

**TİLAKOİD MEMBRANLARINDA  
ELEKTRON VƏ PROTON DAŞINMASI.  
RİYAZİ MODEL****A.N.NƏSİBOVA\*, R.C.QASIMOV\*, L.Ə.ƏLİYEV\*, R.İ.XƏLİLOV\*\*****\* AMEA Radiasiya Problemləri İnstitutu****\*\* Bakı Dövlət Universiteti**

*Məqalədə fotosintezin işıq mərhələsində tilakoid membranlarında baş verən elektron və proton nəqlinə riyazi yaxınlaşma olmuşdur. Bu proseslər differensial tənliklər sistemi vasitəsi ilə göstərilmişdir. Elektron Paramaqnit Rezonans (EPR) üsulu ilə bəzi amillərin elektron və proton nəqlinə təsirinin izahı verilmişdir.*

Fotosintez – canlı təbiətin mühüm proseslərindən biridir və artıq 200 ildən artıqdır ki, müxtəlif ixtisaslı alimlərin: bioloqların, kimyaçıların, fiziklərin, geoloqların və s. diqqətini özünə cəlb edir. Bu da təəccüblü deyil. Belə ki, fotosintez hesabına bitkilər günəş işığının enerjisini mənimsəyir, üzvi birləşmələr sintez edir və bununla da, Yer üzərində həyatın qorunması və inkişafı üçün atmosferi oksigenlə zənginləşdirirlər.

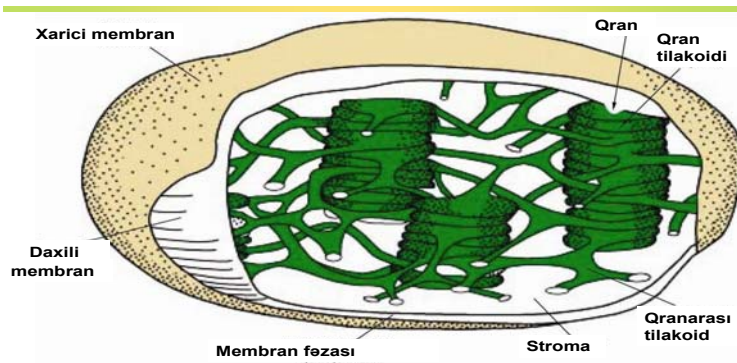
Müasir təsəvvürlərə əsasən fotosintez bir sıra fotofiziki və biokimyəvi prosesləri özündə birləşdirir ki, bunların da nəticəsində bitkilər günəş işığı enerjisi hesabına karbohidrat (şəkər) sintez edirlər. Fotosintezin çoxsaylı mərhələlərini iki böyük proseslər qrupuna – işıq və qaranlıq mərhələlərinə bölmək qəbul olunmuşdur [6].

Fotosintezin işıq mərhələsində işıq enerjisi hesabına adenzotri-fosfat (ATP) molekulu sintez olunur və reduksiya olunmuş nikatinamidadenin dinukleotid fosfatın (NADPH) – yüksək reduksiya potensialına malik olan birləşmənin yaranması baş verir. ATP molekulları hüceyrədə universal enerji mənbəyi rolunu yerinə yetirirlər. Fotosintezin işıq mərhələləri xloroplast daxilindəki tilakoidlərdə baş verir. Xloroplastın ümumi quruluşu şəkl.1-də göstərilib.

Xloroplast daxilindəki tilakoidlərin bir hissəsi bir-birinə sıx birləşərək qranlar əmələ gətirirlər. Həmin qranlardan onların davamı kimi stromaya da tilakoidlər çıxır ki, bunlara da qranlararası tilakoidlər deyirlər (şəkl.1).

Tilakoid membranları bitkilərin fotosintetik aparatının əsas komponentlərindən – işıqtoplayan pigment-zülal və elektron nəqliyyat kompleksləri, həmçinin, adenzodifosfat (ADP) və qeyri-üzvi fosfatdan (P<sub>i</sub>) ATP-in yaranmasını katalizə edən ATP sintaza kompleksindən ibarətdir. Elektron-nəqliyyat kompleksləri və ATP sintaza tilakoid membranla-

rında bərabər paylanmayıblar [1]. Fotosistem 1 ( FS 1) və ATP sintaza komplekslərinin çoxu qranlararası tilakoidlərdə və qran tilakoidlərinin stromaya yönəlmiş səthlərində yerləşiblər. Bütün *b/f* kompleksləri hər iki növ tilakoidlər arasında bərabər paylanıblar. FS II kompleksləri qranlarda tilakoidlərin bir-birinə sıx birləşdiyi yerlərdə lokallaşdıblar. Bir-birindən uzaqlaşmış bu komplekslər labil elektron daşıyıcıları – membranda hərəkət edən plastoxinon, tilakoiddaxili fəzada hərəkət edən plastosianin və stromada hərəkət edən ferrodoksinin köməyi ilə bir-birinə qarşılıqlı təsir göstərə bilirlər. Hidrogen ionlarının tilakoid daxilində diffuziya proseslərinin də, həmçinin, xloroplastlarda energetik birləşmənin təmin olunmasında vacib rolu var: ATP – in yaranması protonların ATP sintaza komplekslərindən translokasiyası ilə müşahidə olunur.



Şək.1. Xloroplastın quruluşu

Tilakoid membranlarında elektron nəqli proseslərini təsvir edən tənliklər sistemini qurmaq üçün diffuziya əmsallı differensial tənliklər sistemindən istifadə edirik:

$$\frac{\partial \Psi_i}{\partial t} = D_i \nabla^2 \Psi_i + F_i(\Psi_1, \dots, \Psi_N)$$

Burada  $\Psi_i(r,t)$  – fəzanın  $r$  nöqtəsində,  $t$  zaman anında  $i$ -ci komponentin qatılığıdır,  $D_i$  –  $i$ -ci komponentin diffuziya əmsalıdır,  $F_i$  –  $i$ -ci komponentin qatılığının dəyişməsinə müəyyən edən mənbə funksiyalarıdır. Bizim halda belə mənbələr tilakoid membranının müstəvisində bərabər paylanan  $\sigma_{b/f}$  və  $\sigma_{II}$  – uyğun olaraq *b/f* komplekslərinin və FS II komplekslərinin sıxlıqlarıdır. İndi isə elektron daşıyıcılarının oksidləşmə - reduksiya çevrilmələrinin dinamikasını təsvir edən tənliklər sistemini yazaq.

$$\frac{\partial [P^+_{700}]}{\partial t} = k_{700}([P_{700}]_0 - [P^+_{700}]) - k_{pc}[P^+_{700}][[Pc]_0 - [Pc]] \quad (1)$$

$$\frac{\partial [Pc]}{\partial t} = D_{Pc} \nabla^2 [Pc] - 2\sigma_{bf} k_Q ([Q] [Pc] [H^+]_i) + k_{Pc} [P^+_{700}] ([Pc]_0 - [Pc]), \quad (2)$$

$$\frac{\partial [Q]}{\partial t} = D_Q \nabla^2 [Q] + \sigma_{bf} k_Q ([Q] [Pc] [H^+]_i) - \sigma_{11} k_{H0} [H^+]_0 / 2, \quad (3)$$

Burada  $k_{700}$ ,  $k_{Pc}$ ,  $k_{H0}$  – uyğun reaksiyaların effektiv sürət sabitləridir. (1) tənliyi membranda FS I komplekslərinin  $P_{700}$  reaksiya mərkəzlərinin davranışını göstərir. (2) tənliyi tilakoiddaxili fəzada hərəkət edən plastosianinin davranışını əks etdirir. (3) tənliyi isə membranda plastoxinonun qatılığının dəyişməsinə əks etdirir.

Protonların tilakoid daxilinə keçməsi suyun parçalanması və plastoxinolun oksidləşməsi nəticəsində baş verir. Protonların tilakoidlərarası fəzadan daşınması ( $H^+_{out} \rightarrow H^+_{in}$ ) bağlı plastoxinolun protonlaşması ilə bağlıdır. Protonların yan səthdən xaricə çıxması passiv sızma və həmçinin ATP-in yaranması ilə bağlı olan protonların ATP sintazadan transmembran keçidi ilə olur. Protonların nəqli proseslərini təsvir edən tənliklər sistemi aşağıdakı şəkildə olacaq:

$$\left[ 1 + \frac{k_0 B_0}{(k_0 + [H^+]_0)^2} \right] \frac{\partial [H^+]_0}{\partial t} = D_H \nabla^2 [H^+]_0 - \frac{2}{l_0} (k_{H0} \sigma_{11} [H^+]_0 - J_{H^+}) \quad (4)$$

$$\left[ 1 + \frac{k_i B_0}{(k_0 + [H^+]_i)^2} \right] \frac{\partial [H^+]_i}{\partial t} = D_H \nabla^2 [H^+]_i + \frac{2}{l_i} (k_{H0} \sigma_{11} [H^+]_0 + 2k_Q \sigma_{bf} - J_{H^+} - J_{ATP}) \quad (5)$$

Burada  $k_0$ ,  $k_i$ ,  $B_0$ ,  $B_i$  – parametrləri sistemin bufer xüsusiyyətlərini xarakterizə edir.  $J_{H^+}$  funksiyası protonların tilakoid membranlarından passiv sızmasını təyin edir. (4) tənliyi protonların tilakoidlərarası fəzada, (5) tənliyi isə tilakoid daxilində nəqlini göstərir.

(1)-(5) tənlikləri fotosintezin işıq mərhələsində tilakoid membranlarında baş verən elektron və proton nəqlini təsvir edir. Bu tənliklər sistemi bizə imkan verir ki, uyğun parametrləri dəyişməklə bəzi radioekoloji amillərin elektron və proton nəqlinə təsirini öyrənək. UB-B şüalarının FS 1və FS2 arasındakı əlaqəyə, elektron-nəqliyyat zəncirinə təsirini öyrənmək məqsədi ilə tərəfimizdən aparılan eksperimentlərdə kontrol və UB şüaların təsirinə məruz qalmış *Vicia faba* yarpaqlarının P700 mərkəzlərinin EPR 1 siqnalları alınmış, UB şüalanma effektinin şüalanma dozasından asılılığı öyrənilmişdir.

EPR spektrləri EPR-1306 spektrometrində 3 sm-lik diapazonda ölçülüb. Yarpaqlar civə-kvars lampasının (DRT-230) UB-B şüaları ilə, UBİ-2 filtrindən şüalandırılıb. İstilik effektini yox etmək üçün yarpaqlar kamerada altında buz olan kağız üzərinə qoyulub. Lampa və yarpaqlar arasındakı məsafə 20 sm, UBİ – 2 filtri ilə nümunələr arasındakı məsafə isə 6 sm olmuşdur. Maksimal şüalanma 310 nm-də qeyd olunub. Beləliklə, civə-kvars lampası ilə UBİ-2 filtrindən şüalanmış

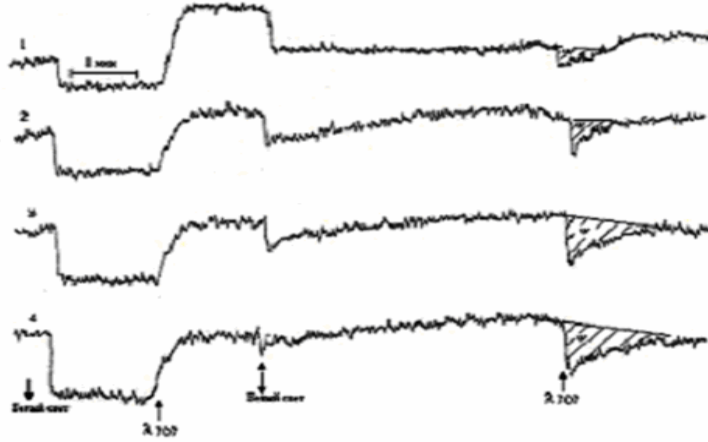
obyekt əsasən, UB  $\lambda$  300 – 320 nm şüalanmaya məruz qalır. Lampanın şüalandırma intensivliyi 20 Vt/m<sup>2</sup> olmuşdur.

Yarpaqlar 5, 15, 25 dəqiqə ərzində şüalandırılmışlar. Şüalanmış nümunələr EPR spektrləri ölçülməmişdən əvvəl qaranlıqda 4° C-də saxlanılıb. Tədqiq olunan nümunələrin EPR spektrlərini yazmaq üçün yarpaqların 20x3 mm ölçülü kəsikləri kvars borularına, onlar isə öz növbəsində cihazın rezonatoruna yerləşdiriliblər.

FS 1-in daha çox həyəcanlanması üçün İF 707 ( $\lambda_{\max} = 707$ ,  $\Delta\lambda_{1/2} = 5$ nm), işıq filtrindən, eyni zamanda FS 1 və FS 2 komplekslərinin həyəcanlanması üçün İF 650 ( $\lambda_{\max} = 650$ nm,  $\Delta\lambda_{1/2} = 7$ nm) işıq filtrinin köməyiylə ayrılan ağ və ya qırmızı işıqdan istifadə olunub. EPR spektrləri əsasən, adətən otaq temperaturunda (20-24° c) qeyd olunub. İYTD (İfrat yüksək tezlikli dalğa) gücü - 20 mVt olmuşdur. FS 1-in reaksiya mərkəzinin fotoinduksiya olunmuş oksidləşmə-reduksiya çevrilmələrinin kinetikasi EPR 1 siqnalının davranışına görə öyrənilib.

Rezonatorda yarpaq əsasən FS 1-i  $\lambda = 707$  nm işığı ilə işıqlandırılır. Bu halda EPR 1 siqnalının böyüməsi baş verir, bu da oksidləşmiş P700<sup>+</sup> mərkəzlərinin sayının artmasının nəticəsidir. Uzaq qırmızı işıq ağ işıqla əvəz olunduqda kinetika qeyri-monoton xarakter alır, yəni əvvəlcə EPR 1 siqnalının amplitudunun enməsi, sonra isə tədricən qalxma ilə əvvəlki səviyyəyə qayıtması müşahidə olunur.

Bizim təcrübələr göstərdi ki, yarpaqların UB işıqla şüalandırılması P700-ün oksidləşmə-reduksiya çevrilmələrinin qeyri-monoton kinetikasının dəyişməsinə gətirir.



**Şək.2.** İntakt *Vicia faba* yarpaqlarının P700 mərkəzlərindən alınan EPR 1 siqnalının işıqla induksiya olunmuş dəyişikliklərinin kinetikasi. 1- kontrol; UB-B şüalandırılmış: 2-5 dəq; 3-15 dəq . ↑və ↓ - uyğun olaraq işığın yandırılması və söndürülməsi.

Şək.2-dən göründüyü kimi UB şüalanma EPR 1 siqnalının ağ işığın təsiri altında stasionar səviyyəyə keçməsinə sürətləndirir. Bu isə 1) elek-

tronların FS 2-dən P700<sup>+</sup>-ə axımının FS 2-nin ingibirləşməsi hesabına azalması; 2) elektronların FS 1-dən axımının aktivləşməsinin nəticəsi ola bilər.

Aparılan nəzəri və təcrübi işlərin nəticələri arasında uyğunluq bizə imkan verir ki, qurulan riyazi modelin köməyi ilə fotosintez prosesinə müxtəlif faktorların (ağır metallar, müxtəlif radiasiya amilləri və s.) təsirini araşdıraq və bu barədə gələcək proqnozlar verək.

#### ƏDƏBİYYAT

1. Дубинский А.Ю., Тихонов А.Н. Математическая модель тилакоида как распределенной гетерогенной системы электронного и протонного транспорта. Биофизика. 1997. с.644-660.
2. Кукушкин А.К., Тихонов А.Н. Лекции по биофизике фотосинтеза растений. 1988.
3. Тихонов А.Н. Регуляция световых и темновых стадий фотосинтеза. Соросовский образовательный журнал, №11,1999.
4. Блюменфельд Л.А., Тихонов А.Н. Электронный Парамагнитный Резонанс. Соросовский образовательный журнал .№9,1997.
5. Trubitsin B.V. and Tikhonov A.N. (2003) //J.Magnetic Res.,163, 257-269.
6. Тихонов А.Н. Трансформация энергии в хлоропластах.СОЖ . №4, 1996.
7. S.R.Khudaverdiyeva, L.A.Aliyev, R.J.Gasimov, R.I.Khalilov.// EPR researches of light induced oxidation – reduktion transformations of UV- B irradiated plant's P700 FS 1 paramagnetic centres. VIII Baku international Congress "Energy,Ecology, Economy". Baku-2005, p.312-315.

#### ЭЛЕКТРОННЫЙ И ПРОТОННЫЙ ТРАНСПОРТ В ТИЛАКОИДНЫХ МЕМБРАНАХ . МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

А.Н.НАСИБОВА, Р.Д.КАСУМОВ, Л.А.АЛИЕВ, Р.И.ХАЛИЛОВ.

#### РЕЗЮМЕ

В этой статье сделан математический подход электронному и протонному транспорту в тилакоидных мембранах, который происходит в световой стадии фотосинтеза. Эти процессы показаны с помощью системы дифференциальных уравнений. Методом Электронного Парамагнитного Резонанса (ЭПР) дано объяснение влияния некоторых факторов на электронный и протонный транспорт.

#### ELECTRONIC AND PROTON TRANSPORT IN THYLAKOID MEMBRANES. MATHEMATICAL MODEL

A.N.NASIBOVA, R.D.GASIMOV, L.A.ALIYEV, R.I.KHALILOV

#### SUMMARY

In this article is made the mathematical approach to electronic and proton transport in thylakoid membranes which occurs in a light stage of photosynthesis . These processes are shown with the help system of the differential equations. With a method of Electronic Paramagnetic Resonance (EPR) is given the explanation of influence of some factors on electronic and proton transport .