

■ Лекция 4

- «Өсімдіктерге жоғары температураның әсері»

- 1. Температура өзгерген жағдайлар.
- 2. Эктотермалық, эндотермалық организмдер.
- 3. Ферменттердің жоғары температураға бейімділігі

Өсімдіктерге сыртқы ортаның қолайсыз жағдайлардың әсері

Қоршаған ортаның температурасының өзгеруі.

Температура өзгерген жағдайда биополимерлердің құрылысы өзгереді, содан кейін биохимиялық реакциялардың және физиологиялық процестердің жылдамдылығы өзгереді.. Организмдердің тірі калуы температураға тәуелді. Бүкіл әлемнің өсімдіктері температуралық градиенте сәкес бөліп таралған.

Эктотермалық (пойкилот+ермалық) организмдер - олар ұлпалардың және мүшелерінің температурасын бір қалпыда ұстай алмайды. Өсімдіктер жатады.

Эндотермалық (гомойотермалық) организмдер- температурасы бір қалпыда сақталынады қоршаған ортаның температурасына тәуелсіз (млекопиттермен құстар).

Өсімдіктердің өзгеріп тұратын қоршаған ортаның температурасына бейімдемелуі **қашу стратегиямен** байланыссыз, бірақ **резистенттік** механизмдермен негізделген. Бірақ эндотермалық механизмдер алғашқы, бастанғы - зачаточной- күйінде кездесенді.

- **Эктотермалық** организмдер, соның қатарында өсімдіктер, температураның өзгеруімен байланысты метаболизмнің өзгеруінің орынын толтыру үшін биополимерлерді модификациаландырады. Өзгерген температураға **акклимация** жолында клеткаларда макромолекулалардың әр түрі пайда болады.
- Эволюция барысында пайда болған **макромолекулалардың модификациялары** арқылы өсімдіктер салыстырмалы тұрақты, тиянақты **метаболизмнің интенсивтігін ұстай** алады.
- Ондай модификацияларға каталитикалық ырықтығы басқа **ферменттердің жаңа түрлері** жатады.

■

- Ферменттік катализдің ырықтығының өзгеруі температура тәуелді реакциялардың жылдамдылығы өзгеруінің орынын толтыруға бағытталған.
- Реакциялардың жылдамдылығының өзгермеуі тек ферменттердің активтілігі не емес, олардың мөлшеріне де байланысты.

■ 2. Ферменттердің қасиеттерінің өзгеруі

- Температура көбейген сайын ферменттік реакциялардың жылдамдылығы ұлғайады. Реакциялардың жылдамдылығының температураға тәуелділігі Аррениус теңдікпенен бейнеленеді.
- Ферменттердің конформациялық өзгерістер бос байланыстардың (сутектік, электростатикалық, ван-дер-ваальстық және гидрофобтық) пайда болуымен немесе олардың үзілуімен бейнеленеді.

- Майысқақ құрылымдық ферменттерге конформациялық өзгерістер үшін аз E қажет.
- Қатты құрылымдық ферменттерге конформациялық өзгерістер тән емес. Ол тұрақты болған мен реакцияға қатыспайды.
- Олардың тұрақтылығымен майсқақтығы бірдей жеткілікті болғанда ферменттер өздерінің құрылымдық біртұтастығын және функциясын сақтайды.
- **Жоғары температураға** бейімделген организмдердің ферменттері құрылымдық біртұтастығын және функциональдық активтілігін сақтау үшін **қатты құрылымды болу керек**, керісінше, **төмен T-ға** бейімделген организмдердің ферменттерге **жоғары майысқақтығы керек**.
- **T-лық диапазонға** бейімделу стратегиясы фермент молекуласында бос байланыстардың өзгеруі мен байланысты.
- **Қосымша байланыстар** термостабилдігін **жоғарлатады**, каталитикалық эффективтілігін төмендетеді. Эффективтілік катализ жасайтын ферменттердің әр түрлері олардың бірінші реттік құрылымының модификациялану нәтижесінде пайда болады.

- Бұдан басқа бейімділікке *Михаэлистің Константасының* (K_m) және субстраттың концентрациясының $[S]$ қатынасының тұрақтығын сақтау жатады.
- *Михаэлистің Константасы* дегеніміз реакцияның жылдамдылығы *максимальдық жылдамдылығының* жартысына тең болағандағы субстраттың концентрациясы .
- Михаэлиса –Ментен теңдігі
- : $V_0 = \frac{V_{max} [S]}{K_m + [S]}$,
- V_0 – субстраттың концент-циясы $[S]$ болғанды, басты жылдамдылық,
- V_{max} – макс. жылдамдылы,
- K_m – Михаэлистің константасы.

Субстраттың K_m физиологиялық концентрациясының диапазонының жартысына тең болып ұсталу керек.

Бұл K мен $[S]$ -тің қатынасында ферменттің каталитикалық потенциалының көпшілігі падаланады және фермент субстратпен толтырылған, шылықтырылған жағдайдан алыс болады, субстраттың концентрациясы көбейгеніне және регуляторлық сигналдарға қарсы реакцияларды жылдамдыруға резерв қалдырады

- T -ның өзгеруі K_m -нің өзгеруіне келтіреді.
- *Михаэлистің константасы* T жоғарыланғанда көтеріледі.

- Бірақ өсімдіктерде және жануарларда ферменттердің K_m -і және субстраттың концентрациялары арасында айырмашылығы аз болады.
- K_m және $[S]$ -тің салыстырмалы тұрақтығы *акклимация* процестерде сақталанады.
- K_m -нің тұрақтылығы
- 1) белоктың бірінші реттік құрылымының өзгеру арқылы
- 2) сыртқы ортаның өзгеруі арқылы.

- Белоктың бірінші реттік құрылымы өзгеру эволюциалық масштабта болуы мүмкін, олар белоктың жаңа формаларын және жаңа конститивтілік белгілер (адаптация) туғызуы мүмкін.

Ферменттердің жаңа формалары акклимация процесстерде стресс гендердің индукция нәтижесінде пайда болуы мүмкін.

Ферменттердің түрлері **изоферменттер** деп аталады. Олардың мезгілі пайда болуы да байқалған.

Олардың әр біреуі тек тар **T диапазонда** қызметін атқарады.

$K_m/[S]$ қатынасының тұрақтылығы рН-қа тәуелді.

- **3. Ферменттердің мөлшерінің өзгеру арқылы Т-ның әсерінің орынын толтыру.**
- Бұндай ферменттерге басты метаболизм процестерді шектейтін ферменттер жатады:
- ФС бен тыныс алуға қатынасатын ферменттер.
- Акклимация процестер жүріп жатқанада фруктозо-1,6-бисфосфатазаның ырықтығы олеандрдың (*Nerium oleander*) жапырақтарында ФС-дің қарқындылығымен байланысты болған.
- Олеандрда бұл фермент күкүрттік циклдің және ФС-дің температуралық орынын толтыру процестердің бас шектейтін үзбесі болып келеді.

- **4. Термофильдік бактериялар - термотұрақшылықты зерттеу механизмі.**
- Термальдық бұлақтардағы- қайнарлардағы -Термофильдік бактериалар сыртқы T - 100°C жақын болғанда да өмір сүре алады. Существуют организмы, способные жить в среде с T около 100°C .. *Thermus aquaticus*, мысалы T - 95°C өмір сүреді.. ТБ-дың белоктары денатурацияға тұрақты.
- Олардың тұрақтылығы ерекше **АҚ-дық құрамына** байланысты. Термотұрақтылығын тек 1 немесе 2 қосымша электростатикалық байланыстар қамтамасыз етеді.
- **Тұздық көпіршектердің көбеюі** жылулыққа тұрақтылықтың жоғарлытатуының механизмі.
- Олардың белоктарының ішіндегі бөліктерінің **гидрофобтығы** жоғары болады.
- **T көтерілгенде** гидрофобтық байланыстар тұрақтылынады, одан белоктық құрылымы қаттырақ болады.
- Алифатикалық АҚ-дың шеткі тізбектері ұзарылған, ол гидрофобтық қасиеттерін ұлғайтады. Сонымен белоктардың жоғары T -ға тұрақтығы олардың бірінші ретті құрылымының өзгерістерімен байланысты.

- Термофилдерге тұрақтылықты протекторлық қосындылар да береді.
- *Thermus thermophilus* –тің белоктар синтезінің аппаратын ыдыраудан ПА сақтап қалады.
- Және олардың РНКсында Г—Ц-жұптар А—У қарағанда көп болады.
- Термофильдердің т-РНКсында 5-метил-2-тиоурин болады.
- 5-метил-2-тиоуриннің туындылары тРНК-ның спиральдық құрылымдарындағы негіздердің арасындағы байланыстарын күшейтеді.

Сонымен жоғары температураға тұрақшылығын қамтамасыз ететін процестер:

1. Эл/статикалық байланыстардың көбейуі..
2. Белоктардың байланыстардың көбейуі, алифатикалық АҚ-дың шеткі тізбектерінің ұзарылуы.
3. Протекторлық қосындылар көбеуі (ПА).
4. Құрылымдық модификациялар (Г—Ц-жұптардың көбейуі А—У қарағанда, 5-метил-2-тиоурдинні көбейуі.

- **Жоғары Т-ға акклимациялануғы жылыту шоктың белоктарының маңызы.**

- Өсімдіктер жылыту шокқа (ЖШ) ұшырағанда олардың ұлпаларымен мүшелері зақымданады, өсуі баяуланады және олар өліп қалуы мүмкүн.
- ЖШ жоғары Т жағадайда және транспирацияның қарқындылығы кемірек болғанда пайда болады.
- Кейбір негізгі ЖШБ консерватитық болады. Оларда прокариот и эукариоттардың белоктарымен жоғары деңгейлі гомологиясы байқалды.
- Көбінесе олар **шаперондар** құсап қызмет атқарады. Олар белоктардың құрылымын қалпын келтіреді.
- Кейбіреулер өсімдіктерде қалыпты кездеде бола береді, бірақ оларды ТШБ-рына АҚ-тік тізбегі бойынша жатқызады.

Температураға тәуелді мембраналардың липидтік қосқабаттың модификациялары.

Белоктың **майсқақтығы** мен **тұрақтылығының** арасында теңдік болса, Т-ға қарай фермент озінің құрылымын сақтап қызметін атқара береді.

Ондай теңдік мембрандық құрылыстарға тән, олардың құрылымы сұйық-кристаллдық болады (жидким кристаллом называют анизотропную жидкость с признаками упорядоченности).

Сондай қалыпта мембрана құрылымдық біртұтастығын сақтайды. Бірақ сонымен қатар мембрананың белоктар мен липидтер жылжымылы болып, өздерінің қызметтерін атқара береді.

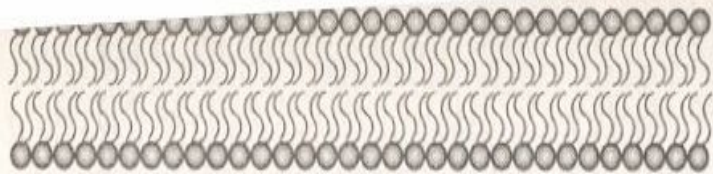
- Сұйық-кристалдық күйі липидтік бислойдың белгілі тығыздығы сәйкес.
- Қалыпты жағдайда липидтік бислойдың тығыздығы **қатты сұйық күйден жоғары** болады, бірақ **қатты**, гель секілді қатты күйден **төменірек** болады.
- **T - төмендегенде** липидтер **сұйық-кристалдық күйінен гель секілді күйіне өтеді ($L\alpha \rightarrow L\beta$)**, олардың **тығыздығы жоғарылайды**.
- Мембраналарды сұйық-кристалдық күйінде ұстауының ішіндегі орналасатын белоктардың (ферменттер, су және иондық каналдар, тасмалдаушылар, ЭТТ белоктары и пр). қызмет атқаруына үлкен маңызы бар.

Тасмалдаушы АТФазалар липидтердің тығыздығына өте сезімтал болады. Сонымен **бислойдың сұйық-кристалдық күйінде сақтау** - өте маңызды суыққа бейімделу стратегиясы деп саналады.

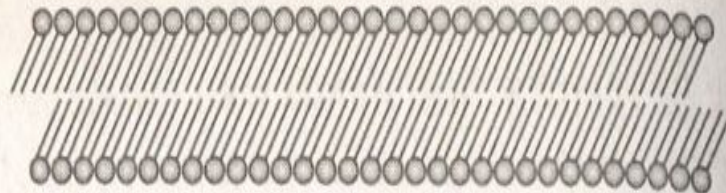
Ол стратегиясының мағынасы – мембрандық липидтердің фазалық өтудің **($L\alpha$ — $L\beta$)** T-сын төмендету.

T-ра көтерілгенде липидтер өте сұйық болып кетеді де, мембрана дезинтеграцияға ұшырайды.

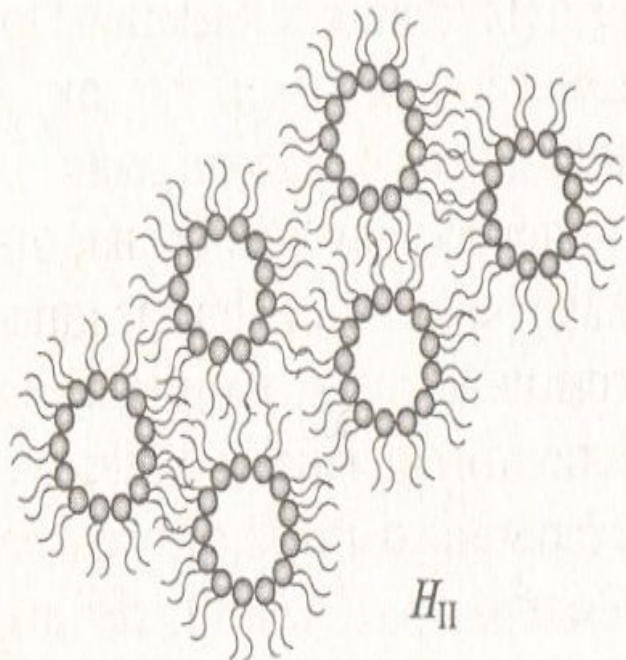
Содан термотұрақты өсімдіктерде липидтердің модификациялары **қосқабаттың құрылымдық тұрақтығын және липидтердің фазалық өтуінің T-сын төмендетуге** бағытталған.



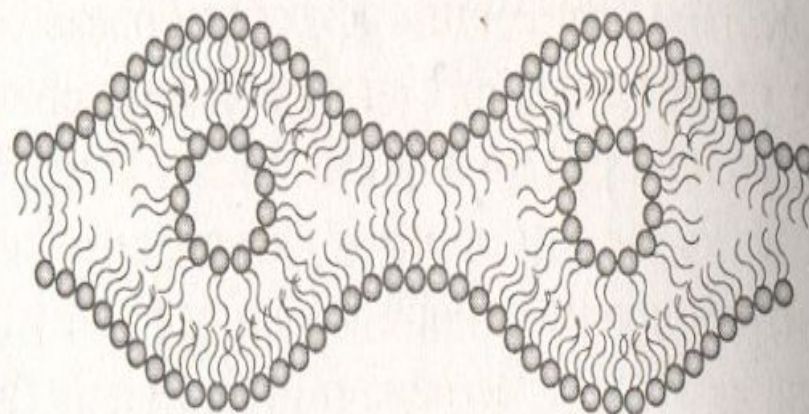
L_{α}



L_{β}



H_{II}



Смешанная форма

Рис. 8.28. Фазовые переходы липидов мембран при изменениях температуры и содержания воды в клетках:

L_{α} — ламеллярная форма в жидкокристаллическом состоянии; L_{β} — ламеллярная форма в твердом, гелеобразном состоянии; H_{II} — гексагональная форма

- **Май қышқылдардың десатуразалары.**
- **МҚ-дың десатуразалары** көміртек атомдар арасындағы жалғыз байланыстарды— $\text{CH}_2\text{—CH}_2\text{—}$ қос байланыстарға айналдыруды катализдейді.
- ДСлар 3-валенттік Fe-мен байланысады, ол оттегімен активті комплекс құрайды **Fe—O—Fe .**
- ДСзалармен катализденетін реакциялар ***десатурация реакциялар*** деп аталады.
- Олар өздері құрайтын көміртек атомдарының арасында қос байланыстарын - бейтарап байланыстар, бірнеше бейтарап байланыстары бар май қышқылдарды – көп бейтарапты май қышқылдар деп атайды. ДС-я реакциялар оттегі бар кезде аэробтық жағдайда жүреді.

ДС-я көп күрделі биохимиялық реакциялар арқылы жүреді, ДСазалар тек соңғы сатысында қосылады.

Осы реакциялардың маңызы - **май қышқылдардың тотығуы оттегінің тотықсыздануымен байланысты.**

Оттегінің $2\text{H}_2\text{O}$ -дейін тотықсыздану үшін керекті 4 электронның ішінде екеуі МҚ-дармен келеді, баска 2 – НАДФН-тан келеді.

НАДФНтан электрондар O_2 - ге ФП пен Фд бар тасмалдаушы тізбек арқылы тасмалданады.

ДСцияға қатысатын электрон тасмалдаушылар ЭНДР мен пластидтарада орналасады.

ДСазалар бос және мембранамен байланысқан түрінде болады

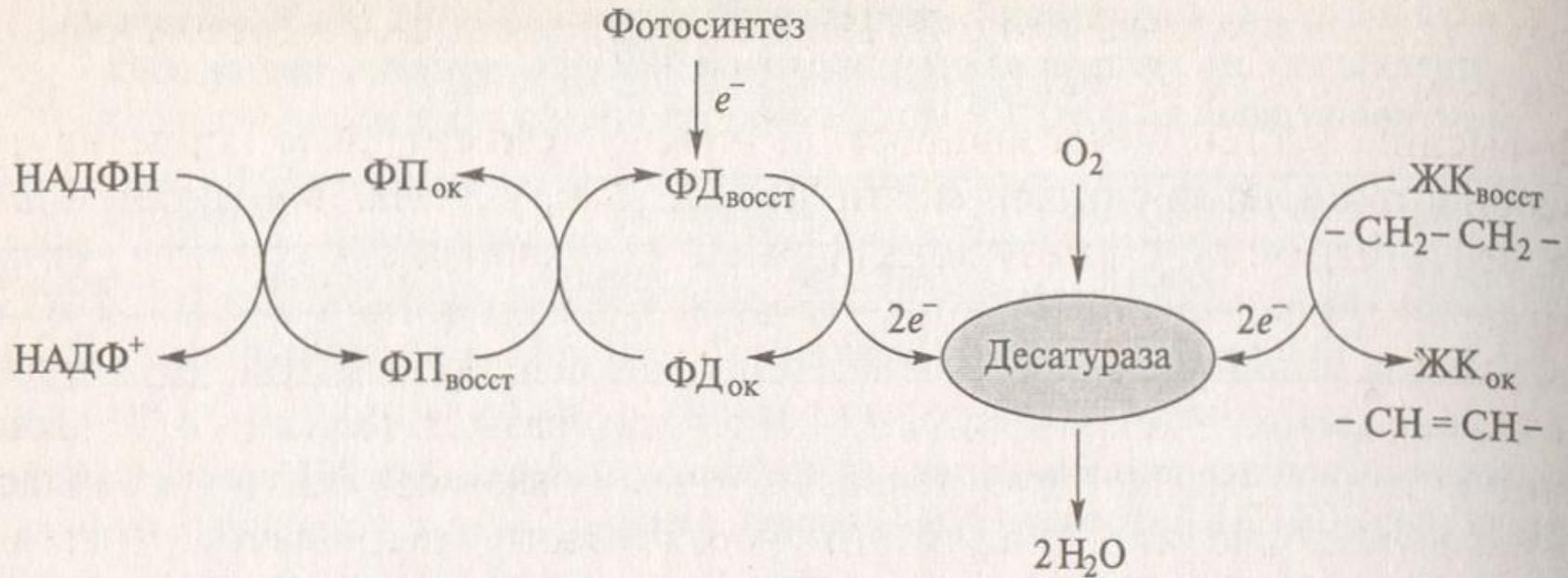


Рис. 8.24. Реакции, вовлеченные в процесс десатурации жирной кислоты с участием фермента десатуразы.

Окисление жирной кислоты и образование двойной связи в ацильной цепи, катализируемое десатуразой, сопряжено с восстановлением молекулы O_2 . Из четырех электронов, необходимых для восстановления молекулы O_2 , два электрона поставляются молекулой жирной кислоты (ЖК), а два других поступают от НАДФН (НАДН) через цепь переносчиков электронов, локализованных в мембранах пластид или эндоплазматического ретикулума. ФП — флавопротеид

- Бос май қышқылдарды субстрат түрінде пайдаланатын **ДСазалар мембраналардың липидтік құрамын реттеуге қатысады.**
- Сонымен олар мембрананың сұйықтығын липидтер құралмай тұрып және мембрана қалыптаспай тұрып реттейді.
- Басқаша айтқанда, мембрананың сұйықтығы алдыңғы май қышқылдар синтез процесінде белгіленеді.
- Синтезделген **МҚдар** мембранаға тасмалданады.
- ДСазалар адаптация және акклимация процестерінде маңызды роль ойнайды.
- Кейбір **ДСалардың** гендері клонданған.
- Клондану гендердің экспрессиясын және мембраналардың липидтік құрылымының модификациялануын зерртеуге мүмкіндік берді.

■

Кейбір ДСалардың гендерінің экспрессиясы Т-ға тәуелді.

Бұл құбылыс ДСазалардың акклимация, адаптация процестерге қатысады деген ұғарымға әкеледі. Басқа ДСазалардың гендерінің экспрессиясы Т-ға тәуелсіз, олар конститутивті болып келеді.

Экспрессия реттеуі :

мРНК көбейеді → сәйкес белоктардың синтезі → көпбейтарапты МҚ-дың синтезінің индукциясы.

Жоғары сатыдағы өсімдіктерде төмен Т-ға тұрақтылығы көпбейтарапты МҚ синтезімен байланысты. Керісінше, көпбейтарапты МҚ мөлшері азайғанда, жоғары Т-ға тұрақты болады.

- Липидтердің фазалық өтуінің T-сы углеводородтық тізбегінің ұзындығына және қос байланыстарға тәуелді. Қос байланыстар айналмалар құрайды, олар бислойдың тұрақтығын төмендетеді.
- Негізгі фазалық өтудің T-сын реттеу механизмі – липидтердің май қышқылдардық құрамын өзгерту. Оның 2 түрі бар:
 - 1) углеводородтық – көмірсутектертік тізбектің ұзындығын өзгерту;
 - 2) қос байланыстрадың мөлшерін өзгерту.

T төмендегенде мембрана қатып қалмау үшін липидтердің май қышқылдарының **көміртек атомы аз болып, қос байланыстар көп болу** керек.

T көтерілгенде, керісінше болу керек. Осу мембрананың қалыпты тығыздығын сақтау үшін бағытталған бейімделу әдістер *адаптация және акклимация* процестерде тап болады.

Линолен қышқылында 3 қос байланыс бар. Олар мембраналарда көп болады және олар мембраналық липидтердің бейтараптығының көрсеткіші болады. Суыққа акклимацияланғанда оның мөлшері көбейеді.

- Реакциялардың жылдамдылығы T -мен қатар активацияның энергиясымен белгілінеді. Ферменттердің функциясы - активацияның энергиясын төмендету. Ферменттің эффектігі не ғұрылым жоғары болса, соғұрылым активацияның энергиясы төмендейді.
- Төмен температурада *эктотермалық* организмдерде ферменттер жоғары эффективтілік катализбен бейнеленеді, б.а. катализденетін реакциялардың активациясының энергиясы төмен болады.

Жылы климатта мекенденген, *эктотермалық* организмдерде, керісінше ферменттердің эффективтігі төмен, катализдейтін реакциялардың активациясының энергиясы жоғары.

Ферменттік реакциялардың **активация энергиясы** ($E_{акт}$) басқа температураға акклимация жолында да өзгереді: T төмендегенде төмендейді, көтерілгенде жоғарылайды.

Сонымен реакциялардың **$E_{акт}$** тұрақты мөлшер емес: ол температура жағдайларға сәйкес өзгереді.

Ферменттердің каталитикалық қасиеттерінің өзгеруі, олардың **$E_{акт}$** , өзгеріп тұратын сыртқы ортаның температурасына организмдердің ең маңызғы бейімделу реакциясы деп саналады.

Ол фермент молекуласының модификациялану нәтижесінде пайда болады.