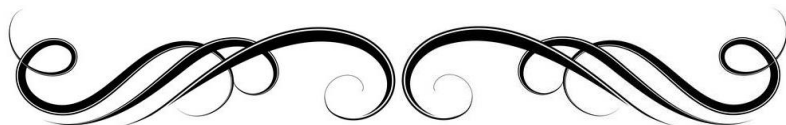


DÖRDÜNCÜ HİSSƏ

**ORQAN VƏ
TOXUMALARIN
BİOKİMYASI**



I FƏSİL

HÜCEYRƏLƏRİN FUNKSIONAL BİOKİMYASI

1.1. HÜCEYRƏ HAQQINDA ÜMUMİ MƏLUMAT

H ü c e y r ə – iki əsas hissədən, nüvə aparatından və sitoplazmadan ibarət olan, ətraf mühitlə mübadilə xassəsinə malik elementar canlı sistemdir: bütün bitki və heyvan orqanizmlərinin strukturunun, inkişafının və həyat fəaliyyətinin əsasını hüceyrələr təşkil edir.

Hüceyrələr həm sərbəst orqanizm kimi (təkhüceyrəli orqanizmlər – bakteriyalar, ibtidailər) həyat sürə bilir, həm də çoxhüceyrəli orqanizmlərin toxumalarının strukturuna daxil olaraq, onların elementar hissəciklərini təşkil edir. İkinci halda hüceyrələr bütöv orqanizmin tələbatına müvafiq şəkildə inkişaf edir və fəaliyyət göstərir. Təkamül prosesində çoxhüceyrəli orqanizmlərin yaranması hüceyrələrin diferensiasiyasına, yəni strukturuna və funksiyalarına görə bir-birindən fərqlənən, bir orqanizm daxilində müxtəlif funksiyalar yerinə yetirə bilən hüceyrə növlərinin əmələ gəlməsinə səbəb olmuşdur.

Çoxhüceyrəli orqanizmlərin müxtəlif hüceyrələrinin struktur və funksional göstəriciləri bir-birindən və bütün hüceyrələrə aid olan ümumi göstəricilərdən bu və ya digər dərəcədə fərqlənə bilər. Bu fərqlər çoxhüceyrəli orqanizmdə hüceyrələrin diferensiasiyasının xüsusiyyətlərindən asılıdır. Diferensiasiyanın istiqamətlərindən asılı olaraq, orta göstəricilərə malik hüceyrələrdən daha mürəkkəb və onlara nisbətən dəfələrlə sadə strukturlu hüceyrələr əmələ gələ bilər. Məsələn, çoxnüvəli sinsiti hüceyrələri, spesifik struktura malik olan sinir hüceyrələri adi hüceyrələrə nisbətən mürəkkəb strukturlu olduqlarına görə fərqlənir, məməli heyvanların nüvədən məhrum olan eritrositləri isə hüceyrələrin ən sadə formalarıdır.

Nüvə aparatının yerləşməsindən və inkişaf xüsusiyyətlərindən asılı olaraq, hüceyrələrin 2 qrupu ayırd edilir: 1) *prokariotlar*; 2) *eukariotlar*.

Prokariotların dəqiq konturlarla sərhədlənmiş nüvəsi olmur, yəni onların genetik materialları (DNT) bilavasitə sitoplazmada yerləşir və nüvə membranı ilə əhatə edilmir. Bunlar hüceyrələrin filogeneza baxımından daha qədim formalarıdır: «prokariot» adı da buradan götürülmüşdür (yunanca: «*pro*» – əvvəl + «*karion*» – nüvə). Eukariot hüceyrələrin («*eu*» – həqiqi + «*karion*» – nüvə) isə həqiqi nüvələri olur. Yəni onlarda genetik material ikiqat membranla (nüvə qişası) əhatələnmiş vəziyyətdə olur. Prokariot hüceyrələrə bütün bakteriyalar və sianobakteriyalar (göy-yaşıl yosunlar), eukariotlara isə bitki, göbələk və heyvan toxumalarını təşkil edən hüceyrələr aiddir.

Müxtəlif hüceyrə növləri xarici görünüşlərinə görə bir-birindən fərqləndiklərinə baxmayaraq, bir sıra oxşar əlamətlərə malik olurlar. Məsələn, bütün hüceyrələr hüceyrə membranı və ya plazmatik membran adlanan nazik pərdə ilə əhatə edilir. Bu membran hüceyrənin hüceyrədaxili möhtəviyyatını, yəni sitoplazmanı ətraf mühitdən ayırır; plazmatik membran seçici keçiricilik qabiliyyətinə malik olmaqla, qidalandırıcı maddələrin və bir sıra elektrolitlərin hüceyrənin daxilinə keçməsinə imkan verir, artıq maddələri isə hüceyrədən-xaric mühitə keçirir. Eyni zamanda hüceyrə membranları gərəksiz və zərərli

maddələrin hüceyrələrə daxil olmasına mane olur.

Membranların kimyəvi tərkibi və funksiyaları arasında əlaqə vardır. Müxtəlif hüceyrələrin membranlarının kimyəvi tərkibi də bir-birinə oxşardır. Onların hamısı ikiqat lipid təbəqəsindən və ona daxil olan çoxsaylı zülal molekullarından ibarətdir. Burada olan zülal molekullarının bir hissəsi ferment funksiyasına malikdir, bir hissəsinin funksiyası isə bu və ya digər hidrofilyl xassəli birləşmənin hüceyrə membranından keçməsinə şərait yaratmaqdan ibarətdir.

Bütün hüceyrələrin membranlarının daxilində *sitoplazma* olur. Sitoplazmada müxtəlif biokimyəvi (fermentativ) reaksiyalar baş verir, hüceyrədaxili sintez proseslərinə və mexaniki işə (yığılma və hərəkət) sərf edilən enerji əmələ gəlir. Bütün hüceyrələrin sitoplazmasında *ribosomlar* adlanan hüceyrə orqanoidləri olur; onların funksiyası zülal sintez etməkdən ibarətdir. Bundan əlavə, bütün hüceyrələrdə *nüvə* və *nüvəcik* olur; adətən eukariot hüceyrələrdə nüvə sitoplazmadan ikiqat nüvə membranı vasitəsilə ayrılır, prokariotlarda isə nüvə materialı sitoplazmada qarışıq şəkildə yerləşir. Nüvədə hüceyrənin genetik materialı olan DNT saxlanır və bu makromolekulyar birləşmə hüceyrə bölünməsi zamanı reduplikaya uğrayır.

Prokariot və eukariot hüceyrələrin bir sıra fərqli əlamətləri də vardır. Onların nüvələrinin fərqləri haqqında yuxarıda məlumat verilmişdir.

Prokariot hüceyrələrin ölçüləri eukariotlara nisbətən kiçikdir. Birinci qrupa aid olan hüceyrələrin əksəriyyətinin diametri 2 mkm-dən azdır, lakin bunlar arasında diametri 5 mkm-yə bərabər olanlara da təsadüf edilir; eukariot hüceyrələrin diametri orta hesabla 20-30 mkm (40 mkm-yə qədər) olur. Onların həcmi isə prokariotlara nisbətən 1000-10000 dəfə çox ola bilər. Bəzi eukariot hüceyrələrin ölçü və həcmi orta göstəricilərdən xeyli böyük ola bilər; bundan əlavə, qeyri-adi dərəcədə uzun hüceyrələrə də təsadüf edilir. Məsələn, yumurta hüceyrələri ən iri hüceyrələrdir (lakin onların əsas kütləsini embrionun qidalanması üçün lazım gələn maddələr təşkil edir), insanın bəzi hərəkət neyronlarının uzunluğu 1 metrə çatır.

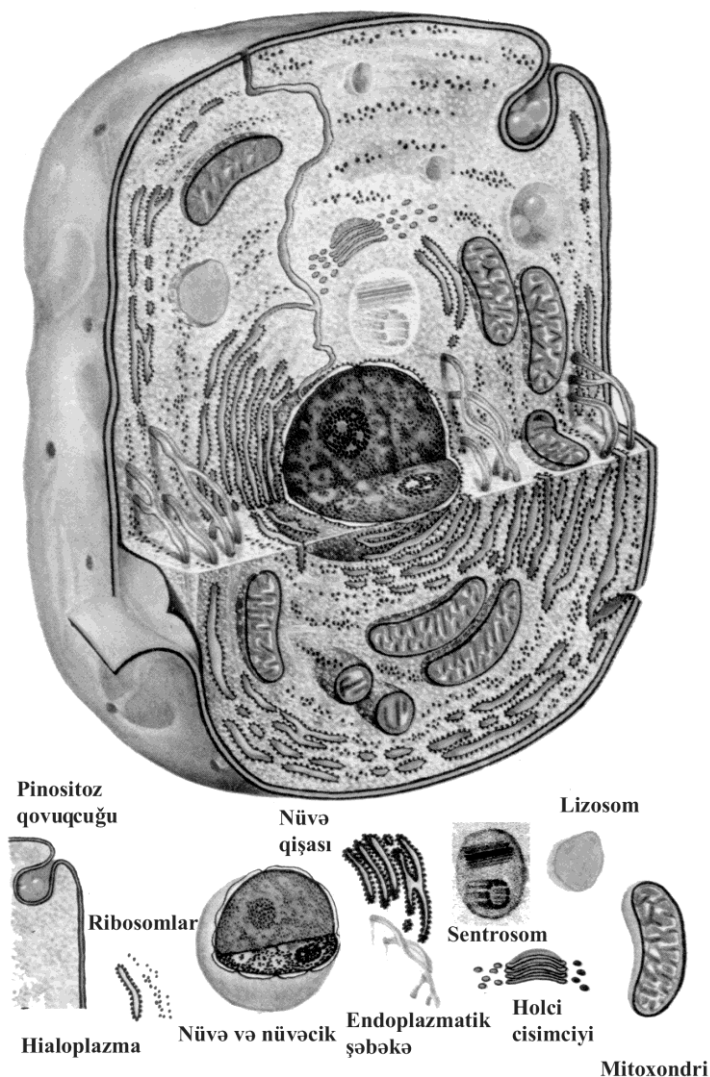
Prokariot hüceyrələrin əsas növləri olan bakteriyaların əksəriyyəti həyat fəaliyyəti üçün lazım gələn enerjini xarici mühitdən aldığı qida maddələrindən əldə edir. Doğrudur, bakteriyaların bir qismi fotosintez prosesi vasitəsilə üzvi maddə sintez edə bilər, lakin bu zaman onlar xarici mühitə oksigen vermir, sianobakteriyalar (göy-yaşıl yosunlar) isə prokariot hüceyrələrə aid olduqlarına baxmayaraq, ali bitkilərin yaşıl yarpaqlarında olan eukariot hüceyrələr kimi, fotosintez vasitəsilə üzvi maddə sintez edir və bu zaman havadan karbon qazı qəbul edərək, oksigen ifraz edirlər.

Suda yaşayan bakteriyaların əksəriyyəti fotosintez prosesi sayəsində günəş enerjisini udub, karbohidrat və başqa üzvi maddələr sintez edir. Bu bakteriyaların hüceyrə komponentini təşkil edən həmin üzvi birləşmələr suda yaşayan digər canlılar üçün əhəmiyyətli qida maddələridir. Bəzi bakteriyalar atmosfer havasından qəbul etdikləri sərbəst azotu kimyəvi birləşmələrə çevirə bilirlər. Bunun sayəsində böyük bioloji əhəmiyyəti olan azotlu maddələrin ilkin formaları əmələ gəlir. Bundan əlavə, prokariotların böyük bir qrupu tələf olmuş bitki və heyvan toxumalarının üzvi maddələrini parçalayır və parçalanma məhsullarını ətraf mühitə (atmosferə, suya və torpağa) qaytarır. Bunun sayəsində karbon, azot və oksigen canlı və cansız təbiətdə dövr edir. Beləliklə, təbiətdə olan prokariot hüceyrələrin (bakteriyaların) əksəriyyəti yer

üzündə həyatın davam etməsi üçün əvəzsiz xidmət göstərir. Lakin onlardan bir qrupu patogen xassəyə (yəni xəstəliktörətmə qabiliyyətinə) malikdir.

Prokariot hüceyrələr amitoz (qeyri-cinsi) bölünmə yolu ilə çoxalır. Eukariotlar da qeyri-cinsi yolla çoxala bilər, lakin onların qeyri-cinsi çoxalma üsulu mitoz bölünmə yolu ilə, yəni daha mürəkkəb proses vasitəsilə həyata keçir.

Eukariot və prokariot hüceyrələrin ən mühüm fərqlərindən biri də bundan ibarətdir ki, birinci qrupa aid olan hüceyrələrdə nüvədən əlavə, bir sıra bioloji membranlarla əhatələnmiş subhüceyrə strukturları (orqanoidlər) olur; ribosomlar, mitoxondrilər, lizosomlar, endoplazmatik şəbəkə, Holci aparatı və b. bunlara misal ola bilər (şəkil 1.1). Bu orqanoidlərin hər birinin özünəməxsus funksiyası vardır.



Şəkil 1.1. Eukariot hüceyrələrin ümumi strukturunun və bəzi orqanoidlərinin elektron mikroskopunda görünüşünün sxematik təsviri

Çoxhüceyrəli orqanizmlərdə toxumaların strukturunun əsasını eukariot hüceyrələr təşkil edir. Prokariotlara isə, yuxarıda göstəriləyi kimi, sərbəst surətdə həyat qabiliyyətinə malik olan hüceyrələr (təkhüceyrəli canlılar) aiddir. Lakin təkhüceyrəli orqanizmlər arasında da eukariotlara təsadüf edilir; ibtidailər, yaşıl yevgləna, maya göbələkcikləri və miksomisetlər bunlara misal ola bilər.

Eukariot orqanizmlərin müxtəlif növlərinin sayı milyonlarla hesablandığı halda, prokariotların növləri bir neçə mindən artıq deyil. Bu, eukariotların daha artıq genetik materiala (DNT-yə) malik olması ilə və cinsi yolla çoxalma xassəsinə malik olması ilə izah edilir; cinsi çoxalma zamanı hüceyrələr arasında baş verən gen mübadiləsi eukariot hüceyrələrin daha artıq dərəcədə diferensiasiya etməsinə və ixtisaslaşmasına səbəb olur. Bu isə canlılar aləminin təkamülünə və yeni canlı növlərinin yaranmasına imkan verir.

Prokariot orqanizmlər xarici mühit şəraitinin dəyişikliklərinə asanlıqla dözürlü və eukariotlara nisbətən sürətlə çoxalırlar. Bununla əlaqədar olaraq, həm növlərinin sayına, həm də ayrı-ayrı fərdlərinin həcminə görə, eukariot orqanizmlərdən təsəvvürəgəlməz dərəcədə geri qalan prokariotlar Yer üzərindəki canlıların ümumi kütləsinin böyük hissəsini təşkil edir. Bəzi məlumatlara görə Yer üzərində həyat sürən canlı materiyanın ümumi kütləsinin 75%-ə qədər bakteriyalardan (yəni prokariotlardan) ibarətdir.

1.2. HÜCEYRƏ STRUKTURUNUN ÜMUMİ XARAKTERİSTİKASI

Bütün çoxhüceyrəli canlılar kimi, insanın toxumalarına daxil olan hüceyrələr də eukariot tipli hüceyrələr qrupuna aiddir. Kitab insan biokimyasına həsr edildiyinə görə, biz burada eukariot hüceyrələrin strukturu haqqında məlumat veririk. Eukariot hüceyrələrin müxtəlif növləri ölçülərinə, formalarına və funksiyalarına görə bir-birindən o qədər fərqlənir ki, onları ümumi şəkildə təsvir etmək həddindən artıq çətinidir. Buna baxmayaraq, biz burada eukariot hüceyrələrin ən tipik formalarını təsvir etməyə çalışmışıq.

Eukariot hüceyrələrin əksəriyyətinin diametri 10-20 mkm (40 mkm-yə qədər) olur. Həcminə görə orta göstəricilərdən əsaslı surətdə fərqlənən yumurta hüceyrələrində olan qidalandırıcı maddələrin sintezində ətrafda yerləşən başqa hüceyrələr iştirak edir və onlar inkişaf etməkdə olan yumurtaya sonradan daxil olur. Hüceyrələrin əksəriyyətinin forması kürəşəkilli olmur. Məsələn, insan eritrositləri (qırmızı qan hüceyrələri) kürəşəkilli hüceyrələr hesab edilsə də, əslində disk formasında olur; onların ölçüləri $8 \cdot 8 \cdot 1-2$ mkm, həcmi isə orta hesabla 80 mkm^3 olur. Bitki hüceyrələrinin bəzi növlərinin uzunluğu bir neçə millimetrə çata bilər. Heyvan və insanların sinir hüceyrələrinin uzun çıxıntıları olur. Akson adlanan bu çıxıntıların uzunluğu insanın bəzi sinir hüceyrələrində 1 m və daha artıq ola bilər.

Eukariot hüceyrələr xaricdən plazmatik membranla əhatə edilmiş protoplazmadan ibarətdir. «Protoplazma» adı altında hüceyrə nüvəsi və sitoplazma nəzərdə tutulur. Sitoplazmada hər birinin özünəməxsus strukturu olan müxtəlif funksiyalı hüceyrə orqanoidləri yerləşir. Bunlara ribosomlar, mitoxondrilər, endoplazmatik şəbəkə, Holci aparatı, lizosomlar, mikrosomlar, peroksisomlar, mikroborucuqlar, mikrofilamentlər və b. aiddir.

Hüceyrə nüvəsi. Eukariot tipli hüceyrələrin əsas əlamətlərindən biri –

onların nüvəli hüceyrələr olmasından ibarətdir. Məməlilərin yetişmiş eritrositlərindən başqa, bütün eukariot hüceyrələrdə nüvə olur.

Nüvə xaricdən *nüvə qişası* ilə əhatələnmiş olur. Bu qişa hər birinin qalınlığı 0,007-0,008 mkm olan 2 membrandan ibarətdir. Nüvə qişasının xarici və daxili qatları arasındakı boşluq endoplazmatik şəbəkənin boşluğu ilə birləşir. Buna görə, nüvə qişasının xarici təbəqəsi endoplazmatik şəbəkənin nüvənin üzərini örtmüş hissəsi hesab edilir. Bəzi sahələrdə daxili və xarici membranlar bir-birilə birləşir və nüvə qişasında məsamələr əmələ gəlir. Bu məsamələr nüvə ilə sitoplazma arasında maddələr mübadiləsinə şərait yaradır.

Hüceyrə nüvəsinin daxilində olan nüvə şirəsi karioplazma adlanır. Hüceyrə bölünməsi zamanı karioplazmada adi mikroskop vasitəsilə də müşahidə edilə bilən xromosomlar görünür. Bölünmə olmayan dövrdə isə nüvənin bütün DNT ehtiyatı karioplazmada, demək olar ki, bərabər səviyyədə paylanır və hətta elektron mikroskopu vasitəsilə də nüvədə hər hansı bir mütəşəkkil struktur müşahidə etmək mümkün olmur. Lakin DNT turşu xassəli olduğuna görə, qələvi boyaqlarla asanlıqla rənglənir. Bioloji kimyanın inkişafına qədərki dövrdə karioplazmanın qələvi boyaqlarla rənglənən hissəsi «xromatin» adlandırılırdı. Sonralar xromatin adlanan nüvə maddəsinin nuklein turşuları yığımından ibarət olduğu aşkara çıxarıldı.

Karioplazmada olan xromatin hüceyrə bölünməsi dövründə ayrı-ayrı xromosomlara çevrilir. Canlıların müxtəlif növlərinin hüceyrələrində olan xromosomların sayı bir-birindən fərqlənir. Məsələn, insan hüceyrələrinin nüvəsində 46 xromosom olduğu halda, itin hüceyrə nüvəsində xromosomların sayı 78, qurbağanın hüceyrə nüvəsində isə 22-dir. Xromosomların tərkibində 15%-ə qədər DNT, 10%-ə qədər RNT, 75%-ə qədər zülal olur. Nüvədə olan DNT hüceyrənin bütün DNT ehtiyatının 95%-dən artığını təşkil edir. Məlum olduğu kimi, DNT genetik informasiyanın daşıyıcısıdır. DNT-nin iştirakı şəraitində nüvədə RNT sintez edilir. Burada sintez edilmiş RNT sonradan nüvədən sitoplazmaya keçir və zülal biosintezini prosesini idarə edir.

Nüvənin daxilində RNT ilə zəngin olan bir və ya bir neçə ədəd *nüvəcik* yerləşir. Hüceyrənin bütün RNT ehtiyatının 10-20%-i nüvəcikdə toplanır. Nüvəcik RNT-nin sintez edildiyi və müvəqqəti olaraq toplandığı sahədir. Burada əsasən ribosom RNT-si sintez edilir. Nüvəcik profaza (mitoz bölünmənin erkən fazası) dövründə nəzərə çarpmır, telofaza (mitoz bölünmənin sonu) dövründə isə aydın görünür. Bu, telofaza dövründə nüvəcikdə DNT və RNT-nin miqdarının artması ilə əlaqədardır.

Sitoplazma. Hüceyrələrin sitoplazması əsas sulu mühitdən və orqanoidlərdən ibarətdir. Bunlardan başqa, sitoplazmada müxtəlif əlavələr də (metabolizm prosesinin tullantıları, ehtiyat qida maddələri) olur.

Sitoplazmanın həll olan hissəsi *sitozol* adlanır. Sitozol – daxilində müxtəlif sitoplazmatik orqanoidlər (ribosomlar, mitoxondriyalar, lizosomlar və s.) yerləşən mayedir. Onun tərkibinin 90%-ə qədəri sudan ibarətdir. Lakin sitozolu sadə su məhlulu hesab etmək olmaz. Onun tərkibi olduqca mürəkkəbdir, konsistensiyası isə gel xarakterlidir. Sitozolun tərkibində həll olmuş vəziyyətdə müxtəlif kofermentlər, ferment sistemləri, başqa xassəli zülallar, irimolekullu metabolitlər, metabolizm substratları (karbohidratlar, piy turşuları, aminturşular və s.), qeyri-üzvi duzların ionları (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^{2-}) və b. olur. Lakin sitozol biomolekullar üçün sadə «saxlama kamerası»

deyil; maddələr mübadiləsinin bir sıra mühüm mərhələləri məhz sitozolda həyata keçir. Məsələn, qlikoliz prosesini təşkil edən bütün fermentativ reaksiyalar (süd turşusunun əmələ gəlməsinə qədər), piy turşularının, nukleotidlərin və bəzi amin turşularının sintezi sitozolda baş verir. Sitozolun tərkibində olan bütün maddələrin qatılığının sabitliyi onların sitoplazmatik membrandan keçməsinə təmin edən sistemlərin funksiyası vasitəsilə tənzimlənir.

Endoplazmatik şəbəkə. Elektron mikroskopu ilə aparılan tədqiqatlardan aydın olmuşdur ki, eukariot hüceyrələrin sitoplazması demək olar ki, bütünlüklə, endoplazmatik şəbəkə ilə tutulmuşdur. Endoplazmatik şəbəkə bioloji membranlardan əmələ gələn mürəkkəb borucuqlar, qovucuqlar və kisəciklər (sisternlər) sistemidir. Onun kisəciklərinin daxili boşluqları perinuklear boşluqla (nüvə qişasının xarici və daxili membranları arasındakı sahə) və Holci aparatının boşluqları ilə əlaqəli olur. Belə güman edilir ki, bu kisəciklər müxtəlif maddələrin hüceyrələrdən ətraf mühitə ifraz edilməsinə şərait yaradır, eyni zamanda ehtiyat qida maddələrinin bir hissəsi burada saxlanılır. Endoplazmatik şəbəkənin 2 tipi ayırd edilir: 1) kələ-kötür və 2) hamar endoplazmatik şəbəkələr.

Kələ-kötür endoplazmatik şəbəkə ribosomlarla zəngindir. Ribosomlarda sintez edilən zülallar endoplazmatik şəbəkənin məsamələrinə düşür, burada aqreqasiyaya uğrayır və borucuqlar vasitəsilə hüceyrənin başqa sahələrinə (və ya hüceyrədən xaric mühitə) nəql edilir. Hamar endoplazmatik şəbəkədə fosfolipidlərin və piy turşularının sintezi və katabolizmi həyata keçir. Eyni zamanda hamar endoplazmatik şəbəkənin bəzi sahələrində hidrofob xassəli maddələr oksidləşdirilərək, hidrofil xassəli maddələrə çevrilir. Bunun sayəsində kanserogen və toksik xassəli birləşmələrin hüceyrələrdən xaric edilməsinə şərait yaradılır. Qaraciyərin antitoksik fəaliyyəti hepatositlərdə hamar endoplazmatik şəbəkənin xüsusilə yaxşı inkişaf etməsi ilə izah edilir.

Endoplazmatik şəbəkənin başqa funksiyaları da vardır. Məsələn, skelet əzələlərinin hüceyrələrində endoplazmatik şəbəkə Ca^{2+} ionlarını reabsorbsiya edir. Bunun sayəsində yığılması Ca^{2+} ionları vasitəsilə stimulyasiya edilən miofibrillər boşalır.

Holci cisimcikləri. Bu ad altında nəzərdə tutulan hüceyrə orqanoidlərini ilk dəfə 1898-ci ildə italyan tədqiqatçısı Kamillo Holci təsvir etmişdir. Lakin bunların ətraflı tədqiq edilməsi yalnız elektron mikroskopunun kəşfindən sonra mümkün olmuşdur. Bütün eukariot hüceyrələrdə Holci cisimcikləri olur. Bunlar hər biri ayrılıqda təkqatlı membranla əhatə edilən yastılaşmış qovucuqların yığılmından ibarətdir. Müxtəlif hüceyrələrdə olan Holci cisimciklərinin görünüşü bir-birindən fərqlənir. Lakin çox vaxt bu orqanoidlər yastılaşmış qovucuqlar şəklində görünür; qovucuqların kənarlarından nisbətən kiçik həcmli sferik kürəciklər ayrılır (şəkil 1.2).

Holci cisimciklərinin funksiyası hüceyrədaxili mübadilə məhsullarının nəql edilməsi və kimyəvi dəyişikliklərə uğradılması ilə əlaqədardır. Bu funksiyanın sekretor hüceyrələrin fəaliyyəti üçün xüsusilə böyük əhəmiyyəti vardır. Bu orqanoidlərdə hüceyrələrdən sekresiya edilməli olan zülal molekulları lipid və karbohidrat komponentləri ilə birləşdirilir; nəticədə müvafiq lipoproteinlər və qlikoproteinlər əmələ gəlir. Burada zülalların karbohidratlarla birləşməsinin xüsusilə böyük bioloji əhəmiyyəti vardır. Qlikozidləşmə adlanan bu proses nəticəsində əmələ gələn məhsullar (qlikoproteinlər)



Şəkil 1.2. *A. Amyöb sitoplazmasında olan Holci cisimcikləri. Nisbətən irihəcmli qovuşcuqların kənarlarından qopmuş kürəciklər. B. Holci cisimciklərinin fəza strukturu*

hüceyrələrin plazmatik membranlarından keçmək imkanı əldə edir. Hüceyrədən ətraf mühitə sekresiya edilməli olan zülallar (o cümlədən fermentlər, zülal strukturlu hormonlar, prohormonlar və s.) Holci aparatından ayrılan kisəciklərin içərisinə toplanır və xaricdən bioloji membranla əhatələnir; həmin kisəciklər hüceyrənin plazmatik membranlarına doğru hərəkət edir və onlarla birləşir. Bundan sonra həmin kisəcikləri plazmatik membranla birləşdirən membran hissəciyi əriyir və nəhayət plazmatik membranın əriməsi nəticəsində kisəciyin daxilində olan maddələr hüceyrədən kənar mühitə çıxmaq imkanı əldə edir. Bu proses *ekzositoz* adlanır. Bəzən Holci aparatı zülallardan əlavə, lipidlərin də hüceyrələrdən hüceyrətrafı mühitə nəql edilməsində iştirak edir. Holci aparatının funksiyalarından biri də lizosomların əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Lizosomlar məhz Holci aparatından ayrılan kisəciklər əsasında formalaşır.

Lizosomlar. Bütün eukariot hüceyrələrdə lizosomlar olur. Lakin onlar faqositar qabiliyyətli hüceyrələrdə daha geniş yayılmışdır. Lizosomlar təkqatlı membranla əhatəli, içərisi müxtəlif hidrolitik fermentlərlə (proteazalar, nukleazalar, lipazalar, turş fosfatazalar və s.) dolu olan qovuşcuqlardır. Lizosom fermentlərinin membranla əhatəli olmasının böyük bioloji əhəmiyyəti vardır: bu fermentlər digər hüceyrə strukturları ilə təmasda olsalar, onları asanlıqla parçalaya bilərlər. Bundan əlavə, lizosomların daxili mühiti kəskin turş reaksiyalıdır; bu mühit lizosom fermentlərinin optimal təsiri üçün əlverişli olsa da, digər orqanoidlərdə və sitozolda olan fermentlərin fəallığını azalda bilər.

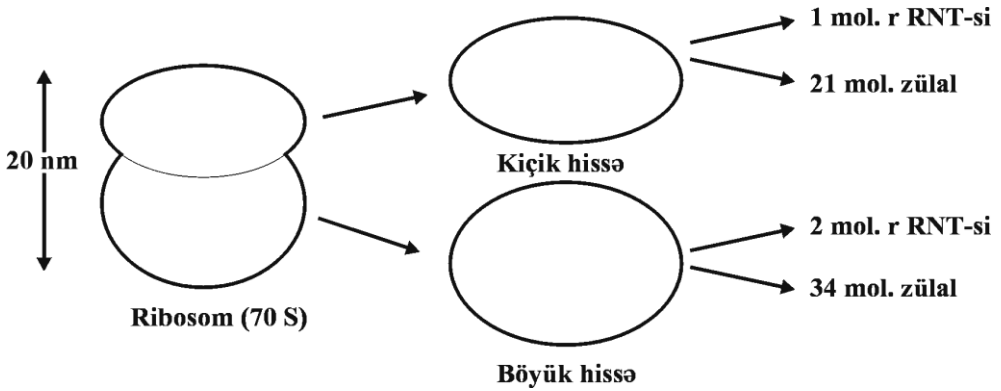
Heyvan hüceyrələrinin lizosomları diametri 0,2-0,8 mkm olan dəyirmi qovuşcuqlar şəklindədir. Onlarda olan fermentlər kələ-kötür endoplazmatik şəbəkədə sintez edilir və Holci aparatına daxil olur. Bundan sonra Holci aparatından daxilində fermentlər olan qovuşcuqlar ayrılır. Bu qovuşcuqlara *ilkin lizosomlar* deyilir. Onların funksiyası əsasən hüceyrədaxili həzmlə əlaqədardır. Faqositoz və pinositoz prosesləri zamanı hüceyrələrə daxil olan müxtəlif maddələrin ətrafında yaranan qovuşcuqlar və ya vakuollar ilkin lizosomlarla birləşir və onların möhtəviyyatları bir-birinə qarışır. Bunun *nəticəsində ikincili lizosomlar* əmələ gəlir.

Hüceyrələrin müxtəlif hissəcikləri udmaq və əritmək qabiliyyəti endositoz adlanır (yunanca: *endo* – daxili + *cytos* – hüceyrə); maye zərrəciklərinin udulmasına pinositoz (yunanca: *pino* – içmək), bərk cisimciklərin udulmasına isə faqositoz (yunanca: *phagein* – yemək, udmaq) deyilir. Faqositoz bəzi ibtidai canlılarda (məsələn, amyöblər) qidalanma üsuludur. Çoxhüceyrəli orqa-

nizmlər üçün isə faqositoz prosesinin mühafizəedici əhəmiyyəti vardır. Belə orqanizmlərdə yüksək faqositar fəallığa malik olan xüsusi hüceyrələr (leykositlər, makrofaqqlar) hüceyrə zədələnməsi məhsullarını, xarici mühitdən orqanizmə daxil olan mikrobları və irimolekullu zərərverici amilləri udub əritmək yolu ilə zərərsizləşdirirlər. Bu proses lizosomların fəaliyyəti sayəsində həyata keçirilir; lizosomların adları da buradan götürülmüşdür (*lysis* – parçalanma, ərimə + *soma* – cisim).

Hüceyrələr faqositoza uğradılmış cisimciklərin həzm məhsullarını mənimsəyirlər, lakin onların bir hissəsi həzm edilə bilmir. Daxilində həzm edilməmiş yad maddə hissəciyi olan lizosom *qalıq cisimcik* adlanır. Adətən qalıq cisimciklər hüceyrənin plazmatik membranına doğru hərəkət etdirilir və buradan xaricə çıxır (ekzositoz). Faqositoz prosesinə hüceyrənin özünə məxsus olan irimolekullu birləşmələr və orqanoidlər də uğradıla bilər; bu prosesə *autofaqiya* deyilir. Avtofaqiya hüceyrə strukturunun fizioloji yeniləşməsinin əsasını təşkil edir. Bundan əlavə, uzunmüddətli aclıq zamanı hüceyrə strukturları avtofaqiya prosesi vasitəsilə parçalanır, əmələ gələn xırdamolekullu birləşmələr yeni hüceyrə strukturlarının yaradılmasına və ya enerji mübadiləsinə sərf edilir. Bəzi lizosom fermentlərinin irsi çatışmazlıqları ağır patoloji proseslərlə müşayiət edilir. Məsələn, Tey-Saks xəstəliyinin (amavrotik idiotiya) patogenezinin əsasını lizosomal ferment olan heksozaminidaza A-nın irsi çatışmazlığı təşkil edir. Bunun nəticəsində orqanizmin müxtəlif hüceyrələrində (sinir hüceyrələri, hepatositlər, dalaq hüceyrələri, eritrositlər və s.) GM₂ tipli qanqliozidin hidroliz reaksiyası ləngiyir; bu qanqliozidin mərkəzi sinir sistemi hüceyrələrində toplanması nəticəsində uşaqların zehni inkişafı ləngiyir; xəstəlik görmə sinirinin atrofiyası və tam korluqla, hərəkət pozulmaları ilə, son mərhələlərdə isə səs qıcıqlarına qarşı verilən qıclıq reaksiyası ilə müşayiət edilir və 2-5 yaşına qədər ölümlə nəticələnir.

Ribosomlar – endoplazmatik şəbəkə ilə əlaqəli olan çox xırda hüceyrə orqanoidləridir. Onların diametri 20 nm-dən artıq olmur. Bakteriyaların hər birində 10 minə qədər ribosom olur, eukariot hüceyrələrdə isə onların sayı bir neçə dəfə çoxdur. Kələ-kötür endoplazmatik şəbəkənin görünüşü onun üzərində yerləşən çoxlu miqdarda ribosomla əlaqədardır. Ribosomların ümumi kütləsinin təxminən yarısı zülallardan, yarısı isə müxtəlif RNT növlərindən (xüsusən ribosom RNT-si) ibarətdir. Biokimyəvi tədqiqat zamanı ribosomları endoplazmatik şəbəkədən ayırmaq üçün onların kimyəvi tərkibinin fərqli olmasından istifadə edilir. Endoplazmatik şəbəkə lipoproteinlərdən ibarət olduğuna görə, dezoksixol turşusunun natrium duzu məhlulunda asanlıqla həll olur. Ribosomlar çox xırda hissəciklər olduqlarına görə, diferensial sentrifüqalaşdırma zamanı bütün başqa orqanoidlərdən sonra sedimentasiyaya uğrayır. Buna görə ribosom fraksiyasını əldə etmək üçün bioloji materialdan alınan homogenatın çöküntüstü mayesini 100000 g sürətlə 1-2 saat fırlatmaq lazım gəlir. Heyvan və bitki ribosomlarının sedimentasiya əmsalı 80 S-dir (bu, molekul kütləsi $4,5 \times 10^6$ olan irimolekullu birləşməyə müvafiq gəlir). Bakteriya ribosomlarının sedimentasiya əmsalı isə 70 S-ə bərabərdir. Hər bir ribosom 2 struktur hissəciyindən ibarət olur. Onlar zülal və ribosom RNT-si molekullarının sayına görə bir-birindən fərqlənir və bir qayda olaraq, hissəciklərdən biri digərindən böyük olur (şəkil 1.3). Bu hissəciklər Mg²⁺ ionları vasitəsilə bir-birilə rabitə yaradır; maqnezium ionları olmayan mühitdə isə asanlıqla dissosiasiyaya uğrayırlar.



Şəkil 1.3. Bakteriya ribosomunun quruluşu (sxem). Heyvan və bitki hüceyrələrinin ribosomlarında zülal molekullarının sayı şəkildə göstəriləndən artıq, onların böyük hissəciklərindəki ribosom RNT-sinin sayı isə 2 əvəzinə 3 ədəd olur.

Ribosomlar hüceyrələrin zülal sintez edilən sahələridir. Zülal sintezi zamanı ribosomlar məlumat RNT-si zənciri boyunca hərəkət edir. Məlumat RNT-si molekulu eyni vaxtda çoxlu ribosomla əlaqə yaratdıqda zülal sintezi daha yüksək sürətlə baş verir. Zülal sintezinin sürəti yüksək olan hüceyrələrdə (məsələn, hepatositlər, mədəaltı vəzi hüceyrələri və s.) ribosomların sayı xüsusilə çox olur.

Mitoxondrilər. Eukariot hüceyrələrin sitoplazmasının böyük hissəsini mitoxondrilər tutur. Onların ölçüləri, sayı və sitoplazmadakı mövqeyi hüceyrənin növündən asılı olaraq, müxtəlif həddə dəyişir. Mitoxondrilər eni 0,5-1 mkm, uzunluğu 1-3 mkm (bəzən 7 mkm-yə qədər) olan ellipsoid formalı orqanoidlərdir. Yəni onlar ölçülərinə görə bakteriya hüceyrələrindən az fərqlənir, görünüşünə görə isə lobyanı xatırladır. Mitoxondrilərin strukturunda 2 membran təbəqəsi – daxili və xarici membranlar – ayırd edilir (şəkil 1.1.). Onların xarici membranları hamar olur və molekul kütləsi çox böyük olmayan (10 minə qədər) maddələri asanlıqla keçirir. Daxili membranın keçiriciliyi isə zəifdir; bu membranda çoxlu büküşlər olur; bunlara *mitoxondrial kristlər* (daraqlar) deyilir. Mitoxondrilərin xarici və daxili membranlarının birlikdə görünüşü kiçik kisənin içərisinə geydirilmiş böyük kisə təəssüratı doğurur. Mitoxondrial kristlərin arasında qalan sahələrdə geləbənzer homogen maye olur. Bu mayeyə *matriks* deyilir. Hüceyrənin fəallığı və onda oksigenli mübadilənin intensivliyi nə qədər yüksək olarsa, mitoxondrilərin daxili qişasındakı büküşlərin (kristlərin) sayı bir o qədər artıq olur.

Mitoxondrilərin daxili membranlarının matrikslə təmasda olan hissəsində tənəffüs sistemi fermentləri (sitoxrom sistemi) və adenoindifosfatla fosfat turşusundan ATF sintez edən fermentlər yerləşir. Matriksdə isə limon turşusu dövrənin fermentləri olur. Beləliklə, mitoxondrilərdə oksidləşmə proseslərinin törətdiyi enerjinin ATF molekullarında olan makroergik rabitələrə çevrilməsi ilə müşayiət edilən biokimyəvi reaksiyalar həyata keçirilir. Buna görə, mitoxondriləri hüceyrələrin «enerji stansiyaları» adlandırırlar. Membranlar oksidləşmə substratlarının, ADF-in və müxtəlif ionların mitoxondrilərə daxil olmasını tənzim edir. Bu maddələrin əksəriyyəti mitoxondrilərin membranlarından passiv üsulla keçə bilmir. Onlar və mitoxondrilərdə sintez edilən ATF membranlardan *permeazalar* adlanan zülal (ferment) təbiətli birləşmələrin köməyi ilə keçirilir. Permeazalar membranlarda bu maddələrin keçməsi

üçün yol (kanal) funksiyası daşıyır.

Funksional və morfoloji xüsusiyyətlərinə görə, mitoxondriləri «avtonom» hüceyrədaxili sistem hesab etmək olar. Onların matriksində zülal biosintezinin idarəedici aparatı – DNT, RNT, ribosomlar – vardır. Mitoxondrilərin DNT-si daxili membranlarda olan zülalların əksəriyyətinin (nüvə DNT-sinin iştirakı ilə sintez edilən C sitoxromundan başqa) və RNT-nin sintezi üçün lazım gələn genetik məlumatın daşıyıcısıdır. Bundan əlavə, mitoxondrilər bölünmə yolu ilə çoxalma, yəni öz-özünü törətmək xassəsinə malikdir.

Peroksisomlar. Hüceyrələrin sitoplazmadan bioloji membran vasitəsilə təcrid olan orqanoidlərindən biri də peroksisomlardır. Birqatlı membrana malik olan bu orqanoid öz mənşəyini endoplazmatik şəbəkədən götürür və çox vaxt onunla əlaqəsini saxlayır. Onların diametri (0,3-1,5 mkm) mitoxondrilərin ölçülərinə nisbətən bir neçə dəfə kiçik, lizosomlardan isə bir qədər böyükdür. Daxilində hidrogen-peroksid əmələ gətirən və onu parçalayan fermentlər olduğuna görə bu orqanoidlərə *peroksisomlar* deyilir.

Peroksisomların daxilində olan ferment sistemləri d-aminturşuları, sidik turşusunu və bəzi α -hidroksiturşuları oksidləşdirir; bu reaksiyalarda molekulyar oksigendən (O_2) istifadə edilir və əlavə məhsul kimi, hidrogen-peroksid (H_2O_2) əmələ gəlir. Burada olan katalaza fermenti hidrogen-peroksidi suya və molekulyar oksigenə parçalayır. Hidrogen-peroksidi əmələ gətirən fermentlər və katalaza peroksisomların daxilində yerləşdiyinə görə, hüceyrələrin digər strukturlarının (hidrogen-peroksidin zəhərli təsiri ilə əlaqədar) zədələnməsinin qarşısı alınır. Beləliklə, peroksisomlar hüceyrələr üçün mühafizəedici funksiyası daşıyır.

Müxtəlif hüceyrələrdə olan peroksisomların ferment yığımları bir-birindən fərqlənir və hüceyrənin funksional vəziyyətindən asılı olur. Lakin bütün hallarda onun tərkibində katalaza fermenti aşkar edilir. Katalaza – ən sürətli təsir göstərən fermentdir. Orqanizmdə oksidləşmə proseslərinin əlavə məhsulu kimi əmələ gələn hidrogen-peroksid olduqca zəhərli maddə olduğuna görə, əmələ gələn kimi ləğv edilməlidir. Katalazanın yüksək sürətlə təsir göstərməsinin bioloji əhəmiyyəti hidrogen-peroksidin peroksisomlardan xaric olmasının qarşısının alınması ilə əlaqədardır. Nadir hallarda təsadüf edilən serebrohepatorenal sindrom (Selveger sindromu) adlı autosom-resessiv irsi xəstəlik beyin, böyrək və qaraciyər hüceyrələrində, həmçinin eninəzolaqlı əzələ liflərində peroksisomların olmaması ilə əlaqədardır. Bu xəstəlik uşaqların doğulandan sonrakı ilk 6 ay ərzində ölməsi ilə nəticələnir.

Mikroborucuqlar və mikrofilamentlər. Elektron mikroskopu vasitəsilə aparılan tədqiqatlardan aydın olmuşdur ki, hüceyrələrin daxilində mürəkkəb fibril şəbəkəsi vardır. Bu şəbəkəni əmələ gətirən mikroliflər strukturlarına, kimyevi tərkibinə və funksiyalarına görə bir-birindən fərqlənir. Onların ən azı 2 növü ayırd edilir: mikroborucuqlar və mikrofilamentlər (mikroskopik liflər). Bu törəmələrin funksiyaları sayəsində hüceyrələr və ya onların müxtəlif hissəcikləri hərəkət edir, eyni zamanda hüceyrənin özünəməxsus olan forması (üçölçülü strukturu) saxlanır.

Mikroborucuqlar – diametri 24 nm-ə (0,024 mkm) qədər, divarlarının qalınlığı isə orta hesabla 5 nm olan silindrşəkilli törəmələrdir; onların daxili hissəsində diametri 10-15 nm olan boşluq vardır. Bu silindrlərin divarları tubulin adlı zülaldan ibarətdir. Sinir liflərində olan mikroborucuqlar onlara xa-

rakterik sərtlik verir və formalarını saxlamağa şərait yaradır; hüceyrələrin kirpikcik və xovcuqlarında olan mikrobörcüqlər isə yığılmaqla hüceyrələrin və onların səthləri ilə təmasda olan maddələrin hərəkətinə şərait yaradır. Mitoz bölünmə zamanı mikrobörcüqlər xromosomların ayrılmasına yardım göstərən iy (mil) funksiyasını yerinə yetirir. Heyvan hüceyrələrində müşahidə edilən sentriollar mikrobörcüqlərin kələfşəkilli yığılmından ibarətdir. Silindrik törəmələr olan sentriolların uzunluğu 0,3-0,5 mkm, diametri isə 0,2 mkm-yə yaxındır. Hər bir sentriolun divarında 9 ədəd mikrobörcüq tripleti olur. Sentriollar yalnız heyvanların və aşağıtökəmüllü bitkilərin hüceyrələrində müşahidə edilir. Ali bitkilərin hüceyrələrində isə sentriol olmur. Hər bir hüceyrədə 1 cüt sentriol olur. Hüceyrə nüvəsinin bölünməsi zamanı əvvəlcə sentriolların hər birindən 2 yeni sentriol əmələ gəlir və onlar xromosomların ayrılması zamanı «ekvator xəttini» təşkil edən mikrobörcüqdan ibarət olan mil üzrə qütblərə çəkilir. Görünür sentriollar hüceyrə bölünməsi zamanı xromosomların bir-birindən ayrılmasına şərait yaradan millərin yaranmasında iştirak edir, mikrobörcüqlər digər orqanoidlərin hüceyrə daxilində hərəkətinə də şərait yaradırlar.

Mikrofilamentlər (mikroskopik liflər) diametri 4-8 nm olan lifşəkilli törəmələrdir. Onlara eukariot hüceyrələrin əksəriyyətində rast gəlinir. Mikrofilamentlərin bir-birindən diametrinə, tərkibinə və funksiyalarına görə fərqlənən 3 qrupu ayırd edilir. Ən kiçik diametrlili (5 nm-ə qədər) mikrofilamentlərin kimyəvi tərkibi *aktin* zülalına müvafiq gəlir. Bunlar bilavasitə hüceyrə membranının yaxınlığında hörümçək toruna bənzəyən şəbəkə əmələ gətirir; əzələ liflərinin yığılması, hüceyrə membranında büküş və çıxıntıların əmələ gəlməsi, həmçinin hüceyrə daxilində orqanoidlərin hərəkəti aktin tipli mikrofilamentlərin gərginləşməsi ilə əlaqədardır. Eukariot hüceyrələrdə olan mikrofilamentlərin ikinci qrupunu *miozin* lifləri təşkil edir; onlar aktin liflərinə nisbətən qalın olur. Miozin lifləri eninəzolaqlı əzələlərdə xüsusilə çox olur, lakin onlara başqa hüceyrələrdə də (çox vaxt aktin lifləri ilə birlikdə) rast gəlinir. Onların da funksiyası aktin lifləri ilə birlikdə hüceyrələrin və hüceyrədaxili strukturların hərəkəti ilə əlaqədardır. Mikrofilamentlərin 3-cü tipi (keçid formalı mikrofilamentlər) nisbətən qalın diametrlili (8-10 nm) olur. Bunlar da hüceyrənin hərəkətinə şərait yaradır və sitoskeletin formalaşmasında iştirak edirlər.

Sitoskelet adı altında hüceyrələrdə mikrobörcüq və mikrofilamentlər şəbəkəsinin əmələ gətirdiyi elastik karkas nəzərdə tutulur. Sitoskelet hüceyrələrə xarakterik xarici görkəm verir, müxtəlif orqanizmlərin və hüceyrədaxili cisimciklərin sitoplazmada müəyyən sahələrə təsbit edilməsində iştirak edir və hüceyrənin tərkib hissələrinin qarşılıqlı əlaqələrini təmin edir.

Hüceyrə homogenatının diferensial sentrifüqalaşdırılması zamanı yuxarıda adı çəkilən hüceyrə hissəciklərinin bir qrupu (endoplazmatik şəbəkənin hissəcikləri, ribosomlar, Holci cisimcikləri, mitoxondrilərin qırıntıları və s.), həmçinin bir sıra makromolekulyar birləşmələr mikrosomal fraksiyanın tərkibinə daxil olur. Bu fraksiyanı təşkil edən hissəciklərin diametri 100 nm-dən artıq olmadığına görə onlara ümumi şəkildə mikrosomlar (mikro – kiçik+soma – cisim) adı verilmişdir. Mikrosomal fraksiyaya membranla rəbitəli olan müxtəlif fermentlər (sitoxrom P₄₅₀, desaturaza-

lar, peroksidazalar və s.) toplanır. Bu fermentlər müxtəlif birləşmələrin konyuqasiya və oksidləşmə reaksiyalarını kataliz etməklə dərman maddələrinin biotransformasiyasını və toksik maddələrin zərərsizləşdirilməsini həyata keçirir. Mikrosom fraksiyasının kütləsi hüceyrələrin ümumi kütləsinin 15-90%-ə qədərdir. Hüceyrələrin təbii detoksikasiya sistemində daxil olan oksidləşdirici fermentlər əsasən bu fraksiyada toplandığına görə, həmin fermentativ sistemə mikrosomal oksidləşmə sistemi, prosesin özünə isə mikrosomal oksidləşmə adı verilmişdir.

1.3. HÜCEYRƏ MEMBRANININ QURULUŞU, KİMYƏVİ TƏRKİBİ VƏ FUNKSİYALARI

1.3.1. Membranların kimyəvi tərkibi və strukturunun ümumi xarakteristikası

Hüceyrələrin mühüm komponentlərindən biri – bioloji membranlardır. Onlar hüceyrələri və eyni bir hüceyrənin daxilində yerləşən müxtəlif şöbələri (kompartimentləri) əhatə edir, müxtəlif hüceyrə orqanoidlərinin strukturunu əmələ gətirir; hüceyrələrin daxilində olan borucuqlar, büküşlər və bütün orqanoidlər membranlarla əhatələnmiş vəziyyətdə olur. Hüceyrədaxili membran şəbəkəsi yüksəktəkamüllü hüceyrələrdə daha yaxşı inkişaf etmişdir.

Hüceyrəni xaricdən əhatə edən membrana *sitoplazmatik membran*, *hüceyrə qişası* və ya *plazmolemma* deyilir. Hüceyrə orqanoidlərinin membranlarının adları isə onların öz adlarına görə düzəldilir: nüvə membranı, mitoxondrilərin, lizosomların, Holci cisimciklərinin, endoplazmatik şəbəkənin membranları və s.

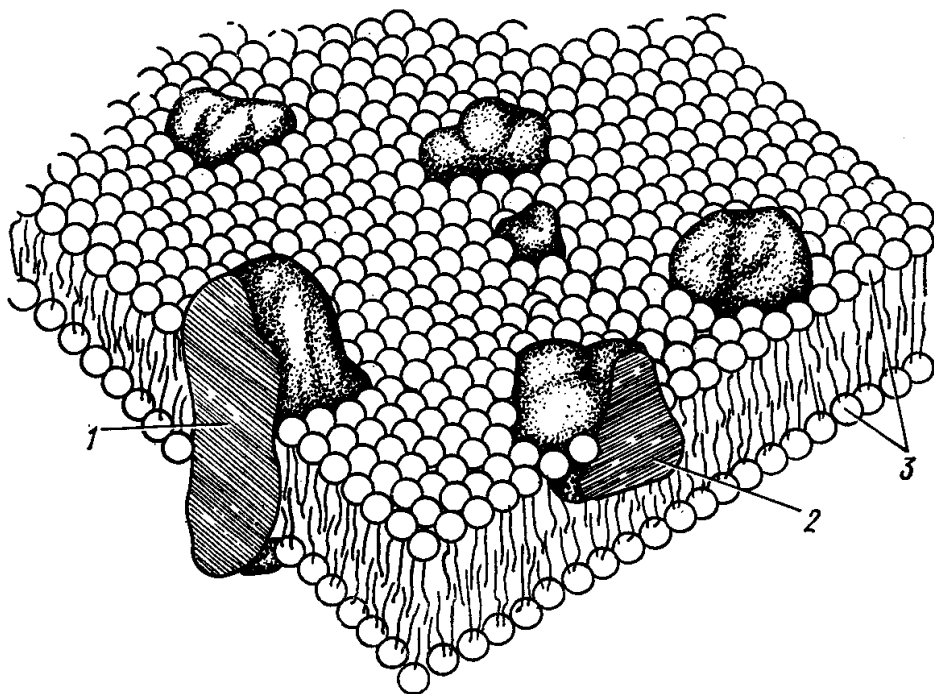
Bioloji membranların qalınlığı 10 nm-ə qədər (6-10 nm) olur. Bu, bir neçə molekul təbəqəsinin qalınlığına müvafiq gəlir. Lakin ümumi sahəsi böyük olduğuna və tərkibinə daxil olan əsas molekulyar komponentlər sıx yerləşdiyinə görə, membranların ümumi kütləsi hüceyrənin quru kütləsinin 50 %-dən artıq hissəsini təşkil edir. Membranların tərkibinə əsasən lipidlər və zülallar daxildir. Bunlarla birlikdə, membranlarda müəyyən qədər karbohidratlar, qeyri-üzvi maddələr, su və b. birləşmələr olur. Bəzi membranların tərkibində az miqdarda (0,1%-ə qədər) RNT də aşkar edilmişdir.

Bioloji xüsusiyyətlərinə görə, membranları makromolekullarla canlı hüceyrələr arasında keçid forma hesab etmək olar. Membranların bir-birindən ayrılmış zülal və lipidlərini yenidən qarışdırdıqda onlar bəzi funksiyalarını (məsələn, elektronların nəql edilməsi) bərpa edə bilirlər; bu zaman yeni əmələ gələn membranın strukturu əvvəlkinə yaxın olur, lakin zülal hissəciklərinin düzülüşü bir qədər fərqlənir. Bu təcrübə membranların cansız təbiət əşyaları ilə canlı arasında keçid formalar olduğunu təsdiq edir.

Bioloji membranın quruluşu ilə funksiyaları arasında sıx əlaqə vardır. Membranların strukturu haqqında ilk nəzəriyyə 1935-ci ildə (J.F.Danielli, H.Daunson) irəli sürülmüşdür. Bu nəzəriyyəyə görə, membranlar hər iki tərəfdən qlobulyar zülal təbəqəsi ilə əhatə edilmiş ikiqat lipid təbəqəsindən ibarətdir. XX əsrin ortalarında elektron mikroskopunun tətbiqi sayəsində membranların strukturu haqqında təsəvvürlər bir qədər inkişaf etmişdir. Elektron mik-

roskopyası vasitəsilə alınan şəkillərdə plazmatik membranlar qalınlığı 10 nm olan üçqatlı struktur törəməsi şəklində görünürdü. Bunu nəzərə alan J.D.Robertson Danielli və Dausonun nəzəriyyəsini inkişaf etdirərək, bioloji membranların strukturunun unitar sxemi haqqında nəzəriyyə irəli sürmüşdür. Bu nəzəriyyəyə görə, bütün bioloji membranların strukturu birtiplidir; onlarda olan zülallar ikiqat lipid təbəqəsinin üzərində elektrostatik qarşılıqlı təsir qüvvələri sayəsində hərəkət edə bilər, membranın xarici səthində isə qlikoprotein vardır. Sonralar bioloji membranların strukturunu izah edən unitar sxem nəzəriyyəsi müxtəlif dəyişikliklərə uğradılmışdır. Müasir təsəvvürlərə görə, zülallar lipid təbəqəsinin üzərini örtmür, lakin müxtəlif zülal hissəcikləri lipid təbəqəsinin içərisinə «sancılmış» vəziyyətdə olur və bu təbəqənin daxilində «üzür». Bioloji membranların strukturuna dair 1972-ci ildə C.Singer və H.Nikolsonun irəli sürdüğü fərziyyəyə əsaslanan maye-mozaika modelini müasir tədqiqatçıların əksəriyyəti qəbul etmişdir. Bu model üzrə, bioloji membranın əsas hissəsini ikiqat lipid təbəqəsi təşkil edir (şəkil 1.4.). Hüceyrə üçün normal olan temperatur şəraitində lipid təbəqəsi maye halda olur. Bu, lipid molekullarının tərkibində olan doymuş və doymamış piy turşularının miqdar nisbətindən asılıdır (məlumdur ki, lipidlərin tərkibində doymamış piy turşusunun miqdarı nə qədər çox olarsa, onların ərimə temperaturu bir o qədər aşağı düşür).

Prokariot orqanizmlərin əksəriyyətinin hüceyrə membranlarının lipid komponentində doymamış piy turşularının doymuş turşulara nisbəti qeyri-sabit olur. Onlarda olan piy turşularının doyma dərəcəsi orqanizmin mühit temperaturuna uyğunlaşması prosesində dəyişikliyə uğrayır.



*Şəkil 1.4. Membranın strukturunun maye-mozaika modeli
1 – integral zülal; 2 – periferik zülal; 3 – ikiqat lipid təbəqəsi*

Membranlarda olan ikiqat lipid təbəqəsində piy turşularının karbohidrogen zəncirləri bir-birinə tərəf çevrilmiş vəziyyətdə olur və membranın hidrofob hissəsini təşkil edir; fosfolipidlərin polyar qrupları (fosfat turşusu, xolin, etanolamin qalıqları və s.) membranın səthində yerləşir. Membranların inteqral zülallarının molekullarında da hidrofob və hidrofil hissəciklər olur. Onların hidrofob hissəcikləri lipidlərin hidrofob hissəcikləri ilə təmasda olur, hidrofil hissəcikləri isə membranın səthində yerləşərək, lipidlərin polyar radikalları ilə rəbitəyə girir.

Membranda olan zülalların bir hissəsi lipid təbəqəsinə daxil olur və onu dəlib keçir, bir hissəsi isə membranın yalnız xarici təbəqəsi ilə təmasda olur və onu bir qədər sıxışdırır. Birinci qrupa inteqral, ikinci qrupa isə periferik zülallar deyilir. Membran zülallarının olduqca az hissəsi (əsasən periferik zülallar) suda həll ola bilir və membrandan nisbətən asanlıqla ayrılır; inteqral zülallar isə lipidlərdən yalnız üzvi həlledicilərdən istifadə edildikdə ayrıla bilir. Beləliklə membranların ümumi kütləsinin əsas hissəsini lipidlər və zülallar təşkil edir. Lakin onların strukturlarının formalaşmasında karbohidratların da müəyyən rolu vardır.

Membranların tərkibində olan lipidlərin ümumi miqdarı onların ümumi kütləsinin 25-70%-ni təşkil edir. Bunlar arasında fosfolipidlərə, qlikolipidlərə və steridlərə təsadüf edilir. Membran fosfolipidlərinə qliserofosfolipidlər (fosfatidilxolinlər, fosfatidiletanolaminlər, fosfatidilserinlər, fosfatidilinozitol-lar, kardiolipin) və sfinqofosfolipidlər (sfinqomielinlər) aiddir. Hüceyrə membranında qlikolipidlərin növlərindən serebrozidlərə, sulfolipidlərə və qanqliozidlərə təsadüf edilir. İnsan eritrositlərinin membranlarında olan qlikolipidlər arasında qlükozilseramid, qalaktozilqlükozilseramid, diqalaktozilqlükozilseramid və onun N-qalaktozaminlə birləşməsi aşkar edilmişdir.

Membranlarda xolesterin və digər sterinlər üzvi turşularla birləşmə (sterid) şəklində olur. Heyvan hüceyrələrinin membranlarında sterinlərin növlərindən xolesterinə, ali bitkilərdə sitosterin və stiqmasterinə, göbələklərdə isə erqosterinə təsadüf edilir. Xolesterinin əsas hissəsi plazmatik membranlarda olur; mitoxondrilərin membranlarında, Holci cisimciklərində və nüvə qişasında cüzi miqdarda xolesterin efiqləri ola bilər. Xolesterinin miqdarı plazmatik membranın daxili qatında xarici qata nisbətən az olur və xolesterin molekullarının ətrafına fosfolipid molekulları düzülür. Burada xolesterin elə mövqe tutur ki, onun hidrosil qrupları su fazası ilə kontaktda ola bilsin, molekulun əsas hissəsi isə membranın daxilindəki hidrofob təbəqədə yerləşir. Sterol nüvəsi fosfolipidlərin asil qruplarına təsir göstərərək, onların maye vəziyyətində olan lipid təbəqəsinin daxilindəki hərəkətini məhdudlaşdırır. Bu, membran lipidlərinin axıcılıq qabiliyyətini azaldır və membranların parçalanmasının qarşısını alır.

Membran lipidlərinin tərkibində piy turşularının müxtəlif növlərinə təsadüf edilir. Adətən onların 2 və ya 3 növünün miqdarı üstünlük təşkil edir, digər piy turşularının qalıqlarına isə membranlarda olduqca az rast gəlinir. Ali bitkilərin hüceyrə membranlarında palmitin, olein və linol turşuları daha geniş yayılmışdır. Bitkilərdən fərqli olaraq, heyvanların membran lipidlərində molekul zəncirinə 20-dən artıq karbon atomu daxil olan piy turşularına daha çox təsadüf edilir.

Müxtəlif canlı növlərinin və hətta bir orqanizmin müxtəlif toxumalarının

membran lipidlərinin tərkibində lipidlərin əsas qruplarının miqdar nisbəti bir-birindən fərqlənir (cədvəl 1.1.). Görünür, hər hansı membran növünün tərkibində bu və ya digər lipid növünün miqdarı həmin lipidin burada yerinə yetirdiyi funksiyadan asılıdır.

Cədvəl 1.1

Bəzi bioloji membranlarda olan lipidlərin müxtəlif növlərinin miqdarı (%-lə)
(V.A.Qolencevko, 2001)

Lipidlər	İnsan eritrositinin membranı	İnsanın sinir liflərinin mielin qışası	Qaramal kardiomyositlərinin membranı
Fosfatid turşusu	1,5	0,5	0
Fosfatidilqliserin	0	0	0
Fosfatidilxolin	19,5	10,0	39,0
Fosfatidiletanolamin	18	20,0	27,0
Fosfatidilserin	8,5	0,5	0,5
Fosfatidil-inozitol-difosfat	1,0	1,0	7,0
Kardiolipin	0	0	22,3
Sfinqomielin	17,5	8,5	0
Qlikolipidlər	10,0	26,0	0
Xolesterin	25,0	26,0	3,0

Bioloji membranların quruluşunu izah edən «maye-mozaika» fərziyyəsinə görə, membranlar doymamış ikiqat rabitəyə malik olan fosfolipidlərlə xolesterin molekullarının növbələşməsindən ibarət olan təbəqələrdən ibarətdir. Burada lipidlər «maye-kristal» halında olur, yəni ümumiyyətlə maye vəziyyətində olan lipid təbəqələrinin daxilində kristalşəkilli bərk hissəciklərdən ibarət sahələr vardır. Membran fosfatidləri molekul konfigurasiyasına görə əl ağaclarına bənzəyir. Onların polyar rabitəli baş hissələri əl ağacının dəstəyini, bir-birinə tərəf istiqamətlənmiş «quyruq» hissələri isə – onun aşağı hissəsini xatırladır. Xolesterin molekullarının hidrofil radikalları fosfolipidlərlə təmasda olur, onun politsiklik steran nüvəsi isə ikiqat lipid şəbəkəsinin daxilinə nüfuz edir. Beləliklə, xolesterin membranların kristallik sahələrinin əmələ gəlməsində iştirak edir, fosfolipid zəncirlərinin qeyri-polyar hissəciklərini bir-birindən ayırmaqla, membranların həddindən artıq bərkiməsinin qarşısını alır. Eyni zamanda, fosfolipidlərin artıq miqdarda ikiqat rabitəyə malik olan sahələri də xolesterin olan mühitdə maye xassəsini itirir (yəni membranın axıcılıq qabiliyyəti azalır).

Membranlarda olan lipid molekulları daim hərəkət edir. Bu hərəkətin 2 növü vardır: 1) *sıçrayışlı hərəkət* (buna elmi ədəbiyyatda köndələn istiqamətli diffuziya və ya «flip-flop» hərəkət mexanizmi deyilir); 2) *lateral diffuziya*.

Sıçrayışlı hərəkət adı altında lipid molekullarının membranı təşkil edən təbəqələrin birindən digərinə keçməsi nəzərdə tutulur. Bu üsulla yerdəyişmə nisbətən zəif sürətlə baş verir. Çox vaxt lipid molekulları öz oxları ətrafında fırlanır və lateral diffuziyaya uğrayır. *Lateral diffuziya* bir lipid təbəqəsində bir-birinin qonşuluğunda yerləşən molekulların yerlərini dəyişməsindən ibarətdir.

Membran lipidlərinin yerdəyişmə qabiliyyətinin fizioloji əhəmiyyəti var-

dır. Bu yolla membranlar vaxtaşırı olaraq yeniləşir.

Bioloji membranların strukturu çox vaxt asimmetrik olur, yəni onların müxtəlif hissələrinin strukturu bir-birindən fərqlənir. Membranların asimmetriyinin əsas təzahürləri bunlardır: 1) plazmatik membranların daxili və xarici təbəqələrinin kimyəvi tərkibi bir-birindən fərqlənir. Məsələn, insan eritrositlərinin membranının xarici təbəqəsində fosfatidilxolin və sfinqomielin, daxili təbəqəsində isə fosfatidilserin və fosfatidiletanolamin daha çoxdur; 2) plazmatik membranların xarici təbəqəsində çoxlu miqdarda oliqosaxarid qrupları olur; bu qruplar lipidlərlə (qlikolipidlər) və zülallarla (qlikoproteinlər) birləşmə şəklində olurlar; membranların daxili təbəqəsində oliqosaxarid qrupları olmur; 3) membranlarda olan nəqledici sistemlər (nəqledici zülallar) hər hansı bir suda həll olan maddənin yalnız bir istiqamətə keçməyinə şərait yarada bilər. Məsələn, Na^+ , K^+ nasosu adlanan nəqledici sistem (fəallığı Na^+ və K^+ ionlarından asılı olan nəqledici ATF-aza) ATF-in parçalanmasından aldığı enerjinin hesabına natrium ionlarını hüceyrədaxili mühitdən kənara çıxarır, kalium ionlarının isə sitoplazmaya keçməyinə şərait yaradır.

Bioloji membranların ikinci əsas komponenti – *zülallardır*. Burada membranın ümumi kütləsinin 20-80%-i qədər zülal ola bilər. Membran zülalları lipidlərlə müxtəlif rabitə növləri vasitəsilə birləşir. Onlar arasında elektrostatik cazibə qüvvələri (fosfolipid molekullarının polyar hissəsi vasitəsilə) və hidrofob rabitələr ola bilər. Yuxarıda göstəriləyi kimi, zülallar ya membranın xarici təbəqəsi ilə birləşir, ya da onun bütün qalınlığını dəlib keçir (transmembranal və ya inteqral zülallar). Membranların xarici təbəqəsində yerləşən zülallar fosfolipidlərin polyar xassəli radikalları ilə ya elektrostatik cazibə qüvvələri, ya da su molekulları vasitəsilə birləşir. İnteqral zülallar xarici təbəqənin zülallarından amfipatik xassələrinə görə fərqlənir; onların lipid təbəqəsinin daxilində yerləşən hissələri membran fosfolipidləri ilə hidrofob rabitələr əmələ gətirir, xaricdə olan hissələri isə hidratlaşır. Membranın daxilində olan zülallara «struktur zülalları» adı verilmişdir, çünki onlar lipid təbəqəsi ilə birlikdə membranların skeletini təşkil edirlər; onların molekul zəncirlərində çoxlu miqdarda qeyri-polyar (neytral) aminturşu qalıqları olur. Membranlarda orta hesabla hər 300 lipid molekulu arasında 1 molekul zülal olur.

Membran zülalları struktur-funksional əlamətlərinə görə aşağıdakı qruplara bölünür:

1. *Antigen xassəli zülallar*: hüceyrə səthinin spesifikliyi bu zülallarla əlaqədardır. Onlar parenteral yolla orqanizmə daxil edildikdə immun sistemə təsir göstərərək, spesifik antitellərin yaranmasını stimulyasiya edir və həmin antitellərlə qarşılıqlı reaksiyalara girə bilirlər. Bu reaksiyalar immunitet və ya allergiya şəklində təzahür edə bilər. Antigen xassəli zülallar çox vaxt ya qliko-protein, ya da qlikoproteolipid strukturuna malik olur.

2. *Struktur zülalları*: bu zülallar ikiqat lipid təbəqəsi ilə birlikdə, membranların strukturunun formalaşmasında iştirak edirlər. Onlar membranı sitoplazma tərəfdən əhatə edir, lakin membranın içərisinə daxil olurlar. Buna görə struktur zülalları həqiqi membran zülalı hesab edilmir.

3. *Reseptor xassəli zülallar*: plazmatik membranların xarici səthində yerləşirlər; hüceyrədaxili tənzimicilərin (hormonlar, mediatorlar və s.) hüceyrədaxili mühitdə baş verən biokimyəvi dəyişikliklərə təsirinin mexanizmində iştirak edirlər.

4. *Ferment xassəli zülallar*: plazmatik membranların və müxtəlif orqanoidlərin membranlarının bəzi inteqral və periferik zülalları bu qrupa aiddir. Bunlar maddələr mübadiləsinin bəzi mühüm mərhələlərini kataliz edirlər.

5. *Nəqliyyat zülalları*: bu zülallar maddələrin membranlardan keçirilməsində iştirak edirlər. Onların bəziləri ferment xassəsinə malikdir.

Bioloji membranların ümumi kütləsinin 5-10%-ə qədərini karbohidratlar təşkil edir. Membran karbohidratları sərbəst olmur, onlara yalnız zülallarla və lipidlərlə kompleks birləşmələr (qlikoproteinlər, proteoqlikanlar, qlikolipidlər) şəklində rast gəlinir. Membran qlikoproteinlərinin tərkibində molekul zəncirinə 18-ə qədər monosaxarid qalıqı daxil olan polisaxaridlər aşkar edilmişdir. Onların tərkibində qlükoza, qalaktoza, fukoza, mannoza və neyramin turşusu qalıqları olur. Bəzi membran qlikoproteinlərinin tərkibində sulfat turşusu qalıqlarına da rast gəlinir. Eukariot hüceyrələrin membranlarında qlikolipidlərdən – serebrozid və qanqliozidlər (qlikosfinqolipidlər) daha geniş yayılmışdır, bakteriya membranlarında isə qlikozildiasilqliserinlər daha çox olur.

İnsan eritrositlərinin membranları digər toxumalarda olan bioloji membranlara nisbətən ətraflı tədqiq edilmişdir. Çünki eritrosit membranlarını təmiz halda əldə etmək nisbətən asandır; bu, eritrositlərdə hüceyrədaxili membranların olmaması ilə əlaqədardır. Eritrosit membranlarının tərkibində 50%-ə qədər zəhlal, 40%-ə qədər lipid və 10%-ə qədər karbohidrat olur; karbohidratların 93%-ə qədəri zülallarla, qalan hissəsi isə lipidlərlə kompleks birləşmə vəziyyətindədir.

İnsan eritrositlərinin membranında müxtəlif zülal növləri aşkar edilmişdir. Onların 5 növünün miqdarı nisbətən artıqdır. Eyni zamanda burada çoxlu sayda «minor» zülallar vardır. Zülalların əksəriyyəti qlikoprotein strukturdur. Bunlardan ən ətraflı tədqiq ediləni transmembranal (inteqral) qlikoprotein olan *qlikoforindir*.

Qlikoforinin molekul zəncirinə 131 aminturşu qalıqı və müxtəlif karbohidrat qalıqları daxildir. Onun molekul kütləsinin (30000) 60%-ə qədərini karbohidrat komponenti təşkil edir; polipeptid zəncirinin hər iki uc hissəsi hidrofily xassəlidir; molekulun bir ucu mürəkkəb polisaxaridlə birləşir (bu polisaxaridin tərkibinə 15 ədəd hərəsi 10 monosaxarid qalıqından ibarət olan oliqosaxarid daxildir). Qlikoforinin polipeptid zəncirinin ikinci ucunda qlütamin və asparagin turşularının miqdarı nisbətən çox olur və bu hissə mənfi yük daşıyır. Qlikoforinin şəkərlə zəngin olan tərəfi eritrosit membranının xarici səthində yerləşərək, ondan bir qədər xaricə çıxır, molekul zəncirinin mənfi yüklənmiş aminturşu qalıqlarından ibarət olan tərəfi membranın daxili təbəqəsini keçib, sitozola daxil olur; membranın təbəqələri arasında isə polipeptid zəncirinin hidrofob xassəli orta hissəsi qalır. Qlikoforinin karbohidrat komponentinə malik olan hissəsində qan qruplarını müəyyən edən antigen determinantı olur. Eritrosit membranının mühüm zülallarından biri «3-cü zolaq zülalı» adlanır (bu ad zülalın poliakrilamid gəlində aparılan elektroforez zamanı tutduğu mövqeyə əsaslanmışdır). Onun molekul zəncirinə 900 aminturşu qalıqı daxildir. Belə güman edilir ki, «3-cü zolaq zülalı» hidrokarbonat (HCO_3^-) və xlor (Cl^-) ionlarının membrandan diffuziyasını asanlaşdırır. Bu zülal membranın sitozol səthində yerləşən periferik zülalla – *ankirinlə* rəbitəli olur. Ankirin isə *spektrin* adlanan zülalla birləşir. Spektrin və ankirin eritrositlərin sitoskeletoninin tərkibinə daxildir.

Başqa hüceyrələrin membranları eritrositar membranlara nisbətən mürəkkəbdir. Birləşdirici toxuma hüceyrələrinin əksəriyyətinin xarici səthində fibronektin adlı qlikoprotein olur. Fibronektin (latınca: *fibra* – lif + *necter* – bağlamaq, birləşdirmək) yüksək adhezivlik xassəsinə malik olan zülaldır. Belə güman edilir ki, bu zülal eynitipli hüceyrələrin bir-birinə yapışmasını təmin edir.

1.3.2. Bioloji membranların funksiyaları

Hüceyrələrin tamlığının mühafizə edilməsində, həyat qabiliyyətinin saxlanması və onlarda baş verən biokimyəvi proseslərin tənzimində bioloji membranların çoxsaylı funksiyalarının mühüm rolu vardır. Bunlara baryer, təcridedic, integrativ, nəqledici, enerjiharadıcı, elektrik, reseptor, antigen və başqa funksiyalar aiddir.

Membranlar elastik, asanlıqla dəyişikliyə uğrayan və daim yeniləşən struktur törəmələri olmaqla bərabər, deformasiyaedici mexaniki təsirlərə qarşı davamlı olur, hüceyrələr və hüceyrə orqanoidləri üçün mexaniki baryer funksiyasını yerinə yetirirlər. Onların səthi xaricdən mexaniki, osmotik və hidrostatik təsirlərə, daxili tərəfdən isə osmotik və hidrostatik təsirlərə məruz qalır. Bitki hüceyrələrinin sitoplazmatik membranlarına düşən mexaniki təzyiç əsasən sellüloza, hemisellüloza və pektin maddələrindən ibarət olan və membranı xaricdən əhatə edən hüceyrə qişası vasitəsilə dəf edilir. Bakteriyalarda isə bu funksiyaları m u r e i n adlanan heteropolisaxarid yerinə yetirir. Heyvan hüceyrələrinin daxili mühitindəki osmos təzyiçini aktiv nəqledici sistemlərin funksiyası sayəsində tənzim edildiyinə görə, bu hüceyrələrin sərt xarici qişaya ehtiyacı yoxdur. Lakin qlikoproteinlərdən, qlikolipidlərdən, turş mukopolisaxaridlərdən və plazmatik membranların daxili səthi ilə təmasda olan zülallardan ibarət 5-10 nm qalınlıqlı membrandaxili təbəqə bir sıra hüceyrələrə xarakterik sərtlik verir. Sərt xarici qişaya malik olmayan hüceyrələrdə plazmatik membranın forması ətraf mühit şəraitindən müəyyən dərəcədə asılı olur; mikromühit şəraitindən asılı olaraq, onların səthində müxtəlif çıxıntılar və qabarıq sahələr əmələ gələ bilər.

Hüceyrə membranlarının müxtəlif növləri bir-birindən funksional spəşifliyinə görə fərqlənir. Hər bir hüceyrə orqanoidinin funksional xüsusiyyətləri müəyyən dərəcədə onun membranları ilə rabitəli olan fermentlərin spəşifliyindən və bu membranların kimyəvi xassələrindən asılıdır.

Bioloji membranların *təcridedic* və *integrativ* funksiyaları baryer funksiyası ilə sıx əlaqədardır. Təcridedic funksiyaya plazmatik membranların müxtəlif hüceyrələri bir-birindən, hüceyrədaxili mühiti isə ətraf mühitdən ayırması, həmçinin hüceyrədaxili membranların orqanoidləri bir-birindən təcrid etməsi aiddir. Hüceyrədaxili membranların orqanoidləri bir-birindən ayırmasının xüsusilə böyük əhəmiyyəti vardır. Bunun sayəsində bir maye mühitində həyata keçməsi mümkün olmayan biokimyəvi reaksiyaların eyni vaxtda baş verməsi üçün şərait yaranır. Çünki, membranların təcridedic funksiyası nəticəsində hüceyrədaxili mühit müxtəlif hissəciklərə (kompartmentlərə) bölünür, bu kompartmentlərin hər biri konkret ferment yığımlarına malik olur. Eyni zamanda hüceyrədaxili membranlar hüceyrələrin müxtəlif kompartmentləri

arasında əlaqə yaratmaqla, biokimyəvi reaksiyaların müəyyən ardıcılıqla həyata keçməsinə təmin edir; buna membranların *integrativ funksiyası* deyilir.

Hüceyrə membranlarının ən mühüm funksiyalarından biri maddələrin hüceyrədaxili mühitə və hüceyrələrdən xaricə nəql edilməsi (keçirilməsi) və bu prosesin tənzimləyici mexanizmləri ilə əlaqədardır. Məhz bu funksiya sayəsində hüceyrədaxili homeostaz tənzim edilir, metabolizm proseslərinin gedişi tənzimlənir, enerji ehtiyatı toplanır və hüceyrədaxili mühitdə yaranan enerjidən müxtəlif funksiyaların yerinə yetirilməsində istifadə edilir, hüceyrədaxili və hüceyrəarası sahələrdə osmos təzyiqi sabit səviyyədə saxlanılır, sinir hüceyrələrində oyanma və impulsların nəql edilməsi kimi proseslər baş verir.

Hüceyrə membranlarından su və suda həll olan müxtəlif maddələr keçə bilər. Su və neytral reaksiyalı kiçik molekullar membranlardan *diffuziya* üsulu ilə keçir. Maddələrin diffuziyasının sürəti onların membranda həllolma qabiliyyətindən, diffuziya əmsalından, həmçinin onların hüceyrə daxilində və hüceyrədən xaricdə olan qatılıqlarının fərqiindən asılıdır. Membrandaxili və membrandankənar mühitlərdə hər hansı bir maddənin qatılığı fərqli olduqda molekulların nizamsız hərəkəti qatılığı yüksək olan mühitdən aşağı qatılıqlı mühitə doğru istiqamətlənmiş hərəkətlə əvəzlənir. Beləliklə, maddələrin mühitdəki qatılığının fərqli olmasına əsaslanan hərəkəti adi diffuziya yolu ilə həyata keçir və buna enerji sərf edilmir. Maddələrin hüceyrə membranından enerji sərf edilmədən diffuziya üsulu ilə keçməsi *passiv nəql edilmə* adlanır.

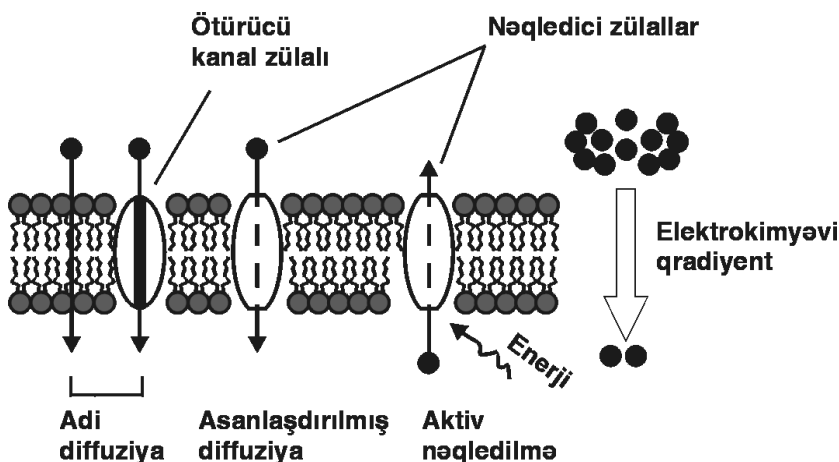
Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, bioloji membranların əsasını lipidlər təşkil edir. Buna görə, lipidlərdə həll olan maddələrin bioloji membranlardan keçməsinə diffuziya prosesinin ümumi qanunauyğunluqları ilə izah etmək mümkündür. Suyun və suda həll olan maddələrin diffuziyası isə bu qanunauyğunluqlardan kənara çıxır. Bəzi müəlliflərin fikrinə görə, suyun bioloji membranlardan keçmə sürəti adi diffuziya qanunlarının imkan verə biləcəyi sürətdən 50 dəfə artıqdır. Su molekulları bioloji mayelərdə olan digər birləşmələrlə hidrogen rabitələri əmələ gətirdiyinə görə, lipid tərkibli membrandan olduqca aşağı sürətlə keçə bilərdi. İonlara dissosiasiya edən maddələrin isə membranlardan diffuziya yolu ilə keçməsi daha böyük çətinliklərlə bağlıdır. Buna görə belə mülahizələr yaranmışdır ki, membranlarda lipidlərin hidrofob xassəli karbohidrat zəncirlərinin arasında suyun və onda həll olan maddələrin nəql edilməsinə imkan verən məsamələr olur; bu məsamələr müvəqqəti olaraq açılıb, müvafiq maddələri buraxır. Lazım gəldikdə isə yenidən qapanır. Nəzəri mülahizələrə görə, membranlarda olan müvəqqəti məsamələrdən yalnız çox kiçik molekullar keçə bilərdi. Buna görə, irimolekullu hidrofil maddələrin membranlardan keçməsinə müvəqqəti məsamələr haqqında irəli sürülən fərziyyə ilə izah etmək olmur və güman edilir ki, membranlarda kifayət qədər daimi məsamələr vardır. Hüceyrə membranlarının daxilindən keçən xüsusi zülallar buradan molekullar kütləsi 900-ə qədər olan və suda həll olan birləşmələrin keçməsinə imkan verən məsamələr (kanallar) yaradır, daha böyük molekullar isə bu məsamələrdən keçə bilmir.

Qeyri-polyar xassəli maddələrin diffuziya yolu ilə nəql edilməsinin əsas hərəkətverici qüvvəsi qatılıq qradientidir (qatılıqlar fərqi). Məhlulda olan yüklü hissəciklərin nəql edilməsinə isə həm qatılıq qradienti, həm də elektrik yükü qradienti təsir göstərir. Bu qradientlərin cəmi *elektrokimyəvi potensial* adlanır. İonların passiv hərəkəti elektrokimyəvi potensialdan asılıdır.

Diffuziya prosesi maddələrin transmembranal nəqlədməsinin ən əsas və enerji sərf edilmədiyinə görə, ən əhəmiyyətli üsulu olsa da, yeganə növü deyil. Maddələrin membranlardan keçməsinin mexanizminə görə, transmembranal nəqlədmənin daha iki üsulu – *aktiv* (enerji sərfi ilə keçən) *nəqlədmə* və *vezikulyar nəqlədmə* (sitoz) adlanan üsulları da ayırd edilir. Enerji sərfi tələb etməyən diffuziya prosesi isə *passiv nəqlədmə* adlanır (şəkil 1.5).

Diffuziya (passiv nəqlədmə) prosesinin də 2 növü ayırd edilir: 1) *adi diffuziya*; 2) *asanlaşdırılmış diffuziya*.

Adi diffuziyanın əsas hərəkətverici qüvvəsi hüceyrədaxili və hüceyrədən-xaric mayelərin qatılıq qradientindən ibarətdir. Bu üsulla membranlardan xırdamolekullu maddələr (su, oksigen, karbon qazı və s.), bəzi ionlar və qlükoza (yalnız qatılıq qradienti çox yüksək olduqda) keçə bilər.



Şəkil 1.5. Transmembranal nəqlədmənin mexanizmlərini izah edən sxem (B.Alberts et al., 1983. *Molecular biology of cell.* – Garland. 1983).

Passiv nəqlədmə elektrokimyəvi qradient üzrə qatılıqlar fərqi tarazlaşdırılması istiqamətində gedir. Aktiv nəqlədmə zamanı isə maddələr elektrokimyəvi qradientin əksinə hərəkət edir və buna enerji sərf edilir.

Adi diffuziya zamanı maddələr lipid tərkibli membranların müəyyən hissələrində zülal molekullarının yaratdığı kanalcıqlardan keçir. Bu kanalcıqların keçiricilik qabiliyyəti buradan keçməli olan ionların ölçülərindən, elektrik yükündən və hidratlaşma dərəcəsindən asılıdır. Kationları keçirən kanalcıqların diametri təxminən 5-8 nm olur və onların daxilində mənfi yüklü hissəciklər toplanır. Bu kanalcıqlar «qapı sisteminə» malik olub, yalnız müəyyən şəraitdə açılaraq, müvafiq maddələrin membrandan keçməyinə şərait yaradır. Məsələn, bunların bəzilərinin fəaliyyəti spesifik liqandlardan asılı olur, yəni spesifik molekullar burada yerləşən reseptor sistemlə birləşib, kanalın mənfəzinin açılmasına şərait yaradır; elektrik potensiallarından asılı olan «qapı sistemləri» isə membran potensiallarının dəyişməsindən asılı olaraq, açılır və ya bağlanır.

Bioloji membranları sərbəst halda keçə bilməyən maddələr bu proses zamanı xüsusi ötürücü zülallardan istifadə edir və yalnız onlarla birləşmə əmələ gətirdikdən sonra membran baryerini keçə bilərlər. Bu proses ya asanlaşdırılmış diffuziya yolu ilə, ya da aktiv nəqlədmə yolu ilə həyata keçir. Adı çəkilən proseslərin bir-birinə oxşarlığı bundan ibarətdir ki, hər iki halda nəqlədmə spesifik ötürücü zülalların köməyi ilə başa çatır və bu proseslərdən şə-

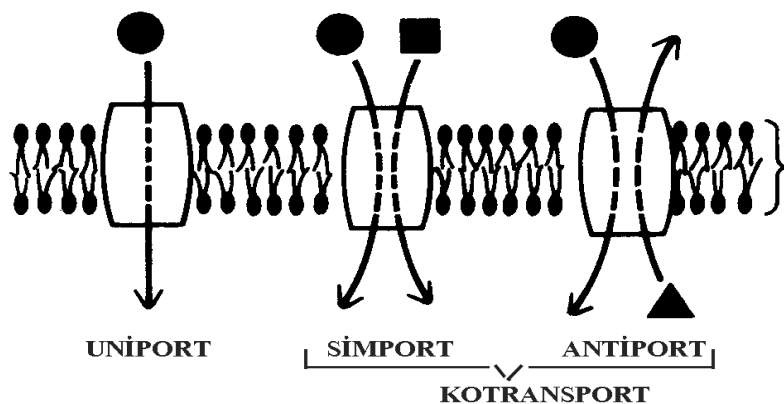
kərlərin, ionların və aminturşuların membranlardan nəql edilməsi üçün istifadə edilir.

Diffuziya ilə aktiv nəqləlmə prosesinin əsas fərqləri isə bunlardır: 1) asanlaşdırılmış diffuziya qatılıq qradiyenti üzrə həyata keçirilir və bu prosesə enerji sərf edilmir, aktiv nəqləlmə zamanı isə maddələr elektrik və ya kimyəvi qradiyentin əksinə hərəkət edir və bu proses bir qayda olaraq, enerji sərf edilməsi sayəsində başa çatır; 2) asanlaşdırılmış diffuziya yolu ilə hər hansı bir maddə həm hüceyrə daxilinə, həm də hüceyrələrdən ətraf mühitə keçə bilər, aktiv nəqləlmə isə biristiqamətli prosesdir.

Asanlaşdırılmış diffuziya üsulu ilə nəqləlmənin sürəti sadə diffuziya üsuluna nisbətən məhduddur, çünki bu prosesin sürəti təkcə membranlardan keçən maddələrin daxili və xarici mühitlərdəki qatılığından deyil, həm də daşıyıcı maddə molekullarının miqdarından asılıdır. Bu üsulla bioloji membranlardan üzvi turşular, monosaxaridlər, yağlarda həll olan vitaminlər, steroid hormonları, aminturşular və bəzi ionlar keçə bilər. Hormonlar ötürücü zülalların miqdarını dəyişməklə, müxtəlif maddələrin asanlaşdırılmış diffuziyasına təsir göstərilir. Məsələn, insulin qlükozanın piy hüceyrələrinə və əzələ liflərinə daxil olmasını bu yolla artırır. Bu mexanizmin aminturşuların nəqləlməsində də rolu vardır: insulin və qlükokortikoidlər aminturşuların qaraciyər hüceyrələrinə, somatotrop hormon bütün toxumalarda olan hüceyrələrə, estrogenlər isə uşaqlığın hüceyrələrinə daxil olmağını sür'ətləndirir.

Maddələr hüceyrə membranından ya təklikdə, ya da digər maddə molekullarının iştirakı ilə (birlikdə) keçə bilər. Hər hansı bir maddə molekullarının və ya metal ionlarının membrandan keçməsi mühitdə digər maddə molekullarının olmasından asılı deyilsə, belə nəql olunma prosesi *uniport* adlanır. Bir maddə molekullarının nəql edilməsinin digər maddə molekullarının membrandan (eyni istiqamətdə və ya əksinə) keçməsi ilə müşayiət edilməsinə *kotransport* deyilir (şəkil 1.6.). Kotransportun da 2 tipi ayırd edilir: bir maddə molekullarının və ya ionların membrandan digər maddə ilə eyni vaxtda və eyni istiqamətdə nəql edilməsi *simport*, əks-istiqamətdə keçməsi isə *antiport* adlanır. Kotransport prosesi yalnız keçirici sistemdə nəql edilən maddələrin hər ikisinin olduğu şəraitdə mümkündür.

Aktiv nəqləlmə prosesi zamanı maddələr qatılıq qradiyentinin əksinə hərəkət edir və bu proses üçün enerji sərf edilir. Bu zaman enerji mənbəyi kimi ATF molekulları



Şəkil 1.6. Nəqləlmə sistemlərinin müxtəlif tipləri (sxem) (V. Alberts et al.: *Molecular biology of the cell*. – Garland, 1983).

larının makroergik rabitələrindən, elektronların nəql edilməsindən alınan enerjiden və bəzən işıq enerjisindən (bitki hüceyrələrində) istifadə edilə bilər. Aktiv nəqlənmə fermentativ prosesdir. Bu prosesdə ATF-in kimyəvi enerjisi və ya bəzi ionların (məsələn, H^+ ionları) elektrokimyəvi potensiallarını müəyyən bir maddənin membrandan keçməsinə sərf edə bilən fermentlər iştirak edir. Məsələn, aktiv nəql olunma sayəsində hüceyrələrdə Na^+ ionlarının aşağı, K^+ ionlarının yuxarı səviyyəsi və onlarla birlikdə mənfi elektrokimyəvi potensial saxlanır. Bioloji sistemlərdə elektrokimyəvi qradientin mühafizəsinin böyük əhəmiyyəti vardır. Buna görə, hüceyrələr mübadilə prosesindən alınan enerjinin 30-40%-ə qədərini məhz elektrokimyəvi qradientin mühafizəsinə sərf edir. Hüceyrələrin enerji ilə təchiz edilməsini pozan amillər (oksigen açlığı, bioloji oksidləşmə prosesinin inhibitorları ilə zəhərlənmələr və s.) aktiv nəqlənmə prosesinin pozulması ilə nəticələnir. Enerji mənbəyindən istifadə edilmə üsulundan (birbaşa və ya dolay yolla) asılı olaraq, aktiv nəqlənmənin *birincili* və *ikincili* növləri ayırd edilir.

Birincili (ilkin) aktiv nəqlənmə zamanı mayədə həll olmuş maddənin membrandan keçməsi üçün bilavasitə ATF-in parçalanmasından yaranan enerji sərf edilir. *İkincili aktiv nəqlənmənin* hərəkətverici qüvvəsi isə ilkin aktiv nəqlənmə sisteminin fəaliyyəti nəticəsində membranda yaranan ion (H^+ , K^+ , Na^+) qradientidir. Başqa maddələrin membrandan keçirilməsini idarə edən daşıyıcı zülallar bu qradientdən enerji mənbəyi kimi istifadə edir. Əgər həmin potensialların yaranması üçün ilk növbədə ATF molekullarının enerjisindən istifadə edildiyini nəzərə alsaq, onda bu prosesə nə üçün «ikincili nəqlənmə» adı verildiyi aydın olar.

Hüceyrə membranlarından Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} ionlarının, mitoxondrilərin membranlarından H^+ ionlarının keçməsi birincili aktiv nəqlənmə prosesinə misal ola bilər. Membranların inteqral zülallarının bir hissəsini təşkil edən spesifik adozintrifosfataza (ATF-aza) fermentləri bu ionlar üçün xüsusi nəqlədi-ci sistem funksiyası daşıyır. Buna görə, həmin fermentlərə «ion nasosları» adı verilmişdir. Məsələn, hüceyrədaxili mühitdə kaliumun yüksək, natriumun isə aşağı qatılıq səviyyəsində olmasını spesifik «natrium-kalium nasosu» (fəallığı Na^+ və K^+ ionlarından asılı olan ATF-aza) təmin edir. Bu fermentin hüceyrə membranının daxili səthində (sitoplazma tərəfdə) ATF və Na^+ ionlarının birləşməsi üçün uyğun gələn katalitik mərkəzi vardır; fermentin hüceyrənin xarici səthində qalan hissəsində isə K^+ ionlarını özünə birləşdirən sahə yerləşir. Onun hüceyrədaxili mühitdəki aktiv mərkəzinə 3 ədəd Na^+ ionu, hüceyrədən xaric mühitdəki mərkəzinə isə 2 ədəd K^+ ionu birləşə bilər. Eyni zamanda hüceyrədaxili mühitdən ferment molekuluna ATF molekulu birləşir və bu proses Mg^{2+} ionlarının iştirakı şəraitində həyata keçir. Na^+ ionlarının birləşməsi ATF molekulunun hidroliz reaksiyasına təkan verir, nəticədə ATF-ferment kompleksindən ADF ayrılır və fermentin fosforlaşmış forması əmələ gəlir. Fosforlaşma nəticəsində fermentin molekulu yeni konformasiya əldə edir və bunun nəticəsində onun Na^+ ionları ilə birləşən sahəsi (və ya sahələri) hüceyrədən xaric mühitə tərəf çevrilmiş vəziyyət alır; burada isə Na^+ ionları K^+ ionları ilə əvəz olunur; bu, fermentin fosforlu formasının kaliumla birləşməyə daha artıq meyilli olması ilə əlaqədardır. Bundan sonra fermentin fosforil qrupu hidroliz reaksiyasına uğrayır, fosfat turşusu qalığı zülal molekulundan ayrılır; nəticədə ferment əvvəlki konformasiya vəziyyətinə qayıdır və hüceyrədaxili mühitə gətirilən kalium ferment molekulundan azad olur. Fosforsuzlaşmış ferment isə yeni ATF molekulu ilə və Na^+ və K^+ ionları ilə birləşib, təsvir edilən prosesi dəfələrlə təkrarlamaq bilər. Beləliklə, natrium-kalium nasosunun fəaliyyəti

yəti sayəsində hüceyrədaxili mühitdən 3 ədəd natrium ionunun çıxarılması bu-
raya 2 ədəd kalium ionunun daxil olması ilə nəticələnir. İzah edilənlərdən ay-
dın olur ki, natrium və kalium ionlarının hüceyrə membranlarından keçməsi –
antiport üsulu ilə həyata keçirilən aktiv nəqlənmə prosesidir.

İndiyə qədər fəallığı Na^+ və K^+ ionlarından asılı olan ATF-azadan başqa,
 Ca^{2+} -ATF-aza, H^+ -ATF-aza fermentləri də aşkar edilmişdir. Bu fermentlər mü-
vafiq ionların hüceyrə membranlarından keçməsinə təmin edir. Güman edilir
ki, yuxarıda adı çəkilən fermentlərin fəaliyyəti dönərdir. Yəni membranların
ətrafında ionların toplanması nəticəsində yaranan enerji müvafiq fermentlərin
katalizatorluğu şəraitində ADF və fosfat turşusundan ATF-in sintezinə də sərf
edilə bilər. Bu zaman ionlar qatılıq qradienti üzrə hərəkət etməlidirlər.

Vezikulyar nəqlənmə (sitoz) iri molekul və hissəciklərin (zülallar, hücey-
rə hissəcikləri, yad cisimciklər) membranlardan keçməsinə təmin edir. Bu
üsulla nəqlənmə zamanı hüceyrə membranı cib və ya çıxıntı əmələ gətirərək,
nəql ediləcək hissəciyi əhatə edir. Bundan sonra həmin hissəcik membranın
əmələ gətirdiyi kisəciyin içərisində hüceyrənin daxili mühitinə keçir (*endo-
sitoz*) və ya hüceyrədən xaricə çıxarılır (*ekzositoz*).

Maddələrin vezikulyar nəqlənmə yolu ilə hüceyrəyə daxil olması –
endositoz – prosesinin 2 tipi ayırd edilir: 1) məhlul halında olan irimolekullu
hissəciyin endositozu – *pinositoz* və 2) hüceyrənin bərk hissəcikləri (hüceyrə
hissəcikləri, mikroorqanizmlər və s.) udması – *faqositoz*. Pinositoz çoxhücey-
rəli orqanizmlərin müxtəlif növlü hüceyrələrində müşahidə edilir; bu proses
sorma funksiyasına malik olan hüceyrələr (bağırsağın selikli qişasının hücey-
rələri) üçün xüsusilə xarakterikdir. Faqositoz prosesi təkhüceyrəli orqanizm-
lərdə qidalanma funksiyası ilə əlaqədardır. Çoxhüceyrəli orqanizmlərdə isə bu
proses orqanizmin infeksiyon və toksik amillərdən mühafizəsinə xidmət
edir. Çoxhüceyrəli orqanizmlərdə faqositar fəaliyyət göstərən xüsusi hü-
ceyrələr (mononuklear faqositlər sisteminin hüceyrələri, leykositlər) vardır.
Hüceyrələrdə sintez edilən irimolekullu maddələr (kollagen, zülal strukturlu
hormonlar, bəzi fermentlər) hüceyrəarası sahəyə ekzositoz prosesi vasitəsilə
çıxır. Həm endositoz, həm də ekzositoz zamanı membrandan keçməli olan
maddə əvvəlcə plazmatik membranla rəbitəli olan qovuquğun içərisinə daxil
olur, sonra isə bu qovuquğun plazmatik membranla əlaqəli olan hissəsi
tədricən kiçilir və nəhayət ondan ayrılır.

Bioloji membranların digər funksiyaları da yuxarıda izah edilən funk-
siyalarla əlaqədardır. Məsələn, membranlarla rəbitəli olan fermentlər elektrik
və osmos enerjisinin ATF molekulalarının kimyəvi enerjisinə çevrilməsini tə-
min edirlər (*enerjiyaradıcı funksiya*); membranların daxili və xarici səthlə-
rində ion yüklərinin qeyri-bərabər paylanması nəticəsində hüceyrədaxili və
hüceyrədən xaric mühitlər arasında potensiallar fərqi yaranır (*elektrik funk-
siyası*); membranların xarici səthində yerləşən spesifik zülal reseptorları xarici
mühit siqnallarını (hormonların təsiri, sinir impulsları, farmakoloji vasitələrin
təsiri) qəbul edərək, hüceyrələrin daxilinə ötürür (*reseptor funksiya*); hüceyrə
membranlarının səthində olan antigen xassəli qlikoproteinlər immunokom-
petent hüceyrələrin fəaliyyətini stimulyasiya edərək (başqa növdən olan orqa-
nizmə düşdükdə), spesifik anticisimciklərin sintezinə səbəb olurlar (antigen
funksiyası).