \text{Om}\cdot\text{m}^2$  vahidlərində,  $\varphi_m$  mV-la ölçülür.

$R_m$  və  $\varphi_m$  kəmiyyətlərinin hüceyrələrin sayına görə paylanmasını müəyyənləşdirmək üçün variasiya statistikasının qanunlarına müraciət edilmişdir. Bu məqsədlə kəmiyyətlərin paylanma histoqramı qurulmuşdur. Kəmiyyətlərin hüceyrələrin sayına (variantlara) görə paylanma histoqramını qurmaq üçün ilk növbədə, onlar siniflərə bölünmüşdür. Siniflərin sayı Karuzersin

$$k = 5 \lg n$$

düsturu ilə hesablanmışdır. Burada  $n$ -hüceyrələrin sayıdır. Siniflərə düşən aralıq isə variasiya statistikasında qəbul olunmuş:

$$i = \frac{x_{\max} - x_{\min}}{k}$$

düsturu ilə hesablanmışdır. Alınmış rəqəmlər arasında membran potensialı və müqavimətinin hüceyrələrin sayına görə paylanma histoqramı qurulmuşdur (şəkil 3). Variasiya statistikasında qəbul olunmuş qaydaya əsasən histoqramın paylanmanı daha obyektiv əks etdirməsi üçün siniflərin sayını 1 vahid artıq götürürlər. Beləliklə, variantlar 1 vahid artıq siniflər arasında bölünmüş olur. Bu halda variantlardan ən kiçik ( $x_{\min}$ ) 1-ci sinfin ortasında, ən böyüyü isə ( $x_{\max}$ )  $k+1$ -ci sinfin ortasında olar. Bizim baxdığımız halda variantların sayı  $n=100$  və siniflərin sayı  $k=5 \lg 100=5 \times 2=10$  olmuşdur. 1 sinfə düşən aralıq isə membran potensialı üçün:

$$i_{\varphi} = 13 \text{ mV},$$

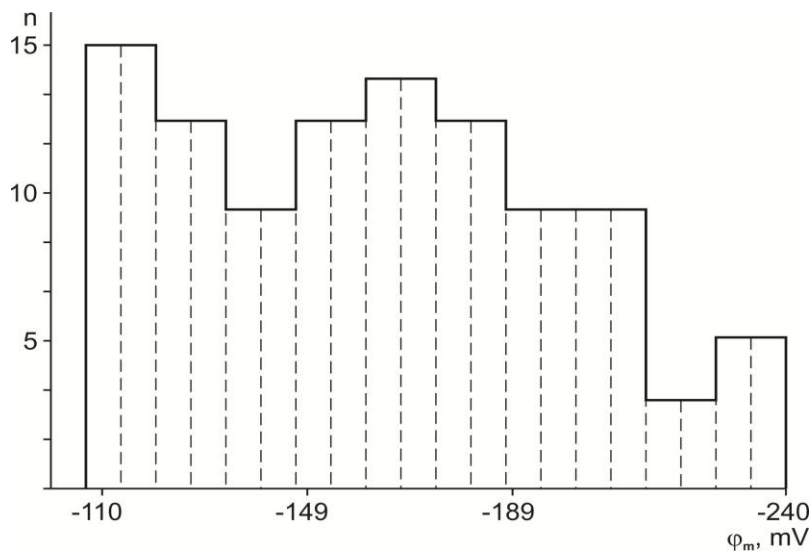
membran müqaviməti üçün:

$$i_R=0,79 \text{ Om}\cdot\text{m}^2$$

olmuşdur.

Beləliklə, variantların siniflər arasında paylanması müəyyən edilmişdir (şəkil 2). Şəkildən aydın olur ki, variasiya statistikasının qanunları əsasında qurulmuşdur.





**Şəkil 3.** Tədqiqatlarda istifadə olunmuş *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin membran potensialının onların sayına görə paylanma histoqramı.

Paylanma əlavə kriteriyaların tətbiqi olmadan da bioloji kəmiyyətlərin əksəriyyətinin tabe olduğu normal paylanma qanunundan kənardır. Bu fakt *Nitellopsis obtusa* hüceyrələri üçün digər tədqiqatlarda da [6] aşkar edilmişdir. Bu fakt heç də tədqiqatlarımızda istifadə olunmuş hüceyrələrin qeyri-bircinsliliyini və ya variantlarda genetik pozulmaların nəticəsini əks etdirmir [3]. Güman etmək olar ki, bu təcrübə üçün götürülmüş bitkilərin müxtəlif populyasiyadan olması və onların ilin ayrı-ayrı fəsilələrində tədqiqatlara cəlb olmasının təzahürüdür.

Mühitin standart şəraitində *Nitellopsis* hüceyrələrinin plazmatik membranında elektrik tutumu (plazmatik membranın vahid sahəsinin  $\text{mkF}\cdot\text{sm}^{-2}$  vahidlərində ölçülən)  $0,44 \pm 1,4 \text{ mkF}\cdot\text{sm}^{-2}$  aralığında paylanmışdır (hüceyrələrin sayı 30). Elektrik tutumunun variantlarının paylanmasında da xüsusi qanunauyğunluq aşkarlanmamışdır. Digər tərəfdən, bu məsələ üçün seçilmiş variantların sayı da məhdud olmuşdur. Belə ki, plazmatik membranın struktur-polyarizasiya hallarının dəyişməsinin protokolunu əksər halda elektrik tutumu deyil, tutum müqavimətinin kinetik əyriləri ilə izləmişik. Tutum müqavimətinin stasionar səviyyədə qərarlaşması monoton xarakterli olmuş və 30-40 dəq. müddətində başa çatmışdır. Plazmatik membranın tutum müqavimətinin qiymətinə əsasən hesablanmış elektrik tutumunun standart şəraitdəki qiymətlər çoxluğu  $0,44-1,4 \text{ mkF}\cdot\text{sm}^{-2}$  aralığında səpilmişdir və orta qiyməti  $C_m = 0,93 \pm 0,12 \text{ mkF}\cdot\text{sm}^{-2}$  olmuşdur.

Bu kəmiyyətin müntəzəm qeydiyyatı müxtəlif şəraitdə plazmatik membranın struktur-polyarizasiya hallarının dəyişməsinə aşkar etməyə yönəlmişdir. Lakin yuxarıda qeyd olunduğu kimi, tutum plazmatik membranının inteqral göstəricisidir. Plazmatik membran çoxfazlı sistem olduğundan, ilk növbədə, onun elektrik tutumunun struktur fazalarına differensiasiyası məsələsi ortaya çıxır. Bundan başqa hüceyrə fazaları arasında ion daşınmasının enerji təminatının qiymətləndirilməsi üçün elektrokimyəvi potensial qradientinin qiymət və istiqamətinin müəyyənləşdirilməsi məsələsi ortaya çıxır. Bunun üçün Vorobyovun çökmə tipli  $K^+$ -mikroelektrodlarının tətbiqi ilə intakt hüceyrələrin sitizol və vakuolunda  $K^+$ -ionlarının aktivlikləri  $a_{k^+}$  təyin edilmişdir. Bu kəmiyyətin 12 hüceyrədə sitozol üçün qiyməti  $104 \pm 6$  mV, vakuol üçün  $109 \pm 8$  mV olmuşdur.

Beləliklə, mühitin standart şəraitində *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin plazmatik membranının əsas elektrofizioloji parametrlərinin ölçülməsindən aşağıdakı yekun nəticələrə gəlinmişdir:

(i) Plazmatik membranın potensialı, müqaviməti, elektrik tutumu üçün aşağıdakı kəmiyyətlər:  $\varphi_m = 171 \pm 0,4$  mV,  $R_m = 3,8 \pm 0,15$  Om $\cdot$ m $^2$ ,  $C_m = 0,93 \pm 0,12$  mkF $\cdot$ sm $^{-2}$ , membran potensialı və müqaviməti arasında  $R_m = 0,032 - 0,03\varphi_m$  asılılığı müəyyənləşdirilmişdir, plazmatik membranın elektrik tutumu isə membran potensialının kəmiyyətindən asılı olmamışdır.

(ii) Plazmatik membranın qısaqapanma cərəyanı sıxlığı 0,09 A/m $^2$ , EHQ-si 360 mV, daxili müqaviməti üçün 4,0 Om $\cdot$ m $^2$  tapılmışdır.

(iii) Plazmalemmmanın membranyanı ion mübadiləsi fazası olan hüceyrə qılafının müqaviməti və potensialı üçün aşağıdakı kəmiyyətlər alınmışdır:  $R_o = 0,34 \pm 0,01$  Om $\cdot$ m $^2$ ,  $\varphi_o = -20 \pm 0,3$  mV.

## ƏDƏBİYYAT

1. Боброва Л.А., Юрин В.М., Бобров В.А. Вольт-амперная характеристика водородной помпы / Труды III Всесоюзной Межуниверситетской конференции. 1985, Тбилиси, Ч.1, с.90-92
2. Воробьев Л.Н., Мусаев Н.А. Электрические характеристики плазмалеммы и клеточной оболочки клеток *Nitellopsis obtusa* // Физиология растений, 1979, т.26, № 4, с.711-720
3. Г.Ф. Лакин. Биометрия. Москва: Высшая школа, 1990, 352 с.
4. Мусаев Н.А. Биофизические механизмы модификации транспортных свойств плазматической мембраны растительных клеток. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Институт Ботаники НАНА. Баку, 2012, 46 с.
5. Мусаев Н.А. Теоретические и экспериментальные предпосылки измерения мембранного сопротивления корневых волосков *Trianea bogotensis* // Актуальные проблемы современной биофизики. Сборник общества

Биофизиков Азербайджана, Баку: Элм, 2002, с.169-176

6. Мотеюнене Э.Б., Воробьев Л.Н. Эколого-физиологические характеристики харовых водорослей в условиях, близких к природным // Труды АН Литовской ССР, серия В, т.4(80), 1977, с.129-138.

7. Н.А.Мусаев, Исмаилов Э.Р. Биоэлектрические характеристики клеток *Chara gymnohylla* // Изв. НАН Азербайджана. Серия биологических наук, 2005, №3-4, с.196-214

8. Современные методы биофизических исследований / Под редакцией А.Б.Рубина. М.: Высшая школа, 1988, 360 с.

9. Юрин В.М., Соколик А.И., Кудряшов А. П. Регуляция ионного транспорта через мембраны растительных клеток. Минск: Наука и техника, 1991, 272 с.

10. Bernhardt J., Pauly H. Dielectric measurements of *Nitellopsis obtusa* cells with intracellular microelectrodes. Rad. and Env. Biophys. 1974? V.11, pp.61-69

11. Hasanova A., Sh.Najafaliyeva, P. Aliyeva, N, Musayev. Chara Fragilis Cells- a New Object for Electrophysiology Research // Journal of Baku Engineering University-chemistry and biology. 2017, v.1, pp.176-182

12. Mareike Jezek and Michael R. Blatt. The Membrane Transport System of the Guard Cell and Its Integration for Stomatal Dynamics1[CC-BY] // Plant Physiology, 2017, June, v.174, pp.487-519

13. Musaev N.A., Ismailov E.R. Bioelectrical properties of *Chara gymnohylla* plasmamembrana during interaction with cobalt (Co<sup>2+</sup>) // Ecoloji, 2007, No 63, pp.1-6

14. Musayev N. A., Ojaqverdiyeva S.Y., Sh.S. Mahmudova. The Changes of structure-Functional State of Plasma Membrane in *Nitellopsis obtusa* under influence of Dimethylsulfoxide // Advances in Biology and Earth Sciences. 2018, vol.3, No 3 pp.241-247

15. Slayman C.L., Gradman D. Electrogenic proton transport in the plasma membrane of *Neurospora* // J. Biophysical, 1975, v.15, pp. 968-971

16. Skierczynska J., Zolnierczuk R., Bulanda W. Impedance of *Nitell* Мусаев *opsis obtusa* cells at low frequencies // Journal of Exp. Botany, 1973, v.24, pp.38-46

17. Sokolik A.I., Yurin V.M. Potassium channels in plasmalemma of *Nitella* cells at rest // J. Membr. Biol., 1986, v.89, № 1, pp. 9-22

18. Vorobiov L.N. Potassium ion activity in the cytoplasm and vacuole of cells of *Chara* and *Griffithsia* // Nature, 1967, v.216, pp.1325-1327

19. Véry A.A., Sentenac H. Molecular mechanisms and regulation of K<sup>+</sup> transport in higher plants // Journal of Annual Review of Plant Biology, 2003, v.54, pp.575-603