

## **ФИЗИОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА**

Проф. д-р Мирко Спасеноски

Доц. д-р Соња Гаџовска-Симиќ

Одделение за физиологија на растенијата  
Институт за биологија  
Природно-математички факултет  
Универзитет „Св. Кирил и Методиј“, Скопје  
1000 Скопје, Република Македонија  
Гази Баба б.б. П. Ф. 162

Издавачки совет на Природно-математички факултет:  
Л. Андреева, Ж. Томовски, В. Урумов, М. Караделев, Д. Василевски,  
В. Бакева, Љ. Ристески

Рецензенти:

д-р Милто Мулев, редовен професор на ПМФ во Скопје, во пензија  
д-р Митко Костадиновски, вонреден професор на ПМФ во Скопје  
д-р Митко Караделев, вонреден професор на ПМФ во Скопје

Лектор и коректор:  
Владо Гаџовски

Компјутерска обработка и корица:  
Grafika Plus  
Скопје

Печати:  
Grafika Plus  
Македонска Косовска Бригада б.б., 1000 Скопје

Тираж:  
150 примероци

Со одлука бр. 07-994/7 од 09.07.2008 година, Наставно-научниот совет на Природно-математичкиот факултет во Скопје, постапувајќи по предлогот на Институтот за биологија при Факултетот, одобри печатење на рецензираниот универзитетски учебник „Физиологија на растенијата” од авторите д-р Мирко Спасеноски и д-р Соња Гаџовска-Симиќ

CIP – Каталогизација во публикација  
Национална и универзитетска библиотека „Св. Климент Охридски”, Скопје

581/.8(075.8)

СПАСЕНОСКИ, Мирко

Физиологија на растенијата : [универзитетски учебник ] / Мирко  
Спасеноски, Соња Гаџовска-Симиќ. – Скопје : Природно-Математички  
факултет, Институт за биологија, 2009. – 442 стр. : илустр. ; 24 см

ISBN 978-9989-668-79-1

1. Гаџовска-Симиќ, Соња [автор]

а) Физиологија на растенијата – Високошколски учебници

COBISS.MK-ID 77003786

# **ФИЗИОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА**

Проф. д-р Мирко Спасеноски

Доц. д-р Соња Гаџовска-Симиќ

**д-р Мирко СПАСЕНОСКИ** е роден на 20.01.1944 г. Во с. Староец, Кичевско. Основно образование завршил во Кичево, а средно во Битола. Дипломирал во 1967 г. на Институтот за биологија при Природно-математичкиот факултет во Скопје. Магистерскиот труд под наслов: “Испитување утицај на црвене светлости на ауксине и слободне аминокиселини у стаблу грашка” го одбрал во 1975 г. на Биолошкиот институт при Природно-математичкиот факултет на Универзитетот во Белград-Р. Србија. Докторската дисертација под наслов: “Утицај на хормонот на органогенеза и регенерација на билката из делова вегетативних органа *Actinidia chinensis* Planch. гајених *in vitro*” ја одбрал во 1983 г. на Природно-математичкиот факултет во Белград-Р. Србија. Во 1994 г. бил избран за редовен професор по предметите од областа на физиологија на растенијата и физиологија на развојот на растенијата со култура на ткиво на Ботаничкиот завод со ботаничка градина при Институтот за биологија на Природно-математичкиот факултет на Универзитетот “Св. Кирил и Методиј” во Скопје. Главно подрачје на научен интерес на д-р Спасеноски е *in vitro* култура на растителни ткива, влијанието на растителните хормони врз одделни биохемиски и физиолошки процеси кај растенијата, како и влијанието на тешките метали врз биохемиско-физиолошките процеси кај растителните организми. Д-р Спасеноски има објавено 90 научни трудови, а резултатите од научноистражувачката работа ги презентирал на 92 научни манифестации во земјата и во странство. Во изминатиот период бил и раководител на 6 научноистражувачки проекти. Д-р Спасеноски претстојувал на Институтот за ботаника при ПМФ во Белград-Србија, Институтот за биолошки истражувања “Синиша Станковиќ” во Белград-Србија, Универзитетот во Лунд во Шведска, Институтот за експериментална биологија на Универзитетот “Коменски” во Братислава, Универзитетот во Бат-Англија, Карловиот универзитет во Прага-Чешка и на Институтот за молекуларна биологија во Сегедин-Унгарија. Својата активност, д-р Спасеноски ја остварува како член и претседател на повеќе научно-стручни здруженија во Р. Македонија и надвор од земјата. Д-р Спасеноски бил член на Југословенското друштво за физиологија на растенијата и член е на Меѓународното друштво за култура на растително ткиво (IAPTC). Д-р Спасеноски бил член и главен и одговорен уредник на Годишниот зборник-биологија, претседател и потпретседател на Друштвото на биолозите на Р. Македонија, претседател на Организациониот одбор на 1<sup>от</sup> Конгрес на биолозите на Македонија и потпретседател на организациониот одбор на 2<sup>от</sup> Конгрес на биолозите на Македонија.

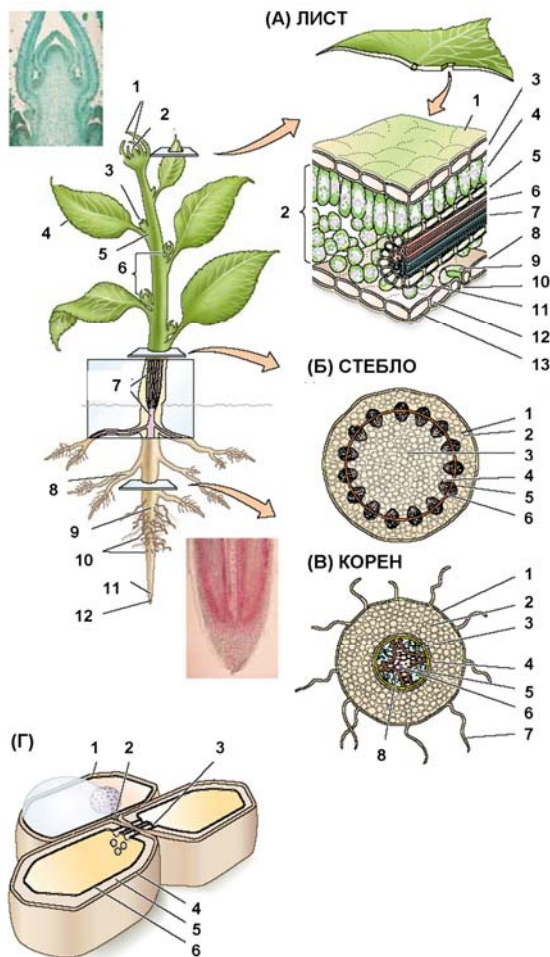
**д-р Соња ГАЦОВСКА-СИМИЌ** е родена на 21.08.1973 г. во Скопје, каде го завршила основното и средното образование (УСО “Никола Карев”-Скопје, биотехнолошка насока). Во академската 1991/92 г. се запишала на студии по биологија, биохемиско-физиолошка насока, при Природно-математичкиот факултет во Скопје. Во учебната 1996/97 г. се запишала на последипломски студии на Институтот за биологија, биохемиско-физиолошка насока, при ПМФ во Скопје. Во 2002 г. го одбрала магистерскиот труд под наслов: “Содржина на хиперицин кај *in vitro* култури и регенерирани растенија од *Hypericum perforatum* L.”. Во периодот од 2001 до 2005 г. била запишана и успешно ги завршила докторските студии по клеточна и молекуларна биологија, насока физиологија на растенијата на Универзитетот во Орлеан, Франција. Во 2005 г. во Лабораторијата за биологија на дрвенести и виши култури (LBLGC) на Универзитетот во Орлеан, Франција ја одбрала докторската дисертација под наслов: “Production de metabolites secondaires par les cultures de cellules et de tissus d'*Hypericum perforatum* L. Effets de divers facteurs exogènes” (“Производство на секундарни метаболити кај култури на клетки и ткива од *Hypericum perforatum* L. Влијание на различни екзогени фактори”). Во 2007 г. е избрана за доцент по група предмети од областа на физиологија на растенијата и физиологија на развојот на растенијата со култура на ткиво на Институтот за биологија при Факултетот. Научните истражувања на д-р Гацовска-Симиќ се фокусирани на влијанието на биотичките и абиотичките елиситори врз продукцијата на секундарни метаболити кај растителни *in vitro* култури; хемиска анализа на секундарните метаболити со примена на високоефикасна течна хроматографија (HPLC), масена спектрометрија со јонизација со електроспреј (ESI-MS) и гасна хроматографија (GC-MS); активност на клучните ензими во секундарниот метаболизам; антиоксидативните својства на растителните екстракти; редокс потенцијалот на растителната клетка и метаболичкиот инженеринг. Резултатите од својата досегашна научноистражувачка работа ги има презентирал на 29 научни собири од државен и меѓународен карактер, како и објавено во 20 оригинални научни трудови. Д-р Гацовска-Симиќ учествувала во реализацијата на 4 научноистражувачки проекти (2 домашни и 2 меѓународни). Д-р Соња Гацовска-Симиќ е член на Асоцијацијата на докторанти од Орлеан, Франција (ADSO), Асоцијацијата за истражувања на лековити и ароматични растенија во југоисточните европски земји (AMAPSEEC) и Асоцијацијата за биотехнолошки истражувања на Централниот регион на Р. Франција (Association Biotechnocentre de la Région Centre, France).

## 1. ТРАНСПОРТ ВО РАСТИТЕЛНИТЕ КЛЕТКИ И ОРГАНИЗМОТ

Во текот на животниот циклус, растенијата постојано вршат размена на материи и енергија со надворешната средина. Водата, минералните материи, гасовите, како и некои органски соединенија, растенијата ги примаат од средината во која што живеат, а исто така излучуваат многу соединенија во својата средина. Меѓутоа, кај копнените растителни организми, коренот и изданокот не се наоѓаат во иста средина. Кореновиот систем расте и се развива во почвата од каде што ги апсорбира водата и минералните материи за потребите на целото растение. Изданоките се наоѓаат над почвената површина и во нив се одвива процесот фотосинтеза. Органските материи, што се синтетизираат при процесот на фотосинтеза во надземните делови на растението се користат за растење и развој на сите други растителни органи. Исто така, преку лисната површина се одвива и размена на гасовите со околната средина, односно атмосферата. Имено, листовите оддаваат водена пареа и  $O_2$ , а примаат јаглероден  $CO_2$ . Според тоа, очигледно е дека без размена на материите помеѓу коренот и листовите, растенијата не можат да живеат. Поради тоа, во текот на еволутивниот развој, кај нив се развил сложен систем за транспорт на материите. Транспортниот систем кај растенијата го претставуваат ксилемските спроводни елементи кои ги пренесуваат водата и минералните материи од коренот до надземните органи и флоемските спроводни елементи кои ги пренесуваат фотосинтетските производи од листовите до коренот или до горните делови на стеблото. Но, размената на материи во растението не се врши само помеѓу коренот и стеблото, туку и помеѓу одделните растителните ткива и клетки. Всушност, во одделни растителни ткива се одвиваат специфични биохемиско-физиолошки процеси, при што се создаваат соединенија кои се неопходно потребни за извршување на функцијата на други растителни ткива. Според тоа, транспортот на материи се одвива како помеѓу растението и надворешната средина, така и на сите нивоа на морфолошка организација на растението: од еден орган или ткиво до друг, помеѓу соседните клетки, како и помеѓу органелите во една иста клетка.

Растењето и развојот на целото растение до појавата на плод, меѓу другото зависат и од тоа дали органите што растат располагаат со потребните количества на соединенија што служат како извор на енергија и влегуваат во градбата на новосоздадените клетки. Исто така, развојот на еден растителен организам зависи и од присуството на соединенијата што имаат регулаторна функција и се транспортираат од клетките во кои се синтетизираат до клетките во кои ја извршуваат својата физиолошка функција. Поради тоа, секоја промена во транспортот на метаболитите или на регулаторните соединенија може да предизвика значајни промени во физиолошките функции, но и во морфолошките карактеристики на растението (Сл. 1.1).

Исто така, треба да се има предвид и тоа дека на различни нивоа на морфолошка организација, начинот и патиштата на движење на материите од едно на друго место во растението, односно на ниво на клетка, ткиво или орган не се исти. Во основа се разликуваат два типа на транспорт на материите: **клеточен транспорт**, кој се одвива на мали растојанија помеѓу клетките и **транслокација** на материите помеѓу органите кои можат да бидат на поголеми растојанија, зависно од големината на растението. При меѓуклеточниот транспорт, како и при транспортот внатре во самата клетката, соединенијата поминуваат низ една или повеќе биолошки мембрани, кои ги обвиткуваат клетките и нивните органели. Додека, при транспортот на поголеми растојанија се користи системот на спроводни елементи (ксилем и флоем), во кој не постојат мембрански бариери. Но, во двата случаи транспортот на вода, јони или органски соединенија е сосема различен. Затоа, во ова поглавје прво ќе биде објаснет транспортот на материи на клеточно ниво, а потоа ќе биде презентираан транспортот на материи во самото растение, како и помеѓу растението и надворешната средина.



Сл. 1.1 Шематски приказ на морфолошката градба на растенијата (Taiz и Zeiger, 2006).

1. Лисна примордија. 2. Врв на изданокот со апикален меристем. 3. Аксиларна (странична) меристем. 4. Лист. 5. Нодија. 6. Интернодија. 7. Спроводно ткиво (ксилем и флоем). 8. Страничен корен. 9. Главен корен. 10. Коренови влакненца. 11. Врв на коренот со апикален меристем. 12. Коренова капа.

(А) Морфолошка градба на листот.

1. Кутикула. 2. Мезофил. 3. Горен епидермис. 4. Палисаден паренхим. 5. Спроводен паренхим. 6. Ксилем. 7. Флоем. 8. Долен епидермис. 9. Стомини клетки. 10. Стома. 11. Сунѓерест мезофил. 12. Долен епидермис. 13. Кутикула.

(Б) Морфолошка градба на стеблото.

1. Епидермис. 2. Кора. 3. Срцевина. 4. Ксилем. 5. Флоем. 6. Вазкуларен камбиум.

(В) Морфолошка градба на коренот.

1. Епидермис. 2. Кора. 3. Внатрешен меристем - перицикл. 4. Ендодермис. 5. Флоем. 6. Ксилем. 7. Коренови влакненца. 8. Вазкуларен камбиум.

(Г) Шематски приказ на примарниот и секундарниот клеточен сид. 1. Примарен сид. 2. Средна ламела. 3. Плазмодезми. 4. Примарен сид. 5. Секундарен сид. 6. Плазмалема.

Транспортот на различни соединенија низ растението може да се претстави и како работа што ја врши растението во единица време, при што неопходно потребни се познавања на основните закони на физиката. Поради тоа, делот од физиологијата на растенијата кој го проучува транспортот на материите има биофизички пристап на објаснување на оваа појава, која е тесно поврзана на метаболизмот на растителната клетка. Имено, работата од физички аспект може да се изврши само со примање на енергија, а растителниот организам оваа енергија ја добива преку метаболичките процеси кои се одвиваат во клетките.

Спроводниот систем (ксилем и флоем) за транспорт на материите низ растението е високо диференциран за извршување на оваа функција. Според тоа, транспортот на материи во растението не може да се објасни без добро познавање на анатомската градба на растителните органи и ткива, како и на молекуларната организација на клетките и нивните органели.

## 1.1 Транспорт низ клеточната мембрана

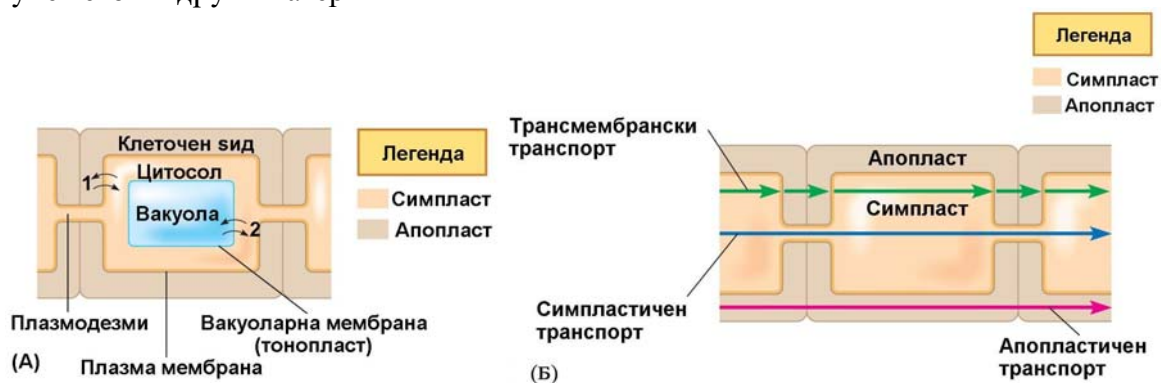
Надворешната средина во која растението живее може да има различен и променлив состав. Стабилноста на внатрешната средина на растителните клетки претставува основа за одвивање на сите клеточни функции во растението (Сл. 1.2).

Поради тоа, растителните клетки треба да бидат добро изолирани и заштитени од промените во надворешната средина. Меѓутоа, од друга страна неопходно е потребно клетките непрекинато да примаат или испуштаат вода, гасови, минерални соли и друго, така што на одреден начин, клетките мора да бидат отворени кон надворешната средина.



Сл. 1.2 Структура на растителната клетка (Buchanan и сор., 2002).

Според тоа, клетките од исто ткиво или органелите од иста клетка треба да бидат изолирани едни од други, но, исто така, помеѓу нив мора да се одвива размената на материите, кои претставуваат специфични производи на нивниот метаболизам. Сите овие функции, растителните клетки ги извршуваат благодарение на тоа што имаат развиени селективни механизми, со чија помош се олеснува и забрзува примањето или оддавањето на одредени материи, а исто така, се ограничува навлегувањето или губењето на други материи.



Сл. 1.3 (А) Три главни клеточни компартменти: клеточен сид, цитоплазма (цитосол) и вакуола. 1. Транспортните протеини во клеточната мембрана го регулираат транспортот на молекули помеѓу цитосолот и клеточниот сид. 2. Транспортните протеини во вакуоларната мембрана го регулираат транспортот на молекули помеѓу цитосолот и вакуолата. (Б) Транспорт на молекули помеѓу клетките. Апопластот е продолжување на клеточните сидови кои се поврзуваат со надворешната средина. Симпластот е продолжување на цитоплазмата (цитосолот) која се поврзува со плазмодезмите (Purves и сор., 2004).

Секоја растителна клетка е одвоена од надворешната средина со **клеточен сид** и клеточна мембрана-плазмалема. Кај повеќеклеточните организми, клеточните сидови од сите клетки се поврзани (продолжуваат еден по друг) и сочинуваат една

непрекината целина што се вика **апопласт** (Сл. 1.3). Сите соединенија од надворешната средина мора прво да навлезат во апопластот, а потоа преку него да се пренесат во внатрешноста на клетката. Всушност, апопластот е пропустлив за водата и растворените соединенија, така што преку апопластот, секоја клетка во еден повеќеклеточен организам се наоѓа во непосреден контакт со надворешната средина. Всушност, апопластот претставува многу значаен пат преку кој се транспортираат многу соединенија низ растителниот организам.

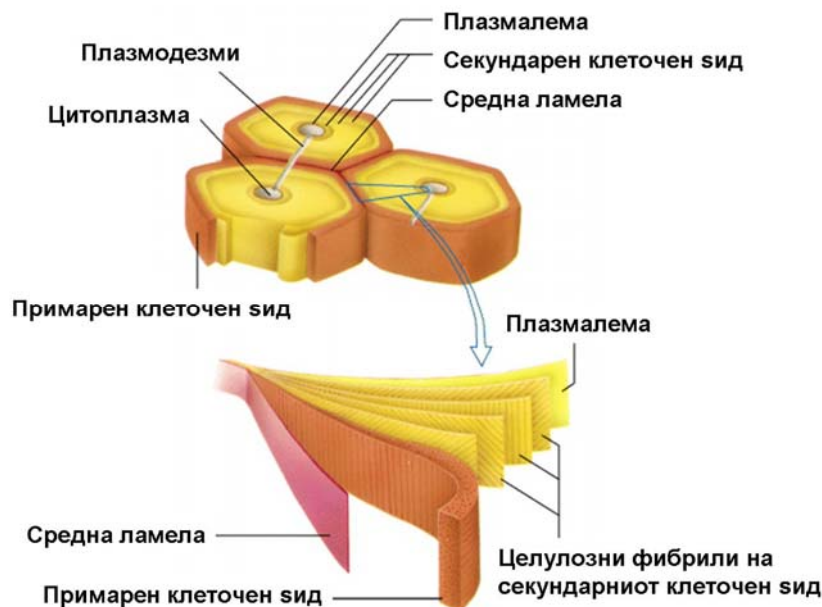
Растителните клетки се одвоени од апопластот и од надворешната средина со мембрани, кои вршат селективна функција при транспортот на материите. Плазмалемите на сите клетки налегнуваат со надворешната страна на клеточните сидови, а на самите сидови се наоѓаат многубројни пори, низ кои се издолжуваат **плазмодезмите** (Сл. 1.3). Плазмодезмите се продолжетоци на цитоплазмата, кои исто така се обвиткани со плазмалема и претставуваат канали што ги поврзуваат соседните клетки. На ваков начин, протопластите кај голем број на клетки во едно ткиво прават една целина која се вика **симпласт** (Сл. 1.3). Движењето на многу материи, особено на мали растојанија, може да се врши преку симпластот.

Меѓутоа, за да се разбере транспортот на материите како во клетките, така и низ растението неопходно е да се познаваат градбата и особините на клеточните сидови и на клеточните мембрани. Исто така, потребно е да се познаваат силите и механизмите што управуваат со транспортот на материите и кои одредуваат дали растителната клетка ќе прима или испушта вода, различни неоргански или органски соединенија.

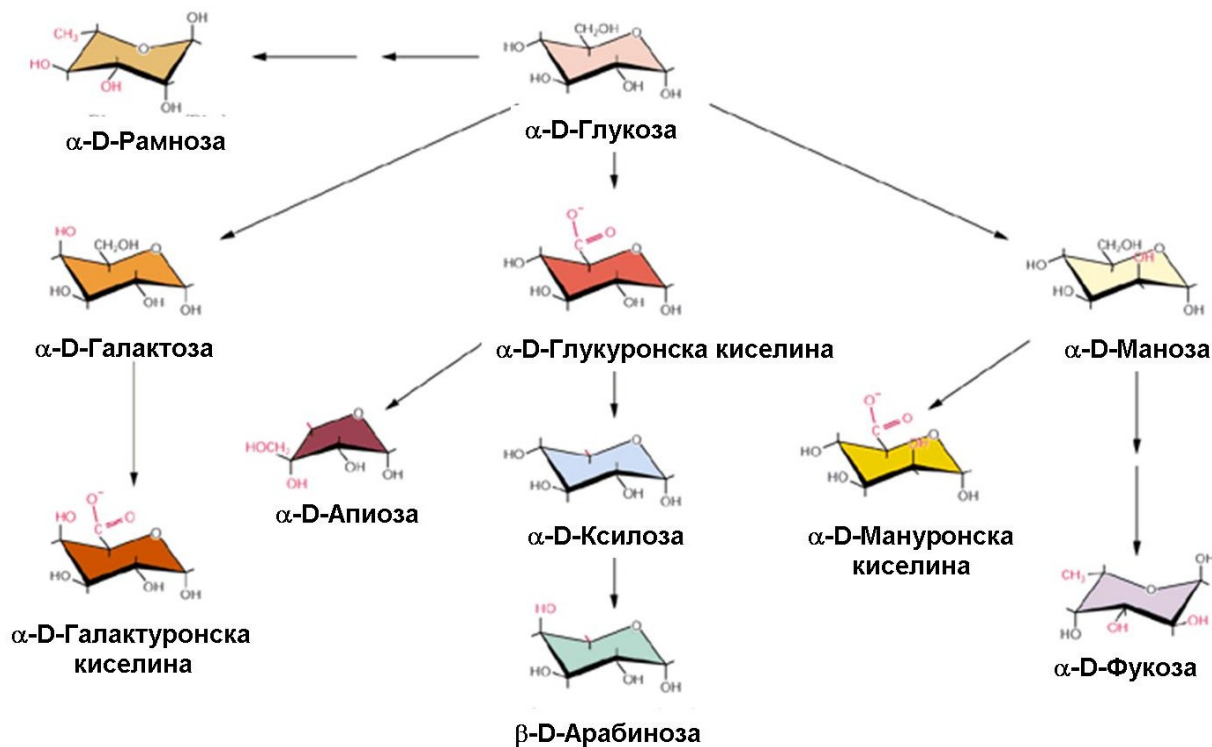
## 1.2 Структура и пропустливост на клеточниот сид

Клеточниот сид е сопствен дел на растителните клетки, по што тие се разликуваат од анималните клетки. Тој ги опкружува растителните клетки и им дава карактеристичен изглед, форма и големина. Всушност, сидовите на сите клетки градат сложена структура што му дава цврстина на растителното тело и таа најчесто останува непроменета дури и после изумирањето на растителниот организам. Така, познато е дека на клеточните сидови отпаѓа 20-60% од сувата маса на растителното тело. Порано се сметало дека клеточните сидови претставуваат инертни (неживи) делови на клетките, кои имаат пред сè механичка функција. Но, денес се знае дека клеточниот сид, како посебна компонента на клетката претставува место во кое се одвиваат важни физиолошки процеси, а особено оние што се поврзани со транспортот на материите. Освен тоа, растењето и диференцирањето на клетките често пати јасно се манифестира преку растењето и диференцирањето на клеточниот сид. Исто така, клеточниот сид прима и пренесува информации за влијанието на надворешните фактори и за контактите со другите клетки. Клеточниот сид го заштитува растението и од климатските, хемиските и патогените фактори. Според тоа, освен **механичка** улога, клеточниот сид има и **транспортна и заштитна функција**. За да се објасни транспортната функција на клеточниот сид неопходно е потребно да се познава неговиот состав, градба и молекуларната структура. Познато е дека клеточниот сид има многу комплексна структура и е изграден од јаглехидрати и протеини, како и од различни инкрустрирани соединенија. Според хемискиот состав и структура, во клеточниот сид се разликуваат три слоеви: **средна ламела, примарен сид и секундарен сид** (Сл. 1.4). Средната ламела е првата преграда што се појавува помеѓу две нови клетки после делбата на јадрото. Примарниот сид го сочинува слојот што секоја клетка го излучува во просторот помеѓу плазмалемата и средната ламела. Тој се наоѓа кај младите клетки, кои сеуште не го завршиле растењето, бидејќи е еластичен и има способност да расте. Секундарниот сид е третиот слој на

сидот што се појавува кај диференцираните клетки. Примарните сидови кај сите растенија не покажуваат големи разлики, додека секундарните сидови кај различни растенија или типови на клетки покажуваат голема разновидност. Така најголем дел од примарниот сид го сочинуваат јаглехидрати (80-90%), а остатокот отпаѓа на протеините. Од друга страна, секундарниот сид содржи различни соединенија, како што се лигнин, суберин, кутин, феноли и некои неоргански соединенија.



Сл. 1.4 Структура на клеточниот сид кај растителната клетка (Taiz и Zeiger, 2006).



Сл. 1.5 Моносахариди во примарниот клеточен сид (Buchanan и сор., 2002).

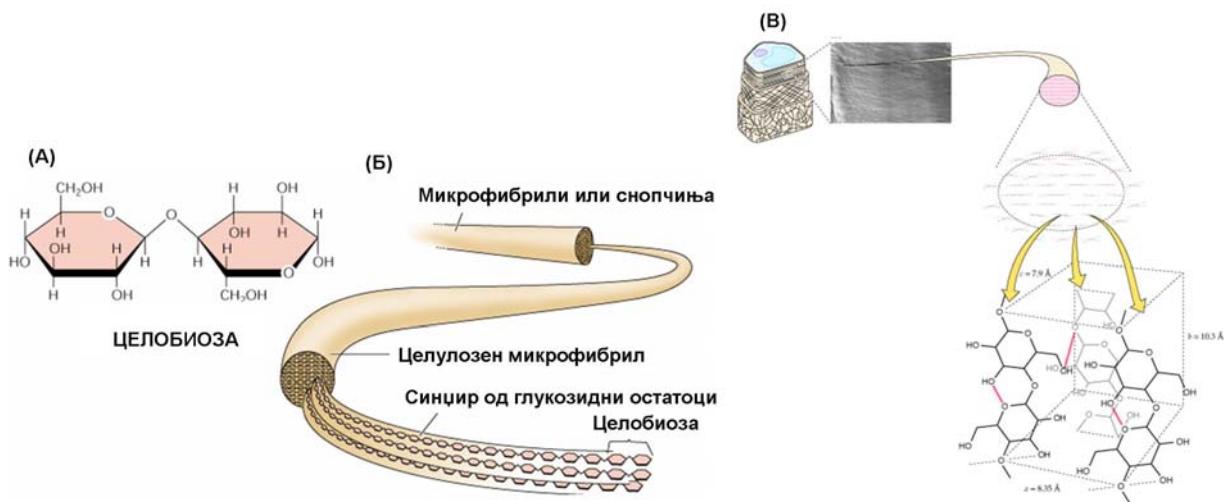
### 1.2.1 Хемиски состав на примарниот клеточен сид

Јаглехидратите во примарниот клеточен сид се претставени со полисахаридите, кои можат да се поделат во три групи: **целулоза**, **хемицелулоза** и **пектини**. Поделбата е извршена според нивната растворливост при екстракција. Така на пр., пектините се екстрактираат во топла вода, хемицелулозата се раствора во слаби бази, а нерастворливиот остаток претставува целулоза. Се разбира дека овие три фракции содржат и други составни компоненти, така што за натамошна анализа, јаглехидратите треба внимателно да се прочистат.

Полисахаридите на примарниот сид се состојат од неколку моносахариди (Сл. 1.5), меѓу кои се застапени хексозите: глюкоза, галактоза, маноза, рамноза и фукоза, две пентози: ксилоза и арабиноза, како и две киселини добиени од јаглехидратите: глюкуронска и галактуронска киселина. Овие јаглехидрати помеѓу себе се поврзани со глюкозидни врски и формираат синцирести, прости или разгранети полимери.

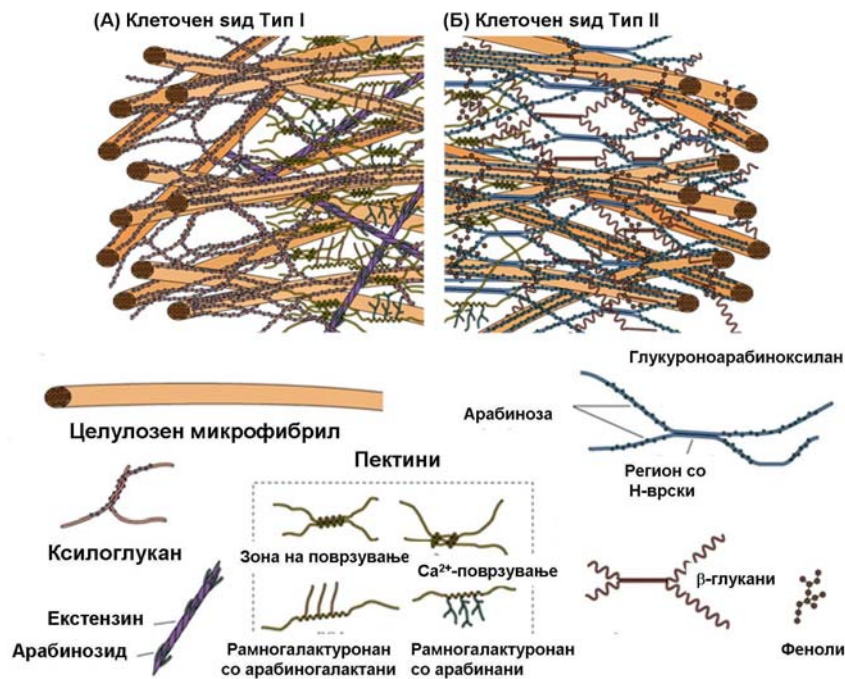
**Целулозата** е  $\beta$ -1,4-гlukan односно полимер на  $\beta$ -D-глюкопиранозата, чии молекули се поврзани преку 1<sup>от</sup> и 4<sup>от</sup> јаглороден атом. Целулозата зазема 20-30% од сувата маса на клеточниот сид или 15% од неговиот волумен. Молекулите на целулозата претставуваат неразгранети синцири, кои содржат од 8000-15000 глюкозидни остатоци. Основната структурна единица на целулозната молекула е дисахаридот **целобиоза**. Целулозните молекули лежат паралелно и помеѓу себе се поврзани со многубројни водородни врски при што градат структури познати како **микрофibriли** (Сл. 1.6 и Сл. 1.7). Централното јадро на микрофibriлите го сочинуваат околу 50 молекули на целулоза, кои градат правилна тродимензионална структура, а како резултат на тоа, микрофibriлното јадро има оптички особини на кристал. Основната единица на кристалната структура се состои од целобиозни остатоци (Сл. 1.6). Околу кристалната срцевина се наоѓа обвивка со паракристална структура, во која молекулите на целулозата не се правилно распоредени, бидејќи помеѓу нив се наоѓаат и молекули на хемицелулоза.

Положбата на микрофibriлите во клеточниот сид може да биде различна. Во примарниот сид, тие имаат неправилен распоред и се ориентирани во сите насоки, а во секундарниот сид, истите правилно се поставени и се насочени паралелно или напречно на насоката на надолжната оска на клетката. Важно е да се нагласи дека кај вишите растенија, целулозата е единствен полисахарид кој формира фибрили. Кај некои алги оваа функција ја имаат мананите или ксиланите, а кај габите хитинот.



Сл. 1.6 (A) Структура на целобиоза и (Б) целулоза. (В) Целулозни микрофibriли во паракристална решетка поврзани со водородни врски (Buchanan и сор., 2002).

**Хемицелулозите** опфаќаат повеќе различни полисахариди, чии молекули за разлика од целулозните се разгранети. Зависно од јаглехидратот кој влегува во нивниот состав, тие може да се групираат како **ксилани**, **манани** и **галактани** (Сл. 7). Ксиланите се богати со  $\beta$ -D-ксилопираноза, која ги формира главните или страничните синдери. Во примарниот клеточен сид кај дикотиледоните растенија, еден ксилан се состои од синдир на  $\beta$ -D-глюкоза и остатоци од  $\beta$ -D-ксилоза. Синдирите на мананите се составени од  $\beta$ -D-маноза и  $\beta$ -D-глюкоза, за кои може да е поврзана и  $\beta$ -D-галактоза. Сепак, хемицелулозните молекули не се во состојба да изградат долги синдери како целулозните молекули, туку градат странични разгранети синдери со различна должина. Но, посебно е важно тоа што некои молекули на хемицелулозата, како што се ксиланите можат да се поврзат со водородни врски за молекулите на целулозата и да формираат обвивка околу целулозните влакна.



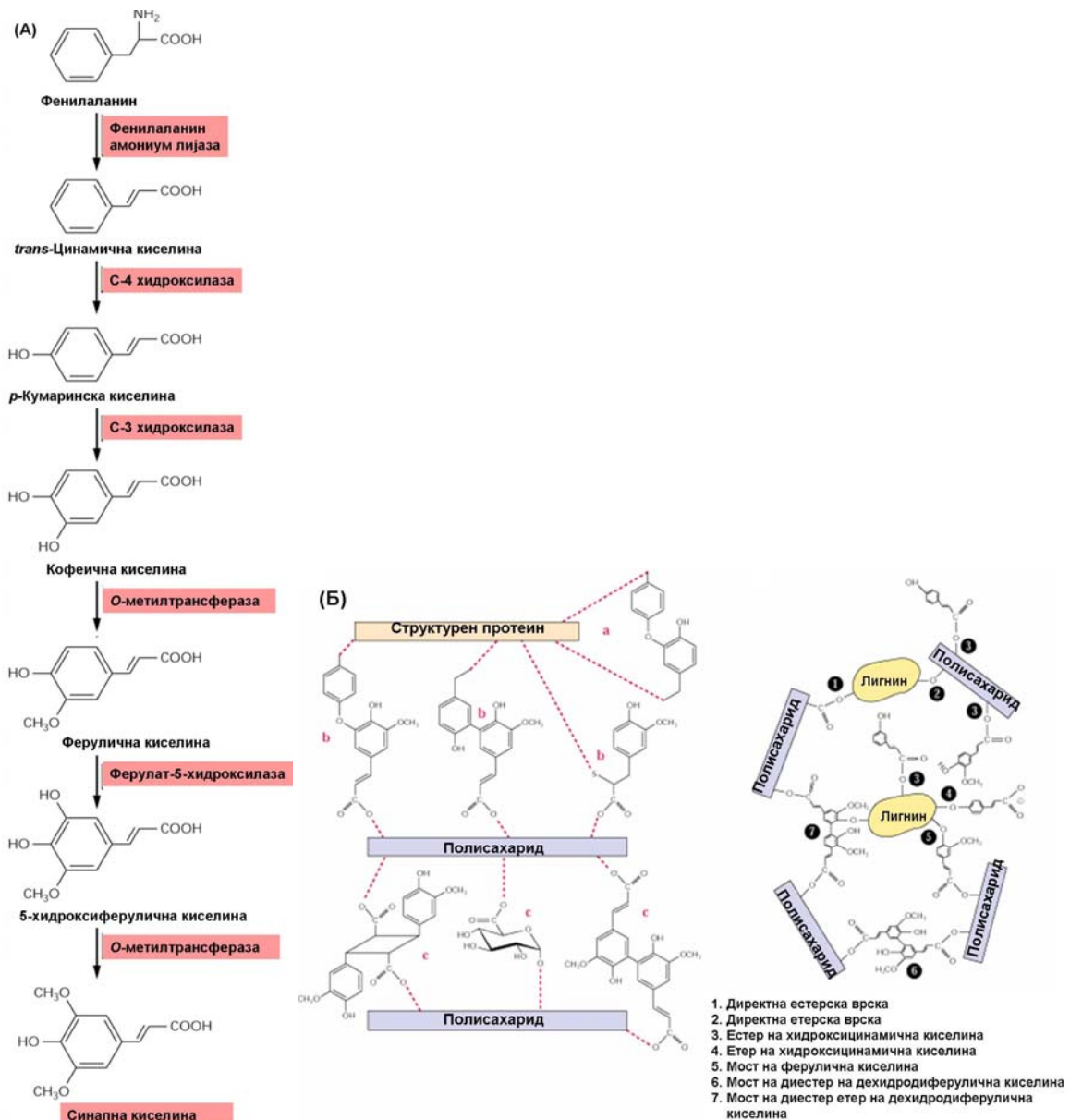
Сл. 1.7 Тродимензионален модел на примарниот клеточен сид. Молекулите на ксилогlukanот ги обвивкуваат целулозните микрофибрили за кои се поврзани со Н-врски. Пектините (рамногалактуронан) се ковалентно врзани за ксилогlukanите преку арабиногалактанот. Протеините (екстензин) се ковалентно врзани за полисахаридите на матриксот. (А) Модел на клеточен сид (Тип I) кој ги покажува молекуларните врски помеѓу целулозата, ксилогlukanите, пектините и протеините. (Б) Модел на клеточен сид (Тип II) кој ги покажува молекуларните врски помеѓу целулозата, галактоксиланите, пектините и ароматичните фенолни соединенија (Buchanan и сор., 2002).

**Пектините** се полисахариди и во најголем процент се составени од полиуронска киселина (Сл. 1.7). Тие главно се полимери на  $\alpha$ -D-галактуронската киселина. Во примарниот клеточен сид е распространет еден **рамногалактуронан** изграден од остатоци на галактуронската киселина и рамноза. Пектините можат да бидат **кисели** и **неутрални**. Кај киселите пектини, карбоксилните групи на галактуронската киселина се слободни или можат да градат естри со манитолот и соли со  $\text{Ca}^{2+}$  (**калциум-пектати**). Неутралните пектини се **арабиногалактани**, односно се составени од арабинани и галактани.

**Протеините** се важен составен дел на примарниот клеточен сид и покрај тоа што се застапени во помали количества во однос на јаглехидратите. Тие се претставени со **структурните протеини** и **ензимите** (Сл. 1.7). Структурните протеини се поделени во 5

класи. **Екстензините** се голема група на глукотеини, во чиј состав со 30% учествува **хидроксипролинот**. Екстензинот се акумулира во клетките кои растат и најверојатно при крајот на овој процес го ограничува натамошното растење. Додека пак, екстензинот кој се наоѓа во обвивката на семето ја дава неговата механичка цврстина. Другите структурни протеини што влегуваат во состав на клеточниот сид се богати со одредени аминокиселини, како што се класите на протеини **богати со глицин и пролин**. **Лектините** се глукотеини кои содржат хидроксипролин и арабиноза. Нивната функција е да го препознаат контактот со друга клетка, што е од особено значење при препознавањето на патогените организми. Последната класа на структурни протеини се протеини **богати со арабиногалактани**, кои имаат значајна улога во морфогенезата на растенијата. Исто така, многу протеини во клеточниот сид имаат ензимска функција, а од посебно значење се **хидролазите** и **пероксидазите**. Во клеточниот сид нема ензими со синтетска функција.

**Водата** претставува средина во која се овозможува транспортот на материите и се одвиваат сите ензимски реакции во клеточниот сид.



Сл. 1.8 (А) Лигнинот е полимер на вишите ароматични алкохоли: кониферил, *p*-кумарил и синапил алкохол. (Б) Молекуларни врски на лигнинот со други соединенија кај растенијата (Buchanan и сор., 2002).

### 1.2.2 Хемиски состав на секундарниот клеточен сид

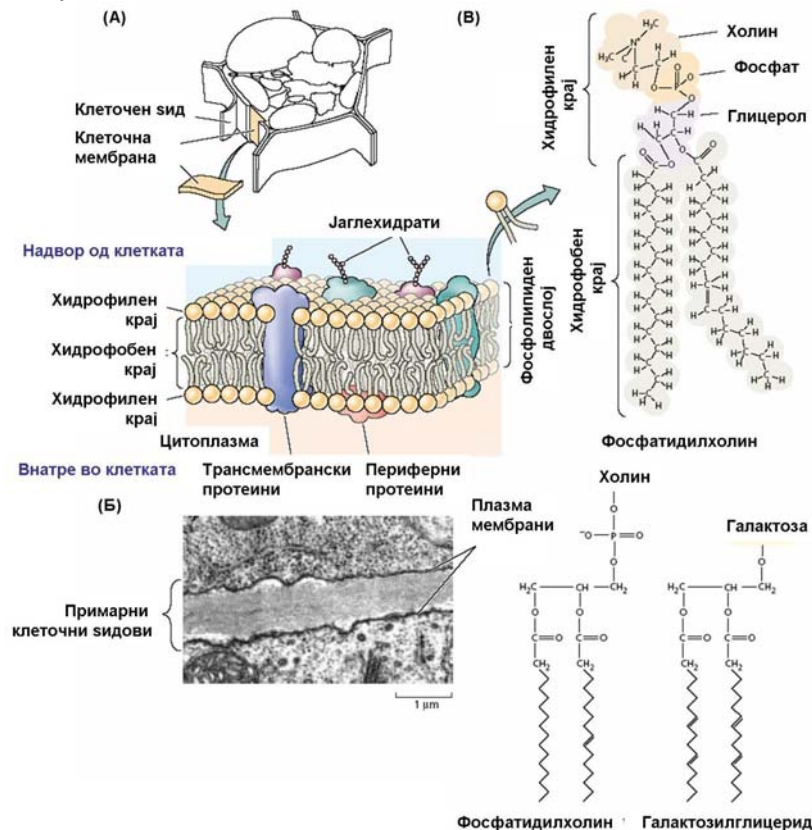
Секундарниот клеточен сид се наоѓа кај клетките кои го завршиле растењето и се разликува од примарниот сид по својот хемиски состав и структура. Тој содржи поголемо количество целулоза и во него се наоѓаат различни органски соединенија кои ги исполнуваат порите на примарниот клеточен сид (**инкрустрација**) или слоевито се натрупуваат на површината на примарниот сид (**адкрустрација**). Во меѓупросторите на примарниот сид кои претходно биле исполнети со вода, при инкрустрација се акумулира **лигнин**. Тој е полимер на вишите ароматични алкохоли: кониферил, *p*-кумарил и синапил алкохол (Сл. 1.8А). Секундарниот сид кај различни клетки различно е развиен. Кај паренхимските клетки кои се физиолошки активни, секундарниот сид е релативно тенок, додека кај клетките на механичкото ткиво, лигнинот може да го исполни целиот внатрешен простор во клетката и силно да се задебели, при што таа изумира. Кога се формира секундарниот клеточен сид, лигнизацијата го опфаќа и примарниот сид и средната ламела. Во спроводните ткива, секундарните сидови на клетките одрвенуваат (лигнизираат), така што и тие не остануваат живи. Лигнинот е хидрофобно соединение, така што лигнизацијата и другите промени на клеточниот сид имаат големо влијание врз транспортот на вода и растворени соединенија низ апопластот (Сл. 1.8Б). Клетките на покривните ткива (епидермис и перидермис), на надворешната страна на клеточниот сид излучуваат **кутин** и **суберин**. Овие соединенија се полимери на масните и хидроксимасните киселини, кои взаемно градат естерски врски. Суберинот и кутилот можат да бидат комбинирани и со **восоци** и да градат **кутикула**.

Клеточниот сид кај растителните организми претставува многу солидна потпора, како за поединечните клетки, така и за целото растение. Имено, дрвенестите делови кај растенијата имаат поголема механичка цврстина благодарение на нивната лигнизација. Формирањето на секундарните клеточни сидови, особено лигнизацијата на механичките и спроводните елементи е неопходна за одржување на цврстината и положбата на одделните органи, но и за растението во целина. Заштитната улога на клеточниот сид особено е изразена кај клетките кои се наоѓаат на површината од растителните органи. Клеточните сидови кај овие клетки ги заштитуваат растенијата од преголемата загуба на вода, но и од нападот на патогените организми. Така, паразитските габи кои напаѓаат одделни растителни видови, излучуваат ензими кои прво ги разложуваат кутикулата и клеточниот сид, а потоа продираат (навлегуваат) во ткивото. При овој процес, прво се активира ензимот кутиназа, кој го разложува кутилот, а потоа се активира ендополигалактуроназата, ензим кој ги разложува глукозидните врски на пектинските молекули, за на крај да се активираат и други ензими специфични за разложувањето на останатите соединенија што влегуваат во градбата на клеточниот сид.

### 1.3 Структура и пропустливост на клеточната мембрана

Растителните клетки од надворешната средина се одвоени со мембрана, која се вика **плазмалема** (Сл. 1.9). Оваа мембрана ја регулира размената на материите помеѓу клетката и нејзината средина, што значи дека од нејзината пропустливост или **пермеабилитет** зависи кои супстанции од апопластот ќе навлезат во внатрешноста на клетката или пак, ќе излезат од истата. Плазмалемата има својства на **селективна пропустливост**, но таа не е единствена мембрана во клетката со такви својства. Исто така, друга селективно пропустлива мембрана е и **тонопластот**, кој се наоѓа околу вакуолата и ја одвојува од цитоплазмата. Всушност, сите клеточни органели се одвоени од цитоплазмата со посебни мембрани. Јадрото, митохондриите и пластидите имаат двојни мембрани. Меѓутоа, плазмалемата и

тонопластот, како и мембраните на микротелата (пероксисоми и глиоксисоми), сверозомите, лизозомите, диктиозомите и ендоплазматичниот ретикулум се еднослојни. Сите овие мембрански системи ја делат внатрешноста на клетката на голем број **компартамани**, што се добро изолирани еден од друг. Се претпоставува дека повеќето од овие мембрани потекнуваат од надворешната мембрана на јадрото и некои од нив преминуваат од една во друга во текот на диференцирањето на клеточните органели. Така, од мембраните на јадрото потекнува ендоплазматичниот ретикулум, а од него пак, потекнуваат лизозомите, диктиозомите, мембраните на разни везикули, тонопластот, плазмалемата, како и мембраните на пластидите и митохондриите. Според тоа, сите овие мембрани имаат сличен хемиски состав. Исклучок во поглед на потеклото прават внатрешните мембрани на пластидите и митохондриите, кои имаат посебни својства.



Сл. 1.9 (А) Клеточна мембрана и други ендомембрански системи сместени во фосфолипидниот двослој. (Б) Микрофотографија на плазмалема во меристемски клетки на корен. (В) Хемиска структура на фосфолипидите во клеточната мембрана (Taiz и Zeiger, 2006).

### 1.3.1 Хемиски состав на клеточната мембрана

Според хемискиот состав, сите мембрани покажуваат заеднички особини. Тие содржат **липиди**, **протеини**, **вода** и мало количество на **јаглехидрати**, како глуколипиди и глукопротеини (Сл. 1.9). Од сувата маса на мембраните, 30-70% отпаѓа на липидите што зависи од видот и активноста на мембраната. Така на пр., кај плазмалемата односот на липидите спрема протеините е приближно 1:1, а кај мембраните кои имаат поголема ензимска функција како што се внатрешните мембрани на митохондриите, делот на протеините е поголем.

**Липидите** во клеточната мембрана се претставени со **фосфолипидите**, **глуколипидите** и **стеролите** (Сл. 1.9).

**Фосфолипидите** се диестри на ортофосфорната киселина, во кои една фосфатна група е естерифицирана со **глицерол** (**глицерофосфолипиди**) или со дериват на

**сфинганин (сфингофосфолипиди).** Кај глицерофосфолипидите, втората фосфатна група носи со себе различни алкохоли, како што се **холин (фосфатидилхолин), етаноламин (фосфатидилетаноламин),** **мио-инозитол (фосфатидилинозитол)** и други. Кај сфинголипидите, пак, на второто место се наоѓа некој олигосахарид. Глицеролот и дериватот на сфинганинот, од своја страна носат две алкохолни групи кои се естерифицирани со некоја масна киселина.

**Глуколипидите** се О-гукозиди на глицеролот или сфинганинот, кои не содржат ортофосфорна киселина. Кај глуколипидите, исто така, глицеролот и сфинганинот се естерифицирани со по две молекули на масна киселина. Покрај тоа, **глицеридите** содржат и **галактоза (моно- и ди-галактозил-глицериди или галактолипиди)** или **глюкоза** со сулфатен остаток (**сулфолипиди**). Дериватите на сфинганинот се естерифицирани со глюкоза (**цереброзиди**).

Во растителните мембрани, најмногу се застапени **глицерофосфолипидите, моно- и дигалаксил-глицеридите и сулфолипидите.**

**Стеролите** се деривати на тетрацикличните тритерпени. Кај растенијата најпознати стероли се  **$\beta$ -ситостерол, кампестерол и стигмастерол.**

Масните киселини, што влегуваат во состав на мембранските липиди се разликуваат според бројот на јаглеродните атоми (16 или 18), застапеноста на незаситените врски (0-3) и оптичките својства (оптичките изомери). Растителните галактолипиди содржат и до 6 незаситени врски во молекулите на масните киселини. Според тоа, има голем број на различни комбинации на масните киселини со глицерофосфатот, глицеролот или со дериватите на сфинганинот, со што се зголемува разновидноста на мембранските липиди.

Липидите кои се наоѓаат во растителните мембрани се разликуваат од тие кај животните клетки, а посебно тоа се однесува на внатрешниот мембрански систем кај хлоропластите. Така на пр., мембраните на хлоропластите содржат 80% галактолипиди, кои во животните клетки сосема малку се присутни. Липидите имаат изразен **поларен карактер**, бидејќи едниот крај од молекулата носи **хидрофилни**, а другиот крај **хидрофобни групи**. Хидрофилните краеве се наоѓаат на површината на липидниот двослој и на нив се врзува водата. Исто така, на површината на липидниот двослој се наоѓаат и двовалентни  $\text{Ca}^{2+}$  јони, кои имаат посебно значење за цврстината и стабилноста на мембраната. На хидрофобниот крај се наоѓаат остатоци од две масни киселини. Стеролите имаат мал хидрофилен регион, а најголем дел од молекулата е хидрофобен.

**Протеините** се одговорни за специфичните функции на мембраната. Исто така, протеините имаат поларни (хидрофилни) и неполарни (хидрофобни) групи. Поларноста на протеините потекнува од остатоците на аминокиселините кои се локализирани на различни делови од протеинскиот синџир. Врз основа на примарната и секундарната структура, протеините градат  **$\alpha$ -спирали** и  **$\beta$ -плочи**, кои се сместени во липидниот слој на мембраната. Хидрофилните делови од протеините се поставени во водена обвивка на надворешната и на внатрешната страна од мембраната. Положбата и ориентацијата на протеините во мембраната е важен услов за извршување на мембранските функции. Структурата и функцијата на мембранските протеини има важна улога при транспортот на материите низ мембраната, преносот на електроните, примањето на сигналите, како и за многу ензимски реакции.

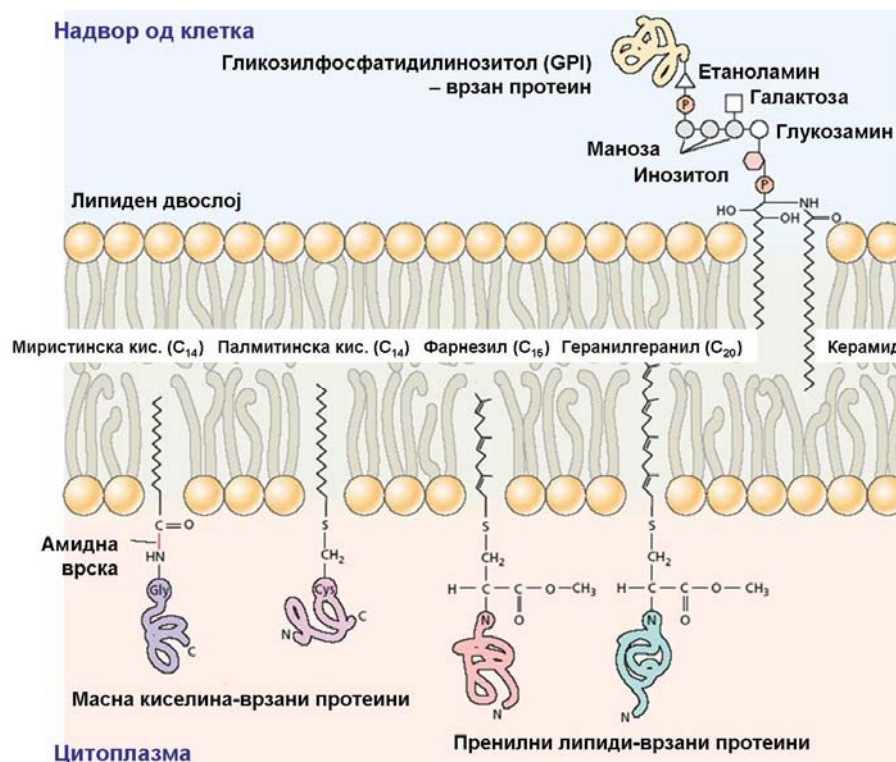
**Водата** не е само медиум во кој се суспендирани мембраните, туку претставува и важен составен дел на истите. Мембранските структури се формираат и одржуваат единствено во водена средина. Количеството на вода во мембраната може да изнесува и до 30%. Бидејќи молекулите на водата се диполи, тие формираат слој околу другите наелектризираны поларни честички. Хидрофобните соединенија во средината

прават зона од која водата е исклучена, и тие не се растворливи во вода (капка од масти). Познато е дека липидите во мембраната градат липиден матрикс, кој на површината носи хидрофилни групи обвиткани со вода, а во неговата средина се наоѓаат завршетоци од масните киселини помеѓу кои нема присуство на вода.

### 1.3.2 Структура на клеточната мембрана

На електронски микроскоп, кај мембраните може да се забележат три слоја (Сл. 10). Во надворешниот темен слој (2.0-2.5 nm) се сместени хидрофилните краеве (глави) на липидите, а во внатрешниот светол слој (3.5 nm) се наоѓаат хидрофобните остатоци од масните киселини. Според тоа, мембраните се ултрамикроскопски структури, чија просечна дебелина е 7-9 nm. Меѓутоа, плазмалемата содржи големо количество на глукоза и галактоза, кои се поврзани за липидите и поради тоа нејзината дебелина достигнува и до 11 nm.

Во средината на минатиот век се сметало дека клеточната мембраната има липопротеинска структура и дека протеините се наоѓаат над хидрофилните површини на липидниот двослој (Robertson-ов модел). Во поново време е докажано дека сите мембрански протеини по форма се **глобуларни протеини** и дека се потопени во липидниот матрикс на мембраната. Според овие податоци Singer и Nicholson (1972) го предложиле моделот на клеточната мембрана, кој денес е генерално прифатен. Според овој модел, протеинските молекули се завиткани на тој начин што хидрофобните делови со своите аполарни групи се наоѓаат во центарот на глобулите и немаат допир со водата. Додека, пак, хидрофилните поларни групи се наоѓаат на површината и градат испакнати делови на мембраната, кои може да се видат под електронски микроскоп како глобули со различна големина. Според тоа, протеините личат на мозаик во едноличниот липиден слој и затоа моделот по Singer и Nicholson е познат како **течен мозаичен модел на мембраната** (Сл. 1.10).

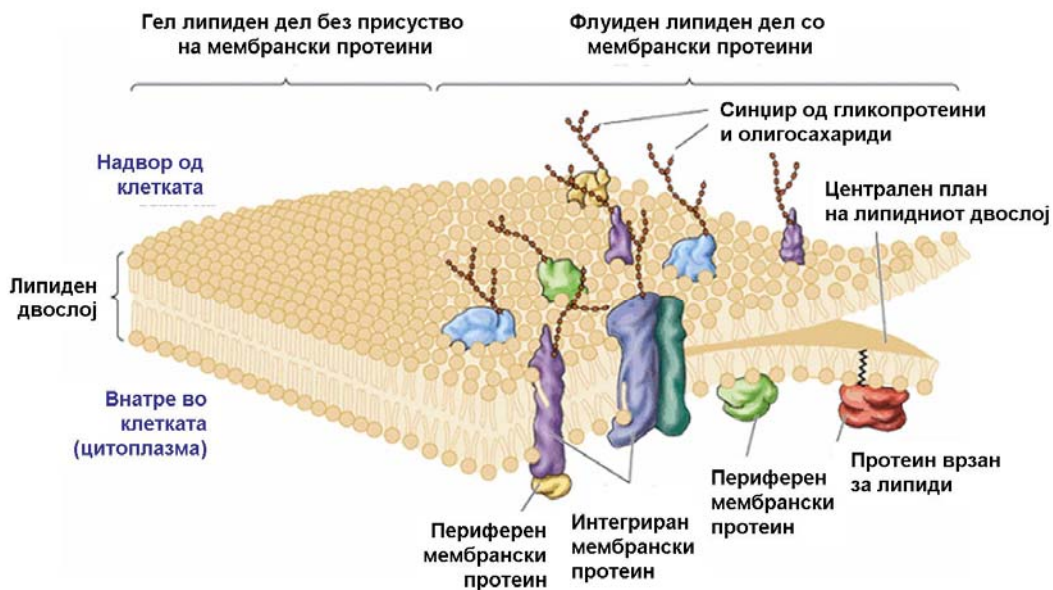


Сл. 1.10 Протеини поврзани за клеточната мембрана преку масни киселини, пренилни групи и фосфатидилинозитол (Taiz и Zeiger, 2006).

### 1.3.2.1 Внатрешни и надворешни протеини

Според начинот на кој се поврзани протеините за липидниот матрикс се разликуваат две групи на протеини: внатрешни или **интегрирани** и надворешни или **асоцирани протеини** (Сл. 1.10 и Сл. 1.11).

**Внатрешните протеини** се наоѓаат помеѓу липидните молекули и се набљудуваат како глобули на површината од мембраната (Сл. 1.11). Поголемите протеински молекули, кои имаат два поларни краја се протегаат низ целиот липиден слој и се набљудуваат како испакнати на двете страни од мембраната. Некои покрупни **тансмембрански протеини** (на пр: Р-АТР-аза) имаат повеќе хидрофобни региони, кои поминуваат повеќе пати од една на другата страна од мембраната, но исто така испуштаат и повеќе хидрофилни делови во надворешната и внатрешната средина. Хидрофилните делови кои се наоѓаат на надворешната страна често пати се поврзани со јаглехидрати и носат синџири од олигосахариди. Малите молекули се јавуваат како глобули само на надворешната или само на внатрешната страна од липидниот слој, но има и такви кои се цели потопени во хидрофобната зона на липидите. Исто така, за мембраните е карактеристично што се **асиметрични**. Нивната надворешна површина се разликува од внатрешната, бидејќи некои протеини или се вградени или надворешно се поврзани само за една или друга страна на мембраната. Меѓутоа, интегрираните протеини многу тешко се изолираат од мембраната и тоа само со помош на детергенти или органски растворувачи, но и во тој случај често пати денатурираат кога сосема ќе се ослободат од липидите.



Сл. 1.11 Надворешни и внатрешни мембрански протеини (Taiz и Zeiger, 2006).

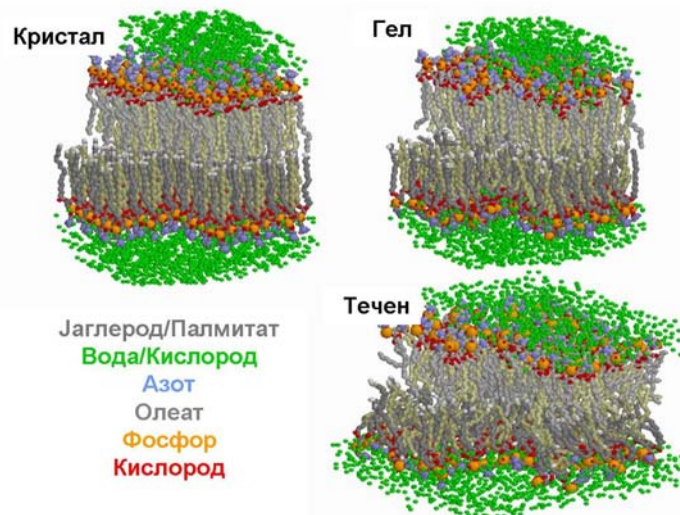
**Надворешните или асоцирани протеини** (Сл. 1.11), всушност се наоѓаат надвор од мембраната и во нивниот состав доминираат аминокиселини со хидрофилни групи. Тие се глобуларни протеини и се прицврстуваат за интегрираните мембрански протеини и липиди со водородни, електростатички или јонски врски. Тие релативно лесно се одвојуваат од мембраната со помош на раствори со одредена јонска јачина. Некои протеини што се наоѓаат на надворешната страна на мембраната ковалентно се сврзани за некои липофилни молекули (масна киселина или изопреноиден синџир), кои се потопени во липидниот слој.

### 1.3.2.2 Протеински комплекс

Протеините чија вкупна хидрофилна површина е мала, често пати со своите хидрофобни делови се спојуваат и градат комплекси, кои се гледаат како крупни глобули. Субединиците на овие протеински комплекси се функционално поврзани и извршуваат сложени функции по строго определен редослед. Имено, еден комплекс обично го сочинуваат, како внатрешни, така и надворешни протеини. Исто така, протеините на еден комплекс, можат да содржат и различни компоненти, како што се пигменти, пренесувачи на електрони и друго.

### 1.3.2.3 Флуидност на мембраните

Клеточните мембрани по својата конзистенција во основа се течни и се претставени како вискозен слој на површината од клетките. Флуидноста на мембраната зависи од количеството на вода, температурата, како и од степенот на незаситеност на масните киселини кои влегуваат во состав на липидните молекули. При физиолошки температури, мембранските липиди во водена средина имаат структура која може да се означи како **течен кристал** (Сл. 1.12). Во таква структура, липидните молекули ротираат околу својата оска, или се латерално подвижни, а нивната подвижност напречно низ мембраната е многу бавна. Исто така, и протеините може да се движат латерално, но побавно. Кога се намалува активноста на мембраната, веднаш се намалува и нејзината пропустливост. Всушност, кај растенијата што се изложени на ниски температури се менува липидниот состав на мембраната и на тој начин се појавуваат масни киселини со поголем број на незаситени врски. Липидите кои содржат повеќе незаситени масни киселини имаат фазен премин при пониска температура. Овие промени најверојатно овозможуваат поголема стабилност на мембраната, а тоа, пак, го помага преживувањето на растенијата при неповолни услови. Така на пр., при снижување на температурата доаѓа до преминување на мембраната во **состојба на гел** (Сл. 1.12). Оваа промена кај мембраната е позната како **термален фазен премин**.



Сл. 1.12 Молекуларна динамичка симулација на фосфолипидниот двослој на клеточната мембрана (Heller и сор., 1993).

#### 1.3.2.4 Функции на мембраната

Познато е дека липидите го сочинуваат основниот инертен матрикс на мембраната, а протеините ги одредуваат нејзините специфични функции. Но, сепак и липидите претставуваат средина во која се извршуваат ензимските и транспортните функции на протеините. Разликите во структурата на липидите имаат влијание врз регулирањето на одредени мембрански функции. Од друга страна, постојат и структурни протеини за кои досега во науката не е позната нивната специфична функција.

Најважна функција на клеточните мембрани е тоа што ги раздвојуваат реакциските простори во клетката и учествуваат во регулирањето на транспортот помеѓу нив. Според тоа, биолошките мембрани истовремено ги изолираат поединечните клеточни компартменти, но и го регулираат транспортот помеѓу нив. Одржувањето на интегритетот и функцијата на мембранскиот систем е важен услов за животот на секоја клетка. Истовремената изолација и комуникација се овозможува како резултат на селективната пропустливост на мембраните за различни соединенија, благодарение на тоа што во мембраните се присутни различни пренесувачи.

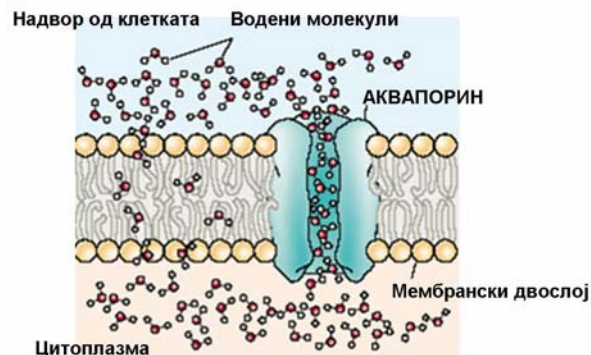
Потребно е да се нагласи дека клеточните мембрани, покрај транспортната имаат и други важни функции. Повеќето интегрирани или асоцирани протеини се **ензими** или **составни делови на ензимските комплекси**, така што нивниот распоред во структурата на мембраната ги одредува секвенците на голем број биохемиски реакции. Во внатрешните мембрани на хлоропластите и митохондриите се сместени **редокс системите**, кои ги транспортираат електроните и на тој начин се врши синтеза на соединенија со висока енергетска вредност. Исто така, во мембраните се наоѓаат и **рецепторни протеини** за примање на различни сигнали (информации) од надворешната средина, како и за нивна трансдукција во клеточните процеси. Така на пр., плазмалемата содржи **хеморецепторни протеини**, за кои можат да се врзат хормони или кои ги препознаваат вирусите, бактериите и другите клетки. Многу растителни клетки, кои ја апсорбираат светлосната енергија содржат **фоторецептори**, кои се состојат од протеински дел и специјални пигменти. Од сето ова може да се заклучи дека не е можно да се објаснат биохемиско-физиолошките процеси во клетката, ако не се познава структурата и функцијата на мембранските системи.

#### 1.3.2.5 Пропустливост на клеточната мембрана

Способноста на клеточната мембрана, пасивно да пропушта одредени соединенија е позната како **пермеабилност**. Коефициент на пермеабилност е број на молекули кои минуваат низ единица површина на мембраната за единица време. Природните биолошки мембрани многу лесно ја пропуштаат водата, но и одредени растворени соединенија и се нарекуваат **диференцијално пропустливи мембрани**. Вештачките мембрани кои ја пропуштаат водата, а ги задржуваат растворените соединенија се познати како **семипермеабилни мембрани**.

Први податоци за пермеабилноста на мембраните дава Overton (1899), кој констатирал дека пропустливоста на мембраната зависи од големината на молекулите и од нивната липофилност. Врз база на тоа заклучил дека мембраната мора да има пори кои одговараат на големината на молекулите и дека таа дејствува како филтер. Со оглед на составот на мембранскиот матрикс, разбирливо е дека липофилните соединенија многу полесно минуваат низ порите на мембраната помеѓу липидните молекули, за разлика од хидрофилните соединенија. Хидрофилноста зависи од

присуството на  $-COOH$ ,  $-OH$ ,  $-NH_2$  групи и според тоа соединенијата кои ги содржат овие групи многу тешко минуваат низ мембраната. Поради својата хидрофилност, органските киселини, аминокиселините, фосфолираните јаглехидрати и други соединенија не се во состојба да поминат низ плазмалемата. Меѓутоа, сите соединенија за кои мембраната не е пермеабилна, навлегуваат во клетката со помош на посебни механизми. Исклучок од ова правило важи за водата. Водените молекули иако се мали не можат да поминат низ хидрофобниот липиден слој на мембраната. Но, сепак водата минува многу брзо во двете насоки низ мембраната. Научните истражувања покажале дека мембраните на сите клетки содржат повеќе сродни интегрирани протеини (MIP = major intrinsic proteins), кои делумно учествуваат во транспортот на водата низ мембраната. Некои од нив претставуваат канали низ кои минува водата и поради тоа се наречени **аквапорини** (Сл. 1.13). Овие канали го олеснуваат преминувањето на водата, но не дејствуваат како пумпи. Насоката на движење на водата зависи од осмотските и хидростатичките сили. Присуството на аквапорините кај растителните клетки прво е потврдено кај тонопластот (TIP = tonoplast intrinsic proteins), а потоа и кај плазмалемата. Меѓутоа, активноста на гените кои ги кодираат аквапорините зависи од потребата на клетките за зголемен транспорт на вода, како што е случај со генот на тонопластот за  $\gamma$ -TIP во текот на издолжувањето на клетките и растењето на вакуолата. Друг аквапорин ( $\alpha$ -TIP) е специфичен за семето и се појавува во тонопластот на ембрионалните клетки. Во вакуолите на овие клетки се натрупуваат резервни материи, а водата излегува од нив кога семето се суши. Според тоа, се претпоставува дека физиолошката функција на аквапоринот се состои во олеснување на транспортот на водата низ мембраната во оние фази од животот на клетката што зависат од примањето, односно губењето на водата. Всушност, аквапорините ја зголемуваат пермеабилноста на мембраната за 10-20 пати (Maurel, 1997).



Сл. 1.13 Транспорт на вода низ мембраната преку аквапорини (Chrispeels и Maurel, 1994).

#### 1.4 Транспортни механизми на мембраните

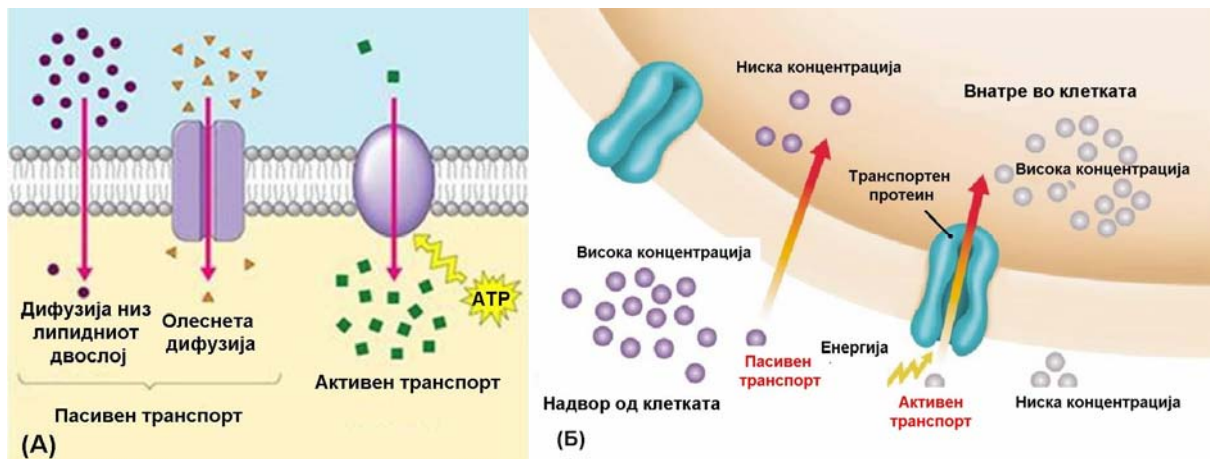
Од хемискиот состав и структурата на клеточниот сид и плазмалемата зависи кои соединенија може слободно да навлезат во цитоплазмата на растителните клетки. Меѓутоа, ова е само еден аспект од кој зависи примањето на материите во клетката. Вториот аспект ги опфаќа силите што го поддржуваат транспортот и од кои главно зависи дали некое соединение ќе навлезе или ќе излезе од клетката, како и колкаво количество на некое соединение ќе биде транспортирано. Во принцип се разликуваат најмалку пет начини за транспорт на соединенијата низ клеточната мембрана:

- спонтан или **пасивен транспорт**;
- **активен транспорт**;
- **ендоцитоза** или транспорт со помош на мембрански трансформации;

- транспорт по пат на **размена** преку **транслукатори**;
- транспорт на јони поврзан со активноста на **редокс системот**.

Под **пасивен транспорт** (Сл. 1.14) се подразбира движењето на материите што е предизвикано од разликата на концентрациите на двете страни од мембраната. Ваквиот транспорт се одвива спонтано (без вложување на енергија), но може да биде пропратен и со губење на енергија. Пасивниот транспорт или движењето на честичките во еден простор зависно од градиентот на концентрациите се вика **дифузија**. Посебни видови на дифузијата се **осмоза** и **имбибиција**. Овие три појави имаат големо значење при примањето и оддавањето на водата, гасовите и други соединенија во растителната клетка.

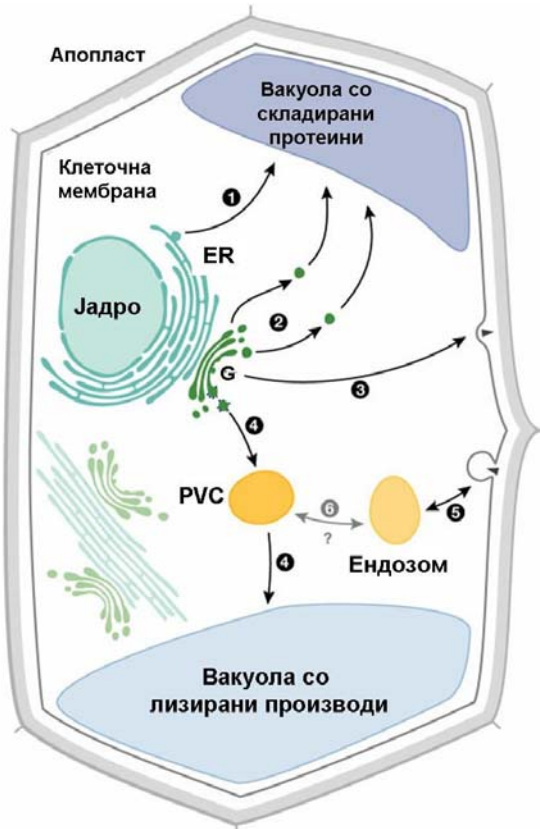
При транспорт на материите спротивно на градиентот на концентрацијата се троши енергија. Всушност, таа енергија потекнува од егзотермните метаболички процеси во клетката. Таквиот начин на примање и оддавање на материите се нарекува **активен транспорт** (Сл. 1.14). При активниот транспорт учествуваат посебни посреднички системи од молекули кои се составни делови на биолошките мембрани, а меѓу кои спаѓаат **јонските пумпи**, **котранспортерите** и **јонските канали**.



Сл. 1.14 Пасивен и активен транспорт низ клеточната мембрана (Purves и сор., 2004).

**Ендоцитозата** е посебен начин за преминување на материите низ клеточната мембрана, бидејќи не зависи од нивната концентрација, но за одвивање на ендоцитозата потребна е активност на клетката и на нејзиниот мембрански систем. Кога се работи за транспорт на течности, во тој случај се зборува за **пиноцитоза**, а кога се во прашање цврсти честички, тогаш станува збор за **фагоцитоза**. Со помош на ендоцитоза, најверојатно во клетките навлегуваат и вирусите. При процесот на ендоцитоза на мембраната се појавува вдлабнување (инвагинација), околу кое од надворешната страна се спојува плазмалемата и се формира мембранска везикула (**ендосом**) во внатрешноста на клетката (Сл. 1.15). Такви везикули често пати опфаќаат и капки од течност со сите растворени материи во неа. На тој начин капките се внесуваат во клетката, а везикулите се деградираат. Најчесто везикулите во цитоплазмата се спојуваат со мембраната на ендоплазматичниот ретикулум или со некоја друга органела и во нив ја предаваат својата содржина, а самите везикули се вградуваат во нивната мембрана. Со помош на мембранските везикули во клетката се внесуваат и делови од мембраната за кои може да бидат врзани и некои рецептори. Исто така, во клетката може да се одвива и процесот на **егзоцитоза**, односно отстранување (исфрлање) на некои молекули или течности надвор од клетката, кои се затворени во мембрански везикули (Сл. 1.15). Во тој случај, везикулата се формира во цитоплазмата од ендоплазматичниот ретикулум или од Голциевите цистерни. Во

овој случај везикулата се приближува од внатрешната страна на плазмалемата, потоа се спојува со плазмалемата, а содржината се исфрла надвор од клетката. Според Harley и Beevers (1989), везикулите се формираат на места каде што претходно на мембраната се појавува слој од посебни протеини, а потоа овие протеини ја обвиваат везикулата. Поради тоа, ваквите творби се познати како **везикули со обвивка** (coated vesicles). Оваа обвивка може да содржи неколку различни протеини, а најзастапен е **клатринот** (од грчкиот збор за кафеа или решетка). Покрај сличностите со везикулите во анималните клетки, растителните везикули имаат посебни особини зависно од специфичната функција на клетката во која се наоѓаат (Battey и сор., 1999).



Сл. 1.15 Шема на секреторните патишта кај вишите растенија. Синтезираните протеински молекули од ендоплазматичниот ретикулум (ER) директно се транспортираат до голциевит систем (G). Меѓутоа, може да се појави и транспорт на некои резервни протеини директно во вакуолата (1). Протеините што се наменети за складирање во вакуолата може да го напуштат голциевит систем како *cis*- и *trans*- компартмани (2), додека производите на егзоцитозата се исфрлаат во *trans*- форма (3). Некои производи од голциевит систем во *trans*- форма се обвиваат со клатрин и во форма на превакуларен компартман (PVC) се насочуваат во вакуолата со лизирани производи (4). Материјалот за ендозитоза и рециклираните протеини од цитоплазмата се внесуваат во еден компартман познат како ендозом (5), кој може да го пренесе материјалот до PVC или да се фузионира со PVC (6). Сепак, патиштата на формирање и улогата на ендозомите, PVC и вакуолата со лизирани производи сèште не се јасни (Brandizzi и Hawes, 2004).

Во посебни случаи соседните органели или клеточни компартменти разменуваат слични метаболити преку посебни **протеински транслокатори**. Овие протеини врзуваат едно соединеније на едната страна од мембраната, а друго соединеније на другата страна, а потоа најверојатно со промена на конфигурацијата ја извршуваат размената. Овој тип на транспорт е карактеристичен по тоа што се врши размена на метаболити при процесот на фотосинтеза.

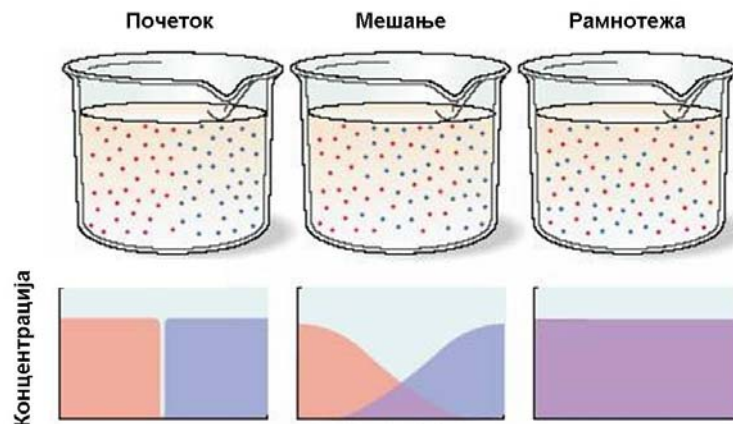
Некои клеточни мембрани содржат **сложени протеини кои пренесуваат електрони** од едни соединенија на други. При овој процес, редуцираниот пренесувач (донор) предава електрон и притоа самиот се оксидира, а примачот на електронот (акцептор) се редуцира. Ваквиот синџир на пренесувачи гради долги електрон-транспортни синџири во хлоропластите и митохондриите, а пократки синџири се наоѓаат во плазмалемата. Транспортот на електрони е на директен начин поврзан со транспортот на протони низ мембраната.

## 1.5 Примање и оддавање на вода

Кај растителните организми најчеста форма на пасивен транспорт на материите е **дифузијата**, која опфаќа две посебни форми на транспорт, **осмоза** и **имбибиција**.

### 1.5.1 Дифузија

Дифузија претставува процес на движење на молекулите (честичките) од место со повисока концентрација кон место со пониска концентрација. За да постои процесот на дифузија мора да постои **градиент на концентрацијата**. Изедначувањето на концентрациите не значи престанување на движењето на молекулите, туку само завршување на процесот на дифузија (мешање), (Сл. 1.16). Така, гасовите  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  кои имаат посебно значење за растенијата се пренесуваат по пат на дифузија и на поголеми растојанија. Меѓутоа, пренесувањето на водата и растворените соединенија на поголеми растојанија не е можно да се врши преку дифузија.



Сл. 1.16 Дифузија на молекули (гасови, течности и цврсти супстанции) до изедначување на концентрациите (Taiz и Zeiger, 2006).

Важно е да се напомене дека движењето на молекулите претставува работа, при што се троши енергија, а расположливата енергија за да се изврши некоја работа се вика **слободна енергија**. Слободната енергија со која располага еден mol на некоја супстанција се вика **хемиски потенцијал** на таа супстанција. Тој претставува мерка за енергијата која на супстанцијата може да ѝ користи за извршување на некоја работа, движење или хемиска реакција. Хемискиот потенцијал на водата се вика **воден потенцијал** и се обележува со буквата  $\Psi$  (пси) или  $\Psi_v$ . Тој се мери во бари или во атмосфери ( $1 \text{ bar} = 1.01 \text{ atm}$ ). Хемискиот потенцијал на чистата вода е нула ( $\Psi = 0$ ). За да се движи водата од едно место на друго мора да постои разлика во хемискиот потенцијал ( $\Delta\Psi$ ) помеѓу тие места. Кога чистата вода ќе се изложи на притисок или висока температура, водениот потенцијал се зголемува, односно станува позитивен ( $\Psi > 0$ ). Но, кога се раствора некоја супстанција во вода, тогаш водениот потенцијал се намалува и има негативна вредност ( $\Psi < 0$ ). Всушност, во растворот еден дел од просторот заземаат молекулите од растворените супстанции, така што концентрацијата (хемискиот потенцијал) на водата во него ќе биде помала отколку на чистата вода. Поради тоа, помеѓу растворот и водата се воспоставува разлика во водениот потенцијал ( $\Delta\Psi$ ), поради што водата дифундира во просторот во кој се наоѓа растворот (Сл. 1.18).

### 1.5.2 Осмоза

Во растителните клетки, два раствора, односно водата и растворот се одвоени со некоја биомембрана. Кога постои разлика во водениот потенцијал на двете страни од мембраната, водата ќе дифундира низ мембраната и оваа појава се вика **осмоза** (Сл. 1.17А). Pfeffer (1877), прв ја проучил појавата на осмозата и докажал дека растителните клетки се однесуваат како осмотски системи. Тој го конструирал и приборот за мерење на осмозата, односно **осмометарот**. Pfeffer-овиот осмометар претставува сад од пропустлива глина во чии пори се наоѓа **бакар-хексацијаноферат**, кој има својство на **семипермеабилна мембрана** (Сл. 1.17Б). Мембраната од бакар-хексацијаноферат ги пропушта само молекулите на водата, но не и молекулите на растворените супстанции. Кога ваквиот сад ќе се наполни со раствор на шеќер, а потоа ќе се стави во друг поголем сад со чиста вода, тогаш од двете страни на мембраната се создава разлика во хемиските потенцијали на водата и растворената супстанција (шеќерот). Во овој случај, навлегувањето на водените молекули низ мембраната во растворот од шеќер претставува појава на осмоза. Всушност, растворената супстанција (шеќерот) има свој хемиски потенцијал, поради што доаѓа до појава на осмоза, при што потенцијалот на растворот се вика **осмотски потенцијал** на растворот и се обележува со ( $\Psi_{\pi}$ ). Осмотскиот потенцијал зависи од концентрацијата на растворената супстанција и има негативен предзнак ( $\Psi_{\pi} = -R \cdot T \cdot C \cdot i$ ).



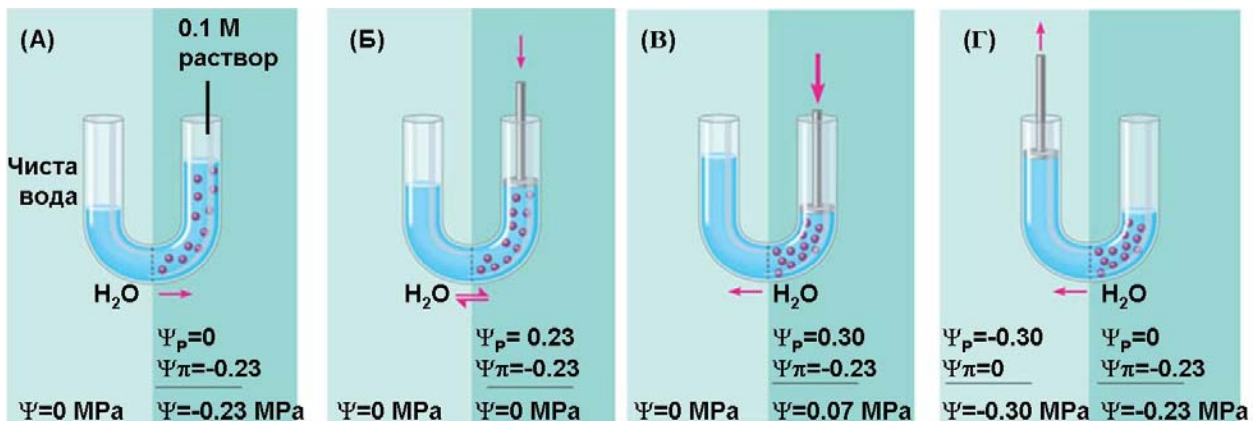
Сл. 1.17 (А) Осмоза на молекулите на водата низ семипермеабилна биомембрана. (Б) Pfeffer-ов осмометар. Мерењето на осмозата го определува количеството на примена или изгубена вода во клетката, а тоа зависи од концентрацијата на растворот и притисокот.

Растителната клетка претставува систем кој во извесна мерка е аналоген на Pfeffer-овиот осмометар. Клеточниот сид кој е пропустлив за сите супстанции потсетува на глинениот сад, а плазмалемата е **диференцијално пропустлива мембрана**. Додека, клеточниот сок во вакуолата претставува раствор (аналоген на растворот од шеќер), кој има одреден осмотски потенцијал. Кога клетките ќе се стават во вода (хипотонична средина), растворените супстанции не се во состојба да излезат, бидејќи тонопластот и плазмалемата не ги пропуштаат. Меѓутоа, водата која може лесно да поминува низ двете мембрани навлегува во клетката по пат на осмоза, како резултат на разликите во водениот потенцијал во вакуолата и надворешната средина на клетката. Клетките што имаат висок осмотски потенцијал водата ја примаат од надворешната средина, при што вакуолата (клеточниот сок) го зголемува својот волумен. При оваа појава, кога водата навлегува во клетката, вакуолата се растегнува и врши притисок врз клеточниот сид кој се вика **тургоров притисок** (TP), а клетката исполнета со вода е **тургоресцентна клетка** (Сл. 1.20). Истовремено, поради тоа што не е еластичен, клеточниот сид врши притисок врз

протоплазмата и на тој начин ја спречува осмозата (навлегувањето на водата). Овој притисок се нарекува **сиден притисок** (ZP) и е аналоген на **осмотски притисок** (OP) на кој може да се измери со помош на Pfeffer-овиот осмометар (Сл. 1.17Б).

Осмотскиот или сидниот притисок, кој ја спречува осмозата, всушност не може да го спречат натамошното навлегување на вода во клетката, туку го истиснуваат вишокот на вода надвор од клетката. Овој притисок го зголемува водениот потенцијал на растворот и водата се стекнува со позитивен потенцијал кој е познат како **потенцијал на притисокот** ( $\Psi_p$ ). Така, водениот потенцијал на клетката ( $\Psi_v$ ) претставува збир од осмотски потенцијал ( $\Psi_\pi$ ) и потенцијал на притисокот ( $\Psi_p$ ), а може да се претстави со равенката:  $\Psi_v = \Psi_\pi + \Psi_p$  (Сл. 1.18).

Притоа не треба да се заборава дека осмотскиот потенцијал и водениот потенцијал имаат негативен предзнак. Всушност, водниот потенцијал на клеточниот сок (вакуолата) го означува количеството на вода што може да го прими клетката.



Сл. 1.18 Квантитативно одредување на водениот потенцијал ( $\psi$  или  $\psi_v$ ). Водениот потенцијал зависи од концентрацијата на растворот и притисокот. Насоката на движење на водата зависи од водениот потенцијал. Водените молекули се движат од средина со поголем воден потенцијал кон средина со помал воден потенцијал. Потенцијалот на растворот или осмотскиот потенцијал на растворот ( $\psi_\pi$ ) е пропорционален со бројот на растворени молекули. Потенцијалот на притисокот ( $\psi_p$ ) е физичкиот притисок на растворот. (A) Апликацијата на 0.1 M раствор во чиста вода го намалува водениот потенцијал. (B и C) Апликацијата на физички притисок го зголемува водениот потенцијал. (D) Негативниот притисок го намалува водениот потенцијал.

### 1.5.3 Имбибиција

Споредбата помеѓу осмометарот и растителната клетка важи само за оние клетки кои имаат вакуола исполнета со клеточен сок и кај кои диференцијално пропустливата мембрана го овозможува процесот на осмоза. Меѓутоа, во некои фази од развитокот на растенијата, клетките содржат многу мало количество на вода, како што се на пример клетките кај сувото семе. Тие немаат вакуола и водата ја примаат по пат на **имбибиција**. Овој процес се базира на способноста на колоидните супстанции на својата површина да адсорбираат поголеми количества на некои течности. Имено, хидрофилните колоиди како што се оние во семето адсорбираат вода, додека хидрофобните колоиди адсорбираат други течности. Имбибицијата е посебен случај на дифузија, кој зависи од падот на градиентот на водениот потенцијал.

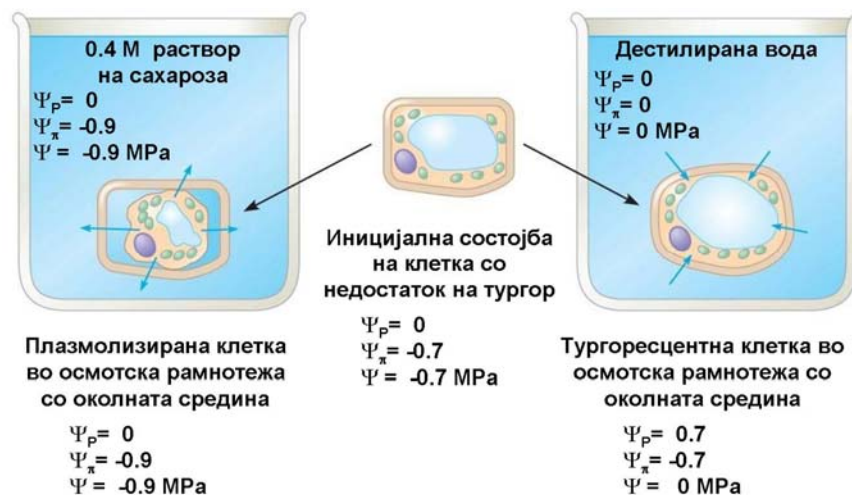
Водениот потенцијал на сувите колоиди е многу низок и се означува како **потенцијал на матриксот** ( $\Psi_m$ ). Силата со која молекулите на вода се привлекуваат се вика **имбибиционен притисок** (IP). Колоидната супстанција која прима вода може значително да го зголеми својот волумен што е познато како **набавување**. При

Гретење на семето, водата се прима исклучиво преку имбибиција, а вишокот на енергија се ослободува како топлинска енергија. Потенцијалот на матриксот може да биде изразен и кај други клетки како сила со која се прима и одржува одредено количество на вода во клетката. Сите клетки содржат колоидни супстанции кои се обвиткани со водена обвивка. Исто така, познато е дека меристемските клетки обично немаат голема централна вакуола и кај нив цитоплазмата има поголем волумен во однос на вакуолата. Поради тоа, потенцијалот на матриксот кај овие клетки има големо значење во примањето на водата. Според тоа, равенката за воден потенцијал на растителната клетка може да биде проширена:  $\Psi_V = \Psi_\pi + \Psi_p + \Psi_m$ . Притоа не треба да се заборава дека  $\Psi_m$  има негативен предзнак, исто како и  $\Psi_V$  и  $\Psi_\pi$ .

#### 1.5.4 Клетката како осмотски систем

Надворешната средина во која се наоѓа клетката може да биде: **изотонична, хипертонична и хипотонична** во однос на клеточниот сок.

Кога клетката се наоѓа во изотонична средина (водениот потенцијал во клетката е еднаков на тој во надворешниот раствор) тогаш нема појава на осмоза, односно клетката се наоѓа во рамнотежа со надворешната средина, што значи дека прима и оддава еднакво количество на вода (Сл. 1.19).

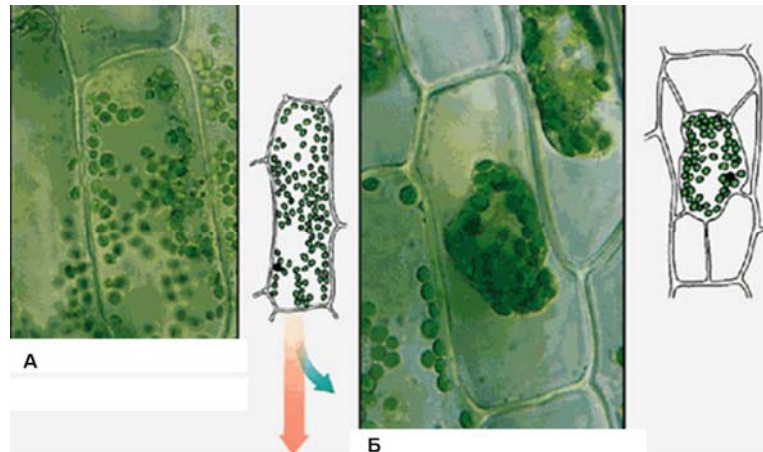
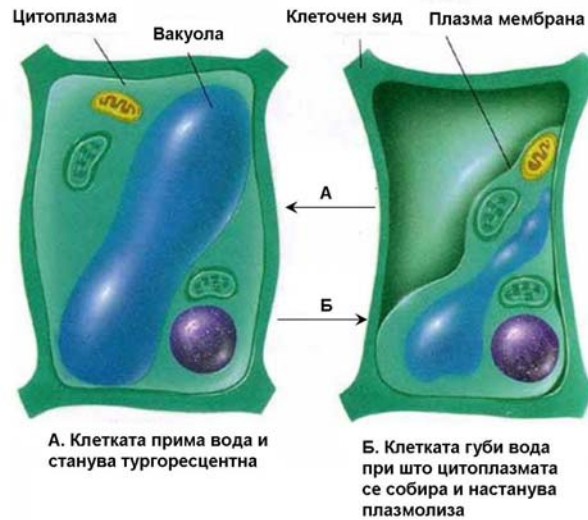


Сл. 1.19 Квантитативно одредување на водениот потенцијал на растителната клетка ( $\Psi$ ). Ако клетката се постави во средина со повисока концентрација на растворот, тогаш клетката ќе изгуби вода и ќе стане плазмолизирана. Ако клетката се постави во средина со пониска концентрација на растворот, тогаш клетката прима вода и станува тургоресцентна.

Хипотонична средина претставува раствор, чиј воден потенцијал е повисок од оној во клетката и тогаш клетката прима вода од надворешната средина. Потребно е да се нагласи дека колкаво количество вода ќе прими клетката не се одредува преку осмотскиот потенцијал, туку преку водениот потенцијал на клетката. Тоа значи дека осмотскиот потенцијал се намалува за вредноста на потенцијалот на притисок. Имено, клетката што се наоѓа во чиста вода престанува да прима вода во тој момент кога ќе биде заситена со вода и покрај тоа што не доаѓа до изедначување на концентрациите на двете страни од мембраната. Сепак, нееластичниот клеточен сид ја одржува рамнотежата на осмотскиот потенцијал кој може да биде сеуште низок (негативен) во клетката, во споредба со надворешната средина. Клеточниот сид овозможува растенијата да опстанат во чистата вода или во природните слатки води, кои имаат мала концентрација на соли и висок воден потенцијал. Во таква средина, ако го нема клеточниот сид, растенијата би се распрснале.

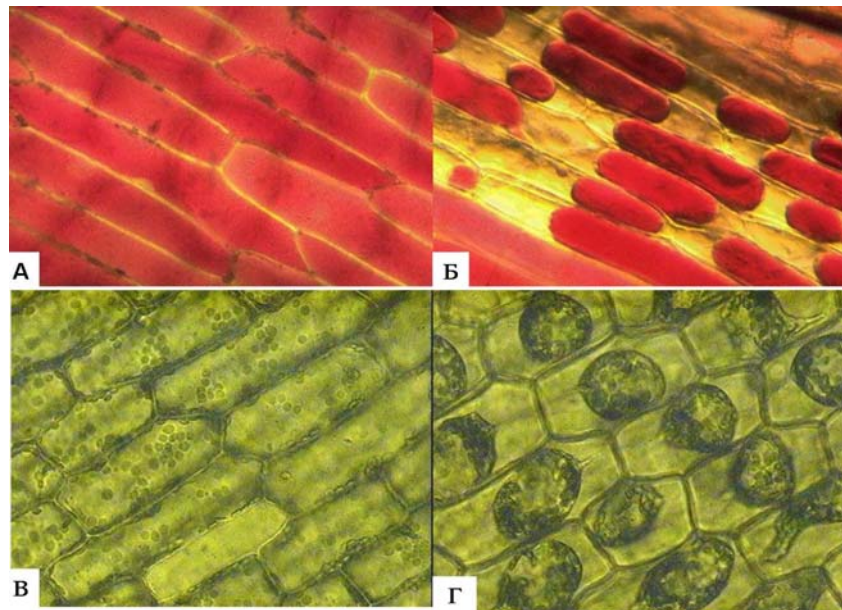
### 1.5.4.1 Плазмолиза

Ако клетката се постави во хипертоничен раствор чиј воден потенцијал е понизок од оној на клетката, тогаш водата преку осмоза излегува надвор од вакуолата. При губење на вода, вакуолата го намалува нејзиниот волумен, а цитоплазмата се повлекува кон вакуолата и се одвојува од клеточниот сид. На крај, целиот клеточен протопласт се собира и зазема само дел од просторот кој е обвиткан со клеточниот сид. Оваа појава се вика **плазмолиза** (Сл. 1.20 и 1.21).



Сл. 1.20 Растителната клетка во (А) хипотонична средина и (Б) хипертонична средина.

Растителните клетки можат долго време да останат плазмолизирани и ако постепено им се додаде вода, тие се враќаат во првобитната форма, што е познато како **деплазмолиза**. Кога цитоплазмата целосно ќе се оддели од клеточниот сид во форма на топка, тогаш станува збор за **конвексна плазмолиза**. Доколку цитоплазмата со некои делови цврсто се држи за клеточниот сид, тогаш се работи за **конкавна плазмолиза**. Исто така, плазмолизата може да биде и нецелосна ако цитоплазмата се одделува само од некои агли на клетката и е позната како **аглова плазмолиза**. Периодот кој е потребен да се изврши целосна плазмолиза на клетката се вика **време на плазмолиза**. Формата и времето на плазмолизата зависат од некои надворешни фактори. Во присуство на калиумови и други едновалентни јони се намалува вискозноста на цитоплазмата и настанува побрза **конвексна плазмолиза** на клетката. Во услови кога се присутни калциумови и други двовалентни јони, тогаш се зголемува вискозноста на цитоплазмата и настанува побавна **конкавна плазмолиза**.



Сл. 1.21 (А) Нормални и (Б) плазмолизирани клетки од кромид (*Allium cepa*). (В) Нормални и (Г) плазмолизирани клетки од *Elodea canadensis*.

#### 1.5.4.2 Мерење на водениот и осмотскиот потенцијал во клетката

Постојат повеќе начини за мерење на водениот и осмотскиот потенцијал на растителната клетка. Осмотскиот потенцијал на клеточниот сок најчесто се мери на два начина: со **плазмолитичкиот** или **криоскопскиот** метод.

Плазмолитичкиот метод за мерење на осмотскиот потенцијал се состои во дејството на серија од раствори со различна концентрација врз испитуваното растително ткиво, при што треба да се најде концентрацијата на растворот што предизвикува **гранична плазмолиза**. При граничната плазмолиза осмотскиот потенцијал и концентрацијата на клеточниот сок ќе бидат во рамнотежа (изотонија) со осмотскиот потенцијал и концентрацијата на оној раствор (плазмолитикум) во кој 50% од клетките имаат почетни знаци на аглова плазмолиза.

Криоскопскиот метод се базира на познатото својство на растворите да имаат ниска точка на мрзнење во споредба со водата. За мерење на осмотскиот потенцијал со овој метод се користи посебен апарат **криоскоп**. Принципот на овој метод се базира на мерење на точката на мрзнење на клеточниот сок кој со помош на преса е исцеден од растението. Добиените вредности го претставуваат осмотскиот потенцијал на чистиот клеточен сок.