

З. П. Беликова, Р. С. Павлова

5A2.2

Б 43

МЕДИЦИНА БИОФИЗИКАСИДАН ЎҚУВ ҚЎЛЛАНМАСИ

(ТАНЛАНГАН БОБЛАР)

266714
Т а р ж и м о н
Медицина фанлари кандидати
А. Л. Шомахматов
Махсус муҳаррир,
Медицина фанлари кандидати
Ҳ. Н. Насриддинов

ЎзССР „МЕДИЦИНА“ НАШРИЁТИ
ТОШКЕНТ—1976

Беликова З. П. ва Павлова Р. С.

Медицина биофизикасидан ўқув қўлланмаси. (Танланган боблар). Таржимон медицина фан. канд. А. Л. Шомаҳмудов. Махсус муҳаррир медицина фан. канд. Ҳ. Н. Насриддинов. Т., «Медицина», 1976.

211 б.

1. Автордони.

Мазкур қўлланма кириш ва 11 бобдан иборат бўлиб, буларда биологик физиканинг асосий бўлимлари ва бу фаннинг биология билан медресинада тулган аҳамияти баён этилади. Асосий бўлимлари жумласига: биологик системалар термодинамикаси, биофизик системаларнинг механизми ва ишлашини аниқлашда физик қонуниятлари тугрисидаги тасаввур, касал шунча киради.

Ҳужайра ва молекула доирасида намоён бўладиган биофизика механизмларини тушунишдан туриб, физиологияда кўздан кечириладиган талабига биологик процессларни аниқлаб бўлмагани учун бу қўлланмада биотехникалар пайдо бўлишининг молекуляр механизми, синапсларда қўзғалиш ўтишининг биофизик хусусиятлари ва тирик организмдаги баъзи мураккаб системалар ишининг биофизик қонуниятлари (кўрув ва мускул қисқариши биофизикаси, ҳид-нени биллиш ва таъм сезгисининг келиб чиқиш механизми) сингари масалаларга алоҳида аҳамият берилади.

Беликова З. П. и Павлова Р. С. Учебное пособие по медицинской биофизике.

5A2.2

Б $\frac{21020-44}{M354(06)-76} 4-76$

© УзССР «Медицина» нашриёти, 1976 й.
Ўзбекчага таржима

Врачнинг клиник фикр юритишга қодир бўлиши учун тирик организмнинг шакли ва функциялари тўғрисида норма шаронглирида бўлсин, патологик процесс авж олган пайтда бўлсин имкон борича аниқ тушунчаларга эга бўлиши асосий ўрин тутди. Организмнинг морфологияси ва физиологияси тўғрисидаги тушунчалар яқин вақтларгача асосан сифатга алоқадор, тасвирий характерда бўлиб келди ва медицина фанининг эмпирик билимларини расмийлаштиришга ҳатто уриниб ҳам кўрилмади.

Медицинада биофизика нуқтаи назаридан иш тутиш классик усулдан шу билан фарқ қиладики, биологик объектларнинг ҳар қандай параметрларини ўлчашда аниқ натижалар олиш, биологик процессларнинг физик ва физик-химиявий асосларини математика тили билан баён этиш ҳамда ҳаёт-фаолиятга оид тегишли процессларнинг миқдорий моделларини яратиш зарурлиги кўзда тутилади. Ана шундай иш услуби бўлғуси врачга одам организмнинг норма ва патологиядаги қонуниятларини чуқурроқ билиб олишга имкон беради.

Материалистик диалектика нуқтан назаридан қараганда, материя ҳаракатининг биологик шакли олий шакл сифатида ҳаракатнинг оддий шакллари — физик, химиявий, механик ҳаракат ва бошқаларни албатта ўз ичига олади. Буларнинг ҳаммаси бир-бири билан чамбарчас боғланган, бўлинмайдиган яхлит бир нарсадир, «...чунки организм, шак-шубҳасиз, механика, физика ва химияни ўзида яхлит қилиб бирлаштирган олий бирликдир, бас шундай экан, бу уч жиҳатни ориқ бўлиб бўлмайди»¹.

¹ Ф. Энгельс. Табиат диалектикаси. М., 1965, 217-бет.

Мана шу қондага асосланиб, биофизика организмдаги материя ҳаракатининг асосий биологик шакли таркиб топишига негиз бўладиган физик ва химиявий шакллари-ни ўрганади. Бироқ асосий биологик шаклни материя ҳаракатининг мана шу бирмунча оддий шакллариининг йиғиндиси, холос, деб таърифлаб бўлмайди.

Материя ҳаракатининг биологик шакли ҳар бир бошқа шаклидан сифат жиҳатидан фарқ қилади, лекин ўша бошқа шакллардан ташқарида мавжуд бўла олмайди.

Материя ҳаракатининг оддий шакллари (физик, химиявий шакллари) организмда асосий, биологик шаклга тобе деб қаралади. Одатда ҳам классик физиканинг, ҳам классик физиологиянинг методлари ва иш услубларидан ажралиб турадиган биофизикадаги метод ва иш услубларининг ўзига хослиги ҳам худди ана шунга боғлиқ.

Биофизиканинг фан сифатида жуда кўп таърифлари бор. Қўлига биофизиклар, биофизикани тирик организмнинг ҳужайра ва тўқималарида бўлиб турадиган физик ва физик-химиявий ўзгаришларни, орган ва тўқималарнинг функционал активлигида физик процессларнинг тутган аҳамиятини, шунингдек физик агентларнинг тирик организмларга таъсир қилиш механизмларини ўрганадиган фан, деб ҳисоблайдилар.

Биофизика—молекуляр, субмолекуляр доираларда, био-

бўлиб турадиган физик ва айниқса физик-химиявий процессларнинг механизмларини текшириш билан шугулланадиган биология соҳасидир. Биофизикани организмдаги физик процессларинингга ўрганади деб ҳисоблаш эса хато бўлади, чунки биологик системаларининг атвори фақат элементар физик ҳодисадан иборат бўлиб қолмайди. Ҳаётини ҳодисалар асосан тирик системаларнинг бош субстратини ташкил этувчи нуклеин кислоталар, протенилар ва липопротениларнинг йирик молекулаларида бўлиб турадиган химиявий ва физик-химиявий ўзгаришларга боғлиқ бўлади.

Медицина биофизикаси — умумий биофизиканинг бир йўналиши бўлиб, тирик материя тузилишининг турли доирасида бўлиб турадиган физик ва физик-химиявий процессларни ўрганади. Энг муҳими шунки, медицина биофизикаси бу процессларни молекула ва ҳужайралар доирасида ўрганиш билан чекланиб қолмай, балки тўқималар, органлар ва яхлит организмда ҳам ўрганади.

Умумий ва амалий биофизика Халқаро уюшмасининг қарорига мувофиқ, бу фаннинг бўлимлари жумласига қуйидагилар киради:

1. Молекуляр биофизика, организм таркибига кирадиган молекулалар (биринчи галда оқсиллар ва нуклеин кислоталари)нинг тузилиши ва физик хоссаларини ўрганади, молекуляр биологик процессларнинг мувозанат шaroитларини, вақт ўтишига қараб қай тариқа ўзгариб боришини, биологик процессларнинг термодинамикасини текширади.

2. Ҳужайра биофизикаси, ҳужайра структураларининг физик ва физик-химиявий хусусиятларини, ҳужайраларнинг бўлиниши ва дифференциацияланиши қонуниятларини, шунингдек ҳужайраларнинг қўзғалиш ва биопотенциаллар ҳосил қилишдек юксак тахассуслашган функционал кўринишларини аниқлайди.

3. Сезги органлари биофизикаси, бу системаларнинг ишини физика ва биология нуқтаи назаридан кўздан кечирадиган ва ташқи таъсиротлар идрок этилганда рўй берадиган энергия ўзгаришларини текширади.

4. Мураккаб системалар биофизикаси, мураккаб тузилган кўп ҳужайрали организмларнинг бошқарилини ва ўз-ўзидан бошқарилиши проблемаларини ўрганади.

Баъзи олимлар ташқи муҳит омилларининг организмга таъсирини ўрганадиган жуда катта бўлими, нур энергияси, ўтувчан радиация, электромагнит майдонлари, барометрик босим ўзгаришлари каби бўлимларни ҳам алоҳида бўлим деб ажратишади.

Мустақил фан бўлмиш биофизика талайгина фанлар: физиология, биохимия, физик химия, биологиядан ажралиб чиққан, шунинг учун ҳам бу фанлар билан биофизика ўртасидаги чегарани кўп ҳолларда шартли деб ҳисоблаш мумкин, холос. Бироқ ҳозирги вақтда бир қанча бўлимларни анча аниқ қилиб ажратиш мумкин бўлиб қолди. Чунончи, сезги органлари системасини анатомия, гистология, физиология ва биофизика ўрганади. Шу фанларнинг ҳар бири ўзининг комплекс моделлари билан медицинани бойитди. Биофизика кўриш, эшитиш, таъм билиш сезгиларининг механизмлари тўғрисидаги назарияларни яратди, бу сезгилар ўзининг табнати жиҳатидан физик ёки физик-химиявий бўлиб чиқди.

Мускул қисқаришини физиологлар организм системаларидан бирининг функцияси деб ўргансалар, биохимиклар қисқаришнинг химиявий томондан кўздан кечирадиган,

гистологлар эса мускул толасининг тузилишидаги морфологик хусусиятларни аниқлайдилар. Бироқ мускул қисқаришининг термодинамикаси ва биомеханикасига оид маълумотларни ўрганмасдан туриб, бу процесснинг механизми тўла-тўқис очиб бериш мумкин эмас.

Шундай бўлса-да, биофизик текширишлар организмнинг ташқи муҳит билан конкрет биологик алоқаларини аниқлаб берадиган физиологик иш услублари билан бирга қўшиб олиб борилса ва оқсил таналарининг алоҳида яшаш шакли бўлмиш ҳаётнинг ўзига хос хусусиятларини ҳисобга олган ҳолда ўтказилса, ана шундагина улар организмдаги у ёки бу ҳодисанинг механизмларини очиб ташлашга имкон беради. Иккинчи томондан, биологик ҳодисаларни текширишнинг биофизик методларидан физиологлар кўпинча организмнинг турли орган ва тўқималаридаги функционал процессларни топиш ва қайд қилишнинг объектив методлари сифатнда фойдаланишади.

Биофизика ўз моҳият эътибори билан тирик ҳужайранинг физик химияси билан химиявий физикаси бўлишига қарамасдан уни шу фанлар билан бир деб ҳисоблаш ҳам мумкин эмас.

Сўнгги вақтда физиканинг туркиллаб ривожланиб бориши биологик фанларнинг тараққиётига катта таъсир кўрсатди, бу фанларни ўрганишда текширишнинг физик ва физик-химиявий методлари кенг татбиқ этиладиган бўлиб

Бироқ бу методларнинг ҳаммаси соф ҳолда қўлланилмасдан, балки модификацияланиб, биофизик текширишлар учун мослаштирилади.

Биофизика методларининг фарқи шундаки, улар анча юқори сезгирликда ва аниқликда бўлиши, уларни қўлланиш тирик объектининг физик-химиявий структураси ва хоссаларини ҳеч бир айнитиб қўймайдиган бўлиши лозим. Мураккаб системаларни ўрганишда биофизика шу системаларни оддий структураларга ажратиш методидан фойдаланади, сўнгга бу структуралар алоҳида-алоҳида текширилади. Бу ҳолларда механик тарзда ажратишдан ташқари, қандай бўлмасин бир параметрни ажратиб олиш ҳам мумкин. Ҳамма методлар аниқ миқдор натижаларини берадиган бўлмоғи керак, шундагина ташқи муҳит параметрлари билан тирик системанинг физик-химиявий хараكتеристикаси ўртасидаги миқдорий қонуниятларни аниқлашга имкон туғилади.

Биофизиканинг ривожланиб бориши билан талайгина медицина масалаларини биофизика йўли билан ҳал қилиш зарурияти тобора кўпроқ аҳамият касб этади. Медицина биофизика олдига бир қанча проблемаларни ҳозирнинг ўзидаёқ қўндаланг қилиб қўйди.

Масалан, биологик процессларни текширишга термодинамика нуқтаи назаридан ёндошмасдан туриб одамнинг овқат рационини тўғри ҳисоблаб чиқиш мумкин эмас. Биологик процессларнинг тезликларини ўрганиш организм нормал ишлаб турадиган шароитлардагина эмас, балки патологик ўзгаришларга, яъни бактериал интоксикацияга, ионлаштирувчи нурлар таъсирига, аллергияга учраганида ҳам бир қанча биологик ҳодисалар — ўсиш, кўпайиш, метаболизм қонуниятларини аниқлаб олишга имкон беради ва ҳоказо. Хужайра ва тўқималарнинг ўтказувчанлигини биофизика йўли билан ўрганиш фармаколог ва токсикологларга организмда турли препаратларнинг сўрилиши ва организмдан чиқарилиши қонуниятларини белгилаб олишга имкон беради. Физиологлар, патофизиологлар ва амалий врачлар турли моддаларнинг ўтказувчанлигини ўрганиб, организмдаги сув-ион алмашинувнинг норма ва патологияда бўлиб турадиган ўзгаришларни аниқлаб олишлари мумкин.

Сув-ион баланси издан чиқишининг турли патологик процесслар ва операциялардан кейин ҳаммадан кўп учрайдиган асоратлар билан ўзаро боғлиқлиги аниқ бўлиб қолганидан кейин, бу масалалар ҳозирги пайтда алоҳида аҳамият касб этади.

Биоэлектрик потенциалларни ва тирик системаларда электр токининг ўтказилишини текширишга асосланган биофизика методлари (электрокардиография, электроэнцефалография, электромиография) бир қанча касалликларни барвақт аниқлаш, шунингдек ўсиш, ривожланиш ва регенерация процессларини характерлаш ҳамда трансплантацияда ишлатиладиган тўқималарнинг яшашга нечоғли лаёқатлилигини баҳолаш учун жуда муҳим аҳамиятга эга.

Тегинли биофизика текширишларини ўтказмасдан туриб кўрув органи, эшитув органининг ишлаши, таъми сезгиларининг пайдо бўлиши билан алоқадор проблемаларнинг ҳаммасини аниқ қилиб ечиб бўлмайди, юрак ишининг барча қонуниятларини аниқлаб бўлмайди, ультрабинафша нурларнинг организмга кўрсатадиган таъсиридаги фойдали ва зарарли томонларнинг ҳаммасини очиб ташлаб бўлмайди ва ҳоказо.

Биологик кибернетика, яъни биологик процессларнинг бошқарилиши ва идора этилиши тўғрисидаги фанни ўрганиш марказий нерв системасида, бошқа системаларда ва яхлит организмда содир бўлиб турадиган мураккаб процессларни текширишда кибернетика қонуниятларидан фойдаланишга, кибернетик машиналарни медицина амалиётида татбиқ этишга, физик ва физик-химиявий процессларнинг моҳиятини анча чуқур билиб олиш учун тирик системаларда бўлиб турадиган ана шу процесслардан айрим-айримининг сунъий моделларини яратишга имкон беради.

Биофизика соҳасидаги текширишларнинг амалий жиҳатдан муҳимлиги ва назарий жиҳатдан катта аҳамияти борлиги биологиянинг қиёсан олганда ёш бўлса-да, лекин гуриллаб ривожланиб келаётган ана шу соҳасидаги тадқиқотларнинг тобора кўпроқ кенгайиб боришига имкон бермоқда.

Биофизика аниқ фанлар тушунчалари ва категорияларида врачнинг ўз ихтисосига яраша фикр юритишга қодир қилиб тайёрлашга даъват этилган. Унинг медицинага тааллуқли бошқа назарий фанлар орасидаги алоҳида роли ҳам ана шунда, шу муносабат билан медицина институтлари программасига ҳозирча қисқа бўлган медицина биофизикаси курсининг киритилиши тамомилла табиийдир.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Биофизика қандай фанлар билан алоқаси?
2. Биофизиканинг бошқа биология ва медицина фанлари билан алоқаси.
3. Биофизика қандай бўлимларни ўз ичига олади?
4. Биофизика врачлар учун қандай аҳамиятга эга?

КВАНТ БИОФИЗИКАСИ ЭЛЕМЕНТЛАРИ

Хужайрада моддалар алмашинувининг юксак даражаси ҳар хил физик ва химиявий процесслар туфайли юзага келади. Химиявий реакция атомларнинг қайта группаланишидан иборатдир. Ҳар қандай соф химиявий процесснинг биринчи босқичи физик характерда бўлади, яъни реакцияга киришадиган моддалар молекулаларидаги электронларнинг аввалгидан кўра бошқачароқ бўладиган янги ҳолатга ўтиб қайта тақсимланишидан бошланади.

Электронларнинг қайта тақсимланиш процессини моҳият эътибори билан квант назарияси баён этиб беради. Бу назария реакцияга киришишга қодир бўлган барча моддаларда ионлар ёки радикаллар кўринишидаги оралиқ бирикмалар вужудга келиши атомларнинг қўзғалган ҳолатга ўтиши билан боғлиқ деб тасдиқлайди.

Организмда биохимиявий реакциялар электронларни бирмунча юқорироқ энергетик сатҳга ўткази оладиган ферментлар, ўзига хос катализаторлар борлиги туфайли юзага чиқади. Реакция тугаганидан кейин ортиқча энергия психиклик кўринишида ажралиб чиқиши мумкин.

Молекула электрон конфигурациясининг ўзгариши унга ютилган энергия миқдорига боғлиқ. Энергия атомдан электронни уриб чиқариш учун етарли бўлса, бу ҳолда мусбат ион ҳосил бўлади. Атомга камроқ миқдорда энергия берилганда электрон кўпинча бирмунча юксакроқ энергетик сатҳга ўтади, холос.

Атомлар катта-катта энергия порцияларини ютганида қўзғалган ҳолатга ўтади, бу — ҳосил бўладиган оралиқ моддалар химиявий активлигининг юксак даражага етишини таъминлаб беради. Бу ҳолларда шу бирикмалардан қайси бирининг устун туриши химиявий реакциянинг қан-

дай конкрет шароитларга ўтишига, муҳитнинг диэлектрик доимийсига, ионларнинг бир-бирига дуч келиши ва ўзаро таъсир қилиши эҳтимолига боғлиқ бўлади ва ҳоказо. Қаттиқ ва суюқ моддаларда ионлар ўртасидаги масофа арзimas бўлади ва улар бир-бири билан осон ўзаро таъсир қилади.

АТОМДАГИ ЭЛЕКТРОН САТҲЛАРИ

Атом тузилишининг 1911 йилда Резерфорд томонидан таклиф этилган планетар моделида классик позицияларда туриб тушунтириб бўлмайдиган бир қанча ички зиддиятлар бор. Агар электрон ядро атрофида доиравий орбита бўйлаб айланиб турадиган бўлса, у классик электродинамика қонунларига мувофиқ, тинмасдан электромагнит энергияси сочиб туриши керак. Шу тариқа энергия сочилиши электронни радиуси аста-секин қисқариб борадиган спирал бўйлаб ҳаракат қилишга ва ядро устига тушишига сабаб бўлар, бу эса атомнинг муқаррар суратда йўқ бўлиб кетишига олиб келар эди. Электрон айланиш тезлигининг пасайиши атомнинг тўлқин узунлиги тинмай ўзгариб туратгани билан, атомнинг муқаррар суратда бўлиб турганидан сабаб бўлиши, яъни атом спектри ҳақиқатда кўриладигандек чизик-чизик эмас, балки сидурига бўлиши керак.

Нильс Бор ана шу мушкул ҳаволадан иккинчи йўлни топди. У атомнинг энергияси қатъий қанчалар бўлиши керак, атомнинг квант назариясини татбиқ этди. Ана шу моделини яратишда Бор қўйиладиган фикрларга асосланди.

1. Электрон ядро атрофида радиуси атом энергиясининг бирор қийматига мос келадиган муайян (йўл қўйиладиган) орбиталар бўйлаб айланиши мумкин, холос.

2. Электрон йўл қўйиладиган ҳар қандай орбиталар бўйлаб айланар экан, энергия сочмайди ва атом стационар ҳолатда туради. Агар электрон ядродан анча олис орбитадан ядрога яқинроқ орбитага ўтадиган бўлса, у ҳолда энергия квантини ($h\nu$) сочади. Электрон энергия квантини ютадиган бўлса, анча олисроқдаги орбитага ўтади, атом эса қўзғалган ҳолатга келади.

3. Электрон бир орбитадан бошқа орбитага ўтганида ажралиб чиқадиган ёки ютиладиган энергия энергиянинг дастлабки ва охириги миқдори ўртасидаги айирмага тенг.

$$\Delta E = E_1 - E_2 = h\nu$$

Квант назарияси ядро атрофидаги электроннинг ҳаракати 3 хил бўлиши мумкин, электроннинг ядродан қанча масофада туриши, демак, унинг энергетик ҳолати ҳам шунга боғлиқ деб ҳисоблайди. Электрон ядро атрофида доиравий ёки эллиптик орбита бўйлаб айланиши мумкин ва бунда у ўз ўқи атрофида айланади. Электронлар ҳаракатининг шу турини келтириб чиқарадиган кучлар энергия квантлари деб характерланиши ва квант сонлари билан белгиланиши мумкин.

1. Асосий квант сони n . У бутун соннинг ҳар қандай қийматиغا барабар бўлиши мумкин $n=1, 2, 3, 4...$ ва электрон энергияси билан унинг орбитаси шаклини белгилаб беради.

2. Бутун сонларнинг 0 дан $(n-1)$ гача бўлган қийматига тенг бўла оладиган қўшимча квант сони l , бу ерда n — бош квант сони, l — азимутал квант сони — орбитал магнит моментини характерлайди.

3. Мазкур электроннинг атомдаги орбитаси ҳолатини таърифлаб берадиган магнит квант сони m_l , яъни орбитал магнит моменти $+l$ дан $-l$ гача, жумладан 0 гача бўлган ҳар қандай бутун сонлар доирасидаги қийматга эга бўлади.

4. Ҳаракат миқдорининг ўз моменти — электрон спини S электроннинг ўз ўқи атрофида айланишини характерлайди. Спин фақат иккита қийматга эга бўлиши мумкин:

$-\frac{1}{2}$ ёки $+\frac{1}{2}$ ўз ўқи атрофида қарама-қарши томонга айланадиган электронлар, яъни антипараллел спинлари бўлган электронлар одатда жуфт ҳосил қилади. Жуфтлашган электронларга эга бўлган электрон орбиталари ҳаммадан турғун бўлади.

Шундай қилиб, электроннинг атомдаги ҳолати тўртта квант сони: асосий квант сони n , азимутал квант сони l , магнит квант сони m_l ва электрон спини S билан таърифланиши мумкин.

Атомнинг электрон қобиллари қатъий белгиланган қоидаларга мувофиқ тузилади: атомда электрон ҳолатлардан қайси бир минимал энергияга эга бўлса, ўша ҳолатни эгаллайди. Ҳамма квант сонларининг қиймати бир хил бўлган иккита электрон атомда бир вақтда мавжуд бўлиши мумкин эмас (Паули принципи). Асосий квант сонининг қиймати бир хил бўлган жами электронлар электрон қобиллари ёки сатҳларини ҳосил қилади, ядродан нечоғли олисда турганига қараб булар K, L, M, N, O, P, Q

харфлари билан белгиланади. Назарий жиҳатдан қобиқдаги максимал электронлар сони $2n^2$ га тенг бўлиши мумкин, деб ҳисобланади. $n=1, 2, 3, 4$ бўлса, қатламдаги электронлар сони шунга яраша 2, 8, 18... бўлади. Орбитал квант сони l нинг қийматига қараб, қатламлар кенжа сатҳларга, кенжа группаларга бўлиниши мумкин. Кенжа группалар тўлишиб борганида элементнинг атом номери ортиб борган сайин кейинги электронлар энергияси ҳаммадан кам сатҳларни (ҳали тўймай турганларидан) эгаллашга интилади. Бекаму кўст тузилиб олган ҳар бир кенжа группанинг электрон булути сферик симметрияли бўлади. Асосий квант сони n нинг бир хил қийматига мос келадиган ҳамма кенжа группаларда электрон зичлигининг максимумлари бир-бирига яқин бўлади. Шу муносабат билан буларнинг электрон булутлари ҳаммаси бир қўшилиб ядродан бирмунча масофада турадиган максимум электрон зичликка эга шарсимон қатламни ҳосил қилади.

Синглет ҳолат деб, электрон қатламининг шундай ҳолатига айтиладики, бунда барча электронларнинг спинлари жуфтлашган ва йнғинди спин моменти нулга тенг бўлади.

Нур таъсирида юзага чиқадиган реакцияларда молекулаларнинг ишқироқ эга бўлиши уларда қўзғалган ҳолатга келган атомлар пайдо бўлишига боғлиқ. Қўзғалган электрон жуфтлашмаган бўлади. Шунга кўра жуфтлашмай қолган биттадан электронни ёки б

... ҳолатида, улар старанча бир-бирига яқинлашиб, орбиталари бир-бирининг устига туша бошлаши билан, боғлар вужудга келиши мумкин.

ЁРУҒЛИК ЮТИЛИШИ

Ёруғликнинг ютилиши ва сочилиши электроннинг қўзғалмаган сатҳдан қўзғалган сатҳга ўтишига боғлиқ ва аксинча. Электрон бирмунча юқорироқда жойлашган электрон сатҳига ўтар экан, у муайян порция ёки квант кўринишида энергия ютади. Аввалги ҳолатга қайтиш тегишли энергия кванти чиқариш билан бирга ўтади.

Турли биологик моддалар ёруғликни ҳар хил даражада ютади. Спектрнинг кўринадиган қисмига тегишли ёруғликни ютувчи моддалар (гемоглобин, хлорофилл ва бошқалар) рангли бўлади. Молекулага электронни бирмунча қуйи сатҳдан юқорироқ сатҳга ўтказиш учун энергияси етишмайдиган ёруғлик кванти тушадиган бўлса, бу квант

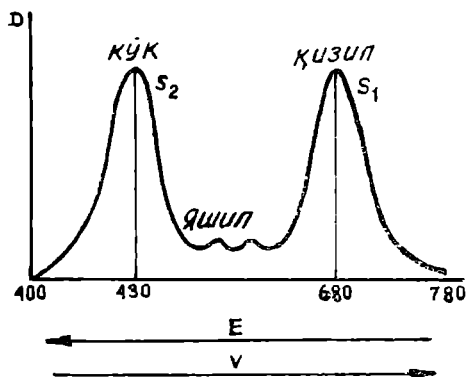
ютирмай қолади — атом унинг учун тиниқ бўлади. Турли моддаларнинг ранги ана шунга боғлиқ. Чунончи, қоннинг қизил пигменти — гемоглобин спектрнинг кўк-яшил қисмида максимум ёруғлик ютадиган бўлса, қизил нурларни ўтказиб юборади, шунинг учун у қизил рангда бўлади. Яшил ўсимликлар баргидан ёруғлик ўтганида спектрнинг қизил ва кўк соҳаларида иккита максимум ютилиш соҳаси вужудга келади (1-расм).

Баъзи моддалар спектрнинг ультрабинафша қисмида максимум ёруғлик ютиладиган соҳага эга бўлади. Чунончи, нуклеин кислоталар 260 ммк, оқсиллар 280 ммк соҳасида ёруғлик ютса, баъзи канцероген моддалар 340 ммк соҳасида ютади.

Ёруғликнинг ютилиш спектрига қараб бирор модда томонидан кўпроқ юти-

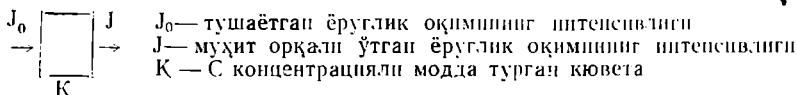
ладиган электромагнит тўлқинининг узунлиги ва рангини аниқлаш мумкин. Тўлқин узунлиги квант энергиясига тескари пропорционал бўлгани учун ютилиш спектрига қараб ютилиш энергиясини, яъни энергетик сатҳларнинг молекулада олган ўрнини аниқласа бўлади.

Ёруғлик оқими система орқали ўтиб борган сайини, у сусайиб боради, чунки квантларнинг бир қисми ютилиб қолади. Ютилган фотонлар сони молекулалар билан тўқнашувлар сонига пропорционалдир. Ёруғлик квантлари оқими ўтаётган муҳит молекулалари билан нечоғли кўп тўқнашув бўлиши ёруғлик оқимининг интенсивлигига, модда концентрацияси ва оптик йўл узунлигига боғлиқ. Ютадиган муҳитга J_0 интенсивликдаги ёруғлик оқими тушаётган бўлса, тушаётган фотонларнинг бир қисми ютилиб, бир қисми ўтказиб юборилади.



1-расм. Яшил ўсимликлар баргидagi ютилиш максимумлари.

1-СХЕМА. НАМУНАНИНГ ЁРУҒЛИК ЮТИШИ



Ёруғлик оқимининг ютилиш даражаси намунанинг оптик зичлигига боғлиқдир, бу зичлик модда концентрацияси ва оптик узунликка тўғри пропорционал бўлади.

$\lg \frac{J_0}{J} = D$ қиймати намунанинг оптик зичлиги деб аталади. У молекуланинг хоссасидан ташқари, намунанинг қалинлигига ҳам боғлиқ бўлади.

Модда солинган кювета орқали ёруғлик ўтганда ёруғлик оқимининг интенсивлиги экспоненциал равишда камайиб боради, буни Ламберт—Бер қонунига мувофиқ қуйндаги формулага кўра ҳисоблаб чиқса бўлади:

$$\lg \frac{J_0}{J} = \epsilon C l,$$

бу ерда l — сантиметрлар ҳисобидаги намуна қалинлиги, C — l даги мольлар билан ифодаланган концентрация, ϵ — ютилишнинг моляр коэффициент.

Концентрациянинг оптик зичликка чиқиш қилиши сақлаб қолган тақдирдагина модда концентрациясини Ламберт—Бер формуласига мувофиқ аниқлаш мумкин.

Оптик зичлик қийматини аниқлаш биофизикада жуда муҳим аҳамиятга эга, чунки шундай қийматга қараб моддаларни онтологик систематизациялаш (яъни моддаларни тартибга солиш, ҳужайраларда) концентрациясини аниқлаш мумкин.

ФОТОБИОЛОГИК ПРОЦЕССЛАР

Фотобиологик процесслар деб, нур энергияси квантлари ютилганида биологик системаларда юз бериб чиқадиган процессларга айтилади. Бундай процесслар жумласига қуйидагилар киради: 1) яшил ўсимликлар, сув ўтлари ва бактериялар фотосинтези ва хлорофилл биосинтези, яъни ёруғлик энергиясидан фойдаланиб органик моддалар ҳосил қилиш процесслари, 2) ўсимликлар фототаксиси ва фототронизми, ҳайвонларнинг кўрув хусусияти ва системада энергиянинг ортиши ҳамда моддалар синтезига алоқадор бўлмаган бошқа баъзи процесслар, 3) катта энергияли квантлар ютилганида тирик структураларнинг деструкцияланиш процесслари юзага келиб, уларнинг нормал ҳаёт фаолияти издан чиқади.

Барча фотобиологик процесслар асосини фотохимиявий реакциялар ташкил этади. Асосий фотохимиявий реакциялар жумласига қуйидагилар киради: фотоионланиш (электроннинг молекула ташқарисига отилиб чиқиб, ионлар ёки эркин радикаллар ҳосил бўлишига олиб келиши), фото-

қайтарилиш ёки фотооксидланиш (электроннинг бир молекуладан иккинчисига ўтиши), фотодиссоциация (молекулаларнинг ионларга парчаланиши) ва фотонизомеризация (молекулалар фазовий конфигурациясининг ёруғлик таъсири остида ўзгариши). Шундай қилиб, элементар фотохимиявий реакция ё электрон йўқотиш билан, ё уни ортириш билан, ё худ молекуланинг деструкцияланиши билан боғлиқ бўлиши мумкин.

Ҳар қандай фотохимиявий реакция икки босқичда ўтади:

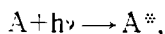
1) биринчи босқичи — ёруғликка алоқадор босқич бўлиб, бунинг натижасида қўзғалган молекулалар, ионлар ва эркин радикаллар ҳосил бўлади ва

2) иккинчи босқичи — «қоронғуликка алоқадор» бўлиб, бирламчи (дастлаб пайдо бўлган) актив маҳсулотларнинг кейинчалик қайта ўзгаришидан иборатдир. Қоронғуликка алоқадор босқичда энергияга бой молекулалар ёки эркин радикаллар яна реакцияларга киришади, бу реакциялар энди биохимиявий реакциялар бўлиши ҳам мумкин.

Квантлар ютилиши→фотохимиявий реакциялар→химиявий ва биохимиявий реакциялар→физиологик акт. Яхлит биологик системада бу процесслар бирин-кетин, тартиб билан рўй бериб боради. Фотобиологик процесснинг механизмини аниқлашга умуман шу процесснинг охириги якунини текшириш йўли билан эришилади. Масалан: ультрабинафша нурнинг терига қандай таъсир кўрсатишини анализ қилиш учун эритема даражаси, чуқурлиги ва майдони аниқланади, шу нурнинг бактерияларга қандай таъсир қилиши ҳалок бўлган бактерияларнинг сонига қараб белгиланади, фотосинтез натижалари тўғрисида карбонат ангидрид газининг ажралиб чиқиш тезлигига қараб фикр юритилади. Фотобиологик процесс механизмнинг тафсилотларини аниқлаш учун бу процесс босқичларга ажратилади. Биофизикларни мураккаб молекулалар нур кванти билан ўзаро таъсир қилиб борадиган биофизик ва фотохимиявий процесслар қизиқтиради. Фотохимиявий процесснинг дастлабки, биринчи босқичи қоронғуликка алоқадор босқичига қараганда жуда қисқа вақт мобайнида рўй бериб, электронларнинг ўтиш (кўчиш) процесслари қуйи температураларда юзага чиқа оладиган бўлгани учун тегишли шарт-шароитларни яратиб, бу босқични ажратиб қўйиш ёки изоляция қилиш мумкин. Фотохимиявий процессларнинг бирламчи босқичларини ажратиб олишга имкон берадиган методлар ҳам худди ана шу хусусиятларга

асосланган. Бундай методлар жумласига қуйидагилар киради: электроннинг бирмунча юксак орбитадан асосий орбитага ўтишини кузатишга имкон берадиган люминесценция методи, дифференциал спектрометрия, электрон парамагнит резонанс методи, импульсли спектрометрия методи.

Ҳар қандай фотохимиявий процесснинг дастлабки даври бўлмиш бирламчи реакция ёки босқич атом ва молекулаларнинг активланишидан иборатдир:



бу ерда A — ёруғлик ютадиган модда молекуласи, A^* — бу ҳам молекула, лекин $h\nu$ энергияли нур кванти ютилганидан кейин қўзгалган ҳолатга ўтган молекула; h — Планк доимийси ($6,62 \cdot 10^{-27}$ эрг. сек); ν — нур частотаси.

Организмда одатда анча мураккаб тузилган молекулалар, масалан, жуфт боғли пигментлар (ароматик аминнокислоталар, витамин А, хлорофилл ва бошқалар) одатда нур қабул қилувчилар бўлиб хизмат қилади.

Етарли энергияга эга бўлган квантлар таъсири остида, шу энергияни ютган электронлар ўзининг асосий энергетик сатҳидан бирмунча юксак энергетик сатҳга ўтиб, шундан қилиб, молекула қўзгалган ҳолатга ўтади. Қўзгалган молекула электронни асосий электрик сатҳга қайтиши мумкин. Ана шундай қайтиш вақтида оптикча энергияни ёруғлик шаклида тарқатиб, квантлар энергиясини электрон-вольтлар ва бошқа бирликлар билан ўлчаши мумкин.

Юқорида антиб ўтилганидек, квантлар энергияси E электромагнит тебранишлари частотасига боғлиқдир: $E = h\nu$ бу ерда ν — частота, h — Планк доимийси. ν частота

$$\nu = \frac{C}{\lambda}$$

hisоби билан [бу ерда C — ёруғлик тезлиги ($3 \cdot 10^{10}$ см/сек); λ — тўлқин узунлиги] тўлқин узунлигига боғлиқ бўлгани учун энергияни билган ҳолда тўлқин узунлигини аниқлаши мумкин ва аксинча.

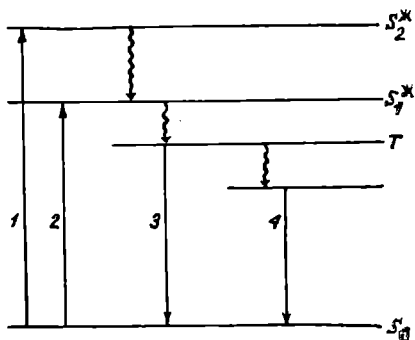
Шундай қилиб, квант энергияси частотага тўғри пропорционал ва тўлқин узунлигига тескари пропорционал ҳолда ортиб боради. Чунончи, ультрабинафша нур квантлари ҳаммадан кўп энергияга эга бўлса (тўлқин узунлиги камда 280 нм бўлганида квантлар энергияси тахминан 90 ккал/мольга боради), қизил ёруғлик (тўлқин узунлиги

750—650 мкм) 37,8—43,6 ккал/моляга тенг энергияга эга бўлади.

ЁРУҒЛИК ЮТИЛГАНИДА ЭЛЕКТРОНЛАРНИНГ УТИШИ (КЎЧИШИ)

Биохимиявий реакциялар энергия ютилиши ёки ажралиб чиқиши билан бирга боради. Реакциянинг энергетик характери моҳият эътибори билан ташқи сатҳларда турган электронларнинг энергиясига боғлиқ бўлади. Бу электронлар ҳаммадан кўп энергияга эга бўлиб, ядро билан электрик алоқаси ҳам ҳаммадан заифдир, шу муносабат билан улар атомдан ҳаммадан осон ажралиб чиқиб, бир қанча процессларда: ёруғлик сочиш, ионлаштириш ва химиявий реакцияларда иштирок этиши мумкин. Электронларнинг ўтиши (кўчиши) билан алоқадор фотобиологик процесслар фақат ультрабинафша нур ва спектрнинг етарлича катта энергияга эга бўлган кўринувчан қисми таъсири билангина юзага келиши мумкин. Фотохимиявий процесслар соҳаси 3,1—6,2 эв энергия билан боғлиқ.

Нур энергияси ёки ионлаштирувчи нур квантларини таъсир эттириш ё бўлмаса қаттиқ қиздириш натижасида шу энергияни ютган атомларнинг электронлари ўзининг асосий энергетик сатҳидан бирмунча юқори сатҳга кўчади (ўтади). Атом ёки молекулаларнинг ана шундай қўзғалган ҳолатда бўлиши одатда 10^{-8} сек. дан ортмайди, чунки бундай ҳолат тургун эмас. Мана шу вақт мобайнида ортиқча энергия ё химиявий иш бажарилишига сарф бўлади, ёки иссиқликка айланади, ё бўлмаса квант кўринишида ажралиб чиқиб, ёришишга сабаб бўлади (2-расм). Электроннинг қўзғалган сатҳдан қўзғалмаган асосий сатҳга қайта ўтиши билан бирга давом этадиган ана шу ёришиш ҳодисаси люминесценция деб аталади. Атомнинг қўзғалганлик

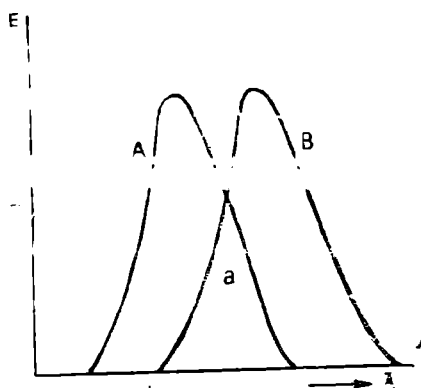


2-расм. Ёруғлик ютилганда электронлар ўтиши (схема):

1—2 — максимуми 217 ва 275 мкм да ютилишга тўғри келадиган ўтишлар; 3 — максимуми 304 мкм ли флюоресценцияга тўғри келадиган ўтиш; 4 — фосфоресценцияга тўғри келадиган ўтиш—максимуми 387 мкм (Ю. А. Владимиров асаридан).

даражаси унга тушган квант энергиясига боғлиқ. Чунончи, ультрабинафша нур электронларнинг ҳаммадан юксак қўзғалган сатҳга ўтишига сабаб бўлса, қизил ёруғлик — энг пастки қўзғалган сатҳга ўтишига сабаб бўлади.

Люминесценцияда сочиладиган ёруғлик тўлқинининг узунлиги, Стокс қонунисига мувофиқ, шу ҳодисани келтириб чиқарган ёруғлик тўлқинининг узунлигидан ҳаммиша ортиқ бўлади. Агар $h\nu_{\text{туш}}$ — тушадиган квант энергияси бўлса, у ҳолда $h\nu_{\text{туш}} = h\nu_{\text{нур}} + \Delta E$ бўлади, бу ерда $h\nu_{\text{нур}}$ — люминесценцияда сочилган квант энергияси, ΔE — энергиянинг оптикмас процессларга сарфланган қисми (масалан, иссиқлик, химиявий боғланиш энергиясига). Ёруғлик ютилиши (A) ва люминесценция (B)ни ифодалайдиган эгри чизиқларда люминесценция максимуми бирмунча каттароқ тўлқин узунликлари соҳасида ётади ва эгри чизиқлар бири-бирига сал тўғри келмай қолади. Бунинг сабаби шуки, нурланган ёруғлик квантининг даражаси ютилганидан ҳаммиша кам бўлади, чунки ютилган квантнинг бир қисми иссиқлик кўрпнишида сарфланади (3-расм).



3-расм. Ёруғлик ютилиши ва люминесценция спектрлари. а — тўлқин узунлиги; е — ёришиш интенсивлиги.

Молекулада иккита электрон сатҳи бўлса, электроннинг тегишсан қўзғалган сатҳга ўтиши ютилган ёруғлик кванти энергиясига боғлиқ бўла-

ҳамма ҳолларда энг қуни сатҳдан бошланади. Чунончи, талайгина энергияга эга бўлган кўк ёруғлик кванти молекула-ни қўзғатса, люминесценция эффекти камроқ энергияга эга бўлган қизил ёруғлик кванти билан молекула қўзғалганида кўриладиган люминесценция эффекти билан бир

хил бўлади. Люминесценция ранги молекулаларни қўзғалган ҳолатга олиб келган ёруғликнинг тўлқин узунлигига боғлиқ эмас. Люминесценция спектри ҳам қўзғалишни келтириб чиқарган тўлқин узунлигига боғлиқ бўлмайди, энергиянинг ортиқчаси эса оптикмас процессларга сарф бўлади.

Люминесценцияга сабаб бўлган нур кванти эффективлигининг кўрсаткичи квант чиқиши деб аталади:

$$\varphi = \frac{N_1}{N_2}$$

бу ерда φ — квант чиқиши, N_1 — нурланган квантлар миқдори, N_2 — ютилган квантлар миқдори.

Люминесценцияда квантлар чиқишининг эффективлиги қўзгатувчи ёруғликнинг тўлқин узунлигига боғлиқ эмас.

Фотохимиявий реакцияларнинг квант чиқиши деб, реакцияга киришган молекулалар миқдорининг ютилган квантлар миқдори нисбатига айтилади:

$$\varphi^1 = \frac{\text{реакцияга киришган молекулалар миқдори}}{\text{ютилган квантлар миқдори}}$$

Фотохимиявий реакциядаги бирламчи босқичларнинг бўсага энергияси (шу реакцияни келтириб чиқарадиган нур квантининг минимал миқдори) ютилиш спектри билан белгиланади. Модда спектрнинг ультрабинафша қисмида ютилиш максимумига эга бўлса, реакция характеридан қатъи назар, бу реакцияни камида 3,1 эв келадиган энергия юзага чиқара олади, спектрнинг кўринадиган қисми квантлари таъсирида эса бу реакция юзага келиши мумкин эмас, деб айтса бўлади.

Шундай қилиб, электрон квантни ютиб, юқори жойлашган сатҳларнинг бирига ўтиб олади. Бу ҳолда электроннинг шу сатҳга ўтишига сабаб бўлган квант миқдорига тенг энергия сочилиши мумкин, лекин квант нур сочилмасдан электрон ўтиши ҳисобига ҳам ўз энергия запасини камайтириши мумкин. Нур сочилмасдан электрон ўтиши шундан иборатки, қўзғалган электрон ўз энергиясини қисман иссиқлик энергиясига айлантириб сарфлайди ва пастроққа — тақиқланган сатҳга тушади. Тақиқланган бундай сатҳ шу билан фарқ қиладики, бу ўринда электронларнинг ҳаммаси ҳам жуфтлар ҳосил қилмайди ва йиғинди спиннинг проекцияси қандай бўлмасин бирор белгиланган йўналишда учта қийматга, яъни +1, 0 ва -1 га тенг, бошқача айтганда, триплет бўлиб қолади. Триплет ҳолатнинг хусусияти шундаки, асосий синглет сатҳдан унга электрон отилиб тушиши мумкин эмас, бироқ электрон бу ўринга нур сочилмасдан ўтиш натижасида қўзғалган синглет сатҳдан «ўтиб олиши» мумкин. Молекуланинг триплет ҳолатда турнш муддати 10^{-3} секунддан бир неча секундгача

давом этади. Шу муносабат билан молекулага нур тушиши тўхтаганидан кейин ҳам у ёришиб туради. Люминесценциянинг бу тури ёришиш ҳодисаси кўпи билан 10^{-8} — 10^{-9} секунд давом этадиган флюоресценция ҳодисасидан фарқ қилиб, фосфоресценция деб аталади. Молекуладаги қўзғалган электроннинг спини ўзгарганида жуфтлашмай қолган иккита электрон пайдо бўлади ва триплет ҳолатдаги молекула бирадикал бўлиб қолади (жуфтлашмаган электроннинг иккаласи бир-бирига сустр таъсир кўрсатади: $\uparrow\downarrow$). Мана шундай қўзғалган молекулалар одатда анча юксак химиявий активликка эга бўлади ва қўзғалган бошқа молекулага етарлича яқин келганида у билан ўзаро боғ ҳосил қилади. Электронлар акцепторлари бўлмиш молекулалар билан ўзаро таъсир қилганида қўзғалган электрон молекула билан алоқасини осон йўқотади ва акцепторга ўтиб олади, бу — қўзғалган молекуланинг кислота-асос хоссалари ўзгариб қолишга сабаб бўлади. Масалан, қўзғалган β -нафтол бирмунча кучлироқ кислотага айланиб қолади. Ўзининг асосий ҳолатида жуфтлашган электронларга эга бўладиган молекуляр кислород қўзғалган молекулаларнинг жуфтлашмай турган электронлари билан осон боғланади, шунинг натижасида оксидланиш реакциялари тезлашади. Қўзғалган молекуланинг химиявий реакциялари, қўзғалмиш энергиясининг иссиқлик энергиясига айланиши, қўзғалмиш энергиясининг бошқа молекулаларга ўтиши люминесцен-

лан флюоресценциянинг учинчи процесси характеристикасига қараб юқорида айтиб ўтилган процессларнинг интенсивлиги тўғрисида, хусусан қўзғалмиш энергиясининг бошқа молекулаларга ўтиши тўғрисида фикр юритиш мумкинки, бу энергиянинг кўчиши муносабати билан алоҳида диққатга сазовор бўлади.

Триплет ҳолатни парамагнит резонанс методи билан текшириш мумкин. Триплет ҳолатни фосфоресценцияга (кейинги ёришув спектрига), ёруғликнинг ютилиш даражасига қараб (импульсли фотолиз методи) ҳам текширса бўлади.

Люминесценциянинг бир тури флюоресценциядир. Флюоресценция моҳият эътибори билан электроннинг энг қуйи синглет сатҳдан асосий ҳолатга, яъни йўл қўйиладиган иккита сатҳ, қўзғалган ва қўзғалмаган сатҳ орасидаги ҳолатга ўтишида ёришув ҳодисаси пайдо бўлишидан иборат.

Синглет ва триплет ҳолат битта системадаги атом орбиталаридан юзага келади, лекин триплет ҳолат тегиш-

ли синглет ҳолатга қараганда камроқ энергияга эга бўлади. Кўпчилик молекулалар триплет ҳолатда узоқ тура олмайди. Фосфоресценция фақат қуйи триплет сатҳ туфайли юзага келса, флюоресценция электронларнинг қўзғалган қуйи синглет сатҳдан асосий ҳолатга ўтиши натижасида вужудга келади. Масалан, нафталин спектрнинг ультрабинафша соҳасида флюоресценция ҳодисасини юзага чиқарса, яшил соҳасида фосфоресценция ҳодисасини юзага чиқаради.

Молекулалар ўзаро таъсир қилганида люминесценция учун етарли энергия квант ажралиб чиқиши мумкин. Ёришишнинг химиявий реакцияларга боғлиқ бўлган шу тариқа ўта кучсиз тури хемилюминесценция деб аталади.

Хемилюминесценция тушунчасига одатда биохимиявий реакциялар вақтида юзага келадиган биохемилюминесценция ва тескари фотохимиявий реакцияларда кузатиладиган фотохемилюминесценция киритилади.

Баъзи организмлар (ялтироқ қуртлар, баъзи замбуруғлар, денгизда яшайдиган тубан организмлар, бактериялар) га кўз билан кўрса бўладиган ёришиш ҳодисаси — биолюминесценция ҳосилдир.

Биолюминесценция ўз табиатига кўра ферментатив процессдир. Турли ҳайвон организмларидаги нур сочувчи моддалар химиявий табиати ҳар хил бўлса ҳам люцеферинлар деб аталади. Люцеферин люцефераза ферменти билан бирикканидан кейин ёришиш хусусиятига эга бўлиб қолади. Люцефериннинг ёришуви шунга боғлиқки; АТФ энергияси магний ва люцефераза қатнашуви билан кислород иштирокида люцеферинга ўтади.

1924 йилда А. Г. Гурвич пиёз илдизчаларида бўладиган митозни текшириб, тирик ҳужайраларнинг бошқа ҳужайраларда митозлар сонини оширадиган заиф ультрабинафша нурлар сочишини аниқлади. Бу нурларни у митогенетик нурлар деб атади.

Текширишнинг объектив методларини жорий этиш кучсиз ёришиш ҳодисаси биологик объектларда бўлиб турадиган талайгина реакцияларга ҳос эканлигини аниқлашга имкон берди. Хемилюминесценциянинг пайдо бўлиши қўзғалган молекулалар вужудга келганлигидан дарак беради. Унинг спектри билан кинетик параметрларига қараб текширилади процессдаги қўзғалган ҳолатларнинг роли тўғрисида фикр юритиш ва шу билан молекуляр ва субмолекуляр доираларда юзага чиқадиган биологик процессларнинг ички томонларини очиб ташлаш мумкин.

Ватанимиз ва чет эл олимларининг кўпгина ишлари биологик объектлардаги ўта кучсиз ёришиш ҳодисаларини ўрганишга бағишланган.

Б. Н. Тарусов липидларнинг оксидланишида кўриладиган нур сочиш ҳодисаси, ҳайвон ҳужайралари ва тўқималарида бўлиб турадиган ўта кучсиз ёришиш ҳодисаси механизмларини текшириб, биологик системаларнинг нур сочуви липидларнинг ферментлар иштирокисиз оксидланиши муносибати билан вужудга келади, деб тахмин қилди. Митохондриялар ва тўқима гомогенатлари эмульсияларидаги ёришиш ҳодисасини текширган Ю. А. Владимиров ҳам шундай фикрни қувватлайди. Митохондрияларнинг ёришуви нормал функциясининг бузилишига алоқадор, ҳар қандай ўсимлик ва ҳайвон тўқималарининг ёришуви эса митохондриялардаги оксидланишга алоқадор фосфорланишда тўпланиб борадиган липидлар пероксидларининг хемилюминесценцияси туфайли юзага чиқади. Тирик организмларда бўлиб турадиган алмашинув процесслари вақтида сочилувчи митогенетик нурларнинг табиати ҳам худди шундай.

ТИРИК СИСТЕМАЛАРДА ЭРКИН РАДИКАЛЛАР ҲОСИЛ БЎЛИШ ПРОЦЕССЛАРИ

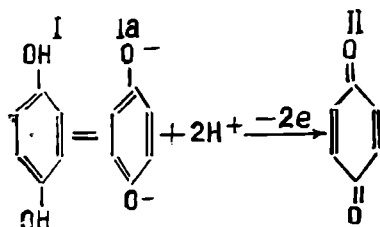
Озғиқ моддаларнинг химиявий энергиясидан фойдаланиладиган баъзи процессларда ёрувчи квантлари шунингча радикаллар вужудга келади.

Эркин радикал деганда молекуляр орбита ёки ташқи атом орбитасида жуфтлашмай қолган электрон ва шунга кўра ўз магнит моменти бўладиган молекула ёки молекула қисми тушунилади. Доимий магнит майдонидаги ана шундай молекулалар ўз магнит моментининг йўналишига яраша унинг узунасига қараб жойлашадики, бу — уларни аниқлаб олишга имкон беради.

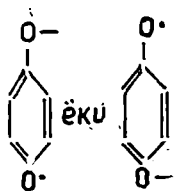
Таркибида эркин радикаллари бўлган моддалар парамагнит моддалар деб аталади. Темирли бирикмаларнинг кўпчилиги, икки валентли мис тутадиган моддалар ва бошқалар парамагнит моддалар жумласига киради. Баъзи моддалар, масалан, кислород жуфт сондаги электронларга эга бўлсада, ташқи орбитасида жуфтлашмаган ноккита электрони бўлади ва шунинг учун булар ҳам парамагнит моддалар ҳисобланади. Эркин радикаллар юксак химиявий активликка эга. Текширилаётган тўқималардаги жуфтлашмай қолган электронлар концентрацияси билан

алмашинув процессларининг даражаси ўртасида ҳайрон қоларли даражада мувофиқлик борлиги аниқланган. Эркин радикаллар биопотенциалларининг келиб чиқишида муайян ролни ўйнайди — эркин радикаллар концентрацияси билан потенциаллар айирмаси ўртасида тўғри пропорционал боғланиш бор. Сўнгги вақтларда эркин радикалларнинг канцерогенезда муайян даражада иштирок этишини кўрсатадиган талайгина маълумотлар олинди.

Эркин радикалларнинг организмдаги асосий манбаи алмашинув процессларидаги кўпдан-кўп оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида кузатиладиган бир электронли кўчишлардир. Маълумки, оксидланиш-қайтарилиш реакцияларининг асосида электронларнинг молекулалар ёки ионлар орасидан кўчиб, улар зарядининг ўзгариб қоллиши ётади. Чунончи, гидрохинон (I)нинг хинон (II)гача оксидланиш процесси негизда икки электроннинг йўқолиши ётади:



Бироқ Михаэлис кўрсатиб берганидек, бу электронларнинг кўчиши бир йўла юзага чиқмасдан, балки аввал уларнинг бири, кейин иккинчиси йўқолади. (I) ёки (Ia) ва (II) босқичлар ўртасида эркин радикал бўлиш яримхон ёки семихинон



ҳосил бўладиган оралиқ босқич мавжуд.

Эркин радикаллар кўпчилик ҳолларда турғун бўлмаган ва тез йўқолиб кетадиган оралиқ бирикмалардир. Лекин махсус методлар билан уларни қайд қилиш мумкин. Одам

организмида оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида (витамин В₂, баъзи бўёқлар) эркин радикаллар иштирок этишини қайд қилиш мумкин бўлди. Эркин радикалларнинг биологиядаги ролини Л. А. Блюменфельд, Л. М. Каюшин ва бошқалар батафсил ўрганишган.

БИОЛОГИК СИСТЕМАЛАРДА ЭНЕРГИЯ МИГРАЦИЯСИ (КЎЧИШИ)

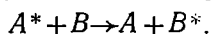
Организмга энергия озик моддалар билан тушишидан ташқари, ёруғлик квантлари ёки ионлаштирувчи нурлар таъсир қилганида ҳам тушиши мумкин. Бу таъсирлар организмда молекулаларнинг шундай қўзғалиш ҳолатларига ўтишига сабаб бўладик, буларнинг энергиялари метабolik процесслар энергиясидан кўп мартаба устун туради. Энергиянинг ҳосил бўлган жойидан сарф бўладиган жойига кўчишининг икки турини ажратиш мумкин. Ҳужайра размерлари доирасида бу масофа анча катта бўлади.

1. Энергия кўчишининг резонанс назарияси. Энергия кўчишининг бу тури қўзғалган молекуладан энергия квантининг атомаро масофадан кўра анча каттарoқ масофада турган бошқа бир молекулага ўтказилиши деб аталади. Энергиянинг бу тариқа кўчиши нур сочилмасдан, испиқлик тебранишларига энергия сарфланмасдан ва энергия донори ҳамда акцептори бўлмиш молекулалар бир-бирига

симал (100%) дан то 1% дан камроққача ўзгариши мумкин.

Қўзғалган ҳар бир молекула аслида осцилляцияланиб турадиган дипол бўлиб, унда электрон муайян частота билан тебраниб туради. Шу муносабат билан қўзғалмаган қандай бўлмасин бирор молекула (*B*) электронлари энергиясининг сатҳи қўзғалган қўшни молекула (*A*)дан чиқадиган квантлар энергиясига мос келадиган ёки бирмунча пастроқ турадиган бўлса, у вақтда бу иккала молекула резонансда туриб, қўзғалмаган молекула (*B*)да худди шу частотали электрон тебранишлари вужудга келиши мумкин. Осцилляцияланадиган шу иккита диполлар резонанси туфайли қўзғалган молекула *A* электронларининг энергияси деярли тўла-тўқис молекула *B* га ўтиши мумкин. Шу муносабат билан *A* ва *B* зарралари аралашмасига фақат *A* зарраларига ютиладиган ёруғлик билан таъсир кўрсатиладиган бўлса, *A* зарралари қўзғалади ва булар ютадиган энергия ҳисобига *B* зарралари ҳам қўзғалади, шунинг

натижасида қўзғалган A^* зарраларга ҳам, қўзғалган B^* зарраларга ҳам хос бўладиган флюоресценция кузатилади:



Айни вақтда A зарранинг қўзғалган ҳолатда туриш муддати камайиб, флюоресценцияланиши сусайиб боради (ўчиб қолади). Бундай ҳодиса сенсбилизацияланган флюоресценция деб аталади. Энергия бир молекуладан бошқасига шу тариқа қайта-қайта кўчиб туриши мумкин: $A^* + B \rightarrow A + B^* + A \rightarrow A^* + B \dots$

Электрон қўзғалиши квант энергиясининг зарядлар бўлинимасдан, яъни электронлар ажралиб чиқмасдан туриб шу тариқа кўчиши резонанс кўчиш деб аталади. Кўчишнинг резонанс назариясига мувофиқ, қуйидаги ҳолдагина энергия кўчиши мумкин:

1) Донор-молекула люминесценцияланадиган бўлса.

2) Донор люминесценциясининг спектри билан акцептернинг ютилиш спектри бир-бирини қоплаб қўядиган бўлса (қопланадиган соҳа нечоғлик катта бўлса, эффективлиги ҳам шунча кўпаяди).

3. Молекулалар бир-бирига етарлича яқинлашган бўлса [миграция эффективлиги молекулалар ўртасидаги масофага тескари пропорционал бўлади ($10\text{\AA}$ масофада 50% га етади)].

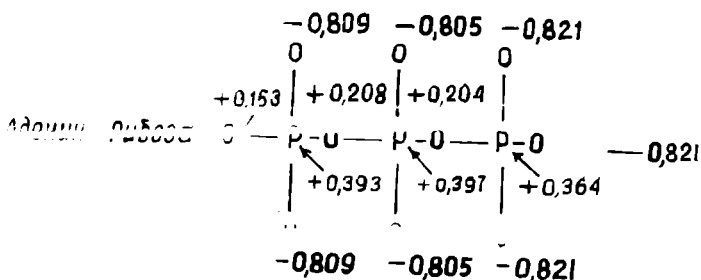
Моддада етарлича катта энергияга эга бўлган нур квантлари таъсири остида қўзғалган ҳолатга кела оладиган молекулалар нечоғлик кўп бўлса, энергия миграциясининг бу тури ўша модда учун шунчалик кўп аҳамиятга эга бўлиб қолади. Чунончи, оқсиллардаги миграция эффективлиги бир неча процентга боради, шу муносабат билан энергия кўчишининг бу тури улар учун айтарли аҳамиятга эга эмас. Нуклеин кислоталарда энергиянинг резонанс усулида кўчиш эффективлиги 30% га етса, хромофорлар концентрацияси юқори бўладиган системаларда 100% га етиши мумкин. Бироқ хромофорлар оқсиллар билан анча маҳкам боғланганлиги учун хромофорлар орасидаги масофа, демак, энергия кўчишининг эффективлиги ҳам оқсилларнинг шаклига боғлиқ бўлиб қолади.

Кўпи билан 10—12 ккал/моль энергиянинг қайта тақсимланиши билан ўтадиган метаболик процесслар учун энергиянинг резонанс йўли билан кўчиши айтарли аҳамиятга эга эмас; чунки бу энергия молекулаларининг электрон қўзғалиши сатҳига қараганда анча кам бўлади.

Оксидланиш-қайтарилиш процесслари натижасида ҳосил бўладиган энергия эркин ҳолда ажралиб чиқмасдан, балки баъзи бирикмалар, масалан, АТФ нинг макроэргик боғларида тўпланиб борадики, бу ҳол моддалар алмаши-нуви процессларида ундан фойдаланишни анча осонлашти-ради. Макроэргик боғнинг жами энергияси энергиянинг тур-ли шаклда кўчиши туфайли юзага келадиган бир неча порциядан ташкил топади. Шулар орасида биринчи ғалда энергия кўчишининг резонанс шакли билан электростатик ўзаро таъсир энергиясини алоҳида кўрсатиб ўтиш керак.

Мисол тариқасида АТФ нинг 2-схемада кўрсатилган структура формуласида йиғинди заряднинг тақсимланиш характери-ни келтириш мумкин.

2-СХЕМА. АТФ ПИРОФОСФАТ ЗАНЖИРИДА ЗАРЯДЛАРНИНГ ТАҚСИМЛАНИШИ



Шундай қилиб, макроэргик боғларнинг ҳосил бўлиши бутун молекулада энергиянинг қандай тақсимланишига боғлиқ.

2. Энергия кўчишининг экситон назарияси. Кристалга ўхшаш алоҳида тузилишга эга бўлган баъзи моддаларда ёруғлик таъсири билан бир қадар юксак энергетик сатҳга ўтган электронлар яна барқарор энергетик сатҳни эгаллаб оладиган «қопқонга» тушмагунча бояги сатҳ бўйлаб бир молекуладан бошқасига кўчавериши мумкин. Айни вақтда улар энергиясининг бир қисми иссиқликка айланади. Электрон чиқиб кетганидан кейин ҳосил бўлган «тешик» унинг орқасидан шу сатҳ бўйлаб сурилиб бориши мумкин. Сурилиб юрадиган ана шундай электрон — «тешик» жуфти экситон, унинг миграцияси эса экситон миграцияси деб аталади. Электрон «қопқонга» тушганида шу

жуфтнинг узилиши муайян даражада эҳтимол бўлиб қолади, чунки бу ўринда у анча узоқ туриши мумкин. Энергия узатилишининг экситон шакли катта масофаларда рўй бера олади.

Таркибида биологик пигментлар, масалан, родопсин, хлорофилл бўладиган системаларда энергия узатилиши, ДНК молекулаларида энергия миграцияси ва бошқаларни текширишда экситон назарияси татбиқ этилди. Фотосинтез механизмида хлоропластлар ўзига хос ярим ўтказгич тузилмалар тариқасида ишлаши мумкин деб тахмин қилинади. Бу ҳолда ёруғлик ютилиши хлорофилл молекуласида делокаллашган электронлар ҳамда мусбат «тешиклар» ҳосил бўлишига олиб келиши мумкин, булар ҳар хил муҳитларда ҳаракатланиб, оксидланиш-қайтарилиш процессларининг пайдо бўлишига олиб келади. Кальвин фикрича, бу ҳолда ярим ўтказувчанлик изоляторлар ролини ўйновчи липидларда жойлашган каротин молекулалари қавати туфайли юзага чиқади. Д. Элли оқсил билан витамин К комплексларида электронлар ҳаракатланса, оқсил билан сув комплексларида «тешиклар» бир жойдан иккинчи жойга кўчади деб ҳисоблайди. Мана шу икки хил нуқтаи назар орасида, афтидан, унча зиддият йўқ, чунки каротинлар ҳам, витамин К ҳам оралаб келадиган боғларга, яъни бир қўш боғдан кейин оддий боғ келадиган туташ боғларга эга моддалар бўлиб, уларда электронларнинг қайта тақсимилиши энергиянинг кам сарфланиши билан юзага чиқади.

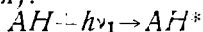
УЛЬТРАБИНАФША НУРЛАРНИНГ ТИРИК СИСТЕМАЛАРГА ТАЪСИРИ

Қуёшнинг ультрабинафша нурлари ер юзидаги барча тириклик, жумладан инсоннинг нормал ҳаёт фаолияти учун ҳам ҳал қилувчи аҳамиятга эга. Ультрабинафша нур спектри шартли равишда 3 соҳага бўлинади: 1) тўлқин узунлиги 180 дан 287 ммк гача бўлган соҳа, яъни қисқа тўлқинли нур соҳаси (бу нур оқсиллар билан липидларнинг структурасини ўзгартиради, бактерицид таъсир кўрсатади), 2) тўлқин узунлиги 275 ммк дан 320 ммк гача бўлган соҳа, яъни ўртача тўлқинли нур соҳаси (антирахитик таъсир кўрсатади, пигментлар ҳосил қилади, эпителий ҳосил бўлшини кучайтиради, регенерация процессларини яхшилайди). 3) тўлқин узунлиги 320 дан 400 ммк гача бўлган соҳа, яъни узун тўлқинли ультрабинафша нур соҳаси (кучсиз

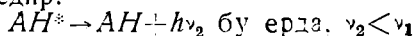
биологик таъсир кўрсатади, баъзи органик моддаларда люминесценцияга сабаб бўлади).

Ультрабинафша нур нуклеин кислоталар ва оқсиллар деструкциясига олиб келадиган фотобиологик реакцияларга сабаб бўлиши мумкин. Бундай фотобиологик реакциялар энди ультрабинафша нурнинг бевосита таъсирига боғлиқ бўлмайдиган иккиламчи ўзгаришларни ҳам келтириб чиқаради. Иккиламчи ўзгаришлар шунинг учун келиб чиқадики, ҳужайра ферментлари денатурацияланган оқсилни парчалайди, оқсил парчаланиши маҳсулотлари, жумладан гистамин тўпланиб боради. Парчаланиш маҳсулотлари нерв охирилариининг таъсирланишига сабаб бўлади, бу эса хилма-хил мураккаб рефлектор реакциялар бошланишига олиб келади. Етарлича интенсивликка эга бўлган ультрабинафша нур нуклеин кислоталардаги тимин асосларининг димеризацияга ҳамда азотли асосларнинг гидратацияга учрашига олиб боради. Ультрабинафша нурнинг оқсиллар ҳамда ароматик аминокислоталарга кўрсатадиган таъсир механизми Ю. А. Владимирова асарларида очиқ берилган. Фотохимиявий реакциялар тўғрисида Ю. А. Владимирова таклиф этган схемага мувофиқ, ультрабинафша нур оқсилга таъсир қилганда ароматик аминокислоталар (тирозин билан триптофан) парчаланишга учраб, ферментларнинг денатурацияланиши ҳамда инактивацияланишига олиб келади. Бу процесс кўйидаги босқичларга ўтади:

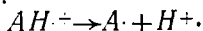
молекуласининг қўзғалиши, унинг қўзғалган ҳолатга ўтиши — ёруғлик кванти сочиб, яна қўзғалмаган ҳолатга ўтиб олиши (люминесценция).



Бу қайтар процессдир:

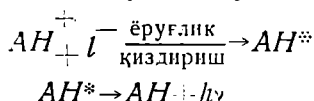


2. Фотоионланиш босқичи — аминокислотанинг қўзғалган молекуласи электрон йўқотиб (фотоионланиш), ўрни тўлмаган (компенсацияланмаган) мусбат заряд вужудга келади, яъни мусбат ион-радикал ҳосил бўлади, электрон атофдаги молекулалар, асосан сув молекулаларига ютилиб, сольватланади $AH^* \rightarrow AH^+ + e^-$. Ион-радикал эркин радикаллар ҳосил қилиб ҳамда протон ажратиб чиқариб, парчаланиши мумкин:



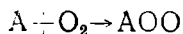
Бу процесслар жуда тез бўлиб ўтади ва импульсли фотондан фойдаланилган тақдирда ёқ кўйи температуралардагина текширилиши мумкин. Ион-радикал сольватлан-

ган электрон билан ёруғлик таъсири остида ёки қиздиришда қайта комбинацияланиши мумкин. Бунда қўзғалган молекула ҳосил бўлиб, ёруғлик кванти сочилади, шундан кейин молекула қўзғалмаган ҳолатга ўтади.

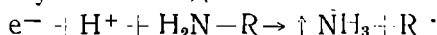


Бу процесс ёруғлик таъсири остида ўтаётган бўлса, фотоиндукцияланган люминесценция деб аталади, бордию у қиздириш таъсири остида ўтаётган бўлса, термолюминесценция дейилади.

3. Радикаллар ва сольватланган электрон реакцияси босқичи. Аминокислотанинг эркин радикали кислород билан биригиб, ароматик аминокислоталарнинг пероксид радикалини ҳосил қилади:



Эркин радикаллар қўшни оқсил группалари билан ўзаро таъсир қилади, бунинг натижасида NH_2 ва бошқа аминокислота радикали ажралиб чиқади, сенсбилизация процесси деб шунга айтилади:



4. Аминокислоталарнинг химиявий деструктив реакциялари босқичи. Ароматик аминокислоталарнинг пероксид радикаллари бир қанча реакциялардан ўтиб, захарли хоссаларга эга бўлган барқарор (стабил) маҳсулотлар ҳосил қилади. Қўшни оқсил молекулалари группалари билан юзага чиқувчи сенсбилизацияланган реакциялар оқсил макромолекулалари конфигурациясининг ўзгариши ҳамда фермент активлигининг йўқолишига олиб келади.

Ультрабинафша нур кучли бактерицид таъсирга эга, унинг бу таъсири бактерияларнинг репродукцияланиш лаёқатини сусайтириб қўйишга асосланган бўлиб, вирус ва бактериялардаги ДНК нинг айнишига боғлиқдир. Катта дозадаги ультрабинафша нурлар таъсир қилганида нуклеин кислоталардаги тимин асосларининг демеризацияга учраши ҳам, афтидан, шу нурларнинг мутаген таъсир кўрса тишига олиб боради.

Ультрабинафша нурларнинг кучсиз таъсири организмнинг умумий ва иммун реактивлигини кучайтиришини айтиб ўтиш керак. 7,8-дегидрохолестерин билан эргостериндан витамин D ҳосил бўлиш процессида ультрабинафша нур алоҳида аҳамиятга эга.

Терига нур таъсир этиши ҳалқадаги қўш боғнинг узил-лишига сабаб бўладики, бу — шу витаминнинг антираҳитик хоссалари юзига чиқишига олиб боради. Ультрабинафша нур тушиб туришига имкон бермайдиган шароитларда узоқ яшаш витамин D синтезининг сусайиб қолишига олиб келади, бунинг оқибатида фосфор-кальций алмашинуви издан чиқади. Ультрабинафша нур етишмаслиги, афтидан, тишлар кариесининг авж олишида каттагина роль ўйнайди, жароҳатлар ва синган суякларнинг битиб кетишини кенчиктиради ва ҳоказо.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Қайси квант сонлари атомдаги электронни таърифлаб беради?

2. Бор постулатлари.

3. Электрон қатлами қай тариқа тўлади?

4. Ёруғлик қай тариқа ютилади ва сочилади?

5. Ламберт—Бер қонуни нимадан иборат?

6. Фотобиологик процесс қандай босқичлардан ташкил топади?

7. Люминесценция, люминесценциянинг квант чиқиши.

8. Флуоресценциянинг фосфоресценциядан қандай фарқи бор?

9. Синглет ва триплет сатхлар нима?

10. Триплет сатх кий тариқа тўлади?

12. Биологик оксидланиш-қайтарилиш реакцияларининг квант механизми қандай?

13. Энергия миграцияси резонанс шаклининг квант механизми ва макроэргик фосфатлар ҳосил бўлишида бу шаклнинг роли қандай?

14. Энергия миграциясининг экситон назарияси.

15. Ультрабинафша нурнинг тирик тўқималарга таъсири.

16. Ультрабинафша нурнинг ароматик аминокислоталарга таъсиридаги босқичлар.

2 · Б О Б

БИОЛОГИК ПРОЦЕССЛАРДАГИ ХИМИЯВИЙ РЕАКЦИЯЛАР КИНЕТИКАСИ

Организмнинг ҳаёт-фаолияти учун мураккаб ферментатив реакциялар системаси катта аҳамиятга эга. Юксак молекуляр моддаларнинг шундай мураккаб синтези орга-

низда қилсан паст температурада (37°C) юзага чиқа оладик, ўлик табиатда бундай бўлиши мумкин эмас. Тиррик организмда бўлиб турадиган химиявий процессларнинг нечоғли мураккаблиги ва ўзаро боғланишини тушуниб етмоқ учун элементар реакциялар ва химиявий кинетика қонунилари тўғрисида тасаввурга эга бўлиш зарур.

Химиявий кинетика химиявий процесслар механизмларини вақт омилини ҳисобга олган ҳолда ўрганадиган фандир. Химиявий реакция тезлиги V маълум вақт ичида реакцияга киришган модда миқдори ΔC билан белгиланади:

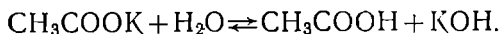
$$V = \frac{\Delta C}{\Delta t} .$$

Таъсир қилувчи массалар қонунига мувофиқ, химиявий реакциянинг тезлиги реакцияга киришувчи моддалар концентрацияси билан мазкур химиявий реакциянинг константасига боғлиқдир. Химиявий реакциялар тезлигини одатда шу константалар орқали таърифлаш расм бўлган. Тезлик константаси деб, реакцияга киришувчи моддалар концентрацияси бирга тенг бўлган пайтда ўтадиган реакция тезлигига айтилади.

ХИМИЯВИЙ РЕАКЦИЯЛАРНИНГ АСОСИЙ ТИПЛАРИ

Биологик объектларда кузатиладиган химиявий реакциялар молекулярлиги ва тартибига қараб классификацияланади. Молекулярлик элементар химиявий реакция актида иштирок этадиган молекулалар сонин билан белгиланади. 1, 2 ёки 3 молекула иштироки билан юзага чиқадиган реакциялар шунга яраша мономолекуляр, бимолекуляр ва тримолекуляр реакциялар деб аталади. Молекулалар ичида қайта группаланиш билан ўтадиган реакциялар

$(\text{Cl}_2 \rightarrow 2\text{Cl})$. шунингдек баъзи парчаланish реакциялари: $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$ мономолекуляр реакциялар жумласига киради. Бимолекуляр реакцияга ҳар қандай тузнинг гидролизланиш реакциясини мисол тариқасида келтириш мумкин:



Учтадан кўра кўпроқ зарранинг бир йўла тўқнаш келиш аҳтимоли ниҳоятда кам, шу муносабат билан учтадан ортиқроқ молекула иштироки билан юзага чиқадиган ре-

акция бир нечта босқичларда ўтади, унинг шу босқичларидан ҳар бири моно-, би- ёки тримолекуляр реакциялардан иборат бўлади. Тирик организмларда моно- ва бимолекуляр реакциялар ҳаммадан кўп учрайдиган реакциялардир.

Химиявий реакциянинг тезлиги реакцияга киришувчи битта модданинг концентрациясига боғлиқ бўлса, бундай реакция биринчи тартибдаги реакция деб аталади:

$$\frac{\Delta C}{\Delta t} = K_1 \cdot C_1$$

Бу тенглама, масалан, карбонат кислотанинг юқорида кўрсатиб ўтилган парчаланиш реакцияси тезлигининг боғланишини ифодалайди. Мономолекуляр реакцияларгина эмас, балки реакцияга киришувчи моддаларнинг бири ортиқча бўлиб, концентрацияси реакция тезлигини чеклаб қўймайдиган шароитларда ўтадиган реакциялар ҳам биринчи тартибдаги реакциялар жумласига кирилади. Масалан, мураккаб моддаларнинг сув муҳитида борадиган гидролитик парчаланиш тезлиги ҳамisha ортиқча миқдорда бўладиган сув концентрациясига боғлиқ эмас. Бундай реакциялар бимолекуляр реакциялардан бўлса ҳам, буларни биринчи тартибдаги реакциялар қаторига қўшиш мумкин. Бундай ҳолда эса ҳақиқатан организмда анча кўп учрайди.

Тезлиги реакцияга киришадиган икки модда концентрацияларининг кўпайтмасига пропорционал бўладиган реакцияларнинг тезлиги қуйидаги формула билан ифодаланади:

$$\frac{\Delta C}{\Delta t} = K_2 C_1 \cdot C_2$$

Тезлиги реакцияга киришувчи моддалар концентрациясига боғлиқ бўлмайдиган реакциялар нулинчи тартибдаги реакциялар деб аталади. Реакцияга киришувчи моддалар ортиқча бўладиган шароитларда фермент молекулаларининг иштироки билан юзага чиқадиган реакциялар одатда шу типда ўтади. Бу ҳолда реакция тезлиги реакцияга киришувчи моддалар концентрациясига боғлиқ бўлмасдан, балки эркин фермент молекулалари концентрациясига боғлиқ бўлади. Процесс ҳужайрада ўтиб, реакцияга киришувчи модда ҳужайра пардалари орқали кириб турадиган бўлса, моддалар ҳали кам бўладиган дастлабки пайтда реакция биринчи тартибдаги реакциялар типига ўтиши, фермент молекулаларининг ҳаммаси тўйинганидан кейин эса нулинчи тартибга айланиши мумкин.

Температура кўтарилганида химиявий реакция тезлиги кўп даражада ортиб боради. Чунки, температуранинг 10° кўтарилиши реакция тезлигининг 2—4 баравар ортишига сабаб бўлади. Температуранинг 10°га ўзгаришида кўриладиган солиштирма тезликлар нисбати реакция тезлигининг температура коэффициенти деб аталади:

$$Q_{10} = \frac{K_{t^{\circ}+10}}{K_{t^{\circ}}}$$

бу ерда $K_{t^{\circ}}$ — t° температурадаги тезлик константаси, $K_{t^{\circ}+10}$ — температура 10°га кўтарилганда тезлик константаси.

Коэффициент қийматининг паст (1,5 гача) бўлиши физик процесслар (масалан, диффузия процесслари)га хarakterли эканлиги аниқланган. 3 га тенг ёки бундан кўра ортиқроқ бўладиган бирмунча юқори коэффициентлар химиявий реакциялар бўлаётганига алоқадор кўрсаткич ҳисобланади.

Биологик процесслар муайян температуралар доирасидагина юзага чиқиши мумкин. Шу доираларда процессларнинг тезлиги температурага кўп даражада боғлиқ бўлади. Температуранинг кўтарилиши биологик реакциялар тезлигининг бир қадар ортиб бориб, маълум бир оптимал температурада энг катта миқдорга етишига сабаб бўлади. Температуранинг янада кўтарилиб бориши реакция тезлигининг пасайиб кетишига олиб келади ва мазкур реакция учун максимал ҳисобланадиган маълум бир температурада реакция тўхтайдн.

Бундан химиявий реакция тезлигининг кенг доирадаги температурага нечоғли боғлиқлигини характерлаш учун Q_{10} коэффициентидан фойдаланиб бўлмайди, чунки ҳатто бир хилдаги химиявий реакция учун ҳам бу коэффициент доимий миқдор бўла олмайди, деган хулоса келиб чиқади. Температура кўтарилиб борганида бу коэффициент анча тез пасаяди. Шу муносабат билан химиявий реакция тезлигининг температурага нечоғли боғлиқлигини характерловчи кўрсаткич тариқасида реакциянинг активланиш энергияси E олинади ва у Аррениус тенгламасига мувофиқ аниқланади.

Кинетик назарияга мувофиқ, химиявий реакция тезлиги молекулаларнинг мазкур вақт оралигида бўлиб ўтади-

ган эффектив тўқнашувлари сони билан белгиланади. Реакцияга киришувчи молекулалар ўртасида бўладиган қанчадан-қанча тўқнашувларнинг арзimas қисмигина чиндан ҳам уларнинг химиявий ўзаро таъсир қилишига олиб келиши оддийгина ҳисобдан маълум бўлиб қолади. Тўқнашувларнинг ҳаммаси ҳам химиявий боғлар ҳосил бўлиши ёки уларнинг узилиши билан тугалланавермайди. Реакцияга киришган моддаларда ҳар хил тезлик билан ҳаракатланадиган, демак ҳар хил кинетик энергияга эга бўладиган молекулалар ҳамиша бўлади. Ўзаро итарилиш кучларини енгилш учун етарли энергияга эга бўлган молекулаларгина химиявий ўзгаришга учрайди. Мана шу энергия реакциянинг активланиш энергиясига расо мос келадиган маълум бир E даражадан кам бўлмаслиги керак. Сабаби шуки, муайян миқдорда ортиқча кинетик энергия бўлгандагина пккита молекуланинг тўқнашуви атомларнинг қайтадан группаланиши учун зарур бўладиган етарли деформацияни келтириб чиқаради.

Тезлик константаси, активланиш энергияси E ва абсолют температура T ўртасидаги миқдорий муносабат Аррениус тенгламаси билан белгиланади:

$$\frac{1}{\Delta T} = \frac{E}{RT^2},$$

бу ерда R — газ доимийси; k — тезлик константаси. T_1 дан T_2 га ўтганда k қиймати қуйидаги шаклда ёзиш мумкин:

$$\lg \frac{k_2}{k_1} = \frac{E}{2.3R} \left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2} \right)$$

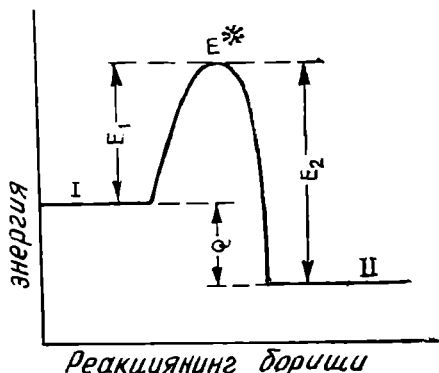
Активланиш энергияси E ни аниқлаш учун шу тенгламадан фойдаланса бўлади. Бунинг учун химиявий реакция тезлигининг маълум бир температуралар интервалидаги константаси аниқланади ва $\lg k$ нинг $1/T$ га боғлиқлигини ифодалайдиган график тузилиб, бу графикдаги ординаталар ўқига $\lg k$ қиймати, абсциссалар ўқига эса $1/T$ — бояги константа аниқланган абсолют температурага тескари миқдор қўйилади. Одатда тўғри чизиқ ҳосил бўлади. Тўғри чизиқ оғиш бурчагининг тангенсига қараб E миқдорини, демак активланиш энергияси E ни аниқлаш мумкин.

4-расмда: I — молекулалар энергиясининг реакциядан олдинги ўртача даражаси, II — молекулалар энергиясининг реакциядан кейинги ўртача даражаси ва E^* — активлашган ҳолатдаги молекулаларнинг энергетик даражаси кўрсатил-

ган. Реакция тезлиги энергетик барьерни енгиш учун етар-
ли энергияга эга молекулалар миқдорига боглиқ бўлади.

Бироқ биологик системалар учун Аррениус тенгламаси-
ни жуда чекланган ҳолларда татбиқ этиш мумкин. $\lg k$ нинг
 $1/T$ га боглиқлиги графигини тузишда Аррениус тенглама-
сига кўра олдиндан

келиб чиқадиган
тўғри чизик ўрнига
биологик система-
лар учун максимум-
ли эгри чизик оли-
нади. Бу — биоло-
гик катализаторлар-
нинг табиатига бог-
лиқ. Температура
кўтарилиб боргани-
да оқсил моддалар-
нинг тузилиши ўзга-
радики, бу фер-
мент активлигининг
ўзгаришига олиб ке-
лади.



4-расм. Активация энергияси.

Бундан ташқари, активланиш энергиясини экспери-
ментал йўл билан аниқлаш учун маълум температура ин-
тервалидаги реакция тезлигини ўлчаш керак бўлади, ҳол-
буки шу температуралар диапазонида оқсил катализатор-
лар ишдан чиқиб туради ва уларнинг нечоғли ишдан чи-
қишини аниқлаш ҳам қийин бўлади.

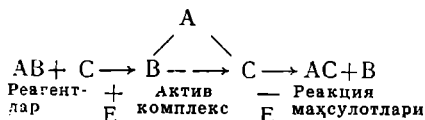
Эритроцитларнинг аммиак ва гемолитик заҳарлар таъ-
сирида гемолизланиши гемоглобиннинг қиздирилганда
ивиб қолиш реакциялари учун, юрак ритмининг ўзгариш
реакциялари ва бошқалар учун анча мос қийматлар
топилади. Талайгина физиологик процесслар учун, жум-
ладан ҳужайраларнинг бўлиниш тезлиги, нерв импуль-
сини ўтказиш тезлиги, турли ҳайвонларда *in vivo* карбонат
ангидрид газини ҳосил бўлиши, кислород ютилиши ва бош-
қаларнинг тезлиги учун активланиш энергияси аниқлан-
ган.

АКТИВ КОМПЛЕКС

Амалда рўй берадиган реакциялар оралиқ босқич юза-
га келиши билан боглиқ бўлади, мана шу босқич вақтида
реакцияга киришадиган молекулалар бир-бирига яқинла-
шади, уларнинг шу тариқа яқинлашуви учун итариш кучи

ларини енгишга кетадиган энергия сарфланади. Натижада энергетик жиҳатдан бир-бири билан боғланган молекулалардан иборат актив комплекс ҳосил бўлади. Актив комплекснинг ҳосил бўлиши шу реакциянинг активланиш энергиясига мос келадиган энергетик даражасининг ошиши билан ўтади. Актив комплекснинг энергетик барьерни енгиши натижасида реакцияга киришувчи молекулалар қайтадан группаланиб, мазкур реакциянинг охирги маҳсулотларини ҳосил қилади.

Чунончи, $AB + C \rightarrow AC + B$ типдаги ўрин алмашинув реакцияси, қуйида схема тарзида кўрсатилганидек, актив комплекс ҳосил бўлиши билан юзага чиқади.



Ана шундай реакция боришида энергия қайтадан тақсимланади. Актив комплекс ҳосил бўлиши активланиш энергияси (+E) билан ортиши билан ўтса, унинг емирилиши шу энергия (-E) сарфланиши билан ўтади.

БИОЛОГИК РЕАКЦИЯЛАРДАГИ ФЕРМЕНТАТИВ КАТАЛИЗНИНГ АХАМИЙОТИ

Тирик организмларда моддалар алмашинуви бўла олинсини таъминлаб берадиган муҳим омил ферментлар деб аталадиган махсус биологик катализаторлар борлигидир. Ферментлар — оқсил табиатли мураккаб моддалардир. Оқсил компоненти субстратни қулай ҳолатда сақлаб турадиган ўзига хос қисқич бўлиб хизмат қилса, кофермент ўз навбатида уни ишлаб, зарур химиявий реакцияларни юзага чиқаради. Зарурат туғилганида кофермент системага энергия беради ёки ортиқча энергияни олиб қўяди. Кўпчилик ҳолларда коферментлар ўз структурасида оралаб келадиган боғлари (структур формулаларда булар навбатлашиб турадиган қўш ва якка, яъни оддий боғлар кўринишида белгиланади) бор молекулалардан иборат бўлади. Оралаб келадиган боғлар шу билан фарқ қиладики, бу ўринда кўчиб ўтиши учун кам миқдорда энергия сарфлашни талаб этувчи делокаллашган электронлар йигилган бўлади. Бундай энергиянинг фақат ўзи сарфланадиган жойда келиб чиқиши шарт эмас, мутлақо. Баъзан у химиявий ре-

акция жойига етиб келгунча оралаб келадиган боғлар занжири бўйлаб анча кўчиб юради.

Каталитик реакцияларда ферментнинг фақат бир қисми — актив маркази иштирок этади, унинг шу қисми оддий ферментларда аминокислота қолдиқларидан иборат бўлса, мураккаб ферментларда таркибда металл атомлари ва органик молекулалар бўладиган оқсилмас компонентлардан иборат бўлади.

Фермент билан субстрат комплекси ҳосил бўлганида ферментлар билан органик молекулалар ўртасида ҳар хил боғлар: координацион боғлар (металлар — мис, темир, кобальт иштироки билан), ички комплекс боғлар (металлнинг субстрат қутбий группаси билан ҳосил қилган қисқичбақа панжасига ўхшаган бирикмалари), электростатик боғлар (масалан, мусбат зарядланган субстрат маркази билан манфий зарядланган фермент карбоксил группаси ўртасида) вужудга келиши мумкин.

Баландининг мультиплет назариясига мувофиқ, катализаторнинг актив молекулалари субстратнинг катализланувчи молекулаларига стерик жиҳатдан мос келиш хоссасига эга. Атомларнинг жойлашуви ва актив марказдаги атомлараро масофалар субстрат молекуласи геометриясига мувофиқ келадиган бўлса, ана шу ҳолдагина субстрат молекуласи катализаторда адсорбцияланиши мумкин.

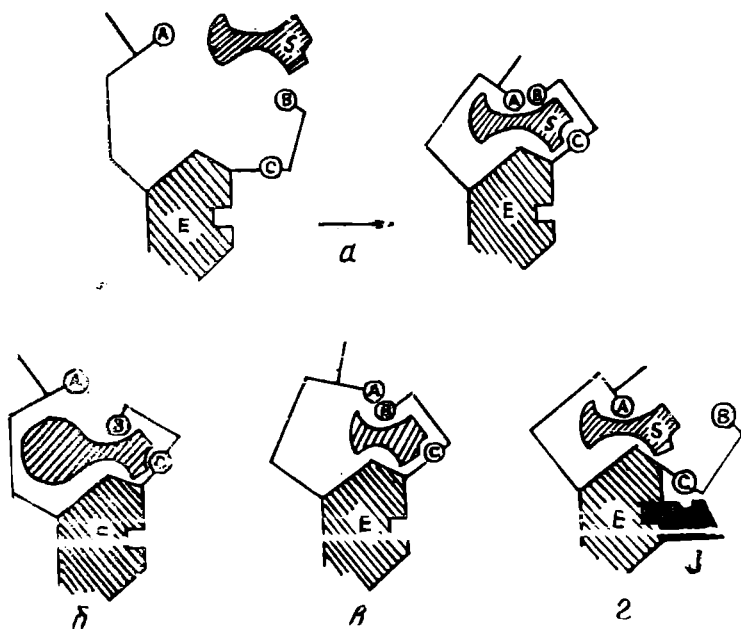
Ҳозирги вақтда ферментларнинг таъсир механизмини тушунтириб берадиган моделларнинг кўпроқ тан олингани Кошланд томонидан таклиф этилган моделдир. Тирик организмда олдиндан тайёр конфигурацияга эга бўлган ферментлар мавжуд бўлмай, балки субстрат молекуласи ферментга яқинлашиб борган сайин адекват фермент конфигурацияси пайдо бўлиб боради. Субстратнинг ферментга яқинлашиб бориши катализланадиган группаларнинг субстрат томонидан оқсил геометриясида юзага келтириладиган ўзгаришларга яраша ўзгариб қолишига сабаб бўлади.

5-расм, *а* да нормал субстрат ва каталитик группаси (С) S субстрат билан маҳкам алоқага киришадиган фермент тасвирланган.

5-расм, *б* ва *в* да группалари бир қадар чўзиқ моддалар фермент билан ўзаро таъсир қилганида шу мувофиқликнинг издан чиқиши тасвирланган.

5-расм, *г* ингибитор, яъни фермент таъсирини сусайтириб қўядиган модданинг таъсир механизмини кўрсатади.

Ферментатив катализ тезлиги бир қанча омилларга: активаторлар, ингибиторлар, металл ионлари, муҳитдаги рН, босим, температурага боғлиқдир. Шу муносабат билан



5-расм. Кошланд модели (изоҳи текстда).

Биологик системаларда ферментларнинг активлиги жуда кенг доирада ўзгариши мумкин. Бу — организмнинг нормал ҳаёт фаолияти учун жуда катта аҳамиятга эга.

БИОХИМИЯВИЙ ПРОЦЕССЛАРНИНГ ТҲР-ХИЛЛАРИ

Организмда моддалар алмашинуви ҳар хил мураккаб химиявий процессларнинг мажмуаси тариқасида ўтадики, буларни оддийгина химиявий реакциялар деб, тезлигини таъсир этувчи массалар қондасига мувофиқ ҳисоблаб чиқса бўладиган реакциялар йигиндиси деб тасаввур қилиш анча қийин. Энг кўп тарқалган кинетик процесслар кетма-кет, параллел, циклик, автокаталитик ва занжирли реакциялардир.

Кетма-кет процесс деб, бир модданинг бирин-кетин бошқа моддага айланишига олиб борадиган процессни айтиш мумкин. Бу процессни қуйидагича тасаввур қилса

бўлади: $A \rightarrow B \rightleftharpoons C \rightleftharpoons D$ ва ҳоказо, бу ерда А, В, С, D... процесснинг айрим босқичлари. Бунга мисол тариқасида гликоген гидролизини келтириш мумкин, бу гидролиз процесси дастлабки полисахарид молекуласидан глюкоза қолдигининг бирин-кетин биттадан ажралиб чиқиши билан ўтади.

Процессни белгилаб берадиган реакция энг кичик тезлик билан борадиган реакция бўлиб, бутун процесснинг охирги тезлиги шу реакциянинг ўтишига боғлиқ. Процесснинг охирги тезлиги деганда охирги маҳсулотларининг ҳосил бўлиш тезлиги тушунилади.

Процессда кўпинча энг кам тезлик билан ўтадиган биринчи ёки нулинчи тартибдаги реакция белгиловчи реакция бўлади.

Параллел процесслар деб, бир хилдаги дастлабки моддалардан қуйидаги схемага мувофиқ пировард натижада ҳар хил охирги маҳсулотлар ҳосил бўлишига олиб келадиган процессларга айтилади:



В ва D реакциялар охирги маҳсулотлари миқдорининг нисбати шу реакциялар тезлигининг константалари (K ва K_D) билан белгиланади:

$$\frac{C_B}{C_D} = \frac{K_B}{K_D}$$

Бу типдаги процессларга мисол тариқасида бензоат кислотанинг организмда қай тариқа ўзгариши устида Брей ва Уайт ўтказган кузатувларни келтириш мумкин. Кичик дозаларда бензоат кислота гликокол билан ўзаро таъсир қилиши натижасида гиппурат кислотага ёки глюкуронат кислота билан ўзаро таъсир қилиш ҳисобига глюкуронидга айланиши мумкин. Бу реакцияларнинг иккаласи ҳам биринчи тартибдаги реакциялар сингари ўтади. Бироқ, организмга кўпроқ бензоат кислота юбориладиган бўлса, шунда фақат гиппурат кислота пайдо бўлади, чунки гликокол билан ўзаро таъсир тезлигининг константаси глюкуронид билан ўзаро таъсир қилиш тезлиги константасига қараганда анча ортиқдир. Гликокол билан ўзаро таъсирлашув реакцияси бензоат кислотанинг маълум бир критик концентрациясидан бошлаб нулинчи тартибдаги реакция бўлиб қолади ва бунда глюкурониднинг тўпланиш процесси устунлик қилиб, шунда шу модда концентрацияси ортади.

Ди- ва трикарбон кислоталар цикли (Кребснинг лимон цикли), мочеви́на ҳосил бўлишининг орнитин цикли, юқори ёғ кислоталари β-оксидланишининг бир оборотида биттадан β-углерод атоми оксидланиб, ацетилкоэнзим А ҳосил бўлишига олиб борадиган циклик процесс сингари циклик процесслар моддалар алмашинувининг қизиқ хусусиятларидир. Битта фермент молекуласи бир қанча субстрат молекулаларининг ўзгаришига сабаб бўлади. Циклларнинг афзаллиги шундаки, организмда кам миқдорда бўладиган метаболитлар буларда ҳаммадан кўра тежаб ишлатилади. Чунончи, 1—2 мг тиамин билан рибофлавин ва 10—12 мг никотинат кислота суткасига 400 г углевод, 70 г ёғ ва 100 г оқсилларнинг ўзгаришга учрашини таъминлаб бера олади.

Циклик процессларда лоақал битта қайтмас босқич бўлади, бу циклнинг муайян бир йўналишда айланиб туришини таъминлаб беради. Кребснинг лимон циклида CO_2 ҳосил бўлиши ана шундай босқич ҳисобланади. Циклнинг айланиш тезлиги реакцияга киришувчи дастлабки моддаларнинг стационар концентрацияларигагина боғлиқ эмас. Циклнинг баъзи оралиқ моддалари шу циклнинг ўзида ҳосил бўлишдан ташқари, бошқа баъзи моддалар ҳисобига ҳам ҳосил бўлиши мумкинки, бу — циклнинг умумини айланиш тезлигини анча аниқ бошқариб туришга имкон беради. Масалан, Кребс циклида фумарат кислота оқсилларнинг ҳосил бўлишига каталитик таъсир кўрсатади, яъни кислотадан ҳосил бўлади.

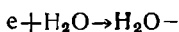
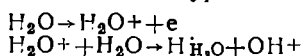
Реакциянинг ўзида ҳосил бўладиган маҳсулотлар катализатор ролини бажарадиган химиявий процесслар ҳам бор. Бундай химиявий процесслар автокаталитик процесслар деб аталади. Агар а модда автокаталитик процесс йўли билан b моддага айланадиган бўлса, у ҳолда реакция тезлиги реакцияда ҳосил бўладиган охирги маҳсулотларга боғлиқ бўлади, яъни

$$\frac{\Delta b}{\Delta t} = K_a \cdot b$$

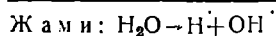
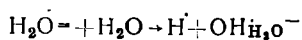
Автокаталитик реакциялар ўз-ўзидан тезлашиб боради. Булар учун реакциянинг охирги маҳсулотлари ҳали арзimas даражада бўлиб турадиган инкубацион давр характерлидир, инкубацион даврдан кейин химиявий ўзгариш тезлиги жадал суръатда ортиб борадиган давр бошланади. Автокаталитик реакцияга мисол тариқасида пепсиноген-

нинг янгидан ҳосил бўлиб турадиган пепсин молекулалари томонидан катализланадиган пепсинга айланиш реакцияси-ни келтириб ўтса бўлади.

Реакциянинг охирги маҳсулотларидан ҳам, оралиқ маҳсулотларидан ҳам катализланиб борадиган занжирли реакциялар алоҳида диққатга сазовордир. Ионлаштирувчи радиация ва протоплазма заҳарларининг таъсир механизми асосида, афтидан, ана шу реакциялар ётади. Бу реакциялар аввал бирмунча активланишга муҳтож бўлади, уларнинг шу тариқа активланиши жуфтлашмаган электронлари бўлган актив бирикмалар ҳосил бўлиши ҳисобига боради. Занжирли реакциялар одатда юксак активланиш энергиясига эга бўлиб, бу энергия процесснинг тез авж олиб боришини қийинлаштириб қўяди. Бироқ занжирли механизм мавжудлиги процесснинг анча тезлашувига олиб келади. Кўпчилик ҳолларда, занжир эркин радикаллар ҳосил бўлиши ҳисобига вужудга келади, бундай радикаллар, масалан, ионлаштирувчи радиация таъсир этганида пайдо бўлади. Дағал гамма-нур кванти сув молекуласига келиб урилганида ундан электрон ўриб чиқарилади:



(яъни гидратацияда парчаланиш).



Процесснинг юқорида келтирилган схемасида жуфтлашмаган электронларга эга бўлган эркин радикаллар нуқталар билан белгиланган.

Эркин радикаллар кўп миқдорда ҳосил бўлганида уларнинг қайтадан комбинацияланиш эҳтимоли ортиб боради, бу — барқарор бирикмалар ҳосил бўлиши билан тугалланади, ортиқча энергия эса иссиқлик кўринишида сочилиб кетади. Бу процесс занжирнинг узилиб қолишига олиб келиши мумкин.

Шундай қилиб, ҳар қандай занжирли процессда занжир ҳосил қиладиган, уни давом эттирадиган реакциялар ва занжирнинг узилиш реакцияси энг характерли босқичлар ҳисобланади. Бутун процесснинг тезлиги ҳосил бўладиган эркин радикаллар миқдори ва парчаланиб кетадиган радикаллар миқдори нисбати билан белгиланади. Бундан, таркибида эркин радикаллар бор моддаларни қўшиш ёки ана

шундай оралиқ бирикмаларни ҳам пайдо қила оладиган баъзи физик омилларни таъсир эттириш йўли билан занжирли процесснинг авж олиб бориш тезлигига таъсир кўрсатиш мумкин деган хулоса келиб чиқади. Реакцияга киришадиган аралашмага эркин радикаллар билан ўзаро таъсир қилиб, занжирнинг ёйилиб боришини давом эттира олмайдиган инерт моддалар ҳосил қилувчи баъзи моддаларни қўшиш мумкин. Ана шундай моддалар занжирли процесс ингибиторлари номини олди. Ингибиторлар таъсир этганда занжирли реакция тўхтаб қолади.

Занжирли процесснинг қандай бўлмасин бирор босқичда реакцияга киришиб бўлган битта ионга занжирни мустақил ҳолда ёйиб бора оладиган иккита ва ундан кўра кўпроқ эркин радикаллар ҳосил бўлса, бу ҳолда занжирнинг тармоқланиши содир бўлади.

Баъзи патологик процесслар, афтидан, ана шундай занжирли механизмларга асосланган. Масалан, ионлаштирувчи радиациянинг ўлдирадиган дозаси таъсир этганидан кейин организм дарров ўлиб қолмасдан, балки занжирли процесс авж олиши учун кифоя қиларли бирмунча вақтдан кейин ўлади. Бу процесс учун активланиш энергияси қийматининг юқори ($20-40$ ккал/моль) бўлиши, юзата билан организмнинг ҳужайра дозалар процентининг юксаклиги (10^3-10^7) ва процесснинг ингибиторлар таъсирида тўхташи мумкинлиги характерлидир. Акад. Н. М. Эмануэль тахминича, шундан кўнраётганда, ингибиторларнинг таъсири

бу процесснинг мумкин.

Иммунитет пайдо бўлиши занжирли реакцияларга боғлиқ эканлигини кўрсатадиган далиллар бор. Антигенлар юборилганидан кейин 3 кундан 3—4 ҳафтагача давом этадиган инкубацион давр кузатилади. Инкубацион даврдан кейин антителолар титри ортиб борадиган экспоненциал фаза бошланиб, кейин бу фаза антителолар синтезининг тўхтаб қолиши билан алмашинади. Антителолар синтези нима сабабдан тўхтаб қолишини айтиш ҳозирча қийин, лекин шундай бўлмаганида эди, иммун оқсил — антителолар қондаги оқсилларнинг ҳаммасини сиқиб чиқарган бўлур эди. Иммун процесслар учун ҳам активланиш энергияси қийматининг юқори — 40 ккал/моль бўлиши характерлидир.

Кичик концентрацияларда ҳам жуда хавфли бўладиган протоплазматик заҳарлар (илон заҳарлари, иприт, люизит) таъсир этганда ҳам занжирли процессларга ўхшаб кетадиган умумий хусусиятлар топилган. Занжирли процесс-

нинг характерли босқичларини: инкубацион даври, процесснинг ўз-ўзидан тезлашуви ва занжирнинг узилиш босқичини бу ўринда ҳам алоҳида кўрсатиб берса бўлади. Н. М. Эмануэль пропиогаллатнинг кўзойнакли илон заҳарига ингибитор таъсир кўрсатишини топди, бу модда занжирли реакциянинг авж олишига йўл қўймасдан, ингибитор тариқасида таъсир қилади.

БИОХИМИЯВИЙ РЕАКЦИЯЛАР ТҶРИ

Моддалар алмашинуви процесслари асосида бир-бири билан муайян тарзда боғланган мураккаб реакциялар: чиқиқли, тармоқланган ва циклик реакциялар тўри ётади.

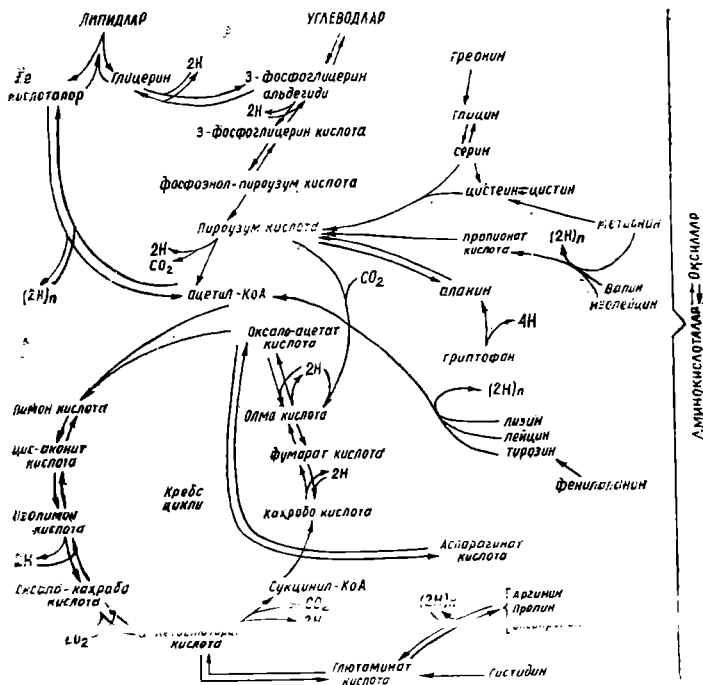
Реакциялар йиғиндисидан юзага келадиган ана шундай тўр моддалар алмашинувидаги барча процессларнинг ўзаро боғланишини белгилайди ва ўзгариб турадиган ички ҳамда ташқи муҳит шарт-шароитларига бу процессларнинг аниқ мослашиб бора олиши учун имкон яратади. Бу б-расмда айниқса яққол кўриниб турибди, ўша расмда реакцияларни бир-бири билан боғлаб, углеводлар, ёғлар, оқсиллар, органик кислоталар ва фосфорли бирикмалар алмашинувининг бир-бирига чатишиб кетишини таъминлаб берадиган асосий чорраха йўллари тасвирланган.

Гликолиз, Кребснинг лимон цикли процесслари, ҳар хил турдаги оксидланишларда пирозум кислотадан ҳосил бўладиган охириги маҳсулотларга боровчи кўпдан-кўп тармоқлар, шунингдек аминокислоталарнинг аланин, глютаминат ва аспарагинат кислота орқали алмашинуви, ёғларнинг ацетилкоэнзим А ва ёғ кислоталари орқали алмашинуви, органик кислоталарнинг Кребс цикли орқали алмашинуви ва бошқаларни кўрсатиб ўтиш кифоя.

Организмда барча моддалар узлуксиз ўзгаришларга учраб туради ва уларнинг ҳаммаси қандай бўлмасин бирор йўл билан моддалар алмашинувининг мана шу тўрига қўшилиб боради. Умуман олганда, бутун тўр очиқ термодинамик системани ҳосил қилади, бу системага ташқи муҳитдан моддалар кириб, унда ҳар хил химиявий ўзгаришларга учрайди ва алмашинувининг охириги маҳсулотлари кўринишида ташқи муҳитга чиқиб кетади.

Очиқ системанинг бир қанча қизиқ хусусиятлари бор.

Аввало химиявий ўзгаришларнинг икки босқичи ўртасидаги мураккаб реакциялар тўрида, худди темир йўл тармоқларининг ҳар хил йўллари билан марказлар ўртасида боғланадиган алоқа сингарин, биттадан ортиқроқ реак-



Боглиқлигини кўрсатадиган схема (моддалар алмашинуви реакциялари түрү).

ция йўли бўлиши мумкинлигини айтиб ўтиш керак. Альтернатив реакция йўлларининг борлиги биологик жиҳатдан катта аҳамиятга эга ва маълумки, кенг тарқалган биохимиявий ҳодиса бўлиб, моддалар алмашинувида муҳим ўрин тутadi. Масалан, глюкоза-6-фосфатдан 3-фосфоглицерин альдегидга гликолиз йўли билан ҳам, пентозофосфат цикли йўли билан ҳам келиш мумкин. Бироқ мана шу турли йўллар, худди темир йўлнинг ҳар хил тармоқлари сингари, ҳар хил эффективликка эга бўлади. Параллел процессларни баён этганимизда реакциянинг ҳар қайси йўналишида ҳосил бўладиган моддалар миқдори шу реакция тезликлари константалари сингари нисбатда бўлади деб айтиб ўтган эдик. Шу муносабат билан қайси йўлдан борилганда мазкур шаронларда реакция ҳаммадан катта тезлик билан авж оладиган бўлса, организмдаги метабо-

лик реакцияларнинг авж олишида ўша йўл ҳаммадан катта аҳамиятга эга бўлиб қолади. Организмдаги процесс тезлигини аниқлаш учун энг катта тезликдаги реакция йўлини танлашнинг шу принципини Хиншельвуд такдиф этган.

СТАЦИОНАР ҲОЛАТ

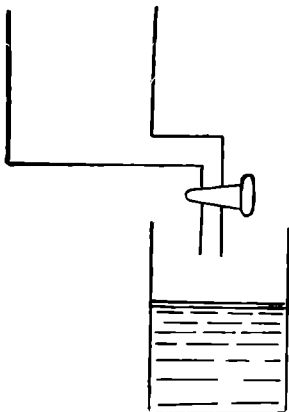
Очиқ системада биохимиявий реакциялар тўрининг энг муҳим ҳолати вақт узра параметрлар доимийлигини, яъни ҳолатнинг стационарлигини сақлашдир. Бунга системадаги ҳар бир компонент учун моддаларнинг кириб туриши, чиқарилиши ва ўзгаришларга учраши билан алоқадор барча процессларнинг ўзаро компенсацияланиши йўли билан эришилади. Ана шунинг натижасида система барча компонентларининг параметрлари ҳаммаша бир хил даражада туради.

Муайян стационар ҳолатнинг қарор топиши барча тезликлар ва химиявий реакциялар константалари билан моддаларни ҳужайра мембраналари орқали ўтказиш константаларининг ўзаро бирга қўшилиши йўли билан таъминланади. Динамик системанинг стационар ҳолати, химиявий мувозанатдан фарқ қилиб, дастлабки моддалар концентрациясига боғлиқ бўлмайди. Ёпиқ системанинг очиқ системадан муҳим фарқларидан бири ана шу, чунки ёпиқ системада моддаларнинг мувозанат концентрациялари дастлабки концентрацияларга боғлиқ бўлади. Стационар ҳолатда ташқи муҳит билан моддалар алмашилиб туриши ҳисобга концентрациялар дастлабки даражадан қатъи назар ҳаммаша бир хил бўлиб қолаверади.

Катализатор қўшиш тўғри реакцияни ҳам, тескари реакцияни ҳам бир хилда тезлаштиради-ю, лекин уларнинг нисбатини ўзгартирмайди, яъни мувозанат константаларини силжитмайди. Бироқ бунда, табиийки, моддаларнинг стационар концентрациялари ўзгариб қолади.

Стационар ҳолат йиғинди процесснинг доимий тезликда ўтиши, биохимиявий реакцияларда охириги маҳсулотларнинг доимий тезликда ҳосил бўлиши билан характерланади (1-жадвал).

Динамик система стационар ҳолатини характерлаш учун уни ёпиқ системадаги химиявий мувозанат билан солиштириб кўрамиз.



7-расм. Туташ системадаги суюқлиқнинг мувозанат ҳолати.

Мана шу иккала ҳолатнинг фарқини бир идишдан иккинчисига суюқлиқ оқиб чиқиш мисолида (Бертон модели) кўрсатиб бериш мумкин. Суюқлиқнинг оқиш химиявий реакциянинг боришини тасвирлайди. Система туташ, берк бўлса, яъни суюқлиқ идишларга ташқаридан тушмайдиган ва ташқарига оқиб чиқиб кетмайдиган бўлса, унинг ҳаммаси устки идишдан пастки идишга жўмракнинг очилиш катталиги билан белгиланувчи тезликда оқиб тушади ва маълум вақтдан кейин мувозанат вужудга келади (7-расм). Пастки

идишдаги суюқлиқ сатҳи ўзгармайди, чунки унга суюқлиқ қуйилмайди.

1 - жа д в а л

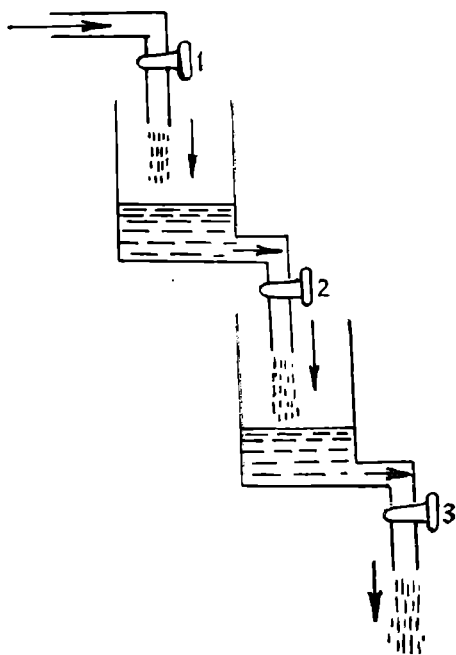
Динамик система стационар ҳолатини химиявий мувозанат билан солиштириш

Химиявий мувозанат	Стационар ҳолат
1. Ёпиқ система, системага моддалар оқиб келмайди 2. Тўғри реакция тезлиги тескари реакция тезлигига тенг: $V_1 = V_2$ $A + B \xrightleftharpoons[V_2]{V_1} C + D$ 3. Реакция тезлиги реакцияга киришувчи моддаларнинг дастлабки концентрацияларига боғлиқ	1. Очiq система, системага моддалар тинмай оқиб келиб, реакция маҳсулотлари тинмай чиқариб турилади. 2. Тўғри реакция тезлиги моддаларнинг тушиши ва чиқарилиши ҳисобига тескари реакция тезлигидан ҳамisha катта бўлади: $V_1 > V_2$ $A + B \xrightarrow[V_2]{V_1} C + D$ 3. Химиявий реакция тезлиги бошланғич концентрацияларга боғлиқ бўлмайди-ю, лекин стационар концентрацияларнинг тинмай янги моддалар тушиб туриши ҳисобига доим бир хилда туриши аҳамиятга эга бўлади

Химиявий мувозанат	Стационар ҳолат
4. Системадаги эркин энергия нолга тенг $\Delta F = 0$ 5. Катализатор реакцияга қиришувчи моддалар инсбатини ўзгартирмайди	4. Системадаги эркин энергия нолдан фарқ қилади ва доимий қийматини сақлаб қолади $\Delta F = \text{const}$ 5. Катализатор процесслар тезлигига таъсир кўрсатиб, стационар концентрацияларни ўзгартиради

Агар система очиқ бўлса, бу ҳолда устки ва пастки идишлардаги суюқлиқ мувозанатга тўғри келмайдиган маълум бир сатҳда туриб қолади (8-расм). Системага моддаларнинг тушиши ва чиқарилишини чеклайдиган 1 ва 3 жўмраклар моддаларнинг кўчиш константаларини, 2 жўмрак химиявий реакция константасини моделлайди. У очиқ системадаги химиявий реакция тезлигига таъсир кўрсатадиган катализаторга ўхшаб кетади. Катализатор концентрацияси ўзгарганида (жўмрак буралганида) суюқлиқ сатҳлари бошқача бўлиб қоладики, бу янги стационар ҳолатни вужудга келтиради.

Стационар ҳолат сатҳи, яъни даражаси кўп даражада ўзгариб туради. Ташқи ва ички шарт-шароитларга қараб ҳар қандай очиқ система, жумладан одам организм ҳам, турли сатҳдаги стационар ҳолатга (тинчлик, иш ҳолати, ўсиш процесслари ҳолати ва бошқаларга) ўтиб туриши мумкин.



8-расм. Очиқ идишлар система-
сидаги суюқлиқнинг стационар
ҳолати.

Одам меҳнат шаронтиларини, турар жойини ўзгартирадиган бўлса, мана шу ҳолларнинг ҳаммасида ҳам стационар ҳолат ўзгариб бир даражадан бошқасига ўтади. Оксидланиш процесслари тезлигининг ўзгариши мисолида ана шундай ўзгаришни кузатиш мумкин. Бир стационар даражадан бошқасига ўтилганда шу иккинчи янги даража системада дарров қарор топа қолмайди. Одатда аввалига системанинг стационар ҳолати ўзгариб қолган ташқи ва ички муҳитлар шаронтига яраша зарур даражадан ё юқори, ё паст бўлиб туради. Жисмоний ишнинг бошида ва ундан кейин артериал қон босими даражасининг динамик равишда ўзгаришлари бунга мисол бўла олади. Бир стационар ҳолатдан иккинчисига ўтиш ҳар хил тарзда бориши мумкин. Бир ҳолатдан иккинчи ҳолатга ўтишнинг учта асосий типини ажратса бўлади, булар 9-расмда кўрсатилган.

1 — «ортиқча ўзгариш» билан ўтиш. Ўтишнинг бу типини асосан ёш одамларда кўрилади. Бу ўринда қўзғалиш процесслари «чайқалиш» қонунига мувофиқ боради. Ўз-ўзича бошқарилишдан битта реакция тушиб қолиши натижасида ана шундай «чайқалиш» таъминланиши мумкин. Система бирмунча юқорироқ даражага мослашади ва барча процессларнинг тезлиги бир қадар ортади.

2 — «экспоненциал яқинлашув» типини бунича ўтиш, ўтишнинг энг тежамли типидир. Система ҳаммадан кам энергия сарфлаб ишлашга интилади. Ўтишнинг бу типини

организми катта ўзгаришларни ёш организм сингари бирдан рўёбга чиқара олмайди.

3 — «ёлғонданга старт» билан ўтиш шу билан фарқ қилганки, реакция тезликларининг кутилгандек ортиши ўрнига ҳатто бирмунча сусайиб қолиши кузатилади, ана шундан кейингина реакция тезликлари орта бошлайди. «Ёлғонданга старт» асосан анаэроб гликолизнинг авж олиши натижасида келиб чиқади, энергетик жиҳатдан бирмунча самаралироқ бўладиган аэроб процесслар ана шундан кейингина авж олиб боради.

Мураккаб системаларда биттадан ортиқ экстремал нуқтага эга бўлган бирмунча мураккаб ўтиш эгри чизиқлари ҳам вужудга келади. Стационар ҳолатнинг бир даражадан иккинчи даражага ўтиши ташқи муҳит ўзгариб қолганда рўй беради. Бертон ажратиб олинган бақа юрагининг қисқариши мисолида ўтишнинг учала хилини ҳам кузатилади. Адекват муҳитда юрак тахминан доимий тезликда қисқариб турадиган бўлса, муҳит химиявий таркиби ёки темпе-

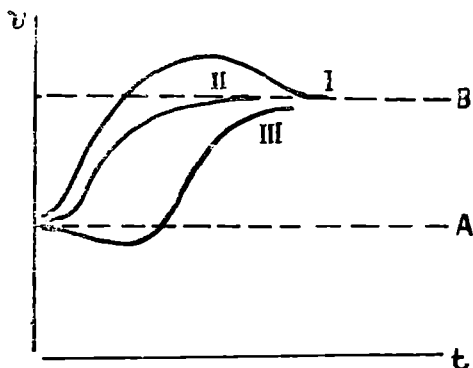
ратураси ҳар хил тарзда ўзгарганида юрак қисқаришлари ритмининг ўзгариши I, II ёки III типга тааллуқли бўлган турли эгри чизиқлар бўйича янги стационар ҳолатга ўтади.

Тирик организмларда I типга оид эгри чизиқлар организм ёки ҳужайранинг қўзғалиш вақтида кўрсатадиган типик реакцияларининг эгри чизиқлари бўлса, III типга кирувчи эгри чизиқлар — шикастланганда вужудга келадиган реакция эгри чизиқлари ҳисобланади. Ҳар хил типдаги эгри чизиқлар ўртасидаги оралиқлар таъсиротларнинг кучига боғлиқ бўлиб, аслида умумий нуқтаи назардан кўздан кечирилиши кераклиги кўрсатиб берилган.

Олий организмлар, микроблар ва ўсимликларга хос ўтиш эгри чизиқларининг бир хилда эканлиги буларнинг ҳаммаси очиқ системалар қаторига киришидан далолат беради.

Стационар ҳолат эволюцияси бирмунча катта тезликда ўтадиган, аммо барқарорлиги сақланиб қоладиган процессларни қидириб топиш томонига қараб борди. Процессларнинг ана шундай бирмунча юқори тезликларининг ўзи олий организмларни тубан организмлардан ажратиб туради. Шиллиқ қўртлардаги гемоцианин ўрнига табиат кислородни боғлаб олиш учун тезлиги жиҳатидан анча самарали бўлган гемоглобинни топмаганида эди, органик дунё эволюцияси, чамаси, моллюскалардан нарига ўтмаган бўлур эди.

Химиявий реакция тезлиги нечоғли юқори бўлса, шу реакциялар рўй бераётган система шунча камроқ барқарор бўлади. Табиийки, бу — стационар ҳолатга эга системаларга ҳам тааллуқлидир. Шу муносабат билан эволюция процессида реакция тезликлари бирмунча паст темпе-



9-расм. Бир стационар ҳолат (А) дан бошқа стационар ҳолат (В) га ўтиш типлари.

I — ортиқча ўзгариш билан ўтиш; II — «экспотенциал яқинлашув» типда ўтиш; III — «сохта старт» билан ўтиш.

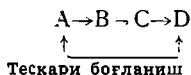
ратурада ҳам таъсир кўрсатаверадиған ферментлар ёрдамида ортадиган бўлиб қолди, системанинг барқарорлигини эса тескари алоқалар туфайли юзага чиқадиган гомеостаз сақлаб туради. Химиявий реакциялар тезлигига таъсир кўрсатувчи омил бўлмиш ички муҳитнинг доимийлиги биринчи даражали аҳамиятга эга. Иссиққонли организмда термостатловчи махсус система ишлаб туради, чунки ферментлар активлигининг температура интервали анча тор бўлади.

Олимлар тўқималарда хавфли ўсмалар пайдо бўлишини даражаси бирмунча паст бўлгани ҳолда анча барқарорлиги билан фарқ қиладиган янги стационар ҳолат вужудга келиши билан изоҳлаб беришга уриниб кўрдилар. Янги стационар ҳолатни катализаторлар билан ингибиторларнинг нисбати келтириб чиқаради. Рак ҳужайралари антиоксидат моддаларни тўплаб боради. Бу моддалар ўша ҳужайраларга бирмунча паст тезликдаги оксидловчи процессларга ўтиш учун ёрдам беради. Шу йўл билан бу ҳужайралар одамнинг нормал ҳужайраларига қараганда анча чидамли ва турғун бўлиб қолади.

БИОХИМИЯВИЙ ПРОЦЕССЛАР ТЕЗЛИГИНИНГ БОШКАРИЛИШ МЕХАНИЗМИ

Ҳужайра доирасида ҳаёт-фаолият процесслари системанинг ташқи омиллар таъсирига чидамли бўлишини таъминловчи бошқарилиш механизми бўлиб, бу механизмнинг асосий халлиқларида биохимиявий процессларнинг таъсирини таъминловчи механизмларга бунисунди. 3-3-узидан бошқарилишнинг қуйидаги механизмлари ҳаммадан кўра муҳим аҳамиятга эга (Жакоб ва Моно).

1. Ферментлар активлигининг сусайиши. Реакциянинг унинг охириги маҳсулотларидан бирининг таъсири билан тормозланиши (сусайиши) — ортиқча метаболитлар ҳосил бўлишига тўсқинлик қилишнинг энг самарали йўлидир. Қандай бўлмасин бирор процессдаги дастлабки реакциялардан бирининг ўша процесс охириги босқичларида ҳосил бўладиган модда ёрдамида тормозланиши шу жиҳатдан айниқса фойдали бўлиши керак. Бу механизм, қуйидаги формулада кўрсатилганидек, ўзига хос тескари боғланишлар таъсирининг натижаси сифатида юзага чиқади:

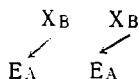


Масалан, *Escherichia coli* бактериялари мутант штаммининг ўсиши учун нуклеин кислоталар синтезига сарф бўладиган урацил зарур. Ўсаётган бактерияларнинг урацил иштирокида пиримидин синтезидаги оралиқ маҳсулот — оротат кислотани ҳосил қилмаслиги кўрсатиб берилди. Лекин урацилнинг ҳаммаси сарфланиши биланоқ, бактериялар культурасида оротат кислота ёки синтезининг оралиқ маҳсулотларини топиш мумкин бўлади.

2. Ферментлар синтези индукцияси. Қуйида ферментлар синтезининг бирин-кетин келадиган индукцияси схема тарзида тасвирланган:

3-СХЕМА. ФЕРМЕНТЛАР СИНТЕЗИНИНГ КЕТМА-КЕТ КЕЛАДИГАН ИНДУКЦИЯСИ

A, B, C, D — процесснинг кетма-кет келадиган босқичлари, E_A ва E_B — ферментлар, X_A ва X_B — уларнинг фермент ҳосил қилувчи системалари



Озиқ моддалар $\rightarrow A \rightarrow B \rightarrow C \xrightarrow{E_C} D$

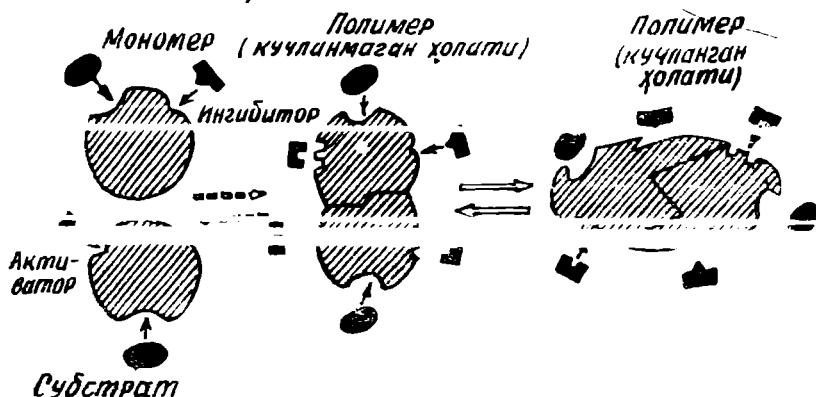
Кетма-кет келадиган индукцияда муҳитга қўшилган модда (A модда) муайян фермент E синтезини индукциялайди, бу фермент бояги моддани бошқа моддага (B моддага) айлантиради; ана шу иккинчи модда уни учинчи моддага (C моддага) айлантирадиган иккинчи фермент (E_B) синтезини индукциялайди, учинчи модда эса учинчи фермент (E_C) синтезини индукциялайди ва ҳоказо. Шу йўл билан фермент концентрацияси субстратга яраша бошқарилиб боради.

3. Ферментлар синтези репрессияси. Репрессия — индукцияга тўғридан-тўғри қарама-қарши механизм бўлиб, баъзи бактериал ферментлар концентрациясини идора этиб боради. Баъзи моддаларнинг молекулалари фермент ҳосил бўлишини тормозлаб қўяди, уларнинг таъсири кўпинча репрессорнинг ўзи қайси алмашинув процесси натижасида юзага келадиган бўлса, ўша процессдаги дастлабки босқичларнинг бирини катализловчи ферментга қаратилган бўлади. D модда (3-схема) X_A томонидан катализланадиган процессни сусайтириб қўйиши мумкин. Чунончи, аргинин ўзининг синтезланиш йўлида иккита фермент — ацетилорнитилаза ва орнитинтранскарбамилазанинг ҳосил бўлишини сусайтириб қўяди.

Жумладан, РНК синтезининг тезлиги алмашивуда ҳосил бўладиган баъзи оралиқ маҳсулот (ёки маҳсулотлар) концентрациясига боғлиқдир. Бир қанча маълумотлар РНК синтезининг тезлиги ҳужайрадаги аминокислоталар концентрациясига қараб ҳар хил бўлишини кўрсатди. Қандай бўлмасин бирор хилдаги аминокислоталардан маҳрум бўлган ҳужайраларда РНК синтези дарҳол тўхтаб қолади.

ФЕРМЕНТАТИВ АКТИВЛИКНИНГ АЛЛОСТЕРИК ҲУЛ БИЛАН БОШҚАРИЛИШИ

Организмдаги ферментлар ўзининг уч ўлчовчи структурасини қайтадан тузиш ҳисобига активлигини ўзгартира олади. Ферментларнинг бошқарилиш механизми Моно, Уимен ва Шанже ишларида кўпдан-кўп тажриба маълумотлари асосида аниқлаб берилган. Реакцияга киришувчи моддалар концентрацияси ортиб борган сайин реакция



10-расм. Ферментлар активлигининг аллостерик тарзда бошқарилиши (схема).

тезлиги процессга барча эркин фермент молекулалари қўшилиб бориши ҳисобига бир қадар секинлашуви, кейин эса ортиб бориши маълум бўлди. Процесснинг шу тариқа тезланиб бориши мазкур реакцияда иштирок этувчи ферментлар активлигининг ўзгаришига боғлиқ, деган гипотеза майдонга келди. Ферментлар активлигининг ўзгариши тўртламчи структурасининг қайтадан тузилишига боғлиқ деб тахмин қилинади. Фермент молекуласи бир нечта суббирликлардан ташкил топган, мана шу бирликларда субстрат ёки ҳимиявий регуляторлар молекулаларини боғлаб

оладиган биттадан специфик марказ бўлади. Фермент молекуласи икки ҳолатда бўлиши мумкин, унинг бу ҳолатлари суббирликларининг симметрик равишда жойлашиб, улар орасидаги боғланиш энергиясининг ҳар хил қимматга эга бўлиши билан фарқ қилади. Ингибиторнинг бирикиши бирмунча тифиз ҳолат вужудга келиши билан ўтадиган бўлса, активатор билан субстратнинг бирикиши камроқ тифиз ҳолатда ўтади.

Шундай қилиб, субстрат молекулалари концентрацияси ортганида фермент тўртламчи структурасининг қайта тузилиши ҳисобига актив марказларининг сони ортиб бориб, ҳар бир фермент суббирлиги энди субстрат билан ўзаро таъсир қила оладиган бўлиб қолади. 10-расмда ферментларнинг таъсири схема тарзида кўрсатилган.

Бирикиш марказларининг молекулада ўзаро таъсирлашуви кооператив процесс бўлиб, бу процессда айрим ферментнинг суббирликлари бир-бирига таъсир кўрсатади ва эффе́ктини кучайтиради деб қаралади.

Ўз-ўзини текшириш ўчун саволлар

1. Реакциянинг асосий кинетик характеристикалари.
2. Химиявий реакцияларнинг қандай типлари бор?
3. Химиявий реакцияларнинг тезлигига температура қандай таъсир кўрсатади?
4. Активланиш энергияси нима ва уни қандай аниқлаш мумкин?
5. Актив комплекс тўғрисида тушунча.
6. Организмдаги биологик катализнинг аҳамияти.
7. Биохимиявий процессларнинг қандай тур-хиллари бор?
8. Занжирли реакцияларни қандай асосий кинетик характеристикалар ажратиб туради?
9. Одам организмдаги занжирли реакцияларга мисоллар.
10. Биохимиявий реакциялар турри — очиқ спстемадир.
11. Стационар ҳолатнинг химиявий мувозанатга қиёсан характеристикаси.
12. Бир даражадаги стационар ҳолатдан иккинчисига ўтиш типлари. Стационар ҳолат эволюцияси.
13. Биологик процесслар тезлигининг бошқарилиш механизмлари.

БИОЛОГИК СИСТЕМАЛАР ТЕРМОДИНАМИКАСИ

Организмда моддалар алмашинуви энергиянинг бир турдан иккинчи турга ўтиш процесслари билан бирга давом этади: энергия билан моддалар алмашинуви ҳаёт-фаолиятнинг асосида ётган ягона процессдир. Тирик организм озиқ моддаларнинг химиявий энергиясини сарфлайди ва энергиянинг шу турини организм томонидан бажариладиган барча иш процесслари энергиясига айлантириб, ортиқча миқдордаги иссиқликни ташқарига чиқаради.

Термодинамика — энергиянинг бир турдан иккинчи турга ўтишини, яъни энергия трансформациясини ўрганадиган физика бўлимидир. Энергия айланишининг термодинамик системаларда бўлиб ўтадиган икки усули — иш ва иссиқликка айланиши алоҳида диққатга сазовордир.

Термодинамикада система дейилганда ичида рўй берадиган процессларни қараб чиқиш осонроқ бўлиши учун атрофдаги фазодан шартли равишда ажратиб қўйилган жисм ёки жисмлар йиғиндиси тушунилади. Системанинг ҳолати унинг барча физик ва химиявий хоссаларига бориб бўладики, бу хоссаларнинг ўзгариши система ҳолатининг ўзгаришига олиб келади.

Ҳолатнинг ана шундай параметрлари жумласига: температура T , босим P , энтропия S ва бошқалар киради.

Мана шу параметрлардан бирортаси ўзгарганида система ҳолатининг ўзгариб қолиши термодинамик процесс деб аталади. Термодинамик процесслар цикл билан бориши мумкин. Термодинамикада цикл ёки доиравий процесс деб шундай процессга айтиладики, бунда бир қанча ўзгаришлардан кейин система қайтиб, асли ҳолатига келиб қолади.

Термодинамик процесс бир қанча катталикларни (миқдорларни) — ички энергия ўзгариши, эркин энергия ўзгариши, реакциянинг иссиқлик эффекти ва бошқаларни характерлаб беради. Ҳолатлар параметрларининг процессда охириги ўзгаришлари, масалан ички энергия U ўзгаришлари одатда ΔU билан белгиланади. Бордию, шу катталикнинг чексиз кичик ўзгаришларини аниқлаш зарур бўлса, у ҳолда dU билан белгиланади.

Термодинамик системалар изоляцияланган (алоҳида) ёпиқ ва очиқ системаларга бўлинади.

Изоляцияланган системалар шундай системаларки, улар ташқи муҳит билан энергия билан қам, модда билан ҳам алмашинмайди. Уларда энергия ва масса ўзгармай қолаверади. Идеал Дьюар идишининг ичидаги суyoқлиқ изоляцияланган системага мисол бўлиб хизмат қила олади.

Ўпиқ системалар ташқи муҳит билан фақат энергия билан алмашиниб турадиган системалардир. Бундай системаларнинг массаси доимий бўлади-ю, лекин энергияси ўзгариб туриши мумкин. Атрофдаги муҳит температураси пасайганида иссиқлик чиқариб, шу температура кўтарилганда атрофдан иссиқлик оладиган ҳар қандай жисмни ўпиқ система деб қараш мумкин. Ўпиқ система унга ташқи муҳитдан ўтган энергия ҳисобига ёки ўзининг ички энергияси ҳисобига иш бажара олади.

Очиқ системалар — бошқа системалар билан модда ҳам, энергия ҳам алмашина оладиган системалардир, бошқача айтганда бундай системаларда масса ҳам, энергия ҳам ўзгариб туради.

Тирик организмлар очиқ системалар жумласига киради, чунки уларнинг ўзига хос хусусияти атрофдаги муҳит билан модда ва энергия алмашиниб туришидир. Бироқ тирик организмларни фақат очиқ системалардир деб қараш унча тўғри эмас, чунки улар учта асосий белгиси билан бошқа очиқ системалардан фарқ қилади. Биринчидан, тирик организмлар оқсил жисмларнинг тирик организмларни ташкил этувчи бошқа моддалар билан биргаликда алоҳида яшаш шаклидир, иккинчидан, улар ўз-ўзидан кўпайиш қобилиятига ва, учинчидан, ўз-ўзидан ривожланиш қобилиятига эгадир.

Тирик организмларда рўй бериб турадиган энергетик процесслар ҳам, худди тирикмас системаларда бўладиган энергетик процесслар сингари, термодинамиканинг умумий қонунларига бўйсунди. Термодинамика энергиянинг бир турдан иккинчи турга айланиш процесслари бўйсунадиган асосий қонунлари белгилаб беради. Мана шу қонунларга асосланиб мазкур процесснинг юзага чиқиши мумкинми-йўқлигини ва унинг қайси йўналишда ривожланиб боришини айтиб берса бўлади.

Термодинамика иккита асосий қонунга: термодинамиканинг I ва II қонунларига асосланади.

ТЕРМОДИНАМИКАНИНГ БИРИНЧИ ҚОНУНИ ВА УНИНГ БИОЛОГИЯ УЧУН АҲАМИЯТИ

Тирик организмнинг филогенетик ва онтогенетик тараққиётидаги ҳар қандай босқичда рўй берадиган физиологик процессларнинг асосида ётувчи физик қонуниятларни ўрганадиган экан, биологик термодинамика бутун табиёт илмининг негизи бўлмиш биринчи термодинамика қонунига: энергиянинг сақланиши ва бир турдан иккинчи турга айланиши тўғрисидаги қонунга асосланади.

Энергия йўқдан бор бўлмайди ва йўқолиб кетмайди, у фақат бир турдан иккинчи турга айланиши мумкин, холос. Коинотдаги энергиянинг умумий миқдори вақт узра ўзгармайдиган катталиқдир.

Термодинамиканинг биринчи қонуни қанчадан-қанча тажриба ва кузатувларга асосланиб чиқарилган назарий хулоса ҳисобланади ва шу муносабат билан далил-исботларни талаб этмайди. Талайгина тушунча ва қонуниятлар фақат ана шу қонун асосида чиқарилиши мумкин. Бир шаклдаги энергиянинг бошқа шаклдаги энергияга ҳар қандай йўл билан айланишида барча энергия турларининг эквивалент бирликлари билан инфодаланадиган динамикаси назарий катталик бўлиб қолаверади.

Система химиявий хоссаларининг характеристикаси учун аҳамиятга эга бўлган асосий термодинамика тушунчасидан бири.

Системанинг ички энергияси део, куздан кечирилатган системадаги энергиянинг ҳамма турларига айтилади. Ички энергия молекулаларнинг илгариллама ва айланма ҳаракати энергиясини, молекулаларни ташкил этувчи атомлар ва атом группаларининг ички молекуляр тебранма ҳаракати энергиясини, атомдаги электронларнинг айланиш энергияси, ядро энергияси ва энергиянинг бошқа турларини ўз ичига олади.

Системанинг ички энергияси моддаларнинг массаси, табиати ва ташқи шарт-шароитларига боғлиқ. Бироқ ички энергиянинг абсолют қийматини ўлчаб бўлмайди. Шу муносабат билан ички энергиянинг абсолют катталигини ўлчамасдан, балки система бир ҳолатдан бошқа ҳолатга ўтганида рўй берадиган ички энергиянинг миқдор ўзгариши ΔU ўлчанади:

$$\Delta U = U_1 - U_2.$$

бу ерда U_1 — системанинг дастлабки ички энергияси; U_2 — система ички энергиясининг охириги ҳолати.

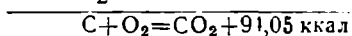
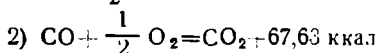
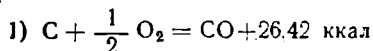
Система ички энергиясининг ўзгаришини баъзи ҳолларда химиявий реакция бораётганда ажралиб чиқадиغان иссиқлик миқдорига қараб аниқласа бўлади. Химиявий энергия, масалан, гальваник элементда электр энергиясига айланиши мумкин, бу энергия муайян ишни бажара олади. Система ҳолати ўзгарганида ички энергиясининг ўзгариши ΔU унга ютилган иссиқлик q ва система томонидан бажарилган иш A ўртасидаги айирмага қараб аниқланади:

$$\Delta U = q - A.$$

Бу — термодинамиканинг биринчи қонунини ифода этадиган асосий тенгламадир. Система бир ҳолатдан бошқа ҳолатга ўтганида ютиладиган иссиқлик q ва система томонидан бажариладиган иш A қиймати ўзгариши мумкин, лекин буларнинг айирмаси, яъни ички энергия ўзгаришининг катталиги ΔU ўзгармай қолаверади. Бундан, системанинг ички энергияси ҳолатининг функцияси деган хулоса келиб чиқади.

Иш ва иссиқлик — энергия айланишининг икки усулидир. Бажарилган иш миқдори билан ажралиб чиққан иссиқлик миқдорига қараб система ички энергиясининг ўзгариши тўғрисида фикр юритса бўлади. Химиявий реакцияларда ажралиб чиқадиغان иссиқлик миқдори реакциянинг иссиқлик эффекти деб аталади. У система ички энергиясининг қандай ўзгаришини кўрсатадиган мезон бўлиб хизмат қилиши мумкин.

Термодинамиканинг биринчи қонунидан Гесс қонуни келиб чиқади. Бу қонунга кўра: «Химиявий процесснинг иссиқлик эффекти оралиқ босқичларга боғлиқ бўлмай, балки химиявий системанинг дастлабки ва охириги ҳолатлари билан белгиланади, холос». Масалан, углеродни кетма-кет ёндиришдек қуйида келтирилган реакцияларнинг иссиқлик эффектлари йигиндиси углероднинг бир босқичда ўтадиган тўла ёниш реакциясининг иссиқлик эффектига тенгдир. Гесс қонунини график тарзда II-расмда тушунтириб берса бўлади, бунда реакциянинг иссиқлик эффекти, оралиқ босқичларнинг сонидан қатъи назар, бир хил бўлиб чиқаверади:

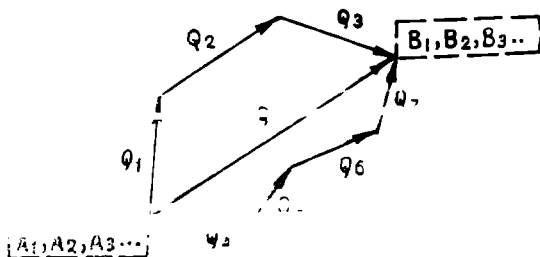


Озиқ-овқат маҳсулотлари калорияларини аниқлаш учун Гесс қонуни медицинада кенг татбиқ этилади. Бунинг учун

оziқ-овқат маҳсулотлари калориметрик бомбада ёқилади ва ажралиб чиққан иссиқлик миқдори аниқланади. Ажралиб чиққан иссиқлик миқдори, Гесс қонунига мувофиқ, озиқ моддаларнинг организмда оксидланиш процессида ҳосил бўладиган иссиқлик миқдорига тенгдир (11-расм).

Термодинамиканинг биринчи қонунини биологик системаларга тўла-тўқис татбиқ қилса бўлади. Организмнинг текширса бўладиган ҳодиса сифатидаги функционал фаоллигининг ташқи иш процессларининг йиғиндиси деб ўртага қўйиш мумкин. Организм ёки айрим органнинг ҳар қандай функцияси муайян ташқи иш характериға эға, демак, уни моделлаш мумкин.

Тирик материянинг энг умумий хоссаси иссиқлик ажратиш хоссасидир. Моддаларни алмаштириб турадиган ҳамма ҳужайраларға иссиқлик ажратиш хосдир. Ҳар қандай физиологик функциялар ҳам иссиқлик ажралиб чиқиши билан ўтади.



11-расм. Гесс қонунига тушунтириш $Q = Q_1 + Q_2 + Q_3 = Q_4 + Q_5 + Q_6 + Q_7$; A_1, A_2, A_3 — дастлабки моддалар; B_1, B_2, B_3 — дастлабки моддаларнинг ўзгаришидан ҳосил бўладиган маҳсулотлар.

Ташқи иш бажарилмайдиган вақтда организм томонидан чиқариладиган умумий иссиқлик миқдори овқат таркибига кирадиган органик моддаларни CO_2 ва H_2O гача ёндиришға сарфланадиган иссиқлик миқдорига жуда яқин бўлишини ҳайвон ва одамлар устида ўтказилган кўпдан-кўп тажрибалар кўрсатиб берди. Лавуазье (1780) ва Лаплас ҳам ана шундай текширишларни ўтказишган эди. Улар денгиз чўчқачасини бир парча муз солинган алоҳида камераға жойлаштиришди. Музнинг эриш тезлигига қараб ҳайвон томонидан иссиқлик кўринишида чиқарилган энергия миқдори аниқланди ва тажриба мобайнида ҳайвон еган овқат энергияси миқдорига солиштириб кўрилди.

Кейинчалик Рубнер томонидан итларда ва Этуотер томонидан одамларда нафас коэффициентини бевосита калориметрия усули билан ҳисобга олган ҳолда ўтказилган тажрибаларнинг ҳаммаси ана шу асосий хулосани тасдиқлаб берди.

Бундай ҳисобларга мисол тариқасида огирлиги 13 кг атрофида бўлган ит устида ўтказилган тажрибаларнинг натижаларини келтириш мумкин.

1 соатда чиқариладиган CO_2 миқдори — 3440 мл.

1 соатда сарфланган O_2 миқдори — 4350 мл.

Шунга асосан нафас коэффициенти тахминан $\frac{3440}{4350} \approx 0,79$ га тенг. Бу ҳолда 1 л O_2 нинг калорик эквиваленти = 4,789 ккал ва оқсилмас бирикмалар ўзгаришга учраганда ажралиб чиқадиган энергия = $(4350 \text{ мл } \text{O}_2 - 805 \text{ мл } \text{O}_2) \times 4,789 = 16,97$ ккал.

Истеъмол қилинган оқсил миқдори сийдик билан бирга ажралиб чиққан азот миқдорига қараб аниқланди. Оқсилнинг ўзгаришга учрашига алоқадор CO_2 миқдори — 647 мл.

Оқсилнинг ўзгаришига алоқадор O_2 миқдори — 805 мл.

Оқсил ўзгаришга учраганида ажралиб чиқадиган энергия 3,59 ккал.

Бивосита калориметрия методига кўра ҳисоблаб чиқилган тўла энергия $16,97 + 3,59 = 20,56$ бўлади.

Бевосита калориметрия методи билан аниқланган энергия миқдори 21,05 ккални ташкил этади.

Бу ҳисобда тахминан 2,3% фарқ кузатилади, бу — тажриба хатоликларига боғлиқ.

Энергия сақланиш қонунининг бажарилиши кўпдан-кўп тажрибаларда 0,2% гача аниқлик билан текширилган.

Одамдаги иссиқлик балансини ҳисоблаш ҳам юқорида айтилганларни тасдиқлайди.

Одамнинг бир суткалик иссиқлик баланси

(А. Г. Пасинский асаридан олинди)

Ки р и м	Чи қ и м
Озиқ моддалар:	Чиқарилган иссиқлик — 1374 ккал
56,8 оқсил — 237 ккал	Нафасдан чиқариладиган газлар — 43 ккал
140 г ёғ — 1307 ккал	Ахлат ва сийдик — 23 ккал
79,9 углеводлар — 336 ккал	Нафасдан чиқадиган буглар — 181 ккал
Ж а м и: 1879 ккал	Теридап чиқадиган буглар — 227 ккал
	Ҳар-хил тузатишлар — 11 ккал
	Жамий: 1859 ккал

Озиқ моддалар охирги маҳсулотларгача оксидланганида энергия ҳосил бўлиб, бу энергия ҳаёт-фаолият ва синтетик процессларни қувватлаб туришга сарфланадиган ишга айланади. Мапа шу ишнинг ҳаммаси пировард натижада иссиқликка айланадики, буни бевосита ва билвосита калориметрия методлари билан ҳисоблаб чиқиш ва миқдори билан сифати жиҳатидан бир хил озиқ моддаларни калориметрик бомбада ёндирганда олинадиган иссиқлик миқдорига солиштириб кўриш мумкин.

Организм томонидан чиқариладиган ана шу иссиқлик шартли равишда бир ламчи иссиқлик деб аталади. Оксидланиш процессларида ҳосил бўладиган энергиянинг 50% га яқини макроэргик боғлар (АТФ)да бўлади. Мана шу боғлар узилганида ажралиб чиқадиган энергия ҳар қандай ишни бажаришга сарфланади, бу иш ҳам пировард натижада иссиқликка айланади. Организмда олдиндан запас қилинган макроэргик боғлар узилганида ажралиб чиқадиган ва актив иш вақтида сарфланадиган мана шу иссиқлик ҳам шартли равишда иккиламчи иссиқлик деб аталади.

Калориметрик ўлчашлар вақтида организмда унга мазкур пайтда кирган озиқ моддаларнинг оксидланишидан ҳосил бўладиган иссиқлик билан бир қаторда макроэргик боғлар узилишидан вужудга келадиган иссиқлик ҳам ўлчанади. Шу муносабат билан системадаги энергия миқдори, таърифи ва тарқалиши билан организмдаги энергия тасида маълум бир вақт оралиғида фарқ бўлиши мумкин.

Бирламчи иссиқлик билан иккиламчи иссиқлик ўртасидаги нисбат қуйидаги сабабларга кўра ўзгара боради: 1) организм ҳаёт-фаолияти процесслари нормал тарзда борганда энергиянинг 50% дан кўра кўпроги макроэргик боғларда запас бўлиб тўпланади; патологик процессларда организм томонидан чиқариладиган иссиқликнинг каттагина қисми бирламчи иссиқликка тўғри келади, чунки бунда макроэргик боғлар ҳосил бўлиш интенсивлиги пасаяди; 2) организм томонидан иссиқлик ҳосил қилиниши ва иссиқлик ажратилиши интенсивлигининг нисбатига қараб ўзгаради.

Иссиқлик ажратиш ортганида иссиқлик ҳосил қилиш ҳам кўпайиб боради, шунинг натижасида тана температураси доимий бўлиб сақланади. Бу — кўпгина ҳолларда иккиламчи иссиқлик ҳосил бўлишининг кучайишига (организмнинг зўр бериб ҳаракатланиш реакцияси — титраши, «баданнинг тук-тук бўлиб кетиши» ва бошқаларга) боғлиқ, бунда системадаги энергия запаси камаяди.

Термодинамиканинг биринчи қонуни мазкур процесда иштирок этадиған энергиянинг ҳар хил шакллари ўртасидаги миқдор муносабатларини аниқлашга ёрдам беради-ю, лекин ўша процеснинг ўтиши мумкин-мумкинмаслиги тўғрисида ҳамда унинг қайси томонга қараб авж олиб бориши тўғрисида ҳеч нарса демайди. Бу саволларга термодинамиканинг иккинчи қонуни жавоб беради.

Термодинамиканинг иккинчи қонуни энергия айланишининг ҳамма процеслари энергиянинг маълум бир қисми иссиқлик кўринишида сочилиши билан ўтади деб уқтиради. Энергиянинг ҳамма тури ҳам ҳаммаша тўла-тўқис иссиқликка айланиши мумкин, лекин иссиқликнинг иш процеслари энергиясига ўта оладиган энергияга тўла-тўқис қайта айланиши мумкин эмас.

Классик термодинамика қонунларини мувозанат ҳолатида ёки мувозанатга яқин ҳолатда турган системаларни кўздан кечиришда татбиқ қилса бўлади.

Мувозанат ҳолати системанинг максимал стабиллиги билан таърифланади; системада бўлиб ўтадиган ҳар қандай ўзгаришлар уни мувозанатга яқинлаштиради.

Ҳам тўғри йўналишда, ҳам тескари йўналишда ўтадиган процесслар қайтар процесслар деб аталади. Қайтмас процесслар деб, фақат бир йўналишда ўтадиган процессларга айтилади.

Қайтар термодинамик процесс деб, атрофдаги муҳитда қандай бўлмасин бирор хил ўзгаришларсиз системанинг дастлабки ҳолатга қайтиб келишига йўл қўувчи процессга айтилади. Бунинг тескарисини қайтмас процесс ҳисобланади. Мувозанат ва қайтувчанлик тушунчалари бир-бири билан маҳкам боғланган. Чунончи, дастлабки моддаларининг охириги моддаларга айланишига олиб борадиган, лекин ўзи мувозанатга етмайдиган оддий химиявий реакцияларни қайтмас процесслар ёки реакциялар деб ҳисоблаш расм бўлган.

Тирик организмларни ҳам ўз ичига оладиган очиқ системаларда ўтувчи процесслар табиатан қайтмас процессдир.

Туташ системалар учун мувозанат ҳолати қонуний ҳисобланади, ҳолбуки, очиқ системалар учун ҳаракатчан динамик мувозанат хосдир.

Термодинамик процессларнинг юзага чиқа олишини, уларнинг йўналиши ҳамда чегарасини, юқорида айтиб

Ўтилганидек, система ҳолатининг параметри — энтропия характерлаб бериши мумкин, бу энтропия системанинг иссиқлик ҳолатини акс эттиради. Система энтропияси система ҳолати эҳтимоллигининг мезонидир. Бирор ҳолатни юзага келтириш усуллари нечоғли кўп бўлса, мазкур системанинг ўша ҳолатда туриш эҳтимоли шу қадар кўп бўлади. Масалан, идеал газлар мисолида молекулалар ҳаммадан тартибсиз жойлашадиган ҳолат ҳаммадан кўп эҳтимол ҳолатдир, бу S нинг энг катта қийматига мос келади.

Больцман физик ва химиявий процессларда энтропиянинг ортиб боришини системанинг эҳтимол ҳолати билан боғлаб, термодинамиканинг иккинчи қонунини статистик йўл билан асослаб берди. Больцман формуласига мувофиқ энтропия:

$$S = k \ln W \quad \text{га тенг.}$$

бу ерда W — система мазкур ҳолатининг термодинамик эҳтимоллиги, яъни шу ҳолатни юзага келтириш усуллари-нинг сони, $k = 1,37 \cdot 10^{-16}$ эрг/град га тенг Больцман доимийси.

Шундай қилиб, энтропия системанинг нечоғли батартиб-лигига боғлиқдир, чунки мазкур ҳолатни юзага келтириш усуллари нечоғли кам бўлса, куздан кечираётган система ҳам шунчалик кўп батартиб бўлади ва энтропия ҳам шунча кам бўлади. Система камроқ эҳтимол ҳолатдан кўп-

ди. Система мувозанат, ҳаммадан кўп эҳтимол ҳолатда турганида энтропия максимумга етади. Термодинамиканинг иккинчи қонунига мувофиқ, ёниқ системада юзага чиқадиган ҳар қандай спонтан процесс, агар у қайтмас бўлса, энтропия ортиши билан бирга боради, ҳолбуки қайтар процессларда энтропия ўзгармай қолади. Қайтар изотермик процессларда энтропия ўзгариши ΔS процесс иссиқлик эффекти Q нинг абсолют температура T га нисбатига тенгдир:

$$\Delta S = \frac{Q}{T}.$$

Системада иссиқлик ютилишини эркин энергия номи билан олган энергия таърифлаб бериши мумкин.

Иккинчи қонун иш ва иссиқлик ўзгаришлари ўртасидаги муносабатни белгилаб беради. Изотермик шароитларда процесснинг максимал иши A система ички энергияси U ва ички энергиянинг мазкур шароитларда боғланган энергия ишига айлана олмайдиган қисми TS ўртасидаги айир-

мага мос келади. Система доимий ҳажмда бўлганида бу айирма эркин энергия F деб аталади:

$$F = U - TS$$

Эркин энергиянинг ўзгаришига қараб алоҳида система-ларда ўз-ўзича юзага чиқадиган процессларнинг йўналиши ва чегарасини аниқлаш мумкин:

$$\Delta F = \Delta U - T\Delta S.$$

Босим билан температура доимий бўлган ҳолда бу функцияни:

$$Z = F + pV,$$

нисбат билан F функцияга боғланган эркин энергия Z таърифлаб беради (бу ерда ўзгарувчан ҳажм системаларидаги pV ҳади ишни белгилайди). Шундай қилиб, изотермик процессда максимал иш эркин энергия ўзгаришларининг камайиб боришига мос келади:

$$A_{\max} = -\Delta F.$$

Эркин энергия энергиянинг алоҳида бир шакли бўлмасдан, балки қандай бўлмасин бирор ишни бажариш учун сарфланадиган ички энергиянинг ўзгарадиган қисмига алоқадор энергиядир.

Термодинамиканинг иккинчи қонунидан системага иш берилганида унинг ички энергияси ортади деган хулоса келиб чиқади. Масалан, жисм бирор баландликка кўтарилганида иш бажарилади, шунинг натижасида жисмнинг эркин энергияси ортади.

Термодинамиканинг иккинчи қонуни энергиянинг ўзаро айланишларига муайян чеклар қўяди ва процессларнинг ўтиш доираларини белгилаб олишга имкон беради.

Ички энергия U иккита катталикдан: F эркин энергия ва $T\Delta S$ боғланган энергиядан ташкил топади:

$$\Delta U = \Delta F + T\Delta S.$$

Мувозанатдаги процесс (химиявий мувозанат): кузатиладиган бўлса, реагентлардан реакция маҳсулотларига ўтишда эркин энергия ўзгариши тезлик константасига қуйидагича боғлиқ бўлади:

$$\Delta F = -RT \ln K,$$

бу ерда T — абсолют температура, R — универсал газ доимийси, K — мувозанат константаси.

Эркин энергия ўзгаришининг қийматига қараб, мазкур процессни амалга оширганда юзага чиқарса бўладиган

фойдали ишнинг максимал катталиги тўғрисида фикр юритиш мумкин.

Тирик организмда химиявий энергиядан тўла-тўқис фойдаланилмайди, бунинг сабаби биологик процесслар механизмларининг мукамал эмаслигидадир. Ҳар хил ҳолларда бу механизмларнинг эффективлиги бир хил бўлавермайди. Бажарилган иш билан шу иш учун сарфланган энергия ўртасидаги нисбат ўша эффективликни характерлаб бериши мумкин. Тирик системалар иш бажариш учун ҳудди шу ишни юзага чиқарадиган реакцияларнинг эркин энергиясидангина фойдаланадиган бўлганидан мазкур механизмларнинг эффективлиги тўғрисида фойдали иш коэффициентига қараб фикр юритиш мумкин. Фойдали иш коэффициенти η :

$$\eta = \frac{A}{\Delta F} \text{ га тенг,}$$

бу ерда A — бажарилган иш; ΔF — шу иш учун сарфланган эркин энергия. Мана шу нисбат бирга яқинлашадиган бўлса, биологик процессларнинг термодинамик эффективлигини максимал деб қараш мумкин.

Моддаларнинг тирик организмга кириб туриши ва окисланишнинг макроэргик боғлар ҳосил бўлишига, яъни эркин энергиянинг запас бўлиб тўпланишига олио келади. Бу энергия организмда жуда мўл-кўл бўладиган ҳар хил градиентларла концентрацияланган энергияга айланади.

Ортиб ёки камайиб бориш мезонига айтилади. Масалан, электр энергияси потенциаллар фарқи бўлган тақдирдагина, яъни электр градиенти бўлган тақдирдагина иш бажара олади. Диффузия концентрация градиенти бўлганда, яъни мембрананинг иккала томонидаги моддаларнинг концентрацияларида фарқ бўлган тақдирдагина юзага чиқа олади. Моддалар мембрананинг иккала томони бўйлаб бир текис тарқаладиган бўлса, термодинамик мувозанат қарор топиб; концентрациялар билан температуралар барабарлашиб қолади, яъни градиент йўқолади ва система модда молекулаларини кўчириш бўйича иш бажара олмай қолади. Демак, системанинг эркин энергияси градиентнинг катта-кичиклигига боғлиқ. Термодинамиканинг иккинчи қонунидан ёпиқ системаларда ўз-ўзидан юзага чиқадиған процессларнинг ҳаммаси градиентларнинг барабарлашуви, яъни эркин энергиянинг камайиши томонига қараб боради деган хулоса келиб чиқади. Ёпиқ системаларда энтропия максимал қийматга етишишга интилади.

Тирик ҳужайрадаги процесслар кўздан кечириладиган бўлса, бу ўринда ҳамisha анча юксак градиентлар кузатилади.

Ҳужайра нобуд бўлганида градиентлар камаёди. Ўлик ҳужайраларда улар мутлақо бўлмайди. Градиент бор-йўқлиги ва унинг катта-кичиклигига қараб биологик системанинг яшашга ва ишлашга қобилияти тўғрисида фикр юритиш мумкин.

Узоқ вақтларгача термодинамиканинг иккинчи қонунини биологик системаларга татбиқ қилиб бўлмайди, чунки у энергиянинг сочилишига, сифатининг ёмонлашиб қолишига алоқадор, тирик организмлар эса энергияга бой бирикмаларни йнғиб бориш хусусиятига эга, уларнинг ҳаёт-фаолияти неча йиллар ва ўн йиллар давом этади, деб ҳисоблаб келинди. Бироқ кўзга шундай кўринадиган бу номувофиқликнинг сабаби шуки, классик термодинамика қонунлари ташқи муҳитдан ажралган системаларга тааллуқлидир, тирик организмлар эса атрофдаги муҳит билан энергия билангина эмас, балки модда билан ҳам алмашииб турадиган очиқ системадир. Тирик организмлар тўғридан-тўғри атрофдаги муҳитдан иссиқлик ёки бошқа бирор турдаги энергияни олиш ҳисобигагина иш бажариши ёки моддаларни актив суратда танлаб тўплаб бориши мумкин эмас.

Организмдаги биосинтез вақтида энтропиянинг маҳаллий тарзда камайишини кузатиш мумкин, лекин бу ҳодиса организмнинг бошқа қисмлари ёки атроф муҳитдаги энтропиялар ҳисобига рўй беради, холос. «Организм — муҳит» системасидан организмни ажратиб бўлмайди, бу системанинг энтропияси ҳаёт-фаолиятнинг ҳамма ҳолларида албатта ортиб боради.

Шу муносабат билан тирик организмлар термодинамикасини очиқ системалар термодинамикаси деб қараш мумкин.

Очиқ системалар назарияси (Колосовский, Де Донде, Пригожин ва бошқалар) биологик процесслар энергетикасини термодинамик мувозанат позицияларидан туриб тусунтириб беради.

Тирик организмларни ҳам ўз ичига оладиган очиқ системалар мувозанатмас ҳолатда туради, чунки уларга ташқи муҳитдан энергия таркибида энергия бўладиган моддалар кўринишида тинмасдан кириб туради ва иссиқлик ажралиб боради. Системанинг мувозанатмас ҳолатда бўлишига сабаб шуки, организмда вужудга келадиган ҳар хил

(химиявий, электрик, диффузион, психик ва ҳоказо) градиентлар хилма-хил оқимларни — модда диффузияси оқими, ионлар, электронлар оқими ва бошқаларни юзага келтирадиган куч бўлиб ҳисобланади. Мана шу кучлар ва улар юзага келтирадиган оқимлар системани термодинамик мувозанатдан чиқаради.

Биологик системаларга характерли бўлган мувозанатмас ҳолат ўша системаларда рўй бериб турадиган химиявий реакцияларнинг муносабатлари билан тезликларига боғлиқдир. Химиявий реакциялар билан физик процесслар тезликларининг муайян муносабатлари тирик организмнинг шундай ҳолатда туришини тақозо қиладики, бунда хилма-хил физик-химиявий кўрсаткичлар, концентрацион ва бошқа хил градиентлар доимо бир хил даражада сақланади (гомеостаз). Масалан, тирик организмга рН, ион градиентлари, осмотик босим ва бошқаларнинг доимий бўлиши ҳосилдир. Организм ички муҳити турли кўрсаткичларининг шу тариқа доимий ҳолатда туриши стационар ҳолат ҳисобланади. 3-бобда кўрсатиб ўтилганидек, стационар ҳолат термодинамик мувозанатда бўлганидек ўзгаришлар рўй бермаслиги билан характерланмасдан, балки организмдаги химиявий реакциялар билан физик процесслар тезликларининг доимийлиги билан характерланади. Турли оқимларнинг тезликлари билан шу оқимларни келтириб чиқарадиган термодинамик кучлар ўртасида чизиқли (тўғри пропорционал) муносабат бўлиб, бу борадаги ампирик йўл билан аниқланган коэффициентлар билан ҳаракат:

$$\frac{dx}{dt} = LY,$$

бу ўрибда $\frac{dx}{dt}$ — термодинамик тезлик; Y — термодинамик куч; L — пропорционаллик коэффициенти.

Организмдаги турли реакциялар вақтида вужудга келадиган энтропияни очиқ системалар термодинамикасида «мусбат» энтропия оқими деб, энергия тутувчи моддалар кўринишида ташқи муҳитдан келадиган эркин энергияни эса «манфий» энтропия оқими деб қараш мумкин.

Организмда энергияга бой бўлган — фосфат, углевод ва бошқа моддалар узилганида мусбат энтропия оқими вужудга келади, шунинг натижасида парчаланиш маҳсулотлари деградацияга учраб, ўз эркин энергиясининг талайгина қисмини йўқотиб қўйган ва организмдан чиқариб юбориладиган бирикмалар ҳосил бўлади.

Стационар ҳолатда эркин энергия тўхтовсиз равишда, аммо доимий тезлик билан ($\Delta F = \text{const}$) ўзгариб боради, системанинг умумий энергияси эса ҳамиша бир даражада тураверади. Бунинг сабаби шунки, система атроф муҳитдан ўзидаги ўзгаришлар натижасида қанча энергия йўқотадиган бўлса, шунинг ўрнини тўлдирадиган миқдордаги эркин энергияни узлуксиз олиб туради.

Ле Шателье — Браун принципига мувофиқ, системани мувозанат ҳолатидан чиқарадиган ташқи таъсирлар ўша системада бояги таъсирнинг натижасини сусайтиришга интиладиган процессларни вужудга келтиради. Ташқи таъсирлар арзимас даражада бўлса, системанинг барқарорлиги сақланиб қолади, таъсир кучли бўлганда эса система бир барқарор ҳолатдан бошқасига ўтиши мумкин. И. Пригожин бу принципни очиқ системаларга татбиқ этди.

Очиқ термодинамик система ташқи таъсирот туфайли стационар ҳолатдан чиқиб қоладиган бўлса, унда ички процесслар рўй бериши билан бир қаторда, шу процессларга қарши таъсир кўрсатадиган ҳамда системани дастлабки ҳолатга қайтаришга интиладиган процесслар рўй беради.

Шундай қилиб, тирик организмларда энтропиянинг ба-
тамом ўзгариши қайтмас процессларда ($\frac{\Delta S_i}{\Delta t}$) унинг ортиб бориши натижасида энтропиянинг ўзгаришларига ва энтропиянинг организм билан ташқи муҳит ($\frac{\Delta S_e}{\Delta t}$) ўртасидаги алмашинувида юз берадиган ўзгаришга боглиқ бўлади, яъни

$$\frac{\Delta S}{\Delta t} = \frac{\Delta S_i}{\Delta t} + \frac{\Delta S_e}{\Delta t},$$

бу ерда $\frac{\Delta S}{\Delta t}$ — энтропиянинг умумий ўзгариши. Стационар ҳолатда организмда қайтмас процесслар рўй бериб, шу процесслар вақтида энтропия ташқи муҳитга ўтиши ва бу процесснинг ўрнини тўлдирадиган маъфий энтропиянинг эркин энергия ҳолида қайтиб келиши кузатиладиган бўлса, бу ҳолда энтропиянинг тўлиқ ўзгариши нулга тенг ($\frac{\Delta S}{\Delta t} = 0$). Стационар ҳолатни сақлаб туриш учун маълум миқдор энергия сарф қилинади, бунда ҳар бир ҳолда энг минимал энергия сарфланади. Организм энергетик жиҳатдан энг тежамли доирада ишлашга интилади. Айни вақтда энтропиянинг ортиб бориши ҳам минимал тезликка эга бўлади. Очиқ системалардаги энтропиянинг минимал миқ-

дорга шу тариқа интилиб бориши шунга олиб келадики, стационар ҳолатдан чиқилган ҳар бир ҳолда системада уни энг кам энтропия ҳосил қилишга қайтармоқ учун интиладиган ўзгаришлар рўй беради. Ўз-ўзидан бошқарилиш — тирик системаларнинг ишида энг тежамли, энг ишончли даражаларнинг қарор топиши ана шу принципга асосланган. Организмда тескари алоқалар ва гомеостазни сақлаб туриш асосида ҳам худди шу принцип ётади. Стационар ҳолат даражаси термодинамик кучнинг катталигига боғлиқ бўлади, шу куч системанинг термодинамик мувозанатдан нечоғли четга чиққанлигини кўрсатиб беради. Система термодинамик мувозанатдан нечоғли кўп чиққан бўлса, ундаги энтропия оқимлари ҳам шу қадар интенсивроқ бўлиб боради, яъни системанинг иш қобилияти ва унда ўтадиган реакцияларнинг тезликлари ортиб боради.

Очиқ системалар ва булар стационар ҳолатларининг назарияси бир қанча биологик процесслар — биопотенциалларнинг келиб чиқиши, метаболизм, гомеостаз процесслари ва бошқаларни анализ қилиб кўришга имкон беради. Организмда рўй бериб турадиган физик-химиявий ва биохимиявий процессларни, жумладан, химиявий энергиянинг фойдаланишга олиб келувчи ҳаракатга айланиши, моддалар синтези, моддаларни ташини ва бошқаларни характерлаб бериш учун термодинамика қонуниятларини татбиқ этиш мумкин аҳамиятга эга. Эркин энергия ёки термодинамик потенциалнинг ўзгариши процесснинг йўналишини аниқлаб олишга имкон беради.

Биологик системаларни ўрганиш учун термодинамика иккинчи қонунининг аҳамияти шундан иборатки, бу қонуни системада мазкур пайтда қандай процесс рўй бераётганини аниқлашга имкон беради ва ўз-ўзича содир бўладиган процессларнинг йўналишини аниқлаб олишга йўл очади.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Термодинамик система деб нимага айтилади?
2. Термодинамик системаларнинг қандай турлари бор?
3. Термодинамика биринчи қонунининг моҳияти нима?
4. Термодинамика биринчи қонуни билан Гесс қонунининг биология ва медицина учун аҳамияти.
5. Бирламчи ва иккиламчи иссиқлик тўғрисида тушунча.
6. Термодинамиканинг иккинчи қонуни нимадан иборат ва уни биологик системаларга қай тариқа татбиқ этиш мумкин?

7. Қайтар ва қайтмас процесслар тўғрисида тушунча.
 8. Системанинг мувозанат ҳолати.
 9. Эркин энергия нима?
 10. Энтропия тўғрисида тушунча.
 11. Очиқ системалар назарияси тўғрисида тасаввур.
 12. Ле Шателье — Браун принципи.
 13. Тирик системаларда энтропия ўзгариши, Пригожин тенгламаси.
 14. Термодинамика иккинчи қонунининг аҳамияти ва тирик организмларга татбиқ қилиниши.
 15. Биологик процессларни анализ қилиш учун очиқ системалар ва уларнинг стационар ҳолатлари назариясининг аҳамияти.
-

II ҚИСМ. ХУЖАЙРА БИОФИЗИКАСИ

I БОБ

ХУЖАЙРА ВА БИОЛОГИК МЕМБРАНАЛАР УЛЬТРАСТРУКТУРАСИ

ХУЖАЙРАНИНГ СТРУКТУРАСИ ВА ФУНКЦИЯСИ

Организмлар ҳаёт-фаолияти процессларини ўрганишнинг фойт қийинлиги тирик материянинг функционал хоссаларини ақс эттирувчи термодинамик ва кинетик кўрсаткичларнинг мураккаблигигагина эмас, балки тирик организм барча қисмларининг тўзиллиш жиҳатдан жуда юксак ташкил тонганлигига ҳам боғлиқдир. Тирик организм бирлиги барча асосий ҳаёт функцияларини бажариб турадиган хужайрадир. Хужайра атрофдаги муҳит билан энергия ва модда алмаштириб турадиган очиқ термодинамик система-ни ташкил этади.

Оқим моддаларнинг оқим энергияси хужайрада оқим ва осмотик жиҳатдан жуда кўп сонли бошқа моддалар синтезига, яъни химиявий ишга сарфланади. Хужайралар бўлинганда, кўпгина хужайраларда учрайдиган кичрикча ва хивчинлар ҳаракатланганида, протоплазма хужайра ичида ҳаракат қилганда, мускул фаолияти вақтида механик иш бажарилади. Озиқ моддаларнинг хужайраларга келтирилиши ва хужайрадан мембрана тузилмалари орқали чиқиндиларнинг атрофдаги муҳитга чиқарилиши хужайранинг осмотик ишидир. Моддаларнинг шу тариқа ташилиши қарама-қарши зарядланган ионларнинг тақсимланиши билан ўтадиган бўлса, бу ҳолда электрик иш бажарилади. Шундай қилиб, хужайра жуда хилма-хил функцияларни бажариш учун энергия сарфлаб турадиган мураккаб термодинамик системани ташкил қилади.

Хужайранинг ультранозик структуралари ва шуларга алоқадор бўлган жуда хилма-хил функциялари ҳам яхлит ҳолда олинган хужайрани, ҳам унинг молекуляр ва макромолекуляр компонентларининг текширишнинг янги методла-

ри ривожланганлиги туфайли сўнги йилларда анча ба-
тафсил ўрганилди. Ана шундай методлар жумласига қуйи-
дагилар киради: махсус оптик методлар — фазо-контраст
ва интерференцион микроскопия, электрон микроскопда
текшириш методи, рентген-структура анализ методи, битта
ҳужайра ва ҳатто қисмларидан жуда кам миқдорларда
олинган модда тарқибини текширишдан иборат турли
биохимиявий ва ультрахимиявий методлар. Турли ҳужай-
ра компонентлари (митохондрийлар, хромосомалар, лизо-
сомалар, Гольжи комплекси, ядро, ядроча ва бошқалар)
нинг химиявий таркиби асосан субҳужайра фракциялари-
ни микрохимиявий ва биохимиявий текшириш методлари
ёрдамида ўрганилди. Фракцияларга ажратишнинг қўпчи-
лик методлари тўқимани гомогенлашга (бир жинсли ҳу-
жайра массаси олишга) ёки ҳужайраларни ҳар хил усул-
лар билан механик равишда емириб, кейин субҳужайра
фракцияларини солиштирма оғирлиги, массаси ва чекловчи
юзасига қараб ажратишга асосланган.

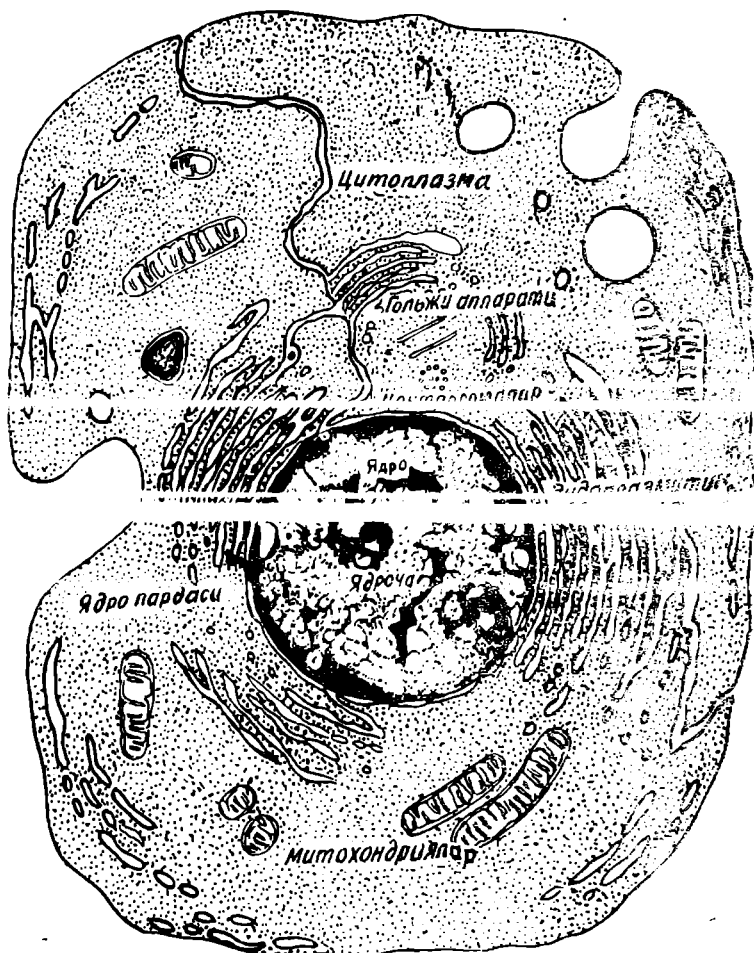
Фракциялашнинг энг замонавий методлари оғир сув,
микромолекуляр бирикмалар ва бошқаларни қўлланишга
асосланган. Мана шу методлардан фойдаланиб ҳамда тур-
ли препаратив ва аналитик ультрацентрифугалардан фой-
даланиб нуклеин кислоталар, оқсил молекулалари, вирус-
ларни ажратиб олиш ва молекуляр оғирлигини аниқлаш
мумкин. Бу методлар ўрганилаётган ҳужайра фракцияси-
ни электрон микроскопда текшириш маълумотлари билан
тўлдириладиган бўлса, катта аҳамиятга эга бўлиб қолади.

Электрон микроскоп билан текшириш ҳужайра ультра-
структурасини анализ қилишга имкон беради, чунки элек-
трон микроскопнинг ҳал қилувчи лаёқати 160 000 марта
катталаштиришга имкон беради, ҳолбуки ёруғлик микро-
скопда фақат 500—1500 марта катталаштириб кўриш
мумкин. Ультраструктураларни, молекулаларнинг фазода
олган жойини ўрганиш, ички молекуляр тузилишни аниқ-
лаш учун текширилаётган модда орқали ўтувчи рентген
нурларининг дифракцияланишига асосланган рентгено-
структур анализ методи қўлланилади.

Электрон ва оптик микроскопия, рентгеноструктур ва
биохимиявий анализ методларида олинган маълумотлар
асосида ҳужайра ҳар хил элементар структур бирликлар-
ни ўз ичига оладиган мураккаб структура эканлиги, шу-
ларнинг ҳар бири бирор функцияни бажаришга мослаш-
ганлиги ҳозир аниқланган. Юқори даражада тузилган ти-
рик системаларнинг ҳар хил тўқималаридаги ҳужайралар

специфик функцияларни адо этадиган ва шунга кўра тузилиши ҳамда шакли жиҳатидан ниҳоятда хилма-хил бўлишига қарамай, уларнинг ҳаммаси плазматик мембрана билан ўралиб турган цитоплазмадан иборат бўлиб, ядроси ва ҳар хил цитоплазматик органоидлари бор (12-рasm).

Цитоплазма таркибига ҳар хил моддалар: оқсиллар, углеводлар, липоидлар, органик кислоталар, витаминлар,



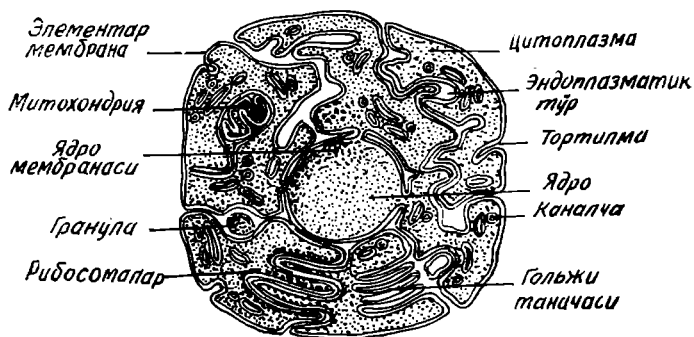
12-рasm. Хужайра тузилишининг электрон микроскопда кўзатишга асосланган замонавий схемаси.

электролитлар ва бошқалар киради. Унда 75—85% сув, 10—20% оқсил, 2—3% липидлар, 1% углеводлар ва 1% га яқин туз ва бошқа моддалар бор.

Хужайра ичидаги сув тинмасдан ўзгариб турадиган микрофазали ҳолатда бўлади: кристалл → суюқлик, суюқлик → кристалл.

Цитоплазмадаги сув органик ва анорганик моддалар учун эритувчи ҳамда коллоид зарралар учун дисперсион муҳит бўлиб хизмат қилади. Хужайрадаги жами сувнинг 4—5% га яқини (Э. де-Робертис) водород ва бошқа боғлар ёрдамида оқсил молекулалари билан мустаҳкам боғлангандир. Бу сув бошқа моддалар учун эритувчи бўлиб хизмат қила олмайди.

Цитоплазма коллоидлари асосан гидрофил коллоидлардир. Диполлар ҳолида бўладиган сув молекулалари коллоид молекулаларнинг гидрофил охирилари билан электростатик жиҳатдан боғланади ва шу молекулаларда юза қатлам ҳосил қилади. Оқсиллар билан бириккан сув молекулаларининг ҳаракати чекланган, чунки сув молекулалари, афтидан, оқсил молекуласи ичига стернометрик тарзда жойлашса керак. Оқсил молекуласида ҳар бир аминогруппа 2—6 сув молекуласини бириктириши мумкин. Қуритилган оқсилга адсорбцияланган сув миқдорини ўлчаш йўли билан оқсилларга бириккан сув миқдорини аниқласа бўлади, бундан ташқари, бириккан сув миқдори термодинамик методлар билан, масалан, Хилл методи, яъни мускул тўқимаси устидаги буғ тигизлигини ўлчаш йўли билан ҳам аниқланади.



13-расм. Хужайра схемаси, мембраналарнинг хужайра ичидаги структуралар учун аҳамиятини кўрсатади.

Бириккан ёки бошқача айтганда солватор сув бор бўлиши цитоплазматик структуралар учун айниқса характерлидир.

Ҳужайра таркибига кирадиган сув, эритувчи ва коллоид системалар учун дисперсион муҳит бўлишдан ташқари, талайгина ферментатив реакцияларда, моддаларнинг ҳужайралардан чиқарилишида, иссиқлик алмашинувиши бошқаришда иштирок этади, фотосинтез реакциялар учун водород ионлари етказиб берадиган манба бўлиб хизмат қилади ва ҳоказо.

Ҳужайрадаги сув ўрни ҳужайрадан ташқаридаги суоқликдан сув ўтиб туриши ҳисобига ва қисман алмашинув процессларида ҳосил бўладиган сув ҳисобига бўлиб туради. Тана огирлигига тенг миқдордаги сувнинг бутунлай янгиланиши одамда тахминан 28 кун мобайнида бўй беради.

Ҳужайралар центрифугаланганида тиниқ, аморф, гомоген модда ажралиб чиқади, гялоплазма ёки цитоплазматик матрикс деб шунн айтилади. Цитоплазматик матрикс ҳужайранинг ички муҳити бўлиб, кўп фазали коллоид системадан иборат. Баъзи ҳужайраларнинг цитоплазматик матриксига тур ҳосил қилувчи ишчиқа иллар топилади, улар протоплазма структурасини сақтаб туради, деб тахмин қилинади.

Талайгина ёрик ва халтумлари бўлган ҳужайранинг ташқари, яна шунга ўхшаган мембрана структуралари цитоплазмани тешиб ўтади ва ядро билан ҳужайра органопдларини ўраб туради (13-расм).

БИОЛОГИК МЕМБРАНАЛАРНИНГ УЛЬТРАСТРУКТУРАСИ ВА ФУНКЦИЯСИ

Биохимиявий методлар билан бирга қўшиб олиб борилган рентгеноструктур анализ ва электрон микроскоп билан текширишда олинган маълумотлар асосида ҳозир ҳар бир ҳужайранинг протоплазмаси қалинлиги 100 Å атрофида бўладиган мембрана билан ўралган деб тахмин қилинади (Ж. Робертсон маълумотларига қараганда $\approx 75 \text{ Å}$).

Плазматик мембраналарнинг химиявий таркиби эритроцитларнинг гипотоник эритмада гемолизланиши натижасида олинадиган «соялари» деб аталувчи пардалари устида текширилган. Мана шу объектларни биохимиявий йўл

мюр аниқлаганидек, юза қатлам батамом тўйинганида липидларнинг адсорбцияланган молекулалари сув юзасига шундай тик бўлиб жойлашадики, бунда гидрофил қутблн гурупа сувга ботиб турса, қутбсиз углеводород занжири юқорига қараб тик туриб қолади. Шу тариқа жой олган молекулалар қатлами «Ленгмюр қозиги» деб аталади. Стеаринат кислота адсорбцияланган ҳолда олинадиган ана шундай мономолекуляр парда қалинлиги 25 Å ни ташкил этади.

Юзида мономолекуляр парда бўлган сувга шиша пластинка тушириб, ўша пардани шу пластинка юзасига кўчириш мумкин. Шиша пластинка сувга қайта-қайта туширилганда унда бимолекуляр ва ҳатто кўп молекуляр пардалар ҳосил бўлиб, улардаги айрим қатламларнинг молекулалари бир-бири билан ё қутбланган гуруналар ёки қутбланмаган гуруналар воситасида бирикади.

Эритроцитларнинг «соялари» дан липидлар ва экстракцияланиб, кейин улардан сув юзасида мономолекуляр парда ҳосил қилинадиган бўлса, бу парданинг майдони шу липидлар экстракция қилиб олинган барча эритроцитлар пўстининг майдонидан пкки баравар ортиқ бўлади. Модомики шундай экан, эритроцитларнинг плазматик мембранаси липидларнинг икки молекула қатламидан ташкил топгандир.

Мембраналарнинг ана шундай моделларида ҳужайра хоссаларини текшириш мумкин, масалан, бундай мембрананинг қаршилик ва сифим катталиги ҳужайра мембранасининг шу параметрлари катталигига мос келади.

Плазматик мембраналарда топилган баъзи хоссаларни (эластик, қисқарувчанлик, механик чўзилла олиш хоссасини) уларда фибрилляр оқсил молекулаларп борлиги билангина тушунтирса бўлади.

Бундан ташқари, ҳужайра мембраналарининг сирт таранглиги жуда кичик, бу ҳам липидлар қатламини қоплаб турадиган оқсил молекулалари қатламп борлигига боғлиқ бўлса керак. Буни, мембрананинг сув-липид моделига аризмаган миқдорда оқсил қўшганда сирт таранглигини анча пасайтириб қўйиш билан исботлаш мумкин.

Бир қанча олимлар мембрананинг тузилишига тааллуқли ҳар хил моделлар таклиф этишган, чунончи Ж. Даниелли гипотезасига мувофиқ, мембрана ҳужайра юзасига радиал тарзда жойлашган икки қават фосфолипидлар моле-

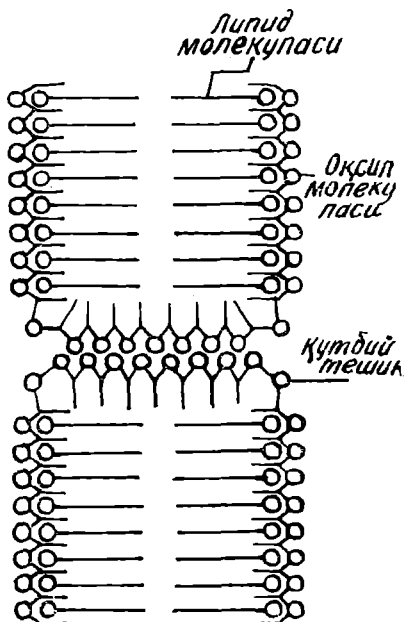
қуласидан иборатдир, бунда уларнинг қутбли группалари сув фазаси томонга қараб турса, қутбсиз группалари эса бир-бирига тақалиб туради. Мембрана глобуляр оқсиллар қатлами билан қопланган, бу қатламнинг қутбли группалари ҳам сув фазаси томонига, қутбсиз группалари эса липид фазаси томонига қараб туради. Ж. Даниелли маълумотларига қараганда мембрананинг умумий қалинлиги тахминан 80 Å га тенг (15-расм).

Ж. Робертсоннинг электрон микроскопик текширишлари шу моделнинг тўғрилигини тасдиқлаб берди. Бироқ Ж. Робертсон липидлар қатлами глобуляр оқсил молекулалари билан қопланган бўлмай, балки мембрананинг ташқи ва ички юзларида чигаллар ҳосил қиладиган фибрилляр оқсил билан қопланган деб тахмин қилади (16-расм).

Ж. Робертсоннинг таҳминига кўра, аксонлар ва шванн ҳужайралари мембраналарининг ташқи юзаси асосан углеводлар — мукополисахаридлардан тузилган.

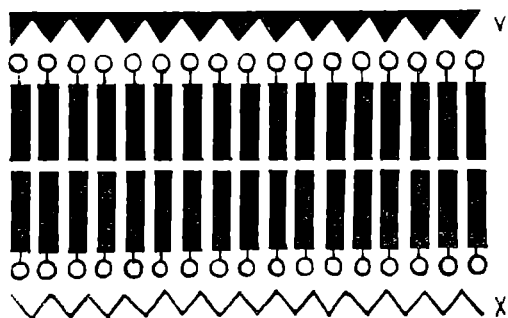
Грин митохондрийлар мембранасини текшириб, унинг тузилиши тўғрисида қуйидаги гипотезани таклиф этди: митохондрийларнинг мембраналари такрорланиб турадиган бирликлар — «блоклар»дан тузилган тўрдан иборатдир. Ана шундай «блок»нинг ҳар бири гидрофоб боғлар билан бир-бирига бириккан оқсил ва фосфолипид мицеллаларидан ташкил бўлади.

Ҳозир кўпчилик олимлар мембрананинг тузилиши тўғрисида қуйидаги фикрни қувватлайди: иккита ингичка фибрилляр оқсил молекулалари қатлами орасида қўшалоқ



15-расм. Даниелли фикрича плазматик мембрана ана шундай тузилган (схемаси).

фосфолипидлар қатлами жойлашган, фибрилляр оқсил молекулалари қатламинини глобуляр оқсил молекулалари ўраб туради, деб тахмин қилинади (17-расм).



16-расм. Робертсон фикрича элементар мембрана ана шундай тузилган (схемаси).

Кўпчилик ҳужайралар мембраналарининг сувни яхши ўтказиши уларда тешиклар — қораклар бор деб тахмин қилишга шикон боради. Мембраналарнинг тузилишини ўрганиш билан шугулланадиган Ж. Даниелли, Ж. Робертсон, Л. А. Либерман ва бошқа олимлар оқсил молекулалари баъзи жойларда мембраналарнинг

қисмида қисман қилинади, деб тахмин қилишади. Бу тешиклар жуда кичик бўлади; диаметри $8 \text{ \AA}$ дан каттароқ кетадиган модда молекулалари улардан ўта олмайди. Мембранадаги тешиклар диаметри сувда эриб, мембрана орқали ўтишга ҳали лаёқатли бўлган модда молекуласининг катта-кичиклигига боғлиқ (18-расм).

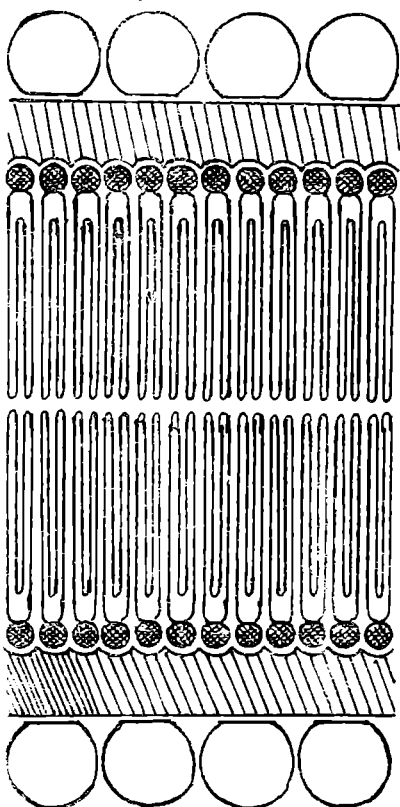
Мана шу фикр ва бошқа методларга асосланиб кўпчилик ҳужайралардаги тешиклар диаметри $3,5 \text{ \AA}$ дан $8 \text{ \AA}$ гача бўлиши аниқланган. Тешиклар тузилиши жиҳатдан эгри-бугри узун канал кўринишида бўлиши мумкин. Мембранада тешиклар кўп эмас, улар бир-биридан анча олисда жойлашган, шунга кўра уларнинг тузилишига тўғри келадиган бутун майдон, масалан, эритроцитларда, умумий юзанинг мишгдан бир қисмидан ортмайди.

Мембрананинг турли қисмлари шу мембрана орқали ўтган моддаларга нисбатан химиявий жиҳатдан ҳар хил спецификликка эга бўлади деб тахмин қилинади. Чунончи,

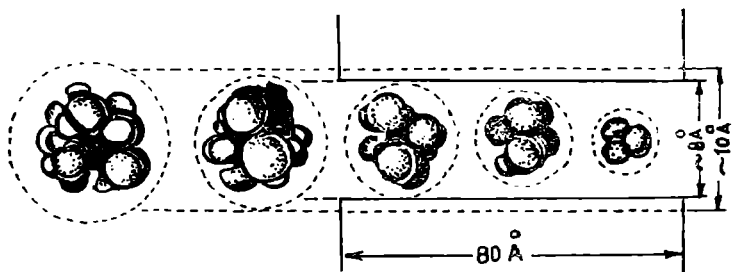
мураккаб моддаларнинг хужайрага ўта оладиган моддаларга айланишида иштирок этадиган баъзи ферментлар хужайра сиртига жойлашган бўлади.

Талайгина мембрана структураларнда, масалан, митохондриялар, эндоплазматик тўр, лизосомаларнинг мембраналарида бўладиган фермент системалари бор. Митохондриялар ва эндоплазматик тўрнинг ички мембранасида дегидрогеназалар, флавинлар, цитохромлар сингари оксидловчи ферментлар бўлади. Мембрана тузилмаларида фосфатазалар, моддаларни актив равишда ташишда иштирок этадиган ферментлар (транслаказалар, пермеазалар), липолитик ферментлар бор.

Ҳайвонлар организмларидаги турли-туман мембрана структуралари гоят катта юзани — бир неча ўн минг квадрат



17-расм. Мембрана структурасининг замонавий модели.



18-расм. Мембрана тешиклари диаметрини аниқлаш методини кўрсатадиган схема.

Эмбрион тўқималари трипсин билан ишланадиган бўлса, улар айрим ҳужайраларга парчаланади (трипсин ҳужайраларни бир-бирига ялаштириб турадиган пептид боғларни емиради). Бир қанча вақтдан кейин бир типдаги ҳужайраларнинг бир-бирига ёпишиб, тегишли тўқима (жигар, буйрак) ҳужайраларидан иборат конгломератлар ҳосил қилишини кузатиш мумкин. Тўқималар шу хилда ишланганидан кейин ҳар хил турларга мансуб эмбрионлардан олинган тўқималар ҳужайралари бир-бирига аралаштириладиган бўлса, уларнинг кейинчалик бир-бирига ёпишиб, конгломератлар ҳосил қилиши тур спецификлигига эмас, балки тўқима спецификлигига боғлиқ бўлиб қолади.

Тўқималар, ҳужайраларгина эмас, балки ҳужайраларнинг зарралари (митохондриялар, мембраналарнинг оқсиллари) ҳам шу тариқа ўз-ўзидан уюшиш хоссасига эга эканлиги аниқланган.

Ҳужайраларнинг спецификлигига қараб ўз-ўзидан уюшувини тушунтирадиган бир қанча гипотезалар бор. Масалан, ҳужайраларнинг специфик тарзда бир-бирига ёпишувини ҳужайралар юзаси ўртасидаги химиявий ўзаро таъсирга боғлаб тушунтирадиган гипотеза баён қилинган; ҳужайралар бир-бирига туташганида бир хилдаги ҳужайралар юзасида қандайдир алоҳида бир модда ҳосил бўлади, деган гипотеза ҳам бор.

Ҳужайралар бетартиб ҳаракат қилганда уларнинг бир-бирига яхши тўғри келиб туташуви ва кейинчалик бир-бирига ёпишиб қолиши эҳтимоллик характериға эга бўлиб, реактив группаларни ташувчи оқсил молекулаларининг битта тўқимаға мансуб бўлган ҳужайралар юзасида бир хил типда жойлашувига боғлиқ, деб тахмин қилинади. Кальций ионлари бўлмаса, ҳужайраларнинг ўз-ўзидан уюша олмаслиги аниқланган.

Ҳужайраларнинг специфик адгезияси масалаларини ўрганиш (А. Г. Маленков) рақ ўсмалари ҳужайраларининг адгезиясидаги жуда қизиқ хусусиятларни аниқлашға имкон берди. Рақ ҳужайралари спецификликка эга эмас. Бир-биридан ажратилган жигар ҳужайралари билан рақ ўсмаси ҳужайралари аралаштирилганидан кейин конгломератлар ҳосил қиладиган бўлса, рақ ҳужайралари бир-бири билангина эмас, балки жигар ҳужайралари билан ҳам ёпишиб қолишини кузатиш мумкин. Рақ ўсмалари ҳужайралари нормал ҳужайраларға қараганда камроқ адгезияланиш хусусиятиға эга, улар осонроқ узилиб чиқиб, тарқалади ва метастазлар ҳосил қилади.

Юқорида кўздан кечирилган элементар мембрана барча ҳужайраларга хос универсал биологик структурадир. Мембрана цитоплазмага дўппайиб кириб, бўшлиқлар: синуслар ва каналларни қоплаб, ҳужайра структуралари, жумладан ядрони ҳам ўраб турар экан, ҳужайрада уни атрофидаги муҳит билан боғлаб турадиган ва эндоплазматик тўр деб аталадиган тўрни ҳосил қилади.

Эндоплазматик тўр протоплазманинг бутун ҳажмини эриган моддалар концентрацияси турлича, бириккан сув миқдори ва рН қийматлари ҳар хил бўладиган бир талай қисмларга бўлади.

Мана шу қисмлар орасида ажратиб турадиган хилма-хил юзалар бор. Молекулаларнинг ана шу юза қатламлари жуда лабиллиги билан ажралиб туради, муҳит таркиби ўзгарганда осон ўзгариб, қайтадан группаланади. Шундай қилиб, протоплазма ҳар хил структурага, хилма-хил физик-химиявий хоссаларга эга бўлган ва турли-туман функцияларни бажарадиган бир қанча бўлимлардан иборат гетероген системадир.

Ана шу ҳужайра тузилмаларининг структураси билан функциялари кўп жиҳатдан улар мембраналарининг тузилишига боғлиқ.

ЦИТОПЛАЗМАТИК ОРГАНОИДЛАР

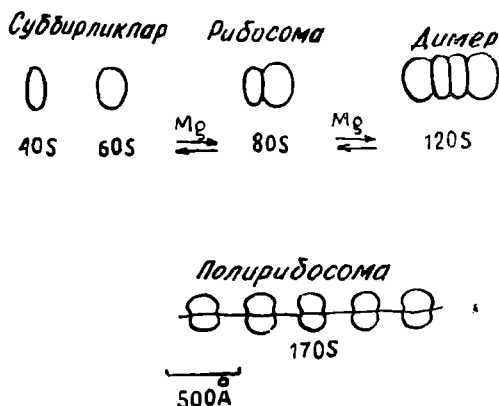
доплазматик тўрда грануляр ёки агрануляр қисмлар кўп-поқ бўлиши мумкин: ҳужайранинг секретор ва экскретор органи бўлмиш Гольджи аппарати шу қисмлар билан боғланган.

Барча тирик ҳужайраларда 230 А атрофида келадиган шарсимон кичик зарралар учрайди, улар рибосомалар деб аталади. Рибосомалар тахминан тенг нисбатда бўладиган оқсил ва РНК кислотада иборатдир. Улар ниҳоятда муҳим роль ўйнайди, чунки оқсил шуларда синтезланади. Ҳужайраларда рибосомалар узун РНК молекуласи билан бириккан группалар ҳолида учрайди. Ана шундай рибосома тўпламлари полирибосомалар ёки полисомалар деб аталади.

Паст концентрацияларда магний бўлган тақдирдагина рибосомалар структура бирлашмалари ҳосил қилиши мумкин, афтидан, магний РНК нинг фосфат группаси билан бирикади. Мазкур пайтда рибосомаларни бир-бирига бир-

лаштирадиган РНК молекуласидаги ахборотга қараб рибосомалар тегишли оқсилни ҳам синтезлайди (19-расм).

Рибосомалар баъзан цитоплазматик матриксда эркин жойлашиши мумкин, бироқ кўпинча улар эндоплазматик тўр айрим қисмларининг мембраналарига бириккан бўлади. Баъзи тадқиқотчилар (Е. Эсснер, А. Б. Новиков)нинг тахминига қараганда, агрануляр эндоплазматик тўр ва



19-расм. Рибосома суббирликларининг тузилиши ва Нг таъсири (схема).

Гольжи комплекси мембраналари грануляр эндоплазматик тўрдан ҳосил бўлади, секретор вакуолаларнинг мембраналари эса ўз навбатида Гольжи комплекси мембраналаридан вужудга келади.

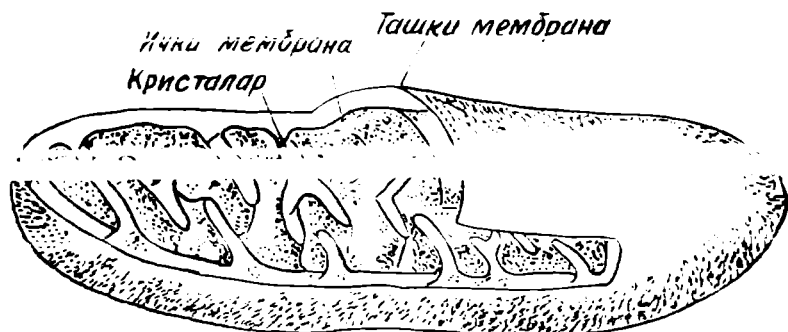
Ҳужайранинг бошқарувчи маркази ядросидир; бу ядро ҳам, барча структура тузилмалари сингари, мембрана билан цитоплазмадан ажралиб туради, ҳужайранинг цитоплазмаси шу мембранадаги тешиклар орқали ядро цитоплазмаси билан туташади.

Ҳужайранинг структура тузилмалари қаторига диаметри 0,2 мк дан 0,8 мк гача борадиган жуда майда халтачалар шаклидаги лизосомалар киради, уларда талайгина ферментлар бўлади. Лизосомадаги ферментлар унинг мембранасига таъсир қилмайди, лекин емирилганда бутун ҳужайрани ҳазм қилиб юбориши мумкин, бу нарса нобуд бўлган ҳужайраларнинг организмдан ўз-ўзича чиқиб кетишида катта роль ўйнайди. Бояги ферментлар ҳужайрани ўраб турган муҳитга чиқиши мумкин. Суяк тўқимасининг остеокластлар таъсирида сўрилиб кетиши худди шу тариқа рўй берса керак.

Лизосомалар учун полиморфизм характерлидир, улар турли тўқималардагина эмас, балки битта ҳужайранинг ўзида ҳам ҳар хил бўлиши мумкин. Полиморфизм ҳужайрага фагоцитланган материалга боғлиқ деб ҳисобланади. Масалан, ўз ҳужайрасининг таркибий қисмларини тутадиган лизосома аутофагловчи вакуола деб аталади. Очлик вақтида жигар ҳужайраларида ана шундай вакуолаларни кўплаб топиш мумкин. Бу вакуолалар ҳужайраларнинг айрим компонентларини (митохондрияларни) ҳазм қилади ва, афтидан, ҳужайрани озик билан таъминлаб, уни ҳалок бўлишдан сақлаб қолади.

МИТОХОНДРИЯЛАРНИНГ ТУЗИЛИШИ ВА ФУНКЦИЯСИ

Митохондриялар, яъни узунлиги 2—7 мк ва диаметри 0.5 мк атрофида бўладиган цилиндр шаклидаги анча йирик тузилмалар алоҳида диққатга сазовордир. Митохондрияларнинг ташқи ва ички мембраналардан иборат қўш қават пардаси бор; бу мембраналар типик элементар мембраналар каби тузилган (20-расм).



20-расм. Типик митохондриянинг тузилиш схемаси.

Мембраналар орасидаги бўшлиқ ҳар хил коферментлари бор сувсимон суяқлиқ билан тўла туради. Ички мембранадан ўсиқлар, яъни митохондрия бўшлиғини бир қанча бўлимларга бўлиб турадиган кристаллар чиқади. Иккала мембрананинг юзасида жуда кўп — бир неча ўн мингтагача борадиган майда-майда заррачалар бор, булар мембрана билан бириккан бўлади. Электронлар ташиладиган занжир компонентлари шуларда «фиксацияланган» деган тахмин бор (Д. Грин).

Митохондриянинг ички мембрана билан чекланган ички юзаси митохондриял матрикс деб аталадиган модда билан тўла бўлади. Матриксда баъзан кичик-кичик гранулалар (доналар) топилади, буларга кальций ва магний ионлари бириккан бўлади деб тахмин қилинади.

Хужайралардаги митохондриялар сони 50 тадан 500 тагача боради. Улар хужайранинг энг муҳим метаболик аппаратиدير. Буларда асосий оксидланиш-қайтарилиш процессларини: оксидловчи фосфориллаш, ёғ кислоталарнинг оксидланиши, трикарбон кислоталар циклини таъминлайдиган ферментлар бўлади, уларда цитохром система бор; аминокислоталар, липидларнинг алмашинув процесслари, фосфолипидлар, мочевино биосинтези, ионларнинг ташилиши ва бошқалар митохондрияларга боғлиқдир.

Тирик хужайрада митохондриялар ҳаракатланиб туради ва уларнинг шакли билан катта-кичиклиги ўзгариб боради. Митохондриялар асосан тебранма ҳаракат қилиб, хужайранинг бир қисмидан иккинчи қисмига кўчиб юради. Митохондрияларда мускул актомиозинига ўхшаб кетадиган контрактил оқсил борлигидан улар ўз шаклини ўзгартира олади.

Митохондрияларнинг қисқариши АТФ га боғлиқ. Митохондрияларда етарли миқдорда кислород бўлса, АТФ синтезланиб, актомиозин билан ўзаро таъсирлашади ва митохондриянинг қисқаришига олиб келади. Кислород етишмай қолганда АТФ ҳосил бўлиши сусайиб, митохондриялар қисқарувчанлик хусусиятини йўқотиб қўяди ва бўкиб қолади.

Оксидловчи фосфориллаш ингибиторлари (динитрофенол, цианидлар ва бошқалар) митохондрияларнинг бўртишига сабаб бўлади. Кальций ионлари, анорганик фосфат, ёғ кислоталари ва бир қанча гормонлар (тироксин, вазопрессин, инсулин, окситоцин, ўсиш гормони ва баъзи кортикостеронидлар) ҳам шундай таъсир кўрсатади.

Митохондриялар ҳар хил агентларнинг шикастловчи таъсирига осон берилади. Организмнинг бир қанча патологик ҳолатларида (канцероген моддалар, токсинлар таъсир этганда) митохондриялар бўкиб, улардан турли моддалар: АДФ, НАДФ (никотинамид—аденидинуклеотидфосфат), протеинлар ва бошқалар хужайрага чиқади. Хужайрада автолиз, яъни ўз-ўзидан эриб кетиш ҳодисаси рўй бериши мумкин.

Рак ўсмалари хужайралари митохондрияларининг мембраналарида актомиозин бўлмайди, шунинг учун митохон-

дриялар бўлган ҳолатда туради ва бундай ҳужайраларда ҳамиша гликолиз ҳодисаси тинмай давом этади.

Ҳужайра ичидаги суюқлиқнинг ютилиши ва ажралиб чиқишида митохондрияларнинг бўкиши ва қисқариши катта аҳамиятга эга. Сув ва бошқа моддалар икки йўл билан ўтиши мумкин. Сув ва калий билан натрий ионларининг иккала мембрана орқали осон ўтиб, матрикснинг суюлиб қолишига ва митохондрия структурасининг ўзгариб кетишига сабаб бўлиши аниқланган. Эриган баъзи моддалар (сахароза) ташқи мембрана орқали осон ўтади ва бунда фақат ташқи камеранинг кенгайишига сабаб бўлади.

Митохондрияларнинг бўкиши ва кейинчалик қисқариши вақтида бириккан фосфорга сарфланган кислород ўртасидаги муносабатни текшириш митохондрияга сув ўтган сайин оксидловчи фосфориллаш интенсивлиги камайиб боришини кўрсатди. Бу процесснинг аввалги даражага қайтиши сув ажралиб чиқиши билан боғлиқ. Шундай қилиб, митохондриялардаги оксидловчи фосфорилланиш сув ва ионларнинг актив ташилишини белгилаб беради.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Ҳужайра структураси ва функцияси уларни ўрганиш методлари.
2. Ҳужайра цитоплазмаси мураккаб гетероген структурадир.
3. ...
4. Биологик мембрананинг ультраструктураси ва функциялари.
5. Ҳужайра мембраналарининг моделлари.
6. Тирик ҳужайралар адгезияси ҳодисаси.
7. Цитоплазматик структура ва уларнинг функциялари.
8. Митохондрияларнинг тузилиши ва функцияси.

II б о б

ҲУЖАЙРАЛАРНИНГ УТҚАЗУВЧАНЛИГИ

ТЕКШИРИШ МЕТОДЛАРИ

Ҳужайра очиқ термодинамик система бўлиб, атрофидаги муҳит билан тинмай моддалар алмаштириб туради. Ҳужайралар газлар, сув ва унда эриган моддаларни ўткази оладиган бўлгани учун моддалар шу тариқа алмашилиши мумкин. Ҳужайраларнинг мана шу хусусиятига ўтказувчанлиги деб айтилади.

Организмнинг бутун ҳаёт-фаолияти мана шу хусусиятга алоқадордир — метаболик процесслар, моддаларнинг ҳужайралар билан тўқима суяқлиги ўртасида тарқалиши, биопотенциаллар ҳосил бўлиши ва бошқалар ўтказувчанлик туфайли вужудга келади.

Ҳужайралар ўтказувчанлигини аниқлашнинг талайгина методлари бор.

1) Осмотик — плазмолитик, плазмометрик, гемолитик методлар.

Бу методлар ҳужайраларни ҳар хил концентрациядаги гипертоник эритмаларга жойлаштирилганда ҳажм ўзгаришлари кинетикасини кузатишга асосланади. Обьектив суратда қайд қилиш учун ҳужайралар аралашмаси центрифугаланиб, уларнинг йиғинди ҳажми гематокрит ёрдамида визуал тарзда (оддий кўз билан) аниқланади. Ҳужайралар ҳажмининг ўзгаришини ёруғлик ўтказувчанликнинг ўзгариш динамикасига қараб фотометрия методи билан, синиш кўрсаткичининг ўзгаришига қараб аниқлаш ҳам мумкин ва ҳоказо. Бироқ бу методлар ҳужайраларнинг қандлар, минерал тузлар, аминокислоталарни қандай ўтказ олиши тўғрисида тўғри тушунчалар бермайди, чунки бу моддаларнинг концентрациялари катта бўлганда ҳужайра уларни ўтказмайдиган бўлиб қолади.

2) Бўёқлар, шунингдек рангли индикаторлардан фойдаланишга асосланган методлар.

Бу методлардан фойдаланилганда ҳужайрада бўёқларнинг пайдо бўлиши микроскоп билан текшириб топилади. Индикаторлар (кўпинча нейтральрот) қўлланиш кислота ва ишқорларнинг ҳужайрага ўтиш тезлигини текширишга имкон беради. Бу методнинг камчилиги шуки, бўёқ кичик концентрацияларда бўлса, топилиши қийин, унинг юқори концентрациялари эса заҳарлидир.

3) Микрохимиявий анализ методлари ҳужайра ичидаги суяқлиқни одатдаги аналитик методлар билан текширишга асосланган.

4) Нишонли атомлар (изотоплар) методи.

Бошқа методларга қараганда бу методнинг бир қанча афзалликлари бор. Унинг ёрдамида тирик объектларнинг ўтказувчанлигини текшириш ва бу объектларни табиий ҳолатларда ўрганиш мумкин; текшириладиган моддани ҳужайранинг ҳаёт-фаолиятини издан чиқармайдиган паст концентрацияларда юборса бўлади. Изотоплардан фойдаланиш заҳарли ва ёт жинсли моддалар молекулаларидан ташқари, организмнинг ўзидаги ҳужайралар ва тўқималар

суюқлиқлари таркибига кирадиган бирикмаларни ҳам ҳужайралар билан тўқималар қай тариқа ўтказа олишини ўрганишга имкон берди. Мана шу метод ёрдамида ҳужайрага кириб келаётган моддалар оқимини ҳужайрадан атрофдаги муҳитга чиқиб бораётган худди ўша модда оқимидан ажратиб олиш мумкин бўлиб қолди. Натрий ва калий изотопларининг ҳужайрага ўтиш кинетикасини синчиқлаб текшириш протоплазмада бу ионларнинг қандай ҳолатда бўлишини аниқлаб олишга имкон берди (эркин ионлар, адсорбция йўли билан бириккан ва химиявий боғ кучлари билан ушлаб туриладиган ионлар).

ТИРИК ҲУЖАЙРАДА МОДДАЛАРНИНГ ПАССИВ РАВИШДА ТАШИЛИШИ

Модданинг ҳужайрага ўтиши ёки ундан атрофдаги муҳитга чиқарилиши «пассив» ёки «актив» равишда бўлиши бера оладиган жуда мураккаб процессдир. Моддаларнинг каттадан кичикка томон тушилган концентрациялар градиенти бўлиб ўтиши «пассив» тарзда ўтиш деб аталади, чунки моддаларнинг бу ҳолда ўтиши ҳужайрада бўлиб бераётган метаболик процесслар энергиясининг сарфланишига боғлиқ эмас. Моддаларнинг пассив ўтиши ҳар хил градиентларга боғлиқ бўлиши мумкин. Қуйидагилар ана шун-

1) Ҳужайра ва атрофдаги суюқлиқда модда концентрацияси ҳар хил бўлганида шу модданинг ўтишига сабаб бўладиган концентрация градиенти.

2) Ҳужайра ичида ва ундан ташқарида осмотик ёки биологик системалар учун анча муҳимроқ онкотик босим ҳар хил бўлганда вужудга келадиган осмотик градиент.

3) Паст молекулали ионларни яхши, юқори молекулали ионларни эса ёмон ўтказадиган ярим ўтказгич мембрана борлигида вужудга келадиган мембрана градиенти. Бу ҳолда паст молекулали бирикмалар билан бир қаторда юқори молекулали ионларни ҳам тутадиган паст молекулали бирикмалар муҳитидаги ионлар концентрацияси мембрананинг иккинчи томонидагига қараганда камроқ бўлади. Шундай қилиб, башарти мембрананинг бир томонида паст молекулали ионлар бўлса, улар мембрананинг иккала томонида бир текис тарқалиши мумкин эмас.

4. Бир-бири билан аралашмайдиган иккита фаза чегарасида, мазкур модда шу фазаларда ҳар хил даражада

эрийдиган бўлганда вужудга келадиган эрувчанлик градиенти. Хужайра пардасини бир-бирига аралашмайдиган иккита фазадан; липид фазаси ва сольват сув билан ўралган оқсил пардасидан иборат система деб тасаввур қилса бўлади. Сув ва ёғларда эрийдиган ҳар қандай модда буларда Нернст қонунига мувофиқ тақсимланади.

Мана шу қонунга мувофиқ оғирлиги тенг иккита суюқлик фазаларидаги модда концентрацияси нисбати берилган ҳар бир температурада модданинг ҳар хил С концентрацияларида доимий миқдор ҳисобланади:

$$K = \frac{C_2}{C_1}$$

К доимийси тақсимланиш коэффициенти деб аталади. Модда шу фазаларда кам эрийдиган бўлса, тақсимланиш коэффициенти тақсимланадиган модданинг ҳар қайси фазада эрувчанликлари нисбатига тенг ёки яқин бўлади.

5. Электр химиявий потенциаллар айирмасига кўра келиб чиқадиган электр химиявий градиент.

Ионлар концентрация градиентининг аксига ёки электр потенциали градиентининг аксига қараб ҳаракат қилаётган ҳолда ҳам электр химиявий градиентга мувофиқ ҳаракатланиши мумкин, чунки электр химиявий потенциал градиенти химиявий ва электр эффектларининг йиғиндисидир.

Шундай қилиб, концентрация градиентининг мавжудлиги модданинг атрофдаги муҳитдан хужайрага ёки хужайрадан атрофдаги муҳитга ўтишига сабаб бўладиган бирдан-бир термодинамик куч эмас. Концентрация градиентига қарама-қарши йўналган бошқа бир градиент бўлиб, унинг миқдори ортиқроқ келса, модда концентрация градиентининг аксига қараб ҳам ўтиши мумкин.

Чунончи, мембрана градиенти борлиги туфайли хужайраларда (эритроцитларда, мускул ва нерв тодаларида) калий қон ёки тўқима суюқлигига қараганда 30—50 баравар кўп бўлади. Нуклеотидлар, нуклеин кислоталар ва фосфолипидлардаги фосфат миқдори ҳам ташқи суюқликдаги миқдорига қараганда бир неча баравар кўпдир.

Моддалар оқимининг йўналиши моддалар алмашинуви даражасига кўп жиҳатдан боғлиқ. Протоплазма таркибига кирадиган энг муҳим юқори молекулали моддалар ассимиляцияси ва диссимиляцияси процесслари ўртасидаги нисбат бузилганда моддалар оқимининг йўналиши тескари томонга ўзгариб қолиши мумкин. Масалан, ёш хужайраларда фосфатларнинг нуклеотидларга кириши ҳисобига K^+

ионлари билан фосфатлар тўпланиб боради. Ҳужайралар қариган сари, масалан, консервланган қон сақлаб қўйилганда эритроцитлар қариган сари, буларда нуклеотидлар парчаланиб боради. Фосфатлар ажралиб чиқади ва калий ионлари билан бирга ҳужайрадан ташқаридаги эритмага ўтиб қолади.

Моддалар алмашинувига таъсир кўрсатадиган баъзи заҳарлар (цианидлар ёки фторидлар) эритроцитларга таъсир қилганда ҳам K^+ ионлари худди шу тариқа ташқарига чиқади. Фосфатлар чиқиши рақ ҳужайраларининг емирилиши учун характерлидир. Баъзи функционал ўзгаришларда, масалан, мускул ишида ўтказувчанлик кескин кучаяди. Сут кислота, карбонат кислота, фосфор тутган кислоталар сингари моддаларнинг янги концентрацион градиентлари яратилмоқдаки, бу шу моддаларнинг ҳужайрадан тўқима суюқлигига ўтишига сабаб бўлади. Ҳужайранинг қўзғалиши ҳамisha эриган моддалар учун ўтказувчанлигининг ортиши билан бирга давом этади. Ҳужайра ҳалок бўлганда ўтказувчанлик қайтмас тарзда ортиб боради ва шу билан бирга ҳужайранинг моддаларни танлаб ўтказиш хусусияти йўқолиб кетади.

МОДДАЛАРНИНГ ҲУЖАЙРАГА АСОСИЙ УТИШ ЙУЛЛАРИ

Ҳужайрага ўтадиган моддалар молекуласи ҳар хил тузилган ва турли ҳажмга эга бўлиши билан бирга, уларнинг

ҳужайрага қарамай, улар асосан икки йўл билан ўтади: 1) ўтувчан моддаларнинг ҳужайра мембранаси липидларида эриши ҳисобига ва 2) ҳужайра мембранасини тешиб ўтиб, цитоплазма билан ҳужайра структураларини ташқи муҳит билан ҳамда бир-бирига туташтириб турадиган субмикроскопик тешиклар орқали моддаларнинг ўтиши ҳисобига. Моддаларнинг биринчи усулда ўтиши асосан сувда эримайдиган органик бирикмалар учун характерли бўлса, иккинчи усулда ўтиши сувда эрувчан моддаларнинг молекулалари, шунингдек ионларга характерлидир.

Органик моддаларнинг ўтиш хусусияти уларнинг липидларда эрувчанлигига боғлиқ эканлигини дастлаб Овертон аниқлаган. Унинг хулосаларига қараганда, ҳужайраларнинг турли моддаларни қанчалик ўтказа олиши уларда муайян функционал группалар бор-йўқлигига боғлиқ. Гидроксил, карбоксил ва амин группалари шундай группалари бўлган моддаларнинг ҳужайрага ўтишига тўсқинлик қилади. Бирикмада бу группалар миқдори ортган сари унинг

ўтказувчанлик хусусияти пасайиб боради. Молекулада метил, этил ва фенил группаларининг бўлиши унинг ҳужайрага ўтишини осонлаштиради, лекин углеводород занжирининг узунлиги, демак молекуланинг катта-кичиклиги бунда ортиб бориши мумкин.

Жекобс бу нарсани қуйидагича тушунтиради. Метил, этил ва фенил группалари тутадиган бирикмалар қутбланмаган бирикмалар ҳисобланади ва шунга кўра уларнинг диэлектрик доимийси паст бўлади. Улар сувда эримайди, лекин липидлар ва ёғни эритувчиларда яхши эрийди. Шу муносабат билан ана шундай группалари бўлган молекулалар ҳажмининг ортиб бориши, агар бунда ўша молекуланинг электрик қутбийлиги сусайиб, шу билан бир қаторда ҳужайра мембранасининг липидларда эрувчанлиги ортиб борадиган бўлса, уларнинг ўтувчанлик хусусиятини қучайтириши ҳам мумкин.

Таркибига гидроксил, карбоксил ва амин радикаллари кирадиган бошқа моддалар группаси рўй-рост ифодаланган электр қутбга эга. Булар ўзи қутбли ҳамда юксак диэлектрик доимийга эга бўладиган сувда яхши эрийди. Уларнинг ўтиш тезлиги асосан молекуляр ҳажмига боғлиқ. Молекулалар маълум бир критик катталиikka етганидан кейин ҳужайра мембранасидан мутлақо ўтолмай қолади. Бу — қутбли молекулаларнинг ҳужайраларга асосан мембраналардаги тешиклар орқали ўтишини кўрсатадиган шубҳасиз далилдир.

Ионларнинг мембрана тешиклари орқали ўтиши ҳаминша ҳам осмос натижаси эмаслиги радиоактив изотоплар методи билан аниқланди. Шу муносабат билан мембранада зарядсиз тешиклар билан бир қаторда мусбат ёки манфий зарядга эга бўлган тешиклар ҳам бор, уларнинг шу заряди тешиклар юзасига қарама-қарши зарядланган ионлар адсорбцияланиши натижасида пайдо бўлиши мумкин, деган гипотеза таклиф этилди. Бу тешиклар асосан оқсил молекулаларидан, шунингдек гидрофил липидлардан ҳосил бўлган, шу билан бирга ўша тешиклар зарядининг ишораси мусбат ва манфий зарядлар нисбати билан белгиланади, деб тахмин қилинади. Шу сабабдан тешик ичига унинг деворларидаги зарядга қарама-қарши ишорали заряд билан зарядланган зарра тушганида, тешикка тортилиб, мембрана орқали ўтиб кетади. Заряд ишоралари бир-бирига тўғри келиб қолганда зарра ҳужайрага ўтмайди, чунки тешикдан итариб чиқарилади. Бироқ, тешиклар юзаси зарядига қарама-қарши зарядланган ионлар ҳам чекланган

миқдорда ўтиши маълум бўлди. Бунга сабаб шуки, бир хил ишорали зарядлар билан зарядланган ионлар тешикка кирган сари бир-бирини итаради ва шу билан ўзининг ичкарироқ киришига тўсқинлик қилади.

Водород ва гидроксил ионлари радиуси қиёсан кичик бўлишига қарамай, ташқаридан ҳужайрага мутлақо ўтмайди. Улар юксак реактивликка эга бўлиб, ҳужайра ичига киришидан аввал ҳужайра мембранасининг юза группалари томонидан ушланиб қолади. Шунинг натижасида ўша юза группалар тегишли заряд ҳосил қилади, бу — бир хил ишоралинги зарядлари билан зарядланган бошқа ионларнинг электростатик йўл билан итарилишига сабаб бўлади. Ана шунинг учун ҳам шикастланмаган ҳужайра кучли кислота ва асосларни ўтказмайди.

Кучсиз кислота ва асослар кучли кислота ва асослардан фарқли ўлароқ, ҳужайрага яхши ўтади. Улар таркибида диссоциацияланмаган молекулалар борлиги туфайли ҳужайрага шу тариқа тез ўтиб кетади. Бу молекулалар асосан мембрана липидларида эриши ҳисобига ҳужайра ичига осон ўтади ва энди ҳужайрада ионларга диссоцияланади. Электр заряди борлиги туфайли бу ионлар ҳужайрадан ташқи эритмага ичка олмайди ва ўш қонқонга тушгандек тўтилиб қолади. Ташқи томондаги актив муҳит ўзгартирилмаган бўлса, кучсиз электролитларнинг ҳужайра ичига ўтишини кучайтириш ёки сустайтириш мумкин.

Ҳужайра мембраналарида эриш осонлиги билан бирга юборилганда уларни ўлдирмайди. Бироқ мана шу эритмага NaHCO_3 қўшиладиган бўлса, улар тез ўлиб қолади. Бунга сабаб шуки, сода диссоциацияланганида вужудга келадиган гидроксил диссоциацияланмаган стрихнин бирикмаларининг пайдо бўлишига олиб боради, бу бирикмалар ҳужайра ичига кириб, ҳайвоннинг ўлимига сабаб бўлади.

ҲУЖАЙРА МЕМБРАНАЛАРИДАН СУВ ЎТИШИ

Сув қутбли бирикмалар жумласига кирса ҳам, мембранадан осон ўтади, бу, афтидан, молекулаларининг кичик бўлишига боғлиқ. Сув қуйидагилар натижасида: 1) осмос натижасида, оқсилларнинг коллоид-осмотик босими, яъни онкотик босим бунда алоҳида аҳамиятга эга; 2) гидростатик босим айирмаси туфайли вужудга келадиган ультрафилтрация натижасида; 3) электрик градиент бўлиши натижасида; 4) оқсил молекулаларининг йиғилиши ва чў-

зилиши натижасида ҳужайра ва тўқималар юзаси орқали ўтиши мумкин. Сув ўтишининг сўнгги тури содда жониворлар учун характерлидир, уларда қисқарувчи вакуоланинг иши, афтидан, оқсил занжирларининг йиғилиши ва чўзилишига асосланган, шу нарса вакуоладан сувнинг ҳайдаб чиқарилишини таъминлаб беради.

Қон билан тўқима ўртасида сув алмашинуви учун онкотик босим ва ультрафилтрация алоҳида аҳамиятга эга. Капиллярларнинг артериал қисмларида гидростатик босим онкотик босимдан ортиқ бўлади ва шу боисдан сув қон ўтадиган ўзандан тўқимага қараб оқади. Капиллярларнинг веноз қисмларида гидростатик босим онкотик босимдан камроқ бўлади, натижада сув тўқимадан қонга қараб оқади.

Капиллярларнинг фақат марказий қисмларида мана шу иккала босим, яъни гидростатик босим билан онкотик босим ўртасида мувозанат қарор топади. Сувнинг осмотик градиент бўйича ҳаракатланиши билан бир қаторда организмда унинг шу градиент қаршисига томон ўтиши ҳам кенг тарқалган. Сувнинг шу тариқа ўтиши қон плазмаси ёки ҳужайра ичидаги суюқлиқ осмотик босимининг доим бир хилда сақланишига олиб боради. Чунинчи, организм билан муҳит ўртасида осмотик босим фарқини қувватлаб туришга қаратилган буйрак иши, афтидан, электр осмос, бошқача айтганда аномал осмос деган ҳодисаларга боғлиқдир.

Аномал осмос ҳодисаси сувнинг диффуз потенциаллар фарқи ҳисобига говак мембрана орқали ўтишидан иборат. Концентрация градиенти бўйича шу мембрана орқали диффузияланадиган катионлар билан анионларнинг ҳар хил тезликда ҳаракат қилиши туфайли диффуз потенциаллар фарқи вужудга келади. 1) мусбат аномал осмос ва 2) манфий аномал осмос тафовут қилинади. Мусбат аномал осмосда сув осмотик градиентга кўра электр майдони туфайли вужудга келадиган қўшимча тезланиш билан ҳаракатланади, манфий аномал осмосда шу осмотик градиентнинг тескарисига, лекин электрик потенциаллар фарқи градиенти бўйлаб ўтади.

Ҳужайра ҳар қандай газларни ҳам, уларнинг химиявий табиатидан қатъи назар, яхши ўтказади. Тирик ҳужайрага сув ва газларнинг бемалол ўтавериши унинг эркин электр зарядига эга бўлмаган паст молекуляр ҳар қандай моддани ўтказа олишини кўрсатади.

Шундай қилиб, ҳужайра мембранасининг танлаб ўтказувчанлиги унга ўтадиган моддаларнинг химиявий таркиби, молекулаларининг хоссалари ва катта-кичиклигига боғлиқ.

ОДДИЙ ДИФФУЗИЯ

Эриган моддаларни турли механизмлар ҳужайра мембраналари орқали ўтказиши мумкин, лекин диффузия асосий механизм ҳисобланади. Модда концентрация градиенти бўйича эритувчи оқими билан ҳаракатланадиган бўлса, диффузиянинг бундай тури оддий диффузия деб аталади.

Диффузия тезлиги Фик қонунига мувофиқ белгиланади, бу қонунга кўра тезлик диффузияланадиган модда концентрациясининг масофа бирлиги ёки концентрация градиентига қараб ўзгаришига пропорционалдир:

$$\Delta m = -DS \frac{\Delta c}{\Delta x} \cdot \Delta t,$$

бу ерда Δm — майдон орқали Δt вақт мобайнида диффузияланган эриган модда миқдори; $\frac{\Delta c}{\Delta x}$ — эриган модда концентрацияси градиенти; D — диффузия коэффициенти.

Диффузиядан қўнғирлашувчи, эриган модда температураси билан табиатига боғлиқ бўлади; унинг катталиги ҳар қандай модданинг диффузияланиш хусусиятларининг умумий ҳарактеристикаси бўлиб қолган.

Турли моддалар диффузиясининг тезлиги диффузияланган модданинг хоссаларидан ташқари, мембрана қалинлигига ҳам боғлиқ, мембрананинг қалинлиги анчагина ўзгариб туради (эритроцитлар учун 30 ангстремдан бир неча юз ангстремгача боради) ва уни аниқлаш амалда қийин бўлади. Шу боисдан мембрананинг номаълум қалинлиги Δx ва диффузия коэффициенти (D) ўрнига ўтказувчанлик константаси (P) тадбиқ этилади, бу константа қуйидаги формулага мувофиқ аниқланади:

$$\frac{\Delta n}{\Delta t} = SP (C_1 - C_2),$$

бу ерда $\frac{\Delta n}{\Delta t}$ — модданинг мембрана орқали ўтиш тезлиги; C_1 ва C_2 — ўрганилаётган модданинг мембрана иккала томонидаги концентрацияси.

Эрувчан моддалар бир жойдан иккинчи жойга ўтганида P ўзгарувчан миқдор бўлиб қолиши мумкин. Бу бир

қанча сабабларга кўра кузатилиши мумкин: қандай бўлмасин бирор ион бошқа ионлар билан биргаликда диффузияланаётган бўлса, бу диффузия ўша ион концентрациясидан ташқари, бошқа ионлар концентрациясига ҳам боғлиқ бўлиб қолади; эриган молекула диффузияланадиган бошқа молекулалар билан бирикиши мумкин; эриган модда ҳужайра ичида ёки мембранада сарфланиши мумкин ва ҳоказо. Р миқдор ҳам эритувчининг мембрана орқали ўтишига боғлиқ. Шунинг учун моддаларнинг мембрана орқали ўтиши моддалар оқимининг миқдори билан, яъни вақт бирлиги ичида мембрана юзасининг бирлиги орқали ўтадиган модда миқдори билан характерланади. Модда оқими одатдаги аналитик ва изотоп методлар билан аниқланади.

Турли модда оқимларининг мембрана орқали ўтиш тезлиги Уссинг тенгламаси билан аниқланади. Мембрана қутбланмаган бўлса, муҳитдан ҳужайрага ўтадиган модда оқимининг ҳужайрадан муҳитга ўтадиган модда оқимига нисбати муҳитдаги шу модда концентрациясининг ҳужайрада бўлган концентрацияси нисбатига пропорционалдир:

$$\frac{M_{ск}}{M_{кс}} = \frac{C_c}{C_k},$$

бу ерда $M_{ск}$ — муҳитдан ҳужайрага ўтадиган модда оқими; $M_{кс}$ — ҳужайрадан муҳитга ўтадиган модда оқими; C_c — муҳитдаги модда концентрацияси; C_k — ҳужайрадаги модда концентрацияси.

Мембрана, биологик объектлар мембранаси сингари электр билан қутбланган бўлса, у ҳолда: $\frac{M_{ск}}{M_{кс}} = \frac{C_c}{C_k} \cdot e^{-\frac{zFV}{RT}}$ бўлади,

бу ерда F — Фарадей сони; z — ион заряди; V — мембрананинг ташқи ва ички томонлари ўртасидаги потенциаллар айирмаси; R — газ доимийси; T — абсолют температура.

АЛМАШИНУВ ДИФФУЗИЯСИ

Моддаларнинг тирик ҳужайралар мембранаси орқали ўтиши оддий диффузия йўли билангина юзага чиқмаслиги мумкин. Ионларнинг пассив равишда бир жойдан иккинчи жойга ўтишида алмашинув диффузияси деган ҳодиса рўй беради, бу тўғридаги тушунчани Уссинг ҳужайра ичидаги суюқлиқ билан ташқи муҳит ўртасида натрий алмашинув механизмини тушунтириб бериш учун киритган.

Хевеши ва ҳамкорлари изотоп методидан фойдаланиб, эритроцитлардаги натрийнинг ҳаммаси плазмадаги натрийга анча тез алмашинувини топишди. Уссинг бу ҳолда ҳужайра ичи суюқлигидаги натрий ионлари зарядли ташувчи билан бирикади ва ташқи муҳитга чиқарилади, шу ерда атрофдаги суюқликдан эквивалент миқдордаги натрий билан алмашинади деб тахмин қилди. Шундай қилиб, натрий ташувчиси туташ доира ясайди ва мембрананинг иккала томонида натрий концентрацияси ўзгармай қолади.

ЕНГИЛЛАШГАН ДИФФУЗИЯ

Аномал диффузиянинг бошқа бир тури енгиллашган диффузия бўлиб, у ҳам ташувчилар иштирокига алоқадор деб тахмин қилинади. Масалан, глюкоза, глицерин, аминокислоталар ва баъзи бошқа органик моддаларнинг ҳужайралар мембранаси орқали ўтиш тезлиги оддий диффузиядан фарқ қилиб, концентрациялар айирмасига чизиқли боғланиш билан боғланмаган бўлади.

Бу моддаларнинг муҳитдан ҳужайрага концентрация градиентига қарши ўтиши ташувчилар туфайли Na^+ нинг актив равишда бир жойдан иккинчи жойга кўчирилишига боғлиқ деб тахмин қилинади.

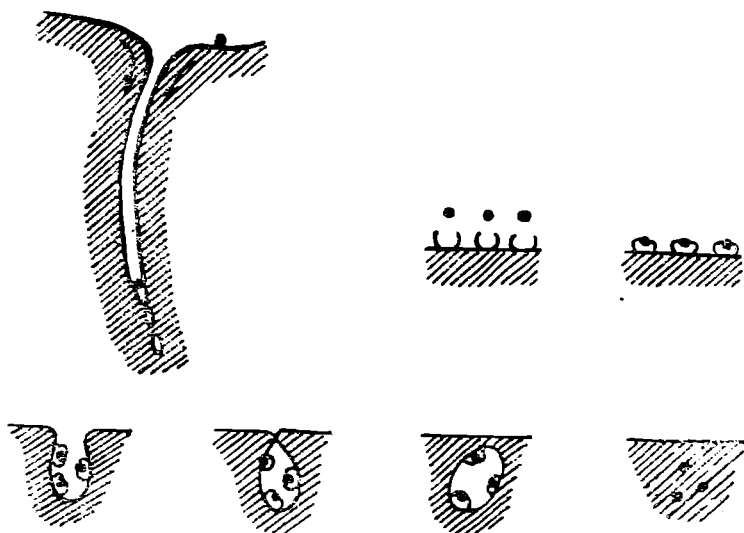
Муҳит билан ҳужайра орасида шу моддалар концентрацияларининг фарқи кўпайиб борадиган бўлса, муайян чегарага етгандан кейин уларнинг ҳужайрага ўтиш тезлиги

эритроцитлар учун утказувчанлик коэффициенти билан тақсимланиш ўртасида мувофиқлик йўқлиги аниқланган. Эритроцитларнинг мембранаси глюкозани жуда яхши ўтказадиган бўлишига қарамай, бу ҳужайралар маълум чегарагача тўйиниб боради. Бунинг сабаби глюкозанинг мембрана орқали ўтиши липидларда эрувчан ташувчиларга боғлиқ деб тахмин қилинади.

ПИНОЦИТОЗ

Кўпгина ҳужайралар зарур моддаларни атрофдаги муҳитдан ўзига хос қамраб олиш йўли билан ҳам ютади. Бу ҳодиса пиноцитоз деб аталган эди. Мусбат зарядланган моддалар, жумладан оқсиллар ҳам шу ҳодисани келтириб чиқаради деб тахмин қилинади, бу моддалар ҳужайра юзасига асорбцияланиб, мембрананинг ичга тортилишига сабаб бўлади. Бунда мембрана гўё бир чўнтак ҳосил

қилади. ҳужайрадан ташқаридаги эритмадан модда шу чўнтакдан сўрилиб ўтади.



21-расм. Пиноцитоз процесси схемаси.

Тортилган жойлар ажралиб, мембрана билан ўралган вакуолалар ҳосил бўлади. Вакуолалар ичидаги моддалар кейин диффузияланиб, ҳужайра цитоплазмасига ўтади (21-расм).

Афтидан, пиноцитозни ҳужайранинг юза мембранаси орқали моддалар ўтишини тўлдирадиган процесс деб қараса бўлади. Пиноцитоз ҳодисаси моддаларнинг актив ва пассив равишда бир жойдан иккинчи жойга ўтиши учун анча яхши шароитлар яратадиган кенг ички юзалар вужудга келишини таъминлаб беради.

МОДДАЛАРНИНГ ТИРИК ҲУЖАЙРАДА АКТИВ ТАШИЛИШИ

Ҳужайра ва теварак суюқликдаги ионлар концентрацияси билан ион таркиби ўртасида талайгина фарқ бўлиши тирик организмларнинг характерли хусусиятидир. Чунончи, эритроцитлар, мускул ва нерв толаларида калий ионлари қон плазмаси ва лимфадагига қараганда 30—50 баравар ортиқ бўлади (эритроцитларда 96 мэк/л; плазмада 4,2 мэк/л). Натрий ионлари эса шу ҳужайралар протоплазмасида ҳужайрадан ташқаридаги суюқликдагига қа-

раганда 8—10 барабар кам бўлса (эритроцитларда 11,5 мэк/л, плазмада 141 мэк/л), хлор ионлари 50 барабар камдир.

Ҳужайрада диффузияланмайдиган оқсиллар, фосфолипидлар ионлари, аминокислоталар анионлари ва бошқа органик моддаларнинг ионлари кўп бўлгани ҳолда, ҳужайрани ўраб турадиган суюқликда улар арзимаган миқдорда бўлади.

Калий ионлари ва маълум даражада хлор ионларининг кузатилгандек тақсимланиши донан мувозанатига яхши мос келиши ҳисоблаб чиқилган (Конвей ва Бойл). Бироқ натрий ионларининг бир жойдан иккинчи жойга кўчиши фақат диффузия кучлари ва электр потенциалларининг айирмасигагина боғлиқ эмас. Узоқ вақтгача юза мембрана натрий ионларини ўтказмайди-ю, лекин калий ионларини ўтказди деб ҳисоблаб келинди. Юқорида кўрсатиб ўтилгандек, радиоактив изотоплар ёрдамида олиб борилган текширишлар эритроцитлар таркибидаги натрийнинг ҳаммаси доим плазмадаги натрий билан алмашилиб туришини кўрсатди. Калий ионлари ҳам худди шу тариқа алмашилиб туради, лекин уларнинг алмашинуви бир мунча камроқ миқдорда бўлади (Хан ва Хевеши), демак мембрана натрийни ҳам, калийни ҳам ўтказаверади.

Ҳужайра ва унинг таъсирининг суюқлик ўрнинда ана шу ва баъзи бошқа ионларнинг бу ҳилда потекис тақсимланиши, афтидан, турли градиентлар таъсирида келиб чиқадиган диффузияга боғлиқ бўлибгина қолмай, балки

шундан ташқари ҳам бошқалар, танланган органик моддаларнинг ҳужайра мембранаси орқали ўта олиши уларнинг химиявий таркиби, хоссалари ва молекулаларининг қаттакичкилигига боғлиқ эканлиги тажрибада кўрсатиб берилган. Биологик жиҳатдан муҳим бўлган баъзи моддалар: аминокислоталар, сув, глюкоза, глицерин ва мочевинанинг ҳужайрага ўтиши бу қонундан истиснодир, бу моддалар ҳужайрага жуда тез ўтиб кетади. Даниелли маълумотларига қараганда эритроцитларга глюкоза диффузиядагидан кўра юз барабар ортиқроқ тезлик билан ўтади, моддаларни танлаб ўтказиш ҳодисаси биологик мембраналарнинг ҳаммаси учун характерлидир. Бундай ҳолларда моддалар ҳужайрага гўё концентрация градиенти қаршисига қараб ўтади.

Моддалар ҳужайрага градиент қаршисига, кичик концентрация томонидан катта концентрация томонига қараб ўтганда ҳужайра муайян иш бажариши ва бу иш учун эр-

кин энергия сарфлаши керак. Моддаларнинг шу тариқа бир жойдан иккинчи жойга ўтишига актив кўчиш деб аталади.

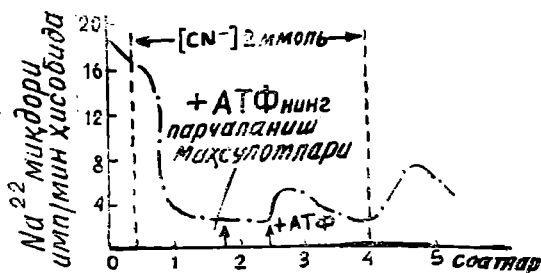
Гавда температураси нормал турганда ва муҳитда углеводлар бўлганда катионларнинг концентрация градинининг қаршисига қараб ҳаракатланиши аниқланган (Майдельс, Гарисс): калий эритроцитларга киради, натрий эсулардан чиқиб кетади. Моноиодацетат кислота ёки натрий фторид таъсирида гликолиз тўхтатиб қўйилганда эритроцитларда ионларнинг нотекис тақсимланиши анча камаяди. Бундан натрий ва калий катионлари, глюкоза, аминокислоталар, глицерин, мочевина сингари моддаларнинг концентрация градиненти қаршисига қараб бир жойдан иккинчи жойга ўтиши моддалар алмашинуви энергияси, яъни эркин энергия сарфланиши билан юзага чиқадиган актив процесслар деб қараш мумкин, деган хулосага келса бўлади. Шу муносабат билан моддаларнинг бу тариқа бир жойдан иккинчи жойга ўтиши тақсимланиш катталикларининг аномал бўлиб қолишига олиб келиши мумкин. Эритроцитларда ишланиб чиқадиغان жами энергиянинг тахминан 10 проценти катионларнинг нотекис тақсимланишини қувватлаб туришга сарфланиши ҳисоблаб чиқилган.

Моддаларнинг концентрация градиненти қаршисига қараб ўтиши — актив ўтиши ҳамisha моддаларни танлаб-танлаб ўтказиш билан бирга боради, чунки ҳужайранинг ҳаёт фаолияти учун зарур моддаларгина атрофдаги муҳитдан шу йўл билан ютилади.

Тирик ҳужайра айрим моддаларнинг, шу билан бирга ҳужайраларда моддалар алмашинувида иштирок этадиган физиологик жиҳатдан муҳим моддаларнинг ўтиш тезлигини актив суратда, танлаб кучайтириш хусусиятига эга.

Катионларнинг ҳужайра ва муҳитда нотекис тарқалишини изоҳлаб бериш учун ҳар хил назариялар таклиф этилган. Қўпчилик олимлар ҳужайраларда нормал ишлаб туриш учун зарур бўлган ионларнинг концентрациясини донм бир хилда сақлаб турувчи алоҳида механизм бўлади, деган фикрни қувватлайдилар. Чунончи, бир қанча олимлар (Дин, Хаксли) мембранада Конвей томонидан «натрий насоси» деб аталган механизм бор, ҳужайранинг физиологик тиними вақтида шу механизм натрий ионларини ҳужайрадан ташқарига чиқаради, деб ҳисоблашади. Моддаларнинг шу тариқа бир жойдан иккинчи жойга ўтиши ҳужайрадаги моддалар алмашинуви энергиясидан фойдаланиш ҳисобига ферментатив йўл билан боради. Айни вақтда

натрий ҳужайра мембранасининг компонентларидан бири билан бирикади. Мембрана орқали ўтаётганда ёмон диссоциацияланадиган ана шу комплекс ферментлар таъсирида ҳам парчаланadi. Шунинг натижасида ажралиб чиққан натрий катиони ҳужайрадан ташқарига ўтиб қолади. Конвей маълумотларига қараганда натрий ионлари ўтишининг 60 проценти оксидланиш-қайтарилиш процессларига боғлиқдир (22-расм).



22-расм. Кальмарнинг гигант толаси ичига юборилган нишонли натрий (Na^{2+})нинг нечоғли чиқишига АТФ таъсири. Эгри чизиқнинг пунктир билан чекланган қисми — аксонни 2 ммоль калий ионининг эришмасида ҳужайрадан кўчириб олишнинг нафаси тўхтатиб қўйилган жой.

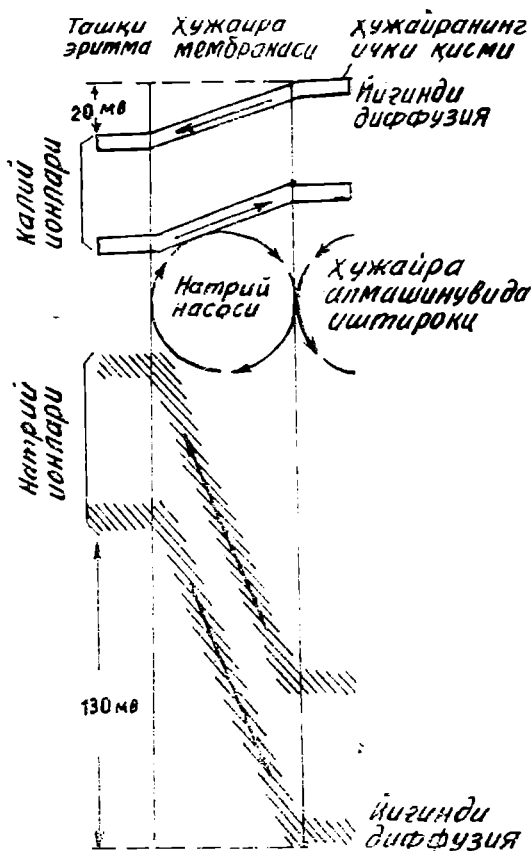
Моддаларнинг бир жойдан иккинчи жойга актив ўти-

ларнинг кўпчилиги ташувчи молекулалар бўлади деган тахминга асосланган. Хожкин, Катц, Шоу (1954) фикрига қараганда мембранада натрийнинг протоплазмадан ташқарига, калий ионларининг эса ташқи эритмадан ҳужайранинг физиологик тиними даврида ҳужайра ичига актив ўтишини таъминлаб берадиган махсус механизм бор, бу механизмни улар натрий-калий насоси деб аташди. Ўша механизмнинг ишлаши моддалар алмашинуви энергиясининг сарфланиши билан боғлиқ. Мана шу насоснинг ишлаб туриши учун энергияга бой бўлган фосфорли бирикмалар — АТФ ва фосфогеннинг аденозинтрифосфатаза ферменти иштирокида парчаланиши бевосита энергия манбаи бўлиб хизмат қилади (23-расм).

Моддалар алмашинуви процессида мембранада алоҳида ион ташувчилар ёки битта умумий ташувчи ҳосил бўлиб, у мембрананинг ички юзасида натрий ионларини қамраб олиб, уларни ташқи юзага чиқариб қўяди деб тахмин қи-

линадп. Натрий ионлари ажралиб чиқади, кейин ташувчи-га калий ионлари бирикиб, мембрананинг ички юзасига ўтказилади (24-расм).

Калий ионларининг ташқи юзадан мембрананинг ички юзасига ўтиши ва ҳужайрага кириши ташувчида энергия-

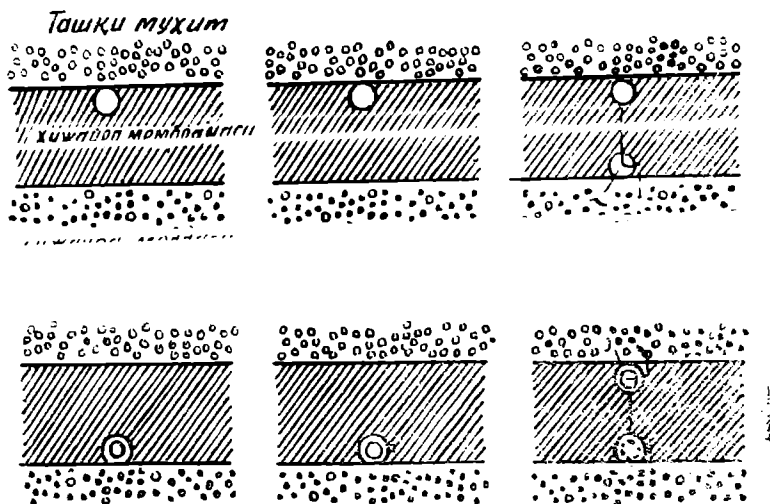


23-расм. Стационар ҳолатда Na^+ ва K^+ ионларининг актив ҳамда пасив оқимлари.

нинг запас бўлиб боришига боғлиқ. Ана шу энергия таъсирида ташувчи натрий ташувчиси бўлиб қолади ва уни ташқарига олиб ўтиб, аynи вақтда энергия беради, сўнгра яна калий ташувчисига айланиб қолади.

Хожкин ана шу процесс энергетикасини кўздан кечирав экан, 1 моль АТФ тахминан 400 мВ келадиган электр хи-

миявий градиент айирмаси қаршисига қараб мембранадан 1 моль катионларнинг ўтишини таъминлаб бериши мумкин, деб кўрсатди. Электр химиявий градиент айирмасининг тахминан мос келадиган миқдорига эга бўлган меъда ҳужайралари мембранаси орқали водород ионларининг ташилиши учун энергиянинг бу хилда сарфланиши тўлатўкис мувофиқ келади, бироқ потенциаллар фарқи 120 мВ бўлар экан, нерв ҳужайраларида натрий ва калий ионларининг алмашинуви учун бундай энергия сарфи тўғри келмайди ва ана шу фарқни енгиш учун битта АТФ молекуласининг парчаланиши 2—3 натрий ионининг ўтишига сабаб бўлиши керак. Бонтинг билан ҳамкорлари ўз ишларида бу ҳисобнинг бир қанча тўқималар учун тўғри эканлигини тасдиқлашди, улар 1 моль АТФ сарфланганида 2—3 грамм-эквивалент натрий ташилишини аниқлаб беришди.



24-расм. Актив ўтказиш модели (Шоу асаридан).

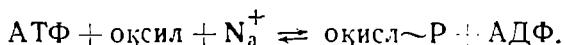
Кўпгина тажриба материалларига асосланиб, ҳужайра мембраналари орқали катионлар ташилиши учун бирорта аденозинтрифосфатаза таъсирида вужудга келадиган АТФ энергиясининг кириб туриши зарурлиги ҳозир аниқланган. Ҳужайранинг турли қисмларида учрайдиган кўпдан-кўп аденозинтрифосфатазалардан натрий ва калий ионларининг ташилиши учун шу ионлар таъсирида активлашадиган аденозинтрифосфатаза жуда катта аҳамиятга эгадир. Скау

краб нервларидан олинган мембрана фракциясида ана шундай аденозинтрифосфатазани топди. У мана шу ферментатив системанинг активланиши учун натрий ва калий ионлари билан бир қаторда магний ионлари ҳам зарур эканлигини аниқлади.

Скоу натрий билан калий ионларининг ташилишида аденозинтрифосфатаза иштирок этади, деган тахминини юрак гликозиди — строфантин Г (уабаин) таъсирида шу ферментнинг активсизланиб қолишини топиш билан тасдиқлади (строфантин Г нинг ионлар ташилишини сусайтириб қўйиши илгари аниқланган эди).

Моддалар алмашинуви айниқса зўр бўладиган тўқима ва органлар (жигар, буйрак, турли безлар тўқималари, мускуллар, нервлар, мия тўқималари ва бошқалар) мембрана фракциялари устида олиб борилган кўпдан-кўп текширишлар натрий, калий ва магний ионлари таъсирида активланадиган транспорт аденозинтрифосфатаза мембрана зарраларига учрашини аниқлашга имкон берди.

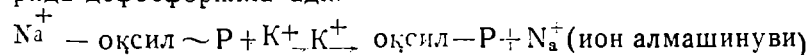
NaKA (натрий, калий АТФ-аза) таъсирида мембрана заррачаларидаги АТФ нинг ионлар кўчиши билан бирга давом этадиган гидролиз процесси икки фазада ўтади. Натрий ионлари таъсирида активланадиган биринчи фосфокиназа фазасида фосфорилланган оралик ташувчи фосфопротеин (ФП) — фосфопротеин табиатига эга бўлган оқсил вужудга келади.



Бу оқсил таркибига фосфатни бириктириб олиш хоссасига эга бўлган актив серин қолдиқлари киради.

М. Тошмухамедов ва Н. П. Лисовскаянинг ишларида каламушлар бош миясининг микросома фракциялари ва бош мия пўстлогининг кесмаларида ионлар ташилишида P^{32} нинг АТФ дан оқсилларга ўтиши тўғрисидаги маълумотлар келтирилади. Мана шу оралик маҳсулот табиатан липопротеиддир, деган тахмин бор.

Иккинчи, фосфатаза фазасида катион алмашиниб, ана шу оралик маҳсулот K^+ ионларининг стимулловчи таъсирида дефосфорилланади.



$\text{K}^+ - \text{оқсил} \sim \text{P} \rightarrow \text{оқсил} + \text{K}^+ + \text{P}$ анорг. (дефосфорилланиш).

Бир қанча тадқиқотчилар натрий ва калий ионларининг ташилишида липоидлар ҳам иштирок этади, деб тахмин қилишади.

Чунончи, Л. Хокин билан М. Хокин альбатроснинг туз беи билан органик моддалар ишлаб чиқарувчи бир қанча безларининг ишлашини текшириб, моддалар мембрана орқали ўтганида уларнинг фосфолипидлари химиявий жиҳатдан ўзгариб қолишини топдилар. Бу олимлар ҳужайра мембраналари орқали моддаларнинг ажралиб чиқишини стимуллаб ҳамда мембрана фосфолипидлари активлигини радиоизотоп методи билан ўрганиб, моддалар секрецияси ацетилхолин билан стимулланганида фосфатидилинозит ва фосфатид кислота синтези ўзгариб қолишини аниқлашди.

Л. ва М. Хокинлар мана шу тажрибалар ҳамда бошқа модификациялардаги тажрибаларга асосланиб, Na^+ ва K^+ ни диглицеридлар билан фосфатид кислота, шу бирикмаларнинг фосфорланиши ҳамда дефосфорланишга сабаб бўладиган ферментлар иштирокида бир жойдан иккинчи жойга кўчира олади деб тахмин қилдилар.

Туз беи ҳужайраларининг мембраналарида рН бериб турадиган химиявий процессларни ўрганиш секреция процессида мембраналар фосфотидилинозитининг бир қисми инозид билан фосфатни ажратиб чиқариб, липидларда

АТФ дан ажралиб чиқадиган битта фосфат группасини кейин бириктириб олиб, фосфатид кислотага айланади. Секрециянинг тўхтаб қолиши фосфатид кислотанинг фосфатидилинозидга айланишига сабаб бўлади.

Мембранада фосфолипидларнинг ўзгариб туриши мембрана орқали натрий ташилиши процессида ишга туширувчи механизм ролини ўйнайди. Фосфатидилинозитнинг диглицеридга ва сўнгра фосфатид кислотага кетма-кет айланиб туриши натрийнинг мембрана орқали ўтишига сабаб бўлса, фосфатид кислотанинг қайтадан фосфатидилинозитга айланиши унинг ўтишини тўхтатиб қўяди. Шу билан бир вақтда, Л. Хокин билан М. Хокин ва бошқа олимлар кўрсатиб берганидек, фосфатид кислота натрий ионларини ташувчи бўлиши мумкин эмас. Ионларнинг ташилишида мембрананинг оқсил компонентлари асосий роль ўйнайди.

Бироқ мембрана липоидлари иштирок этмаганда қўзғалувчанликнинг йўқолиб кетиши ва моддаларнинг ташилишида липопроtein бирикмаларининг қатнашувини кўрса-

тадиган бошқа фактлар мембраналарнинг транспорт аде-нозинтрифосфатазаси таркибига липоидлар киради, деб ҳисоблашга имкон беради.

Ионларнинг ташилиш механизмини тушунтириб берадиган схемаларнинг кўпчилиги Эйзенман назариясига асосланган, бу назарияга мувофиқ системанинг бир валентли катионларга тааллуқли бўлиши ўша системадаги манфий зарядланган группалар туфайли ҳосил бўлувчи майдон кучига боғлиқдир, шунга кўра система бояги катионларга танлаб-танлаб ҳар хил, яъни селектив муносабатда бўлади. Майдон кучи камайганда бир ионга нисбатан селективлик кучайса, майдон кучи зўрайганда бошқа ионларга нисбатан селективлик камаяди.

Катионларнинг ташилиши схемаларидан бирини Опит ва Чернок таклиф этган. Опит билан Чернок ҳужайра ичида АТФ бўлгандагина эритроцитлар пардаларидаги АТФ гидролизлана олишига асосланиб, NaKA мембрананинг ички оқсил қатламида жойлашган деб ҳисоблайди.

Натрий концентрацияси ортиб борганида шў ионлар билан боғланган анион группаларининг сони ҳам ортади. Улар сони критик даражага етгандан кейин молекуланинг электрон тигизлиги ўзгариб қолади. Электрон тигизлигининг қайта тақсимланиши актив марказнинг АТФ билан ўзаро таъсирланишда фосфорилланган оралиқ бирикма (ФП) ҳосил бўлади ва электронлар оқсил молекуласида яна қайтадан тақсимланади, бунинг натижасида молекула буралади. Оқсил молекуласи буралганида актив марказнинг олган жойи ўзгармай қолаверади, натрийни бириктириб оладиган марказлар эса ташқарига қараб қолади. Ҳужайра атрофидаги суяқликда калий ионлари концентрацияси мазкур пайтда қиёсан юқори бўлганлиги учун Na^+ зўр бериб K^+ га алмашинади. Молекула конфигурациясининг ўзгариши актив марказ майдони кучларининг ўзгаришига сабаб бўлади, бу нарса ўша марказнинг сув билан ўзаро таъсир қилиб, дефосфорилланишини енгиллаштиради. Фосфор чиқиб кетгандан кейин оқсил молекуласи асли ҳолатига келади ва унинг калий ионларини бириктириб олган анион группалари ичкарига буралиб туриб қолади, бу ерда натрий яна калийни сиқиб чиқаради ва ҳамма нарса бошидан қайтарилади.

Опит билан Чернок схемаси фосфорилланган оралиқ бирикма ҳосил бўлишида мембрана оқсилларининг конформацион ўзгаришларга учрашини кўзда тутди. Бу тахминлар гарчи ҳали тасдиқланмаган бўлса ҳам, баъзи олим-

лар (Нейфах ва Василец, шунингдек япон олимлари) ҳужайра мембраналаридан Na , K АТФ-аза хоссаларига эга ҳамда строфантин Г га сезгир бўлган қисқарувчан оқсилларни (мускулларнинг қисқарувчан оқсилларига яқин оқсилларни) ажратиб олишга муваффақ бўлишди.

МОДДАЛАРНИНГ МИТОХОНДРИЯЛАРДА ТАШИЛИШИ

Ионларнинг митохондрияларда ташилиши ҳужайра мембраналарида бўладиган шундай процессдан бир қадар фарқ қилади. Маълумки Na^+ ва K^+ нинг ҳужайра мембранасида ташилишига строфантиннинг ингибцияловчи таъсир кўрсатиши K^+ туфайли стимулланадиган дефосфорилланиш фазасининг сусайишига боғлиқ. Митохондрияларда бу глюкозид калий миқдори ҳамда бирикишига таъсир қилмайди.

Митохондрияларда кўп катионларнинг ташилиши, масалан, фосфатлар, ацетатлар сингари анионлар, нуклеотидлар, Кребс цикли субстратлари ва бошқаларнинг айни вақтда ютилиши билан давом этади. Митохондрияларнинг ферментатив активлигига таъсир кўрсатадиган кальций, магний ва марганец ионлари фосфат ионлари билан биргаликда митохондрияларга утади, шу билан бирга ҳар бир фосфат иони бир жуфт магний иони ёки бир жуфт кальций иони ё бўлмаса бир жуфт марганец иони билан бирга беради. Бу

таъсирлашнинг туфайли мембрананинг иккала томонида электр нейтраллик сақланиб қолади.

Ca^{++} нинг ўтишида, ютилган анионлар характерига қараб, ажралиб чиққан H^+ нинг ютилган Ca^{++} га нисбати ўзгаради. Фосфат иштирокида бу нисбат тахминан 1 га тенг. Кам миқдор Ca^{++} ўтадиган бўлса, битта Ca^{++} иони одатда битта H^+ ва K^+ га алмашинади, бу ҳодиса анионлар бўлмаганда ҳам юзага чиқиши мумкин. Муҳит билан митохондриялар ўртасида ионлар ташилиши, афтидан, митохондрияларнинг манфий зарядга эга бўлган баъзи компонентларининг ион алмаштирувчи хоссаларига боғлиқ. Маълумки, нордон фосфолипидлар ва актомиозин сингари қисқарувчан оқсиллар ана шундай хоссаларга эгадир. Бу моддаларни митохондрияларда кўп миқдорда топиш мумкин.

Муҳитдаги pH ни ҳамда митохондриялар суспензияларида кислород истеъмол этилишини ўлчашга имкон берадиган методлар билан (Грин, Чанс) фосфорилланиш ҳодисаси рўй берадиган жойларда водород ажралиб чиқиши

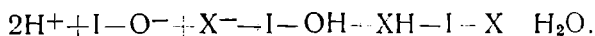
аниқланган. Митохондрияларда ионлар алмашинуви кўпинча оксидловчи фосфорилланиш реакциялари билан аниқланади, маълумки, бу реакциялар асосий АТФ манбаи ҳисобланади. АТФ синтези электронлар ташувчи система ёки нафас занжири билан боғлиқ, фосфорилланиш ана шу занжирнинг туташувчи учта нуқтасида рўй беради.

Электронлар ташувчи система компонентлари функционал ва фазовий жиҳатдан митохондриялар структураси билан боғланган.

Масалан, Грин тажриба маълумотларига асосланиб, нафас марказидан электронларнинг ташилишига тааллуқли тахминий схема ҳамда шунга алоқадор фосфорилланиш схемасини таклиф этди. Митохондрияларнинг ташқи мембранасида оксидловчи реакциялар (лимон кислотанинг оксидланиши ва ёғ кислоталарнинг оксидланиш цикли) рўй беради, натижада электронлар ажралиб чиқади. Ажралиб чиқадиغان электронлар, чамаси, лимон кислотанинг оксидланишидан ҳосил бўладиган маҳсулотларнинг бири — сукцинатга ёки никотинамидадениндинуклеотит (НАД) коферментига ўтади, бу кофермент электронларни бириктириб олиб, қайтарилган НАД- H_2 шаклига айланади. Қайтарилган НАД ва сукцинат мембраналар орасида суяқлиқ билан тўлган бўшлиқ орқали электронларни нафас марказининг ферментатив «ансамбли»га етказиб беради. Бу ферментлар митохондриянинг ички мембранасида бўлади, унда электронларнинг кейинги ташилиши ва *v*, *c*, *a* ҳамда A_3 , шунингдек эҳтимол кофермент Q ва цитохром C_1 иштирокида фосфорилланиш рўй беради.

Бироқ сўнгги йилларда олинган тажриба маълумотлари макроэрглар синтезини ионларнинг ташилишидан алоҳида кўздан кечириш мумкин эмаслигини кўрсатади.

Митчел томонидан таклиф этилган концепцияга мувофиқ, митохондриялардаги оксидланиш электронларнинг нафас занжири бўйлаб ташилишига олиб келади, бу H^+ нинг муҳитга, OH^- нинг эса матриксга чиқиб кетишига сабаб бўлади. Ана шу процессни юзага чиқарадиган $X-H$ ва $I-OH$ ташувчилар бор деб фараз қилинади. Нафас марказидан чиқиб турадиган H^+ нинг тўпланиб бориши туфайли реакция мувозанати ўнгга силжиб қолади:



Бу — фосфат ва АДФ билан реакцияга киришадиган актив бирикма $I \sim X$ ҳосил бўлишига олиб келади, натижада АТФ ҳосил бўлади.

Митохондрияларда энергия трансформацияси, маълумки, оксидловчи фосфорилланиш билан боғлангандир. Сув ўтиши муносабати билан митохондрияларнинг бўкиши, Na^+ ва K^+ ионларининг ўтиши Кребс цикли билан фосфорилланишнинг узилиб қолишига ва шу тариқа АТФ синтезининг тўхташига сабаб бўлади. Шундай қилиб, АТФ синтези ҳамда ионларнинг актив ташилиши митохондрияларнинг физиологик ва структура хоссаларига боғлиқдир. Бу хоссалар эса бўкиш ёки қисқариш процессларига имкон яратадиган факторлар ўртасидаги мувозанатга қараб ҳар хил бўлади.

МОДДАЛАРНИНГ КЎП МЕМБРАНАЛИ СИСТЕМАЛАРДА ЎТИШИ

Моддаларнинг мураккаб мембрана системалари орқали ўтиши бақа териси, ичак, меъда, ажратиб олинган қовуқ девори, буйрак каналчалари устида ўтказилган тажрибаларда текширилган.

Мураккаб тузилган бақа териси ҳаммадан яхши ўрганилган кўп мембранали системадир.

Мембранани ўтиш механизмларини текшириш учун Уссинг бақа терисидан фойдаланди. Бақа териси муайян шароитларда ҳаёт фаолиятини бир неча соат мобайнида сақлаб тура олади.

Эксперимент эритма билан тулдирилган идиш оққанинг қорнидан ажратиб олиб парда кўринишида тортилган тери билан икки камерага ажратилса, шу камералар ўртасида ~ 60 мВ потенциаллар фарқи вужудга келади. Бу ҳолда терининг ички юзаси ташқи юзасига нисбатан мусбат зарядланади. Зарядларнинг шу тариқа тақсимланиши натрий ионларининг кўчишига боғлиқ. Ҳатто натрий ионларининг ташқи концентрацияси организмдаги тўқима суюқлиғидига қараганда анча кам бўлса ҳам, бақа атрофдаги суюқликдан уларни ютавериши маълум, шу билан бир вақтда калий ёки кальций ионлари концентрацияси неча барабар катта бўлса ҳам сўрилмайди.

Ташқи эритма концентрацияси тажриба вақтида ўзгартириб турилди, лекин ички томондаги эритма концентрацияси донмий бўлиб қолаверди. Бунда терининг ички юзаси билан чекланган камерага ўтувчи ионлари оқими бошқа йўналишдаги оқимга қараганда ҳамиша катта бўлди. Терининг ташқи юзасидан чекланган камерада натрий концентрациясини ошириш натрийнинг иккинчи камерага оқиб

ўтиши ортиб боришига сабаб бўлди. Бу — Na^+ нинг электр химиявий градиент қаршисига қараб, яъни актив равишда ўтишидан далолат беради. Шу билан бир вақтда қўзатиладиган Cl^- ионларининг ўтиши пассив равишда, яъни электр химиявий градиент бўйича юзага чиқади.

Бақа меъдасининг кўп миқдорда H^+ ва Cl^- чиқариб турадиган юзаси орқали ионлар ўтишини ўрганишда Ус-синг методикаси қўлланилади. Cl^- ионлари электрик ва концентрацион градиентнинг қаршисига мувофиқ ташиладиган бўлса, H^+ ионларининг электрик градиент бўйича юзага чиқадиган транспорти электрик градиентдан каттароқ бўладиган концентрацион градиентнинг қаршисига қараб боради. Бу ионларнинг бир жойдан иккинчи жойга ўтиши, афтидан, актив ўтиш типига юзага чиқади.

Талайгина қандлар, аминокислоталар, нуклеотидлар, ионларнинг ичак эпителиал ҳужайралари орқали сероз юза томонига ташилиши метаболизм энергиясига боғлиқ, буни гликолиз ва нафасни ингибициялаш йўли билан исбот қилса бўлади. Шу билан бир вақтда юқорида айтиб ўтилганидек, Na^+ ташилишининг специфик ингибитори бўлмиш строфантин таъсирида бу моддаларнинг ташилиши сусайиб қолади. Модомики шундай экан, мазкур ҳолда бу моддаларнинг ташилиши Na^+ ионларининг актив равишда ташилиши билан билвосита боғлиқ.

Ҳужайранинг апикал мембранасида қанд ёки аминокислотага яқинлиги бўлган Na^+ иони ташувчилари жойлашган, шу билан бир вақтда бу моддалар бўлмаса, натрий ташилмай қолади. Na^+ ионлари ҳужайрага ташувчи томонидан пассив равишда, Na^+ ионларининг ҳужайрадан муҳитга актив ўтиши натижасида келиб чиқадиган концентрация градиентига мувофиқ ташиб келтиради.

Ҳужайрага Na^+ ионларининг келиши унинг ичига айнаи вақтда қанд ёки аминокислотанинг булар концентрацияси градиентига тескари тарзда кириб келишини таъминлайди. Шундай қилиб, бу моддаларнинг ташилиши бевосита энергия сарфланишига боғлиқ бўлмасдан, натрий билан бир қаторда иштирок этадиган ташувчилар ёрдамида юзага чиқади.

Cl^- ионларининг сероз ва мукоз пардалар ўртасида ташилиши натрийнинг актив транспорти натижасида юзага келадиган электр химиявий градиентга мувофиқ боради. Демак, хлорнинг пассив равишда ташилиши натрийнинг актив равишда ташилишига боғлиқ ва шу сабабдан ингибиторлар таъсирида сусайиб қолади. Мураккаб мембрана-

лар орқали моддалар ўтишининг биофизик механизми мембраналар орқали моддалар ўтишининг ҳамма турларини ўз ичига олади. У моддаларни пассив ташиш, алмашинув диффузияси ва енгиллашган диффузия типиди ўтказиш ҳамда актив ташишни ўз ичига олади.

Маълумки, стационар процесслар термодинамикасидан қайтмас химиявий реакциялар ҳисобига ва диффузия процесслари бўлиб турганида системада моддаларнинг нотекис тақсимланиши, узоқ муддат кузатилиши мумкин деган хулоса чиқади. Айни вақтда система ва муҳитдаги моддалар концентрациясининг фарқи системадаги химиявий реакциялар тезлигига, модда диффузиясининг тезлигига, оқимларнинг йўналиши ва бошқаларга боғлиқ бўлади. Демак, эрийдиган модданинг ҳужайра ташқарисиди эритмада нотекис тақсимланиши ҳақиқий мувозанат бўлмай, балки тинмай энергия сарфлаб туриш йўли билан сақлаб туриладиган бир стационар ҳолатдир.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Ўтказувчанлик деб нимага айтилади ва биологик системалар учун унинг қандай аҳамияти бор?
2. Ўтказувчанлиқни ўрганиш методлари
3. тирик ҳужайрада моддаларнинг пассив равишда ўтиши деганда нима кўзда тутилади?
4. Моддаларнинг пассив равишда ўтишига олиб боралми?
5. Моддалар оқимининг ҳужайрадаги метаболик процесслар даражасига боғлиқлиги.
6. Моддаларнинг ҳужайрага кирадиган асосий йўллари.
7. Моддаларнинг ҳужайрага киришда уларнинг химиявий таркиби, молекулаларнинг хоссаси ва катта-кичиклигига боғлиқлиги.
8. Моддаларнинг тешиклар орқали кириш характери
9. Кучли ва кучсиз кислота ҳамда асосларнинг тирик ҳужайрага кириш характери.
10. Сувнинг ҳужайра мембраналари орқали ҳаракатланиши.
11. Алмашинув диффузияси.
12. Енгиллашган диффузия.
13. Пиноцитоз ҳодисаси.
14. Ҳужайралар ва ҳужайра ташқарисиди суяқлиқ орасида ионларнинг тақсимланиш хусусиятлари.
15. Актив ўтиш деб нимага айтилади?

16. Актив ташилиш энергетикаси.
17. Ташувчи молекулалар иштирокида моддаларнинг актив ташилиши моделлари.
18. Л. Хокин билан М. Хокиннинг актив ташилишга бағишланган химиявий модели.
19. Аденозинтрифосфатаза билан активланувчи ионлар ўтишида калий, натрий, магнийнинг роли.
20. Моддаларнинг актив ташилиш моделлари.
21. Митохондрияларда моддалар ташилиши.
22. Моддаларнинг кўп мембранали системаларда ўтиши.

III БОБ

БИОЛОГИК СИСТЕМАЛАРНИНГ ЭЛЕКТР УТҚАЗУВЧАНЛИГИ

Ўзгармас токка нисбатан олганда ҳамма моддаларни икки катта синфга: ўтказгичлар ва диэлектрикларга бўлиш мумкин.

Ўтказгичлар ўз навбатида биринчи ва иккинчи тартибдаги ўтказгичларга бўлинади. Биринчи тартибдаги ўтказгичлар жумласига металллар киради, буларда электр токи кристалл панжарасидаги эркин электронларнинг ҳаракатланиши ҳисобига ўтади. Иккинчи тартибдаги ўтказгичлар электролитлардир.

Электролитларга ионларга диссоциацияланадиган моддалар (кислоталар, асослар, тузлар) эритмалари киради. Бу моддалардан ток ўтиши ионларининг электр майдонида маълум томонга ҳаракат қилишига боғлиқ.

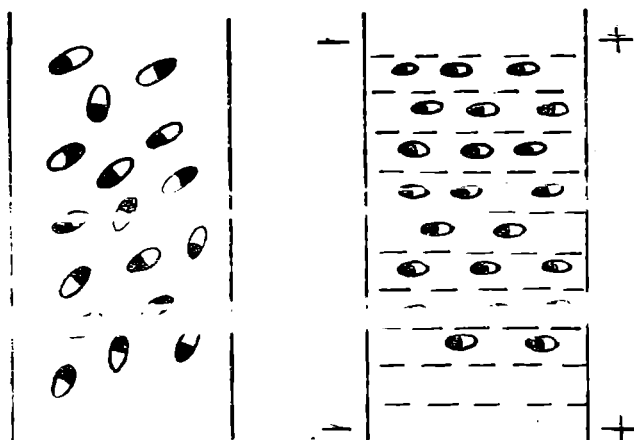
Диэлектриклар эритмаларда ионларга диссоциацияланмайдиган молекулалардан тузилган. Лекин, одатда, диэлектрикнинг диссоциацияланмаган молекуласи доирасида йиғинди манфий ва мусбат зарядлар бир-бирига нисбатан бироз сурилган бўлади. Шу муносабат билан бундай молекулаларни уларнинг структурасидаги дипол моменти миқдори билан характерлаш мумкин (Дебай).

Дипол деб, абсолют катталиги жиҳатидан бир-бирига тенг бўлиб, бир-биридан бир оз масофада жойлаштирилган ҳар хил номдаги иккита q заряд мажмуасига айтилади. q зарядларидан бири катталигининг l дипол елкасига кўпайтмаси билан ўлчанадиган катталик диполнинг электрик моменти деб аталади $P = ql$. Структура дипол моментига эга бўлмайдиган бошқа диэлектриклар электр майдонига туширилганда шундай моментга эга бўлиб қолади.

Доимий ва юкланган дипол моментлар тафовут қилинади. Қутбли молекулалардан ташкил топган диэлектрик муҳитлар, шу молекулалар катталиги ўзгармайдиган p дипол моментга эга бўлиши билан характерланади.

Юкланган дипол момент модда электр майдонига туширилган пайтда келиб чиқади, чунки бунда молекула ичидаги электр зарядлар сурилиб қолади. Шу муносабат билан баъзи диэлектриклар ўзгармас диполга эга бўлса ҳам, электр майдонида яна юкланган электр диполга ҳам эга бўлиб олади. Булар қутбли диэлектриклар деб аталади.

Ташқи электромагнит майдон бўлмаган пайтда дипол моментлар тартибсиз ҳолда бўлади. Ўзгармас электр майдони таъсирида диэлектриклар қутбланади. Қутбланиш ҳодисаси дипол молекулаларининг ташқи майдон туфайли муайян томонга қараб жойлашуви билан таърифланади.



25-расм. Диэлектрикда қутбланиш ҳодисасининг келиб чиқиш схемаси.

Молекулалар ташқи майдон куч чизиқларининг йўналишига яраша тартибли жой олади: молекулаларнинг манфий зарядланган қутблари ташқи манбанинг мусбат қутбига қараб турса, мусбат зарядланган қутблари манфий қутбига қараб қолади. Модда ичидаги молекулалар бири-бирига тортилиб, ўз зарядларини нейтраллаштиради, тўғридан-тўғри электродларга тақалиб турадиган молекулалар эса ташқи майдонга қарама-қарши йўналган потенциаллар фарқи пайдо бўлишига олиб боради. 25-расмда

кўрсатилган ана шундай потенциаллар фарқи ЭДС қутбланиш деб аталади.

Ҳар қандай моддани, унинг ўтказгич ёки диэлектрик бўлишига қараб, муайян константа (ўтказувчанлик ёки диэлектрик доимийси) билан характерлаш мумкин. Ўтказувчанлик қуйидаги тенглама билан белгиланади:

$$g = \kappa \frac{A}{d}; \quad C = \varepsilon \frac{A}{d};$$

бу ерда d — модданинг ўтказувчанлиги; κ — солиштирма ўтказувчанлик; A — электрод пластинкаларп юзи; d — улар ўртасидаги масофа.

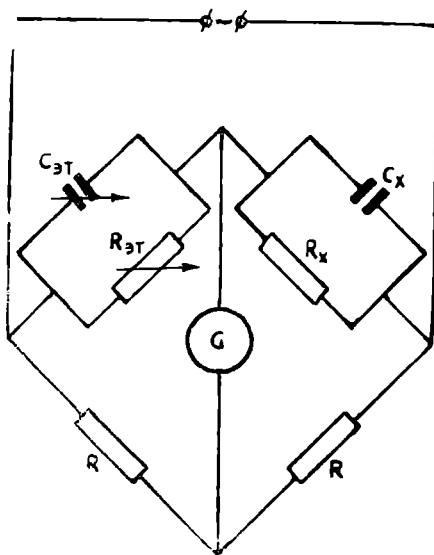
Модда электр токи ўтказмаётган бўлса, унинг электродларда электр заряди тўплаб бориш хусусияти электр сифими C билан характерланади, ε — модданинг диэлектрик доимийсидир.

Диэлектрик доимийси модданинг ташқи электр майдонини нечоғли сусайтира олишини ёки бошқача айтганда, модданинг қутблана олишини характерлайди.

Солиштирма электр ўтказувчанлик билан диэлектрик доимийсини 26-расмда келтирилган кўприк схемаси ёрдамида аниқлаш мумкин; R_1 ва R_2 — доимий қаршиликлар. $C_{\text{эт}}$ ва $R_{\text{эт}}$ сифим ва қаршилиқ эталонлари, булар ўлчанадиган номаълум сифим C_x ва текшириладиган модда қаршилиги R_x ни компенсациялаш учун олинади.

Кўприк аниқ баланс шароитига келтирилганда, кўприк диагоналига уланган гальванометр нул қимматни кўрсатади. $C_{\text{эт}}$ ва $R_{\text{эт}}$ эталон катталикларини билган ҳолда текшириладиган модданинг номаълум C_x ва R_x ларини ҳисоблаб чиқиш мумкин. Тирик организмларнинг қаршиликлари ёки сифимларини ўлчаш учун ишлатиладиган кўприклар ё ўзгармас ток манбаи, масалан, аккумулятордан ёки ўзгарувчан ток манбаидан ток олади. Ўлчаш асбоби (кўприкка) бериладиган ўзгарувчан ток частотасини ўзгартириш йўли билан тўқималарнинг турли частоталардаги электр хоссаларини аниқлаш мумкин.

Биологик тўқималар ўзининг электр хоссалари жиҳатидан ҳар хилдир. Юмшоқ тўқималарни қуюқ ҳужайралар эмульсияси деб тасаввур қилса бўлади. Қон — организмнинг суюқ тўқимаси бўлиб, бошқа тўқималарга қараганда ўз таркиби жиҳатдан анча бир жинслидир. Шу муносабат билан тўқималарнинг электр хоссаларини қон мисолида кўздан кечириб чиқамиз. Қондан ҳужайралар чиқариб ташланса, таркибида 6—7% оқсил ва паст молекулалар



26-расм. Биологик объектларнинг қарши-
лиги ва электр хоссиётига аниқлаш
учун шилатиладиган кўприкнинг прин-
ципиал схемаси.

R — кўприкнинг ом қаршилиги; $R_{эт}$ — эталон

қаршилиги; $C_{эт}$ — эталон сифими; C_x — объект
сифими; G — ўлчов асбоби.

этади, шунга кура унинг юзасида баъзи функционал
группалар: $COOH$, NH_2 , OH , SH группалари ва бошқалар
бўлади. Оқсил молекуласининг кислота ёки ишқорга оид
хоссаларини характерлаб берадиган биринчи икки группа
диссоциациялана олади. Карбоксил ва амин группалари
полипептид занжирининг юзасида ҳамиша ҳам бир текисда
тақсимланавермайди, уларнинг ҳосил қиладиган йиғинди
заряди группалардан қайси бирининг устунлигига боғлиқ
бўлади. Бу группаларнинг диссоциацияси муҳитдаги pH га
боғлиқ.

Шундай қилиб, оқсил молекуласининг юзасида ҳамиша
мусбат ва манфий зарядланган группалар бўлади. Заряд-
ларнинг молекула юзасида асимметрик равишда жой ол-
ганлиги доимий дипол вужудга келишига сабаб бўлади,
яъни умумий йиғинди мусбат заряд йиғинди манфий за-

электролитлар бўладиган плазма қолади. Электролит эритмаси
ўзининг электр хоссаларига кўра иккинчи
тартибдаги ўтказгичлар жумласига киради. Уни солиштирма ўтка-
зувчанлик билан ха-
рактерлаш мумкин,
унинг понлари электр
майдошида маълум то-
монга қараб ҳаракат-
ланади. Мана шу эрит-
мадаги оқсиллар му-
раккаб структурага эга
бўлиб, ҳам иккинчи
тартиб ўтказгичлар
хоссаларини, ҳам изо-
ляторлар хоссаларини
ўзига жам қилган. Оқ-
сил молекуласи — по-
лимердир, унинг асоси-
ни уч ўлчовли структу-

жойлашган полипептид
занжирчаси ташкил

рядга нисбатан бирмунча сурилган ҳолатда туради, лекин уларнинг умумий йиғиндиси нулга тенг бўлиши ҳам мумкин.

Доимий дипол моменти бўлиши оқсилларга қутбли ди-электриклар хоссаларини беради. Муҳитдаги рН қиймати муайян даражага етганда ё мусбат ёки манфий зарядлар устун бўлиб қолади, натижада муайян ишора ва каттали-да бўладиган юза заряд вужудга келади. Бу ҳолда оқсил молекуласи полиион бўлиб қолиши ва электр майдонида ўзини худди эритмадаги ион ҳолида туттиши, яъни тегишли электр қутбига қараб ҳаракатланадиган бўлиб қолиши мумкин. Шу нуқтаи назардан олганда оқсилни иккинчи тартиб ўтказгичлар жумласига киритса бўлади. Дипол табиатига кўра оқсилларни диэлектрикларга киригиш лозим бўлади, оқсилларда уларнинг доимий электр майдо-нида ҳаракатланишига имкон берадиган муайян юза зар-яди борлиги эса, бу бирикмаларни иккинчи тартиб ўтказгич-ларни — электролитлар хоссаларига эга қилиб қўяди.

Оқсил полииони электролитларнинг қарама-қарши за-рядланган қуйи молекулали ионларини, масалан, H^+ , OH^- , Cl^- , K^+ , Na^+ ларни адсорбциялайди. Адсорбцион қатлам деб аталадиган шу қатлам аста-секин диффуз ион атмо-сферасига ўтиб боради. Умуман олганда, оқсил молекуласи атрофида Гуи—Штерннинг қўшалок электр қатлами таш-кил топган бўлади.

Қутбли — OH ва — SH группалари сув диполларини ўзига тортади, бу диполлар гидрат пардасини ташкил қи-лади. Гидрат парда адсорбцион ва диффуз ион қатламла-рини гўё бир-биридан ажратиб туради. Гидрат пардаларда сувнинг диэлектрик доимийси жуда кичик бўлади. Шу му-носабат билан гидрат парда макромолекула заряди билан унинг диффуз ион атмосфераси ўртасида ўзаро таъсир кучларини айтирли даражада сусайтиришга қодир бўл-майди.

Полиион билан унинг ионга қарши атмосфераси ўрта-сидаги потенциал дзета-потенциал деган ном билан юрити-лади. Дзета-потенциал молекуланинг йиғинди заряди (тер-модинамик E потенциал) билан диффузион қатлам заряди орасидаги айирмадир. Дзета-потенциалнинг катталиги қат-ламлар майдонининг бирлигига тўғри келадиган заряднинг ўртача зичлигига, қатламлар ўртасидаги масофага ва за-рядли икки қатламни бир-биридан ажратиб турган муҳит-нинг диэлектрик доимийсига боғлиқдир. Диффузион қатлам қалинлиги эритманинг концентрацияси билан белгиланади.

ган ион кучига боғлиқ бўлади. Эритма концентрацияси қанчалик юқори бўлса, қатлам қалинлиги шунчалик юпқалашади. Дзета-потенциал оқсил молекулаларининг электрокинетик ҳодисаларини электрофорез билан электроосмосни белгилаб беради. Доимий электр майдонида ўзларининг ион атмосфераларидан сирғалиб чиқишга муваффақ бўлган зарядли макрозарралар ҳаракатланиб туради. Ионга қарши атмосфера ионлари ва оқсил макрозарраси бир-бирига қарама-қарши йўналишда ҳаракатланади, шу билан бирга оқсил макрозарраси бундай шароитларда ўз атмосферасидаги электролитлар ионларининг қарама-қарши йўналган оқимидан келиб чиқадиган қўшимча тормозланишга учрайди. Макрозарралар ҳаракатининг тезлиги юза зарядининг катталигига боғлиқ. Шундай қилиб, ташқи электр майдон таъсирида оқсил молекулаларининг ёки дағал дисперс системаларнинг зарралари дзета-потенциал катталигига қараб ҳар хил йўлни босиб ўтади.

Қон зардобини оқсилларини ажратиш учун медицина лабораторияси практикасида фойдаланиладиган электрофорез ҳодисаси шу принципга асосланган.

Электрофорез методи билан эритроцитларнинг ҳаракат-ланганини ўрганишда эришилган оқсилларнинг изоэлектрик нуқталари ва муҳитдаги рН га қараб заряднинг узгариши аниқланади, микроорганизмлар шўстларининг табиати ҳамда турли сирт актив моддаларнинг уларга қандай таъсир

Нисбатан қўзғалмас ярим ўтказувчи мембрана (ҳужайра мембранаси, капилляр девори ва бошқаларнинг мембранаси)нинг электр майдони таъсири остида суюқлик ҳаракатланиши электр осмос деб аталади. Бунда йирик оқсил моддалари ушланиб қолади.

Ҳужайра ичидаги протоплазма ва ҳужайрааро суюқлик ўзининг электр хоссаларига кўра қон плазмасига яқин туради. Ҳужайра пардалари — қат-қат диэлектриклардир. Улар мураккаб липопротейд структураси билан ажралиб туради, шу билан бирга бимолекуляр липид қатлами ичкарида, мономолекуляр оқсил қатлами эса ташқарида бўлади. Липидлар типик диэлектриклар ёки изоляторлардир. Фрикке липидларнинг диэлектрик доимийси ~ 3 га тенг деб ҳисоблайди. Оқсилнинг диэлектрик доимийси липиддагидан кўра каттароқ. Липопротейд мембраналарини қат-қат диэлектриклар жумласига киритса бўлади. Биологик тўқималарнинг электр хоссалари айрим компонентларнинг таркибида электролитлар ва оқсил молекулалари

бўладиган суяқ фаза билан сувсиз фаза — липопротенд мембраналари ва бошқаларнинг жамм электр хоссаларига боғлиқдир.

Тирик тўқима ва органларнинг электр қаршилигини ўзгармас ток таъсири вақтида ўрганиш ток ўтаётган пайтда уларнинг электр ўтказувчанлиги ўзгариб боришини кўрсатди. Ток қўшилган дастлабки пайтда қаршилиқ катта бўлмайди, аммо жуда қисқа вақтдан кейинноқ қаршилиқ ортиб кетади ва ток кучланиши тўқималарни шикастлан-тирмайдиган бўлса, ана шундай ўзгармас даражада анча узоқ сақланиб туради. Бу — тўқима орқали ўтаётган ўзгармас ток кучининг кескин (10—100 баравар) камайиб кетишига олиб келади, бунга сабаб шунки, тўқима қутбланиб қолади. Биологик тўқима ўзгармас электр майдонида қўйилганида вақт ўтган сари кучайиб борадиган қутбланиш бошланади.

Қутбланиш қутбланувчи системанинг структурасига қараб бир неча хил бўлади.

1. Макромолекулалар: оқсиллар, полипептидлар ва нуклеин кислоталарга хос доимий диполларнинг олган жойига алоқадор қутбланиш. Қутбланишнинг бу тури Дебай назариясига асосланиб тасвирланади. Ҳаракатчан ҳужайралар ва ҳужайра киритмалари ҳам ўз диполига ва электр майдонида жойлашиш хусусиятига эга.

2. Ҳаракатчан ионларнинг диффуз ёки адсорбцион қатламда ҳаракатланишидан келиб чиқадиган қутбланиш. Ионларнинг ион атмосфераларида ҳаракатланиш Дебай—Гюкел назарияси асосида тасвирланса, адсорбцион қатламда ҳаракатланиши эса Кирквуд ва Шумакер назарияси асосида тасвирланади. Кейинги назария қутбланиш механизми бўш боғланган ионларнинг, масалан, протонларнинг оқсил молекуласи юзасида ўзаро таъсирлашадиган кислота ва ишқор қисмлари ўртасида миграцияланиши эҳтимолига боғлиқ деган фикрларга асосланади. Адсорбцион ва диффуз қатламнинг ҳаракатчан ионлари оқсил молекуларида киритма дипол ҳосил бўлишига олиб келади.

3. Ажралиш юзалари, масалан ҳужайра ички мембраналари ва ҳужайра пардаларининг қутбланиши. Қутбланишнинг бу механизми Максвелл—Вагнер назарияси асосида тасвирланади. Муҳит ўтказувчанлиги ҳар хил бўлган бир неча қатламдан ташкил топган бўлса, зарядлар қатлам ичида ҳаракатланади ва қатламлар ўртасидаги чегараларда ушланиб қолади. Бу механизмни ҳужайра пардаларига татбиқ қилса бўлади: юзадаги оқсил қатлами

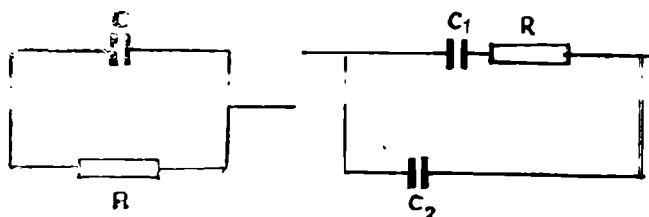
билан унга яқин жойлашган паст молекулали ионлар ўтказувчи муҳит бўлиб хизмат қилса, ички бимолекуляр липид қатлами зарядларнинг, масалан, протонларнинг ҳаракатини тўхтатиб қўядиган ўтказмас муҳит бўлиб хизмат қилади.

Хўш, биологик тўқима ўзгарувчан электр майдонида ўзини қандай тутати? 38-расмда келтирилган кўприк схемасига уланган генератор частотаси ўзгартириладиган бўлса, мазкур частотадаги ўзгарувчан токка хос тўқима қаршилиги R_1 ва электр сифими C_x ни аниқлаш мумкин. R катталик тўқиманинг актив ёки ом қаршилигини белгилайди, ($R = \frac{1}{g}$) формуласига мувофиқ аниқланадиган унга тескари катталик g электр ўтказувчанлик деб аталади. Электр сифими тўқиманинг реактив қаршилигини мана бу тенгламага мувофиқ ҳисоблаб чиқишга имкон беради:

$$R_e = \frac{1}{\omega C}$$

бу ерда ω — ўзгарувчан токнинг доиравий частотаси.

Тўқиманинг электр хоссаларини 27-расмда келтирилган схемага мувофиқ параллел равишда бир-бирига уланган қаршилик билан сифим C деб тасаввур қилса бўлади.



27-расм. Биологик тўқималар электр параметрларининг эквивалент схемаси.

R — ом қаршилик; C , C_1 , C_2 — сифимлар.

Параллел уланган комплекс қаршилик қуйидаги формула билан аниқланади:

$$Z = \frac{R}{1 + i\omega RC_1}; \text{ бу ерда } i = \sqrt{-1}.$$

Ўзгарувчан электр майдонидаги моддаларнинг электр хоссаларини характерлаш учун хизмат қиладиган бу катталик тўқима импеданси деб аталса, унга тескари бўлган катталик ўзгарувчан токдаги тўқима ўтказувчанлиги деб аталади:

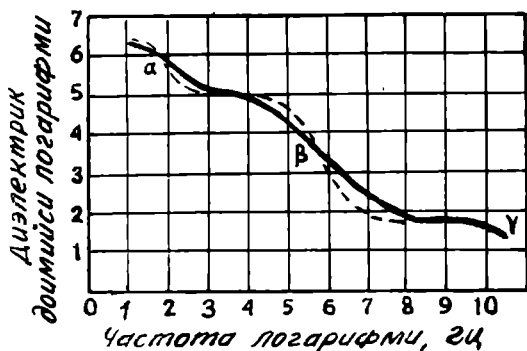
$$g_k = \frac{1}{Z}$$

Электр майдонини частотаси ўзгарганда тўқималарнинг электр хоссалари ҳам ўзгаради. 38-расмда келтирилган кўприк ёрдамида C ни қайд қилиш асосида тўқиманинг диэлектрик доимийсини аниқлаш йўли билан бунга ишонч ҳосил қилса бўлади:

$$\varepsilon = \frac{C_x}{C_0},$$

бу ерда C_x — ўрганилаётган тўқима билан тўлдирилган конденсатор сигими; C_0 эса — ўша конденсаторнинг бўш ҳолдаги сигими; ε — тўқиманинг диэлектрик доимийси.

Диэлектрик доимий билан электр ўтказувчанликнинг частотага боғлиқлиги одатда график кўринишда ифода этилиб, унда ордината ўқларига текширилаётган катта-ликларнинг қийматлари ε ва χ абсциссалар ўқига доира-



28-расм. Мускул тўқимаси диэлектрик доимийсининг частотага боғлиқлиги.

вий частота логарифми қўйиб чиқилади. Бу график ε ва дисперсияси эгри чизиги деб аталади. Мисол тариқасида мускул тўқимаси диэлектрик доимийсининг частотага боғлиқлиги тўғрисида Шван томонидан қўлга киритилган маълумотларни келтириш мумкин (28-расм). Частота ортган сари диэлектрик доимий гўё учта поғона бўлиб пасайиб боради, бу поғоналар α -, β - ва γ - дисперсиялар тариқасида белгиланган.

Ажралиш юзалари (ҳужайра пардалари ва ҳужайра ичи мембраналари)нинг қутбланиш эффекти α -дисперсия пайдо бўлишида акс этади. Радиочастота диапазонида макромолекулалар қутбланиш эффектининг йўқолиб кетишига алоқадор структура дисперсияси устун туради. Дисперсия сув диполлари туфайли пайдо бўладиган қутбланиш эффекти йўқолиб кетишидан келиб чиқади.

Турли ҳужайра мембраналар α -дисперсия зонасига яқин турадиган частоталар билан ўрганилди ва ҳужайра мембраналари тўғрисида муҳим маълумотлар қўлга киртилди. Қўпчилик текширувчилар жуда хилма-хил катталикдаги ҳужайралар мембранасининг сифими 1 мкф/см^2 ва қаршилиги 1000 ом/см^2 атрофида эканлигини, ҳужайра суюқлиги эса $\sim 100 \text{ ом/см}^2$ қаршиликка эга бўлишини аниқладилар. Бу маълумотлар турли ҳужайраларнинг мембраналари бир хил тузилишга эга эканлигини кўрсатади.

Нерв импульсининг пайдо бўлиш ва уни ўтказиш процессида мембрана қаршилигининг катталиги ўзгаради, аммо сифимининг катталиги ўзгармай қолаверади. Бу — нерв импульси пайдо бўлиш ва уни ўтказишда ўтказувчанлигининг ўзгариши мембрана липопротеид структурасининг қайта тузилишига боғлиқ бўлмасдан, балки ионларнинг қайта тақсимланишига боғлиқ эканлигини кўрсатади.

Дисперсия зонасига асосланиб релаксация вақтини ҳисоблаш мумкин. Релаксация частотаси диэлектрик доимий ёки электр ўтказувчанлик дисперсияси эгри чизигининг эгилган нуқтасидан частоталар ўқига тик чизик тушириш йўли билан аниқланади.

Дипол диэлектрик учун белгиланган Дебай формуласига мувофиқ, релаксация вақти билан шарсимон дипол молекула радиуси ўртасида қуйидагича боғланиш бор:

$$\tau = \frac{1}{\omega} = \frac{4 \pi \epsilon_1 r^3}{RT}$$

бу ерда τ —релаксация вақти; ω —доимий релаксация частотаси; ϵ_1 —ёпишқоқлик коэффициенти; r —шарсимон дипол радиуси; R —Больцман доимийси ($1,38 \cdot 10^{-16} \text{ эрг/град}$); T —абсолют температура.

Эритроцитлар суспензиясининг электр ўтказувчанлигининг кенг частоталар диапазонида турли текширувчилар ўл-

чаб кўришган. Денцер маълумотларига қаратанда, эритроцитлар частотаси учун релаксация частотаси:

$\omega = 2\pi \cdot 2,6 \cdot 10^8 \text{ сек}^{-1} \approx 1,7 \cdot 10^7 \text{ сек}^{-1}$ ва $\tau = 6 \cdot 10^{-8}$ секундга тенг.

Эритроцитдаги дипол гемоглобин диэлектригининг радиусини биринчи марта К. С. Тринчер ҳисоблаб чиққан. Дипол диэлектрик деб олинadиган эритроцит деярли шарсимон гемоглобин молекулаларининг сувдаги эритмасидир, унинг молекулалари тартибли равишда жойлашган қўшалоқ сув молекулалари қатлами билан бир-биридан жуда кам масофада ажралиб туради. Дебай формуласига суюқ сув ёпишқоқлиги қиймати ($\eta \sim 10^{-2} \text{ гсм}^{-1} \text{ сек}^{-1}$) ни қўядиган бўлсак,

$$r = \sqrt[3]{\frac{RT}{4 \cdot \pi \eta} \tau} \approx \sqrt[3]{\frac{1,38 \cdot 10^{-16} \cdot 293 \cdot 6 \cdot 10^{-8}}{12,6 \cdot 10^{-2}}} \approx 27 \text{ \AA}$$

келиб чиқади.

Гемоглобин молекулалари яримўқларини рентгенструктура анализи методи билан аниқлаб олинган маълумотлар шунга яраша $33 \times 28 \times 25 \text{ \AA}$ га тенг.

Демак, шарсимон гемоглобин молекуласи радиусининг рентгенструктура анализи ва электрометрик йўл билан олинган қийматлари бир-бирига тўла-тўқис мос келади.

Шундай қилиб, электрик хоссаларни ўрганиш биологик объектларнинг тузилиши ва функцияси тўғрисида муҳим маълумотларни қўлга киритишга имкон беради.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Моддалар доимий токни ўтказишга қараб қандай гуруҳларга бўлинади?
2. Доимий ва киритма дипол тўғрисида тушунча.
3. Қутбланишнинг электр ҳаракатлантирувчи кучи (ЭҲК) нима?
4. Биологик тўқималарнинг қандай электр хоссалари бор?
5. Биологик тўқималарда қутбланишнинг қайси турлари пайдо бўлади?
6. Ўзгарувчан токдаги тўқималарнинг электр хоссалари. Импеданс, диэлектрик доимий дисперсияси ҳодисаси.
7. Биологик тўқималарнинг электрик параметрларини ўрганишнинг қандай аҳамияти бор?

БИОЭЛЕКТРИК ПОТЕНЦИАЛЛАР

БИОЭЛЕКТРИК ПОТЕНЦИАЛЛАРНИНГ КЕЛИБ ЧИҚИШ САБАБЛАРИ

Организм ҳаёт фаолиятининг ҳамма процесслари амалда ҳужайралар билан тўқималарда электр ҳаракатлаштирувчи кучлар пайдо бўлиши билан ўтади. Электр процесслар энг муҳим физиологик ҳодисаларда, жумладан, нерв қўзғалиши ва импульсни нерв толаси бўйлаб ўтказиш ҳодисаси каби ҳодисаларда катта роль ўйнайди.

Биоэлектрик потенциалларнинг келиб чиқиши учун ионларнинг нотекис тарқалишидан пайдо бўладиган потенциаллар асосий аҳамиятга эга. Мана шундай потенциаллар жумласига қуйидагиларни киритиш мумкин:

1) иккита муҳит бўлинадиган чегарада ионларнинг турли хил ҳаракатчанлиги туфайли келиб чиқадиган диффузион потенциаллар. Булар вольтнинг юздан бир ва мингдан бир улушларига тенг келадиган кичик катталиққа эга ва катионлар билан анионлар диффузиясининг тезликлари аниқлигига боғлиқ бўлади;

2) мембрана потенциаллари иккита эритмани ажратиб турган мембранада вужудга келади. Шу билан бирга эритмани ажратиб турган мембранада вужудга келади; шунингдек эритмани ажратиб турган мембранада вужудга келади;

3) моддалар бир хилда эримайдиган иккита суюқ фаза-нинг бўлиниш чегарасида вужудга келадиган фаза ёқи фазааро потенциаллар;

4) бир қанча олимларнинг фикрича, оксидланиш-қайтарилиш потенциаллари — редокspotенциаллар ҳам биопотенциалларнинг келиб чиқишида иштирок этади. Бироқ оксидланиш-қайтарилиш системасида металл электродлар бўлса, ана шу тақдирдагина бундай потенциаллар вужудга келиши мумкин, холос. Шу муносабат билан биоэлектрик потенциалларнинг оксидланиш-қайтарилиш процесслари даражасига боғлиқлиги, афтидан, билвосита характерга эга, холос. Оксидланишда, шунингдек қайтарилишда ион табиатига эга бўладиган органик маҳсулотлар ҳосил бўлади деб ўйлаш мумкин. Ионларнинг ҳосил бўлиши эса биоэлектрик ҳодисалар асосида ётадиган хилма-хил потенциалларнинг келиб чиқишига олиб боради.

ТИНИМ (ТИНЧЛИК) ПОТЕНЦИАЛИ

Мускулнинг ташқи юзаси мусбат, ички юзаси эса манфий зарядланганлигини дастлаб Маттеучи (1838) аниқлаган. Тинчлик ҳолатига хос бўлган ана шу потенциаллар фарқи тинчлик, яъни тиним потенциали ёки мембрана потенциали деб аталадиган бўлди.

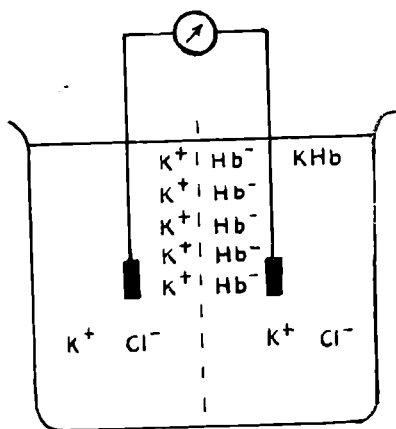
Бу потенциаллар фарқининг катталиги (E) умумий ҳолда Нернст тенгламаси билан аниқланади:

$$E = \frac{RT}{nF} \ln \frac{C_1}{C_2},$$

бу ерда C_1 ва C_2 — ички ва ташқи муҳитдаги берилган ион концентрацияси; n — ион валентлиги; F — Фарадей сони; R — газ доимийси; T — температура.

Тиним потенциалнинг катталиги тажрибада микроэлектродлар ёрдамида ўлчанган, ўша микроэлектродларнинг бири ҳужайра ичига киритилган, иккинчиси ҳужайрадан ташқари суюқликка туширилган. Кўпчилик ҳужайралар учун тиним потенциалнинг катталиги 45—70 мВ атрофида бўлади, шу билан бирга ҳужайранинг ички қисми манфий зарядланган бўлса, ташқи қисми мусбат зарядлангандир.

Тиним потенциалнинг келиб чиқиш сабабларини тушунтириб берадиган кўпдан-кўп назариялар бор, лекин Хожкин, Хаксли ва Катц томонидан 1952 йилда ишлаб чиқилган назария ҳаммадан кўра кўпроқ эътироф этилади. Мана шу назарияга мувофиқ биоэлектрик потенциаллар ҳужайраларнинг юза мембранаси орқали натрий, калий ва хлор ионларининг ҳар хил даражада ўтишига ва шу муносабат билан ўша ионларнинг ҳужайранинг ичи ҳамда ташқарисида ҳар хил концентрацияга эга бўлиб қоллишига боғлиқдир. Тиним потенциални ёки мембрана потенциалнинг пайдо бўлишини бу назария калий кон-



29-расм. Мембрана потенциалнинг келиб чиқиш схемаси.

центрацион градиенти пайдо бўлишга боғлаб тушунтиradi.

Бу механизмни изоҳлаб берish учун қуйидаги тажрибани кўздан кечириб чиқайлик. Органик бирикмаларнинг ионларини ўтказмайдиган ярим ўтказувчан мембрана билан бўлинган идишнинг иккала ярмига бир хил концентрациядаги KCl эритмасини қуямиз. Сўнгга идишнинг ўнг ярмига гемоглобиннинг калийли тузи эритмасини қўшамиз. Концентрацион градиент туфайли калий катионлари идишнинг ўнг ярмидан чап ярмига диффузияланиб ўта бошлайди. Мембранадан ўта олмайдиган гемоглобин анионлари идишнинг ўнг томонида концентрацияланиб, мембрана юзасида манфий заряд ҳосил қилади (29-расм). Улар ўзининг манфий электростатик заряди билан мусбат зарядланган калий ионларини мембрананинг чап томонидаги юзасида ушлаб туради. Бу мембрананинг қутбланишига сабаб бўлади ва шунга кўра унинг ўнг ва чап юзалари ўртасида потенциаллар фарқи вужудга келади, буни Нернст формуласига мувофиқ ҳисоблаб чиқиш мумкин:

$$16^{\circ}\text{C да } E = 58 \log \frac{C_1}{C_2} \text{ мВ}$$

Органик ҳужайраларда ҳам худди шундай ўқишлар кузатилади, уларда калий ионларининг концентрацияси протоплазмада ҳужайрадан ташқаридаги эритмадагига караганда 30 баъаван оптикрок бўлади, органик (сон

29-расм) мембранадан ичкига ўта олмайди. Физиологик тиним даврида калий катионларининг протоплазмадан ташқи эритмага диффузияланиб ўтиши ҳужайра протоплазмасининг ташқи юзасида мусбат зарядни, ички юзасида эса манфий зарядни ҳосил қилади. Мускул толаси мембранасининг ички ва ташқи юзаларидаги потенциалларнинг Нернст формуласига мувофиқ ҳисоблаб чиқилган фарқи ҳужайра ичига туширилган микро-электродлар ёрдамида тажрибада ўлчанган потенциаллар фарқига жуда яқин бўлиб чиқди. Бундан ташқари ҳужайра ичидаги калий ионлари концентрациясини, сунъий йўл билан камайтириш тинчлик потенциалининг қонуний равишда камайиб боришига ёки ҳатто инверсиясига олиб келди. Бу тажрибалар тинчлик потенциалининг катталиги калий ионларининг концентрацион градиентига боғлиқ эканлигини кўрсатиб берди.

Калий ионларининг ҳужайрадан диффузияланиб чиқиши билан бир қаторда ҳужайрадан ташқаридаги суюқлик-

дан натрий ионларининг ҳужайра ичига диффузияланиб ўтиши ҳам кузатилади. Физиологик тиним даврида мембрана натрий ионларини кам ўтказадиган бўлгани учун бу ионлар ҳужайрага жуда арзимас даражада диффузияланиб ўтади. Бироқ, шундай бўлса-да, ҳужайра ичига диффузияланиб ўтадиган натрий ионлари тинчлик потенциали катталигини ҳар қалай бирмунча камайтиради. Нернст формуласига мувофиқ ҳисоблаб чиқилган тинчлик потенциали катталиги (90 мВ)нинг тажрибада аниқланган потенциал катталиги (45—70 мВ)дан ортиқроқ бўлиши ҳам шунга боғлиқ. Шундай қилиб, вақт бирлиги ичида калий ионлари ҳужайрадан ташқарига нечоғли кўп диффузияланиб чиқадиган ва натрий ионлари ҳужайрадан ташқаридаги суюқликдан ҳужайра ичига нечоғли кам диффузияланиб ўтадиган бўлса, тинчлик потенциали шунча катта бўлади ва аксинча. Ионларнинг ҳужайра мембранасининг ички ва ташқи юзаларида нотекис тарқалиб, тинчлик потенциали келтириб чиқаришини доннан мувозанати билангина тушунтириб бўлмайди. Трик ҳужайрада ионларнинг шу тариқа тарқалишида моддаларнинг концентрацион градиент қаршисига қараб актив равишда ўтиб бориши катта аҳамиятга эга, бу ҳодиса метаболик процесслар энергиясининг сарфланиши ҳисобига юзага чиқади. Очiq система бўлмиш организмда ионлар тақсимланишининг доннан мувозанати оддийгина термодинамик мувозанат характериға эга бўлмай, балки стационар ҳолат ҳисобланади. Чунончи, меъда ширасидаги ионлар таркиби қон плазмаси билан доннан мувозанатида турмайди, бу — без ҳужайралари секретор фаолияти ва моддаларни актив ташишнинг бошқа турларига боғлиқ.

ҲАРАКАТ ПОТЕНЦИАЛИ

Кучи етарлича бўлган турли таъсиротлар таъсир қилганида қўзғалувчан тўқималарнинг ҳамма ҳужайралари қўзғалиш ҳолатига келиши мумкин. П. П. Лазаревнинг 1916 йилдаёқ ишлаб чиққан умумий қўзғалиш назариясига мувофиқ, ҳар қандай ташқи таъсирлар ионларни кўчириш йўли билан ҳужайраларни қўзғатади. Қўзғалган жойнинг тинч турган жойга нисбатан электр манфий бўлиб қолиши тажриба йўли билан аниқланган. Зарядларнинг шу тариқа қайта тақсимланиши қўзғалган жойда ионларнинг қайтадан тақсимланишини кўрсатади. Бу ҳодиса вақтинчалик бўлиб, қўзғалиш пировардига етганидан кейин ҳужайрада

ионларнинг тақсимланиши асли ҳолига келади ва аввалгидек тегишли тинчлик потенциали қарор топади. Қўзғалишда вужудга келадиган электр потенциаллари ҳаракат потенциаллари деб аталадиган бўлди.

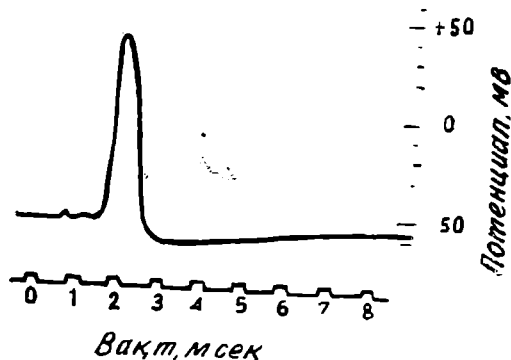
Қўзғалиш вақтида мембрана ўтказувчанлигининг ўзгариш табиатини ўрганиш учун кучланишни фиксациялаш методи қўлланилди. Бу метод моҳият эътибори билан мембрана потенциалини силжитишдан иборат, бунга ташқи эритма билан аксон ичига туширилган микроэлектрод ўртасида потенциаллар фарқини вужудга келтириш йўли билан эришилади. Кучланиш берилган жойдан ўтадиган ток алоҳида усилитель билан ўлчанади, мембрана потенциалнинг силжиш даражаси эса тескари алоқали электрон схемаси ёрдамида сақлаб турилади.

Кучланишни фиксациялаш методи Хожкин билан Хакслига ташқи эритма билан кальмарнинг гигант аксони ичига модда ўртасидаги потенциаллар фарқини сунъий йўл билан пасайтириш мембрана ўтказувчанлигининг ўзгаришига сабаб бўлишини аниқлашга имкон берди. Қўзғалиш вақтида мембрана потенциалининг шунчаки кўлгача пасаймасдан, балки яна ўзгаришда давом этиб, анчагина тескари катталиққа етиши маълум бўлди — мембрананинг кучланиш ишораси ўзгариб, қарама-қарши бўлиб қолди. Чунинчи, кальмарнинг гигант аксонидagi тинчлик потенциали — 45 мВ га тенг, мембрананинг ички юзаси электр

потенциали +40 мВ га тенг бўлиб қолади ва қўтоланиш ишораси инверсияга учрайди. Модомики шундай экан, ҳаракат потенциалининг тўла қиймати бу ҳолда 85 мВ ни ташкил этадиги, бу — тинчлик потенциалидан анча ортиқдир (30-расм). Мусбат зарядга эга бўлган зарралар ҳужайра ичига қараб ҳаракат қилган тақдирдагина қўзғалиш вақтида ҳужайра мембранаси шу тариқа қайтадан зарядланиши мумкин. Бу таҳмин Кейнес тажрибаларида тасдиқланган, Кейнес Na^{24} ва K^{42} изотопларидан фойдаланиб, қўзғалиш пайтида кальмар нерв толаси мембранасининг Na ионлари учун ўтказувчанлиги кескин ортиб кетишини (таҳминан 500 баравар) аниқлади.

Хожкин, Катц ва Хаксли ана шундай кўпдан-кўп текширишларга, шунингдек ҳаракат потенциали катталигининг ташқи муҳитдаги натрий ионлари концентрациясига бевосита боғлиқлигини кўрсатадиган ўз кузатувларига асосланиб, ҳаракат потенциали келиб чиқишининг натрий назарияси деган назарияни таклиф этишди. Мана шу назар

рняга мувофиқ ҳужайрага етарли кучга эга бўлган таъсирот берилганида мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги кескин кучайиб, калий ионларини ўтказувчанлигига қараганда 10 барабар ортиқ бўлиб қолади. Бу ташқи эритмадан натрий ионлари оқимининг концентрация градиенти бўйлаб ҳужайра ичига кўпроқ ўтишига олиб келади. Ҳужайрадан ташқари томон йўналган калий ионлари оқимининг интенсивлиги эса бу вақтда аввалгидегидек бўлиб қолаверади. Мусбат зарядланган натрий ионларининг ҳужайра ичига зўр бериб оқиши аввалига ортиқча манфий

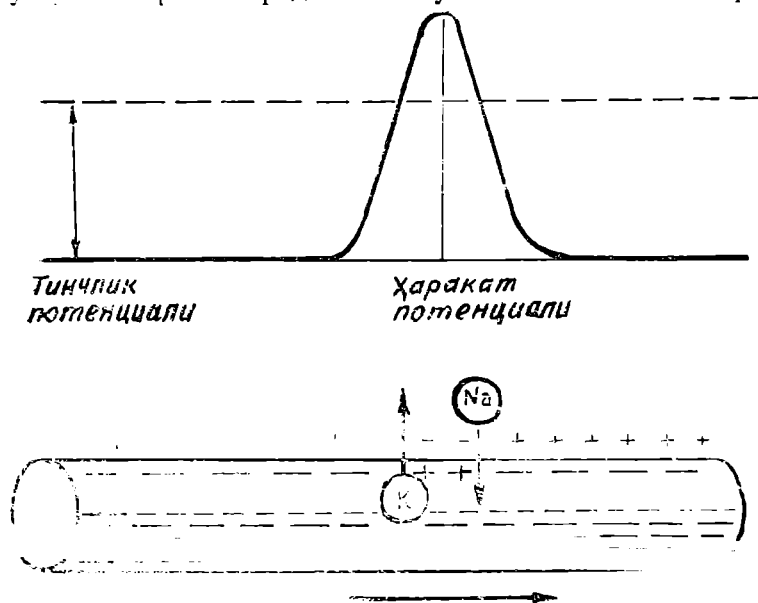


30-расм. Аксоннинг ҳаракат потенциали, ҳужайра ичига юбориладиган электрод ёрдами билан қайд қилинган.

заряднинг йўқолишига сабаб бўлади — мембрана қутбсизланади. Мембрана потенциали камаяди, бу ўз навбатида натрий ионларининг ҳужайрага ўтишини енгиллаштиради. Мембрана потенциали муайян (бўсага) қийматига (тахминан 15 мВ га) етгандан кейин разряд рўй беради — ҳаракат потенциали келиб чиқади. Натрий ионларининг ўтиши мембрананинг ички юзаси натрий концентрацияси градиентини тенглаштириш ва унинг яна ҳужайра ичига ўтишига қаршилиқ кўрсатиш учун кифоя қиларли мусбат зарядга эга бўлиб қолмагунча давом этаверади. Бу ҳодиса шунга олиб келадики, мембрананинг ташқи юзаси мусбат зарядланган ионларини йўқотиб, мембрананинг қўзғолмаган қисмларига нисбатан манфий зарядни ҳосил қилади. Ҳаракат потенциали кучайиб боришининг реверсия фазаси деб аталадиган ана шу фазаси юқорига кўтарилувчи тармоқ кўринишида қайд қилинади ва натрий ионларининг ҳужайрага ўтиш тезлигидан калий ионларининг ташқарига

чиқиш тезлиги устун туриши билан характерланади (31-раем).

Натрий ионлари учун мембрана ўтказувчанлигининг кучайиши жуда қисқа вақт (0,5—1 мсек) давом этади. Сўнгра натрий ионлари учун мембрана ўтказувчанлиги пасаяди ва шу билан бир вақтда калий ионлари учун ўтказувчанлик ортиб боради. Ана шунинг натижасида натрий



31-раем. Ҳаракат потенциалининг пайдо бўлиши

ионларининг ҳужайра ичига оқиб ўтиши камайиб, калий ионларининг ҳужайрадан ташқарига оқиб чиқиши кўпаяди. Бу ҳол тинчлик потенциалининг тикланишига — мембрананинг қайта қутбланишига олиб келади. Мембрананинг ташқи юзаси ташқарига чиққан мусбат зарядли калий ионлари ҳисобига яна мусбат зарядга, ички юзаси эса манфий зарядга эга бўлиб олади. Мембрананинг қутбланиш даражаси тинчлик даражасига яна тушиб қоладиган шу фаза реполяризация, яъни қайтадан қутбланиш фазаси деб аталади. Ҳаракат потенциалини ифода этадиган эгри чизиқда бу фаза пастга тушиб борувчи тармоқ кўринишида қайд қилинади. Реполяризация фазаси ҳаминша деполяризация, яъни қутбсизланиш фазасидан узоқроқ давом этади. Шундай қилиб, тинчлик потенциали натрий ионла-

рининг тескари ҳаракатланиши натижасида аслига келмасдан, балки эквивалент миқдорда калий ионлари чиқиши туфайли асли ҳолга келади. Бироқ битта импульсда натрий ионларига алмашинадиган шу калий ионларининг миқдори шунчалик кам бўладики, импульс тугаганидан сўнг шу ионлар ўртасидаги нисбат амалда ўзгармай қолади. Қисқа вақт оралиғи мобайнида нерв неча ўн минглаб қўзғалиш импульслари юзага чиқара олади. Нервнинг амалда чарчамаслиги ҳам шунга асосланган.

Узоқ импульсация вақтида натрий ионларининг ҳужайра ичига ва калий ионларининг ташқарига ўтиши жамланиб, концентрацион градиентларнинг хийла ўзгариб қолишига олиб келиши керак эди. Пировард натижада ташқи эритма билан протоплазма ўртасидаги ионлар концентрациясининг фарқи тенглашиб қолиши лозим эди. Бироқ ҳақиқатда бундай бўлмайди. Тинчлик даврда ионлар концентрациясининг одатдаги нисбатлари тикланади, бу — мана шу ионларнинг актив ташилишини таъминлаб берадиган натрий-калий насосининг ишига боғлиқ.

Ҳаракат потенциали «бор ё йўқ» қонунига бўйсунган — бўсаға ости стимуллар ҳаракат потенциални келтириб чиқармайди, бўсаға катталигига эга таъсиротлар эса максимал амплитудали потенциални пайдо қилади. Нерв ва мускул толаларида ҳаракат потенциалининг муддати 0.1 мсекдан 5 мсек. гача боради.

ИЗ ПОТЕНЦИАЛЛАРИ

Ҳаракат потенциалидан кейин из потенциаллари деб аталадиган потенциаллар пайдо бўлиши мумкин. Булар кўп ўзгарувчан, кичик амплитудали бўлиши ва анча узоқ давом этиши билан характерланади. Манфий ва мусбат из потенциаллари фарқ қилинади. Манфий из потенциаллари ҳам, мусбат из потенциаллари ҳам нерв ва мускул толаларида қўзғалиш процесси тугаганидан кейин уларда авж олиб борадиган тикланиш процессларига боғлиқдир.

Мусбат из потенциали из деполяризациясидан иборат бўлиб, реполяризация процесс тезлигининг камайишини ифода этади. Мусбат из потенциали манфий из потенциалдан кейин пайдо бўлади ва мембрананинг гиперполяризациясини, яъни АДС поляризациянинг кучайишини ифода этади. Пардасиз нерв толаларида айниқса яққол мусбат из потенциални кузатиш мумкин.

Пардали нерв толаларида из потенциаллари бирмунча мураккаброқ тарзда ўзгариши мумкин: электр манфийлик электр мусбатлик билан алмашинади, кейин яна янги электр манфийлик пайдо бўлиши мумкин, шундан кейин энди тинчлик потенциали тўла-тўқис тикланади.

Из потенциаллари «бор ё йўқ» қонунига бўйсунмайди. Тегишли импульсация частотасида улар жамланиши ва амплитудаси билан давомлилиги ортиб бориши мумкин.

Из потенциаллари ҳам худди ҳаракат потенциаллари сингари натрий ва калий ионлари учун ўтказувчанликнинг ўзгаришига алоқадордир. Чамаси, из потенциаллари шундан келиб чиқадики, ҳаракат потенциали тугаганидан кейин шу ионлар учун мембрана ўтказувчанлиги бирмунча вақт мобайнида юқори бўлиб туради.

Реполаризация тезлигининг бир қадар сусайиши, яъни натрий учун ўтказувчанликнинг ҳаракат потенциали авжнда максимал рақамлардан тинчлик потенциали вақтида одатдаги рақамларгача пасайиб бориши манфий из потенциалининг келиб чиқишига сабаб бўлади, сўнгра мембрананинг калий ионлари учун ўтказувчанлиги кучаяди, бу эса муқаррар равишда мембрананинг гиперполяризациясига — мусбат из потенциали пайдо бўлишига олиб келати

МАҲАЛЛИЙ ПОТЕНЦИАЛ

спротлар таъсир қилганида уларнинг таъсир утган жонда деполаризация процесси юзага чиқади, яъни мембрана потенциали камаяди. Мана шу деполаризация процесси маҳаллий потенциал деб аталадиган бўлди. Маҳаллий потенциал жуда тайинли хоссалари борлиги билан характерланади. Аввало у катта масофаларга тарқала олмайди, балки физиологик декремент қонунига мувофиқ экспоненциал тарзда камайиб боради (Геррик). Бундак ташқари, маҳаллий потенциал аллергик суммацияга (жамланишга) бўйсунди. Таъсирот кучи нечоғли катта бўлса, маҳаллий потенциал амплитудаси шунча катта бўлади, таъсирот нечоғлик узоқ давом этадиган бўлса, потенциал шунчалик узоқ давом этади. Шу муносабат билан маҳаллий потенциал градуал жавоб деб ҳам аталади. Маҳаллий потенциал вужудга келган пайтда субстратнинг қўзғалувчанлиги юқори бўлишини, ҳолбуки ҳаракат потенциалининг тегишли фазасида субстратнинг қўзғалмайдиган бўлишини (абсолют рефрактерлик фазаси) алоҳида айтиб ўтиш ке-

рак. Қонда ўлароқ, градуал жавоб натрий ионлари учун мембрана ўтказувчанлигининг кучайиши билан характерланади.

Юқорида айтиб ўтилганидек, градуал жавобларни тирик ҳужайраларнинг ҳаммасида ҳам кузатса бўлади. Қўзғалувчан тўқималарнинг (нерв тўқимаси, кўндаланг-тартиқ мускул ва миокарднинг) градуал жавоблари алоҳида диққатга сазовор бўлгани учун буларнинг хоссаларини бирмунча батафсилроқ кўриб чиқамиз. Барча қўзғалувчан тўқималарда маҳаллий потенциал ҳаракат потенциалли — тарқалиб борадиган қўзғалиш процессидан олдин келиб чиқади. Ҳаракат потенциалли шаклланадиган бўлиши учун градуал жавоб тамомила тайинли бир бўсага амплитудасига етиши керак. Шу муносабат билан етарлича кучли таъсиротлар — бўсага ва бўсагадан юқори таъсиротларгина ҳаракат потенциаллари пайдо бўлишига олиб келади. Равшанки, бўсага ўсти таъсиротлари маҳаллий потенциаллар вужудга келишига сабаб бўлади, холос. Постсинаптик мембранага медиаторлар таъсир қилганида келиб чиқадиган постсинаптик потенциаллар градуал жавобларнинг хусусий ҳолдир. Рецептор тузилмаларнинг генератор потенциаллари ҳам шунга ўхшаш хоссаларга эга. Буларнинг вужудга келиши рецепторга адекват ва ноадекват таъсиротларнинг таъсир кўрсатишига боғлиқдир.

Марказий нерв системасида, жумладан катта ярим шарлар пўстлоғида қўзғатувчи ва тормозловчи постсинаптик потенциалларнинг аллергик суммацияси электроэнцефалограмма ҳосил бўлишига олиб келади.

ҲАРАКАТ ПОТЕНЦИАЛЛАРИНИНГ ТАРҚАЛИШИ

Бўсага ёки бўсагадан юқори кучга эга бўлган таъсиротлар қўзғалувчан тўқималарга таъсир қилган жойда ҳам маҳаллий потенциал келиб чиқади. Ҳаракат токи нерв ҳужайрасининг юзаси бўйлаб қўзғалмаган жойдан қўзғалган жойга томон тарқалиб боради. Ҳужайра ичида бу ток тескари томонга қараб оқади. Ҳаракат токи ҳам, ҳар қандай электр токи сингари, тинч турган қўшни жойларга таъсир кўрсатади ва уларнинг мембраналари ўтказувчанлигининг ўзгариб қолишига сабаб бўлади. Буларда мембрана тинчлик потенциалининг камайишига олиб келади. Тинчлик потенциалл камайиб маълум бир критик даражага, тахминан 10—30 мВ га етганида бу жойларда ҳаракат потенциаллари пайдо бўлади. Янги қўзғалган жой ўз навбатида электр манфий бўлиб қолади ва вужудга келган маҳаллий

ток ундан кейинги жойни таъсирлайди. Бу процесс неча марталаб такрорланадн ва қўзғалиш импульсларининг нерв толасининг бошидан охиригача иккала йўналишда тарқалишига сабаб бўлади.

Ҳаракат токи таъсирн остида қўзғалиш тўлқини тола бўйлаб тахминан доимий тезлик билан ва сўнмасдан тарқалади (декрементсиз ўтказиш). Бунинг сабаби шуки, ҳаракат потенциалининг катталиги (110—120 мВ атрофида), ўлчашлардан маълум бўлганидек, қўзғалувчан тўқималар таъсирланиш бўсағаси катталигидан 5—10 барабар устун келади.

Бироқ бу ҳолда маҳаллий деполяризация процесси ҳаракат потенциалини ишга тушириш учун етарли бўлади. Юқорида кўрсатиб ўтилганидек, ҳаракат потенциал пайдо бўлган жойда натрий ионлари учун ўтказувчанлик қескин кучайиб кетади, бу мембрананинг кутбсизланishiга, кейин эса кутбланиш резервларига ҳам олиб келади. Шундай қилиб, қўзғалувчан тўқиманинг шу қисми билан қўшни пункти ўртасида потенциаллар фарқи вужудга келади. Потенциаллар фарқи ўз навбатида кутбсизланган жой билан нормал кутбланган ҳолатда турган қўшни зоналар ёта-ёта оқиб-оқиб токи пайдо бўлишига олиб келади. Маъна шу ток ҳаракат токи деб аталадиган бўлди.

Нерв толаларида қўзғалиш уларда миелин пардалари боп-йўқлигига қараб ҳар хил тарқалади. Пардасиз нерв

жойдан ёнма-ён жойлашган қўзғалмаган жойга томон узлуксиз тарқалиб боради.

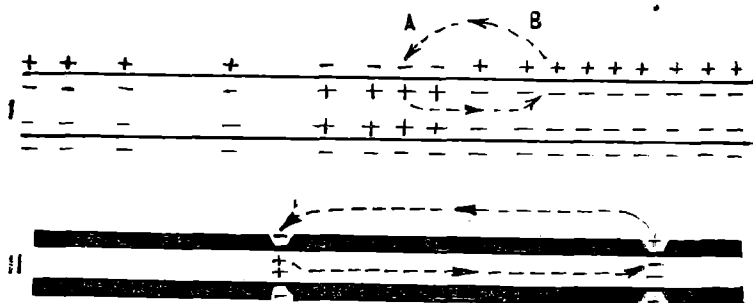
Қалин миелин пардалари билан қопланган нерв толаларида бир-биридан 1—3 мм масофада жойлашган Ранвье чоклари деб аталадиган тузилмалар бор. Миелин парда нерв толаси атрофида ионларнинг ўтишига тўсқинлик қиладиган яхши изоляция ҳосил қилади (32-расм).

Тасаки назариясига мувофиқ, пардали нерв толаларида қўзғалиш дискрет ёки сальтатор тарзда тарқалади, яъни импульс бир Ранвье чокидан иккинчисига гўё сакраб-сакраб ўтади.

Бир қанча олимлар томонидан ўтказилган текширишлар битта чок маҳаллий анестезия қилинганида нерв импульси дарров иккинчи чокда ҳаракат потенциалини вужудга келтира олишини кўрсатиб берди. Ранвье чокининг иккитаси анестезия қилинган бўлса, нерв импульсининг ўтиши учун енгиб бўлмас тўсиқ вужудга келади, чунки учинчи чокда мембрана потенциалининг ўзгариши ҳаракат

потенциални келтириб чиқариши учун бўсага кучига етмай қолади.

Аксоплазма аксон мембранаси ҳамда шванн пардаси мембранаси орқали ювувчи суюқлиқ билан дуч келадиган худди ана шу Ранвье чокларида ионлар ўтиши ва ҳаракат потенциалларининг пайдо бўлиши ўзгариб туради. Иккита чок орасидан импульс ўтиши учун 1—2 мсек вақт кетади. Қўзғалиш бир чокдан иккинчисига гўё сакраб ўтади, бу миелинли нерв толаларида қўзғалиш импульслари ўтиш тезлигини пардасиз нерв толаларидагига қараганда тахминан 10 барабар оширади.



32-расм. Локал тоқлар назариясини тушунтириб берадиган схема.
I — пардасиз нерв толаси, II — пардали нерв толаси.

Ҳужайра мембранасига раҳна соладиган ёки ҳужайрадаги нормал метаболизмни издан чиқарадиган ҳар қандай таъсиротлар ҳаракат потенциаллари вужудга келишининг тўхташига олиб келади. Шунга кўра нервнинг ана шундай таъсирларга учрайдиган қисмларида қўзғалиш келиб чиқмайди.

«Бор ё йўқ» қонунига бўйсунадиган ҳамда абсолют рефрактер фазаси борлиги билан характерланидиган ҳаракат потенциалидан ташқари нерв системасида электр активлигининг бошқа тури ҳам кузатиладики, у градуал жавоблар (маҳаллий потенциаллар) билан ифодаланади. Бу ҳолда жавоб амплитудаси таъсирот кучига боғлиқ бўлади, яъни «бор ё йўқ» қонунига бўйсуниб ҳодисаси кўринмайди ва импульс тарқалмай қолади. Ташқи энергияни биоэлектрик потенциалларга айлантирадиган рецепторлар учун градуал электрогенез характерлидир.

Таъсирот рецепторга таъсир кўрсатганида рецепторнинг юза мембранасида деполяризация ҳодисаси келиб чиқади,

рецептор ёки генератор потенциалли деб шуни айтилади. Генератор потенциаллари ҳам худди локал жавоблар сингари мембрана деполяризацияси муайян катталиikka' етганидан кейин тарқалиб борадиган ҳаракат потенциалли келиб чиқишига сабаб бўлади. Бу ҳолда генератор потенциалли амплитудаси билан ҳаракат потенциаллари частотаси ўртасида боғланиш кузатилади.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

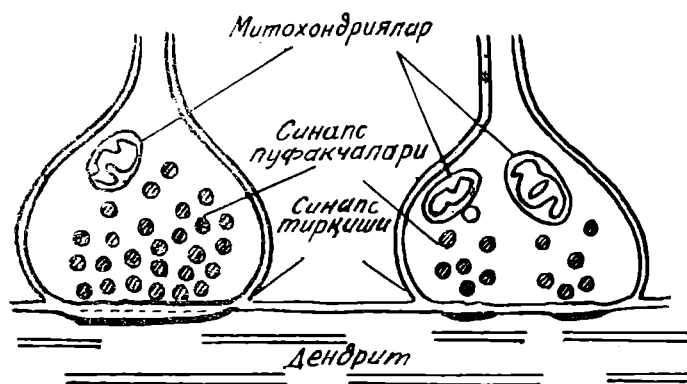
1. Ионларнинг нотекис тақсимланиши туфайли келиб чиқадиган потенциалларнинг турлари.
2. Тинчлик потенциалли.
3. Ҳаракат потенциалли ва унинг келиб чиқиш механизми.
4. Ҳаракат потенциаллининг авж олиб бориш фазалари.
5. Из потенциаллари.
6. Маҳаллий қўзғалиш.
7. Қўзғалувчан тўқималарда қўзғалишни ўтказиш.
8. Пардали нерв толаларида қўзғалишнинг хусусиятлари.

СИНАПСЛАРНИНГ ТУЗИЛИШИ ВА ФУНКЦИЯСИ

Қўзғалишнинг аксонлардан нерв ҳужайрасининг сомасига эки дендритларига, аксонлардан эффекторларга бўлмаса, бирмунча камроқ учрайдиган ҳолларда аксондан аксонга ўтиши синапслар деб аталадиган алоҳида тузилмаларда рўй беради. Синапсларнинг жуда кўпчилиги мио-

охирларидан ҳосил бўлади, бу толаларда катталиги 0,1 мк атрофида (мионеврал синапсларда 2—10 мк) бўлган пилакчалар кўринишидаги кичик йўғонлашмалар вужудга келади. Синаптик пилакчаларда митохондриялар ва синаптик пуфакчалар деб аталадиган бир талай пуфакчалар бўлади, бу пуфакчалар диаметри 300—600 Å бўлиб, «актив зоналар» деб аталадиган чегара қисмларида гуруҳ-гуруҳ бўлиб тўпланади. Пилакчалар қалинлиги 50—70 Å атрофида келадиган туташ мембрана билан қопланган, бу мембрана кўпгина синапсларда бир талай бурмаларни ҳосил қилади. Шу мембрана пресинаптик мембрана деб аталади. Пилакча билан қабул қилувчи ҳужайранинг мембранаси (диаметри 70 Å атрофида бўлган постсинаптик мембрана) орасида кенглиги 200—500 Å атрофидаги камбар тирқиш бўлади. Бу тирқиш кучсиз гелъ консистенциясидаги суюқлиқ билан тўлиб туради. Контакт соҳаси четида синапс

тирқиши ҳужайрадан ташқаридаги бўшлиққа очилади. Нейрондаги синапс контактларининг сони бир неча минггача етиши мумкин. Сома ва кўпчилик дендритлар юзасининг каттагина қисми синаптик пиллакчалар билан қопланган. Синапсларнинг икки хил тафовут қилинади (33-расм).



33-расм. Синапсларнинг ҳар хил турлари.

Синапсларнинг бир хил синаптик тирқиши бирмунча кенгроқ бўлиши билан иккинчи хилидан фарқ қилади, синаптик тирқишда постсинаптик мембрана яқинига ҳужайрадан ташқари молдадан иборат пластинка жойлашган. Шу хил синапснинг «актив зоналари» анча кенг бўлади ва пресинаптик мембрананинг каттагина қисмини эгаллаб туради.

Тажриба маълумотлари биринчи хил синапслар, хусусан дендритларнинг тиканчаларида жойлашгани кўзгатувчи синапслар бўлса, иккинчи хили, яъни кўпроқ миёчадаги пирамидали Пуркинье ҳужайраларининг сомасида жойлашгани шу нерв ҳужайраларига постсинаптик тормозловчи таъсир кўрсатади, деб ҳисоблашга имкон беради.

СИНАПСЛАРДА ҚЎЗГАЛИШ ЎТИШИНING ТАБИАТИ

Синапсларда қўзғалиш ўтишини тушунтириб бериш учун сўнгги вақтларгача иккита назария — электик ва химиявий назария бор эди. Биринчи назариянинг тарафдорлари нерв толаси қўзғалганида келиб чиқадиган ҳаракат токлари ўша тола борадиган ҳужайрага таъсир кўрсатади,

деб ҳисобланар эди. Иккинчи назариянинг тарафдорлари эффектор ёки нерв ҳужайрасининг қўзғалиши биологик жиҳатдан актив алоҳида химиявий моддалар — қўзғативи вақтида нерв толасининг охиридан ажралиб чиқаётган медиаторларнинг таъсирига боғлиқ деган фикрни қувватлар эдилар.

Ҳозирги вақтда бир талай тажриба ишлари синапсларнинг жуда кўпчилигида қўзғалишнинг пресинаптик мембранада постсинаптик мембранага химиявий йўл билан ўтишини кўрсатиб бериди.

Умуртқаларнинг нерв-мускул бирикмалари, марказий нерв системасининг турли соҳаларидаги ҳар хил синапслар, симпатик ганглиялардаги синапслар, кальмарнинг юлдузсимон ганглиясидаги гигант синапслар, умуртқасизларнинг нейропилидаги синапслар, балиқлар электр органларининг синапслари ана шундай синапслар жумласига киради.

Пресинаптик мембрананинг постсинаптик мембранага яқин жойлашганлиги қўзғалишнинг электрик йўл билан ўтишини таъминлаб бера оладигандек бўлиб кўринар эди (юқорига қаралсин). Бироқ, пресинаптик мембрана қутбсизланганда 99% токнинг аксари терминали билан ҳужайрадан ташқи бўшаниқдан ўтиш ва асосан 1% токнинг постсинаптик мембрана орқали ўтиши аниқланган. Постсинаптик мембрананинг хийлатида қутбсизланиши учун бу, ҳатто, номлини ишлатади. Шундай қилиб, ҳисап

постсинаптик мембранани пресинаптик мембрананинг ҳаракат токидан жуда яхши ҳимоя қилади. Бундан ташқари, бир қанча олимларнинг (Грундест) маълумотларига қараганда, баъзи постсинаптик мембраналар (масалан, Фатер-Пачини таначаларидаги нерв толаларининг мембраналари) электрга жавобан умуман қўзғалмасдан, балки тегишли медиатор ажралиб чиқишига жавобан қутбсизланиш билан реакция кўрсатади.

Бир қанча умуртқасиз ҳайвонларда — қисқичбақада, қавакичлилар, ҳалқали чувалчангларда қўзғалишни электрик йўл билан ўтказадиган синапслар топилган, буларда қўзғалиш вақтида синапснинг пресинаптик компонентида келиб чиқаётган қутбсизлантирувчи электр токи ёрдамида қўзғалиш ўтказилади. Умуртқали ҳайвонларнинг жуда камдан-кам синапсларида (буларга масалан, электр балиқларнинг спинал электромотор нейронлари, жўжа циллар ганглиясининг косачасимон катта синапслари киради) ҳам электрик ўзаро таъсирлар кузатилади. Бунга сабаб

шуки, бу тузилмаларнинг ҳаммасида ё контакт майдони жуда катта бўлади ёки синапс соҳасида юза мембраналар бир-бирига тутшиб туради. Шу синапсларнинг баъзиларида (жўжа цилиар ганглиясининг синапслари, амфибиялар мотонейронларининг дендритларида) қўзғалишнинг ҳам электрик йўл билан, ҳам химиявий йўл билан ўтиши кузатилади. Бу ҳолларда қўзғалишнинг электр йўл билан ўтиши синаптик контакт майдони катта бўлиш муносабати билан фақат қўшимча бир ҳодиса бўлса, ажаб эмас. Қўзғалишнинг электрик йўл билан ўтказадиган синапслар анча содда бўлганлиги туфайли қўзғалувчан ҳужайраларни бир-бирига боғлашнинг энг оддий усули эканлиги эҳтимолга жуда яқин.

ҚЎЗҒАТУВЧИ ВА ТОРМОЗЛОВЧИ МЕДИАТОРЛАР

Қўзғалишнинг химиявий йўл билан ўтказадиган синапсларда (парасимпатик нейронлар синапсларида, симпатик ганглиялар, нерв-мускул бирикмалари, Реншоу ҳужайраларида) ҳаммадан кўп учрайдиган медиатор ацетилхолиндир.

Ацетилхолин нерв толаси дам олаётган даврда холин-ацетилаза ферменти иштирокида синтезланади. Ацетилхолин ишлаб чиқарадиган система, афтидан, нерв ҳужайрасида ҳосил бўлади ва шу ердан аксон бўйлаб тарқалиб, нерв охирларида ацетилхолин ишлаб чиқариладиган жойга етиб боради. Импульс келгунча ацетилхолин митохондрияларда бириккан ҳолатда бўлади ёки нерв виллакчасидаги пуфакчаларни тўлдириб туради деб тахмин қилинади. Лекин тиним даврида ҳам синаптик тирқишдаги пресинаптик нерв охирларидан ацетилхолин модда квантлари кўринишида ажралиб чиқиб туради, ўша модда квантларининг ҳар бирида неча минглаб молекулалар бўлади. Квантлар кўринишида ажралиб чиқиш ҳодисаси бошқа медиаторларга ҳам хосдир.

Медиаторнинг синапс тирқишига ўз-ўзидан ажралиб чиқиши постсинаптик мембрананинг қўбспзланиш томони-га қараб борадиган бироз ўзгаришларни келтириб чиқаради. Аммо айни вақтда унда қўзғалиш импульси пайдо бўлмайди. Бунга сабаб шуки, тиним ҳолатида арзимаган миқдорда ажралиб чиқадиган ацетилхолин ацетилхолин-эстераза ферменти таъсирида тез парчаланиб жатади. Ацетилхолинэстераза нерв ҳужайраларининг турли қисмларида, сўнгги вақтларда гистохимиявий методлар билан аниқ-

ланганидек, постсинаптик мембранада айниқса кўп бўлади.

Ацетилхолинэстераза жуда актив ферментдир — унинг битта молекуласи ацетилхолиннинг $2 \cdot 10^7$ молекуласини 1 минут ичида парчалай олади.

Нерв қўзғалишида бевосита иштирок этадиган бошқа химиявий моддаларнинг таъсири ацетилхолин системасининг таъсиридан кўра камроқ ўрганилган. Мана шу моддаларнинг қаммаси аминокислоталарнинг унумлари эканлиги аниқланган. Масалан, симпатик нерв системасининг постганглионал нейронларида тирозин унумлари — норадреналин ва адреналин медиаторлар бўлиб хизмат қилади. Бу моддаларнинг иккаласи симпатик нерв системаси синапсларида таъсир кўрсатувчи симпатин таркибига киради; симпатик ганглияларда норадреналин жуда кўп миқдорда бўлади. Миянинг баъзи соҳалари, жумладан таламус ва мия стволдаги ретикуляр формация тузилмалари норадреналинга айниқса тўйингандир.

Медиаторларнинг симпатик нерв системасидаги функциясининг тартиби айниқса диққатга сазовордир.

Орқа миянинг пастга тушувчи йўлларидаги нерв толаларининг ён шохлар нейронларини норадреналин ёрдамида аниқлаштиришнинг гистохимия методи билан аниқлаш мумкин бўлди. Мана шу нейронлардан преганглионар симпатик толалар чиқади, буларнинг симпатик ганглиялар кичикраётганига йўналган.

Мия квантлар шаклида ажралиб чиқишига боғлиқдир. Уша ҳужайраларнинг аксонлари билан иннервацияланган периферик эффектор органлар эса қўзғалиш вақтида боғли ҳужайралар охириларидан адреналинсимон моддалар ажралиб чиқиши натижасида активлашади.

Адреналиннинг таъсир механизми ҳали ўрганилган эмас, бироқ адреналин таъсири ҳам, худди ацетилхолин таъсири сингари ҳужайра мембраналари ўтказувчанлигининг ўзгаришига боғлиқ эканлигини кўрсатадиган маълумотлар бор. Бу ҳолда аминоксидаза ферменти ацетилхолинэстераза ролини ўйнайди. Миянинг холинэстеразага бирмунча камбағал қисмларида аминоксидаза кўпроқ миқдорда бўлади.

Бош мия ствол қисмининг марказий синапсларида нерв қўзғалиши ўтишида триптофан унуми — серотонин катта аҳамиятга эга. Бош мияга инъекция қилиш шизофреник ҳолатларга олиб келади.

Сўнгги пайтларда марказий нерв системаси ва бошқа

органлардан бир қанча препаратлар (Флори факторлари, Р модда, Е модда, гамма-аминомой кислота, баъзи бошқа аминокислоталар ва бошқалар) ажратиб олинган. Ҳозир санаб ўтилган факторлар электрофорез йўли билан организмга юборилганида тегишли нейронларнинг ортқча қутбланишини (гиперполяризация) кузатиш мумкин. Шу муносабат билан ҳозир айтилган моддалар тормозловчи медиаторлар деб ёки ПСПҚ ни (постсинаптик потенциалларни қўзғатувчини) сусайтирувчи метаболитлар деб қаралади. Бироқ бу масала кўп жиҳатдан ҳали аниқ эмас ва ҳозир бир қанча лабораторияларда зўр бериб ишлаб чиқилмоқда.

СИНАПСЛАРДА ҚЎЗҒАЛИШ УТИШИНING МЕХАНИЗМИ .

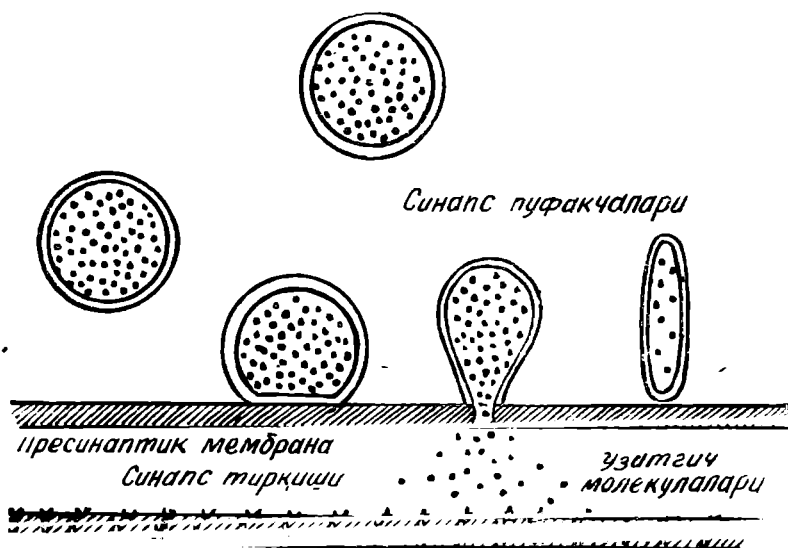
Қўзғалиш ўтишининг механизми нерв-мускул бирикмаларида ҳаммадан кўра яхшироқ ўрганилган, бундай бирикмаларда қўзғалиш ацетилхолин таъсирида химиявий йўл билан ўтказилади.

Нерв импульси таъсирида нерв толаси пресинаптик мембранасининг қутбсизланиб қолиши ҳозир тажриба йўли билан аниқланган. Пресинаптик мембрана қутбсизланиши туфайли унда «актив зоналар» сони анча ортади, бу зоналарга синаптик пуфакчалар кўринишида тахт бўлиб турган медиатор квантлари бирикади ва пуфакчалар ичидаги суюқлик деярли бир лаҳзада ажралиб, синапс тирқишига чиқади.

«Актив зоналар» сони, демак ацетилхолиннинг чиқиши ҳам ҳужайрадан ташқи суюқликдаги кальций ва магний сонига боғлиқ. Кальций ионлари «актив зоналар»нинг кўпайишига йўл очса, магний ионлари уларнинг камайишига сабаб бўлади. Битта нейрон қўзғалганда ниҳоятда кам миқдор ацетилхолин — ҳар қайси импульсга 10^{-16} мольдан кўра камроқ ацетилхолин ажралиб чиқади. Бу катталик $\sim N \cdot 10^{-16}$ га мос келади, бу ерда $N = 6 \cdot 10^{23}$ га тенг Авогадро сонидир, бу ҳолда $6 \cdot 10^{23} \cdot 10^{-16} = 6 \cdot 10^7$ ацетилхолин молекуласи бўлади (34-расм).

Ацетилхолиннинг постсинаптик мембранага таъсир механизми ҳали тўла-тўқис аниқланган эмас. Ацетилхолиннинг жуда қисқа вақт (0,5—1 мсек) ичида тирқишдан диффузияланиб ўтиб, постсинаптик мембрананинг рецептив марказлар ёки рецепторлар деб аталадиган муайян жойлари билан боғланиши аниқланган. Рецептив марказлар медиатор молекуласининг маълум группачаларига яқин турадиган оқсидан ташкил топган. Ацетилхолин ре-

цептор билан бирикканда постсинаптик мембрана тузилишида маҳаллий ўзгариш рўй беради, натижада унинг ўтказувчанлиги кучайиб, қабул қилувчи ҳужайра билан ташқаридаги суяқлиқ ўртасида ионлар қайтадан тақсимланади. Мана шу ҳодиса постсинаптик мембрананинг қутбсизланишига ва постсинаптик потенциал деб аталадиган потенциалнинг келиб чиқишига сабаб бўлади. Постсинаптик по-



34-расм. Ацетилхолиннинг таъсир механизми схема

тенциал ҳаракат потенциалидан фарқ қилиб, «бор ё йўқ» қонунига бўйсунмайди. Унинг катталиги медиатор миқдорига ва постсинаптик мембрананинг шу потенциалга сезгирлигига бевосита боғлиқдир. Постсинаптик потенциал критик катталикка етганидан кейин қабул қилувчи ҳужайра қўшни соҳаларининг қутбсизланишига сабаб бўлади, бунда шу соҳаларда тарқалиб борадиган ҳаракат потенциалли вужудга келади.

Экклс тахминига кўра, қўзғатувчи ва тормозловчи медиаторлар постсинаптик мембранага ҳар хил таъсир кўрсатади. Қўзғатувчи медиатор қўзғатувчи синапснинг постсинаптик мембранасида тешикларнинг катталашувиغا сабаб бўлади, шунга кўра натрий ионлари сингари жуда гидратланган ионлар ҳам мембрана орқали ўта бошлайди. Тормозловчи медиатор тормозловчи синапсдаги мембрана-

га таъсир этганда эса бу мембрана кўзлари расо стандартланган элак тариқасида ишлайди, унинг кўзларидан калий ва хлор ионлари сингари кам даражада гидратацияланган ионларгина ўта олиши мумкин бўлиб қолади.

Экклснинг бу тахминини шу нарса бир қадар тасдиқлайдики, постсинаптик мембранада вужудга келадиган тормозловчи потенциал худди ана шу ионларнинг: калий ионларининг эса ҳужайра ичига қараб ҳаракатланишига боғлиқ.

Бир қанча моддалар борки, булар постсинаптик мембрананинг рецептив марказлар билан медиаторларнинг ўзларига қараганда бир мунча мустақкам боғлар ҳосил қиладиган бўлган учун медиаторнинг постсинаптик мембранага кўрсатадиган таъсирини тўхтатиб (блоклаб) қўяди.

Мионеврал синапсларда қўзғалиш ўтишини издан чиқарадиган моддалар миорелаксантлар деб аталади. Буларга кураре ва постсинаптик мембрананинг холинорецептор субстанцияси билан ацетилхолинга қараганда бирмунча мустақкамроқ боғ ҳосил қиладиган баъзи бошқа моддалар (бентин, диплацин ва бошқалар) киради.

Постсинаптик тормозловчи таъсирни тўхтатиб (блоклаб) қўядиган моддалар жумласига стрихнин киради, бу модда тормозловчи рецептив қисмларни боғлаб қўйса ажаб эмас.

СИНАПСЛАР ОРҚАЛИ ҚЎЗҒАЛИШ ЎТИШИНING ФУНКЦИОНАЛ ХУСУСИЯТЛАРИ

Синапслар функциясининг химиявий табиатига доир билимларнинг замонавий даражасида нерв марказлари функцияси хусусиятларини белгилаб берадиган механизмларни аниқлаш мумкин.

1. Пресинаптик мембранада постсинаптик мембранага қўзғалишнинг бир томонлама ўтиши шунга боғлиқки, медиатор фақат постсинаптик мембранага таъсир кўрсатиши мумкин.

2. Синаптик тўхталишнинг бир қанча сабаблари бор: медиатор рецептив марказлар билан боғланиши учун бир мунча катта масофани босиб ўтиш лозим — бунинг учун бир оз вақт (~ 2 мсек) керак бўлади; медиаторнинг рецептив қисмларга бирикши ва постсинаптик мембрананинг кейин ионни кўпроқ ўтказадиган бўлиши учун ҳам вақт зарур.

3. Тез чарчашлик, бу медиатор запасининг тугаб қолишига боғлиқ. Қўзғалиш импульси таъсир билан битта

нерв охиридан жуда кам миқдор медиатор ажралиб чиқади. Синапс пилакчаси нормал ҳолатда тез-тез кетма-кет келувчи 10 минг импульсга етарли медиатор запасига эга бўлади. Таъсирот секундига 50 марта тезликда келиб турадиган бўлса, қўзғалиш лаёқати 200 секунд мобайнида сақланиб қолади. Таъсирот частотаси каттароқ бўлганда чарчаш (нш қобилиятининг пасайиши) эртароқ бошланади.

4. **Енгиллашув.** Нерв импульси пресинаптик мембранада якка медиатор кванти ажралиб чиқишига олиб келмаса ҳам у кейинги импульс таъсирида медиатор ажралиб чиқишини ҳар қалай енгиллаштиради. Бунинг сабаби шундаки, нерв импульси пресинаптик мембранани қутбсизлантириш билан бир қаторда, худди шу ҳодисанинг оқибати ўлароқ «актив зоналар» сонининг ортиб боришига ва шу жойларга синаптик пуфакчалар бирикиб, улардан кейинчалик синапс тирқишига суюқлик ажралиб чиқишига сабаб бўлади.

5. **Қўзғалишлар суммацияси (жамланиши).** Нерв марказларида қўзғалишлар жамланишининг механизми нейронда ҳаракат потенциалли келиб чиқиши учун постсинаптик мембрананинг критик катталиқкача қутбсизланиб бориши зарурлигига боғлиқ. Пресинаптик нерв охиридан қўзғалиш импульсига жавобан келиб чиқадиган постсинаптик потенциал бўсага катталигидан олатда 8—10 баравар кичикроқ бўлади. Шу муносабат билан таркалиб боруви

зарур миқдорда критик қутбсизланиш ҳодисаси битта синапснинг ўзига кетма-кет тез-тез нерв импульслари келиб турганда (вақтинча жамланиш) ёки битта нейроннинг ўзига жойлашган кўпгина синапслар бир йўла қўзғалгандагина (фазовий жамланиш) рўй беради. У ҳолда ҳам, бу ҳолда ҳам постсинаптик потенциаллар жамланиб боради.

6. **Ритм трансформацияси.** Бу ҳодиса, бир томондан шунга боғлиқки, постсинаптик потенциал узоқроқ давом этадиган бўлгани учун, бир эмас, балки бир нечта ҳаракат потенциалини келтириб чиқариши мумкин, иккинчи томондан, пресинаптик нервнинг таъсирланиши синапс лабиллигидан устун бўлиб қолиши мумкин.

7. **Постсинаптик потенция.** Афтидан, узоқ ритмик таъсирланишдан кейин нейронда из қутбсизланиши вужудга келиши туфайли қисқа муддатли сўнгги таъсир пайдо бўлади. Бунда бўсага кейинги нерв импульслари учун пасайиб қолади. Марказий нерв системасида бу феномен туташ нерв торлари фаолияти ҳисобига қўзғалишнинг узайиши

натяжасида келиб чиқиши мумкин (Лоренто де Ноннинг нейрон тузоқлари).

МАРКАЗИЙ НЕРВ СИСТЕМАСИДА ТОРМОЗЛАНИШ ПАЙДО БЎЛИШИНING МЕХАНИЗМИ

Замонавий электрофизиологик текширишлар (Ж. Экклс, П. Г. Костюк ва бошқалар) марказий нерв системасида тормозланиш пайдо бўлишининг бир нечта механизми борлигини аниқлашга имкон берди.

1) **Постсинаптик тормозланиш.** Тормозловчи нейронлар қўзғалганда уларнинг синаптик охирларида медиатор ажралиб чиқади, бу медиатор калций ва хлор ионларининг электрхимиявий градиентлари томонига қараб ҳаракатланиши туфайли постсинаптик мембрананинг электр ўтказувчанлиги билан гиперполяризациясини кучайтиради. Шу таъсирлар туфайли келиб чиққан тормозловчи постсинаптик потенциал (ТПСП) электр мусбат тўлқин шаклида қайд қилинади ва қўзғалиш импульслари пайдо бўлишининг сусайиб қолишига олиб келади.

ТПСП ҳам худди қўзғатувчи постсинаптик потенциаллар (ҚПСП) сингари «бор ё йўқ» қонунига бўйсунмайди, яъни тормозловчи нейронларнинг қўзғалишига сабаб бўладиган таъсирот кучи ошган сари уларнинг катталиги ҳам ўсиб боради. Улар вақт ва фазода жамланиши мумкин.

Ҳар бир нерв ҳужайрасида бир талай қўзғатувчи ва тормозловчи синапслар борки, бу — қўзғалиш ва тормозланиш процессларининг жуда ҳар хил тарзда ўзаро таъсир қилишини таъминлаб беради. Қўзғатувчи ва тормозловчи потенциал катталиклари ўртасидаги нисбатга ҳамда қўзғатувчи ва тормозловчи синапсларнинг мазкур пайтдаги активлигига қараб ҳужайра қўзғалган ёки тормозланган ҳолатга келади.

2) **Пресинаптик тормозланиш.** Тормозланишнинг бу тури бирламчи афферент толаларидаги кўпчилик қўзғатувчи синапслар учун жуда характерлидир.

Қўшимча нейронларнинг тормозловчи синапслари қўзғатувчи синапс пилакчалари ва пресинаптик нерв охирларида жойлашган бўлиши мумкин. Мана шу тормозловчи синапслар қўзғалганда пресинаптик нерв охирларидаги мембранани қутбсизлантирадиган медиаторлар ажралиб чиқади. Ана шундай қутбсизланиш натижасида қўзғатувчи импульсларнинг ўтиши қисман ёки бутунлай тўхтаб, қўзғатувчи синапснинг пресинаптик мембранасида ҳаракат потенциаллари пайдо бўлмай қолади.

3) **Қайталама тормозланиш** (постсинаптик тормозланишнинг хусусий ҳоли). Ж. Экклс тормозланишнинг бу тури марказий нерв системасининг ҳамма бўлимларига хос эканлигини кўрсатиб берди. Қайталама тормозланиш механизми учун Реншоу ҳужайралари ва гиппокамп билан миачанинг саватчасимон ҳужайралари типидagi қўшимча тормозловчи нейронлар алоҳида аҳамиятга эгадир.

Мотонейронларнинг аксонлари орқа миядан чиқиш олдиди Реншоу ҳужайраларида тугалланадиган коллатераллар беради. Бу ҳужайраларнинг аксонлари эса орқа мианинг мазкур сегментидаги мотонейронларда тормозловчи синапслар ҳосил қилади. Мотонейронда қўзғалиш келиб чиқадиган бўлса, у аксон бўйлаб тарқалиб, Реншоу ҳужайрасига тормозловчи актив таъсир кўрсатиши мумкин. Айни ҳолда бу ҳужайра мотонейроиларни тормозлаб қўяди.

Бош миёдаги коллатерал тормозланиш механизми ҳам аниқланган. Миёча билан гиппокампа саватчасимон ҳужайралар (Рамон-и-Кахал, Лоренто де Но, Ж. Экклс), катта ярим шарлар пўстлоғида 2-типдаги Гольжи ҳужайралари қўшимча тормозловчи нейронлар ролини ўйнайди. Ана шу нейронларнинг аксонлари ҳар томонга тармоқланиб, Гольжи ҳужайралар атрофида ҳулоқ чиганлар ҳосил қилади ва тормозловчи синапслар билан тугайди. Тормозловчи ҳар бир ҳужайранинг аксони тормозловчи 200—500 ҳужайра билан тугалланади. Тормозловчи миёвасида ҳам бу саватчасимон ҳужайраларни сини туркини ҳужайралари аксонларининг коллатералларидан қўзғатувчи синапслар олади.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Синапслар функцияси.
2. Синапслар тузилиши.
3. Қўзғалишнинг электрик ва химиявий йўл билан ўтказадиган синапслар.
4. Қўзғатувчи ва тормозловчи медиаторлар.
5. Синапсларда қўзғалиш ўтишининг механизми.
6. Миорелаксантларнинг таъсир механизми.
7. Синапслардан қўзғалиш ўтишининг функционал хусусиятлари.
8. Қўзғатувчи ва тормозловчи постсинаптик потенциаллар.
9. Марказий нерв системасида ҳар хил тормозланиш турларининг келиб чиқиш механизми.

1-БОБ

ҚОН АЙЛАНИШ БИОФИЗИКАСИ ТУҒРИСИДА БАЪЗИ ТУШУНЧАЛАР

Қон айланиш системасининг функциясини ўрганишда биринчи галда қоннинг томирларда ҳаракатланиб туришига сабаб бўладиган асосий энергия манбаи бўлмиш юрак ишини кўриб чиқиш зарур.

Эски маълумотларга қараганда миокард синтициаль тузилишга эга бўлган кўндаланг тарғил мускул тўқимасидан ташкил топган.

Бироқ ватанимиз ва чет эл олимларининг тажриба маълумотлари юрак мускулининг нозик структураси синтициаль тузилишга эга бўлмасдан, балки сохта синтицийдир деб тахмин қилишга имкон беради (В. А. Шидловский).

Юрак мускули қўшимча дисклар ёрдамида бир-бирига боғланган кичик-кичик алоҳида мускул ҳужайраларидан ҳосил бўлган. Электрон микроскоп билан текшириш мускул ҳужайралари билан қўшимча дискларнинг баъзи ёпишган жойларида уларнинг мембраналарни орасида ҳужайралараро бўшлиқни топиш мумкин эмаслигини аниқлашга имкон берди, бошқа жойларда эса шу бўшлиқнинг кенлигини $100 \text{ \AA}$ га етиши мумкин. Баъзи олимларнинг тахминича, мазкур қисмнинг электр қаршилиги ҳужайра орасидаги тирқиш энига боғлиқ. Юрак мускули толаларининг мембрана потенциали катталиги ва қутбийлиги жиҳатидан скелет мускуллари толаларининг потенциалига яқин туради (80—90 мВ бўлади).

Қўзғалиш вақтида кўпчилик толалар қисқаради, бу ҳолда уларни параллел равишда бир-бирига уланган ва ички импеданси юқори бўлган бир талай ҳалқалардан иборат электр занжир деб қараш мумкин. Бутун юрак мускулининг ҳаракат потенциали етарли даражада катта бўлади, шунинг учун ҳам уни тана юзасидан қайд қилиш мумкин.

Юрак ишининг цикли юрак бўлимларининг ўзаро муайян гемодинамик таъсирига боғлиқ. Ажратиб олинган иккита юракни битта юракдан отилиб чиқадиган қон иккинчи юракка тушадиган, шу юракдан чиқадиган қон эса ўз навбатида биринчи юракка ўтадиган қилиб битта умумий сунъий қон айланиш «доираси»га уланса, иккала юрак ҳам (улар ҳар хил ритм билан қисқаришига қарамасдан) бир хил миқдордаги қонни ҳайдаб чиқараверади.

Ажратиб олинган иккала юрак ўртасида гидродинамик «тескари алоқа» деган нарсa вужудга келади (В. А. Шидловский). Табиий қон айланишида ҳам, афтидан, юракнинг чап ва ўнг яримлари ўртасида худди ана шундай боғланиш юзага келади.

Ҳар қандай мускул тўқимасида бўлгани каби, юракнинг актив фаолияти ҳам энергия сарфланиб бориши билан алоқадордир, бу энергия АТФ парчаланишида ажралиб чиқади. Юрак мускулида АТФ ҳосил бўлиши (гликолиз ва оксидловчи фосфорилланиш)нинг бир қанча хусусиятлари бор. Юрак мускулида гликолиз йўли билан скелет мускулидагига қараганда бирмунча камроқ АТФ ҳосил бўлади. Юрак мускулида АТФ ҳосил бўлишининг асосий механизми оксидловчи фосфорилланишдир. Юрак мускулида нормал физиологик шароитларда оулино турадиган оксидланиш процессларининг хусусияти шундан иборатки, оксидланиш субстрати ўрнида асосан энергияга бой маиба бўлган ёғ-

ладиган маҳсулотлар сарфланиш ооради. Бу юракда нафас коэффициент $0,75$ га тенг эканлигини топган Волленбергер маълумотларига тўғри келади. Бироқ юрак мускулида АТФ нинг андак етишмай қолиши ҳам гликолиз процесслари шиддатининг кучайишига ва шу туфайли углеводларнинг анаэроб парчаланишида ҳосил бўлиб, ёғ кислоталари билан рақобат қилувчи маҳсулотлар (пироузум ва сут кислота) пайдо бўлишига олиб келади. Бу ҳолда нафас коэффициент 1 га яқинлашиб қолади.

Нисбий кислород танқислигида кўпинча юракда АТФ етарлича ҳосил бўлмайди, бу ҳодиса коронар томирлар спазми, атеросклеротик ўзгаришлар ва миокарднинг кислород билан таъминланиши ёмонлашиб қолишига олиб борадиган бошқа сабаблар натижасида рўй бериши мумкин. Юракдаги турли патологик ҳолатлар, жумладан миокардитларда бўлганидек, нафас билан фосфорилланиш ажралиб қолганда АТФ ҳосил бўлиши анча кам ёмонлашади.

Юрак иши химиявий энергиянинг механик энергияга айланишига боғлиқдир. Маълумки, суюқликнинг қандай бўлмасин бирор томонга қараб ҳаракатланиши системанинг боши билан охиридаги босимлар фарқига боғлиқ.

Мана шу босимлар фарқини пайдо қиладиган сабаблардан бири юрак ишидир. Юракни қандай бўлмасин бирор даражада насосга ўхшатиш мумкин, лекин одатдаги поршенли насосда устки ва пастки ўлик нуқталарда цилиндр асосларининг юзаси бир хил бўлади, ҳолбуки юрак юзаларининг катталиги юрак қисқарган пайтда ўзгариб туради. Юрак қоринчаларини жуда катта шарт билан сферик шаклга эга бўлган системалардир деб қараш мумкин, бу ҳолда юрак қоринчалари бўшлиғини тўлдирадиган қонга таъсир кўрсатадиган куч:

$$K = PS \text{ га тенг бўлади,}$$

бу ерда K — қоринчалар бўшлиқларида турган қонга таъсир кўрсатувчи куч; S — қоринчалар ички юзасининг сатҳи; P — қоринчалар бўшлиғидаги босим.

Қоринчаларни сферик шаклда деб фараз қилинадиган бўлса, ички юзасининг сатҳи:

$$S = 4\pi r^2 \text{ га}$$

ва қоринча бўшлиғининг ҳажми:

$$V = \frac{4}{3}\pi r^3 \text{ га тенг бўлади,}$$

бу ерда r — ҳажми қоринчага тенг бўлган сфера радиуси.

Одам юраги ишлаб турганида қоринча ҳажми систола бошида 85 мл га етади, охирида эса 25 мл гача камаяди. Шунга яраша қоринчанинг ички юзаси ҳам ўзгаради. Қоринчалар систоласи бошида босим симоб устуни ҳисоби билан 70 мм бўлганда миокарднинг тўла кучи $K=89$ н (ньютон)га тенг бўлади. Систолалар охирида босим симоб устуни ҳисоби билан 120 мм га етганида: $K=67$ н бўлади.

Модомики шундай экан, ҳажм кичрайганида юрак камроқ куч беради. Шундай қилиб, насос сифатидаги юрак физик моделининг математик анализи Старлингнинг юрак қисқаришларининг кучи миокард толаларининг бошланғич узунлигига боғлиқдир, деган «юрак қонун»ни тасдиқлайди. Юрак диастола вақтида қон билан тўлганида ҳажмининг муайян доирагача кенгайиши кейинги систола вақтида қисқаришларининг кучайишига сабаб бўлади.

Юракни насос ёки двигатель деб қаралар экан, физиологияни физик параметрлар билан таърифлаб бериш мумкин.

Юракнинг умумий иши ҳайдаб чиқариладиган қон ўртача босиминиңг зарб ҳажмига кўнайтмаси билан ўлчанади. Юракнинг ташқи иши аортадаги ўртача қон босиминиңг бояги зарб ҳажмига бўлган кўнайтмасига тенгдир.

Юракнинг ташқи ишини юқини бирор баландликка кўтаришда бажариладиган иш деб қараш мумкин. Мазкур ҳолда аортага отиб чиқариладиган қон массасиниңг катталиги ана шундай юк ҳисобланади ва иш бирор баландликка юк кўтарилганида бўлганидек огирлик кучи қаршисига эмас, балки қон босиминиңг қаршисига қараб бажарилади. Юракнинг қонга ўтказадиган энэргияси асосан аортада қон босимини сақлаб туриш ва унинг эластик деворларини кенгайтириш учун сарф бўлади. Юрак иши юрак систоласи вақтида аортага қонниңг ҳайдаб чиқарилиши натижасида шу тариқа босим энэргиясига айланади, юрак систоласи вақтида қоринча бўшлиқларида аортадаги босимдан кўра орттиқроқ келадиган босим пайдо бўлади.

Шундай қилиб, юрак бажарадиган шу иш асосан қонни аортадаги қон босиминиңг қаршисига қараб ҳайдаб беришдан иборатдир:

$$W = QP$$

бу ерда W — юрак иши; Q — қонниңг зарб ҳажми; P — аортадаги ўртача босим.

қонга маълум тезланиш бериш учун сарфланадиган қисминини ҳам ҳисобга олиш керак. Бу иш катталиги систолик ҳажминиңг унинг Торичелли формуласидан аниқланадиган эркин тушиб баландлиги h га бўлган кўнайтмаси билан белгиланади:

$$V_0 = \sqrt{2gh},$$

бундан

$$h = \frac{V_0^2}{2g}, \quad Ph \text{ эса} = \frac{PV_0^2}{2g}$$

бу ерда V_0 — қонниңг бошланғич тезлиги; g — тезланиш; P — систола давомида юракдан отиб чиқариладиган қон босими.

Демак, юрак ташқи ишиниңг катталигини мана бу тенгламага мувофиқ ҳисоблаб чиқса бўлади:

$$W = QP + \frac{PV_0^2}{2g}$$

Минутлик ҳажм нисбатан кичик бўлса, кинетик фактор арзимас бўлиб қолади ва юрак ишини амалда ҳисоблашда унинг асосий иши систолик ҳажмининг аортадаги ўртача босимга бўлган кўпайтмасига қараб белгиланади. Қон оқимининг чиқиқли тезлиги ва минутлик ҳажм кескин ортганида кинетик фактор ($\frac{PV_0^2}{2g}$) каттароқ қийматга эга бўлиб

қолади. Систолик қон ҳажми 60 мл га, аортадаги босим эса симоб устуни ҳисоби билан 90 мм га барабар бўладиган ҳолда умумий энергиянинг атиги 2—3 проценти кинетик шаклга айланади, систолик ҳажм, масалан, жисмоний нарузкалар вақтида 5 барабар ортганида бу фактор энди бутун ишнинг 30 процентини ташкил этадиган бўлиб қолади. Нормада қоринчадаги босим аортадаги босимдан қон ҳайдаш фазасининг бошидан охиригача симоб устуни ҳисоби билан атиги 2—3 мм ортиқ бўлиб турганлигидан, юқорида кўриб ўтилган ташқи иш умумий ишдан ҳамиша бирмунча камроқ бўлади. Баъзи патологик процессларда, жумладан юрак порокларида умумий иш ортиб кетади ва ташқи ишдан энди анча каттароқ бўлади. Бу шунга боғлиқки, мазкур шароитларда умумий ишнинг бир қисми клапанлар етишмаганда қоринчага қайтиб тушадиган қонни ҳам ҳайдашга ёки клапанлар стеноз бўлиб қолганда, улардаги ишқаланиш кучини енгишга сарфланади.

ЮРАКНИНГ САМАРАДОРЛИГИ

Таранглик энергияси қоринчаларнинг умумий ишига айланганида шу энергиянинг бир қисми қисқарувчи миокарда келиб чиқадиган ички ишқаланиш кучларини енгишга сарф бўлганлиги муносабати билан таранглик самарадорлиги деган тушунча расм бўлган. Таранглик самарадорлиги қоринчаларнинг умумий иши билан таранглик энергиясининг айланиш самарадорлиги ўртасидаги боғланишни акс эттиради:

$$\eta_T = \frac{W_{\text{умум}}}{W_T} \cdot 100,$$

бу ерда $W_{\text{умум}}$ — қоринчаларнинг умумий иши; W_T — энергиянинг айланиш самарадорлиги; η_T — таранглик самарадорлиги.

Механик самарадорлик ҳам тафсир этилади, у умумий ишнинг ташқи ишга айланишида юзага чиқадиган самарани характерлаб беради:

$$\gamma_{\text{м}} = \frac{W_{\text{ташқи}}}{W_{\text{умум.}}} \cdot 100$$

Юрак мускулида бўлиб турадиган ўзгаришлар натижа-
сида АТФ нинг макроэргик боғларида тўпланган энергия-
нинг каттагина қисми миофибриллалар таранглиги энер-
гиясига айланади.

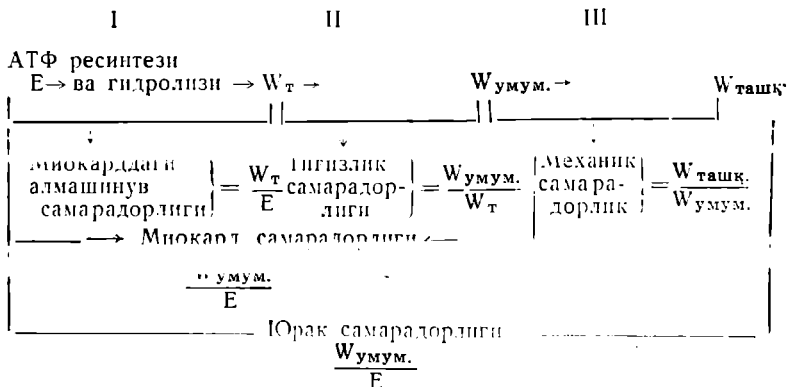
Химиявий энергиянинг тиғизлик энергиясига айланиш
самарадорлигининг процент ифодаси алмашинув процесс-
лари самарадорлигини белгилайди:

$$\gamma_{\text{Е}} = \frac{W_{\text{т}}}{E} \cdot 100,$$

бу ерда E — химиявий энергия.

АТФ ресинтезига энергия нечоғли кам сарфланадиган
бўлса, алмашинув процессларининг самарадорлиги шунча
катта бўлади.

4-схема. ЮРАКДАГИ ЭНЕРГЕТИК ЎЗГАРИШЛАР



Шундай қилиб, юрак самарадорлиги миокарддаги алмаши-
нув самарадорлигига, тиғизлик самарадорлиги ва механик
самарадорликка боғлиқдир.

$$\text{Юрак самарадорлиги} = \frac{W_{\text{ташқи}}}{E}.$$

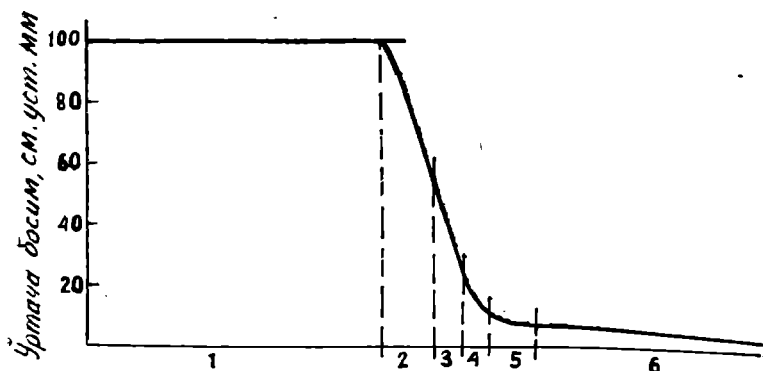
ТОМИРЛАР

Қон айланиш системаси — юрак ва қон томирлари —
тўқималарга тинмай қон келиб туриши ҳамда улардан
оқиб кетишига сабаб бўлади ва бу билан метаболизм про-
цессларини таъминлаб туради. Шу билан бир вақтда қон
айланиш системасининг регулятор механизмлари ҳар бир
мазкур пайтда қон оқими тезлиги ва қон босимини идора

этиб боради ҳамда ўз навбатида метаболизм даражасига боғлиқ бўлади.

Тажриба маълумотлари қон томирлардан ҳаракатланаётган пайтда унинг оқимида иккита фаза бўлишини кўрсатади: қоннинг шаклли элементлари оқим ўқи бўйлаб концентранс, ёпишқоқлиги кам бўладиган плазма деворга яқин ҳолатни эгаллайди. Эритроцитлар одатда ўзининг узун ўқи билан оқим томонига йўналган бўлади. Оқимнинг марказий қисми каттароқ тезлик билан ҳаракатлангани ҳолда, деворлар ёнидаги қисми деярли ҳаракатсиз қоладики, бу тезлик градиентини пайдо қилади. Қон тезлиги кичикроқ бўлганда параллел оқимлар ҳолида ҳаракатланади, охишта ламинар оқим деб шуни айтилади, йирик томирларда қон каттагина тезликка етганда у тартибсиз ҳаракатланиши мумкин, бу — турбулент оқимдир.

Қон томирлар системасининг турли бўлимларида томирлар тузилиши бир хил эмас. Эластик тўқима кўпчилик қисмини ташкил этадиган томирлар — аорта ва йирик артериялар ҳамда мускул тўқимаси кўпчилик қисмини таш-



35-расм. Катта қон айланиш доирасида босимнинг пасайиши схемаси.

Абсцисса ўқида: 1 — йирик артериялар; 2 — ўртача калибрли артериялар; 3 — артериолалар; 4 — капиллярлар; 5 — кичик калибрли веналар; 6 — йирик калибрли веналар.

кил этадиган томирлар — ўрта ва кичик кесимли артериялар тафовут қилинади. Артериолаларнинг деворлари асосан силлиқ мускуллардан иборат бўлса, капиллярларнинг деворлари бир қават эндотелий ҳужайраларидан ташкил топгандир (35-расм).

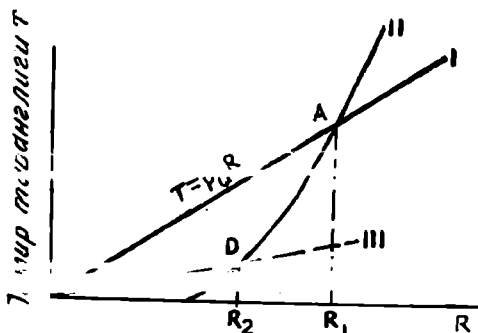
Маълумки, артериолалар, прекапиллярлар ва капиллярларда босим бир мунча катта томирлардагига қараган-

да анча камаяди. Бу шундан далолат берадики, бу хилда-
гн томирларда қон оқими камроқ қаршиликка учрайди,
чунки томирлар кесимининг умумий юзаси катта бўлади.
Қон оқимига кўрсатиладиган қаршилик қон ёпишқоқлигига
ҳам боғлиқ (қон ёпишқоқлиги 5 га тенг). Най орқали оқиб
ўтадиган қон миқдори билан босим ўртасидаги боғланиш
Пуазейл тенгламаси билан ифодаланади:

$$Q = \frac{\pi r^4 P t}{8 \eta l}$$

бу ерда Q — най орқали t вақт ичида оқиб ўтадиган суюқ-
лиқ миқдори; r — радиус; P — босим; η — суюқлиқ ёпиш-
қоқлиги; l — най узунлиги.

Пуазейл тенгламаси қон томирларидаги қаршиликни
аниқ ҳисобга олмайди, чунки унда томирлар эластиклиги,
уюрмадар вужудга келиши ва томир ўзинининг бошқа ху-
сусиятлари эътиборга олинган эмас.



36-расм. Эластик найнинг девори таранглиги
билан радиуси ўртасидаги боғланиш майда
артерияларнинг атворини белгилаб беради
(изоҳи текстда).

Томирлар тараймасдан ҳам, кенгаймасдан ҳам туради-
ган мувозанат ҳолати шунинг натижасида вужудга кела-
дики, томир ичидаги босим деворларни тортиб, таранглаш-
тирадиган кучларга барабарлаштириб туради. Томирдаги
босим таранглаштирувчи кучларни барабарлаштириш учун
зарур катталикдан пасаядиган бўлса, томирлар девори
бир-бирига яқинлашиб, йўли беркилиб қолади. Томир де-
ворининг таранглиги силлиқ мускулларининг қисқариш
кучига боғлиқ бўлади ва босим камайганда шу кучлар-
нинг мувозанати бузилади, бу — томирлар йўлининг кич-
райиб қолишига сабаб бўлади (36-расм).

Аортадан узоқлашилган сайин томирлар кўндаланг кесимининг умумий юзаси катталашиб боради ва капиллярларда максимал бўлиб қолади (барча капиллярлар йўлининг юзаси аорта йўлининг юзасидан тахминан 600—800 барабар катта бўлади), веноз системада кўндаланг кесим юзаси камаёди. Томирлар кўндаланг кесими юзаси ўзгарган сайин қон оқимининг тезлиги ҳам ўзгариб боради. (Энг катта тезлик аортада ва энг кичик тезлик капиллярларда бўлади).

Қоннинг кинетик энергияси билан ҳаракатининг тезлиги ўртасида мана бундай муносабат бор:

$$E = \frac{1}{2} mV^2,$$

бу ерда E — кинетик энергия; m — мазкур ҳажм массаси; V — қон ҳаракатининг тезлиги.

Бернули ёпишқоқ бўлмаган ва сиқилмайдиган суюқлик учун ламинар оқимда потенциал энергия (Π) билан кинетик энергия (E) йиғиндиси ламинар оқимда ўзгармас катталиқ бўлишини аниқлади:

$$\Pi + E = \text{Const.}$$

Потенциал энергия:

$$\Pi = \rho g m + P \frac{m}{\rho} \text{ га тенг,}$$

кинетик энергия эса:

$$E = \frac{m}{2} V^2 \text{ га тенг,}$$

бу ерда h — флебостатик сатҳ, яъни йирик веналардаги гидростатик босим атмосфера босимига тенг бўлиб қоладиган сатҳ устидаги баландлик (тик турган одамда бу сатҳ тўртинчи қовурғалар ораси дамида бўлади); g — оғирлик кучи тезланиши; m — суюқлик массаси; P — суюқликдан идиш деворига тушадиган ёнлама босим; ρ — суюқлик зичлиги; V — суюқлик ҳаракатининг тезлиги.

Бернули қонуни қуйидаги тенглама билан ифодаланади:

$$\rho g m + P \frac{m}{\rho} + \frac{m}{2} V^2 = \text{const}$$

ёки қисқарттишдан кейин:

$$h + \frac{P}{\rho} + \frac{V^2}{2g} = \text{const}$$

Бернули принципини ишқаланиш учун энергия кўп сарф бўлмайдиган йирик томирларгагина бир қадар тахминий равишда татбиқ этиш мумкин.

Бернули тенгламасидан суюқлиқ идишнинг тор жойларидан оқиб ўтиб, тезлиги кўтарилганда ўша жойларда босим пасаяди, кенгайган жойларидан ўтиб, тезлиги камайганда эса босим ортади, деган хулоса келиб чиқади. Шунга яраша майда томирларда гидростатик босим йирикларидан қараганда юқори бўлиб чиқиши керак деб кутиш мумкин эди, бироқ ҳақиқатда майда томирларда босим йирикларидан қараганда анча паст бўладики, бу — ишқаланишга алоқадор энергия нобудгарчилигига боғлиқдир.

ПУЛЬС ТЎЛҚИНЛАРИ

Юракнинг чап қоринчасидан отилнб чиқадиган қон аортанинг эластик деворига босим кўрсатади ва унинг кенгайиб, акс босим ҳосил қилишига сабаб бўлади. Аортанинг кенгайган жойларида ён томонга тушадиган босим ортади ва суюқлиқ сурилганда босим пульс тўлқини шаклида томир бўйлаб тарқалади. Пульс тўлқини муайян тезлик билан тарқалиб боради.

Пульс тебранишларининг тарқалиш тезлиги (W)ни томир деворининг эластиклик модули (E) билан боғлайдиган тенглама қуйидаги кўринишга эга:

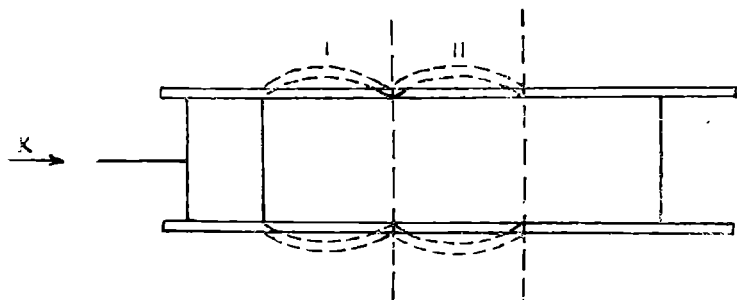
$$W = K \sqrt{\frac{E}{2\rho r}}$$

бу ерда l — томир деворининг қалинлиги; r — томирнинг ички радиуси; K — пропорционаллик коэффициенти

нинг квадрат ildизига тўғри пропорционал эканлиги шу тенгламадан кўриниб турибди. Пульс тўлқинининг тарқалиш тезлигини ўлчаш аортада унинг тахминан 4—5 м/сек га тенг эканлигини, яъни 0,3 секунд давом этадиган ҳайдаш даврида пульс тўлқинининг тахминан 1,2—1,5 м тарқалишпни кўрсатди. Пульс тўлқинининг тарқалиш тезлиги W қоннинг оқиш тезлиги Q га боғлиқ эмас (37-расм).

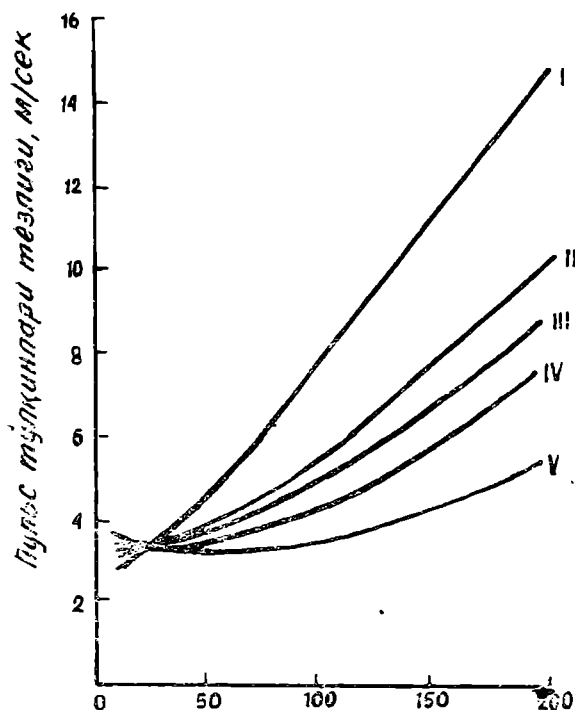
Ҳар бир янги пульс тўлқинининг пайдо бўлиш вақти моҳият эътибори билан олдинги тўлқинининг артерияларнинг охириги бўлимларида пайдо бўладиган пайтига тўғри келади. Бу бўлимларда пульс тўлқини хийлагина қаршиликка дуч келади, уни бир қадар қайтаришга олиб боради. Шундай қилиб, артернал системада тўлқинлари аримайдиган ўзгариб турувчи суюқлиқ устуни вужудга келади.

Одамнинг ёши қайтганда артериялар эластиклигини йўқотадиган бўлгани учун пульс тўлқинининг тарқалиш тезлиги ортади (айниқса аортада) (38-расм).



37-расм. Пульс тўлқинлари келиб чиқишини тушунтириб берадиган схема.

I, II — пульс тўлқини узунлиги.



38-расм. Пульс тўлқини тарқалиш тезлигининг ўртача босим ва ёшга қараб ўзгариб бориши.

I — 71—78 яшар; II — 47—52 яшар; III — 36—42 яшар;
IV — 29—31 яшар; V — 20—24 яшар одамда. Ўлчовлар кўкрак
дортасида ўтказилган.

1. Миокарднинг биофизик хусусиятлари.
2. Юрак бўлимларининг гемодинамик ўзаро таъсири.
3. Юрак мускулидаги оксидланиш процессларининг хусусиятлари.
4. Насос сифатидаги юрак ишининг анализи.
5. Юрак иши.
6. Юракнинг самарадорлиги.
7. Пуазейл ва Бернули қонуниятларининг гемодинамикада татбиқ этилиши.
8. Пульс тўлқинларининг келиб чиқиш механизми.

2-БОБ

ТАШҚИ НАФАС БИОФИЗИКАСИ ТУҒРИСИДА БАЎЗИ ТУШУНЧАЛАР

Одам ва ҳайвонларнинг ҳаёт-фаолияти организмга кислород кириб туриш ва атроф муҳитга карбонат ангидрид газин ажратиб чиқиши билан боғланган. Ўпка альвеолалари билан атроф муҳит ўртасидаги газлар алмашинуви ташқи нафас деб аталади.

Ўпкани анчагина эластик, кўкрак қафасининг герметик бўшлиғида маҳкам бирикиб жойлашган ҳалта дейиш мумкин. Нафас олиш вақтида кўкрак қафаси ва диафрагма кенгайишига, демак, ўпка ҳажмининг кенгайишига ҳам олиб келади. Ўпкада турган ҳаво ҳажми кенгайиб, босими пасаяди ва босимлар фарқи юзага келадиган бўлгани учун атмосфера ҳавоси ўпкага киради.

Ўпка ва кўкрак қафасида уларга эластиклик хусусиятини берадиган тўқималар бор, шу муносабат билан кўкрак қафаси ва ўпка ҳажмининг кенгайиши, яъни нафас олишнинг юзага чиқиши учун мускул энергияси зарур. Нафас олинганда кўкрак қафаси ҳажмининг ўзгариши (маълум чегарагача) мускул кучининг катталигига боғлиқ. Мускуللарнинг қисқаришидан юзага келадиган таъсири қарши таъсир кўрсатувчи кучларни енгилга қаратилган бўлади. Ана шундай кучлар жумласига қуйидагилар киради: 1) кўкрак қафаси ва ўпка тўқималари вужудга келтирадиган эластик қаршилиқни енгил учун зарур куч. Нафас олиш охирида бу куч ҳаммадан катта қийматга эга бўлади; 2) нафас олиш вақтида қовۇрғалар, диафрагма,

қорин бўшлиғи органларининг силжишидан ноэластик тўқималарда вужудга келадиган ишқаланишни енгиш учун зарур куч. Бу куч нафас тезлигига боглиқ, нафас олишнинг боши ва охирида у нулга тенг бўлади: 3) нафас олиш вақтида ҳаво оқимининг ишқаланишини ҳаво йўллари деворлари ўртасида пайдо бўладиган ишқаланишни енгиш учун зарур куч, бу куч атмосфера босими билан альвеоляр босим ўртасидаги фарқ туфайли вужудга келади. Мана шу кучни енгиш учун талаб этиладиган босим катталиги ҳаво оқимининг тезлиги билан қаршиликка боглиқдир.

Бронхлар жуда кўп тармоқлар ҳосил қилади, натижада шохланган ва нотекис жойларда уюмалар вужудга келади, шу муносабат билан ҳаво оқими ишқаланишни енгувчи кучлар тезлик квадратига пропорционал бўладиган турбулент оқимга яқинлашиб қолади. Ҳаво ҳаракати ламинар бўлганда ишқаланишни енгиш кучлари тезлик квадратига эмас, балки унинг ўзига пропорционал бўлади.

Нафас мускуллари бажарадиган иш кўкрак қафаси ҳажмини ўзгартиришга, ўпка ҳажмини ўзгартириш ва ҳавони юргизишга сарфланади. Бу ишни бутун нафас цикли қанча вақт давом этадиган бўлса, ўша вақт учун ёки нафас олиш ва нафас чиқариш вақтлари учун алоҳида-алоҳида ҳисоблаб аниқлаш мумкин. Ишни ҳисоблаш учун билвосита усуллардан фойдаланилади. Масалан, максимал ўпка вентилияцияси вақтида нафас мускуллари ўзлаштирадиган кислород миқдорига қараб ҳисобланади ёки наркоз ё бўлмаса патологик процесс туфайли нафас тўхтаб қолганида ўпканинг нормал вентилияциясини таъминлаб берадиган респиратор бажарадиган иш аниқланади.

Нафас вақтида бажариладиган механик иш ўпкага кирадиган ва ундан чиқиб кетадиган ҳаво босимининг ҳажми кўпайтмасига тенг. Чунончи, кўкрак қафаси билан ўпканинг эластиклиги ҳисобига юзага келадиган босимни қуйидаги формулага мувофиқ ҳисоблаб чиқса бўлади:

$$P_{эл} = KV.$$

бу ерда $P_{эл}$ — ўпка ҳажми ўртача ҳажмдан фарқ қилган пайтда ўпка пайдо қиладиган босим; V — мазкур пайтдаги ҳажм билан ўртача ҳажм орасидаги фарқ; K — системанинг эластиклигини характерлайдиган кўпайтувчи.

Альвеолалардаги босим қуйидаги формулага мувофиқ аниқланади:

$$P_{ал} = (K_1 \cdot F) + (K_2 \cdot F),$$

бу ерда $P_{ал}$ — оғиз бўшлиғи билан альвеолалардаги ҳаво

босимларининг фарқи; K_1 — ҳавонинг ёпишқоқлик коэффициенти; K_2 — турбулент қаршилиқ коэффициенти; F — вақт бирлиги мобайнида кўкрак қафаси ҳажмининг ўзгарishi.

Одам тинч турганда нафас вақтида бажариладиган механик иш 0,5 кгм/мин. га тенг.

Нафаснинг минутлик ҳажми ортиши билан нафас иши ҳам ортиб боради. Оптимал частота ва чуқурликда минимал нафас иши нормал ўпка вентилляциясини таъминлаб туради.

Нафаснинг фойдали иш коэффициенти (ФИК) нафас ишининг сарфланган химиявий энергияга нисбати каби белгиланади ва унинг катталиги 5% дан 10% гача ўзгариб туради. Нафас частотаси билан чуқурлиги оптимал даражага етганда нафаснинг фойдали иш коэффициенти оптимал қийматга эга бўлади.

ГАЗЛАРНИНГ ЎПКА МЕМБРАНАЛАРИ ОРҚАЛИ ЎТИШИ (ДИФФУЗИЯСИ)

Оксигемоглобин ҳосил бўлиши учун кислород альвеола-лар мембранаси, ҳужайра орасидаги суюқлик, капилляр эндотелийси, плазма ва эритроцит мембранаси орқали ўтиши керак. Унинг шу тариқа ўтиши диффузия йўли билан юзага чиқади.

Ўпканинг диффузион хусусияти диффузия юзасига,

ган очик капиллярлар сонига боғлиқ. Газлар алмашинуви содир бўладиган юза одамда тахминан 90 м² га тенг келадн, яъни тана юзаси (2 м² атрофида) дан 40 баравардан ортиқроқ бўлади.

Газ молекулаларининг тезлиги билан босими орасида қуйидагича боғланиш бор:

$$C = \sqrt{\frac{3P}{\rho}},$$

бу ерда C — молекулаларнинг ўртача квадрат тезлиги; P — газ босими; ρ — газ зичлиги.

Грем қонунига мувофиқ, бир хил шароитлардаги газлар тезлиги ўша газлар зичлигининг квадрат илдизига тескари пропорционалдир.

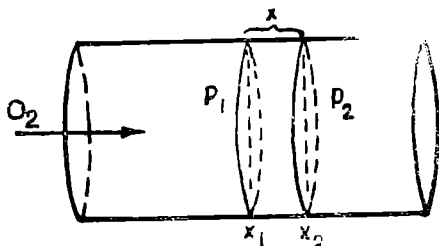
Маълумки, зичлик молекуляр оғирликка тўғри пропорционал, демак, диффузия тезлиги газларнинг молекуляр оғирлигидан олинган квадрат илдизга тескари пропорционалдир.

Мембрана ютган газ миқдори диффузияланиб ўтаётган газнинг парциал босимига пропорционал бўлади (39-расм).

Фик қонунига кўра, газнинг мембрана орқали диффузияланиб ўтиши қуйидаги тенглама билан ифодаланади:

$$\frac{dQ}{dt} = D\alpha (P_1 - P_2) \frac{A}{x},$$

бу ерда $\frac{dQ}{dt}$ — диффузия-



39-расм. Газнинг мембрана орқали диффузияланиб ўтиш схемаси (изоҳи текстда).

ланаётган газнинг мембрана юзаси — A дан ўтиш тезлиги; D — диффузия коэффициенти;

α — газ ютилиш коэффициенти; $P_1 - P_2$ — мембрананинг икки томонидаги моддалар концентрациясининг фарқи; x — мембрананинг қалинлиги.

Ўпка мембранаси орқали диффузия сувдаги диффузияга қараганда тахминан 2 барабар тезроқ юзага чиқади, чунки ўпка мембранасининг таркибида липоидлар бўлади.

Карбонат ангидрид газининг диффузион хусусияти кислороддагига қараганда тахминан 20 барабар зўрроқ. Бунинг сабаби шуки, карбонат ангидрид газининг ўпка мембранаси таркибига кирувчи туз эритмасида эрувчанлиги кислороднинг худди шундай эритмада эрувчанлигига қараганда анча ортиқ, газ эрувчанлигининг кўп бўлиши эса мембрана орқали диффузияланишни кучайтиради. Диффузион хусусият одам тинч турганда нормада симоб устуни ҳисоби билан 15 мл O_2 /мин/мм атрофида бўлса, жисмоний нагрузка вақтида симоб устуни ҳисоби билан 68 мл O_2 /мин/мм га етиши мумкин. Ёш улгайган сари диффузион хусусият сусайиб боради. Баъзи касалликларда ўпка мембранаси қалинлашиб қолади, бу — диффузия масофасининг ортишига ва диффузион хусусиятининг сусайиб кетишига олиб келади.

ГОМЕОСТАЗНИНГ САҚЛАНИБ ТУРИШИ

Организмда қондаги кислород миқдорининг камайиб қолгани ва карбонат ангидрид газининг миқдорининг ортиб кетганини «билиб оладиган» механизмлар бор. Бу механизмлар қондаги шу газлар миқдорини билиб олишдан

ташқари, уларнинг миқдори доим бир хилда бўлиб туришини таъминлаб берадиган процессларни идора этиб ҳам боради. Артериал қондаги кислород миқдорини идора этиб турадиган рефлектор механизмнинг бош ҳалқаси томирлардаги хеморецепторлардир, булар артериал қонда кислород хийлагина камайиб қолгандагина нафас вентилляциясини кучайтирадиган рефлектор механизмларни ишга солади деб тахмин қилинади. Бу механизм жуда барқарор бўлиб, чуқур наркоз вақтида ҳам ишлайверади.

Артериал қонда CO_2 миқдори ортиб кетганда нафас ҳамми ортиб, ўпка вентилляцияси кучаяди. У ҳолда CO_2 нинг ортиқча миқдорига нисбатаи нафас маркази пийҳоят даражада ортиқ сезгир бўлиб қолади. Бу механизм камроқ барқарор бўлиб, марказий нерв системаси шикастланганда, наркоз вақтида ва CO_2 миқдори жуда ортиб кетганда тез тормозланади. Қонда рН камайганда ўпка вентилляцияси марказ ва томирлардаги хеморецепторлар иштирокида рефлектор йўл билан ортади деб тахмин қилинади.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Нафас мускуллари қисқарганда вужудга келадиған кучлар нимага сарф бўлади?
2. Нафаснинг механик иши нимага тенг?
3. Нафаснинг фойдали иш коэффициенти.
4. Газларнинг ўпка мембранаси орқали диффузияланиши.

501

МУСКУЛЛАР БИОФИЗИКАСИ

Мускул химиявий энергияни иш бажараоладиган механик энергияга айлантириш хусусиятига эга. Бу иш ихтиёрий ҳаракатларни бажариш, шунингдек ички органларнинг ҳаракати (моторикаси) учун сарф бўлади.

Мускуллар ўз хоссаларига кўра одатдаги қаттиқ жисмлардан фарқ қилади ва эластомерлар, яъни каучук типидagi материаллар жумласига киради.

Бунинг сабаби шуки, мускуллар билан каучукнинг эластиклик модули тахминан бир хил ($1 \cdot 10^7$ дн/см²), қаттиқ жисмларнинг эластиклик модули эса анча катта ($1 \cdot 10^{11}$ дн/см²); мускул билан каучук чўзилганида рентген нурлари дифракциясининг ўзгаришлари бир хил бўлади,

температура ўзгаришларига мускул ҳам, каучук ҳам бир хил реакция кўрсатади.

Мускулнинг қисқарувчан системаси қисқарувчи ва эластик элементлардан ташкил топган. Бу системанинг хоссалари глицерин билан ишланган мускул препаратларида ўрганилади, чунки бундай препаратлар мембрана борлигида келиб чиқадиган хоссаларини йўқотиб, қисқарувчи системанинг хоссаларини сақлаб қолади. Бундан ташқари, актомиозин эритмаси ёки актин ва миозин препаратларидан қисқарувчан модда ипларини синтезлаш мумкин.

Шартли равишда одатда мускуллар моделлари деб аталадиган ана шундай препаратлар мускул фаолиятини ўрганиш учун жуда қулай объект ҳисобланади. Мана шундай моделларга ва тирик мускулларга ҳар хил стимуллар таъсир эттириб олинган экспериментал маълумотларнинг ўз параметрлари жиҳатдан бир-бирига яқин бўлишини текширишлар кўрсатиб берди. Масалан, моделларда ҳамда тирик мускулда изометрик қисқаришда келиб чиқадиган таранглик тахминан бир хил бўлади. Моделларда ҳам, тирик мускулда ҳам АТФ нинг бир хил нисбатда бўлиши кузатилади.

МУСКУЛЛАР ИШИ

Мускулларнинг химиявий энергияси ўртада иссиқликка айланмасдан туриб қисқаришнинг механик энергиясига айланади. Термодинамик ҳисоблар скелет мускул қисқарганда кузатиладиган фойдали иш коэффициенти (кўпчилик ҳолларда бу коэффициент 50% га тенг бўлади) мускулнинг иссиқлик машинаси принципига мувофиқ ишлай олмаслигини кўрсатади.

Маълумки, иссиқлик машинаси юксак температурали манбадан иссиқлик олар экан, унинг бир қисмини фойдали ишга айлантиради, қолган иссиқлик эса, температураси бирмунча паст бўлган приёмникка ютилади. Шу боисдан фойдали иш коэффициенти, масалан, 30% бўлган иссиқлик машинасининг ишлаши учун жуда катта температуралар фарқи бўлиши талаб қилинар эди. Приёмник температураси 37° атрофида ўзгариб турадиган гавда температурасига тенг келадиган бўлса, у ҳолда иссиқлик манбаининг температураси тахминан қип-қизил чўғланиш температурасига (243° га) тенг келган тақдирдагина ана шундай фойдали иш коэффициентига етишиш мумкин. Шундай қилиб, мус-

кул иссиқлик машинаси сингари ишлаб, ёқилғининг химийвий энергияси унда аввал иссиқликка, сўнгра механик ишга айланадиган бўлганда эди, ажралиб чиқадиган энергиянинг атиги 30% ини ўзлаштириш температуранинг шу қадар кўтарилиб кетишига олиб борар эдики, бунда мускулнинг қисқарувчан оқсилларп муқаррар денатурацияга учраб қолган бўлур эди. Қисқариш вақтида энергия мускул бажарадиган иш учунгина сарфланмасдан, балки иссиқлик ажралишига ҳам сарфланади. Иш вақтида мускулларнинг иссиқлик ҳосил қилиши анча кучаяди ва мускулларнинг қисқариш тезлигига бевосита боглиқ бўлади — мускул секин қисқарганда вақт бирлиги ичида у тез қисқаргандагига қараганда камроқ иссиқлик ажралиб чиқади.

Кўпгина мускуллар устидаги тажрибаларда олинган маълумотларни бир-бирига солиштириб кўриб, Хилл мускул қисқаришининг асосий тенгламаси деган тенгламани чиқарди, бу тенглама мускул қисқарганда юзага келади-ган таранглик P ни мускул қисқаришининг тезлиги V га боглайди:

$$\left(\frac{P}{a} + 1\right) \left(\frac{V}{b} + 1\right) = \text{const.}$$

Бу ерда a ва b — константалар (фуринг мураккаб тахминан $1/4 P_{\text{max}}$ га, b эса тахминан $1/4 V_{\text{max}}$ га мос келади).

Бу тенгламалам изотоник қисқаришда мазкур асосий тенгламанинг таърифи бўлган ҳисоб қилини борадиган хўлоса келиб чиқади.

Тетанус ҳолатида мускул вужудга келтирадиган максимал тарангликни P_0 , мазкур пайтдаги тарангликни эса P деб белгиланадиган бўлса (40-расм), у вақтда бояги ифода қуйидаги кўринишга киради:

$$(P+a)(V+b) = (P_0+a) \cdot b = \text{const.},$$

бундан таранглик:

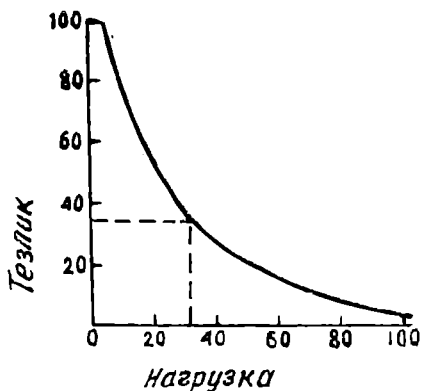
$$P = \frac{b \cdot P_0 - aV}{V+b} \text{ бўлади.}$$

Мускулнинг вақт бирлиги ичида бажарадиган иши, яъни қуввати $\frac{\Delta W}{\Delta t}$ тарангликнинг қисқариш тезлиги кўпайтмасига тенг:

$$\frac{\Delta W}{\Delta t} = PV = \frac{V(bP_0 - aV)}{V+b}.$$

Шундай қилиб, мускулнинг қуввати нагрузка билан мускул қисқаришининг тезлигига боғлиқдир.

Мускул қисқарганда ҳосил бўладиган иссиқликни ўлчаш юзасидан жуда нозик термоэлектрик методлар билан Хилл олиб борган ишлар мускул ҳар сафар таъсирланганда олдин катталиги доимий бўладиган активланиш иссиқлиги A , кейин эса мускулнинг қисқариш катталиги Δl га пропорционал бўладиган қисқариш иссиқлиги $a\Delta l$ ажралиб чиқишини кўрсатди. Изометрик қисқаришда ($\Delta l=0$) фақат активланиш иссиқлиги A ажралиб чиқади.



Мускул қисқарганда ажралиб чиқадиган умумий иссиқлик миқдори H :

$$H = A + a\Delta l \text{ га тенг,}$$

бу ерда a — константа.

Мускул қисқарганда ички энергия E нинг умумий

ўзгариши ажралиб чиққан умумий иссиқлик билан мускул бажарган иш йиғиндисига тенг:

$$E = H + W$$

Мускул бажарган иш $W = P \cdot \Delta l$ бўлса (бу ерда P — мускул қисқарганда вужудга келтирган кучланиш), у вақтда:

$$E = A + (P + a) \Delta l \text{ бўлади.}$$

Мускулнинг фойдали иш коэффициенти бажарилган ишнинг мускул қисқарганда ички энергиясининг умумий ўзгаришига нисбати билан белгиланади:

$$\eta = \frac{W}{E} \text{ ёки}$$

$$\eta = \frac{P\Delta l}{A + (P + a) \cdot \Delta l}$$

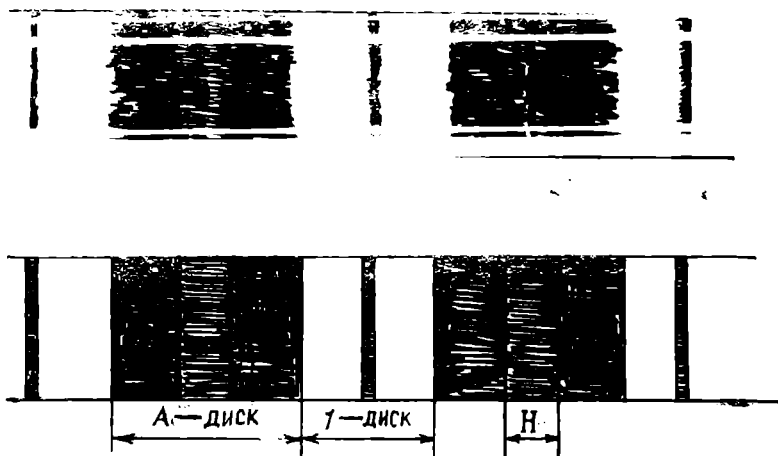
Хилл маълумотларига қараганда, ажратиб олинган мускулнинг фойдали иш коэффициенти тахминан 40—50% га тенг. Бироқ, бунда мускуллар учун энергия етказиб берадиган бирикмалар (АТФ) да макроэргик боғлар ҳосил бўлиши учун сарфланадиган энергия ҳисобга олинмайди.

Шу муносабат билан организмга ютиладиган озиқ маҳсулотларидаги умумий энергия миқдори ҳисобга олинadиган бўлса, фойдали иш коэффициенти атиги тахминан 20% ни ташкил этади.

Мускул қисқаришнинг энергетик ўзгаришлар билангина тушунтириб бўлмайди, чунки бу процесс мускул қисқарувчи оқсилларнинг полипептид занжирлари орасидаги ўзаро таъсирлашув энергиясининг ўзгаришидан ташқари, ўша структуралар тартибининг ўзгаришига ҳам боғлиқ.

МУСКУЛ ТОЛАСИНИНГ УЛЬТРАСТРУКТУРАСИ

Маълумки, мускул толаларининг миофибриллалари Z-мембраналар деб аталadиган камбар қора чизиқлар билан айрим қисмларга (узунлиги тахминан 2,5 μ келадиган қисмларга), яъни саркомерларга бўлинади. Z-мембрананинг иккала томони бўйлаб жойлашган ёруғ йўллар нэотроп йўллар ёки I-дисклар деб аталса, саркомернинг марказидаги қора йўл аннэотроп йўл ёки А-диск деб аталади.



41-расм. Миофибрилланинг тузилиш схемаси.

А-диск марказида Н-зона деб аталadиган бирмунча ёруғ йўл кўзга ташланади (41-расм).

Скелет ва юрак мускул толаларида миофибриллалар ўртасидаги бўшлиқда жойлашган эндоплазматик ретикулумдан ҳосил бўлган алоҳида вакуоалар системаси топилган. Мана шу системанинг бир қисми мускул толаси

бўйлаб кетган А-дисклар соҳасида жойлашган, I-дисклар соҳасида эса у кўндаланг ҳолатни эгаллайди ва сарколеманинг плазматик мембранасига айланади. Эндоплазматик ретикулумнинг фазода шу тариқа жойлашуви, афтидан, мускул толаси ичида қўзғалиш импульслари ўтишини таъминлаб беради. Z-дисклар соҳасига микроэлектродлар ёрдами билан таъсирот бериш аввалига ўша диск билан чекланган саркомерларнинг қисқаришига сабаб бўлиши аниқланди, кейинчалик эса қисқариш мускул толасининг бошидан оёғигача ёйилади.

Ҳаддан ташқари юпқа (ультраюпқа) кесмаларни рентгеноструктура анализи ва электрон микроскопда текширишдан ўтказиб олинган замонавий маълумотлар (Хаксли ва Хансон) изотроп дисклар табиатини аниқлашга имкон берди. Бу текширишлар миофибриллаларнинг неча юзлаб (ўртача 2500 та) жуда ингичка иплардан ташкил топганлигини кўрсатди, шу ипларнинг ҳар бири оқсил молекулаларининг полипептид занжирларидан ҳосил бўлган. Бу иплар ўзининг диаметри ва оқсил таркиби жиҳатидан бири-биридан фарқ қилади; бирмунча йўғонроқ иплар (диаметри 100—110 Å келадиганлари) асосан миозин оқсилдан ташкил топган бўлса, бирмунча ингичкалари (диаметри 40—50 Å келадиганлари) актив оқсилдан ташкил топгандир.

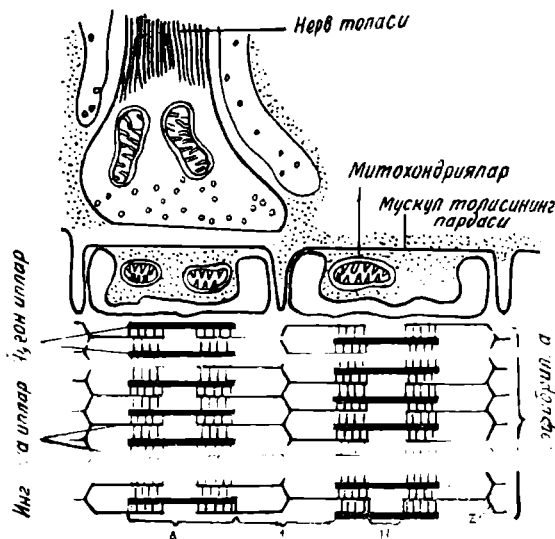
Электрон микроскопда олинган фото суратларда йўғон ва ингичка ипларнинг ўзаро қатъий бир тартиб билан жойлашганлиги — ҳар бир йўғон ипнинг олтига ингичка ип билан ўралиб туриши кўзга ташланади. Айни вақтда иккита қўшни йўғон ип ўртасида бир жуфт ингичка ип бўлади (қўшалоқ гексогонал панжара).

Миозин ва актин ипларида кўндаланг кўприкчалар кўринишида ён бирикмалар бор, булар — ораси тахминан 60—70 Å келадиган миозин иплари ўсимталаридан ҳосил бўлган. Ўша кўприкчалар йўғон ипни қўшни олтига ингичка ипнинг ҳар бири билан бирлаштиради ва ўрамлари ҳар 400 Å дан кейин такрорланадиган спирал бўйлаб жойлашади, шу нарса миофибриллаларнинг структура жиҳатдан яхлит бўлишини таъминлаб беради (42-расм).

Йўғон миозин иплари А-дискда, бирмунча ингичка актин иплари эса I-дискда туради, ана шу актин иплари А-дискка кириб, H-зонага етиб боради. Асосан А-дискларга яқин миофибрилла саркоплазмасида митохондриялар жойлашган, буларда оксидланиш ва фосфорилланиш процесс-

ларида иштирок этувчи ферментлар бўлади. Мана шу процесслар натижасида ҳосил бўладиган АТФ мускул қисқаришига бевосита энергия берувчи манба ҳисобланади.

В. А. Энгельгард ва М. Н. Любимова (1939) муҳим кашфиёт қилдилар. Улар миозинда қисқарувчанлик хосса-си борлиги билан бир қаторда у ферментатив активликка ҳам эга бўлиб, АТФ нинг макроэргик боғини узадиган аде-нозинтрифосфатаза ферменти эканлигини аниқлашди.



42-расм. Саркомернинг ультранознк структураси схемаси (изоҳи текстда).

Мускулда миозин билан актин миозиннинг фермента-тив хоссаларини тахминан 10 баравар кучайтирадиган ком-плекс бирикма — актомиозин ҳосил қила олади. Актomio-зин АТФ таъсирида кичик концентрациядаги магний ион-лари иштирокида актин ва миозинга диссоциацияланади.

Мускул қисқаришида АТФ икки хил роль ўйнайди: у актомиозиннинг актин ва миозинга диссоциацияланишига сабаб бўлади ва айти вақтда миозиннинг адеинозинтрифос-фатаза хоссалари таъсири билан ўзи парчаланиб, мускул-нинг қисқариши учун зарур энергияни ажратиб чиқаради.

Мускулдаги қисқарувчи оқсилларнинг макромолекула-лари кооператив системаларга мисол бўла олади. Бунга сабаб шуки, уларнинг атвори ўзларини ҳосил қилувчи эле-

ментларнинг ўзаро таъсирига боғлиқдир. Мускул қисқариши кооператив характерга эга, чунки мускул иши қисқарувчи оқсиллар конфигурациясининг ўзгаришига боғлиқ. Бу ҳодисалар кетма-кет бўлиб ўтадиган бир қанча фазалар билан юзага чиқиши мумкин. Бу фазаларнинг бири-бирига боғлиқ бўлиб, бир-бирини тақозо этиши мускул реакциясининг тезлигини таъминлайди.

МУСКУЛ ҚИСҚАРИШИ

Мускул мионеврал синапсларнинг нерв охирига келадиган нерв импульсининг қўзғатувчи таъсир кўрсатиши натижасида қисқаради. Айни вақтда ажралиб чиқадиган ацетилхолинни холинэстераза ўша заҳоти тез парчалаб кетади, натижада мускул ортиқча қўзғалишдан сақланади. Бу босқич муддати тахминан латент даврга мос келади, яъни 0,003 секунд давом этади.

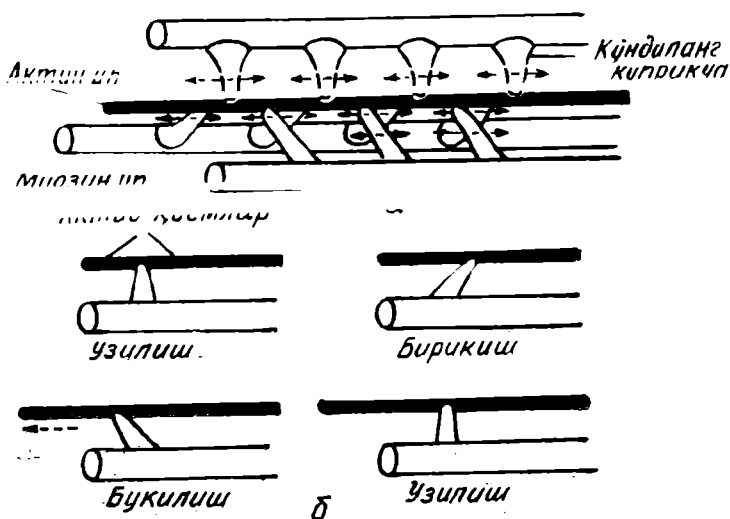
Ацетилхолин таъсири туфайли постсинаптик мембрана ўтказувчанлигининг ўзгариши мускул толаси қўшни соҳаларининг қутбсизланишига олиб келади. Бу — ҳаракат потенциалли вужудга келишига сабаб бўлади.

Ҳаракат потенциалининг тарқалиши бутун мускул толасининг бирма-бир қутбсизланиб боришига олиб келади. Мускул толаси мембранаси ўтказувчанлигининг ўзгариши натрий ионларининг ҳужайра ичига ва калий ионларининг ҳужайра сиртига ўтишига сабаб бўлибгина қолмай, балки шу муҳитдаги магний ва кальций ионлари нисбатининг ўзгаришига сабаб бўлади. Ана шу нарса кальций ионлари иштирокида актомиозин ферментатив активлигининг кучайиши натижасида содир бўладиган АТФ гидролизи учун катта аҳамиятга эгадир.

Мана шу ўзгаришлар натижасида мускул қисқаришининг калталаниш фазаси рўй беради. Бу фазадан олдин мускулнинг қисқа вақт латент бўшашуви бўлиб ўтадики, бу — очиқ системалар назарияси нуқтаи-назаридан қараганда, афтидан, мускулнинг бир стационар ҳолатдан (бўшашидан) иккинчи (қисқариш) ҳолатига ўтишида кўриладиган «сохта старт» билан алоқадордир. Калталаниш фазаси пайтида АТФ ва креатинфосфат ферментатив йўл билан парчланиб, мускул толасининг узунлиги билан тараңлиги ўзгаради. Мана шу процессларнинг ички боғланиши ва мускул қисқаришининг асл молекуляр механизми шу вақтга қадар тўла-тўқис аниқланган эмас.

МУСКУЛ ҚИСҚАРИШИ МЕХАНИЗМИ НАЗАРИЯСИ

Ҳозирги вақтда «сирғанувчи иплар» назарияси анча кенг тарқалган, бу назария мускул толасининг нозик тузилишини электрон микроскопда текширишда олинган маълумотларга асослангандир. Л. Хаксли, Ж. Хансон ва М. Хаксли томонидан ишлаб чиқилган бу назария шундан иборатки, мускул қисқарганда ингичка актин иплари сурилиб, йўгон миозин иплари орасидан саркомер марказига томон сирғалиб боради. Иплар шунинг учун суриладики, кўндаланг кўприкчалар калта тортиб, ингичка актин ипларидан ажралиб қолади, сўнгра яна узаяди ва бояги актин ипларга бирикади, лекин энди янги жойларда бирикади. Кўприкчаларнинг бир неча марталаб қайта қўшилиши актин ипларининг миозин иплари орасидан тобора нарироқ сурилишига сабаб бўлади, бу миофибриллаларнинг калта тортиб қолишига олиб боради (43-расм).



43-расм. Мускул толаси структураси схемаси (а) ва мускул қисқариши механизми (б).

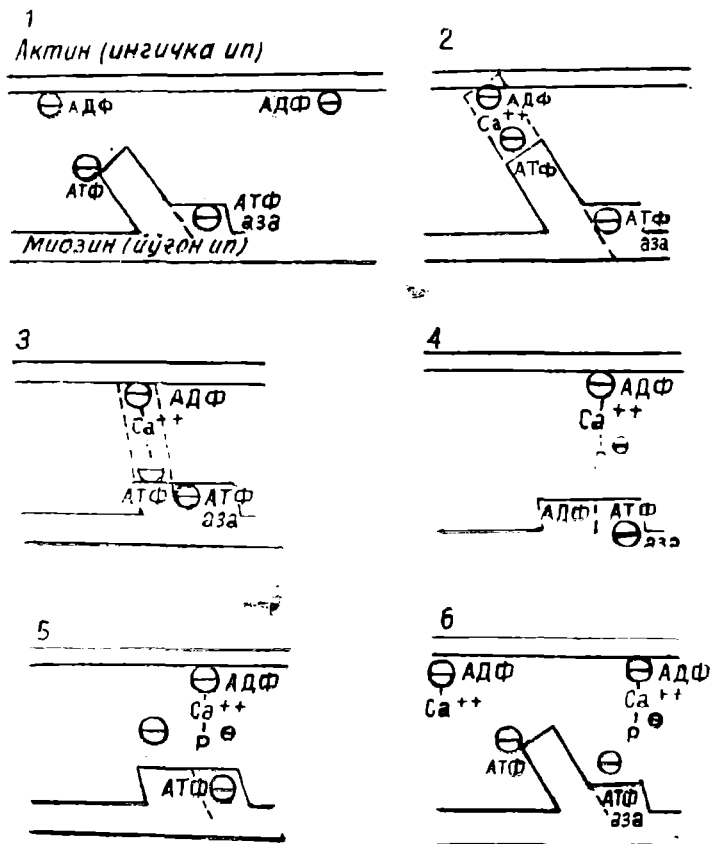
Лекин бу назария кўприкчаларнинг нима сабабдан қисқариб, актин ипларининг ажралиб чиқиши ва янги жойларга бирикишини тушунтириб бერмайди. Девис кетмакет бўлиб ўтадиган мана шу бирикиш ва ажралиб чиқиш

реакцияларининг конкрет механизмини тушунтириб беришга уриниб кўрди. Унинг мускул қисқарishiга доир схемаси кўпчиликл тажриба маълумотларига яхши мос келади. Девис ўз тахминларида «сирганувчи иплар» назариясининг асосий қондаларидан фойдаланди. Актин ва миозин иплари орасидаги кўприкча миозин молекуласининг охиридаги спираль бўлиб ўралган полипептид занжирчалардан ҳосил бўлган. Тиним вақтида кўприкча чўзилиб туради — спираль чўзилган ҳолатда бўлади. Бу — манфий зарядланган икки заряднинг бир-биридан итарилиш кучларига боғлиқ. Уша зарядларнинг бири, фиксацияланган аденозинтрифосфатаза активлигига эга кўприкча асосида туради. Иккинчи манфий заряд кўприкчанинг охирида, миозин билан бириккан АТФ молекуласи ўрнашган жойда бўлади (44-расм).

Мускул кўзгалганда ҳаракат потенциали мускул толаси мембранаси ҳамда кўндаланг жойлашган эндоплазматик ретикулум бўйлаб тарқалиб, Z қисмларда саркоплазмадан боғланган кальций ажралиб чиқишига сабаб бўлади. Кальций ионлари кўприкчанинг охиридаги АТФ билан ингичка актин ипида жойлашган АДФ ўртасида бог ҳосил қилади, бу АТФ даги манфий заряднинг нейтралланишига сабаб бўлади. Электростатик итарилиш ҳодисаси барҳам топиб, чўзилган полипептид занжирчаси — кўприкча — водород ва гидрофоб боғлар ҳосил бўлиш энергияси ҳисобига ўралиб, пишиқ α -спиралга айланади. Кўприкча қисқариб, актин ипини миозин ипи бўйлаб бироз масофага суради. Қисқарган кўприкчанинг АТФ молекулага эга бўлган уч бу вақтда АТФ нинг актив маркази тургап асосга яқинлашиб қолади. АТФ нинг актив маркази таъсирида АТФ АДФ билан фосфатга парчаланади, бу актин билан миозин ўртасидаги боғнинг узилишига сабаб бўлади. Кейин креатинфосфатнинг гидролизаниши кўприкчада АТФ нинг қайтадан синтезланишига ва шу муносабат билан унинг учида манфий заряд пайдо бўлишига олиб боради. Мана шу заряд фиксацияланган манфий заряддан кўприкчанинг асосида итарилиб, α -спиралнинг чўзилишига сабаб бўлади, шунда кўприкча узаяди. Кейин актин билан янги ўзаро таъсир бўлиб ўтиши мумкин, лекин бу таъсир энди унинг кейинги қисми билан рўй беради ва процесс бир неча марта такрорланиши мумкин.

Ҳар бир миофибриллада неча-неча мишг кўприкчалар бўлиб, булар ўз шаклини кетма-кет ўзгартириб боради. Шу муносабат билан ингичка актин иплари миозин иплари орасидан бетиним сурилиб туради, бу мускул толасининг

тобора қисқаришига сабаб бўлади. Мускул қўзғалиши тўхтаганидан кейин кальций ионлари қайта саркоплазмага ўтади, илгичка ва йўғон иллар орасида янги боғлар ҳосил бўлмасдан, балки эскилари тез парчаланиб кетади — мускул бўшашади.



44-расм. Мускул қисқариши схемаси (Девис асаридан).

1—6 кетма-кет мускул қисқариши.

Равшанки, мускул қисқариши механизмини фақат кўприкчаларнинг қисқариши ва сурилиши билангина тушунтириб бўлмайди, чунки улар юзага келтирадиган кучланиш асосан илларнинг фақат кўндаланг йўналишда бири-бирига яқинлашувига сабаб бўладикки, бу фактик маълумотларга зид келади.

СССР Фанлар академияси Биофизика институтида Г. М. Франк бошчилигида бажарилган ишлар оқсил ипларнинг сирғалиш билан бир қаторда актив қисқариш лаёқатига эга эканлигини кўрсатиб берди. Айни вақтда баъзи тадқиқотчилар мускул толаси қисқарганда ингичка актин иплари калта тортилиб, йўғон миозин ипларини ўзига тортади, деб тахмин қилишса, бошқалар бу процессда актив ролни ҳар ҳолда миозин иплари ўйнайди, деб ҳисоблайдилар. Бу тадқиқотчилар ҳам, кўприкчалар асосан керакли пайтда ипларнинг бир-бирига илашишини таъминлаб беради, деб тахмин қилади. Ҳозир миофибриллаларнинг калта тортишида нисбатан калта қисқарувчи оқсил актив роль ўйнайди, деб ҳисобланади.

Мускул кучли қисқарган пайтларда Н-зонада тартибга тушмаган бир талай майда структуралар пайдо бўлади, булар деструкцияланган актин ипларининг элементларидир, деб тахмин қилинади. Кучли қисқариш пайтларида А-дискларнинг четларидаги миозин иплари ҳам калта тортади, афтидан, бунга шу ипларнинг йиғилиши деб қараш мумкин.

Шундай қилиб, қисқаришнинг бошланғич давларида саркомер узунлигининг кичик доираларда (20% га қадар) ўзгариши кўприкчаларнинг кўндалангига қисқариб сурилиши ва узунлиги нисбатан ўзгармайдиган ипларнинг сирғалишига сабаб бўлиши туфайли юзага чиқса ажаб эмас.

Саркомер кўп калта тортганда (40% гача) ипларнинг ўзини калта қилиб қўядиган структура элементларининг жойи ўзгаради.

Тинч турган мускул ўз-ўзидан қисқармайди. Бу — мускулда унинг қисқаришига тўсқинлик қилиб, бўшашувни учун шарт-шароитлар яратадиган қандайдир фактор борлигини кўрсатади. Ана шундай моддани Марш саркоплазма гранулаларидан топди. Бу модда Маршнинг бўшаштирувчи фактори деб аталди. Миофибриллалар қисқариб бўлганидан кейин кальций ионлари-айни вақтда бўшашиш факторини ажратиб чиқарадиган саркоплазматик тўр элементларига фиксацияланади. Ажралиб чиққан бўшашиш фактори магний ионлари туфайли активланади ва аденозинтрифосфатазага ингибируловчи таъсир кўрсатади. АТФ парчаланмайди ва миофибриллалар бўшашади.

Мускул қўзғалиб қисқарган вақтда, афтидан, бояғи фактор кальций ионлари билан ўзаро таъсир қилиб, натижада у ўз активлигини йўқотиб қўяди ва АТФ нинг парчаланishiга тормозловчи таъсир кўрсатишдан тўхтайди.

Шундай қилиб, АТФ қисқариш акти учунгина эмас, балки бўшашиш акти учун ҳам зарур модда ҳисобланади.

АТФ қисқарувчи структураларнинг оқсиллари билан боғланган бўлса, у ўша структураларнинг эластиклигини ошириб, бўшашишга шароит яратди.

АТФ парчаланганида ёки узоқ давом этган иш натижа-сида ё бўлмаса алмашинув процессларининг бадар издан чиқиши муносабати билан концентратсияси камайиб қолганида мускулларнинг узоқ муддат қисқариши — контрактура ҳодисаси юзага келади.

Юқорида баён қилинган ҳамма маълумотларга асосланиб, мускулларнинг қисқариши тирик ҳужайра функцияси (энергетик процесслар) билан структураси (қисқаришда иштирок этувчи процесслар) бирлигини кўрсатувчи процессдир, деб айтиш мумкин.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Мускуллар модели.
2. Мускуллар калта тортиш тезлигининг нагрузкага боғлиқлиги.
3. Мускул толасининг ультраструктураси.
4. Мускул қай тариқа қисқаради?
5. Мускул қисқариши тўғрисидаги назариялар.

4. БОС

СЕЗГИ ОРГАНЛАРИ БИОФИЗИКАСИ ЭЛЕМЕНТЛАРИ

Сезги органлари биофизикаси ташқи таъсирот энергиясини нерв системасининг ўтказувчи бўйлаб узатишга қулай турдаги энергияга айлантиришга алоқадор процессларни кўздан кечиради. Шундай қилиб, биофизика нуқтаи назаридан қараганда, сезги органларини сенсор преобразователлар (энергияни бир турдан иккинчи турга айлантирувчи мосламалар) деб қараш мумкин. Бироқ бундай тушунча жуда шартлидир, чунки таъсирот энергияси рецепторларда физиологик процессларга (қўзғалиш келиб чиқишига) сабаб бўладиган юргизувчи стимул ҳисобланади, холос. Сезги органлари ташқи таъсиротлар энергиясини генератор потенциалларига айлантирар экан, мана шу преобразователларнинг чиқиш жойидаги сигналлар ташқи таъсиротлар

адекват бўлган тақдирдагина ташқи муҳит таъсирларнинг анализ қилишда иштирок этиши мумкин. Сизги билан таъсирот ўртасидаги муайян боғланиш Вебер—Фехнер қонунида таърифлаб берилган. Вебер нагрузка ўзгаришига қараб босим сезгисининг ўзгариб боришини текширар экан, қўл терисига қўйиладиган қадоқ тошлар оғирлиги камда 29 : 30 нисбатда бўлган тақдирдагина уларнинг оғирлигидаги фарқ сезилиши мумкин, деган хулосага келди. Вебер—Фехнер қонуни қуйидаги тенглама билан ифодаланади:

$$\frac{\Delta I}{I} = \text{const},$$

бу ерда I — таъсирот; ΔI — таъсиротнинг ўсиб бориши.

Бу қонда бошқа бир қанча сенсор системалар учун ҳам исбот этилган. Лекин бу қонуниятнинг юзага чиқиши учун ўз шартлари бор — ҳаддан ташқари кучли ва ҳаддан ташқари кучсиз таъсиротлар таъсир этганда константа катталиги ўзгаради ва таъсирланаётган майдончалардаги ишлаб турган рецептор бирликлариининг сезгирлиги ҳамда миқдорига боғлиқ бўлади. Бу қондан кейин Фехнер текшириб кўрди, у бўсага ўсиши ΔR нинг стимул катталиги R га нисбати ўзгармас миқдордир, деган қонуниятни келтириб чиқарди:

$$\frac{\Delta R}{R} = K \Delta S,$$

бу ерда K — пропорционаллик коэффиценти, ΔS — сезги миқдорининг ўсиб бориши.

Фехнер ΔR ва ΔS нинг ҳар қандай кичик қийматларида ҳам бу боғланиш тўғри келаверади деб фараз қилди, шунга асосан бу қонуниятни қуйидаги тенглама билан ифодаласа бўлади:

$$S = \text{alg} R + b,$$

бу ерда a ва b — доимий катталиклар; S — сезги катталиги; R — таъсирот катталиги.

Шундай қилиб, Вебер—Фехнер қонуни сезги таъсирот кучи логарифмига пропорционал тарзда ортиб боради, деб таъкидлайди.

Одамда олиб борилган классик тажрибалар асосида чиқарилган мана шу қонун кейинчалик замонавий микро-электрод техникасидан фойдаланиб ўтказилган тажрибаларда қўлга киритилган маълумотлар билан тасдиқланди. Меттьюс бақанинг мускул дугига босилганда унда келиб чиқадиган импульслар частотаси нагрузка катталигининг логарифмига пропорционал эканлигини кўрсатиб берди.

Бироқ Вебер—Фехнер қонуни таъсирланаётган майдончада ишлаб турган рецепторлар сонининг вақт майдонда ўзгариб боришини ҳисобга олмайди. П. Г. Снякин кўрсатиб берганидек, бўсага сезгиси константасининг катталиги таъсирот бўсага кучи ва таъсирланадиган бўсага майдонигагина боғлиқ бўлиб қолмасдан, балки таъсирланаётган маҳалла шу майдончада мазкур пайтда ишлаб турган рецепторлар сонига ҳам боғлиқдир:

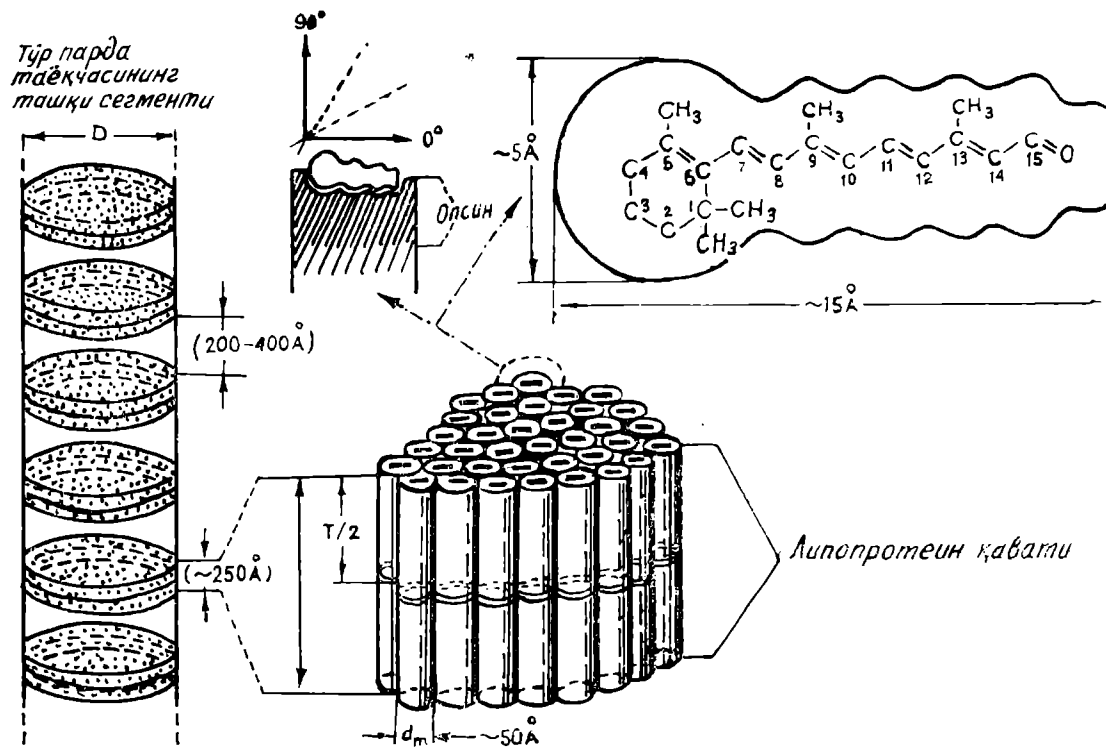
$$I \cdot S (P - p) = \text{const},$$

бу ерда I — таъсиротнинг бўсага кучи; S — таъсирланадиган бўсага майдончаси; P — таъсирланаётган майдончадаги рецептор элементлар сони; p — мазкур пайтда ишламай турган рецептор элементлар сони; $(P - p)$ — мазкур пайтдаги актив рецептор элементлар сони.

КҲРИШ

Фоторецепторларнинг ультраструктураси

Фоторецепторларнинг ультраструктураси электрон микроскопта таъинириш ҳисобига таъинирилади. Фоторецепторлар ишлаш характери ва тузилиш хусусиятларига қараб қолбачалар ҳамда таъқчаларга бўлинади. Таъқчалар, яъни чўзиқ тузилмалар — ташқи ва ички сегментлар. Дендрити кириб турадиган кичкина чуқурча билан тугалланади. Қалинлиги 5 мк га яқин ташқи сегмент ёки ташқи фазода бир талай пигмент бўлади; ички сегмент АТФ ишлаб чиқарадиган ва шу тариқа энергия манбаи ўринини босадиган митохондриялар билан тўла туради. Ташқи сегментни қалинлиги 150—250 Å келадиган дискдан ташкил топган цилиндр деб тасаввур қилса бўлади; ҳар бир диск пишиқ мембраналардан ҳосил бўлган 2—3 қатламдан тузилган (45-расм). Диск бир-бири билан бўш боғланиб, жипс жойлашган бўлакчалар мажмуасидан иборат. Диск юзасида кўрув пигменти — родопсиннинг ёруғликни сезувчи молекулалари жойлашган. Родопсин — хромопротеинлар жумласига кирадиган мураккаб оқсил бўлиб, оқсил молекуласи — опсиндан иборат, опсинда хромофор молекуласи қатъий бир тартиб билан (худди қулфдаги калитдек) жойлашган. Хромофор — витамин А альдегиднинг махсус изомер шакли, каротиннинг аналоги бўлмиш ретиналдир. Бу молекула НЕО-в-ретиналь ёки 11-цис-ретиналь

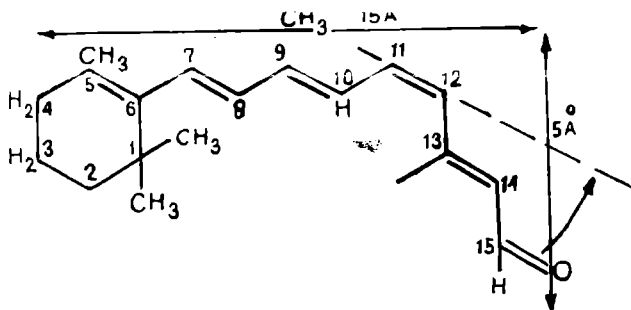


45-расм. Таёқча ташқи сегментининг тузиллиш схемаси.

деб аталади. Шу молекуланинг узун водород занжирин 11—12-боғ ўқи атрофида бурилган ва молекуланинг иккала қисми шу ўқнинг бир томонида жойлашган бўлади. Мана шундай изомер ўзининг фазовий шакли жиҳатидан беқарор бўлиб, ўзи ётган опсин молекуласи билан боғлангани учунгина яхши стабиллашади. Ретиналь оқсил матрицасининг актив группалари билан опсинга боғлангандир (46-расм).

Кўрув гидрокининг механизми

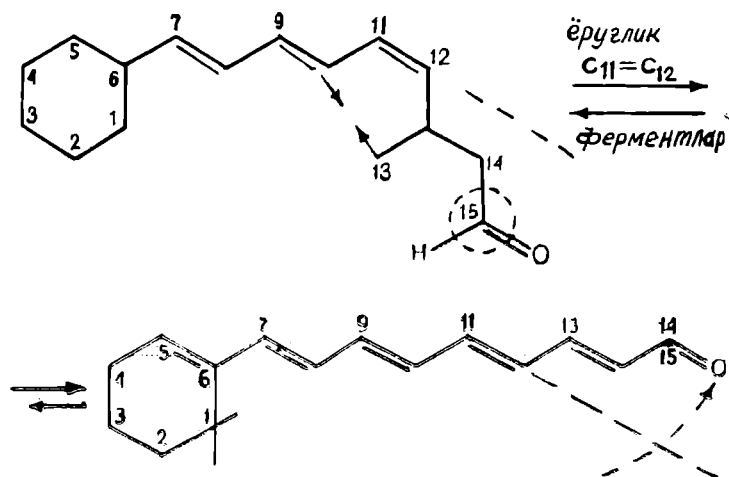
Элементар кўрув акти ретиналь билан оқсил матрицаси — опсин орасидаги боғларнинг ёруғлик таъсирида сусайишидан бошланади. Ёруғлик квантининг ютилиши ретиналь молекуласида электронларнинг асосий синглет сатҳдан қўзғалган сатҳга ўтишига имкон беради, аynи вақтда 2,5 эв га тенг энергия запас бўлади. Ёруғлик таъсирида фотоизомеризация процесси рўй беради, яъни молекула 11-цис-ретиналь шаклидан тўла транс-ретиналь шаклига айланади, бошқача айтганда занжир бошдан-оёқ ростланади ва молекуланинг ҳамма қисмлари ўқнинг икки томонидан жой олади (47-расм). Молекуланинг шу тарафдан ўзгаришига учрайдиган босқичи ёруғлик ностирокида бир қанча оралиқ фазалар орқали рўй беради. 11-цис-ретиналь



46-расм. НЕО-в-ретилен (аль) ёки 11-цис-ретилен (аль), «қўйинлашган шакли».

нинг транс-ретинальга айланиш процесси натижасида медиатор ажралиб чиқадики, бунинг табиати ҳозирча номаълум. Кейинги реакциялар кўринадиган ёруғлик ютилиши билан бормасдан, балки инфрақизил нур, яъни иссиқлик энергияси ютилиши билан боради (қоронғи фаза). Мана

шу ўзгаришлар натижасида люмиродопсин, сўнгга сариқ индикатор ҳосил бўлади. Сув бирикканидан кейин рангсиз бирикма вужудга келади, рангнинг ўчиш босқичи деб шуни айтилади. Бу босқичда опсин — транс-ретинаял комплекси парчаланadi, яъни ретинаял молекуласи ўзининг оксил асосидан тўла-тўқис халос бўлади. Кейинги босқичларда навбатдаги ёруғлик квантини идрок этишга тайёргарлик боради. Мана шу тайёргарлик вақтида витамин А иштирок этади. Транс-шакл витамин А га айланади. Витамин А



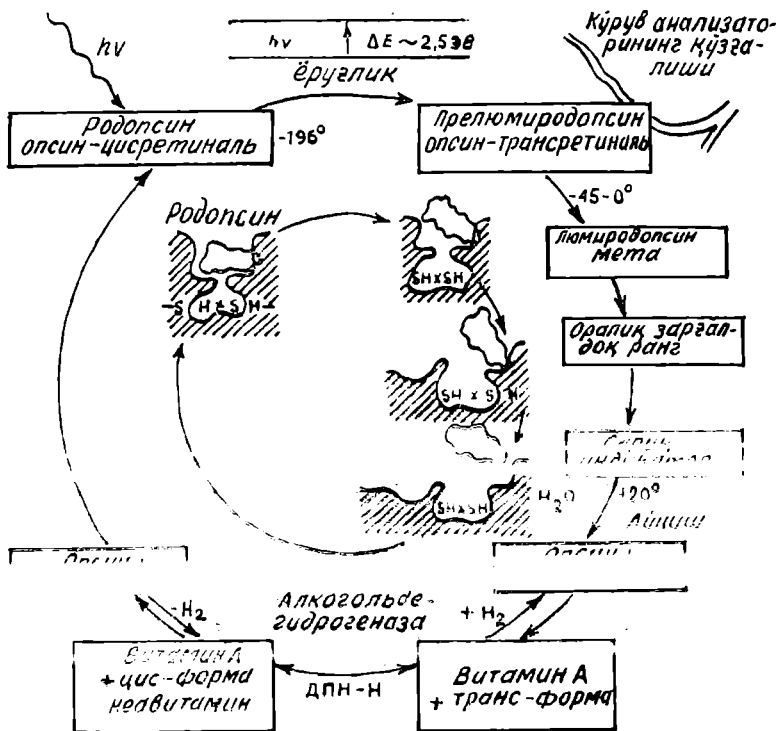
47-расм. Фотоизомеризация (боғланиш ўқи атрофида айланиш).

изомеризацияга учраб, аввал витамин А нинг транс-шаклига, кейин цис-шаклига ёки нео-в-витамин А га ё бўлмаса А га айланади. Витамин А нинг цис-шакли спирт группасидаги водород атоми бериб, альдегид шаклига айланади, бошқача айтганда ретинаял-опсиннинг цис-шакли ҳосил бўлади (48-расм).

Бирламчи кўрув процессларини Уолд текширган. Бу текширувлар паст температурада ўтказилган ва родопсин ҳамда шу процессларда иштирок этадиган бошқа моддаларнинг ютилиш спектри маълумотларига асосланган, электрон парамагнит резонанс методи, шунингдек, бир қанча биохимиявий методлар қўлланилган.

Уолд маълумотларига қараганда, жуда кучли ёруғлик таъсир қилганда ҳам кўз тўр пардасида рўй берадиган

фотохимиявий процесслар ниҳоят даражада кам родопсин сарфланиши билан ўтади. Зўр интенсивликдаги ёруғлик таъсир эта бошлагандан 5 секунд кейин ҳар бир таёқчада 0,005% атрофида родопсин парчаланади.



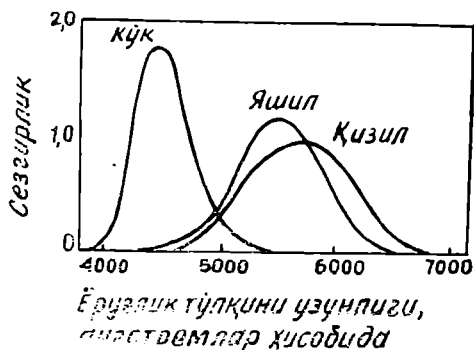
48-расм. Фотохимиявий ва биохимиявий кўриш процесслари схемаси.

Юқорида айtilган гаплардан ёруғлик таъсир этганда аллақандай бирламчи кўрув акти рўй бериб, натижада медиатор ҳосил бўлади, деган хулоса келиб чиқади. Бироқ Уолд ёруғлик энергиясининг химиявий боғлар энергиясига айланиши билан бирга борадиган фотосинтездан фарқ қилиб, бирламчи кўрув актида ёруғлик фақат юргизувчи стимул бўлиб хизмат қилади, деб таъкидлайди. Медиаторнинг ажралиб чиқиши кейинги қўзғалиш процессларининг дастлабки ҳалқасидир, холос. Ёруғлик таъсир этганда био-

потенциаллар юзига келади, буларни кўз тўр пардасидан тўғридан-тўғри шикастланмаган кўздан макроэлектрлар ёрдамида қайд қилиш мумкин. Ана шу электр теб-ишларни ёзиб олиш электроретинограмма деб аталади. Баъзи авторларнинг кузатувларига кўра, макроэлектрлар билан қайд қилинадиган биопотенциаллар фоторе-тор элементларида вужудга келса, бошқа олимларнинг ўлумотларига қараганда, шу потенциалларнинг пайдо-лиши горизонтал ҳужайраларга боғлиқ.

Ранг кўриш

Ранг кўриш деб, зиннинг тўлқин узун-ти ҳар хил бўл-ни ёруғликни тур-ча идрок эта олиш-билиятига айтила- (49-расм). Одам-нинг теварак-атро-да учрайдиган расалар икки хил: кўздан ёришиб, уғлик энергияси



49-расм. Кўзнинг асосий рангларга сез-гирлигини нфода этадиган эгри чизик.

манбаи ўрнини босадиган ва ёруғлик манбаи энергияси нини босмайдиган, аммо кўзларга тушадиган ёруғлик-акс эттира/оладиган бўлиши мумкин. Одам кўзи 302—0 ммк атрофидаги ёруғлик нурларини идрок эта олади, кин энг зўр сезгирлик 396—760 ммк атрофида бўлади. ыр қандай жисмнинг ранги сочадиган ёки қайтарадиган-рининг спектрига, яъни ўша жисмдан сочиладиган ёки-с этадиган турли тўлқин узунлигига эга нурлар йиғин-сига боғлиқдир. Ранг кўришнинг уч компонентли наза-яси ҳаммадан кўра кўпроқ расм бўлган. Кўз тўр парда-да рангини идрок этувчи уч хил тузилма (ранг приёмни-) бор. Одамда кўз тўр пардасидаги колбачалар ана-ндай приёмниклар ҳисобланади, буларнинг ташқи сег-нтларида кўрув пигменти жойлашган. Кўз тўр пардаси-ни турли жойларидаги колбачалар қалинлиги ва узунли-жиҳатидан бир-биридан фарқ қилади.

Гранит кўз рецепторларининг сезувчанлигини текши-б, спектрнинг сариқ соҳасида максимум сезгирликка эга-лган рецепторлар борлигини аниқлади (560 ммк атро-фида — спектрнинг қизил, яшил ёки кўк соҳаларида мак-

симум сезғирликка эга бўлган доминатор ва рецепторлар—модуляторлар бор). Кўз тўр пардасида уч хил колбачалар бўлишини ёки бир йўла уч хил рангни идрок этадиган элементларга эга колбачалар бўлишини кўрсатадиган ишончли далил-исботлар йўқ.

Кўз тўр пардасининг марказий чуқурчасида қизил, кўк ва яшил спектр қисмларини алоҳида-алоҳида идрок этадиган колбачалар бўлади, деган маълумотларга ҳам шубҳа билан қаралмоқда.

Ранг кўришнинг қўзғалиш процесси ютилган фотон таъсирида колбачаларнинг ёруғликка реакция кўрсатадиган моддаси парчаланишдан бошланади. Ранг кўриш параметрлари приёмниклар сонига боғлиқ.

Кўз тўр пардасининг колбачаларида бўладиган ёруғлик сезувчи модда йодопсиндир, деб тахмин қилинади, бунинг максимум ютилиши спектрнинг сариқ яшил қисмига тўғри келади (560 нм атрофда). Кўпчилик олимлар ёруғлик фотонлари таъсири билан колбачаларда ёруғлик сезувчи модда молекулаларининг ўзгаришга учрашига сабаб бўладиган фотохимиявий процесслар рўй беради, деган фикрни қўллаб-қувватлайдилар. Кўз тўр пардасида сигналлар мураккаб ишловдан ўтади. Импульсларнинг ёруғлик ва ишқаб турган рецепторлар сони ўртасида боғланиш бор.

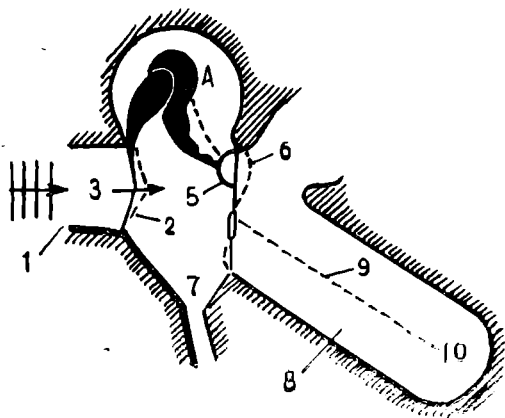
Ушшанинг таъсирининг механизми

1. Вебер—Фехнер қонуни ва биологик преобразователар ишига баҳо бериш учун унинг аҳамияти.
2. Кўз тўр пардаси фоторецептори — таёқчанинг нозик структураси қандай?
3. Кўрув пигменти — родопсин структураси.
4. Бирламчи кўрув акти механизми.
5. Ранг кўриш назарияси.

ЭШИТУВ

Қулоқ товуш қабул қилгич (приёмник) сифатида хизмат қилади, товуш қулоқ учун адекват таъсиротдир. Қулоқ товушни идрок этиб, товуш тўлқинлари энергиясини нерв импульслари оқимига айлантириб беради, бу импульслар ташқи муҳитда рўй бераётган ўзгаришларни одам тўғри англаб, билиб олиши учун унга ахборот беради. Товуш — қаттиқ, суяқ ва газсимон жисмлардаги тебранувчи ҳаракатлардир. Товуш тебранишларининг частотаси 16 гц — 20 кгц диапазони (доираси)да бўлади. Товушнинг муҳит-

да тарқалиши босимнинг ўзгариб бориши билан давом этади. Товуш тўлқинлари фақат муҳитда тарқалади ва расо вакуумда пайдо бўлмайди. Товуш энергияси механик энергиянинг шаклларида биридир.



50-расм. Одам эшитув органининг асосий қисмлари.

1 — эшитув йўли; 2 — ноғора пардаси; 3 — болғача; 4 — сандон;
5 — узанғи суякча; 6 — овал дарча; 7 — думалоқ дарча; 8 — чи-
ганок; 9 — асосий мембрана; 10 — геликотрема.

Товуш тўғрисидаги физик тушунчадан ташқари, физиологик тушунчалар ҳам бор. Қулоққа таъсир этиб, физиологик реакцияларни келтириб чиқарадиган товуш тебранишлари ана шу нуқтаи-назардан кўздан кечирилади. Атроф муҳитдан келган товуш тебранишлари ташқи эшитув йўлида тарқалиб, ноғора пардасининг тебранишига сабаб бўлади (50-расм). Ноғора пардаси резонатор бўлиб, ҳар қандай частота билан тебрана олади, лекин частотаси 1000 гц атрофида бўлган тонга айниқса сезгирдир. Ноғора пардасининг тузилиш хусусиятлари ва овал дарча майдонига қараганда анча катта бўладиган размерлари товуш тебранишлари кучини тахминан 2 барабар кучайтиришга имкон беради.

Ноғора бўшлиғи мускулларининг қисқариши ёки бўшашуви ноғора пардасининг дўппайиб чиқишига ёки ёзилишига олиб келади, бу суякчалар системаси орқали лабиринт ичидаги босимнинг ўзгаришига сабаб бўлади. Лабиринт ичидаги босим кўтарилганда товушни узатиш ёмонлашади.

Ноғора бўшлиғи мускулларининг функционал хусусиятлари ноғора пардаси ва эшитув суякчаларининг таранглигини бошқариб боришни таъминлайди, шунинг натижасида қулоқ частотаси ва кучи жиҳатидан анча кенг динамик диапазондаги товушларни идрок этишга мослашиб олади.

Қулоқ ҳаммадан кўра сезгир бўладиган соҳада — частотаси 1000 гц атрофидаги диапазонда ўрта қулоқ системаси тебранишлар энергиясининг ҳаммасини ички қулоққа ўтказиб беради. Қулоқнинг рецептор мосламаси — Корти органида товуш тўлқинлари таъсири билан тебранишлар келиб чиқади. Булар қўзғалиш импульсларига айланиб марказий нерв системасига, жумладан эшитув анализаторининг пўстлоқдаги бўлимига тарқалади. Қўзғалиш кучи муайян даражага етиб борса, у вақтда эшитув сезгиси вужудга келади.

Корти органи сенсор аппарати компонентлари базилляр мембрананинг устки юзасида жойлашган тукли ҳужайралардир, шу билан бирга ички тукли ҳужайралар бир қатор бўлиб жойлашса, ташқилари турли сатҳларда 3—5 қатор жойлашади. Ҳар бир турли ҳужайрани битта ёки иккита эшитув нейронининг бир нечта (ўнтача) нерв охирилари алоқ турлади.

Базилляр мембрана тебраниш вақтида тукли ҳужайралар ҳам тебранади, уларнинг туклари қоплагич мембранага тегишда деформация вужудга келади, шу нарса рецептор ҳужайраларида температур сезгисининг пайдо бўлиб бўлади.

Товуш таъсир этганда чиганоқда биотоклар вужудга келади (чиганоқли микрофон потенциали), булар частотаси билан кучи жиҳатидан товушга мос келадиган бўлади. Техник қурилма ёрдами билан мана шу биотокларни кучайтириш ва яъна тегишли товушга айлантириш мумкин. Бу токлар нервларда қўзғалиш рўй берганда вужудга келадиган токлардан фарқ қилади, булар нерв толаларидагидан кўра эртароқ вужудга келади, чарчашга ва наркотик моддалар таъсирига анча чидамли бўлади. Баъзи текширувчилар (В. Ф. Ундриц) тахминига кўра, буларнинг пайдо бўлиши тукли ҳужайралар борлигига боғлиқ.

Эшитув назарияси

Г. Гельмгольц товушнинг частота характерини махсус резонаторлар ёрдамида текширар экан, 1863 йилда эшитувнинг резонанс назариясини ривожлантириб, майдонга қўйди. У чиганоқда физик резонанс туфайли мураккаб то-

вушлар оддий товушларга ажралади, деб тахмин қилди. Мана шу назарияга мувофиқ, эластик толалардан ташкил топган ва чиғаноқнинг асоси билан учиди ҳар хил кенглик ва қалинликка эга бўладиган базиляр мембрана резонатор ўрнини босиб, унинг айрим қисмларидаги туклар муайян баландликдаги товушни идрок этишга жуда аниқ мосланган бўлади. Якка товуш базиляр мембрананинг маълум қисми томонидан резонанцияланади, қўзғалиш эса шу қисмдан муайян нерв толаси бўйлаб тарқалади, деб тахмин қилинар эди. Шундай қилиб, мураккаб товуш таъсир этганда унинг оддий товушларга ажралиш ҳодисаси рўй беради ва шунга яраша базиляр мембрананинг муайян соҳаларида тебранишлар келиб чиқади. Айни вақтда Гельмгольц мембрананинг қайси қисми қулай тегишли частотага мослашган бўлса, ўша қисмигина тебранма ҳаракатга келади, деб ҳисоблар эди.

Ҳозир резонанс назариясига қарши талайгина эътирозлар билдирилмоқда, лекин унинг баъзи хулосалари, масалан, чиғаноқда товушларнинг бирламчи анализи бўлиб ўтади деган хулосаси ҳозир ҳам ўз кучини сақлаб қолмоқда. Товушларнинг идрок этилишини ўрганиш билан шуғулланувчи тадқиқотчилар товуш таъсирида чиғаноқда механик резонанс юзага чиқади деган фикрга эътироз билдирмоқдалар, чунки базиляр мембрана бир бутун, яхлит нарсасидир. Гистологик текширишлар базиляр мембранани ташкил этадиган толаларнинг бириктирувчи тўқима пластинкасига кириб туришини кўрсатиб берди. Ана шундай пластинканинг қандай бўлмасин бирор соҳасида пайдо бўладиган тебранишлар ўша жойнинг ўзи билан чекланиб қолмасдан, балки қўшни жойларга ҳам муқаррар тарқалиб боради. Бундан ташқари, товуш таъсири билан чиғаноқ эндолимфасида мембрана ҳолатига таъсир этадиган гидродинамик ўзгаришлар рўй беришини кўрсатадиган далиллар бор.

Бошқа назариялар ҳам таклиф этилган. Масалан, «югурувчи» тўлқинлар назариясига мувофиқ узанги суякнинг ҳаракатидан пайдо бўлган зарб базиляр мембрана деформациясига сабаб бўлади, шу деформация тўлқин кўринишида тарқалиб боради.

Бекеши махсус оптик асбоблар ёрдамида чиғаноқнинг электр хоссаларини ўрганиш ва товуш таъсирида денгиз ўлҷқачаси асосий мембранасида рўй берадиган ўзгаришларни кузатди. У ички қулоқнинг механик хоссаларини авдалантирадиган моделларда тажриба ўтказди. Товуш

жуда кучли таъсир этганда мембранада нуқта-нуқта тешиклар пайдо бўлди, буларнинг қай тариқа жойлашуви тебранишлар частотасига боғлиқ эди (юқори частотали товушлар таъсир этганда тешиклар мембрананинг чиганотасосидаги қисмларида вужудга келди). Бекеши чиганоқда қисиш тўлқинларида ташқари, сусткаш гидродинамик тўлқинлар ҳам бўлиши мумкинлигини кўрсатиб берди. Чиганоқда гидродинамик тўлқинлар нерв толаларининг электр импульсларига айланади, деган фикр пайдо бўлди.

Ички қулоқдаги товуш тўлқинлари резонатори перилимфадир, овал дарча тебранишлари унда тебранувчи ҳаракатлар пайдо қилади. Думалоқ дарча мембранасининг тегишлича тебраниши туфайли перилимфа ана шундай тебранишга келиши мумкин. Перилимфа тебранишларининг узунлиги товуш таъсиротларининг частотасига боғлиқ бўлган суюқлиқ устунининг тебраниши деб тасаввур қилса бўлади. Суюқлиқ устунининг шу тебранишлари туфайли базиляр мембрананинг муайян қисмлари тебранади.

Бекешининг мурдалар устида ўтказган кузатувлари одам чиганотасосининг мембранаси югурувчи тўлқинлар сингапри тебранишини кўрсатиб берди. Ана шу тўлқинлар чиганоқдаги мембрананинг мембранада каерта жойлашуви товуш частотасига боғлиқ. Қуйи частоталарда максимумлар чиганоқнинг ушда бўлса, юқори частоталарда овал дарча текнида бўлади. Лемак, кўзғаладиган рецепторлар

базиляр мембраналардаги барча рецептор тузилмалар кўзғалиш ҳолатига келса, юқори частоталарда фақат чиганоқ асосидаги рецепторлар кўзғалади.

Замонавий назарияларнинг кўпчилиги тоза тонлар мембрананинг муайян қисмларида фазовий жой олади деб эътироф этади, лекин мембрананинг ҳар хил частотадаги товушларга шу тариқа фазовий тахассусланиши мембрананинг ҳар хил кенгликда бўлишигагина боғлиқ бўлмасдан, балки унинг эластиклигига, таранглигига, қалинлигига ва лимфа хоссалари ҳамда бошқаларга ҳам боғлиқ бўлади.

Ҳозир товушларнинг мембранада фазовий тақсимланишининг исбот этадиган талайгина текширишлар ўтказилган. Л. А. Андреев томонидан итларда қўйилган тажрибаладан ташқари, ўлган кар одамларнинг ўрта ва ички қулоқ гистологик текширишдан ўтказилди. Мембрананинг муайян хоссаларига боғланган нерв элементларида патологик ўзгаришлар топилди, лекин бунда муайян частотада идрс

этиш қобилиятининг йўқолганлиги билан шикастланган майдон катталиги ўртасида аниқ мувофиқлик кўрилгани йўқ.

Фазовий назария товуш келганда ҳар бир частотадаги тон асосий мембрананинг муайян хоссасига таъсир қилиб, эшитув нервининг маълум толаларида ва бош миянинг ўтказувчи бўлимида тегишли қўзғалишни келтириб чиқаради, деб тахмин қилишга имкон беради. Бироқ бу назария, Гельмгольц назариясидан фарқ қилиб, товуш кескин чегараланган қисмни таъсирлантиради деб таъкидлашга имкон бермасдан, балки афтидан, товуш бирмунча каттароқ соҳаларга таъсир кўрсатади, деб кўзда тутлади. Ўша соҳаларда кичик амплитудадаги тебранишлар келиб чиқиб, тез сўниб қолади.

Эшитув анализаторида ахборотни кодлаш ва декодлаш

Товуш ахборотини кодлашнинг иккита механизми бор: фазовий ва частотали механизмлар. Катта частотали товушлар таъсир этганда фазовий кодлаш рўй беради. Бу ҳолда ўша частота мембрананинг маълум қисмларнда, асосий мембрана яқинида муайян узунликдаги тебранишларни келтириб чиқаради, бу — мембрананинг шу қисмларида жойлашган рецептор элементлардагига қўзғалиш вужудга келишига олиб боради. Ана шундай товуш частоталари таъсир этганда, Тасаки аниқлаганидек, йигинди потенциал фақат оз миқдордаги нерв толаларида вужудга келади, шу нарса, афтидан, эшитув анализаторининг пўстлоқдаги марказида қўзғалиш пайдо бўлишига олиб боради. Паст тонли товушлар таъсири частотали кодлашни келтириб чиқаради. Бундай товушлар таъсири бутун базиллар мембрананинг тебранишига, демак кўпроқ миқдордаги нерв толаларидан ўша товуш тебранишлари частотасига мос келадиган частота билан импульслар ўтказиб турадиган барча рецептор элементларнинг қўзғалишига сабаб бўлади. Отосклероз билан касалланган беморларнинг паст товушларни юқори товушларга қараганда анча яхши идрок эта олиши шунга боғлиқ. Товуш интенсивлигини кодлаш тукли ҳужайралар қўзғалиш бўсағасининг ҳар хил бўлишига боғлиқ — ички тукли ҳужайраларнинг қўзғалиш бўсағаси ташқилариникига қараганда юқорироқдир. Афтидан, товуш таъсиротларининг интенсивлиги қўзғалган ички ва ташқи тукли ҳужайраларнинг миқдор муносабатини белгилаб берса керак.

1. Ташқи ва ички қулоқнинг акустик хусусиятлари.
2. Эшитув назарияси.
3. Эшитув анализаторида ахборотни кодлаш ва декодлаш.

ҲИД ВА ТАЪМ БИЛИШ

Ҳид билиш рецептор аппарати орқали ташқи дунё тўғрисида одам организмга кирадиган ахборот кўрув ёки эшитув аппарати орқали кирадиган ахборотдек кўп эмас. Бироқ ҳид билиш оғиз бўшлиғига овқат моддалари ва бурун бўшлиғига ҳаво кирганда текширишдан ўтказувчи мослама сифатида катта аҳамиятга эгадир. Касби ҳид-исларни аниқлашга алоқадор кишилар билан кўрларда ҳид билиш алоҳида аҳамиятга эга бўлиб қолади.

Нафасга олинадиган ҳаводаги исли моддалар молекулалари ҳид биладиган ҳужайраларнинг махсус охирларига тақалганида уларда келиб чиқадиган бирламчи сезгилар механизми шۇ вақтга қадар белгиланган эмас, бу моддалар молекулаларининг қайси хоссаларига кўра нерв импульслари пайдо бўлиши ҳам аниқланмаган.

Ҳид билиш анализатори периферик бўлимининг тузилиши

Ҳид билиш анализаторининг периферик бўлими — ҳид

устки бурун йўлида жойлашган. Одамда ҳид билиш соҳасининг майдони 5 см^2 га етади ва унда 60 млн ҳид билиш рецепторлари ва бирмунча камроқ таянч ҳужайралари бўлади. Ҳар бир таянч ҳужайраси атрофида 9—10 та рецептор ҳужайра жойлашган. Ҳид билиш эпителийсининг юзаси сувсимоон муҳит билан қопланган. Ҳид билиш рецептори диаметри 5—10 мк келадиган цилиндр шаклидаги биполяр (икки қутбли) нейрондир. Нерв ҳужайрасининг марказга йўналган ўсимтаси галвирсимоон суякдан ўтиб, уни ҳид билиш пиёзчаси билан туташтиради. Ҳужайра марказидан периферияга қараб йўналган ўсимта шаклан таёқчасимоон бўлиб, диаметри 1 мк атрофида, узунлиги 20 мк дан 90 мк гача келади. Ўша таёқча ҳид билиш эпителийси юзасидан сал туртиб чиқиб туради ва диаметри 2 мк чамаси келадиган бўртма билан тугайди, бу бўртмада 9—16 та жуда ингичка тузилма (диаметри 0,1—0,2 мк келадиган кнприкчалар) симметрик равишда жойлашган. Ипчалар

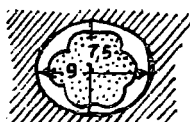
узунлиги 100—200 мк бўлиб, эпителий юзасига параллел равишда ўрнашган. Киприкчаларнинг умумий юзаси 600 см² атрофида, шунга кўра ҳидли моддалар молекулаларининг рецептор юза билан тақалиши учун катта имкониятлар вужудга келади. Де Врис ва Стювернинг ҳисобларига қараганда ҳар бир нерв охирига ҳидли модданинг камида 8 та молекуласи таъсир этгандагина унда импульс пайдо бўлиши мумкин. Агар бир йўла камида 40 та нерв охири қўзғаладиган бўлса, ана шу ҳолдагина ҳид сезгиси юзага кела олади. Ҳид сезгиларининг келиб чиқиш механизмини тушунтириб берадиган талайгина назариялар бор, лекин ҳозирги вақтда Эймурнинг ҳид тўғрисидаги стереохимиявий назарияси ҳаммадан кўра кўпроқ тарқалган.

Ҳидларнинг стереохимиявий назарияси

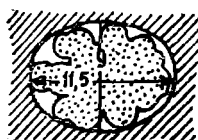
Ҳидни идрок этишнинг стереохимиявий назарияси молекулаларнинг ҳид пайдо қилувчи хоссалари уларнинг стереохимиявий тузилишига боғлиқ деб ҳисоблайди. Ҳидли модданинг хоссалари молекуланинг тузилиши ва молекуляр огирлигига боғлиқдир. Ҳидли модда молекуласи ўз шакли жиҳатидан рецептор ҳужайра тузилишидаги чуқурчага расо мос келадиган бўлса, ўша молекула бояги чуқурчага тушганда ҳид билиш ҳужайраси мембранасининг кутбсизланиб қолишига сабаб бўлади. Демак, ҳиди бир хил моддалар шакли жиҳатидан бир хил молекулаларга эга бўлиши керак. Эймур ана шу қоидага асосланиб, бир талай органик бирикмаларнинг ҳидини текшириб кўрди. Қўлга киритилган маълумотлар моддалар ҳидини системага солишга ва етти асосий ёки бирламчи ҳид камфара ҳиди, аччиқ (ёки ачиштирадиган) ҳид, ялпиз, мушк, гул, эфир ҳиди ва чирик ҳид борлигини аниқлашга имкон берди. Оптик изомерлар ҳидларининг бир-бирига ўхшаш бўлиши ҳидни идрок этиш процесси асосан ҳидли моддалар молекулаларининг химиявий таркибига боғлиқ бўлмасдан, балки уларнинг шакли билан катта-кичиклигига боғлиқ эканлигини кўрсатади (51-расм).

51-расмда рецептор ҳужайралардаги чуқурчаларнинг шакли ва ҳидли моддалар молекулаларининг шу чуқурчаларга мос келадиган стереохимиявий тузилиши тасвирланган. Бу назария ҳидли моддалардаги водородни метил группасига алмаштириш йўли билан ўтказилган текширишларда тажриба йўли билан тасдиқланган. Айни вақтда молекула шакли ўзгартириш натижасида ҳид ҳам ўзгариб қолади.

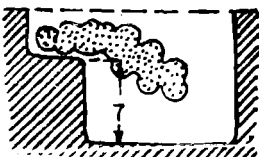
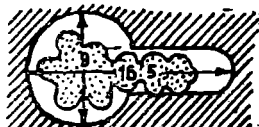
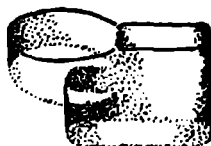
Камфара ҳиди



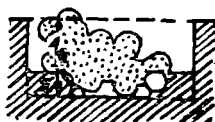
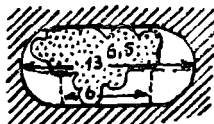
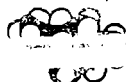
Мушк ҳиди



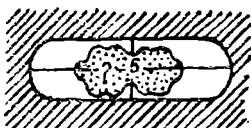
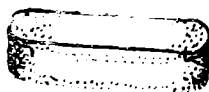
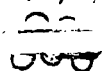
Гул ҳиди



Ялғиз ҳиди



Эфир ҳиди



Аччиқ ҳид



Ҷирик ҳид



51-расм. Етита асосий ҳид молекулалари ва улар учун рецептор ҳужайралардаги катакчаларнинг тузилиши.

Сут эмизувчи ҳайвонларда таъм билиш пиёзчаларининг кўпчилиги тил юзасида жойлашган. Одамда таъм билиш пиёзчалари, бундан ташқари, ҳиқилдоқнинг орқа деворида, юмшоқ танглай, бодомча безлари ва эпиглоттисда (ҳиқилдоқ қопқоғи) бўлади. Тилдаги таъм билиш пиёзчалари асосан новсимон, қўзиқоринсимон ва баргсимон сўргичларда туради ва таъм билиш тешиклари деган тузилма ёрдамида шиллиқ парда юзаси билан туташади.

Қаламушларда қўзиқоринсимон сўргичнинг учиде жойлашган таъм билиш пиёзчалари 10—15 та таъм билиш ҳужайраларидан иборатдир, буларда диаметри 0,2 мк ва узунлиги 4 мк атрофида келадиган микроворсинкалар бўлади. Таъм билиш ҳужайраларининг микроворсинкалари таъм билиш тешиклари орқали тил шиллиқ пардаси юзасини қоплаб турадиган сувсимон муҳитга чиқади. Таъм билиш ҳужайралари таяпч ҳужайралар билан бир-биридан ажралиб туради.

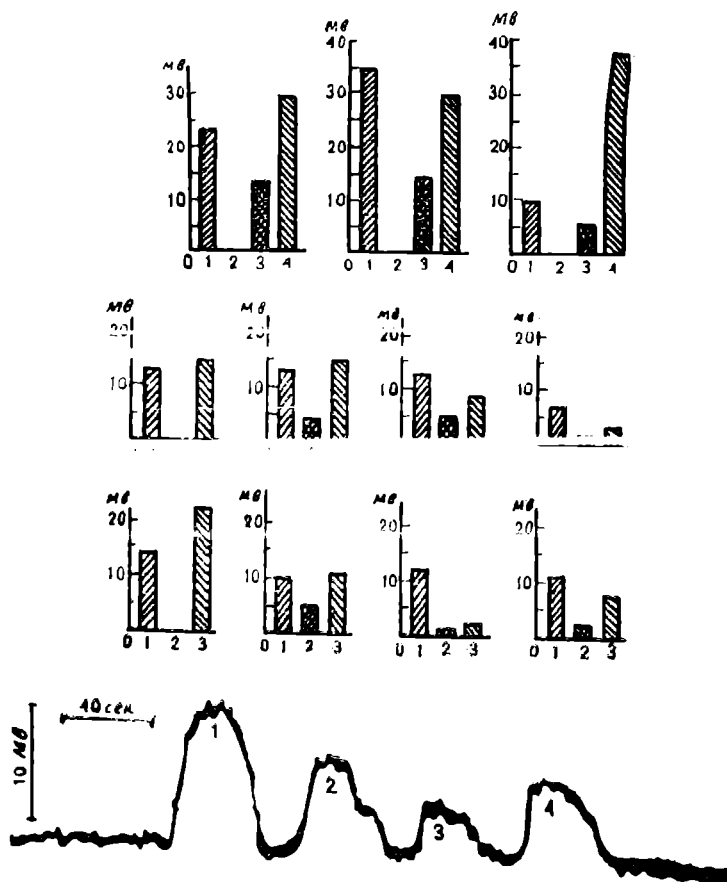
Битта нерв толаси одатда бир нечта ҳужайрани иннервациялайди ва шу билан бир вақтда бир нечта синапслар ёрдамида битта ҳужайра билан туташиши мумкин. Таъм билиш пиёзчаларидаги ҳужайраларнинг митотик бўлинишини гистологик текширишга асосланиб, таъм билиш ҳужайралари доимо янгидан пайдо бўлиб ва ўлиб туради, деб ҳисоблаш мумкин. Шу муносабат билан таъм биладиган нерв толаларининг охирлари сурилиб туради деб бемалол тахмин қилса бўлади.

Таъм билиш ҳужайрасига киритилган жуда ингичка микроэлектрод ёрдами билан потенциал ўзгаришларини қайд қилиш мумкин. Жумладан, қаламушларда турли таъм таъсиротларига нисбатан ҳар хил реакция юзага чиқиши аниқланган (52-расм). Битта ҳужайранинг ўзи ширин, шўр, нордон таъм таъсиротларига реакция кўрсатиши мумкин, шу билан бирга бошқа ҳужайралар фақат битта ёки иккита маълум моддага кўпроқ сезгир бўлади, холос. Таъм биладиган турли ҳужайраларнинг битта модданинг ўзига сезгирлик даражаси ҳам ўзгариб туради. Битта нервдан бир нечта таъм билиш ҳужайраларига толалар келади. Турли таъсиротлар таъсир этгандагина мана шу алоқа каналидан ахборот узатиш мумкин. Таъм билиш рецепторининг жавоб реакцияси модданинг ҳужайрага ўтишига алоқадор бўлмаслиги мумкин, чунки бу процесснинг латент даври жуда қисқа, атиги 50 мсек. Бундан ташқари, таъм

билиш рецепторлари концентрацияси кенг доирада ўзгарадиган жуда хилма-хил химиявий бирикмалардан таъсирланиши мумкин (53-расм).

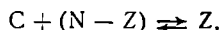
Мазали моддалар рецептор ҳужайраларга уларнинг ворсинкалари соҳасида таъсир кўрсатади.

Таъм билиш сезгисининг келиб чиқиш механизми тўғрисида талайгина тахминлар баён этилган. Л. Бейдлер таклиф этган назарияга мувофиқ таъм билиш рецепторининг ҳужайра юзаси полиэлектрولит бўлиб, унда бир талай ён занжирлари зарядланган молекулалар — актив



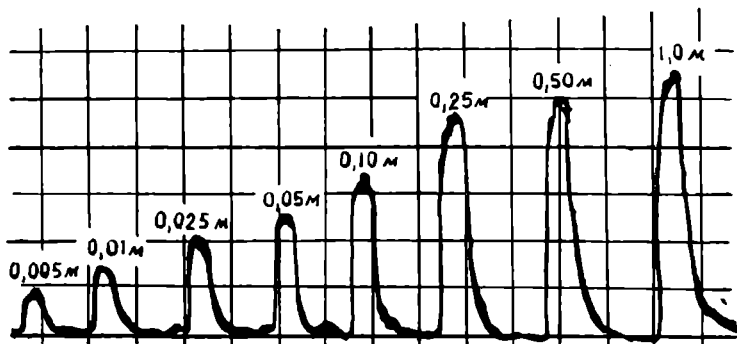
52-расм. Стандарт таъсиротлар таъсир этганда каламушларнинг таъм билиш нуқталаридаги ҳужайраларнинг электр активлиги (Бейдлер асарида).

марказлар бор. Мазали моддалар билан актив марказлар ўртасидаги ўзаро таъсир мономолекуляр реакция бўлиб, қуйидаги схемага мувофиқ рўй беради:



бу ерда C — таъсирот концентрацияси; N — рецептордаги актив марказларнинг умумий сони; Z — таъсирот концентрацияси C га тенг бўлганда боғланган марказлар сони.

Мувозанат константаси ($K = \frac{1}{C} \cdot \frac{Z}{(N-Z)}$) боғланган актив



53-расм. Қаламуш тили ҳар хил концентрациядаги NaCl эригмаси билан ювилганда chorda tympani-да кўриладиган йиғинди электр активлиги.

марказларнинг боғланмаган марказлар сонига нисбатига тенг бўлиб, маза берадиган таъсирот концентрациясига тескари пропорционалдир. Таъсиротнинг қайси концентрациясида актив марказларнинг ҳаммаси банд бўлган бўлса, шу концентрацияда мазага нисбатан максимал реакция рўёбга чиқади. Барча марказлар (N) банд бўлганда юзага чиқадиган максимал реакция $R_{\text{макс}}$ билан Z марказлар банд бўлганда юзага чиқадиган реакция R ўртасидаги нисбат

$$\frac{N}{Z} = \frac{R_{\text{макс}}}{R}, \text{ ёки } \frac{1}{R} = \frac{N}{Z \cdot R_{\text{макс}}} \text{ га тенг.}$$

Мувозанат константаси K ни $R_{\text{макс}}$ га кўпайтирсак:

$$K \cdot R_{\text{макс}} = \frac{1}{C} \cdot \frac{Z}{N-Z} \cdot R_{\text{макс}} \text{ бўлади}$$

Бу тенгламадан:

$$\frac{1}{K \cdot R_{\text{макс}}} = \frac{C(N-Z)}{Z \cdot R_{\text{макс}}} = C \left(\frac{N}{Z} - 1 \right) \cdot \frac{1}{R_{\text{макс}}} \text{ ни ҳосил қиламиз.}$$

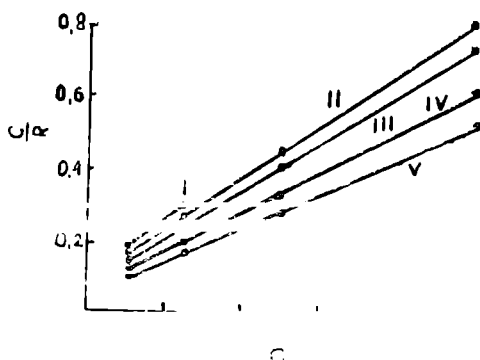
$\frac{N}{Z}$ ни $\frac{R_{\max}}{R}$ га алмаштириб:

$$\frac{1}{K \cdot R_{\max}} C = \left(\frac{R_{\max}}{R} - 1 \right) \frac{1}{R_{\max}} \text{ ёки } \frac{1}{K R_{\max}} = \frac{C}{R} - \frac{1}{R_{\max}}$$

Бундан асосий маза тенгламасини келтириб чиқарамиз:

$$\frac{C}{R} = \frac{C}{R_{\max}} + \frac{1}{K R_{\max}}$$

$\frac{C}{R}$ нинг C га боғлиқлиги график йўл билан тасвирландиган бўлса, тўғри чизик келиб чиқади (54-расм). Тажриба маълумотлари мана шу боғланишга мос келади. Тажриба маълумотларига асосланиб кўрилган графикдан таъсиротнинг рецепторга печоғли яқинлигини характерлайдиган мувозанат константасини ҳисоблаб чиқарса бўлади.



54-расм. Таъм билиш рецепторлари йиғинлиги реакциясининг таъсирот моляр концентрациясига боғлиқлиги (изоҳи текстда).

Таъм билиш рецепторларининг шўр таъсиротларга жавобан кўрсатадиган реакциясининг катталиги температура 10° га (20 дан 30° гача) кўтарилганда ўзгармайди. Бу кўзатувлар таъмнинг ферментларга алоқадор бўлмасдан, балки физик ҳодисаларга (таъсиротнинг рецептор юзасига адсорбцияланишига) боғлиқ эканлигини тасдиқлайди.

Термодинамик ҳисоблар ионларнинг рецептор юзасига адсорбцияланишига боғлиқ бўлган шу процесснинг ё гидратацион сув миқдорининг камайишига ёки рецептор молекуллар шартининг арзимас даражада ўзгаришига алоқадор эканлигини кўрсатади. Тузли таъсиротлар билан қўйилган тажрибаларга асосланиб ишлаб чиқилган шу назария билан бошқа бирламчи мазали моддалардан таъсирланиш

механизмини ҳам тушунтириб берса бўлади — ҳамма ҳолларда ҳам мономолекуляр реакция кузатилади. Мана шу мономолекуляр реакцияларни белгилаб берадиган боғланиш кучлари жуда кичик бўлганлигидан рецептор юзасида молекулалар жойлашувининг салгина ўзгариши ҳам мазкур таъсиротга жавобан юзага келадиган реакция характерининг кескин ўзгариб қолишига сабаб бўлади. Таъм билиш ҳужайраларининг сезгирлик даражаси жиҳатидан ва бирламчи маъза берадиган тўртта таъсиротга кўрсатадиган жавоб реакциялари жиҳатидан бир-биридан фарқ қилиши ҳам аъа шунга боғлиқ.

Ўз-ўзини текшириш учун саволлар

1. Периферик ҳид билиш анализаторининг тузилиши.
 2. Ҳиднинг стереохимиявий назарияси.
 3. Таъм билиш механизми тўғрисидаги замонавий тушунча.
-

Кириш	3
I ҚИСМ. УМУМИЙ БИОФИЗИКА ЭЛЕМЕНТЛАРИ	
<i>1-боб</i>	
Квант биофизикаси элементлари	9
<i>2-боб</i>	
Биологик процесслардаги химиявий реакциялар кинетикаси	30
<i>3-боб</i>	
Биологик процесслардаги физик процесслар	54
II ҚИСМ. ҲУЖАЙРА БИОФИЗИКАСИ	
<i>1-боб</i>	
Ҳужайраларнинг ўтказувчанлиги	86
<i>2-боб</i>	
Биологик системаларнинг электр ўтказувчанлиги	111
<i>3-боб</i>	
Биоэлектрик потенциаллар	122
III ҚИСМ. ХУСУСИЙ БИОФИЗИКА ЭЛЕМЕНТЛАРИ	
<i>1-боб</i>	
Қон айланиш биофизикаси тўғрисида баъзи тушунчалар	145
<i>2-боб</i>	
Ташқи нафас биофизикаси тўғрисида баъзи тушунчалар	156
<i>3-боб</i>	
Мускуллар биофизикаси	160
<i>4-боб</i>	
Сезги органлари биофизикаси элементлари	172