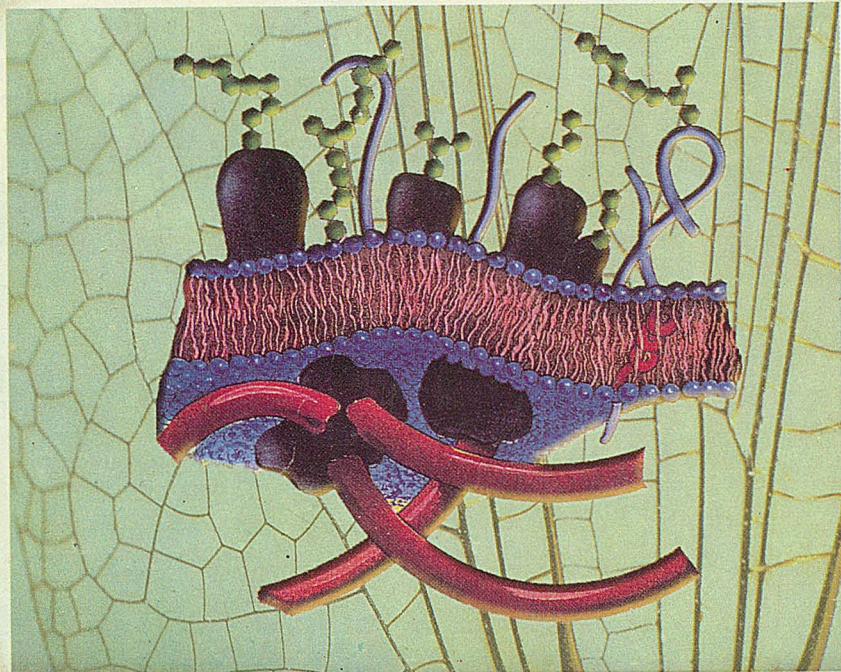


Ք-86

Ա. ԹՈՋՈՒՆՅԱՆ

# ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ԹԱՂԱՆԹՆԵՐ



57(07)  
Թ-86

Ա. ԹՈՂՈՒՆՅԱՆ

Մեկնարկ  
զեկույցի ներդրումի  
Շահանջային  
Կրթության գիտություն  
08.11.01  
Կրթության հիշատակ

ԿԵՆՍԱԲԱՆՆԱԿԱՆ ԹԱՂԱՆԹՆԵՐ



1002 ԳՊԻՊԲԳ

57(07)

Հասարակած է  
ՀՀ կրթության և գիտության նախարարության կողմից  
որպես բուհական ուսումնական շեռնարկ

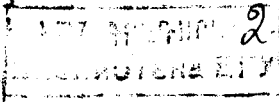
**Խմբագիր՝** կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր,  
ՀՀ ԳԱԱ ակադեմիկոս **Սպարտակ ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ**

**Գրավորում՝** կենսաբանական գիտությունների դոկտոր, պրոֆեսոր,  
ՀՀ ԳԱԱ ակադեմիկոս **Կոնստանդին ՂԱՐՍՅԱՆՅԱՆ**

Երաշխավորված է Երևանի պետական համալսարանի կենսաբանության  
ֆակուլտետի խորհրդի կողմից

ՀՏԳ 57 (07)  
ԳՄԴ 28.0 ց 73  
Թ 867

186358



2502997397

- Թ 867 Ա. Թռչունյան: *Կենսաբանական թաղանթներ*: Բուհական ուսումնական ձեռնարկ: Երևան, Ջանգալ-97, 2001, 176 էջ:  
 А. Трчунян. *Биологические мембраны*. Учебное пособие для вузов. Ереван, Зангак-97, 2001, 176 с.  
 А. Trchounian. *Biological Membranes*. Hand-book for students. Yerevan, Zangak-97, 2001, 176 p.

Սա հայերեն առաջին բուհական ուսումնական ձեռնարկն է՝ նվիրված թաղանթների կենսաբանության հիմնահարցերին: Գրքում նկարագրվում են կենսաբանական թաղանթների բազմազանությունը ու նրանց քիմիական կազմը, ներկայացվում են թաղանթային լիպիդների ու սպիտակուցների առանձնահատկությունները, վերլուծվում են նրանց կառուցվածքային կազմակերպումը և հիմնական ֆունկցիաները: Նշվում են թաղանթային գործընթացների կարգավորման ուղիներն ու տարբեր հիվանդությունների հիմքում ընկած թաղանթների խախտումները:

Այն ուղղված է կենսաբանության, կենսաֆիզիկայի և կենսաքիմիայի մասնագիտությունների ուսանողներին: Գիրքն օգտակար կարող է լինել նաև ֆիզիկայի, քիմիայի, բժշկական, գյուղատնտեսական և մանկավարժական տարբեր մասնագիտությունների ուսանողների, ինչպես նաև ասպիրանտների, գիտաշխատողների ու բոլոր նրանց համար, ովքեր հետաքրքրվում են ժամանակակից կենսաբանությամբ:

Թ 1901000000  
0003(01)2001

ԳՄԴ 28.0 ց 73

ISBN 99930-2-055-9

© «Ջանգալ-97», 2001  
© Թռչունյան Ա., 2001

57 (1)  
Բ-86

Ա Ր Մ Ե Ն  
Թ Ռ Չ ՈՒ Ն Ց Ա Ն

Կ Ե Ն Ս Ա Բ Ա Ն Ա Կ Ա Ն  
Թ Ա Ղ Ա Ն Թ Ն Ե Ր

Մասունակաճեղճարկ

բարձրագույն մասունակաճեղճարկի հաստատությունների  
ուսանողների համար

Չանգակ-97

ԵՐԵՎԱՆ - 2001



# ԲՈՎԱՆԴԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

## Նախաբան 6

### **Գլուխ 1: Կենսաբանական բաղաձայնությունը և դասակարգումը 8**

- 1.1: Պլազմային թաղանթ 8
- 1.2: Բակտերիաների թաղանթների առանձնահատկությունները 10
  - Բջջապատ և այլ արտաթաղանթային կառույցներ 11
- 1.3: Բուսական, սնկային ու կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթների առանձնահատկությունները 14
- 1.4: Միջբջջային կոնտակտներ 16
- 1.5: Կորիզաթաղանթ և ներբջջային օրգանոիդների թաղանթներ 19
- 1.6: Կենսաթաղանթների դասակարգումը 24

### *Առաջադրանքներ ու խնդիրներ 25*

### **Գլուխ 2: Կենսաբանական բաղաձայնների քիմիական կազմը և նրանց կազմակերպումը 27**

- 2.1: Կենսաթաղանթների հիմնական բաղադրամասերը և դրանց դերը 27
- 2.2: Թաղանթային լիպիդներ՝
  - Լիպիդները թաղանթներում 29
  - Լիպիդների կառուցվածքը 33
  - Լիպիդների պերօքսիդային օքսիդացումը 34
- 2.3: Արիեստական լիպիդային կառույցներ 35
  - Լիպիդների ինքնակազմակերպումը՝ միաշերտեր, լիպոսոմներ, երկշերտեր 35

- Փուլային անցումները և մոլեկուլների շարժունակությունը լիպիդային կառույցներում 39
- Լիպիդային երկշերտի առաձգականությունը 44
- Լիպիդային երկշերտն էլեկտրական դաշտում 45
- Լիպիդային կառույցների մակերևութային լիցքը 46
- Լիպիդային կառույցների մոլիֆիկացումն ու թաղանթների վերակառուցումը 49

### **2.4: Թաղանթային սպիտակուցներ 50**

- Սպիտակուցները թաղանթներում 50
- Թաղանթային սպիտակուցների ընդհանուր բնութագիրը 54
- Թաղանթային սպիտակուցների ակտիվության կախվածությունը լիպիդների շրջապատից 56
- 2.5: Կենսաթաղանթների կառուցվածքային հատկանիշներ 57
  - Հեղուկա-խճանկարային մոդելը 58
- 2.6: Կենսաթաղանթների կազմավորումը 61

### *Առաջադրանքներ ու խնդիրներ 64*

### **Գլուխ 3: Նյութերի տեղափոխումը (տրանսպորտը) կենսաբանական թաղանթներով 67**

- 3.1: Տեղափոխման գործընթացների ընդհանուր բնութագիրը և նրանց ուսումնասիրման եղանակները 67

|  |           |
|--|-----------|
| <b>3.2: Նյութերի պասիվ տեղափոխում</b>  | <b>72</b> |
| Հասարակ դիֆուզիա և էլեկտրաձնուլություն | 72        |
| Ջրի տեղափոխումը                        | 76        |
| Հեշտացված կամ միջնորդված դիֆուզիա      | 78        |
| Իոնաֆորներ                             | 80        |

**3.3: Իոնական անցքուղիներ ու գործողության պոտենցիալի առաջացում**

|   |    |
|---|----|
| Իոնական անցքուղու մոդելը և աշխատանքը          | 83 |
| Բնական ու արհեստական անցքուղիներ թաղանթներում | 87 |
| Գործողության պոտենցիալի առաջացում             | 93 |

**3.4: Նյութերի ակտիվ տեղափոխում**

|                           |     |
|---------------------------|-----|
| Առաջնային տեղափոխիչներ    | 95  |
| Նատրիում-կալիումական պոմպ | 98  |
| Կալցիումական պոմպեր       | 102 |
| Կալիումական պոմպ          | 104 |
| Պրոտոնային պոմպեր         | 105 |
| Երկրորդային տեղափոխիչներ  | 113 |

Ուղղորդված տեղափոխիչներ 116

**3.5: Ցիտոզ ու թաղանթների միաձուլում**

|                           |     |
|---------------------------|-----|
| Առաջադրանքներ ու խնդիրներ | 119 |
|---------------------------|-----|

**Գլուխ 4: Էներգիայի շահութիրոջությունը կենսաբանական թաղանթներում**

**122**

**4.1: Էներգետիկական զուգորդում: Էներգետիկական զուգորդման քեմիոսմոսային տեսություն**

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| Նատրիումական էներգետիկա | 129 |
|-------------------------|-----|

**4.2: Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներ**

|  |     |
|--|-----|
| Էլեկտրոնների տեղափոխիչներ թաղանթներում | 129 |
| Էլեկտրոնների տեղափոխման                |     |

**շղթաները միտոքոնդրիումներում**

**132**

Էլեկտրոնների տեղափոխման առանձնահատկությունները բակտերիաներում ու ֆոտոսինթեզի ժամանակ

**136**

Օքսիդավերականգնողական փոխարկումներն էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում ու օքսիդավերականգնողական պոտենցիալներ

**138**

**4.3: ԱԵՖ-ի սինթեզի մեխանիզմը**

**141**

**4.4: Էներգետիկական զուգորդման այլընտրանքային վարկածներ**

**143**

**Առաջադրանքներ ու խնդիրներ**

**145**

**Գլուխ 5: Տեղեկատվության ընկալումը կենսաբանական թաղանթներում**

**148**

**5.1: Էլեկտրական ազդակները կենսաթաղանթներում**

**148**

Նյարդային ազդակն ու նրա տարածումը

**148**

Էլեկտրական ազդակի փոխանցումը բջջի ներսում

**152**

**5.2: Քիմիական ազդանշանների ընկալումը կենսաթաղանթներում**

**153**

Քեմիլըկալումը բակտերիաներում

**155**

Նյարդամիջնորդանյութերի ընկալումը

**156**

Հորմոնների ընկալումը

**158**

Հակազենների ընկալումն ու իմուն պատասխաններ

**161**

**Առաջադրանքներ ու խնդիրներ**

**164**

**Առաջադրանքների ու խնդիրների պատասխաններ**

**166**

**Երաշխավորվող գրականություն**

**168**

**Տերմինների ուղեցույց**

**170**



«Հորա՛ցիւ: Աշխարհում շատ բան կա,  
որ ձեր փիլիսոփայությունը երազում էլ  
չի տեսել»:

(Վիլյամ Շեքսպիր)

**Կենդանի բջիջները սահմանափակող ու ներբջջային օրգանոիդներից շարերը կազմավորող կենսաբանական քաղանքները (մենբրանները) շար գարնանալի, երկու-երեք մոլեկուլի հասարակությամբ, շար ամուր, կայուն ու ճկուն և միևնույն ժամանակ շար մեծ ընդհանուր մակերեսով ու առավել կարևոր գործառական ակտիվությամբ օժտված կառույցներ են:**

Կենսաբանության ու բնագիտության այլ բնագավառների, ինչպես նաև բժշկագիտության և գյուղատնտեսության մասնագետների ուշադրությունն ու հետաքրքրությունը կենսաբանական քաղանքների նկատմամբ տարեցտարի ավելի է մեծանում: Եվ դա հասկանալի է, քանի որ կենսաքաղանքների ուսումնասիրման հետ են կապվում կենսաբանության ու բժշկագիտության վերջին տարիների շատ նվաճումները: Պարզ են դառնում ոչ միայն բջիջների կենսագործունեության ու դրա կարգավորման սկզբունքներն ու ճանապարհները, այլև քաղցկեղի, աթերոսկլերոզի ու շատ այլ հիվանդությունների պատճառները: Բացվում է մի նոր, զարմանահրաշ աշխարհ:

Կենսաքաղանքների կառուցվածքի և ֆունկցիաների ուսումնասիրումը վերջին տարիներին ընթանում է ճշգրիտ սարքավորումների օգնությամբ և ֆիզիկաքիմիական ու մոլեկուլակենսաբանական նորագույն մեթոդների կիրառմամբ, որը հանգեցրել է կենսաքաղանքների մասին բազմաբնույթ տեղեկությունների կուտակմանը: Անհրաժեշտ է դարձել դրանց վերլուծումն ու համակարգումը, որն արդեն իսկ 1980 թ-ին նշանավորեց կենսաբանության նոր բաժնի՝ **քաղանքային կենսաբանության** կամ **կենսաքաղանքաբանության** ստեղծումը, մի շարք դասագրքերի ու մենագրությունների, ինչպես նաև գիտական հանդեսների հրատարակումը: Չնայած դրան՝ բավականին դժվար և մասամբ բարդ է կենսաքաղանքների կազմակերպման ու գործառության հիմնական սկզբունքների պատկերացումը:

Այս ուսումնական ձեռնարկում փորձ է արվել ամփոփել ու ներկայացնել կենսաքաղանքների մասին այն գիտելիքները, որոնք պարտադիր են կենսաբանության, կենսաֆիզիկայի և կենսաքիմիայի, ինչպես նաև բժշկական, գյուղատնտեսական ու մանկավարժական տարբեր մասնագիտությունների ուսանողների համար և ընդգրկվում են տարբեր դասընթացներում: Այն պիտանի է նաև ասպիրանտներին ու գիտաշխատողներին:

Գրքի հիմքում ընկած են հեղինակի կողմից Երևանի պետական համալսարանում, ինչպես նաև արտասահմանյան մի շարք առաջատար համալսարաններում կարդացված դասախոսություններն ու անցկացվող սեմինարները, որոնց ընթացքում պարզաբանվել են կենսաբանական ու հարակից այլ առարկաներից ստացված գիտելիքների շրջանակում նյութի խորության ու մատչելիության, ներկայացման ձևի ու բովանդակության, հիմնահարցերի մեկնաբանման, առաջադրանքների կատարման և խնդիրների լուծման հարցերը: Բերված խնդիրներում առաջարկվում են կոնկրետ փաստերի հիման վրա կատարել վերլուծություններ, որոնք լրացնում են նյութը:

Գրքում հաջորդաբար ներկայացված են կենսաթաղանթների բազմազանություն, նրանց կազմության ու կազմակերպման հիմնահարցերը, տրվում են տեղեկություններ թաղանթային լիպիդների ու սպիտակուցների, նրանց փոխազդեցության մասին, վերլուծվում նյութերի տեղափոխման, էներգիայի փոխակերպման, տեղեկատվության ընկալման ու այլ գործընթացներ: Ուշադրություն է դարձված բակտերիաների, սնկային, բուսական ու կենդանական բջիջների կենսաթաղանթների կառուցվածքագործառական առանձնահատկություններին: Առանձնակի նշվում են վերջին տարիների նվաճումները, Հայաստանի և արտասահմանի հայազգի գիտնականների ավանդը կենսաթաղանթների ուսումնասիրման ասպարեզում:

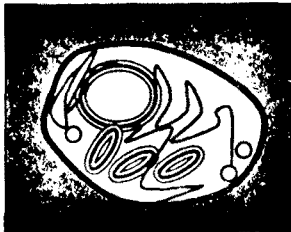
Որպես ուսումնական ձեռնարկ՝ գիրքը չի ձգտում մասնավոր հարցերի առարկայական ներկայացմանը:

Հեղինակն երախտապարտ է ֆիզմաթ. գիտ. դոկտոր Վ. Առաքելյանին, կենս. գիտ. դոկտոր, պրոֆ. Է. Գևորգյանին, կենս. գիտ. դոկտոր, պրոֆ. Ա. Չաքարյանին, կենս. գիտ. դոկտոր, պրոֆ. Ս. Մինասյանին, կենս. գիտ. դոկտոր, պրոֆ. Գ. Փանոսյանին, կենս. գիտ. թեկն., դոց. Ս. Դոնյանին, կենս. գիտ. թեկն., դոց. Բ. Մինոնյանին, ովքեր հատկացրել են ժամանակ գիրքն ամբողջությամբ կամ նրա առանձին գլուխները կարդալու, դիտողություններ և առաջարկություններ անելու համար:

Ձեռնարկի՝ ստեղծմանը նպաստել է Երևանի պետական համալսարանի կենսաբանական ֆակուլտետի կենսաֆիզիկայի ամբիոնում հեղինակի ղեկավարած խմբի աշխատակիցների աջակցությունը:

Հեղինակը շնորհակալ կլինի դիտողությունների և առաջարկությունների համար, որոնք հաշվի կառնվեն գրքի հետագա մշակման ժամանակ:





# Կենսաբանական թաղանթների բազմազանությունը և դասակարգումը

|  |    |
|--|----|
| 1.1: Պլազմային թաղանթ  | 8  |
| 1.2: Բակտերիաների թաղանթների առանձնահատկությունները                                      | 10 |
| Բջջապատ ու այլ արտաթաղանթային կառույցներ   | 11 |
| 1.3: Բուսական, սնկային և կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթների առանձնահատկությունները | 14 |
| 1.4: Միջբջջային կոնտակտներ   | 16 |
| 1.5: Կորիզաթաղանթ և ներբջջային օրգանոիդների թաղանթներ                                    | 18 |
| 1.6: Կենսաթաղանթների դասակարգումը  | 24 |

## 1.1: Պլազմային թաղանթ

Արտաքին շրջապատից ցանկացած կենդանի բջիջ՝ նախակորիզային՝ պրոկարիոտիկ, կամ կորիզային՝ էուկարիոտիկ, բաժանվում է **բջջային** կամ **պլազմային (պլազմատիկ) թաղանթով** (ճկ. 1.1): Այն կոչվում է նաև **պլազմալեռ**: Պլազմային թաղանթի վնասումը բերում է ներբջջային պարունակության կորստին ու առաջ բերում բջջի մահ:

**Պլազմային թաղանթը բջջի հիմնական բաղադրամասերից է: Առանց պլազմային թաղանթի չկա որևէ կենդանի բջիջ:** Այն, ինչպես և բոլոր կենսաբանական թաղանթները, կազմված է հիմնականում լիպիդներից և սպիտակուցներից:

Պլազմային թաղանթն ունի մոտավորապես 10-12 նմ հաստություն, որը որոշվել է էլեկտրոնային մանրադիտարկման միջոցով (ճկ. 1.1): Ի դեպ, այս մեթոդը բավականին զարգացել է. կախված պրեպարատների պատրաստման եղանակներից (բջիջների ֆիքսում օսմիումի քառաօքսիդի օգնությամբ, նրանց յուրահատուկ ներկում կամ սառեցում ու մասնատում) և մանրադիտարկման ձևերից (տրանսմիսիոն, նեգատիվ ցայտունություն և այլն), հնարավոր է դարձել պարզել ինչպես պլազմային, այնպես էլ այլ կենսաթաղանթների և դրանց արտաքին կառույցների չափսերն ու որոշ կառուցվածքային առանձնահատկությունները: Կարող է որոշվել նաև թաղանթներում առանձին խոշոր սպիտակուցային համալիրների դիրքավորումը:

Առանձնահատուկ է թաղանթի մակերևութների մակերեսի չափազանց մեծ հարաբերությունը նրա ծավալին: Դա շատ կարևոր է թաղանթով նյութերի տեղափոխման գործընթացների արդյունավետության տեսակետից: Թաղանթի մա-

կերևույթը մեծանում է պլիքավոր, ծայքավոր մակերեսի հաշվին՝ տեսանելի էլեկտրոնային մանրալուսանկարներում: Հետաքրքրություն է առաջացնում այն, որ 10 նմ հաստություն ունեցող պլազմային թաղանթն ընդունակ է պահպանելու ցիտոպլազմայի ու արտաքին միջավայրի միջև ջերմաստիճանի 0,01 °C-ի արժեքի տարբերություն կամ էլ թաղանթային պոտենցիալի՝ 150 մՎ-ը գերազանցող մեծություն: Թաղանթի հաստությունը ավելի մեծ միավորներով հաշվարկելու դեպքում դրանք կազմում են վիթխարի մեծություններ՝ 10000 °C կամ 150000 Վ մեկ սմ-ի համար, համապատասխանաբար:



**Նկ. 1.1:** Կիսավոր գրանդրական բակտերիայի *Bacillus cereis*-ի էլեկտրոնային մանրալուսանկարը, որում երևում է պլազմային թաղանթը: Նրա արտաքին կողմում գտնվում է հաստ բջջապատը, ցիտոպլազմայում՝ կորիզային հատվածը (բաց գույնավորված):

Պլազմային թաղանթի արտաքին մակերեսին սփռված է նաև մի նեղ շերտ՝ սովորաբար 10-15 անգուտրեմի հաստությամբ, կազմված գլխավորապես ամֆիպոլիմերից, սպիտակուցներից կամ էլ, օրինակ, որոշ միաբջիջ կենդանիների մոտ՝ խիտինի մոլեկուլներից: Այդ շերտով բջիջներն էապես տարբերվում են միմյանցից:

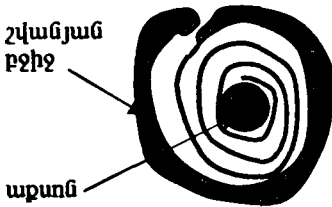
Պլազմային թաղանթն անընդհատ **շարժվում է**, հոսում: Նրա **հալոկոնյուններից** է նաև **մկուռնությունը** (էլաստիկությունը), որի հաշվին կենդանի բջիջն ընդունում է տարբեր ձևեր: Այն դեպքերում, երբ բջիջը պահպանում է իր կայուն ձևը, դա պայմանավորված է լինում պլազմային թաղանթի արտաքին կողմում որոշակի կառույցներով: Կարելի է նշել նաև նրա **անհամասեռությունը** (տարասեռությունը), քանի որ թաղանթի տեղամասերը տարբերվում են միմյանցից տեսքով, մոլեկուլային կառուցվածքով ու քիմիական կազմով:

Պլազմային թաղանթը կատարում է բազմապիսի և շատ կարևոր **ֆունկցիաներ**: Բացի արդեն նշված **մեկուսացնող ֆունկցիայից**, **պլազմային թաղանթն ապահովում է նյութերի, էներգիայի ու տեղեկատվության (ինֆորմացիայի) փոխանակությունը բջջի և արտաքին միջավայրի միջև, կարգավորում է բջջի ջրային հաշվեկշիռն ու դրա հետ կապված նյութերի մուտքը և ելքը, մասնակցում է հանրածանոթ գործընթացին՝ ֆագո- և պինոցիտոզին, ապահովում է բջջի անրությունն ու նպաստում հյուսվածքներում բջիջների միացմանը**: Այդ ֆունկցիաների մասին մանրամասները բերվում են գրքի հաջորդ գլուխներում:

Հետաքրքիր է բջիջների միմյանց ճանաչման երևույթը, որը կախված է նաև պլազմային թաղանթի ու նրա արտաքին կառույցների հատկություններից: Եթե, օրինակ, մանրացնենք գորտի սաղմի տարբեր հյուսվածքները մինչև ազատ բջիջների անջատումն ու հետո խառնենք, ապա միանման բջիջները միավորվում

են սկզբնական հյուսվածքներում ու առաջացնում սաղմին նման կառուցվածքներ:

Տարբեր բջիջներում պլազմային թաղանթը կարող է *մասնագիտանալ* կատարելու որևէ ֆունկցիա թաղանթի հետ առնչվող յուրահատուկ կառույցների հաշվին: Այսպես, օրինակ, աղիքի ծածկույթային հյուսվածքի բջիջներում պլազմային թաղանթն առաջացնում է *մանրասբավիկներ*, որոնց միջով է հիմնականում ընթանում սննդանյութերի կլանումը: Նյարդաբջջի պլազմային թաղանթի շուրջն առաջանում է պարուրավորված, բազմաշերտ կառույցներով *միելինային թաղանթը*, որն ապահովում է նյարդաբջջի հուսալի մեկուսացումն արտաքին միջավայրից ու նրա պլազմային թաղանթով նյարդային ազդակի արագ տարածումը: Միելինային թաղանթն առաջանում է հատուկ, այսպես կոչված շվանյան բջիջներից, որոնք իրենց զարգացման ընթացքում բազմաթիվ օղակներով շրջապատում են նյարդաթելը (նկ. 1.2): Այդ բջիջներից ցիտոպլազման դուրս է մղվում, իսկ թաղանթային կառույցները խիտ դասավորվում են՝ առաջացնելով բազմաշերտ կառույց:



Նկ. 1.2 Միելինային թաղանթի գծապատկերը նյարդաթելի շուրջը:

Այն պարունակում է մեծ քանակությամբ տարբեր լիպիդներ, որոնք ապահովում են թաղանթի առավելագույն մեկուսացնող հատկությունը:

## 1.2. Բակտերիաների թաղանթների առանձնահատկությունները

Բակտերիաների պլազմային թաղանթի առանձնահատկություններից անհրաժեշտ է նշել նրա պարկանման *ներփքումները*, որտեղ կենտրոնացած են նյութափոխանակային կարևոր գործընթացները, օրինակ՝ շնչառությունը կամ ֆոտոսինթեզը կատալիզող ֆերմենտներ: Այդպիսի ներփքումները հատկապես շատ են ֆոտոտրոֆ ծիրանագույն բակտերիաներում, որոնք զրեթե ամբողջությամբ «լցնում են» բջջի ծավալը: Նրանց մի մասն անջատվում է պլազմային թաղանթից և առաջացնում բշտիկներ, որոնք նախկինում կոչվում էին *քրոմատոֆորներ*: Որոշ բակտերիաների այդպիսի ներփքումներում հայտնաբերվում են գուճակներ (պիգմենտներ) և ԱՆՖ-սինթազներ:

**Բակտերիաների պլազմային թաղանթը հազեցած է սպիրակուցներով, որոնց փեղարաշխումը կախված է բջիջների (կուլտուրայի) փաթիլից, նրանց անեցման պայմաններից:** Կարևորագույն գործընթացներ իրագործելու նպատակով բակտերիայի թաղանթի մակերևույթի հարաբերությունը նրա ծավալին առավել մեծ է: Բակտերիաների թաղանթները տարբերակվում են իրենց *լիպիդային կազմով*, որն օգտագործվում է բակտերիաների դասակարգման համար: Հիշենք, որ ըստ Գրամի ներկման (մանուշակագույն յուղի ու սաֆրանինի միջոցով)

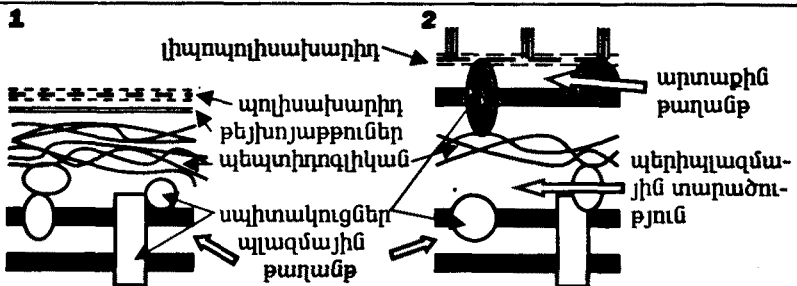
բակտերիաները բաժանվում են գրամդրական ու գրամբացասական խմբերի: Գրամդրական բակտերիաների պլազմային թաղանթում պարունակվում են ավելի շատ լիպիդներ, քան գրամբացասականների թաղանթում: Տարբեր բակտերիաների լիպիդային կազմի առանձնահատկությունները դիտարկվում են հաջորդ գլխում:

Գործառական տեսակետից մենահատուկ է թաղանթի միջոցով ներթոշային միջավայրի pH-ի կայունացումը: Դա առավել կարևորվում է, քանի որ բակտերիաներ կարող են հանդիպել թթու և հիմնային միջավայրերում: Առանձնահատուկ է թաղանթի մասնակցությունը նաև ԴՆԹ-ի կրկնապատկմանը:

**Բջջապատ ու այլ արտաթաղանթային կառույցներ:** Բակտերիաների թաղանթների առանձնահատկություններից է նաև պլազմային թաղանթի արտաքին կողմում գտնվող **բջջապատը**, որը հաճախակի կոչվում է **արտաքին թաղանթ** (նկ. 1.1):

Բջջապատը որոշում է բջջի ձևը՝ գնդաձև, գլանաձև կամ ձողաձև (ցուպիկանման), ծռնոված, պտուտաձև, լախտանման և այլն: Հիպոտոնիկ միջավայրում, որտեղ լուծված մասնիկների կոնցենտրացիան ավելի քիչ է, քան բջջի ներսում, բջջապատը պաշտպանում է նրան ուռչելուց: Բնականաբար, հիպերտոնիկ միջավայրերում ապրող, օրինակ, աղասեր բակտերիաներում բջջապատը զարգացած չէ: Բջջապատը նաև բջիջը պաշտպանում է հակաբիոտիկներից և ունի, ամենայն հավանականությամբ, տարբեր հակածինների (հակազենների) ու ֆագերի ընկալիչներ:

Բջջապատի միջին հաստությունը կազմում է 35-50 նմ, առանձին տեսակների մոտ հասնում մինչև 250 նմ-ի: Բակտերիաների բջջապատում տարբերում են մի քանի շերտ (նկ. 1.3): Հիմնական շերտը կազմում են սպիտակուցներն ու ածխաջրերը, իսկ նրանից դեպի արտաքին միջավայր ուղղված շերտը՝ լիպիդներն ու ածխաջրերը: Բջջապատի ընդհանուր զանգվածը կազմում է բջջի զանգվածի 10-20 %-ը:

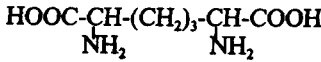


**Նկ. 1.3:** Գրամդրական (1) ու գրամբացասական (2) բակտերիաների բջջապատի գծապատկերը:

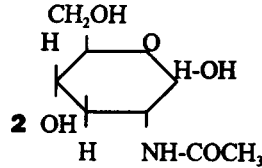
Բջջապատի հիմնական բաղադրամասը **պեպտիդոգլիկանն** է կամ մուրեինը: Դա պրոկարիոտներին (բացի արխե- ու որոշ այլ բակտերիաներից) բնորոշ պոլիմեր է: Վերջինում հաջորդաբար կրկնվում են N-ացետիլգլյուկոզամինի (2-ացետամիդ-2-դեզօքսի-D-գլյուկոզ) (նկ. 1.4) ու N-ացետիլմուրամաթթվի (2-ացետամիդ-2-ամինա-3-օ-(1-կարբօքսիէթիլ)-2-դեզօքսի-D-գլյուկոզ) մնացորդները, որոնք իրար հետ միացած են ամուր  $\beta$  (1 $\rightarrow$ 4) գլիկոզիդային կապերով: N-ացետիլմուրա-

մաքսի մնացորդները կապվում են մի անսովոր պեպտիդի հետ, որը կազմված է ալանինի, գլուտամինաթթվի, լիզինի մնացորդներից: Տարբեր պոլիշաքարային շղթաների N-ացետիլգլյուկոզամինի մնացորդները միմյանց հետ կապվում են հինգ գլիցիններից կազմված պեպտիդային կամրջակների միջոցով:

Յուրահատուկ է երկամինապիմեխինային թթվի (նկ. 1.4) առկայությունը, որը ևս մտնում է մուկոպոլիմերների կազմի մեջ: Նշված նյութերի առկայությամբ է պայմանավորված բակտերիաների զգայունությունը *լիզոցինի* (N-ացետիլմուրամիդազի)



1



2

**Նկ. 1.4.** Երկամինապիմեխինային թթվի (1) ու N-ացետիլգլյուկոզամինի (2) քիմիական կառուցվածքը:

նկատմամբ, որը քայքայում է N-ացետիլգլյուկոզամինի և N-ացետիլմուրամաթթվի միջև կապերը: Ի դեպ, լիզոցինը հայտնաբերվել է դեռևս 1922 թ-ին ամերիկացի մանրէաբան և կենսաքիմիկոս, Նոբելյան մրցանակակիր Ա. Ֆլեմինգի կողմից: Այն պարունակվում է կենդանիների ու մարդու թթում, արցունքում, քթալորձում, կենդանիների ձվի սպիտակուցում, որոշ բակտերիաներում ու բակտերիաֆագերում: Երկամինապիմեխինային թթվի ու ամինաթթուների մնացորդների միջև կապերը ևս քանդվում են մուրտենոպեպտիդազի ազդեցությունից: Նշենք, որ մուկոպոլիմերների առկայությունը բակտերիաների բջջապատում ու դրանց բացակայությունը բուսական և կենդանական բջիջներում օգտագործվում է հիվանդածին բակտերիաների դեմ պայքարում:

**Աղյուսակ թիվ 1.1**  
**Գրամդրական ու գրամբացասական բակտերիաների բջջապատերի համեմատական բնութագիրը**

| Բնութագիր  | Գրամդրական բակտերիա | Գրամբացասական բակտերիա |
|--|---------------------|------------------------|
| Պեպտիդոգլիկանի պարունակությունը՝ բջջապատի չոր զանգվածում, %-ով | 30-70               | 10                     |
| Պեպտիդոգլիկանի ցանցի շերտավորվածությունը՝ շերտերի թվով         | 40                  | 1                      |
| Պեպտիդոգլիկանում լիզինի առկայությունը                          | առկա է              | բացակայում է           |
| Պեպտիդոգլիկանում միջպեպտիդային կամրջակների առկայությունը       | առկա է              | բացակայում են          |
| Թեյխոյաթթուների առկայությունը                                  | առկա են             | բացակայում են          |
| Լիպիդների առկայությունը՝ բջջապատի չոր զանգվածում, %-ով         | չնչին               | մինչև 80               |

Պեպտիդոգլիկանի պոլիմերային շղթայի երկարությունը չի գերազանցում բակտերիայի բջջի շրջագծի մեկ տասներորդ մասին: Նրա շղթաները միասին առաջացնում են բակտերիայի բջիջը շրջապատող ոչ կանոնավոր, բարակ մի

ցանց: Պեպտիդոգլիկանի ցանցը փոխազդում է արտաքին մյուս կառույցների հետ տարբեր ձևով: Աղիքային ցուպիկում (*Escherichia coli*) հայտնաբերվել է մի հիդրոֆոր սպիտակուց, որը կապվում է մի կողմից՝ մուրեխին, իսկ մյուսից՝ լիպիդի հետ:

**Բջջապատում պեպտիդոգլիկանի, քնիտոյաթթուների, լիպիդների ու այլ բաղադրամասերի պարունակությանը գրամդրական ու գրամբացասական բակտերիաները տարբերակվում են միմյանցից** (նկ. 1.3): Ինչպես երևում է թիվ 1.1 աղյուսակից, գրամդրական բակտերիաների բջջապատում պեպտիդոգլիկանը կազմում է նրա չոր զանգվածի մինչև 70 %-ն ու բազմաշերտ է այն դեպքում, ելք գրամբացասականներում՝ 10 %-ն ու միաշերտ է: Թեյխոյաթթուները գլիցերինի կամ այլ սպիրտների տարբեր տեսակի պոլիմերներ են, որոնք կապվում են պեպտիդոգլիկանի հետ: Նրանք հանդիպում են գրամդրական բակտերիաներում՝ առանձին դեպքերում կազմելով բջջապատի չոր զանգվածի կեսը: Լիպիդներն ու սպիտակուցները շատ են գրամբացասական բակտերիաներում՝ կազմելով բջջապատի չոր զանգվածի մինչև 80 %-ը: Բջջապատի լիպոպոլիշաքարները (լիպոպոլիսախաթիղները) շատ բազմազան են իրենց կազմով և օժտված են տոքսիկ ու հակազեն հատկություններով:

Բջջապատի և հատկապես պեպտիդոգլիկանի առանձնահատկություններով է պայմանավորված հակաբիոտիկներից պենիցիլինի ավելի արդյունավետ ներգործությունը գրամդրական ու ստրեպտոմիցինինը՝ գրամբացասական բակտերիաների վրա: Ուստի բակտերիաների դեմ պայքարի շատ դեղամիջոցների ընտրությունը հիմնվում է նրանց դասակարգման վրա: Նշենք, որ որոշ բակտերիաներում պենիցիլինի ազդեցությունից խթանվում է այդ հակաբիոտիկը ճեղքող պենիցիլինազ ֆերմենտը:

Բջջապատի մնացորդներով բակտերիաների բջիջները կոչվում են **L-չևեր** կամ **սֆերոպլասմներ**, իսկ բջջապատից գրեթե ամբողջությամբ զրկված բջիջները՝ **պրոպոպլասմներ**: Նրանք չեն պահպանում բջջապատով որոշվող իրենց ձևն ու, կախված պլազմային թաղանթի հատկություններից ու միջավայրի օսմոսային ճնշումից՝ բջիջները հեշտությամբ տարրալուծվում են:



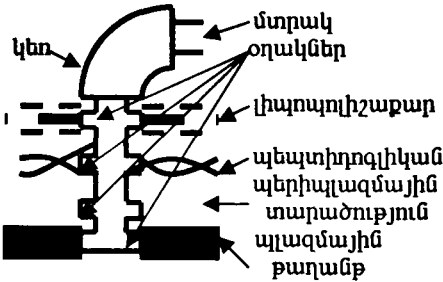
Բջջապատը փոխազդում է պլազմային թաղանթի հետ: Այդ փոխազդեցությամբ ևս տարբերվում են գրամդրական ու գրամբացասական բակտերիաները: Դրանցից առաջիններում բջջապատը հարում է պլազմային թաղանթի որոշակի տեղամասերին՝ առաջացնելով **մեզոսոմներ**: Վերջիններս կայուն չեն, նրանք առաջանում են բջջի կիսումից անմիջապես առաջ: Մեզոսոմները մասնակցում են բջջապատի բաղադրամասերի սինթեզին: Առաջանալով պլազմային թաղանթի հետ քրոմոսոմի հպման տեղում՝ նրանք մասնակցում են նաև քրոմոսոմի բաժանմանը: Գրամբացասական բակտերիաներում երկու՝ արտաքին ու պլազմային թաղանթների միջև առկա է **շուրջպլազմային (պերիպլազմային) պարածություն** (նկ. 1.3), որը որոշակի պայմաններում կազմում է բջջի ծավալի մինչև 20-40 %-ը: Այստեղ հայտնաբերվում են սպիտակուցներ: Դրանցից մի քանիսը կարևոր ֆերմենտներ են՝ հիդրոլազներ, պրոտեազներ, նուկլեազներ և այլն,



կան նաև կապող սպիտակուցներ: Պերիպլազմային տարածության սպիտակուցների միջոցով հնարավոր է պլազմային թաղանթի որոշ համակարգերի կարգավորումը: Արտաթին և պլազմային թաղանթներում կան **ադիեզիվ** (հայերենով՝ հպման, սոսնձման) **պեղամասեր**, որոնցով նրանք փոխազդում են միմյանց հետ: Այդ տեղամասերի թիվը կարող է հասնել 400-ի, իսկ ընդհանուր մակերեսը կազմում է բջջային ամբողջ մակերեսի 5 %-ը:

Բջջապատին բնորոշ է բավականին մեծ չափսերով **ծակուրիների** առկայությունը, որոնցով կարող են անցնել խոշոր՝ մինչև 75 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ունեցող մոլեկուլներ:

Բջջապատում կան նաև հատուկ անցքեր, որոնցով դուրս են գալիս **մարմիններ** ու տարբեր տեսակի այլ կառույցներ: Մտրակները պարուրաձև ոլորված շղթաներ են: Նրանց երկարությունը հասնում է 15 մմ-ի, իսկ տրամագիծը 10-20 նմ է: Մտրակները կազմված են ֆլագելին սպիտակուցից: Ադիբային ցուպիկի մտրակների հիմքում հայտնաբերվել են կեռանման կառուցվածքներ ու հիմնային (բազալ) մարմիններ (նկ. 1.5): Կեռը քիչ հաստ է մտրակից: Բազալ մարմինը նման է աճիվի և ներկայացված է երկու զույգ օղակներով մեկ առանցքի վրա: Այդ առանցքը կեռի շարունակությունն է: Օղակներից լիպոպոլիչաքարայինը և պեպտիդոգլիկանայինը փոխազդում են բջջապատի հետ, երրորդը՝ պլազմային



**Նկ. 1.5:** Ադիբային ցուպիկի պլազմային թաղանթին մտրակի միացման գծապատկերը: Մտրակի բազալ մարմինը կազմված է 4 օղակներից ու ընդհանուր առանցքից:

թաղանթի հետ, և, վերջապես, մեկն էլ գտնվում է պերիպլազմային տարածությունում: Գրամդրական բակտերիաներից բացիլների մտրակների բազալ մարմինը կազմված է միայն երկու օղակներից՝ պերիպլազմային ու պլազմալեմային: Երկու դեպքերում բակտերիայի շարժման համար պատասխանատու են, ըստ Ա. Բերգի, պերիպլազմային ու պլազմալեմային օղակները:

Մի շարք բակտերիաներ շրջապատված են լորձանման **պպպիճով կասսուլով**, որը հայտնաբերվում է բջիջների ներկյան ժամանակ: Նրա առաջացումը կախված է ջերմաստիճանից ու միջավայրի այլ պայմաններից: Կասսուլները պարունակում են բարդ պոլիչաքարներ, գլուտամինաթթվի պեպտիդներ, սպիտակուցներ, ճարպանման նյութեր:

### 1.3: Բուսական, սնկային ու կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթների առանձնահատկությունները

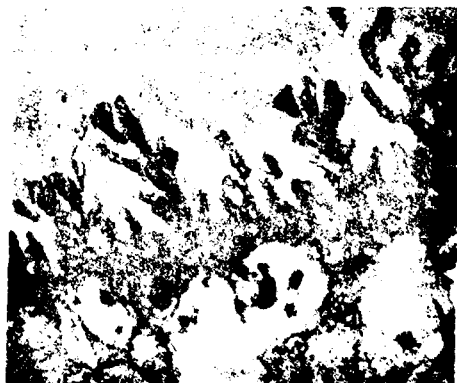
Բուսական, սնկային և կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթը բաղկացած է տարբեր մասնագիտացված հատվածներից: Կենդանիների լյարդի բջիջներում՝ հեպատոցիտներում տարբերում են պլազմային թաղանթի ծայրային (ապիկալ), հիմնակողմնային (բազոլատերալ) ու սինուսիդային հատվածներ, որոնք տարբերվում են կազմով, կառուցվածքով ու ֆունկցիաներով: Դա, ըստ երեւոյթին, պայմանավորված է հյուսվածքում տարբեր բջիջների ու հեղուկների հետ համար: Տարբեր կազմով հատվածներից են կազմված բույսերի սպերմիումների ու կենդանիների սպերմատոզոիդների պլազմային թաղանթները:

Բուսական բջիջների պլազմային թաղանթը պատված է հիմնականում **բջջանյութից (ցելյուլոզից)** կազմված արտաքին թաղանթով՝ **բջջապարով** (նկ. 1.6): Հարկ է նշել, որ ցելյուլոզը կենսոլորտի ամենատարածված օրգանական նյութն է. նրան է բաժին ընկնում օրգանական ածխածնի մոտ 50 %-ը: Ցելյուլոզը պոլիշաքար (պոլիսախարիդ) է, նրա հիմքը կազմում է ցելոբիոզ կրկնակի շաքարը (դիսախարիդը), որում գլյուկոզի երկու մոլեկուլներ միմյանց միացած են  $\beta$  (1 $\rightarrow$ 4) գլիկոզիդային կապով: Այդ կապը դժվարությամբ է ենթարկվում հիդրոլիզի, այն ճեղքվում է խիտ թթուների կողմից: Քանի որ գլյուկոզի մնացորդները գտնվում են մեկ հարթության մեջ, ապա ցելյուլոզի մոլեկուլը ժայպեմածն է: Բջջապատում ցելյուլոզի մոլեկուլները կազմում են զուգահեռ կառույցներ, որոնք տեսանելի են էլեկտրոնային մանրադիտակով: Բացի ցելյուլոզից, բջջապատում կարող են հանդիպել լիզիններ, ոչ ցելյուլոզային բնույթի պոլիշաքարներ, օրինակ՝ պեկտիններ, ագարոզ, ոչ մեծ քանակությամբ սպիտակուցներ, ջուր: Տարբեր բջիջներում բջջապատն ունի տարբեր հաստություն, շերտավորություն ու կարծրություն: Նրան յուրահատուկ են խոշոր ծակոտիները, որոնցով դուրս են գալիս ցիտոպլազմային թելանման գոյացություններ: Բջջապատը թափանցելի է փոքր մոլեկուլների համար:

Սնկային բջիջների բջջապատում հանդիպում են խիտինն ու մանանը, որոնք համապատասխանաբար N-ացետիլգլյուկոզամինի ու մանոզի պոլիմերներ են:



1



2

Նկ. 1.6: Բուսական (1) ու կենդանական (2) բջիջների պլազմային թաղանթի արտաքին կառույցների էլեկտրոնային մանրալուսանկարները (ըստ Շ.-Կ.Ռուլանի և ուրիշների, 1978):

Կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթի արտաքին կողմի կառույցները, որոնք կազմավորում են **գլիկոկալիքսը** (նկ. 1.6), պարունակում են լիպիդների ու սպիտակուցների հետ միացած տարբեր ածխաջրեր: Վերջիններից առանձնահատուկ են գիալուտոնաթթուն ու այլ մուկոպոլիշաքարները: Գիալուտոնաթթուն պոլիմեր է, որում հաջորդաբար կրկնվում են գլյուկուտոնաթթվի և N-ացետիլգլյուկոզամինի մնացորդները: Պլազմային թաղանթը գլիկոկալիքսի հետ միասին առաջացնում է ծալքեր, որոնց միջոցով բջիջները միանում են միմյանց կամ փոխազդում տարբեր հյուսվածքներում: Գլիկոկալիքսին վերագրվում է տեղեկատվական և ընկալչային ֆունկցիա: Գլիկոպրոտեինների շնորհիվ սպերմատոզոիդը ճանաչում է ձվաբջջին: Էրիթրոցիտների թաղանթային սպիտակուցներից մեկին կապված օլիգոշաքարներով են տարբերվում մարդու արյան խմբերը: Օլիգոշաքարները կարևոր դեր են խաղում որպես իմունային ռեակցիաների կարգավորիչներ: Նրանք ազդում են ինտերֆերոնի, լիմֆոտոքսինների ճնշող (սուպրեսորային) գործոնների, ինտերլեյկինների աշխատանքի վրա: Կալցիումի իոններից կախված կադգերին գլիկոպրոտեիդն ապահովում է հյուսվածքներում բջիջների ճանաչումը: Գլիկոկալիքսում կարող են գտնվել նաև առանձին ֆերմենտներ:

Կենդանական բջիջները չունեն բջջապատ, նրանց անհրաժեշտ ամրությունն ապահովում են այսպես կոչված ներքին կմախքի տարրերը՝ միկրոֆիլամենտները, միջանկյալ ֆիլամենտներն ու միկրոխողովակները:

#### 1.4. Միջբջջային կոնտակտներ

Քույսերի ու կենդանիների տարբեր բջիջների միջև առաջացող յուրահատուկ կառույցները՝ **միջբջջային հպումները** (*կոնպակտները*), իրենց ֆունկցիոնալ նշանակությամբ լինում են 3 խմբի՝ **ադհեզիվ, սահմանափակող ու հաղորդող**: Դրանցից առաջիններում դիտվում է, ասենք, տարբեր էպիթելային կամ արգանդավզի հարևան բջիջների պլազմային թաղանթների ու վերջիններիս արտաքին կառույցների պարզ մոտեցում (նկ. 1.7): Թաղանթների միջև 25-30 նմ հեռավորության դեպքում այդպիսի կոնտակտները կոչվում են **դեմաստումներ**: Վերջինների առաջացմանը մասնակցում են սպիտակուցներ: Նրանցից դեպի ցիտոպլազմա ձգվում են հենարանային ֆիբրիլներ: Այս կոնտակտները քանդվում են



1

2

**Նկ. 1.7.** Միջբջջային կոնտակտներ: 1- Ադհեզիվ կոնտակտ մկան սաղմի բջիջների միջև (ըստ Ժ.Կ. Ռոլանի և ուրիշների, 1978): 2- պլազմադեմասմեր բուսական հարևան բջիջների միջև (ըստ Կ.Սվենսոնի ու Պ.Ուեբստերի, 1980):

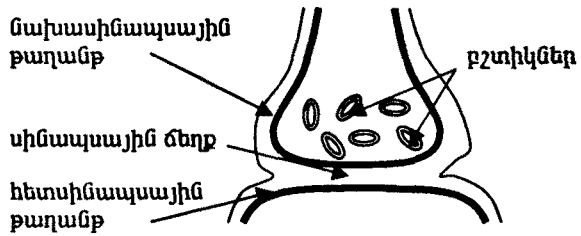
պրոտոկոլի ֆերմենտներով մշակելիս կամ միջավայրից կալցիումի իոնները հեռացնելիս: Սահմանափակող խիտ կոնտակտներում, օրինակ, գեղձային կամ աղիքի բջիջների պլազմային թաղանթների արտաքին շերտերը միանում են շարքերով դասավորված թաղանթային սպիտակուցներով: Բույսերի հաղորդող կոնտակտներում՝ **պլազմադեմաններում**, թաղանթները կապվում են 40-50 նմ տրամագիծ ունեցող խողովակներով (նկ. 1.7):

Կենդանիների մկանների, միզապարկի ծածկույթի, ձվարանի բջիջների մնամատիպ կոնտակտներում թաղանթները գտնվում են միմյանցից շատ ավելի մոտ հեռավորության վրա ու պարունակում են կոնեկտին (32 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով) կամ կոնեքսոն (18 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով) սպիտակուցներից կազմված ծակոտիներ: Դրանք իրենց ծայրերով միանում են միմյանց: Կոնտակտի տիրույթում նման ծակոտիների քանակը հասնում է 50-ի: 1,5-2 նմ տրամագիծ ունեցող այս ծակոտիներով անցնում են տարբեր իոններ, ամինաթթուներ, նուկլեոտիդներ ու մինչև 1500 Դ-ա մոլեկուլային զանգված ունեցող այլ նյութեր: Այդ ծակոտիների կառավարումն իրագործվում է կալցիումի իոնների մասնակցությամբ, որոնք կապվում են թաղանթների միջև կոնտակտների որոշակի տեղամասերում ու դարձնում նրանց անթափանցելի: Կառավարման ուղիներից է նաև ծակոտիների ու սպիտակուցների ֆոսֆորիլացումն ու ապաֆոսֆորիլացումը:

Հայտնի են նաև միջբջջային կոնտակտներ, որոնց կառուցվածքն ենթադրում է հատուկ միջնորդանյութերի օգտագործում: Նման կոնտակտներից են **սինապսները** (նկ. 1.8), երբ տարբեր գրգռվող բջիջներ հաղորդակցվում են էլեկտրական ազդակներով կամ քիմիական նյութերի՝ միջնորդող միացությունների միջոցով: Վերջիններն ապահովում են այդպիսի հաղորդակցման մեկ ուղղությամբ ու տեղեկատվության ուժեղացում կամ մասնահանում:

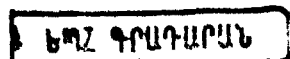
786358

**Նկ. 1.8:** Սինապսի կառուցվածքը:



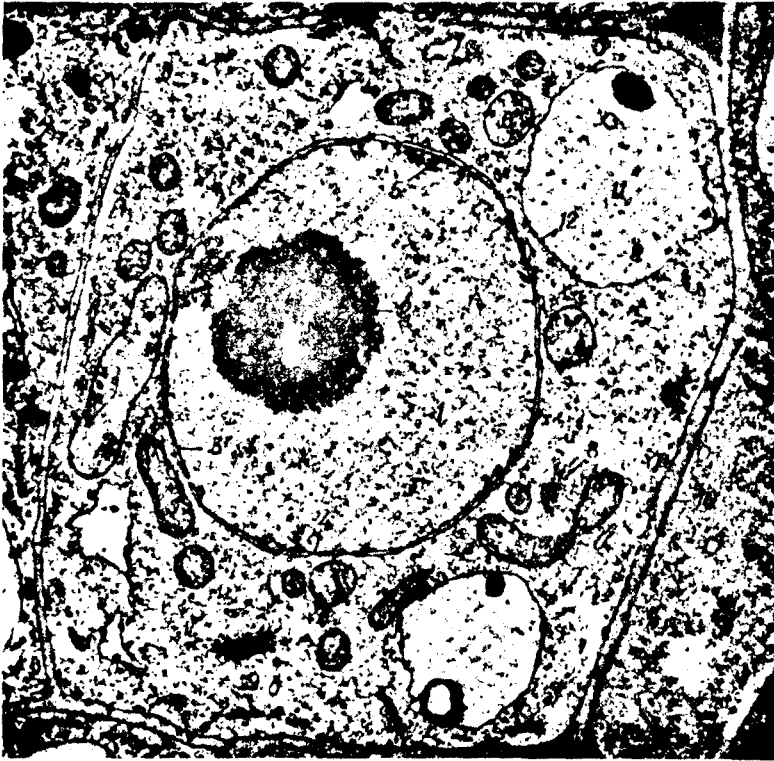
Սինապսներում տարբերում են երեք հիմնական կառույցներ՝ նախասինապսային և հետսինապսային հատվածներ ու սինապսային ճեղք (նկ. 1.8):

Նախասինապսային հատվածում գտնվում են գնդաձև բշտիկներ, իսկ այդ հատվածի թաղանթը տարբերվում է բարդ խցիկավոր կառուցվածքով: Սինապսային ճեղքի լայնությունը կազմում է 200-400 անգստրեմ: Անջատվելով նախասինապսային թաղանթի հետ բշտիկների փոխազդեցության ու միաձուլման արդյունքում (թաղանթից դեպի ներս նոր բշտիկների առաջացման պատճառով նրա մակերևույթի ավելացում տեղի չի ունենում), միջնորդանյութերը, հաղթահարելով սինապսային ճեղքը, փոխազդում են հետսինապսային թաղանթի մակերևույթում հատուկ ընկալիչների հետ: Դրա արդյունքում փոխվում է այդ թաղանթի թափանցելիությունն ու առաջացող նյարդային ազդակը տարածվում է նյարդային բջջով կամ էլ դիտվում է մկանային բջջի կծկում: Այդ գործընթացին կծանոթանաք 5-րդ գլխում:



Հիշենք, որ նյարդային ազդակի փոխանցման քիմիական բնույթի մասին գաղափարը տրվել է Օ. Լևիի կողմից: Այդ գաղափարը նրա մոտ ծագեց 1920 թ-ի եկեղեցական տոներից մեկի գիշերը, իսկ առավոտյան արդեն պարզ փորձով նա հաստատեց այն: Մննդային միջավայրում Լևին տեղադրեց գորտի սիրտ ու մի քանի լույսաբեկիչ ընթացքում խթանեց նրա նյարդը: Այնուհետև այդ նույն միջավայրում տեղադրվեց մի ուրիշ, բայց նյարդագրկված սիրտ: Ու այն կծկվեց, կարծես ինչ-որ մեկը խթանում էր սիրտը էլեկտրական հոսանքով: Տարիներ անց գերմանացի ֆիզիոլոգը ստացավ Նոբելյան մրցանակ: Հետագայում պարզվեց նաև, որ նյարդերը ոչ միայն անջատում, այլև ընկալում են քիմիական ազդանշաններ: Դրա համար էլ մի ուրիշ ֆիզիոլոգ՝ Կ. Հեյմանսը, նույնպես արժանացավ Նոբելյան մրցանակի:

Նշենք, որ միջբջջային կոնտակտների մասին տեղեկատվությունը հիմնականում ստացվել է էլեկտրոնային ու լուսածորվող մանրադիտարկման, ռենտգենա-կառուցվածքային վերլուծության ու այլ մեթոդների օգնությամբ:

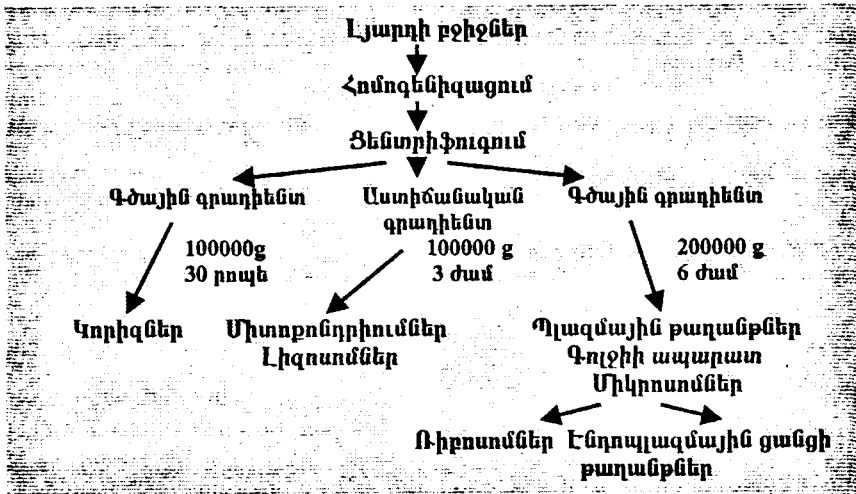


**Նկ. 1.9:** Էուկարիոտիկ (բուսական) բջջի էլեկտրոնային մանրալուսանկարը, որում երևում են մեթոքսային թաղանթային կառույցներ. 1- կորիզ, 2- կորիզակ, 3- կորիզաթաղանթ, 4- ծակոտի՝ կորիզաթաղանթում, 5- քրոմատինի կուտակումներ կորիզաթաղանթի մոտ, 6- միտոքոնդրիում, 7-բլորուլաստ, 8- Գոլջիի ապարատ, 9- էնդոպլազմային ցանց, 10- բջջապատ, 11-վակուոլ, 12-տոնոպլաստ (ըստ Կ.Սվենսոնի ու Պ.Ուեբստերի, 1980):

## 1.5: Կորիզաթաղանթ և ներբջջային օրգանոիդների թաղանթներ

Էռուկարիտտիկ բջիջներին բնորոշ են կորիզը և ներբջջային բազմապիսի օրգանոիդներ: Դրանց զգալի մասը բաժանվում է ցիտոպլազմայից մեկ կամ երկու թաղանթներով (նկ. 1.9): Այդ **թաղանթները տարբերվում են պլազմային թաղանթից ու միմյանցից իրենց կազմով, լիպիդների ու սպիտակուցների քանակությունների հարաբերակցությամբ և նրանց կազմավորվածությամբ:**

Բջիջների քայքայումից հետո ներբջջային թաղանթային կառույցների անջատումն ու տարբերակումը կատարվում է **պարբերակող (դիֆերենցիալ) ցենտրիֆուգման** միջոցով (նկ. 1.10): Բակտերիայի, սնկային ու բուսական բջիջների տարրալուծումը կատարվում է բջջապատի քայքայումից հետո գերծայնով մշակմամբ, օսմոսային շոկի միջոցով կամ այսպես կոչված ֆրանսիական ճնշիչի (ֆրենչ պրեսի) օգնությամբ: Կենդանական բջիջների դեպքում օգտագործվում է տարբեր տեսակի համասեռացում (հոմոգենիզացում): Ըստ Զ. դե Դյուվի; հոմոգենատը բաժանվում է երեք հիմնական ֆրակցիաների, որոնք այնուհետև տեղափոխվում են ու ցենտրիֆուգվում խտության գրադիենտում (նկ. 1.10):



**Նկ. 1.10:** Դիֆերենցիալ ցենտրիֆուգման միջոցով առնետի լյարդի բջիջների թաղանթային կառույցների անջատման գծապատկերը: Ցենտրիֆուգումը կատարում են սախարոզի խտության գրադիենտում, երբ թաղանթային կառույցները տարբերակվում են ըստ իրենց խտության:

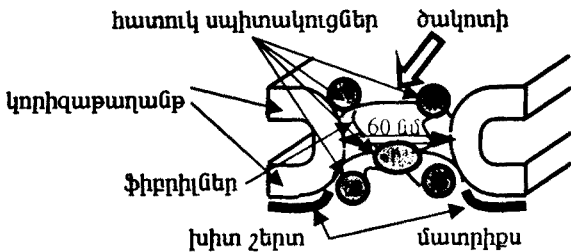
Մեկուսացված թաղանթներն առաջացնում են փակված կառույցներ՝ **բջջիկներ:** Այդպիսի բջջիկները կարող են ունենալ տարբեր ուղղվածություն՝ բնականոն, արտաքին մակերևութով դեպի դուրս ու շրջված, արտաքին մակերևութով դեպի ներս: Նման ձևով թաղանթային կառույցների մեկուսացման ժամանակ պահպանվում է նրանց կառուցվածքային ամբողջականությունն ու գործառական ակտիվությունը: Ընդ որում, անջատված թաղանթային կառույցի մաքրության մասին դատում են նրանում որևէ յուրահատուկ բաղադրամասի պարունակությամբ, նրա սպիտակուցային կազմի տվյալներով, լեկտինների, հորմոնների, տոքսինների կամ հակամարմինների ընկալիչների առկայությամբ:



Կորիզը ցիտոպլազմայից մեկուսացված է **կորիզաթաղանթով** (նկ. 1.9): Կարիզաթաղանթի հասկացությունը 1953 թ-ին տվել է Ն. Անդերսոնը:

Կորիզաթաղանթը կազմված է **երկու թաղանթներից**, որոնց միջև կա 20-30-ից մինչև 70 նմ լայնությամբ տարածք, որը կոչվում է **շուրջկորիզային (պերի-նուկլեային) տարածություն**: Այն լցված է բջջահեղուկով: Արտաքին թաղանթը շրջապատված է ռիբոսոմներով ու կապվում է Գոլջիի ապարատի ու էնդոպլազմային ցանցի հետ: Ներքին թաղանթին բնորոշ է սպիտակուցային որոշակի կազմ: Այդպիսի սպիտակուցներից է լամինը, որը փոխազդում է բջջակմախքի միջանկյալ կառուցվածքների սպիտակուցների հետ: Այդ թաղանթի դեպի կորիզ ուղղված կողմում գտնվում է խիտ շերտ (նկ. 1.11), որը ամրություն է հաղորդում կորիզաթաղանթին: Երկու թաղանթները միմյանցից տարբերվում են նաև կայունությամբ:

Կորիզաթաղանթի առանձնահատկությունը կայանում է նրանում, որ երկու թաղանթները միմյանց հպվելով՝ առաջացնում են մեծ թվով և բավականին խոշոր՝ մինչև 60 նմ տրամագծով, բաց կամ էլ «ստոծանիով» **ծակոտիներ** (նկ. 1.11): Դրանց անցքը շրջապատված է սպիտակուցային, կենտրոնական և ծայրամասային գլոբուլների ձևով ենթամիավորներով, որոնք կարող են միմյանց կապվել բարակ ֆիբրիլների միջոցով ու փոխազդել բջջակմախքի միջանկյալ կառուցվածքների հետ: Ծակոտիներն առաջացնող սպիտակուցների թվում հայտնաբերվել են



**Նկ. 1.11:** Ծակոտին կորիզաթաղանթում:

տարբեր ֆերմենտներ, այդ թվում՝ ՌՆԹ-ազներ: Այդ ծակոտիներով կարող են անցնել ՌՆԹ-ների մոլեկուլները, սակայն ամինաթթուների թափանցումը սահմանափակ է: Ծակոտիները կայուն չեն: Նրանց բաշխումը կորիզաթաղանթում կախված է բջջային ցիկլի փուլից: Աճման փուլում ծակոտիների բաշխումը կանոնավորված չէ, իսկ մյուս փուլերում նրանք հավաքվում են որոշակի տեղամասերում: Կաթնասունների բջիջների կորիզաթաղանթի ծակոտիները կազմում են նրա մակերևույթի մոտ 10 %-ը:

Որոշ բջիջներում կորիզաթաղանթներն առաջացնում են բազմաթիվ խողոփակաձև կամ թիթեղաձև արտա- կամ ներփքումներ, որոնց հաշվին մեծանում է կորիզաթաղանթի մակերևույթը: Կորիզաթաղանթի այդ հատվածներում, ըստ երևույթին, գոյություն ունեն տարբեր նյութերի **պեղսփոխման** (տրանսպորտի) հատուկ **մեխանիզմներ**, որոնց մասին տեղեկատվությունը շատ քիչ է: Ըստ բջիջներում դիտվում են կորիզաթաղանթի ու Գոլջիի ապարատի միջև ժամանակավոր կապեր, որոնք մասնակցում են կորիզաթաղանթից բշտիկների անջատմանն ու Գոլջիի ապարատում դրանց վերակառուցմանը: Այդպիսի ճանապարհով կարող է իրագործվել որոշ նյութերի տեղափոխությունը:

**Մեկուսացնող ու փեղափոխող ֆունկցիաներից բացի, կորիզաքաղանքին է վերագրվում կորիզում ընթացող փարբեր գործընթացների էներգիայով ապահովումը:** Նրա մասնակցությունը ժառանգական տեղեկատվության փոխանցմանը դեռևս չի պարզաբանված:

Ներբջջային օրգանոիդներից առավել կարևորները՝ **միտոքոնդրիումներն** ու **պլաստիդները**, ունեն երկու թաղանթ: Միտոքոնդրիումների արտաքին և ներքին թաղանթներն միմյանցից էապես տարբերվում են, նրանց համեմատական բնութագիրը բերված է թիվ 1.2 աղյուսակում: Միտոքոնդրիումների արտաքին թաղանթը հարթ է, նրա հաստությունը կազմում է 5-7 նմ: Այս թաղանթում քիչ են սպիտակուցները: Նրանով հեշտությամբ թափանցում են մինչև 10 կԴա մոլեկուլային զանգված ունեցող նյութերը:

Ներքին թաղանթի առանձնահատկություններից են նրա առանցքին ուղղահայաց ներփքումները, որոնք կազմավորում են տարբեր ձևի **կապարներ կրիսպաներ** (նկ. 1.12): Դրանց քանակը միտոքոնդրիումներում կախված է նյութափոխանակության (շնչառության) ուժգնությունից, իսկ ընդհանուր մակերևույթը հասնում է վիթխարի թվերի: Այսպես, կաթնասունների լյարդի բջիջների միտոքոնդրիումներում, որտեղ շնչառությունը շատ ուժգին չէ, ներքին թաղանթի զուսահային մակերևույթի մակերեսը կազմում է 40 ք.մ մեկ գ սպիտակուցի հաշվարկով, իսկ միջատների թռչող մկանների միտոքոնդրիումներում, որտեղ առավել ուժգին է շնչառությունը՝ 400 ք.մ մեկ գ սպիտակուցի համար: Հետաքրքիր է այն, որ միտոքոնդրիումը համարյա չի փոխում իր հաստությունը, փոփոխվում է միայն նրա երկարությունը:

**Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթը բնութագրվում է սպիտակուցների,**

| Աղյուսակ թիվ 1.2  |   |  |
|---|---|--|
| <i>Միտոքոնդրիումների արտաքին և ներքին թաղանթների համեմատական բնութագիրը</i> |   |  |
| Բնութագիր   | Արտաքին թաղանթ  | Ներքին թաղանթ  |
| Թաղանթի հաստությունը՝ նմ-ով   | 5-7   | 5-7  |
| Թաղանթի ձևը   | հարթ  | ծալքավոր   |
| Թաղանթի մակերևույթը   | ներքին կողմը հարթ է, արտաքինում՝ անկանոն հատվածներ                      | ներքին կողմը կազմված է կանոնավոր հատվածներից, արտաքինը հարթ է  |
| Ֆոսֆոլիպիդների ու սպիտակուցների զանգվածների հարաբերությունը                 | 0,82  | 0,27   |
| Թափանցելիությունը   | նույնիսկ մեծ մոլեկուլները թափանցում են ազատ                             | ընտրողական, մեծ մոլեկուլների համար առկա են հատուկ տեղափոխիչներ |
| Ֆերմենտների տեսականին   | ճարպաթթուների, ֆոսֆոլիպիդների ու այլ լիպիդների փոխանակության ֆերմենտներ | ԱԵՖ-սինթազ, ճարպաթթուների փոխանակության ֆերմենտներ, լիզազներ   |

**այդ թվում ֆերմենտների, շարք մեծ պարունակությամբ ու լիպիդների որոշակի կազմով: Այս թաղանթով թափանցում են ջուրը, մի շարք չեզոք ցածրամոլեկուլային միացություններ, ճարպաթթուներ, սակայն այն շարք նյութերի, այդ թվում ջրածնի, կալիումի, նապրիումի, մագնեզիումի, քլորի ու այլ իոնների համար գրեթե անթափանցելի է, դրանց փեղափոխման համար կան հատուկ համակարգեր: Ներքին թաղանթով անցնում են թթվածինն ու ածխաթթու գազը:**

Այդ թաղանթում սպիտակուցների խիստ մեծ պարունակությունն ապահովում է շնչառության ժամանակ էլեկտրոնների տեղափոխումը և ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացումը՝ **ԱԵՖ-ի սինթեզը**: Միտոքոնդրիումներում այս շատ կարևոր գործընթացի տեղակայումը հայտնաբերել են դեռևս 1949 թ-ին ամերիկացի կենսաքիմիկոսներ Ե. Քեննեդին ու Ա. Լենինգերը: Քանի որ բջջում բազմաթիվ գործընթացների համար էներգիայի աղբյուր է ԱԵՖ-ը, ապա միտոքոնդրիումները, որոնցում հիմնականում տեղի է ունենում ԱԵՖ-ի սինթեզը, կոչվում են բջջի «ուժային կայաններ»:

Բջջում միտոքոնդրիումներն առաջացնում են ճյուղավորված ցանցեր, մեկը մյուսին հպվելով միայն բևեռներով, ու մոտ են գտնվում արտազատող բշտիկներին, կծկվող կառույցներին ու էներգակիր այլ գործընթացների վայրին կամ էլ պահուստային ճյուղերի կուտակման տեղին: Չնայած դրան՝ բջջում միտոքոնդրիումների քանակը խիստ տատանվում է: Որոշ ջրիմուռների ու նախակենդանիների բջիջներում, օրինակ, կա ընդհամենը 1 միտոքոնդրիում, տարբեր կենդանիների սպերմատոզոիդներում՝ 20-70, բայց կաթնասունների մարմնական բջիջներում այդ թիվը կազմում է 500-1000, իսկ նրանց լյարդի բջիջներում՝ 3000: Դրա հետ մեկտեղ, ամեռքաների երկու տեսակներում միտոքոնդրիումները բացակայում են, իսկ *Chaos chaos* հսկա ամեռքայում դրանց թիվը հասնում է 500 հազարի: Միտոքոնդրիումների երկու թաղանթների միջև տարածությունը պարունակում է մի շարք ֆերմենտներ:



**Ակ. 1.12:** Միտոքոնդրիումների էլեկտրոնային մանրալուսանկարը: Ներքին թաղանթն առաջացնում է մերիքումներ՝ կրիստաներ:

Պլաստիդները նկարագրվել են դեռևս 1676 թ-ին Ա. վան Լևենհուկի կողմից: Նրանք հայտնաբերվել են բուսական բջիջներում և որոշ նախակենդանիներում: Բջջում պլաստիդների թիվը խիստ տարբեր է՝ մեկից (ջրիմուռներից քլամդոմոնադի մոտ) մինչև մի քանի տասնյակի ու հարյուրի (բարձրակարգ բույսերի բջիջներում): Պիգմենտների պարունակությամբ ու կառուցվածքային առանձնա-

հատկություններով տարբերում են քլորոպլաստներ, լեյկոպլաստներ ու քրոմոպլաստներ:

**Քլորոպլաստների** երկու թաղանթները նման են միտոքոնդրիումների թաղանթներին: Արտաքին թաղանթը հարթ է, իսկ ներքինը ներփքումների հաշվին առաջացնում է երկշերտ թիթեղիկներ՝ **թիլակոիդներ**, որոնց ձևը տարբեր է ջրիմուռների ու բարձրակարգ բույսերի բջիջներում: Կուտակվելով մեկը մյուսի վրա՝ նրանք առաջացնում են գրաններ, որոնց տրամագիծը կազմում է 0,4-0,5 մմ, իսկ թիվը՝ հասնում 50-ի (նկ. 1.13): **Թիլակոիդները պարունակում են քլորոֆիլ ու այլ պիգմենտներ, էլեկտրոնների փեղափոխման շղթա և զուգորդող գործոններ, որոնց խարությունը հապկապես մեծ է գրանների հատվածներում:** Թիլակոիդների վրա լույսի ազդեցությամբ իրականանում է **ֆոսֆոսինթեզի լուսային փուլը**, որի ընթացքում սինթեզվում է նաև ԱԵՖ:

Մեկ թաղանթ ունեն **Գուլջիի** ապարատը, էնդոպլազմային ցանցը, էնդոսոմները, լիզոսոմները, պերօքսիսոմները, գլիօքսիսոմները, վակուոլները:

**Գուլջիի ապարատում**, որը կազմված է խմբավորված խոռոչներից, խոշոր ու մանր բշտիկներից և խողովակներից, տարբերում են երկու բևեռներ՝



**Նկ. 1.13:** Կաուուկաբերի տերեփի քլորոպլաստի մի մասի մանրալուսանկարը: Երևում են գրաններ, օսլայի հատիկներ ու յուղի կաթիլներ (ըստ Կ. Սվենսոնի ու Պ. Ուեբստերի, 1980):

արտազատող ներքին՝ դեպի կորիզ ուղղված մակերևույթում ու ձևավորող արտաքին՝ դեպի ցիտոպլազմա ուղղված մակերևույթում: Նրա թաղանթում սինթեզվում են ածխաջրեր և լիպիդներ ու տեղի է ունենում ածխաջրերի միացումը սպիտակուցներին, որը հեշտացնում է վերջինների անցումը, կամ էլ նրանց է հաղորդվում լրացուցիչ տեղեկատվություն: Այստեղ է կատարվում իմունագլոբուլինների կամ պրոտեոգլիկանների առաջացումը: Գուլջիի ապարատում են ձևավորվում լիզոսոմներն ու պերօքսիսոմները:

**Էնդոպլազմային ցանցի** թաղանթները տարբերվում են միմյանցից իրենց կառուցվածքով, կազմով և ֆունկցիաներով: Նրանց զարգացվածությունը տարբերվում է բջջային ցիկլի տարբեր փուլերում ու կախված է նրա ֆիզիոլոգիական վիճակից: Հատիկավոր էնդոպլազմային ցանցի մակերևույթում առկա են ռիբոսոմներ ընկալող սպիտակուցներ: Փոխազդելով ռիբոսոմների հետ, այդ ցանցը որոշակի դեր է կատարում սպիտակուցների, ինչպես նաև թաղանթային լիպիդների կենսասինթեզում: Ոչ հատիկավոր ցանցում տեղի է ունենում լիպիդների, այդ թվում նաև ստերոիդ հորմոնների նախորդների կենսասինթեզ, գտնվում է նաև էլեկտրոնների տեղափոխման շղթա, որն անհրաժեշտ է օտարածին նյութերի օքսիդացման համար: Սկանային բջիջների սարկոպլազմային ցանցն իրագործում է կալցիումի իոնների կլանումը, որը կարևոր է հետագայում կծկման ժամանակ դեպի սարկոպլազմա այդ իոնների դուրս բերման համար: Երկու տեսակի էնդոպլազմային ցանցին էլ բնորոշ են նաև մեկուսացնող ու տեղափոխման ֆունկցիաները: Հետաքրքիր է այդ ցանցի թաղանթամերձ արտաքին ու ներքին շերտերի առկայությունը, որոնք կարող են դեր ունենալ նշված ֆունկցիաներում:

**Լիզոսոմներում** գտնվող ֆերմենտները՝ հիդրոլազները, սահմանազատվում են թաղանթով: Այդ թաղանթում ներկառուցված է այդպիսի ֆերմենտների մոտ 20 %-ը, որոնք ակտիվ չեն թաղանթային լիպիդների հետ կապված լինելու պատճառով: Այդտեղ են գտնվում տարբեր ընկալիչներ: Որոշակի պայմաններում լիզոսոմների թաղանթը դառնում է թափանցելի խոշոր մոլեկուլների, այդ թվում՝ սպիտակուցների համար: Հետաքրքիր է թաղանթի կառուցվածքում տեղային խախտումներ առաջացնելու լիզոսոմների ունակությունը, որը կարևոր է ֆերմենտների դուրս գալու ու դրանց ակտիվության համար: Դրա հաշվին լիզոսոմներին վերագրում են բջջային կառույցների վերականգնման ու վերակառուցման դեր:

Բուսական բջիջների **վակուոլները** շրջապատված են թաղանթով՝ **տոնոպլասմայով**:

## 1.6. Վեցսաթաղանթների դասակարգումը

Վեցսաթաղանթները կարելի է խմբավորել **երկու հիմնական դասում**՝ բջջային կամ պլազմային, ու ներբջջային: Վերջիններս ներկայացված են փակ գնդաձև կառույցների ու ճյուղավորված ցանց առաջացնող թաղանթներով:

Ռաուսի սարկոմայի, բշտիկային ստոմատիտի կամ իմուն անբավարարության և մի շարք այլ վիրուսներն իրենցից ներկայացնում են նուկլեիմաթթվով կապսիդներ, որոնք շրջապատված են լիպիդային երկշերտով: Վերջինս, ըստ երևույթին, առաջանում է տիրոջ բջջի թաղանթից վիրուսի բողբոջման ժամանակ: Նման կառույցի ուսումնասիրությունները հետաքրքրություն են ներկայացնում թաղանթների կազմավորման ու նյութերի տեղափոխման գործընթացների պարզաբանման համար:

**Մասնագիտացված թաղանթներից** առանձնացվում են՝

- էներգիայի ձևափոխություն իրագործող և ԱԵՖ սինթեզող՝ **զուգորդող**,
- էլեկտրական ազդակներ առաջացնող՝ **դրդվող**,
- կրճատվող ու թուլացող՝ **կծկվող** թաղանթներ:

Չուգորդող են բակտերիաների պլազմային, միտոքոնդրիումների ու քլորոպլաստների ներքին թաղանթները: Առանձին տեղեկությունների համաձայն՝ այս թաղանթներին վերագրում են նաև լիզոսոմների ու վակուոլների թաղանթները: Դրովորդներին են դասվում բուսական ու կենդանիների նյարդային ու մկանային բջիջների պլազմային թաղանթները, իսկ կծկվողներին՝ կենդանիների մկանային բջիջների պլազմային ու սարկոպլազմային ցանցի թաղանթները:

## Առաջադրանքներ

### 1. Լրացրե՛ք բաց թողնված բառերը հետևյալ պնդումներում.

Ա Պլազմային թաղանթի հատկություններից է -----, որի հաշվին բջիջն ընդունում է տարրեր ձև:

Բ Տարբեր բակտերիաների թաղանթները իրարից տարբերվում են ----- կազմով, որն օգտագործվում է նրանց դասակարգման համար:

Գ Բակտերիաների ու բուսական բջիջների պլազմային թաղանթների արտաքին կողմում գտնվում է -----:

Դ Գրամդրական ու գրամբացասական բակտերիաները տարբերվում են բջջապատում -----, ----- և ----- պարունակությամբ:

Ե Բջջապատի մնացորդներով բջիջները կոչվում են -----, իսկ բջջապատից զրկվածները՝ -----:

Զ Բակտերիայի բջջի բջջապատի հիմնական բաղադրամաս է -----, բուսական բջջի բջջապատինը՝ -----, իսկ սնկայինինը՝ -----:

Է Տելյուլոզի հիմքը կազմում է -----, որում գլյուկոզի երկու մոլեկուլներ միմյանց միացած են ----- կապերով:

Ը Բջջապատում կան -----, որոնցով թափանցում են խոշոր մոլեկուլներ ու դուրս գալիս մտրակներ ու այլ կառույցներ:

Թ Կենդանական բջիջների գլիկոկալիքսի սպիտակուցներից է -----:

Ճ Բջջի ձևը որոշվում է նրա ----- թաղանթով կամ -----:

Ի Միջբջջային կոնտակտներում հանդիպում են ծակոտիներ, որոնցով անցնում են -----, ----- ու այլ ցածրամոլեկուլային նյութեր:

Լ Խոշոր ծակոտիներ բնորոշ են ----- և ----- բջիջների պլազմային թաղանթներին ու ----- բջիջների կորիզաթաղանթին:

Խ Միջբջջային կոնտակտները լինում են -----, ----- և -----: Վերջիններս բույսերում ներկայացված են ----- տեսքով:

Ծ Տարբեր բջիջների պարզ հպում դիտվում է միջբջջային ----- կոնտակտներում:

Կ Ծամրության ուժի արագացման առավել բարձր արժեքներ են պահանջվում, օրինակ, -----, Գուջիի ապարատի և ----- անջատման համար:

Շ Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթը թափանցելի ----- շատ նյութերի համար:

### 2. Նշե՛ք, թե պնդումներից որն է ճիշտ: Եթե պնդումը սխալ է, ապա բացատրե՛ք, թե ինչու:

Ա Պլազմային թաղանթն անհամասեռ է ինչպես լայնական, այնպես էլ երկայնական ուղղություններով:

Բ Պլազմային թաղանթի գործառական մասնագիտացումը որոշվում է նրա յուրահատուկ կառույցներով:

Գ Բակտերիաներն ապրում են թույլ հիմնային կամ չեզոք միջավայրերում, դրանց համապատասխան պահպանելով ներբջջային միջավայրը:

Դ Որոշ բակտերիաների արտաքին ու պլազմային թաղանթների միջև առկա է պերիպլազմային տարածություն:

Ե Գրամդրական ու գրամբացասական բակտերիաների պլազմային թաղանթներն իրենց կազմով նույնն են, սակայն նրանց բջջապատերը միմյանցից տարբերվում են թեյխտաթթուների, լիպիդների և պոլիսախարիդների պարունակությամբ:



**Ձ** Բուսական ու կենդանական բջի պլազմային թաղանթի տարբեր հատվածներին բնորոշ է յուրահատուկ կազմ, կառուցվածք և ֆունկցիա:

**Է** Միջբջջային կոնտակտներում տարբեր բջիջների միացումն իրագործվում է սպիտակուցների մասնակցությամբ:

**Ը** Մինապսներում տեղի է ունենում բջիջների ուղղորդված հաղորդակցում տարբեր տեսակի միջնորդանյութերի միջոցով:

**Թ** Կորիզաթաղանթի ծակոտու տիրույթում ու այլ տեղամասերում արտաքին ու ներքին թաղանթների լիպիդային երկշերտերը միմյանց հետ չեն հպվում ու անջատվում են միջթաղանթային պերինուկլեային տարածությամբ:

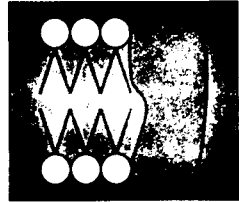
**Ճ** Էրիթրոցիտներում կա միայն կորիզաթաղանթ ու բացակայում են ներբջջային այլ թաղանթներ:

**Ի** Միտոքոնդրիումների արտաքին և ներքին թաղանթները միմյանցից տարբերվում են նրանց հաստությամբ ու ճկով, կազմով ու մեծ մոլեկուլների համար թափանցելիությամբ:

**Լ** Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում և բջիջների էնդոպլազմային ցանցում գտնվում է էլեկտրոնների տեղափոխման շղթա, որն անհրաժեշտ է տարբեր նյութերի օքսիդացման համար:

**Խ** Ներբջջային թաղանթներում բոլոր գլիկոլիպիդները և գլիկոսպիտակուցներն ուղղված են դեպի այդ թաղանթներով սահմանազատված օրգանոիդները, իսկ պլազմային թաղանթներում դրանք ունեն հակառակ դիրքավորում:

**Ծ** Ձուգորդող թաղանթներին կարելի է դասել բակտերիաների պլազմային թաղանթը, էուկարիոտիկ բջիջների միտոքոնդրիումների և քլորոպլաստների ներքին թաղանթներն ու կորիզաթաղանթը, ինչպես նաև լիզոսոմների ու որոշ վակուոլների թաղանթները:



**Կենսաբանական բաղադրանքների բխիմական կազմը և նրանց կազմավորումը**

|   |           |
|---|-----------|
| <b>2.1: Կենսաթաղանթների հիմնական բաղադրամասերը և դրանց դերը</b>               | <b>27</b> |
| <b>2.2: Թաղանթային լիպիդներ</b>   | <b>29</b> |
| Լիպիդները թաղանթներում  | 29        |
| Լիպիդների կառուցվածքը   | 33        |
| Լիպիդների պերօքսիդային օքսիդացումը  | 34        |
| <b>2.3: Արհեստական լիպիդային կառույցներ</b>                                   | <b>35</b> |
| Լիպիդների ինքնակազմակերպումը միաշերտեր, լիպոսոմներ, հարթ երկշերտեր            | 35        |
| Փուլային անցումները և մուլեկուլների շարժունակությունը լիպիդային կառույցներում | 39        |
| Լիպիդային երկշերտի առաձգականությունը  | 44        |
| Լիպիդային երկշերտն էլեկտրական դաշտում   | 45        |
| Լիպիդային կառույցների մակերևութային լիցքը                                     | 46        |
| Լիպիդային կառույցների մոդիֆիկացումն ու թաղանթների վերակառուցումը              | 49        |
| <b>2.4: Թաղանթային սպիտակուցներ</b>   | <b>50</b> |
| Սպիտակուցները թաղանթներում  | 50        |
| Թաղանթային սպիտակուցների ընդհանուր բնութագիրը                                 | 54        |
| Թաղանթային սպիտակուցների ակտիվության կախվածությունը լիպիդների շրջապատից       | 56        |
| <b>2.5: Կենսաթաղանթների կառուցվածքային հատկանիշներ</b>                        | <b>57</b> |
| Թաղանթների կառուցվածքի հեղուկա-խճանկարային մոդելը                             | 58        |
| <b>2.6: Կենսաթաղանթների կազմավորումը</b>                                      | <b>61</b> |

**2.1: Կենսաթաղանթների հիմնական բաղադրամասերն ու դրանց դերը**

Բոլոր տեսակի կենսաթաղանթները հիմնականում կազմված են, ինչպես նշվեց նախորդ գլխում, երկու տեսակի քիմիական միացություններից՝ **լիպիդներից** և **սպիտակուցներից**:

Թաղանթներում նրանց խիտ դասավորման ու թաղանթների շատ մեծ մակերեսի հաշվին լիպիդների և սպիտակուցների գումարային զանգվածը կազմում

է բջջի չոր նյութի զանգվածի կեսը: Կենսաթաղանթների կազմը որոշվում և ուսումնասիրվում է նրանց մեկուսացումից հետո, որը կատարվում է, ինչպես արդեն նշվել է (թիվ 1.5 պարագրաֆ, նկ. 1.10), բջիջների տարրալուծման ու հետագա ցենտրիֆուգման միջոցով:

Լիպիդների ու սպիտակուցների քանակային պարունակությունը տարբերվում է տարբեր տեսակի կենսաթաղանթներում: Օրինակ՝ տիֆ հարուցող բակտերիաների բջջաթաղանթում լիպիդները կազմում են մոտավորապես 35 %, կենդանիների գլխուղեղի նյարդաբջիջների բջջաթաղանթներում՝ 20 %, արյան կարմիր բջիջների էրիթրոցիտների բջջաթաղանթում՝ 40 %, աչքի ցանցաթաղանթի ձողիկների բջջաթաղանթներում՝ 51 %, նյարդաթելերի բջջաթաղանթներում՝ 50-60 %, միելինային թաղանթում՝ 78 %:

**Կենսաթաղանթներում լիպիդներին վերագրում են հիմնականում կառուցվածքային դեր, իսկ սպիտակուցներն ունեն գործառական նշանակություն: Մակայն լիպիդները որոշում են ոչ միայն թաղանթների կառուցվածքի ֆիզիկական հատկությունները, այլ, ներգործելով սպիտակուցների վրա, կարևոր դեր կատարում նրանց ակտիվության ապահովման և կարգավորման համար: Առանձին լիպիդներ ունեն ընկալչային դեր և մասնակցում են բջջի իմունային պարասիսանին:** Այսպես, օրինակ. զանգվաղիդներից մեկը հանդիսանում է խոլերայի տոքսինի բնական ընկալիչ, մյուսները՝ ընդունակ են արգելակելու «սպանոդ» բջիջների ներգործությունը, որը դիտվում է քաղցկեղի ժամանակ: **Որոշ լիպիդներ մասնակցում են կենսասինթեզի ռեակցիաներին: Սպիտակուցները որոշում են ոչ միայն կենսաթաղանթների գործառական առանձնահատկությունները, այլ, կարգավորելով լիպիդների կառուցվածքը, նախ և առաջ ապահովում նրանց ֆիզիկական հատկությունները:** Թիվ 2.1 աղյուսակում բերված են լիպիդային երկշերտ ու սպիտակուցներ պարունակող կենսաթաղանթների հատկությունների ցուցանիշները: Սպիտակուցների առկայությունը փոքրացնում է կենսաթաղանթների օժնական դիմադրությունը և մակերևութային լարվածությունը, բարձրացնում էլեկտրական տարրողունակությունը:

Աղյուսակ թիվ 2.1  
**Լիպիդային (երկշերտ) ու կենսաբանական թաղանթների մի քանի ֆիզիկական հատկությունների ցուցանիշները**

| Հատկություններ   | Լիպիդային թաղանթ                  | Կենսաթաղանթ                       |
|--|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Թաղանթի հաստությունը՝ անգստրեմմետրով                                     | 2,5 - 8,0                         | 60 - 100                          |
| Օժնական դիմադրությունը՝ օհմ/ք.սմ-ով                                      | 10 <sup>6</sup> - 10 <sup>9</sup> | 10 <sup>2</sup> - 10 <sup>3</sup> |
| Էլեկտրական տարրողունակությունը՝ մկֆ/ք.սմ-ով                              | 0,2 - 1,0                         | 0,5 - 1,3                         |
| Մակերևութային լարվածությունը՝ դին/ք.սմ-ով                                | 0,5 - 2,0                         | 0,03 - 1,0                        |
| Թափանցելիության գործակիցը ջրի համար՝ մկմ/վրկ-ով                          | 31,7                              | 0,37 - 400                        |
| Թափանցելիության ընտրողականությունը կալիումի և մատրիումի իոնների նկատմամբ | 5,4 - 9,0                         | 1 - 25                            |

Որոշ կենսաթաղանթներում սպիտակուցների և լիպիդների հետ միասին հանդիպում են նաև **ածխաջրեր**: Տարբեր պլազմային թաղանթներում դրանց պարունակությունը չի գերազանցում 8 %-ը: Սպիտակուցների ածխաջրային հատվածներն իրենցից ներկայացնում են 2 օղակներից կազմված մինչև 18-

անդամանի ճյուղավորված պոլիշաքարներ՝ գլիկաններ, որոնք պարունակում են գլյուկոզ, գալակտոզ, մեյրամինաթթու, ֆուկոզ և մանոզ: **Սպիրակուցներին ածխաջրերի կապումը՝ գլիկոզիլացումը, ներգործում է քաղանքում նրանց փարածական կառուցվածքի կոնֆորմացիայի ու հարևան սպիրակուցների հետ փոխազդեցության վրա: Ածխաջրերը, ընդհանրապես, կապարում են կառուցվածքային դեր և իրազործում միջբջջային փոխազդեցություններ:** Տարբեր «սուբստրատների» վրա ու միմյանց հետ կապվելու բջիջների ունակությունը որոշվում է ածխաջրեր կապելու բարձր ընդունակություն ունեցող սպիտակուցներով՝ լեկտիններով (լատիներեն՝ *լեկտին* բառից): Վերջիններից առաջինը՝ ռիցինը, անջատվել է լոբազգիների ներկայացուցիչներից դեռևս 1900 թ-ին Պ. Էրլիխի կողմից: Այնուհետև ստացվել է մակ կոնկամավալինը: Հետաքրքիր է, որ որոշ լեկտիններ առաջացնում են քաղցկեղային բջիջների ընտրողական ազդուտիմացում, նրանք ընտրում են մակ տարբեր տեսակի էրիթրոցիտներ: **Գլիկոպրոպեինները պարասիտանաչու են նաև բջջի իմունա-յին հարկությունների համար:**

Կենսաթաղանթների բաղկացուցիչ մասերից է **ջուրը**, որը գտնվում է երեք կարգավիճակներում: Առաջինն ածխաջրերի հետ կապված ջուրն է: Երկրորդ, գլխավորը՝ լիցքավորված մոլեկուլների և իոնների հետ կապված ու հիդրատային շերտ կազմող ջուրն է: Վերջապես, ազատ ջուրը կենսաթաղանթում գտնվում է որպես առանձին փուլ (ֆազ): Ջրի այդպիսի կարգավիճակները բնութագրվում են նրա մոլեկուլների տարբեր շարժունակությամբ:

## 2.2: Թաղանթային լիպիդներ

**Լիպիդները քաղանթներում:** Լիպիդներն, ինչպես հայտնի է, սպիրտների, ճարպաթթուների և ֆոսֆորական թթվի, շաքարների, ամինների ու այլ կողմնա-յին խմբերի միացություններ են: Նրանք կազմում են ցածրամոլեկուլային մոլե-րի բազմաբնույթ մի խումբ, որոնք լուծվում են օրգանական լուծիչներում ու, որ-պես կանոն, չեն լուծվում ջրում, հիդրոֆոր են:

**Ուսումնասիրման նպատակով լիպիդները նախ անջատում են քաղան-թից, լուծելով ոչ բևեռացված լուծիչի, օրինակ՝ բյուրոֆորմի և բևեռացված սպիրտի (մեթանոլի) խառնուրդում: Այնուհետև լիպիդները ենթարկում են բա-ժանման նրբաշերտ, զազահեղուկային և այլ քրոմատոգրաֆիկ մեթոդներով ու որոշվում սպեկտրալուսաչափման միջոցով: Վերլուծման նպատակով հա-ճախակի իրականացնում են լիպիդների ընդրոդական հիդրոլիզ կամ նրանց ենթարկում ֆոսֆոլիպազներով մշակման:**

Կենսաթաղանթներում հանդիպում են 40-ից ավելի տարբեր տեսակի լի-պիդներ, որոնց քանակային պարունակությունը բազմապիսի բջիջներում խիստ տարբեր է (թիվ 2.2 աղյուսակ) և փոփոխվում է՝ կախված բջջային ցիկլի փուլից, բջջի բնականոն ու ախտաբանական վիճակներից, արտաքին գործոն-ներից: Ցածր ջերմաստիճանում, օրինակ, *Escherichia coli*-ի աճեցման ժամա-նակ նկատվում է բակտերիայի ճարպաթթվային կազմի փոփոխում: Ավելա-նում է չհագեցած ճարպաթթուների քանակությունը: Նման փոփոխություն դիտվում է նաև ճնշասեր (բարոֆիլ) ծովային բակտերիաների մոտ ու օվկիա-նոսային ձկների լյարդի միտոքոնդրիումներում՝ հիդրոստատիկ ճնշման բարձ-

կուրսյան ավելացումը բերում է ուղեղի, լյարդի և աղիքների լորձաշերտի բջջաթաղանթներում ֆոսֆոլիպիդների ու սֆինգոլիպիդների, ինչպես նաև լիպիդների ու սպիտակուցների քանակական հարաբերության փոփոխմանը, մեծացնում քաղանթների հոսելիությունը: Կենդանի օրգանիզմների ապրելավայրերի պայմանների փոփոխման պատճառով թաղանթային լիպիդների ճարպաթթվային կազմի

Աղյուսակ թիվ 2.2

**Տարբեր բջիջների թաղանթների լիպիդային կազմը  
(%-ով՝ ընդհանուր քանակությունից)**

| Էփալիդներ           | Բակտերիա՝<br>աղիքային<br>ցուպիկ | Խմորա-<br>անկերի<br>պլազ-<br>մային<br>թաղանթ | Առնետի<br>լյարդի<br>բջիջների<br>պլազմա-<br>յին թա-<br>ղանթ | Մարդու<br>երիթո-<br>ցիտների<br>պլազմա-<br>յին թա-<br>ղանթ | Յուլի սրտի<br>միտոքոնդրիում-<br>ների ներքին<br>թաղանթ |
|---------------------|---------------------------------|--|--|---|---|
| Ֆոսֆատիդիլխոլին     | 0                               | 55   | 39   | 19  | 39  |
| Ֆոսֆատիդիլթանոլամին | 65                              | 20   | 23   | 18  | 27  |
| Ֆոսֆատիդիլգլիցերին  | 18                              | 0  | 2  | 0   | 0   |
| Ֆոսֆատիդիլինոզիտ    | 0                               | 0  | 10   | 1   | 7   |
| Ֆոսֆատիդիլսերին     | 0                               | 15   | 9  | 8,5   | 0,5   |
| կարդիոլիպին         | 12                              | 5  | 1  | 0   | 22,3  |
| սֆինգոմիելին        | 0                               | 0  | 16   | 17,5  | 0   |
| գլիկոլիպիդներ       | 0                               | 0  | 0  | 10  | 0   |
| քոլեստերին          | 0                               | 0  | 17   | 25  | 3   |

փոփոխությունների մասին այս ու բազմաթիվ այլ փաստերի հիման վրա Ե.Մ. Կրեբսը թաղանթային լիպիդներին վերագրել է նաև **հարմարողական (ադապտացիոն) դեր**:

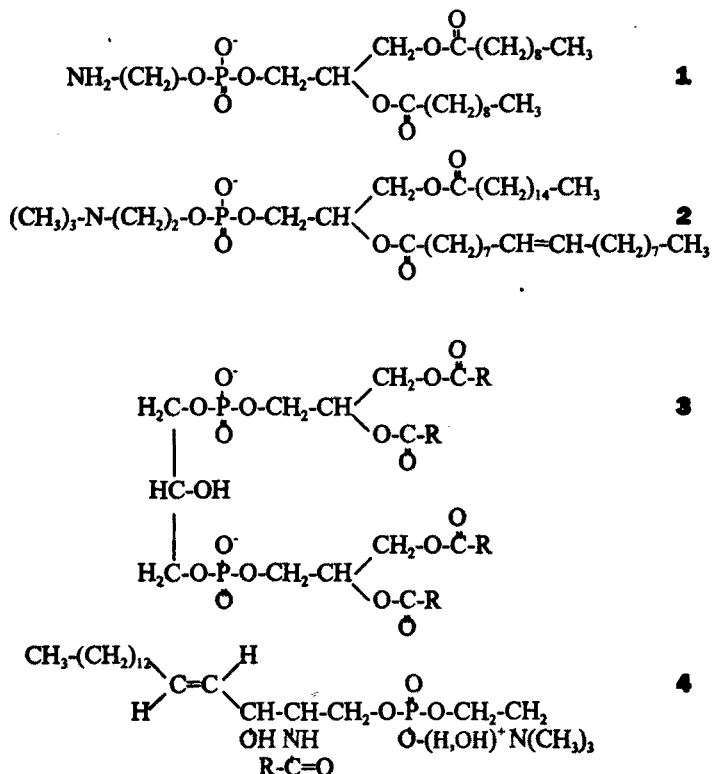
Իսկ ինչու՞ է թաղանթներում հանդիպում լիպիդների այդպիսի բազմազանություն: Կարելի է ենթադրել, որ նրանք մասնակցում են բջջային շատ գործընթացներին:

Լիպիդներն իրենցից ներկայացնում են սպիրտների և ճարպաթթուների եթերներ: **Թաղանթներում հանդիպում են երեք տարբեր դասերի լիպիդներ:** Առաջին դասը կազմող **ֆոսֆոլիպիդները** հիմնականում ներկայացվում են **գլիցերոլիպիդների և սֆինգոլիպիդների** երկու մեծ խմբերով: Դրանցում լիպիդի հիմքն է կազմում համապատասխանաբար գլիցերին և սֆինգոզին սպիրտը: Ծարպաթթուներից հանդիպում են հազեցած և չհազեցած թթուներ, որոնցից հազեցածները հիմնականում պարունակում են 12-ից մինչև 24 ածխածնի ատոմներ, իսկ չհազեցածները՝ 16-24 ածխածնի ատոմներ ու ունեն մեկ կամ երկու միջածխածնային կրկնակի կապ: Հազեցածներից նշենք միլիտինային (C<sub>14</sub>), պալմիտինային (C<sub>16</sub>), մարգարինային (C<sub>17</sub>), ստեարինային (C<sub>18</sub>) ճարպաթթուները, իսկ չհազեցածներից՝ օլեինայինը (C<sub>18</sub>, մեկ կրկնակի կապ C<sub>9</sub>-ի մոտ), լինոլեվայինը (C<sub>18</sub>, երկու կրկնակի կապ), արախիդոնայինը (C<sub>20</sub>, չորս կրկնակի կապ), դոկոզահեքսանայինը (C<sub>22</sub>, վեց կրկնակի կապեր): Հետաքրքիր է, որ ճարպաթթուների կենսասինթեզը կատարվում է արդեն գոյություն ունեցող 12-ից մինչև 16 ածխածնի ատոմներ պարունակող ճարպաթթվային շղթայի երկարացմամբ, իսկ կրկնակի կապերը ներդրվում են յուրահատուկ օքսիգենազի մաս-

նակցությամբ: Սակայն, օրինակ, կենդանիները չեն կարող օլեինային թթվից սինթեզել լինոլեվային և լինոլենոլային թթուներ, ու դրանց պետք է ստանան բուսական սննդի հետ:

Հազեցած ճարպաթթվի շղթան գտնվում է ձգված տրանս-ձևով, իսկ չհազեցածներում՝ կրկնակի կապով՝ ցիս-ձևով: Ինչքան էլ կրկնակի կապեր պարունակի ճարպաթթուն, նրանցից մեկը միշտ գտնվում է C<sub>9</sub>-ի մոտ: Սեկիական առանցքի շուրջ ճարպաթթվի մոլեկուլի պտույտը բերում է տարբեր պտտողական իզոմերների՝ **կոնֆորմերների (ռոտամերների)** առաջացմանը:

Ֆոսֆոլիպիդներից գլիցերոլիպիդ է, օրինակ, լայնորեն տարածված ֆոսֆատիդիլեթանոլամինը, որը կոչվում է նաև կեֆալին (նկ. 2.1): Ֆոսֆատիդիլսոլինոն կամ լեցիտինում (նկ. 2.1), ֆոսֆատիդիլսերինում կամ էլ ֆոսֆատիդիլինոզիտում էթանոլամինի փոխարեն հանդիպում են համապատասխանաբար խոլին սպիրտը, սերին հիդրօքսիամինաթթուն կամ ինոզիտոլ ցիկլիկ սպիրտը: Կարդիոլիպինը, որը մեծ քանակությամբ հանդիպում է բակտերիաների ու միտոքոնդրիումների թաղանթներում (տես թիվ 2.2 աղյուսակը), «կրկնակի» ֆոսֆոգլիցերիդ է (նկ. 2.1): Սֆինգոլիպիդ է սֆինգոմիելինը (նկ. 2.1):



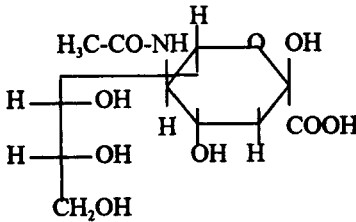
**Նկ. 2.1:** Թաղանթային լիպիդների քիմիական կառուցվածքները: 1- ֆոսֆատիդիլեթանոլամին, 2- ֆոսֆատիդիլսոլին, 3- կարդիոլիպին, 4- սֆինգոմիելին: R-ով (3,4) նշված է ճարպաթթվային մնացորդում ածխաջրածնային ռադիկալը:



Ֆոսֆոլիպիդները կարող են ներկայացվել մոլեկուլային տարբեր ձևերով՝ կախված ճարպաթթվային մնացորդներից: Դրանց թիվը, օրինակ, ֆոսֆատիդիլէթանոլամինի համար գերազանցում է 30-ը:

Հետաքրքիր է այն, որ **ֆոսֆոլիպիդների որոշակի հավաքածուն քաղանքներին պալիս է քերմոդինամիկական կայունություն ու ապահովում առանձին քաղաղրամասերի շարժունակությունը, հեշտացնում միջավայրի հեկվերջինների փոխանակումը, որոշում քաղանքի քափանցելիությունը:** Դժվար է պատասխանել, թե ինչու է ֆոսֆոլիպիդների որոշակի հավաքածուն պայմանավորում քաղանքի այս և ոչ այլ հատկությունները:

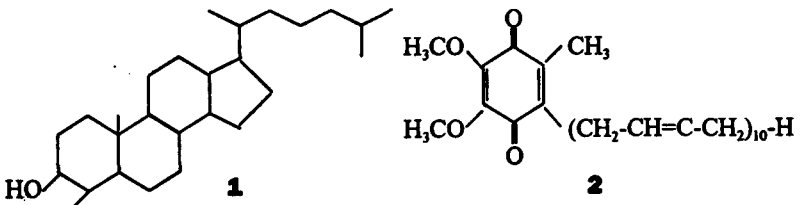
Երկրորդ դասը կազմող **գլիկոլիպիդները** շաքար պարունակող լիպիդներ են, որոնք ներկայացված են հիմնականում **ցերեբրոզիդներով և զանգլիոզիդներով:** Ցերեբրոզիդները պարունակում են հեքսոզներ, իսկ զանգլիոզիդները՝ մաև ամինաշաքարներ ու սիալաթթուներ (նկ. 2.2): Դրանք ներկայացված են փոքր



**Նկ. 2.2:** Սիալային (5-ացետամիդ-3,5-երկդեգոսիլ-D-գլիցերո-D-գալակտոնոնուլոզոյան) թթվի քիմիական կառուցվածքը:

քանակություններով: Այս լիպիդները կարևոր դեր են խաղում միջբջջային փոխազդեցություններում, տարբեր հորմոնների, քիմիական միջնորդների, վիրուսների ու տոքսինների ընկալման գործում:

Առանձին դաս են կազմում ցիկլոպենտանապերիլոքսինանտրենային օղակով սպիրտները՝ **սպերինները**, որոնցից են քոլեստերինը (խոլեստերինը) (նկ. 2.3)՝ կենդանիներում, սիտոստերինը բույսերում, կամ էլ էրգոստերինը՝ սնկերում. բակտերիաների մեծ մասում ստերիններ չկան: Ինչպես երևում է նկ. 2.3-ից, քոլեստերինը չի պարունակում երկար շղթաներ, այն ունի 4 օղակներ՝ եզրի վեցանդամանի օղակը միացված է բևեռացված հիդրօքսիլ խմբի հետ, իսկ նրանից հետո գտնվող հինգանդամանինը՝ ճյուղավորված ածխաջրածնային շղթայի հետ: Քոլեստերինի այդպիսի կառուցվածքը հնարավոր է դարձնում նրա վերակառուցումը քաղանքներում: Շատ քոլեստերին է պարունակվում լյարդի բջիջների ու էրիթրոցիտների պլազմային թաղանթում (աղյուսակ թիվ 2.2):



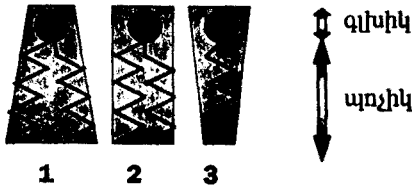
**Նկ. 2.2:** Քոլեստերինի (1) և ուրիքինոնի (2) քիմիական կառուցվածքները:

Լիպիդներին է պատկանում նաև ուրիփնոնը (նկ. 2.2), որը հանդիպում է կենդանի բջիջներում՝ զուգորդող թաղանթներում:

Ինչպես արդեն նշվել է, **բակտերիաների բջջաթաղանթներում առանց-նահապուկ է լիպիդների կազմը:** Նախ, լիպիդների կազմում հանդիպում են միայն մեկ կրկնակի կապ ունեցող ճարպաթթուներ: Աղիքային ցուպիկում ու կաթնաթթվային բակտերիաներում բացի պալմիտոլեինային (C<sub>16</sub>, մեկ կրկնակի կապ) ու օլեինային թթուներից հանդիպում է 17-րդ ամֆաժմի ատումի մոտ ցիկլոպրոպանային օղակ ունեցող մի ճարպաթթու, որի պարունակությունը կազմում է 20-ից մինչև 50 %: Միկրոկոկերը պարունակում են երկու մեթիլային խմբով կամ էթիլային և մեթիլային խմբերով ճարպաթթուներ: Աղսեր բակտերիաներում ֆոսֆոլիպիդների կազմում ճարպաթթուների փոխարեն հանդիպում են ամֆաժմի 20 ատոմներ պարունակող ու 4 մեթիլային խմբեր ունեցող ֆիտանիլային միացություններ: Դրանց հաշվին թաղանթն ավելի խիտ է, մեծամում է լիպիդային երկշերտի կայունությունը թթվածնի, տարբեր թթուների ու հիմքերի նկատմամբ: Մեթիլային խմբերով միակցված երկֆիտանիլային միացությունները գլիցերատսթերոնների ձևով պարունակվում են նաև ջերմասեր (թերմոֆիլ) և մեթան առաջացնող բակտերիաներում: Այդ միացությունները մեծացնում են թաղանթի կառուցվածքի ամրությունը, բակտերիաներին դարձնելով ունակ դիմակայելու բարձր ջերմաստիճանին ու մեթանի լուծիչ ներգործությանը: Թերմոֆիլների համար առանձնահատուկ է չհագեցած ճարպաթթուների բացակայությունը, որոնք բարձր ջերմաստիճանում կարող են հեշտությամբ օքսիդացվել:

Դիատոմային ջրիմուռների թաղանթներում հայտնաբերվել են սուլֆուլիպիդներ, որոնք մնան են ֆոսֆոլիպիդներին, սակայն ազոտի ատոմները փոխարինված են ծծմբի ատոմներով:

**Լիպիդների կառուցվածքը:** Լիպիդի մոլեկուլը կազմված է գլխիկից ու պոչիկից (նկ. 2.3): Գլխիկը գրադեցնում է մոլեկուլի երկարության գրեթե 1/4-ը, իսկ պոչիկը՝ 3/4-ը: Ընդ որում պոչիկի երկարությունը հասնում է 2,1 մմ: Լիպիդների մեծ մասի գլխիկը, լինելով կազմված ֆոսֆորական թթվի մնացորդից և լրացուցիչ, տարբեր բնույթի ռադիկալից (խոլին, սերին, էթանոլամին և այլն), հիդրոֆիլ է, կրում է դրական ու բացասական լիցքեր, սակայն գլխիկի գումարային լիցքը կամ



**Նկ. 2.3:** Լիպիդի մոլեկուլի գծապատկերը: Թաղանթներում հանդիպող լիպիդների պոչիկներում կարող են լինել երկու կամ մեկ ճարպաթթվային մնացորդներ ու մոլեկուլներն ընդունեն համապատասխանաբար կոնի (1), գլանի (2) ու շրջված կոնի (3) երկրաչափական ձև:

բացասական է, կամ էլ՝ չեզոք: Մոլորաբար երկու ճարպաթթուներից կազմված պոչիկը հիդրոֆոբ է, չի կրում լիցք. այստեղ գործնականում բացակայում են ջրի մոլեկուլները:

Ֆոսֆոլիպիդներում և սֆինգոլիպիդներում ճարպաթթվային մնացորդները կարող են անջատվել ֆոսֆոլիպազների և սֆինգոլիպազների ներգործությամբ:

Ֆոսֆորիլազներից  $A_2$ -ը, օրինակ, ճեղքում է ֆոսֆորիլիդներ, առաջացնելով լիզոֆոսֆորիլիդ և ճարպաթթու: Այն անջատվել է սկզբում կորբայի ու բոժոժավոր օձի բույնից, իսկ հետո մակ ցուլի ու խոզի ենթաստամոքսային գեղձից: Ֆոսֆորիլազ  $A_2$ -ն իրենից ներկայացնում է 14 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով սպիտակուց: Հետաքրքրություն է ներկայացնում այս ֆերմենտի ակտիվացումը լիպիդային կառույցների հետ փոխազդելուց: Նրա կատալիզող ակտիվության համար պահանջվում են կալցիումի իոններ: Ենթադրվում է, որ ֆերմենտը կապվում է լիպիդային երկշերտի հետ նրա ակտիվ կենտրոնից տարբեր, հատուկ հատվածի միջոցով: Հաշվի է առնվում այն, որ ֆոսֆորիլիդներն ազդեցակցած վիճակում տարբերվում են իրենց կոնֆորմացիայով: Ֆերմենտի ներգործությամբ առաջացած վերջնանյութերը հեռացվում են միջավայրից: Սակայն վերջնանյութերի կուտակումը բերում է ֆերմենտի ակտիվության մեծացմանը, որի մեխանիզմը պարզ չէ:

Լիպիդների 90 %-ի մոտ 1-ին դիրքը, որպես կանոն, գրավում է պալմիտինային կամ էլ ստեարինային թթուն, իսկ 95 %-ի մոտ 2-րդը՝ որևէ չհագեցած թթու: Հագեցած և չհագեցած ճարպաթթուների առկայության դեպքում լիպիդների խառնուրդն ավելի հեղուկ է, որը շատ կարևոր է թաղանթների որոշակի հատկությունների պահպանման, լիպիդների գործառական ակտիվության համար: Կարելի է նշել, որ թաղանթով նյութերի անցումը, օրինակ, ընկնում է մոտ 20 անգամ չհագեցած ճարպաթթուներով լիպիդները հագեցածներով փոխարինելիս: Լիպիդների մածուցիկության շեղումը բնականոն արժեքներից հանգեցնում է տարբեր խախտումների ու առաջ բերում բջիջների մահ:

Ինչ վերաբերում է լիպիդային մոլեկուլների երկրաչափական ձևին, ապա դրանք կարող են ունենալ կոնի, գլանի և շրջված կոնի ձև՝ կախված գլխիկի կողմից գրաված մակերևույթի մակերեսի ու ճարպաթթվային պոչիկի լայնական կտրվածքի մակերեսի հարաբերությունից (նկ. 2.3): Նկարում բերված լիպիդի կառուցվածքի սկզբունքային պատկերը որոշում է նրա մոլեկուլների կազմակերպումը միաշերտերի, միգելների, լիպոսոմների և հարթ երկշերտերի ձևով, որոնք կոլիտարկվեն հաջորդ պարագրաֆում:

**Լիպիդների պերօքսիդային օքսիդացումը:** Լիպիդների հետաքրքիր հատկություններից է նրանց *պերօքսիդային* (գերօքսիդային) *օքսիդացումը*: Այն ընթանում է նրանց ճարպաթթվային շղթաների CH-կապի դիսոցման արդյունքում ազատ ռադիկալային վերջնանյութերի (R) առաջացմամբ, ընդ որում ամենափոքր էներգիայով է օժտված ճարպաթթվում կրկնակի կապի հարևանությամբ գտնվող CH-կապը: Վերջինիս դիսոցումից առաջացած չզուգավորված էլեկտրոնը կրկնակի կապի  $\pi$ -էլեկտրոնների հետ միասին առաջացնում է շղթայի ծայրերում էլեկտրոնների ավելի բարձր խտությամբ համապատասխան համակարգ, որում հնարավոր է թթվածնի միացում ու հիդրոպերօքսիդների (ROOH) առաջացում: Լիպիդների այդպիսի ձևափոխությունն ինդուկցվում է ֆերմենտային համակարգերի ու այլ գործոնների կողմից: Այդպիսի գործոններից են **թթվածնի ակտիվ չևերը** (թթվածնի պրոտոնացված սուպերօքսիդային ռադիկալը՝  $HO_2$ -ը, հիփօքսիլ ռադիկալը՝ OH-ը, սինգլետային թթվածինը՝  $^1O_2$ -ը), որոնք փոխազդում են լիպիդների ճարպաթթվային շղթաների հետ: Նմանապես են ներգործում մակ իոնացնող ճառագայթումը, երկաթի կամ պղնձի իոնները, ասկորբինաթթուն:

ճարպաթթվային շղթաների օքսիդացման արդյունքում առաջացած R ազատ ռադիկալը, թթվածնի հետ փոխազդելով, կարող է կազմավորել մի նոր  $RO_2$ :

նաղիկալ, որն էլ իր հերթին ճարպաթթվային մի այլ շղթայի հետ փոխազդելիս հանգեցնում է հիդրոպերօքսիդի առաջացմանը՝



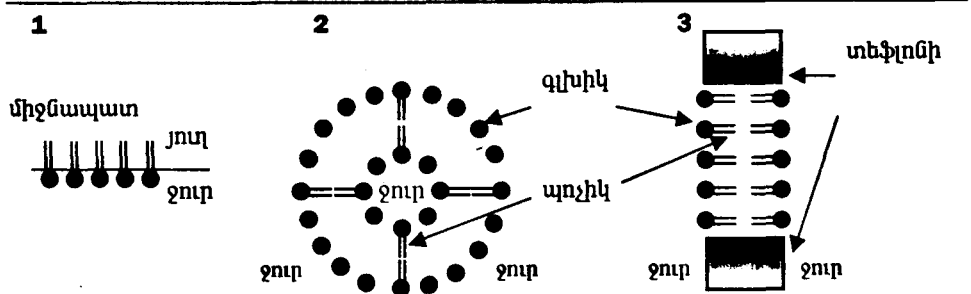
Մեկ ազատ ռադիկալի առաջացումը հետագա փոխազդեցության հաշվին կարող է նորից բերել ազատ ռադիկալին. փաստորեն կատարվում է շղթայական փոխարկում: Լիպիդների ազատ ռադիկալները կարող են մահանալ շղթաների խզման ռեակցիաներում, կամ էլ **հակաօքսիդիչ միացությունների** ներգործումից: Հակաօքսիդիչներ են  $\alpha$  տոկոֆերոլը (E վիտամինը) կամ հիդրոքինոնները, որոնք փոխազդում են լիպիդների ազատ ռադիկալների հետ:  $\beta$  կարոտինի հակաօքսիդիչ հատկությունը պայմանավորված է թթվածնի ակտիվ ձևերի հետ նրա փոխազդեցությամբ:

Քանի որ լիպիդների պերօքսիդային օքսիդացումն ուղեկցվում է լուսարձակմամբ վերջնանյութերի զրգոված վիճակից հիմնականին անցնելիս, ապա այն ուսումնասիրվում է **քեմիլուսարչակման (քեմիլյումինեսցենցիայի)** գրանցման օգնությամբ: Այս մեթոդի օգնությամբ Ա. Չաբարյանին հաջողվել է ցույց տալ, օրինակ, լյարդի բջիջների լիպիդների պերօքսիդային օքսիդացման փոփոխությունը մի շարք հիվանդությունների ժամանակ:

Յոսֆոլիպիդում ճարպաթթվային շղթաներից մեկի պերօքսիդային օքսիդացումը կարող է փոխել լիպիդի մոլեկուլի կառուցվածքը և այն դառնում է կոնաձև: Այդպիսի մոլեկուլը թաղանթում կարող է առաջացնել արատ (դեֆեկտ): Ուստի լիպիդների պերօքսիդային օքսիդացման արդյունքում կարող են փոխվել թաղանթների կազմն ու ֆիզիկական հատկությունները, օրինակ՝ մածուցիկությունը, կառուցվածքային կազմակերպումը, տարբեր իոնների ու այլ մասնիկների համար թափանցելիությունը, նրանց ֆունկցիաները: Առանձին դեպքերում դա կարող է տարբեր հիվանդությունների պատճառ հանդիսանալ:

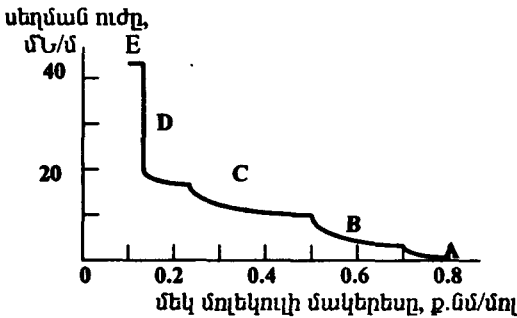
### 2.3: Արհեստական լիպիդային կառույցներ

**Լիպիդների ինքնակազմակերպումը՝ միաշերտեր, լիպոսոմներ, հարթ երկշերտեր:** Լիպիդների բնորոշ հատկություններից է **ինքնակազմակերպումը**: Դրա համար կարևոր են լիպիդների **ամֆիֆիլ** (ամֆիպատիկ) հատկությունները, երբ նրանց գլխիկը հիդրոֆիլ է, իսկ պոչիկը՝ հիդրոֆոբ: Ուստի ջուր-յուղ կամ ջուր-օդ փուլերի (ֆազերի) բաժանման մակերևույթին լիպիդները կազմում են մեկ շերտ՝ **միաշերտ** (նկ. 2.4). գլխիկները ուղղվում են դեպի ջուր, իսկ պոչիկները՝ դեպի յուղ կամ օդ:



**Նկ. 2.4:** Արհեստական լիպիդային կառույցներ. 1- միաշերտ, 2- լիպոսոմ, 3- հարթ երկշերտ:

Միաշերտում լիպիդի մոլեկուլները ջերմային տատանումների արդյունքում կարող են շարժվել միայն բաժանման մակերևույթի ուղղությամբ, ստեղծելով մակերևութային ճնշում: Չափելով որոշակի մոլեկուլային զանգվածով լիպիդից միաշերտի մակերևույթի մակերեսը՝ կարելի է որոշել մեկ մոլեկուլի կողմից զբաղեցրած մակերեսը: Միաշերտի սեղմման ժամանակ այդ մեծությունից կախված, տարբերում են միաշերտի տարբեր կարգավիճակներ՝ պինդ, հեղուկ խտացված (կոնդենսացված), հեղուկ ձգված և գազային (ճկ. 2.5): Սեղմման որոշակի արժեքի գերազանցումից միաշերտն անցնում է փլուզման (կոլապսի) վիճակի ու քայքայվում: Պարզ է, որ պինդ վիճակում ճարպաթթվային շղթաներն առավել խիտ են դասավորված ու կարծես թե անշարժ են, իսկ մյուս կարգավիճակներում այդ շղթաները դառնում են շարժունակ:



**Նկ. 2.5:** Լիպիդային միաշերտում սեղմման ուժի կախումը մեկ մոլեկուլի կողմից զբաղեցրած մակերեսից: A- երկչափ գազ, B-ձգված հեղուկ թաղանթ, C- կոնդենսացված հեղուկ թաղանթ, D- պինդ վիճակ, E- կոլապսի վիճակ (ըստ Ա.Ռուբինի, 1987):

Քոլեստերինի ներդրման դեպքում միաշերտի մակերևույթի մակերեսը փոքրանում է: Վերջինս բացատրվում է նրանով, որ քոլեստերինի ներկայությամբ միաշերտի հարթության նկատմամբ ճարպաթթվային շղթաների թեքության անկյունը մեծանում է: Դա կախված պետք է լինի լիպիդների բնույթից. առավելագույն արդյունք դիտվում է չհագեցվածության ցածր աստիճանով ֆոսֆոլիպիդների դեպքում:

Միաշերտում լիպիդների մոլեկուլների գլխիկների միջև հեռավորությունն ազդում է նրա վրա տարբեր խոնների աղտոտքիայի ու սպիտակուցների հետ էլեկտրաստատիկ փոխազդեցության վրա: Միաշերտերի վրա հաջողվել է աղտոտքել մի շարք ֆերմենտներ ու ուսումնասիրել դրանց ակտիվության կախվածությունը միաշերտի դասավորման խտությունից: Պարզվել է, որ միաշերտի սեղմման դեպքում լիպիդներ հիդրոլիզող ֆերմենտները կորցնում են իրենց ակտիվությունը:

Ցավոք, միաշերտեր առաջանում են ջուր-օդ բաժանման սահմանին, իսկ կենսաբանական թաղանթները բաժանում են ջրային միջավայրեր: Ուստի միաշերտերում հնարավոր չէ ուսումնասիրել թաղանթների թափանցելիությունը:

**Ջրում լիպիդների մոլեկուլները չգտնում են միավորվել ծավալային ու մակերևութային կառույցներում, դա կարող է դիպվել որպես հիդրոֆոբ, ինչպես նաև էլեկտրաստատիկ փոխազդեցությունների, ջրածնային կապերի առաջացման ու Վան-դեր-վալսյան ուժերի ներգործության արդյունք:**

Լիպիդների կազմակերպումը ջրում որոշվում է դրանց կոնցենտրացիայով: Այդպիսի երեւոյթը կոչվում է **պոլիսորֆիզմ**: Ցածր կոնցենտրացիայի դեպքում լիպիդներն առաջացնում են գնդաձև, գլանաձև կամ ձգված միցելներ, որոնցում լիպիդների մոլեկուլների բևեռացված գլխիկները զբաղեցնում են մակերևութային դիրք, իսկ պոչիկներն ուղղվում դեպի ներս: Նման համակարգերում՝ կախված լիպիդի մոլեկուլում գլխիկի և պոչիկի ծավալների հարաբերությունից, ռենտգենյան ճառագայթների դիֆրակցիայի, էլեկտրոնային մանրադիտարկման ու այլ մեթոդների օգնությամբ դիտվում են վեցանկյուն կառույցներ: Գլանանման կառույցներում նկատվում են ջրային անցքուղիներ: Միցելների ձևը կախված է լիպիդների խտությունից:

Լիպիդների բարձր կոնցենտրացիայի դեպքում առաջանում են գնդաձև երկշերտ բշտիկներ՝ **լիպոսոմներ** (նկ. 2.4): Դա էներգապես շահավետ վիճակ է, քանի որ նվազում է ջրի հետ հիդրոֆոբ մակերեսների շփման մակերեսը: Տարբեր տեսակի կառույցների առաջացումը որոշվում է լիպիդների մոլեկուլների դասավորության չափանիշով, որն իրենից ներկայացնում է մոլեկուլի ածխաջրածնային հատվածի ծավալի ( $v$ ) հարաբերությունը դրա առավելագույն երկարության ( $l$ ) ու հիդրոֆոբ մակերեսային մոլեկուլի կողմից զբաղեցրած օպտիմալ մակերեսի ( $S_0$ ) վրա: Երբ  $v/(lS_0)$ -ն փոքր է 0,5-ից, ապա լիպիդի մոլեկուլները դասավորվում են միցելներում, իսկ այդ չափանիշի 0,5-ից մինչև 1 արժեքի դեպքում՝ երկշերտում:

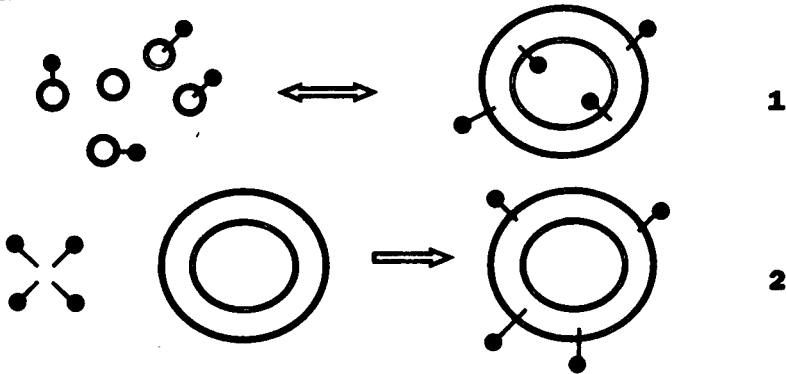
Լիպոսոմները լինում են մեկ կամ բազմակի շերտերով և ունեն 5–50 մկմ տրամագիծ: Բազմաշերտ լիպոսոմներում տարբեր երկշերտերի միջև հեռավորությունը որոշվում է լիպիդների բևեռացված խմբերի միջև, ինչպես նաև ջրի մոլեկուլների մասնակցությամբ էլեկտրաստատիկ ու այլ փոխազդեցություններով պայմանավորված ուժերի հավասարակշռությամբ: Գերձայնի ազդեցությամբ ձևավորված լիպոսոմները միաշերտ են, ունեն մինչև 250–300 անգուրեմ տրամագիծ: Ավելի մեծ չափսերի լիպոսոմներ ստացվում են ֆոսֆոլիպիդների լուծիչի դանդաղ գոլորշիացումից հետո:

Լիպոսոմների հատկություններից հետաքրքիր են ուռչելն ու անիզոնների համար ընտրողական թափանցելիությունը, որոնք կախված են ոչ միայն լիպոսոմների չափսերից ու կառուցվածքից, այլ նաև նրանց կազմից և լիպիդների գումարային լիցքից:

Տարբեր շերտերում հայտնվելն ինքնաբուխ է. ֆոսֆատիդիլխոլինի և ֆոսֆատիդիլէթանոլամինի հավասար մոլյարային խառնուրդների թափահարման ժամանակ ձևավորվող լիպոսոմներում առաջին նյութի հարաբերությունն երկրորդին արտաքին շերտում կազմում է 2:1, իսկ ներքինում՝ 1:2: Քոլեստերինը նախընտրում է լրացնել արտաքին շերտը: Այսպիսով՝ լիպոսոմներում շերտերն անհամաչափ են: Տարբեր ֆոսֆոլիպիդներից կազմված լիպոսոմներում տարբերում են երկշերտ ու ոչ երկշերտ հատվածներ: Լիպոսոմներում ֆոսֆատիդիլսերինի ու կարդիոլիպինի բանակի ավելացումը մեծացնում է բացասական լիցքը և բերում անիզոնների համար թափանցելիության վատացմանը: Քոլեստերինի բաժնեմասից և լիպիդների հազեցվածությունից կախված՝ տարբերում են պինդ և հեղուկ լիպոսոմներ: Ի տարբերություն հեղուկ լիպոսոմների՝ պինդ լիպոսոմները չեն միաձուլվում բջջաթաղանթների հետ ու թափանցում են դեպի ցիտոպլազմա:

Լիպոսոմները շատ հարմար են տարբեր նյութերի համար թաղանթների թափանցելիության ուսումնասիրման համար: Երբ լիպոսոմներ ձևավորվում են

այս կամ այն իոնի կամ մոլեկուլի ներկայությամբ, ապա դրանք հայտնվում են լիպոսոմների ներսի ջրային փուլում: Այդ իոնների կամ մոլեկուլների հետագա դուրս գալը հնարավորություն է ընձեռում որոշելու լիպոսոմների քափանցելիությունը:



**Նկ. 2.6:** Տարբեր եղանակներով ստացված համաչափ (1) ու անհամաչափ (2) պրոտեոլիպոսոմների պատկերը (տես տեքստը):

Լիպոսոմներում վերակառուցվում են թաղանթային սպիտակուցներ, առաջացնելով **պրոպեոլիպոսոմներ**: Դրանցում՝ սպիտակուցների դիրքավորումը պայմանավորված է վերակառուցման եղանակով. լիպիդա-սպիտակուցային խառնուրդի դիալիզի արդյունքում ստացվում են համաչափ, իսկ լիպոսոմների հետ սպիտակուցների խառնման ժամանակ՝ անհամաչափ պրոտեոլիպոսոմներ (նկ. 2.6): Այդպիսի վերակառուցման ժամանակ անհրաժեշտ է հաղթահարել սպիտակուցների անջատման ժամանակ օգտագործված դետերգենտներով պայմանավորված դժվարությունները, երբ դրանք հեռացվում են դիալիզի կամ ֆիլտրման միջոցով:

Լիպոսոմներում կարելի է ներմուծել մի շարք կարևոր նյութեր, որի հետևանքով նրանք արդեն իսկ լայնորեն օգտագործվում են բժշկության մեջ ու կենսատեխնոլոգիայում: Դրանք քափանցում են բջիջներ. մեկ բջիջ կարող են ներմուծվել մինչև 100 հազար լիպոսոմներ: Վերջիններիս միջոցով բջիջներ են հասցվում դեղամիջոցներ: Սույն նպատակով լիպոսոմների կիրառումն ունի մի շարք առավելություններ. լիպոսոմները տոքսիկ չեն ու չունեն հակազենային ազդեցություն, հեշտությամբ հաղթահարում են կառուցվածքային արգելքներ ու յուրացվում: Ընդ որում, լիպոսոմների բաշխումը կենդանական օրգանիզմում տարբերակված է. նրանք հիմնականում կուտակվում են լյարդում և փայծաղում, բայց բացարձակապես չեն հասնում կենտրոնական նյարդային համակարգ: Լիպոսոմները հաջողությամբ կիրառվում են քաղցկեղի, շաքարախտի, աթերոսկլերոզի ու այլ հիվանդությունների բուժման ժամանակ: Լիպոսոմներն օգտագործվում են նաև լիզոսոմային հիվանդություններից մեկի՝ սֆինգոլիպիդոզի բուժման նպատակով: Սֆինգոլիպիդների փոխանակությունն իրականանում է հիդրոլազների մասնակցությամբ, և դրանց անբավարարության դեպքում սֆինգոլիպիդների մասնակիորեն հիդրոլիզացված մոլեկուլները կու-

տակվում են լիզոտումներում՝ նպաստելով վերջիններիս չափսերի մեծացմանը: Նման խախտումը գլխուղեղի բջիջներում անդրադառնում է դրանց ֆունկցիոնալ ակտիվության վրա և մանուկ հասակում բերում ուղեղի թերզարգացմանը: Այդ հիդրոլազների ներմուծումը լիպոստմների միջոցով արդյունավետ միջոց է հիվանդության հաղթահարման գործում: Լավ արդյունքներ են դիտվել նաև մի շարք մակաբուծային հիվանդությունների, օրինակ՝ ընդերային (վիսցերալ) լեյշմանիոզի բուժման ժամանակ: Լիպոստմների միջոցով անտիմոնի պրեպարատների փոքր դոզաչափերով ներմուծումը ներգործում է լյարդում կուտակված մակաբույծի վրա: Լիպոստմների միջոցով բջիջ է ներմուծվում նաև այս կամ այն նուկլեինաթթուն՝ փոփոխելով նրա ժառանգական հատկանիշները:

Լիպոստմների օգնությամբ կարելի է փոփոխել բջջաթաղանթների ձևը, մածուցիկությունը, լիցքավորվածությունը, թափանցելիությունն ու այլ հատկություններ: Այսպես, օրինակ, երիթրոցիտների թաղանթում լիպոստմների ներմուծմից առաջանում են ասեղիկներ, ֆիբրոբլաստներում՝ մանրաթավիկներ:

Ջրային լուծույթը բաժանող հիդրոֆոր նյութից, օրինակ, տեֆլոնի միջնապատի շատ փոքր (մինչև 1 մմ) տրամագծով անցքի վրա լիպիդի կաթիլ տեղադրելով կարող է ստացվել **հարթ** լիպիդային **երկշերտ** (նկ. 2.4): Հեղուկ ածխաջրածիններում, օրինակ, դեկանում, օկտանում, հեպտանում կամ քլորոֆորմ-մեթանոլային խառնուրդում լուծված լիպիդի այդ կաթիլն առաջացնում է թաղանթ, որը մակերեութային լարվածության ու ջրային փուլերի ձգողության վան-դեր-վալսյան ուժերի հաշվին սեղմվում է լայնական ուղղությամբ մինչև երկշերտի կազմավորում: Լիպիդային երկշերտում լիպիդների բևեռացված գլխիկները դիրքավորվում են երկշերտի հարթությանը զուգահեռ, նրանց միջև հնարավոր է ջրածնային կապերի առաջացում: Այդպիսի գործընթացը տևում է 5-20 րոպե: Ուղեղի ֆոսֆոլիպիդներից մեան երկշերտ ստացվել է 1962 թ-ին Օ. Մյուլլերի ու Դ. Ռուդինի կողմից: Այնուհետև Մ. Սոնթալն ու Օ. Մյուլլերը մշակեցին երկշերտ թաղանթի ստացման մի այլ եղանակ, երբ անցքով տեֆլոնի միջնապատը շրջապատող լիպիդների միաշերտով հեղուկների աստիճանական բարձրացումը բերում էր երկու տարբեր կողմերից միաշերտով անցքի փակմանը: Այդպիսի թաղանթի հաստությունը կախված է լիպիդների կազմից, բայց չի գերազանցում 100 անգստրենից: Նման հարթ թաղանթը քիչ է անդրադարձնում լույսն ու կոչվում է սև:

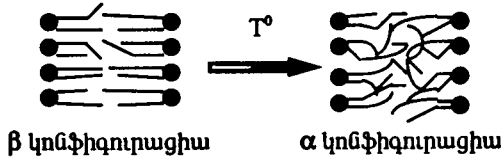
Հարթ լիպիդային երկշերտ թաղանթներում կարելի է ուսումնասիրել նրանց թափանցելիությունն ու մի շարք այլ հատկություններ, որոշել թաղանթային պոտենցիալը և այլն (աղյուսակ թիվ 2.2), որոնք կախված են լիպիդների կազմից: Այդպիսի թաղանթները քիչ թափանցելի են իոնների ու բևեռացված մոլեկուլների մեծ մասի համար, սակայն թափանցելի են ջրի համար: Լինելով զգայուն իոնների կոնցենտրացիաների փոփոխությունների նկատմամբ, նման թաղանթները որպես էլեկտրոդներ լայն կիրառում են գտել:

**Փուլային անցումները և մոլեկուլների շարժունակությունը լիպիդային կառույցներում:** Լիպիդային կառույցներում մոլեկուլների ճարպաթթվային շղթաները սովորաբար դասավորված են մեկը մյուսի նկատմամբ զուգահեռ: Դրանց դիրքից և վիճակից կախված տարբերում են պինդ բյուրեղային ու հեղուկ շերտեր՝ թաղանթներ: Բյուրեղայինից դեպի հեղուկ կարգավիճակի՝ **փուլային (ֆազային) անցումը** պիտվում է ջերմաստիճանի բարձրացման ժամանակ՝ նման հալման գործընթացին: Ջերմաստիճանից կախված փուլային կարգավի-



ճակը փոփոխելու լիպիդների հատկությունը կոչվում է **բեյմուդրոպ պոլիմորֆիզմ**:

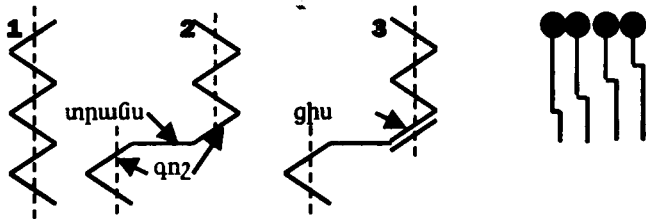
Ցածր ջերմաստիճանում ֆոսֆոլիպիդների տարածական փոխդասավորության՝ կոնֆիգուրացիայի համար բնորոշ են երկարությամբ ձգված, խիտ դասավորված ճարպաթթվային պոչիկներ (նկ. 2.7): Այդպիսի կոնֆիգուրացիան կոչվում է  $\beta$ : Բարձր ջերմաստիճանում ճարպաթթվային պոչիկները դասավորվում են ոչ խիտ, փխրուն ձևով, ունեն մեծ շարժունակություն ու գրավում են մեծ ծավալ (նկ.2.7): Դա  $\alpha$  կոնֆիգուրացիան է: Երևի թե այս կոնֆիգուրացիան շատ



**Նկ. 2.7:** Փոսֆոլիպիդային երկշերտ կառույցների տարբեր կոնֆիգուրացիաները:

կարևոր է, քանի որ դրանով է որոշվում թաղանթների հոսելիությունն ու թափանցելիությունը: Տարբերում են նաև ֆոսֆոլիպիդների այլ կոնֆիգուրացիաներ:

Լիպիդների հալումը պայմանավորված է ճարպաթթվային շղթաների **պարպոդական իզոմերիզացմամբ**, որի ժամանակ շղթայում -C-C- կապի անկյունը փոխվում է այսպես կոչված տրանսի հատվածի շուրջ ու գոշ-տրանս-գոշ հատվածի կոնֆորմացիան առաջացնում է շերտում **կիմկ** (նկ. 2.8): Տրանսի շուրջ չհագեցած կրկնակի կապն անվանվում է ցիս, և համապատասխան հատվածը՝ գոշ-տրանս-ցիս: Ամենափոքր էներգիայով օժտված է տրանս-կոնֆորմացիան, ամենամեծով՝ ցիս-ը: Գոշ-կոնֆորմացիայի էներգիան փոքր-ինչ գերազանցում է տրանսինը, սակայն էներգիական արգելքը կազմում է 12-17 կՋ/մոլ: Կիմկը կրճատում է ճարպաթթվային շղթայի երկարությունը, մեծացնում լիպիդի մոլեկուլի ծավալը: Կիմկերի առաջացումը բավարար չէ հալման համար, սակայն մեկ կիմկի առաջացումը բերում է հարևան շղթաներում կիմկերի առաջացմանը



**Նկ. 2.8:** Կիմկերը լիպիդների ճարպաթթվային շղթայում: 1- լրիվ գոշ, 2-գոշ-տրանս-գոշ, 3- գոշ-տրանս-ցիս կոնֆորմացիաները: Աջից՝ կիմկերը թաղանթի մեկ կիսաշերտի հարևան լիպիդների ճարպաթթվային շղթաներում

(նկ. 2.8): Դա փոխում է կառույցի մածուցիկությունը, մեծացնում նրա հոսելիությունը: Գոշ-կոնֆորմացիան շղթայում -C-C- կապի շուրջ պատոդական տատանում-

ների ամպլիտուդի մեծացմամբ, կինկերի առաջացումով է պայմանավորված լիպիդային կառույցների փուլային անցման ժամանակ դիտվող միջանկյալ *հեղուկաբյուրեղային* կարգավիճակը:

Փուլային անցման պայմաններում դիտվում է նաև լիպիդների բևեռացված խմբերի շարժունակության ու նրանց կողմնային (լատերալ) դիֆուզիայի արագության մեծացում: Նման փոփոխությունների արդյունքում տեղի են ունենում երկչերտի տարածական չափսերի փոփոխություն և թաղանթի հիդրոֆոր ծավալի մեծացում: Առաջանում են տարբեր տեսակի շարժուն դեֆեկտներ, որոնց քանակն ու շարժունակությունը կախված են ջերմաստիճանից:

Փուլային անցման ժամանակ կտրուկ փոխվում են թաղանթի կարգավորվածությունը՝ էնթալպիան (S), և նրա ծավալը, այսինքն՝ ազատ էներգիայի այս ածանցյալները կրում են խզում: Դա նշանակում է, որ փուլային անցումը կարող է դասվել առաջին կարգի անցումների: Ֆոսֆատիդիլ-խոլիններից կազմված թաղանթի համար դիտվում է ածխաջրածնային շղթաների երկարությունից էնթալպիայի աճի գծային կախվածություն, երբ, օրինակ, մեկ CH-խմբի համար էնթալպիայի աճը կազմում է մոտավորապես 5,25 Ջ/մոլ ջերմաստիճանի մեկ աստիճանի համար: Փոփոխություն է կրում նաև մակերևութային լիցքի խտությունը:

Հաշվի առնելով համակարգի ջերմապարունակության էնթալպիայի (H) ու էնթալպիայի փոփոխությունները, փուլային անցման ջերմաստիճանը ( $T_{\text{փ.ա.}}$ ) որոշվում է որպես

$$T_{\text{փ.ա.}} = \Delta H / \Delta S + \Delta E_{\text{cl}} / \Delta S,$$

որտեղ  $\Delta E_{\text{cl}}$  էլեկտրաստատիկ անդամ է: Այն ջերմաստիճանը, որից ցածր լիպիդների կառույցները գտնվում են բյուրեղային կարգավիճակում, կոչվում է *կրաֆտի կետ*: Փուլային անցման ջերմաստիճանը կախված է լիպիդի մոլեկուլում գլխիկի բնույթից, նրանում ճարպաթթվային մնացորդների երկարության և հագեցվածության աստիճանից ու համակարգում ջրի պարունակությունից: Այն անում է ճարպաթթվային շղթայի երկարության մեծացման ու նվազում նրա հագեցվածության աստիճանի ավելացման հետ:

Փուլային անցումներ կարող են խթանվել նաև միջավայրի pH-ի, էլեկտրական դաշտի փոփոխումով, երկվալենտ կատիոնների ներմուծմամբ: Փուլային անցումներն ուղեկցում են հորմոնների ներգործությունը: Նրանք փոխում են թաղանթների գործառական ակտիվությունը, օրինակ, ըստ Վ.Ֆ. Անտոնովի, իոնների համար թափանցելիությունը:

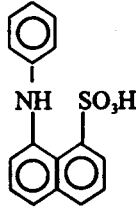
Կենսաթաղանթներում փուլային անցումներ դիտվում են կենդանիների ծնունդի քնից դուրս գալուց, ջերմահարմարվելիս և այլն: Դարձելի փուլային անցումներն ընկած են կենսաբանական ռիթմերի հիմքում, դրանց հաշվին կենդանի օրգանիզմները հաշվարկում են ժամանակը: Դա արտահայտվում է միջատների օրական ռիթմերի, ձկների գաղթի և ձվադրման, թռչունների աշնանային չուի, կաթնասունների վարքի և նրանց գունավորման սեզոնային փոփոխությունների ու այլ ռեակցիաներում: Տարբեր օրգանների, հյուսվածքների ու առանձին բջիջների մինչև  $-10$ – $30^{\circ}\text{C}$  ջերմաստիճանը սառեցման ժամանակ թաղանթներում առաջանում են պինդ հատվածներ, որոնք տարբերվում են հեղուկ հատվածներից իրենց քիմիական կազմով, քանի որ թաղանթային սպիտակուցները մղվում են դեպի հեղուկաբյուրեղային հատվածներ: Փուլերի բաժանման մասն երևույթը և լիպիդային երկչերտի լրիվ բյուրեղացումը կարող են ուղեկցվել անդարձելի փոփոխություններով ու իջեցնել բջիջների կենսագործունեությունը:

Փուլային անցումների ուսումնասիրման և դրանց ջերմաստիճանի որոշման համար կիրառվում է **դիֆերենցիալ կալորիաչափման** մեթոդը, որի էությունը կայանում է օբյեկտի ջերմաստիճանի անընդհատ բարձրացման ընթացքում շատ փոքր մեծությամբ ջերմաստիճանի բարձրացման համար անհրաժեշտ ջերմության քանակի չափման մեջ. ընդ որում, պետք է հաշվի առնվի օբյեկտի սեփական ջերմունակությունը: Այդ եղանակով որոշվել է, որ փուլային անցման միջին ջերմաստիճանը ֆոսֆատիլիլէթանոլամինի կառույցներում հավասար է 64 °C, ֆոսֆատիլիլիցերոլի՝ 41 °C, իսկ տարբեր ֆոսֆատիլիլտոլինների՝ -22-ից մինչև +58 °C: Ստացվող տեղեկատվությունը կարևոր է նաև լիպիդային երկշերտի ինքնակազմակերպման հարցում: Հարկ է նշել, որ բակտերիաների պլազմային թաղանթում հեշտությամբ են հայտնաբերվում փուլային անցումներ, սակայն կաթնասունների որոշ բջիջների թաղանթներում միշտ չէ, որ նրանք հստակորեն են որոշվում:

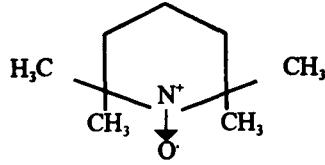
**Լիպիդային երկշերտերում մոլեկուլների ինքնակազմակերպումը և փուլային անցումներն ուսումնասիրվում են ռենտգենյան ճառագայթների դիֆրակցիայի մեթոդով, լուսածորվող ու պարամագնիսական զոնդերի օգտագործման միջոցով:** Երբ ռենտգենյան ճառագայթների ճանապարհին տեղադրում են բյուրեղային մասնիկ ու պտտում դրան, ապա դիտվում է ճառագայթների դիֆրակցիա, որի պատկերում չափում են ճառագայթների ցրման անկյունները և հաշվարկում նմուշի կառուցվածքի առանձնահատկությունները: Լիպիդային երկշերտ կառույցների համար հաջողվել է որոշել լիպիդների մոլեկուլների բևեռացված գլխիկների ու ածխածնային շղթայի ծայրում մեթիլային խմբի միջև հեռավորությունը: Ֆոսֆոլիպիդների երկշերտի հաստությունը հաշվարկվել է 3,9-ից մինչև 4,5 նմ՝ կախված ջերմաստիճանից: Պարզվել է նաև, որ ածխածնային շղթաները որոշակիորեն թեքված են երկշերտի մակերևույթի հարթության նկատմամբ:

Լուսածորվող (ֆլյուորեսցենտային) զոնդերից լայնորեն կիրառվում է 1-անհիլնանալֆալին-8-սուլֆոնաթթուն (ԱՆՍ) (նկ. 2.9): Այն եղել է առաջին զոնդերից մեկը, որը 1952 թ-ին օգտագործել է Դ. Լոուրենցը թաղանթային կառույցների հետազոտման համար: ԱՆՍ-ի անցումը բևեռացված միջավայրից դեպի ոչ բևեռացվածը բերում է լուսածորման հաճախության շեղմանը դեպի կարճ ալիքների տիրույթ, որը կոչվում է **կապույտ շեղում**: Նույն արդյունքի է բերում նաև միջավայրի մածուցիկության մեծացումը: Բացի դրանից, արձակվող լույսի բևեռացման փոփոխումը տեղեկատվական է երկշերտում զոնդի պտտման արագության ու նրա տեղաշարժման տեսակետից: Այդ զոնդի օգնությամբ ցույց է տրվել, որ երկշերտի ներսում առկա է մածուցիկության գրադիենտ, երբ լիպիդների պոչիկների ծայրերն ավելի շարժունակ են, քան նրանց գլխիկների մոտ գտնվող հատվածները: Լիցքավորված զոնդերի կապումը թաղանթում կախված է դրա լիցքի խտությունից ու կարող է օգտագործվել վերջինիս որոշման, ինչպես նաև թաղանթային պոտենցիալի գնահատման համար: Մոսկվայի 2-րդ բժշկական ակադեմիայում Յու.Ա. Վլադիմիրովի և աշխատակիցների կողմից ցույց է տրվել, որ լույսով գրգռման ժամանակ զոնդերի լուսածորման վերացվող էներգիայի արժեքը վկայում է զոնդը շրջապատող թաղանթային տեղամասի կարգավորվածության մասին: Ինչքան կարգավորված է լիպիդային երկշերտը և դրանում սահմանափակ է զոնդի շարժունակությունը, այնքան փոքր է ջերմային տատանումների վրա ծախսվող էներգիան: Լ.Դ. Բերգելսոնի ու այլ գիտնականների կողմից սինթեզվել են լուսածորող խումբ

պարունակող վերափոխված ֆոսֆոլիպիդներ, որոնք օգտագործվում են քաղամթերի տեղային հատկությունների ուսումնասիրման համար:



1



2

Նկ. 2.9: Լուսածորվող ու պարամագնիսական զոնդեր: 1- 1-անիլինամավթալին և 8-սուլֆոնաթթու, 2- 2,2,6,6-տետրամեթիլպիպերիդին և 1-օքսին:

pH-ի նկատմամբ զգայուն զոնդերը, օրինակ՝ ակրիդինի ածանցյալները, կիրառվում են քաղամթով pH-ի գրադիենտի չափման համար:

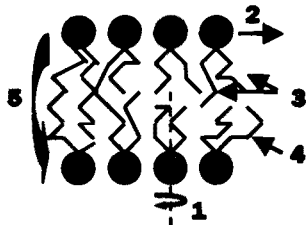
Պարամագնիսական զոնդերից է չզուգավորված էլեկտրոն պարունակող միտրոքսիդային ռադիկալը՝ 2,2,6,6-տետրամեթիլպիպերիդին-1-օքսինը (ՏԵՄ-ՊՕ) (նկ. 2.9): Լիպիդների երկշերտի պինդ վիճակից հեղուկ կարգավիճակի անցման դեպքում կտրուկ մեծանում է այդ զոնդի էլեկտրոնապարամագնիսական արձագանքման (ռեզոնանսի) ազդանշանի լայնույթը (ամպլիտուդը): Նույն արդյունքն է տալիս զոնդի անցումն ավելի շատ բևեռացված միջավայրից դեպի քիչ բևեռացվածը: Կիրառվում են նաև սպին-ճշված ֆոսֆոլիպիդներ կամ ճարպաթթուներ:

Ամիրածեշտ է ճշել նաև միջուկամագնիսական արձագանքման մեթոդի կիրառումը լիպիդային կառույցներում մոլեկուլների շարժունակության ուսումնասիրման մեջ: Քանի որ ջրածնի միջուկն ունի սեփական մագնիսական մոմենտ, ուստի լիպիդներում նա հայտնվում է արտաքին մագնիսական դաշտի և մոլեկուլի ներսում օրբիտալներով էլեկտրոնների շարժմամբ պայմանավորված մագնիսական դաշտի գումարային դաշտում, որը բերում է միջուկամագնիսական արձագանքման սպեկտրում պրոտոնի դիրքի շեղմանը՝ կախված քիմիական խմբից: Լիպիդային երկշերտում միկրոմածուցիկության մեծացումը բերում է այդ դիրքի տիրույթի լայնացմանը ու, պարզ է, նրա ազդանշանի ամպլիտուդի փոքրացմանը: Արձագանքումն օգտագործվում է նաև ածխածնի ու ֆոսֆորի միջուկների վրա:

Պատողական շարժումներից բացի, լիպիդային երկշերտ կառույցներում դիտվում են նաև մոլեկուլների տատանողական շարժումներ, երկայնական տեղափոխություն՝ այսպես կոչված լայնորայ դիֆուզիա ու մեկ շերտից մյուսը՝ միջշերտային, այսպես կոչված ֆլիպ-ֆլոպ (թրը՝ մփ-շրը՝ մփ) անցում (նկ. 2.10): Լիպիդների մոլեկուլների լատերալ դիֆուզիան բնորոշվում է դիֆուզիայի գործակցով (D), որը որոշվում է հետևյալ հավասարումից՝

$$x^2 = 4 D t,$$

որտեղ  $x$ -ը դիֆուզիայի հեռավորությունն է, իսկ  $t$ -ն՝ ժամանակը: Լիպիդների երկշերտում նրանց մոլեկուլների լատերալ դիֆուզիայի գործակիցը որոշվում է լուսածոբվող զոնդների օգնությամբ. այն հասնում է մինչև 5-15 բ.մկմ/վրկ: Եթե, օրինակ, D-ն հավասար է 6 բ.մկմ/վրկ, ապա մեկ վրկ-ում լիպիդի մոլեկուլը տեղաշարժվում է 5000 նմ հեռավորության վրա, որը փաստորեն հավասար է էրիթրոցիտի, կամ էլ աղիքային ցուպիկի պլազմային թաղանթի երկարությանը:



**Նկ. 2.10:** Լիպիդների շարժունակությունն երկշերտում: 1- երկայնական առանցքի շուրջ մոլեկուլի պտտողական շարժունակություն, 2- լատերալ դիֆուզիա, 3- ճարպաթթվային շղթաների տատանումներ, 4- կինկերի առաջացում, 5- մեկ շերտից դեպի մյուսը մոլեկուլի ֆլիպ-ֆլոպ անցում կամ տարբեր շերտերի միջև մոլեկուլների փոխանակում:

Այսինքն՝ լիպիդի մոլեկուլը մնում է երկշերտի նույն տեղում շատ կարճ ժամանակահատվածում՝ վայրկյանի միլիոներորդ մասը: Լատերալ դիֆուզիայի արագությունը կախված է թաղանթի լիպիդային կազմից և ջերմաստիճանից: Ֆլիպ-ֆլոպ անցումը բնորոշվում է լիպիդի մոլեկուլի մեկ շերտում գտնվելու կիսապարբերությամբ ու որոշվում լիպիդային երկշերտի կառույցի մեկ շերտում օտարածին լիպիդի ներմուծմամբ, որը ճարպաթթվային պոչիկների ներսում բերում է միջուկների առաջացմանն ու այնուհետև անցնում դեպի հաջորդ շերտը: Սովորաբար այդ կիսապարբերությունը հասնում է մի քանի ժամերի, սակայն այն կարող է կազմել ըոպեներ, օրինակ, էլեկտրական ձկան լիպիդներից կազմավորված երկշերտում այդ մեծությունը 38 ըոպե է: Լիպիդների երկշերտում նրանց մոլեկուլների լատերալ դիֆուզիան և ֆլիպ-ֆլոպ անցումը տարբերվում են նաև իրենց ակտիվացման էներգիայի արժեքներով: Պարզ է, որ այն առաջին դեպքում կազմում է 21 կՋ/մոլ, իսկ երկրորդում՝ ավելի մեծ է՝ 80 կՋ/մոլ:

Լիպիդների ինքնակազմակերպումը կախված է ոչ միայն լիպիդների կոնցենտրացիայից, այլ նաև նրանց կազմից, գլխիկների լիցքից, գլխիկների և պոչիկների ծավալների հարաբերությունից:

**Լիպիդային երկշերտի առաձգականությունը:** Լիպիդային երկշերտը կարելի է դիտել որպես երկչափ հեղուկ մարմին, որում առաձգական ուժերի համաչափության առանցքն ուղղահայաց է նրա մակերևույթին: Նման դեպքում լայնական առաձգականության՝ Յունգի մոդուլը (E) արտահայտվում է որպես՝

$$E_{\perp} = (-h / \Delta h) \Delta p \quad (2.1),$$

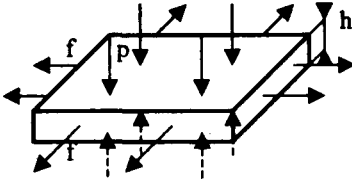
որտեղ  $\Delta h$ -ը հաստության փոփոխությունն է, իսկ երկայնական ձգման մոդուլը՝

$$E_{\parallel} = (S / \Delta S) \Delta f,$$

որտեղ  $p$ -ն թաղանթը նրա մակերևութին ուղղահայաց ուղղությամբ սեղմող ուժն է (նկ. 2.11), իսկ  $f$ -ը՝ երկայնական ուղղությամբ ձգման ուժը (նկ. 2.11),  $h$ -ը՝ թաղանթի հաստությունն,  $S$ -ը՝ թաղանթի մակերեսը:

Թաղանթի երկու կողմերի միջև էլեկտրական պոտենցիալների տարբերության ( $\Delta\phi$ ) դեպքում սեղմող մեխանիկական ուժը ( $F$ ) հավասարվում է՝

$$F = C_p (\Delta\phi)^2 / (2hc) \quad (2.2),$$



**Նկ. 2.11.** Թաղանթի վրա ներգործող առաձգական ուժերը,  $p$ -ն սեղմման ուժ է,  $f$ -ը՝ ձգմանը,  $h$ -ը՝ թաղանթի հաստությունը:

որտեղ  $C_p$ -ը թաղանթի տարողունակությունն է ( $\epsilon/hc$ ),  $h_c$ -ն՝ թաղանթի դիէլեկտրական (տարողունակային) հաստությունը, իսկ  $\epsilon$ -ը՝ դիէլեկտրական հաստատունը: Սովորաբար,  $C_p$  մոտ է 0,38 մկՖ/ք.սմ-ի,  $\Delta\phi$ -ն՝ 0,1 Վ-ի, և, հետևաբար,  $F$ -ը գնահատվում 0,04 Ն/ք.սմ: Հավասարեցնելով  $F$ -ը (2.1) հավասարման  $\Delta p$ -ին՝ կարող ենք ձևափոխել (2.2) հավասարումը և որոշել Յունգի մոդուլը: Սակայն այստեղ առաջանում են դժվարություններ  $h/\Delta h$ -ի հաշվարկման հարցում, քանի որ  $\epsilon$ -ն ու  $S$ -ը հաստատուն չեն թաղանթի վրա պոտենցիալների տարբերության կիրառման դեպքում: Դեֆեկտներ չունեցող երկշերտի համար Յունգի մոդուլը մոտ է  $5 \cdot 10^4$  Ն/ք.սմ-ի, որը բնորոշ է վինիլաստին: Այսինքն՝ լիպիդային երկշերտը բավականին կայուն է առաձգական դեֆորմացիայի նկատմամբ ու, ըստ երևույթին, կենսաբանական թաղանթների հաստության փոփոխությունները չեն անդրադառնա նրանց գործունեության վրա:

**Լիպիդային երկշերտն էլեկտրական դաշտում:** Ինչպես արդեն նշվել է նախորդ գլխում, կենսաթաղանթները գտնվում են էլեկտրական դաշտում (որի լարվածությունն առանձին դեպքերում հասնում է մեծ արժեքների), հետևաբար հետաքրքրություն է ներկայացնում նրանց հիմքը կազմող լիպիդային երկշերտի վարքն այդպիսի դաշտում:

Լիպիդային երկշերտը բավականին կայուն է արտաքին էլեկտրական դաշտում, սակայն, կախված դաշտի լարվածությունից, այն կարող է պատռվել: Այն լարվածությունը, որում դիտվում է երկշերտի պատռում, կոչվում է **խզման պոպենցիալ:** *Դրա մեծությունը կախված է լիպիդային երկշերտի բնույթից, երկշերտը շրջապատող միջավայրում էլեկտրալիպի կազմից ու խտությունից:*

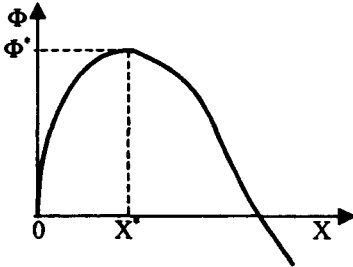
Եթե թաղանթը, ըստ Ջ. Կրոուլիի էլեկտրամեխանիկական տեսության, դիտարկենք որպես համասեռ առաձգական մի միջավայր, ապա ուժեղ էլեկտրական դաշտում առաձգական ուժին գերազանցում է սեղմման ուժն ու թաղանթը պատռվում է: Սակայն խզման պոտենցիալի փորձնականորեն որոշված արժեք-

ները զիջում են այդ տեսությանը հաշվարկվող մեծություններին: Պարզ է, որ թաղանթը պետք է դիտարկել որպես մետաղային համակարգ, որը, ըստ Մոսկվայի Ա. Ֆրումկինի անվան էլեկտրաքիմիայի ինստիտուտում աշխատող հայազգի կենսաէլեկտրաքիմիկոս Յու.Ա. Չիզմաջևի և աշխատակիցների (Վ. Առաքելյան), խախտվում է առաջացող դեֆեկտների հաշվին: Դեֆեկտներն իրենցից ներկայացնում են երկու տիպի՝ հիդրոֆոր և հիդրոֆիլ կողմնային մակերեսներով ծակոտիներ:

Էլեկտրական դաշտում թաղանթում  $X$  շառավղով ծակոտու առաջացման աշխատանքը՝  $\Phi$ -ը, որոշվում է հետևյալ հավասարմամբ՝

$$\Phi = 2 \pi \gamma x - \pi \sigma x^2 - \pi [\epsilon_p / \epsilon_p - 1] c_0 \varphi^2 x^2 / 2 \quad (2.3),$$

որտեղ  $\gamma$ -ն թաղանթի (երկշերտի) միավոր երկարության առաջացման ազատ էներգիան է,  $\sigma$ -ն՝ մակերևութային լարվածությունը,  $\epsilon_p$ -ը և  $\epsilon_p$ -ն՝ համապատասխանաբար ջրի և թաղանթի դիէլեկտրական թափանցելիությունը,  $c_0$ -ն՝ դեֆեկտի չունեցող թաղանթի տեսակարար էլեկտրաունակությունը,  $\varphi$ -ն՝ էլեկտրական դաշտի լարվածությունը: (2.3) հավասարման գրաֆիկական պատկերից (նկ. 2.12) երևում է, որ փոքր շառավղով ծակոտու առաջացման համար պահանջվում է մեծ աշխատանք:



**Նկ. 2.12:** Թաղանթում ծակոտու առաջացման աշխատանքը՝ կախված նրա շառավղից (2.3) հավասարում): Երբ  $X < X^*$ , դեֆեկտն անհետանում է:  $X^*$  արժեքին հասնելով դեֆեկտն անցնում է հիդրոֆիլ կողմնային մակերևութով ծակոտու:

Առաջացած ծակոտին «թափառում է» թաղանթում, բերելով նրա ավելի էական փոփոխություններին: Կախված առաջացող դեֆեկտների թվից՝ թաղանթը կարող է անցնել մակ գրգռված վիճակի, որին բնորոշ է թաղանթի բարձր հաղորդականություն: Ըստ Չիզմաջևի ստոխաստիկ տեսության՝ դեֆեկտը ծակոտու վերածումից թաղանթը կարող է պատռվել. դրա արագությունը համեմատական է դեֆեկտների քանակին: Մինչև պատռվելը թաղանթի գոյատևման ժամանակը՝  $\tau$ -ն, կախված է էլեկտրական դաշտի լարվածությունից՝

$$\tau = A e^{\Delta\varphi / k_p T},$$

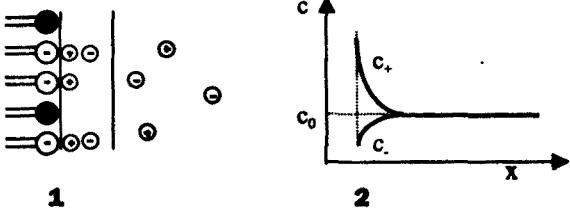
որտեղ  $A$ -ն բազմապատկիչ է: Այդ ժամանակը փոքրանում է միջավայրում իոնների կոնցենտրացիայի ավելացման և դրանց չափսերի մեծացման հետ:

**Լիպիդային կառույցների մակերևութային լիցքը:** Լիպիդային կառույցների առանձնահատկություններից է նրանց *մակերևութային լիցքը*, որը սովորաբար բացասական է: Մակերևութային լիցքը կարևոր է թաղանթների կայունացման համար և իր դերն ունի թաղանթային բշտիկների ու բջիջների փոխազդեցության, թաղանթներում տարբեր մյուսերի կապման, նրանցով տեղափոխման ու այլ գործընթացներում:

Լիպիդային կառույցների մակերևութային լիցքը հիմնականում գումարվում է զանգվիոզիդների մոլեկուլներում սիալաթթուների մնացորդների բացասական լիցքերից: Սիալաթթուների հեռացումից լիցքը էապես փոքրանում է: Մակերևութային լիցքում իրենց ավանդն ունեն ֆոսֆոլիպիդների ֆոսֆատային խմբերը: Սակայն կենսաբանական թաղանթների մակերևութային լիցքը որոշվում է ոչ միայն գլիկոլիպիդներով, այլ նաև գլիկոպրոտեիններով, դրանց ամինային ու կարբօքսիլային խմբերով: Այն կարող է պայմանավորված լինել նաև միջավայրից իոնների աղտորբցիայով: Այդ լիցքով է պայմանավորված **մակերևութային պոտենցիալը**: Վերջինս ներգործում է թաղանթամերձ տիրույթում լիցքավորված մասնիկների բաշխման վրա, ազդում սպիտակուցների, այդ թվում՝ ֆերմենտների աշխատանքի վրա:

Հաստատուն միջավայրում, լիպիդային կառույցի լիցքավորված խմբերի մեծ թվի դեպքում մակերևութային լիցքը և պոտենցիալը ունեն կայուն արժեքներ, բայց դրանց քանակի փոքրացման ժամանակ, ըստ Վ. Առաքելյանի, դիտվում են այդ արժեքների տատանումներ:

Աղի լուծույթում բացասական լիցք կրող լիպիդային կառույցների, ինչպես նաև բջջաթաղանթների մակերևութային կուտակվում են կատիոնները, իսկ հակառակ նշանի իոնները տեղաբաշխվում են դիսպերսիոն միջավայրում որոշակի հեռավորության վրա. առաջանում է **կրկնակի էլեկտրական շերտ** (նկ. 2.13): Մերձակա շերտի հաստությունը զնահատվում է, ըստ Գ. Հելմհոլցի ու Ժ. Պերրենի, որպես իոնների կրկնապատկված շառավղին հավասար մեծությոն:



**Նկ. 2.13:** Կրկնակի էլեկտրական շերտն աղի լուծույթում լիպիդային կառույցի մակերեսին (1) ու նրանում իոնների բաշխումը՝ կախված մակերեսից հեռավորությունից (x) (2): Լիպիդային մոլեկուլների գլխիկները կրում են բացասական լիցք (սպիտակ), կամ չեզոք են (սև), նրանց վրա աղտորբցված կատիոնները հենց կազմում են մերձակա, իսկ լուծույթում գտնվողները՝ հեռավոր կրկնակի էլեկտրական շերտ:  $c_0$ -ն լուծույթի կոնցենտրացիան է,  $c_+$ -ն ու  $c_-$ ՝ կատիոնների ու անիոնների կոնցենտրացիաները:

Սակայն այդպիսի պատկերացումը վերաբերում է բարձր իոնական ուժով միջավայրերին. կերակրի աղի կոնցենտրացիայի, օրինակ, 200 անգամ նվազման դեպքում լիպիդային կառույցի մակերևութային կրկնակի էլեկտրական շերտի հաստությունը մեծանում է 14 անգամ: Անհրաժեշտ է նշել նաև թաղանթի մակերևութային լիցքերի բավարար մեծ քանակի, միջավայրում իոնների չափսերի, դրանց հիդրատացման աստիճանի, աղտորբցման ունակության, միջավայրի pH-ի և այլ գործոնների մասին, որոնք որոշում են կրկնակի էլեկտրական շերտի կառուցվածքը: Իոնների բաշխման այդ շերտում, ըստ Գ. Գուլի և Գ. Չեպմենի, կախված է նրանց էլեկտրաստատիկ փոխազդեցությունից ու ջերմային տատա-



նուններից: **Հասարակագիտական հասարակական կրթական էլեկտրական շերտում իոնների բաշխման խտությունը փոքրանում է լիպիդային կառույցի մակերևույթից հեռավորության մեծացման հետ** (նկ. 2.13): Պարզ է, որ կատիոնների շարժունակությունը թաղանթամերձ տիրույթում խիստ նվազում է այն դեպքում, երբ դիսպերսիոն միջավայրում իոնները շարժվում են ավելի ազատ:

Էլեկտրական դաշտի կիրառման դեպքում լիպիդային կառույցի կամ բջջաթաղանթի մակերևույթին աղտորված իոններից կազմված շերտը կամ փուլը շարժվում է այդ կառույցի կամ թաղանթային բշտիկի՝ լիցքավորված մասնիկի հետ միասին դիսպերսիոն միջավայրի նկատմամբ: Այդ երևույթը կոչվում է **էլեկտրաֆորեզ**, որը նկարագրել է դեռևս 1808 թ-ին Ֆ. Ռեյսը: Միջավայրի հաստատուն pH-ի, իոնային ուժի ու ջերմաստիճանի դեպքում մասնիկի էլեկտրաֆորետիկ արագությունը՝ V-ն, որոշվում է **Սմոլուիտսկու հավասարումով**

$$V = H \varepsilon \zeta / 4 \pi \eta,$$

որտեղ H-ը արտաքին էլեկտրական դաշտի պոտենցիալի (լարվածության) գրադիենտ է,  $\varepsilon$ -ն՝ միջավայրի դիէլեկտրական թափանցելիությունը,  $\eta$ -ն՝ միջավայրի մածուցիկությունը, իսկ  $\zeta$ -ն՝ շարժունակ ու անշարժ փուլերի բաժանման մակերևույթին (նկ. 2.13) առաջացող պոտենցիալի թռիչքը, որը Հ. Ֆրունդլիչի առաջարկով կոչվում է **էլեկտրակինետիկ պոտենցիալ** ու որոշվում է **Էյնշտայնի-Սմոլուիտսկու հավասարումով**

$$\zeta = 4 \pi \eta U / \varepsilon \quad (2.4),$$

որտեղ U-ն լիցքավորված մասնիկի էլեկտրաֆորետիկ շարժունակությունն է: Այն իրենից ներկայացնում է նրա շարժման արագությունը լարվածության գրադիենտի 1 Վ/սմ արժեքի դեպքում: Ինչպես երևում է (2.4) հավասարումից, **էլեկտրակինետիկ պոտենցիալը կախված է էլեկտրական դաշտի լարվածությունից, միջավայրի մածուցիկությունից և դիէլեկտրական հասարակությունից, ինչպես նաև մասնիկի կառուցվածքից, միջավայրի pH-ից, ջերմաստիճանից, բայց ոչ մասնիկի չեփք ու մեծությունից**: Աղիքային ցուպիկի պրոտոպլաստների  $\zeta$  պոտենցիալը, օրինակ, չեզոք կամ թույլ հիմնային միջավայրում և բարձր իոնական ուժի դեպքում հավասար է -26,2 մՎ-ի, մարդու էրիթրոցիտներիին ու թրոմբոցիտներինը՝ -25,0 և -29,0 մՎ-ի, համապատասխանաբար: **Էլեկտրակինետիկ պոտենցիալի արժեքը կախված է միջավայրում աղի կոնցենտրացիայից և բնույթից, ինչպես նաև կողմնակի լիցքերի առկայությունից**: Աղի բավականին խիտ լուծույթում  $\zeta$  պոտենցիալը զգալիորեն նվազում է՝ ձգտելով 0-ի: Իսկ երկվալենտ իոնների առկայության դեպքում այն կարող է փոխել իր նշանը:  $\zeta$  պոտենցիալը կարող է ենթարկվել փոփոխությունների զանազան գործոնների, օրինակ՝ մակերևութային ակտիվ նյութերի ազդեցությամբ:

Նույնանման պատկեր է դիտվում լիպիդային կառույցների կամ բջջաթաղանթների մակերևույթին ջրածնի և հիդրօքսիլի իոնների բաշխման համար: Ուստի թաղանթամերձ տիրույթում թթվայնությունն ու ջրի այլ հատկությունները տարբերվում են ջրային միջավայրից: Այն չի սառչում 0°C-ի ջերմաստիճանում:

Էլեկտրակինետիկ պոտենցիալի միջոցով է արտահայտվում մակերևութային լիցքի խտությունը՝

$$\sigma = 2 (N D k_p T / 2000\pi) I^{1/2} \sin h z (e \zeta / 2 k_p T),$$

որտեղ  $k_p$ -ն Բոլցմանի հաստատունն է, հավասար  $1,38 \cdot 10^{-23}$  Ջ/Կ, N-ը՝ Ավոհադրոյի թիվը ( $6,02 \cdot 10^{23}$  1/մոլ), e-ն՝ միավոր լիցքը ( $1,60 \cdot 10^{-19}$  Ա/վոլտ), z-ը՝ իոնի վա-

լենտականությունը, I-ճ՝ արդի մոլյար կոնցենտրացիան: Աղիքային ցուպիկի պրոտոպլաստների մակերևութային լիցքի խտությունը, օրինակ, չեզոք կամ թույլ հիմնային միջավայրում ու բարձր իոնական ուժի դեպքում հավասար է 9964 էլ.ստ.միավոր/ք.սմ, էրիթրոցիտներինը՝ 3280 էլ.ստ.միավոր/ք.սմ:

Բջջիցների ու բջջային օրգանոիդների էլեկտրակինետիկ պոտենցիալը կապված է մակերևութային ու թաղանթային պոտենցիալների հետ: Այն ունի, ըստ Ս. Դոնյանի, Ա. Թոշունյանի և ուրիշների, որոշակի կապ թաղանթով նյութերի տեղափոխման հետ ու արձանագրում է թաղանթի վրա տարբեր ներգործություններ: Շատ դեպքերում Հ պոտենցիալն օգտագործվում է բջջիցների ֆունկցիոնալ վիճակի գնահատման համար, ու նրա փոփոխությունները կարող են արտացոլել այս կամ այն հիվանդության ընթացքը:

**Լիպիդային կառույցների մոդիֆիկացումը և թաղանթների վերակառուցումը:** Լիպիդային երկշերտի *վերափոխումը՝ մոդիֆիկացումը*, տարբեր եղանակներով փոփոխում է նրա անհամաչափությունը, ճկունությունը (էլաստիկությունը), միկրոմածուցիկությունը, բաղադրամասերի շարժունակությունը և կազմությունը, հնարավորություն տալով հետազոտելու բնական թաղանթների հատկություններն ու նյութափոխանակության կարգավորման նպատակով կառավարելու նրանց ակտիվությունը: Այդպիսի մոդիֆիկատորներից են լիպիդներ տեղափոխող սպիտակուցները, ֆոսֆոլիպիդների փոխանակությանը մասնակցող ֆոսֆոլիպազները, դեմեթիլազներն ու այլ ֆերմենտներ, ինչպես նաև քոլեստերինի փոխանակման համակարգերը:

Քոլեստերինի վերակառուցումը լիպիդային երկշերտում, երբ քոլեստերինի հիդրօբսիլ խումբը փոխազդում է հարևան ֆոսֆոլիպիդի բևեռացված գլխիկի, իսկ օղակները՝ գլիցերինի և ճարպաթթվային շղթաների հետ, բերում է ճարպաթթվային շղթաների բյուրեղային դասավորվածության խախտմանն ու դրանց շարժունակության նվազեցմանը: Դրա հետ մեկտեղ դիտվում է երկշերտի ներքին մասի ավելի խիտ դասավորում՝ բևեռացված գլխիկների տիրույթի համեմատությամբ: Դրանք իրենց հերթին մեծացնում են լիպիդային երկշերտի միկրոմածուցիկությունը և իջեցնում նյութերի դիֆուզիայից կախված մի շարք ռեակցիաների արագությունը: Նման երևույթներ դիտվում են, օրինակ, ժառանգական հիպերքոլեստերինեմիայի, սրտի իշեմիկ հիվանդության, աթերոսկլերոզի ժամանակ: Հետաքրքիր է այն, որ օքսիդացված քոլեստերինը կամ էլ նրա եսթերները չեն վերակառուցվում լիպիդային երկշերտում, ուստի քոլեստերինի օքսիդացումը կամ եսթերացումը բնականոն պայմաններում պաշտպանում են թաղանթները քոլեստերինի ավելցուկից: Գործնական նշանակություն կարող է ունենալ նաև այն, որ հեղուկ ֆոսֆոլիպիդներով թաղանթների հարստացումն իջեցնում է թաղանթներում քոլեստերինի պարունակությունը:

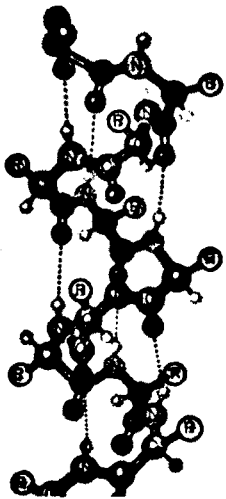
Լիպիդային կառույցների մոդիֆիկատորներ են նաև լայնորեն օգտագործվող մի շարք դեղամիջոցները, օրինակ՝ շիզոֆրենիայի բուժման նպատակով օգտագործվող դիֆենհիլդիլանտոլինը: Տեղային անեսթետիկների թաղանթային էֆեկտների պարզաբանումը բերեց տեղային ցավազրկման թաղանթային տեսության ձևակերպմանը:

Լիպիդային կառույցների մոդիֆիկացումից պետք է տարբերել թաղանթների *վերակառուցումը*, երբ դրանց առանձին բաղադրամասերից վերակառուցվում է բջջաթաղանթին նման արհեստական համակարգ: Մովորաբար լիպիդային կառույցներում լիպոսոմներում կամ հարթ երկշերտ թաղանթներում, ներմուծվում են

անջատված սպիտակուցներ կամ սպիտակուցային համալիրներ: Վերջին տարի-ներին լիպոսոմներում վերակառուցվել են տարբեր ֆերմենտներ, այդ թվում՝ ԱԵՖ-ազներ, հաջողվել է վերակառուցել բակտերիաների և միտոքոնդրիումների օրսիդային ֆոսֆորիլացման համակարգերը: Մանրէներից անջատված սպիտակուցների հարթ թաղանթում վերակառուցման ժամանակ Օ. Մյուլլերի կողմից ցույց տրվեց, որ արտաքին էլեկտրական դաշտի կիրառման դեպքում նրա լարվածությամբ ուժեղացման ժամանակ դիտվում է թաղանթի էլեկտրական դիմադրության կարճատև կտրուկ մեծացում՝ նման նյարդային ազդակի առաջացմանը: Նույն արդյունքը դիտվեց նաև ալամետիցին հակաբիոտիկի վերակառուցումից:

## 2.4. Թաղանթային սպիտակուցներ

**Սպիտակուցները թաղանթներում:** Կենսաթաղանթներում հայտնաբերված են բազմապիսի սպիտակուցներ: Դրանք  $\alpha$ -ամինաթթուներից կազմված պոլիմերներ են, որոնք միմյանց հետ փոխազդում են իրենց ամինային ( $\text{NH}_2$ ) ու կարբօքսիլ ( $\text{COOH}$ ) խմբերով և միանում կովալենտ՝ պեպտիդային կապերով: Այդ ամինաթթուները տարբերվում են բևեռացված և ոչ բևեռացված կողմնային խմբերի քիմիական բնույթով: Սպիտակուցի մոլեկուլի կոնֆորմացիոն կարգավիճակները որոշվում են  $\text{C}=\text{O}$  ու  $\text{N}-\text{H}$  խմբերի միջև առավելագույն թվով ջրածնային կապերի առաջացմամբ, երբ ներմոլեկուլային ջրածնային կապերը բերում են  $\alpha$  պարույրի, իսկ միջշղթայական կապերը՝  $\beta$  կառույցի ձևավորմանը: Բնական սպիտակուցներում  $\alpha$  պարույրը ներկայացված է աջ պտտվող ձևով (նկ. 2.14), իսկ  $\beta$  կառույցներում տարբերում են զուգահեռ և հակազուգահեռ կառուցվածքներ: Սպիտակուցների պարուրավորման աստիճանը նրա կարևոր բնութագրերից է: Սպիտակուցի մոլեկուլները պարունակում են տարբեր երկարության պարուրավորված հատվածներ, որոնք հաջորդվում են ոչ կանոնավոր կոնֆորմացիայի տարբերով: Դա սպիտակուցի մոլեկուլին տալիս է որոշակի ճկունություն, ու էլեկտրաստատիկ, հիդրոֆոբ, Վան-դեր-վալսյան և այլ փոխազդեցությունների



**Նկ. 2.14:** Սպիտակուցում  $\alpha$  պարույրի մոդելային պատկերը:

հաշվին այն ընդունում է տարբեր տարածական դիրք:

Տարբեր թաղանթներում սպիտակուցների քանակությունը տատանվում է 18-ից մինչև 75 %: Սպիտակուցների մեծ պարունակություն բնորոշ է բակտերիաների, միտոքոնդրիումների և բլոբոպլաստների զուգորդող թաղանթներին: Թաղանթներում հանդիպում են բազմազան սպիտակուցներ, որոնք տարբերվում են մոլեկուլային զանգվածով, պոլիպեպտիդային շղթայի երկարությամբ: Տարբեր բջջաթաղանթներին սովորաբար բնորոշ են որոշակի, մենահատուկ սպիտակուցներ (աղյուսակ թիվ 2.3):

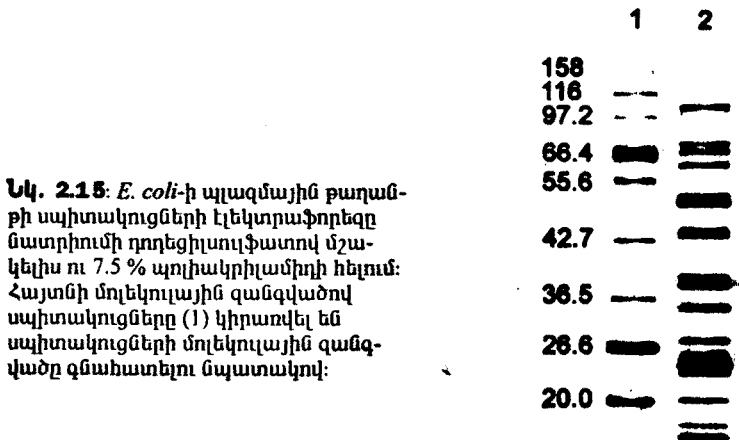
| Աղյուսակ թիվ 2.3   |  |
|--|--|
| <b>Կենդանական տարրեր բջջաթաղանթների բնորոշ սպիտակուցները</b> |  |
| Թաղանթների տիպը  | Բնորոշ սպիտակուցները   |
| Պլազմային թաղանթ   | ճատրիում-կալիումական ԱԵՖ-ազ, ադենիլատցիկլազ  |
| Կորիզաթաղանթ<br>Էնդոպլազմային ցանց                           | ՆԱԴ.Ի-ցիտոքրոմ-с-ռեդուկտազ<br>ՆԱԴ.Ի-ցիտոքրոմ-с-ռեդուկտազ, գլյուկոզա-6-ֆոսֆատազ   |
| Միտոքոնդրիումներ<br>արտաքին թաղանթ<br>ներքին թաղանթ          | մոնոամինաօքսիդազ<br>ցիտոքրոմ-с-օքսիդազ, ՆԱԴ.Ի-դեհիդրոգենազ, սուկցինատդեհիդրոգենազ, պրոտոնային ԱԵՖ-սինթազ<br>գալակտոզիլտրասֆերազ, քիամինպիրոֆոսֆատազ<br>ԴՆԹ-ազ, ՌՆԹ-ազ, քրոմ ֆոսֆատազ, քրոմ հիդրոլազներ |
| Գոլջիի ապարատ  | կատալազ, α ամինաքրոմների օքսիդազներ  |
| Էիզոսոմներ   | ացետիլխոլինէստերազ   |
| Պերօքսիսոմներ<br>Մինապտոսոմներ                               |  |

Թաղանթային սպիտակուցները միավորվում են **երկու կառուցվածքային ու ֆունկցիոնալ ակտիվ** սպիտակուցների **խմբերում**: Վերջիններս իրենցից ներկայացնում են ֆերմենտային (օքսիդառեդուկտազներ, տրանսֆերազներ, հիդրոլազներ, իզոմերազներ, լիզազներ, լիազներ), տեղափոխիչ (տրանսպորտային), զգայական, կարգավորիչ, շարժողական, իմունային սպիտակուցներ: Ընդունվում է, որ բջջում ֆերմենտների մեծ մասը գործում է թաղանթների հետ կապված վիճակում: Թաղանթային օքսիդառեդուկտազներից են տարբեր դեհիդրոգենազներ, օքսիդազներ, պերօքսիդազներ, կատալազներ, օքսիգենազներ, հիդրոգենազներ: Մի այլ դասակարգում թաղանթային սպիտակուցները բաժանում է թաղանթում նրանց դիրքավորման ձևով **ինտերգրալ** (ներքին) և **ժայրամասային** (արտաքին) սպիտակուցների:

**Ուսումնասիրման նպատակով սպիտակուցներն անջատվում են կենսաթաղանթներից, որի համար թաղանթը նախ քանդվում է լուծիչների (բուքանոլ, մեթանոլ), կամ քառօրոպ միացությունների (միզանյութ, նապրիումի յոդիդ) կամ էլ փարբեր դեպերգենտների (նապրիումի դոդեցիլսուլֆատ, խոլապ, փրիպոն) միջոցով: Անջատման ընթացքում անհրաժեշտ է ուշադրություն դարձնել սպիտակուցների կառուցվածքի և ակտիվության պահպանմանը: Առանչին դեպքերում թաղանթային սպիտակուցներն անջատվում են բարձր իոնային ուժի լուծույթներով մշակելիս կամ էլ մաս-**

**նապվում պրոպեհագների օգնությամբ: Պրոպեհագները չեն կարող անցնել լիպիդային երկշերտ, հեպտաբար պոկում են երկշերտից դուրս գրնվող հապվածը:**

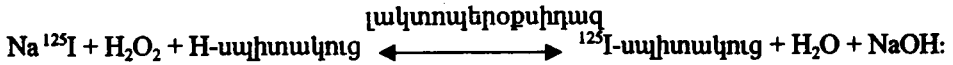
Նատրիումի դոդեցիլսուլֆատով մշակման դեպքում սպիտակուցները ձեռք են բերում բացասական լիցք, որի շնորհիվ այնուհետև բաժանվում են **էլեկտրաֆորեզի** ժամանակ (նկ. 2.15): Այս սկզբունքն առաջարկել են 1969 թ-ին Կ. Օսթրոմն ու Մ. Վեբերը: Դոդեցիսուլֆատի բարձր կոնցենտրացիաների դեպքում սպիտակուցի մոլեկուլի հետ փոխազդում է դետերգենտի այնքան շատ քանակ, ինչքան մեծ է սպիտակուցի մոլեկուլի հիդրոֆոր մակերևույթը: Էլեկտրաֆորեզի միջոցով որոշվում է սպիտակուցի մոլեկուլային զանգվածը (նկ. 2.15): Սպիտակուցները բաժանվում են նաև հեղուկային և այլ բրոմատոգրաֆիկ եղանակներով: Նրանց տարբերակումը կատարվում է նաև համապատասխան հակամարմինների օգնությամբ: Պարզվել է, որ տեսողական ցուպիկի թաղանթում առկա է միայն մեկ՝ ոռոդոպսին սպիտակուցը, էրիթրոցիտների թաղանթում հանդիպում են 10 սպիտակուցներ, իսկ աղիքային ցուպիկի պլազմային թաղանթում՝ մոտավորապես 100 տարբեր սպիտակուցներ: Համեմատության համար նշենք, որ աղիքային ցուպիկում կան մոտ 1500 տարբեր սպիտակուցներ, իսկ կաթնասունների բջիջներում՝ 4000-ից մինչև 7000:



**Նկ. 2.15:** *E. coli*-ի պլազմային թաղանթի սպիտակուցների էլեկտրաֆորեզը նատրիումի դոդեցիլսուլֆատով մշակելիս ու 7.5 % պոլիակրիլամիդի հեղում: Հայտնի մոլեկուլային զանգվածով սպիտակուցները (1) կիրառվել են սպիտակուցների մոլեկուլային զանգվածը գնահատելու նպատակով:

Տարբեր թաղանթների համար հատկանշական են որոշակի նշադրիչ (մարկերային) սպիտակուցներ, որոնք բերված են թիվ 2.3 աղյուսակում:

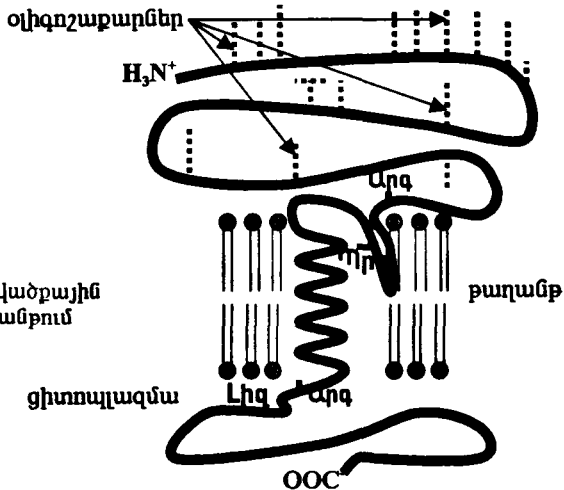
**Պրոպեհագների ֆերմենտներով (թրիպսին, քերոլիզին) մշակումը, էլեկտրոնային մանրադիսպրիումը, ռենդգենակառուցվածքային վերլուծությունն ու բյուրեղացումը լայնորեն օգտագործվում են թաղանթային սպիտակուցների ուսումնասիրման համար:** Իրանց ուսումնասիրման մեթոդներից է նաև **քիմիական վերափոխումը** կամ **նպատակային նշումը**: Այդ նպատակով լայնորեն օգտագործվում է, օրինակ, <sup>125</sup>I իզոտոպը, որը փոխազդում է սպիտակուցի թիրոզինի կամ հիստիդինի մնացորդների հետ լակտոպերօքսիդազի մասնակցությամբ:



Սպիտակուցների ֆոսֆորիլացման համար օգտագործվում է  $^{32}\text{P}$ -ԱՆՖ-ը, որը փոխազդում է սպիտակուցի սերինի կամ տրեոնինի մնացորդների հետ ֆոսֆորտետինկինազի մասնակցությամբ: Սպիտակուցն այնուհետև որոշվում է էլեկտրաֆորեզի ու հետագա ռադիոիմքնագրանցման մեթոդով: Վերջին տարիներին զարգացել է **ռիդորիլած մուրագենեզը**, որը հնարավորություն է տալիս սպիտակուցներում փոխարինել ամինաթթվային առանձին մնացորդներ և դրանով իսկ պարզել ինչպես այս կամ այն սպիտակուցի, այնպես էլ փոխարինված ամինաթթվի դերը:

Թաղանթային սպիտակուցներից լավ են ուսումնասիրված գլիկոֆորինը, սպեկտրինը, բակտերիառոդոպսինը, տեղափոխիչ ԱՆՖ-ազները:

Էրիթրոցիտների թաղանթի կառուցվածքային սպիտակուցը՝ գլիկոֆորինը, ներկայացնում է 205 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված 50 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով պոլիպեպտիդ (նկ. 2.16): Նրա շղթայում հայտնաբերվում է մինչև 25 հիդրոֆոր ամինաթթվային մնացորդներից կազմված  $\alpha$ -պարուրածև մի հատված, որի երկարությունը կազմում է 3,5 նմ: Այն բնութագրական է թաղանթի լայնքով դիրքավորված սպիտակուցների համար: Սպիտակուցի եզրային մասերը



**Նկ. 2.16:** Գլիկոֆորինի կառուցվածքային պատկերն ու դիրքավորումը թաղանթում (տես տեքստը):

կազմված են բևեռացված ամինաթթվային մնացորդներից և դուրս են գալիս դեպի ցիտոպլազմա ու արտաքին միջավայր: Սպիտակուցը միացած է ածխաջրերի հետ, այստեղից էլ նրա անվանումը՝ գլիկոֆորին: Պոլիպեպտիդի մեկ մոլեկուլին ընկնում է երկար ու կարճ շղթաներով ածխաջրերի 20-30 մոլեկուլ, վերջիններս կարող են միանալ սպիտակուցի ասպարագինի, սերինի և տրեոնինի մնացորդներին: Գլիկոֆորինի մոլեկուլը հարուստ է սիալաթթուներով:

Այս սպիտակուցը օժտված է արյան խմբերը որոշող հակազենային ակտիվությամբ, բացի դրանից այն ընկալում է գրիպի վիրուսն ու բուսական ազլյուտինիններ:

Սպեկտրինը հեշտությամբ անջատվում է երիթրոցիտի թաղանթից աղի լուծույթի օգնությամբ: Այն կազմված է երկու տարբեր պոլիպեպտիդային շղթաներից, ունի 220 կԴա մոլեկուլային զանգված: Թաղանթում ներկայացված է երկարածոված (մոտ 200 նմ-ի) տետրամերի ձևով: Սպեկտրինը յուրահատուկ ձևով փոխազդում է անկիրինի ու 3-րդ (էլեկտրաֆորեզի դեպքում 3-րդ շերտին համապատասխանող) սպիտակուցի, ինչպես նաև լիպիդների հետ: Նրա հետ է կապվում երիթրոցիտների թաղանթների կարծրությունը:

*Escherichia coli* բակտերիաների արտաքին թաղանթի սպիտակուցներից են պորինները: Դրանցից են OmpC-ն և OmpF-ն, որոնք ունեն 35 կԴա մոլեկուլային զանգված: Պորինների պոլիպեպտիդային շղթաներում բացակայում են հիդրոֆոր ամինաթթվային մնացորդներից կազմված հատվածներ, սակայն  $\alpha$  պարուրավորման ժամանակ հիդրոֆոր ամինաթթվային մնացորդները մոտենում են միմյանց ու շղթայի C ծայրում ձևավորում հիդրոֆոր գոտիներ՝  $\beta$  կառույցներ, որոնք փոխազդում են թաղանթի հետ: Թաղանթում այս կամ այն պորինի մի քանի մոլեկուլներ առաջացնում են ծակոտիներ: Վերջիններիս ներքին մակերևույթին կամ եզրամասերում գտնվում են լիցքավորված հիդրոֆիլ ամինաթթվային մնացորդներ: Այդպիսի ծակոտիները տարբերվում են չափսերով (տրամագիծը 6-ից մինչև 23 նմ գոտրեմ) և ընտրողականությամբ, դրանցով սովորաբար անցնում են 600-900 Դա մոլեկուլային զանգված ունեցող մոլեկուլներ: Հետաքրքիր է, որ OmpF սպիտակուցի մակարդակն իջնում է ածման միջավայրում գլյուկոզի առկայության դեպքում: Այս երկու պորիններում գեներտիկական խախտումների պատճառով առաջացած փոփոխությունները խափանում են արտաքին թաղանթով որոշ նյութերի տեղափոխությունը, ինչպես նաև մեծացնում որոշ հակաբիոտիկների, ֆագերի ու ծանր մետաղների իոնների նկատմամբ այդ բակտերիաների դիմադրողականությունը: Պորիններ հայտնաբերվել են նաև միտոքոնդրիումների արտաքին թաղանթում:

**Թաղանթային սպիտակուցների ընդհանուր բնութագիրը:** Թաղանթային սպիտակուցները հիմնականում հիդրոֆոր սպիտակուցներ են, որը պայմանավորված է նրանց կառուցվածքով: Այդ սպիտակուցներում տարբերակվում են նաև հիդրոֆիլ հատվածներ: Հիդրոֆոր ու հիդրոֆիլ հատվածների հարաբերությունը շատ տարբեր է: Օրինակ՝ հիդրոֆոր ամինաթթվային մնացորդները բակտերիառոդոպսինում կազմում են մոտավորապես 69 %, իսկ գլիկոֆորինում՝ 28 %:

**Թաղանթային սպիտակուցների պոլիպեպտիդային շղթայի մոտ կեսը կազմում է  $\alpha$ -պարույրը:**  $\beta$ -կառույցով սպիտակուցներ հայտնաբերվել են միայն որոշ բակտերիաների պլազմային թաղանթներում: Թաղանթային սպիտակուցների երկրորդային կառուցվածքը, դրանց  $\alpha$  պարուրավորվածության աստիճանը պարզաբանվում են բենոսացված լույսի օպտիկական պտտման դիսպերսիայի և շրջանաչև դիքրոիզմի սպեկտրների միջոցով: Կիրառվում է նաև իզոպրոպային փոխանակման մեթոդը, երբ, օրինակ, չափվում է սպիտակուցի մոլեկուլում ջրածնային կապերից զայր ջրածնի ատոմների դեպրոտիումով փոխանակման արագությունը:

Պոլիպեպտիդային շղթայում ամինաթթվային մնացորդների հաջորդակա-  
նությամբ և մոլեկուլում պոլիպեպտիդային շղթաների փոխազդեցությամբ են  
պայմանավորված նաև սպիտակուցների երրորդային ու չորրորդային կառուց-  
վածքները, որոնք էլ որոշում են նրանց մոլեկուլների դիրքավորումը թաղանթում  
և գործառական ակտիվությունը: **Թաղանթում սպիտակուցների դիրքավորումը  
կանխորոշվում է նրա  $\alpha$  պարուրավորված հատվածի ջրից դեպի լիպիդային  
երկշերտ անցման ազատ էներգիայի փոփոխությամբ:** Ըստ Գ. Ֆոն Հեյնեի՝  
մնան փոփոխության արժեքը գնահատվում է  $\alpha$  պարուրավորված հատվածում  
յուրաքանչյուր ամինաթթվի կողմնային ռադիկալի երեք ցուցանիշներով. ռադի-  
կալի մատչելի մակերեսին հաշվարկված հիդրոֆորությունը, ջրում ու թաղան-  
թում տվյալ ամինաթթվային ռադիկալի կողմից առաջացող ջրածնային կապերի  
քիվն ու դրա լիցքը: Բարդ սպիտակուցների համար հաշվի են առնվում նաև ամ-  
ինաթթվային ռադիկալի հիդրատացման պոտենցիալը (որոշվում է փորձնակա-  
նորեն), ծոմովածքներ առաջացնելու պոլիպեպտիդային շղթայի ունակությունը,  
կողմնային ռադիկալի ծավալն ու նրա բևեռայնությունը: Այս բոլորի հաշվառումը  
հնարավորություն է տվել պարզելու գլիկոֆորինի, բակտերիառոդոպսինի, ցի-  
տոքրոմ b-ի և այլ սպիտակուցների դիրքավորումը թաղանթում: Մշակված են  
նաև այլընտրանքային մոտեցումներ:

Թաղանթում սպիտակուցներն օժտված են **պարտոդական և լատերալ դի-  
ֆուզիայով:** a շառավղով գլանի ձև ունեցող սպիտակուցի մոլեկուլի թաղանթում  
պատողական դիֆուզիայի գործակիցը՝  $D_{||}$ -ն, որոշվում է՝

$$D_{||} = k_p T / 4 \pi a h \eta_p ,$$

որտեղ  $h$ -ը թաղանթի հաստությունն է, իսկ  $\eta_p$ -ն՝ նրա մածուցիկությունը: Թա-  
ղանթում սպիտակուցի պտտման ժամանակը կազմում է մոտ  $10^{-5}$ - $10^{-3}$  վրկ: Սպի-  
տակուցի լատերալ դիֆուզիայի գործակիցը՝  $D_{\perp}$ , կապված է լիպիդների լատե-  
րալ դիֆուզիայի հետ հետևյալ արտահայտությամբ՝

$$D_{\perp} = (1/\pi) \cdot (F_{||\omega} / F_{\omega\omega}) \cdot D_{||\omega}$$

որտեղ  $F$ -ով նշվում են այն մակերևութների մակերեսները, որոնք զբաղեցնում  
են սպիտակուցները կամ լիպիդները թաղանթում: Ասենք,  $10$  կԴ-ա մոլեկուլային  
զանգված և  $2,5$  մմ շառավիղ ունեցող սպիտակուցի համար լատերալ դիֆուզիա-  
յի գործակիցը հավասար է  $3 \cdot 10^{-2}$  ք.մկմ/վրկ, որը շատ փոքր է լիպիդների համար  
դիֆուզիայի գործակցի մեծություններից:

Թաղանթում սպիտակուցների լատերալ դիֆուզիան որոշվում է սպիտա-  
կուցները նշադրելու միջոցով: Ռոդոպսինի դեպքում, օրինակ, որոշում են գունա-  
վորված ու գունազրկված մոլեկուլների տեղաշարժը տեսողական ցուպիկների  
թաղանթում, որը լուսավորվել էր լուսային ճառագայթների փնջով: Ռոդոպսինի  
համար դիֆուզիայի գործակիցը հավասար է  $4 \cdot 10^{-1}$  ք.մկմ/վրկ: Ֆիբրոբլաստնե-  
րում հորմոնների ընկալիչների համար դիֆուզիայի գործակիցը մոտ է  $5 \cdot 10^{-2}$   
ք.մկմ/վրկ, իսկ էրիթրոցիտների թաղանթային սպիտակուցների համար՝  $10^{-3}$ - $10^{-4}$   
ք.մկմ/վրկ: Սակայն աղասեր բակտերիաների թաղանթում բակտերիառոդոպսի-  
նի համար չի հաջողվել դիտել որևէ տեղաշարժ՝ այն կարծես թե ֆիքսված է: Այ-  
սինքն՝ թաղանթային սպիտակուցների լատերալ դիֆուզիայի գործակիցները  
փոքր են լիպիդների համեմատությամբ: Քիչ հավանական է, որ թաղանթում  
սպիտակուցների սահմանափակ լատերալ դիֆուզիան պայմանավորված լինի  
դրանց ազրեզացմամբ: Ավելի շուտ այն կարող է բացատրվել արտաթաղանթա-  
յին կառույցների բաղադրամասերի հետ սպիտակուցների փոխազդեցությամբ:



Չափելով սպիտակուցի շարժման արագությունը՝ կարելի է որոշել քաղանթի մածուցիկությունը՝  $\eta$ -ն, ըստ *Էյնշտայնի հավասարման*

$$\eta = \zeta (k_p T / 8 \pi r^3),$$

որտեղ  $\zeta$ -ը ուլաքսացման ժամանակն է, հավասար 20 մկվրկ,  $r$ -ը՝ սպիտակուցի մասնիկի շառավիղը: Էրիթրոցիտների և արիբային ցուպիկի քաղանթների մածուցիկությունը հավասար է 2,5 Պ այն դեպքում, երբ, ասենք, ձիթապտղի յուղից՝ 0,84 Պ է, իսկ գլիցերինից՝ 8,3 Պ:

Սպիտակուցների տրանսշերտային ֆլիպ-ֆլոպ տեղափոխությունը կատարվում է շատ դանդաղ: Սակայն դիտվում են այսպես կոչված *միջփոխային անցումներ*, երբ սպիտակուցները կամ նրանց առանձին հատվածները տեղաշարժվում են, անցնելով քաղանթի ու նրան շրջապատող ջրային փուլի բաժանման սահմանը, փոխվում է լիպիդային երկշերտում սպիտակուցների ընկղմվածության աստիճանը: Մոսկվայի Ա. Բախի անվան կենսաքիմիայի ինստիտուտում Դ.Ն. Օստրովսկու ու Ա.Ս. Կապրելյանցի կողմից ցույց են տրվել նման անցումներ բակտերիաների էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում հանդիպող ՆԱԴ-H-դեհիդրոգենազի ու այլ սպիտակուցների համար:

Թաղանթներում սպիտակուցները, փոխազդելով միմյանց հետ, կորցնում են իրենց ինքնավարությունը: Իսկ ի՞նչ են նրանք ձեռք բերում: Կարելի է նշել նյութափոխանակային որոշակի գործընթաց իրագործող սպիտակուցների շղթաների, օրինակ, միտոքոնդրիումների ներքին քաղանթներում կամ էլ սպիտակուցների ավելի ջերմակայուն, մեծ ակտիվություն ու այլ լրացուցիչ հատկությամբ խմբավորումների (ասոցիացիաների) առաջացումը: Մի շարք դեպքերում, երբ ֆերմենտը կազմված է անհամաչափ ու լրացական ենթամիավորներից, հիդրոֆոբ սպիտակուցների ասոցիացումը անհրաժեշտ է ֆունկցիոնալ ակտիվության համար: Նման օրինակ է հեքսակիմազը, որը կատալիզում է գլյուկոզի ֆոսֆորիլացումը  $Mg^{2+}$ -ի ու ԱՇՖ-ի առկայությամբ: Այս ֆերմենտը ներկայացված է 102 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ունեցող դիմերի ձևով: pH-ի կամ իոնային ուժի բարձրացումը առաջացնում է այդպիսի դիմերի դիսոցում, իսկ ռեակցիայի սուբստրատների առկայությունը՝ ասոցիացում: Հետաքրքիր է, որ նուկլեոտիդի բացակայության դեպքում գլյուկոզը կարող է կապվել միայն երկմերի մեկ «ստորին» ենթամիավորի հետ, իսկ ԱՇՖ-ի առկայությամբ երկու ենթամիավորները կապում են գլյուկոզ: Ավելին, ենթամիավորների փոխազդեցության սահմանում ձևավորվում է ԱՇՖ-ի լրացուցիչ մոլեկուլի կապման կենտրոն, որն ապահովում է ֆերմենտի ակտիվության կարգավորումը: Նման պատկերացում է զարգացվել տեղափոխիչ ԱՇՖ-ազների մասին: Նատրիում-կալիումական ԱՇՖ-ազի դիսոցումը լիպիդային երկշերտի հեղուկայնության մեծացման ժամանակ չի բերում ֆերմենտի ակտիվության խափանմանը, սակայն փոխում է նրա աշխատանքի կոդպերատիվությունը: Կալցիումական ԱՇՖ-ազի մոնոմերային ձևը զգայուն չէ ֆերմենտի հիդրոլիտիկ ու տեղափոխիչ գործընթացները տարանջատող գործոնների նկատմամբ:

**Թաղանթային սպիտակուցների ակտիվության կախվածությունը լիպիդների շրջապատից:** Թաղանթային սպիտակուցների ֆունկցիոնալ ակտիվությունը որոշվում է կոնֆորմացիոն լարիությամբ, որի հիմքում ընկած է սպիտակուցների մոլեկուլների լարված կարգավիճակից դեպի թուլացածին և հակառակը կոնֆորմացիոն անցման ընդունակությունը: Դա բերում է սպիտակուցների երրորդային և չորրորդային կառուցվածքների փոփոխությանն ու փո-

խում թաղանթում սպիտակուցների միմյանց հետ փոխազդեցությունը: Իսկ սպիտակուցների այդպիսի կոնֆորմացիոն անցման էներգիան կախված է թաղանթային լիպիդների միկրոմածուցիկությունից ու սպիտակուցները շրջապատող **սահմանային լիպիդների** կարգավիճակից: Վերջիններս բնորոշվում են ճարպաթթվային շղթաների փոփոխված դասավորմամբ ու շարժունակությամբ (տես նկ. 2.7), որն ազդում է լիպիդների ու միմյանց հետ թաղանթային սպիտակուցների փոխազդեցության վրա: Առանձին սպիտակուցների համար էական է նաև լիպիդների բեռնացված գլխիկների բնույթը:

Լիպիդներից է կախված թաղանթային սպիտակուցների ասոցիացիաների առաջացումը: Կենդանիների լյարդի միկրոսոմների թաղանթներում գործում է գլյուկոլորոնիլտրանսֆերազը, որն էական դեր է խաղում սպիրտների, ֆենոլների, ամինների և հիդրոֆոր բնույթի տարբեր ու թունավոր նյութերի չեզոքացման գործընթացում: Գլյուկոլորոնիլտրանսֆերազի ասոցիացիաներում հայտնվում են «հիդրոֆոր գրպանիկներ», որոնք խտացնում են այդ ֆերմենտի համար սուբստրատներն ու որոշակի ձևով դրանց դիրքադրում ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնի նկատմամբ: Դա բերում է էնթրոպիայի նվազմանն ու իջեցնում ռեակցիայի ակտիվացման էներգիայի արժեքը: Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի էլեկտրոնտեղափոխող սպիտակուցները զգայուն չեն նրա լիպիդային կազմի նկատմամբ, սակայն էապես խթանվում են չհագեցած ճարպաթթուներով լիպիդների միջոցով: Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի ֆերմենտներից հիդրոքսիբուքիրատ-դեհիդրոգենազի ակտիվությունը դրսևորվում է միայն ֆոսֆատիլիլսոլի-նի ներկայությամբ: Այդ ֆերմենտն ունի լիպիդ կապող երկու կենտրոն, որոնց համար բնորոշ է կոուպերատիվությունը: Մակերիկամների քրոմաֆինային բջտիկների թաղանթի դոֆամին-մոնոօքսիդենազի ու այլ ֆերմենտների համար Կ. Դարազոյգյանի ու աշխատակիցների կողմից ցույց է տրվել լիպիդների ներգործությամբ կատալիզվող ռեակցիաների կինետիկայի փոփոխությունը: Կարծես, թաղանթի լիպիդային փուլը «մասնակցում է» ֆերմենտի աշխատանքին:

Վերջերս Լ.Դ. Բերգելսոնի կողմից հայտնաբերվել է այսպես կոչված **լիպիդների մոլեկուլային հիշողության** երևույթը: Դրա էությունը կայանում է նրանում, որ թաղանթային լիպիդների երկշերտում կատարվող կարճատև իրադարձությունները ներգործում են նրա աշխատանքի երկարատև ցուցանիշների վրա: Այսպես, թաղանթային ընկալչի վրա համապատասխան լիզանդի ներգործության ժամանակ փոխվում է այդ սպիտակուցի կոնֆորմացիան, որը խթանում է սպիտակուց-լիպիդային փոխազդեցությունների ու սպիտակուցը շրջապատող լիպիդների փուլային կարգավիճակի փոփոխությունը: Այդպիսի փոփոխությունը պահպանվում է ընկալչից լիզանդի անջատումից հետո: Լիպիդների մասն «հիշողությունը» ապահովում է պլազմային թաղանթում արտաքին միջավայրի ազդանշանի ուժեղացումը:

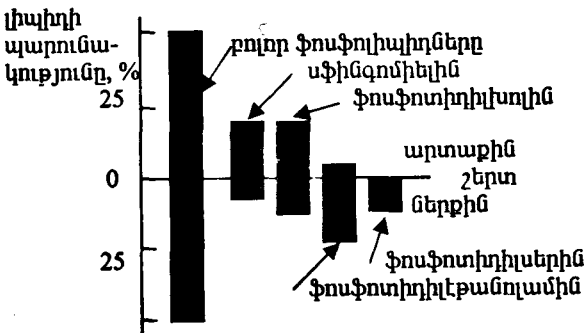
## **2.5: Կենսաթաղանթների կառուցվածքային հատկանիշներ**

**Կենսաթաղանթները հանդիսանում են կազմակերպված կառույցներ, որոնք սահմանափակում են ամբողջական բջիջները և դրանց մեկուսացված հարվածները (կոմպարտմենտները) ու կարգավորում նրանց մոլեկուլային և իոնային կազմությունը, ապահովում քափանցելիության արգելքը՝ ընկրողա-**

**կանության մեծ ասփիճանով և, վերջապես, ունեն նյութափոխանակության ու էներգիայի չեփանդան իրագործման առանձնահատկություններ:**

Հատկանշական է կենսաթաղանթների կառուցվածք-գործառական **անհամաչափությունը** և դրանց կառույցների **դինամիկությունը**: Ընդ որում, անհամաչափությունը պայմանավորված է ինչպես կենսաթաղանթների բաղադրամասերի բազմազանությամբ ու անհավասարաչափ բաշխմամբ, այնպես էլ դրանց միջև համալիրների առաջացմամբ:

Վերջինս կարող է տեղի ունենալ այդ բաղադրամասերի բևեռացված խմբերի միջև հիդրոֆոր փոխազդեցությունների և էլեկտրաստատիկ ուժերի հաշվին, ինչպես նաև ջրածնական կապերի մասնակցությամբ: Լիպիդների անհավասարաչափ բաշխումը, օրինակ, մարդու էրիթրոցիտների թաղանթում բերված է նկ. 2.17-ում: Առանձնահատուկ է լիպիդների անհամաչափությունը գրամբացասական բակտերիաների արտաքին թաղանթում: Նման անհամաչափությունը կարող է ստեղծվել ԱԵՖ-ից կախված տրանսլոկազների շնորհիվ: Հնարավոր է նաև թաղանթային լիպիդների փոխազդեցությունն արտաթաղանթային կառույցների հետ:



**Նկ. 2.17.** Հիմնական լիպիդների բաշխումը մարդու էրիթրոցիտների թաղանթում երկու շերտերի միջև (ըստ Ս.Սինգերի, 1973):

**Բոլոր կենսաթաղանթներին համընդհանուր է երկշերտյա լիպիդային կառույցն ու դրա ընդերքում կամ կողմնային մակերեսներում սպիրակուցների, ածխաջրերի և այլ մոլեկուլների առկայությունը:** Կարելի է ընդունել, որ երկշերտի հաստությունը 4,2 նմ է: Մակայն լիպիդների բևեռացված խմբերի չափսերի և թաղանթներում սպիրակուցների և այլ բաղադրամասերի առկայության հաշվարկով թաղանթների միջին հաստությունը 7,5 նմ է:

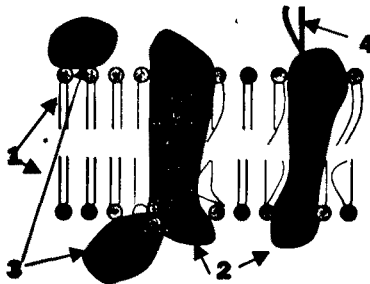
**Թաղանթների կառուցվածքի հեղուկա-խճանկարային մոդելը:** Կենսաթաղանթների կազմակերպման մասին պատկերացումները զարգացել են 20-րդ դարի սկզբից, առաջարկվել են բազմաթիվ մոդելներ: Հիշատակման արժանի են Ե. Գորտելի ու Ֆ. Գրենդելի աշխատանքները: Նրանք էրիթրոցիտների թաղանթից անջատելով լիպիդներ, ջուր-օդ բաժանման մակերևույթին ձևավորելով լիպիդային թաղանթ ու չափելով դրա մակերեսը, ցույց են տվել, որ թաղանթը ներկայացնում է լիպիդային երկշերտ: 1931 թ-ին Ջ. Դանիելին ու Հ. Դևոնն առաջարկեցին կենսաթաղանթների «բուտերբրոդային» մոդելը, որն այնուհետև զարգացվեց: Ըստ այդ մոդելի՝ լիպիդային երկշերտի երկու կողմերում գտնվում են սպիրակուցների շերտեր, որոնք ընդհատվում են ծակոտիներով: Նման

պատկերացումը բացատրում էր թաղանթների ընտրողական թափանցելիությունը, բայց ոչ տարբեր թաղանթներում սպիտակուցների տարբեր քանակները, լիպիդների և սպիտակուցների շերտերի կայունությունը աղերի լուծույթներում ու այլ փաստեր: Սակայն նշված աշխատանքներն ունեցել են սխալներ, իսկ տարբեր մոդելները փորձնական արդյունքներին հակասելով չեն ընդունվել:

Կենսաթաղանթների կառուցվածքային կազմակերպման վերաբերյալ ընդունված է **հեղուկա-խճանկարային (մոզայիկ) մոդելը** (նկ. 2.18), որն առաջարկվել է 1972 թ-ին ամերիկացի կենսաբաններ Ջոնատան Սինգերի և Գարտ Նիկոլսոնի ու հետագայում կատարելագործվել Սինգերի կողմից: Մոդելը թաղանթի հիմք է ընդունում **լիպիդային երկշերտը, որն օժտված է ինքնահամալսման ունակությամբ, կիսաթափանցիկ հապկությամբ ու հանդիսանում է դիէլեկտրիկ, չի փոխանցում էլեկտրական լիցքեր:** Լիպիդային երկշերտի համար հավանական է հեղուկ, իսկ ավելի ստույգ՝ **հեղուկա-բյուրեղային** կարգավիճակ:

Ինչպես արդեն նշվել է, այդ կարգավիճակը կախված է թաղանթի լիպիդների կազմից ու խտությունից, լիպիդների ճարպաթթվային մնացորդների տեսականուց, ջերմաստիճանից ու այլ գործոններից: Լիպիդներն ընդունակ են առաջացնելու կարգավորված տիրույթներ՝ կլաստերներ, որոնցում դրանց դասավորվածության խտությունը տարբերվում է հարևան տիրույթներից: Այդպիսի կլաստերների կյանքի տևողությունը կազմում է  $10^{-6}$ - $10^{-7}$  վրկ, մոլեկուլների թիվը՝ մի քանի տասնյակից մինչև մի քանի հարյուր, իսկ դրանց միջև գտնվող գոտիներում կարող են առաջանալ այսպես կոչված դեֆեկտներ:

Մոդելն ենթադրում է, որ թաղանթային սպիտակուցները փոխազդում են լիպիդային երկշերտի հետ հիմնականում ոչ կովալենտ փոխազդեցությունների հաշվին երկու ձևով. նրանք անցնում են ամբողջ երկշերտով, կոչվելով **ինպեգրալ** սպիտակուցներ (նկ. 2.18): Կամ էլ սպիտակուցներն ընկղմվում են լիպիդային մեկ

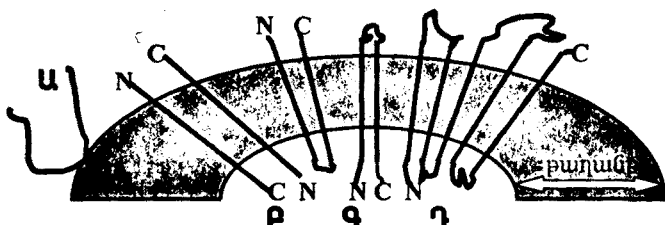


**Նկ. 2.18:** Կենսաբանական թաղանթի կազմակերպման հեղուկա-խճանկարային պատկերը: Երևում են լիպիդային երկշերտով (1) անցնող ինտեգրալ սպիտակուցներ (2), նրա մակերևույթի հետ հպվող ծայրամասային սպիտակուցներ (3): Նշված են սպիտակուցների հետ փոխազդող ածխաջրերը (4):

շերտի, կամ էլ հավում նրա հետ, կոչվելով **ծայրամասային** (նկ. 2.18): Սպիտակուցները փոխազդելով՝ լիպիդային երկշերտում առաջացնում են որոշակի ձևախախտումներ՝ դեֆորմացիաներ. փոխվում է լիպիդների ճարպաթթվային շղթաների ուղղվածությունը, առաջանում են լատերալ կորույթյուններ: Ինտեգրալ սպիտակուցների հեռացումը կատարվում է դետերգենտների կամ քառայրոպ

միացությունների օգնությամբ, որը խախտում է թաղանթի կառուցվածքը: Ծայրամասային սպիտակուցները կորցնում են իրենց կապը թաղանթի հետ արդեն իսկ թույլ ներգործությունների՝ օսմոսային սթրեսի, միջավայրի թթվայնության կամ կալցիումի իոնների խտության փոփոխման դեպքում: Սպիտակուցի գտնվելը լիպիդային երկչերտից մեկի ներսում թերմոդինամիկորեն անհավանական է: Հնարավոր է ծայրամասային սպիտակուցների հայումը ինտեգրալ սպիտակուցների հետ: Այսինքն՝ խառը դիքրավորվելով, սպիտակուցները թաղանթին տալիս են կարծես թե խճանկարի տեսք: Պատկերավոր կարելի է ասել, որ **թաղանթը հեղուկ լիպիդների մի «ծով է», որում լողում ու հաճախակի բախվում են սպիտակուցային «նավեր»:**

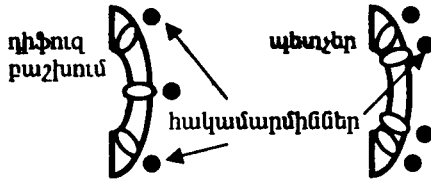
Թաղանթի հետ փոխազդեցության բնույթով և նրանում տեղաբաշխմամբ սպիտակուցները բաժանվում են նաև միակատար (մոնոտոպիկ), երկկատար (բիտոպիկ), սակավակատար (օլիգոտոպիկ) ու բազմակատար (պոլիտոպիկ) սպիտակուցների, որոնց տարբերակումը պարզ երևում է նկ. 2.19-ում: Դրանցից առաջինները ծայրամասային են, իսկ մյուսները՝ ինտեգրալ:



**Նկ. 2.19:** Թաղանթներում սպիտակուցների տեղաբաշխումը. U- մոնոտոպիկ, A- բիտոպիկ, Q- օլիգոտոպիկ, G- պոլիտոպիկ:

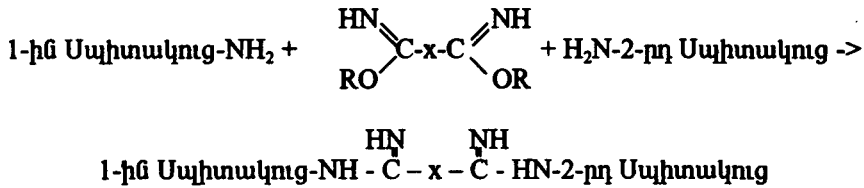
Մոդելի փորձարարական ապացույցներից նշենք այն, որ ռենտգենյան ճառագայթների օգնությամբ տարբեր բջիջների թաղանթներում հաջողվեց դիտել լիպիդների զուգահեռ շարքեր, որոնք վկայում են թաղանթներում լիպիդային երկչերտի սկզբունքով հատվածների առկայության մասին: Նման եզրահանգման բերեցին նաև էլեկտրոնա- և միջուկա-մագնիսական արձագանքման տվյալները: Թաղանթների էլեկտրոնային մանրադիտարկման պատկերներում հայտնաբերվեցին զնդաձև ելուստներ, որոնց թիվը մեկ բջջի համար կարող է կազմել մինչև 600 հազար: Դրանք հավանաբար սպիտակուցներն են: Սպիտակուցների անջատման տարբեր եղանակներով և նրանց վերափոխման կամ նշաղթման միջոցով հաստատվել է թաղանթում ինտեգրալ ու ծայրամասային սպիտակուցների առկայությունը, որոշվել ու ուսումնասիրվել դրանց դիքրավորումը, շարժունակությունը և այլ մոլեկուլների հետ փոխազդեցությունը: Նշենք նաև այն, որ սպիտակուցների մակերևութային վերափոխման համար օգտագործվում են ինչպես դիագոնիումի աղերը, որոնք փոխազդում են լիզինի, ցիստեինի, թիրոքսինի կամ հիստիդինի մնացորդների հետ, այնպես էլ տարբեր լուսասակտիվացվող նյութեր: Հաջողությամբ սկսվել է կիրառվել թաղանթային սպիտակուցների գենետիկական վերափոխումը, երբ գենային ինժեներիայի միջոցով սպիտակուցներում վերակառուցվում են կարճ պեպտիդներ, կամ էլ ստացվում հիբրիդային

սպիտակուցներ: Վերջին տարիներին կիրառվում են մաև նշադրված ու լուսածորվող հակամարմիններ: Լուսածորվող հակամարմինների օգնությամբ 1970 թ-ին Մ. Ֆրայը և Մ. Էդիդինը հայտնաբերել են սպիտակուցների տեղաշարժը թաղանթի երկարությամբ. նրանք կարող են ունենալ **դիֆուզ** կամ էլ խմբավորված, այսպես կոչված **պեպտիդ** (ծվեն) բաշխում (նկ. 2.20): Սպիտակուցների փոխադարձ դիրքը որոշելու նպատակով կիրառում են կապող (կարող) նյութեր, օրինակ, լեկտիններ:



**Նկ. 2.20:** Սպիտակուցների տեղաբաշխումը թաղանթում՝ ըստ հակամարմինների հետ նրանց փոխազդեցության:

Վերջիններս յուրահատուկ ածխաջրերի նկատմամբ մեծ խնամակցություն ունեցող բուսական սպիտակուցներ են, որոնք երկաթի հիդրօքսիդ պարունակող սպիտակուցների հետ միանալիս տեսանելի են դառնում էլեկտրոնային մանրադիտակով: Սպիտակուցները միմյանց հետ կարող նյութերից են մաև երկհմիդոքսերները (նկ. 2.21), ազիդները:



**Նկ. 2.21:** Երկհմիդոքսերի օգնությամբ 2 սպիտակուցների միմյանց հետ կարումը: Կարումն ընթանում է սպիտակուցների ծայրային ամինաթթվային մնացորդների ամինախմբերի հաշվին, փոխարկման արդյունքում անջատվում են մաև 2 ROH:

Այս եղանակի օգնությամբ տեղեկատվություն է ստացվել թաղանթում կապվող սպիտակուցների միջև հեռավորության մասին:

## 2.6: Կենսաթաղանթների կազմավորումը

**Կենսաթաղանթների կազմավորումը սկսվում է լիպիդային և սպիտակուցային թաղադրամասերի սինթեզից**, որն պրոկարիոտիկ բջիջներում հիմնականում ընթանում է պլազմային թաղանթում ու ռիբոսոմների վրա, իսկ էուկարիոտիկներում՝ հիմնականում էնդոպլազմային ցանցում ու նրանց վրա տեղաբաշխված ռիբոսոմների վրա: Լիպիդների և սպիտակուցների սինթեզ տեղի է ու-

նենում նաև միտոքոնդրիումներում: Սինթեզված սպիտակուցների մի մասը «հասունանում է» Գուլջիի ապարատում կամ այլ տեղ, ու այնուհետև լիպիդները և սպիտակուցները վերակառուցվում են թաղանթներում: Օրինակ՝ միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում վերակառուցվող ցիտոքրոմ c-ի հասունացումը կատարվում է նրանց արտաքին թաղանթով անցնելուց հետո ապոցիտոքրոմ c-ին հենի միացումով: Լիպիդների և սպիտակուցների սինթեզման գործընթացների համաձայնեցման մասին քիչ է հայտնի: Հաստատված է, որ որևէ առանձին թաղանթային սպիտակուցների գերսինթեզը բերում է ներքջջային թաղանթների աճին, որոնցում հայտնվում է մեծ քանակությամբ սինթեզված սպիտակուցը:

**Լիպիդների տեղափոխումը** սինթեզման տեղից դեպի թաղանթների տարբեր հատվածներ կատարվում է ֆլիպ-ֆլոպ անցումների ու ներթաղանթային տեղափոխման ճանապարհներով: Բակտերիաների պլազմային, կենդանիների էրիթրոցիտների թաղանթում ու մկանների սարկոպլազմային ցանցի թաղանթներում հայտնաբերվել են լիպիդների ֆլիպ-ֆլոպ անցումները կատարիչող ֆերմենտներ՝ ֆլիպազներ: Պարզ է, որ մեկ թաղանթից մյուսը լիպիդներն անցնում են դիֆուզիայով կամ տեղափոխվում յուրահատուկ սպիտակուցների մասնակցությամբ: Այդպիսի տեղափոխումը կարող է տեղի ունենալ թաղանթների հպման տեղամասերով: Ադիքային ցուպիկում պլազմայինից արտաքին թաղանթ ֆոսֆատիդիլէթանոլամինի տեղափոխման ժամանակը կազմում է 3 րոպե: Նման ժամանակը էուկարիոտիկ բջիջներում տարբեր ֆոսֆոլիպիդների համար տատանվում է 2-83 ժ, իսկ քոլետտերինի համար՝ 1-2 ժ:

Առավել մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում **սպիտակուցների տեղափոխումը** դեպի թաղանթներ: Իսկ ինչպե՞ս է դա իրագործվում: Ինչո՞վ են պլազմային թաղանթի սպիտակուցները տարբերվում միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի կամ էլ էնդոպլազմային ցանցի սպիտակուցներից: Ինչպե՞ս են սպիտակուցները գտնում իրենց տեղը թաղանթում ու դիրքավորվում նրանում: Այս և նման հարցերի պատասխանները գտնվել են վերջին տարիներին:

Նախ, թաղանթներում վերակառուցվող սպիտակուցներում հայտնաբերվել են ճանաչման հատվածներ կամ ազդանշանային՝ **առաջնորդային հաջորդակառույթայիններ**, որոնք ուղղում են սպիտակուցը դեպի համապատասխան թաղանթ: Այդպիսի հաջորդակառույթայինները հաճախակի գտնվում են սպիտակուցների N ծայրում, ունեն մինչև 10 կԴ-ա զանգված, սկսվում են մեթիոնինի մնացորդից, ընդգրկում 12-30, իսկ առանձին դեպքերում, օրինակ, ջրիմուռների միտոքոնդրիումների պրոտոնային ԱԵԾ-ազի 9-րդ ենթամիավորի համար՝ 66 ամինաթթվային մնացորդներ և տարբերվում բազմազանությամբ: Նման հաջորդակառույթայիններ հայտնաբերվել են տարբեր սպիտակուցներում, օրինակ՝ ադիքային ցուպիկի արտաքին թաղանթի OmpA-ում, նրա պերիպլազմային β-լակտամազում (նկ. 2.22), բակտերիառոդոպսինում (նկ. 2.22), խմորասնկերի միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի ցիտոքրոմ c- օբսիդազում, կենդանիների

(1)

1-12 Մեթ - Մեր - Իլե - Գլու - Շիս - Ֆեն - Արգ - Վալ - Ալա - Լեյ - Իլե - Պրո -  
13-23 Ֆեն - Ֆեն - Ալա - Ալա - Ֆեն - Յիս - Լեյ - Պրո - Վալ - Ֆեն - Ալա

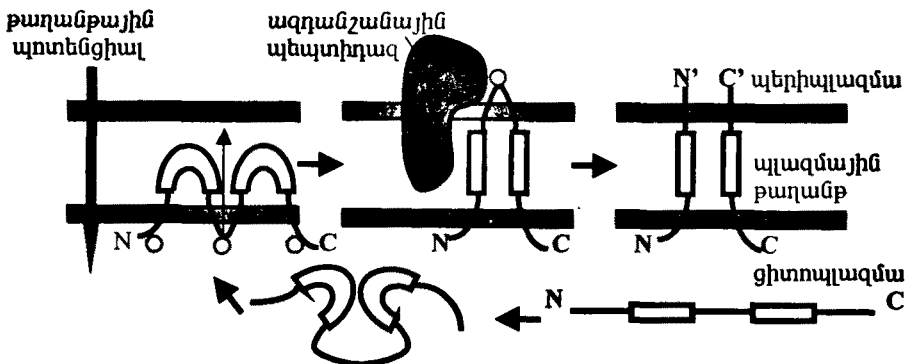
(2)

1-13 Մեթ - Լեյ - Գլու - Լեյ - Լեյ - Պրո - Տրե - Ալա - Վալ - Գլու - Գլի - Վալ - Մեր

**Նկ. 2.22:** Ադիքային ցուպիկի β-լակտամազի (1) ու հալոբակտերիայի բակտերիառոդոպսինի (2) պոլիպեպտիդային շղթաների N ծայրի առաջնորդային հաջորդակառույթայինները:

սյրայրոպարաթիրեոիդ հորմոնում: Ազդանշանային այդ հատվածն անջատվում է սպիտակուցից համապատասխան ազդանշանային կամ առաջնորդային պեպտիդազի կողմից թաղանթում ներմուծվելուց հետո. սպիտակուցը ձևափոխվում է հասուն ձևի: Ըստ Գ. ֆոն Հեյնեի՝ այս հաջորդականություններում պետք է տարբերակվեն երկու տեղամասեր՝ թաղանթի հետ փոխազդեցության և սպիտակուցից պեպտիդազի ներգործությանը անջատման: Պեպտիդազի համար կարևոր է սպիտակուցի կոնֆորմացիան. շատ դեպքերում սպիտակուցի վերակառուցումը սկսվում է N ծայրից ու պահանջում նրա մասնակիորեն բացված վիճակ: Այդ վիճակում սպիտակուցի պահպանումը որոշվում է սպիտակուցային, այսպես կոչված «տրիզերային» (ձգանային) գործոնով: Ազդանշանային կամ առաջնորդային պեպտիդազներ անջատվել են առիթային ցուպիկից, եուկարիոտիկ բջիջների միկրոտաններից: Տույց է տրվել, որ ֆերմենտի ակտիվության համար պահանջվում են մետաղների իոններ:

Թաղանթում սպիտակուցների ներդրման կամ էլ նրանց դիրքավորման համար անհրաժեշտ է թաղանթի վրա իոնների էլեկտրաքիմիական գրադիենտի առկայություն, որի ցումը իոնաֆորների օգնությամբ խափանում է այդ գործընթացը: Կարելի է ընդունել, որ **թաղանթում սպիտակուցների ներդրումն էլեկտրաֆորեզիկ գործընթաց է**: Մակայն որոշ դեպքերում այն կարող է պայմանավորվել pH-ի գրադիենտով: Կարող է ծախսվել նաև ԱԵՖ: Չի բացառվում յուրահատուկ տեղափոխիչների կամ էլ ՌՆԹ-պարունակող մասնիկների մասնակցությունը: Ըստ երևույթին, տարբեր թաղանթներում սպիտակուցների ներդրումը և դրանց հետագա տեղափոխումն ընթանում են տարբեր ճանապարհներով: Սպիտակուցները կարող են նաև «հրվել» դեպի որոշակի սպիտակուցային կառույց: Ըստ Վ. Վիկների թաղանթա-տրիզերային վարկածի՝ հնարավոր է նաև սպիտակուցների ինքնուրույն ներդրում թաղանթում, երբ, օրինակ, երկու հարևան



**Նկ. 2.23:** Առիթային ցուպիկի պլազմային թաղանթում M13 քակտերիաֆագի թաղանթի սպիտակուցի մախնիի ներդրումը: Նախնիի պոլիպեպտիդային շղթան իր հիդրոֆոբ հատվածներով ներդրվում է թաղանթ, որից հետո թաղանթ է անցնում բացասական լիցք կրող կենտրոնական հատվածը. այն ուղղվում է թաղանթային պոտենցիալի ուղղությամբ: Պեպտիդազի հետ փոխազդեցության արդյունքում ճեղքվում է պոլիպեպտիդային շղթան: Կարճեցված շղթաները դիրքավորվում են թաղանթի լայնքում: (Այնուհետև, քակտերիաֆագի ԴՆԹ-ի բավարար քանակի սինթեզից հետո, ինքնահավաքվում է քակտերիաֆագի մասնիկը, որը դուրս է գալիս քակտերիայից):



հատվածներով միաժամանակ ներդրումը էներգապես շահավետ է (նկ. 2.23): Այս դեպքում կարևորվում է սպիտակուցում լիցքի առկայությունը և թաղանթի հետ նրա էլեկտրաստատիկ ու հիդրոֆոր փոխազդեցությունը: Քանի որ բևեռացված ամինաթթվային մնացորդների ներդրումը թերմոդինամիկորեն անթույլատրելի է, ապա դա հնարավոր է դառնում այդ մնացորդների պրոտոնացումից հետո:

Սպիտակուցների հետագա «կանգառը» թաղանթում որոշվում է երկրորդ ազդանշանային՝ *կանգառային հաջորդականությամբ*, որը գտնվում է պոլիպեպտիդային շղթայի միջին մասերում ու կազմված է 20-60 հիդրոֆոր ամինաթթվային մնացորդներից: Նման հաջորդականություններ հայտնաբերվել են ֆոտոսինթեզող բակտերիաների՝ ռոդոսպիրիլների ռեակցիոն կենտրոնի ենթամիավորներից մեկում, կենդանական տարբեր բջիջների գլյուկոզի տեղափոխչում, տրասֆերինի ընկալչում, էրիթրոցիտների 3-րդ ու այլ սպիտակուցներում: Դրա հետ միասին, հայտնի են դեպքեր, երբ այդ հաջորդականությունները փոխում են իրենց ֆունկցիան՝ կախված որոշակի հանգամանքներից, կամ էլ նրանք փոխազդում են միմյանց հետ սպիտակուցի ներսում: Թաղանթի հետ մնան հաջորդականությունների փոխազդեցությունից փոխվում է սպիտակուցի կոնֆորմացիան, որի հետևանքով անհնար է դառնում թաղանթից նրա դուրս գալը: Պարզ է, որ այդ հաջորդականությունների անջատումից որոշ սպիտակուցներ չեն դիրքավորվում թաղանթում ու անցնում են նրանով: Իսկ դա շատ հետաքրքիր է, ասենք, արդյունաբերական բակտերիաներում սինթեզված, կենդանական ծագում ունեցող սպիտակուցների, օրինակ՝ ինտերֆերոնի, դուրս բերման կառավարման հարցում:

Նշենք, որ թաղանթում սպիտակուցների ներդրման և դիրքավորման նման պատկերացումը ձևավորվել է ինչպես արհեստական լիպիդային կառույցներում, այնպես էլ բջջային կամ կենսաթաղանթներում սպիտակուցների վերակառուցման ուսումնասիրման արդյունքում, երբ դրանց պրոտեոլիտիկ ձևափոխումը դիտվել է մատրիումի դոդեցիկուլֆատի ներկայությամբ էլեկտրաֆորեզի օգնությամբ ու տարբերակվել հիմնային լուծամզման (էքստրակցիայի) միջոցով կամ էլ նշադրման հաշվին, իսկ ազդանշանային հաջորդականությունների դերը պարզաբանվել է հիբրիդային սպիտակուցներում հիդրոֆոր հատվածների ներմուծմամբ:

## **Առաջադրանքներ ու խնդիրներ**

### **1. Լրացրեք բաց թողնված բառերը հետևյալ պնդումներում.**

Ա Ձուրը կենսաթաղանթներում գտնվում է ---- կարգավիճակներում, որոնցից առաջինն ածխաջրերի հետ կապվածն է:

Բ Թաղանթային լիպիդների կազմում հանդիպում են հազեցած ու ---- ճարպաթթուներ, որոնցից հազեցած են, օրինակ, ---- (C) ու ---- (C) թթուներ:

Գ Զուլեստերինը դասվում է ---- դասին, այն մեծ քանակությամբ հանդիպում է ---- բջիջների թաղանթներում:

Դ Աղաբեր, ջերմասեր ու մեթան առաջացնող բակտերիաներում ֆոսֆոլիպիդների կազմում հանդիպում են ---- միացություններ, որոնք թաղանթին տալիս են ամրություն ու մեծացնում նրա կայունությունը որոշ գործոնների ու տարբեր տիպի մյուսերի նկատմամբ:

**Ե** Լիպիդների մոլեկուլները կենսաթանական թաղանթներում կազմում են անընդհատ կոկնակի շերտ, որը կոչվում է ----:

**Զ** Բոլոր բաղանթային լիպիդները ---- են, քանի որ նրանց մոլեկուլների մի ծայրը հիդրոֆիլ է, իսկ մյուսը՝ հիդրոֆոբ:

**Է** Ֆոսֆոլիպիդի մոլեկուլի հիդրոֆիլ ծայրը կազմված է ---- գլխիկից, իսկ հիդրոֆոբ մասը սովորաբար՝ երկու ---- պոչիկներից:

**Ը** Լիպիդների մոլեկուլները կարող են ունենալ ----, ---- և ---- երկրաչափական ձև:

**Թ** Արհեստական լիպիդային միաշերտեր կարելի է ստանալ յուղ - ---- բաժանման մակերեսին: Արհեստական լիպիդային երկշերտեր կարելի է ստանալ գնդաձև մասնիկների ձևով, որոնք կոչվում են ----, կամ հարթ թաղանթների, որոնք կոչվում են ----:

**Ժ** Ջրային լուծույթում լիպիդների ցածր կոնցենտրացիաների դեպքում առաջանում են ----, իսկ բարձրի դեպքում ----:

**Ի** Ջերմաստիճանն իջեցնելիս որևէ մեկ տիպի ֆոսֆոլիպիդից ստացված արհեստական երկշերտն անցնում է հեղուկից բյուրեղային վիճակի, այդպիսի անցումը կոչվում է ----:

**Լ** Լիպիդային կառույցների մակերևութային լիցքը գումարվում է ---- ու ---- բացասական լիցքերից:

**Խ** Լիպիդային երկշերտում քոլեստերինի կամ սպիտակուցի ներմուծումը՝ ---- տարբերվում է արհեստական համակարգում առանձին բաղադրամասերից թաղանթային կառույցի ----ից:

**Ճ** Ֆերմենտային, տեղափոխիչ, զգայական, ----, ---- ու ---- սպիտակուցները կազմում են ---- թաղանթային սպիտակուցների խումբը:

**Կ** Լիպիդների երկշերտով անցնող ու բջջաթղանթի երկու կողմերից ջրային միջավայրի հետ շփվող սպիտակուցները կոչվում են ----:

**Շ** ---- սպիտակուցները կարելի է անջատել թաղանթից աղային լուծույթով էքստրակցիայով, իսկ ----ները՝ միայն դետերգենտներով կամ օրգանական լուծիչներով երկշերտի լրիվ քայքայման դեպքում:

**Չ** Դողեցիլուֆատի օգնությամբ լուծված վիճակի անցած թաղանթային սպիտակուցները սովորաբար ---- են ու, կորցնելով իրենց բնականոն կոնֆորմացիան, ակտիվ չեն:

**Պ** Երիթրոցիտների թաղանթում կառուցվածքային սպիտակուցներից են ----, որն ունի 50 կԴա մոլեկուլային զանգված ու բաղկացած է 205 ամինաթթվային մնացորդներից, ու ----, որն ունի 220 կԴա մոլեկուլային զանգված:

**Ջ** Աղասեր բակտերիաների ծիրանագույն թաղանթը նրանց բջջաթաղանթի հատուկ հատվածն է, որը պարունակում է մեկ սպիտակուց՝ ----, այդ սպիտակուցը լուսային էներգիան ձևափոխում է ջրածնի իոնների էլեկտրաքիմիական պոտենցիալների գրադիենտի, որն էլ օգտագործվում է ԱԵՖ-ի սինթեզի համար:

**Ս** Թաղանթներում լիպիդներն ու սպիտակուցներն ունակ են շարժվելու, նրանց բնորոշ է ---- և ---- դիֆուզիան:

**Յ** Թաղանթներում լիպիդների տրանսլեքտային տեղափոխումը կոչվում է ---- անցում:

**Ե** Թաղանթում սպիտակուցների տեղակայման ու բաշխման մասին տեղեկատվություն ստացվում է ---- հետ նրանց փոխազդեցության ու կապման եղանակի օգնությամբ:

**2. Նշեք, պնդումներից ո՞րն է ձիշտ: Եթե պնդումը սխալ է, ապա բացատրեք՝ ինչու՞:**

**Ա** Կենդանի բջիջներում գլիկոլիպիդներն երբեք չեն հայտնաբերվում թաղանթի՝ դեպի ցիտոպլազմա ուղղված կողմում:

**Բ** Կենսաթաղանթներում լիպիդների քանակային պարունակությունը հաստատուն չէ ու փոփոխվում է, կախված բջջային ցիկլի փուլից, բջջի բնականոն ու ախտաբանական վիճակներից, բայց ոչ արտաքին գործոններից:

**Գ** Լիպիդների մոլեկուլային կոնֆորմերներն առաջանում են սեփական առանցքի շուրջ նրանց ճարպաթթուների պտույտի հաշվին:

**Դ** Լիպիդների ճարպաթթվային շղթաները կարող են փոխազդել թթվածնի հետ, առաջացնելով հիդրոպերօքսիդներ:

**Ե** Լիպիդների մոլեկուլներում կինկն առաջանում է դրանց ճարպաթթվային շղթաներում գոշ-տրանս-գոշ կոնֆորմացիայի ձևով:

**Զ** Լիպիդների մոլեկուլներում կինկերի առաջացումը փոխում է լիպիդային կառույցի հոսելիությունը, որն էլ անդրադառնում է նրա թափանցելիության վրա:

**Է** Լիպիդային կառույցի փուլային անցման ջերմաստիճանը կոչվում է Կրաֆտի կետ:

**Ը** Լիպիդային երկշերտը բոլոր բջջաթաղանթների հիմնական կառուցվածքային բաղադրամասն է:

**Թ** Թաղանթի կայունությունը էլեկտրական դաշտում որոշվում է նրանում ծակոտիների առաջացման հավանականությամբ:

**Ժ** Թաղանթային կառույցի մակերևութային լիցքի խտությունը որոշվում է էլեկտրակինե-տիկ պոտենցիալի միջոցով ու կախված է միջավայրում աղի կոնցենտրացիայից:

**Ի** Կենսաթաղանթների կառուցվածքի հիմքը կազմում է լիպիդային երկշերտը, իսկ նրանց յուրահատուկ ֆունկցիաները զգալի չափով պայմանավորված են թաղանթային սպիտակուցներով:

**Լ** Թաղանթներում սպիտակուցները տեղաշարժվում են ինչպես լատերալ, այնպես էլ լայնական ուղղություններով:

**Ն** Թաղանթում սպիտակուցների կոնֆորմացիոն ձևափոխումներն ու նրանց ասոցիացիաների առաջացումը կախված են լիպիդային երկշերտի մածուցիկությունից ու սահմանային լիպիդների կարգավիճակից:

**Ծ** Թաղանթների հատվածները կարող են միմյանցից տարբերվել սպիտակուցների և ոչ լիպիդների կազմով:

**Կ** Բջջաթաղանթի արտաքին կողմում գտնվող սպիտակուցների մեծ մասը կապված է ածխաջրերի հետ այն դեպքում, երբ լիպիդների միայն 10 տոկոսն է ներկայացված գլիկոլի-պիդների ձևով:

**Գ** Գլիկոլիպիդն առաջացնող ածխաջրերը միշտ միացված են գլիկոպրոտեիններին ու պրոտեոգլիկաններին, որոնք դասվում են ինտեգրալ թաղանթային սպիտակուցներին:

**Ձ** Սպիտակուցների առկայությունը փոքրացնում է կենսաթաղանթների օհմական դիմադրությունը և մակերևութային լարվածությունն ու բարձրացնում նրանց էլեկտրական տարողունակությունը:

**Ղ** Թաղանթով տեղափոխման կամ նրանում դիրքավորման համար սպիտակուցներն ունեն ազդակային առաջնորդային հաջորդականություններ, որոնք անջատվում են պեպտիդազների օգնությամբ:

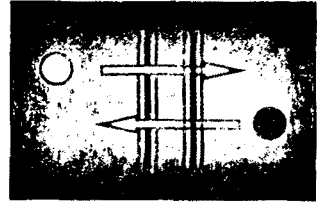
**3.** Պատկերացրե՛ք՝ ձեր ընկերոջը ժայռում գտնվելիս խայթել է մի թունավոր օձ, ու նա հազիվ թե չմահացավ էրիթրոցիտների հեմոլիզից: Մինչև ուշագնաց լինելը նա բռնեց օձին՝ թույնը վերու-ծելու նպատակով: Օձի թույնում հայտնաբերվեցին պրոտեազ, նեյրամինիդազ ու ֆոսֆոլիպազ: Մեկուսացված էրիթրոցիտների հեմոլիզ ստացվեց նշված ֆերմենտներից միայն ֆոսֆոլիպազի ներգործումից: Հեմոլիզի արդյունքում էապես բարձրացել էր ազատ ֆոսֆորիլիտլինի (ֆոսֆո-րական թթվի մնացորդի հետ միացած խոլին) ու երկացիլգլիցերինի (ճարպաթթուների երկու շրթաների հետ միացած գլիցերին) քանակությունները:

**Ա** Ի՞նչն է ֆոսֆոլիպազի սուբստրատը, մոլեկուլի ո՞ր հատվածում է այն ճեղքվում:

**Բ** Բացատրե՛ք, ինչու՞ են էրիթրոցիտները քայքայվում ֆոսֆոլիպազի, այլ ոչ թե պրո-տեազի ու նեյրամինիդազի ներգործումից:

**4.** Հաշվե՛ք, թե ֆոսֆոլիպիդների քանի մոլեկուլ է պարունակում 1 ք.մկմ մակերեսով կենսաթա-նական թաղանթը, եթե գլանի ձևի ֆոսֆոլիպիդի մեկ մոլեկուլի միջին մակերեսը հավասար է 70 ք.մմ<sup>2</sup> գոտորենի թաղանթի կողմում և վերջինում բացակայում են ինտեգրալ սպիտակուցները:

**5.** Որոշե՛ք, թե թաղանթում ինչ հեռավորություն կանցնի լիպիդի մոլեկուլը 1 մկմ-ում, եթե նրա լատերալ դիֆուզիայի գործակիցը 10<sup>-4</sup> ք.մմ<sup>2</sup>/վրկ է:



# Նյութերի տեղափոխումը (տրանսպորտը) իննսպարանական թաղանթներով

|   |     |
|---|-----|
| 3.1. Կենսաթաղանթներով նյութերի տեղափոխման գործընթացների ընդհանուր բնութագիրն ու դրանց ուսումնասիրման եղանակները | 67  |
| 3.2. Նյութերի պասիվ տեղափոխում  | 72  |
| Հասարակ դիֆուզիա և էլեկտրածնություն   | 72  |
| Զրի տեղափոխումը   | 76  |
| Շեղացված կամ միջնորդված դիֆուզիա  | 78  |
| Իոնաֆորներ  | 80  |
| 3.3. Իոնական անցքուղիներ ու գործողության պոտենցիալի առաջացում   | 83  |
| Իոնական անցքուղու մոդելը և աշխատանքը  | 83  |
| Բնական ու արհեստական անցքուղիներ թաղանթներում   | 87  |
| Գործողության պոտենցիալի առաջացում   | 93  |
| 3.4. Նյութերի ակտիվ տեղափոխում  | 95  |
| Առաջնային տեղափոխիչներ  | 95  |
| Նատրիում-կալիումական պոմպ   | 98  |
| Կալցիումական պոմպեր   | 102 |
| Կալիումական պոմպ  | 104 |
| Պրոտոնային պոմպեր   | 105 |
| Երկրորդային տեղափոխիչներ  | 113 |
| Ուղղորդված տեղափոխիչներ   | 116 |
| 3.5. Ցիտոզ ու թաղանթների միաձուլում   | 116 |

## 3.1: Կենսաթաղանթներով նյութերի տեղափոխման գործընթացների ընդհանուր բնութագիրն ու դրանց ուսումնասիրման եղանակները

Կենսաթաղանթային թաղանթների առաջնակարգ ֆունկցիաներից է տարբեր նյութերի տեղափոխումը (տրանսպորտը): Այն կատարում է առավել կարևոր դեր.

- կարգավորում է բջջի ծավալն ու կայունացնում ներբջջային միջավայրի ռեակցիան և իոնային կազմը,

- բջջի ներսում խորացնում է նյութափոխանակության ելանյութերը՝ սուրսպրայֆներն ու բջջից դուրս բերում նրա վերջնանյութերը, ինչպես նաև թունավոր և վնասակար նյութերը,
- սպեղծում է թաղանթի երկու կողմերի միջև իոնների անհավասարաչափ բաշխում (աղյուսակ թիվ 3.1):

Հետաքրքիր է այն, որ կենդանի օրգանիզմների ներքին հեղուկների ու ծովային ջրի իոնային կազմը գրեթե նույնն է, քանի որ կյանքը կազմավորվել է ծովում: Ծովաջրում նատրիումի իոնների բարձր պարունակությունը բացատրվում է նրանով, որ նատվածքային շերտերից ջրի ֆիլտրումից կալիումի իոնները ընտրողաբար հանվում են, իսկ  $\text{Na}^+$  իոնները պահպանվում: Կենդանի օրգանիզմների հիմնական տարբերությունը վերաբերում է ներբջջային պարունակությանը, երբ պլազմային թաղանթը ստեղծում է ու պահպանում  $\text{Na}^+$  ու  $\text{K}^+$  իոնների անհավասարաչափ բաշխումը: Քանի որ արտաքին միջավայրում  $\text{Na}^+$ -ի քանակը շատ բարձր է  $\text{K}^+$ -ի քանակից, ապա, ըստ անվանի ռուս կենսաէներգետիկոս Վ.Պ. Սկուլաչյովի, բջջիցները կուտակել են  $\text{K}^+$  իոններ՝ դուրս բերելով  $\text{Na}^+$  իոնները: Մարդու կամ ձիու էրիթրոցիտներում  $\text{K}^+$ -ի և  $\text{Na}^+$ -ի քանակների հարաբերությունը կազմել է 7,2 կամ 8,8, համապատասխանաբար, այն դեպքում, երբ նրանց արյան պլազմայում այդ նույն հարաբերությունը հավասար է 0,032-ի կամ 0,034-ի:  ***$\text{Na}^+$  և  $\text{K}^+$  իոնները սկսել են կապարել ազդանշանային դեր. ինչքան մեծ է այդ իոնների անհավասարաչափ բաշխումը, ապա բջջին ավելի կայուն է արտաքին գործոնների նկատմամբ:***

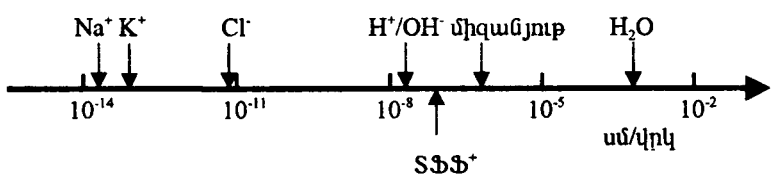
Աղյուսակ թիվ 3.1

**Տարբեր բջջիների ու արտաքին միջավայրի միջև իոնների անհավասարաչափ բաշխումը**

| Բջջիների տեսակներ, իոններ           | Կոնցենտրացիան՝ մմոլ/լ-ով |  |
|-------------------------------------|--------------------------|--|
|                                     | Ներբջջային               | Արյան պլազմայում կամ արտաքին միջավայրում |
| <b>Աաքնասումների տարբեր բջջիներ</b> |                          |  |
| $\text{Na}^+$                       | 5-60                     | 145                                      |
| $\text{K}^+$                        | 140-220                  | 5  |
| $\text{H}^+$ (pH = 7,4)             | 0,00004                  | 0,00004                                  |
| $\text{Cl}^-$                       | 4-60                     | 110                                      |
| $\text{Mg}^{2+}$                    | 30                       | 1-2                                      |
| $\text{Ca}^{2+}$                    | 0,0001                   | 2,5-5,0                                  |
| $\text{SO}_4^{2-}$                  | 10                       | 0,5                                      |
| $\text{HPO}_4^{2-}$                 | 50                       | 1  |
| <b>Աղիքային ցուպիկ</b>              |                          |  |
| $\text{Na}^+$                       | 35                       | 50                                       |
| $\text{K}^+$                        | >200                     | 10                                       |
| $\text{Cl}^-$                       | -                        | 50                                       |
| <b>Հայրթակտերիա</b>                 |                          |  |
| $\text{Na}^+$                       | 1370                     | 4000                                     |
| $\text{K}^+$                        | 4600                     | 30                                       |
| $\text{Cl}^-$                       | 3600                     | 5000                                     |

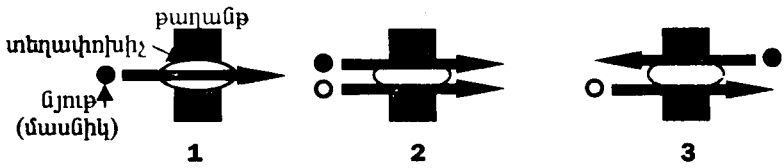
**Տեղափոխման գործընթացները դասակարգվում են ըստ փոփոխվող նյութի չափսերի և քանակի, այլ նյութի հետ փոփոխման զուգակցման, օգտագործվող էներգիայի չափի և այլ չափանիշների:**

Ըստ տեղափոխվող նյութի չափսերի՝ տարբերակում են **փոքր ու մեծ մոլեկուլների տրանսպորտը**: Նրանցից առաջինների համար նշանակալից է ունիթաղանթի **թափանցելիությունը, որը որոշվում է լիպիդային երկշերտի կառուցվածքով ու պայմանավորված է նաև այս կամ այն նյութի այնպիսի հատկություններով, ինչպիսիք են, օրինակ, ջրի հետ մոլեկուլի փոխազդեցությունը, նրա լիցքավորվածությունը**: Այդ պատճառով հիդրոֆոբ ոչ լիցքավորված մոլեկուլների (մոլեկուլային թթվածին, մոլեկուլային ազոտ, բենզոլ, գլիցերոլ) համար թաղանթի թափանցելիությունը ավելի մեծ է, քան հիդրոֆիլ լիցքավորվածների (գլյուկոզ, տրիպտոֆան,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ , բլորի իոններ) համար (նկ. 3.1): **Մակրոմոլեկուլների** (ԴՆԹ, ՌՆԹ-ներ, սպիտակուցներ) համար հնարավոր է **ուղղակի անցում** թաղանթով, իսկ **խոշոր մասնիկների** դեպքում՝ **ցիտոզային փոփոխում բշտիկների առաջացմամբ**: Վերջինս, կախված տեղափոխման ուղղությունից, կոչվում է էնդոցիտոզ կամ էկզոցիտոզ:



**Նկ. 3.1:** Տարբեր նյութերի նկատմամբ լիպիդային երկշերտի թափանցելիության գործակիցները:  $\text{S33}^+$ -ը տետրաֆենիլֆոսֆոնիումի կատիոնն է:

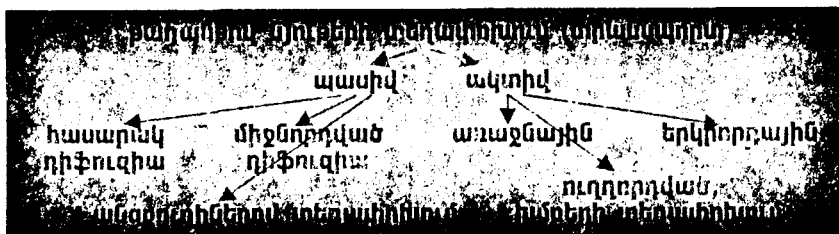
Թաղանթով միևնույն տեղափոխիչի կողմից տեղափոխվող մասնիկների քանակով տարբերակում են **մենափոփոխում ունիպորտ, համափոփոխում սիմպորտ և հակափոփոխում հակապորտ** (նկ. 3.2): Դրանցից առաջինը ներկայացնում է թաղանթով մեկ մասնիկի տեղափոխում: Սիմպորտ և հակապորտ նշանակում են համապատասխանաբար միևնույն ու տարբեր ուղղություններով երկու կամ ավելի տարբեր ուղղություններով մասնիկների տեղափոխում: Շատ են այնպիսի օրինակները, երբ թաղանթով մեկ նյութի տեղափոխումը կախված է այլ նյութերի առկայությունից, որոնք ևս կարող են տեղափոխվել թաղանթով: Սիմպորտ է կենդանիների երիկամների ու աղիքների էպիթելային բջիջների թաղանթով



**Նկ. 3.2:** Թաղանթով նյութերի (մասնիկների) ունիպորտ (1), սիմպորտ (2) ու հակապորտ (3) տեղափոխումները: Առաջին երկուսի համար տեղափոխման ուղղությունը էական չէ:

շաքարների ու ամինաթթուների տեղափոխությունը, որն ընթանում է  $\text{Na}^+$  իոնների հետ համատեղ: Ջրածնի իոնների հետ սիմպորտ է միտոքոնդրիումների ներքին ու բակտերիաների թաղանթով ֆոսֆորական թթվի մնացորդի՝  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ -ի տեղափոխումը, որն իրականանում է 30 կԴա մոլեկուլային զանգված ունեցող սպիտակուցի միջոցով: Հետաքրքիր է այն, որ մնան տեղափոխությունը պահանջում է կարդիոլիպին ու արգելակվում դոքսոտուրիցին հակաբիոտիկ կողմից: Շատ տարածված հակապորտ է ԱԵՖ-ի ու ԱԿՖ-ի տեղափոխումը միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթով: Այն իրականանում է 33 կԴա մոլեկուլային զանգված ունեցող սպիտակուցի կողմից, որը կազմված է երկու ենթամիավորներից: Յուրաքանչյուր ենթամիավորում տարբերում են երեք  $\alpha$  պարուրածև հատվածներ: Այդ սպիտակուցի քանակը թաղանթում շատ մեծ է՝ մինչև 10 %, սակայն նրա աշխատանքում պտույտների թիվը՝ փոքր: Փոխանակման արդյունքում տեղափոխվում է մեկ բացասական լիցք, հետևաբար տեղափոխման գործընթացը կախված է թաղանթային պոտենցիալից: Այդ տեղափոխիչն արգելակվում է յուրահատուկ նյութերի կողմից, որոնք ունեն տարբեր ներգործություն թաղանթի երկու կողմերից: Նման հակապորտեր նկարագրված է նաև քլորոպլաստներում:

Ըստ օգտագործվող էներգիայի աղբյուրի, տարբերակում են թաղանթով նյութերի *պասիվ* և *ակտիվ տեղափոխում* (*պրանսպորտ*) (նկ. 3.3): **Նշվածներից առաջինի դեպքում էներգիայի արտաքին աղբյուր չի պահանջվում: Այն ներկայացված է հասարակ կամ պարզ դիֆուզիայի, հեշտացված կամ միջնորդված դիֆուզիայի ու անցրուդիներով տեղափոխման** (հաճախ առանձին ձև է դիտվում) **չևով: Ակտիվ տրանսպորտն ընթանում է էներգիայի արտաքին աղբյուրի հաշվին: Այն տարբերակվում է առաջնային ու երկրորդային ակտիվ և ուղղորդված, խմբերի տեղափոխման տեսակներով:**



**Նկ. 3.3:** Թաղանթով նյութերի տեղափոխման ձևերը՝ ըստ օգտագործվող էներգիայի աղբյուրի:

**Բակտերիաների** ու որոշ այլ բջիջների թաղանթային տեղափոխման **համակարգերը** լինում են **բաղադրական կոնստրիկտիվ** և **մակածվող ինդուկցվող**: Դրանցից առաջիններն առկա են բջջային ցիկլի ամբողջ ընթացքում, իսկ երկրորդները՝ թաղանթում սինթեզվում ու վերակառուցվում են որոշակի, հաճախ ոչ բարենպաստ պայմաններում: Այդպիսի համակարգերի առկայությունը հաստատում է բջջում նյութափոխանակության ու արտաքին միջավայրում փոփոխությունների միջև կապը, արտացոլում բջջի հարմարվածությունը դրանց նկատմամբ:  $\text{K}^+$  իոնների համար, օրինակ, ադիբային ցուպիկում ու բակտերիաների մեծ մասի մոտ կան բազմակի համակարգեր (տես թիվ 3.4 պարագրաֆը), որոնցից այսպես կոչված TrkA-ն (անգլերեն՝ *transport of  $\text{K}^+$*  բառերի առաջին տա-

ներից) կամ նրան նմանը կոնստիտուտիվ համակարգ է, իսկ Kdp-ն (անգլերեն՝ *K<sup>+</sup>-dependent* բառերի առաջին տառերից)՝ ինդուկցվող արտաքին միջավայրում այդ իոնների շատ ցածր՝ մկմոլ-ների կոնցենտրացիաների դեպքում: Աղիքային ցուպիկում պրոլինի տեղափոխման համակարգերից մեկը՝ ProU-ն ինդուկցվում է արտաքին միջավայրում աղի կոնցենտրացիայի կտրուկ մեծացման դեպքում: Հետաքրքրություն են առաջացնում բակտերիաներում տրիպտոֆանի տեղափոխման համակարգերը: Դրանցից մեկն ի հայտ է գալիս, երբ արտաքին միջավայրից հեռացվում է գլյուկոզը: Նմանատիպ են բակտերիաներում կիտրոնաթթվի տեղափոխման համակարգերը: Տեղափոխման համակարգերի ինդուկցիայի երևույթը մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում, սակայն դրա մեխանիզմը շատ դեպքերում պարզաբանված չէ:

**Թաղանթով նյութերի փոխափոխման ուսումնասիրումը փարվում է ներկանյութերի օգնությամբ, օսմոսային ուժերի օգտագործմամբ, նշակիր ատոմների կիրառմամբ:** Ներկանյութերից լայնորեն օգտագործվում է արդեն նշված ԱՆՍ-ը (տես նկ. 2.9): Մի շարք ներկանյութեր փոխում են իրենց գունավորումը այս կամ այն իոնի ազդեցությունից, որը հնարավոր է դարձնում որոշել թաղանթով այդ իոնների տեղափոխումը: Օրինակ՝ թաղանթային կառույցներ պարունակող միջավայրում հիդրոֆոր հատկությամբ օժտված բլոտտետրացիկլինի կամ վերջերս սինթեզված կալցիումական խելատոր՝ կվինի լուսածորումը (ֆլուորեսցենցիան) քանակապես արտացոլում է  $Ca^{2+}$  իոնների կուտակումը:

Օսմոսային ուժերի ներգործությունից կարող է դիտվել թաղանթի վնասում, որի պատճառով ներբջջային բաղադրամասերը բջջից դուրս են գալիս: Այդ ուժերին բջիջների դիմադրելու ունակությունը պայմանավորված է նրանց բջջաթաղանթների հատկություններով, ջրի ու այլ նյութերի տեղափոխման առանձնահատկություններով: Նման ձևով էրիթրոցիտներից հեմոգլոբինի դուրս գալը կոչվում է **հեմոլիզ**: Ի դեպ Ս. Հովհաննիսյանն առաջարկում է կիրառել հեմոլիզը որպես սիրտ-անոթային հիվանդությունների ախտահարման ցուցանիշ:

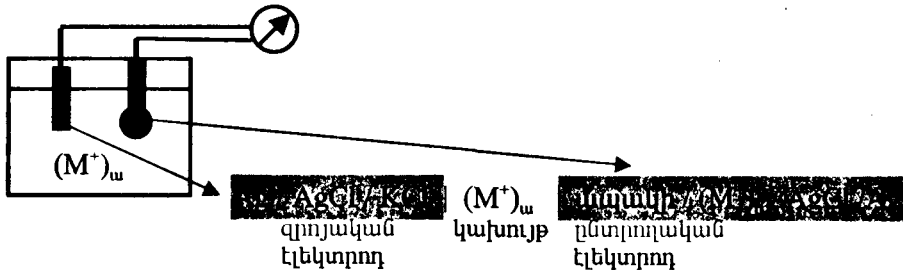
Նշակիր ատոմներից կիրառվում են առանձին վերցված  $^{22}Na$ -ն ու  $^{40}K$ -ը կամ էլ տարբեր միացությունների կազմում  $^2H$ -ը,  $^{14}C$ -ը,  $^{32}P$ -ն և այլն: Բջջում որոշելով ռադիոակտիվությունը, կարելի է պարզել թաղանթով տեղափոխված մոլեկուլների քանակը: Այսպես չափվել է, որ խմորասնկի թաղանթով 1 ժամում կարող է թափանցել մոտավորապես  $3 \cdot 10^8$  շաքարի մոլեկուլներ:

Տեղափոխվող նյութերի քանակների որոշման համար լայնորեն օգտագործում են ընտրողական էլեկտրոդներ, որոնք լինում են պինդ և հեղուկ: Կալիումական էլեկտրոդը գրոյականի (համեմատականի) հետ միասին ընկղմվելով թաղանթային կառույցներով կախույթի մեջ (նկ. 3.4), հնարավոր է դարձնում բավականին ճշգրիտ որոշել թաղանթով  $K^+$  իոնների տեղափոխման արդյունքում այդ իոնների ակտիվության փոփոխությունը: Կալիումական էլեկտրոդի պոտենցիալը  $E_K^+$ -ն որոշվում է **Նիկոլսկու հավասարումով**

$$E_K^+ = E_0 + S \ln (a_K^+ + K_{K^+/Na^+} \cdot a_{Na^+}),$$

որտեղ  $E_0$ -ն ստանդարտ պոտենցիալն է,  $S$ -ը՝ էլեկտրոդի թեքությունը,  $a$ -ով նշանակված է համապատասխան իոնների ակտիվությունը, իսկ  $K$ -ն կալիումական էլեկտրոդի  $Na^+$  իոնների նկատմամբ ընտրողականության գործակիցն է: Վերջինս որոշվում է  $\lg K_{K^+/Na^+} = -S (E_{KCl} - E_{NaCl})$  բանաձևով:





**Սկ. 3.4:** Իոն-ընտրողական ապակյա էլեկտրոդից կազմված էլեկտրաքիմիական շղթան: ա-ն և բ-ն վերաբերում են կախույթում և ընտրողական էլեկտրոդում որոշվող իոնին ( $M^+$ ) համապատասխան:

Տեղափոխման գործընթացների ուսումնասիրումը հիմնականում տարվում է նրանց *կինետիկայի, էներգաապահովման, գեներիկական և նյութափոխանակային կարգավորման պարզաբանման ուղղություններով*: Կարևոր է առանձին տեղափոխիչների բնութագրումը: Առանձնահատուկ է տեղափոխման այս կամ այն համակարգի վերակառուցումը:

### 3.2: Նյութերի պասիվ տեղափոխում

**Շասարակ դիֆուզիա և էլեկտրաժնություն (էլեկտրազեներգ):** Չանագան մասնիկներ ու մոլեկուլներ, այդ թվում իոններ, կարող են անարգել թափանցել թաղանթով, եթե նրանք ճարպալուծ են ու (կամ) ունեն շատ փոքր չափսեր: Այս դեպքում խոսքը գնում է *հասարակ դիֆուզիայի* մասին, որն ընթանում է *նյութի կոնցենտրացիայի կամ նրա էլեկտրաքիմիական պոտենցիալի գրադիենտի ուղղությամբ ու չի պահանջում էներգիայի արտաքին աղբյուր*:

Թաղանթով նյութի զանգվածի դիֆուզիայի արագությունը ( $dm/dt$ ) որոշվում է հետևյալ բանաձևով՝

$$dm/dt = - P S (C_1 - C_2),$$

որտեղ  $P$ -ն նյութի թափանցելիության գործակիցն է,  $S$ -ը՝ թաղանթի մակերևույթի մակերեսը,  $C_1$  ու  $C_2$ -ը՝ տեղափոխվող նյութի կոնցենտրացիաները թաղանթի տարբեր կողմերում:

Ըստ *Ֆիկի առաջին օրենքի*  $x$  առանցքի ուղղությամբ դիֆուզիայի ժամանակ նյութի հոսքը՝  $J$ -ն, որոշվում է՝

$$J = - D (dc/dx) \quad (3.1),$$

որտեղ  $D$ -ն նյութի դիֆուզիայի գործակիցն է, իսկ  $dc/dx$ -ը՝ նրա խտության գրադիենտը տեղաշարժման  $x$  առանցքով:  $D$ -ն հավասար է՝

$$D = k_p T / 6 \pi \eta r,$$

որտեղ  $\eta$ -ն լուծիչի մածուցիկությունն է, իսկ  $r$ -ը՝ գնդաձև մասնիկի շառավիղը: Այս հավասարումը կիրառելի է փոքր չափսերի մասնիկների համար: Ոչ էլեկտ-

րալիտների համար դիֆուզիայի գործակիցը հակադարձ համեմատական է դրանց մոլեկուլային զանգվածին՝  $D \propto M^{-1/2}$  հաստատուն է: **Ջրային շերտով քաղանք մուտք գործելիս աղալիսի նյութերը ջրազրկվում են: Կարևոր է նաև նյութի հիդրոֆիլ կամ հիդրոֆոբ հատկությունը**, որը գնահատվում է ջրից ու յուղից կազմված երկփուլ համակարգում նյութի բաշխման գործակցի հիման վրա, իսկ վերջինս որոշվում է լիպիդում ու ջրում նյութի ակտիվությունների հարաբերությունից: Սովորաբար դիֆուզիայի գործակիցն ուղիղ համեմատական է բաշխման գործակցին:

Ոչ ստացիոնար դիֆուզիայի ընդհանուր դեպքում  $x$  առանցքի որոշակի կետում նյութի կոնցենտրացիան ( $c$ ) փոփոխվում է  $t$  ժամանակում: Այս կախվածությունը արտահայտվում է **Ֆիկի երկրորդ օրենքից** բխող հետևյալ լուծմամբ՝

$$c(x,t) = [c_0 / 2(\pi Dt)^{1/2}] e^{-x^2/(4Dt)},$$

որտեղ  $c_0$ -ն սկզբնական ժամանակում  $x=0$  կետում նյութի կոնցենտրացիան է:

Եթե դիտարկվում է թաղանթով լիցքավորված մասնիկի՝ իոնի դիֆուզիան, ապա նրա հոսքը ( $J_i$ ), ըստ **Օնզագերի հարաբերության**, ուղիղ համեմատական է իոնի կոնցենտրացիային ( $c_i$ ) ու շարժունակությանը ( $u_i$ ), ինչպես նաև նրա վրա ներգործող շարժիչ ուժին՝

$$J_i = c_i u_i (-d\mu_i/dx) \quad (3.2),$$

որտեղ  $\mu_i$ -ն իոնի էլեկտրաքիմիական պոտենցիալն է, որը հավասար է

$$\mu_i = \mu_0 + RT \ln c_i + z_i F\phi,$$

( $\mu_0$ -ն ստանդարտ էլեկտրաքիմիական պոտենցիալն է,  $R$ -ը՝ գազային հաստատունը, հավասար  $8,31 \text{ Ջ/Ա.մոլ}$ ,  $T$ -ն՝ բացարձակ ջերմաստիճանը,  $z_i$ -ը՝ իոնի լիցքի մեծությունը կամ վալենտականությունը,  $F$ -ը՝ Ֆարադեյի թիվն է, հավասար  $9,65 \cdot 10^4 \text{ Կ/մոլ}$ , ու  $\phi$ -ն՝ էլեկտրական պոտենցիալը): Նշենք, որ ստանդարտ էլեկտրաքիմիական պոտենցիալի արժեքը որոշվում է լուծիչի մոլեկուլների հետ իոնի փոխազդեցությամբ, որը ջրում լուծման դեպքում բերում է իոնի հիդրատացմանն ու նրա շառավղի փոփոխմանը: Շարժվող իոնն ազդում է լուծիչի տեղային կառուցվածքի վրա, փոփոխելով միջավայրի միկրոմածուցիկությունը: Դիտարկվող ուժից (տես (3.2)-հարաբերությունը) բացի, շարժվող իոնի վրա ներգործում են նաև շփման ու էլեկտրաստատիկ ուժեր, սակայն դիֆուզիայի մկարագրման պարզեցման համար դրանք հաշվի չեն առնվում:

(3.2)-ում տեղադրելով էլեկտրաքիմիական պոտենցիալի համար արտահայտությունը, կստացվի **Ներնստի-Պլանկի էլեկտրադիֆուզիոն հավասարումը**

$$J_i = - u_i c_i R T (d \ln c_i / dx) - c_i u_i z_i F (d\phi / dx) \quad (3.3),$$

որտեղից, հավասարակշռության հաստատումից հետո, այսինքն թաղանթի երկու կողմերում  $\mu_i$ -ների հավասարության դեպքում, երբ բացակայում է իոնների հոսքը, կստացվի՝

$$z_i F (d\phi / dx) = - R T (d \ln c_i / dx) :$$

Այստեղից էլ թաղանթի երկու կողմերի միջև էլեկտրական պոտենցիալների տարբերության համար կստացվի **հավասարում**, որը կոչվել է **Ներնստի** անունով՝

$$\phi_1 - \phi_2 = (RT/zF) \ln c_2/c_1 \quad (3.4),$$

որտեղ ցուցանիշները վերաբերում են թաղանթի տարբեր կողմերին:

Կոնցենտրացիայի տարբերության հաշվին իոնների հոսքը կոչվում է **էլեկտրաժին (էլեկտրազեն)**, իսկ այն հոսքը, որն առաջանում է թաղանթի վրա էլեկտրական դաշտի կիրառման դեպքում՝ **էլեկտրաֆորտիկ**:

(3.3) հավասարման լուծման համար Պլանկի ու Հենդերսոնի մոտեցումն ընդունում է թաղանթի էլեկտրաչեզոքության պայմանը, երբ կատիոնների և անիոնների կոնցենտրացիաները միևնույն են  $x$  առանցքի ցանկացած հարթությունում: Այս դեպքում թաղանթով կատիոնների ու անիոնների հոսքերը իրար հավասար են՝

$$u_+ c_+ R T dc_+/dx + c_+ u_+ z_+ F d\phi/dx = u_- c_- R T dc_-/dx - c_- u_- z_- F d\phi/dx,$$

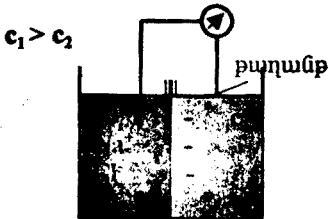
որտեղից

$$d\phi/dx = - [(u_+ - u_-) / (u_+ + u_-)] (R T / z F) d \ln c_+/dx \quad (3.5):$$

Ինտեգրելով (3.5) հավասարումը, կստանանք **Հենդերսոնի հավասարումը՝**

$$\Delta \phi = [(u_+ - u_-) / (u_+ + u_-)] (R T / z F) \ln c_+/c_1 \quad (3.6):$$

Դիտարկենք կերակրի աղի (NaCl) տարրեր կոնցենտրացիաներ ունեցող երկու խցիկների բաժանող թաղանթով  $Na^+$  ու  $Cl^-$  իոնների տեղափոխումը (Նկ. 3.5): Պարզ է, որ երկու իոններն էլ կթափանցեն թաղանթով բարձր կոնցենտրացիայից դեպի ցածրը, բայց տարրեր արագությամբ, քանի որ  $Cl^-$  իոններն ավելի արագ են շարժվում: Հետևաբար (մինչև հավասարակշռության հաստատումը)՝ մոտ լուծույթը խիտ լուծույթի նկատմամբ կլիցքավորվի ավելի բացասական: Ստեղծվում է **պոտենցիալների տարբերություն**, որը կոչվում է **դիֆուզիոն**: Այն կարող է որոշվել Հենդերսոնի հավասարումով (3.6):



**Նկ. 3.5.** Դիֆուզիոն պոտենցիալի առաջացումը կիսաթափանցիկ թաղանթի վրա:

Այս հավասարումը կիրառելի է մակրոսկոպիկ հաստություն ունեցող (մկմ-ի կարգի), բայց ոչ կենսաբանական ու լիպիդային թաղանթների համար. վերջիններում չի պահպանվում տեղային էլեկտրաչեզոքությունը:

Ուստի (3.3) հավասարումը լուծելու համար Գ. Գոլդմանն ենթադրեց, որ **թաղանթի ներսում  $x$  ուղղությամբ պոտենցիալը փոխվում է գծայնորեն, այսինքն  $d\phi/dx$ -ը հաստատուն է, ընդ որում, թաղանթը դիֆուզիվում է որպես համասեռ լիպիդային երկշերտ, ու դրանով իոնները շարժվում են իրարից անկախ մեկը մյուսի հետք չփոխազդելով**: Հետևաբար՝  $d\phi/dx$ -ը կարելի է փոխարինել  $\Delta \phi/x_i$  ու, 0-ից մինչև  $x_i$ -ն ինտեգրելուց հետո, կստացվի.

$$J_i = - P z_i F \Delta \phi / (R T) \cdot (c_i^{արտ} - c_i^{ներք}) e^{z_i F \Delta \phi / (R T)} / (1 - e^{z_i F \Delta \phi / (R T)}) \quad (3.7),$$

որտեղ  $P$ -ն թափանցելիության գործակիցն է, հավասար  $u_i b_i R T / x_i$ , իսկ  $b_i$ -ն՝ բաշխման գործակիցը: **Թափանցելիության գործակիցը փաստորեն ուղիղ համեմատական է թաղանթում իոնի շարժունակությանն ու բաշխման գործակիցն և հակադարձ համեմատական է թաղանթի հաստությանը**:  $K^+$  իոնների համար բուսական բջիջների թաղանթների թափանցելիության գործակիցը կազմում է  $10^{-4}$ - $10^{-2}$  մկմ/վրկ,  $Na^+$  իոնների համար՝ մեկ կարգով ցածր,  $Cl^-$  իոնների համար՝  $10^{-4}$  մկմ/վրկ-ից ցածր:

Եվ այսպես, **Գոլդմանի հավասարումը** (3.7) նկարագրում է իոնների գումարային հոսքը, որը ներկայացված է տարբեր ուղղությունների հոսքերով: Այդ առանձին՝ մեկը մյուսից անկախ հոսքերի համար (3.3) հավասարման արտահայտություններից նրանց հարաբերության համար կստացվի՝

$$\frac{J_{\text{Cl}^-}}{J_{\text{արտ}}} = c_{\text{արտ}} / [c_{\text{ներք}} e^{z F \Delta\phi / (R T)}] \quad (3.8),$$

որը կոչվում է **Ուինգի հարաբերություն** ու դիտվում որպես **պասիվ տեղափոխման չափանիշ**: Երբ  $\Delta\phi$ -ն հավասար է 0-ի, ապա  $J_{\text{ներք}} / J_{\text{արտ}} = c_{\text{արտ}} / c_{\text{ներք}}$ :

Երբ թաղանթով ընթանում են  $K^+$ ,  $Na^+$  ու  $Cl^-$  իոնների հոսքեր, ապա հանգստի պայմաններում **գումարային հոսանքի բացակայության դեպքում** թաղանթի երկու կողմերի միջև էլեկտրական պոտենցիալների տարբերությունը, կամ **հանգստի թաղանթային պոտենցիալը**, կարտահայտվի հետևյալ հավասարումով՝

$$\Delta\phi = R T / F \ln \left\{ \frac{(P_K [K^+]_{\text{արտ}} + P_{Na} [Na^+]_{\text{արտ}} + P_{Cl} [Cl^-]_{\text{ներք}})}{(P_K [K^+]_{\text{ներք}} + P_{Na} [Na^+]_{\text{ներք}} + P_{Cl} [Cl^-]_{\text{արտ}})} \right\} \quad (3.9),$$

որն անվանվում է **Գոլդմանի-Հոջկինսի-Կարսի հավասարում**: Այստեղ ընդունվում է նաև, որ նշված իոնները թաղանթով շարժվում են մեկը մյուսից անկախ:

Հաշվի առնելով այդ իոնների համար թափանցելիության հարաբերական մեծությունները՝  $\rho_{Na} = P_{Na}/P_K$  ու  $\rho_{Cl} = P_{Cl}/P_K$ , (3.9) հավասարումը կձևափոխվի՝

$$\Delta\phi = R T / F \ln \left\{ \frac{([K^+]_{\text{արտ}} + \rho_{Na} [Na^+]_{\text{արտ}} + \rho_{Cl} [Cl^-]_{\text{ներք}})}{([K^+]_{\text{ներք}} + \rho_{Na} [Na^+]_{\text{ներք}} + \rho_{Cl} [Cl^-]_{\text{արտ}})} \right\}:$$

Ընդհանրացնելով ըշենք, որ լիցքավորված մասնիկների անցումը թաղանթով առաջացնում է էլեկտրական հոսանք՝

$$I_i = - z_i F J_i,$$

որի դեպքում թաղանթի հաղորդականությունը ( $g_p$ )՝ դիմադրությանը հակառակ մեծությունը որոշվում է որպես

$$g_p = \Delta I / \Delta(\Delta\phi):$$

Քանի որ տեղափոխվող իոնների քանակը կախված է լուծույթում նրանց կոնցենտրացիայից, ապա ի տարբերություն թափանցելիության գործակցի, թաղանթի հաղորդականությունը կախված է թաղանթի երկու կողմերում իոնների կոնցենտրացիաներից: Երբ այդ կոնցենտրացիաներն իրար հավասար են, թաղանթի հաղորդականությունը միավալենտ իոնների համար կլինի.

$$g_i = P_i c F^2 / (R T) \quad (3.10):$$

Հասարակ դիֆուզիայի ձևերից են **օսմոսը**, որը պայմանավորում է ջրի քանակի կարգավորումը բջջում, ու **ֆիլտրումը**: **Հիդրոֆիլ նյութերն անցնում են ջրային ծակուկներով**: Հասարակ դիֆուզիայի ձևով թաղանթով թափանցում են շատ ճարպալուծ նյութեր:

Ըստ Էյրինգի՝ **նյութի դիֆուզիան թաղանթով դա նրա մոլեկուլների մեկ հավասարակշռված վիճակից դեպի մյուսը թռիչքն է**: **Հնարավոր է նաև նյութի անցումը միասեռ թաղանթով**:

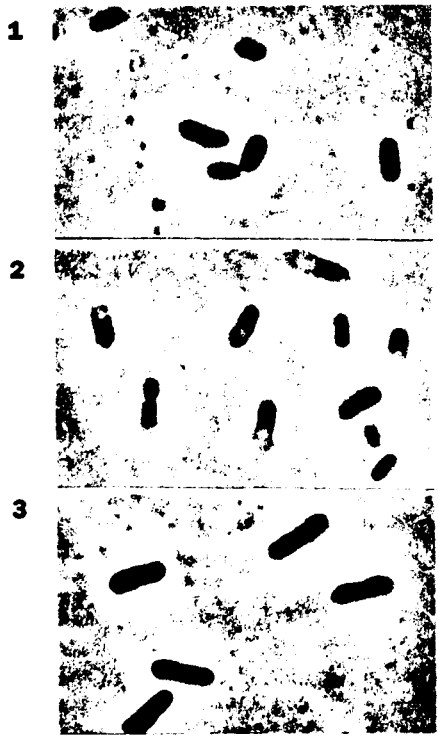
Դիֆուզիայի արագացումը բջջում իրագործվում է տեղափոխման մակերևույթի մակերեսի մեծացման կամ էլ տեղափոխվող նյութի կոնցենտրացիայի գրադիենտի մեծացման հաշվին: Նշված ճանապարհներից առաջինի օրինակ են կենդանիների բարակ աղիքների էպիթելային բջիջների կամ բույսի արմատի կլանող գոտու ծածկույթային հյուսվածքի բջիջների ծալքերն ու թավիկները, իսկ երկրորդի՝ կենդանիների արյան կամ ավշի միջոցով տեղափոխվող նյութերի դուրս բերումը:

**Ջրի տեղափոխումը:** Ջրի տեղափոխումն աղի ավելի բարձր կոնցենտրացիայի ուղղությամբ կոչվում է *օսմոս*: Երբ արտաքին միջավայրում աղի կոնցենտրացիան փոքր է, քան բջջի ներսում, բջիջն ուռչում է, իսկ աղի շատ փոքր կոնցենտրացիայի դեպքում՝ պայթում: Կաթնասունների բջիջները սովորաբար ապրում են NaCl-ի 0,9 %-անոց լուծույթի օսմոսային ճնշմանը համարժեք միջավայրում: Խիտ բջջապատի շնորհիվ բույսերի ու բակտերիաների բջիջները կարող են ապրել նաև հիպոտոնիկ միջավայրում: Ինչպես ցույց է տրվել գրքի հեղինակի կողմից, աղիքային ցուպիկի բջջային ծավալը էապես փոփոխվում է՝ կախված արտաքին միջավայրում աղի կոնցենտրացիայից (նկ. 3.6): Բոլոր դեպքերում ջրի տեղափոխումը քանակական տեսակետից գերազանցում է մյուս նյութերի տեղափոխմանը:

Ջրի մոլեկուլների դիֆուզիան կարելի է չափել ըստ օսմոսային ճնշման ( $\pi$ ) արժեքավորելով դրա էներգիան *Բոլցմանի բանաձևի* օգնությամբ.

$$\pi = k_p T \ln (C_2/C_1):$$

Օսմոսային ճնշումն արտահայտվում է մթնոլորտներով: Պարզվել է, որ կենդանական բջջում այն կազմում է մոտավորապես 6,7 մթն: Ուրեմն ջրի մոլեկուլների դիֆուզիան կարելի է որոշել՝ ելնելով բջջի ցիտոպլազմայում ու նրանից դուրս օսմոսային ճնշումների տարբերությունից և օգտվելով Ֆիկի օրենքի (3.1) արտահայտությունից.



**Նկ. 3.6:** Աղիքային ցուպիկն աղի տարբեր կոնցենտրացիաներով արտաքին միջավայրում: 1- աճման միջավայրում՝ աղի միջին կոնցենտրացիայի դեպքում, 2- արտաքին միջավայրում աղի կոնցենտրացիայի կտրուկ մեծացման դեպքում (օսմոսային սթրես), 3- քորած ջրում:

$$dm/dt = P_2 S (\pi_1 - \pi_2),$$

որտեղ  $\pi_1$ -ն ու  $\pi_2$ -ը թաղանթի երկու կողմերում օսմոսային ճնշումներն են, իսկ  $P_2$ -ն՝ ջրի համար թաղանթի թափանցելիության գործակիցը: Պետք է հաշվի առնել այն, որ ջրի համար թաղանթի թափանցելիության ու ցիտոպլազմայում և բջջից դուրս տարբեր նյութերի կոնցենտրացիաների փոփոխությունների պատճառով բջջաթաղանթի վրա հիդրոստատիկ ճնշումների տարբերությունը բացակայում է:

**Բուսական և կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթները սովորաբար ունեն ջրային ծակուփիներ,** որոնք առաջանում են սպիտակուցների կողմից: Երիթրոցիտների թաղանթով ջրի տեղափոխումը, օրինակ, զգալիորեն ճնշվում է սուլֆիդրիլային ռեազենտով մշակման դեպքում: Սա վկայում է այն մասին, որ ջուրը տեղափոխվում է այսպես կոչված (ըստ էրիթրոցիտների պլազմային թաղանթի սպիտակուցների խառնուրդի էլեկտաֆորեզի պատկերում հայտնաբերված շերտերի հաջորդականության) 3-րդ ու 4,5-րդ սպիտակուցներով (որոնց վրա է ներգործում այդ ռեազենտը) առաջացած ծակուփներով: Այդ ծակուփներից բացի, **ջուրը կարող է անցնել լիպիդային երկշերտի միջով կիսկների միջև գոյություն ունեցող ու ջրի 1-2 մոլեկուլներ պարունակող դալարակ պարածությունների տեղաշարժման հաշվին,** որոնք ուղեկցում են լիպիդների ու սպիտակուցների շարժումները: Թաղանթով կոնցենտրացիաների տարբերության 0,1 Մ-ի արժեքի դեպքում ջրի մոլեկուլների հոսքը կազմում է 10-100 մոլեկուլ մեկ վրկ-ում ֆոսֆոլիպիդի մեկ մոլեկուլի հաշվարկով: Այդ գործընթացի ակտիվացման էներգիան մոտ է 53 կՋ/մոլ-ին:

**Բակտերիայի պլազմային թաղանթը զուրկ է ջրային ծակուփներից, ուստի ջրի մոլեկուլները տեղափոխվում են լիպիդային երկշերտով:** Դա բավարար չէ օսմոսային ճնշման կարգավորման համար, ու բակտերիաները կլանում կամ դուրս են բերում  $K^+$  իոններ, ինչպես նաև պրոլին, գլիցին բետաին, տրեգալոզ ու այլ համարժեք նյութեր, որոնց համար թաղանթում գործում են կամ մակաձվում համապատասխան բազմակի տեղափոխիչ համակարգեր:

Տարբեր բջիջներում **ջրի տեղափոխումը կարող է իրագործվել նաև պինդիպոզի հաշվին,** երբ թաղանթային բշտիկները լցվում են ջրով:

Քանի որ գրեթե բոլոր բջիջների թաղանթների երկու կողմերի միջև առկա է էլեկտրական պոտենցիալների տարբերություն, ապա թաղանթով ջրի տեղափոխումն ընթանում է **էլեկտրաօսմոսի** ձևով:

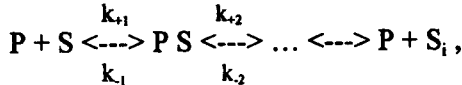
Ջրի տեղափոխման արագությունը ուղղակիորեն որոշվում է օզոտագործելով ծանր ջուր ( $^2\text{H}_2\text{O}$ ):

Բջջում ջրի քանակի կարգավորման գործում էական նշանակություն ունի այսպես կոչված **Դոնանսի հավասարակշռությունը:** Այս երևույթի էությունն այն է, որ ցիտոպլազմայում գտնվում են պլազմային թաղանթով անթափանցելի խոշոր մոլեկուլներ՝ սպիտակուցներ, որոնք կարող են լինել լիցքավորված ու թաղանթի երկու կողմերից դուրս լուծույթներում՝ էլեկտրաչեզոքության պայմանին համաձայն ստեղծել թաղանթի վրա էլեկտրական պոտենցիալների լրացուցիչ տարբերություն: Պարզ է, որ թաղանթի մեկ կողմում սպիտակուցների բացասական լիցքը լրացվում է կատիոնների ավելի բարձր կոնցենտրացիայով: Վերջինս ազդում է ջրի, ինչպես նաև լիցք ունեցող մասնիկների տեղափոխման ու թաղանթի երկու կողմերի միջև բաշխման վրա: Ջուրն ուղղվում է դեպի սպիտակուցներ պարունակող ու բարձր օսմոսային ճնշում ունեցող լուծույթը, որի արդյունքում կարող է այդ լուծույթի ծավալը մեծանալ: Բջջի ծավալի օսմոսային կարգավորումը կախված է նաև պլազմային թաղանթի մեխանիկական հատկությունների

փոփոխությունից: Այսպես, ջրի մուտքի պատճառով բջջի ուռչեցման դեպքում քաղանքը, փոխազդելով բջջակմախքային սպիտակուցների հետ, ձգտում է կծկվել: Վերջինիս մասնակցում են նաև ցիտոպլազմայի տարրեր սպիտակուցներ, որոնց մասնիկների բաշխումից է կախված ազատ ջրի քանակը:

**Միջնորդված դիֆուզիա:** Հեշտացված կամ միջնորդված դիֆուզիան իրականանում է քաղանքային փեղափոխիչների միջոցով քաղանքով նյութի կոնցենտրացիայի կամ նրա էլեկտրաքիմիական պոպենցիայի գրադիենտի ուղղությամբ ու չի պահանջում լրացուցիչ էներգիայի աղբյուր:

Տեղափոխիչները մեծ մասամբ սպիտակուցներ են: Դրանց (P) փոխազդեցությունը տեղափոխվող նյութի (S) հետ մնան է սուբստրատի հետ ֆերմենտի փոխներգործմանը՝



որտեղ տեղափոխիչները կարող են գործել հաջորդաբար, կամ էլ, այլ տարբերակում, կապվելով տեղափոխվող նյութի հետ, սուբստրատ-տեղափոխիչ համալիրը վերադիրքավորվում է քաղանքում: Նյութի տեղափոխման տևողությունը պայմանավորվում է սուբստրատ-տեղափոխիչ համալիրի՝ [PS]-ի գոյատևման ժամանակով, որը շատ կարճ է:

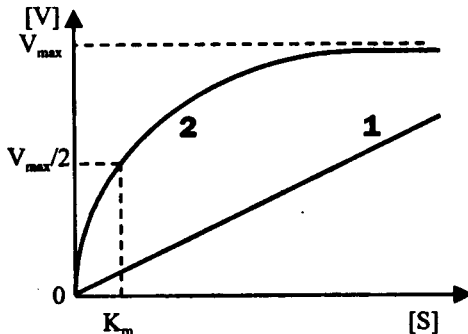
Միջնորդված դիֆուզիայի արագությունը՝ V-ն, կարող է որոշվել՝

$$V = k_{+1} [S] [P] = (k_{+1} + k_{+2}) [PS] \quad (3.11),$$

որտեղ [S]<sub>1</sub>-ն քաղանքի մեկ կողմում տեղափոխվող նյութի քանակն է, k-երն՝ արագության հաստատունները, իսկ [P]-ն՝ տեղափոխիչի ազատ քանակը: Այստեղից՝ (3.11)-ից կարելի է ստանալ՝

$$V / V_{\max} = [S] / (K_m + [S]),$$

որտեղ K<sub>m</sub>-ն հաստատուն է ու հավասար (k<sub>1</sub> + k<sub>2</sub>) / k<sub>1</sub>: Նման պատկերացումից հետևում է նաև, որ միջնորդված դիֆուզիայի արագության կախվածությունը



**Նկ. 3.7:** Կենսաքաղանքով նյութերի հասարակ (1) և հեշտացված (2) դիֆուզիայի արագության (V) կախումը տեղափոխվող նյութի (S) կոնցենտրացիայից: V<sub>max</sub>-ը առավելագույն արագությունն է, K<sub>m</sub>-ը՝ Միքայելիսի հաստատունը:

տեղափոխվող նյութի կոնցենտրացիայից գծային չէ և հասնում է հագեցման այն դեպքում, երբ հասարակ դիֆուզիան բնորոշվում է գծային կախումով (Նկ. 3.7):

Միջոնորդված դիֆուզիայի կինետիկան կարծես թե նման է ֆերմենտային գործընթացների կինետիկային, հետևաբար կիրառելի են Միքայելիսի հաստատունը  $K_m$ -ն ու առավելագույն արագությունը՝  $V_{max}$ -ը:  $K_m$ -ը, արտահայտելով տեղափոխվող նյութի այն կոնցենտրացիան, որի դեպքում տեղափոխման արագությունը հավասար է  $V_{max}/2$  (նկ. 3.7), փաստորեն ներկայացնում է տեղափոխիչի խնամակցությունը տեղափոխվող նյութի նկատմամբ: Միջոնորդված տեղափոխման արագությունը կարող է հասնել  $V_{max}$ -ին այն դեպքում, երբ թաղանթով տվյալ նյութի ազատ դիֆուզիան հավասար է 0-ի: Ֆերմենտներից տեղափոխիչների տարբերությունը կայանում է նրանում, որ նյութի տեղափոխումը կարող է ընթանալ ինչպես մեկ, այնպես էլ նրան հակառակ ուղղություններով:

Տեղափոխիչները կարող են ունենալ մեկից ավելի կապման տեղամասեր: Այդ տեղամասերի հետ կարող են կապվել այլ նյութեր ու, մրցակցելով, խթանել կամ արգելակել տեղափոխիչի աշխատանքը:

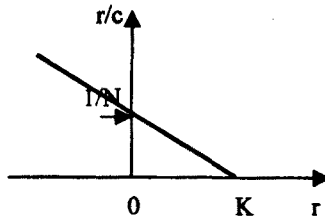
Պարզագույն դեպքում տեղափոխիչի կողմից սուբստրատի կապման արագության գործակիցը՝  $K$ -ն ( $k_1$ -ը, տես վերևում բերվածը), հավասար է՝

$$K = [P S] / [S] [P] :$$

Նշանակելով  $[S]$ -ը  $c$ -ով,  $[P S]$ -ը  $r$ -ով, իսկ կապման կենտրոնների թիվը  $N$ -ով, երբ  $[P] = N - r$ , կստանանք *Սկեռչարդի հավասարումը*

$$r / c = K N - K r ,$$

որի գրաֆիկական պատկերը (նկ. 3.8) հնարավորություն է տալիս հեշտությամբ որոշել  $N$ -ը:



**Նկ. 3.8:** Սկեռչարդի գրաֆիկը (տես տեքստը):

**Տեղափոխիչների միջոնորդությամբ իրագործվող տրանսպորտային մեխանիզմները միմյանցից տարբերակվում են, երբ նյութը տեղափոխվում է թաղանթով տեղափոխիչի (շարժունակ տեղափոխիչ) դիֆուզիայի հետ միասին (բուն միջոնորդված դիֆուզիա) կամ քափանցում անցքուղիներով:**

Ընդհանրացնելով՝ անհրաժեշտ է նշել այն **չափանիշները**, որոնցով միջոնորդված դիֆուզիան տարբերակվում է հասարակից.

- **տեղափոխիչի միջոցով նյութի դիֆուզիայի արագությունը ավելի մեծ է ու, կախված նյութի կոնցենտրացիայից, ունի հազեցման կինեպիկա,**
- **տեղափոխման մեծ ընկրողակնությունը պայմանավորված է տեղափոխվող նյութի նկատմամբ տեղափոխիչի որոշակի խնամակցությամբ, երբ տեղափոխիչը տարբերակում է իրար մոտ կառուցվածքները,**
- **տեղափոխիչի միջոցով տարբեր նյութերի տեղափոխման դեպքում դիպվում է դրանց մրցակցություն,**
- **տեղափոխումն արգելակվում է յուրահատուկ արգելակիչների օգնությամբ:**



Կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթում նկարագրված է գլյուկոզ տեղափոխող սպիտակուց, որն ունի 50 կԴա մոլեկուլային զանգված և կազմված է 492 ամինաթթվային մնացորդներից: Էրիթրոցիտների թաղանթում այդ սպիտակուցը ներկայացված է  $10^5$  մոլեկուլներով, որը կազմում է թաղանթային սպիտակուցների 2 %-ը: Տեղաբաշխվելով թաղանթում, այդ բազմակատար (պոլիտոպիկ) սպիտակուցը 12 անգամ անցնում է լիպիդային երկշերտով ու նրանում, ըստ երևույթին, առաջացնում ծակոտի: Գլյուկոզի կապման կենտրոնները գտնվում են այդ ծակոտու ներսում և հասանելի են թաղանթի երկու կողմերից: Գլյուկոզի տեղափոխման ժամանակ սպիտակուցում տեղի են ունենում կոնֆորմացիոն փոփոխություններ, որոնք ընդգրկում են  $\alpha$  պարույրների միմյանց նկատմամբ սահումը, երբ կոնֆորմացիոն մեկ կարգավիճակում սպիտակուցը կապում է գլյուկոզ, իսկ մյուսում՝ անջատում այն թաղանթի հաջորդ կողմում: Տեղափոխիչն օժտված է մեծ ընտրողականությամբ:

Աղյուսակ թիվ 3.2

**Էրիթրոցիտների գլյուկոզի տեղափոխիչի խնամակցությունը գլյուկոզի D և Δների ու այլ ածխաջրերի նկատմամբ**

| Տեղափոխման սուբստրատը | $K_m$ (մՄ) | Տեղափոխման սուբստրատը | $K_m$ (մՄ) |
|-----------------------|------------|-----------------------|------------|
| D-գլյուկոզ            | 1,5        | D-մանոզ               | 20         |
| L-գլյուկոզ            | >3000      | D-գալակտոզ            | 20         |

այն տեղափոխում է D-գլյուկոզ, բայց ոչ թե նրա L-իզոմերը (աղյուսակ թիվ 3.2), որը տարբերում է միայն H- և OH- ռադիկալների տարածական դիրքով: Ինսուլինը, օրինակ, կարող է մինչև 15 անգամ խթանել այդ տեղափոխությունը: Վերջինս արգելակվում է թաղանթի տարբեր կողմերից ներգործող ցիտոխալազիմի կամ ֆլորիդազիմի կողմից: Նման տեղափոխիչ է գործում նաև ուղեղի բջիջների թաղանթում:

Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում հայտնաբերվել է փոխանակիչ, որը դեպի մատրիքս է տեղափոխում ԱԿՖ ու ֆոսֆորական թթվի մնացորդ և դուրս բերում ԱԵՖ: Համապատասխան սպիտակուցը կազմված է երեք կրկնվող մասերից, որոնցից յուրաքանչյուրը պարունակում է  $\alpha$  պարուրած 2 հատված՝ միացված 40 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված հաջորդականությամբ: Թաղանթում այն ներկայացված է դիմերի ձևով: Տեղափոխման գործընթացի համար կարևոր են լիզինի և արգինինի, բայց ոչ ցիստեինի մնացորդները: Այդպիսի փոխանակիչն արգելակվում է ատրակտիլոզիդով:

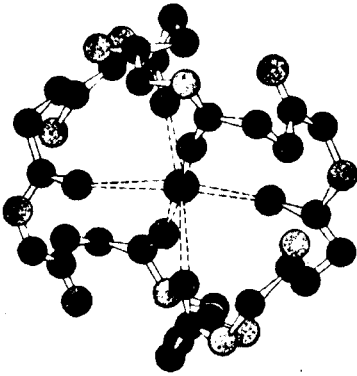
**Իոնաֆորներ:** Շարք սպիտակուցներ, ներդրվելով լիպիդային երկշերտում, խթանում են իոնների ու փոքր մոլեկուլների համար թաղանթի քափանցելիությունը: Դրա հիմքում կարող է ընկած լինել ինչպես երկշերտում սպիտակուցների խմբավորումների առաջացումով անցքուղիների չհավորումը, այնպես էլ երկշերտում լիպիդների դասավորման փոփոխումը կամ երկշերտի «փխրեցումը»: Այդպիսի սպիտակուցները ու նման այլ մյուսները կոչվում են **իոնաֆորներ**:

Իոնաֆորները բաժանվում են երկու խմբի: Առաջին խումբը կազմում են պրոտոններ չպարունակող չեզոք միացությունները, որոնք ունակ են դիսոցվել: Ուստի մետաղների հետ նրանց համալիրները լիցքավորված են դրականապես: Երկրորդ խմբի իոնաֆորներն իրենց օղակաձև կառուցվածքում պարունակում են

կարբոքսիլային մնացորդ, որն ընդգրկվում է այս կամ այն իոնի տեղափոխման գործընթացում:

Բնական իոնաֆորներից են **հակաքիտոսիկները**: Ըստ Դ.Ն. Օստրովսկու, այդ մյուսերն արտադրվում են մանրէների կողմից տեղեկատվության (ինֆորմացիայի) միջբջջային փոխանցման համար, ուստի հակաքիտոսիկներ անվանումն այնքան էլ ճիշտ չէ:

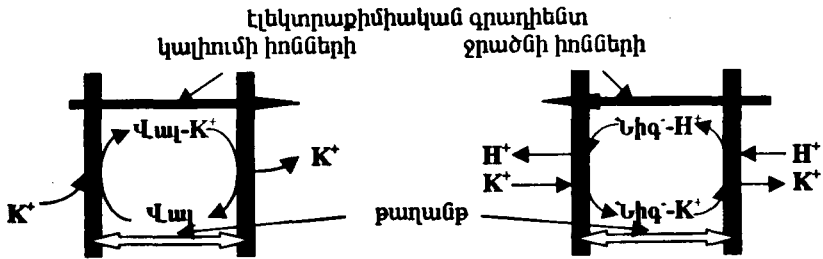
Իոնաֆորներից նշենք վալինոմիցինը, որն առաջին անգամ անջատվել է ստրեպտոմիցետներին պատկանող սնկից ու օժտված է տարբեր բակտերիաների, խմորասնկերի և մակարոյժ սնկերի վրա սպանիչ ներգործությամբ: Այս հակաքիտոսիկի կառուցվածքն ու թաղանթում նրա աշխատանքի մեխանիզմը պարզաբանել են հայտնի ռուս գիտնականներ Մ.Մ. Շենյակինը և Յու.Ա. Օվչիննիկովը: Դա 1111 Դա մոլեկուլային զանգվածով ցիկլիկ դեպսիպեպտիդ է, որի առաջնային կառուցվածքն է (L-կաթնաթթու-L- վալին-D-հիդրոքսիիզովալերինաթթու-D-վալին): Վալինոմիցինն օժտված է կալիումի իոնների նկատմամբ մեծ ընտրողականությամբ



**Նկ. 3.9:** Վալինոմիցինի մոլեկուլային կառուցվածքի պատկերը ( $K^+$  իոնի հետ կապված փնճակում):

(նատրիումի իոնների համեմատությամբ այն զնահատվում է  $10^4$ ) ու ապահովում նրա թափանցումը թաղանթով: Դրա պատճառը վալինոմիցինի մենահատուկ տարածական կառուցվածքի մեջ է, որը որոշվում է կարբոնիլային խմբերի թթվածնի ու ամինախմբերի ջրածնի ատոմների միջև ներմոլեկուլային ջրածնային կապերով: Վալինոմիցինի կազմի մեջ մտնում են 6 կարբոնիլային խմբեր, որոնց թթվածնի ատոմները լիցքավորված են բացասապես (նկ. 3.9): Այդ խմբերը,  $K^+$  իոնի հետ փոխազդելով, ուղղվում են դեպի ներս, իսկ օրգանական թթուների ածխաջրածնային մնացորդները գրավում են արտաքին մակերևույթը, դարձնելով  $K^+$ -ի հետ վալինոմիցինի համալիրը հիդրոֆոր:

Ջրի մոլեկուլների հետ  $K^+$  իոնների փոխազդեցության էներգիան ավելի մեծ է, քան այդ իոնաֆորի «ընդերքում» լիցքավորված խմբերի հետ այդ իոնների փոխազդեցությանը: Վալինոմիցինը գործում է որպես շարժունակ տեղափոխիչ-կապելով  $K^+$  իոններ թաղանթի մեկ մակերևույթում, այն տեղաշարժվում է թաղանթի լիպիդային երկշերտով դեպի մյուս մակերևույթն ու այնուհետև անջատում այդ իոնները (նկ. 3.10): Նման ձևով տեղափոխիչների աշխատանքը կարելի է



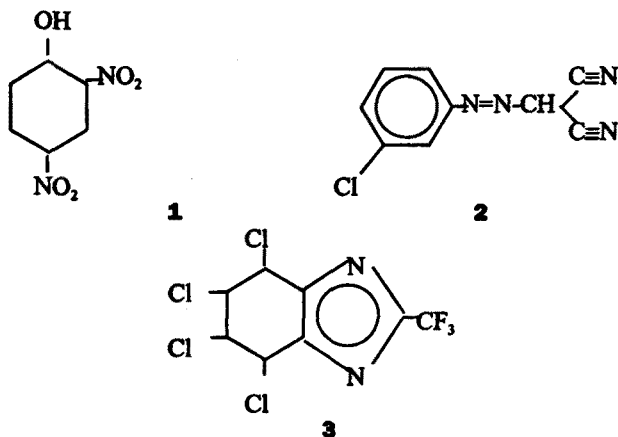
**Այ. 3.10:** Կենսաթաղանթով վալինոմիցինի ու միզերիցինի միջոնորոշմամբ իոնների տեղափոխումը: Թաղանթում վալինոմիցինը ( $V_m$ ) կամ միզերիցինը ( $V_m$ ) աշխատում են որպես շարժանակ տեղափոխիչներ:

անվանել «փոքր կարուսել»: Թաղանթում վալինոմիցինի շարժունակությունը կախված է լիպիդների կարգավիճակից. այն մեծանում է պինդ վիճակից դեպի հեղուկ կարգավիճակի անցման դեպքում: Նշենք, որ վալինոմիցինի հետ փոխազդելուց  $K^+$  իոնները հեշտությամբ ջրազրկվում են:  $K^+$  իոնների նկատմամբ ընտրողականությունը ( $K^+(Rb^+) > Cs^+ > Na^+ > Li^+$ ) պայմանավորված է նրանով, որ, օրինակ,  $Na^+$  իոնները ավելի ուժեղ են փոխազդում ջրի մոլեկուլների հետ՝ շրջապատված են ջրային «մուշտակով» ու այդ ձևով ունեն ավելի մեծ չափսեր, քան  $K^+$  իոնները: Վերջիններիս տեղափոխումը վալինոմիցինի մեկ մոլեկուլի միջոցով կատարվում է բավականին արագ՝ մինչև  $10^4$  իոններ մեկ վրկ-ում: Պարզ է, որ վալինոմիցինի բակտերիասպան ներգործությունը պայմանավորված է  $K^+$ -ի նկատմամբ թաղանթի թափանցելիության մեծացմամբ, որն էլ բերում է այդ իոնի ներթցջային պարունակության կտրուկ անկմանն ու սպիտակուցի կենսասինթեզի, ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման ու մի շարք այլ կենսական ֆունկցիաների խափանմանը:

Հիշատակենք նաև միզերիցինը (725 Դա մոլեկուլային զանգվածով) և մոնենսինը (693 Դա մոլեկուլային զանգվածով), որոնք լիցքավորված գծային կառույցներ են, սակայն, օրինակ, միզերիցինը տեղափոխվող  $K^+$  ու  $H^+$  իոնների հետ առաջացնում է չեզոք ցիկլիկ հիդրոֆոր համալիր: Ընդ որում, այդ իոնները փոխանակվում են համարժեք հարաբերությամբ (նկ. 3.10): Նիզերիցինի ընտրողականությունը միավալենտ իոնների նկատմամբ բնորոշվում է հետևյալ շարքով՝  $K^+ > Rb^+ > Na^+ > Cs^+ > Li^+$ : Պարզ է, որ իոնների տեղափոխությունը կընթանա մինչև հավասարակշռության հաստատումը: Եթե թաղանթում միզերիցինը վերակառուցվի վալինոմիցինի հետ միաժամանակ, ու թաղանթային բշտիկում լինի  $H^+$  իոնների ավելցուկ, ապա արդյունքում կմեծանա թաղանթի թափանցելիությունը  $H^+$  իոնների համար, այսինքն այս երկու իոնաֆորների ազդեցությունը կփոխարինի պրոտոնաֆորին:

Վերջերս սնկերից անջատվել է իոնամիցինը (747 Դա մոլեկուլային զանգվածով), որը կապում է կալցիումի իոններ. այն ընտրում է  $Ca^{2+}$ -ի և մագնեզիումի իոնները ստրոնցիումի և բարիումի իոններից: Կիրառական տեսակետից կարևոր առավելություն է այն, որ իոնամիցինը կլանում է լույսը 300 նմ ալիքի երկարության տիրույթում ու չի լուսածորում: Սինթեզված կալցիումական իոնաֆորներից է

A23187 միացությունը (524 Դ-ա մոլեկուլային զանգվածով): Այն կարող է տեղափոխել մաս  $Mg^{2+}$  իոններ, փոխարինելով  $Ca^{2+}$  կամ  $Mg^{2+}$  իոնները  $H^+$  իոններով:



**Նկ. 3.11:** 2,4-դինիտրոֆենոլի (1), կարբոնիլցիանիդ-*m*-քլորֆենիլհիդրազոնի (2) ու 4,5,6,7-տետրաքլոր-2-երեքֆտորմեթիլբենզիմիդազոլի (3) քիմիական կառուցվածքները:

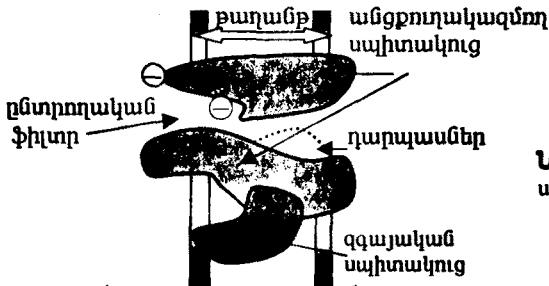
Իոնաֆորներից են 2,4-դինիտրոֆենոլը և կարբոնիլցիանիդ-*m*-քլորֆենիլհիդրազոնը (ԿԶՖՀ), 4,5,6,7-տետրաքլոր-2-երեքֆտորմեթիլբենզիմիդազոլը (ՏԵՖԲ) (նկ. 3.11), որոնք մեծացնում են թաղանթի քափանցելիությունը՝  $H^+$  իոնների համար: Դրա արդյունքում հավասարակշռվում են  $H^+$ -ի էլեկտրաքիմիական պոտենցիալները թաղանթի երկու կողմերում: Նշենք, որ ԿԶՖՀ-ն թույլ թթու է, պրոտոնացված էլեկտրաչեզոք ձևով հեշտությամբ քափանցում է թաղանթով, իսկ ապապրոտոնացվածի՝ ոչ: Ապապրոտոնացման դեպքում մոլեկուլի բևեռայնությունը քիչ մեծանում է կրկնակի կապերի  $\pi$  էլեկտրոնների հաշվին բացասական լիցքի ապատեղայնացման պատճառով:

Մի շարք հակաբիոտիկներ և այլ նյութեր մեծացնում են թաղանթի քափանցելիությունը այս կամ այն իոնի ու փոքր մոլեկուլի համար, առաջացնելով յուրահատուկ, բայց ոչ ընտրողական անցքուղիներ, որոնք դիտարկվում են հաջորդ պարագրաֆում:

### 3.3: Իոնական անցքուղիներ և գործողության պոտենցիալի առաջացում

**Իոնական անցքուղու մոդելը և աշխատանքը:** Իոնական անցքուղիները զանազան բջիջների պլազմային և ներբջջային թաղանթների մասնագիտացված ու շարք բազմազան կառույցներ են: Դրանք կազմակերպված են սպիտակուցներից, որոնց կառուցվածքում կան փարբեր դոմեններ:

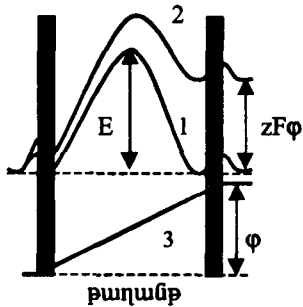
Բ. Հիլլեի կողմից առաջարկված *անցքուղու մոդելում* (նկ. 3.12) *ընդունվում է դարպասնի, խողովակաչև մաս, որով անցնում է իոնը*: Խողովակի ներսի ամենամեղ հատվածը կոչվում է *զբիջ՝ ֆիլտր*: Դրա տիրույթում առկա են բացասական լիցք կրող թթվածնի ատոմներ, որոնք հիդրօքսիլ ու ամինախմբերի հետ առաջացնում են ջրածնային կապեր. թթվածնի ատոմները կարող են փոխազդել անցքուղի մուտք գործող իոնի հետ: Ֆիլտրն ապահովում է անցքուղու ընտրողականությունը, որը բացարձակ չէ: Խողովակի ներսում գտնվում են այսպես կոչված *դարպասներ*, որոնք կարգավորում են անցքուղու բացումը և փակումը: Վերջիններս իրականանում են շարժուն լիցքերի վերաբաշխումով սպիտակուցի կոնֆորմացիայի փոփոխման հաշվին: Իսկ սպիտակուցի կոնֆորմացիայի փոփոխությունը կարող է կառավարվել կամ միջնորդվել *զգայական սպիտակուցի* կողմից ու հետևել նրա ֆոսֆորիլացմանն ու ապաֆոսֆորիլացմանը: Ընդ որում, անցքուղիների բացումը կարող է իրագործվել թաղանթի ապաբևեռացումից կամ քիմիական ազդակների հետ փոխգործումից, ուստի տարբերում են *պոպենցիալից կախված* և *քեմի-զգայուն* անցքուղիներ:



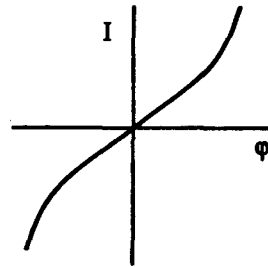
**Նկ. 3.12.** Իոնական անցքուղու սկզբունքային մոդելը:

Դարպասների բացմանը նպաստող լիցքերի վերաբաշխումն առաջացնում է *դարպասային հոսանք*, որը նախորդում է իոնի անցմամբ պայմանավորված հիմնական *իոնական հոսանքին*: Լուսացրման, լուսածորման ու լուսաերկրեկման մեթոդների օգնությամբ արձանագրվել են թաղանթային անցքուղիների կառուցվածքային փոփոխությունները, որոնց տևողությունը տատանվում է 30 մկվրկ-ից մինչև 10 մվրկ:

Մինչև առանձին անցքուղիներին ծանոթանալը, նշենք այն *ֆիզիկական սկզբունքները*, որոնք ընկած են իոնական անցքուղիներով նյութերի տեղափոխման հիմքում: Նախ և առաջ, *իոնի մուտքն անցքուղի ուղեկցվում է նրա հիդրատային մուշտակի ջրի մուլեկուլների անցքուղու բևեռացված խմբերով փոխարինմամբ*: Այդպիսի փոխազդեցության առանձնահատկություններում հաշվի են առնվում անցքուղում իոնի պոպենցիալ էներգիայի պրոֆիլները (նկ. 3.13): Թաղանթի ներսում դիֆուզիայի և բաշխման գործակիցների փոփոխությունը տեղի է ունենում իոնի տեղափոխման ազատ էներգիայի փոփոխման հաշվին: Ազատ էներգիայի առավելագույն արժեքը համապատասխանում է իոնի հիդրատային մուշտակի հեռացմանը, իսկ նվազագույնը՝ անցքուղու ֆիլտրում իոնի կապմանը թթվածնի ատոմների հետ ու հարաբերակաճորեն կայուն վիճակի ստեղծմանը: Դիֆուզիայի գործակիցը համապատասխանում է ազատ էներգիայի



**Նկ. 3.13:** Իոնական անցքուղու եռարգելք էներգետիկական պրոֆիլի պատկերը թաղանթի վրա էլեկտրական դաշտի բացակայության (1) կամ ներկայության (2) դեպքում, առանձին բերված է թաղանթային պոտենցիալի պրոֆիլը (3): E-ն հիմնական կենտրոնական արգելքի բարձրությունն է:



**Նկ. 3.14:** Իոնական անցքուղու վոլտ-ամպերային բնութագիրը:

մեծացմանը (նկ. 3.13), իսկ բաշխման գործակիցը՝ նվազմանը: Տվյալ իոնի նկատմամբ թաղանթի թափանցելիությունը կորոշի արագության հաստատունը՝

$$k_i = A e^{-E/(RT)},$$

որտեղ A-ն հաստատուն է, իսկ E-ն՝ Արենիուսի ակտիվացման էներգիան: Թաղանթում անցքուղիներով իոնական հոսքը որոշվում է իոնի ելակետում ու ակտիվացված վիճակում ազատ էներգիայի արժեքների տարբերությամբ՝  $\Delta G_i$ -ով: Այդ երկու վիճակների միջև հավասակշռության հաստատունը կախված է հավասարակշռության հաստատունից (K)

$$\Delta G_i = RT \ln K_i:$$

Այսպիսով՝ անցքուղիներով իոնների տեղափոխության դեպքում անհրաժեշտ է հաշվի առնել իոնի պոտենցիալ էներգիայի պրոֆիլը:

**Անցքուղում իոնի էներգիայի պրոֆիլները ներկայացվում են հաջորդական փոսիկների և արգելքների շարքով**, պարզագույն եռարգելք մոդելում առկա են 2 փոսիկներ և 3 արգելքներ (նկ. 3.13): **Յուրաքանչյուր փոսիկում իոնը մնում է բավականին երկար ժամանակ ջերմային տատանումների ժամանակի հետ համեմատաբար:** Երկրորդ իոնը չի կարող անցնել արդեն իսկ զբաղված փոսիկ նրանում գտնվող իոնի հետ էլեկտրաստատիկ փոխազդեցության պատճառով: Վերջինիս հաշվարկման դեպքում էներգիայի պրոֆիլի պատկերը կարող է փոփոխվել՝ կախված անցքուղում իոնի դիրքից և դրանում իոնների քանակից: Վերջապես, **մեկ փոսիկից մյուսն իոնի քոհչքը կատարվում է ջերմային տատանումների հաշվին**, նրա հավանականությունը կախված է թաղանթի վրա էլեկտրական դաշտից:

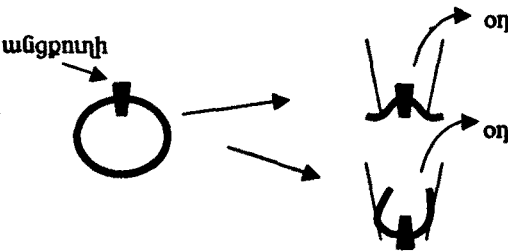
Տարբերակվում են անցքուղու ազատ հաղորդող և լրացված փակ վիճակներ, կախված կապման տեղամասերի իոններով զբաղվածությունից: Օրինակ՝ իոնի կապման մեկ տեղամասով անցքուղին կարող է գտնվել 2 վիճակներում, իսկ երկու տեղամասեր ունեցողը՝ 4: Անցքուղու աշխատանքի ժամանակ գրանցվում է

իոնական հոսանք: Այն որոշվում է թաղանթի միջին մասի հիմնական էներգիական արգելքով իոնի անցման արագությամբ: Այս դեպքում մեկ ուղղությամբ իոնական հոսքը կարտահայտվի՝

$$J = c v e^{-[E/(RT) + zF\phi/(2RT)]},$$

որտեղ  $v$ -ն էլեկտրական դաշտի բացակայությամբ հիմնական էներգիական արգելքով իոնի անցման արագության հաստատունն է: Իոնների բարձր կոնցենտրացիայի դեպքում թաղանթի մակերևույթների տիրույթում անցքուղու իոնների կապման տեղամասերը փոխում են իրենց վիճակները, որի պատճառով անցքուղով իոնի անցման արագությունը պետք է կախված լինի կապման տեղամասերի իոններով լրացման հավանականությունից: Երբ կապման տեղամասերը լրացված են, ապա դիտվում է անցքուղու շրջափակում, իսկ իոնական հոսքը բնութագրվում է հազեցմամբ:

Իոնական հոսանքի կախումը թաղանթի վրա էլեկտրական դաշտի լարվածությունից անվանվում է անցքուղու **վոլտ-անպերային բնութագիր**: Վերը նշված պայմանի դեպքում այդ կախումն ունի հիպերբոլի տեսք (նկ. 3.14)՝ չնայած նրան, որ այն, հաստատուն դաշտի մոտավորմանը համաձայն, պետք է լինի գծային տեսքի (տես (3.10) հավասարումը): Ընդ որում, շնորհիվ 1979 թ-ին առաջարկված այսպես կոչված **պետղ-կլյամպի** (ծվեն-ծատկեն) մեթոդի, երբ միկրոէլեկտրոդներից մեկը տեղադրվում է թաղանթի մակերևույթին և, օդն արտամղելուց հետո, պարփակում մեկ կամ երկու անհատական անցքուղի ընդգրկող մի հատված՝ տարբեր ուղղվածությամբ (նկ. 3.15), հնարավոր է բավականին ճշգրիտ չափել անցքուղու հաղորդականությունը, որն արտահայտվում է (3.10) բանաձևով: Տարբեր անցքուղիների համար հաղորդականությունը կազմում է 4-140 ԱՄմ:



**Նկ. 3.15:** Պետղ-կլյամպի մեթոդի կիրառման պատկերը (տես տեքստը):

Հաղորդականության տատանումների՝ ֆլուկտուացիների միջին ժամանակով գնահատվում է նաև անցքուղու բաց հաղորդող վիճակում գտնվելու միջին տևողությունը կամ նրա **գոյատևման միջին ժամանակը** ( $\tau$ ), ուսումնասիրվում է նրա **ընկրողականությունը** և կազմվում են ընտրողականության շարքեր: Ընդ որում, անցքուղու գոյատևման միջին ժամանակը որոշվում է հետևյալ հավասարման միջոցով՝

$$N(t) = N_0 e^{-t/\tau},$$

որտեղ  $N(t)$ -ն որոշակի  $t$  ժամանակը գերազանցող գոյատևման ժամանակով անցքուղիների քիվն է: Անհրաժեշտ է նշել, որ բաց ( $N_1$ ) և փակ ( $N_2$ ) վիճակներով անցքուղիների քանակները կախված են թաղանթի վրա էլեկտրական դաշտից ըստ **Բոլցմանի քանակի**

$$N_1/N_2 = e^{-4FE_n/RT}$$

որտեղ  $\mu$ -ն դիպոլային մոմենտն է,  $E$ -ն՝ էլեկտրական դաշտի լարվածությունը, ուր՝ էլեկտրոնի լիցքը: Այստեղ հաշվի է առնվում անցքուղու դիպոլային խմբերի մասնակցությունը նշված վիճակների կազմավորման մեջ:

**Այս կամ այն իոնի նկարմամբ անցքուղու ընդորոշականությունն ունի տարբեր բացառություններ, որոնք հաշվի են առնում իոնի հիդրատացիոն շառավիղն ու, գլխավորապես, լուծույթից դեպի անցքուղի իոնի անցման ազատ էներգիայի փոփոխությունը:** Վերջինս որոշում է կապման տեղամասի նկատմամբ իոնի խնամակցությունը և նվազում անցքուղու բևեռացված դիպոլային խմբերի և ֆիքսված լիցքերի հետ իոնի փոխազդեցությունից ու այլ գործոններից, երբ լուծույթից դեպի անցքուղի իոնի անցման ազատ էներգիայի փոփոխությունը չի գերազանցում 30,5 կՋ/մոլ:

Անցքուղիներով իոնների տեղափոխումը տարբերվում է նաև այնպիսի առանձնահատկություններով, ինչպիսին են տարբեր իոնների հոսքերի փոխանցակցությունը, pH-ից կախվածությունը: Վերջինս, օրինակ, կարող է որոշվել սպիտակուցի կարբօքսիլային խմբերի մասնակցությամբ ֆիլտրի կազմավորմամբ:

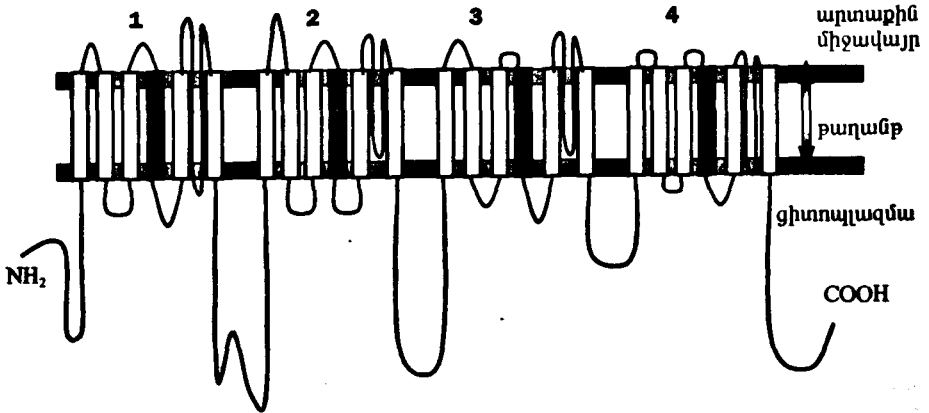
Բավականին մեծ քանակով միմյանցից անկախ անցքուղիներ պարունակող թաղանթի հաղորդականության տատանումներում տարբերում են տարբեր տեսակի **աղմուկներ**: Դրանցից է անցքուղիների **բացման-փակման** գործընթացների աղմուկը: Իոնների ջերմային տատանումներով պայմանավորված հոսանքի ֆլուկտուացիաները կոչվում են **ջերմային** կամ **սպիտակ** աղմուկ, հաղորդող վիճակում գտնվող անցքուղիներով իոնների անցումով պայմանավորվածը՝ **լեղափոխիչ** կամ **ֆլիկեր** աղմուկ: Իոնների դիսկրետ բնույթով է պայմանավորված **կոորդինացիոն** աղմուկը:

**Բնական ու արհեստական անցքուղիներ թաղանթներում:** Բակտերիաների, բուսական, սնկային և կենդանական տարբեր բջիջների թաղանթներում հայտնաբերվում են **նապրիումական, կալիումական, կալցիումական, պրոպոնատային, քլորային անցքուղիներ**: Նրանց քանակը բջջաթաղանթում զգալի մեծ չափով տատանվում է: Նյարդաբջջի պլազմային թաղանթում մեկ ք.մկմ-ի մակերեսային կան մինչև 12 հազար նատրիումական անցքուղիներ: Առանձին անցքուղով մեկ վրկ-ում կարող է անցնել 10 մլն իոն: Անցքուղիները բաժանվում են երկու դասերի՝ արագ ու դանդաղ գործող:

Կատվածկան էլեկտրական օրգանից անջատված **նապրիումական անցքուղի** առաջացնող սպիտակուցն ունի 260 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ու կազմված է 1820 ամինաթթվային մնացորդներից: Կաթնասունների տարբեր հյուսվածքներում հայտնաբերվում են լրացուցիչ մեկ կամ երկու փոքր զանգվածով ենթամիավորներ: Գլխավոր մեծ ենթամիավորն կազմակերպված է չորս դոմեններից (նկ. 3.16): Ամեն մի դոմեն կազմված է 4, 6 կամ 8 մասնահատվածներից, որոնք  $\alpha$  պարուրավորված հատվածներ են: Յուրաքանչյուր դոմենի այդ հատվածներից մեկը կազմավորում է անցքուղու խողովակային մասը, մյուսը՝ դարպասն ու հավանաբար պայմանավորում անցքուղու ընտրողականությունը:

Հետաքրքիր է այն, որ  $\text{Na}^+$  իոններն անցքուղի մուտք են գործում հիդրատացված վիճակում ու անցնում 3-5 անգուտրեմի չափսի ֆիլտրով՝ այդ հիդրատային մուշտակում պահպանելով ջրի 1-3 մոլեկուլներ. անցքուղին ունի ավելի





**Նկ. 3.16:** Պոտենցիալից կախված մատրիումական անցքուղի կազմող սպիտակուցի կառուցվածքի գծապատկերը: Յուրաքանչյուր դոմենի 5-րդ ու 6-րդ  $\alpha$  պարուրավորված հատվածների միջև կազմավորվում է մատրիումական անցքուղու խողովակային մասը, 4-րդ հատվածը զգայական մասն է:

մեծ չափսեր, քան, օրինակ,  $K^+$  ոչ հիդրատացված իոններինը, սակայն վերջիններս չեն թափանցում մատրիումական անցքուղով: Նատրիումական անցքուղով կարող են անցնել հիդրօքսիլամոնիումի կատիոններ. այս դեպքում հնարավոր է  $OH$ -խմբի ու անցքուղու կողմնային խմբերի թթվածնի ատոմների միջև

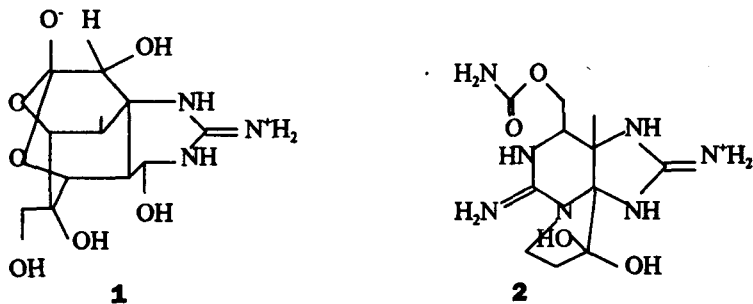
Աղյուսակ թիվ 3.3

**Տարբեր իոնական անցքուղիների մի քանի արգելակիչները և խթանիչները**

| Անցքուղիներ  | Արգելակիչներ  | Խթանիչներ  |
|--------------|---|--|
| Նատրիումական | Տետրոդատրոսին (անջատված է փշափոր ձկից, փափկամարմիններից):<br>Մաքսիտրոսին (մտրակավորներից, փափկամարմիններից):<br>Չիարոտի թույնը:<br>Կապտականաչ ջրիմուռների թույնը: | Բատրախատրոսին (թունավոր գորտերից):<br>Վերատրիոլին ( բույսերից):<br>Պալիտրոսին (կորալյան պոլիպներից): |
| Գալիումական  | Բոտուլատրոսին (քոտուլինային բակտերիայից):   | Լատրատրոսին (տարանտուլ սարդից):  |
| Կալցիումական | Տետանատրոսին (պրկախտի բակտերիայից):<br>Բունգարատրոսին (կարակուրտ սարդից, թունավոր օձերից):<br>Պիկրատրոսին (անկերից):  |  |

ջրածնային կապերի առաջացում, որը փոքրացնում է խոնի չափսերը: Ըստ անգլիացի ֆիզիոլոգներ և կենսաֆիզիկոսներ, Նորելյան մրցանակակիրներ Ա. Հոջկինի ու Ա. Հաքսլիի, մատրիումական անցքուղում տարբերում են երեք ու երկու հ դարպասներ: Այդ դարպասների փոխադարձ դիրքից կախված հնարավոր են կոնֆորմացիոն 8 վիճակներ, որոնցից միայն մեկն է հաղորդող: Անցքուղով  $\text{Na}^+$  իոնների անցման ու pH-ից նրանց հոսքի կախման մասին փորձնական տվյալները կարող են մեկնաբանվել անցքուղում խոնի էներգիական պրոֆիլներում մեկ կամ երկու բարձր արգելքների առկայությամբ:

Անցքուղու ենթամիավորներից մեկում առկա է արգելակիչներ կամ խթանիչներ (թիվ 3.3 աղյուսակ) կապող կենտրոն: Նատրիումական անցքուղիների առավել ուժեղ արգելակիչներից են տետրոդատոքսինն ու սաքսիտոքսինը (նկ. 3.17): Դրանցից առաջինն անջատվել է ճապոնական ծովում հանդիպող փշափորներից պատկանող ֆուգու ձկնից, իսկ երկրորդը՝ արտադրվում է միաբջջի մտրակավոր օրգանիզմների՝ դինոֆլագելատների կողմից: Բարենպաստ պայմաններում այդ մտրակավորները շատ արագ բազմանում են՝ օվկիանոսային ջրին տալով կարմրավուն գույն: Միոլիաները, սնվելով այդ օրգանիզմներով, կուտակում են սաքսիտոքսինը ու մարդկանց համար մահացու վտանգ ներկայացնում. մեկ միոլիայում կուտակված սաքսիտոքսինի քանակը կարող է 50 մարդ սպանել: Այդ տոքսինները շատ փոքր կոնցենտրացիաներում փոխազդում են մատրիումական անցքուղիները կազմող սպիտակուցների հետ.  $10^{-9}$  Մ կոնցենտրացիայի դեպքում թաղանթով  $\text{Na}^+$  իոնների հոսքը նվազում է 2 անգամ: Երկու արգելակիչների ներգործության հիմքում ընկած է դրանց քիմիական կառուցվածքում դրականորեն լիցքավորված գուամիլիմային խմբի (նկ. 3.17) առկայությունը, որն էլ փոխազդում է սպիտակուցների թթվային խմբերի հետ:



Նկ. 3.17. Տետրոդատոքսինի (1) ու սաքսիտոքսինի (2) քիմիական կառուցվածքները:

Նյարդաբջջիների մատրիումական անցքուղիները գաղտնագրող քրոմոսոմում ու այլ փոփոխությունները բերում են ամինաթթվային փոխարինումների կամ խախտումների, անդրադառնում են անցքուղու ակտիվացման և շրջափակման գործընթացների վրա ու հանգեցնում անշարժության և մկանային լարվածության խախտումների ու տարբեր տեսակի այլ հիվանդությունների, կարող են պատանեկան մահվան պատճառ հանդիսանալ: Նմանատիպ փոփոխությունները սրտամկանի և կմախքային մկանների մատրիումական անցքուղիներում, ինչպես վերջերս է ցույց տրվել, կաթվածի պատճառ են:

**Կալիումական անցքուղիները** կազմված են հիմնականում երկու տեսակի՝  $\alpha$  ու  $\beta$  ենթամիավորներից, որոնք հանդիպում են տարբեր հարաբերությամբ: Դրանցից առաջինները միմյանցից տարբերվում են  $\alpha$  պարուրածև հատվածների քանակով, ըստ որի էլ թաղանթում անցքուղիների դիրքավորումը տարբեր է: Օրինակ՝ պտտենցիալ-զգայուն կամ  $\text{Ca}^+$  իոնների կողմից ակտիվացվող կալիումական անցքուղիների  $\alpha$  ենթամիավորն ընդգրկում է մնան 6 հատվածներ, և թաղանթի լայնքով վեց անգամ անցնելով այն ձևավորում է  $\text{K}^+$  իոնների անցման ուղի: Վերջինիս հետ փոխազդելով,  $\beta$  ենթամիավորը փոփոխում է անցքուղու հատկությունները: Բացի այս երկու ենթամիավորներից, կալիումական անցքուղիների կազմում հայտնաբերվում են բազմապիսի այլ սպիտակուցներ, որոնք փոփոխում են անցքուղիների հատկությունները, այդ թվում տարբեր արգելակիչների (աղյուսակ թիվ 3.3) ներգործությունը նրանց աշխատանքի վրա:

Կաղամարի աքսոնի կալիումական անցքուղիները ցիտոպլազմայի կողմից ունեն բավականին մեծ՝ 0,8 մմ-ի տրամագծով մուտք: Այդ հատվածը արգելակվում է տետրաէթիլենամոնիումի ու դրա ածանցյալների օգնությամբ:  $\text{K}^+$  իոնը փոխազդում է անցքուղու կողմնային խմբերի թթվածնի բոլոր ատոմների հետ, նրա էներգիան անցքուղում ոչ շատ մեծ է, քան ջրում:  $\text{Na}^+$  իոնը փոխազդում է ֆիլտրում թթվածնի միայն երկու ատոմների հետ՝ անցքուղու պատերի կարծրության պատճառով: Ուստի  $\text{Na}^+$  իոնի էներգիան անցքուղում զգալիորեն մեծ է, քան ջրում, ու իոնը չի կարողանում հաղթահարել ֆիլտրը: Անցքուղու հաղորդակցությունը հավասար է 10 պՍմ: Ի տարբերություն կաղամարի կալիումական անցքուղու, կաթնասունների սարկոպլազմային ռետիկուլումի թաղանթի մնան անցքուղին ունի ավելի մեծ հաղորդակցություն, որը կարող է պայմանավորված լինել նրա նեղ հատվածի կարծրությամբ:

Վերջին տարիներին տարվում են հետազոտություններ կալիումական անցքուղիները զաղտնագրող գեների բացահայտման և ուսումնասիրման ուղությամբ: Հայտնի են դարձել այդ գեներից մեկում խախտումների հետ կապված հիվանդություններ:

Հետաքրքիր է այն, որ կալիումական անցքուղիներ հայտնաբերվել են բույսերում՝ հերձանցքային բջիջների պլազմային թաղանթներում, որոնց հաշվին կարգավորվում է այդ բջիջներում ջրի պարունակությունն ու հերձանցքների բացումն ու փակումը:

**Կալցիումական անցքուղիները** կազմված են առնվազն երկու ենթամիավորներից, այդ անցքուղիների հաղորդակցությունը կախված է թաղանթի վրա էլեկտրական դաշտից:

Տարբեր բջիջներում կալցիումական անցքուղիներ առաջացնող սպիտակուցները կազմված են 4 տարբեր՝  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  ու  $\sigma$  ենթամիավորներից: Նրանց մոլեկուլները բազմակի անգամ անցնում են թաղանթի լայնքով և տարբեր հարաբերակցությամբ միավորվելով կազմավորում  $L$ ,  $N$ ,  $P$ ,  $Q$ ,  $R$  ու այլ տեսակի անցքուղիներ: Օրինակ՝ զգայական նյարդաբջիջների, սրտամկանի ու կմախքային մկանների  $L$  տեսակի կալցիումական անցքուղիները կազմավորվում են  $\alpha 1$  (175 կԴա մոլեկուլային զանգվածով),  $\alpha 2$  (143 կԴա մոլեկուլային զանգվածով),  $\beta$  (50 կԴա մոլեկուլային զանգվածով),  $\gamma$  (33 կԴա մոլեկուլային զանգվածով) ու  $\sigma$  (27 կԴա մոլեկուլային զանգվածով) ենթամիավորներից: Իր կառուցվածքում անցքուղին ընդգրկում է 2 դարպաս: Այս տեսակի անցքուղիները ակտիվանում են սպիտակուցի ֆոսֆորիլացմամբ: Կալցիումական անցքուղով իոնական հոսանքն

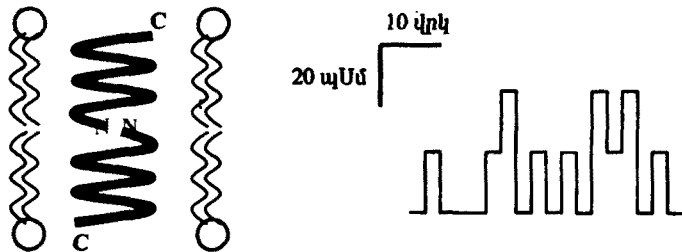
արգելակվում է մանգանի, կոբալտի ու լանտանի կատիոնների, ինչպես նաև տարբեր արգելակիչների (թիվ 3.3 աղյուսակ) և դեղամիջոցների կողմից:

Կալցիումական անցքուղիների աշխատանքի կարգավորման ուսումնասիրությանը պարզվել է, որ  $\alpha 1$  ենթամիավորը գաղտնագրվում (կողավորվում) է առնվազն 7 գեներով: Վերջիններում փոփոխությունների հետ են կապում ողնուղեղային զգայունության կորուստը, որոշակի զլխացավը, չարորակ հիպերթերմիան ու այլ հիվանդություններ: Հետաքրքիր է այն, որ, ըստ Մ. Հովհաննիսյանի,  $Ca^{2+}$  կապող սպիտակուցները և սրտային դեղամիջոցներից  $\beta$  արգելակիչներն արհեստական լիպիդային թաղանթներում առաջացնում են կարծատև գործող անցքուղիներ, որոնցով կարող են թափանցել  $Ca^{2+}$  ու  $Na^+$  իոններ:

**Պրոպրոնալին անցքուղիները** կազմում են պրոտոնային պոմպերի բաղկացուցիչ մասը: Դրանց մասին տեղեկությունները ներկայացված են հաջորդ թիվ 3.4 պարագրաֆում:

**Ոչ ընկրողական անցքուղիներ** առաջացնող հակաբիոտիկներից նշենք գրամիցիդին A-ն (1884 Դ-ա մոլեկուլային զանգվածով), ալամետիցինը (1960 Դ-ա մոլեկուլային զանգվածով), ամֆոտերիցին B-ն (924 Դ-ա մոլեկուլային զանգվածով), ֆլիպիցինը (654 Դ-ա մոլեկուլային զանգվածով):

Գրամիցիդին անջատվել է բացիլներից (*Bacillus brevis*) և լայնորեն օգտագործվում է բժշկության մեջ ստաֆիլոկոկների և ստրեպտոկոկների դեմ պայքարում: Այն հիդրոֆոր ոչ ցիկլիկ պոլիպետիդ է, կազմված 15 L- և D-ամինաթթվային մնացորդներից, որոնցից ոչ մեկը բևեռացված չէ: Տարածական դիրքավորմամբ ներկայացված է պոլիպետիդային շղթայի  $\beta$  կառուցվածքով:



**Նկ. 3.18:** Գրամիցիդին A-ի դիմերով կազմավորվող անցքուղին թաղանթում: Աջից՝ երկշերտ լիպիդային թաղանթում գրամիցիդինի անցքուղով (անցքուղիներով) հոսանքը:

Նրա երկարությունը կազմում է թաղանթի լայնության կեսը, ուստի ջրածնային կապերի հաշվին երկու մոլեկուլներից կազմված դիմերը առաջացնում է թաղանթի լիպիդային երկշերտն անցնող մի կառույց (նկ. 3.18), որի ներքին խոռոչի տրամագիծը 4 անգուորեն է: Փաստորեն, թաղանթում վերակառուցվելով, անկախ նրա բաղադրամասերից, գրամիցիդինն առաջացնում է անցքուղի մինչև 40 պՍմ-ի հաղորդականությամբ (նկ. 3.18), որով էլ կարող են անցնել  $10^7$ - $10^8$  իոն/վրկ: Այդ անցքուղու գոյատևման միջին ժամանակը հավասար է 0,23 վրկ: Իոնների բարձր կոնցենտրացիայի դեպքում դիտվում է դրանց տեղափոխման հազեցում, որն էլ վկայում է անցքուղում իոնների կապման որոշակի քանակի մասին: Նատրիումական թափանցելիության համար իոնների կիսահազեցնող

կոնցենտրացիան 0,31 Մ է: Իոնների ցածր կոնցենտրացիայի դեպքում անցքուղով թափանցում են նաև ջրի մոլեկուլներ, որոնք էլ առաջացնում են էլեկտրասու մուսային երևույթներ: Անցքուղու բացումը և փակումը տեղի են ունենում համապատասխանաբար գրամիցիդինի մոլեկուլներից դիմերի առաջացման ու դրա դիսոցման արդյունքում: Դիմերի գոյության տևողությունը կազմում է 10 մվրկ-ից մինչև 10 վրկ ու փոփոխվում է կախված թաղանթի լիպիդային կազմից ու այլ գործոններից: Նրա ընտրողականությունը հարաբերականորեն ցածր է ( $Cs^+ > Rb^+ > K^+ > Na^+ > Li^+$ ):

Գրամիցիդինի ներմուծումն էրիթրոցիտներում (0,5-1 մկգ/մլ խտությամբ) բերում է հեմոլիզի, իսկ միտոքոնդրիումներում  $K^+ - H^+$ -փոխանակմանը: Գրամացիդինով իոնի թափանցումը նմանվում է էստաֆետային փայտիկի հանձնմանը մեկ մոլեկուլից մյուսին: Նման դեպքում լիպիդների կարգավիճակի և դրանց երկշերտի մածուցիկության փոփոխությունները էապես չեն անդրադառնում գրամիցիդինով իոնների թափանցման վրա: Արհեստական լիպիդային թաղանթներում գրամիցիդինի բարձր կոնցենտրացիաների դեպքում դիտվում է գրամիցիդինի ազդեցության առաջացում ու լիպիդների վեցանկյուն փուլի մակածում: Ի տարբերություն գրամիցիդինի, ամֆոտերիցինը կամ ֆիլիպինը ձևավորում են անցքուղի՝ փոխազդելով քոլեստերինի հետ, երբ նրանց մոլեկուլների միջև առաջանում են ջրածնային կապեր:

Ամֆոտերիցինն անջատվել է ակտինոմիցետներից ու օգտագործվում է որպես հակասնկային դեղամիջոց: Քանի որ բակտերիաների պլազմային թաղանթը որպես կանոն քոլեստերին չի պարունակում, ապա ամֆոտերիցինը չունի բակտերիասպան ներգործություն: Այն կազմված է 20 ամինաթթվային մնացորդներից, ներկայացված  $\alpha$  պարուրավորված տեսքով, պարունակում է լիցքավորված խմբեր, ուստի ձևավորվող անցքուղիների կյանքի տևողությունը կախված է թաղանթային պոտենցիալից:



**Սկ. 3.19:** Ալամետիցինի երեք (1), չորս (2), հինգ (3) մոլեկուլներից կազմավորված անցքուղիներ:

Թաղանթում 20 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված մի այլ պեպտիդ՝ ալամետիցինը, առաջացնում է բավականին մեծ ծակոտիներ, որոնցով կարող է թափանցել ԱՆԾ-ը: Ալամետիցինի կողմից առաջացող անցքուղու կամ ծակոտու չափսերը կախված են նրա կոնցենտրացիայից. տարբերում են ալամետիցինի ջրածնային կապերով միացած երեք, չորս կամ հինգ ու ավելի մոլեկուլներից կազմավորված անցքուղիներ (Սկ. 3.19): Ալամետիցինի ութ մոլեկուլներից անցքուղու տրամագիծը 8 անգամ է: Արհեստական լիպիդային թաղանթներում ալամետիցինի անցքուղին կիրառված էլեկտրական դաշտի ցածր լարվածության դեպքում ղեկարգում է հոսանք, մինչդեռ լարվածության մեծացման դեպքում առաջանում է հոսանք: Էլեկտրական դաշտի ներգործությունից հնարավոր է ալամետիցինի մոլեկուլների ազդեցում անցքուղու առաջացմամբ: Անցքուղու հաղորդականությունը բավականին մեծ է:

Ի տարբերություն գրամիցիդինի ու ալամետիցինի, մեդլի թույնից անջատված մեկտինը հիպոֆիլ  $\alpha$  պարուրավորված մի պեպտիդ է, կազմված 20 ամինաթթվային մնացորդներից: Վերակառուցվելով պլազմային թաղանթում այն տարրալուծում է բջիջները, իսկ արհեստական լիպիդային թաղանթներում մեկտինը կարող է առաջացնել անցքուղի:

Աղիքային ցուպիկի թաղանթում անցքուղիներ առաջացնում են կոլիցինները: Այդ պոլիպեպտիդներն ունեն 60 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, նրանցով առաջացած անցքուղիները բնութագրվում են որպես պոտենցիալից կախված: Դիֆտերիայի տոքսինը ևս ներկայացնում է որոշ բջիջների թաղանթում անցքուղի առաջացնող պոլիպեպտիդ: Այդ անցքուղով դեպի բջիջ է թափանցում տոքսինի ֆերմենտային հատկությամբ օժտված մյուս մասը, որի ներգործությունը մահացու է: Նմանապես են ներգործում փայտախտի, բոտուլիզմի, խոլերայի և այլ տոքսինները:

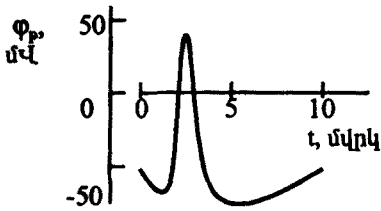
Թիրախ բջիջների պլազմային թաղանթում ծակոտու վերածվող բավականին մեծ չափերի անցքուղի առաջացնում են մակ արյան շիճուկի C9 ու այլ սպիտակուցների ագրեգատները: Այդպիսի ծակոտիներից բջիջը տարրալուծվում է:

Անցքուղային հաղորդականությունը 2-3 կարգով ավել է, քան իոնաֆորայինը: Դ-ա բացատրվում է նրանով, որ իոնաֆորը տեղաշարժվում է թաղանթով, որի համար պահանջվում է որոշակի ժամանակ: Այդ նույն պատճառով անցքուղու ակտիվությունն ավելի քիչ է կախված ջերմաստիճանից:

**Գործողության պոտենցիալն ու նրա առաջացումը:** Իոնական անցքուղիներով իոնների հոսքերով է պայմանավորված գրգռման ժամանակ թաղանթի էլեկտրական պոտենցիալների տարբերության կտրուկ փոփոխությունը՝ **գործողության պոպենցիալի** առաջացումը:

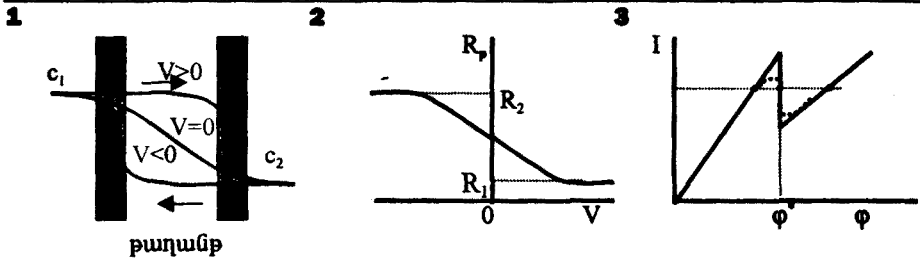
**Դրա հիմքում** ըստ Յու. Բերշտայնի, **ընկած է իոնների համար թաղանթի թափանցելիության կարճապև մեծացումը:** Իրոք, երբ կտրուկ աճում է թաղանթի թափանցելիությունը  $\text{Na}^+$ -ի համար նատրիումական անցքուղիների բացման պատճառով, դիտվում է թաղանթի երկու կողմերի միջև պոտենցիալների տարբերության փոփոխություն՝ թաղանթի ապաբևեռացում: Թաղանթային պոտենցիալի նոր արժեքը հավասարվում է  $\text{Na}^+$  իոնների բաշխմանը, որը կարող է հաշվարկվել Ներնստի (3.4) հավասարմամբ: Այնուհետև, երբ մեծանում է թաղանթի թափանցելիությունը  $\text{K}^+$ -ի համար կալիումական անցքուղիների բացման պատճառով, թաղանթը նորից բևեռացվում է: Նման պատկերացումը հաստատվել է կաղամարի հսկա աքսոնում գործողության պոտենցիալի գրանցման փորձերում (նկ. 3.20): Եվ երբ աքսոնը լցվել է  $\text{Na}^+$  իոններ պարունակող լուծույթով, թաղանթային պոտենցիալի փոփոխությունը փոքրացել է, իսկ  $\text{K}^+$  իոններով աքսոնի հարստացումը բերել է թաղանթային պոտենցիալի նախկին արժեքի վերականգնմանը: Նույն արդյունքներ դիտվեցին գրգռման ժամանակ  $\text{Na}^+$  և  $\text{K}^+$  իոնների հոսքերի որոշման փորձերում:

Առանձին բջիջներում, օրինակ՝ ջրիմուռներում և որոշ ծովային կենդանիների ձվաբջիջներում, գրգռման ժամանակ գործողության պոտենցիալի առաջացումը պայմանավորված է կալցիումական անցքուղիների աշխատանքով:



**Նկ. 3.20:** Կադամարի հսկա արսունի գործողության պոտենցիալը:

Առաջարկված են **գործողության պոտենցիալի** առաջացման բազմաթիվ, այդ թվում՝ մաթեմատիկական **մոդելներ**: Թ. Թերրելի կողմից 1950-ական թթ-ին առաջարկված մոդելը, օրինակ, իրենից ներկայացնում է ֆիքսված լիցքերով ծակոտկեն ապակուց թաղանթով անջատված երկու խցիկներից կազմված մի պարզ համակարգ, ընդ որում, այդ խցիկները լցված են տարբեր կոնցենտրացիայի աղի լուծույթով: Կարճատև հոսանքից, երբ թաղանթը լցվում է բարձր կոնցենտրացիայով լուծույթով, նրա դիմադրությունը փոքրանում է, և հակառակը, երբ թաղանթը հազնում է ցածր կոնցենտրացիայով լուծույթով, դիմադրությունը՝ մեծանում: Թաղանթում կոնցենտրացիաների պրոֆիլն ընդունում է տարբեր ձևեր (նկ. 3.21) կախված լուծույթի հոսքի ուղղությունից ու արագությունից: Շատ բարձր արագության դեպքում, երբ այն գերազանցում է  $D/h$ -ին ( $D$ -ն թաղանթի ներսում



**Նկ. 3.21:** Թաղանթի գրգռման մոդելը. 1- թաղանթի ներսում իոնների խտությունների ( $c$ ) բաշխումը, 1 և 2 ցուցանիշները վերաբերում են թաղանթի տարբեր կողմերին (տես տեքստը), 2- թաղանթի դիմադրության ( $R$ ) կախումը հեղուկի հոսքի արագությունից ( $V$ ), 3- թաղանթի վոլտանպերային բնութագիրը,  $\phi^*$ -ն լուծույթի հոսքի արագության գրոշական արժեքին համապատասխանող պոտենցիալն է:

խոնների դիֆուզիայի գործակիցն է,  $h$ -ը՝ թաղանթի հաստությունը), թաղանթի դիմադրությունն ընդունում է առավելագույն արժեք (նկ. 3.21), իսկ թաղանթում կոնցենտրացիայի արժեքը հավասարվում խցիկներից մեկում լուծույթի կոնցենտրացիայի մեծությանը՝ կախված հոսքի ուղղությունից: Այս դեպքում **թաղանթի վոլտանպերային բնութագիրը թաղկացած է երկու գծային հարվածներից, իսկ թաղանթի վրա լարման ֆիքսման դեպքում դրանց միջև անցումը կարող է փնթից փոխվում է մեղմի** (նկ. 3.21): Որոշակի տիրույթում հոսանքի ուժի յուրաքանչյուր արժեքին համապատասխանում են թաղանթի վրա լարման 3 արժեքներ, որոնցից ծայրայինները ներկայացնում են համակարգի կայուն վիճակներ:

**Կարճապև հոսանքից փոխվում են լուծույթների մակարդակները խցիկներում ու նրա որոշակի արժեքը գերազանցելիս թաղանթի վրա պուրենցիալների և խցիկներում հիդրոստատիկ ճնշումների փարբերությունները սկսում են փոփանցվել:** Թաղանթի վրա պուտենցիալների տարբերության փոփոխությունները նման են գործողության պուտենցիալին:

### **3.4: Ելուքերի ակտիվ տեղափոխում**

**Ելուքերի տեղափոխումը կենսաթաղանթով, ինչպես արդեն նշվել է, ընդդեմ նրանց բարձր կոնցենտրացիայի, որը պահանջում է էներգիայի ծախս, կոչվում է ակտիվ տեղափոխում (փրանսպորտ):**

Ակտիվ տեղափոխումն իրագործվում է սպիտակուցային բնույթի թաղանթային համակարգի կողմից: Այն բնորոշվում է նաև հետևյալ չափանիշներով.

- մեծ ընկրողականությամբ,
- ջերմաստիճանի փոփանցումների նկատմամբ զգայունությամբ,
- տեղափոխիչ համակարգի կառուցվածքի անհամաչափությամբ ու թաղանթի փարբեր կողմերից տեղափոխման գործընթացի փարբեր չեղյալ խթանմամբ ու արգելակմամբ:

Ակտիվ տեղափոխման էական տարբերությունները պատիվ տեղափոխումից անհրաժեշտ են դարձնում տարբեր ուղղություններ ունեցող հոսքերի համեմատումը: Ակտիվ տեղափոխման դեպքում թաղանթի երկու կողմերում կոնցենտրացիաների տարբերությունը մեծանում է, իսկ դա առաջ է բերում թաղանթով ջրի հոսք: Ըստ **Ուսինգի հավասարման**

$$\ln \left( \frac{J_2}{J_1} \right) = \ln \left( \frac{c_1^{սրտ}}{c_1^{ոտ}} \right) + [z_1 F / (R T)] \Delta \phi + [G / (R T)] (1 / g_2) (d\mu_2 / dx) dx \quad (3.12),$$

որտեղ  $g_2$ -ն թաղանթի ծակոտիներում ջրի մոլեկուլների շփման գործակիցն է,  $G$ -ն՝ նյութի ու ջրի միջև փոխազդեցության գործակիցը,  $\mu_2$ -ն՝ ջրի էլեկտրաքիմիական պուտենցիալը,  $x$ -ը՝ թաղանթի հաստությունը: Եթե հոսքերի հարաբերությունը չի նկարագրվում (3.12) հավասարումով, ապա հավանական է ակտիվ տեղափոխումը:

Օգտագործվող էներգիայի ձևից կախված, տարբերում են **առաջնային և երկրորդային ակտիվ տեղափոխում:** **Առաջնային համակարգը սովորաբար օժտված է ֆերմենտային հատկությամբ և օգտագործում է քիմիական կապերի ձեղրումից անջատված, ինչպես նաև լուսային էներգիան:** **Երկրորդային ակտիվ տեղափոխման դեպքում ծախսվում է էլեկտրաքիմիական էներգիան:**

Ակտիվ տեղափոխման շարքին է դասվում նաև այսպես կոչված **վեկտորային (ուղղորդված) փրանսպորտը, երբ թաղանթով անցնելիս նյութն ենթարկվում է քիմիական չեփոխման, օգտագործվում է քիմիական էներգիա:** Նման տեղափոխումը թաղանթով կարող է ընթանալ միայն մեկ ուղղությամբ:

Դիտարկենք ակտիվ տեղափոխման մի շարք օրինակներ:

**Առաջնային տեղափոխիչներ:** Առաջնային տեղափոխիչներն անվանվում են **պոմպեր:** Քիմիական՝ ԱԵՖ-ի մոլեկուլի ճեղքման ժամանակ անջատված է-



ներգիան օգտագործող պոմպերը կոչվում են տեղափոխիչ **ԱԵՖ-ազնեք**։ Դրանցից են կարևորագույն **իոնային պոմպերը՝ նապրիում-կալիումակիան, կալցիումակիան** ու **պրոպոնային ԱԵՖ-ազնեքը**։ Առաջին երկուսն այն գլխավոր գործոններն են, որոնք նյութերի հասարակ ու հեշտացված դիֆուզիայի հետ միասին ստեղծում ու պահպանում են ցիտոպլազմայի ու արտաքին միջավայրի միջև իոնների անհավասարաչափ բաշխումը, որը համընդհանուր երևույթ է կենդանի բջիջների համար։

Պրոտոնային ԱԵՖ-ազն անհրաժեշտ է տարբերակել **պրոպոնային լուսապոմպից**, որը  $H^+$  իոնների տեղափոխման ու թաղանթով այդ իոնների էլեկտրաքիմիական պոտենցիալների տարբերության ստեղծման համար օգտագործում է լուսային էներգիան։

Նշված պոմպերը տարբեր տեսակի բջիջներում ունեն բազմաթիվ ենթատեսակներ, որոնց քանակական հարաբերությունը կարգավորվում է բջջի ժառանգական ապարատով։

Որոշ բակտերիաներում հայտնաբերվել է նաև **կալիումակիան պոմպը**, որը մակաձվում է միջավայրում  $K^+$  իոնների քանակության կտրուկ նվազման ժամանակ ու ապահովում է այդ իոնների անհավասարաչափ բաշխումը ցիտոպլազմայի ու արտաքին միջավայրի միջև։

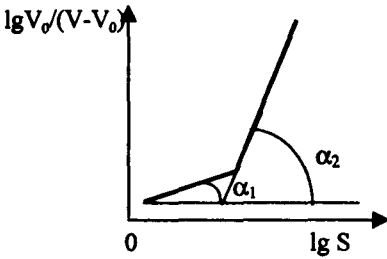
**Այս պոմպերը**, ինչպես պարզ կդառնա պոմպերին ծանոթանալիս, **բնորոշվում են ֆոսֆորիլացման-ապաֆոսֆորիլացման գործընթացով և ֆոսֆորիլացված միջնանյութի բացակայությամբ ու միմյանցից փարբերակվում են իրենց կառուցվածքում ենթամիավորների թվով, ինչպես և փեղափոխվող իոններով։ Տարբեր է նաև նրանց փեղաբաշխումը բջջում։**

Իոն-տեղափոխիչ ԱԵՖ-ազի կինետիկայում թաղանթով տեղափոխվող նյութի հոսքը ( $J$ ) կախված է թաղանթի երկու կողմերում իոնների ( $S$ ) ու թաղանթում ԱԵՖ-ազի ( $c_0$ ) կոնցենտրացիաներից հետևյալ կերպով՝

$$J = (c_0 P / 2) \{ [S]_1 / (K_1 + [S]_1) - [S]_2 / (K_2 + [S]_2) \} \quad (3.13),$$

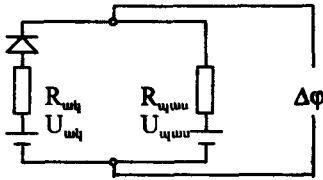
որտեղ  $P$ -ն ֆերմենտի հետ համալիրում իոնի համար թափանցելիության գործակիցն է, իսկ  $K$ -ները՝ ֆերմենտի հետ իոնի համալիրի թաղանթի տարբեր կողմերում դիսոցման հաստատունները, ընդ որում,  $K_1$ -ն ու  $K_2$ -ը իրար հավասար չեն։ ԱԵՖ-ազների աշխատանքի ընթացքում իոնի կոնցենտրացիան տեղափոխման կողմում նվազում է, իսկ տեղափոխված կողմում ավելանում։ Պարզ է դառնում, որ իոնների հոսքը փոքրանում է ու հավասարակշռված վիճակում հավասարվում 0-ի։ Այս դեպքում  $[S]_1 / [S]_2 = K_1 / K_2$ ։ Այսինքն՝ իոնների կոնցենտրացիայի գրադիենտի սահմանը որոշվում է դիսոցման հաստատունների հարաբերությամբ։ (3.13) հավասարումը չի դիտարկում թաղանթային պոտենցիալի ներգործությունը, որը կարող է դանդաղեցնել պոմպի աշխատանքը։

Պոմպերի աշխատանքում առանձնահատուկ է կոոպերատիվությունը, երբ սուբստրատների կոնցենտրացիայից կախված փոխվում է նրանց ակտիվությունը։ Այդ երևույթը բնութագրվում է **Հիլի գործակիցով**, որը որոշվում է գրաֆիկորեն՝ արտահայտելով սուբստրատի կոնցենտրացիայից ( $S$ ) պոմպի աշխատանքի ակտիվության կամ արագության ( $V$ ) կախումը (նկ. 3.22)։ Կորագծի անկյան տանգենսն իրենից ներկայացնում է հենց Հիլի գործակիցը, որի 1-ից բարձր արժեքների դեպքում պոմպի աշխատանքը խթանվում է՝ կոոպերատիվությունը դրական է,



**Սկ. 3.22:** Հիլի գրաֆիկն ուղեղի նատրիում-կալիումական պոմպի համար:  $\alpha$  անկյան տանգենսը Հիլի գործակիցն է: Կորագծի շեղումը վկայում է կոոպերատիվության փոփոխման մասին:

իսկ 1-ից ցածրում՝ արգելակվում՝ բացասական: Կոոպերատիվությունը պայմանավորված է պոմպում սուբստրատների կապման մի քանի կենտրոնների առկայությամբ: Այդպիսի կապման կենտրոնների թիվը կարող է որոշվել Սկետչարդի հավասարման գրաֆիկական պատկերից (տես նկ. 3.8):



**Սկ. 3.23:** Ակտիվ ու պասիվ տեղափոխման համակարգերի փոխգործմանը համարժեք էլեկտրական գծապատկերը (տես տեքստը):

Պոմպերը քաղանթների հիմնական էլեկտրածին մեխանիզմներից են, որոնց փոխգործումը քաղանթի պասիվ տեղափոխման համակարգերի հետ պարզագույնս կարելի է ներկայացնել համարժեք էլեկտրական գծապատկերով (նկ. 3.23): Այդ պատկերում տարբերակվում են երկու շղթաներ՝ ակտիվ և պասիվ: Դրանցից առաջինում հոսանքը կարող է ուղղվել միայն մեկ ուղղությամբ, որն ապահովվում է դիոդով: Հետևաբար՝ ըստ բերված պատկերի.

$$\Delta\phi = (U_{պաս} + U_{ակ} R_{պաս} / R_{ակ}) / (1 + R_{պաս} / R_{ակ}),$$

որտեղ  $U$ -ով նշվում են շղթաներում ստեղծվող լարվածությունները,  $R$ -ով՝ դիմադրությունները: Հնարավոր են 3 տարբերակներ. 1)  $R_{ակ} = R_{պաս}$  ու  $U_{ակ} = U_{պաս}$ , ապա  $\Delta\phi = U_{պաս} = U_{ակ}$ , 2)  $R_{ակ} \gg R_{պաս}$ , ապա  $\Delta\phi = U_{պաս}$  ու վերջապես, 3)  $R_{ակ} \ll R_{պաս}$ , ապա  $\Delta\phi = U_{ակ}$ :

Վերջին տարիներին որոշ բակտերիաների, կենդանիների լյարդի, երկկամների և աղիքների բջիջների պլազմային քաղանթներում հայտնաբերվել են **նոր տեսակի տեղափոխիչ ԱԵՖ-ազներ**, որոնք բջջից դուրս են բերում որոշակի հիդրոֆոբ մոլեկուլներ, օրինակ՝ տոքսիններ, դեղամիջոցներ կամ թմրանյութեր, ապահովելով բջջի դիմադրողականությունն այդ նյութերի նկատմամբ: Այս ԱԵՖ-ազները կազմված են այսպես կոչված P170 սպիտակուցից (170 կԴա մոլեկուլային զանգվածով): Վերջինիս կողմից տեղափոխման պատճառով բջջի մահվան կարող է հանգեցնել դեղամիջոցի կամ թմրանյութի միայն շատ բարձր

կոնցենտրացիան: Այս սպիտակուցը հայտնաբերվում է մաև քաղցկեղային բջիջներում:

**Նատրիում-կալիումական պոմպ:** Նատրիումական պոմպը բացահայտել է անվանի ֆիզիոլոգ Է. Դյուբուա-Ռեյնոնը՝ ուսումնասիրելով գորտի մաշկով  $\text{Na}^+$  իոնների տեղափոխումը: Այդ պոմպի հաշվին արտաքին միջավայրից մաշկով տեղափոխվում են  $\text{Na}^+$  իոններ նույնիսկ այն դեպքում, երբ «ներքին» միջավայրում նշված իոնների կոնցենտրացիան 10 հազար անգամ գերազանցում է արտաքինում պարունակվողների մեծությամբ: 1957 թ-ին դանիացի ֆիզիոլոգ և կենսաքիմիկոս Ջ. Սկոուն փորձնական ճանապարհով հաստատեց բջջաթաղանթով  $\text{Na}^+$  ու  $\text{K}^+$  իոնների ակտիվ տեղափոխումն իրագործող պոմպի բնույթը՝ ցույց տալով նրա  $\text{Mg}^{2+}$  իոններից կախված ԱԵՖ-ազային ակտիվությունը: (Նշենք, որ 1997 թ-ին գիտնականն արժանացավ Նոբելյան մրցանակի): Նատրիում-կալիումական պոմպի որպես երկու տարբերաբնույթ իոններ հակառակ ուղղություններով տեղափոխող մեկ միասնական մեքենայի հասկացությունը տվեցին 1966 թ-ին Ի. Գլինը և Գ. Գարահանը: Նրանք ցույց տվեցին, որ որոշակի պայմաններում պոմպը կարող է աշխատել հակադարձ ուղղությամբ, տեղափոխելով  $\text{Na}^+$  և  $\text{K}^+$  իոններն իրենց կոնցենտրացիայի գրադիենտի ուղղությամբ ու սինթեզելով ԱԵՖ:

Նատրիում-կալիումական պոմպը հայտնաբերված է կենդանիների նյարդային և մկանային, երիկամների ուղեղային շերտի, ձկների էլեկտրական օրգանների, թռչունների աղազեղծերի ու այլ բջիջներում: Այն ապահովում է այդ իոնների անհավասարաչափ բաշխումը ցիտոպլազմայի և արտաքին միջավայրի միջև՝ բջջի կենսագործունեության կարևորագույն արտահայտություններից մեկը: Նա բավականին հզոր և կարևոր մեքենա է, որը տեղափոխում է  $10^9$   $\text{Na}^+$  իոններ մեկ վրկ-ում կաղամարի նյարդի թաղանթի 1 ք.սմ-ի մակերևույթի մակերեսի հաշվարկով ու օգտագործում է բջջում արտադրվող էներգիայի 20 %-ը: Կան բջիջներ, որոնցում բացակայում է նատրիում-կալիումական պոմպը: Այդպիսիներից են շան էրիթրոցիտները: Պարզ է, որ այդ բջիջներում  $\text{Na}^+$ -ի և  $\text{K}^+$ -ի քանակները հավասար են արտաքին միջավայրում նրանց պարունակությանը:

Պոմպը բաղկացած է մեծ և փոքր՝ 90-130 և 35-57 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ունեցող ենթամիավորներից, որոնք նշանակվում են համապատասխանաբար  $\alpha$  ու  $\beta$ : Այս ենթամիավորները միմյանցից տարբերվում են էլյոտրոֆոր ամինաթթվային մնացորդների պարունակությամբ, ածխաջրերի և ֆոսֆոլիպիդների հետ փոխազդեցությամբ (աղյուսակ թիվ 3.4): Դրանցից առաջին ենթամիավորը կազմված է  $\alpha$  պարուրածև 10 հատվածներից ու, հետևաբար, թաղանթում դիրքավորվում է՝ տասն անգամ անցնելով նրա լայնքով: Թաղանթից դուրս գտնվող պոլիպեպտիդային շղթայի զգալի մասն ուղղված է դեպի ցիտոպլազմա: Այդտեղ է տեղաբաշխված ԱԵՖ-ի կապման կենտրոնը, որում կարևորվում են լիզինի և ասպարազինաթթվի մնացորդները:

Հետաքրքիր է այն, որ պոմպի աշխատանքի համար պահանջվում են ֆոսֆատիդիլսերին և ֆոսֆատիդիլգլիցերին, որոնք մասնակցում են կամ թաղանթով կատիոնների տեղափոխմանը, կամ էլ կարգավորում ԱԵՖ-ի կապման կենտրոնը: Դրան հակառակ, լիզոֆոսֆատիդիլսերինն արգելակում է պոմպի աշխատանքը, կորում է ընտրողականությունը  $\text{Na}^+$ -ի և  $\text{K}^+$ -ի նկատմամբ: Առաջին ենթամիավորը կապում է  $\text{Na}^+$  իոններ ու նշվում ռադիոակտիվ ԱԵՖ-ով, հետևաբար

Աղյուսակ թիվ 3.4

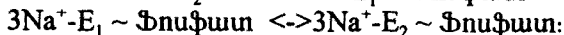
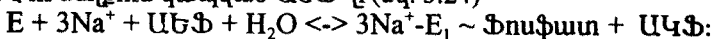
**Ճագարի երիկամի մատրիում-կալիումական ԱԵՖ-ազի ենթամիավորների համեմատական բնութագիրը**

| Բնութագիր  | Ենթամիավորներ |      |
|--|---------------|------|
|  | α             | β    |
| Հիդրոֆոր ամինաթթվային մնացորդների քանակը, տոկոսներով | 43,2          | 37,3 |
| Ամինաթթվային կազմը, տոկոսներով                       |               |      |
| ասպարագին  | 10,5          | 9,9  |
| տրեոնին  | 6,0           | 4,1  |
| սերին  | 7,2           | 6,6  |
| գլուտամինաթթու                                       | 10,4          | 11,8 |
| պրովին   | 4,6           | 5,8  |
| գլիցին   | 8,0           | 9,9  |
| ալանին   | 8,2           | 4,3  |
| ցիստեին  | 0,9           | 0,7  |
| վալին  | 6,7           | 5,7  |
| մեթիոնին   | 2,3           | 2,1  |
| իզոլեյցին  | 6,5           | 5,0  |
| լեյցին   | 9,3           | 7,1  |
| բիրոզին  | 2,3           | 4,8  |
| ֆենիլալանին  | 4,0           | 5,3  |
| տրիպտոֆան  | 1,6           | 2,4  |
| հիստիդին   | 1,9           | 0,5  |
| լիզին  | 5,6           | 9,9  |
| արգինին  | 4,7           | 4,7  |
| Ֆոսֆոլիպիդային կազմը, տոկոսներով                     |               |      |
| ֆոսֆատիդիլտոլին                                      | 31            | 37   |
| ֆոսֆատիդիլերանոլամին                                 | 33            | 33   |
| ֆոսֆատիդիլսերին                                      | 11            | 11   |
| ֆոսֆատիդիլինոզիտ                                     | 1             | 1    |
| սֆինգոմիելին   | 23            | 17   |
| Ածխաջրերի կազմը, տոկոսներով                          |               |      |
| մանոզ  | 0,3           | 2,5  |
| գալակտոզ   | 0,9           | 5,5  |
| գլյուկոզ   | 0,9           | 2,0  |
| գլյուկոզամին   | 2,0           | 10,1 |
| սիլալաթթու   | 0,4           | 3,2  |

այստեղ է գտնվում ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնը: Երկրորդ շաքարասպիտակուցային ենթամիավորն ընդունակ է կապելու  $K^+$  իոններ:

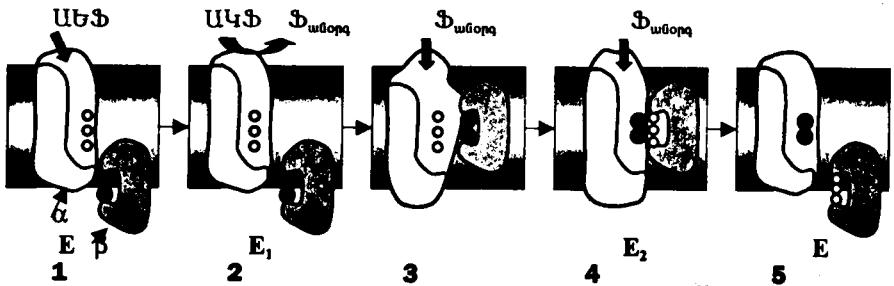
Թաղանթներում պոմպը ներկայացված է քառամիավոր համալիրների ձևով (մինչև 1000 կԴա մոլեկուլային զանգվածով), որոնց զուգակցումը կարող է խախտվել, օրինակ, քաղանթի միկրոնաժուջիկության մեծացման ժամանակ: Բջջի վիճակից կախված, տարբերում են պոմպի տարբեր տեսակներ:

Պոմպը ( $E$ ) քաղանթի ներքին մակերեսում, միացնելով  $Na^+$  երեք իոններ, ակտիվանում է ու ձեռքում կապված ԱԵՖ-ը (նկ. 3.24)



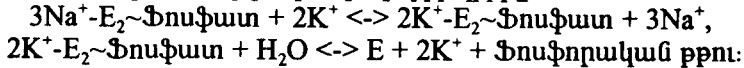
Ֆերմենտի տարածակառուցվածքային ձևափոխումը ( $E_1$ ) ուղեկցվում է քաղանթում նրա դիրքի փոփոխումով ( $E_2$ ), որի հետևանքով  $Na^+$  իոնները հայտնվում են արտաքին մակերեսում: Թերմոդինամիկական հաշվարկները պարզել

են, որ թաղանթի ներքին մակերեսում միանալով  $\text{Na}^+$  իոնների հետ, պոմպն անցնում է էներգիական տեսակետից անշահավետ կարգավիճակների ( $E_1$  կամ  $E_2$ ) ու ձգտում վերադառնալ նախկինին ( $E$ ), արտաքին մակերեսում կապելով  $\text{K}^+$  իոններ:



**Նկ. 3.24:** Նատրիում-կալիումական պոմպի աշխատանքային ցիկլը: Նատրիումի իոնները նշված են սպիտակ, իսկ կալիումի իոնները՝ սև շրջաններով: 1- իոնների կապումը, 2-  $\text{Na}^+$  իոններից կախված ֆոսֆորիլացում, 3,4- իոնների փոխանակում, 5-  $\text{K}^+$  իոններից կախված ապաֆոսֆորիլացում:

Այդ նույն կողմում պոմպը կապում է նաև  $\text{K}^+$  երկու իոններ ու այնուհետև ապաֆոսֆորիլացվում (նկ. 3.24), վերականգնելով իր դիրքը՝



Բերված պատկերացմանը զուգընթաց Ռ. Վիտամն ու Ա. Չապերֆիլդը գտնում են, որ  $\text{Na}^+$  և  $\text{K}^+$  իոնների կապումը պոմպի կողմից տեղի է ունենում միաժամանակ (նկ. 3.24):

**Իոնների փոխանակման հարաբերությունը որոշվում է սպիտակուցների կապման հարվածում թվածնի արմունների հետ  $\text{Na}^+$ -ի և  $\text{K}^+$ -ի փոխազդեցությանը:** Պոմպի մեծ ենթամիավորի իոններ կապող հատվածում ամինաթթվական մնացորդների կարբոնիլային խմբերի թվածնի 12 ատոմները կազմավորում են խցիկներ, որտեղ պոմպի մի կարգավիճակում  $\alpha$ -ից  $\pi$  պարույրի անցնելուց մեկ հարթության մեջ տեղակայված թվածնի 4 ատոմները կորոդինացիոն կապերով միացնում են  $\text{Na}^+$  մեկ իոն, իսկ կարգավիճակի փոփոխման դեպքում՝  $\pi$ -ից  $3_{10}$  պարույրի անցման հետ թվածնի 6 ատոմները  $\text{K}^+$  մեկ իոն: Նշենք, որ պոլիպեպտիդային շղթայի նշված պարուրավորված վիճակները տարբերվում են երկրորդային կառուցվածքում մեկ պտույտում ամինաթթվային մնացորդների թվով:

Որոշ դեպքերում  $\text{Na}^+$ -ի և  $\text{K}^+$ -ի փոխանակման հարաբերությունն ընդունում է փոփոխական արժեքներ, որը կարող է ունենալ կարգավորիչ դեր:

Հետաքրքիր է այն, որ պոմպը շատ ընտրողական է  $\text{Na}^+$  իոնների նկատմամբ այն դեպքում, երբ  $\text{K}^+$  իոնները կարող են փոխարինվել այլ իոններով՝  $\text{Rb}^+$ ,  $\text{Cs}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$  ու  $\text{Tl}^+$ -ով:

Նատրիում-կալիումական պոմպի աշխատանքում առանձնահատուկ է դրական կոդպերատիվությունը, երբ ԱԵՖ-ի բարձր կոնցենտրացիայի ժամանակ նրա ավելացումն ապահովում է ֆերմենտի լրացուցիչ ակտիվացումը: Ըստ երևույթին, դա պոմպում կատալիզային կենտրոնի հետ համատեղ արտաերիկ կենտրոնի առկայության արդյունք է: ԱԵՖ-ի ցածր կոնցենտրացիայի դեպքում

դիտվում է բացասական կոտայերատիվություն: ԱԵՖ-ի կապման կենտրոնների քիվը մեծ է 1-ից:

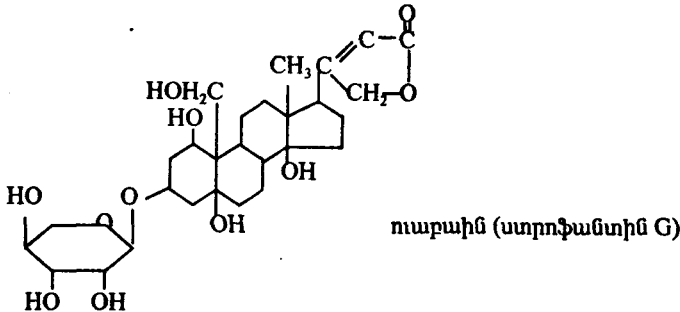
Պոմպի աշխատանքը կախված է ջերմաստիճանից: Ջերմաստիճանի հակադարձ մեծությունից կախված  $K^+$  իոնների տեղափոխման կամ  $Na^+$  և  $K^+$  իոններից կախված ԱԵՖ-ազային ակտիվության Արեմիուսի կորերում դիտվում են շեղումներ, որոնք, ըստ Ա.Ա. Բոլդիրևի, կարող են բացատրվել պոմպի օլիգոմերային վիճակով, երբ պրոտոմերների փոխազդումը պոմպը կազմավորող համալիրում կախված է լիպիդների կարգավիճակից՝ որոշվող ջերմաստիճանի արժեքով:

Պոմպի աշխատանքի ժամանակ ազատ էներգիայի փոփոխությունը որոշվում է որպես՝

$$\Delta G = 2 R T \ln ([K^+]_{\text{ներք}} / [K^+]_{\text{արտ}}) + 3 R T \ln ([Na^+]_{\text{արտ}} / [Na^+]_{\text{ներք}}) + F \Delta \Phi, \quad (3.14)$$

և կազմում  $25^\circ\text{C}$ -ի ջերմաստիճանի դեպքում  $Na^+$  և  $K^+$  իոնների կոնցենտրացիաների և թաղանթային պոտենցիալի ֆիզիոլոգիական արժեքների համար մոտավորապես 41 կՋ, որն իր արժեքով մոտ է ֆերմենտների համար բնութագրական մասն մեծությունը: Էներգիայից կախված գործընթաց է համարվում պոմպի կարգավիճակի արդեն նշված փոփոխումը:

Պոմպն արգելակվում է մենահատուկ դեղամիջոցի՝ ուաբաինի օգնությամբ, որը կապվում է մեծ ենթամիավորի հետ: Հետաքրքիր է այն, որ բուսական ծագում ունեցող այս նյութին կենդանական օրգանիզմներում համապատասխանում են որոշակի էնդոգեն միացություններ: Նմանապես ներգործում են նաև



մերսալիլը, ֆուրոսեմիդը, քլորպրոմազինն ու այլ դեղամիջոցներ: Ոչ մենահատուկ արգելակիչներից են արսենատը, վանադատը, դինիտրոֆենոլը, ցիանիդը: Նատրիում-կալիումական ԱԵՖ-ազի ակտիվացում դիտվում է էթանոլի ներգործումից:

Նատրիում-կալիումական պոմպի աշխատանքի արդյունքում տեղի է ունենում թաղանթով գումարային լիցքի տեղափոխում ու թաղանթի երկու կողմերի միջև ստեղծվում է էլեկտրական պոտենցիալների տարբերություն. թաղանթի դեպի ցիտոպլազման ուղղված կողմը լիցքավորվում է բացասապես: Այսինքն՝ նատրիում-կալիումական պոմպը (ինչպես և գումարային լիցք տեղափոխող մյուս պոմպերը) **էլեկտրածին** է: Այդ տարբերությունը թաղանթի երկու կողմերի միջև էլեկտրական պոտենցիալների գումարային տարբերության **թաղանթային պոտենցիալի** ( $\Delta\psi$ ) բաղկացուցիչ մասն է: Նրա առաջացումը դիտվում է նաև լիցքակիր նյութերի համար թաղանթի փոքր թափանցելիության պատճառով:

Բջջի հանգստի վիճակում թաղանթային պոտենցիալը, որն անվանվում է **հանգստի պոտենցիալ**, պայմանավորված է ցիտոպլազմայի և արտաքին միջավայրի միջև իոնների անհավասարաչափ բաշխմամբ ու որոշվում հետևյալ հավասարումով՝

$$\Delta\phi = - (RT/F) \ln \left\{ \frac{K_w [Na^+]_{\text{գերք}} + K_K^+ [K^+]_{\text{գերք}} + K_{Na^+} [Na^+]_{\text{գերք}}}{(K_K^+ [K^+]_{\text{արք}} + K_{Na^+} [Na^+]_{\text{արք}})} \right\} \quad (3.15),$$

որտեղ  $K_w$ -ն իոնների ակտիվ տեղափոխման արագության հաստատունն է,  $K_K^+$ -ն ու  $K_{Na^+}$ -ը՝ համապատասխան իոնների համար թաղանթի պասիվ թափանցելիությամբ պայմանավորված տեղափոխման արագությունների հաստատունները: Ներմուծելով պոմպի **էլեկտրասթին գործակցի** ( $\lambda = K_{Na^+} / K_K^+$ ) ու թաղանթի **հարաբերական պասիվ թափանցելիության գործակցի** ( $P = K_{Na^+} / K_K^+$ ) արտահայտությունները, (3.15) հավասարումը ձևափոխվում է ավելի հարմար տեսքի՝

$$\Delta\phi = - (RT/F) \ln \left\{ (\lambda [Na^+]_{\text{գերք}} + K_K^+ [K^+]_{\text{գերք}}) / ([K^+]_{\text{արք}} + P [Na^+]_{\text{արք}}) \right\}:$$

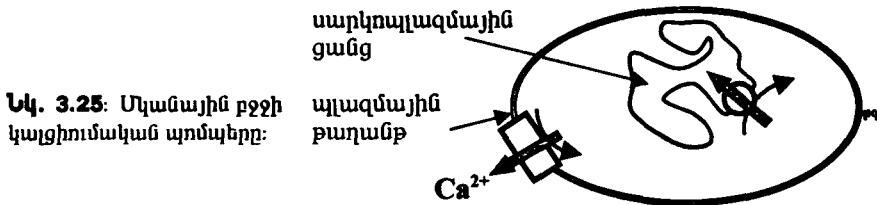
Մկանային կամ այլ բջիջներում հանգստի պոտենցիալը, որը սովորաբար չափվում է միկրոէլեկտրոդների օգնությամբ, երբ դրանցից մեկը մտցվում է պլազմային թաղանթից ներս, կազմում է 70-100 մվ: Այս մեծությունը շատ կարևոր է թաղանթի կառուցվածք-գործառական հատկությունների համար:

Նատրիում-կալիումական պոմպի աշխատանքը կարևորվում է բջջի ծավալի ու նյութափոխանակության կարգավորման համար, որի պարզաբանմամբ զբաղվում է Ս. Հայրապետյանը: Պոմպի աշխատանքի արգելակումը նպաստում է  $Ca^{2+}$  իոնների կոնցենտրացիայի մեծացմանը նատրիում-կալիումական փոխանակչի շնորհիվ: Իսկ դա էական է  $Ca^{2+}$ -ի ներբջջային քանակի վերականգնման համար, որը, օրինակ, դիտվում է հիպերտոնիկ հիվանդության ժամանակ:

Պարզվում է, որ այս պոմպը կարող է կարգավորել բջջային ցիկլը: Պոմպի ակտիվությունը նվազում է միտոզի ժամանակ, ու այնուհետև աստիճանաբար վերականգնվում մինչև հաջորդ կիսումը: Դիտվում է ուղղակի կապ նատրիում-կալիումական ԱՆՖ-ազի ակտիվության,  $Na^+$  իոնների դուրս բերման ու բջջում սպիտակուցային սինթեզի գործընթացների դանդաղեցման միջև: Բջիջ մուտք գործելիս ուռուցքածին ֆորբոլային եթերները վերափոխում են բջջաթաղանթը, մեծանում է պոմպի ակտիվությունը և նվազում  $Na^+$  իոնների ներբջջային մակարդակը: Եթե պոմպի աշխատանքը բավարար չլինի, ապա  $Na^+$ -ի կոնցենտրացիայի մեծացումը կրեթի  $\text{ATP}$ -ի կառուցվածքի ապակայունացմանը, օնկոգենների միացմանը և բնականոն բջիջը կծևափոխվի քաղցկեղային: Այս տեսակետից հետաքրքիր է այն, որ քաղցկեղային բջիջների աճը կանխող բլեոմիցին հակաբիոտիկը ակտիվացնում է նատրիում-կալիումական պոմպի աշխատանքը:

Նատրիում-կալիումական պոմպի ակտիվության փոփոխություն է դիտվում նաև էրիթրոցիտոզի ու մի շարք այլ հիվանդությունների ժամանակ:

**Կալցիումական պոմպեր:** Կալցիումական պոմպերը հայտնաբերված են մկանային բջիջներում: Այս պոմպը կազմում է սարկոպլազմային ռետիկուլումի սպիտակուցների 60-80 %-ը և գրավում նրա մակերևույթի 1/3-ը: Պոմպն իրենից ներկայացնում է այն հիմնական մեխանիզմը, որն ԱՆՖ-ի էներգիայի հաշվին թաղանթով տեղափոխում է  $Ca^{2+}$  իոններ ու ապահովում ցիտոպլազմայում դրանց առավել ցածր կոնցենտրացիան (0,1-0,2 մկՄ), որը շատ կարևոր է մկանային կծկման համար:

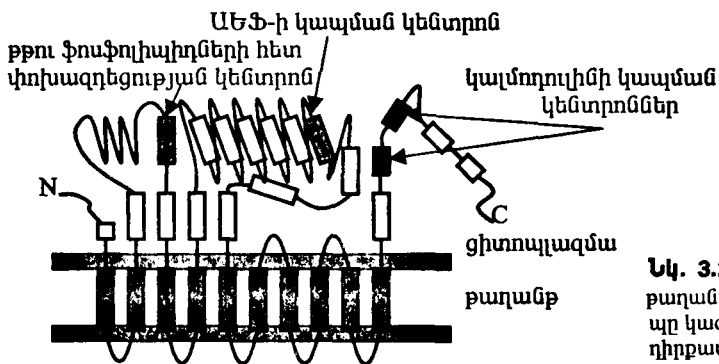


**Նկ. 3.25:** Սկանային բջջի կալցիումական պոմպերը:

սարկոպլազմային ցանց  
պլազմային թաղանթ

Կան պոմպի երկու տեսակներ՝ բջջաթաղանթային (պլազմային թաղանթային) ու սարկոպլազմային (Նկ. 3.25), որոնք միմյանցից տարբերվում են դեպի ցիտոպլազմա ուղղված **կալցիում-կապող սպիտակուցներով**:

Կալցիումական պոմպը կազմված է մեծ՝ 90–105 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով սպիտակուցից (Նկ. 3.26): Դրանում առանձնացվում են  $\alpha$  պարուրածև 10



**Նկ. 3.26:** Բջջի պլազմային թաղանթի կալցիումական պոմպը կազմող սպիտակուցի դիրքավորման պատկերը (ըստ Է. Կարաֆոլիի, 1992):

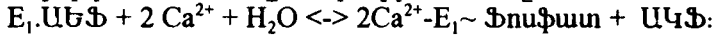
հատվածներ, որոնք վկայում են, որ սպիտակուցը, դիրքավորվելով բջջաթաղանթում, անցնում է նրա լայնքով: Թաղանթից դուրս դեպի ցիտոպլազմա գտնվում են ԱՄՖ-ի ու թթու ֆոսֆոլիպիդների կապման կենտրոնները: Սպիտակուցը կապում է  $Ca^{2+}$  իոններ, ու այստեղ է գտնվում ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնը: Ռոշ բջջիներում հայտնաբերվում է նաև երկրորդ փոքր՝ 10 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով ենթամիավորը: Պոմպը կազմող սպիտակուցների անջատման ու հետագայում լիպոսոմներում դրանց վերակառուցման ժամանակ պարզվեց, որ բացի մեծ ենթամիավորից այն կազմվում է նաև փոքր՝ 12 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ունեցող ենթամիավորից, որը, ըստ երևույթին, կարգավորում է պոմպի աշխատանքի արագությունը:

Ի տարբերություն մատրիում-կալիումական պոմպի, այս պոմպի համար **հատկանշական է փեղափոխվող իոնները կապող սպիտակուցների սուկսյուրյունն ու դրանով պայմանավորված  $Ca^{2+}$  իոնների նկատմամբ մեծ խնամակցությունը**: Բջջի պլազմային թաղանթի պոմպի  $Ca^{2+}$ -կապող սպիտակուց է կալմոդուլինը, իսկ սարկոպլազմայինի՝ ֆոսֆոլամբանը: Կալմոդուլինը շատ

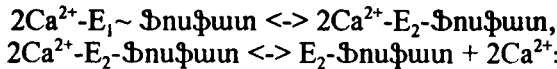


կարևոր սպիտակուց է: Այն բջջում ներկայացված է  $10^7$  մոլեկուլներով և կազմում է նրա սպիտակուցների մոտավորապես 1 %-ը: Կալնոդուլինն ունի 17 կԴ-ա-ի մոլեկուլային զանգված ու բաղկացած է 148 ամինաթթվային մնացորդներից: Այն կապում է  $Ca^{2+}$  երկու իոն ու առաջացնում մի համալիր, որն էլ փոխազդում է կալցիումական պոմպի հետ: Ֆոսֆոլամբանի մոլեկուլային զանգվածը 6 կԴ-ա է: Այս սպիտակուցը կազմված է 52 ամինաթթվային մնացորդներից: Բջջում այն համըդիպում է օլիգոմերի ձևով:

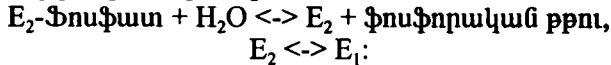
Պոմպը, թաղանթի դեպի ցիտոպլազմա ուղղված կողմում միացնելով  $Ca^{2+}$  երկու իոններ, ակտիվանում է ու ճեղքում կապված ԱԵՖ-ը՝



Ֆերմենտի տարածակառուցվածքային ձևափոխումը ( $E_1$ ) էներգիական տեսակետից անշահավետ է ու ոչ կայուն, նա ձգտում է ազատվել  $Ca^{2+}$  իոններից՝ պտտվելով թաղանթում կամ էլ տեղափոխելով դրանց պոմպի անցքուղային հատվածով:



Պոմպի աշխատանքի այս փուլն ուղեկցվում է ապաֆոսֆորիլացմամբ, պոմպը վերադառնում է իր նախկին կարգավիճակին: Ազատ էներգիայի փոփոխությունը կազմում է մոտավորապես 18 կՋ/մոլ:

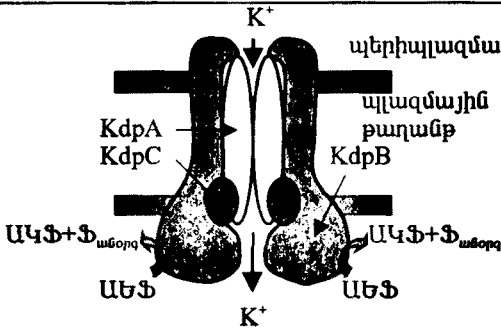


Պոմպի աշխատանքն արգելակվում է 1992 թ-ին Ջ. Ինեսիի կողմից բույսերից անջատված մենահատուկ նյութով՝ տապսիզարպինով: Ոչ մենահատուկ արգելակիչներից են արսենատը, վանադատը, թթու ֆոսֆոլիպիդները, հեպարինը: Էթանոլը, ընդհակառակը, խթանում է  $Ca^{2+}$  իոնների տեղափոխումը պոմպի կողմից:

Վերջին տարիներին սկսվել են կալցիումական պոմպի գենետիկական կարգավորման ուսումնասիրությունները, որոնք հնարավոր են դարձրել հայտնաբերել այդ գործընթացին մասնակցող 4 գեն:

**Կալիումական պոմպ:** Այս պոմպը հայտնաբերել է ադիքային ցուպիկում 1978 թ-ին ամերիկացի գենետիկ ու կենսաքիմիկոս Վ. Էպստայնը: Պոմպը դեպի բջիջ է տեղափոխում  $K^+$  իոններ, օգտագործելով ԱԵՖ-ի էներգիան: Նման տեղափոխում դիտվում է միջավայրում  $K^+$  իոնների քանակության միջև մկՄ-եր նվազման դեպքում: Ուստի պոմպն անվանվել է Kdp-ԱԵՖ-ազ: Այս պոմպի մակածում տեղի է ունենում նաև արտաքին միջավայրում օսմոսային ճնշման նվազման ժամանակ:

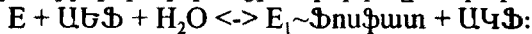
Կալիումական պոմպը կազմված է երեք ենթամիավորներից՝ A, B ու C (նկ. 3.27): KdpA-ն հիլոբոֆոբ սպիտակուց է, որն ունի 47-58 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ու 12  $\alpha$  պարուրածև հատվածներ: Այս ենթամիավորն է կապում և տեղափոխում  $K^+$ -ի իոններ: KdpB-ն կատալիտիկ ենթամիավորն է, այն ունի 72-90 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված և ընդգրկում է  $\alpha$  պարուրածև 6 հատվածներ, որոնք դիրքավորվում են թաղանթում: Սպիտակուցում կան մեծ ու փոքր ցիտոպլազմային ու մեկ պերիպլազմային դոմեններ: 20-22 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով KdpC ենթամիավորում առկա է  $\alpha$  պարուրածև մեկ հատված, այստեղ է գտնվում ԱԵՖ



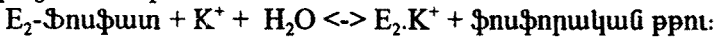
**Սկ. 3.27:** Կալիումական ԱԵՖ-ազի ենթադրվող կառուցվածքը (ըստ Վ.Էպստայնի և ուրիշների, 1992):

կապող կենտրոնը: Այս երեք ենթամիավորներից կազմված համալիրը թաղանթում ներկայացված է դիմերի ձևով (ճկ. 3.27):

Պոմպն աշխատում է նատրիում-կալիումական կամ կալցիումական պոմպին նման, անցնելով տարբեր կոնֆորմացիոն կարգավիճակներով՝



Այս կարգավիճակում պոմպն ապաֆոսֆորիլացվում է ու թաղանթի արտաքին կողմում միացնում  $K^+$  իոն՝



Տեղափոխելով  $K^+$  իոնը թաղանթով ու արտազատելով այն թաղանթի դեպի ցիտոպլազմա ուղված կողմում, պոմպը վերադառնում է  $E_1$  կարգավիճակին՝



Առանձնահատուկ է պոմպի կարգավորումը: Պոմպի ակտիվությունն աճում է արտաքին միջավայրի օսմոսայնության հետ, երբ ընկնում է տուրգորային ճնշումը, իսկ դա առաջ է բերում KdpA-ի տարածադիրքային փոփոխություն: Կալիումական ԱԵՖ-ազի ենթամիավորները զաղտնագրվում են kdp օպերոնի զեներով: Այս օպերոնից հաշվումը խթանվում է արտաքին միջավայրում  $K^+$  իոնների քանակության կտրուկ նվազման ու օսմոսային ճնշման փոքրացման դեպքում, որը միջնորդվում է KdpD ու KdpE երկու սպիտակուցային ենթամիավորներից կազմված զգայական համակարգով: Այդ ենթամիավորներից առաջինը գտնվում է թաղանթում ու տուրգորային ճնշման նվազման դեպքում ֆոսֆորիլացվում: Նման ձևով KdpD-ի կոնֆորմացիոն փոփոխությունն երկրորդի միջոցով հաղորդվում է օպերոնին՝ ակտիվացնելով դրան:

Կալիումական նման պոմպի հայտնաբերվել է նաև ստրեպտոկոկերում:

**Պրոտոնային պոմպեր:** Ջրածնի իոններ տեղափոխող պոմպն ամենալայն տարածում ունեցող պոմպն է: Այն հայտնաբերված է բակտերիաների, սնկային, բուսական ու որոշ կենդանական բջիջների պլազմային թաղանթներում, ինչպես նաև միտոքոնդրիումների ու քլորոպլաստների ներքին, Գոլջիի ապարատի, էնդոպլազմային ցանցի, լիզոսոմների, որոշ վակուոլների թաղանթներում:

Պրոտոնային պոմպը ներկայացված է երկու՝ լուսապոմպի ու ԱԵՖ-(սինթազի)ազի ձևով: Վերջինս տարբեր է ներբջջային օրգանոիդներում: Միտոքոնդրիումների ու քլորոպլաստների պրոտոնային ԱԵՖ-ազը դասվում է  $F_0F_1$  տեսակին, իսկ մյուս օրգանոիդներինը՝ այսպես կոչված վակուոլային տեսակին: Տար-

բերում են նաև թաղանթով H<sup>+</sup> իոնների տեղափոխումն օքսիդավերականգնողական ռեակցիա իրագործող ֆերմենտային համակարգի կողմից, որը դիտվում է որպես պրոտոնային պոմպ:

Լուսապոմպի օրինակ է **բակտերիառոդոպսինը**: Այդ սպիտակուցը հայտնաբերվել է 1971 թ-ին Դ. Օսթերբելտի ու Ու. Մտոքենիուսի կողմից աղասեր բակտերիաների (*Halobacterium halobium*) թաղանթում, որտեղ այն կազմում է սպիտակուցների 75 %-ը:

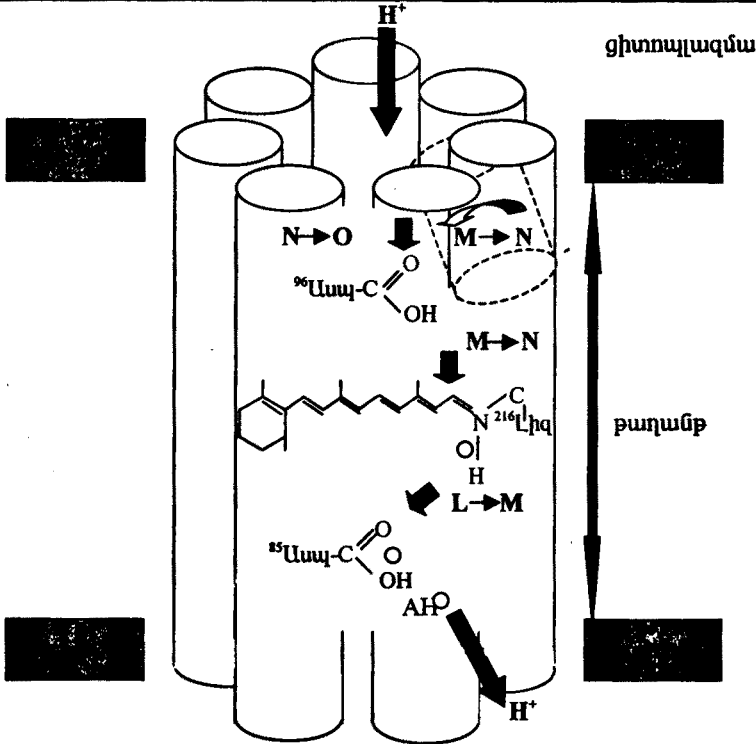
Բակտերիառոդոպսինն ունի 26,5 կԴա մոլեկուլային զանգված ու կազմված է 248 ամինաթթվային մնացորդներից, որոնց հաջորդականությունը (նկ. 3.28)

1-13 Գլու - Ալա - Գլն - Իլե - Տրե - Գլի - Արգ - Պրո - Գլու - Տրպ - Իլե - Տրպ - Լեյ  
 14-26 Ալա - Լեյ - Գլի - Տրե - Ալա - Լեյ - Մեթ - Գլի - Լեյ - Գլի - Տրե - Լեյ - Թիր  
 27-38 Ֆեն - Լեյ - Վալ - Լիզ - Գլի - Մեթ - Գլի - Վալ - Սեր - Ասպ - Պրո - Ասպ  
 39-51 Ալա - Լիզ Լիզ - Ֆեն - Թիր - Ալա - Իլե - Տրե - Տրե - Լեյ - Վալ - Պրո - Ալա  
 52-64 Իլե - Ալա - Ֆեն - Տրե - Մեթ - Թիր - Լեյ - Սեր - Մեթ - Լեյ - Լեյ - Գլի - Թիր  
 65-77 Գլի - Լեյ - Տրե - Մեթ - Վալ - Պրո - Ֆեն - Գլի - Գլի - Գլու - Գլն - Ասպ - Պրո  
 78-89 Իլե - Թիր - Տրպ - Ալա - Արգ - Թիր - Ալա - Ասպ - Տրպ - Լեյ - Ֆեն - Տրե  
 90-102 Տրե - Պրո - Լեյ - Լեյ - Լեյ - Լեյ - Ասպ - Լեյ - Ալա - Լեյ - Լեյ - Վալ - Ասպ  
 103-114 Ալա - Ասպ - Գլն - Գլի - Տրե - Իլե - Լեյ - Ալա - Լեյ - Վալ - Գլի - Ալա  
 115-127 Ասպ - Գլի - Իլե - Մեթ - Իլե - Գլի - Տրե - Գլի - Լեյ - Վալ - Գլի - Ալա - Լեյ  
 128-139 Տրե - Լիզ - Վալ - Թիր - Սեր - Թիր - Արգ - Ֆեն - Վալ - Տրպ - Տրպ - Ալա  
 140-151 Իլե - Սեր - Տրե - Ալա - Ալա - Մեթ - Լեյ - Թիր - Իլե - Լեյ - Թիր - Վալ  
 152-163 Լեյ - Ֆեն - Ֆեն - Գլի - Ֆեն - Տրե - Սեր - Լիզ - Ալա - Գլն - Սեր - Մեթ  
 164-175 Արգ - Պրո - Գլու - Վալ - Ալա - Սեր - Տրե - Ֆեն - Լիզ - Վալ - Լեյ - Արգ  
 176-187 Ասն - Վալ - Տրե - Վալ - Վալ - Լեյ - Տրպ - Սեր - Ալա - Թիր - Պրո - Վալ  
 188-199 Վալ - Տրպ - Լեյ - Իլե - Գլի - Սեր - Գլու - Գլի - Ալա - Գլի - Իլե - Վալ  
 200-211 Պրո - Լեյ - Ասպ - Իլե - Գլու - Տրե - Լեյ - Լեյ - Ֆեն - Մեթ - Վալ - Լեյ  
 212-223 Ասպ - Վալ - Սեր - Ալա - Լիզ - Վալ - Գլի - Ֆեն - Գլի - Լեյ - Իլե - Լեյ  
 224-235 Լեյ - Արգ - Սեր - Արգ - Ալա - Իլե - Ֆեն - Գլի - Գլու - Ալա - Գլու - Ալա  
 236-247 Պրո - Գլու - Պրո - Սեր - Ալա - Գլի - Ասպ - Գլի - Ալա - Ալա - Ալա - Տրե  
 248 Սեր

**Նկ. 3.28:** Ամինաթթվային մնացորդների հաջորդականությունը բակտերիառոդոպսինում (ըստ Յու.Ա. Օվչիննիկովի, 1982):

բացահայտվել է Յու.Ա. Օվչիննիկովի ու այնուհետև հաստատվել Հ. Կոռանայի կողմից: Ինչպես երևում է նկ. 3.28-ից, առանձնահատուկ են ոչ բևեռացված ամինաթթվային մնացորդների մեծ քանակն ու ցիստինի, ցիստինի ու հիստիդինի բացակայությունը: Բակտերիառոդոպսինի կառուցվածքը պարզվել է ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության ու էլեկտրոնային մանրադիտարկման միջոցով: Սպիտակուցի կազմում կան α-պարուրածև 7 հատվածներ, որոնք թաղանթում կազմում են անցքոտի (նկ. 3.29): Նրանցից 3-ում շրթայի մոտավորապես միջին մակարդակում հանդիպում են պրոլինի մնացորդներ, որոնց հաշվին դիտվում են կորոսյուններ: Թիրոզինի ու տրիպտոֆանի մնացորդների զգալի քիվը գտնվում են թաղանթի արտաքին կողմի տիրույթում: Այդ հատվածները ընդհատվում են հիդրոֆիլ ամինաթթվային մնացորդների հաջորդականություններով: Սպիտակուցի C ծայրում կա 20 հիդրոֆիլ ամինաթթվային մնացորդներից կազմված ևս մի հաջորդականություն: Բակտերիառոդոպսինն անհամաչափ է դիրքավորվում

թաղանթում, շեղվելով դեպի ցիտոպլազմա: Նա, ըստ երևույթին, մերկայացված է տրիմերների ձևով:



**Նկ. 3.29:** Բակտերիառոդոպսինի տարածադիրքային կազմակերպումը ու պրոտոնների տեղափոխման ենթադրվող մեխանիզմը: Լատինական տառերով նշված են բակտերիառոդոպսինի կարգավիճակները (ըստ Կ. Գերվերտի, 1992)

Բակտերիառոդոպսինի կողմից լույսի առավելագույն կլանումը դիտվում է 560-570 նմ ալիքի երկարության տիրույթում: Այդպիսի **լուսազգայունությունը որոշվում է բակտերիառոդոպսինի կազմում քրոմաֆորային խաբի՝ ռեդիկալի առկայությամբ** (նկ. 3.29): Մալտակուցի մեկ մոլեկուլը պոլիպեպտիդային շղթայի 216-րդ դիրքում լիզինի մնացորդի միջոցով կապում է ռեդիկալի 1 մոլեկուլ, որը գտնվում է թաղանթի արտաքին մակերևույթից 0,6-0,9 նմ խորության վրա: Վերջինս պայմանավորում է նաև 412-415 նմ երկարությամբ լուսային ալիքների կլանումը:

Լույսի քվանտի կլանման դեպքում փոխվում է բակտերիառոդոպսինի կոնֆորմացիան՝ ապահովելով նրա անցումը մեկ կարգավիճակից մյուսին: Բակտերիառոդոպսինի լուսային ձևափոխությունների ցիկլում տարբերում են  $M_{412} - N - O$  - բակտերիառոդոպսին<sub>548</sub> - բակտերիառոդոպսին<sub>568</sub> կարգավիճակները, որոնք միմյանցից տարբերվում են տարբեր երկարությամբ լուսային ալիքների կլանմամբ: Հաճախ  $M$  կարգավիճակը դիտվում է որպես բակտերիառոդոպսին<sub>568</sub>-ի

**K** և **L** կարգավիճակներով անցման արդյունք: Կարգավիճակներից մեկում, օրինակ՝ **N**-ում, *տրանսից ցիս* ռետինալի իզոմերիզացման ժամանակ, քաղանթի ներքին կողմում բակտերիաառողապահում 96-րդ դիրքում ասպարագինաթթվի մնացորդի մասնակցությամբ Շիֆյան հիմքով ( $-C=N-$ ) կապվում են. իսկ **M**-ում՝ 85-րդ դիրքում նույն ամինաթթվի մնացորդին փոխանցվում ու այնուհետև արտաքին կողմում արտազատվում պրոտոններ (նկ. 3.29): Շիֆյան հիմքի ձևափոխմանը մասնակցում են երկու-երեք այլ ամինաթթվային մնացորդներ:

Բակտերիաառողապահի մոլեկուլի մերսում պրոտոնացման-ապապրոտոնացման արդյունքում քաղանթով փաստորեն տեղափոխվում են  $H^+$  իոններ, ու քաղանթի երկու կողմերի միջև ստեղծվում է այդ իոնների էլեկտրաքիմիական պոտենցիալների տարբերություն ( $\Delta\mu_H^+$ ) կամ *պրոպոնային գրադիենտ*: Այն ներկայացվում է հետևյալ բանաձևով՝

$$\Delta\mu_H^+ = F \Delta\phi + R T \Delta p H \quad (3.16),$$

ու կարող է հասնել տասնյակ միլիվոլտի: Եվ այսպես լուսային էներգիան ձևափոխվում է էլեկտրաքիմիականի: Ընդ որում, բակտերիաառողապահի լուսային ձևափոխությունների մեկ ցիկլում տեղի է ունենում քաղանթով մեկ պրոտոնի տեղափոխում:

Հետաքրքիր է այն, որ բակտերիաառողապահի ֆունկցիոնալ ակտիվությունն ուղեկցվում է սպիտակուցի արագ պատողական ու ակտիվ շարժունակությամբ, որը կարող է արտացոլել նաև քաղանթի մեծ լարվածությունը:

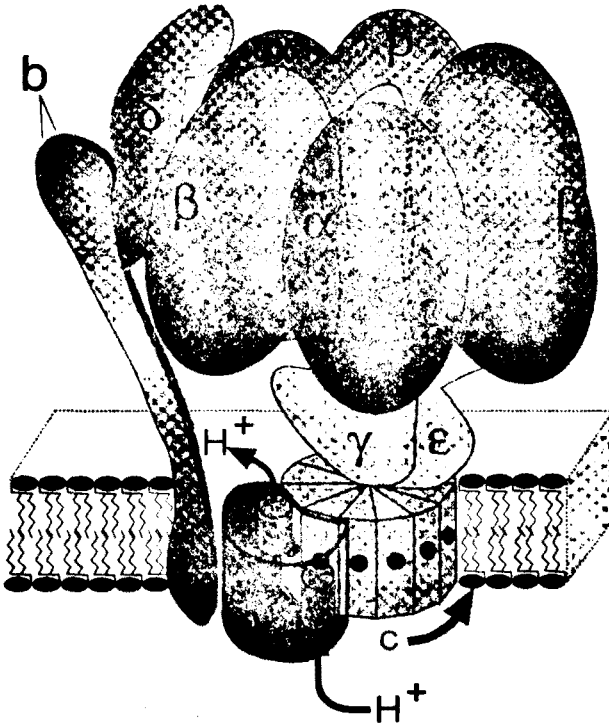
Բակտերիաառողապահն արգելակվում է գլյուտարալդեհիդի կողմից, ցածր  $pH$ -ով միջավայրում, լանտանի ու  $Ca^{2+}$  իոնների օգնությամբ: Ըստ երևույթին, այս կատիոնների կապումը քաղանթում՝ բացասապես լիցքավորված խմբերի կողմից փոխում է սպիտակուցի բնականոն կոնֆորմացիան: Բակտերիաառողապահի աշխատանքը խափանվում է նաև պոլիպեպտիդային շղթայում 26-րդ ու 64-րդ դիրքերում քիրոզինի մնացորդների քիմիական ձևափոխման դեպքում: Այդ մնացորդներից մեկը մասնակցում է **M** կարգավիճակին անցմանը:

*Պրոպոնային ԱԵՖ-ազը*, որը տեղափոխում է  $H^+$  իոններ ԱԵՖ-ի ճեղքավորման ժամանակ, պետք է տարբերել *ԱԵՖսինթազից*, որը պրոտոններ է տեղափոխում ինչպես ԱԵՖ-ի ճեղքման, այնպես էլ ԱԵՖ-ի սինթեզի ժամանակ: Այսինքն՝ ԱԵՖսինթազը կարող է գործել երկու ռեժիմներում, որոնք, ըստ Ա.Դ. Վինոգրադովի, ընթանում են տարբեր ճանապարհներով ու ֆերմենտի տարբեր տարատեսակներով: Սակայն հաճախ այս երկու ԱԵՖ-ազները դիտվում են որպես նույն մեխանիզմներ, քանի դեռ նրանց միջև կառուցվածքա-գործառական տարբերությունները լիովին պարզաբանված չեն:

Պրոտոնային ԱԵՖ-ազը բաղկացած է երկու «գործոններից»՝  $F_0$ -ից ու  $F_1$ -ից: Դրանցից առաջինը բակտերիաների քաղանթում (թիվ 3.5 աղյուսակ) հանդիսանում է ինտեգրալ սպիտակուց ու ունի 100–150 կԴա մոլեկուլային զանգված: Այն, փոխազդելով լիպիդների հետ, իրենից ներկայացնում է պրոտոն-լիպիլ: Կազմված է առնվազն երեք տեսակի՝ *a*, *b* ու *c* ենթամիավորներից: Այդ ենթամիավորները տարբերվում են մոլեկուլային զանգվածով, քաղանթում առաջացվող տարածական դիրքով, արգելակիչների հետ փոխազդեցությամբ ու այլ

**Աղիքային ցուպիկի պրոտոնային ԱԵՖսինթրազի ենթամիավորները**

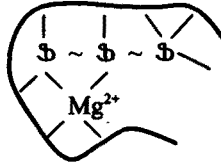
| Գործոն | Ենթամիավոր | Մոլեկուլային զանգվածը, ԿԴա-ով | Ամինաթթվային մնացորդների քիվը | ԱԵՖսինթրազի համալիրում ենթամիավորների քիվը | Փոխազդեցությունը ԴՅԿԴ-ի հետ |
|--------|------------|-------------------------------|-------------------------------|--|-----------------------------|
| $E_0$  | a          | 30                            | 271                           | 1  | -                           |
|        | b          | 17                            | 156                           | 2  | -                           |
|        | c          | 8,4                           | 79                            | 6-15                                       | +                           |
| $E_1$  | $\alpha$   | 55                            | 513                           | 3  | -                           |
|        | $\beta$    | 50                            | 459                           | 3  | +                           |
|        | $\gamma$   | 31,5                          | 287                           | 1  | -                           |
|        | $\sigma$   | 19,5                          | 177                           | 1  | -                           |
|        | $\epsilon$ | 15                            | 138                           | 1  | -                           |



**Նկ. 3.30:** Աղիքային ցուպիկի պրոտոնային ԱԵՖսինթրազի ենթամիավորների կազմակերպումն ու նրանով H<sup>+</sup> իոնների անցման հնարավոր ճանապարհը: H<sup>+</sup> իոնները մուտք են գործում պերիպլազմային տարածությունից ու պրոտոնացնում c ենթամիավորը, որը շարժվում է ժամացույցի սլաքի հակառակ ուղղությամբ ու, հանդիպելով դեպի ցիտոպլազմա ուղղված կիսաանցքուղուն, անջատում H<sup>+</sup> իոնները (ըստ Ռ.Նակամոտոյի և ուրիշների, 1999):

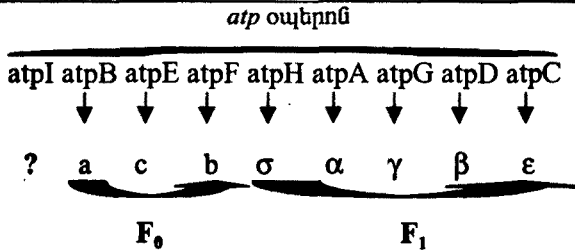
հատկանիշներով: **a** ենթամիավորի պոլիպեպտիդային շղթայում հայտնաբերվում են  $\alpha$  պարուրածն 5-7 հատվածներ, **b**-ում՝ 1, իսկ **c**-ում՝ 2: Բոլոր երեք ենթամիավորները թաղանթում կազմում են մի յուրահատուկ անցքուղի, որով քափանցում են  $H^+$  իոնները (նկ. 3.30):

$F_1$ -ը ծայրամասային գլոբուլային սպիտակուց է: Այն 350–380 կԴա մոլեկուլային զանգված ունեցող ու  $Mg^{2+}$  իոններից կախված ԱԵՖսինթազն է, որը բաղկացած է հինգ տեսակի ենթամիավորներից՝  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\sigma$  ու  $\epsilon$  (թիվ 3.5 աղյուսակ, նկ. 3.30): Այդ ենթամիավորները իրարից ևս տարբերվում են մոլեկուլային զանգվածով, միմյանց ու արգելակիչների հետ փոխազդեցությամբ ու այլ հատկանիշներով:



**Նկ. 3.31:** ԱԵՖ-ի կապումը պրոտոնային ԱԵՖսինթազի ոչ կատալիտիկ կենտրոնում:

Առաջին երկու ենթամիավորներն իրականացնում են ԱԵՖ-ի հիդրոլիզը, ընդ որում՝ ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնը, որն ընդգրկում է թիրոզինի, լիզինի, ասպարազինի ու գլյուտամինի մնացորդներ, գտնվում է  $\beta$  ենթամիավորում: Սակայն ԱԵՖ-ն կարող է կապվել նաև  $\alpha$  ենթամիավորում գտնվող ոչ կատալիզային կենտրոնում, որն իրականացնում է ֆոսֆորական թթվի երեք մնացորդների հաշվին ու  $Mg^{2+}$  իոնների միջոցով (նկ. 3.31):  $\gamma$  ենթամիավորը կազմում է այն հիմքը, որի շուրջ տեղաբաշխվում են առաջին երկու տեսակի խոշոր ենթամիավորները: Պոտավելով իր առանցքի շուրջ (տես հաջորդ պարագրաֆը), ըստ անզլիացի գեներտիկ ու կենսատեներգետիկ, Նորբյան մրցանակակիր Ջ. Ուոլկերի,  $\gamma$ -ն գուգորդում է պոմպում  $H^+$  իոնների տեղափոխումն ու ԱԵՖ-ի սինթեզը կամ հիդրոլիզը: Վերջին երկու՝  $\sigma$  ու  $\epsilon$  ենթամիավորները կապում են այդ գործոնը  $F_0$ -ի հետ ու կազմավորում «դարպասներ»  $H^+$  իոնների տեղափոխման համար: Ամենավորը է ենթամիավորը նաև պոմպի ներքին արգելակիչն է:



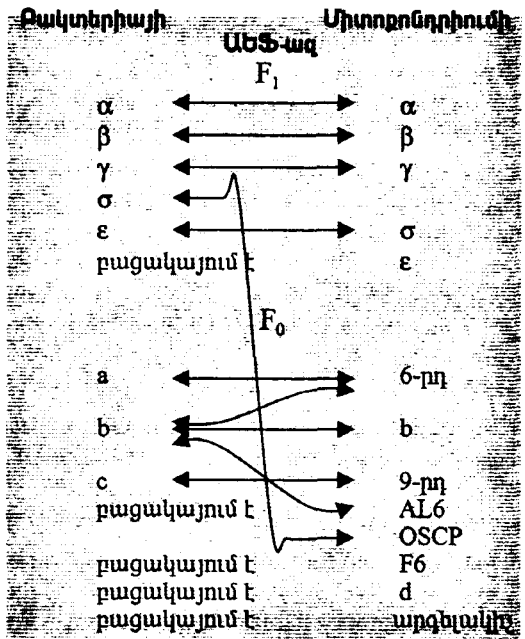
**Նկ. 3.32:** Աղիքային ցուպիկում  $F_0F_1$ -ԱԵՖսինթազը գաղտնագրող *atp* օպերոնի գեների հաջորդականությունը:

Առանձնահատուկ է պրոտոնային ԱԵՖսինթազի գեներտիկական կարգավորումը: Այն գաղտնագրվում է *atp* (նախկինում՝ *unc*) օպերոնում գտնվող 8 գենե-

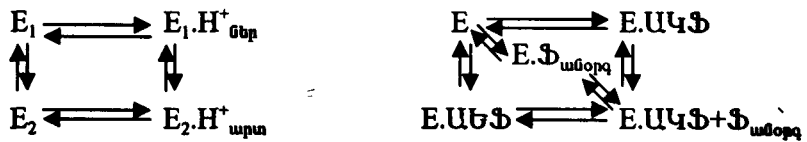
րով, որոնց հաջորդականությունը (նկ. 3.32) ենթադրում է, որ  $F_0$  և  $F_1$  գործոնների սինթեզն ընթանում է մեկը մյուսից անջատ: Օպերոնի առաջին գենը՝ *atpI*-ին ունի կարգավորիչ դեր մյուս գենների ակտիվության մեջ:

Պրոտոնային ԱԵՖ-սինթեզը միտոքոնդրիումներում (նկ. 3.33) ու քլորոպլաստներում ավելի բարդ է, կազմավորվում է 12 տեսակի ենթամիավորներից ու տարբերվում կազմով, արգելակիչների հետ փոխազդեցությամբ ու այլ հատկանիշներով:

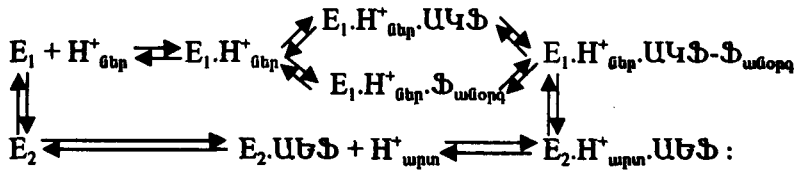
**Նկ. 3.33:** Միտոքոնդրիումների ու բակտերիաների պրոտոնային ԱԵՖ-ազաների կազմի համեմատումը: OSCP-ն օլիգոմիցինի նկատմամբ զգայուն ենթամիավոր է: Սլաքներով նշված է ենթամիավորների ամինաթթվային հաջորդականության հոմոլոգիան:



1994 թ-ին գերմանացի կենսաֆիզիկոս ու կենսաքիմիկոս Պ. Գրաբերն առաջարկել է քլորոպլաստներում այս պոմպի աշխատանքի կինետիկ մի պատկերացում, որում տարբերակվում են ֆերմենտի (E) երկու կարգավիճակներ՝  $E_1$  և  $E_2$  ու օսմոսային  $H^+$  իոնների տեղափոխման ու քիմիական՝ ԱԵՖ-ի սինթեզի ցիկլը՝

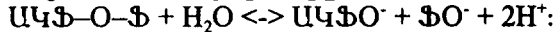


որոնց զուգորդումից ստացվում է՝



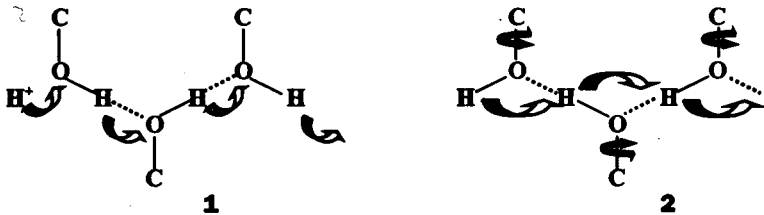


Պրոտոնային պոմպի աշխատանքն ԱԵՖ-ի հիդրոլիզի ժամանակ դիտարկելու համար Պ. Միտչելն ԱԵՖ-ը ներկայացրել է որպես ԱԿՖ-Օ-Ֆ, որի ճեղքավորման ռեակցիան կունենա հետևյալ տեսքը՝



ԱԵՖ-ի հիդրոլիզը առաջացնում է  $\text{H}^+$  երկու իոն, որոնք տեղափոխվում են թաղանթով  $\text{F}_0$ -ի միջով:

$\text{H}^+$  իոնների անցման ճանապարհին հավանական է դրանց թռիչքը  $\text{F}_0$  գործոնի ենթամիավորների ամինաթթվային մնացորդների կարբոնիլային խմբերի փոխազդեցությամբ կազմավորված ջրածնային կապերի ցանցով (նկ. 3.34): Հնարավոր է պրոտոնների տեղափոխումը կարբոնիլային խմբերի -C-O- կապի առանցքի շուրջ պտույտի միջոցով: Դրանցից առաջինի դեպքում 5 նմ հաստությամբ թաղանթով իոնի թռիչքի ժամանակը հաշվարկվում է 0,25 մկվրկ, իսկ պտուղական դեֆեկտների տեղափոխմանը՝ 2,5 մկվրկ: Ավելի ընդունելի է ջրածնի



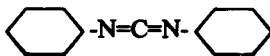
**Նկ. 3.34:** Թաղանթով  $\text{H}^+$  իոնների տեղափոխման ճանապարհները անցքուղում ջրածնային կապերի համակարգով առաջացած ցանցում: 1- պրոտոնի թռիչքները, 2- խմբերի պտույտները (դեֆեկտների տեղաշարժ):

իոնների անցումն անցքուղով վերջինիս պրոտոնացման ու ապապրոտոնացման միջոցով (նկ. 3.34): Հաշվարկված է, որ թաղանթում պրոտոնային անցքուղու կազմավորման համար անհրաժեշտ է մոտավորապես 20 ամինաթթվային մնացորդ: Թաղանթի վրա էլեկտրական դաշտն ուղղություն է հաղորդում պրոտոնների տեղափոխմանը: ԱԵՖ-ի հիդրոլիզի արդյունքում առաջացած երկու բացասապես լիցքավորված ֆոսֆոանհիդրիդային մնացորդները փոխզործում են թաղանթի այդ նույն կողմում ջրի մոլեկուլների հետ, առաջացնելով հիդրօքսիլի երկու իոն՝



Այսպիսով՝ դրական ու բացասական լիցքավորված իոնները հայտնվում են թաղանթի երկու տարբեր կողմերում, որն էլ պայմանավորում է պրոտոնային գրադիենտի կամ  $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ի ստեղծումը:

Պրոտոնային պոմպի աշխատանքն արգելակվում է հակաբիոտիկների (օլիգոմիցին), դիցիկլոհեքսիլկարբոդիմիդի (ԴՅԿԴ) ու այլ միացությունների միջոցով, որոնք փոխազդում են  $\text{F}_0$ -ի և, ինչպես վերջերս ցույց տրվեց,  $\text{F}_1$ -ի ենթամիավորների հետ (թիվ 3.5 աղյուսակ): Ոչ մենահատուկ արգելակիչներից են ազիդը, արսենատը, նիտրատը, վանադատը:



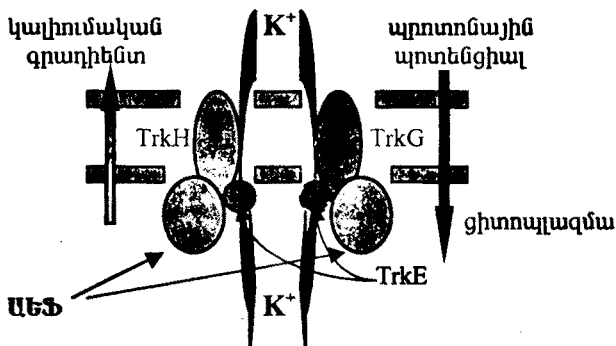
դիցիկլոհեքսիլկարբոդիմիդ

**Պրոպոնային ԱՇՖ-ազ** հայտնաբերված է նաև բուսական, սնկային ու կենդանական բջիջների **վակուոլների բաղաձևում**: Այն կազմակերպված է երկու գործոններից՝  $V_c$ -ից ու  $V_1$ -ից: Դրանցից առաջինը ծայրամասային սպիտակուց է, կազմված առնվազը 5 ենթամիավորներից, իսկ երկրորդը՝ ինտեգրալ սպիտակուց, որն ունի երկու ենթամիավոր: Այս ԱՇՖ-ազը գործում է որպես պոտոնային պոմպ: Նրա աշխատանքն արգելակվում է բաֆիլոմիցինի, նիտրատների ու մի շարք այլ մենահատուկ արգելակիչների կողմից, ինչպես նաև ԴՅԿԴ-ի բարձր կոնցենտրացիաներով:

Տեղափոխիչ ԱՇՖ-ազներից կարելի է հիշատակել նաև **պրոպոնա-կալիումական ԱՇՖ-ազը**, որը հայտնաբերվել է որոշ կենդանիների ստամոքսապատի ու հաստ աղիքի պատի բջիջներում: Այն ունի առանձնահատուկ կառուցվածք, բաղկացած է 100 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով երեք տարբեր տեսակի ենթամիավորներից: Իր աշխատանքով նման է նատրիում-կալիումական կամ կալցիումական ԱՇՖ-ազներին:

**Երկրորդային տեղափոխիչներ:** Այդպիսի տեղափոխիչ է  $K^+$  իոնների կլանման *TrkA* **համակարգն** աղիքային ցուպիկում: Նման համակարգեր հայտնաբերվել են բակտերիաների մեծ մասում:

Աղիքային ցուպիկում *TrkA* համակարգը բաղկացած է 4 սպիտակուցներից, որոնցից մեկը՝ *TrkA*-ն պարտադիր է  $K^+$  իոնների կլանման համար: Այդ սպիտակուցն ունի 53 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ու կազմված է 458 ամինաթթվային մնացորդներից, որոնցից 44 %-ը բևեռացված ամինաթթուների մնացորդներ են: Սպիտակուցի կառուցվածքում բացակայում է  $\alpha$  պարուրաձև հատված, որով այն կարող է անցնել թաղանթով: Ուստի  $K^+$  իոնների տեղափոխման համար անհրաժեշտ է ինտեգրալ մի սպիտակուց, որի հետ փոխազդի *TrkA*-ն (նկ. 3.35): Ըստ Վ. Էպստայնի, այդ համակարգը ներկայացված է երկու



**Սկ. 3.35:**  $K^+$  իոնների կլանման *TrkA* համակարգը աղիքային ցուպիկում: Այս համակարգի 2 տարբերակները կազմված են երեքական սպիտակուցներից:

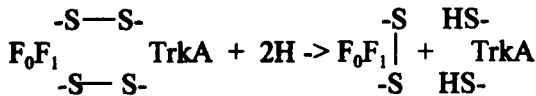
մեխանիզմներով, որոնք տարբերվում են *TrkH* ու *TrkG* ինտեգրալ սպիտակուցներով (նկ. 3.35):

Հետաքրքիր առանձնահատկություններից է այդ համակարգի աշխատանքի կախվածությունը բջջում էներգիայի երկու աղբյուրներից՝ ԱՇՖ-ից ու պոտոնային պոտենցիալից: Այս փաստը բացատրելու համար ենթադրվում է,

որ պրոտոնային պոտենցիալը հանդիսանում է շարժիչ ուժ  $K^+$  իոնների կլանման համար ու որոշում այդ գործընթացի ուղղվածությունը, իսկ ԱՅՖ-ը, կապվելով համակարգի սպիտակուցներից մեկին (TrkA կամ TrkE), խաղում կարգավորիչի դեր: Եթե  $K^+$  իոնների տեղափոխումն ընթանա պրոտոնների հետ սիմպորտի ձևով, ապա այդ համակարգի աշխատանքի շնորհիվ ստեղծվող կալիումական գրադիենտը, ըստ Ֆ. Հարոլդի ու Ե. Բակերի, կորոշվի հետևյալ արտահայտությամբ.

$$\lg ([K^+]_{\text{ենթոք}} / [K^+]_{\text{արտ}}) = \Delta pH - 2 F \Delta \Psi / R T \quad (3.17):$$

Երկրորդ տեսակետը այս համակարգի վերաբերյալ առաջարկվել է գրքի հեղինակի կողմից. TrkA-ն փոխազդում է  $F_0F_1$  ԱՅՖ-ագի հետ ու աշխատում որպես պրոտոնա-կալիումական պոմպ: Պարզ է, որ այդպիսի պոմպն կազմավորվում է խմորման ժամանակ, երբ  $F_0F_1$ -ն աշխատում է որպես ԱՅՖ-ագ:  $K^+$  իոնների կլանման համար անհրաժեշտ էներգիան համակարգին է տեղափոխվում  $F_0F_1$ -ից երկսուլֆիդ-երկթիվ -S-S-  $\rightarrow$  2 SH- անցման միջոցով՝

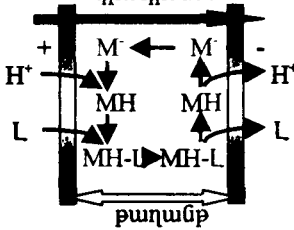


որի համար պահանջվում են օքսիդավերականգնողական համարժեքներ 2 ջրածնի ատոմների ձևով: Պրոտոնային գրադիենտին Կ. Բարրամյանն ու Ա. Թոշունյանը վերագրում են կարգավորիչի դեր: Այս դեպքում համակարգի աշխատանքի շնորհիվ ստեղծվող կալիումական գրադիենտն էապես կգերազանցի պրոտոնային պոտենցիալը: Թերմոդինամիկական ու կենսաբանական նպատակահարմարվածության տեսակետից նշենք նաև այն, որ երկու տեղափոխիչներ՝  $F_0$ -ն ու TrkA-ն օգտագործում են էներգիայի մեկ ձևափոխիչ՝  $F_1$ -ը: Նմանատեսակ պոմպն աշխատում է առավել մեծ արդյունավետությամբ, քանի որ ԱՅՖ-ի էներգիան ծախսվում է ոչ միայն պրոտոնային պոտենցիալի առաջացման, այլ միաժամանակ նաև կալիումական գրադիենտի ստեղծման վրա: Այս դեպքում նվազում է էներգիայի կորուստը, իսկ թաղանթն էլ դառնում կայուն վնասվածքների նկատմամբ:

Երկրորդային ակտիվ տեղափոխիչ է M-սպիտակուցը, որը  $H^+$  իոնների էլեկտրաքիմիական պոտենցիալների տարբերության հաշվին ադիքային ցուպիկ է տեղափոխում լակտոզ: Այդ սպիտակուցը հայտնաբերել է Յու. Քեննեդին դեռևս 1955 թ-ին, ունի 46,5 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ու կազմված է 417 ամինաթթվային մնացորդներից: Նրա պոլիպեպտիդային շղթայի 85 %-ը ներկայացված է  $\alpha$  պարուրաձև կառուցվածքով, որում տարբերում են 12 կամ 14 հատվածներ:

Տեղափոխիչը թաղանթի մեկ կողմում հաջորդաբար կապում է  $H^+$  իոններ ու լակտոզ և այնուհետև, շարժվելով թաղանթի լայնքով, նրա մյուս կողմում արտազատում այդ նյութերը (նկ. 3.36): Հաստատվել է, որ M-սպիտակուցում առկա են պրոտոնների մեկ կամ ավելի ու լակտոզի կապման մեկ կենտրոն: Թաղանթի վրա  $H^+$  իոնների էլեկտրաքիմիական պոտենցիալների տարբերության առկայության դեպքում լակտոզի նկատմամբ սպիտակուցի խնամակցությունը բնութագրվում է 80 մկՄ-ի Միքայելիսի հաստատումով, իսկ  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի կտրուկ նվազման դեպքում այդ հաստատումը դառնում է 15-20 մՄ:

**Ջրածնի իոնների էլեկտրաքիմիական գրադիենտ**



**Նկ. 3.36:** Աղիքային ցուպիկի թաղանթով լակտոզի (L) տեղափոխումը M-սպիտակուցի կողմից:

Լակտոզի տեղափոխմանը մասնակցում են M-սպիտակուցի պոլիպեպտիդային շղթայի 322-րդ դիրքում հիստիդինի, 325-րդում գլուտամինի ու 302-րդում արգինինի մնացորդները, որոնք առաջացնում են ջրածնային կապերով միավորված մի խումբ: Սպիտակուցում ալանինի կամ քիրոզինի մնացորդների փոխարինումից դիտվում է մակտոզի տեղափոխում:

Ուսումնասիրելով մնաց սինպորտերի աշխատանքում պրոտոնային պոտենցիալի դերը, Վ. Քեննինգսն ու Գ. Ռոբիլլարդն առաջարկել են հետաքրքիր մի վարկած, ըստ որի՝  $\Delta\mu_{H^+}$ -ը որոշում է սպիտակուցի կազմում օքսիդավերականգնողական հատվածների վերականգվածության աստիճանը, երբ դրանց վերականգնումը մեծացնում է տեղափոխիչի խնամակցությունը տեղափոխվող նյութի՝ լակտոզի նկատմամբ: Ցիստեինի մնացորդներ պարունակող այդպիսի օքսիդավերականգնողական հատվածում ենթադրվում է 2 SH-  $\rightarrow$  -S-S- անցում, որը բերում է մակ տեղափոխիչի տարածադիրքային ձևափոխությանը: Եվ, օրինակ, 148-րդ դիրքում ցիստեինի մնացորդի ակտիվացումը խափանում է տեղափոխիչի աշխատանքը:

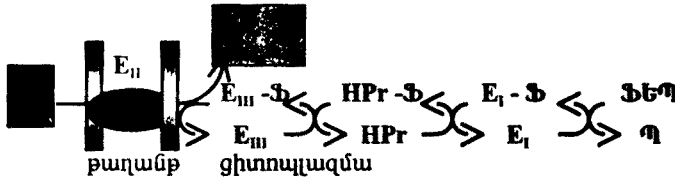
$Na^+$  իոնների էլեկտրաքիմիական էներգիայի հաշվին է տեղի ունենում մակ շաքարների կոնցենտրացիայի գրադիենտին հակառակ ուղղությամբ՝ այդ իոնների հետ զուգորդված տեղափոխումը կենդանիների աղիքների բջիջների պլազմային թաղանթով: Գլյուկոզի կամ գալակտոզի տեղափոխումն իրագործում է հատուկ սպիտակուց, որն աշխատում է  $Na^+$  իոնների հետ սինպորտի սկզբունքով: Նույնանման սկզբունքով է տեղի ունենում թաղանթով որոշ ամինաթթուների, օրինակ՝ լեյցինի, վալինի, ֆենիլալանինի տեղափոխումը:

Արտաքին միջավայրում  $Na^+$  իոնների հեռացումից կամ այլ կատիոնով փոխանակումից բջջում էապես նվազում է շաքարների ու ամինաթթուների քանակը թաղանթով դրանց տեղափոխման խափանման պատճառով: Պարզ է, որ մնաց տեղափոխումը կխթանվի թաղանթային պոտենցիալի արժեքի մեծացման ժամանակ: Իսկ ինչ վերաբերում է տեղափոխվող նյութերի հարաբերությանը, ապա, օրինակ, աղիքային բջջի թաղանթով գլյուկոզի մեկ մոլեկուլը տեղափոխվում է 2  $Na^+$  իոնի հետ միասին, սակայն երիկամի խողովակի բջջի թաղանթով տեղի է ունենում գլյուկոզի մեկ մոլեկուլի ու մեկ  $Na^+$  իոնի համատեղ տեղափոխում: Էրիթրոցիտների պլազմային թաղանթում գլիցինի տեղափոխիչն ընդունակ է տեղափոխելու 2  $Na^+$  իոն ու մեկ ամինաթթու:

**Ուղղորդված տեղափոխիչներ:** Ուղղորդված տեղափոխիչ է շաքարների, օրինակ, գլյուկոզի տեղափոխման այսպես կոչված *ֆոսֆոնոպիրոխաղողա-*

**թթվից կախված ֆոսֆորասֆերազային համակարգը** բակտերիաներում, որը բացահայտել է Ս. Ռոզմանը:

Այս համակարգի աշխատանքը պայմանավորված է 4 սպիտակուցներով, որոնցից մեկը՝  $E_{II}$ -ը գտնվում է բջջաթաղանթում և մյուս երեք սպիտակուցները՝  $E_I$ -ի,



**Սկ. 3.37:** Բակտերիաներում գլյուկոզի ( $\text{G}_1$ ) տեղափոխման ֆոսֆոենոլ-պիրուվատի ֆոսֆատի ( $\text{ՖԵՊ}$ ) կախված ֆոսֆորասֆերազային համակարգը: Ֆ-ը ֆոսֆորական թթվի մնացորդն է, Պ-ն՝ պիրուվատի թթու:

$\text{HPr}$ -ի ու դրանցից հետո հայտնաբերված  $E_{III}$ -ը՝ ցիտոպլազմայում: Դրանց միջոցով համակարգը ֆոսֆոենոլպիրուվատի ֆոսֆատից ստանում է ու գլյուկոզի վրա տեղափոխում ֆոսֆորական թթվի մնացորդը (Նկ. 3.37): Ենթադրվում է, որ  $E_{II}$ -ն առաջացնում է դիմեր թաղանթում: Ֆոսֆորական թթվի մնացորդի միացման ու հետագա անջատման հաշվին հնարավոր են այդ ֆերմենտի կոնֆորմացիոն ձևափոխությունները, որոնցից մեկում այն զգայուն է սուլֆիդրիլային ռեագենտների նկատմամբ:

$\text{HPr}$  սպիտակուցը անջատվել է ու ուսումնասիրվել: Այն ունի 9,4 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, ջերմակայուն է ու բավականին ընտրողական: Ֆոսֆորական թթվի մնացորդի միացումը կատարվում է պոլիպեպտիդային շղթայում հիստիդինի մնացորդի հաշվին:  $E_I$ -ի հետ միասին վերակառուցվելով թաղանթային բշտիկներում,  $\text{HPr}$ -ը նպաստում է գլյուկոզի կլանմանը:

Գլյուկոզի գլյուկոզ-6-ֆոսֆատի ձևափոխման համար օգտագործվում է ֆոսֆոենոլպիրուվատի ֆոսֆատի ճեղքման ժամանակ անջատված, մոտավորապես 50 կՁ-ի մեծությամբ էներգիան: Արդյունքում՝ կապվելով բջջաթաղանթի արտաքին կողմում, գլյուկոզը թաղանթի ներսում ֆոսֆորիլացվում է ու այնուհետև արտազատվում դեպի ցիտոպլազմա: Դիտվում է գլյուկոզի մեկ ուղղությամբ՝ **ուղղորդված տեղափոխություն:**

Նման համակարգով բակտերիաներում տեղափոխվում են նաև մանոզը, ֆրուկտոզն ու մի շարք այլ շաքարներ, ընդ որում վերջինների նկատմամբ համակարգի ընտրողականությունը որոշվում է  $E_{II}$  ու  $E_{III}$  սպիտակուցներով: Հետաքրքիր է այն, որ գլյուկոզի առկայության դեպքում այլ շաքարների, օրինակ՝ լակտոզի, կլանում բակտերիաների կողմից չի դիտվում:

### 3.6: Տիտոզ ու քաղանթների միաձուլում

Ուսումնասիրված տեղափոխման գործընթացներից զատ բջիջներում դիտվում է նաև հիմնականում խոշոր մոլեկուլների կլամման ու դուրս բերման մի առանձնահատուկ մեխանիզմ՝ *ցիտոզ*, որը տեղի է ունենում *քաղանթի չևի փոփոխման* հաշվին:

Ըստ տեղափոխման ուղղության, տարբերում են *էնդոցիտոզ*՝ նյութի կլամման դեպքում և *էկզոցիտոզ*՝ նյութի դուրս բերման ժամանակ: Դեռ ավելին, 1 մկմ-ից ավելի չափսեր ունեցող կամ պինդ մասնիկների կլամմունը կոչվում է *ֆագոցիտոզ*, իսկ փոքր կամ հեղուկ մասնիկներինը՝ *պինոցիտոզ*:

Ֆագոցիտոզը հայտնաբերվել է դեռևս 19-րդ դարում անվանի ռուս ֆիզիոլոգ և իմունաբան, Նոբելյան մրցանակակիր Ի.Ի. Մեչնիկովի կողմից: Այդ ճանապարհով լեյկոցիտների կողմից կլանվում են բակտերիաներ և պինդ մասնիկներ: Պինոցիտոզի ճանապարհով ամեռայի մեջ են թափանցում ամինաթթուներ ու սպիտակուցներ: Տիտոզի ձևով քաղանթով կարող են նաև տեղափոխվել, օրինակ, երկաթի իոնը՝ պարփակվելով տրանսֆերին տեղափոխիչ սպիտակուցով, կամ էլ քոլեստերինը՝ ցածր խտության լիպոպրոտեինների մասնակցությամբ:

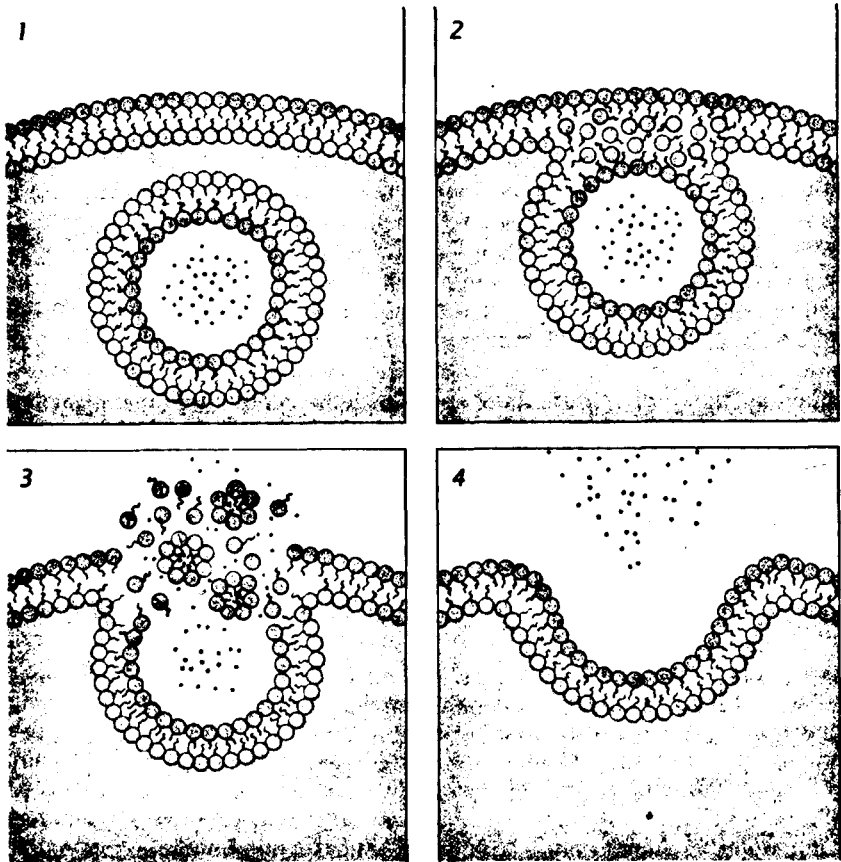
Տիտոզի ժամանակ նյութը կամ մասնիկն աղսորքովում են բջջաթաղանթի մակերևույթին, դա չի պահանջում էներգիայի ծախս: Էրիթրոցիտների քաղանթի այդպիսի հատվածներում հայտնաբերվում են մեծ քանակով գտնվող՝ այսպես կոչված «մաժորային» սպիտակուցներ, օրինակ՝ կլատրինը: Այս սպիտակուցն ունի 180 կԴա մոլեկուլային զանգված, այն կազմակերպված է ազրեգատների ձևով: Հաջորդ փուլում աղսորքացած քաղանթի հատվածը ներփքվում է դեպի ցիտոպլազմա, այդպիսի ներփքումներն անջատվում են քաղանթից ու առաջանում է քաղանթային բշտիկ: Այս վերջին փուլն արգելակվում է ցիտոխալազինի կողմից, հետևաբար այն կապված է միկրոֆիլամենտների հետ: Թաղանթային բշտիկի առաջացումը կախված է էներգիայի աղբյուրից. բայց պարզ չէ, թե ինչպես է այն օգտագործվում: Էնդոցիտոզային բշտիկներն անվանվում են էնդոսոմներ, վերջիններս այնուհետև կարող են միաձուլվել լիզոսոմների հետ: Նման ձևով է իրականանում նաև էկզոցիտոզը (մկ. 3.38), սակայն այն արգելակվում է նաև կոլիսիցինի կողմից, ու, հետևաբար, կապված է նաև միկրոխոլոլակների հետ:

Արտահանող բշտիկների փոխազդումը բջջաթաղանթի հետ, ինչպես նաև քաղանթների միաձուլումը, ընդհանրապես, պահանջում են  $Ca^{2+}$  իոններ, որոնք կապվում են միկրոֆիլամենտների ու միկրոխոլոլակների, մի շարք սպիտակուցների հետ: Ըստ երևույթին, այդպիսի փոխազդումն էական է ցիտոզի ժամանակ:

Տիտոզն ուղեկցվում է քաղանթի լիպիդային կազմի փոփոխումով: Ֆագոցիտոզի ժամանակ, օրինակ, դիտվում է լիզոլեցիտինի, իսկ էկզոցիտոզի ժամանակ՝ ֆոսֆատիդիլինոզիտի քանակի ավելացում: Այս երկու լիպիդների համար առանձնահատուկ է ջրում միցելների առաջացում, որից ենթադրվում է նրանց առկայությամբ քաղանթի լիպիդային երկշերտում ոչ շերտային՝ միցելային հատվածների առաջացում:

Տիտոզի ժամանակ, ինչպես նաև ձվաբջջի սպերմատոզոիդով բեղմնավորման դեպքում տեղի է ունենում *քաղանթների միաշուլում*: Վերջինս դիտվում է նաև բջջային ինժեներիայում արհեստական պայմաններում տարբեր բջիջների, օրինակ՝ հավի էրիթրոցիտի ու մկան ֆիբրոբլաստի, կամ Սենդայի վիրուսի ներ-

գործությամբ տարբեր էրիթրոցիտների միաձուլման ժամանակ: Բջջիջների հարկադիր միաձուլումը կիրառվում է քաղցկեղի հաղթահարման ընթացքում:



**Նկ. 3.38:** Էկզոցիտոզի փուլերը՝ արտահանող բջջիկի փոխազդումն (1-2) ու հետագա միաձուլումը (3-4) պլազմային թաղանթի հետ՝ նրա որոշակի հատվածներում, որի արդյունքում արտահանվող նյութը հայտնվում է բջջից դուրս միջավայրում: Ցիտոզի ժամանակ չի խախտվում թաղանթի ամբողջականությունը:

Ըստ 1975 թ-ին Լ. Լյուխի կողմից առաջարկված վարկածի, թաղանթների միաձուլումն ընթանում է նրանց լիպիդային հատվածներով, որում կարևորվում է ֆոսֆոլիպազ A-ի մասնակցությամբ լեցիտինից մեկ ճարպաթթվային պոչիկի պոկումն ու լիզոլեցիտինի առաջացումը: Դա, ինչպես արդեն նշվել է, բերում է **երկշերտ – միջել անցմանը** և այնուհետև **միջելներով փոխանակման արդյունքում թաղանթների միաշուլվում են**: Հնարավոր է, որ միաձուլումից առաջ թաղանթների հավող հատվածներում անջատվում են սպիտակուցներ, ջուր, «մերկանում է» լիպիդային երկշերտը: Թաղանթներն էլ պետք է ունենան համապատասխան լիպիդային կազմ, մակերևութային լիցքի արդյունավետ արժեք,

գտնվեն հեղուկ վիճակում: Բացահայտվել է երկվալենտ իոնների, մելիտին սպիտակուցի, ջերմաստիճանի բարձրացման նշանակությունը թաղանթների միաձուլման գործընթացում: Սակայն պարզ չէ բջջաթաղանթների արտաքին կառույցների, ածխաջրերի դերը: Հասկանալի չէ նաև, թե թաղանթների միաձուլման մակաժման կամ միաձուլումից հետո նրանց կայունացման ժամանակ է անհրաժեշտ արտաքին էներգիա:

## **Առաջադրանքներ ու խնդիրներ**

### **1. Լրացրե՛ք բաց թողնված բառերը հետևյալ պնդումներում.**

**Ա** Բջջի ու արտաքին միջավայրի միջև ստեղծվում և պահպանվում է նատրիումի ու կալիումի իոնների անհավասարաչափ բաշխում, ընդ որում, բջջում ---- իոնների քանակը գերազանցում է ---- իոններին:

**Բ** Թաղանթի թափանցելիությունը ---- և ---- նյութերի համար ավելի մեծ է քան ---- և ---- ներին:

**Գ** Թաղանթով մեկ մասնիկի տեղափոխումը որևէ տեղափոխիչ կողմից կոչվում է ----, իսկ երկու և ավելի տարբերությամբ մասնիկներինը ---- ու ----:

**Դ** Միտոքոնդրիոմների ներքին թաղանթով տեղափոխիչ կողմից ԱԵՖ-ի և ԱԿՖ-ի տեղափոխումն իրենից ներկայացնում է ----:

**Ե** Նյութերի անցումը բջջից ներս կարգավորվում է երկու հիմնական տեղափոխիչ գործընթացներով. --- տեղափոխմամբ, որը չի պահանջում էներգիայի ծախս, և --- տեղափոխմամբ, երբ լուծված նյութերը տեղափոխվում են թաղանթով նրանց կոնցենտրացիայի գրադիենտին հակառակ ուղղությամբ:

**Զ** Որոշ բակտերիաների արտաքին թաղանթում կան ծակոտիներ առաջացնող սպիտակուցներ, որոնք կոչվում են ----:

**Է** Թաղանթով նյութի կոնցենտրացիայի գրադիենտի և թաղանթային պոտենցիալի գումարը կազմում են այդ նյութի ---- գրադիենտը:

**Ը** Թաղանթով նյութերի կոնցենտրացիայի գրադիենտի հաշվին ընթացող լիցքավորված մասնիկների հոսքը կոչվում է ----, ի տարբերություն էլեկտրական դաշտի կիրառման դեպքում այդ նույն մասնիկների էլեկտրաֆորետիկ հոսքից:

**Թ** Թաղանթով լիցքավորված մասնիկների տեղափոխումը նկարագրող Ներնստի-Պլանկի էլեկտրադիֆուզիոն հավասարման լուծման համար թաղանթի էլեկտրաչեզոքության պայմանով պարզեցումը կատարել է ----, իսկ Գոլդմանը դիտարկել է ---- պայմանը:

**Ժ** Օսմոտը պասիվ տեղափոխման ---- ձևերից է:

**Ի** Թաղանթով ջրի մոլեկուլների տեղափոխումն ընթանում է ---- միջոցով ու լիպիդային երկշերտում ---- տեղաշարժման հաշվին:

**Լ** Թաղանթով տեղափոխվող նյութի տարբեր ուղղությամբ հոսքերի համար Ուսինգի հարբերության պահպանումը վկայում է նրա ---- տեղափոխման մասին:

**Մ** Շարժունակ իոնաֆորմերից են ---- և ----ը, իսկ գրամիցիդինի կողմից թաղանթով իոնների տեղափոխումը կատարվում է ---- առաջացման հաշվին:

**Ն** Նատրիումական անցքուղու յուրահատուկ արգելակիչ է ----, որն աստղափորայիններին պատկանող ճապոնական ձկան բույնն է:

**Կ** Թաղանթների թափանցելիությունը որոշակի իոնների նկատմամբ մեծացնող հիդրոֆոբ մոլեկուլներն անվանվում են ----: Այդ նյութերը լինում են երկու տեսակի՝ ---- ու ----, որոնցից առաջին տեսակին է պատկանում, օրինակ, վալիմոմիցինը:

**Վ** Թաղանթի վրա հանգստի պոտենցիալի գոյությունը առավելապես պայմանավորված է իոնական ---- աշխատանքով, իսկ գործողության պոտենցիալի առաջացումն իոնական ---- աշխատանքի արդյունք է:

**Պ** Առաջնային ակտիվ տեղափոխման դեպքում օգտագործվում է քիմիական կամ ---- էներգիան:



Ղ Ուարժահն արգելակում է ---- պոմպը, իսկ ---- պրոտոնայինը:

Ճ Կալոնդուլիձը կալցիում-կապող սպիտակուց է ու փոխազդում է ---- կալցիումական պոմպի հետ:

Մ Որոշ ածխաջրերի տեղափոխումը բակտերիաների բջջաթաղանթով զուգորդվում է այդ ընթացքում նրանց ֆոսֆորիլացման հետ, ընդ որում որպես մակրոէրգիկ ֆոսֆատի դոնոր օգտագործվում է ոչ թե ԱԵՖ-ը, այլ ֆոսֆոնեոլպիրովատը: Տեղափոխման այդպիսի տեսակը կոչվում է ----:

Ն Բջջիջները կլանում են մակրոնուդեկուլներ ու մասնիկներ՝ շրջապատելով նրանց պլազմային թաղանթի որոշակի տեղամասով, ներփքվելով դեպի բջիջ ու առաջացնելով բշտիկ. այդ գործընթացը կոչվում է ----:

## 2. Նշեք, թե պնդումներից որն է ճիշտ: Եթե պնդումը սխալ է, ապա բացատրեք՝ ինչու:

Ա Պլազմային թաղանթն անթափանցելի է լիցքավորված մյուսերի համար:

Բ Թաղանթով հասարակ դիֆուզիայի արագությունն համեմատական է տեղափոխվող մյուսի կոնցենտրացիան, իսկ միջնորդված դիֆուզիայինը, տեղափոխվող մյուսի կոնցենտրացիայից կախված, ունի հազցեման կինետիկա:

Գ Թաղանթով ջրի տեղափոխումն ընթանում է ծակոտիների միջոցով օսմոսային ճնշումների տարբերության հաշվին:

Դ Հակաբիոտիկներից շատերը բնական իոնաֆորներ են և օգտագործվում են տեղեկատվության (ինֆորմացիայի) միջբջջային փոխանցման համար:

Ե Իոնական անցքուղիների բացումը կարող է իրագործվել թաղանթի ապաբեռնացումից կամ քիմիական ազդակների հետ փոխազդումից:

Զ Իոնական անցքուղու ընտրողականությունը պայմանավորված է նրա խողովակի ու տեղափոխվող իոնի չափսերի համապատասխանությամբ:

Է Իոնական պոմպերի աշխատանքին առանձնահատուկ է կոոպերատիվությունը, երբ տեղափոխվող մյուսի կոնցենտրացիայից կախված փոխվում է նրանց ակտիվությունը:

Ը Իոններ կապող սպիտակուցները փոխազդում են իոնական պոմպերի հետ, մեծացնելով տեղափոխվող իոնի նկատմամբ պոմպի խնամակցությունը:

Թ Բակտերիաառողպսինի յուրաքանչյուր մուլեկուլում կա մեկ քրոմաֆորային խումբ, որը ռետինալն է:

Ճ Լույսն առաջ է բերում բակտերիաառողպսինի կոնֆորմացիոն ձևափոխում, որն ուղեկցվում է բջջից ջրածնի իոնների ելքով:

Կ Աղային բակտերիաների լուսապոմպը սինթեզում է ԱԵՖ ԱԿՖ-ից ու անօրգանական ֆոսֆատից, երբ  $H^+$  իոնները բջջից դուրս են մղվում:

Լ Քալիը և Գարալիանը հայտնաբերեցին մատրիում-կալիումական պոմպի դարձելիությունը, ցույց տալով այդ պոմպի կողմից ԱԵՖ-ի սինթեզը:

Ս Նատրիում-կալիումական պոմպը ապահովում է բջջի ներսում  $K^+$  իոնների բարձր կոնցենտրացիան, նրա ծավալի կարգավորումը, ինչպես նաև ածխաջրերի և ածխաթթուների կլանումը աղիքների ու երիկամների բջիջներում:

Վ Նատրիում-կալիումական պոմպի կոնֆորմացիոն ձևափոխումները նրա ֆոսֆորիլացման-ապաֆոսֆորիլացման ժամանակ գործի են դնում պոմպը:

Կ Հանգստի պոտենցիալն առաջանում է մատրիում-կալիումական պոմպի աշխատանքի շնորհիվ, որը բջջից դեպի դուրս է տեղափոխում զուամարային մեկ ավելցուկային դրական լիցք, որն ավելի բացասական է դարձնում բջջաթաղանթի ներքին մակերեսը:

Ը Սարկոպլազմային թաղանթների կալցիումական պոմպը, ֆոսֆորիլացվելով, ապահովում է  $Ca^{2+}$  իոնների ցածր ներբջջային կոնցենտրացիան:

Զ Բջջում կալցիում-կապող սպիտակուցներից է ֆոսֆոլամբանը. այն փոխազդում է պլազմային թաղանթի կալցիումական պոմպի հետ:

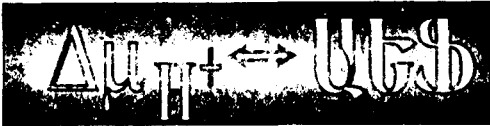
Դ Էկզոցիտոզի և էնդոցիտոզի ժամանակ տեղի է ունենում թաղանթների միաձուլում:

3. Նատրիում-կալիումական պոմպը թաղանթով հինգ իոնների տեղափոխման համար ծախսում է ԱԵՖ-ի միայն մեկ մուլեկուլի հիդրոլիզի ժամանակ անջատված էներգիան, ընդ որում՝ մատրիումի երեք իոններ դուրս են բերվում բջջից, իսկ կալիումի երկու իոններ տեղափոխվում դեպի բջիջ: Այս պոմպի աշխատանքի շնորհիվ  $Na^+$  իոնների ներբջջային կոնցենտրացիան պահպանվում է 15 մՄ-ի մակարդակի վրա, երբ արտաքին միջավայրում մույն իոնների կոն-

ցենտրացիան կազմում է 145 մՄ, իսկ  $K^+$  իոնների ներքջային կոնցենտրացիան՝ 140 մՄ-ի մակարդակի վրա, երբ արտաքինում դրանց կոնցենտրացիան 5 մՄ է: Հաշվե՞ք, թե ինչքան էներգիա է անհրաժեշտ նատրիում-կալիումական պոմպի աշխատանքի համար: Որոշե՞ք նաև, թե ինչքանով է արդյունավետ այդ պոմպի աշխատանքը: Հաշվի առե՞ք, որ ազատ էներգիայի փոփոխությունը ԱԵՖ-ի հիդրոլիզի ժամանակ ընդունեք հավասար 46 կՋ/մոլ, իսկ թաղանթային պոտենցիալը՝ -60 մՎ:

**4.** Կաղամարի աքսոնի հսկա չափսերի շնորհիվ միկրոէլեկտրոդների օգնությամբ արձանագրվեց թաղանթային պոտենցիալի մեծություն՝ -70 մՎ: Ծովաջրում տեղադրված աքսոնը գրգռելիս թաղանթային պոտենցիալի արժեքը ժամանակավորապես աճեց մինչև +40 մՎ: Հաշվե՞ք կաղամարի հսկա աքսոնի թաղանթային պոտենցիալի արժեքը հանգստի վիճակում՝ ենթադրելով, որ նա ստեղծվում է  $K^+$  կամ էլ  $Na^+$  իոնների հաշվին: Արդյունքներից ո՞րն է ավելի մոտ հանգստի պոտենցիալի չափված մեծությանը: Իսկ գործողության պոտենցիալի արժեքի՞ն: Ծովաջրում  $K^+$  իոնների կոնցենտրացիան 10 մՄ է,  $Na^+$  իոններինը՝ 430 մՄ, կաղամարի աքսոնի ներքում այդ իոնների կոնցենտրացիաները հավասար են համապատասխանաբար 345 մՄ-ի ու 65 մՄ-ի:

**5.** Փափկամարմնի ձվում սերմնահեղուկի ներգործումից արագորեն փոխվում է իոնների պարունակությունը, որը բերում է կորիզաթաղանթի պատռման, քրոմոսոմների կոնդենսացման, մեյոզի խթանման: Բջջի ներսում իոնների կոնցենտրացիաների փոփոխությունների ու նշված վերակառուցումների միջև կապի մասին վկայում են հետևյալ արդյունքները. 50 մՄ կալիումի քլորիդ պարունակող ծովաջրում փափկամարմնի ձվում դիտվում են նույն փոփոխությունները, ինչպես սերմնահեղուկի ներգործումից, սակայն  $Ca^{2+}$  իոնների բացակայությամբ կալիումի քլորիդի խթանիչ ազդեցությունը չի դիտվում: Ինչպե՞ս է կալիումի քլորիդի 50 մՄ-ոց լուծույթը ներգործում ձվի հանգստի պոտենցիալի վրա: Ինչպե՞ս պատկերացնել կալիումի քլորիդի խթանիչ ներգործությունը: Ի՞նչ կարող է տեղի ունենալ, եթե սովորական կամ  $Ca^{2+}$  իոնների բացակայությամբ ծովաջրում փափկամարմնի ձվերի կախույթին ավելացնել կալցիումական  $A23187$  խոնաֆորը: Ծովաջրում  $K^+$  իոնների կոնցենտրացիան 10 մՄ է, իսկ բջջի ներսում՝ 345 մՄ:

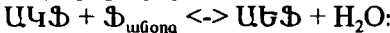


**Էներգիայի ձևափոխությունը կենսաբանական բաղաձևներում**

|  |            |
|--|------------|
| <b>4.1. Էներգիայի ձևափոխությունը կենսաբաղաձևներում:</b>  |            |
| <b>Էներգետիկական զուգորդման քեմիստիային տեսություն</b>   | <b>122</b> |
| Նատրիումական էներգետիկա  | 129        |
| <b>4.2. Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներ</b>  | <b>129</b> |
| Էլեկտրոնների տեղափոխիչներ թաղանթներում   | 129        |
| Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաների կազմակերպումը միտոքոնդրիումներում   | 132        |
| Էլեկտրոնների տեղափոխման առանձնահատկությունները բակտերիաներում և ֆոտոսինթեզի ժամանակ                          | 136        |
| Օքսիդավերականգնողական փոխարկումները էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում ու օքսիդավերականգնողական պոտենցիալներ | 138        |
| <b>4.3. ԱՄՖսինթեզի աշխատանքի մեխանիզմը</b>   | <b>141</b> |
| <b>4.4. Էներգետիկական զուգորդման այլընտրանքային վարկածներ</b>  | <b>143</b> |

**4.1: Էներգիայի ձևափոխումը կենսաբաղաձևներում: Էներգետիկական զուգորդման քեմիստիային տեսություն**

Չուգորդող թաղանթների հիմնական ֆունկցիան էներգիայի ձևափոխումն է, որն ավարտվում է ԱՄՖ-ի սինթեզով՝



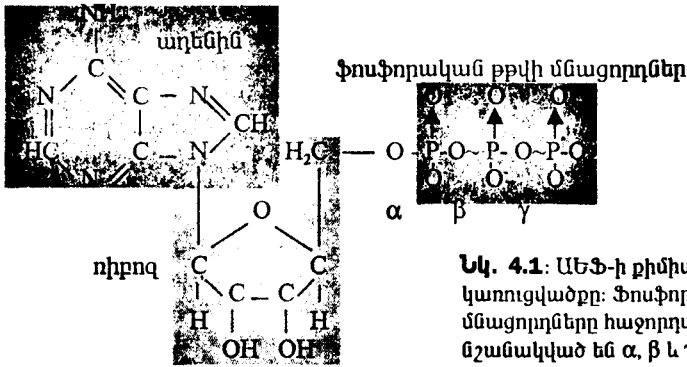
Արևի լուսային էներգիան բույսերում և որոշ բակտերիաներում կատարվող ֆոտոսինթեզի արդյունքում ձևափոխվում է քիմիականի, պահեստավորվելով ԱՄՖ-ի մոլեկուլում մակրոէրգիկ կապերի ձևով: Բույսերի կողմից ֆոտոսինթեզի արդյունքում արտագատված թթվածնի օգտագործմամբ բակտերիաներում և բույսերի ու կենդանիների միտոքոնդրիումներում տեղի է ունենում օրգանական նյութերի օքսիդացում, որի ժամանակ անջատված էներգիան ևս ձևափոխվում է ու պահեստավորվում ԱՄՖ-ի մոլեկուլում: Երկու կարևորագույն թաղանթային գործընթացների՝ օրգանական նյութերի օքսիդացման և ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման փոխգործումը բացահայտել են դեռևս 1930 թ-ին ռուս կենսաքիմիկոսներ Վ.Ա. Էմիելզարտը և Մ.Ն. Լյուբիմովան: Այն կոչվում է *օքսիդային ֆոսֆորիլացում* կամ, ավելի ընդհանուր, *էներգետիկական զուգորդում*:

Հարց է ծագում, թե *ինչու՞ քջջում ԱԵՖ-ը հանդիսանում է այն հիմնական քիմիական նյութը, որը պահեսպահվորում է էներգիա ու ծառայում որպես էներգիայի աղբյուր:*

Նախ նշենք, որ ԱԵՖ-ն առաջին անգամ բացահայտվել է կմախքային մկաններում Կ. Լոմանի կողմից ու արդեն իսկ 1929 թ-ին անջատվել Ս. Ֆիսկեի ու Յ. Սուրբառտուի կողմից: Նրա էներգետիկական դերն առաջարկվել է 1941 թ-ին Ֆ. Լիպմանի կողմից: Այնուհետև ԱԵՖ-ը սինթեզվել է լաբորատոր պայմաններում ու մանրամասն ուսումնասիրվել:

ԱԵՖ-ի կոնցենտրացիան բջջում 2-15 մՄ է: Այն փոխազդում է բազմաթիվ ալիտակուցների հետ, մասնակցում դրանց ֆոսֆորիլացմանը:

ԱԵՖ-ում հանդիպող ադենինը միջին հիմք է, որը կարող է ծառայել որպես էլեկտրոնների դոնոր և դրանց ակցեպտոր: Ադենինը կլանում է ուլտրամանուշակագույն ալիքներ, որսալով 42 կՋ/մոլ էներգիա: ԱԵՖ-ի կառուցվածքային բանաձևից (նկ. 4.1) երևում է, որ այն պարունակում է երեք ֆոսֆորական խումբ,



**Նկ. 4.1:** ԱԵՖ-ի քիմիական կառուցվածքը: Ֆոսֆորական թթվի մնացորդները հաջորդաբար նշանակված են  $\alpha$ ,  $\beta$  և  $\gamma$ -ով:

որոնք pH-ի 7,8 արժեքում կրում են 3,8 միավոր բացասական լիցք ու դրանց միջև գործում են վանման էլեկտրաստատիկ ուժեր:

Հիդրոլիզի ժամանակ եզրային ֆոսֆատային խմբի անջատումը բերում է բացասական լիցքավորված ԱԿՖ-ի և ֆոսֆորական թթվի մնացորդի առաջացման, որոնք միմյանցից վանվում են: *Այս գործընթացի ժամանակ բարձր արժեքով (33,6 կՋ/մոլ) պուրենցիալ էներգիայի (աղյուսակ թիվ 4.1) անջատումը պայմանավորված է ինչպես ԱԵՖ-ի մոլեկուլի կառուցվածքով նրանում*

Աղյուսակ թիվ 4.1  
**Բջջում մի քանի ֆոսֆատների հիդրոլիզի ժամանակ ազատ էներգիայի փոփոխությունը**

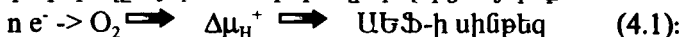
| Ֆոսֆատ             | $\Delta G_0$ (կՋ/մոլ) |
|--------------------|-----------------------|
| ֆոսֆոենոլպիրուվատ  | -68.1                 |
| կրեատինֆոսֆատ      | -47.4                 |
| պիրոֆոսֆատ         | -36.8                 |
| ԱԵՖ                | -33.6                 |
| գլյուկոզա-1-ֆոսֆատ | -20.3                 |
| գլյուկոզա-6-ֆոսֆատ | -15.2                 |

**բացասական լիցքերի առկայությամբ (նկ. 4.1), այնպես էլ հիդրոլիզի վերջնականություններով, որոնցում էլեկտրոնների մի մասը գտնվում է էներգիայի ցածր արժեքներով բնորոշվող կոնֆիգուրացիաներում:**

Բացի ԱԵՖ-ից, բջջում որպես էներգիայի աղբյուր կարող են ծառայել նաև այլ նուկլեոտիդերեքֆոսֆատներ՝ գուանոզիներեքֆոսֆատը (ԳԵՖ), ուրիդիներեքֆոսֆատը (ՈՒԵՖ), ինչպես նաև ֆոսֆոնեոլպիրովատը, կրեատինֆոսֆատը կամ ֆոսֆոկրեատինը, պոլի-, պիրո- և այլ ֆոսֆատները (աղյուսակ թիվ 4.1): ԳԵՖ-ն, օրինակ, էներգիայով է ապահովում ռիբոսոմների աշխատանքը, այն սինթեզվում է ԳԿՖ-ին ԱԵՖ-ից ֆոսֆատային խմբի փոխադրման հաշվին նուկլեոզիդկրկնակիֆոսֆատկինազի մասնակցությամբ՝ ԱԵՖ + ԳԿՖ  $\leftrightarrow$  ԱԿՖ + ԳԵՖ:

Էներգետիկական գույճորդման մեխանիզմը մինչև վերջ բացահայտված չէ: Այդ մեխանիզմի մասին առաջին ենթադրությունը կայանում էր միջամկյալ մակրոէրգիկ կապով միացությունների գոյության մեջ, որոնց միջոցով գույճորդվում են օքսիդացման և ֆոսֆորիլացման գործընթացները: Սակայն նման միացություններ չհայտնաբերելով, առաջարկվեցին այլ վարկածներ, որոնցից ամենաէականն այն **քննիօսմանսային սկզբունքն** է, որը դեռևս 1961 թ-ին առաջարկվել է անգլիացի կենսաֆիզիկոս ու կենսաքիմիկոս Պիտեր Միտչելի կողմից ու զարգանալով վերածվել տեսության: Այս տեսության նկատմամբ հետաքրքրությունը չափազանց մեծ է, քանի որ, հասկանալի է, խոսքը գնում է կյանքի համար առավել էական գործընթացի՝ ԱԵՖ-ի սինթեզի մասին: (Նշենք, որ 17 տարի հետո Միտչելն արժանացել է Նոբելյան մրցանակի): Ո՞րն է այդ տեսության էությունը:

Ենթադրվում է, որ **շնչառության ժամանակ նյութերի օքսիդացման (քթվածնի կամ այլ ակցեպտորի վրա էլեկտրոնների տեղափոխման) ու ԱԵՖ-ի սինթեզի (ԱԿՖ-ից ու ֆոսֆորական քթվից) գույճորդումն իրագործվում է մի նոր էներգետիկական միջնորդի՝ քաղանքի երկու կողմերի միջև պրոպոնների էլեկտրաքիմիական պոպենցիալների տարբերության ( $\Delta\mu_H^+$ ), կամ պրոպոնային գրադիենտի հաշվին:** Նյութերի օքսիդացումն ընթանում է քաղանքի լայնքով  $H^+$  իոնների տեղափոխմամբ, որի արդյունքում առաջացող  $\Delta\mu_H^+$ -ը գործի է դնում ԱԵՖ-ի սինթեզը  $F_0F_1$ -ԱԵՖսինթազի կողմից: Այսինքն՝



Այս պատկերում  $\Delta\mu_H^+$ -ը փաստորեն հանդես է գալիս որպես ԱԵՖ-ի սինթեզի համար անմիջական աղբյուր ու **ԱԵՖ-ի սինթեզն իրենից ներկայացնում է ուղղորդված գործընթաց:** Նույնպիսի պատկերացում տարածվեց նաև ֆոտոսինթեզի ժամանակ ԱԵՖ-ի սինթեզի համար:

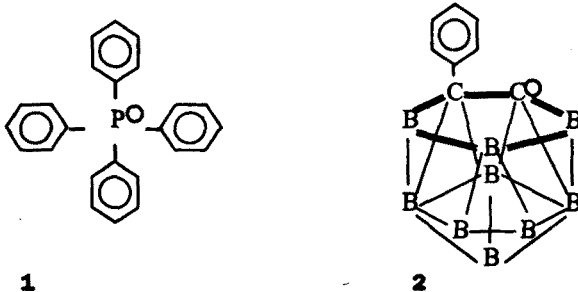
Պարզենք, թե ինչի՞ վրա է հիմնված այդ տեսությունը, որո՞նք են նրա կանխադրույթները՝ պոստուլատները:

- Ընդունվում է, որ **գույճորդող քաղանքն ամբողջական է: Այն անբախանցելի է ջրածնի, ինչպես նաև կալիումի, հիդրօքսիլի, քլորի իոնների համար:** Այս պոստուլատը շատ էական է  $\Delta\mu_H^+$ -ի առաջացման համար:
- **Թաղանքով էլեկտրոնների փոխադրումը գույճորդվում է  $H^+$  իոնների տեղափոխման հետ:** Պարզ է, որ այս դեպքում առաջանում է  $\Delta\mu_H^+$ :
- **Նյութերի օքսիդացման ժամանակ ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացումն արգելակվում է փեղեքիչներով: Վերջիններս  $H^+$ -ի համար քաղանքի քափանցելիությունը կարող են մեծացնող միացություններ են, որոնցից են հենց պրոպոնա-**

**Ֆորմերը:** Այս պոստուլատը նշում է  $\Delta\mu_H^+$ -ի միջնորդող դերն ԱԵՖ-ի սինթեզում:

Անցած տարիների փորձարարական հետազոտություններն ուղղվել են միտոքոնդրիումներում, քլորոպլաստներում և բակտերիաներում շնչառության կամ ֆոտոսինթեզի ժամանակ  $\Delta\mu_H^+$ -ի առաջացման ու այդ աղբյուրի հաշվին ԱԵՖ-ի սինթեզի ապացուցմանը:

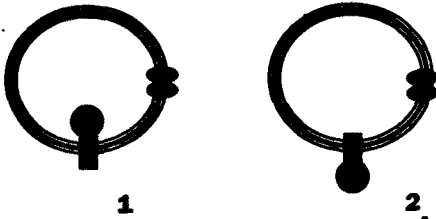
Նշվածներից առաջինի ապացուցման համար նախ մշակվեց մեթոդ, որը հնարավորություն տվեց որոշել  $\Delta\mu_H^+$ -ի արժեքը. վերջինս, ըստ (3.16) բանաձևի, իրենից ներկայացնում է երկու մեծությունների՝  $\Delta\Phi$ -ի և  $\Delta pH$ -ի գումար: Նոր մեթոդի մշակումը թելադրված էր նրանով, որ զուգորդող թաղանթային կառույցները շատ փոքր են ու ունեն բավականին մեծ դիմադրություն, որոնք սահմանափակում են միկրոէլեկտրոդների կիրառումը: Բացի դրանից, կա նաև մի այլ տեսակի դժվարություն, պայմանավորված միտոքոնդրիումների, քլորոպլաստների ու բակտերիաների թաղանթներում տարբեր իոնների տեղափոխման բազմաբնույթ համակարգերի առկայությամբ, որոնց մանրամասների դիտարկումից խուսափելով կատարվում են որոշ պարզեցումներ: Եվ այսպես, առաջնորդվելով նրանով, որ թաղանթային պոտենցիալը դա թաղանթի մեկ մակերևույթից մյուսը միավոր լիցքի տեղափոխման աշխատանքն է, Պ. Միտչելի, Վ.Պ. Սկուլաչյովի, Ե.Ա. Լիբերմանի և ուրիշների կողմից կիրառվեցին *լիցքակիր ճարպալուծ մասնիկներ, որոնք կարող են քափանցել թաղանթով, չեն մասնակցում ներքոջային նյութափոխանակությանը և բաշխվում են թաղանթային պոտենցիալի ուղղվածությանն ու արժեքին համաչափ:* Այդպիսի «քափանցող» իոններից են տետրաֆենիլֆոսֆոնիումի ( $S\Phi_3^+$ ) (նկ. 4.2), *N,N*-դիֆենիլ-*N,N*-դիմեթիլամոնիումի կատիոնները, ֆենիլդիկարբատոնդեկարբոտանի ( $\Phi_2C_2^+$ ) (նկ. 4.2), տետրաֆենիլբորատի անիոնները: Հաղթահարվեց դժվարություն, կապված թաղանթի մակերևույթին այդ իոնների աղսորդցիայի հետ:



**Նկ. 4.2:** Տետրաֆենիլֆոսֆոնիումի կատիոնի (1) ու ֆենիլդիկարբատոն-դեկարբոտանի անիոնի (2) քիմիական կառուցվածքը:

Թափանցող իոնների օգնությամբ ցույց տրվեց, որ բակտերիաներում, միտոքոնդրիումներում կամ քլորոպլաստներում շնչառության խթանման դեպքում կամ լույսի ներգործումից կատիոնները և անիոնները տեղաշարժվում են տարբեր, հակառակ ուղղություններով, ընդ որում, թաղանթի դիրքավորման փոփոխությունը թաղանթային բշտիկներում (բնականոն ու շրջված, նկ. 4.3) փոխում է

իոնական հոսքերի ուղղությունը, իսկ Ներնստի (3.4) հավասարմամբ որոշվող  $\Delta\phi$ -ի արժեքը կազմում է -100-160 մՎ:



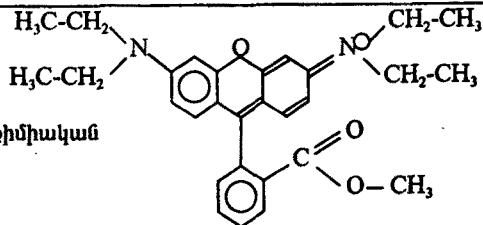
1

2

**Նկ. 4.3:** Բնականոն (1) և շրջված (2) ենթամիտոքոնոդրիումային բշտիկներ: Շրջվածը կարող է ստացվել միտոքոնոդրիումը գերծայնով մշակելիս:

Թաղանթային պոտենցիալն արձանագրվեց նաև *լուսածուրվող (ֆլյուորեսցենսային) լիցքակիր զոնդների* օգնությամբ, որոնցից է մեթիլոդամինը (Նկ. 4.4):  $\Delta\phi$ -ի առաջացումը և նրա մեծությունը հաստատվեցին ավանդական մեթոդի՝ *միկրոէլեկտրոդների* օգնությամբ չափումներով, որոնք կիրառվեցին մուտագենեզի ճանապարհով ստացված աղիքային ցուպիկի հսկա բջիջների, ինչպես նաև էուկարիոտիկ ջրիմուռների հսկա քլորոպլաստների համար:

**Նկ. 4.4:** Մեթիլոդամինի քիմիական կառուցվածքը:

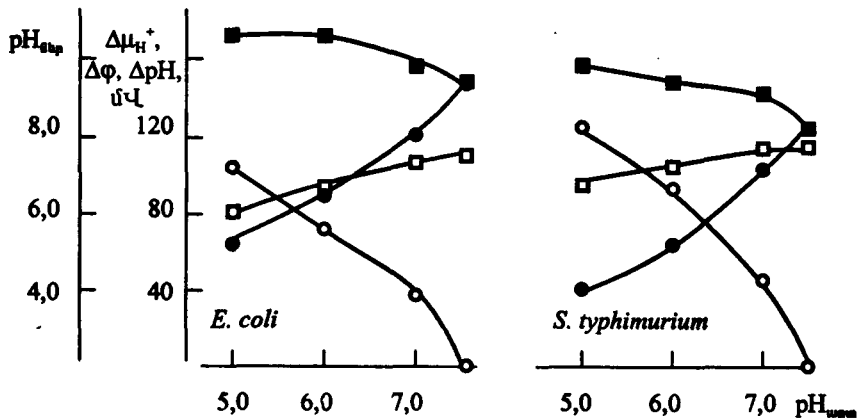
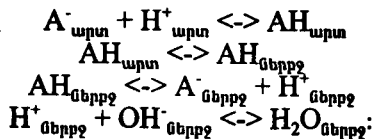


Բակտերիաներում դիտվեց  $\Delta\phi$ -ի մեծացում նաև անաերոբ պայմաններում միջավայրում գլյուկոզի ներմուծումից: Իսկ  $\Delta\phi$ -ի անկում արձանագրվեց շնչառության արգելակիչների, օրինակ՝ ոտտենոնի, կամ էլ անաերոբ (անօդակյաց) պայմաններում *ԴՅԿԴ*-ի օգտագործման դեպքում:

Քլորոպլաստների քիլակոիդներում քլորոֆիլների և կարոտինոիդների, ինչպես նաև քրոմատոֆորներում կարոտինոիդների սպեկտրալ հատկությունների փոփոխությունների գրանցման միջոցով ևս չափվեց թաղանթային պոտենցիալի փոփոխությունը՝ լույսի ներգործումից:

Որոշվեց  $\Delta pH$ -ի արժեքը զուգորդող թաղանթներում: Այս դեպքում օգտագործվեցին *ճարպալուծ բույլ բրուններ, որոնք կարող են բափանցել թաղանթով (չեզոք, պրոտոնացված չեզ), չմասնակցել ներբջջային նյութափոխանակույթ*

**յանն ու բաշխվել բաղանդի երկու կողմերի միջև pH-ի փոփոխության համա-  
չայն՝**



**Սկ. 4.5:**  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի (■) ու նրա երկու բաղադրամասերի  $\Delta\phi$ -ի (●) ու  $\Delta pH$ -ի (○), ինչպես նաև ներքջային pH-ի ( $pH_{ներ}$ ) արժեքների կախվածությունը միջավայրի pH-ից ( $pH_{արտ}$ ) անաերոբ պայմաններում անցված տարբեր բակտերիաների՝ *Escherichia coli*-ի ու *Salmonella typhimurium*-ի համար (ըստ Ա.Թռչունյանի և ուրիշների, 1987):

Այսպիսիներից են քացախական, բենզոլական, սալիցիլային (հիդրօքսի-բենզոլական) թթուները: Նման ձևով  $\Delta pH$ -ի որոշման համար կարող են օգտագործվել նաև թույլ հիմքեր, օրինակ՝ մեթիլամինը, երբ թաղանթով թափանցում է չեզոք, ոչ պրոտոնացված ձևը: Տույց տրվեց, որ շնչառության խթանման դեպքում կամ լույսի ներգործումից առաջանում է  $\Delta pH$ , որի մեծությունը հասնում է 1-2-ի:

$\Delta pH$ -ը հաստատվեց  $H^+$  իոնների դեպի բջիջ ուղղված հոսքերի չափումներով: Կիրառվեցին նաև pH-ի փոփոխության այլ ցուցիչներ (ինդիկատորներ), այդ թվում լուսածորվող զոնդեր:

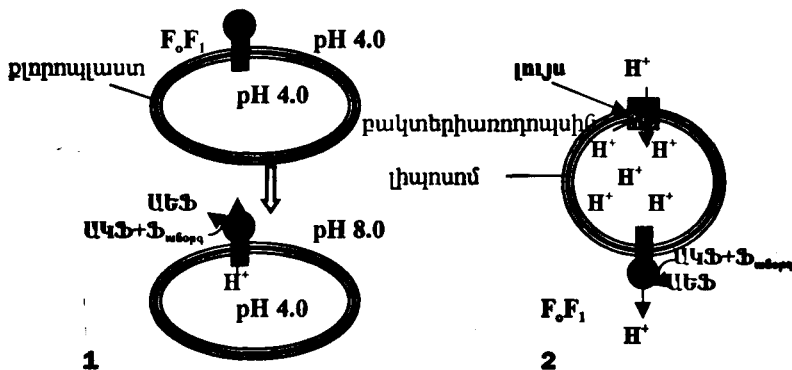
Պարզ է, որ  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի երկու բաղադրամասերի (տես (3.16) հավասարումը) արժեքները կախված են միջավայրի pH-ից, սակայն գումարային մեծությունը սովորաբար -160-200 մՎ է ու չի գերազանցում -250 մՎ-ը (Տկ. 4.5): Դա շնչառության կամ ֆոտոսինթեզի ժամանակ թաղանթով  $H^+$  իոնների տեղափոխման արդյունք է, որը ենթադրում էր Միտչելի տեսությունը:

Քենիսոմոսային տեսության փորձարարական ապացուցման գործում կարևոր էր նաև ԱԵՖ-ի սինթեզը  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի հաշվին: ԱԵՖ-ի քանակի մեծացումը ցույց տալու համար որոշվել են ԱԵՖ-ի, ԱԿՖ-ի ու ֆոսֆորական թթվի մնացորդի քանակները, որոնք միասին ներկայացվում են բջիջի **էներգետիկական լիցքի** արտահայտությամբ՝

$$([\text{ԱԵՖ}] + 1/2 [\text{ԱԿՖ}]) / ([\text{ԱԵՖ}] + [\text{ԱԿՖ}] + [\text{ԱՍՖ}]):$$



Այս հասկացությունը ներմուծել է Դ. Ատկինսոնը. փոփոխվելով Օ-ից մինչև 1 արժեքները, այն իրենից ներկայացնում է էներգիայով բջջի լիցքավորվածությունը: Այսպես, *ցույց փոփոց բջջի էներգետիկական լիցքի մեծացումն ինչպես շնչառության խթանման, այնպես էլ քաղանթի վրա  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի արհեստականորեն ստեղծման դեպքում, ընդ որում  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի երկու քաղաղրամասերը՝ քե քաղանթային պոպուլացիայը, և քե pH-ի գրադիենտը հավասարապես «շարժում» են ԱԵՖ-ի սինթեզը:*



**Նկ. 4.6:**  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի հաշվին ԱԵՖ-ի սինթեզը բլորոպլաստներում (1) ու բակտերիառոտոպսիմ ու  $F_0F_1$ -ԱԵՖ-սինթեզ պարունակող լիպոսոմներում (2) (տես տեքստը):

Ինչպես ցույց տվեց Ա. Յագենդորֆը, բլորոպլաստների պահպանումը բույլ բթունքում (pH=4) ու այնուհետև արագ տեղափոխումը խիտ բուֆերային լուծույթ (pH=8) բերում է նրանց քաղանթի վրա pH-ի գրադիենտի ստեղծմանը. այդ պայմաններում դիտվում է ԱԵՖ-ի սինթեզ (Նկ. 4.6): Նմանապես ԱԵՖ-ի սինթեզ արձանագրվեց Է. Ռեկերի կողմից միտոքոնդրիումներից անջատված ցիտոքրոմօքսիդազ ու  $F_0F_1$ -ԱԵՖ-սինթեզ պարունակող լիպիդային բշտիկներում: Նույն արդյունքը ստացվեց Յ. Կազավայի կողմից ցիտոքրոմօքսիդազի փոխարեն բակտերիաներից անջատված բակտերիառոտոպսիմի հետ (Նկ. 4.6):

ԱԵՖ-ի սինթեզն ընթանում է  $F_0F_1$ -ԱԵՖ-սինթեզի կողմից ու արգելակվում ԴՅԿԴ-ի միջոցով: Դեռ ավելին, ԱԵՖ-ի սինթեզն արգելակվում է  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի ցրման դեպքում, որն իրագործվում է փեղեքիչների, օրինակ դինիտրոֆենոլի օգնությամբ: Ա. Լենինգերի, Վ.Պ. Սկուպչյովի ու Ե.Ա. Լիբերմանի կողմից ցույց է տրվել, որ փեղեքիչները նվազեցնում են քաղանթների օժանկան դիմադրությունը, որը հետևում է  $H^+$  իոնների համար քաղանթի քափանցելիության մեծացմանը: Միանշանակ պարզ է, որ եթե փեղեքիչները մեծացնում են քաղանթի քափանցելիությունը  $H^+$ -ի համար, ապա ԱԵՖ-ի սինթեզ տեղի չի ունենում:

Նման դեպքում անջատված էներգիան ցրվում է ջերմության ձևով: Այս երևույթն օգտագործվում է որոշ օրգանիզմների կողմից տարբեր վիճակներում: Օրինակ, տաքարծյուն կենդանիների գորշ ճարպային հյուսվածքի բջիջների միտոքոնդրիումների ներքին քաղանթն ունի  $H^+$  իոնների համար քափանցելի ծակոտիներ, որոնք առաջանում են թերմոգենին սպիտակուցի մասնակցությամբ: Վերջինս ունի 33,2 կԴա մոլեկուլային զանգված ու իր ամինաթթվային հաջորդականությամբ մոտ է այլ բջիջների միտոքոնդրիումների ԱԵՖ/ԱԿՖ փոխանակչին: Նման պրոտոնաֆորային սպիտակուցի առկայության պատճառով

ԱԵՖ-ի սինթեզ տեղի չի ունենում և օքսիդացման ընթացքում անջատված էներգիան ձևափոխվում է ջերմության: Այդ հյուսվածքը զարգացած է մազածածկույթից զուրկ ձագերի և ծնեռային քուն մտնող կենդանիների, ինչպես նաև նորածին երեխաների մոտ: Այն ընդունակ է անջատելու մինչև 400 Վտ ջերմություն մեկ կգ զանգվածի հաշվարկով, որը հարյուր անգամ շատ է մյուս հյուսվածքների ջերմածին ունակությունից: Նույն ձևով ջերմության անջատում դիտվում է արևելյան կաղամբի, որոշ շուշանագիների ու այլ բույսերի ծաղիկներում:

Միտոչելի տեսությամբ բացատրվեցին նաև միտոքոնդրիումներում շնչառության ժամանակ միջավայրի թթվեցման կամ դետերգենտների առկայությամբ օքսիդային ֆոսֆորիլացման արգելակման և այլ փորձարարական փաստեր:

Եթե ԱԵՖ-ի սինթեզի համար անհրաժեշտ է  $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ , ապա կարելի է հաշվարկել  $\text{F}_0\text{F}_1$ -ով անցնող  $\text{H}^+$  իոնների քանակը սինթեզվող ԱԵՖ-ի մեկ մոլեկուլի համար՝ բխող  $\Delta G_{\text{ԱԵՖ}}$ .  $\text{F} / \Delta\mu_{\text{H}^+}$  հարաբերությունից ( $\Delta G_{\text{ԱԵՖ}} = \Delta G_0 + R T \ln \{[\text{ԱԿՖ}] [\text{Ֆ}_{\text{ածօրգ}}] \cdot [\text{H}^+] / [\text{ԱԵՖ}] \cdot [\text{H}_2\text{O}]\}$ ): Փորձնական արժեքները տատանվում են 2-ից մինչև 3-ն ու ավելի, սակայն ամենահավանականը 3-ն է: Բակտերիաներում, որտեղ պայմաններից կախված  $\text{F}_0\text{F}_1$ -ն աշխատում է որպես սինթազ կամ հիդրոլազ, ԱԵՖ-ի մեկ մոլեկուլի հաշվարկով տեղափոխվող  $\text{H}^+$  իոնների թիվը կարող է հավասարվել 3-ի կամ 2-ի համապատասխանաբար:

**Նատրիումական էներգետիկա:** Միտոչելի տեսության փորձարարական ապացույցների որոնման ճանապարհին կատարվեցին հետաքրքիր հայտնագործություններ, որոնք հիմնավորեցին բակտերիաներում *պրոպրոնային էներգետիկայի* հետ միասին կամ էլ նրա փոխարեն *նապրիումականի* առկայությունը: 1977 թ-ին ճապոնացի կենսաէներգետիկ Ս. Ունեմոտոն նկարագրեց ծովային ու աղասեր բակտերիաներում ՆԱՂ- $\text{H}$ -օքսիդազի ակտիվացում  $\text{Na}^+$  իոնների կողմից: 1980 թ-ին Պ. Դիմրոտը հաղորդեց բակտերիաներից մեկում՝ *Klebsiella aerogenes*-ում  $\text{Na}^+$  իոնների էլեկտրաքիմիական գրադիենտի՝  $\Delta\mu_{\text{Na}^+}$ -ի առաջնային ստեղծման մասին: Ստրեպտոկոկերում բացահայտվեց *նապրիումական ԱԵՖ-ազ*: Տարիներ անց Հ. Կոբայաշին հիմնային միջավայրում դիտեց աղիքային ցուպիկի ան՝ պրոտոնաֆորների առկայությամբ, որը հաստատվեց նաև ուրիշ բակտերիաների համար: Վերջերս նույն միջավայրում Վ.Պ. Սկոպաչովը ցույց տվեց էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի աշխատանքի ժամանակ ու  $\text{F}_0\text{F}_1$ -ԱԵՖ սինթազով  $\text{Na}^+$  իոնների տեղափոխումը:

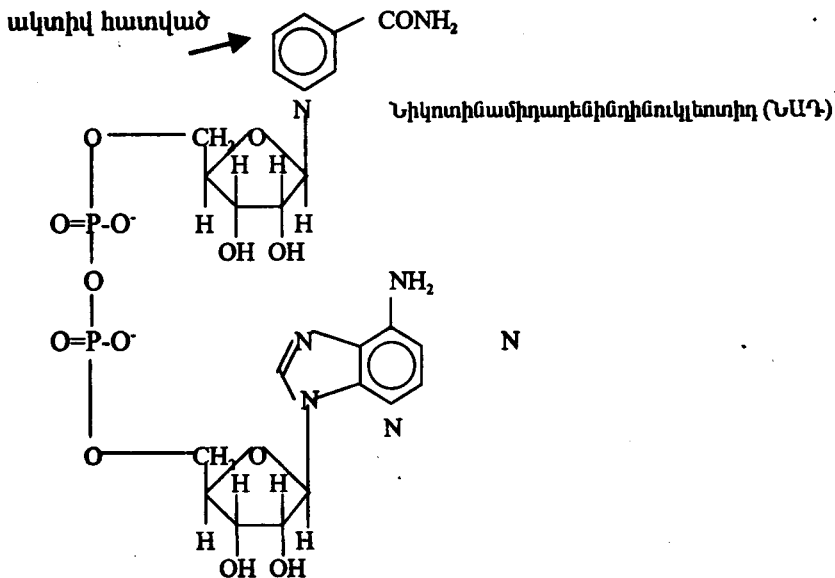
*Նապրիումական պոպենցիայի միջնորդող դերը էներգետիկական զուգորդման գործընթացում ունի որոշակի առավելություններ: Թաղանթների լիպիդային երկշերտի հաղորդականությունը  $\text{Na}^+$  իոնների համար ավելի ցածր է, քան  $\text{H}^+$  իոնների համար, ուստի բջիջներին ավելի հեշտ է պահպանել նապրիումական գրադիենտը՝ քաղանթի երկու կողմերի միջև: Ներբջջային շաքիներենտներ ավելի քիչ զգայուն են  $\text{Na}^+$  իոնների նկատմամբ,  $\text{H}^+$  իոնների հետ համեմատ: Վերջապես, նապրիումական էներգետիկայի հաշվին բջիջները դառնում են կայուն  $\text{H}^+$  իոնների ցածր կոնցենտրացիա ունեցող հիմնային միջավայրում:*

## 4.2: Էլեկտրոնների տեղափոխման շրջաներ

**Էլեկտրոնների տեղափոխիչները թաղանթներում:** Միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում էլեկտրոնների տեղափոխման կամ շնչառական շրջաները կազմված են բազմաթիվ թաղադրամասերից, որոնցից մեծ մասը սպիտակուցներ են: Օրինակ՝ ցուլի սրտամկանի միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի էլեկտրոնների տեղափոխման շրջան ընդգրկում է 80 սպիտակուցներ՝ կազմելով թաղանթի սպիտակուցների 25 %-ը:

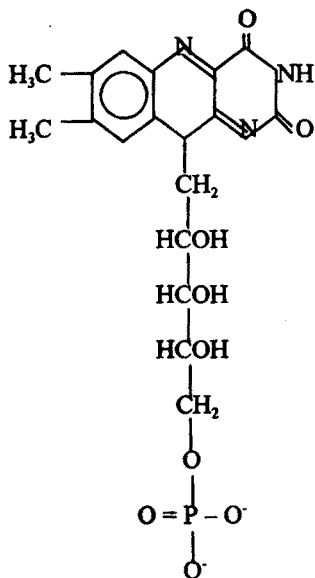
Թաղանթների էլեկտրոններ տեղափոխող սպիտակուցները հիմնականում խմբավորվում են երեք խմբերում՝ *պիրիդինային սպիտակուցներ, ֆլավինային սպիտակուցներ, ցիտոքրոմներ*: Վերջերս առանձնացվում են նաև *երկաթածմբային սպիտակուցները*:

Պիրիդինային դեհիդրոգենազները կատալիզում են նիկոտինամիդադե-նինկրկնակինուկլեոտիդի (նիկոտինամիդադեհիդրոնիկլեոտիդ, ՆԱԴ<sup>+</sup>) կամ նիկոտինամիդադեհիդրոնիկլեոտիլֆոսֆատի (ՆԱԴՖ<sup>+</sup>) օքսիդացված ձևերի վերականգնումը, որը տեղի է ունենում նշված նուկլեոտիդներին օրգանական



սուրստրատից հիդրիդ իոնի (:H<sup>-</sup>) միացմամբ՝ երկվալենտ մետաղներից պղնձի իոնների ներկայությամբ: Ֆլավին պարունակող սպիտակուցները՝ ֆլավինից կախված դեհիդրոգենազներն իրականացնում են օրգանական սուրստրատից դեպի էլեկտրոնների տեղափոխիչ մեկ կամ երկու էլեկտրոնի տեղափոխում ջրածնի ատոմի կազմում, որպես կոֆերմենտ օգտագործելով B<sub>2</sub> վիտամինի ածանցյալը: Այդպիսի ֆերմենտների օրինակներ են համապատասխանաբար ՆԱԴ-H- և սուլցինատ-դեհիդրոգենազները:

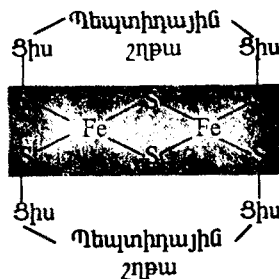
Պիրիդինային ու ֆլավինային դեհիդրոգենազների հետ փոխազդող կոֆերմենտների օքսիդացված ու վերականգնված ձևերը տարբերակվում են նրանց կողմից լույսի կլանման սպեկտրերով: Այսպես, ի տարբերություն ՆԱԴ<sup>+</sup>-ի լույսի ալիքի 260 նմ-ի երկարության կլանման տիրույթի, ՆԱԴ-H-ն ունի կլանման նոր երկրորդ տիրույթ՝ լույսի ալիքի 340 նմ-ի երկարության դեպքում: Ի տարբերություն ֆլավինմենկնուկլեոտիդի (ՖՄՆ) վերականգնված ձևի, օքսիդացված ձևը կլանում է նաև լույսի ալիքի 370 նմ-ի երկարության տիրույթում:



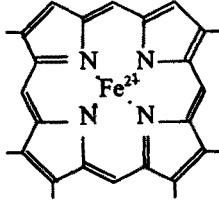
Ֆլավինմենկնուկլեոտիդ (ՖՄՆ)

Պիրիդինային ու ֆլավինային սպիտակուցների հետ փոխազդում են երկաթածծմբային սպիտակուցները, որոնք պարունակում են ոչ հեմային երկաթ և ծծումբ: Վերջիններս կարող են միմյանց հետ կապվել կոորդինացիոն կապերով կամ կամրջակների միջոցով (նկ. 4.6): Երկաթի ատոմները կապված են մի կողմից պոլիպեպտիդային շղթայում ցիստեինի մնացորդի ծծմբի, իսկ մյուսից՝ սուլֆիդային ծծմբի հետ (նկ. 4.6): Այս վերջին ծծումբը հեշտությամբ անջատվում է: (2Fe + 2S)-կենտրոնները տեղափոխում են մեկ էլեկտրոն:

Նկ. 4.6: Երկաթածծմբային սպիտակուցների (2Fe + 2S)-կենտրոնները:

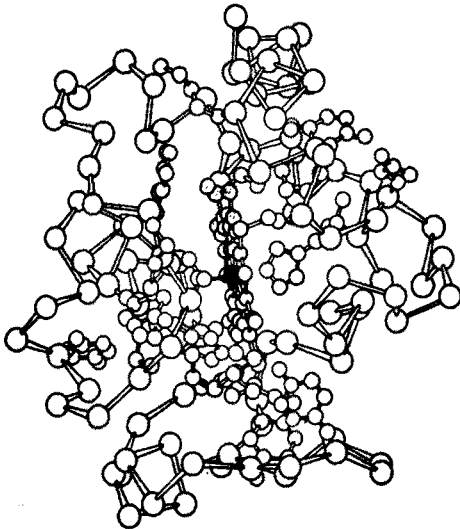


գունավորում: Ըստ կլանման սպեկտրում առավելագույն ալիքի երկարության տիրույթի, որը կոչվում է  $\alpha$ -տիրույթ, տարբերում են a, b, c եւ այլ ցիտոքրոմներ: Նշվում է նաեւ ալիքի այն երկարությունը, որում հենց դիտվում է  $\alpha$ -տիրույթը: Ցիտոքրոմ b-ն, օրինակ, ունի 45 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ու 437 ամինաթթվային մնացորդներից կազմված սպիտակուց է:



**Նկ. 4.7:** Հեմի, կամ երկաթապորֆիրի-  
նի մեծ օղակը:

Նրա պոլիպեպտիդային շղթայում տարբերում են  $\alpha$  պարուրածե 8 հատվածներ, որոնք ընկղմվում են թաղանթի հիդրոֆոր մասը, ու արտաթաղանթային հատված, որում գտնվում են սուբստրատների, ինչպես նաեւ տարբեր արգելակիչների կապման կենտրոններ: Ցիտոքրոմ c-ն ունի 12,5 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված, կազմված է 104 ամինաթթվային մնացորդներ պարունակող մեկ պոլիպեպտիդային շղթայից (տարբեր բույսերում եւ կենդանիներում այդ շղթան կարող է պարունակել 107 կամ 111 ամինաթթվային մնացորդներ): Նրա մոլեկուլում հենը կովալենտ կապերով կապվում է ցիստեինային մնացորդների

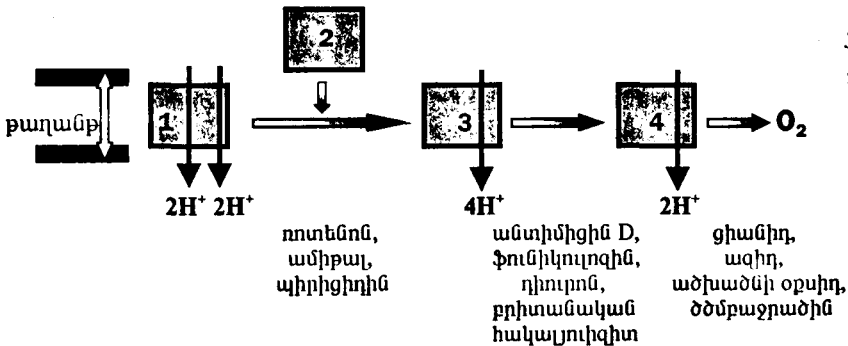


**Նկ. 4.8:** Ցիտոքրոմ c-ի կառուցվածքի  
մոդելը (տես տեքստը):

հետ, հեմի հարթությունը դիրքավորված է հիդրոֆոր հատվածում (նկ. 4.8): Հեմի ազոտի ատոմների հետ երկաթն առաջացնում է 4 կոորդինացիոն կապեր (նկ. 4.7), իսկ 5-րդ և 6-րդ կապերն առաջանում են հիստիդինի ազոտի ու մեթիոնինի ծծմբի հետ: Ցիտոքրոմներով տեղափոխվում են էլեկտրոններ, երբ հեմի երկաթի ատոմն ենթարկվում է օքսիդացման ու վերականգման՝  $Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+} + e^-$ . ջրածնի ատոմների տեղափոխումն չի կատարվում:

**Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաների կազմակերպումը միտոքոնդրիումներում:** Ինչպես պարզվել է ռենտգենակառուցվածքային վերլուծության, լուսածուրվող զոնդերի կիրառման ու մի շարք այլ մեթոդներով, **էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաները կազմակերպված են Դ. Գրինի կողմից նկարագրված չորս համալիրներով** (նկ. 4.9):

Նրանցից **1-նր ՆԱԴ-Հ-ուրիքինոն-օքսիդառեդուկտազն է**, որը պարունակում է ՖՄՆ, ուրիքինոն, կամ կոֆերմենտ Q, և ոչ հեմային երկաթ: Այս համալիրում կարող են ընդգրկվել մինչև 26 պոլիպեպտիդային ենթամիավորներ, որոնց գումարային մոլեկուլային զանգվածը հասնում է 700-900 կԴա: Ֆլավինային սպիտակուցը կազմված է երեք ենթամիավորներից, որոնցից ծանրը (51 կԴա մոլեկուլային զանգվածով) կապում է ՆԱԴ-Հ: Այս համալիրում առկա են 6 օքսիդավերականգնողական կենտրոններ:



**Նկ. 4.9:** Միտոքոնդրիումներում էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի կազմակերպումը համալիրների ձևով: 1-ինը՝ ՆԱԴ-Հ-ուրիքինոն-օքսիդառեդուկտազն է, 2-րդը՝ սուկցինատ-ուրիքինոն-օքսիդառեդուկտազը, 3-րդը՝ ուրիքինոն-ցիտոքրոմ c-օքսիդառեդուկտազը, 4-րդը՝ ցիտոքրոմ c-թթվածին-օքսիդառեդուկտազը: Նշվում է էլեկտրոնների տեղափոխմանը (→) զուգընթաց H<sup>+</sup> իոնների տեղափոխումը: Էլեկտրոնների տեղափոխման փուլերին համապատասխան բերված են դրանց արգելակիչները:

**2-րդ համալիրը սուկցինատ-ուրիքինոն-օքսիդառեդուկտազն է**, ընդգրկում է ֆլավինադենիդինուկլեոտիլ (ՖԱԴ), ցիտոքրոմ b և ոչ հեմային երկաթ: Այն ունի 200 կԴա մոլեկուլային զանգված:

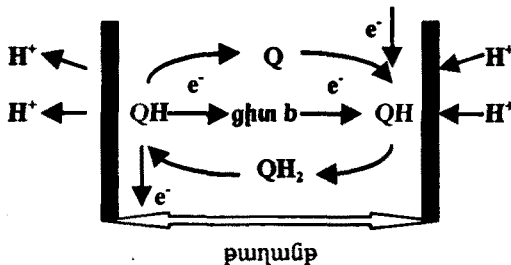
**3-րդն ուրիքինոն-ցիտոքրոմ c-օքսիդառեդուկտազն է**, որի բաղադրության մեջ են ցիտոքրոմներ b-ն ու c<sub>1</sub>-ն, ուրիքինոնը և ոչ հեմային երկաթը: Այս համալիրը պարունակում է 11 ենթամիավորներ, որոնց գումարային մոլեկուլային զանգվածը 250 կԴա է: Դրանցից 6-րդն ունի 13,5 կԴա մոլեկուլային զանգ-

ված, կազմված է 110 ամինաթթվային մնացորդներից, որոնցից կեսը կազմակերպված են  $\alpha$  պարուրավորված հատվածների ձևով: Այս ենթամիավորը կապում է ուրիքինոնը: 8-րդ և 10-րդ ենթամիավորները կապում են ցիտոքրոմ  $c_1$ -ը:

Վերջապես, **ցիտոքրոմ  $c$  - քրվածին-օքսիդառեդուկտիզազը 4-րդ համալիրն է:** 120-200 կԴ-ա մոլեկուլային զանգված ունեցող այս համալիրն ընդգրկում է ցիտոքրոմներ  $a$ -ն ու  $a_3$ -ը, պարունակում է պղինձ: Ցիտոքրոմ  $c$ -օքսիդազն հայտնաբերվել է 1926 թ-ին գերմանացի կենսաքիմիկոս, Նոբելյան մրցանակակիր Օ. Վարբուրգի կողմից: Այն բարդ սպիտակուցային համալիր է, բաղկացած առնվազն 7 ենթամիավորներից, որոնք ունեն տարբեր մոլեկուլային զանգված: Թաղանթում այս ֆերմենտը հայտնաբերվում է նրա երկու կողմներից, այսինքն, դիրքավորված է թաղանթի լայնքով և նրա հետ փոխազդող ցիտոքրոմ  $a_3$ -ն, հավանական է, տեղակայված է դեպի մատրիքս ուղղված կողմում, իսկ ցիտոքրոմ  $a$ -ն արտաքին կողմում: Հետաքրքիր է այն, որ այս սպիտակուցի երեք խոշոր ենթամիավորները գաղտնագրվում են միտոքոնդրիումի ԴՆԹ-ի գեներով, իսկ մյուսները բջջի կորիզի ԴՆԹ-ի գեներով:

Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի յուրաքանչյուր համալիր, այսպիսով, կազմված է առնվազն 5 ենթամիավորներից: Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում նրանք հանդիպում են տարբեր հարաբերակցությամբ: Բերված անվանումներից պարզ է, որ նշված համալիրներում համապատասխան ֆերմենտների կողմից իրագործվում են **օքսիդավերականգնողական ռեակցիաներ** էլեկտրոնները տեղափոխվում են դոնորից դեպի ակցեպտոր:

**Չուգորդող թաղանթում համալիրների փոխարաշխումն ունի օքսիդավերականգնողական պոպոնեցիայների արժեքներին համապատասխան որոշակի հաջորդականություն և ուղղվածություն:** Էլեկտրոնների տեղափոխության հաջորդականությունը համալիրներում, ըստ երեւոյթին, գծային չէ: Այն իրականացնում է Միտչելի կողմից առաջարկված **ուրիքինոնային (Q)-ցիկլի** ձևով (նկ. 4.10), երբ թաղանթում տարբեր ցիտոքրոմների միջև էլեկտրոնների տեղափոխումն իրագործվում է ուրիքինոնի միջոցով: Նրա մոլեկուլն ընդունակ է դարձելիորեն

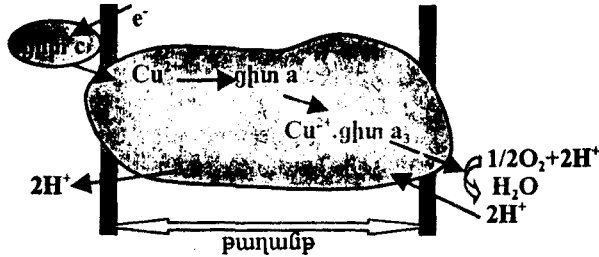


**Նկ. 4.10:** Չուգորդող թաղանթում էլեկտրոնների տեղափոխման Q-ցիկլը (ըստ Պ. Միտչելի, 1979):

կապելու ջրածին, որն ուղեկցվում է օքսիդացված ձևից վերականգնվածի և հակառակն անցումով: Կողմնային ածխաջրածնային շղթայի հաշվին (տես նկ. 2.2) լինելով հիդրոֆոբ, այն շարժունակ է թաղանթի լիպիդային երկշերտում: Ուստի **ուրիքինոնն ապահովում է 1-ին և 3-րդ, ինչպես նաև 2-րդ և 3-րդ համալիրների** (նկ. 4.9) **փոխազդեցությունը: Նույնանման դեր է վերագրվում նաև ՅՄՆ-ին ու**

**ցիտոքրոմ c-ին:** Վերջինս, ընդունելով էլեկտրոններ 3-րդ համալիրի ցիտոքրոմ  $c_1$ -ից ու վերականգնվելով, տեղափոխում է այդ էլեկտրոնները դեպի 4-րդ համալիր և փոխանցում  $Cu^{2+}$  իոնին, այնուհետև ցիտոքրոմ a-ին, որից հետո պղնձի երկրորդ իոնին և ցիտոքրոմ  $a_3$ -ին ու վերջապես թթվածին (նկ. 4.11):

Էլեկտրոնների տեղափոխման ուսումնասիրմանը նպաստել է տարբեր արգելակիչների օգտագործումը, երբ նրանք խափանում են այս կամ այն համալիրի աշխատանքը (նկ. 4.9): Մինչև արգելակվող տեղը էլեկտրոնների տեղափոխիչները դառնում են ավելի վերականգնված, իսկ դրանից հետո՝ ավելի օքսիդացված: Այդպիսի փոփոխությունները կարող են հայտնաբերվել լույսի կլանման սպեկտրներում փոփոխություններով:



**Նկ. 4.11:** Էլեկտրոնների տեղափոխումը ցիտոքրոմ c-օքսիդազի համալիրում:

**Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաների համար պրոպրոնների դոնորներ են հանդիսանում երկու կոֆերմենտներ՝ ՆԱՂ-Հ<sub>2</sub>-ը և ՅԱՂ-Հ<sub>2</sub>-ը, որոնք ստանում են այդ իոնները պիոնովալոից, ճարպաթթուներից ու ամինաթթուներից ացեպիլ-կոֆերմենտ A-ի առաջացման ժամանակ, ինչպես նաև երեքկարբոնային թթուների ցիկլոմ ացիլային խմբերի մեղքումից:** Էլեկտրոնների ու H<sup>+</sup> իոնների տեղափոխումների գուգորդումը նշված համալիրներում դեռևս վերջնականապես պարզաբանված չէ:

Միտչելի ենթադրությամբ էլեկտրոնների տեղափոխիչները թաղանթում առաջացնում են օղակներ, որոնցով անցնում են պրոտոններ (նկ. 4.10): Հնարավոր է, որ H<sup>+</sup> իոնները տեղափոխվում են թաղանթում պտտվող սպիտակուցներով, կամ փոխանցվում տեղափոխիչների ամինաթթվային մնացորդների միջև ջրածնային կապերի համակարգով: Հավանական է անցքոլիմներով H<sup>+</sup> իոնների տեղափոխումը: Նման անցքոլու առկայություն ենթադրվում է ցիտոքրոմ c-օքսիդազի կազմում (նկ. 4.11): Ինչպես երևում է նկ. 4.8-ում, թաղանթով H<sup>+</sup> իոնների տեղափոխում ու  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի առաջացում դիտվում է 1-ին, 3-րդ և 4-րդ համալիրներով էլեկտրոնների տեղափոխման ժամանակ. այդ համալիրները փաստորեն հանդիսանում են **պրոպրոնային պոմպեր:** Վերջինս ցույց է տրվել լիպոսոմներում թաղանթից անջատված առանձին համալիրների վերականգնման դեպքում:

Ինչ վերաբերում է մեկ համալիրով էլեկտրոնների տեղափոխման մեկ գույզին համապատասխան թաղանթով տեղափոխվող H<sup>+</sup> իոնների թվին, ապա այն հավասար է 2-ի կամ էլ 3-4-ի, իսկ ամբողջական շղթայի համար ամենահավանական թիվը 10-ն է: Ցիտոքրոմ c-օքսիդազի համար այդ թիվը, ըստ Մ. Վիկստրեմի, հավասար է 4-ի, սակայն 3-րդ ենթամիավորից գուրկ ցիտոքրոմօք-



սիդազի համար այդ թիվը կազմում է միայն 2: Հետաքրքիր է այն, որ այս ենթամիավորը կապում է Դ-ՑԿԴ: Այստեղ հնարավոր է, որ 3-րդ ենթամիավորն առաջացնում է պրոտոն տեղափոխող մի ճանապարհ, կամ էլ մասնակցում ցիտոքրոմ c-օքսիդազի դիմերիզացմանը, որը կարող է դիտարկվել որպես այդ սպիտակուցով H<sup>+</sup> իոնների տեղափոխման արդյունավետության կարգավորման ուղի:

Միտոքոնդրիումների էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայում խախտումները բերում են բազմաթիվ **կենսաէներգետիկական հիվանդությունների**: Ա. Լենինցերի կողմից նկարագրվել է 4 ամսական նորածնի մկանային հյուսվածքի բջիջների միտոքոնդրիումներում ՆԱԴ-H-ուրիքինոն-օքսիդառեդուկտազի անբավարարություն: Ցիտոքրոմ b-ի անբավարարություն դիտվել է 17-ամյա մի աղջկա մոտ Պ. Կապալդիի ու Բ. Չանսի կողմից: Նման խախտումների արդյունքում մարդիկ տառապում են թերշարժունակությամբ: Համապատասխան սպիտակուցների ներմուծումը բուժման արդյունավետ եղանակ է: Վերջերս Թ. Մինգերի կողմից պարկինսոնիզմով տառապող հիվանդների ուղեղի հյուսվածքի բջիջների միտոքոնդրիումներում հայտնաբերվել է ՆԱԴ-H-դեհիդրոգենազից դեպի ուրիքինոն էլեկտրոնների տեղափոխման արգելակում: Ցիտոքրոմօքսիդազի մակարդակի կտրուկ նվազում նկարագրվել է Խանտլինգտոնի հիվանդությամբ տառապող հիվանդների ուղեղի պոչավոր մարմնի միտոքոնդրիումներում: Բացի նշված դեպքերից, որոնք ունեն հիմնականում ժառանգական բնույթ, օքսիդային ֆոսֆորիլացման խախտումներ կարող են դիտվել տարբեր տեսակի տոքսիների ներգործումից:

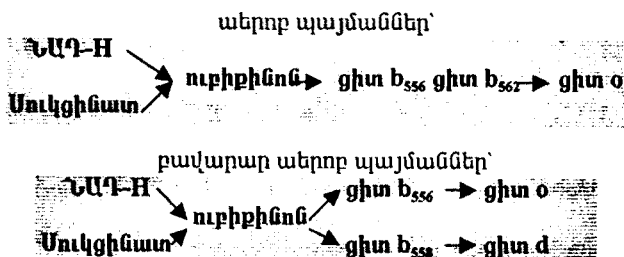
**Էլեկտրոնների տեղափոխման առանձնահատկությունները բակտերիաներում ու ֆոտոսինթեզի ժամանակ: Բակտերիաներում**

| Աղյուսակ թիվ 4.2<br><i>Բակտերիաների ու միտոքոնդրիումների էլեկտրոնների տեղափոխման որոշ համալիրների համեմատումը</i> |                   |                   |
|---|-------------------|-------------------|
|   | Բակտերիա          | Միտոքոնդրիում     |
| <i>ուրիքինոն ցիտոքրոմ c օքսիդառեդուկտազ</i>   |                   |                   |
| ենթամիավորների թիվը   | 3                 | 9-11              |
| ցիտոքրոմների տեսականին  | b, c <sub>1</sub> | b, c <sub>1</sub> |
| երկաթածծմբային սպիտակուցներ   | առկա են           | առկա են           |
| հասանելի սպիտակուցների թիվը   | բացակայում են     | 6-8               |
| <i>ցիտոքրոմ c թթվածին օքսիդազ</i>   |                   |                   |
| ենթամիավորների թիվը   | 3                 | 11-13             |
| ցիտոքրոմների տեսականին  | a, a <sub>3</sub> | a, a <sub>3</sub> |
| լրացուցիչ բաղադրամասերի թիվը  | բացակայում են     | 8-11              |

**էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներն և կազմակերպված են համալիրների շեղ, սակայն ունեն իրենց առանձնահատկությունները:** Նախ, բակտերիաներում ուրիքինոնի հետ միասին հանդիպում է մենաքինոնը: Դրանցում շատ բազմազան է ցիտոքրոմների կազմը, սակայն էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում դրանք ավելի քիչ տեսակներով են ներկայացված: Հայտնաբերվել են նաև d և o ցիտոքրոմներ, որոնք կարող են հանդես գալ էլեկտրոնների

տեղափոխման շրթաների վերջնական օքսիդացնելու: Ցիտոքրոմ  $d$ -ի դեպքում էլեկտրոնների տեղափոխումը չի արգելակվում ցիանիդի կողմից:

Էլեկտրոնների տեղափոխման համալիրներում հանդիպող սպիտակուցներում էապես կրճատված է ենթամիավորների քանակը (աղյուսակ թիվ 4.2): Օրինակ՝ ցիտոքրոմօքսիդազը պարունակում է 2 կամ 3 ենթամիավորներ: Այնուհետև, շրթայով էլեկտրոնների տեղափոխում կարող է դիտվել անաերոբ պայմաններում, երբ որպես էլեկտրոնների ակցեպտորներ են հանդես գալիս նիտրատը, սուլֆատը կամ սուլֆիդը, ֆումարատը: Ի դեպ, ֆումարային շնչառությունը հանդիպում է նաև ասկարիդի մկանների միտոքոնդիումներում: Բակտերիաներում էլեկտրոնների տեղափոխում կարող է դիտվել այնպիսի դոնորի օգտագործումից, ինչպիսին երկաթի երկվալենտ իոնն է: Առանձնահատուկ է էլեկտրոնների տեղափոխման շրթաների ճյուղավորումն ու ալլոնտրանքային ուղիների առկայությունը՝ կախված թթվածնի ճնշումից (նկ. 4.12), կամ էլ նրանց կարճեցումը՝ աերոբ (օդակայաց) կամ էլ անաերոբ, օրինակ՝ նիտրատային շնչառության դեպքում:



**Նկ. 4.12:** Աղիքային ցուպիկում էլեկտրոնների տեղափոխման շրթաների ճյուղավորումը՝ կախված թթվածնի ճնշումից:

Վերջին տարիներին աղիքային ցուպիկում հայտնաբերվեցին երկու ՆԱԴ- $H$ -դեհիդրոգենազներ, որոնցից միայն մեկն է պրոտոնների տեղափոխող համակարգ: Փաստորեն, միշտ չէ, որ էլեկտրոնների տեղափոխումը շրթայով կամ նրա առանձին համալիրներով զուգորդվում է թաղանթով  $H^+$  իոնների տեղափոխման հետ:

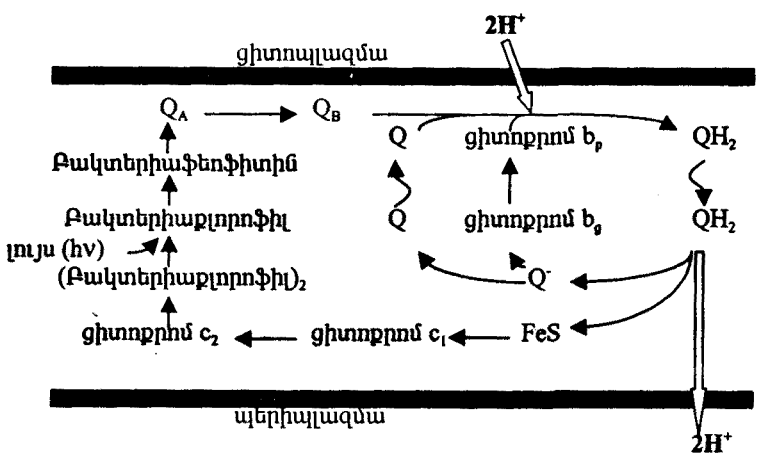
Էլեկտրոնների տեղափոխման շրթաների փոփոխականությունը հնարավոր է դարձնում բակտերիաների գոյատևումը տարբեր պայմաններում: Նրանց ուսումնասիրումը կարող է արդյունավետ լինել հիվանդածին բակտերիաների դեմ պայքարի նոր միջոցների մշակման գործում:

Քենիոսմոնասային տեսությունով է բացատրվում նաև բույսերի քլորոպլաստներում և մի շարք բակտերիաներում ընթացող **ԱԿՖ-ի ֆոտոֆոսֆորիլացումը**, երբ քլորոֆիլի կամ բակտերիաքլորոֆիլի կողմից լույսի քվանտի կլանման ժամանակ էլեկտրոնների տեղափոխումը, օրինակ՝ ջրից դեպի ՆԱԴՖ- $H$ , զուգորդվում է թաղանթի լայնքով պրոտոնների տեղափոխմամբ,  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի առաջացմամբ, որն էլ օգտագործվում է  $F_0F_1$ -ի կողմից ԱՖ-ի սինթեզի համար:

**Էլեկտրոնների տեղափոխման ֆոտոսինթեզիկ շրթաները նման են միոքոնդրիումների շրթաներին:** Նրանք պարունակում են ֆլավինային սպիտակուցներ (ֆերերոքսին-ՆԱԴՖ-օքսիդառերուկտազ), երկաթածմբային սպիտակուցներ, ցիտոքրոմներ, քինոններ (պլաստոքինոն), պրինձ պարունակող սպի-

տակուցներ (պլաստոցիանին): **Բարչրակարգ բույսերի ֆոտոսինթետիկ շղթաներում հանդիպում է 3-րդ համալիրը, տարբեր բակտերիաներում 1-ին և 3-րդ համալիրները:**

Ծիրանագույն բակտերիաներում նկարագրված է նաև **էլեկտրոնների տեղափոխման օդակային (ցիկլիկ) շղթա** (նկ. 4.13): Այս դեպքում ուրիթինոնի վերականգնումը պահանջում է  $2 e^-$ , որից մեկը ստացվում է ռեակցիոն կենտրոնից (բակտերիաբլորոֆիլից ու բակտերիաֆեոֆիտինից), իսկ մյուսը՝ ցիտոքրոմ b-ից (նկ. 4.13): Ընդունելով էլեկտրոններ՝ ուրիթինոնը միացնում է նաև  $2 H^+$  ու տեղաշարժվում թաղանթով, ճանապարհի կեսին օքսիդանալով ոչ հեմային երկաթածմբային սպիտակուցի միջոցով, և անջատում պրոտոններ:



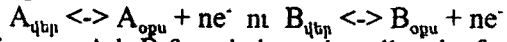
**Նկ. 4.13:** էլեկտրոնների տեղափոխման ցիկլիկ շղթան ֆոտոսինթետոգ բակտերիայի (*Rhodospirillum rubrum*) թաղանթում:  $Q_A$ -ն ու  $Q_B$ -ն ուրիթինոնի տարբեր մոլեկուլներն են,  $b_6$ -ն ու  $b_9$ -ը՝ բարձրապոտենցիալ ու ցածրապոտենցիալ համապատասխան ցիտոքրոմները, FeS-ը՝ ոչ հեմային երկաթածմբային սպիտակուցը: Սովորական ուղիղ սլաքներով նշված են էլեկտրոնի տեղափոխումները:

Կորցված էլեկտրոնները ցիտոքրոմ c-ի միջոցով օգտագործվում են բակտերիաբլորոֆիլի վերականգման համար, որն ընթանում է լույսի կլանումից:

**Օքսիդավերականգնողական փոխարկումներն էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում ու օքսիդավերականգնողական պոտենցիալներ:** էլեկտրոնների տեղափոխումն ընթանում է օքսիդավերականգնողական փոխարկումների հաշվին, երբ A նյութից դեպի B նյութ էլեկտրոնի տեղափոխումն իրագործվում է A նյութի վերականգնված ձևից օքսիդացվածին ու B նյութի օքսիդացված ձևից վերականգնվածի անցման ժամանակ՝



որն ըստ էության երկու՝



համապատասխանաբար A և B նյութերի օքսիդավերականգնման ռեակցիաների գումար է, n-ը տեղափոխվող էլեկտրոնների թիվն է: Օրինակ՝ ցիտոքրոմներ

րով էլեկտրոնների տեղափոխման ընթացքում տեղի է ունենում նրանցում պարունակվող երկաթի իոնի դարձելի փոխարկում՝  $Fe^{3+} + e^- \leftrightarrow Fe^{2+}$ : Այստեղ փաստորեն  $Fe^{3+}$ -ը վերականգնված, իսկ  $Fe^{2+}$ -ն օքսիդացված ձևն է:

A նյութի օքսիդացումը սերտորեն կապված է **օքսիդավերականգնողական պոտենցիալի** ( $E_0$ , ստանդարտ պոտենցիալ) հետ, որը որոշվում է՝

$$E_A = E_0 + R T / (n F) \ln (A_{\text{օքս}} / A_{\text{վեր}}) \quad (4.3),$$

որտեղ  $E_A$ -ն չափվող էլեկտրոդային պոտենցիալն է: Այն ներկայացնում է A նյութի կիսով չափ օքսիդացման ու B նյութի կիսով չափ վերականգման համար անհրաժեշտ էլեկտրոնների «նշումը»: Ընդունված է, որ  $H_2 \rightarrow 2(H^+ + e^-)$  ռեակցիայի օքսիդավերականգնողական պոտենցիալը պրոտոնների 1 Մ կոնցենտրացիայի ( $pH=0$ ) ու  $25^\circ C$  ջերմաստիճանում հավասար է 0-ի, իսկ  $pH=7$ -ում այն հավասար է  $-0,42$  Վ: Եթե A նյութն ունի օքսիդավերականգնողական պոտենցիալի ավելի բացասական արժեք, քան  $H_2 \rightarrow 2H^+$  զույգի  $E_0$ -ն է, ապա այն օժտված է էլեկտրոններ տալու ավելի մեծ ունակությամբ: A և B նյութերի միջև փոխարկման (4.2) համար կարելի է ասել, որ այն կընթանա համապատասխան օքսիդավերականգնողական պոտենցիալների արժեքների տարբերության՝  $\Delta E = E_A - E_B$  հաշվին: Քանի որ էներգիայի փոփոխությունը ( $\Delta G$ ) նյութի 1 մոլի համար համեմատական է  $\Delta E$ -ին, ապա

$$\Delta G_0 = - n F \Delta E_0:$$

(4.3) հավասարումից կատանանք՝

$$\Delta G_0 = - n F (E_{0A} - E_{0B}) - R T \ln \left\{ \frac{(A_{\text{օքս}}) (B_{\text{վեր}})}{[(A_{\text{վեր}}) (B_{\text{օքս}})]} \right\}:$$

Աղյուսակ թիվ 4.3  
**էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաների որոշ բաղադրամասերի օքսիդավերականգնողական պոտենցիալները**

| Բաղադրամաս   | $E_0$ , Վ-ով | $\Delta E_0$ , Վ-ով | $-\Delta G$ , կՋ/մոլ-ով |
|--------------|--------------|---------------------|-------------------------|
| ՆԱԴ          | -0,32        | 0,24                | 46,4                    |
| Ֆլավոպրոտեին | -0,08        | 0,04                | 7,7                     |
| Ցիտոքրոմ b   | -0,04        | 0,31                | 59,8                    |
| Ցիտոքրոմ c   | +0,27        | 0,02                | 3,8                     |
| Ցիտոքրոմ a   | +0,29        | 0,52                | 100,4                   |
| Թթվածին      | +0,81        |                     |                         |

$[(A_{\text{օքս}}) (B_{\text{վեր}}) / [(A_{\text{վեր}}) (B_{\text{օքս}})]$  արտահայտությունը K-ով նշանակելով, կատացվի՝

$$\Delta G_0 = - n F (E_{0A} - E_{0B}) - R T \ln K:$$

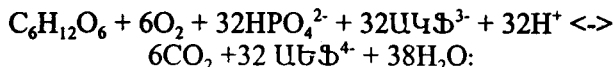
**էլեկտրոնները տեղափոխվում են ավելի ցածր օքսիդավերականգնողական պոտենցիալ ունեցող նյութից դեպի ավելի բարձր ունեցողին** (աղյուսակ թիվ 4.3): Դրան համապատասխան էլեկտրոնների տեղափոխման բաղադրամասերի հաջորդականությունն այնպիսին է, ինչպես բերված է նկ. 4.10-ում: Հետևաբար պարզ է, որ էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում նվազագույն օքսիդավերականգնողական պոտենցիալ ունի ՆԱԴ- $H_2$ /ՆԱԴ-H զույգը ( $-0,32$  Վ), իսկ առավելագույնը  $H_2O/O_2$ -ը ( $+0,81$  Վ), որից բխում է 1,1-1,2 Վ-ով օքսիդավերականգնողական պոտենցիալի ընդհանուր փոփոխությունը: Դրան համապատասխան

ազատ էներգիայի փոփոխությունը կազմում է -218 կՋ/մոլ: Հետաքրքիր է այն, որ  $Fe^{2+}/Fe^{3+}$  զույգի համար օքսիդավերականգնողական պոտենցիալը հավասար է 0,77 Վ: Ուստի  $Fe^{2+}$  իոնը որպես էլեկտրոնների դոնոր օգտագործող բակտերիաներում (*Thiobacillus ferrooxidans*) էլեկտրոնների տեղափոխում կարող է դիտվել միայն թթու միջավայրում (pH=3), որի դեպքում  $H_2O/O_2$ -զույգի համար նման պոտենցիալը դառնում է հավասար 1,06 Վ: Այստեղից բխում է միայն 0,29 Վ-ով օքսիդավերականգնողական պոտենցիալի ընդհանուր փոփոխությունը:

**Էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում էլեկտրոնների տեղափոխման ուղղությունը կախված է նաև նյութի օքսիդացված ու վերականգնված ձևերի կոնցենտրացիաների հարաբերությունից:**

Թաղանթում մեկ սպիրակուցից մյուսին էլեկտրոնների տեղափոխման կոնկրետ անապարհներն ենթադրվում են տեղափոխիչների մասնակի պարույրի ձևով: Հնարավոր է նաև նրանց տեղափոխումն այլիքի տեսքով, երբ սպիրակուցները հաջորդաբար փոփոխում են իրենց ձևը: Միտոքոնդրիումների շնչառական շղթայով էլեկտրոնների մեկ զույգի տեղափոխումը մինչև վերջիններիս վերջնական ակցեպտորը՝ թթվածինն ուղեկցվում է ազատ էներգիայի նվազմամբ, որն էլ օգտագործվում է ԱԿՖ-ից ու ֆոսֆորական թթվի մնացորդից ԱԵՖ-ի սինթեզի համար: Թիվ 4.3 աղյուսակից հետևում է, որ էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայում կա երեք փուլ, որոնցում էներգիայի անջատումը բավարար է մակրոէրգիկ կապի առաջացման համար: Ուստի լավագույն դեպքում ԱԵՖ-ի միայն 3 մոլեկուլներ կարող են սինթեզվել շղթայով մեկ զույգ էլեկտրոնների տեղափոխման ժամանակ: Այդ հարաբերությունն արտահայտում են *P/O գործակցով* (ԱԵՖ-ի սինթեզված մոլեկուլների թիվը թթվածնի մեկ ատոմի օգտագործման հաշվարկով), որի շնչառության տարբեր սուբստրատների համար փորձնականորեն որոշված արժեքը հավասար է 2-ի կամ 3-ի:

Առաջնորդվելով էներգետիկական զուգորդման քննիսումնասյին սկզբունքով, ըստ որի էլեկտրոնների տեղափոխման ու ԱԵՖ-ի սինթեզի զուգորդումն ընթանում է  $\Delta\mu_{H^+}$ -ի միջնորդությամբ, այս թիվը պետք է հարաբերվի քաղանթով տեղափոխված պրոտոնների թվին ու հաշվի առնվի, որ  $H^+$  իոնների որոշ մասն օգտագործվում է ԱԵՖ-ը ԱԿՖ-ով փոխանակման վրա: Յուրաքանչյուր 4 պրոտոններից երեքը ծախսվում է ԱԵՖ-ի մեկ մոլեկուլի սինթեզի, իսկ մեկը՝ ԱԵՖ-ի դուրս բերման ու ԱԿՖ-ի և ֆոսֆորական թթվի դեպի միտոքոնդրիումի մաքրիքս տեղափոխման համար: Արդյունքում կարելի է կազմել բջջում գլյուկոզի ( $C_6H_{12}O_6$ ) օքսիդացման էներգետիկական հաշվեկշիռը, որը կախված է նրա ճեղքման ճանապարհից և առավելագույն տարբերակում կազմում է՝

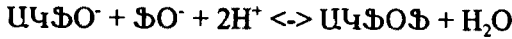


Բակտերիաներում այս թիվը ավելի փոքր է, քանի որ մեկ զույգ էլեկտրոնների տեղափոխման ժամանակ կարող են սինթեզվել ԱԵՖ-ի 2 մոլեկուլներ:

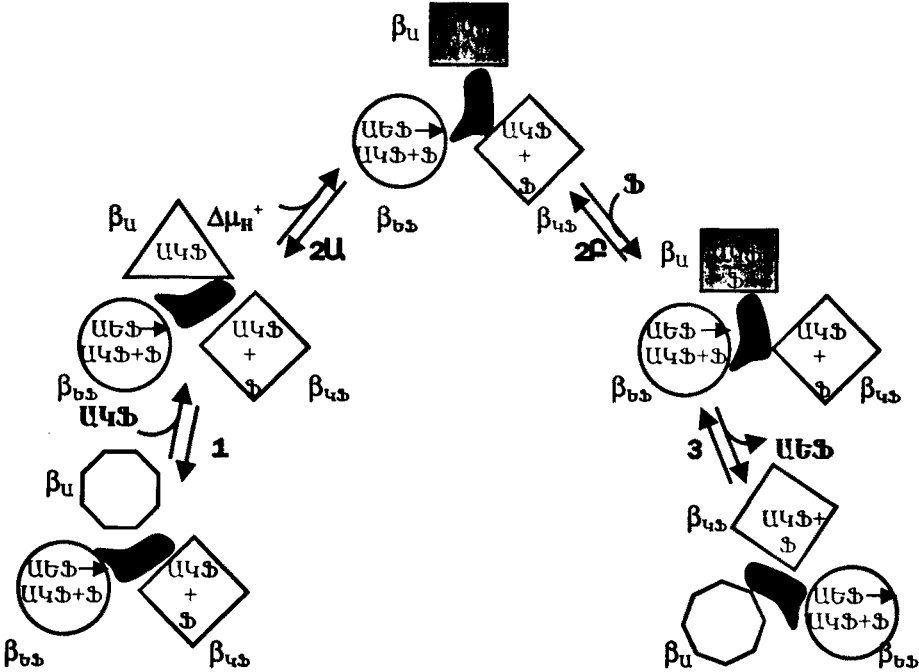
### 4.3: ԱԵՖսինթեզի աշխատանքի մեխանիզմը

Քննիսումնասյին տեսությունը չի բացատրում ԱԵՖ-ի սինթեզի մեխանիզմը: Նախորդ գլխում (տես թիվ 3.4 պարագրաֆ) բերված  $F_0F_1$ -ի կողմից ԱԵՖ-ի

հիդրոլիզի պատկերացումից առաջարկվեց, որ ԱՖՖ (ԱԿՖՕՖ)-ի սինթեզի ռեակցիայում՝



$\Delta\mu_{\text{H}^+}$ -ը շեղում է քիմիական հավասարակշռությունը դեպի աջ: Պրոտոնային պոտենցիալը, իրոք, որոշում է թաղանթով  $\text{H}^+$  իոնների տեղափոխման ակտիվի միջին քիվը: Ենթադրվեց, որ **ԱՖՖ-ի սինթեզն իրագործվում է դեպի  $\text{F}_0\text{F}_1$ -ի ակտիվ կենտրոն պրոտոնների մղման ու, հետևաբար, դրանց կինեզիկ էներգիայի չհափոխման միջոցով:**



**Նկ. 4.14:**  $\text{F}_0\text{F}_1$ -ում  $\gamma$  ենթամիավորի պտտմամբ պայմանավորված ԱՖՖ-ի սինթեզման մեխանիզմը: 1-ին փուլում ԱԿՖ-ը կապվում է  $\beta$  ենթամիավորի ազատ կենտրոնում ( $\beta_U$ ), փոփոխելով ենթամիավորի կոնֆորմացիոն վիճակը:  $2\text{U}$ -ում պրոտոնային գրադիենտի էներգիան փոխանցվում է  $\text{F}_0\text{F}_1$  ԱՖՖ-սինթեզին՝ ապակայունացնելով բարձր քիմիական պոտենցիալով նրա կարգավիճակը: Այս փուլը փաստորեն զուգորդող է, տեղի է ունենում  $\gamma$  ենթամիավորի (նշված է սև գույնով) պտույտ 60 աստիճանով, աճում է  $\beta$  ենթամիավորի խնամակցությունը ֆոսֆորական թթվի մնացորդի ( $\text{P}$ ) նկատմամբ, ու  $2\text{P}$ -ում կապվում է  $\text{F}$ -ը: 3-րդ փուլում կապված  $\text{F}$ -ը գործի է՝ դնում բարձր քիմիական պոտենցիալով կարգավիճակը՝ բերելով ԱՖՖ-ի անջատմանը իր բարձր խնամակցությամբ կենտրոնից ( $\beta_{\text{BS}}$ ) ու  $\gamma$  ենթամիավորի հաջորդող պտույտին 60 աստիճանով ժամացույցի սլաքի հակառակ ուղղությամբ: ԱՖՖ-ի հիդրոլիզի դեպքում դիտվում է գործընթացների հակառակ ուղղությամբ հաջորդականություն (ըստ Ռ.Նակամոտոյի և ուրիշների, 1999):

Հետագա փորձառական ուսումնասիրությունների հիմքում ընդունվեց էլեկտրոնակոնֆորմացիոն փոխազդեցությունների դերը ԱՖՖ-սինթեզի աշխատանքում:

տանքի մեխանիզմում: Դրանց արդյունքում հաջողվեց հիմնավորել  $F_0F_1$ -ի կողմից ԱԵՖ-ի սինթեզի հիմնական սկզբունքները:

Նախ, ԱԿՖ-ը և ֆոսֆարական քսիլի մնացորդը, կապվելով  $F_1$ -ի հետ, կարող են նրա ակտիվ կենտրոնում առաջացնել ԱԵՖ, առանց արտաքին էներգիայի որևէ աղբյուրի: Վերջինս պահանջվում է ջրային միջավայրից ֆերմենտի ակտիվ կենտրոնում ԱԿՖ-ի ու ֆոսֆարական քսիլի մնացորդի կապման, ինչպես նաև նրանից դեպի ջրային միջավայր ԱԵՖ-ի անջատման համար: Իսկ դա, ըստ ամերիկացի կենսաէներգետիկոս Պոլ Բոյերի, իրականացնում է ԱԵՖ-սինթազում կոնֆորմացիոն անցման արդյունքում, որն էլ իր հերթին հետևում է էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի սպիտակուցային բաղադրամասերի մնանատիպ փոփոխություններին: Ընդ որում,  $F_0F_1$ -ի 3  $\beta$  ենթամիավորների մուլիեռտիդներ կապող երեք կենտրոններն էլ մասնակցում են կատալիզին ու միմյանց հետ փոխազդում կոոպերատիվ ձևով: Մեկ ակտիվ կենտրոնում ԱԿՖ-ի կապումը նպաստում է մյուսից առաջացած ԱԵՖ-ի անջատմանը: Բոյերի այս պատկերացումը շատ հավանական է և ընդունվելով՝ արժանացել է 1997 թ-ի Նոբելյան մրցանակի:



**Նկ. 4.15:** Ադիբային ցուպիկի  $F_0F_1$ -ում  $\gamma$  և  $\beta$  ենթամիավորների իրար հետ փոխազդեցության պատկերը՝ ռենտգենաբյուրեղագրանցման տվյալների հիման վրա: Նշված են  $\gamma$  ենթամիավորի 236-246-րդ ու 269-280-րդ դիրքերի ամինաթթվային մնացորդների 2 հատվածները, որոնց միջոցով տեղի է ունենում փոխազդեցություն  $\beta$  ենթամիավորի հետ: Այդ ենթամիավորի 18-35-րդ ամինաթթվային մնացորդներն իրագործում են փոխգործումը  $\sigma$ -ի հետ (ըստ Մ.Ալ-Շավու և ուրիշների, 1997):

Նման պատկերացումը լրացվեց Նոբելյան մրցանակակիր, անգլիացի Ջ. Ուոլկերի կողմից, որ պրոտոնային գրադիենտի գուգորդումը  $F_1$ -ի ակտիվ կենտրոնում ԱԿՖ-ի և ֆոսֆարական քսիլի մնացորդի կապման ու նրանից ԱԵՖ-ի անջատման հետ իրագործվում է այդ գործոնի  $\gamma$  ենթամիավորի սեփական առանցքի շուրջ պտտման կամ ռոտացիայի միջոցով (Նկ. 4.14), որի համար էլ օգտագործվում է հենց  $\Delta\mu_{H^+}$ -ը: Ցույց տրվեց, որ այդպիսի պտույտը  $F_1$ -ում կատարվում է  $\alpha_3\beta_3$  համալիրի նկատմամբ և ժամացույցի սլաքին հակառակ ուղղությամբ (Նկ. 4.14): Ընդ որում,  $\gamma$  ենթամիավորի կոնֆորմացիոն փոփոխությունները նրա 242-րդ դիրքում արգինինի ու 269-րդի գլուտամինի մնացորդների

մասնակցությամբ հաջորդաբար փոխանցվում են  $\beta$  ենթամիավորներին (նկ. 4.15):

ԱԵՖ-ի սինթեզի ընթացքում տեղի ունեցող կոնֆորմացիոն փոփոխությունները փորձնականորեն ցույց են տրվել ձևափոխող նյութերի միջոցով նրա կինետիկայի ուսումնասիրման, օպտիկական նմուշների սպեկտրալ հատկությունների փոփոխությունների որոշման, հակամարմինների հետ փոխազդող  $F_0F_1$ -ի ենթամիավորների էլեկտրոնային մանրադիտարկման և տարբեր ենթամիավորների միջև ցիստեինի մնացորդների փոխազդեցության փոփոխությունների որոշման օգնությամբ: Վերջերս դրանք լրացվեցին  $F_0F_1$ -ի բյուրեղագրանցման տվյալներով:

Ստացված արդյունքները հաստատում են *ռոտացիոն կապալիզը*  $F_0F_1$  ԱԵՖ սինթազում (նկ. 4.14), որը փաստորեն արդեն հայտնի դառնա՞ծ երկրորդ պտտվող շարժիչն է (բակտերիաների մտրակների հետ) կենդանի բջիջներում: Այդ մեխանիզմն ապահովում է պրոտոնների տեղափոխման և ԱԵՖ-ի սինթեզի գործընթացների զուգակցումը:

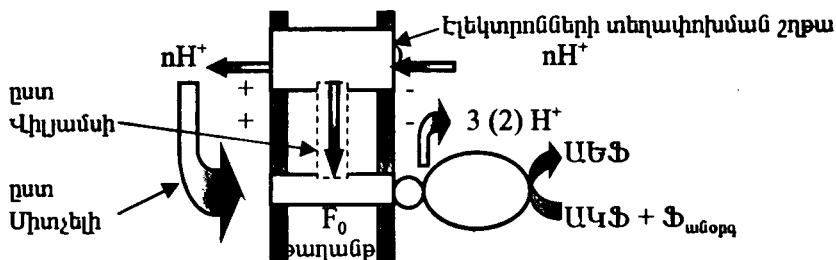
Իսկ կարելի՞ է ռոտացիոն պատկերացումը, արդյոք, համարել միակն այդպիսի զուգակցման մեխանիզմում:  $F_0F_1$ -ի միջով  $H^+$  իոնների տեղափոխման, այդ ԱԵՖ սինթազում ենթամիավորների փոխազդեցության, սպիտակուցների դինամիկական վարքի և դրանց նուրբ կառուցվածքի մասին պատկերացումները դեռևս հեռու են միանշանակ լինելուց:

#### **4.4: Էներգետիկական զուգորդման այլընտրանքային վարկածներ**

Քենիոսմոսային տեսությունից զատ, գոյություն ունեցող դժվարությունները հաղթահարելու և փորձառական տվյալները մեկնաբանելու համար առաջարկվել են բազմաթիվ այլընտրանքային վարկածներ: Դրանք ըստ էության վերաբերում են այն ուղուն, որն անցնում են պրոտոնները, զուգորդելով նյութերի օքսիդացման ու ԱԵՖ-ի ֆոսֆորիլացման գործընթացները, ու որպես հետևություն,  $\Delta\mu_H^+$ -ի դերին  $F_0F_1$ -ի աշխատանքում:

Միտչելի հետ միաժամանակ անգլիացի կենսաֆիզիկոս Ռ. Վիլյամսը գտնում է, որ նշված գործընթացները զուգորդվում են ոչ թե թաղանթի լայնքով  $H^+$  իոնների տեղափոխման ու  $\Delta\mu_H^+$ -ի առաջացման շնորհիվ, այլ թաղանթի ներսում էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայից դեպի  $F_0F_1$  պրոտոնների տեղափոխման հաշվին (նկ. 4.16): Այսինքն՝ նա առաջարկում է *փեղային էներգետիկական զուգորդման վարկած*: Հաշվի է առնվում այն, որ թաղանթում  $H^+$  իոնները կարող են տեղափոխվել տարբեր քիմիական խմբերի միջև ջրածնային կապերով կազմավորված ցանցում (տես նկ. 4.16):





**Նկ. 4.15:** Չուգորդող թաղանթներում շնչառական շղթայով էլեկտրոնների տեղափոխման ու  $F_0F_1$  կողմից ԱԿՖ-ի սինթեզի գործընթացների պրոտոնների միջոցով իրար հետ փոխազդեցության ուղիները (տես տեքստը):

Թաղանթի լիպիդային երկշերտով  $H^+$  իոնների տեղափոխման արագությունն ավելին է, քան ջրային փուլով: Երկու գործընթացներից մեկի՝ օքսիդացման կամ ֆոսֆորիլացման արգելակումը բերում է երկուսի միասին արգելակմանը: Իրոք, աղիքային ցուպիկի թաղանթում հայտնաբերվել են սպիտակուցներ, որոնք կարող են տեղափոխել  $H^+$  իոններ և կարծես թե իրագործել էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի ու  $F_0F_1$ -ի միջև որոշակի կապ: Այս դեպքում զուգորդող թաղանթի ամբողջականություն չի պահանջվում: Մակայն ջրային փուլում 2,5 մկրկ-ում պրոտոնները կարող են անցնել 10 մկս հեռավորություն, որը մոտավորապես հազար անգամ գերազանցում է միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթում էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի ու  $F_0F_1$ -ի միջև հեռավորությանը: Փաստորեն,  $H^+$  իոնների տեղափոխման արագացման յուրահատուկ ուղու անհրաժեշտությունը քիչ ընդունելի է:

Ճշգրտելով պրոտոնների տեղափոխման ֆիզիկական ճանապարհը, Պ. Մալպրետը գտնում է, որ շնչառական շղթայի աշխատանքի արդյունքում տեղի են ունենում  $H^+$  իոնների կուտակում թաղանթամերձ հատվածում, կրկնակի էլեկտրական շերտի առաջացում. **դրանում թաղանթի մակերևույթի ֆիքսված լիցքերը վերահսկում են պրոտոնների հեղազա անցումը դեպի  $F_0F_1$ -ը:** Լրացնելով նման պատկերացումը, Վ.Պ. Սկուպչյովը գտնում է, որ պրոտոնների անցումը ջրային փուլից դեպի  $F_0F_1$  ու վերջինիս աշխատանքը խթանվում են ԱԿՖ-սինթեզի շուրջ էլեկտրական դաշտի կողմից, որն ստեղծվում է մինչև 4 մմ հեռավորությամբ թաղանթով  $H^+$  իոնների տեղափոխման հաշվին: Այդ դաշտի դերը կարող է լինել ավելի էական, երբ պրոտոնային պոտենցիալը փոքր է ԱԿՖ-ի սինթեզի համար անհրաժեշտ արժեքից: Նման պատկերացում առաջարկվում է Կ. վան Դամի կողմից, երբ միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի ներքիցումներում ԱԿՖ-սինթեզի երկու կողմերի միջև pH-ի գրադիենտն ավելի մեծ է, քան նրանց մատրիքսի ու արտաքին միջավայրի միջև:

Նյութերի օքսիդացման և ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման համակարգերը՝ էլեկտրոնների տեղափոխման շղթան և  $F_0F_1$ -ԱԿՖ-սինթեզը կարող են միմյանց հետ բախվել՝ առաջացնելով ժամանակավոր զուգորդող միավորներ: Բախման արդյունքում էլ տեղի է ունենում ԱԿՖ-ի սինթեզ: Հ. Վեստերհոֆի **զուգորդող միավորների** այս վարկածը ուշագրավ է այն բանի շնորհիվ, քանի որ ենթադրում է թաղանթների շարժումներ ու դրանցում գտնվող համակարգերի տարածադիր-

քային փոփոխություններ, որոնք, իրոք, դիտվում են միտոքոնդրիումներում տարբեր մեթոդների օգնությամբ:

Նշված վարկածներում օքսիդացման ու ֆոսֆորիլացման զուգորդման մեջ, ինչպես երևում է,  $\Delta\mu_H^+$ -ին որոշիչ դեր չի վերագրվում: Այս դեպքում  $\Delta\mu_H^+$ -ի հաշվին իրագործվող ԱԵՖ-ի սինթեզի փորձառական տվյալները կարող են մեկնաբանվել՝ տեղ թողնելով մի այլ գործոնի դերին: Նման առաջարկությամբ է հանդես եկել մահ Ե. Սլեյտերը:

Ինչևէ, դժվար է միանգամից ընդունել կամ ժխտել այս կամ այն տեսությունը կամ վարկածը: Կարելի է համակարծիք լինել անվանի ամերիկացի կենսաքիմիկոս Դ. Մեյլերին, որ «երբ օքսիդային ֆոսֆորիլացումը ստանա իր լուծումը, պարզ կդառնա, որ ճշմարտություն կա բոլոր առաջարկված տեսություններում և վարկածներում»:

Ամփոփելով կենսաթաղանթներում էներգիայի ձևափոխման մասին տեղեկությունները, 1992 թ-ին Վ.Պ. Սկուլաչյովը ձևակերպել է **բջջում էներգիայի չևափոխման բջջային էներգետիկայի երեք օրենքները**.

- 1) Կենդանի բջիջներն իրագործում են էներգիայի արտաքին աղբյուրի ուղղակի յուրացում, ձևափոխելով այդ էներգիան էներգետիկական «տարադրամի»՝ ԱԵՖ-ի,  $\Delta\mu_H^+$ -ի կամ  $\Delta\mu_{Na^+}$ -ի:
- 2) Ցանկացած բջիջ պարունակում է այդ տարադրամների առնվազն երկու ձև մեկը՝ ջրալուծ (ԱԵՖ), մյուսը՝ թաղանթի հետ կապված ( $\Delta\mu_H^+$  կամ  $\Delta\mu_{Na^+}$ ):
- 3) Բջջի էներգիական պահանջումները կարող են բավարարվել, եթե երեք տարադրամներից առնվազն մեկն առաջանում է էներգիայի արտաքին աղբյուրի հաշվին:

### **Առաջադրանքներ ու խնդիրներ**

#### **1. Լրացրե՛ք բաց թողնված բառերը հետևյալ պնդումներում.**

Ա Բջջում էներգիայի աղբյուր են ծառայում նուկլեոտիդերեֆոսֆատներից ----, ---- ու ----ը:

Բ Բջջում էներգիան հիմնականում պահեստավորվում է ---- մոլեկուլում:

Գ Պրոտոնների նկատմամբ թաղանթի թափանցելիությունը կտրուկ մեծացնող նյութերը կոչվում են ---- դրանցից է ----ը:

Դ Թափանցող իոններ են լիցքակիր ---- մասնիկները, որոնք ցիտոպլազմայի ու բջիջը շրջապատող միջավայրի միջև բաշխվում են թաղանթային պոտենցիալի ---- ու ---- համաձայն:

Ե Թույլ թթուները կամ հիմքերը թափանցում են զուգորդող թաղանթով ----, ---- կամ ---- ձևով:

Զ Ընչառության խթանման ժամանակ բջջի էներգետիկական լիցքը ---- է:

Է Բջջի որոշ վիճակներում միտոքոնդրիումների ---- թաղանթում առաջանում են պրոտոնների համար թափանցելի ծակոտիներ: Դրանք կարող են կազմավորվել մահ ---- սպիտակուցի մասնակցությամբ:

Ը Նատրիումական էներգետիկան նկարագրվել է ---- ու ---- բակտերիաների մոտ:

Թ Միտոքոնդրիումների էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում համդիպում են ---- խմբի սպիտակուցներ, որոնցից են ----ը:

Ճ Տիտոքրոմ c-ում հեծը ---- կապերով կապվում է պոլիպեպտիդային շղթայի ---- մնացորդների հետ:

Ի Միտոքոնդրիումների էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաները կազմակերպված են ---- համալիրներով, որոնցից 2-րդը ---- է:

**Լ** Թաղանթով էլեկտրոնների տեղափոխումն իրագործվում է ---- ռեակցիաների հաշվին:

**Ս** էլեկտրոնների տեղափոխումը 1-ին ու 3-րդ համալիրների միջև իրագործվում է ----, իսկ 3-րդ ու 4-րդ համալիրների միջև ---- միջոցով:

**Բ** Բակտերիաների էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաներում ուրբիդինի հետ միասին հանդիպում է ----:

**Կ** Բակտերիաների էլեկտրոնների տեղափոխման շղթաները ----, ---- կան ---- են կախված թթվածնի ճնշումից:

**Շ** Փոտոֆոսֆորիլացման ժամանակ էլեկտրոնների տեղափոխման օղակածև շղթայում ուրբիդինի վերականգնումը պահանջում է ---- էլեկտրոն, որոնցից մեկը ստացվում է -----ից, իսկ մյուսը -----ից:

**Զ** Բջջում գլյուկոզի օքսիդացման արդյունքում առավելագույնս սինթեզվում է ---- մոլեկուլ ԱՖՖ ու ---- մոլեկուլ ջուր:

**Ղ** ԱՖՖսինթեզում պրոտոնային պոտենցիալի էներգիան օգտագործվում է ---- ենթամիավորի ---- համար ու փոխանցվում ---- ենթամիավորին:

**Ճ** Քեմիոսմոսային տեսության հետ միասին հնարավոր են էներգետիկական զուգորդման այլընտրանքային բացատրություններ, դրանցից են ---- ու ---- վարկածները:

**2. Նշեք, թե հետևյալ պնդումներից որն է ճիշտ: Եթե այն ճիշտ չէ, ապա ինչու՞:**

**Ա** Բջջում ԱՖՖ-ը համարվում է էներգիայի աղբյուր, քանի որ նրանում պահեստավորված էներգիան ազատվում է մոլեկուլի ճեղքման ու ֆոսֆորական թթվի մնացորդի անջատման ժամանակ:

**Բ** ԱՖՖ-ի հիդրոլիզի ժամանակ մեծ արժեքի էներգիայի անջատումը պայմանավորված է ճեղքման արդյունքում ցածր էներգիայով օժտված վերջնանյութերի հատկություններով:

**Գ** Էներգետիկական զուգորդման քեմիոսմոսային սկզբունքն ընդունում է  $\Delta\mu_i$ -ի միջնորդող դերը նյութերի օքսիդացման և ԱՖՖ-ի ֆոսֆորիլացման միջև, երբ վերջինս իրենից ներկայացնում է ուղղորդված գործընթաց:

**Դ**  $\Delta\mu_i$ -ի արժեքը միատրոնդրիումների, քլորոպլաստների ու բակտերիաների համար որոշվել է միկրոէլեկտրոդների օգնությամբ:

**Ե** Փեղեքիչների կիրառումից զուգորդող թաղանթների շղթաներով էլեկտրոնների տեղափոխման ժամանակ անջատված էներգիան ցրվում է ջերմության ձևով:

**Զ** Ձուգորդող թաղանթները ավելի «հեշտ» են պահպանում նատրիումական գրադիենտը, քան պրոտոնայինը:

**Է** էլեկտրոնների տեղափոխումը զուգորդող թաղանթների շղթաներով մեկ բաղադրամիջ մյուսը, այդ բվում՝ ցիտոքրոմների միջոցով, զուգակցվում է պրոտոնների տեղափոխմամբ թաղանթների լայնքով:

**Ը** Պրոտոնները զուգորդող թաղանթով տեղափոխվում են էլեկտրոնների տեղափոխիչների օղակների ջրածնային կապերի համակարգով, թաղանթում պտույտներ կատարող սպիտակուցներով կամ պրոտոնային անցուղիներով:

**Թ** ԱՄՖ-ից ու ֆոսֆորական թթվի մնացորդից ԱՖՖ-ի սինթեզը  $F_0F_1$ -ում ընթանում է առանց էներգիայի արտաքին աղբյուրի, որը պահանջվում է միայն դեպի արտաքին միջավայր ԱՖՖ-ի անջատման համար:

**Պ** Պրոտոնային պոտենցիալն օգտագործվում է ԱՖՖսինթեզում  $\beta$  ու  $\gamma$  ենթամիավորների փոխազդեցության ընթացքում:

**Ի** Օքսիդային ֆոսֆորիլացումը զուգորդող թաղանթներում լիովին բացատրվում է քեմիոսմոսային տեսության օգնությամբ:

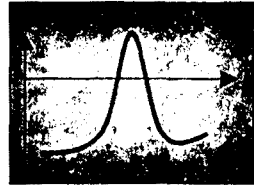
**3. Քեմիոսմոսային տեսությունն ենթադրում է, որ միատրոնդրիումների ներքին թաղանթով էլեկտրոնների տեղափոխման ընթացքում տեղի է ունենում պրոտոնների արտանետում, որի արդյունքում թաղանթի երկու կողմերի միջև ստեղծվում է pH-ի գրադիենտ, երբ մատրիքսը դառնում է ավելի հիմնային, քան արտաքին միջավայրը: Այդ իոնների հետագա մուտքը դեպի մատրիքս բերում է ԱՖՖ-ի սինթեզին  $F_0F_1$ -ԱՖՖսինթեզի կողմից: Եթե օքսիդային ֆոսֆորիլացում իրագործող միատրոնդրիումները տեղափոխել  $pH=7,4$  միջավայր, ապա նրանց ներսում՝ մատրիքսում  $pH$ -ը հավասար կլինի 7,7: Որոշեք միատրոնդրիումների ներքին թաղանթի երկու կողմերում  $H^+$  իոնների կոնցենտրացիաների հարաբերությունը: Ինչքա՞ն էներգիա այն իր մեջ կունենա: Կարո՞ղ եք պարզել միայն այդ գրադիենտը բավարար է ԱՖՖ-ի սինթեզի համար: Եթե այն բավարար չէ, ապա էներգիայի ի՞նչ աղբյուր կարող է օգտագործվել ԱՖՖ-ի սինթեզի համար:**

**4.** Եթե շնչող միտոքոնդրիումների կախույթին ավելացնել ԴՑԿԴ, ապա էապես կնվազեն էլեկտրոնների տեղափոխման և ԱԿՖ-ի ֆոսֆորիլացման գործընթացների արագությունները: Այդ միտոքոնդրիումներին դիմիտրոֆենոլի ավելացումից վերականգնվում է թթվածնի յուրացումը, սակայն ֆոսֆորիլացումը մնում է արգելակված: Ինչու՞ է ԴՑԿԴ-ն խափանում թթվածնի յուրացումը միտոքոնդրիումներում: Էլեկտրոնների տեղափոխման Չեզ հայտնի արգելակիչներից որի՞ն է մնան ԴՑԿԴ-ի ներգործությունը:

**5.** Հաշվեք, թե ինչքան ԱԵՖ կարող է սինթեզվել ԱԵՖսինթազի կողմից 0,2 Վ-ի պրոտոնային գրադիենտի հաշվին, եթե տեղափոխվող պրոտոնների թիվը հավասար է 2-ի կամ 3-ի:

**6.** Պրոտոնային գրադիենտն ապահովում է բակտերիաների մտրակների շարժումը: Ադիքային ցուպիկի շարժումակությունը կախված է միջավայրում գլյուկոզի առկայությունից: Նրանց շարժումը դադարում է պրոտոնաֆորների ներմուծումից, իսկ կալյումական իոնաֆոր՝ վալինոմիցինը չի ազդում այդ շարժման վրա: Գլյուկոզի բացակայությամբ Na<sup>+</sup> իոններ պարունակող միջավայրում վալինոմիցինը բերում է բակտերիաների շարժմանը, բայց դա դիտվում է կարճ ժամանակահատվածում: Ինչպե՞ս է կարելի բացատրել այդ արդյունքները:

Դեռ ավելին, բակտերիաները շարժունակ են թթվածնի ինչպես առկայության, այնպես էլ բացակայության պայմաններում: Մուտանտ բակտերիաներում, որոնցում խախտված է ու չի աշխատում ԱԵՖսինթազը, շարժումները դիտվում են միայն թթվածնի առկայությամբ: Ինչու՞:



# Տեղեկատվության ընկալումը կենսաթաղանթի թաղանթներում

|  |     |
|--|-----|
| 5.1. Էլեկտրական ազդակները կենսաթաղանթներում              | 147 |
| Նյարդային ազդակն ու աքսոնով նրա տարածումը                | 147 |
| Էլեկտրական հոսանքի բջջի ներսում ու միջբջջային փոխանցումը | 151 |
| 5.2. Քիմիական ազդանշանների ընկալումը կենսաթաղանթներում   | 152 |
| Քեմիոսենսիտիվ թակտերիաներում                             | 154 |
| Նյարդամիջնորդանյութերի ընկալումը                         | 155 |
| Շորմոնների ընկալումը                                     | 157 |
| Շակագների ընկալումն ու իմուն պատասխաններ                 | 160 |

## 5.1. Էլեկտրական ազդակները կենսաթաղանթներում

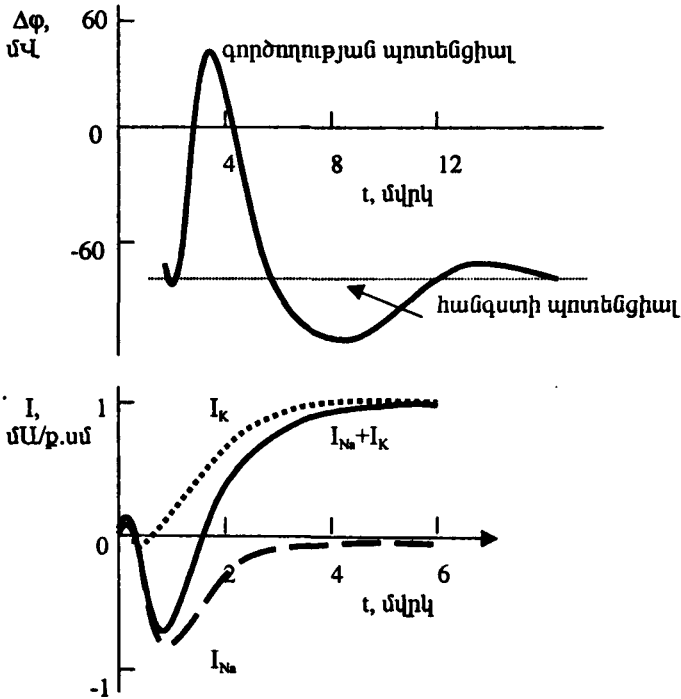
Կենդանի օրգանիզմներում մեկ բջջից մյուսին տեղեկատվության (ինֆորմացիայի) փոխանցումն իրագործվում է երկու ճանապարհով էլեկտրական ազդակների հաշվին և քիմիական նյութերի միջոցով: Երկու դեպքում էլ այն հիմնականում ընկալվում է կենսաթաղանթներում ու բերում որոշ իոնների համար դրանց թափանցելիության մեծացմանն ու թաղանթային պոլենցիայի փոփոխությանը: Հնարավոր են նաև թաղանթային ընկալիչների հետ կապումը, դրանց փոփոխությունն ու այլ առաջնային գործընթացներ: Նմանապես է բջջի վրա ներգործում արտաքին միջավայրի տեղեկատվությունը:

**Նյարդային ազդակն ու աքսոնով նրա տարածումը:** Նյարդային ազդակն իրենից ներկայացնում է նյարդաբջջի պլազմային թաղանթով էլեկտրական պոլենցիայների տարբերության թաղանթային պոլենցիայի կտրուկ փոփոխություն, որը կոչվում է գործողության պոլենցիալ: Դրա առաջացումն արդեն նկարագրված էր մախորդ գլոխներից մեկում (տես թիվ 3.3 պարագրաֆը):

Ավելացնենք, որ նյարդային ազդակի է ձևափոխվում նաև արտաքին գործոնների ազդեցությունից ընկալչային (ռեցեպտորային) բջջիների թաղանթային պոլենցիայի գերբեռնացումը՝ **ընկալչային պոլենցիալը**: Այսպես, օրինակ, որոշ կենդանիների և մարդու լուսազգայուն բջջիներում՝ ցուպիկներում ու սրվակներում պլազմային թաղանթի մերիթումներից կազմավորված կառույցներում գտնվում են պիզմենտներ: Ցուպիկների ռոդոպսինի (40 կԴա մոլեկուլային զանգվածով) մոլեկուլները կազմված են օպսին սպիտակուցից 400 ամինաթթվային մնացորդներով, ու ռետինալից: Բակտերիառոդոպսինին նման (տես թիվ 3.4 պարագրաֆը), նրա մոլեկուլի հիդրոֆոբ մեծ հատվածը գտնվում է թաղանթի ներ-

սում, սակայն, ի տարբերություն, նա պարունակում է հիդրոֆիլ փոքր հատված, որը դուրս է թաղանթից: Ռոդոպսինը կլանում է լույսը, առավելագույն կլանում դիտվում է ալիքի երկարության 500 նմ-ի տիրույթում: Լույսի ներգործությունից ռետինալն իզոմերիզացվում է *ցիս* ձևից *տրանս*ի, ու ռոդոպսինը հաջորդաբար անցնում է հիպտոռոդոպսինի, բատոռոդոպսինի ու այլ միջանկյալ փուլերով: Դրա հետ մեկտեղ շատ կարճ ժամանակում՝ 10 մկրկ-ում առաջանում է ընկալչային պոտենցիալ, որը պայմանավորված է նատրիումական անցքուղիների փակմամբ: Դրանում էական դեր են խաղում  $\text{Ca}^{2+}$  իոնները և ցիկլիկ գուանոզինմեկֆոսֆատը (gGՄՖ), որի քանակը կտրուկ ավելանում է ֆոսֆոդիէսթերազի ակտիվության նվազման արդյունքում, հնարավոր է նաև ֆոսֆոհինոզիտոլի միջնորդությունը: Փաստորեն **ընկալչային պոտենցիալի առաջացումը հակառակ ներգործություն է գործողության պոտենցիալի համեմատությանը:**

Էլեկտրական ազդակներով տեղեկատվությունը փոխանցվում է, օրինակ,



**Նկ. 5.1:** Նյարդաբջջում գործողության պոտենցիալի առաջացման ու տարածման սկզբունքային պատկերը: Ընդհատվող գծով նշված է հանգստի պոտենցիալի մակարդակը:

**Նկ. 5.2** Գրգռման ժամանակ արտոնի թաղանթով հոսանքի խտության փոփոխությունը: Բերված են գունարային ( $I_{Na} + I_K$ ), նատրիումական ( $I_{Na}$ ) ու կալիումական ( $I_K$ ) հոսանքները:

նյարդային բջիջներով: *Դրանց երկար ելուստով արստնով մի կեպից մյուսը նյարդային ազդակի փոխանցումը կապարվում է իոնական հոսանքների և քաղանքային պոպենցիայի փոփոխության ու գործողության պոպենցիայի առաջացման արդյունքում:*

Աքսոնի պլազմային թաղանթի որևէ մի տեղամասում (կետում) թաղանթային պոտենցիալը հաստատուն չէ, ժամանակի ընթացքում այն կտրուկ փոփոխություններ է կրում (նկ. 5.1): Թաղանթի ապարենտացման ժամանակ նրանում առաջանում են *հոսանքներ* (նկ. 5.2), որոնք միացվում են արտաքին միջավայրի միջոցով, գրգռելով արսոնի հարևան տեղամասը: Սկզբում *մուտքային հոսանքը* կազմում է մոտավորապես 1 մԱ/ք.սմ, որը  $Na^+$  իոններով պայմանավորված հոսանքն է, իսկ 1 մվրկ անց առաջանում է *ելքային հոսանք*, պայմանավորված  $K^+$  իոններով: Այդ հոսանքներն առանձին իոնների համար ( $I_i$ ) որոշվում են որպես՝

$$I_i = g_i (\Phi_p - \Phi_i),$$

որտեղ  $\Phi_i$ -ն իոնի հավասարակշռված պոտենցիալն է:  *$Na^+$  և  $K^+$  իոնները թաղանթով անցնում են համապատասխան անցքուղիներով* (տես թիվ 3.3 պարագրաֆը): Նշենք, որ, օրինակ, կաղամարի հսկա արսոնի թաղանթի 1 ք.մկմ մակերեսով անցնում են 20 հազար  $Na^+$  իոններ:

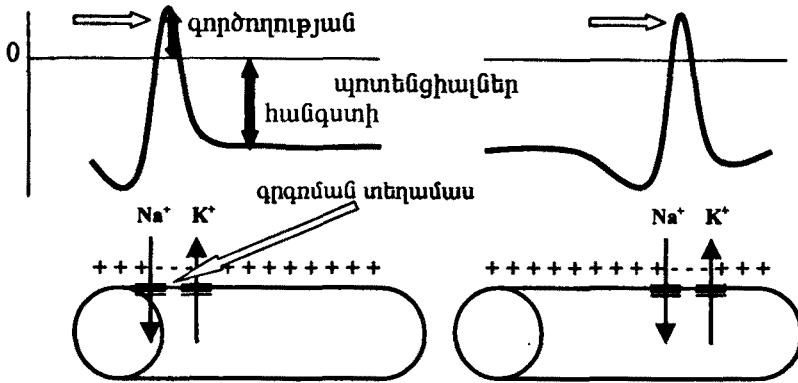
Իրականում  $K^+$  իոնների ելքն ավելի երկարատև է, քան պահանջվում է նախնական վիճակին անցնելու համար, ու թաղանթային պոտենցիալի կորում դիտվում է հանգստի պոտենցիայից ցածր որոշակի արժեք (նկ. 5.1), որի ժամանակ արսոնը դառնում է ոչ դրդվող: Հանգստի վիճակին բնորոշ արժեքին հասնելով, դրդունակությունն արագորեն՝ վրկ-ի հազարերորդ ժամանակում վերականգնվում է: Այդ երևույթը, երբ գործողության պոտենցիայից հետո արսոնի որոշ տեղամաս կորցնում է իր դրդունակությունը, պայմանավորում է ազդակի միակողմանի տարածումը:

Աքսոնով էլեկտրական հոսանքի անցումը կարող է դիտարկվել միկրոէլեկտրոդների օգնությամբ գալվանաչափի միջոցով: Արտաքին միջավայրի կազմից կախված ու անցքուղիների յուրահատուկ արգելակիչների (տես թիվ 3.3 աղյուսակը) օգնությամբ հնարավոր է չափել առանձին իոնների հոսանքները: Դա էական դեր է խաղում իոնական անցքուղիների աշխատանքի (տես թիվ 3.3 պարագրաֆը) պարզաբանման հարցում: Քանի որ թաղանթային պոտենցիալը կրում է փոփոխություններ (նկ. 5.1), ապա իոնական հոսանքների մեծության որոշման համար կիրառում են արդեն նշված լարման ֆիքսման մեթոդը:

*Էական են ոչ միայն թաղանթային պոպենցիայի, այլ նաև արսոնի էլեկտրական հաղորդունակների փոփոխությունները նյարդային ազդակի փարածման ժամանակ:* Ընդ որում, հանգստի վիճակում դիմադրությունը, օրինակ, կաղամարի հսկա արսոնում կազմում է 1000 օհմ/ք.սմ, իսկ թաղանթային պոտենցիայի առավելագույն արժեքի դեպքում այն իջնում է մինչև 25 օհմ/ք.սմ-ի: Դիմադրության այդպիսի նվազումը պայմանավորված է թաղանթով իոնների փանցելիության կտրուկ մեծացմամբ:

Աքսոնը հաճախակի դիտարկվում է որպես հեռատիպային կաբել, սակայն որպես հաղորչիչ արսոնը զիջում է նրան: *Աքսոնում, որը վաղ հաղորդիչ է և որում դիվիզիոն են հոսանքի կորուստներ, փարածման ժամանակ փեղի է ունենում նյարդային ազդակի «ուժեղացում»:* Վերջինս, ինչպես պարզվել է Ա. Հոջկինի կողմից, իրագործվում է թաղանթի հարևան տեղամասում կամ Ռ-անվյեի սեղմվածքում նատրիումական և կալիումական անցքուղիների հաջորդական բացման ու փակման միջոցով, որոնցով տեղի է ունենում իրենց կոնցենտրացիա-

ների գրադիենտների ուղղությամբ համապատասխան խոնների անցում, գրանցվում են տեղային հոսանքներ (ճկ. 5.3):



Նկ. 5.3 Աքսոնով նյարդային ազդակի ուժեղացման գծապատկերը նրա տարածման ընթացքում:

Նյարդաբջջի քսոնով երկայնական ուղղությամբ  $x$  հեռավորության վրա  $t$  ժամանակում գործողության պոտենցիալի ( $V$ ) տարածումը նկարագրվում է այսպես կոչված **հենսլիայի հավասարումով**

$$d^2V/dx^2 = (2\rho_w/r) (C_p dV/dt + V/\rho_p l) \quad (5.1),$$

որտեղ  $\rho_w$ -ն քսոնուլազմայի տեսակարար դիմադրությունն է,  $C_p$ -ը՝ թաղանթի մակերևույթի մակերեսի միավորի տարողունակությունը,  $r$ -ը՝ քսոնի տրամագիծը,  $\rho_p$ -ը՝ թաղանթի տեսակարար դիմադրությունը,  $l$ -ը՝ թաղանթի հաստությունը: Այս հավասարումը թույլ է տալիս հաշվարկել պոտենցիալի փոփոխությունն քսոնով տարածման ընթացքում ստացիոնար վիճակի հաստատման դեպքում, երբ  $t$ -ն ձգտում է բավականին մեծ արժեքների, իսկ  $dV/dt$ -ն հավասարվում է  $0$ -ի  $x$ -ի յուրաքանչյուր կետում: (5.1) հավասարման լուծումից կարող է ստացվել՝

$$V(x) = V_0 e^{-x/\lambda},$$

որտեղ  $\lambda$ -ով նշանակված է  $(r/\rho_p/2\rho_w)^{1/2}$  արտահայտությունը, այն կոչվում է **քսոնի երկարության հաստատում**: Կախված թաղանթի դիմադրության մեծությունից, այս հաստատումն ընդունում է մմ-ի կամ սմ-ի հասնող արժեքներ: Հասկանալի է, որ ինչքան մեծ է  $\lambda$ -ն, այնքան բարձր է նյարդային ազդակի տարածման արագությունը: Դա հնարավոր է քսոնի տրամագծի կամ էլ թաղանթի հաստության մեծացման դեպքում: Այս երկու հնարավորություններն էլ իրագործվում են կենդանիների մոտ, ասենք, գլխոտանիների հսկա քսոնով կամ ողնաշարավորների միելինային թաղանթի հաշվին:

Ոչ միելինապատ քսոնով նյարդային ազդակի տարածման արագությունը ( $\theta$ ) կարող է արտահայտվել որպես՝

$$\theta = A (D/4R)^{1/2} \quad (5.2),$$

որտեղ  $A$ -ն բազմապատկիչ է,  $D$ -ն՝ քսոնի լայնական կտրվածքի տրամագիծը,  $R$ -ը՝ ներբջջային լուծույթի տեսակարար դիմադրությունը: Միելինապատ քսոն-



նում նյարդային ազդակի փոխանցում դիտվում է միայն Ռ-անվյեի սեղմվածքներում, ուստի (5.2) հավասարումը կունենա հետևյալ տեսքը՝

$$\theta = B D^2 / R,$$

որտեղ  $B$ -ն բազմապատկիչ է:

Ռ-անվյեի սեղմվածքներով նյարդային ազդակի թոփոքածև փոխանցումը կոչվում է **սայրասպոր փոխանցում**:

Կարելի է ընդհանրացնել, որ արքունով նյարդային ազդակի տարածումն իրենից ներկայացնում է **ինքնայիթ**, որի շարժումը նկարագրվում է ոչ գծային կախումներով: **Ազդակի տարածման արագությունը որոշվում է արքունի հապկություններով**: Նյարդային ազդակի տարածման արագությունը սովորաբար 1-100 մ/վրկ է, այն փոքր է ոչ միելինապատ և մեծ՝ միելինապատ արքունների համար: Կաղամարի հսկա արքունի համար այն հավասար է 21 մ/վրկ-ի:

Միելինային թաղանթի խախտումների դեպքում էապես դանդաղում է նյարդային ազդակի տարածման արագությունը: Կենտրոնական նյարդային համակարգի տարբեր տեղամասերում նյարդաբջիջների միելինային թաղանթի խախտման ժամանակ զարգանում է բազմակի սկլերոզը:

### **Էլեկտրական հոսանքի բջջի ներսում ու միջբջջային փոխանցումը:**

Բջջի թաղանթներում առաջացած էլեկտրական հոսանքն անմիջապես տարածվում է բոլոր ուղղություններով: Այստեղ պետք է հաշվի առնել այն, որ **թաղանթի երկու կողմերում ջրային միջավայրի էլեկտրահաղորդականությունը շատ մեծ է, իսկ թաղանթինը՝ փոքր**: Ուստի կարելի է ենթադրել, որ բջջի ներսում էլեկտրական հոսանքն ուղղվում է ներբջջային թաղանթներով և, օրինակ, միկրոբորիումների ու բլոբոպլաստների զուգորդող թաղանթները կազմում են էլեկտրական կարելներ:

Էուկարիոտների բջիջներում հաճախակի հայտնաբերվում են երկարավուն թելանման միտոքոնդրիումներ, որոնք միավորվում են ցանցերում: Միտոքոնդրիումների հպման տեղամասերում կարող են առաջանալ հաղորդող կոնտակտներ, որոնցով հնարավոր է էլեկտրական հոսանքի փոխանցում: Այն պայմանավորված է  $H^+$ ,  $K^+$ ,  $Cl^-$  իոններով ու նյութափոխանակային միջմանյութերի լիցքավորված ձևերով, իսկ առանձին դեպքերում՝ նաև  $Ca^{2+}$  իոններով: Այդպիսի բարձր հաղորդականությամբ կոնտակտներ հայտնաբերվել են կաթնասունների



**Նկ. 5.4:** Միջմիտոքոնդրիումային կոնտակտներ՝ սրտամկանում:

սրտամկանում էլեկտրոնային և լուսածորող մանրադիտակի օգնությամբ (նկ. 5.4):

Էլեկտրական հոսանքը կարող է փոխանցվել մեկ բջջից մյուսը: Դա տեղի է ունենում էլեկտրական սինապսներում՝ նյարդաբջիջների հպման տեղամասերում

փոքր չափսերի ծակոտիների առկայության դեպքում (տես թիվ 1.3 պարագրաֆը): Վերջինս հնարավոր է դարձնում իոնների արագ՝ մկվրկ-ում անցումը նախասինապսային թաղանթից հետսինապսայինին, դրանում բերելով գործողության պոտենցիալի առաջացմանը: Իսկ դա ապահովում է նյարդային ազդակի փոխանցման բարձր արագությունը: Պարզ է, որ այդ արագությունը համեմատական է հայժան տեղամասերում ծակոտիների քանակին: Նրանց հաղորդականությունը կարգավորվում է  $H^+$  ու  $Ca^{2+}$  իոնների ներբջջային կոնցենտրացիաներով:

Էլեկտրական սինապսներ հայտնաբերվել են տարբեր խեցգետնակերպերի և ձկների, օրինակ՝ ոսկե ձկնիկի ուղեղում, ինչպես նաև կաթնասունների և մարդու որոշ մարմնական բջիջների ու նյարդաբջիջների դենդրիտների միջև:

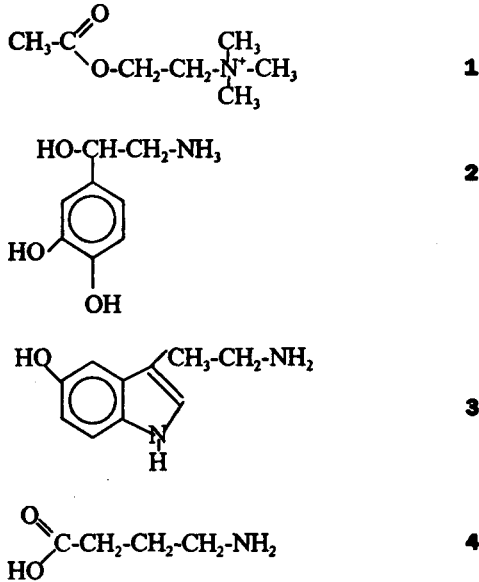
Ի տարբերություն, նյարդային ազդակի միջբջջային փոխանցումը նյարդամիջնորդանյութերի միջոցով ավելի դանդաղ է:

## 5.2: Քիմիական ազդանշանների ընկալումը կենսաթաղանթներում

*Տարբեր բջիջների պլազմային թաղանթն ընկալում է բազմապիսի քիմիական ազդանշաններ՝ շաքարներ ու ամինաթթուներ, նյարդամիջնորդանյութեր (նեյրոնեդիպորներ), նյարդապեպտիդներ (նեյրոպեպտիդներ), որոշ հորմոններ, լիպոպրոպեիդներ ու փարբեր այլ նյութեր, ինչպես նաև վիրուսներ:*

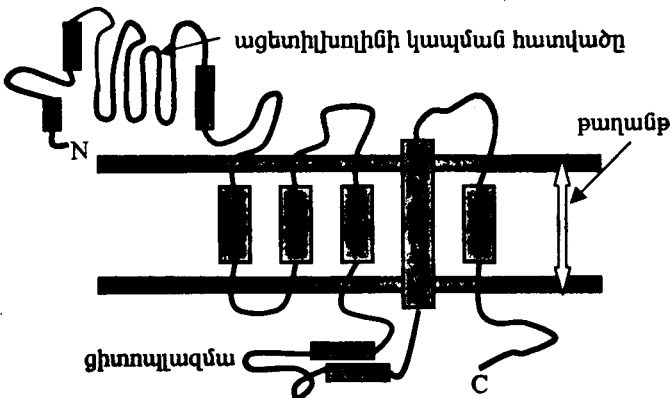
Միջավայրում շաքարների ու ամինաթթուների առկայությունը յուրովի է ընկալվում բակտերիաների կողմից և առաջ է բերում դրանց շարժում դեպի այդ նյութերի բարձր կոնցենտրացիայի տեղամասեր: Նման նյութերը կոչվում են *ապրակտանտներ* (անզլերենից՝ հրապուրող, գրավող): Դրան հակառակ, վնասակար նյութերի, կամ այսպես կոչված *ռեպելենտների* (անզլերենից՝ զզվելի, անդուրեկան, վանիչ) առկայությունից բակտերիաները հեռանում են: Քիմիական ազդանշաններին բջիջների նման պատասխանը կոչվում է *քենոպասսիս*, տարբերակելով նշված դեպքերի համար դրական ու բացասական պատասխաններ:

Նյարդամիջնորդանյութերից են ացետիլխոլինը, նորադրենալինը, սերոտոնինը կամ  $\gamma$  ամինակարագաթթուն (նկ. 5.5), որոնք իրենցից ներկայացնում են ցածրամոլեկուլային միացություններ: Դրանք մասնակցում են մեկ նյարդաբջջից դեպի մյուսը, ինչպես նաև դեպի արտագատող, մկանային ու այլ բջիջներ նյարդային ազդակի փոխանցմանը, ընդ որում, նման փոխանցումը կատարվում է այսպես կոչված քիմիական սինապսներում (տես թիվ 1.3 պարագրաֆը) համապատասխան *ընկալիչների (ռեցեպտորների)* մասնակցությամբ: Այդպիսի փոխանցումը կատարվում է մկմ-ի հեռավորության վրա: Նյարդապեպտիդները լրացնում են նյարդամիջնորդանյութերի ներգործությունը: Դրան հակառակ, հորմոնների ներգործությունն ավելի հեռահար է, ու նրանցից որոշների համար թիրախ բջիջների պլազմային թաղանթում առկա են մենահատուկ ընկալիչներ:



**Նկ. 5.5:** Նյարդամիջնորդանյութերից ացետիլխոլինի (1), նորադրենալինի (2), սերոտոնինի (3) ու γ-ամինակարագաթթվի (4) բիմիական կառուցվածքները:

*Թաղանթային ընկալիչներում (նկ. 5.6) փարբերում են արտաքաղանթային հալված, որն անմիջականորեն փոխազդում է ու կապում այս կամ այն բիմիական ազդանշանը, փրանսբաղանթային հիդրոֆոր հալված, որն ամրացնում է ու պահպանում ընկալիչը թաղանթում, ու, վերջապես, ներքին դեպի ցիտոպլազմա ուղղված հալված, որը սովորաբար օժտված է ֆերմենտային*



**Նկ. 5.6:** Կենդանիների նյարդային սինապսը կազմող հետսինապսային թաղանթում ացետիլխոլինի ընկալիչի կառուցվածքի պատկերը:

**ակտիվությամբ, բջջակմախքային սպիտակուցների հեղ փոխազդելու կամ էլ այլ մոլեկուլների հեղ համալիրներ առաջացնելու ընդունակությամբ:**

**Ընկալիչներն իրարից տարբերվում են թաղանթի լայնքով անցնող պոլիպեպտիդային շղթայի հատվածների քվով:** Այսպես ինսուլին հորմոնի, օսկոգեներից մեկի, աճման որոշ գործոնների ու մի շարք վիրուսների ընկալիչների տրանսթաղանթային հատվածը մեկ անգամ է հատում թաղանթի լայնքը: Այս ընկալիչներն առավել շարժուն են թաղանթում: **Խոլիմարնկալիչներից** մեկի՝ նիկոտինայինի (նկ. 5.6),  $\gamma$ -ամինակարագաթթվի կամ գլիցինի ընկալիչների շղթան առնվազն չորս անգամ է անցնում թաղանթի լայնքով, իսկ խոլիմարնկալիչներից մյուսի՝ մուսկարինայինի, նյարդապեպտիդներից նեյրոկինինի, սոմատոստատինի ընկալիչներինը՝ յոթ անգամ:

Քիմիական նյութերի հետ ընկալիչների փոխազդեցությունը նման է սուբստրատի հետ ֆերմենտի կամ տեղափոխվող նյութի հետ տեղափոխիչի փոխազդեցությանը (տես թիվ 3.2 պարագրաֆը): Այդպիսի փոխազդեցության ժամանակ առաջանում է քիմիական նյութ-ընկալիչ համալիր: Վերջինս պայմանավորում է հետագա գործընթացները:

Շատ դեպքերում առաջնային քիմիական ազդանշանի հետ ընկալիչի փոխազդեցությունից ձևավորվում է մի այլ՝ **երկրորդային միջնորդ**, որն էլ ապահովում է այդ ազդանշանին բջջի պատասխանը: Այդպիսի միջնորդներից են ցիկլիկ ԱՄՖ-ը (gԱՄՖ), gԳՄՖ, ինոզիտոլերեքֆոսֆատը, դիացիլգլիցերոլը,  $Ca^{2+}$  իոնները:

**Բջջաթաղանթում ազդանշանային տեղեկատվության ընկալումը փաստորեն ընդգրկում է ազդանշանային մոլեկուլի կապում-ճանաչում ու նրա չեափոխում:**

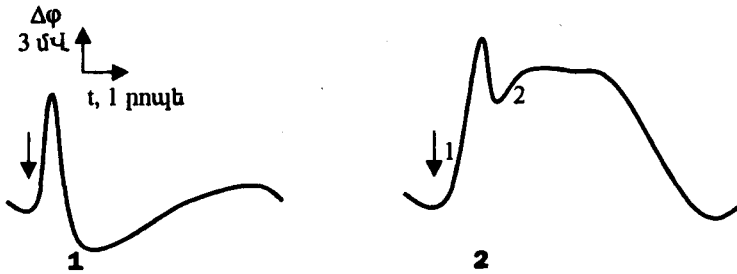
Դիտարկենք թաղանթներում տարբեր տեսակի քիմիական ազդանշանների ընկալման առանձնահատկություններ:

**Քեմիքնակալումը բակտերիաներում:** Ինչպես արդեն նշվեց, բակտերիաներն յուրովի են ընկալում քիմիական ազդանշաններ: Շաքարներն ու ամինաթթուներն աղիքային ցուպիկի կողմից, օրինակ, ընկալվում են պերիպլազմային կամ թաղանթային սպիտակուցների միջոցով, ընդ որում, նշված նյութերը կապվում են շատ փոքր կոնցենտրացիաներում՝ արդեն իսկ  $10^{-6}$  Մ արժեքում: Վերջին տարիներին այդ բակտերիայում հայտնաբերվել են 20 տարբեր քեմիքնակալիչներ: Գլյուկոզի ընկալիչն արդեն նշված (տես թիվ 3.4 պարագրաֆը) ֆոսֆոտրանսֆերազային համակարգի բաղադրամասերից  $E_{II}$ -ն է:

Այս կամ այն նյութի կապվելուն հաջորդում է թաղանթային պոտենցիալի կտրուկ փոփոխում, որը կառավարում է մտրակների շարժումները:

Թաղանթային պոտենցիալի գերբևեռացումը կարող է պայմանավորվել  $H^+$  ու այլ իոնների համար թաղանթի թափանցելիության փոփոխումով, վերջինս էլ կապված է շնչառական շղթայի կամ պլոտոնային ԱԵՖսինթազի աշխատանքի հետ: Իսկ թաղանթի գերբևեռացումը շարժման մեջ է դնում բակտերիաների մտրակները (տես թիվ 1.2 պարագրաֆը): Ընդ որում, գերբևեռացման աստիճանը բարձրանում է ատրակտանտի կոնցենտրացիայի մեծացման հետ:

Այդպիսի գերբևեռացումը շարժունակ բակտերիաներում որոշվել է փորձնականորեն Ջ. Այլերի ու հաստատվել նաև անշարժ բակտերիաներում Ա. Վարդանյանի կողմից (նկ. 5.7): Նման համեմատումը հիմք է տալիս ենթադրել քեմոտաքսիսը կառավարող նաև այլ մեխանիզմի առկայություն:



**Նկ. 5.7:** *Brevibacterium flavum* բակտերիաներում քաղանթային պոտենցիալի կարուկ փոփոխությունը միջավայրում գլյուկոզի շատ փոքր քանակների՝ 0,1 մՄ-ի (1) ու 0,5 մՄ-ի (2) ներմուծումից: Գլյուկոզի ներմուծումը նշված է սլաքով: Թաղանթի գերբևեռացման ավելի դանդաղ՝ 2-րդ փուլի (2) տևողությունը պայմանավորված է գլյուկոզի կոնցենտրացիայով (ըստ Ա. Վարդանյանի, 1988):

Շաքարների կամ ամինաթթուների ոչ յուրացվող անալոզների (որոնք չեն կապվում քեմիընկալիչների կողմից) միջավայրում ներմուծումից թաղանթի գերբևեռացում տեղի չի ունենում: Կապող սպիտակուցներում ժառանգական խախտումների դեպքում քաղանթային պոտենցիալի փոփոխություններ ևս չեն դիտվում: Այս տվյալները վկայում են քեմիընկալիչների ու թաղանթի գերբևեռացման համար կարևոր  $H^+$  ու այլ իոնների համար նրա թափանցելիության փոփոխության միջև կապի մասին:

Հետաքրքրություն է ներկայացնում այն, որ բակտերիաներն ընկալում են միջավայրում այս կամ այն նյութի կոնցենտրացիայի փոփոխությունը ժամանակում տեղաշարժման ուղղությամբ: Դրանում առանձնահատուկ է մակ մտրակների պատման ուղղությունը, որը փոփոխում է տեղաշարժման ձևը: Սակայն այս հարցերում պատասխանները դեռ ձևակերպված չեն:

**Նյարդամիջնորդանյութերի ընկալումը:** Քիմիական ազդանշանների ընկալման տարածված ու լավ ուսումնասիրված օրինակներից է քիմիական սինապսի հետսինապսային թաղանթում (տես նկ. 1.4) նյարդամիջնորդանյութերից ացետիլխոլինի (նկ. 5.5) ընկալումը:

**Ընկալչի հեպ ացեպիլխոլինի մոլեկուլի փոխգործումից ու կապումից էապես մեծանում է  $Na^+$  ու  $K^+$  իոնների համար հեպսինապսային թաղանթի թափանցելիությունը:** Նման արդյունքին կարող է հանգեցնել ացեպիլխոլինի ներգործումից թաղանթում ընկալչի և լիպիդների փոխազդեցության փոփոխումը, ու դրա հաշվին նաև թաղանթային այլ, այդ թվում նշված իոնների թափանցման համար անցքուղիներ կազմավորող սպիրակուցների կոնֆորմացիայի փոփոխությունը: Մկանային բջջում դիտվում է մակ  $Ca^{2+}$  իոնների համար թաղանթի թափանցելիության փոփոխություն: Ացետիլխոլինի կապումից իոնական անցքուղին փաստորեն անցնում է բաց հաղորդող կարգավիճակի (տես թիվ 3.3 պարագրաֆը), որի տևողությունը հասնում է 1 մկրկ-ի: Ացետիլխոլինի հետագա ներգործումից անցքուղին փոխում է իր կարգավիճակը ու փակվում: Այդ գործընթացները շատ կարճատև են, քանի որ ացետիլխոլինի ներգործությունն ավարտվում է նրա թաղանթում գտնվող ացետիլխոլինէսթերազի մասնակցությամբ

մինչև ացտատ ու խոլին քայքայման կամ էլ դիֆուզիայի արդյունքնուն նրա ցրման պատճառով:

Ացետիլխոլինի ընկալումը տեղի է ունենում այդ նյարդամիջնորդանյութի որոշակի շեմքային կոնցենտրացիայի դեպքում, որը ստեղծվում է արսունի նախասիննապսային հատվածում բազմաթիվ արտազատող բջտիկների միմյանց ու նախասիննապսային թաղանթի հետ միաձուլումից: Այդպիսի բջտիկներ առաջանում են էնդոպլազմային ցանցից: Նրանցից ացետիլխոլինն արտազատվում է մասերով: Յուրաքանչյուր բջտիկում գտնվում է ացետիլխոլինի մոտավորապես 1000 մոլեկուլ, ացետիլխոլինի արտազատում տեղի է ունենում միաժամանակ 2-3 հարյուր բջտիկներից: Բայց այդպիսի արտազատման մեխանիզմը պարզաբանված չէ:

Իոնների համար հետսիննապսային թաղանթի թափանցելիության մեծացման հաշվին, երբ թաղանթի ներքին կողմում փոքրանում է բացասական լիցքը ու փոփոխվում է թաղանթային պոտենցիալի արժեքը (տես նկ. 3.20 ու 5.1), բջիջը դրդվում է: Այդ երևույթը արձանագրել են անգլիացի Բ. Կաթսն ու ամերիկացի Ջ. Աքսերտոդը, որի համար նրանք արժանացել են Նոբելյան մրցանակի: Ընդ որում, նյարդային ազդակը փոխանցվում է մեկ բջջից մյուսին, կարծես թե, կարճ միացման օգնությամբ:

**Ացետիլխոլինի ընկալիչն** ուսումնասիրվել է որոշ ձկների (*Torpedo* կամ *Electrophorus*) էլեկտրական օրգանի սիննապսներում: Այդտեղ ընկալիչների թիվը թաղանթի մեկ ք.մկմ-ի մակերեսում հասնում է 10 հազարի: Ացետիլխոլինի ընկալիչը 250 կԴա մոլեկուլային զանգվածով լիպոպրոտեին է, որը կազմված է 4 տեսակի ենթամիավորներից:

Ացետիլխոլինի ընկալիչներն ակտիվանում են նիկոտինի կամ մուսկարինի միջոցով, ըստ որի էլ տարբերակվում են որպես նիկոտինային կամ մուսկարինային ընկալիչներ: Դրանք արգելակվում են մի շարք թույների օգնությամբ, որոնք, մրցակցելով ացետիլխոլինի հետ, իրենք են փոխազդում ընկալիչի հետ: Նիկոտինային ընկալիչի համար այդպիսի թույներից են տուբուկուրարինը, որն օգտագործվում էր դեռևս Կենտրոնական Ամերիկայի հնդկացիների կողմից թշնամու դեմ ադեղնածայրերում, ու որոշ օձերի թույնում պարունակվող բունգառատոքսինը (տես նաև թիվ 3.3 աղյուսակը): Դրանք արգելակում են խոլինաընկալիչները կմախքային մկաններում ու կենտրոնական նյարդային համակարգում: Ատրոպինն արգելակում է մուսկարինային ընկալիչները կենտրոնական նյարդային համակարգում:

Ացետիլխոլինից բացի, որոշ սիննապսներում որպես նյարդամիջնորդանյութ հանդես է գալիս նորադրենալինը, սերոտինինը կամ  $\gamma$ -ամինակարազաքթուն (նկ. 5.5), ինչպես նաև ադրենալինը (էպինեֆրինը), դոֆամինը կամ այլ նյութ: Դրանցից առաջինն ընկալվում է երկու տեսակի՝  $\alpha$  ու  $\beta$  **ադրենալնկալիչների** կողմից, որոնք համապատասխանաբար խթանվում են ֆենիլէֆրինի ու իզոպրոտերենոլի կողմից և արգելակվում ֆենօքսիլեդեզամինի ու պրոպրանոլոլի օգնությամբ: Վերջիններս կիրառում են գտել տարբեր հիվանդությունների ժամանակ:  $\beta$  ադրենալնկալիչների արգելակիչները դանդաղեցնում են սրտի կծկումներն սրտային առիթմիայի կամ անգինայի ժամանակ: Բջջում այս ընկալիչների ֆոսֆորիլացումը, որը կատարվում է ցԱՄՖ-ից կախված պրոտեինկինազների կամ ընկալչային կինազների մասնակցությամբ, նվազեցնում է նրանց գործառնությունը:

Հայտնի են նաև սիննապսներ, որոնցում նյարդամիջնորդանյութի ընկալումը բերում է հետսիննապսային թաղանթի գերբևեռացման ու նյարդային ազդակի

փոխանցման արգելակման: Այդպիսի արգելակումը միջնորդվում է ամինաթթուներից գլիցինի ու Կամինաբուֆիրաթթվի մասնակցությամբ, որոնց կապումն միկոտինային խողիմարնկալիչներին դասվող յուրահատուկ ընկալիչների հետ ակտիվացնում է նրանցում կազմավորված քլորային անցքուղիները:

Նորադրենալինի ու սերոտոնինի կամ էլ գլիցինի ու ամինաբուֆիրաթթվի ներգործությունն ավարտվում է նրանց հետ տեղափոխմամբ նախասինապսային թաղանթով: Այդ տեղափոխիչների կազմում հայտնաբերված են 60-70 %-ով մնանատիպ ամինաթթվային հաջորդականություններ ու նրանցից յուրաքանչյուրն ունի  $\alpha$  պարուրած 12 հատվածներ: Նշված նյարդամիջնորդանյութերը հետ են տեղափոխվում  $\text{Na}^+$  իոնների հետ միասին, օգտագործելով թաղանթով այդ իոնների էլեկտրաքիմիական պոտենցիալների գրադիենտը: Հետաքրքիր է այն, որ նշված տեղափոխիչներն արգելակվում են կոկահինի կողմից: Այդ թմրանյութի ներգործումից նյարդային ազդակի փոխանցումը սինապսում ձգձգվում է:

Ուշագրավ է նաև այն, որ մի շարք ցավազրկող և թմրեցնող նյութեր, օրինակ՝ մորֆինը կամ մեթոնին-ենկեֆալինը (ներգործության համար կարևոր Թիր-Գլի-Գլի-Ֆեն ամինաթթվային հաջորդականությամբ), նյարդամիջնորդանյութերի մնան, կապվում են համապատասխան ընկալիչների հետ, իսկ, օրինակ, իզոմիկոտինաթթուն արգելակում է միտոքոնդրիումների արտաքին թաղանթի ֆերմենտներից մոնոամինաօքսիդազը: Բացի դրանից, հնարավոր է նաև նախասինապսային թաղանթի հատկությունների փոփոխում ու բշտիկներից նյարդամիջնորդանյութերի արտազատման արգելակում: Վերջինս, ըստ երևույթին, նվազեցնում է ցավին պատասխանը: Այդ նյութերի ներգործության մեխանիզմների պարզաբանումը կհստակեցնի դրանց օգտագործումը բժշկության մեջ:

Նյարդամիջնորդանյութերից բացի, համապատասխան ընկալիչները, ինչպես արդեն նշվեց, կարող են փոխազդել ոչ բնական, սինթետիկ նյութերի հետ, որոնք կամ գործում են նյարդամիջնորդանյութերին նման ձևով, կոչվելով **ագոնիստներ**, կամ էլ արգելակում են նյարդամիջնորդանյութերի ներգործությունը, կոչվելով **հակագոնիստներ**:

**Հորմոնների ընկալումը:** Տեղեկատվության փոխանցման ձևերից է հորմոնների ընկալումը:

Նախ նշենք, որ **հորմոնների ներգործությունը դիպվում է նրանց շաքար ցածր կոնցենտրացիաներում**, որը, օրինակ, որոշ պեպտիդային հորմոնների համար կազմում է  $10^{-11}$  Մ: Համապատասխանաբար, այդ հորմոնների մենահատուկ ընկալիչների քանակը թաղանթում համեմատաբար մեծ չէ, հասնելով 10-20 հազարի ու կազմելով թաղանթային սպիտակուցների թվի  $10^{-4}$  -րդ մասը: Հետաքրքիր է այն, որ ընկալիչների քանակի մոտ 1 %-ն է փոխազդում այս կամ այն հորմոնի մոլեկուլների հետ (կենդանիների ու մարդու արյան մեջ հորմոնի կոնցենտրացիաներում): Եվ դա բավարար է բջջում պատասխան ռեակցիայի համար: Բացի դրանից, չի կարելի բացառել հորմոնների ոչ յուրահատուկ ազտորթիան կամ կապումը թաղանթի մակերևույթին:

Չնայած նրան, որ յուրաքանչյուր պեպտիդային հորմոն ունի իր ընկալիչը, **ընկալված ազդանշանի փոխանցումը կախված է բջջաթաղանթի արտաքին կողմում հորմոնների հարաբերակցությունից**: Այսպես, օրինակ, ինսուլինն իջեցնում է լյարդի բջիջների զգայունությունը գլյուկազոնի նկատմամբ, չնայած երկու հորմոնների համար ընկալիչների հավասար քանակին: Ըստ երևույթին, իր ընկալիչի հետ ինսուլինի փոխգործումը և կապումն ազդում են թաղանթում

հարևանությամբ գտնվող երկրորդ հորմոնի ընկալչի կոնֆորմացիայի վրա՝ դարձնելով նրան անընդունակ այդ հորմոնի հետ փոխգործման և կապման համար:

Բացի պեպտիդային հորմոններից, թաղանթում են ընկալվում նաև որոշ հիդրոֆիլ հորմոնանման նյութեր, ինչպիսիքներից է ամինաթթվական ածանցյալ ադրենալինը: Բոլոր դրանց **թաղանթային ընկալիչները գլիկոպրոտեիններ են կամ գլիկոլիպիդներ**, ընդ որում վերջիններից են գանգլիոզոլները:

**Ինսուլինի ընկալիչը (ռեցեպտորը)** գլիկոպրոտեին է: Բջջում այն հանդիպում է  $10^4$  քվով, այսինքն՝ թաղանթի ֆոսֆոլիպիդների  $10^6$  մոլեկուլներին գալիս է ընկալչի 1 մոլեկուլ: Վերջինս կազմված է  $\alpha$  ու  $\beta$  ենթամիավորների երկու զույգերից: Դրանցից առաջինի մոլեկուլային զանգվածը կազմում է 135 կԴա, իսկ երկրորդինը՝ 95 կԴա:  $\alpha$  ենթամիավորը դիրքավորվում է թաղանթում, նրա արտաքին կողմից ընկղմվելով լիպիդային երկշերտի մեջ, իսկ  $\beta$ -ն անցնում է թաղանթի լայնքով: Ընկալչի մոլեկուլների հատվածների միջև փոխազդեցությունն իրականանում է, ըստ երևույթին, ընկալչի հետ հորմոնի փոխազդեցությունից կոնֆորմացիոն վերափոխումների հաշվին: Ընդ որում, ինսուլինը միանում է միայն  $\alpha$  ենթամիավորին:  $\beta$  ենթամիավորն օժտված է թիլոզինիկինազային ակտիվությամբ, որը խթանվում է  $\alpha$  ենթամիավորի հետ ինսուլինի կապումից: Վերջինս բերում է թիրոզինի մնացորդներով ընկալչի ինքնաֆոսֆորիլացմանը՝ ԱԵՖ-ի առկայությամբ: Ընկալչի արտաքին հատվածը պարունակում է պոլիշաքարներ, ու պարզ է, որ դրանց անջատումը որոշակի ֆերմենտների ներգործումից կամ մշակումը հակամարմինների օգնությամբ խափանում են հորմոնի ընկալումը:

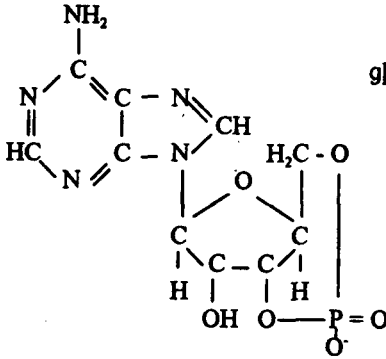
Լավ ուսումնասիրվածներից է մաշկի բջիջներում **աճման հորմոնի ընկալիչը**: Այն  $117$  կԴա մոլեկուլային զանգված ունեցող ու  $1186$  ամինաթթվային մնացորդներից կազմված մի սպիտակուց է, որի թաղանթի արտաքին կողմի հատվածը պարունակում է  $621$  ամինաթթվային մնացորդ, լիպիդային երկշերտով անցնող հատվածին հարողը՝  $50$ , իսկ դեպի ցիտոպլազմա ուղղվածը՝  $250$ : Հենց այդ հատվածում՝ C ծայրում գտնվում են թիրոզինի երեք մնացորդներ: Ինսուլինի ընկալչին նման, այն օժտված է թիրոզինիկինազային ակտիվությամբ, որի հաշվին հորմոնի կապումից տեղի է ունենում ընկալչի ինքնաֆոսֆորիլացում: Աճման հորմոնի ընկալում հայտնաբերվել է նաև էնդոմուկլեազային ակտիվություն:

Ինսուլինի ու աճման հորմոնի ընկալիչները դասվում են սեփական **ֆերմենտային ակտիվությամբ օժտված ընկալիչների** դասին: Բացի դրանցից, տարբերում են **G** (ԳԵՖ-ի կողմից ակտիվացվող) **սպիտակուցների** դասին պատկանող ընկալիչներ, որոնք ներգործում են թաղանթային ֆերմենտների վրա, բերում իոնական անցքողիների կազմավորմանը կամ երկրորդային միջնորդանյութերի առաջացմանը: Այդպիսիներից են ադրենալինի կամ գլյուկագոնի ընկալիչները: Հետաքրքիր է այն, որ բակտերիաների կողմից արտադրվող սպիտակուցային բնույթի որոշ տոքսիններ, օրինակ՝ խոլերայի տոքսինը (խոլերազենը), կապվում են այդ ընկալիչների հետ ու ներգործում հենց G սպիտակուցների վրա, թերելով բջջից  $\text{Na}^+$  իոնների ու ջրի զանգվածային ելքին:

**Ընկալիչների հեպ հորմոնների կապվելուց կտրուկ փոխվում է թաղանթի թափանցելիությունը գարբեր այլ նյութերի համար**: Այսպես, օրինակ, ինսուլինի ներգործումից մեծանում է գլյուկոզի ու ամինաթթուների տեղափոխումը դեպի մկանային բջիջներ: Մի շարք հորմոններ խթանում են թաղանթի թափանցելիությունը  $\text{K}^+$  իոնների համար:

Դրա հետ մեկտեղ, տարածված է թաղանթում գտնվող ֆերմենտներից **ադենիլատցիկլազի** ակտիվացումը, որը բերում է gԱՄՖ-ի սինթեզին: Այն ստացվում է ԱԵՖ-ից (տես նկ. 4.1) երկու ֆոսֆատային խմբի անջատման ու դրա կազմում



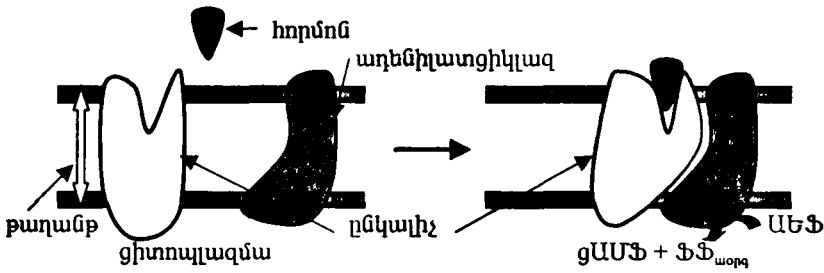


ցիկլիկ ադենոզիննեկֆոսֆատ (ցԱՄՖ)

մնացած ֆոսֆատային խմբի օղակում փակման ճանապարհով, որն ընթանում է հենց ադենիլատցիկլազի մասնակցությամբ: Վերջինս էլ աշխատում է ֆոսֆոլիպիլոնների ու  $Mg^{2+}$  իոնների ներկայությամբ: Հնարավոր է այն, որ ադենիլատցիկլազի ակտիվացումը պայմանավորված է  $Ca^{2+}$  իոնների համար թաղանթի թափանցելիության փոփոխմամբ: Այս ֆերմենտի ակտիվացումը փոխում է նաև բջջի շարժունակությունը, նրա ձևն ու ներբջջային կառուցվածքները: Պարզ է, որ ադենիլատցիկլազի ակտիվությունը կարող է կարգավորվել տարբեր գործոնների կողմից, որոնցից էական են G սպիտակուցները և պրոտազվանդինները: Իսկ ցԱՄՖ-ն էլ միջնորդող դեր է կատարում բջջում՝ ակտիվացնելով պրոտեինկինազն ու բազմաթիվ այլ ֆերմենտներ:

Այստեղ առաջ է գալիս հետաքրքիր մի հարց՝ ինչպե՞ս է ադենիլատցիկլազը կարողանում ընդունել ազդանշաններ ընկալիչների հետ տարբեր տեսակի հորմոնների կապվելուց: Պատասխաններից մեկում Պ. Կուատրելյակասի կողմից առաջարկվում է *հորմոնի հեղու կապվելուց ընկալչի կոնֆորմացիայի փոփոխություն, որը բերում է ֆերմենտի հեղու նրա փոխգործմանը* (նկ. 5.8): *Այս դեպքում ընկալչի և ֆերմենտի փոխազդեցությունը կրնդորդի թաղանթում ընկալչի լարերնայ դիֆուզիա ու կախված կլինի նաև թաղանթի ու, մասնավորապես, լիպիդային երկշերտի կառուցվածքային առանձնահատկություններից: Իսկ դիֆուզիայի արագությունը, ըստ մոդուլիսկու (տես թիվ 2.3 պարագրաֆը) հավասարման, որոշվում է թաղանթում ընկալչի և ֆերմենտի կոնցենտրացիաներից: Այսպես կարևոր է այն, որ թաղանթային մի շարք սպիտակուցներ առաջացնում են ազրեզարներ ու դրանով իսկ սահմանափակում ընկալչի դիֆուզիան:*

Մի այլ պատասխան ընդունում է, որ հորմոնի մի մասը կամ նրա ենթամիավորից մեկը կապվում է ընկալչի հետ, իսկ մյուսը՝ փոխազդում ադենիլատցիկլազի հետ: Հնարավոր է նաև G սպիտակուցի մասնակցությունը հորմոնի ընկալչից ադենիլատցիկլազին տեղեկատվության փոխանցման գործում:



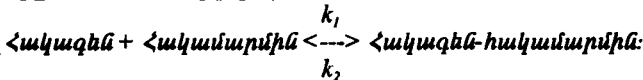
**Սկ. 5.8:** Հորմոնի կապվելն ընկալիչին ու նրա փոխադրծումը աղեմիլատոցիկլազի հետ (տես տեքստը):

*Կապելով այս կամ այն հորմոնը՝ ընկալիչները կարող են նաև անջապելել քաղանքից ու քաղանքային բշտիկի կազմում (տես թիվ 3.5 պարագրաֆը) անցնել ցիտոպլազմա:* Այդ բշտիկները միաձուլվում են լիզոսոմների հետ, որտեղ հորմոնը ճեղքվում է հիդրոլիզային ֆերմենտների ազդեցությամբ: Նման դեպքում հորմոնի ճեղքումից առաջացած նյութերը կարող են ունենալ ազդանշանային դեր, իսկ ընկալիչները վերադառնալ ու վերակառուցվել քաղանքում: Հնարավոր է նաև ընկալիչների ազդեցացում քաղանքային բշտիկի առաջացումից առաջ:

Հետաքրքիր է այն, որ մանրէների բջիջների միմյանց հետ փոխազդեցությունը չի կատարվում հորմոններով, սակայն մեկ բջջից մյուսին տեղեկատվության փոխանցում, ըստ երևույթին, տեղի է ունենում, ու դրանում անմիջականորեն մասնակցում է ԳԱՄՑ-ն աղեմիլատոցիկլազի օգնությամբ: Վերջին տարիներին Դ. Կելլի ու Ա.Ս. Կապրելյանցի կողմից առաջարկվել է մի տեսակետ, որ *մանրէների տեղեկատվական փոխազդեցությունն իրականանում է ամանս որոշակի փուլում նրանց կողմից արտադրվող ցիտոկինների ու այլ քիմիական նյութերի միջոցով, որոնք ընկալվում են այլ փուլում գտնվող բջիջների կողմից:*

**Շակագների ընկալում ու ինուն պատասխաններ:** Տարբեր օտարածին սպիտակուցներ ու պոլիշաքարներ կազմում են այսպես կոչված *հակազեններ (անտիգեններ)*, որոնք հիմնականում ընկալվում են ու կապվում լիմֆոցիտների բջջաքաղանքում *հակամարմինների ինունազոլորուլինների* կողմից, ապահովելով բջջի կամ օրգանիզմի ինուն պատասխանը: Ընդ որում, հակամարմիններն ունեն յուրահատուկ խնամակցություն համապատասխան հակազենի նկատմամբ:

*Հակազենները փոխազդում են ինունազոլորուլինների հետ, սուբստրատֆերմենտը կամ տեղափոխվող նյութ-տեղափոխիչ փոխազդեցությանը (տես թիվ 3.2 պարագրաֆը) նման, կապվելով նրանց կապման կենտրոնում*



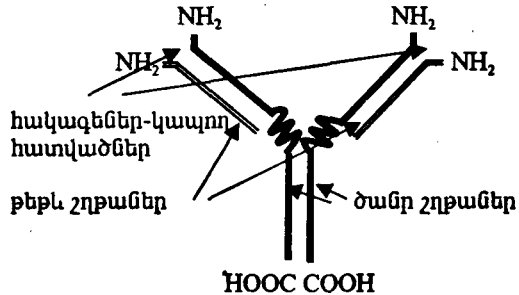
*Այս գործընթացի հաստատությունը K-ն ( $k_1/k_2$ ) հավասար է  $10^6 - 10^7$ -ի, որի համար հաշվարկված ազատ էներգիայի փոփոխությունը (մոտ 30-40 կՋ/մոլ արժեքով) վկայում է կապի ոչ մեծ կայունության մասին: Այսպես դիտվում են ջրածնային կապեր, էլեկտրաստատիկ ու վան-դեր-վալսյան փոխազդեցություններ: Հնարավոր է նաև հակազեն-հակամարմին համալիրի առաջացման ժամանակ ջերմաստիճանի նվազումը ու էնթալպիայի փոքր փոփոխությունները*

**որոշումը, որը վկայում է էական կառուցվածքային վերակառուցումների բացակայության մասին:**

Իմունագլոբուլինների մեծ քանակությամբ առանձնահատուկ են B-լիմֆոցիտները: Նրանք անջատվել են և մանրամասն ուսումնասիրվել **սպիրակուցի յոդացման, ներկանյութերի հետ փոխազդեցության օպտիկական չափման, նիշերով օրինակների էլեկտրոնապարամագնիսական արչագանքման, հակազենների հետ համալիրների էլեկտրոնային մանրադիփարկման, պրոպեռիոլզային ֆերմենզների կողմից ճեղքման** ու այլ մեթոդների օգնությամբ:

Հաջող արդյունքի հանգեցրեց 1970-ական թ-ին Ս. Միշտայնի և Ջ. Քելերի կողմից մշակված **հիբրիդոմային տեխնիկան**, երբ կենդանիների իմուն համակարգի քաղցկեղային բջջի և որոշակի հակամարմիններով լիմֆոցիտի միաձուլումից ստացվում է այդ համամարմիններով բջիջների կլոն ու դրանից անջատվում է որոշակի տեսակի հակամարմինների մեծ քանակ:

Իմունագլոբուլինները (Ig) սպիտակուցներ են, որոնք, օրինակ՝ G իմունագլոբուլինը, կազմված են, ինչպես ցույց տվեց Գ. Էդելմանը, երկու տեսակի ենթամիավորներից՝ թեթև L (23-25 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով ու 215-220 ամինաթթվային մնացորդներից) ու ծանր H (50-60 կԴ-ա մոլեկուլային զանգվածով ու 450-575 ամինաթթվային մնացորդներից) շղթաներով: Այդ շղթաները մոլեկուլում իրար հետ կապվում են դիսուլֆիդային կապերով (դիսուլֆիդային կապով միմյանց կապվում են նաև H շղթաները), ու սովորաբար, ըստ Բ. Վալենտայնի և Մ. Գրինի, դասավորվում երկու զուգահեռ ճյուղերով՝ լատինական Y տառին մնան (նկ. 5.9):

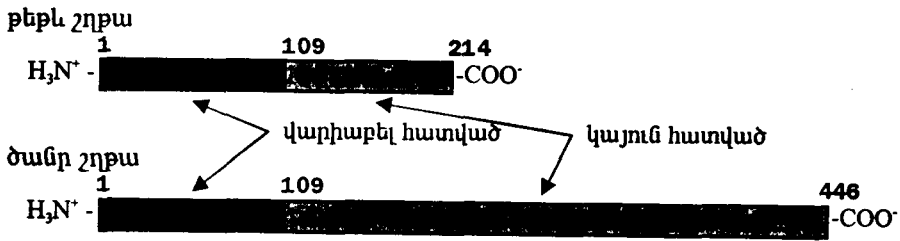


**Սկ. 5.9:** Համամարմնի մոլեկուլի պատկերը: Պոչիկը որոշում է հակազենի հետագա փոխարկումը:

Իմունագլոբուլինները միմյանցից տարբերվում են թեթև ու ծանր շղթաների որոշակի հատվածներում մինչև 110 ամինաթթվային մնացորդներ պարունակող առաջնային կառուցվածքի առանձնահատկություններով: Նման փոփոխվող հատվածները կոչվում են **վարիաբել** (նկ. 5.10): Այդ հատվածներում առանձնացվում են գերվարիաբել սեգմենտներ, որտեղ և գտնվում են հակազեններ կապող կենտրոններ: Շղթաների մյուս մասն ընդգրկում է կայուն ամինաթթվային հաջորդականությամբ մի հատված:

Թաղանթում թեթև ու ծանր շղթաների վարիաբել հատվածները տեղաբաշխվում են նրա արտաքին կողմում, իսկ ծանր շղթաների կայուն մասը դիրքավորվում է լիպիդային երկչերտում (նկ. 5.9): Հետաքրքիր է այն, որ վերջինների կայուն հատվածները կապող հաջորդականություններն առանձնահատուկ են պրոլինի մնացորդի բարձր պարունակությամբ ու ունեն ոչ կանոնավոր կառուց-

վածք: Դրանց հաշվին արտաքին կողմի հատվածը շարժունակ է ու այն պտտվում է լիպիդային երկչերտում նրա հատվածի նկատմամբ:



**Սկ. 5.10:** G իմունագլոբուլինի բեթև ու ծանր շղթաներում վարիաբել և կայուն հատվածները:

Նման ձևով է կառուցված պոլի-IgR ընկալիչը: Նրա արտաբջջային հատվածում, որը պարունակում է 420 ամինաթթվային մնացորդներ, տարբերակվում են 4 դոմեններ, որոնցից առաջինում մյուս իմունագլոբուլինների վարիաբել հատվածների հետ հոմոլոգիայի աստիճանը ամենաբարձրն է: Բացի դրանցից, նշվում են 2 դոմեններ, որոնք ամփոփակնորեն հարում են ներթափանցային հատվածին: Այդ դոմեններում շատ են պրոլինի ու ցիստեինի մնացորդները:

Ծանր շղթաների  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\epsilon$ ,  $\gamma$  ու  $\mu$  տեսակներից կախված տարբերում են իմունագլոբուլինների հինգ համապատասխան դասեր, որոնցից առավելագույն քանակով հանդիպում է IgG-ն (150 կԴա մոլեկուլային զանգվածով): Վերջինս հետաքրքիր է նաև նրանով, որ կարող է անցնել մորից պտղին ընկերքի բջիջներում համապատասխան ընկալիչների հետ կապվելու շնորհիվ:

**Փոխազդելով ածխաջրերի հեպլ իմունագլոբուլիններն առաջացնում են կարևոր նշանակություն ունեցող համալիրներ:** Դրանցից են բջջային ու սուբստրատային ադիզվայի մոլեկուլները, հյուսվածքային համատեղության հիմնական սպիտակուցային համալիրը: Վերջինս գլխուպրոտեիդների մի համալիր է: Մարդու մոտ այդ մոլեկուլներն առաջին անգամ հայտնաբերվել են լեյկոցիտներում ու կոչվել HLA (անգլերեն՝ *human leukocyte associated* բառերի առաջին տառերից): Մարմնական բջիջների պլազմային թաղանթի նման սպիտակուցները, որոնք խմբավորվում են 1-ին դասում, ակտիվացնում են ցիտոտոքսիկ T-լիմֆոցիտները, իսկ B-լիմֆոցիտները, որոշ T-լիմֆոցիտներն ու էպիթելային բջիջները պարունակում են 2-րդ դասի գլխուպրոտեիդներ:

Լիմֆոցիտի բջջաթաղանթում գտնվող համամարմինները հակազենների առկայությունից վերադասավորվում են խմբավորվելով որոշակի հատվածում՝ առաջացնում են այսպես կոչված գլխարկներ (տես թիվ 2.4 պարագրաֆը): Այդ գործընթացը պահանջում է էներգիայի աղբյուր: Գլխարկները խթանում են լիմֆոցիտների բաժանումը:

Հակազենների կապումից որոշ լիմֆոցիտներ ձևափոխվում են բլաստերի ու ձեռք բերում պրոլիֆերացման ընդունակություն:

Հակազեններ կարող են ընկալվել նաև այսպես կոչված *R սպիրակուցների* կողմից, որոնք բնորոշ են ոչ լիմֆոիդ բջիջներին:

## Առաջադրանքներ ու խնդիրներ

### 1. Լրացրե՛ք բաց բողմված բառերը հետևյալ պնդումներում.

Ա Թաղանթային պոտենցիալի ապաբեռնացման դեպքում առաջանում է ---- պոտենցիալ, իսկ նրա գերբեռնացման ---- պոտենցիալ:

Բ Գործողության պոտենցիալի առաջացման ժամանակ մուտքային հոսանքը պայմանավորված է ---- իոններով, իսկ ելքայինը ---- իոններով: Դրանցից ավելի երկարատև է ---- հոսանքը:

Գ Նյարդային ազդակի տարածման արագությունը ---- է արտոնի երկարության հաստատունին:

Դ Նյարդային բջիջների միջև էլեկտրական ազդակների փոխանցումն իրագործվում է -- ---- հաշվին կամ ---- օգնությամբ: Դրանցից ---- դեպքում տեղի ունենում ազդակի ուղղորդված փոխանցում:

Ե Բակտերիաների կողմից ---- ու ---- ընկալումից տեղի է ունենում թաղանթային պոտենցիալի ----, որը գործի է դնում մտրակները:

Զ Քիմիական ազդանշանների ընկալումը թաղանթներում կատարվում է մենահատուկ -- ---- օգնությամբ, ընդ որում, օրինակ, ացետիլխոլինի, նորադրենալինի և այլ ----ի ներգործությունը ---- է, իսկ հորմոններինը ----:

Է Ե աղբյուրներն էլեկտրոնների ազդակներն է ----, իսկ հակազդակներն ----:

Ը Արտաքին ազդանշանների ներգործությունը որոշ դեպքերում իրագործվում է ---- ----ի մերթջային կոնցենտրացիաների փոփոխման ճանապարհով: Դրանցից կարևոր են ցԱՄՑ-ն ու ---- իոնները:

Թ Հորմոնների թաղանթային ընկալիչներից են ---- ակտիվությամբ օժտված ֆերմենտային սպիտակուցները: Այդպիսին է ինսուլինի ընկալիչը:

Ճ Հորմոնների ընկալիչները ներգործում են ցԱՄՑ-ի սինթեզն իրագործող ---- ֆերմենտի վրա: Այդպիսի ներգործությունը կարող է միջնորդվել ---- սպիտակուցների կողմից:

Ի Իմունազոլոքուլինները միջանցից տարբերվում են ---- հաստվածներով, որոնք տեղաբաշխվում են թաղանթի ---- կողմում: Դրանցում են գտնվում հակազներ կապող կենտրոններ:

Լ Իմունազոլոքուլինների ---- շղթաներում հայտնաբերվում են ---- մնացորդներ պարունակող ոչ կանոնավոր կառուցվածքով հաստվածներ, որոնց հաշվին նրանք շարժունակ են:

### 2. Նշե՛ք, թե պնդումներից որն է ճիշտ: Եթե պնդումը սխալ է, ապա բացատրե՛ք ինչու՞:

Ա Իոնական անցքուղիների բացումը՝ հաղորդող վիճակին անցումը բերում է թաղանթի ապաբեռնացմանը, իսկ նրանց փակումը՝ թաղանթի գերբեռնացմանը:

Բ Արտոնի ոլորտ տեղամասերում դրդունակության ժամանակավոր կորուստը պայմանավորվում է նյարդային ազդակի միակողմանի տարածումը:

Գ Էլեկտրական ազդակները բջջում տարածվում են պլազմային թաղանթով ու մեկ բջջից մյուսը փոխանցվում էլեկտրական կամ քիմիական սինապսների միջոցով:

Դ Նյարդամիջնորդանյութի կոնցենտրացիան սինապսում կարող է 5 հազար անգամ գերազանցել արյան մեջ հորմոնի գործող կոնցենտրացիան:

Ե Քիմիական փնապսներում հետսինապսային թաղանթի վրա նյարդամիջնորդանյութի ներգործությունը ավարտվում է նրա ճեղքման կամ թաղանթով տեղափոխման արդյունքում:

Զ Թաղանթային ընկալիչների կառուցվածքում սովորաբար տարբերակում են երեք հատվածներ, որոնցից արտաթաղանթային մասում գտնվում է ճանաչման-կապման կենտրոն, իսկ դեպի ցիտոպլազմա ուղղված մասն օժտված է ֆերմենտային ակտիվությամբ:

Է Թաղանթային ընկալիչ կողմից քիմիական ազդանշանի ճանաչման-կապման ժամանակ տեղի է ունենում թաղանթային պոտենցիալի գերբեռնացում:

Ը Հորմոնների թաղանթային ընկալիչների փոխգործումը աղենիլատցիկլազի հետ կարող է ընթանալ նրա լատերալ դիֆուզիայի հաշվին կամ G սպիտակուցի միջնորդությամբ:

**Ճ** Ինստիտուտի ընկալչի քիրոզինկինագային ակտիվությունը դրսևորվում է քիրոզինի մնացորդների մասնակցությամբ նրա ինքնաֆոսֆորիլացման մեջ:

**Ի** Որոշ հորմոնների ընկալումից փոխվում է թաղանթի թափանցելիությունն իոնների նկատմամբ, որն իոնական անցքուղիների առաջացման կամ բացման հետևանք է:

**Խ** Հորմոնների թաղանթային ընկալիչները համախափի անցնում են դեպի ցիտոպլազմա էնդոցիտոզի ճանապարհով, սակայն վերջինս չի որոշում ազդակի փոխանցումն ու նրան հետագա պատասխանը:

**Ս** Հակազեն-հակամարմին համալիրում առաջանում են ոչ կայուն կապեր:

**3.** Էրիթրոցիտների թաղանթում  $\beta$  ադրենալընկալիչները սովորաբար ճանաչում-կապում են ադրենալին, որի դեպքում խթանվում է ադենիլատցիկլազի ակտիվությունը: Այդ ընկալիչների քանակը որոշելու նպատակով, դուր օգտագործել էք մրցակցային արգելակիչ ալպրոնոլոլը, որը 500 անգամ ավելի ամուր է կապվում ընկալիչների հետ: Նկարագրեք, թե ինչպես կընթանա  $\beta$  ադրենալընկալիչների հետ ալպրոնոլոլի մեմահատուկ կապումը: Կհասնի՞ր այն, արդյոք, հազեցման:

# ԱՌԱՋԱՂՐԱՆՔՆԵՐԻ ԵՎ ԽՆՆՈՒՐՆԵՐԻ ՊԱՏԱՍԽԱՆՆԵՐ

## 1. Ա ճկունությունը

- Ք լիպիդների
- Գ բջջապատը
- Ղ պեպտիդազիկանի, քեյխոյաթթու-  
մների, լիպիդների
- Ե սֆերոպլաստներ, պրոտոպլաստներ
- Զ պեպտիդազիկանը, ցելյուլոզը,  
խիտինը կամ մանանը
- Է ցելոբիոզ
- Ը ծակոտիներ

## 2. Ճիշտ են՝ Ա, Բ, Դ, Զ, Թ, Լ, Խ, Ծ:

## 1. Ա երեք

- Ք շիագեցած, միրիստինային, 14,  
պալմիտինային, 16, մարգարինային,  
17, կամ ստեարինային, 18
- Գ ստերինների, լյարդի
- Ղ երկֆիտամիլային
- Զ երկշերտ
- Ծ ամֆիֆիլ
- Է հիդրոֆիլ, հիդրոֆոբ կամ ճարպալուծ
- Ը գլանի, կոնի, շոջված կոնի
- Թ օդ կամ ջուր, լիպոսոմներ,  
երկշերտեր
- Ժ միցելներ, լիպոսոմներ

## 2. Ճիշտ են՝ Ա, Գ, Դ, Ե, Զ, Ի, Խ, Կ, Ը, Դ:

4.  $7 \cdot 10^5$

5.  $2 \cdot 10^{-7}$  սմ

## 1. Ա Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>

- Ք հիդրոֆոբ, ոչ բենեոացված, հիդրոֆիլ,  
բենեոացված
- Գ ունիպորտ, սիմպորտ, հակապորտ
- Ղ հակապորտ
- Ե պասիվ, ակտիվ
- Զ պորիններ
- Է էլեկտրաքիմիական
- Ը էլեկտրածին
- Թ Հենդերսոնը, Բադանթի պոտենցիալի  
գծային փոփոխության
- Ժ հասարակ դիֆուզիայի
- Ի ծակոտիների, կինկերի

## Թ կադերինը

- Ժ բջջային կամ պլազմային,  
պլազմալեն
- Ի ամինաթթուներ կամ նուկլեոտիդներ
- Լ բակտերիայի, բուսական, էուկարիոտիկ
- Խ ադեզիվ, սահմանափակող,  
հաղորդող, պլազմադեմանների
- Ծ ադեզիվ
- Կ պլազմալենի, միկրոսոմների
- Շ չէ

## Ի փուլային

- Լ սիլալաթթուների, ֆոսֆատների
- Խ մոդիֆիկացումը, վերակառուցումից
- Ծ կարգավորիչ, շարժողական,  
իմունային, ֆունկցիոնալ ակտիվ
- Կ ինտեգրալ
- Շ ծայրամասային, ինտեգրալ
- Զ լիցքավորված
- Ղ գլիկոֆորինը, սպեկտրինը
- Ը բակտերիառոդոպսին
- Թ պատոդական, լատերալ
- Յ ֆլիպ-ֆլոպ
- Ն համամարմինների

## Լ պասիվ

- Խ վալինոմիցինի, միգերիցինի,  
անցքուրու
- Ծ տետրոդատոքսին
- Է իոնաֆորներ, շարժումակ ու անշարժ
- Շ պոմպի, անցքուրու
- Զ լուսային
- Ղ նատրիում-կալիումական, դիցիկլոհեք-  
սիլկարբոդիմիդը
- Ը պլազմային
- Ս ուղղորդված
- Ն էնդոցիտոզ

2. Ճիշտ են՝ **Բ, Դ, Ե, Թ, Լ, Խ, Ծ, Կ:**

3. 40,4 Ձ/մոլ, 87 %

4.  $K^+$  իոնների համար հաշվածը (89 մՎ),  $Na^+$  իոնների համար հաշվածը (48 մՎ)

5. Կալիումի քլորիդի ներգործումից թաղանթային պոտենցիալը կիջնի 40 մՎ-ով

1. Ա ԱԵՅ, ԳԵՅ, ՈՒԵՅ

**Բ ԱԵՅ**

**Գ** պրոտոնաֆորներ, դինիտրոֆենոլ

**Դ** ճարպալուծ, մշամի, արժեքի

**Ե** չեզոք, պրոտոնացված, ոչ պրոտոնացված

**Զ** մեծանույն

**Է** ներքին, քերմոզենին

**Ը** ծովային, աղասեր

**Թ** ֆլավինային, սուկցինատ-դեհիդրոզենազը կամ ցիտոքրոմների, ցիտոքրոմ c

**ժ** կովալենտ

**Ի** չորս, սուկցիտանուրիքինոնօքսիդա-

նեդուկտազ

**Լ** օքսիդավերականգնողական

**Ն** ուրիքինոն, ցիտոքրոմ c

**Ս** մենաքինոն

**Կ** ճյուղավորված, այլընտրանքային, կարճեցված

**Շ** երկու, բակտերիաֆեոֆիտին, ցիտոքրոմ b

**Չ** 32, 38

**Պ**  $\gamma$ , ռոտացիայի,  $\beta$

**Ջ** տեղային էներգետիկական զուգորդման, զուգորդող միավորների

2. Ճիշտ են՝ **Բ, Գ, Ե, Ը, Ժ:**

5. 1 մոլեկուլ, եթե պրոտոնների քիվը 3-ն է

1. Ա գործողության, ընկալչային

**Բ**  $Na^+$ ,  $K^+$ , էլքային

**Գ** համեմատական

**Դ** էլեկտրական հոսանքի, մյարդամիջնորդանյութերի, երկրորդ

**Ե** ամինաթթուների, շաքարների, գերբեռնացում

**Զ** ընկալիչների, մյարդամիջնորդա-

մյութերի, մոտահար, հեռահար

**Է** ֆենօքսիբենզամինը, պրոպրանոլոլը

**Ը** երկրորդային միջնորդների, կալցիումի

**Թ** քիլորինկինազային

**ժ** ադենիլատոցիկլազի, G

**Ի** վարիաբել, արտաքին

**Լ** ծանր, պրոլինի

2. Ճիշտ են՝ **Ա, Բ, Դ, Զ, Թ, Ժ, Ի, Ծ:**





- Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. *Молекулярная биология клетки*. В 5-ти кн. М.: Мир. 1986.
- Антонов В.Ф., Смирнова Е.Д., Шевченко Е.В. *Липидные мембраны при фазовых превращениях*. М.: Наука. 1992.
- Антонов В.Ф., Черныш А.М., Пасечник В.И., Вознесенский С.А., Козлова Е.К. *Биофизика*. Учебник. М.: Владос. 1999.
- Артюхов В.Г., Ковалева Т.А., Шмелев В.П. *Биофизика*. Воронеж: Изд-во Воронежского государственного университета. 1994.
- Биологические мембраны. Методы*. Под ред. Финдлера Дж., Эванса У. М.: Мир. 1990.
- Биохимическое исследование мембран*. Под ред. Мэдди И. М.: Мир. 1979.
- Болдырев А.А. *Биологические мембраны и транспорт ионов*. М.: Изд-во Московского государственного университета. 1985.
- Болдырев А.А., Курелла Е.Г., Павлова Т.Н., Стволинский С.Л., Федосова Н. У. *Биологические мембраны*. М.: Иква. 1992.
- Введение в биомембранологию*. Под ред. Болдырева А.А. М.: Высшая школа. 1990.
- Волькенштейн М.В. *Биофизика*. Учебн. пособие. М.: Наука. 1988.
- Гелетюк В.И., Козаченко В.Н. *Кластерная организация ионных каналов*. М.: Наука. 1990.
- Геннис Р. *Биомембраны. Молекулярная структура и функции*. М.: Мир. 1997.
- Кагава Я. *Биомембраны*. Учебн. пособие. М.: Высшая школа. 1985.
- Кольс О.Р., Максимов Г.В. *Ритмическое возбуждение в соматических клетках: физико-химические основы*. М.: Изд-во Московского государственного университета. 1987.
- Кометиани З.П., Векуа М.Г. *Кинетика мембранных транспортных процессов*. Учебн. пособие. М.: Высшая школа. 1988.
- Котык А., Яначек К. *Мембранный транспорт*. М.: Мир. 1980.
- Кульберг А.Я. *Рецепторы клеточных мембран*. М.: Высшая школа. 1987.
- Кучеренко Н.Е., Войццкий В.М. *Биоэнергетика*. Учебн. пособие. Киев: Виша школа. 1982.
- Ленинджер А. *Основы биохимии*. В 3-х кн. М.: Мир. 1985.
- Лишко В.К., Шевченко М.И. *Мембраны и жизнь клетки*. Киев: Наукова думка. 1987.
- Мембраны: ионные каналы*. Под ред. Чизмаджева Ю.А. М.: Наука. 1981.
- Николс Д.Дж. *Биоэнергетика. Введение в хемосмотическую теорию*. М.: Мир. 1985.
- Оленев С.Н., Грачева Т.И. *Биология клетки*. Учебн. пособие. С.-Петербург: Изд-во С.-Петербургского мед. ин-та. 1993.
- Рубин А.Б. *Лекции по биофизике*. М.: Изд-во Московского государственного университета. 1998.

Рубин А.Б. *Биофизика*. В 2-х кн. Учебник, 2-ое изд. М. 2000.

Скулачев В.П. *Биоэнергетика. Мембранные преобразователи энергии*. М.: Высшая школа. 1989.

Скулачев В.П. *Энергетика биологических мембран*. М.: Наука. 1989.

Страйер Л. *Биохимия*. В 3-х кн. М.: Мир. 1985.

Твердислов В.А., Тихонов А.Н., Яковенко Л.В. *Физические механизмы функционирования биологических мембран*. М.: Изд-во Московского государственного университета. 1987.

Тимашев С.Ф. *Физико-химия мембранных процессов*. М.: Химия. 1988.

Уилсон Дж., Хант Т. *Молекулярная биология клетки: сборник задач*. М.: Мир. 1994.

Филиппович Ю.П. *Основы биохимии*. Учебник. М.: Просвещение. 1993.

Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J.D. *Molecular Biology of the Cell*. Garland Publ. Inc.: New York, London. 1997.

Ashcroft F.M. *Ion Channels and Disease*. Acad. Press: London 1999.

*Biomembranes*. Packer L. and Flescher S. (Eds.). Acad. Press: London. 1996.

Deamer D.W., Kleinzeller A., Fambrough D.M. *Membrane Permeability: 100 Years Since Ernest Overton*. Curr. Top. in Membranes, v. 48. Acad. Press. 1999.

Glaser R. *Biophysics*. Springer: Berlin, 2000.

Hille B. *Ionic Channels of Excitable Membranes*. 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Ass.: Sunderland, 1992.

Kotyk A., Janacek K., Koryta J. *Biophysical Chemistry of Membrane Functions*. John Wiley and Sons: New York, 1988.

Lehninger A.L., Nelson D.L., Cox M.M. *Principles of Biochemistry*. Worth Publ.: New York, 1993.

Lodish H., Baltimore D., Berk A., Zipursky S.L., Matsudaira P., Darnell J. *Molecular Cell Biology*. Sci. American Books Inc.: New York. 1995.

*Molecular and Functional Diversity of Ion Channels and Receptors*. Rudy B. and Seeburg P. (Eds.). Ann. N.Y. Acad. Sci., v. 868, 1999.

*Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPases and Related Transport ATPases*. Beauge L.A., Gadsby D.C. and Garrahan P.J. (Eds.). Ann. N.Y. Acad. Sci., v. 834. 1997.

Nicholls D.G., Ferguson J. *Bioenergetics. An Introduction to the Chemiosmotic Theory*. Acad. Press: London, New York. 1992.

Stein W.D., Lieb W.R. *Transport and Diffusion Across Cell Membranes*. Acad. Press: London. 1986.

Stryer L. *Biochemistry*. W.H. Freeman and Co.: San Francisco, 1995.

van Winkle L.J. *Biomembrane Transport*. Acad. Press: San Diego. 1999.

Yeagle P.L. *The Membranes of Cells*. Acad. Press: San Diego. 1995.

# ՏԵՐՄԻՆՆԵՐԻՐՈՒԹՅՈՒՆՅՈՒՆ

## **Աղենիլատցիկազ 159-160**

- Աղենոզիներեքֆոսֆատ (ԱԵՖ)
- կառուցվածքը 123
- հիդրոլիզ 112
- սինթեզ 22,122,128
- մեխանիզմը  $F_0F_1$ -ում 141-143
- սկզբունքները 142
- տեղափոխումը թաղանթով 70,92
- Աղենոզիներեքֆոսֆատազ (ԱԵՖ-ազ)
- կալիումական 104-105
- կալցիումական 102-104
- մատրիումական 129
- մատրիում-կալիումական 98-102
- պրոտոնային 108-112
- կառուցվածքը 108-110
- կինետիկան 111-112
- միտոքոնդրիումներում և քլորոպլաստ-ներում 111
- վակուոլներում 113
- փոխազդեցություն էլեկտրոնների տեղափոխման շղթայի հետ 124,143-144
- կալիումի իոնների տեղափոխման համակարգի հետ 114
- պրոտոնա-կալիումական 113
- տեղափոխիչ 97
- Աղենոզիներեքֆոսֆատսինթազ (ԱԵՖսինթազ) 108
- աշխատանքի մեխանիզմը 141-143
- Աղենոզինմեկֆոսֆատ ցիկլի (ԳԱՄՖ) 159
- Ադրենալին 156
- ընկալիչներ 156
- Ազոնիստ 157
- Ալամենցիտին 92-93
- Ածխաջրեր, թաղանթում 28-29
- Կ-Ամինակարագաթթու 153
- Ամֆոտերիցին 92
- Ամիլինանավթալինսուլֆոնաթթու (ԱՆՍ) 42,43
- Անցքուղի թաղանթում
- ադմուկներ 87
- դարպասներ 84
- իոնական 83-95
- ֆիզիկական սկզբունքներ, իոնի տեղափոխման 84-85
- կալիումական 90
- կալցիումական 90-91
- կյանքի (գոյատևման) ժամանակը 81
- հոսանքներ 84,149
- մոդել 83-84

- մատրիումական 87-90
- պրոտոնային 91,110
- վոլտ-ամպերային բնութագիր 86,86
- քլորային 87
- ֆիլտր 84
- Անցումներ
- գոշ-ցիս լիպիդներում 40
- երկչերտ-միցել թաղանթներում 118
- երկսուլֆիդ-երկթիոլ 114,115
- կոնֆորմացիոն սպիտակուցներում 142
- միջփուլային, սպիտակուցների 56
- փուլային լիպիդներում 39-44
- ֆլիպ-ֆլոպ 43
- atp օպերոն 110
- Ատրակտանտ 152
- N-Ացետիլգլյուկոզամին 11,12,15,16
- Ացետիլտալին 153
- ընկալումը 155-156

## **Բակտերիաներ**

- գրամբացասական 10
- գրամդրական 10
- լիպիդային կազմը 10,33
- L-ձև 13
- մտրակ 14
- Բակտերիառոդոպսին
- կառուցվածքը 106-107
- ձևափոխությունը լույսի կլանումից 107-108
- վերակառուցումը 109
- Բանաձևեր Բուցմանի 76,86
- Բջջապատ
- բակտերիայի 11-14
- ադհեզիվ տեղամասեր 14
- տարբերություններ գրամդրական ու գրամբացասական բակտերիաներում 12-13
- բուսական բջջի 15

## **Գանգլիոզիդներ 32**

- Գ-իալոտոնաթթու 16
- Գ-լիկոլալիքս 15
- Գ-լիկոֆորին 53
- Գ-լիցերալիպիդներ 30
- Գործակից
- էլեկտրածին 102
- թաղանթի հարաբերական պասիվ քափանցելիության 74,102
- քափանցելիության 72,74
- Հիլի 96

- P/O 140
- Գործողության պոտենցիալ 93-95,147
- մոդել Թեորեի 94
- տարածումն արտոնով 149-151
- Գրամիցիդին 91-92
- Գրաններ քլորապլաստում 23

**Պեսմասում 16**  
 Դինիտրոֆենոլ 83  
 Դիցիկլոհեքսիլկարբոդիիմիդ (ԴՅԿԴ)  
 112-113

- Դիֆուզիա
- ընկալիչ 159
- լատերալ 43,55
- լիպիդների 43
- հասարակ 70,72-76
- հեշտացված, կամ միջնորդված 70,78-80
- - չափանիշներ 79
- պատույական 55
- սպիտակուցների 55

**Երկամինապիմելինաթթու 12**

- Ձոռներ**
- լուսածորվող 42,43,126
  - - հաճախականության կապույտ շեղում 42
  - պարամագնիսական 42,43

**Էլեկտրածնություն (էլեկտրագենեզ) 73,101**  
 Էներգիտող 69,117  
 Էներգետիկական զուգորդում թաղանթում  
 122-129  
 Էկզոցիտոզ 69,117

**Ընկալիչներ (ռեցեպտորներ) թաղանթներում 152-163**  
 Ընկալչային պոտենցիալ 147-148

- Թաղանթային պոտենցիալ 75,101,125**  
**Թաղանթներ**
- անջատումը, մեկուսացումը 19
  - արհեստական 35-39
  - արտաքին 11
  - բակտերիայի 10
  - բշտիկներ 19
  - - բնականոն ու շրջված 126
  - դրոփող 24
  - զուգորդող 24
  - երկշերտ լիպիդային 35-50
  - էլեկտրական դաշտում 45-46
  - կծկվող 24
  - հետսինապսային 17
  - միաձուլում 117-118
  - միելինային 10,151
  - միտոքոնդրիումների 21-22
  - պլազմային, պլազմալեւն 8-11,14-16
  - վերակառուցում 49-50

- ֆունկցիաները 9
- Թեյխոյաթթու 13
- Թերմոզենին 128
- Թիլակոիդներ 23

**Ինունագլոբուլին 24,160-163**  
 Ինսուլին 158  
 - ընկալիչ 158  
 Իոնամիցին 82  
 Իոնաֆոր 80-83  
 - A23187 83

- Լիզոցին 12**  
 Լիպիդային կառույց
- առաձգականություն 44-45
  - երկշերտ 35-50
  - էլեկտրական դաշտում 45-46
  - կոնֆիգուրացիաներ 40
  - մակերևութային լիցք 46-49
  - միաշերտ 35-36
  - մոդիֆիկացում 49
  - փուլային անցումներ 39-44
- Լիպիդ**
- անջատում թաղանթներից 29
  - թաղանթում 29-35
  - ինքնակազմակերպում 39-44
  - կազմը բակտերիաներում 10,33
  - կառուցվածքը 33-34
  - կոնֆորմերներ 31
  - հատկություններ 35-36,39,40
  - պոլիմորֆիզմ 36
  - սահմանային 62
  - տեղափոխում 62
  - օքսիդացումը պերօքսիդային 334-35
  - ֆունկցիաներ 28
- Լիպոսոմ 37-39**  
**Լիցք**
- էներգետիկական, բջջի 127
  - մակերևութային 46-49

**Խոլինաընկալիչներ 154**

**Մակուտի թաղանթներում 17,20,77**  
 - ջրային 75,77

- Կաղզերին 16**  
 Կալմոդուլին 104  
 Կապսուլ բակտերիայի 14  
 Կարբոնիլցիանիդլորֆենիլիդրազոն (ԿՔՖՀ) 83  
 Կարդիոլիպին 30,31  
 Կժք համակարգ 71,104-105  
 Կենսաբանական թաղանթներ (մենթրաններ)
- անհամաչափությունը 58
  - դասակարգումը 24-25
  - դինամիկություն 58

- կազմավորումը 61-64
- կառուցվածքի հատկանիշներ 57-58
- հեղուկա-խճանկարային մոդել 58-60
- մասնագիտացումը 24
- Կետ Կրաֆտի 41
- Կեֆալին 31
- Կինկ լիպիդում 40
- Կլատրին 117
- Կոլիցին 93
- Կոնեկսին 17
- Կոնեքսոն 17
- Կորիզաթաղանթ 19,20
- ֆունկցիաները 21
- Կրիստալներ (կատարներ) միտոքոնդրիումում 21
- Կրկնակի էլեկտրական շերտ 47

**Շակագների ընկալում թաղանթներում**  
160-163

- Հակագոմիստ 157
- Հակապորտ 69
- Հակաօքսիդիչ 35
- Հաղողականություն թաղանթի 75
- Հանգստի պոտենցիալ 75,103
- Հաստատումներ
- աքսոնի երկարության 150
- Միքայելիսի 76,79
- Հարաբերություն
- Օնգագերի 73
- Ուսինգի 75
- Հավասարակշռություն, Դ-ոնմանի 77
- Հավասարումներ
- Գոլդմանի 75
- Գոլդմանի-Հոջկինի-Կաքսի 75
- Էյնշտայնի 55
- Էյնշտայնի-Սմոլուխովսկու 48
- Հենդերսոնի 74
- հեռատիպային 150
- Ներմատի 73
- Ներմատի-Պլանկի 73
- Նիկոլսկու 71
- Սկետչարդի 79
- Սմոլուխովսկու 48,159
- Ուսինգի 95
- Հեմ 132
- Հեմոլիզ 71
- Հիբրիդմային տեխնիկա 161
- Հորոնմանի ընկալում թաղանթներում 157-160
- - աճման 158

**Սեզոսոմ 13**  
**Մեթիլոդամին 126**

- Մեթոդներ
- էլեկտրոնապարամագնիսական արձագանքման 43
- ընտրողական էլեկտրոդների 71-72
- թափանցող իոնների 125

- իմունագլոբուլինների ուսումնասիրման 161
- լիպիդային երկշերտի ստացման 39
- լիպիդների ուսումնասիրման 29
- լուսածովրդի զոնդերի 42,43,126
- կալորիաչափման 42
- կոնֆորմացիոն փոփոխությունների ուսումնասիրման, F<sub>0</sub>F<sub>1</sub>-ում 142-143
- մանրադիտարկման, էլեկտրոնային 8
- միջուկապարամագնիսական արձագանքման 43
- պետչ-կյամպի 86
- պրոտեոլիպոսոմների ստացման 38
- ռենտգենյան ճառագայթների դիֆրակցիայի 42
- սպիտակուցների ուսումնասիրման, թաղանթային 51-52
- տեղափոխման ուսումնասիրման, նյութերի թաղանթով 71
- ցենտրիֆուգման 19
- քեմիլյումինեսցենցիայի զրանցման 35
- Մեթիոնին-էնկեֆալին 157
- Մելիտին 93
- Միելին 10
- Միջբջջային կոնտակտներ 16-18
- Մորդու Յունգի 44,45
- Մոնեմսին 82

- Նատրիումական գրադիենտ 129**
- Նատրիումական էներգետիկա 129
- Նիգերիցին 82
- Նիկոտինամիդադեմինդիմուկլետիդ (ՆԱԴ) 130
- Նյարդամիջնորդանյութերի ընկալում թաղանթներում 155-157
- Նյարդային ազդակ 18,147-151
- Նորարդենալին 153

- Պեպտիդոգլիկան 11-13**
- Պինոցիտոզ 77,117
- Պլազմադեսմա 17
- Պլազմային թաղանթ (պլազմալեմ) 8-10, 11,14-16
- անհամասեռություն 9
- Պոմպեր
- իոնական 96
- կալիումական 96,104-105
- կալցիումական 102-104
- լուսային 96
- մատրիում-կալիումական 98-102
- պրոտոնային 96,105-113,135
- Պորին 54
- Պոտենցիալ
- դիֆուզիոն 74
- էլեկտրակինետիկ, ζ 48
- էլեկտրաքիմիական 73
- խզման 45
- մակերևութային 47

**Պրոտոնային գրադիենտ (պոտենցիալ)**  
108  
**Պրոտոնային էներգետիկա** 129  
**Պրոտոպլաստ** 13  
**ProU համակարգ** 71

**Ռեպելենտ** 152  
**Ռոդոպսին** 147-148  
**Ռոտացիա, F<sub>0</sub>F<sub>1</sub>-ում** 142-143

**Սաքսիտոքսին** 89  
**Մերոտոնին** 153  
**Միալաքթո** 32  
**Միմպորտ** 69  
**Մյնապա** 17,1152  
**Մպեկտրին** 54  
**Մպիտակուց**  
- անջատում **թաղանթներից** 51-52  
- G 158  
- դիրքավորումն ու տեղաբաշխումը **թաղանթում** 50-57  
- երկաթածմբային 130-131  
- **թաղանթային** 50-57  
- - ակտիվության կախվածություն **լիպիդներից** 56-57  
- - դիֆուզիա 55  
- - ինտեգրալ 51,59  
- - ծայրամասային 51,59  
- - միջվուլային անցումներ 56  
- - շարժունակություն 55-56  
- IgG 162  
- IgR 162  
- կալցիում-կապող 103-104  
- KdpA, B, D, E 104,105  
- հաջորդականություններ  
- - առաջնորդային 62  
- - կամգառային 64  
- HPr 116  
- M 115  
- ներմուծումը **թաղանթում** 63-64  
- R 163  
- P170 97  
- տեղափոխում **թաղանթով** 62  
- TrkA, E, G, H 113,114  
- OmpC, F 54  
- ֆլավինային 130  
**Ստերիններ** 32  
**Մուլթոլիպիդներ** 33  
**Մֆերոպլաստ** 13  
**Մֆինգոլիպիդներ** 30-32  
**Մֆինգոմիելին** 30,31

**Վալինոմիցին** 81-82  
**Վարկածներ**  
- **գուգորդող միավորների, Վեստերհոֆի**  
144  
- միաձուլման **թաղանթների, L-լուիսի** 118  
- սպիտակուցների **թաղանթում** ներմուծ-

ման, **Վիկնեթի** 63  
- տեղային էներգետիկ **գուգորդման,**  
**Վիլյամսի** 143  
- **Քոնինգսի և Ռոբիլարդի** 115

**Տապսիզարպին** 104  
**Տեղափոխում (տրանսպորտ) նյութերի**  
**թաղանթով**  
- ակտիվ 70,95-116  
- - առաջնային 70,95  
- - երկրորդային 70,113-116  
- - չափանիշներ 95  
- **գլյուկոզի** 80,116  
- **դասակարգումը** 69-70  
- **դերը բջջում** 67-68  
- էլեկտրոնների, **շրթաներ** 24,129-141  
- - **բակտերիաներում** 136-138  
- - - **ցիկլիկ** 137  
- - միտոքոնդրիումներում 132-136  
- - **քլորոպլաստներում, ֆոտոսինթետիկ**  
137-138  
- **ինդուկցիոն** 70  
- **լակտոզի** 114-115  
- **կալիումի իոնների բակտերիաներում**  
70-71,104-105,113-114  
- **կոնստիտուտիվ** 70  
- **շաքարների** 70,114-115,116  
- **պասիվ** 70,72-83  
- **պրոտոնների** 1105-113,133,135  
- **ջրի** 76-78  
- **սպիտակուցների** 62  
- **ուղղորդված** 70,116  
**Տեսություններ**  
- էլեկտրամեխանիկական, **Կրոուլիի** 45  
- **թաղանթի պատռման, ստոխաստիկ,**  
**Չիզմանցի** 46  
- **քեմիոսմոսային, էներգետիկական**  
**գուգորդման, Միտչելի** 124-129  
**Տեսլողատոքսին** 89  
**Տեսարամեթիլպիպերիդինօքսին (ՏԵՄՊՕ)**  
43  
**Տեսրաքլորերեքֆտորմեթիլբենզիմիդազոլ**  
83  
**Տեսրաֆենիլֆոսֆոնիում (ՏՖՖ')** 69,125  
**Տոնոպլաստ** 18,24  
**TrkA համակարգ** 70,113-114

**Ցերեբրոզիններ** 32  
**Ցիկլիկ ԱՄՖ (ցԱՄՖ)** 159  
**Ցիտոզ** 69,116-118  
**Ցիտոքոմեներ** 131-132,134

**Ուաբահ** 101  
**Ուբիքինոն** 32  
- Q-ցիկլ 134  
**Ունիպորտ** 69  
**Փեդեթի** 124

**Քենիսոսնոսային տեսություն, Միտչելի**

124-129

**Քենոտաքսիս** 152

**Քոլեստերին** 30,32,37

**Քրոմատոֆոր** 10

**Քրոմաֆոր** 107

**Օրենք**

- էներգիայի ձևափոխման քջջում,

Սկոպաչովի 144-145

- դիֆուզիայի, Ֆիկի 72

Օսմոս 75-76

**Օքսիդավերականգնողական պոտենցիալ**  
138

**Օքսիդավերականգնողական փոխարկում-  
ներ (ոեակցիաներ)** 138-140

**Տագոցիտոզ** 9,117

**Ֆենիլդիկարբաունդեկարբոն** 125

**Ֆլավինմենեկնուկեյլոտիդ (ՖՄՆ)** 131

**Ֆոսֆատիդիլէթրանոլամին** 29,30

**Ֆոսֆատիդիլխոլին** 29,30

**Ֆոսֆատիդիլինոզիտ** 29,30,

**Ֆոսֆատիդիլսերին** 29

**Ֆոսֆոլամբան** 104

**Ֆոսֆոլիպազ** 29,33

- A 33-34

**Ֆոսֆոլիպիդներ** 30-32

**Ֆոսֆոտրանսֆերազ** 116

**Ֆոսֆորիլացում**

- օքսիդային 122

- ֆոտոսինթետիկ 135

Արմեն Թռչունյան  
**Կենսաբանական թաղանթներ**  
Ուսումնական ձեռնարկ  
բարձրագույն ուսումնական հաստատությունների ուսանողների համար

Армен Трчунян  
**Биологические мембраны**  
Учебное пособие для студентов высших учебных заведений

Armen Trchounian  
**Biological Membranes**  
Hand-book for students of higher educational institutes

Տեխնիկական խմբագիրներ՝  
Կենս. գիտ. թեկն. Ա.Վասիլյան, Կենս. գիտ. թեկն. Ա.Փոլադյան

Դիտողություններն ու ցանկություններն ուղարկել հետևյալ հասցեով.

375025 Երևան, Ալեք Մանուկյան փ. 1,  
Երևանի պետական համալսարան, կենսաբանական ֆակուլտետ



# Արմեն Թռչունյան Կենսաբանական թաղանթներ

Հրատարակչության տնօրեն՝  
Հրատարակչության խմբագիր՝  
Նկարիչ՝  
Սրբագրիչ՝  
Համակարգչային ձևավորող՝

ՍՈՎԻԱՏ ՄԿՐՏՉՅԱՆ  
ՄԱՇԱ ՄԱՅՏԱԿԱՆՅԱՆ  
ԱՐԱ ԲԱՂՂԱՍՄԱՐՅԱՆ  
ՆՎԱՐԳ ՓԱՐՍԱԴԱՆՅԱՆ  
ՆՈՒՆՆ ՄԱԿԱՐՅԱՆ

Ցախագրությունը օֆսեթ:

Թուղթը օֆսեթ:

Չափսը 70x100/16:

Ծավալը՝ 11 տպ. մամուլ:

Տպարանակը՝ 500:

Փինը՝ պայմանագրային

«ԶԱՆԳԱԿ-97» հրատարակչություն  
Երևան, Վարդանանց փակուղի 8, հեռ. 54-89-32, էլ. փոստ՝ [zangak@arminco.com](mailto:zangak@arminco.com)

«Զանգակ-97» հրատարակչության տպարան