

UOT 579

Ş.S.Mahmudova
AMEA-ın Botanika İnstitutu
dashqin.bsu@gmail.com

NITELLOPSIS OBTUSA HÜCEYRƏLƏRİNİN PLAZMATİK MEMBRANININ FUNKSIONAL FƏALLIĞI VƏ STRUKTUR LABİLLİYİ

Açar sözlər: *Nitellopsis obtusa*, membran potensialı, membran müqaviməti, membran tutumu, H^{+} -pompa, K^{+} -kanalları

Məqalədə bir sıra membranotrop maddələrin *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin plazmatik membranının (PM) elektrofizioloji parametrlərinə (membran potensialı- φ_m , müqaviməti- R_m , tutumu- C_m) təsiri reaksiyalarının təhlili verilmişdir. PM-in zülal və lipid tərkibinin selektiv modifikasiyası reaksiyalarının təhlilinə əsasən qərarlaşdırılıb ki, onun struktur parametri olan C_m membranın lipid fazasının halını əks etdirir. Bu müddəaya əsasən PM-in elektrojen sisteminin ingibirləşməsi, Co^{2+} -in təsiri ilə fəallaşması, Ca-siqnaling ərəfəsində membranda baş verən struktur dəyişmələrinin, lipofil maddələrin təsiri effektlərinin izahı verilmişdir.

Ш.С.Махмудова

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И СТРУКТУРНАЯ ЛАБИЛЬНОСТЬ ПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ КЛЕТОК *NITELLOPSIS OBTUSA*

Ключевые слова: *мембранный потенциал, мембранное сопротивление, мембранная емкость, H^{+} -помпа, K^{+} -каналы, Nitellopsis obtusa.*

В работе дан анализ реакций электрофизиологических параметров (мембранного потенциала φ_m , сопротивления R_m , мембранной емкости C_m) плазматической мембраны (ПМ) клеток *Nitellopsis obtusa* на действие ряд мембранотропных веществ. Путём анализа реакций на селективной модификации липидного и белкового состава ПМ установлено, что структурный параметр C_m является показателем фазового состояния её липидной фазы. На основании этой гипотезы, дано объяснение явлений ингибирования электрогенной системы ПМ и её активации под влиянием Co^{2+} , структурных изменений при Ca-сигналинге, эффектов действия липофильных веществ.

Sh.S.Mahmudova

STRUCTURAL LABILITY AND FUNCTIONAL ACTIVITY OF THE PLASMA MEMBRANE IN *NITELLOPSIS OBTUSA* CELLS

Keywords: *membrane potential, membrane resistance, membrane capacity, H + pump, K + channels, Nitellopsis obtusa*

At the paper were given the analyzes of the reactions of electrophysiological parameters (membrane potential ϕ , resistance R_m , membrane capacity C_m) of the plasma membrane (PM) of *Nitellopsis obtusa* cells against the influence of a number of membranotropic substances. Based on the analyses of the reactions of selective modification of the protein and lipid content of PM, it was identified that, its structural parameter C_m reflects the state of the membrane lipid phase. Based on those hypotheses, the explanations of the phenomena of inhibition of the PM electrogenic system and its activation under the influence of CO_2 +, structural changes during Ca-signaling, and effects of the action of lipophilic substances have been given.

Chara yosunlarının iri ölçülü buğumarası hüceyrələrinin bitki elektrofiziologiyasında tədqiqat obyektini kimi keçən əsrin əvvəllərindən bu günə qədər öz aktuallığını saxlamışdır. Bunun başlıca səbəblərindən biri odur ki, onların tətbiqi ilə aparılan *in vivo* tədqiqatlarda hüceyrə proseslərinin intaktlığı tam təmin olunur. Bu isə membran proseslərinin təbii şəkildə olduğu kimi təsvir etmək imkanını yaradır. Qeyd olunmuş səpgidə aparılmış tədqiqatlarda plazmatik membranın ilkin aktiv daşıma sisteminin əsas komponentləri identifikasiya edilmiş, generasiya olunmuş elektrokimyəvi potensial qradientinin ikinci aktiv daşıma sisteminin enerji təminatı üçün transformasiyasının mexanizmləri və s. müəyyən edilmişdir [1-3]. Lakin *in vivo* şəraitdə hüceyrə membranının fəallığı fonunda onda ehtimal oluna biləcək struktur dəyişmələrinin öyrənilməsinə həsr olunmuş tədqiqatlar çox məhdud saydadır [4,5]. Bu cür tədqiqatların aktuallığı ondan ibarətdir ki, plazmatik membranın struktur-funksional əlaqələrinin öyrənilməsi membran proseslərinin tənzimlənməsi və məqsəd yönü istiqamətləndirilməsi imkanını yaradır. Ona görə də təqdim olunmuş tədqiqat materialında əsas məqsəd intakt hüceyrələrin plazmatik membranında fizioloji proseslərin fəallaşması ərəfəsində onda baş verən struktur dəyişikliklərinin skriningi olmuşdur. Qarşıya qoyulmuş məqsədə nail olmaq üçün, plazmatik membranın ilkin aktiv daşıma sisteminin komponentlərinin modifikatorları və standart kimi qəbul olunmuş lipid və zülal fazalarının modifikatorlarından istifadə edilmişdir.

Tədqiqatın metodikası

Tədqiqatlarımızda plazmatik membranın struktur-funksional xüsusiyyətləri barəsində informasiya *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin mühitin standart şəraitində

və modifikatorların təsiri ərəfəsində elektrofizioloji parametrləri kompleksinin ölçülərindən əldə edilmişdir. Plazmatik membranın funksional xüsusiyyətlərinin göstəriciləri kimi onun potensialı φ_m , müqaviməti R_m -in eyni zamanda müntəzəm qeydiyyata keçirilmişdir. Membranın funksional fəallıq ərəfəsində struktur dəyişmələrinə onun elektrik tutumunun (C_m) müntəzəm ölçülməsi ilə nəzarət edilmişdir. Ölçü texnikasının geniş və hərtərəfli şərh [6,7] nəşrlərimizdə verilmişdir.

Tədqiqatlarımızın ilkin mərhələsi *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin mühitin standart şəraitində, yəni, tərkibi (mM): 1,0-NaHCO₃, 0,1- KH₂PO₄, 0,4-CaCl₂, 0,1-MgSO₄, 0,2-Mg(NO₃)₂ olan süni göl suyunda (SGS), pH 6,9÷7,2, 20-22°C temperaturda elektrofizioloji parametrlərinin qərarlaşdırılması olmuşdur. Təcrübə üçün işlədilmiş hüceyrələrin diametri 0,4-0,6 mm, uzunluğu 2 sm-dən böyük olmamışdır. Bu məhdudiyət R_m -in ölçmə dəqiqliyini təmin etmək üçün gərək olmuşdur [8,9].

Elektrofizioloji parametrlərin ölçülməsi mikroelektrod texnikasının tətbiqi ilə aparılmışdır. Ölçü üçün tətbiq edilmiş mikroelektrodların uclarının diametri 1-2 mkm-dən artıq olmamışdır. Tədqiqatlarımız ərəfəsində mikroelektrod tutqacı və ya holderinin tıxacı üçün yeni konstruksiya təklif olunmuş və həmin konstruksiya holderin stabil rejimdə işləmə müddətini 2 tərtib artırmışdır. Yeni tıxac qurğusu olan holder AMEA Biofizika İnstitutunun sertifikatını almış, eyni zamanda sənədləri onun patentləşdirilməsi üçün Respublika Əqli Mülkiyyət Agentliyinə təqdim edilmişdir.

Nəticələr və onların müzakirəsi

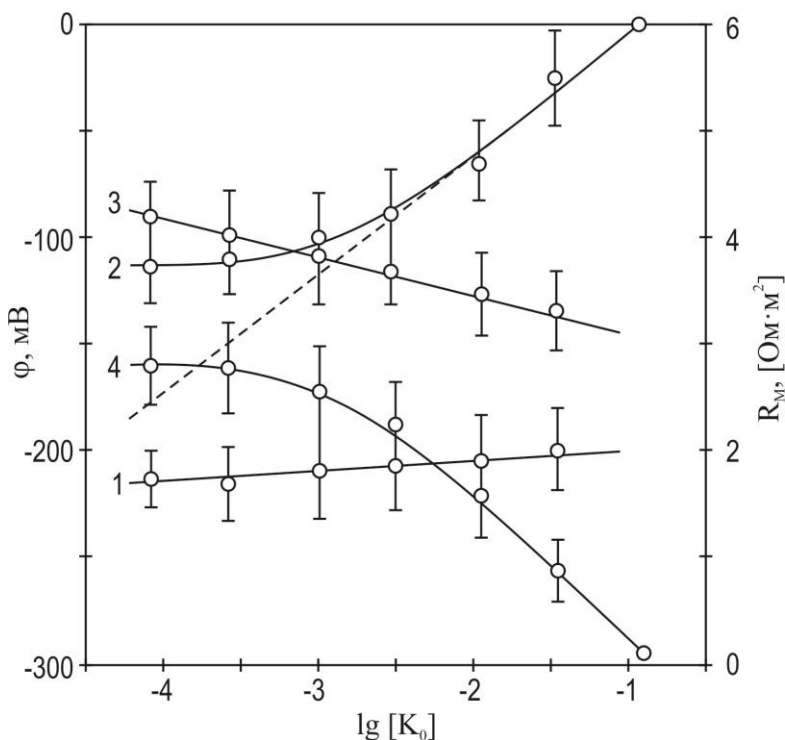
Tədqiq edilmiş hüceyrələrin qılabının potensialı $\varphi_0=12\pm 26$ mV, müqaviməti R_0 isə $0,16\div 0,52$ Om·m² aralığında olmuşdur. Həmin hüceyrələr üçün bu kəmiyyətlərin orta qiymətləri $\varphi_0= -20\pm 0,3$ mV, $R_0=0,34\pm 0,01$ Om·m² olmuşdur. Bu kəmiyyətlərin ölçülməsi plazmatik membranın aktiv və reaktiv müqavimətlərinin dəqiq qiymətləndirilməsi üçün vacib olmuşdur.

Plazmatik membranın 100 hüceyrə üçün φ_m -in qiymətləri -110÷-270 mV aralığında səpələnməmişdir. Həmin hüceyrələrin mühitin normal şəraitində membran tutumu və müqavimətlərinin orta qiyməti uyğun olaraq $C_m=0,94\pm 0,1$ mkf·sm⁻², $R_m=4,1\pm 0,15$ Om·m², membran potensialının orta qiyməti isə $\varphi_m=-171\pm 0,4$ mV təşkil etmişdir. R_m və φ_m kəmiyyətləri arasında $r=0,67$ xətti korrelyasiya əmsalı isə regression təhlil əsasında $R_m=0,032-0,03\varphi_m$ xətti asılılığı qərarlaşdırılmışdır..

Elektrofizioloji tədqiqat planlarına müvafiq olaraq, tədqiqatlarımızın növbəti mərhələsi təcrübə hüceyrələrinin plazmatik membranının K⁺- kanallarının elektrofizioloji monitorinqi olmuşdur. *Nitellopsis obtusa* hüceyrələri mühitdə K⁺-ionlarının qatılığının artırılmasına qarşı elektrofizioloji reaksiyalarına görə fərqlənmişlər. Belə ki, membran potensialı -200÷-270 mV olan hüceyrələr mühitdə K⁺- ionlarının qatılığının artırılmasına qarşı çox zəif reaksiya vermişlər (Şəkil 1).

Bu hüceyrələrin plazmatik membranları yüksək elektrogen fəallığına malik olmaqla $zF\phi=18$ kC/mol tərtibli elektrokimyəvi potensial qradientinə məruz qalır. Bu səbəbdən həmin hüceyrələrdə daxilə düzləndirən K^+ - kanalları (DDKK) fəal halda olur. Bu kanallar K^+ - ionlarının mühitdən hüceyrə daxilinə daşınmasına xidmət edir.

Mühitdə K^+ -un qatılığının artırılmasına membran potensialı $-110\div-90$ mV olan hüceyrələr yüksək həssaslıq göstərmişlər (Şəkil 1). Bu hüceyrələrdə plazmatik membran yüksək kəmiyyətli elektrokimyəvi potensial qradientinə məruz qalmır.



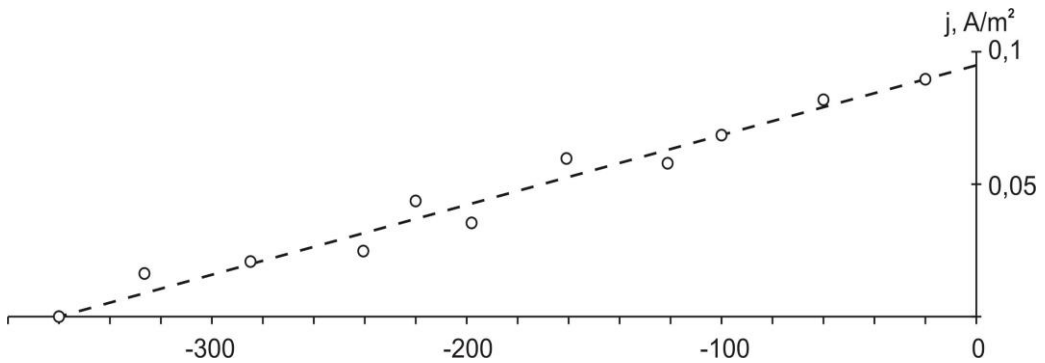
Şəkil 1. *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin plazmatik membranının potensialı ϕ_m və müqaviməti R_m -in mühitdəki kalium ionlarının konsentrasiyasının onluq loqarifmindən asılılığı. Absis oxunda -4 rəqəmi kalium ionlarının standart mühitdəki konsentrasiyasının onluq loqarifmini əks etdirir. 1,3 asılılıqları membran potensialı daxilə düzləndirən K^+ -kanalları fəal halda olan hüceyrələrin uyğun olaraq potensial və müqavimətini, 2,4 asılılıqları isə xaricə düzləndirən K^+ -kanalları fəal halda olan hüceyrələrin həmin kəmiyyətləri üçün qararlaştırılmışdır. Punktirlə Nernst potensialının mühitdəki K^+ -un konsentrasiyasından asılılığı göstərilmişdir.

Bunu başlıca səbəbi odur ki, həmin hüceyrələrin plazmatik membranında K^+ ionlarının paylanması ion tarazlığı halına çox yaxındır. Plazmatik membranın bu halında əsasən K^+ ionlarının sitizoldan mühitə daşınmasını həyata keçirən xaricə

düzləndirən K^+ -kanalları fəal halda olurlar (XDKK).

Təcrübələrin gedişində hüceyrələrin membran potensialı ilə sinxron onların membran müqavimətinin də dəyişməsi izlənmişdir. Yuxarıda qeyd olunmuş hüceyrələrin hər iki tipində mühitdə K^+ -ionlarının qatılığının artması onların membran müqavimətinin azalmasını törətmişdir (Şəkil 1). φ_m və R_m kəmiyyətlərinin dəyişməsi kinetikasi əsasında DDKK və XDKK-ın fəallaşma diapazonu müəyyənləşdirmişdir. Bu kəmiyyətlər müvafiq olaraq DDKK üçün $-190 \div -300$ mV, XDXX üçün $-120 \div -190$ mV olmuşdur. Mühitdə K^+ -ionlarının qatılığının geniş hüdudlarda dəyişməsi zamanı plazmatik membranın elektrik tutumunun dəyişməsi aşkar edilməmişdir.

Tədqiqat hüceyrələrinin elektrogen fəallığının hüdudlarının, həmçinin plazmatik membranda fəaliyyət göstərən elektrogen pompaların əsas elektrofizioloji parametrlərinin təyin edilməsi üçün ingibitor təhlilindən istifadə olunmuşdur. İngibitor qismində plazmatik membranın H^+ -pompalarının spesifik ingibitoru olan disikloheksilkarbodiimidən (10^{-5} - $5 \cdot 10^{-6}$ M DSKD) istifadə olunmuşdur. Plazmatik membranın ingibitorla işlənməsi və hüceyrənin mühitin normal şəraitində alınmış volt-ampere xarakteristikalarının müqayisəsindən pompanın elektrik hərəkət qüvvəsi üçün -360 mV, qısa qapanma cərəyanı üçün $0,09$ A/m², daxili müqavimət üçün $6,2$ Om·m² alınmışdır (Şəkil 2).



Şəkil 2. *Nitellopsis obtusa* hüceyrəsinin plazmatik membranının H^+ -pompasının volt-ampere xarakteristikası. Qrafikdən pompanın EQ-si üçün -360 mV, qısa qapanma cərəyanı üçün $0,09$ A/m² tapılmışdır. Hüceyrənin diametri $0,46$ mm, uzunluğu $1,76$ sm. Plazmatik membranın potensialı -221 mV, müqaviməti $6,2$ Om·m², elektrik tutumu $1,12$ mkF·sm² olmuşdur.

İngibitorun təsirinin ən maraqlı məqamı odur ki, plazmatik membranda daşıma proseslərinin ingibirləşməsi onun elektrik tutumunun $15-18\%$ artması ilə müşayiət olmuşdur. Başqa sözlə membranda daşıma proseslərinin ingibirləşməsində ingibitorun təsiri ilə onda baş verən struktur dəyişmələrinin də rolu mümkündür.

Plazmatik membranın struktur-funksional hallarının adekvat şərhü üçün növbəti mərhələdə onun struktur-polyarizasiya xüsusiyyətlərini əks etdirən elektrik tutumunun zülal və lipid fazalarına differensiasiyası həyata keçirilmişdir. Bu məqsədlə müxtəlif ekzogen faktorların təsirindən istifadə edilmişdir. İlk növbədə tsiklik molekulyar quruluşlu, bioloji membranların tərkibinə qoşularaq mütəhərrik daşıyıcı kimi fəaliyyət göstərən valinomisinin təsiri tədqiq edilmişdir. Hüceyrələrin yerləşdiyi mühitə 10^{-6} M valinomisinin daxil edilməsi plazmatik membranı 25-30 mV qədər depolyarlaşdırmış, membran müqavimətini isə 25-30% azaltmışdır. Bioloji membranın tərkibinə qoşularaq orada mütəhərrik daşıyıcı kimi fəaliyyət göstərən [10,11] peptid təbiətli valinomisinin bu effekti antibiotikin doğrudan da plazmatik membranın tərkibinə qoşulmasını təsdiqləmişdir. Lakin antibiotikin qeyd olunmuş effektləri membran tutumunun sabitliyi şəraitində baş vermişdir. Belə ki, plazmatik membranın depolyarlaşması və müqavimətinin azalması onun amplitud-tezlik xarakteristikasının sürüşdürməmişdir. Antibiotikin membran tutumundakı bu effektsizliyi onu göstərir ki, plazmatik membranın zülal tərkibinin modifikasiyası onun elektrik tutumunu dəyişdirmir.

İrəli sürülən fərziyyənin təsdiqlənməsi üçün tədqiqatlarımızın növbəti mərhələsində plazmatik membranın zülal tərkibini xətti molekulyar quruluşa malik zülal təbiətli digər antibiotik olan qramisidin A antibiotikindən istifadə etmişik. Antibiotik *Bacillus Brevis* bakteriyasının spor əmələ gətirmə mərhələsində sintez olunan polipeptid zəncirlərindən ibraətdir [11].

Antibiotikin 10^{-8} M qatılığının *Nitellopsis obtusa* olduğu mühitin tərkibinə qoşulması plazmatik membranı -124 ± 12 mV səviyyəsinə qədər depolyarlaşması onun vahid sahəsinin müqavimətinin 40-50% hüdudlarında azaltmışdır. Xətti molekulyar quruluşlu antibiotikin göstərilmiş elektrofizioloji effektləri plazmatik membranın elektik tutumunun sabitliyi fonunda baş vermişdir. Beləliklə plazmatik membranın zülal tərkibinin tsiklik və ya xətti molekulyar quruluşa malik antibiotiklərlə modulyasiyası onun elektrik tutumunu dəyişdirmədiyi üçün bu kəmiyyət onun lipid fazasının göstərdicisi kimi qəbul edə bilər.

Əvvəlki seriya təcrübələrdə gəldiyimiz bu nəticənin eksperimental təsdiqini nümayiş etdirmək olar. Bunun üçün plazmatik membrana istənilən lipofil maddənin təsirini sınaqdan keçirmək kifayətdir. Məsələn, lipofil maddə qismində çox güclü həlledici olan dimetilsulfoksid götürülə bilər. Belə ki, dimetilsul-foksidin elektrofizioloji effektləri *Chara*-ların digər növü olan *Chara gymnophylla* hüceyrələrində ətraflı tədqiq edilmişdir [12].

Dimetilsulfoksidin SGS-un tərkibində *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin aydın elektrofizioloji effektini törədən qatılığı 1% (astana qatılığı) olmuşdur. Həlledicinin bu qatılığının SGS-un tərkibinə daxil edilməsi plazmatik membranın 20 mV qədər hiperpolyarlaşması, membran tutumunun isə 25% artması ilə nəticələnmişdir. Başqa sözlə plazmatik membranın struktur dəyişməsi onun elektrogen fəallığının artması ilə müşayiət olunmuşdur. Digər tərəfdən isə lipofil

agentin təsiri ilə plazmatik membranın elektik tutumunun nəzərə çarpacaq dərəcədə artması bu kəmiyyətin onun faza halının göstəricisi olduğunun əlamətidir.

Həlledicinin mühitdəki qatılığının iki dəfə artırılması membran potensialının dəyişmə kinitikasına yeni xarakter vermişdir. Belə ki, mühitə 2% DMSO-un daxil edilməsi əvvəlcə plazmatik membranın ötən hiperpolyarlaşmasını, hiperpolyarlaşmanın arxasınca isə K^+ - Na^+ -diffuziyon potensial səviyyəsinə qədər depolyarlaşmasını törətmişdir. Plazmatik membranın bu depolyarlaşması onun membran müqavimətinin 4-5 dəfə azalması ilə müşayiət olunmuşdur. Mühitdə DMSO-un qatılığının 3%-ə qədər artırılması ərəfəsində membran müqaviməti özünün standart şəraitdəki səviyyəsindən 3-4 dəfə böyük səviyyədə qərarlaşmışdır. Ümumillikdə götürdükdə DMSO-un elektrofizioloji effektləri xaraktercə onun mühitdəki qatılığından asılı olmuşdur. Həlledicinin elektrojizioloji effektləri φ_m və R_m kəmiyyətlərinin 30-50 dəq ərzində stabil bir səviyyədə qərarlaşması ilə nəticələnmişdir. Nəticə etibarlı ilə φ_m -in son səviyyəsi -90 ± 120 mV aralığında qərarlaşmışdır.

DMSO-un plazmatik membrana təsiri ərəfəsində baş verən elektrofizioloji reaksiyaların təhlilindən aydın olur ki, həlledici membran proseslərinin tənzimləyicisi kimi təbiiq oluna bilər. Həlledicinin plazmatik membrana təsirinin ilkin mərhələsi özünü elektrik tutumunun dəyişməsi kimi biruzə verir və onun lokalizasiyası membranın lipid fazasındadır [12,13]. Zahir olunmuş elektrofizioloji faktların məcmusu isə plazmatik membranın fizioloji aktivlik və struktur labilliyi fonunda baş verdiyini görmək olar.

Tədqiqatlarımızın sonrakı mərhələlərində plazmatik membranın ion kanallarının modifikatoru olan 2 valentli kationların onun funksional fəallığı ərəfəsində meydana çıxması mümkün olan struktur dəyişmələrinin öyrənilməsi məsələsi qarşıya qoyulmuşdur. Doğrudan da Co^{2+} -in mikromolyar qatılığının *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin yerləşdiyi mühitə daxil edilməsi plazmatik membranın müqavimətinin sabitliyi şəraitində membran tutumunu 15-20% azaltmışdır. Kationun bu effekti plazmatik membranın potensialının 45-50 mV artması ilə müşayiət olunmuşdur. Plazmatik membranın bu hiperpolyarlaşması şübhəsiz ki, onda fəaliyyət göstərən H^+ - pompaların fəallaşmasının əlamətidir. Digər tərəfdən isə həmin effektin membranın elektrik tutumunun dəyişməsi ilə müşayiət olduğundan güman etmək olar ki, H^+ - pompaların fəallaşması onların hidrotob əhatəsindəki dəyişkənliklərlə bağlıdır. Membran tutumunun dəyişməsi kationun mühitindəki qatılığından asılı olmuşdur. Bu asılılıq üçün reqressiya təhlil üsuluna əsasən 0,7 korrelyasiya əmsalı ilə $C_m=0,93-0,065 \lg[Co^{2+}]$ müəyyən edilmişdir .

Kationun mühitindəki qatılığının mM qiymətlərində plazmatik membranın hər üç elektrofizioloji parametrlərinin maksimal dəyişmələri baş vermişdir. Kationun mühitə bərabər zaman fasilələrilə daxil edilib yuyulması ərəfəsində onun membran müqavimətində effektinin güclənməsi müşahidə olunmuşdur. Belə ki, bu kationun plazmatik membranından tam yuyulmamasını əks etdirir. Beləliklə R_m -in

zaman asılılığı maksimumları $0,58 \text{ Om} \cdot \text{m}^2/\text{dəq}$, minimumlar isə $0,93 \text{ Om} \cdot \text{m}^2/\text{dəq}$ diklikli düz xətt üzərində olmaqla amplitudu artan periodik əyri ilə ifadə olunmuşdur [14]. Kationun təsiri ilə plazmatik membranın elektrik tutumunun azalması məhz onun lipid fazası ilə Co^{2+} kationların sərt əlaqəsi [15,16] ola bilər.

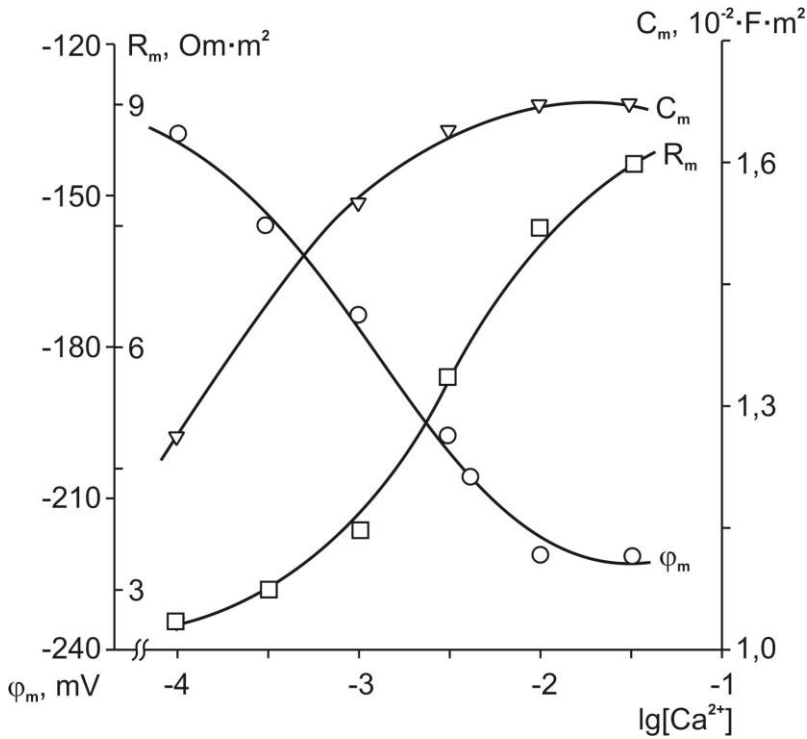
Co^{2+} -in plazmatik membrana təsirinin elektrofizioloji reaksiyalarının təhlilindən aydın olur ki, kationun plazmatik membrana təsiri zamanı da onun funksional fəallığı ilə struktur labilliyi arasında uzlaşma izlənilir. Digər tərəfdən isə aydın olur ki, bitkilərin qidalı mühitlərinin tərkibinə (məs. Hoqland-Arnon mühiti) kationun mikromol qatılığının daxil olması onların hüceyrələrinin yüksək elektrojen fəallığını təmin etmək üçün vacibdir.

Co^{2+} ionları ilə yanaşı membran keçiriliciyi tənzimləyicisi qismində həmçinin Ca^{2+} ionlarının təsiri zamanı plazmatik membranın struktur-funksional xüsusiyyətlərinin öyrənilməsi maraqlı doğurmuşdur. Bu onunla əlaqədardır ki, intakt hüceyrələrə Ca^{2+} kationlarının təsiri yalnız onun plazmatik membranın ion nüfuzluğu ilə məhdudlanmır. Bu kationla həmçinin hüceyrədaxili proseslərin gedişinin müəyyən məqamlarında tənzimləyici roluna malik olmasıdır [17]. Bu səbəbdən Ca^{2+} ionlarının təsirinin tədqiqi də təqdim olunan işdə geniş planda verilmişdir. Bu seriyə təcrübələrimizdə mühitdə Ca^{2+} ionlarının qatılığının ($[\text{Ca}^{2+}]$) artmasına plazmatik membranın elektrofizoloji reaksiyaları onda hansı tip K^+ -kanallarının fəal halda olmasından asılı olmuşdur.

$[\text{Ca}^{2+}]$ -in artmasına qarşı XDKK fəal halda olan hüceyrələr daha həssas olmuşlar. Bu kəmiyyətin müntəzəm olaraq 2 tərtib artması fonunda plazmatik membran 60-70 mV qədər hiperpolarlaşmış, membran müqavimətinin artımı 3 dəfə, membran tutumunun artımı isə 30% təşkil etmişdir. $[\text{Ca}^{2+}]$ -in 100 dəfə artması fonunda membran tutumu və potensialının artımları doyma halına çatmışdır. Lakin R_m artması φ_m və C_m -in sabitliyi fonunda konsentrasiyanın sonrakı artımı ilə öz monoton artımını davam etdirmişdir (Şəkil 3).

Plazmatik membranın Ca^{2+} -in təsiri ilə hiperpolarlaşmasının kəmiyyəti $\Delta\varphi$ membran potensialının başlanğıc qiymətindən asılılığı $\Delta\varphi_m = 74,16 - 0,607\varphi_m$ kimi qərarlaşdırılmışdır. Mühitdə $[\text{Ca}^{2+}]$ -in başlanğıc kəmiyyətə qaytarıldıqda hüceyrənin elektrofizioloji parametrlərinin hamısı öz başlanğıc səviyyələrində bərqərar olmuşlar.

Membran potensialı DDKK-ın fəallaşma diapazonunda olan hüceyrələr mühitdə $[\text{Ca}^{2+}]$ artmasına depolyarlaşma ilə reaksiya vermişlər. Bu hüceyrələrdə daxilə düzləndirən K^+ -kanallarının müqaviməti membran potensialının aşağı səviyyələrində fəaliyyət göstərən xaricə düzləndirən K^+ -kanallarının müqavimətindən 1 tərtib yüksəkdir [18-20]. Bu xüsusiyyətlər hüceyrələrin malik olduğu genetik proqram üzrə qərarlaşdırılır və tənzim olunurlar [21-23]. Həmin tip hüceyrələrdə mühitdə $[\text{Ca}^{2+}]$ -in 100 dəfə artırılması plazmatik membranı 70-80 mV qədər depolyarlaşdırmış, membran müqavimətini 40-45%, tutumunu isə 14% artırmışdır. $[\text{Ca}^{2+}]$ -in mühitdə 300 dəfə artımı isə R_m başlanğıc səviyyədən 1,73 dəfə



Şəkil 3. Plazmatik membranının xaricə düzləndirən K^+ -kanalları fəal halda olan *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin elektrofizioloji parametrlərinin qidalı mühitin tərkibindən Ca^{2+} ionlarının konsentrasiyasının onluq loqarifmindən asılılığı, R_m , C_m - plazmatik membranın uyğun olaraq potensialı müqaviməti və elektrik tutumudur. Qrafikdə nöqtələrlə 10-12 ölçünün nəticələrinin orta qiymətləri göstərilmişdir. Kəmiyyətlərin orta qiymətinin orta kvadratik kənarlanması onların 10 faizini aşmamışdır.

azalmasını, plazmatik membranın isə daha 35-40 mV depolyarlaşmasını törətmişdir. $[Ca^{2+}]$ -ın başlanğıc səviyyədə bərqərar olması hüceyrələrin elektrofizioloji parametrlərinin, başlanğıc kəmiyyətlərinin tam bərpası ilə müşayiət olunmuşdur.

Qərarlaşdırıldığı kimi Ca^{2+} və Co^{2+} kationlarının membran tutumundakı effektləri bir-birinə əksdirlər. Bu səbəbdən Ca^{2+} ionlarının membran tutumu və digər effektlərini kationun membranın səthi ilə qarşılıqlı təsiri effektlərinin nəticəsi olmadığı ehtimalı qeyri ciddi. Burada nəzərə almaq çox vacibdir ki, kationun plazmatik membrandakı effektləri həmçinin onun törətdiyi hüceyrədaxili proseslərin nəticəsi də ola bilər. Bunlardan ən önəmlisi sitoplazmada $[Ca^{2+}]$ -ın artması zamanı orada bəzi fermentativ proseslərin fəallaşması [24-26] və bunun nəticə-sində fosfolipazanın fəallaşması [190, 194] ilə termantativ prosesləri göstərmək olar. Nəzərə alsaq ki, sitoplazmatik $[Ca^{2+}]$ 0,1 mkM tərtibindəndir [27,28] və Ca^{2+} kanallarının fəal halda olduğu potensial diapazun -135÷-60 mV-

dur, xaricə düzləndirən K^+ - kanalların fəaliyyət diapazonunda adları çəkilən proseslərin baş vermə ehtimalı mövcuddur. Doğrudan da plazmatik membranın lipid fazasının qismən oksidləşməsi onun nazıqləşməsi və elektrik tutumunun artmasına səbəb ola bilər. Plazmatik membranın müqavimətinin azalması da həmin oksidləşmə proseslərinin nəticəsində plazmatik membranda O_2^- radikallarının K^+ kanalları formalaşdırmasının [29] nəticəsində ola bilər.

Beləliklə *Nitellopsis obtusa* hüceyrələrinin plazmatik membranın struktur-polyarizasiya halının müxtəlif sinif modifikatorların təsirinə elektrofizioloji reaksiyalarının təhlilinə əsasən görmək olar ki, hüceyrə membranlarının funksional hallarını təyin edən H^+ - pompaların funksional halları digər faktorlarla yanaşı həmçinin membranın struktur karkası rolunu oynayan lipid fazasının fiziki halı ilə müəyyən olunur. Bu qərarlaşdırılmış fakt, membran proseslərinin tənzimlənməsi və məqsəd yönü istiqamətləndirilməsini həyata keçirmək üçün yalnız membranın funksional qruplarına deyil, lipid fazasına təsir etməklə mümkün olduğunu açıqlayır. Bu üsulla tənzimləmə membran proseslərinin biofiziki, biokimyəvi, molekulyar bioloji tədqiqatlarında müvəffəqiyyətlə tətbiq oluna bilər.

ƏDƏBİYYAT

1. *Demidchik V.V.* Arabidopsis root K^+ - efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. // Journal of Cell science. – 2010. – Vol. 123. – P. 1468–1479.
2. *Demidchik, V.V., F.J.M. Maathuis.* Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development. // New Phytol. – 2007, Vol. 175. p. 387–404.
3. *Медведев С.С.* Физиология растений (учебник), 2013, Изд. СП университета, 496 ст.
4. *Мусаев Н. А.* Биофизические механизмы модификации транспортных свойств плазмалеммы. Моногр. Lambert, Academic Publishing, Saarbrücken, Германия 2013, 337 p.
5. *Adrian R.H., Almers W.* Charge movement in the membrane striated muscle. // Journ. Physiolog. (London), 1976, v. 254, No. 2, p. 339-360.
6. *Махмудова Ш.С., Мусаев Н.А.* Нечувствительность электроёмкости плазмалеммы клеток *Nitellopsis obtusa* при модификации белковой фазы. // Advances in Biology and Earth Sciences., 2017, v.2, №2, pp.228-234.
7. *Махмудова Ш.С., Мусаев Н.А.* Потенциал, сопротивление и ёмкость плазмалеммы клеток *Nitellopsis obtuse* в присутствии катионов кобальта. // Advances in Biology & Earth Sciences Vol.2, №3, 2017, стр. 326-332.
8. *Мусаев Н.А., Воробьев Л.Н.* Электрогенная активность и структурная лабильность плазмалеммы клеток *Nitellopsis obtusa* при повышенных температурах. // Физиол. раст., 1981, т 28, № 1, с. 86-93.
9. *Мусаев Н.А.* Теоретические и экспериментальные предпосылки измерения мембранного сопротивления корневых волосков *Trianea boqotensi*. /

- «Актуальные проблемы современной биофизики», Баку, Элм, 2002, с. 177-186.
10. *Сомойлов В. О.* Медицинская биофизика. Учебник. Санкт-Петербург, Спец. Лит. 2004, 495 ст.
 11. *Касумов Х.М.* Структура и мембранная функция полиеновых макролидных антибиотиков / Под. ред. акад. Дж.Алиева. Баку, «Элм», «Наука», 2009, 510 с.
 12. *Исмаилов Э.Р., Мусаев Н.А.* Диметилсульфоксид индуцированная деполяризация плазмалеммы клеток *Chara gymnophylla*. // Вестник Бакинского Университета, серия естественных наук, 2005, №1, с. 74-78.
 13. *Musayev N.A., S.Y. Ojagverdiyeva, Sh.S. Mahmudova.* The Changes of Strukture-Funktional State of Plasma Membrane in *Nitellopsis obtuse* under the influence of Dimethylsulfoxide.// *Advances in Biology & Earths Science*. 2018, Vol.3, No.3, pp. 241-247 .
 14. *Махмудова Ш. С., Мусаев Н. А.* Функциональная активность и структурная лабильность плазматической мембраны клеток *Nitellopsis obtusa*. Материалы международной конференции «БФФХ-2019», М.
 15. *Musaev N.A., Ismailov E.R.* Bioelectrical properties of *Chara gymnophylla* plasmamembrana during interaction with cobalt (Co²⁺) // *Ecoloji*, 2007, № 63, p.1-6.
 16. *Medvedev S.S., Markova I.V.* Role Calcium Ions in Plant Growth and Mechanism of IAA Action. // *Phytohormones in Plant Biotechnology and Agriculture / Eds Machackova I. et al.* Dordrecht: Kluwer, 2003. P. 157– 169.
 17. *Высоцкая Ж.В.* Функциональная взаимосвязь катион-транспортных систем плазматической мембраны растительной клетки. Диссерт. на соиск. уч. степени кандидата биологических наук, Белорусский Государственный Университет, Минск, 2007, 150 с.
 18. *Véry A.A., H. Sentenac.* Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants. // *Journ. of Annual Review of Plant Biology*. 2003. v. 54. pp. 575-603.
 19. *Ache P., Becker D., Ivashikina N., Dietrich P, Roelfsema MRG., Hedrich R.* GORK, a delayed outward rectifier expressed in guard cells of *Arabidopsis thaliana*, is a K⁺-selective, K⁺-sensing ion channel.// *FEBS Lett.* 2000, v. 486, pp. 93–98 .
 20. *Demidchik V.V. et al.* Plant extracellular ATP signaling by plasma membrane NADPH oxidase and Ca²⁺- channels. // *Plant journal*. – 2009. v. 58. pp. 903–913.
 21. *Demidchik, V., Maathuis F.J.M.* Ion channels and stress respons. // *Spring-Verlaag. Berlin, Heidelberg, New York.*, 2010, pp.237.
 22. *White P. L. et al.* Genes for calcium-permeable channels in the plasma membrane of plant root cells. // *Biochim. biophys. acta.* – 2002. v. 1564. pp. 299–309.
 23. *Fluhr R., In, L. A. Rio A. Puppo.* Reactive oxygen-generating NADPH oxidases in plants. Fluhr, R. eds *Reactive oxygen species in plant signaling*. // *Springer-Verlag. Berlin.* – 2009, p. 1–23.
 24. *Gill, S.S., N. Tuteja.* Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance incrop plants. // *Plant physiology and Biochemistry*. 2010. v. 48.

- pp. 909–930.
25. *Foyer, C.H. G. Noctor*. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications. // *Antioxidants and redox signalling*. – 2009. v. 11. pp. 861–710.
 26. *Демидчик В.В.* Система усиления стрессовых сигналов на плазматической мембране растительной клетки./Ксенобиотики и живые системы. Матер. III Международ. Науч. Конференции. 22-25 октябрь, 2008 г. Минск, с.34-36.
 27. *Медведев С.С., Штонда И.А.* О роли ионов кальция в гравитропической реакции. //Биологические науки., 1989, №6, с. 94-97.
 28. *Медведев С.С., Штонда И.А.* О роли ионов кальция в гравитропической реакции. //Биологические науки., 1989, №6, с. 94-97.

Redaksiyaya daxil olub 03.07.2020