

УНИВЕРЗИТЕТ "Св. КИРИЛ и МЕТОДИЈ" - СКОПЈЕ
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ - СКОПЈЕ
ИНСТИТУТ ЗА БИОЛОГИЈА

д-р ЖИВКО СЕКОВСКИ, редовен професор

ОПШТА БОТАНИКА

СКРИПТА

ЗА СТУДЕНТИТЕ ОД I ГОД.
на
ЕКОЛОШКА НАСОКА
и
СТУДИИ по БИОЛОГИЈА - ХЕМИЈА

Скопје, 2004

В О В Е Д

Предмет и задача на ботаниката

Ботаниката е стара биолошка наука која ги проучува растенијата како едни од основните форми на живот на планетата земја.

Како комплексна биолошка наука ботаниката применува и употребува методи кои даваат можност за целосно проучување на растението: на молекуларно ниво, на ниво на клетка, ткиво, орган, единка, популација, растителна заедница (фитоценози) и др.

Ботаниката во почетокот претставува општа биолошка дисциплина која ги изучува: надворешната и внатрешната градба на растенијата, закономерностите на нивниот развој, животните функции, разнообразието и распространувањето на растенијата на земјината површина. Меѓутоа, постепено ботаниката, во зависност од кој аспект се проучува растението, се дели на повеќе специјални дисциплини, како: *морфологија на растенијата, систематика на растенијата, физиологија на растенијата, екологија на растенијата* и др.

Морфологија на растенијата секогаш се зема како прва ботаничка дисциплина, која во поширок смисол, ја проучува надворешната и внатрешната градба на растението за време на онтогенетскиот развој.

Во процесот на развојот (еволуцијата на биологијата) од оваа дисциплина се издвојуваат две посебни ботанички гранки: *Морфологија на растенијата* (во потесен смисол) и *Анатомија на растенијата*.

Морфологијата и анатомијата, како две фундаментални ботанички дисциплини ги изучуваат закономерностите во градбата и развојот на растението, поточно **морфологијата** ги проучува закономерностите за градбата и развојот на надворешните макроскопски структури на растенијата, додека **анатомијата** за внатрешните субмикроскопски и микроскопски структури на растенијата.

Во врска со ваквото дефинирање на морфологијата и анатомијата, треба да се истакне дека постојат автори кои зборуваат само за **Општа морфологија**, во која се опфатени сите познавања за градбата и структурата на растенијата. Меѓутоа, друга група на автори, пак познавањата за внатрешната субмикроскопска и микроскопска организација на растенијата ги изнесуваат во една дисциплина означена како **АНАТОМИЈА** на растенијата (во поширок смисол), а познавањата за надворешната макроскопска градба, во друга дисциплина **МОРФОЛОГИЈА** на растенијата (во потесен смисол).

Оие две ботанички дисциплини издвоени се доста оддамна како посебни научни дисциплини, и покрај тоа што помеѓу нив секогаш неможат да бидат поставени доволно јасни и рески граници. Тоа е така бидејќи и двете дисциплини решаваат исти задачи само на различитото ниво.

Постепено и во АНАТОМИЈАТА се издвојуваат повеќе специјални дисциплини како:

Цитологија на растенијата - наука за растителната клетка, (која во молекуларното подрачје се поклопува со делови од молекуларна биологија)

Хистологија на растенијата - наука за растителни ткива

Органографија (или анатомија на растенијата) во потесен смисол

- наука што ги изучува закономерностите за структурата и развојот на растителните органи.

Покрај овие дисциплини, ботанички се и: *Систематика на растенијата; Физиологија на растенијата; Екологија на растенијата; Фитогеографија; Фитоценологија* и др.

Првите морфолошки проучувања (познавања) на растенијата се поврзани со првите ботанички испитувања, бидејќи се јавуваат како неопходен услов за давање на надворешниот опис и поделбата (разграничувањето) на растенијата, додека првите познавања за анатомијата на растенијата се после откривањето на микроскопот.

Диференцирањето на **анатомијата** и **морфологијата на растенијата**, како самостојни (посебни) ботанички науки, всушност започнува кон крајот на 19 (деветнаесетиот) век. И морфологијата и анатомијата во почетокот се развиваат како описни (дескриптивни) науки. Посебно добро се развива описната морфологија во 18 век, а за тоа големи заслуги има шведскиот ботаничар Карл Лине (C. Linne). Тој прв ја разработува строго одредената научна терминологија за опишувањето на одделните растителни органи, со што допринесува за мошне брзиот развој на морфологијата.

Со откривањето на микроскопот (R. HOOKE 1665) и клеточната градба на растенијата, се создаваат можности за развој на анатомијата на растенијата.

За основоположници на растителната анатомија се сметаат **Малпиги** (1675) и **Грју** (1682), кои резултатите од микроскопските проучувања на растенијата ги објавуваат во **Анатомија на растенијата** ("Anatomie plantarum"-Malpighi, и "Anatomy of plants"-Grew).

ЦИТОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА

Цитологијата е биолошка наука која се бави со изучување на клетката: нејзиниот облик, структурната организација и животна активност.

Името доаѓа од грчките зборови: *citos* или *kytos* = што значи клетка и *logos* = наука, меѓутоа, покрај овој термин за клетката во науката се сретнува и користи и латинскиот збор *cellula* = што значи затворен простор - келија.

За разлика од другите биолошки дисциплини каде објектот се проучува од одреден аспект, цитологијата претставува комплексна наука која ја проучува клетката од сите аспекти, што се јавува како потреба бидејќи клетката е морфо-функционална и генетичка основа на сите живи (растителни и животински) организми.

Во зависност од аспектот (интересот) на проучувањето во цитологијата денес се познати повеќе цитолошки дисциплини односно гранки на цитологијата, како што се:

1. **Цитоморфологија** - научна дисциплина која ја проучува формата (морфологијата) и градбата на клетката.
2. **Цитофизиологија** - каде предмет на изучување се физиолошките односно животните процеси во клетката.
3. **Цитогенетика** - наука која ги изучува клеточните структури што се поврзани со процесот на наследувањето, односно претставуваат материјални носители на генетската информација.
4. **Цитоекологија** - наука која го изучува влијанието на надворешните еколошки фактори од животната средина врз функцијата на клетката.

Кус историјат за развитокот на цитологијата како наука

Познато е дека откривањето на клетката е тесно поврзано со откривањето на микроскопот со кој е видена. Изминати се (339) години од откривањето на клетката, кое обично се поврзува со името на англискиот учен **Роберт Хук** (R. Hook) бидејќи за година на откривање се зема 1665 кога излегува неговата книга **Микрографија (Micrographia)**, каде како главна цел било да се истакне предноста на новиот микроскоп кој го конструирал Р. Хук (Сл. 1).

Меѓутоа, во нејзе биле дадени и првите цртежи на растителни ткива (од срцевина на бозел - *Sambucus*, и корково - плутено ткиво), од кои може да се види дека растителните ткива се изградени од многу микроскопски празнини, јасно одвоени една од друга со тенки прегради, и бидејќи во многу потсетуваат на празнините (келиите) од пчелината пита, тој ги нарекол клетки - *cellule* (Сл. 2).

Со ова всушност тој бил далеку од претставата за клетката како елементарна структурна единица на живите организми или уште подалеку од современата претстава за неа како основна структурна и функционална единица кај сите организми.

После Р. Хук, со микроскопските проучувања на растителното тело **Малпиги** (M. Malpighi 1675) и **Грју** (N. Grew 1682), ги поставуваат темелите на анатомијата на растенијата како нова ботаничка наука.

Појавувањето на **ЦИТОЛОГИЈАТА** како наука, тесно е поврзано со создавањето на **КЛЕТОЧНАТА ТЕОРИЈА**, (близу 200 години после откривањето на клетката) според која клетката е основна структурна и функционална единица, односно сите живи растителни и животински организми (суштества) се изградени од клетки и од нивните производи. Оваа теорија всушност претставува резултат на сознанијата од многубројните испитувања од почетокот на XIX век, а посебно од работата на германските учени: ботаничарот **Шлајден** (Schleiden 1838) и зоологот **Шван** (Schwan 1839), кои не ретко се нарекуваат единствени творци на клеточната теорија.

Со создавањето на **клеточната теорија**, клетката станува центар на биолошките проучувања. Познавањата за клетката толку се збогатија и продлабочија, така да условија во крајот на 19 век, издвојување на цитологијата како посебна научна дисциплина.

Важно откритие во овој период е откривањето на **јадрицата** од **Браун** (R. Brown 1831), кој за прв пат го учил неговото присуство во клетката и укажал на неговата важност за функцијата на клетката.

Терминот **хромозом**, што прв го употребува чешкиот физиолог **Пуркине** (Purkinje 1839), за живата содржина на клетката, во ботаниката воведен е од **Хуго Ван Мол** (Hugo von Mohl 1846).

Познавањата за клетката се збогатуваат и со проучувањата за делбата на клетката. Според **Х. Ван Мол** (1846) и др. јадрото за време на клеточната делба не исчезнува, туку исто како и самата клетка се дели со прештипување (амитотички).

Покасно **Хофмајстер** (Hofmeister 1849) и многу други, учени установиле дека за време на делењето на клетката има сложена делба на јадрото (кариокинеза). Меѓутоа, германскиот учен **Штразбургер** (Strasburger 1879) кој се смета за основоположник на кариокинезата, дава целосен опис на делбата на јадрото, со што всушност установил дека за време на делењето на клетката, јадрото се дели на доста сложен начин.

Рускиот ембриолог **Белјаев** (Beljaev 1898) прв го открива и опишува мејотското (редукционото) делење на јадрото, кај растенијата. Во тој период проучувајќи го начинот на оплодување кај растенијата **Навашин** (Navasin 1898) го открива и опишува процесот на двојното оплодување кај скриеносемените растенија. Името на Навашин тесно е поврзано со науката за јадрото - кариологија, бидејќи се смета за нејзин основоположник. Со појавата на кариологијата започнува новата ера на развојот на цитологијата и воопшто биолошката наука.

Од изнесеното може да се констатира дека од откривањето на клетката од **Р. Хук** (1665), па за време на клеточната теорија на **Шлајден** (1838) и **Шван** (1839) и се до првата половина на 20 век, цитологијата всушност била **ЦИТОМОРФОЛОГИЈА**. Кон втората половина на 20 век престанува да биде само морфолошка дисциплина, бидејќи опишувањето на градбата на клетката и на нејзините структури се покажа како недоволно за

објаснување на конкретни прашања што се однесуваат за нејзината функционалност.

Во овој период, за развитокот на цитологијата големо значење имаат научните достигнувања и во другите природни науки, како што се: физиката, биофизиката, хемијата, биохемијата, и др.

Во последните 30-40 години цитологијата добива нов полет во развитокот, посебно со примената на поусовршени нови инструменти и апаратура и на посовремени (фини и точни) методи, како во: Фазно-контрасна, флуоресцентна, поларизациона и посебно на електронската микроскопија, клеточно фракционирање и центрифугирање, автордиографија, хроматографија и електрофореза, култура на клетки и ткиво, микросекција и трансплантација и др.

Усовршувањето на микроскопот и микроскопските техники и и многу други современи (цитохемиски, хистохемиски и др.) методи во голема мера го условиле проучувањето на ултраструктурната организација на клетката, односно откривањето на други дотогаш непознати субмикроскопски клеточни структури (како рибозоми, микротубули и др. мембрански структури) и проучувањето на многу животни процеси на молекуларно ниво (како процеси на асимилација, биосинтеза на протеини и др.). Сето ова условило цитологијата од дескриптивна наука да премине во експериментална наука, со главна задача да биде проучувана физиологијата на клетката, нејзините основни животни функции и својства, при што се покажало дека клучна улога во животните процеси на клетката имаат биополимерите: протеини и нуклеински киселини, бидејќи претставуваат материјална основа на живата материја.

Многу основни биолошки проблеми, теориски и практични се во непосредна врска со цитолошките проучувања. Така за објаснување на суштината за појавата на животот, неопходно е да се познава микроскопската и субмикроскопската градба на клеточните структури, физичката и биохемиската организација на протоплазмата, биохемиските процеси кои се одвиваат во протоплазмата (посебно процесот биосинтеза на биополимерите пр. протеини), хомеостатските механизми кои овозможуваат одржување на хетерогеност во распоредот на материјата помеѓу клетката и надворешната средина, процесот на репродукција на клетките и клеточните структури, механизми и дејство на активни материи и регулаторни системи за диференцирање на клетките и на развојот на многуклеточните организми

КЛЕТКАТА КАКО БИОЛОШКИ СИСТЕМ

Клетката како основна структурна и функционална единица на живите организми

Клетката претставува најмал и мошне сложен биолошки систем на живата материја.

Сите организми од најпрости (вклучувајќи ги и бактериите) до најсложените, покажуваат одредени животни процеси карактеристични за многу сложен биолошки систем означен како клетка.

Сложеноста на биолошкиот систем - клетката се должи на сложената структурна и ултраструктурна внатрешна организација. Секоја клетка е изградена од голем број на субмикроскопски субклеточни структури (органели) кои имаат специфична структура и вршат одредена функција (Сл. 3).

Во клетката сите структури (органели) функционираат како интегрален систем, кој е под контрола на генетичките елементи од самата клетка.

Според тоа: *"Клетката претставува најмал жив биолошки систем и основна структурна и функционална единица на живите (како растителни така и анимални) организми"*.

За да функционира клетката како биолошки систем, независно од нејзината форма и активност според најновите испитувања во себе мора да содржи како задолжителен минимум, три основни структурно-хемиски системи без кои не може да egzистира, и тоа:

1. Систем на мембрани (или мембрански систем) - кој го сочинуваат бројните мембрани што се наоѓаат во клетката, како што е цитоплазматичната мембрана и мембраните со кои се обиколени сите субмикроскопски структури (органели) во клетката. Овој систем овозможува транспорт на материите од надворешната средина кон внатре и обратно и процес на јонска размена на материите и содржи низа на важни ензимски системи.

2. Систем за обезбедување (снабдување) со енергија - го претставуваат клеточните структури во кои се одвиваат оксидо-редукциските процеси, при што се ослободува енергија, односно за овој систем е поврзан процесот на метаболизам.

3. Систем кој обезбедува авторепродукција - ги опфаќа клеточните структури кои се способни по пат на авторепродукција да вршат прецизни копирања на сопствените структури, и на самиот биолошки систем во целост. Овој систем всушност ја овозможува делбата на клетката.

Сите три системи функционираат интегрално и при повреда (оштетување) или отсуство на било кој од системите, биолошкиот систем (клетката) умира. Со издвојување на субклеточна структура) органела, всушност се нарушува организацијата на живиот биолошки систем а со тоа и животот како својство на тој систем престанува.

Од ова произлегува и констатацијата дека *клетката претставува организирана и неделива елементарна единица на живото*.

Основна карактеристика на биолошкиот систем (клетката) е тоа што во него се одвива (манифестира) животот како резултат на интегрална функција на системите.

Според LWOFF (1962) *живоитој претставува својство или состојба на еден многу сложен организирани и специфичен физичко-хемиски систем, во кој материјална и енергијата заемно дејствуваат.*

Целата природа претставува еден *kontinuitet* во кој живите системи (биолошките системи, организмите) заземаат специфично место само по својата сложеност (висока организациска сложеност).

Секој систем е составен од помал или поголем број на составни (структурни) делови (компоненти), меѓутоа, не е само обичен зир на компоненти, туку секогаш нешто квалитативно ново, како резултат на организацијата и интеграцијата на компонентите во една целина. Пример: *повеќе протеини имаат исти составни мономерни (аминокиселини), меѓутоа, сепак можат да покажуваат различни својства, што е во зависност од секвенцијата во која мономерите се распоредени во полипептидниот низа. Исти е примерот и со нуклеинските киселини, бидејќи се разликуваат една од друга молекула по секвенцијата на нивните азотни бази кои влегуваат во граѓата на молекулите.*

Во процесите на интеграција структурните компоненти ги губат своите индивидуални својства, а системот како целина добива специфични својства, кои се разликуваат од својствата на поединечните компоненти.

Живите системи се изградени од голем број на компоненти и субсистеми, кои пак меѓусебно се структурно и функционално поврзани т.е. интегрирани. Специфичните својства на живите системи зависат од учеството на големите и комплексните молекули. Во организацијата на сите живи системи основна и посебно важна улога имаат двете класи на биополимери: протеини и нуклеински киселини.

Само организмите на биолошките системи се способни да ги синтетизираат овие макромолекули, и како такви тие се компоненти само на живите системи. Протеините по својата структура и функција се доста различни и како такви тие всушност го одредуваат специфичниот карактер на секоја клетка. Нуклеинските киселини пак како носители на генетичката информација претставуваат материјален субстрат на наследноста. Способноста за репликација која пак е условена од специфичната структура на нивната молекула, претставува нивно најважно својство. Променливоста и еволуцијата на организмот свој всушност е во директна зависност од промените во структурата на молекулата на деоксирибонуклеинската киселина (DNA) во која е закодирана (запишана) генетската информација.

Треба да се истакне дека живите системи се разликуваат од неживите системи само со својата голема сложеност. За живите системи е карактеристична голема хетерогеност. Меѓутоа, и покрај големите разлики помеѓу поедини биолошки форми, сите биолошки системи покажуваат основно единство, кое е само маскирано со огромното морфолошко разнообразие. Таквото шаренило на морфолошки форми е резултат на еволутивниот процес на една основна форма на организирана материја т.е. на живата клетка. Поточно големото разнообразие на клетки води потекло од една едноставна (примитивна) клеточна форма и може да се свати како безконечно бројни варијации на една основна тема.

Што се однесува до поединечните компоненти на живиот систем, независно од тоа колку да е хемиски сложена (било да е протеин или нуклеинска киселина), издвоена посебно, не е жива. Од друга страна тоа значи дека живи молекули не постојат, а животот се јавува како својство на многу сложен и специфичен систем. Најважна е неговата организација и се додека е зачувана неговата организација и во нормални услови во животната средина може да се манифестира живот.

Единство на биолошките системи

Биолошките системи се мошне варијабилни системи, што условило создавање на доста хетероген свет на биолошки системи на планетата земја. Почнувајќи од бактериите па до човекот постои огромно шаренило на организми кои се разликуваат меѓусебе морфолошки и структурно, дури и во рамките на еден исти вид.

Меѓутоа, и покрај хетерогеноста за биолошките системи е карактеристично и одредено единство, бидејќи основните својства (особини) кои се манифестираат преку животот, се заеднички за сите биолошки системи (клетки).

1. *Генетскиот континуитет* - е прво основно својство на биолошките системи. Организмите не постануваат "de novo" туку секогаш водат потекло од постоечки (пеегизитентен) организам (или *omne vivum e vivo*). Од сите системи во природата само биолошките системи (организми) се авторепродуктивни системи, бидејќи се способни сами да ги репродуцираат т.е. реплицираат составните делови. Авторепродукциски процеси во живите системи се одвиваат на сите нивоа.

Организмите и нивните составни делови (клетките, субклеточните структури, нуклеинските киселини) всушност при репликацијата создаваат свои копии. Меѓутоа, тие коишто првобитниот (оригиналниот) систем не се во се идентични, бидејќи пред копирањето (репликацијата) можат да сеслучат помали или големи промени во генетскиот материјал, познати како мутации. Појавата на мутациите е сосема разбирлива, бидејќи се има во предвид дека живите системи се отворени системи, кои се изложени на големото влијание на факторите од надворешната (живојната) средина. Покрај индуцирано мутациите можат да се јават и спонтанно од внатрешни промени. Независно дали мутациите се јавуваат спонтанно или индуцирано, тие главно се условени од хемиските промени на структурата на DNA молекулата.

Со создавањето на копии на клеточните структури и целите системи (клетки) се овозможува пренесување на генетската информација на нови генерации т.е. одржување на генетичкиот континуитет.

2. Сите биолошки системи имаат специфична *целуларна (клеточна) структурна организација* (со исклучок на вирусите кои претставуваат неклеточни форми). Од ова произлегува дека: клетката претставува структурно и функционално интегрирана единица во организација на сите организми (било да се тие едноклеточни или многуклеточни) која е способна за живот.

Врз основа на целуларната (клеточната) организација, биолошките системи се делат на две групи:

- *едноклеточни организми (Protista, Protophyta, Protozoa) и*

- *многуклеточни (или мултицелуларни) организми*

И кај двете категории клетката претставува основна структурна единица. Меѓутоа треба да се има во предвид дека клетката на *едноклеточните* претставува истовремено и организам кој ги содржи сите структури и механизми за одвивање на животните функции (како за: исхрана, движење, метаболизам, репродукција и др.), поради што може да се каже дека едноклеточните биолошки системи имаат достигнато одредено совршенство. За разлика од многуклеточните, ваквите биолошки системи содржат специјализирани органели кои вршат функција на органи од многуклеточниот организам.

Кај многуклеточните (или мултицелуларни) организми, клетките се меѓусебно зависни делови на телото, кои иако содржат комплетна јадрена (нуклеарна) контрола (тотипотентни) различито се диференцираат во зависност од местоположбата во организмот и од функцијата на соседните клетки и под контрола на организмот како целина. Нивната форма, градба и функција се одредени со интеграциските механизми на организмот.

3. Во сите биолошки системи (со исклучок на вирусите) се одвиваат заеднички биохемиски процеси кои се означени како *метаболизам*.

Според метаболизмот биолошките системи се делат на две групи: *автотрофни* (ја користат светлосната енергија и ја трансформираат во хемиска) и *хемотрофни* (ја користат хемиската енергија).

Во метаболизмот посебно важна улога имаат регулаторните механизми, кои условуваат многубројните процеси и реакции (меѓу кои и антагонистичките) во клетката да се одвиваат правилно, со висок степен на точност и синхронизираност.

4. Четврто својство е *сличноста во хемиската природа*. Во организацијата на сите биолошки системи основна улога имаат макромолекулите на: **протеините и нуклеинските киселини**. Само биолошките системи способни се да ги синтетизираат овие специфични макромолекули тоа од мал број на градежни единици: во протеинските молекули влегуваат (се вградуваат) 20 аминокиселини, а во молекулите на нуклеинските киселини полимеризирани се 4 нуклеотиди.

5. Сите биолошки системи се *отворени системи*. Биолошките системи од надворешната средина постојано примаат материја а со нејзе и енергија, исто така се способни да оддаваат енергија во надворешната средина и затоа тие се отворени, т.е. комуницираат со надворешната средина. Од ова произлегува дека живите организми се наоѓаат во постојана неравнотежа, како отворени и динамични системи. Ако во биолошкиот систем дојде до термодинамичка стабилност, тогаш престанува ослободувањето на енергија и кај таквиот систем настапува губење на животната активност т.е. смрт.

Интеграција и регулација

Физичко-хемиските методи применети во досегашните изучувања на биолошкиот систем, ни даваат бројни и прецизни податоци за физичко-хемиските својства на клетката како биолошки систем, за нивната интегрална функција, меѓутоа, не и за механизмот на интеграцијата во

биолошкиот систем и за регулацијата на животните процеси. А клетката не може поинаку да се разбере, освен како организиран систем, кој може да функционира (да се развива и репродуцира) само со кооперативност на сите свои структурни компоненти. Клетката претставува систематски организирана заедница на субцелуларни и молекуларни популации кои се во динамичка интеракција. Ниедна од субцелуларните и молекуларните компоненти на клетката нема потполна автономност: активност на една компонента зависи од активност на сите останати, а целокупната активност е потчинета на целиот органски систем како целина. Системите кои се изградени на таков принцип се означуваат како интегрирани. Иако се смета дека општиот принцип на градбата на клетката во основа е познат, сепак механизмите на интеграција претставуваат одредена непознаница.

Во процесот на биолошката еволуција се формирале (настанале) сите неопходни основи за интеграција на сите активности во клетката. Засега единствено што ни е познато е тоа што во интегралната функција на биолошкиот систем учествуваат: динамички (или биохемиски), структурни и генетички фактори (основи).

Динамичките основи се состојат во тоа што во текот на еволуцијата од бесконечно многу хемиски реакции, селектирано (одбрано) е релативно мал број на типови и механизми на хемиски реакции и циклуси на реакции. Со тоа се створени подобри услови за нивно координирање, во споредба со состојбата кога бројот на различните реакции би бил неограничен. Во живите системи поприлично е голем бројот на заедничките метаболически процеси, како: гликолиза, Кребсов циклус, респираторни процеси, оксидација на масните киселини и други.

Структурните основи се состојат во образувањето на мембранскиот систем, со кој внатрешноста на клетката е разделена на голем број компартменти (просторни делови). Во тие просторни делови како и во мембраните, локализирани се многу ензимски системи и основни циклуси на клеточниот метаболизам (респирација, оксидативна фосфорилација, фотосинтеза и др.).

Со својата пермеабилност како едно од најспецифичните својства на мембраната, овозможено е во поедини органели и субклеточни структури, да се одвиваат разни реакции (и антагонистички) а при тоа да не си пречат една на друга иако се одвиваат во непосредна близина.

Механизмите на генетската интеграција на метаболизмот засега се најслабо разјаснети.

Кај бактериите, чија организација е релативно проста, докажана е непосредна врска помеѓу генетскиот материјал и метаболическиот систем. Таква врска всушност е остварена во остварувањето на две важни функции на генетскиот материјал: редупликација на генетскиот материјал и биосинтеза на протеини. Поточно преку синтезата на протеините генетскиот материјал управува и ја одредува целата архитектура на клетката и карактерот на нејзиниот метаболизам. Од ова произлегува дека во генотипот се сместени сите интегративни функции на клетката. Кај мултицелуларните организми генетската интеграција на метаболизмот доста е посложена, меѓутоа, највероватно на сличен принцип.

На кој степен во еволуцијата на органскиот свет се јавиле првите интегрирани системи на метаболизмот и како понатака се развивале, неможеме со сигурност да зборуваме. Во секој случај вирусите немаат интегриран метаболизам, а биохемиската интеграција се развивала и усовршувала со прогресивното диференцирање и специјализирање на клеточните структури.

Во клетките се одржува една постојана константна состојба на внатрешната средина, која е најпогодна за нормално функционирање. За одржување на биолошки ред живите системи имаат голем број на доста ефикасни регулаторни механизми, со кои ја контролираат внатрешната состојба и ја одржуваат постојана. Состојбата на постојаност во внатрешноста на клетката уште се означува како хомеостазис (биостазис). Таквата контрола се врши на сите нивоа во живите системи.

Примената на нови методи и идеи на физичките, хемиските, математичките и др., науки во биолошките науки, овозможило итно подлабоко навлегување во природата на живиот активност и разбирање на многу основни животи на молекуларно ниво. Еден од посебно важните успеси на современата биологија, претставува собирањето на важен документарен материјал за регулаторните механизми на молекуларно ниво. Меѓутоа, и покрај големите успеси постигнати во откривањето на тие механизми, биологијата денеска сепак е доста далеку од решавањето проблемот на регулација. Постигнатите до денес резултати за проучување на регулаторните механизми главно се добиени од проучувањата на едноклеточните организми, поради што со голема внимателност можат да се земат и за организмите со повисок степен на организација, иако основните животи функции се заеднички за сите живи системи. Заедничките основни принципи во функционирањето на живите системи се базираат на итно разни структурни елементи на клетката се изградени од мал број на основни компоненти, биомолекулите на нуклеинските киселини и протеините, липиди, јаглехидрати, нуклеотиди и др. Меѓутоа, и покрај сите тие заеднички основни принципи во градењата и функционирањето на живите системи, постојат одредени разлики помеѓу нив во зависност од степенот на нивната организација. Кај организмите со повисок степен на организација, се наоѓаат дополнителни регулаторни механизми во врска со пренесувањето на генетската информација во текот на индивидуалниот развој. Од тоа пак произлегува дека регулаторните механизми на метаболичките и морфогенетските процеси можат да бидат далеку посложени.

Врз основа на сето досега изнесено може да се каже дека се разликуваат три типа на контрола во клетката: генетска, биохемиска и структурна.

Генетската контрола е примарна, а основен регулаторен механизам во клетката претставува DNA под чија контрола се врши синтеза на протеини - ензими.

И самата синтеза на DNA е под ензимска контрола, односно и за таа синтеза постојат регулаторни механизми во клетката.

Репликацијата на ова нуклеинска киселина се случува во интерфаза (во S периодот) со активност на ензимот DNA-полимераза, додека за време на митозискиот процес, нема репликација (синтеза на DNA), покрај тоа репликација на DNA молекулата не се одвива истовремено во сите делови на хромозомите, а сепак ова зборува за постоење некој вид на регулаторни механизми. Јасов и Monod (1961) го предлагаат моделот кој ја објаснува репресијата и индукцијата во синтезата на ензими од страна на структурните гени во оперониот.

Додека регулаторните механизми на генетската контрола ја регулираат синтезата на ензимите, **биохемиските регулаторни механизми** ја контролираат активноста на веќе синтезираниите ензими, активирајќи ја или инхибирајќи ја нивната активност.

Репресијата и индукцијата на синтезата на ензимите (генетската регулација), главно претставува релативно бавен процес, додека биохемиските регулаторни механизми дејствуваат непосредно и многу побрзо. Овие контролни механизми можат да се реализираат на различни начини и обично се меѓусебно зависни. Во некои случаи метаболичката регулација се остварува согласно законот за дејство на масата а продукцијата во катализираната реакција може да дејствува како инхибитор, воолку се продуцира во големи количини. Во тој случај обично продукцијата се врзува за ензимот, а со тоа доаѓа до инактивација на ензимот, во која состојба останува се додека не се намали количината на продуктот.

Структурната контрола на метаболизмот главно се базира на специфичните својства на мембранскиот систем во клетката. Плазматичната мембрана и сите мембрани кои ги опкружуваат клеточните и субклеточните структури, имаат липопротеинска природа, кои пак со селективната пермеабилност (пропустливост) го регулираат influx и efflux на материите.

Плазматичната мембрана го регулира транспортот на материите помеѓу надворешната средина и клетката, а која материите ќе се најдат внатре во клетката, тогаш нивното движење зависи од регулаторните контроли на мембранскиот систем. Органелите во клетката претставуваат субцелуларни структурни единици кои имаат одредена функција, бидејќи содржат специфични ензимски системи. Така на пример Krebs-овиот циклус се одвива во митохондриите, процесот на синтеза на протеини во рибозомите, фотосинтезата во фотосинтетскиот апарат кој кај еукариотите се наоѓа заворен во специјални органели - хлоропласти и др. Меѓутоа, иако биохемиските процеси се локализирани во одредени органели, органелите во клетката не функционираат независно една од друга. Мембраните на органелите спречуваат мешање на разни метаболички и ензимски системи со итно обезбедуваат нормален тек на поедини процеси и циклуси, меѓутоа, активност на органелите е меѓусебно зависна и под контрола на регулаторните механизми на клетката како целина.

И диференцирањето на клетката односно процесот во кој клетките добиваат специфична форма и структура со што се оспособува за вршење на специфична функција, се врши под влијание на контролните механизми.

Меѓутоа, при овој процес доаѓа до промена на контролните механизми, бидејќи едни ензими побрзо се продуцираат, а продукцијата на други па се репресира, односно активноста на едни ензими се зголемува а на други се смалува или целосно се исклучуваат. Во резултат на различните промени на контролните механизми се јавуваат и различни морфогени и метаболитички процеси и како резултат на тоа се добиваат различно диференцирани клетки.

Диференцирањето на клетките претставува нормална појава во развојот на клетката и целиот организам, а се одвива под строга целуларна и органска контрола. Сепак во одредени услови во некои клетки можат да се случат пореметувања во контролниот систем и таквите клетки ослободени од нормалните целуларни и органски регулаторни механизми, се однесуваат на свој начин, независно и неконтролирано. Такви се например туморните клетки. Додека нормалните клетки со преминувањето во состојба на трајни клетки, трпат инхибиција во растењето и делбата, а остануваат во специфичен контакт со соседните-клетки, туморните клетки немаат контакт со соседните клетки, и ослободени се од инхибицијата, така да непрестано растата се делат брзо, непрекинато и неконтролирано, притоа создавајќи маса на недиференцирани туморни клетки кои можат да мигрираат од местото на настанување до другите делови на организмот.

ФОРМИ НА ОРГАНИЗАЦИЈА НА ЖИВАТА МАТЕРИЈА

Формите на организираноста на живата материја можат да се претстават како: *неклеточни и клеточни*.

ОРГАНИЗАЦИЈА НА НЕКЛЕТОЧНИ ФОРМИ

Формите кои според степенот на организираност, немаат карактер на клеточна организација (градба и структура) се познати како неклеточни или ацелуларни форми.

Во неклеточни форми се вбројуваат вирусите.

Вириси

Вирусите се форми (објекти) кои се помеѓу неживите и живите форми. Тие ги немаат карактеристиките кои се сретнуваат кај живите форми и се размножуваат со користење на генетскиот механизам на клетката домаќин. Ослободувањето на новите вируси од клетката домаќин резултира со раширување на многу заразни болести како кај растенијата така и кај животните.

Општи карактеристики на вирусите

Вирусите се биолошки објекти со неклеточна градба.

Како биолошки објекти (а не организми) се наоѓаат на најнизок степен на организација на живите системи.

За вирусите е карактеристично што немаат: семипермеабилна мембрана, цитоплазма ниту било какви субклеточни цитоплазматични органели.

Тие имаат одредени својства на жива материја бидејќи претставуваат надмолекуларни комплекси на биополимерите протеини и нуклеински киселини, т.е. најважните компоненти на живите системи.

Како биолошки објекти вирусите го имаат најважното својство на биолошките системи - генетичкиот континуитет.

Тие се интрацелуларни (внатрешноклеточни) паразити кои предизвикуваат одредени промени и заболувања кај микроорганизмите, растенијата, животните и човекот.

Надвор од живите клетки вирусите се неактивни хемиски инертни частици, кои во одредени услови можат да кристализираат.

Вирусите се изразито мали честички-частици (често уште се нарекувани вириони), така што најголемите вируси се нешто поголеми од најмалите (најситните) бактерии.

Големината на вирусите е различна, и се движи во граници од 20 - 300 нм. Вирусите на дейска парализа, шал кај добитокот, некроза кај кукурузот и други, се мали со димензии од околу 20 нм., додека најголеми, со околу 300 нм, се вирусите на беснило и големиот сивици.

Големината на вирусите е испод моќта на оптичкиот микроскоп и можат да се набљудуваат само на електронски микроскоп.

Градба на вирусите

Во испитувањата од понов датум со X-зраци и електронски микроскоп се покажало дека вирусите имаат доста едноставна структура.

Со поголеми зголемувања на електронскиот микроскоп може да се види дека, слободната вирусна честичка - **вирион** е изградена од протеинска обвивка означена како **капсид** составена е од глобуларни протеински молекули наречени **капсомери** и нуклеинска киселина.

Градбата на капсидот е различна кај различни вируси. Таа може да биде и доста сложена. Капсидата има изглед на доста правилна геометричка форма. Најпроста е кај вирусот предизвикувач на мозаичната болест кај тутунот кој има стапчеста форма, каде капсомерите се поредени хеликално (спирално) во 100 спирални завртувања (завои), а во внатрешноста на капсидата се наоѓа **RNA** која исто така има спирална форма паралелно со хеликсот (спиралата) на капсидата. (Сл.)

Најчесто вирусите се карактеризираат со полиедрична форма на капсидата. Покарактеристична (покомплицирана) архитектура имаат некои вируси, како кај вирусите на херпесот и грипот каде капсидата е полиедрична а нуклеинската киселина е хеликална. Додека бактеријалните вируси (или бактериофагите) главно се одликуваат со покомплексна морфологија, бидејќи имаат полиедричен (главно хексагонални) главичест дел и хеликални опашест дел. (Сл.)

Нуклеинската киселина што се наоѓа во вирусот, независно која е **DNA** или **RNA** (никогаш двете заедно не) таа представува генетски материјал т.е. носител на генетската информација на вирусот.

Што се однесува до морфологијата на нуклеинската киселина може да се рече дека растителните вируси имаат **RNA** како единечна полинуклеотидна низа, а животинските вируси главно имаат единечна **RNA**, поретко **RNA** со две полинуклеотидни низи или **DNA** од две низи.

Кај бактериофагите присутни се и некои ензими, со чиешто дејство се олеснува продирањето на вирусот во бактеријалната клетка.

Размножување на вирусите

Личичкиот циклус претставува основен процес на размножување кај вирусите. Во овој процес всушност неминовно доаѓа до лизирање (раскинување, кршење) на клеточната мембрана (зид) од клетката домаќин за да се ослободат новите вирусни честички. Бактериофагот T-4 се размножува преку личички циклус, и затоа може да служи како пример за вирусното размножување (Сл.)

Ваквиот циклус на размножување на вирусите вклучува неколку стадии. Прво, вирионот се **прикрепува** за површината на клетката-домаќин, а потоа **навлегува** во неа. Навлезен во клетката домаќин тој се **дезинтегрира**, односно нуклеинската киселина се ослободува од капсидот. Биолошките функции на клетката - домаќин се потчинуваат на генетската програма од вирусната нуклеинска киселина, при што се **синтезира** нова вирусна нуклеинска киселина и вирусни протеински капсомери, потребни за големиот број **нови вирусни честички**, кои ќе ја напаѓаат клетката домаќин.

По овој процес, клетката - домаќин уште извесно време ја зајзема животноста активноста, а потоа изумира, додека слободните вириони се способни да инфицираат (заразат) нови клетки.

Сепак некои бавни (умерени) вируси можат да ја инфицираат клетката, без припојно да предизвикаат нејзино истовремено уништување. Ваквиот животен циклус на

бавните вируси уште е познат како лизоген циклус, кој е многу проучуван исто кај бактериофагите.

Бактериофаги

Бактериофаги или уште скратено наречени **фаги** (од *phagos* = изедува) се вируси што паразитираат во бактериите.

На електронски микроскоп се гледа дека градбата на бактериофагите, се состои од глава и опашка (Сл.).

Главниот дел е протеинска обвивка со хексагонална форма, во која се наоѓа нуклеинска киселина. Повеќето фаги содржат **DNA**, а постоејат фаги кои имаат **DNA** од една полинуклеотидна низа или **RNA**.

Опашката исто така е изградена од протеини, а претставува празна цевка која завршува со базална плоча од која излегуваат тенки влакненца. Тоа се израспици кои служат за прикрепување на фагите врз клеточниот зид на бактеријалната клетка. По прикрепувањето на бактериофагот, настанува ензимско разлагање на клеточниот зид (обвивката), при што се формира отвор. Низ овој отвор во бактеријалната клетка се внесува целата количина на фагната нуклеинска киселина. Во клетката-домаќин по навлегувањето на фагната нуклеинска киселина, се синтетизираат процесите на синтеза наменети за домаќинот, а започнува синтеза на нуклеински киселини и протеини потребни за новите фажни честички. Потоа се формираат елементите на фагот (главчето, опашката и влакненцата) и се добиваат зрели фаги. На крај бактеријалната клетка изумира, се распаѓа, а фажните честички излегуваат во околната средина способни за нови инфекции.

Бактериофагите можат да бидат и од полза кога вршат разградување (лизирање) на штетните (патогените) бактерии. Меѓутоа, нивното навлегување во бактерии кои имаат специфично значење за стопанството е штетно. Тие можат да нанесат големи штети во микробиолошкото производство.

• Паразитскиот начин на живеење на вирусите е причина што многу од вирусите се причинители на инфективни болести. Се смета дека 75% од инфективните болести имаат вирусна природа. Животинските вируси паразитираат во клетките на животните и човекот. Предизвикувачи се на бројни заразни заболувања, како што се: голема сипаница, грип, детска парализа, беснило, СИДА, шап кај домашни животни и др. Одделни вируси во многуклеточниот организам, се размножуваат само во определени клетки. Така, на пример, вирусот на големата сипаница се размножува само во клетките на кожата, вирусот на детската парализа во рбетниот и главниот мозок, а вирусот на жолтата треска во црниот дроб.

• Од биомедицинско гледиште особено важно е прашањето - дали вирусите се предизвикувачи на ракот? Нема сомнение дека еден мал број од туморите кај животните се предизвикани од вируси и малку е веројатно дека човекот може да биде исклучок.

Еволуција на вирусите

За потеклото на вирусите денес постојат две различни гледања. Според првото се мисли дека вирусите претставуваат дегенерирани форми, чија организација е крајно упростена (редуцирана) со паразитскиот начин на живеење. Додека според другото гледање, вирусите се исто толку стари како и првите клетки (еобионти), кои се појавиле во биолошката еволуција на живата материја. Клетките во најраниот стадиум веројатно имале повеќе нуклеопротеински пртикули, кои содржеле гени и кои биле слободно суспензирани во процитоплазмата. Меѓутоа, можно е една или повеќе такви пртикули да излезат во надворешната средина. Во таква слободна состојба

нуклеопротеинските частици сепак биле целосно хемиски инертни. Се претпоставува дека е можно некои од ослободените частици случајно повторно да се внесат во некоја клетка, во која ќе се реактивираат и реплицираат. Таквите частици всушност би можеле да се означат како вируси.

Вироиди

Патогени субвирални частици, од слободна RNA, која има мала молекулска тежина се означени како вироиди. Нивниот геном е многу помал од вирусниот. И покрај тоа што вироидите внесуваат мала количина на генетска информација во клетката, тие се способни да се реплицираат и да предизвикаат заболување. Вироидите *in situ* обично се наоѓаат здружени со јадрото а посебно со хроматинот на инфицираната клетка.

До скоро се сметало дека врејеността на болест кај комбириот (*Solanum tuberosum*) дека е предизвикана од вируси. Пред неколку години се покажало дека таа болест е предизвикана од инфективните вироиди. Денес освен кај комбириот вироиди се најдени и кај други растенија, (како кај лимон, хризантема).

ОРГАНИЗАЦИЈА НА КЛЕТОЧНИ ФОРМИ

Организмите кои имаат клеточна градба припаѓаат во клеточна форма на организација на живата материја. Прилог кон ова е констатацијата дека клетката е основна структурна и функционална единица на сите организми.

ТИПОВИ НА КЛЕТОЧНА ОРГАНИЗАЦИЈА

Според степенот на структурната организација на клетката, разликуваме два основни типа на организација: **прокариотски** (а организмите **прокариота, прототи**) и **еукариотски** (**еукариота, еуцити**) (Сл.).

Двата типа на клеточна организација меѓусебе доста суштински (по многу показатели) се разликуваат. Поточно разликите помеѓу прокариотските и еукариотските клетки се толку големи, што некои автори предлагаат прокариотските организми (или прокариота), да се одделат од еукариотските во посебно надцарство. Компарирањето на двата типа на клеточна организација, јасно покажува дека прокариотската организација е на попримитивно ниво од еукариотската.

ОРГАНИЗАЦИЈА НА ПРОКАРИОТСКАТА КЛЕТКА

Организмите со прокариотски клетки познати се како прокариота (или прокариоти). Се смета дека прокариотите претставуваат еволутивно постари организми.

Прокариотите се карактеризираат со клеточна градба. Во цитоплазмата на прокариотските клетки се разликуваат два региона: **централен** (или **прокарион** = од каде доаѓа и името прокариотски клетки) и **периферен** (или **процитопlasма**), (Сл.).

Прокариотските клетки немаат организирано јадро. Прокарионскиот регион одговара на јадрото од еукариотските клетки бидејќи го носи јадрениот материјал т.е. еквивалентот на јадрото или уште познат како нуклеоид. Јадрениот еквивалент (нуклеоидот) е одвоен со јадрена мембрана, така да секогаш се наоѓа во директен контакт со цитоплазмата. Во основната маса на прокариотот - нуклеоидот, се наоѓа носач на генетска информација, кој всушност претставува еден хромозом.

Со генетски и електронско микроскопски испитувања се констатирало дека хромозомот (кај бактериите) е изграден од една кружна (циклична) по форма DNA (гола без хистонски протеини). која со едно специфично место е врзана за клеточниот сид.

Процитоплазмата обично има поголема густина од прокариотот и освен **рибозоми** не содржи други органели (ендоплазматичен ретикулум, Голџи систем, митохондрии, пластиди и друго).

Рибозомите во прокариотските клетки се разликуваат од еукариотските по седиментационата константа. Од тука произлегува дека рибозомите со (70 S) се познати како прокариотски тип, додека еукариотските рибозоми имаат (80 S).

Поголем број од прокариотските претставители имаат и клеточен сид т.е. обвивка која е изградена од јаглехидрати (меѓутоа никогаш не од целулоза), липиди и аминокиселини.

Прокариотските клетки главно се делат со проста делба, кај нив отсуствува делбениот апарат.

Појавата на кариокинезата, особено митотичната делба на јадрото со делбениот апарат, еволутивно е поврзано со појавување на зголемен хромозомски број (повеќе од еден) во клетката за да се обезбеди правилна и точна дистрибуција на одвоениите две хромозомски групи во две нови јадра.

Прокариотските организми можат да бидат едноклеточни или пак да формираат лабави колонии бидејќи немаат способност за соединување со други клетки. Имаат изразени способности за приспособување кон условите на животот, се одликуваат со брзо растење и кусо време за регенерација и поради тоа се широко распространети.

Во оваа група спаѓаат повеќе десетици илјади видови на археобактерии, прави (виситински) бактерии, цианобактерии и други припадници на царството Монера.

Вистинските бактерии се најраспространетата и најдобро проучената група на прокариотски организми.

Бактериите (од грчкиот збор, *bacterion* = прачка, стапче) образуваат клеточен сид, под кој се наоѓа цитоплазматична мембрана. Внатрешноста ја исполнува цитоплазма во која се содржи јадрен еквивалент, рибозоми и мембрански структури. Електронско микроскопските проучувања од понов датум покажаа дека кај некои бактерии постојат специфични мембрански структури кои се поврзани за плазматичната мембрана и означени се како мезозоми (или хондроици). Постои мислење дека бактеријалните мезозоми претставуваат специјализирани структури каде се одвиваат процесите на дишење, и како такви тие се првиот степен во еволуцијата на митохондриите.

Кај некои фотосинтетски бактерии и сите цианобактерии (уште познати како модрозелени алги) во цитоплазмата се наоѓаат мембрански (ламеларни) структури кои носат фотосинтетски пигменти и го чинат фотосинтетскиот апарат.

Во цитоплазмата на многу бактерии е откриено и присуството на резервни хранливи материи.

За бактериите е карактеристично и тоа што освен хромозомот како основна структура која ја носи главната генетска информација содржат и други генетски елементи, како : плазмиди и епизоми. Сите генетски елементи на бактериската клетка (хромозомот, плазмидите и епизомите) претставуваат кружни голи (без протеини) DNA молекули, со различни големини (Сл.).

Бактериите се размножуваат со проста делба. Тоа станува кога прво количината на хромозомската DNA во клетката се удвојува (од една молекула со репликација се добиваат две молекули), а потоа се дели цитоплазмата на два дела, кои носат по една DNA молекула. (Сл.)

На тој начин се добиваат две клетки кои имаат по една хромозомска DNA молекула.

Поретко, некои бактерии се размножуваат и на полов начин, односно кога две бактерии конјугираат и притоа директно го разменуваат генетичкиот материјал.

Бактериите како најраспространети прокариоти ги има насекаде во природата во почвата, водата и воздухот, а со тоа претставуваат постојан сопатник на човекот. Ги разградуваат органските материи од растителен и животински производ во почвата и ги минерализираат. На тој начин тие осигуруваат кружно движење на материјата во природата.

Бактериите се мошне погоден објект за најсовремените испитувања од областа на молекуларната биологија и генетика.

Многу од бактериите денес се користат за производство на биолошко активни материи, како: протеини, хормони, витамини, и др., за чија синтеза можат да послужат евтините отпадни материи од разни гранки на производството.

За таа цел една од најексплоатираниите бактерии денес е *Escherichia coli* која го населува дигестивниот систем кај цицачите.

Важна улога бактериите имаат и во пречистувањето на водените басени од отпадни органски материи.

Некои видови на бактерии се причинители на бројни заразни болести, таквите се уште познати како патогени. Бројни се бактериите кои предизвикуваат и расипување на храната.

ОРГАНИЗАЦИЈА НА ЕУКАРИОТСКАТА КЛЕТКА

Сите организми со исклучок на претставителите од царството *Монера* се изградени од еукариотски клетки, односно преставуваат еукариоти. Еукариотските клетки можат да егзистираат како едноклеточни растенија, животни и габи. Од друга страна еукариотските клетки претставуваат основни структурни и функционални единици на многуклеточните растенија, животни и габи.

Во споредба со прокариотите и ако еволутивно помлади целуларната организација на еукариотите е на повисок степен. Нивните клетки, како што и самото име кажува, имаат јадро кое е организирано како посебна структура во клетката (Сл.). Јадрото како организирана структура од цитоплазмата е одвоено со јадрена мембрана. Генетската информација која главно е сместена во јадрото, ја носат два или повеќе хромозоми кои имаат сложена молекуларна структура, бидејќи во нив **DNA** е коњугирана со хистонски протеини. Јадрото има јадренце и делбен апарат.

Во основната цитоплазма покрај јадрото доаѓаат и многу други субклеточни структури. Имаат добро развиени мембрански структури, како: Ендоплазматичен ретикулум, Голџи систем, лизисоми, сферозоми, митохондрији, пластиди и др. Цитоплазматичната мембрана која се образува на површината на протопластот не формира мезозоми, а посебно е значајна за регулирањето на размена на материите.

Клеточниот ѕид, како специфична структура на растителните еукариотски клетки, главно е изграден од полисахаридите: целулоза, хемицелулоза и пектински материи. Цитоплазмата кај еукариотите има свое движење.

Во еукариотските клетки се одвиваат сите функции што се карактеристични и за прокариотските клетки, меѓутоа кај многу еукариотски клетки развиена е способноста за соединување (интегрирање) со други клетки, поради што тие можат да се јават како субединици во диференциран многуклеточен организам. Кон ова може да се додаде дека еволуцијата на органскиот свет не се базира на усовршување на клетката, туку на способноста за агрегирање на клетките и образување на многуклеточен организам, диференцирање на клетките и физиолошка поделба на функцијата.

Еукариотската клетка има висок степен на морфолошка и структурно функционална специјализација.

ПОТЕКЛО НА ЕУКАРИОТСКАТА КЛЕТКА

Потеклото на еукариотската клетка до скоро се објаснуваше со така наречената **теорија за директна филијација** - според која сите структурни елементи (органели) на еукариотската клетка се појавиле преку постепено изменување и оспособување внатре во клетката, на одделни единици за специјална функција, така во едни се сместува генетската информација (јадрото), во други се одвива аеробното дишење (митохондриите), во трети фотосинтезата (пластидите) и др.

Меѓутоа во последно време се повеќе се прифаќа **теоријата за**

ендосимбиозата - според која еукариотската клетка води потекло од заеднички клеточни предци што покасно се инфицирани со прокариотски клетки, кои како ендосимбионти се адаптирале (прилагодиле) и трансформирале внатре во клетката во специфични структури (хлоропласти, митохондрии и др.) на еукариотските клетки.

Примитивните еукариотски клетки бидејќи не содржеле ниту митохондрии ниту хлоропласти биле хетеротрофни организми кои во снабдувањето со енергија зависеле од процесот на гликолиза. Тој примитивен и недоволно ефикасен механизам за добивање на енергија како единствен, им бил на располагање се додека со заробување на прокариотските ендосимбионти не се здобиле со способност заобно дишење и фотосинтеза.

Според тоа еукариотската клетка преставува збирни протеинско синтетизирачки систем, кој е изграден од неколку, (и тоа најмалку четири) протеинско синтетизирачки единици кои некогаш биле самостални прокариотски организми.

Ако прифатиме дека прокариотската клетка преставува најмал систем кој е ограничен со мембрани, а што може да се саморепродуцира, тогаш не е тешко да се види дека во една еукариотска клетка има неколку такви системи кои се меѓусебно поврзани. Од друга страна логично е да се претпостави дека секој еден од тие системи се јавува независно еден од друг, а многу покасно се обединиле во еден општ систем по пат на ендосимбиоза. Односно од таквите претпоставки се јавува теоријата за ендосимбиоза, која најдобро ја објаснува и опишува американката **Lin Margulis (1981)**.

Според која во образувањето на растителната еукариотска клетка учествувале четири различни видови на прокариотски организми, и тоа: *џермоплазми; аеробни бактерии; сироплазми и цианобактерии или хлороксибактерии.*

Од *џермоплазмиите* се добиваат анаеробни хетеротрофни организми (што преставуваат најпримитивни еукариотски клетки), кои бидејќи немаат ниту хлоропласти ниту митохондрии, снабдувањето со енергија зависи од разлагањето на глукозата (процес познат како гликолиза). Меѓутоа, како резултат на високата температура и киселата средина, овие организми образувале хистони кои се способни да конјугираат со **DNA** и да образуват хроматин, а соодветно на тоа и јадро.

Покасно во хетеротрофните организми, највероватно преку фагоцитоза навлегле *аеробни бактерии*, со што овие организми стекнуваат способност за аеробно дишење. Поточно, постепено настануваат промени во правец на зајакнување на взаемната зависност на двата организми што условува формирање на нов организам во кој хетеротрофниот организам се трансформира во нуклео-цитоплазма, а од аеробните бактерии се добиваат митохондриите.

Прогресивната еволуција на еукариотските клетки условена е со нови имплантации (внесувања) на прокариотски клетки, што значи истовремено или нешто покасно кон двата се присоединуваат и трети т.е. *сироплазми*.

Се претпоставува дека тие ги внесуваат тубулинските протеини, кои се всушност градежен материјал на скелетот и движечкиот апарат на

клетката. Од овој тип на клетки еволутивно се развиваат животните и габите.

Крајниот степен во развојот на еукариотската клетка е стекнување на способност за фотосинтеза. Поточно преку внесување на фотосинтетизирачките *цианобактерии* или *хлороксибактерии* се добиваат клетки со пластиди, од кои еволутивно се развиваат алгите и сите останати растенија. Очигледно е дека од последните ендосимбионти се образуваат пластидите.

Со губење на некои функции на генофорите од прокариотските ендосимбионти и нивно инкорпорирање во нуклеарните (јадрените) генофори на еукариотската клетка, ендосимбионтите го изгубиле статусот на организам и добиваат статус на органела.

Со појавата на органелите (митохондри, хлоропласти и др.) завршува клеточната фаза во еволуцијата на живите системи, а после тоа доаѓа до развој на најразлични типови на органски свет, агрегација во многуклеточни организми и нивно диференцирање и прилагодување за специфични функции.

Оваа теорија ја поткрепуваат повеќе аргументи, а најсилни се : 1) Надворешната и внатрешната мембрана кај пластидите и митохондриите покажува различна градба и различна ензимска активност; 2) внатрешната мембрана и на пластидите и на митохондриите содржи липидна материја кардиолипин, која е карактеристична за прокариотските клетки; 3) Генетски митохондриите и хлоропластите покажуваат одредена самостојност (семиавтономност). Дека хлоропластите и митохондриите имаат прокариотско потекло покажува и природата на нивната DNA, која со формата и структурата во многу е слична со DNA од бактерискиот генофор (хромозом); 4) Рибозомите во пластидите и митохондриите се од прокариотски тип.

РАЗЛИКА ПОМЕЃУ РАСТИТЕЛНА И ЖИВОТИНСКА КЛЕТКА

Независно од тоа што животинските и растителните клетки во општи црти се изградени по еден и исти начин, меѓу нив постојат низа суштински разлики, кои можат да се сведат во следното:

- растителната клетка има тврда обвивка (клеточен сид) а животинската клетка нема;
- растителната клетка најчесто нема центриоли, а животинската има;
- Цитоплазмата на растителната клетка се дели со клеточна плоча која се формира на екваторијалната рамнина на фрагмопластот со центрифугален правец, а животинската со констрикција во центрипетален правец;
- растителната клетка има пластиди, а животинската нема;
- растителната клетка има вакуоли, а животинската нема;

РАСТИТЕЛНА КЛЕТКА

ДЕФИНИРАЊЕ НА ПОИМОТ РАСТИТЕЛНА КЛЕТКА

Во различните периоди од развитокот на сознанието за клетката, таа била преставувана и дефинирана на најразлични начини: како меур во еднородна маса, како простор кој е целосно опколен и затворен со цврста растителна клеточна обвивка или како гол протопласт со јадро и др.

Најблиску до современата претстава за клетката се дошло во минатиот век кога се докажало дека главниот дел на клетката не е клеточната мембрана, туку нејзината внатрешна содржина. Меѓутоа со ваквата констатација не се објаснува целосно големото разнообразие на растителните клетки. Кај растенијата навистина има клетки кои преставуваат гол протопласт што содржи јадро, меѓутоа тие не се типични растителни клетки. Растителните клетки освен протоплазма и јадро најчесто имаат и клеточен сид (обвивка), а се сртенуваат и клетки без внатрешна содржина, само од клеточен сид.

Ако внатрешната содржина на клетката ја означиме со поимот протопласт, би можеле да ја дадеме следната дефиниција:

Растителната клетка може да биде: само гол протопласт, протопласт обвиткан со тврда клеточна обвивка (клеточен сид) или само тврда клеточна обвивка која некогаш обвиткувала (опкружувала) жив протопласт кој постепено изумрел.

Со ваквата дефиниција всушност се опфатени сите видови на клетки: голите растителни клетки кои немаат клеточен сид; типичните живи растителни клетки кои имаат и протопласт и клеточен сид; и мртвите растителни клетки кои се преставени само од клеточен сид.

Материјата која ја исполнува клетката, првовремено се означувала како *протоплазма*, што всушност означува жива материја во најопшта форма. Покасно за означување на протоплазмата што се содржи во една клетка се предложи терминот *протопласт*. Со овој термин требало да се замени терминот клетка, меѓутоа, тоа не се прифатило и терминот клетка се задржува до денес, а со терминот *протопласт* остана да се означува целата внатрешна содржина на една клетка. Што се однесува до терминот *протоплазма*, тој останува да се користи за означување на живата материја (содржина) на клетката, односно овој термин не треба да се користи место терминот цитоплазма, иако во минатото тоа често се правело.

Цитоплазма буквално значи *клеточна плазма*, и со тој термин се означува само онај дел кој ја чини главната маса на протоплазмата којашто ја исполнува клетката и во која се вклопени јадрото бројни други структури (органели).

СОСТАВНИ ДЕЛОВИ НА РАСТИТЕЛНАТА КЛЕТКА

Согласно на предходно изнесената дефиниција, растителната клетка се состои од два основни дела: **ПРОТОПЛАСТ** и **КЛЕТОЧЕН СИД**, кои заедно или секој поодделно можат да претставуваат растителна клетка.

Животот на клетката пред се условен е од протопластот односно од нејзината внатрешна содржина која го исполнува целосно просторот што е заграден со кл. сид.

ПРОТОПЛАСТОТ на клетката е составен од : **протоплазматични и непротоплазматични делови (структури).**

Во протоплазматичните делови (или *протоплазма*) спаѓаат: *цитоплазма* и *јадро* (*nucleus*).

Цитоплазмата претставува основниот составен дел на протопластот. Гледана под обичен светлосен микроскоп, цитоплазмата има изглед на доста хомогена маса со слаб степен на диференцираност. Меѓутоа, доколку се центрифугира и фракционира од цитоплазмата се добиваат две фракции:

Безструктурна фракција со изглед на бистра течност, позната како **основна цитоплазма** или *цитоплазматичен матрикс* односно *хилоплазма*. Иако изгледа безструктурна сепак таа има специфична организација бидејќи во нејзе се одвиваат многубројни реакции со помош на ензимски системи.

Фракција на цитоплазматични структури (органели) односно фракција на микроскопски и субмикроскопски субклеточни структури (од мембрански системи и партикуларни органели) кои имаат одредена и специфична функција во клетката.

На површината секој жив протопласт има тенка **плазматична мембрана** со која се прилепува за клеточниот сид.

Со електронско-микроскопски испитувања утврдено е дека повеќето цитоплазматични структури (органели) се дел на добро развиен мембрански систем кој е карактеристичен за еукариотската клетка.

Цитоплазматичните органели претставуваат задолжителна компонента на секоја клетка, меѓутоа, за автотрофните клетки карактеристично е присуството на: **ЕР (ендоплазматичен ретикулум), Голџи систем, рибозоми, свержоми, лизозоми, митохондри и пластиди**, додека кај хетеротрофните клетки отсуствуваат **пластидите и свержомиите**.

Јадро (nucleus) всушност претставува најголема структура во цитоплазмата, од која е одвоено со јадрена мембрана која претставува континуитет на мембранскиот систем. Во јадрената основна плазма (т.е. *нуклеоплазма* или *кариоплазма*), суспензирани се: **хроматинскиот материјал (или хромозоми); јадренце (nucleolus) и рибозоми**.

Додека **НЕПРОТОПЛАЗМАТИЧНИТЕ** делови на протопластот (или пароплазма) претставуваат продукт од животната активност на протоплазматичните структури.

За **непротоплазматични (или пароплазма)** се сметаат: **вакуола** со **вакуоларен (или клеточен) сок** и **ергастичните материји (продукти на протопластот)**.

Вакуолата претставува помал или поголем простор во цитоплазмата одвоен со мембрана (наречена тонопласт), а исполнет со вакуоларен (или клеточен) сок.

Додека **ергастичните материји** кои всушност се прав продукт на протопластот, можат да бидат во тврда или течна состојба. Тврдите

ергастични материји претежно се образуваат и задржуваат во цитоплазмата и пластидите, а течните главно во вакуоларниот сок.

КЛЕТОЧНИОТ СИД претставува еден вид надворешен скелет на клетката кој ја одредува и формата. Поради тоа после изумирањето на протопластот растителната клетка си ја зачувува формата а со тоа не престанува да биде клетка бидејќи може да обавува одредена функција. Таквите растителни клетки кои се составени само од клеточен сид се нарекуваат мртви клетки, пример, ксилемското спроводно ткиво и склеренхимското механичко ткиво се изградени од мртви клетки.

МОРФОЛОГИЈА НА РАСТИТЕЛНАТА КЛЕТОКА

Форма на клетката

Сите организми се изградени од клетки, кои по форма и димензии можат да бидат мошне разнообразни, во зависност од функцијата што ја имаат, од положбата во растителното тело и од условите во кои се наоѓаат.

За најпроста форма на клетките се смета колбовидната (т.е. сверицната или круглата), која ја сретнуваме доста ретко и тоа главно кај слободните клетки односно клетките кои не се во директен контакт (допир) со други клетки и кај некои еноклеточни организми. Се смета дека оваа форма претставува примарен облик од кој секундарно се изведени најразлични други форми на клетки во зависност од функцијата и местоположбата.

Клетките на многуклеточните организми кои се изложени на взаемен притисок обично имаат полиаголна многусидна форма. Ако клетката нарастува рамномерно во сите правци (димензии), тогаш обично клетката добива форма на полиаголна клетка со 14 клеточни сидови.

Меѓутоа, колку и да е разнообразна формата на клетките, тие можат да припаѓаат на два основни типа : **паренхимски и прозенхимски тип**.

Паренхимски се нарекуваат оние клетки кај кои дијаметарот во сите правци е скоро еднаков, поради што уште се познати како изодијаметрични клетки.

Прозенхимски-те клетки пак претежно нарастуваат во одреден правец, поради што имаат должина со неколку пати поголема вредност од вредноста на ширината т.е. од другите димензии, што може да се види само на надолжен пресек кога со сигурност можат да се распознаваат паренхимските од прозенхимските клетки. Додека на напречен пресек бидејќи се гледаат само две димензии, ширина и дебелина, не може да се разликуваат паренхимските од прозенхимските.

Диференцираните растителни клетки за разлика од животинските имаат постојана форма, што е во тесна врска со присуството на клеточниот сид.

Кај еноклеточните организми каде што имаме едно големо разнообразие на форми, како кај *Desmidiaceae* и *Diatomae*, формата на клетката е под директна контрола на генетичките фактори, бидејќи формата на клетката е истовремено и форма на телото, која по законите на наследувањето се пренесува од генерација на генерација.

Големината на клетките

Големината на клетките варира во широки граници, од субмикроскопски до повеќе сантиметри.

Паренхимските клетки на напречен пресек обично имаат средна вредност од 16 - 66 μm (микрометри), меѓутоа во некои случаи достигнуваат и до 1 мм, т.е. и поголеми димензии што можат да се видат и со голо око. Кај многуклеточните организми, големи се клетките на многу сочни плодови (патлиџан, диња и др.) што содржат резерви на вода и хранливи органски материји.

Некои прозенхимски клетки достигнуваат и поголеми димензии односно должина. Такви се на пример, клетките на склеремхимските влакна од *лено* (*Linum*) и *конопи* (*Canabis*) со должина од 2 до 4 см, потоа кај *коприва* (*Urtica*) до 8 см и др. Клетките на памучните влакна и други епидермални влакна (трихоми) имаат релативно големи димензии, додека најголема должина достигнуваат клетките на неразчленетите млечни цевки кај некои дрвенасти претставители на *млечки* (*Euphorbiaceae*) кои достигнуваат должина и до неколку метри.

Големината како и формата на клетките кај многуклеточните организми се смета дека е во зависност од нивната место положба во организмот и од функцијата што ја имаат.

Помеѓу големината на клетките и големината на растението не е установена соодветна корелација т.е. зависност.

Број на клетките

Бројот на клетките кај многуклеточните организми може да биде мошне различит. Кај некои алги бројот на клетките е строго одреден (4, 8, 16, 32 и т.н.). Пресметано е дека во еден лист на одраснато јаголко има (5×10^7) клетки, што значи дека едно дрво со 6000 листови би имало околу 3×10^{11} клетки во листовите, а еден плод (јаголко) со пречник од 7,5 - 8 см., има (5×10^8) клетки, а во околу 400 плодови на едно дрво би имало 2×10^{11} клетки од плодови. Од ова пак произлегува дека само во листовите и плодовите едно дрво на јаголко би имало 5×10^{11} клетки.

ХЕМИСКИ СВОЈСТВА НА КЛЕТКАТА

За познавање природата на клетката, нејзината структура и за разбирање на процесите кои се одвиваат во нејзе, неопходно е да се познава хемиската и физичко хемиската организација на клетката.

Процесите на синтеза, асимилација, растење, размножување и др., кои се одвиваат во клетката јасно зборуваат дека таа е едноставна - проста супстанција, туку систем со доста сложена хемиска природа. Тој систем е доста динамичен, бидејќи како отворен систем подложен е на постојани промени и како таков секогаш одржува висок степен на организација. А како што знаеме клетката е жива се додека организацијата на самиот динамичен систем е зачувана и одржана.

Бидејќи клетката е отворен и динамичен биолошки систем, од бројни структурни компоненти, кои се менуваат постојано, не е можно нејзиниот хемиски состав да се одреди еднаш за секогаш.

Поголемиот број на првите хемиски анализи кои се вршени на клетки во т.н. "post mortem" состојба (претходно умртвени), освен податоци за релативни количини за најдените соединенија не кажуваат каков е нивниот распоред во клетката и какво е нивното значење во хемиската организација на живата клетка.

Резултатите од поновите испитувања (со користење на нови, фини методи и инструменти) овозможуваат подобро да се запознае не само хемиската природа на клеточните содржини, туку и со точност се одредува нивната локација во клетката како и нивното значење за функционирање на живиот систем.

Така на пример е разјаснета структурата и функцијата на митохондриите, со што денес е јасно дека митохондриите се клеточни структури кои ги содржат сите потребни ензими за аеробна фаза на дишењето и електро-транспортните системи кои ја овозможуваат оксидативната фосфорилација. На сличен начин е решено прашањето за структурата и функцијата на хлоропластите, така да денес со сигурност се знае дека имаат сложена ламеларна структурна организација, чии мембрански структури имаат таква молекуларна организација што условило, истите да битат фотосинтетски активни мембрани. Слично е и со рибозомите бидејќи освен тоа што се знае дека се изградени од протеини и нуклеински киселини, и дека тие претставуваат места за синтеза на протеините.

ЕЛЕМЕНТАРЕН СОСТАВ

Клетка како жив биолошки систем содржи голем број на разни неоргански и органски молекули, кои учествуваат во организација на внатрешните структури на системот и во структурата на механизмите, со кој тој динамичен систем се одржува и репродуцира.

Клетката е изградена од хемиски соединенија, што ги содржат истите хемиски елементи кои се наоѓаат во неживата природа. (Во природата се наоѓаат 90 различни елементи, а во хемијата тој број е поголем бидејќи повеќе од 10 се добиени лабораториски).

Меѓутоа, бројот на елементите кои се најдени во клетките е многу мал, а покрај тоа и нивната релативна количина се разликува од таа во неживата природа.

Од сите елементи само шест елементи: **јаглерод (C)**, **водород (H)**, **азот (N)**, **кислород (O)**, **фосфор (P)**, и **сулфур (S)**, учествуваат во градбата на повеќето соединенија што се наоѓаат во живите системи. Меѓутоа, покрај овие, уште 12 (дванаесет) други елементи: **калциум (Ca)**; **калиум (K)**; **магнезиум (Mg)**; **железо (Fe)**; **манган (Mn)**; **бакар (Cu)**; **цинк (Zn)**; **молибден (Mo)**; **хлор (Cl)**; **натриум (Na)**; **кобалт (Co)** и **јод (I)**, се неопходни за живот, односно претставуваат **биогени елементи**. Одредени податоци зборуваат дека во клетките на одредени објекти, присутни се уште и **бор (B)**, **силициум (Si)** и **флуор (F)**. Значењето на флуорот за живите организми сеуште не е потврдено.

Од изнесениов преглед може да се види дека за изградба на живите системи најмногу се користат атомите со мала атомска тежина и елементите кои покажуваат одредени позитивни својства за биохемиските реакции, додека количината нивна (на тие елементи) во неживата природа е од подредено значење.

Од друга страна пак, некои елементи во неживата природа ги има во голем процент, а во организмите - клетките немаат скоро никаква улога.

Кислородот од шесте биогени елементи и во неживата природа (49,5%) и во живите системи (организми) (65% по тежина) се наоѓа во релативно високи количини, додека останатите пет скоро секогаш во релативно поголема количина се застапени во живите организми, отколку во неживата природа.

Количината на поедини елементи, во неживата природа скоро секогаш е многу помала отколку во живите организми (системи). Така на пример **C, H, N**, се многу посконцентрирани, во живите организми.

Изгледа дека доста важна карактеристика на живите организми, е способноста да ги концентрираат и акумулираат елементите кои претставуваат ретки во неживата природа.

Елементите кои секогаш на живите организми им се потребни во поголеми количини поради се означуваат како **макрометаболитички елементи**. Од друга страна пак постојат елементи кои на организмите им се потребни во многу мали количини и се издвоени како **микрометаболитички** и **ултрамикрометаболитички** елементи.

Кај растенијата елементи од првата група се **C, H, O, P, K, N, S, Ca, Mg**, а елементи на другата група се: **B, Mn, Fe, Cu, Zn, Mo, Cl, Co**. За сите овие елементи (9+8=17) е констатирано дека се неопходни за животот на растенијата. Иако се наоѓаат во микро и ултрамикроколичини, тоа не значи дека функцијата на елементите од другата група е незначајна. Меѓу двете групи на елементи разликата е само квантитативна а не според нивното значење за животот.

Повеќето од **микрометаболитичките** и **ултрамикрометаболитичките** елементи влегуваат во градбата на клеточни олигодинамични материи (ензими, витамини) или како кофактори во одредени ензимски реакции.

1. Со најголем процент (**96%**) од вкупната количина, застапени се четирите **макрометаболитички** односно главните биогени елементи: **кислород**, **јаглерод**, **водород** и **азот**.

2. Во помал процент (**3%**) од вкупната количина се застапени **микрометаболитичките елементи** (или **елементи во траги**) и тоа: **сулфур**, **фосфор**, **калиум**, **натриум**, **магнезиум**, **калциум** и **хлор**.

3. Додека **ултрамикрометаболитичките елементи** (или **елементи во ултра траги**) како: **железо**, **бакар**, **кобалт**, **цинк**, **манган** и **бор**, застапени се со **1%** од вкупната количина.

Поновите испитувања укажуваат дека количината на елементите нема пресудно значење за функционирањето на клетката.

Така, присуството на некои од нив и во сосема мали количини (траги и ултратраги) може да биде од пресудно значење за одреден физиолошки процес.

Повеќето хемиски елементи во живата материја главно се наоѓаат во сврзана состојба односно во состав на различни **неоргански** и **органски** соединенија, додека како слободни претежно можат да се јават: **O, H и N**.

Живата клетка од некои молекули содржи доста голем број, а од други спротивно многу мал број. Соединенијата кои учествуваат во метаболизмот обично се од молекулите од првата група, а во специјализирани структури се наоѓаат малубројните молекули (пример **DNA** молекулите влегуваат во хромозомите).

Посебно важен елемент за живата клетка претставува **јаглеродот (C)**. Покрај способноста **јаглеродниот атом** меѓусебно да се поврзува во долги низи и да гради прстенасти (циклични соединенија) голема е способноста да се сврзува со други различни атоми, и да дава безконечно голем број на различни органски соединенија. (јаглехидрати, липиди, протеини, нуклеински киселини и др.). Меѓутоа, покрај органски соединенија во клетката како важна хемиска компонента се наоѓаат и неорганските соединенија (вода и минералните соли). Меѓу клетките може да има големи разлики и тоа не само во квантитативниот туку и во квалитативниот состав на органските и неорганските соединенија.

Хемиските анализи покажале дека протоплазмата на растителните и животинските клетки (во активна состојба) содржи:

• вода	(75 - 90%);
• протеини - белковини	(10 - 20%)
• липиди - масни материи	(2 - 3%)
• јаглехидрати - шеќери	(1%)
• нуклеински киселини	(1,1%)
• DNA	(0,4%)
• RNA	(0,7%)
• неоргански материи	(1 - 1,5%)

Секоја материја, која учествува во градбата и функционирањето на живиот систем, издвоена сама за себе, претставува нежива материја, независно од нејзината хемиска сложеност. Од друга страна пак се истакнува дека живи молекули не постојат. Меѓутоа, поврзани во клетката со сложени регулаторни и интеграторски механизми, сите тие материи го

сочинуваат живиот систем и како компоненти на тој систем добиваат карактер на живи молекули и соединенија.

НЕОРГАНСКИ СОЕДИНЕНИЈА ВО ЖИВИТЕ СИСТЕМИ

Во клетката неорганските соединенија најчесто се во вид на раствори, кристали, а можат да влезат и во сложените органски соединенија како составен дел со коензимска улога.

Во неорганските состојки на биолошките системи се вбројуваат водата и минералните (соли) материји.

ВОДА

Од неорганските соединенија во живите организми најмногу е застапена водата, без која воопшто не можат да се одвиваат животните процеси. Таа се наоѓа во сите делови на клетката. Најчесто содржината на водата во клетката варира меѓу 75-85% и е во директна зависност од видот, градбата, староста и функцијата на клетката. Младите ембрионални клетки, како и клетките на сочните плодови содржат и до 95% вода. Големо количество вода се содржи во клетките на организмите што ги населуваат водените басени, како и клетките на органите во кои се складира резервна вода. Мал процент вода содржат клетките на сувиот перикарп од орев, кајсија, и др., каде може да падне и до 5%.

Во клетката водата се јавува во две форми: *структурна (или врзана)* и *слободна* вода.

Слободната вода која е претставена со 95% од вкупната вода, ја дава главната маса на водата во клетките. Таа претставува средина за протоплазматичните колоиди, растворувач и транспортер на многубројни материји и средина во која се одвиваат бројни биохемиски и метаболитички процеси во клетката.

Од вкупното количество на вода во клетката 4 до 7% отпаѓа на структурната (или врзаната) вода, која главно е сврзана за протеинските молекули како резултат на диполното привлекување при што се образуваат слаби водородни врски, а со тоа таа претставува дел од протоплазматичните структури.

Водата е мошне значајно соединение, неопходно за целокупната (секаква) активност на клетката. Без водата не би можел да се замисли животот т.е. *без вода нема живот*.

Тоа се должи на низата специфични својства кои ги има водата, кои се особено погодни за живите системи, односно кои ја прават идеална компонента на живите организми.

- Водата се наоѓа во *течна состојба во мошне широки температурни граници (од 0 до 100°C)* и *иоа дури повеќе од температурните граници во рамките на кои се одвиваат живиот и активностите на живите организми.*

- Водата е неопходна за да се одржува нормалната физичка состојба и организација на *протоплазмата*, бидејќи *ензимите и клеточните*

структури да можат правилно да функционираат, истата мора да биде доволно заситена со вода.

- Водата има *многукратно значење за метаболитичките процеси во клетката*, бидејќи *тие се одвиваат само во водена средина, во која молекулите и јоните можат слободно да се движат*

- Водата учествува во *сите ензимски процеси во фотосинтезата и во други биохемиски реакции.*

- Таа е *растворувач на голем број неоргански и органски соединенија кои се наоѓаат во живите клетки, со исклучок на масните материји. Растворените соли во водата дисоцираат на јони и така ја остваруваат својата биолошка функција.*

- Како *растворувач водата е инертна, односно растворените материји во нејзе остануваат непроменети се додека не се искористат во биохемиските процеси*

- Водата не е *само реактив*, туку се *јавува и како продуцент на метаболитичките процеси, како метаболитичка вода.*

- Водата не е *само дисперзна средина на протоплазматичните колоиди, растворувачи и транспортер на растворените материји, туку водените молекули учествуваат во многубројни реакции.*

- Поради *високата точка на испарување водата придонесува за одржување на топлоћината рамноже на организмите.*

- Водата ја *одредува и физичката состојба на клетката, димензиите и еластичноста.*

Сите наведени својства на водата, како и многу други необични својства, можат да се објаснат со тоа што водата како течност нормално, само во многу мал (незначаен) процент се наоѓа во форма на поединечни молекули. Поточно молекулите на водата во помала или поголема мера се меѓусебно поврзани, притоа градејќи различни по големина молекулски агрегати, кристална мрежа која посебно добро се гледа во смрзната состојба.

За разбирање на физичко-хемиските својства на водата, како и нејзината функција во животот на клетката, потребно е да се познава градбата (структурата) на водените молекули. Структурно молекулите на водата се изградени од два водородни (H) и еден кислороден (O) атом. Молекулот на водата има поларен карактер, со електронегативен пол кој припаѓа на кислородот и електропозитивен пол на водородните. (сл.)

Благодарение на поларитетот водата е адхезивна и има склоност кон капиларно движење. Поларитетот исто така ја прави добар растворувач за јони и други молекули.

Меѓутоа, молекулата на водата не е симетрично градена како што во прв момент се добива впечаток од распоредот (H-O-H), бидејќи помеѓу двата H и O атом, како челна точка постои валенциски агол од (104,5°). (сл.)

Од овој агол всушност е условен диполниот карактер на водените молекули, што е биолошки посебно важно. Во електрично поле водените молекули како диполи имаат способност да се усмеруваат слично на мали магнети, и на тој начин околу честички кои имаат одреден електричен

полнеж формираат водени (или хидратациски) слоеви т.е. обвивки. Оттука во протоплазмата постојат материи кои се привлекуваат со водата (водените молекули) претставуваат хидрофилни, за разлика од оние материи кои не се привлекуваат со водата или хидрофобни материи.

Водените молекули делумно се дисоцирани на јони, односно водата има својство да се јонизира. Меѓутоа, бројот на дисоцираните молекули е доста мал, така да на 100 милиони недисоцирани доаѓа еден милион дисоцирани. Концентрацијата на јоните во неутрална вода е еднаква т.е. имаме еднаков број на водородните (H^+) со хидроксилните (OH^-) јони. Раствор кој содржи повеќе водородни од хидроксилни јони е кисел, додека раствор кој пак содржи повеќе хидроксилни од водородни јони е базичен (алкален). Скалата која го покажува односот на водородните и хидроксилните јони се нарекува pH - скала (вредност). Сите хемиски реакции во живите организми се одвиваат при pH меѓу 6 и 8. Одржувањето на константна pH на средината е мошне важно бидејќи тоа во голема мера влијае врз хемиските реакции

МИНЕРАЛНИ (СОЛИ) МАТЕРИИ

Други неоргански состојки на клетката се различните минерални (соли) материи, застапени со 1 - 1,5% од вкупната маса на организмот. Најчесто во клетката доаѓаат: хлориди, фосфати, карбонати, сулфати, натриумови, калциумови, калиумови и др соли. Мал дел од минералните соли влегуваат во состав на различните секретни продукти на клетката (пример: пот, солзи, млеко и др.).

Во повеќето случаи минералните соли се наоѓаат во растворена состојба, или напoлно дисоцирани на јони, односно како катјони и анјони. Меѓу најважните катјони се: натриумовите (Na^+), калиумовите (K^+), магнезиумовите (Mg^{2+}) и калциумовите (Ca^{2+}) а од анјоните: хлориди (Cl^-), сулфати (SO_4^{2-}), нитрати (NO_3^-), карбонати (CO_3^{2-}), и фосфати (PO_4^{3-}). Сите тие имаат важни функции во клетката. Тие се неопходни за стабилноста на одредени молекулски, првенствено на протеинските структури и за изразување на биолошките активности на органските соединенија.

Обично, состојките кои учествуваат во градбата на организмот се наоѓаат во мерливи количини, додека тие што служат како активатори се застапени во траги.

Дури и во различни клетки на еден ист организам застапеноста на елементите не е иста.

Минералните материи освен што се вклучуваат во метаболичките процеси, земаат учество во регулирањето на осмотскиот притисок, а посебно фосфатите и карбонатите (бидејќи имаат улога на пуферни системи) во одржување на кисело-базната рамнотежа во клетката.

Големиот број неоргански материи претставуваат составен дел на важни молекули, пример: железото во молекулата на хемоглобинот, а магнезиумот во молекулата на хлорофилот. Фосфорот го има во сите клетки во состав на енергетските соединенија $ADP - ATP$ во кој се трансформира и транспортира енергијата.

Во клетката при нормални услови со помош на одредени механизми се одржува строго определена рамнотежа во концентрацијата на одделни јони и при нарушување на нормалните концентрации доаѓа до негативно влијание врз животната активност на клетката.

ОРГАНСКИ СОЕДИНЕНИЈА ВО ЖИВИТЕ СИСТЕМИ

Макромолекулите претставуваат основни и карактеристични компоненти на сите живи системи. Целокупната структурна организација и сите својства на клетката се наоѓаат во директна и интимна врска со својствата на макромолекулите. Макромолекулите (големите молекули) всушност претставуваат полимери, кои се изградени од голем број на помали градбени единици означени како мономери. Мономерите во полимерот (големата молекула) можат да бидат исти (истородни) (како што е случајот со полимерната молекула на скробот, целулозата, гликогенот и др.) или различни (како кај протеините, нуклеинските киселини и др.), и според тоа првите да бидат хомополимери, а вторите хетерополимери.

Органските соединенија што се наоѓаат во клетката се многу на број и разнообразни како по хемискиот состав, градбата, така и по биолошкото значење.

Најмногу застапени (99% од масата на органските соединенија) и универзални за сите живи клетки се следниве четири групи органски соединенија: *јаглевхидрати (шеќери); липиди (масни материји); протеини (белки) и нуклеински киселини.*

ЈАГЛЕХИДРАТИ (шеќери или ГЛИЦИДИ)

Јаглевхидратите се универзална и мошне битна состојка на сите живи организми, а се застапени со 0,2 - 2% од вкупната маса на клетката. Нивните молекули се изградени од трите биогени елементи: *јаглерод (C), водород (H) и кислород (O).*

Јаглевхидратите во клетката се јавуваат како главен извор на енергија односно претставуваат *енергетски потенцијал на келџката*, а исто така претставуваат и *важен градбен материјал* на клеточните структури и лесно можат да се складираат како *резервни хранливи материји.*

Јаглевхидратите во клетката застапени се како:

-прости (или основни органски соединенија) каде спаѓаат - *моносахаридите* и

-сложени или производни кои можат да бидат со мала молекулска маса како што се *олигосахаридите*; и со голема молекулска маса како *полисахаридите.*

Моносахаридите се соединенија чија молекула е изградена од една јаглевхидратна единица која не може да биде хидролизирана во попрост моносахарид.

Во зависност од тоа колку јаглеродни атоми содржат, моносахаридите можат да бидат: *триози* (молекула со три јаглеродни

атоми), **тетрози** (со четири јаглеродни атоми), **пентози** (со пет јаглеродни атоми), **хексози** (со шест јаглеродни атоми) итн.

а) **Триозите** се најпрости јаглехидрати кои најчесто се добиваат како интермедиерни продукти, од кои покасно во фотосинтезата се синтетизираат крајните асимилати. Од триозите најпознат е **глицер алдехид**. **Тетрозите** содржат четири јаглеродни атоми, а тука спаѓа еритрозата (карактеристична за анималните клетки).

б) **Пентозите** се изградени од пет јаглеродни атоми. За клетката од особено значење се **пентозите**: **деоксирибоза**, која влегува во состав на молекулот на деоксирибонуклеинската киселина (DNA) и **рибозата**, која претставува главен конституент на молекулата од сите рибонуклеински киселини (RNA), поради што тие и го добиле името.

Во растителните клетки има и други пентози од кои важна улога имаат пентозите (како **арабиноза**, **ксилоза** и др.) кои влегуваат во состав на хемицелулозата арабан и ксилан, кои претставуваат градбен материјал на клеточниот сид кај растителните клетки. **Рибулоза** е, исто така пентозен шеќер кој се добива со разградувањето на глюкозата во пентозниот циклус.

в) Најзастапени моносахариди во клетката се **хексозите** (јаглехидратите со шест јаглеродни атоми).

Најважниот извор на енергија за сите клетки, како и основен молекул за изградба на повеќето сложени јаглехидрати, претставува **глюкозата**, која е позната уште под името **гроздов шеќер**, бидејќи во грозјето ја има во големи количини.

Глюкозата може да има циклична и синциреста горма (формула) што условува да има изомерни соединенија, од кои попознати се **алфа и бета глюкоза**. Најчесто во клетката доаѓа како слободна глюкоза, односно како краен продукт при разлагањето (хидролизата) на сложените јаглехидрати, во прв ред при разградувањето на скробот. Меѓутоа, може да се сретне и како сврзана со други аглюконски (нешеќерни) соединенија (како: протеините, мастите, алкалоиди, етерични масла и др.).

Други клеточни моносахариди се **фруктозата** или овошен шеќер, која ја има во големи количини во зрелите плодови, од каде доаѓа и самото име (латински *fructus* = плод), а главно се добива при разградувањето на дисахаридот сахароза. **Галактозата** застапена главно во животинските клетки кај растенијата кај многу плодови, се добива при хидролиза на лактозата (млечен шеќер). Додека **манозата**, како хексоза е најдена и кај растенијата (првенствено во хемицелулозата на клеточниот сид) и кај животните.

Сложениите јаглехидрати се изградени од повеќе моносахаридни единици. Овие соединенија при хидролиза даваат повеќе моносахаридни молекули. Во оваа група разликуваме:

олигосахариди соединенија чијашто молекула е изградена од неколку (2 до 10) моносахаридни единици; и

полисахариди, соединенија чија молекула е изградена од поголем број (повеќе од 10) моносахаридни единици.

Олигосахариди. Од сите, најпознати и најважни олигосахариди се **дисахаридите**. Како што кажува и нивното име тие се изградени од две моносахаридни молекули.

Такви се: **сахарозата**, **малтозата**, **лактозата**, **целобиозата** и др.

Сахарозата (или уште позната како обичен шеќер), во голем процент како резервна материја се наоѓа во вакуоларниот сок на шеќерната репа и шеќерната трска (трскен шеќер). Сахарозата при хидролиза (со инвертаза) се разлага до глюкоза и фруктоза.

Дисахаридот **малтоза**, во клетките обично претставува интермедиерен продукт кој се добива при ензимско разградување на скробот. Во многу семиња за време на нивно ртење, под дејство на ензимот малтаза, малтозата се раслага до две молекули на алфа глюкоза.

Лактозата (или млечен шеќер) освен во млекото во големи количини ја има во повеќето градинарски растенија, и др. При хидролиза (со лактаза) се расградува до една молекула глюкоза и една молекула галактоза.

Целобиозата претставува специфичен растителен дисахарид кој се добива како интермедијарен продукт при разградувањето на целулозата. Целобиозата ензимски се разлага до две молекули на бета глюкоза.

Рафинозата претставува **трисахарид** кој при хидролиза се разлага до една глюкоза, една фруктоза и една галактоза, ја има во семето на памукот и шеќерното цвекло.

Глицидот **стахиоза** кој се наоѓа во коренот на *Stachis tubrifera*, претставува **тетрасахарид** кој се разлага до: една алфа глюкоза, две алфа галактози и една бета фруктоза.

Големите молекули (макромолекули) на **полисахаридите** можат да бидат **хомополимери** или **хомоглигани** (кога се добиени со полимеризација на исти моносахаридни единици), и **хетерополимери** или **хетероглигани**, (оние што се изградени од различни моносахаридни единици).

Во **полисахариди** спаѓаат: **скроб**, **целулоза**, **гликоген**, **инулин**, **хемицелулоза**, **пектински материји**, **агар-агар** и др.

Скробот претставува полисахарид кој служи како енергетска резерва на растенијата. Во голема количина се наоѓа во клетките на ткивото за складирање, посебно во плодовите (семето) на житните растенија. Молекулата на скробот претставува хомополимер на алфа глюкоза.

Гликогенот претставува резервен животински шеќер, истотака претставува хомополимер на алфа глюкоза, кај многу бактерии и габи, го заменува скробот.

Целулозата е најзастапеното јаглехидратно соединение во природата, бидејќи претставува главна градбена материја на клеточниот сид на растителната клетка. Целулозната молекула претставува хомополимер на **бета глюкоза** или полимер на дисахаридот **целобиоза**, бидејќи ензимот целулаза прво ја разлага до целобиоза а ензимот целобиаза до **бета глюкозни** молекули.

Целулозата во клеточниот сид на растителните клетки редовно ја прати полисахаридот **хемицелулоза**. Хемицелулозата нема хемиска

формула како другите полисахариди, бидејќи во молекулата влегуваат и пентози (како арабиноза, ксилоза) и хексози (како галактоза, маноза и др).

Во градбата на клеточниот сид, а посебно во формирање на средната ламела, учествуваат *пектинските материји*. Тоа се доста сложени соединенија во кои влегуваат пентозата- арабиноза, хексозата- галактоза и галактуронската киселина. Како аморфни материји тие имаат својство да бубрат па дури да преминат и во слузести материји. Се разградуваат со специфични ензими, познати како пектинази.

Во месестите корења кај одредени главоцветни (*Asteraceae*) растенија, како *Inula*, *Dahlia* и др. се наоѓа полисахаридот *инулин*. Како хомополимер на фруктозата, молекулата на инулинот под дејство на алкохол кристализира во форма на сверокристали.

Агар - агар претставува полисахарид кој го има во клетките на некои морски алги. Издвоен и пречистен во форма на прав се користи за припремање на цврста хранлива подлога, која има голема примена во одгледување на чисти култури на микроорганизми, клетки и ткива.

Сите претходно наведени јаглехидрати ги има во протоплазмата на клетките, меѓутоа физиолошки се активни само моносахаридите. Тие се растворливи во вода и градат вистински раствори, за разлика од полисахаридите и на протеините чии водени раствори имаат колоиден карактер.

Карактеристично за јаглехидратите е тоа што можат да се спојат со други органски материји и да градат комплекси, пример со протеините прават гликопротеински комплекси, со липидите даваат гликолипиди и др.

ЛИПИДИ (масни материји)

Масните материји се застапени со 1 - 5% од вкупната тежина на клетката. Од хемиски аспект липидите се доста разнородна (хетерогена) група. Општа карактеристика за сите масни материји што не се растворливи во вода а се раствараат во органски растворувачи, како што се: етер, ацетон, хлороформ и др., и на тој начин можат да се екстрахираат од ткивата. Липидите за разлика од јаглехидратите се хидрофобни органски соединенија, тие со водата не се мешаат туку даваат посебен раствор твр. емулзија.

Постојат различни класификации на липидите, најчесто се делат на: *прости* (или *прави*, *вистински*) и *сложени*.

Во *прости липиди* (или *прави масни материји*) спаѓаат *маслините* или *честито наречени триглицериди*, кои претставуваат естери помеѓу трихидроксилниот алкохол глицерол и вишите масни киселини. Вишите масни киселини кои доѓаат во природните масти можат да бидат незаситени или заситени.

Триглицеридите на собна температура можат да бидат течни или цврсти во зависност од тоа дали се естерифицирани со заситени виши масни киселини (како стеаринска, палметинска и др.) кои обично даваат цврсти масти, или со незаситени масни виши киселини (олеинска, линолна и др.) при што се добиваат течни масти или уште познати како масла.

Простите или вистинските масни материји се најпознати липиди. Тие се наоѓаат во помали количини во сите клетки, меѓутоа, постојат клетки кои ги содржат и во мошне висок процент, како што се клетките на масното ткиво. Кај животинските организми масното ткиво се наоѓа како лој или под кожата во вид на сало. Кај растителните организми масите се наоѓаат главно концентрирани во семињата и плодовите. Повеќето растителни масти што се добиваат од маслодајните растенија се течни т.е. масла.

Неутралните масни материји главно претставуваат важни резервни материји во клетките, кои по потреба се разградуваат и вклучуваат во метаболизмот на клетката.

б) *Сложените масни материји* (или уште познати како *липиди*) во својот состав имаат и друго нелипидно соединение, како фосфорна киселина, јаглехидрати и различни органски бази.

Липидните молекули се поларни структури, бидејќи имаат хидрофилен пол (со OH - група) и хидрофобен пол (со CH₃- група).

Посебно значење за клетката имаат: *фосфолипидите*, *липидопротеините*, *гликолипидите*, *стероидите*, *восците* и др.

Фосфолипидите претставуваат сложени липиди каде нелипидната компонента е фосфорната киселина.

Од фосфолипидите кај растенијата најдобро се проучени *фосфатидите*, каде двете (OH) групи на глицеролот се естерифицирани со виши масни киселини, додека третата (OH) група е естерифицирана со фосфорна киселина за која е врзано органско соединение кое содржи азот, како холин или серин.

Тие се значајни органски соединенија бидејќи влегуваат во состав на клеточната мембрана и мембраните на другите клеточни структури.

За нивниот молекул е карактеристично тоа што е биполарен, односно има еден хидрофилен (кој се врзува со вода) и еден хидрофобен кел (не се врзува со вода). Поточно фосфатната група со азотното органско соединение, го чинат хидрофилниот главичест дел на молекулот на фосфотидот, а вишите масни киселини го образуваат хидрофобниот опашест дел на молекулот на фосфатидот (фосфолипидот).

Во градбата на сите биомембрани од големо значење е постоењето на *липидопротеините*, кои имаат важна улога во транспортот на материите низ мембраните.

Гликолипидите за разлика од фосфатидите немаат фосфорна киселина и органски бази, а наместо нив имаат глицидно соединение, пример галактозата карактеристична е за цереброзидите кои особено се застапени во нервното ткиво кај животните.

Стероидите (стерините) се исто така, масни материји сродни со вистинските масти. Тие претставуваат алкохолни деривати на стеранот. Стерините се најдени во клетките на животните, растенијата и бактериите. Најраспространетиот меѓу нив е холестеролот, кој е присутен во сите ткива и нормално се јавува во состав на клеточната мембрана (освен кај бактериите). Од растителните стерини поважен е ергостеринот кој под влијание на ултравиолетови зраци се претвара во витамин D₂.

Во оваа група масни материи се вбројуваат и некои хормони како кортикостероидите, прогестеронот, тестостеронот, а исто така и жолчните киселини од жолчниот сок и кои служат за разградување на мастите.

Восочниите материји - восочиите се естери на вишите масни киселини и високо молекуларен едновалентен алкохол мирицил. Тие се карактеризираат со растворливост и точка на топење. Најчесто се синтетизираат во клетките на покривното ткиво и се наталожуваат (адкустираат) по надворешните клеточни сидови, бидејќи не пропуштаат вода и гасови имаат пред се заштитна функција (од инфекции и испарување). Од животинските восочи најпознати се ланолинот (од овчата волна) и пчелиниот восок од пчелината пита - саке.

Масните материи како и јаглехидратите и протеините можат со најразлични други органски соединенија да коњутираат и да градат сложени комплекси кои се вградени во структурата на живата протоплазма.

Липидите заедно со протеините претставуваат важен градбен материјал на клеточните структури, а посебно е важно учеството во изградбата на цитоплазматичната и сите мембрани на мембранскиот систем во клетката.

Липидите претставуваат главен и најсконцентриран извор на енергија. Тие се складираат како резервни материи, кај растенијата најчесто се депонираат во ендоспермот на семето.

ПРОТЕИНИ (белки)

Протеините (од грчкиот збор *protos* = прв) се важни органски соединенија на клетката и организмот кои се застапени со најголем процент (10-20%) од вкупната тежина или 50% во сувата маса. Од ова се гледа дека протеините всушност претставуваат најзастапена органска компонента во клетката. Покрај тоа што ја сочинуваат главната маса на протоплазматичните во молекуларната организација на клетката - живите системи се главен структурен и функционален дел.

Бидејќи се материи преку кои се манифестира биолошката активност на клетката, претставуваат најактивно подрачје во истражувањата на клеточната (т.е. целуларната) биохемија.

Познато е дека протоплазмата примарно има протеински карактер (природа). Протеините се регулатори на сите клеточни активности и на биолошките специфичности. Тие се молекуларната основа на разликите кои постојат меѓи единките на живите организми. Слободно може да се каже дека протеините се модулатори на организацијата и функционирањето на живите системи. Учествуваат во градбата на клетката, во метаболизмот а претставуваат и резервни материи во клетката. Кратко речено протеините се семожи во организацијата и функционирањето на живите системи, односно учествуваат во синтезата на најразлични (органски и неоргански) соединенија кои доаѓаат во клетката, меѓутоа, неможат самите себе да се синтетизираат. За нивната синтеза неопходно е учеството на нуклеинските киселини.

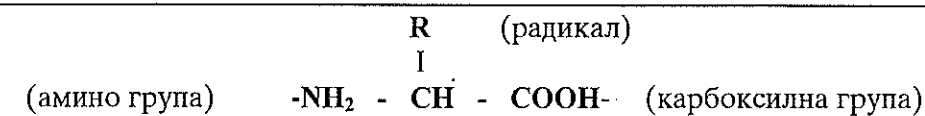
Протеините се високомолекулски соединенија (соединенија со големи молекули).

Протеинската молекула ја градат елементите: јаглерод, водород, кислород и азот, а кај некои и сулфур или фосфор.

Протеинските молекули се полимери поточно хетерополимери кои под дејство на ензими се разложуваат до помали структурни единици (или мономери) - **амино киселини**.

Секоја аминокиселина поседува специфични хемиски карактеристики. Сите аминокиселини во слободна состојба содржат најмалку две функционални (карактеристични) групи, една **амино (-NH₂)** група на едниот крај и една **карбоксилна (-COOH)** група на другиот крај. Присуството на овие две групи на аминокиселините им даваат **амфотерни** својства, бидејќи аминокиселината има базично, а карбоксилната група кисело својство. Останатиот дел на аминокиселината наречен е **радикал или остаток (R)**, кој може да има најразлична хемиска структура, а е специфичен за секоја аминокиселина, по што тие се разликуваат меѓусебно (Сл. 00).

Иако е многу ретка појава, некои киселини имаат **имино група (-NH)** и тие се познати како иминокиселини.



Разновидните биолошки функции што ги извршуваат протеините се должат на одредената структура на молекулата, која зависи од бројот и редоследот на аминокиселините. Што значи дека протеинските молекули се разликуваат по бројот составот и комбинациите на аминокиселините. Познато е дека бројот на различните аминокиселини кои се до денес познати за живите организми изнесува околу 120, а утврдено е дека во изградбата на протоплазматичните протеини во биолошкиот систем учествуваат дваесет (20) различни аминокиселини.

Аминокиселините во протеинската молекула помеѓу себе се поврзани со специфична врска позната како **пептидна врска**. Повеќе аминокиселини поврзани преку пептидни врски градат полипептид или полипептидна низа. Во зависност од бројот на аминокиселините разликуваме: дипептид (со поврзување на две), трипептид (со поврзување на три) и тн.

Протеинските молекули често се изградени повеќе од една полипептидна низа.

Полимеризацијата на аминокиселините се одвива во рибозомите.

Бидејќи за редоследот на аминокиселините при синтезата на протеинските молекули, одговорни се нуклеинските киселини, секоја промена во структурата на протеинот претставува и последица на генска мутација.

Во протеинската молекула аминокиселините имаат строго одреден редослед. Употребата на современи методи и техники во испитувањата на молекуларната структура на протеините, овозможи со точност да се одреди

бројот и редоследот на аминокиселините на сложените протеини како инсулинот, хемоглобинот и др.

Секоја промена во бројот и редоследот на аминокиселините во молекулата, води кон промена и во функцијата на протеинот. Тоа е докажано кај човековниот хемоглобин каде одредена промена во аминокиселинскиот состав предизвикува одредени заболувања кај човекот (пример: замената на шестата аминокиселина-глутаминската киселина со валин во бета низата на хемоглобинот предизвикува заболување српеста анемија).

Аминокиселините што учествуваат во градбата на природните протеини поделени се во две групи:

- **бидни или незаменливи** т.е. есенцијални (валин, леуцин, изолеуцин, метионин, фенилаланин, триптофан, треонин, лизин, аргинин и хистидин) и

- **небидни или заменливи** т.е. неесенцијални (глицин, аланин, пролин, серин, цистеин, тирозин, аспарагин, глутамин, аспартичка киселина и глутаминска киселина)

Автотрофните организми можат да ги синтетизираат и двата типа, додека хетеротрофните можат да ги синтетизираат само небитните, а битните мораат да ги внесуваат со храната.

Постојат и други аминокиселини кои не влегуваат во состав на протеините, туку се наоѓаат слободни во цитоплазмата или врзани за други соединенија.

Во зависност од бројот на аминокиселините се поделени во неколку групи:

- **Моноамино-монокиселини** (валин, глицин, серин и др.)

- **Моноамино-дикарбоксилни аминокиселини** (глутаминска кис., аспарагинска кис. и др.)

- **Диамино-монокиселини** (аргинин, лизин и др.)

- **Диамино-дикарбоксилни аминокиселини** (тирозин, пролин и др.)

Во просторот долгата полипептидна низа во зависност од аминокиселинскиот состав и редоследот на аминокиселините може да зазема различни конфигурации. Таа може да има форма на издолжена низа, форма на спирала или пак форма на неправилно клопче (набрана структура). Од ова може да се заклучи дека во протеинската молекула се разликуваат неколку нивоа на структурна организација: **примарна; секундарна; терциерна и квартерна структура**.

1. Кога за една протеинска (белковинска) молекула се знае од колку полипептидни низи е изградена и каков е нивниот аминокиселински состав и редослед, викаме дека е позната нејзината **примарна структура**. Оваа структурна организација сама по себе не е доволна за специфична биолошка активност на протеините. Затоа за најпрости се сметаат протеините кои имаат примарна градба.

2. Полипептидната низа за која со точност се знае бројот и редоследот на аминокиселините, поради слабите хемиски врски помеѓу (NH) и (CO) од двете функционални групи на две просторно оддалечени

аминокиселини со т.н. водородни или хидрогнски мостови, постепено спирално се извиткува при што образува т.н. алфа спирала (или хеликс). (Сл. 00) Водородните мостови кои го одредуваат просторниот распоред на аминокиселините, секогаш се паралелни на главната оска на алфа спиралата, со што се овозможува стабилна **секундарна структура** на протеинската молекула.

3. Кога доаѓа до дополнително усуквање (извивање) на протеинот со секундарна структура, настануваат протеински молекули со **терциерна структура**. За стабилноста на терциерната структура односно за постоењето на определена просторна (тродимензионална) конфигурација на протеинот со пресудно значење се дисулфидните врски (мостови) кои се образуваат со интеракција на аминокиселините кои содржат SH-групи, како цистеинот.

4. Кај некои протеини кои функционираат како структури што се составени од неколку молекули, кои се меѓусебно поврзани со слаби или секундарни врски, имаме и надмолекулска (или-олигомерна) организација, па викаме дека тие протеини имаат **квартерна структура**. Таква структура има хемоглобинот = 2 алфа низи + 2 бета низи + хем.

Ако структурата (секундарна и терциерна) на протеинот се измени со дејството на некои физички или хемиски фактори, тој се трансформира во неактивна форма односно настанува денатурација на протеините. Белките се разликуваат по начинот и условите на денатурацијата. Одредени белки го имаат и тоа својство под одредени услови да се ренатурираат (да ја вратат првобитната структура), што е од посебно значење за нивната функција во организмот.

Според хемискиот состав протеините (белките) се поделени на: **прости и сложени**.

Простите протеини се изградени само од аминокиселини. Овие врз база на нивната растворливост се делат на: **глобуларни**, кои се растворливи во вода и други растворувачи (тука спаѓаат: **албумини, глобулини, глобулини, хистидини и др.**) и **склеропротеини**, кои не се растворливи во вода (тука спаѓаат: **фибриларни белки, белки од природна свила и др.**).

Простите протеини се јавуваат како градбени и почесто како резервни материи. Од цитолошки аспект посебно важни се хистоните, кои влегуваат во структурата на хромозомите, бидејќи се врзуваат (коњугираат) со нуклеинските киселини во нуклеопротеини.

Сложените протеини (или означувани како протеиди) покрај протеинскиот дел содржат и непротеински дел кој се означува како простетична група. Според хемиската природа на простетичната група се делат на:

Гликопротеини каде простетична група претставува глицид Ѓ јагледхидрат, уште се означуваат како мукопротеини. Учествуваат во структурата на клеточната мембрана како нејзина компонента, потоа имаат антивирусно и антибактеријско дејство, учествуваат во адхезија на клетките.

Липопротеини како непротеински дел се вградени липидите, (најчесто фосфолипидите). Тие имаат важна улога бидејќи влегуваат во

градбата на клеточната мембрана и во сите мембрани на клеточните органели

Фосфопротеините се сложени протеини каде фосфорната киселина се јавува како простетична група. Најпознат од нив е казеинот од млекото. Тој ги содржи сите битни аминокиселини и затоа е важен во исхраната на цицачите.

Хромопротеините како простетична група имаат пигмент. Тоа се соединенија со посебно значење за одредени биолошки функции. Во зависност од простетичната група тие се делат на:

1)-**порфирински протеини** (кои имаат порфирински јрстен) како што се: хлорофилот, цитохром, хемоглобинот, миоглобинот и др. и

2)-**флавопротеини** каде протеините се коњуиграни со рибофлавин или витамин B₂

Нуклеопротеините претставуваат соединенија со најголема молекула, каде простетичната група е нуклеинска киселина која е носител на генетската информација.

Значењето на белковините за животот е големо и многуобразно. За нивното присуство се сврзани процесите што се од животна значење, како: *размената на материјална и енергијата, размножување, распење, движење и др.* Секој протеин извршува одредена активност, а како резултат на тие активности, клетката и организмот во целина стекнуваат карактеристичен изглед, градба и функција. Со еден збор, протеините се материјални носители на животот. Во нивно отсуство би престанале сите животни процеси во клетката.

НУКЛЕИНСКИ КИСЕЛИНИ

Името нуклеински киселини потекнува од лат. збор *nucleus* = јадро, бидејќи за прв пат биле изолирани од клеточното јадро. Овие киселини во живата материја се застапени со 1.1%.

Нуклеинските киселини како протеините се (био) полимери и се од голема биолошка важност во живите системи. Тие се носители на наследните (генетските, биолошките) информации кои се неопходни за одржување на генетскиот континуитет и за организацијата на секоја клетка па и цел организам.

Кај вишите организми нуклеинските киселини главно доаѓаат коњуиграни со протеините во форма на нуклеопротеини, а кај прокариотите и вирусите нуклеинските киселини не се коњуиграни со протеини т.е. се голи молекули.

Нуклеинските киселини се сложени органски соединенија - полимери. Како протеините и нуклеинските киселини ензимски можат да се хидролизираат т.е. разградат, до нивните мономерни структурни единици - **НУКЛЕОТИДИ**.

Биохемиските испитувања покажаа дека нуклеотидите имаат сложена структура, бидејќи содржат три хемиски соединенија кои се ковалентно врзани.

Првото соединение е пентозен глицид и тоа **деоксирибоза** или **рибоза** (и во зависност од пентозата разликуваме DNA и RNA).

Второто соединение е хетероциклична азотна база на **пиримидинот** (*цитозин, тимин и урацил*) или на **пурилот** (*аденин и гванин*), која е ковалентно (или N-гликозидно) врзана за 1'С (првиот јаглероден) атом на пентозата. На ваков начин врзани пентозата и азотните бази образуваат соединенија познати како **нуклеозиди**.

Третото соединение претставува фосфорна киселина т.е. група, која преку 3', 5' фосфодиестерска врска помеѓу 5'С атомот на едната пентоза и 3'С атомот на другата пентоза поврзува два нуклеотида во полинуклеотидните низи. Пентозната и фосфорната компонента во полинуклеотидната низа го чинат скелетот на низата (молекулата) за кој странично и тоа за пентозата се поврзани азотните бази. Присуството на четирите видови бази условува постоење на четири различни нуклеотиди, кои можат да имаат различен распоред во составот на полинуклеотидната низа на нуклеинската киселина.

Структурно и функционално разликуваме два типа нуклеински киселини: **деоксирибонуклеинска киселина (DNA)** и **рибонуклеинска киселина (RNA)**.

Деоксирибонуклеинска киселина (DNA).

Кај сите еукариоти DNA главно доаѓа како јадрена (нуклеарна) и претставува главна компонента на хроматинот т.е. хромозомите, во форма на нуклео-хистонски комплекс. Содржината на DNA во јадрото односно во клетката е постојана. Меѓутоа, кај еукариотите освен јадрена DNA, може да се сретне и како екстрануклеарна и тоа во поедини клеточни органели (како во хлоропласти, митохондрии и др.) или уште позната како органеларна DNA.

Основната градба на DNA, независно на кој вид организам припаѓа, е иста кај сите клетки на организмот, со исклучок кај некои вируси.

DNA е макромолекула која се карактеризира со голема молекулска маса. Молекулата на DNA според **WATSON-CRICK** - овиот модел (предложен 1953 год), изградена е од две полинуклеотидни низи специфично поврзани во двојна спирала (Сл. 00).

Во молекулата на деоксирибонуклеинската киселина влегуваат четири типа на нуклеотиди кои се разликуваат по видот на азотната база. За DNA карактеристични се: **аденин (A)** и **гванин (G)** од пуринските бази, а **цитозин (C)** и **тимин (T)** од пиримидинските бази.

Двојната спирала на молекулата на DNA настанува со поврзување на базите од двете низи преку водородни врски (мостови). Пуринските бази од едната низа се поврзуваат преку водородни врски со пиримидинските бази од другата низа со строга прецизност. Така секогаш аденинот (A) од едната низа, се сврзува преку две водородни врски со тиминот (T) од другата низа ($A = T$) и обратно, а цитозинот (C) преку три водородни врски со гванинот (G), ($C \equiv G$) и обратно. За овие бази велиме дека се комплементарни една на друга. Според тоа ако е познат редоследот на нуклеотидите во едната полинуклеотидна низа, другата низа ќе биде комплементарна на првата.

Во предложениот молекуларен модел двете полинуклеотидни низи секогаш се антипаралелни (односно на краевите од DNA молекулата,

наспроти 3' крајот од едната полинуклеотидна низа стои 5' крајот од другата комплементарна низа), а дијаметарот на спиралата секогаш изнесува (2,0 nm). Додека паровите на комплементарни бази, кои се поставени нормално на главната оска, еден од друг се оддалечени за (0,34 nm) и се завртени за (36°) спрема главната оска на спиралата, така да во еден завој (едно завртување) на спиралата има точно (10) парови на бази.

Од друга страна според овој модел, физичката структура на нативната DNA молекула, лесно може да биде променета без да се нарушуваат ковалентните врски, пример при загревање, водородните врски помеѓу базите од комплементарните низи лесно се кинат со што се предизвикува раздвојување на двете полинуклеотидни низи. Меѓутоа, кога двете низи се раздвојат, поради нивната комплементарност, секоја низа би можела да послужи како матрица за синтеза на нова комплементарна полинуклеотидна низа. Редоследот на базите т.е. нуклеотидите во новосинтетизираната низа ќе биде диктиран од образувањето на водородните врски помеѓу базите од матричната и базите на новосинтетизираната низа.

Пет години покасно 1958 год. MESELSON и STAHL експериментално потврдуваат дека репликацијата на DNA молекулата е *полуконзервативна* (или *семиконзервативна*), што значи секоја новодобиена DNA молекула носи една родителска и една новосинтетизирана комплементарна низа.

Се наведуваат уште два други начина на репликација (*конзервативна* и *неконзервативна* или *дисперзна*), меѓутоа, тие се во противречност со двојноспиралниот модел на WATSON и CRICK.

За молекулата на ДНА денес се познати три основни структури на репликација.

1. DNA молекулите (како кај некои вируси, прокариотите и екстрануклеарната DNA во еукариотските клетки) кои имаат циклична (кружна) форма се карактеризираат со **TETA тип на репликација**. Репликацијата започнува од една специфична точка со формирање на репликационо меурче. Бидејќи репликацијата тече (се одвива) истовремено во две насоки по должината на кружната DNA, секогаш двете новодобиени DNA молекули се циклични.

2. Во животниот циклус на некои бактериофаги и бактерии, кои имаат циклична DNA молекула, доаѓа до преминување од кружна во линеарна DNA молекула. Ваквото преминување се остварува преку **СИГМА тип на репликација**, при што од двете новодобиени (керкини) молекули, едната е со кружна форма а другата со линеарна форма.

3. DNA молекулите кај некои вируси и кај сите еукариотски хромозоми има линеарна форма. Репликацијата на линеарните DNA молекули започнува во повеќе специфични точки со образување на репликациони меурчиња. По формирањето на меурчето репликацијата тече во двете спротивни насоки во однос на почетната точка. Со постепено зголемување на репликационите меурчиња, доаѓа до нивно фузирање (сливање), и на тој начин до образување на големи репликациони меури, од кои се добиваат структури т.н. репликациони вилушки. На крај од една линеарна родителска се добиваат две линеарни DNA молекули.

Процесот на репликација на DNA молекулата, има животна улога во предавањето на наследната информација, која е содржана (запишана) во редоследот на базните парови, од родителска на керкини DNA молекули, од родителски на керкини клетки односно од родителски организам на потомството.

Молекулите на DNA се разликуваат по големина. Вирусната DNA има неколку илјади нуклеотиди, DNA на бактеријалниот хромозом содржи неколку милиони нуклеотиди, а во 46-те хромозоми на човекот има неколку милјарди нуклеотиди.

Деоксирибонуклеинската киселина претставува материјален носител на информацијата за синтеза на протеините и рибонуклеинските киселини.

Рибонуклеински киселини (RNA)

RNA претставува универзални полимер кај сите живи клетки, во одреден процент се наоѓа во цитоплазмата (цитоплазматичен матрикс, рибозоми, пластиди, и др.) и во јадрото. Од друга страна RNA многу повеќе ја имаат клетките кои се метаболички активни, посебно каде процесите на синтеза на протеини се поактивни, што значи содржината на RNA во клетките е варијабилна.

Молекулата на рибонуклеинската киселина главно претставува единечна полинуклеотидна низа. Нуклеотидите слично на тие од DNA, содржат азотна база, пентоза-рибоза (по кој го имаат добиено името) и фосфорна киселина. Разлика постои во базите, бидејќи наместо тимин RNA содржи **урацил (U)**. Урацилот бидејќи има слична градба со тиминот, може да се сврзува со водородни врски за аденинот.

Базите и кај RNA имаат иста потенцијалност за формирање на парови комплементарни бази слично на DNA, меѓутоа кај RNA не се застапени во исти количини.

Според податоците од поновите испитувања, се констатира дека во молекулата на RNA можат да се најдат региони со двојно спирална структура, кои се стабилизирани со водородните врски помеѓу комплементарните бази. Меѓутоа, со сигурност се знае дека овие региони не се од две комплементарни полинуклеотидни низи, туку само како резултат на локално спирално извиткување на една полинуклеотидна низа.

Сличноста во градбата на RNA со DNA се должи на тоа што молекулата на RNA се синтетизира на калапот од една полинуклеотидна низа од DNA молекулата. Според тоа таа содржи комплементарен распоред на нуклеотидите во однос на матричната низа од DNA.

За разлика од DNA која во сите клетки на еден организам е иста, молекулите на RNA се многу разновидни. Во различни клетки на еден организам, па дури и во една клетка, застапени се различни видови RNA. Во зависност од некои структурни особености и нивната специфична функција, разликуваме повеќе видови RNA, главно застапени во цитоплазмата на сите клетки, од кои поважни се:

1. **Рибозомската RNA (r-RNA)** претставува главната маса на клеточната RNA, бидејќи е застапена повеќе од 50% од вкупната RNA во клетката. Оваа киселина има најголема молекула од сите видови RNA. Се

наоѓа во рибозомите, каде заедно со протеините (како рибонуклеопротеини) учествува во нивната градба. Изолирана од својот протеин r-RNA, има изглед на линеарна единечна полинуклеотидна низа.

Според седиментационата константа кај еукариотите се издвоени повеќе различни фракции на r-RNA, меѓутоа, во рибозомите се најдени само три и тоа: (28 S), (18 S) и (5,8 S), кои се сметаат за прави r-RNA. Додека r-RNA што се образува од нуклеоларниот организатор а се складира во nukleolusot (јадренцето) преставува само прекурсор за правите r-RNA. Од ова може да се констатира дека синтезата на r-RNA, се одвива во јадренцето на делот од нуклеоларниот организатор.

Во слободна состојба r-RNA, доста брзо се разлага, меѓутоа, сврзана со протеините во рибозомите има релативно долг метаболитички живот (век).

r-RNA заедно со t-RNA, учествува во реализација на транслацијата на (и-RNA), во рибозомите при процесот синтеза на протеините.

2. **Трансјоршната RNA (t-RNA)** името го добила по функцијата, бидејќи учествува во транспортот на аминокиселините до рибозомите, местото на синтеза на протеините. За сите аминокиселини има t-RNA, т.е. секоја аминокиселина има своја t-RNA. Со нив се обезбедува не само транспорт, туку и правилно вградување на аминокиселините на строго определеното место во полипептидната низа, бидејќи во рибозомите t-RNA стапува во интеракција со i-RNA на ниво на кодони и антикодонски триплети. По соединувањето на антикодонот со кодониот, соодветната аминокиселина се вградува (полимеризира) во растечкиот полипептид, додека ослободената t-RNA го напушта рибозомот.

Од вкупната количина на RNA во клетката, t-RNA застапена е со 10-15%. Молекулите на t-RNA, во просек се релативно мали бидејќи се составени од 70-80 нуклеотиди.

Благодарение на новите техники на секвенционирање, денес познат е редоследот на нуклеотидите за повеќе од (75) t-RNA.

Во клетката слободната t-RNA преставува единечна полинуклеотидна низа, меѓутоа во одредени услови можат да имаат изглед на двојна спирала.

За молекулата на t-RNA карактеристично е тоа што покрај типичните бази содржи и необични (или модифицирани, т.е. минорни) бази, како што се: **псеудоуридин, метил гванозин, метил инозин, инозин и др.** Од посебна важност е тоа што секвенците кои содржат необични бази не можат да имаат двојна структура, бидејќи тие го спречуваат спарувањето на базите со водородни врски.

Денес добро е проучена и секундарната градба на t-RNA. Поточно во просторот t-RNA формира конфигурација со карактеристичен облик на лист од детелина, каде базите во одделни региони и на краевите од полинуклеотидната низа не се поврзани со водородни мостови.

На ваквиот дводимензионален модел за молекулата на t-RNA разликуваме неколку важни места.

1. Од посебна важност за t-RNA е триплетот на неспарените бази (ACC) што се наоѓа на едниот крај од полинуклеотидната низа, кој служи за

естерско поврзување со аминокиселините, а не и за нивно препознавање, бидејќи е исти за сите t-RNA.

2. Голема важност има и триплетот на неспарени бази (познат како антикодон) со кој t-RNA стапува во интеракција со соодветен (комплементарен) триплет на бази од i-RNA (познат како кодон).

3. На молекулата од t-RNA постои и место за интеракција со рибозомите.

4. Испитувањата од понов датум укажуваат дека секоја аминокиселина си ја пронаоѓа својата t-RNA, благодарение на местото за препознавање на ензимот Амино Ацил t-RNA Синтетазата, кое е карактеристично за секоја t-RNA.

3. **Информационата RNA (i-RNA)** е така наречена бидејќи ја прима генетската информација од DNA, која претставува упатство за одредување на редоследот на аминокиселините при биосинтезата на протеините. За синтезата на секој протеин постои посебна i-RNA. Бројот на i-RNA молекулите приближно е еднаков на бројот на протеинските молекули кои клетката ги синтетизира. Во клетката ја има околу 5% од вкупната количина на RNA. Бидејќи во сите клетки на организмот не се синтетизираат исти протеини, нивниот број и состав ќе се разликува во зависност од типот на клетката.

За разлика од другите видови RNA, i-RNA доста варира по нуклеотидниот состав, во зависност од степенот на развој на видот. Кај бактериите преставува молекула со кус метаболитички век од неколку секунди, додека кај еукариотите се јавува како подолготрајна бидејќи после нејзината синтеза во јадрото, потребно е одредено време за постранскрипциска преработка или модификација и за пренесување од јадрото во цитоплазмата до местото на синтеза на протеини.

i-RNA преставува единечна полинуклеотидна низа, со просечно околу 1000 нуклеотиди. Според составот и редоследот на нуклеотидите, i-RNA преставува рибонуклеотидна комплементарна копија (т.е. препис или транскрипт) на дел од едната полинуклеотидна низа на DNA хеликсот. Меѓутоа при синтезата (или транскрипцијата) на i-RNA, место тимин се вградува урацил. Сите докази зборуваат дека ин виво само една полинуклеотидна низа од DNA преставува матрица за синтеза на и-RNA, и таквата низа се означува како активна (или сензитивна т.е. тешка), а другата низа е неактивна или антисензитивна. При синтезата од една молекула на DNA се добива цела популација на различни i-RNA молекули.

Кај еукариотите синтезата на i-RNA тече во 5'-3' правец, што значи како матрица се користи 3'-5' DNA низа.

Поголемиот дел на RNA што се наоѓа во јадрото позната е како хетеронуклеарна (т.е. хетерогена) RNA (hn-RNA), всушност тоа е примарниот транскрипт. Покасно hn-RNA (или примарниот препис) се подложува на постранскрипциска преработка или модификација, која се состои во тоа што на почетниот 5' крај се додава т.н. **КАПА** на i-RNA (што се формира од **7-метил гванозин**), а на завршниот 3' крај се формира **ОПАШКА** (од поли Аденин).

Паралелно со овие процеси тече ензимско отстранување на неактивните нуклеотидни секвенци (или познати како **ИНТРОНИ**) а соединување на генетски активните секвенци (т.е. **ЕГЗОНИТЕ**). После ваква постраскрипциска преработка на hn-RNA, се добива зрела i-RNA која го напушта јадрото и преминува во цитоплазмата до местото на синтеза на протеините.

Понекогаш и RNA од вирусите се издвојува како посебна или **вирусна RNA (v-RNA)**. Растителните вируси и некои животински вируси не содржат DNA и кај нив носител на генетската информација е RNA, позната како v-RNA.

ФИЗИЧКИ СВОЈСТВА НА КЛЕТКАТА

Физички својства на протоплазмата

Во физички поглед протоплазмата преставува **йолушечна, слузеста, безбојна и йовидна** материја (супстанца). Таа е **йогуста** од водата и со **йогалема сйецифична йежина**, а како таква **йосилно ја йрекшува свейлиаиџа**.

Кога ќе се оддвои од клеточниот сид се собира и придобива топчеста (кругла) форма, што покажува дека протоплазмата поседува **йовршински найон** (особина што е карактеристична за течностите).

Протоплазмата има свој **вискозиџеџ** (или коефициент на внатрешно триење) секогаш доста поголем отколку кај водата. Степенот на вискозитетот се одредува според брзината на таложењето на одредени честички или структури во протоплазмата (пример брзината на паѓањето на скробните зрна). Ниската температура и староста условуваат зголемување на вискозитетот на протоплазмата, кој може да биде различит во разни делови на една иста клетка.

Од вискозитетот треба да се разликува еластичноста на протоплазмата, т.е. појава на завземање на првобитната положба после истегнување или скусување на протоплазмата под дејство на одредени надворешни сили. Оваа појава укажува на тоа дека во протоплазмата се наоѓаат извесни еластични структури секако во форма на издолжени и испреплетени молекули.

Правите течности односно раствори, не се одликуваат со еластичност според тоа протоплазмата не е прав раствор туку преставува **сложен колииден сисџем**.

Се до примената на електронскиот микроскоп се сметало дека освен органелите што се видливи со светлосен микроскоп во цитоплазмата нема други диференцирања и цитоплазмата преставува хомоген колоидни систем на протеинските макромолкули што се без ред меѓусебно поврзани и распоредени во клетката.

Со користење на посовремени биохемиски и биофизички методи и електронски микроскоп, во цитоплазмата се откриени нови субмикроскопски структури како: рибозоми, микротубили и др., со што се побива мислењето дека цитоплазмата преставува хомоген колоидни систем. Всушност цитоплазматичниот матрикс (или хијалоплазмата) како средина

во која се сместени сите протоплазматични микроскопски и субмикроскопски структури (органели) ги дава колоидните одлики на протоплазмата.

На електронско микроскопски препарат, цитоплазматичниот матрикс има изглед на хомогена и фино гранулирана супстанца. Макромолкулите на растворливите протеини кои се претежно од глобуларен тип го даваат ваквиот грануларен изглед на матриксот. Тие макромолкули се диспергирани во водена средина и го даваат колоидниот карактер на хијалоплазмата.

Сличен колоиден карактер покажува матриксот во митохондриите, пластидите, јадрото (нуклеоплазмата) и др.

Протоплазматичните колоиди преставуваат комплексни полифазни колоиди, чија **основна фаза** (или **dispergens**) е водата, а **дисперзната фаза** се хидрофилни макромолкули, меѓутоа во ова фаза доаѓаат и растворени супстанции со мали молекули, како: слободни аминокиселини, моно и дисахариди, нуклеотиди и разни јони (Ca^{+2} , Mg^{+2}). Од ова произлегува дека протоплазматичните колоиди се **хидро колоиди** и тоа од **хидрофилен џиџ**, каде колоидните честички (или дисперзната фаза) имаат голем афинитет кон водата (ја привлекуваат водата), односно многу поголем отколку афинитетот (силата на привлекување) што е помеѓу самите колоидни молекули (честички). Како резултат на тоа водените молекули образуваат **водена (хидраџаџиска) обвивка** околу самите колоидни честички со што се раздвојуваат една од друга честичка. Ова пак кажува дека **хидрофилниџе колоидни** раствори всушност се **молекуларни колоидни расџвори**, наспроти **хидрофобниџе** каде колоидните честички се **аџреџирани во миџели**, (бидејќи привлечните сили помеѓу колоидните честички се појаки во споредба со привлечните сили кон водените молекули), и според тоа тие претставуваат **миџеларни колоидни сисџеми**.

Колоидните честички на молекуларните колоиди меѓусебно се привлекуваат со одредени привлечни меѓумолекуларни сили, кои условуваат формирање на погуста или порастресита мрежа.

Кај разблажените (поразредените) колоидни раствори овие сили на меѓумолекуларно поврзување (привлекување) се слаби и доста лабилни, така да лесно се раскинуваат и притоа колоидните честички се оддвојуваат, а таквите колоидни раствори преминуваат во сол - состојба и се означуваат како **хидросол**. Со зголемување на концентрацијата на колоидните раствори, најчесто преку дехидратација, привлечните меѓумолекуларни сили стануваат појаки т.е. постабилни, таквите колоидни раствори се погустии или се наоѓаат во **гел-состојба** и се означуваат како **хидрогел**. Во склад со ова се поимите за состојбата на протоплазматичните колоиди **плазмасол** и **плазмагел**.

Во текот на метаболичките активности меѓумолекуларните привлечни сили во протоплазматичните колоиди постојано се менуваат, а со тоа се овозможува реверзибилност (повратност) помеѓу сол и гел состојба на протоплазмата.

Одредени физички фактори (како температура), хемиски агенции (алкохол, киселина) и други дехидратанти, со одземањето на врзаната вода од колоидните честички, условуваат појачување на меѓумолекуларните

привлечни сили, а со тоа и до одвојување на колоидните честички (т.е. дисперзната фаза) од дисперзната средина (водата). На таков начин колоидните честички (макромолекулите) формираат агрегати кои се таложат како иреверзибилни (неповратни) коагулати. Ваквата појава позната е како **коагулација**. Во состојба кога протоплазматичните колоиди коагулираат протоплазмата неа повеќе жива.

Протоплазматичните колоиди на живите клетки имаат своја внатрешна субмикроскопска структурна организација. Поточно протоплазматичните колоиди не се обичен колоиден раствор туку структурни и организирани системи чија физичко-хемиска организација е многу посложена одколку најсложените неживи колоидни системи. Во прилог на ова зборува и следното, ако со притисок протоплазмата се згмечи, иако нејзиниот хемиски состав притоа останува непроменет, таа е нежива, бидејќи со притисокот се разрушува (оштетува) субмикроскопската структурна организација, која е неопходна за одржување на животната активност.

Појавите на **йлазмолиза** и **дейлазмолиза** се во директна (непосредна) врска со колоидните својства на протоплазмата.

Плазмолизата всушност преставува висок степен на гел состојба, предизвикана со извлекување на водата (дехидрирање) од протоплазмата и вакуолите, кога клетката ќе се најде во хипертоничен (концентриран) раствор или уште познат како плазмолитик. Според законот на осмоза водата излегува од клетката се додека не се изедначат концентрациите на клетката и плазмолитикот. Во тој случај протоплазмата се одвојува од клеточниот сид и клетката плазмолизира.

Кога плазмолизирана клетка се стави во чиста вода или во хипотоничен (разреден) раствор, водата навлегува во нејзе и протоплазматичните колоиди ќе поминат во сол состојба, што условува враќање на протоплазмата во првобитната состојба односно во тој случај клетката деплазмолизира.

За активноста на протоплазмата доста важна улога има киселоста (ацидитетот) и базичноста (алкалитетот) или уште познато како рН-вредноста на клетката.

Утврдено е дека кај живите клетки постои кисело -базна рамнотежа (баланс), при што варирањата на рН во протоплазмата се сосема мали, бидејќи постојат специјални механизми (првенствено со пуфери) со чија помош се одржува рН во потребните вредности т.е. граници.

Проучувањата покажале дека растенијата имаат многу поголема толерантност кон киселоста одколку кон базичноста.

Движење на протоплазмата

Живата содржина на клетката протоплазмата се карактеризира со способност за движење, феномен кој на некој начин е во непосредна зависност и корелација со вискозитетот на протоплазмата.

Во клетката протоплазмата непрекинато се преместува од едни делови во други, кое преместување всушност е нејзино движење, што може да се набљудува и следи и со светлосен микроскоп.

Движењето според потеклото т.е. физиологијата, може да биде: **примарно** и **секундарно**.

Примарното движење всушност преставува спонтано движење со кое се манифестира животната активност, посебно во клетки со поизразена активност, како клетки во процес на делба, клетки со поинтензивен метаболизам и др.

Секундарното движење обично настанува како резултат на надразнување (индуцирање) од надворешен фактор. Овие движења обично се именуваат според факторот и секогаш се додава наставката -ДИНЕЗА, како што може да се види од следниве примери:

-**Фотодинеа** - движење предизвикано со промена интензитетот на светлината.

-**Термодинеа** - движење предизвикано со промена на температурата

-**Хемодинеа** - движење индуцирано со дејство на хемиски агенси или со промена на рН вредноста.

-**Ипигмодинеа** - индуцирано движење со допир

-**Трауматодинеа** - индуцирано движење со повредување или откинување.

Кај клетките кои живеат слободно (како некои полови клетки или едноклеточни организми) движењето на протоплазмата е поврзано со самото преместување (движење) на клетката, кое може да биде: амевидно (или ползечко) и ундулиподно (или со трепки и флагелуми).

Амевидното (или ползечкото) движење Се нарекува амевидно бидејќи слично е со движењето кај амебата. Карактеристично е пред се за амебата и слободни амевидни клетки кои се наоѓаат во крвта и во телесните течности кај различни животни. Кај сите метазои во текот на ембрионалниот развој, одредени клетки и групи на клетки со амевидно движење доаѓаат на одредени места во телото и таквото движење има важна улога во морфогенезата. Кај растенијата ова движење е ретка појава, меѓутоа карактеристично е за лигавите габи (*Mucorales*) кои имаат гол протопласт и слободни амевидни клетки.

Покрај бројните проучувања, механизмот на амевидното движење сеуште неа доволно разјаснет. За механизмот на амевидното движење, најприфатливо е мислењето дека ова движење е во тесна условеност со брзата реверзибилна гел-сол трансформација на протоплазмата.

2. **Ундулиподното движење (или движење со cilia и flagella)** . Ова движење се остварува со помошта на трепки (цилии) или кампичија (флагелуми). Обично трепките се многубројни, а кампичијата малубројни. Бидејќи ултратрукурната организација на цилиите и флагелумите е една и иста, обично тие се уште означуваат со заедничко име ундулиподии, од каде доаѓа и името на ова движење. Ундулиподното движење карактеристично е за некои бактерии, едноклеточни алги, габи, а исто така за зооспорите и сперматозоидите на алгите, мововите, папратите и некои голосемени растенија (како кај *Cycas*, *Zamia*, *Ginkgo*), кои имаат трепки или флагелуми.

Кај многуклеточните организми движењето на протоплазмата неа поврзано со преместување (движење) на клетката. Таквото движење познато е како **стрруење на протоплазма** или **циклозис**.

Ова струење од своја страна во зависност од структурно функционалните карактеристики на клетката, може да биде: брановидно, кружно (или ротационо), циркулаторно и фонтано.

1. Брановидното (или таласестото) движење најдобро може да се набљудува во растечки, долги цевчесто-кончести клетки како габните хифи, кај некои алги и др., бидејќи во нив протоплазмата пулсира и брановидно се прелева кон врвот или обратно кон основата на крајот т.е. хифата.

2. Кружното (или ротационото) движење карактеристично е за клетки кои имаат голема централна вакуола а протоплазмата е сведена на тенок слој прилепен до клеточен сид. Во ваква ситуација протоплазмата секогаш се движи околу вакуолата, односно кружи или ротира околу вакуолата. Класичен објект за набљудување на овој тип на движење е *Elodea canadensis* (водена чума) (има и други водени растенија како родовите на: *Vallisneria*, *Chara*, *Nitella* и др.). бидејќи во движењето се вовлечени и пластидите, (поточно хлоропластите), кои овозможуваат лесно на светлосен микроскоп да се види и прати кружното движење на протоплазмата. Ротационото движење обично има карактер на секундарно или индуцирано.

3. Циркулаторното движење се набљудува во клетки со повеќе вакуоли кои меѓусебно се разграничени со протоплазматични нишки (конци). Преку различни нишки истовремено протоплазмата циркулира во два различни правца (од јадро кон клеточен сид и обратно). Таква појава може да се набљудува дури и во една поширока нишка. Циркулаторното движење најдобро може да се набљудува во клетките од повеќеклеточните влакна (трихоми) што се наоѓаат на прашниковиот крај (*filamentum*), од цвет на *Tradescantia* особено од *T. virginica*. Како објект за набљудување на ова движење можат да послужат и влакната по епидермисот на младите листови од: тутун (*Nicotiana*), коприва (*Urtica*), тиква (*Cucurbita*) и др.

4. Фонтаното движење најдобро може да се набљудува во поленовите зрна во фаза на клиење со формирана поленова цевка и во клетките на кореновите влакна. Кај овие клетки протоплазмата (цитоплазмата) се движи од врвот на цевката (стеснетиот дел) по средината помеѓу две и повеќе вакуоли кон проширениот крај каде фонтано се разлива (распрснува), поради што ова движење се нарекува фонтано. Ова движење претставува примарно (спонтано).

Фонтаното движење може да се смета и како преоден тип и тоа од кружно кон циркулаторно движење.

Движењето на цитоплазмата пред се има задача да ги олесни транспортот (пренесувањето) на хранливите материи и аерацијата (размената на гасови) во клетката.

Посебен карактер има т.н. Брауново движење на цитоплазмата. Според кинетичката теорија молекулите на сите тела (тврди, течни и гасовити) се во движење, меѓутоа се движат со различна брзина. Во движење се и молекулите на цитоплазмата. При набљудување на цитоплазмата со светлосен микроскоп, движењето на молекулите не се гледа, меѓутоа се гледа движењето на масни вакуоли или сверозоми или грануларни структури. Тоа пак е видлив доказ за молекуларно движење во

цитоплазмата. Од друга страна со ова се покажува дека цитоплазмата е полутечна, а неможе да се смета за показател дека таа е и жива.

Претходно споменатите видови на движења се израз на метаболичките процеси, односно на животот во клетката.

СТРУКТУРНА И УЛТРАСТРУКТУРНА ОРГАНИЗАЦИЈА НА РАСТИТЕЛНАТА КЛЕТКА

Растителната клетка (според дефиницијата) е изградена од два основни дела : **протопласт и клеточен сид**.

ПРОТОПЛАСТ

Во протопластот на растителната клетка (односно во нејзината внатрешна содржина) се разликуваат:

- *протоплазматични структури (или протоплазма) и*
- *непротоплазматични структури (или парилазма)*

Протоплазматични структури(=ПРОТОПАЗМА)

Протоплазмата јасно е диференцирана во два главни региона: *цитоплазма и јадро*.

ЦИТОПАЗМА

Цитоплазмата ја претставува основната маса на протоплазмата, односно под цитоплазма се подразбира целиот жив материјал на една клетка без јадро.

Набљудувана (посматрана) под светлосен микроскоп со помало зголемување изгледа како однородна (хомогена) маса, меѓутоа при поголемо зголемување во нејзе лесно може да се разликува една хомогена стакловидна маса наречена *хијалоплазма* т.е. *цитоплазматичен матрикс* и во нејзе распрснати ситни грануларни (зрнести) структури, порано познати како *микросоми*.

Надворешниот слој на цитоплазмата (или уште познат како ектоплазма) обично е погуст и завршува со плазмалема (или цитоплазматична мембрана). Меѓутоа, сличен слој се гледа и на внатрешната површина на цитоплазмата (кон вакуолата) кој е наречен како *интопласт*.

Електронско микроскопските проучувања покажаа дека од цитоплазмата со центрифугирање и фракционирање се издвојуваат две фракции: - *безструктурна фракција (или хијалоплазма) и*

- *фракција на цитоплазматични органели (структури).*

Безструктурна фракција (Основна плазма или хијалоплазма или цитоплазматичен матрикс)

Хијалоплазмата претставува основната маса на цитоплазмата. Под електронски микроскоп изгледа однородна (хомогена) маса и тоа со релативно ниска електронска густина. При поголеми зголемувања изгледа дека е фино гранулирана (зреста), а понекогаш во нејзе се гледаат многу тенки филаменти (нишки), кои можат да се групираат во фибрили (снопчиња), кои можат да се видат дури и со светлосен микроскоп.

Во биохемиски поглед треба да се истакне дека цитоплазматичниот матрикс содржи 20-25% од вкупната количина на протеините во клетката.

Сепак поголемиот дел е претставен од глобуларни протеини кои на цитоплазматичниот матрикс му даваат финогрануларен изглед на Електронски микроскоп, помалку се застапени фибрилните протеини и ензимите.

Хијалоплазмата всушност ја претставува течната или полутечната фаза на цитоплазмата во која се сместени сите мембрански и немембрански компоненти на клетката. Во мембрански компоненти спаѓаат правите мембранските органели (како митохондрии и пластиди) кои се одвоени со двојна мембрана и компонентите на вакуоларниот систем: ЕР, Голџи систем, сферозоми, лизозоми, микротела и др., за кои е карактеристична единечна мембрана. Додека во немембрански, спаѓаат: микротубулите (со органелите кои се изградени од нив како центриолите), немембранските макромолекуларни комплекси и структури (како рибозомите, и др.).

Преку хијалоплазмата дифундираат и се пренесуваат растворените материи и слободните субмикроскопски везикули исполнети со различита содржина.

Во физичко хемиски поглед цитоплазматичниот матрикс претставува сложен хидроколоиден систем. Иако во цитоплазматичниот матрикс не може да се види, со сигурност се тврди дека матриксот има доста сложена ултраструктурна организација, која овозможува, синхронизирано и со точност една до друга да се одвиваат многубројни најразлични биохемиски реакции.

Освен од биохемиски аспект цитоплазматичниот матрикс има голема важност бидејќи е во кооперација со сите органели кои се сместени во него.

ФРАКЦИЈА НА ЦИТОПАЗМАТИЧНИ ОРГАНЕЛИ

Клеточна мембрана (цитоплазматична мембрана или плазмалема)

Протоплазмата кај сите клетки на својата површина има една тенка еластична мембрана означена како *клеточна мембрана* уште позната како: *протоплазматична, цитоплазматична мембрана или плазмалема*. За клетките што се без клеточен сид, (полови клетки, клетките кај лигавите габи -*Mycomycetes*) таа е гранична површина со надворешната средина. Освен што доаѓа како надворешна цитоплазматична мембрана, карактеристична е за повеќето цитоплазматични органели со што истите се одвоени од цитоплазмата односно од цитоплазматичниот матрикс.

Со светлосен микроскоп цитоплазматичната мембрана не се гледа јасно, односно поради субмикроскопските димензии може да се види добро само со електронски микроскоп.

На електронски микроскоп клеточната мембрана покажува трислојна градба, бидејќи на електронски микрофотографии претставува фигура (структура) која е изградена од два темни (т.е. електронски густы) и еден средишен светол (т.е. електронски просирен) слој.

По хемискиот состав клеточната мембрана претставува липопротеински комплекс, каде липидите се застапени со (40%) а протеините со (60%).

Во врска со ултраструктурната организација на плазмалемата секогаш се поставува основното прашање- каква е молекуларната организација на липидите и протеините во самата мембрана.

Многубројните испитувања (од понов датум) укажуваат дека липидите во плазмалемата се распоредени во бимолекуларен слој т.е. образуваат липиден двослој, додека протеините во мембраната се распоредени различито. Како посебно важно треба да се истакне тоа што молекулите на липидите од двата слоја со своите хидрофобни (или неполярни) краеви се поврзуваат во средината, додека нивните хидрофилни (или поларни) краеви се наоѓаат кон двете површини на мембраната.

Базирајќи се на сите сознанија за хемиската организација, одреден број на научни истражувачи предлагаат и соодветни модели за молекуларно-структурната организација на мембраната.

Како најперспективен се покажа **ТЕЧНО МОЗАИЧНИОТ МОДЕЛ**, кој е добро разработен од **SINGER и NICOLSON (1972.)**

Според овој модел масата или матрикот на клеточната мембрана ја дава бимолекуларниот липиден слој, додека протеините не се наоѓаат само на површината од липидниот двослој, туку можат да навлегуваат плитко или подлабоко во липидната двослојна маса (што значи не преставуваат структурни субединици бидејќи слободно можат да се движат во липидниот двослој), а на многу места се протегаат (продираат) преку целата дебелина на мембраната. Всушност во овој модел на мембрана се разликуваат два типа на протеини: надворешни (или периферни) и внатрешни (или интегрални)

Протеините на мембраната и даваат одредена еластичност, така што таа може да се свива и отпушта. Со тоа се овозможува движењето и растењето на клетката.

Преку мембраната клетката го остварува заемното распознавање меѓу сродните клетки и сврзувањето на сродни ткива.

Цитоплазматични органели.

Цитоплазматичните органели претставуваат *структури со карактеристична градба и специфична функција*. Набљудувани на светлосен микроскоп се отчитуваат како структури со доста едноставна градба, а некои органели поради своите мали димензии воопшто не се забележуваат на светлосен микроскоп. Нивната сложена градба најдобро може да се проучи со електронски микроскоп.

Во некои од цитоплазматичните органели се одвиваат основни биолошки функции, како биосинтеза на протеини, клеточно дишење, и др. Тие органели се наоѓаат во сите клетки или уште се познати како универзални органели. Такви се: *ендоплазматичниот ретикулум, рибозомите, Голџи-системот, митохондриите и др.* Други органели пак учествуваат во функции што се карактеристични само за определен тип клетки и тие се познати како специфични органели: *хлоропласти, камишчиња и др.* Додека органелите како што се: *центриолиите*- карактеристични се за

животинските клетки, а *хлоропластите, и сферозомите* карактеристични се за растителните клетки.

Ендоплазматичен ретикулум (Е.Р).

При проучувањето на ултраструктурата на клетката со Електронски микроскоп, во цитоплазмата се утврдило присуство на систем од мембрански структури. Најчесто во системот мембранските структури се меѓусебно поврзани и формираат мрежа, од каде го добива и името *ендоплазматичен ретикулум или внатрешно плазматична мрежа*. ЕР покажува континуитет со јадрената (нуклеарната) мембрана, со мембраните на Голџи системот и на другите органели, а не со плазмалемата.

Според морфологијата ЕР може да биде **тубуларен тип** (преставува систем од канали -тубули), **цистерни тип** (од цистерни) и **везикуларен тип** (систем од везикули - меурчиња).

Површината на мембраните од структурите на ендоплазматичниот ретикулум може да биде со рибозоми или без и согласно на тоа разликуваме **грануларен** (зрнест) или **агрануларен** (мазен) тип.

Младите недиференцирани (ембрионални и меристемски) клетки имаат слабо развиен ЕР т.е. ендоплазматична мрежа а кај диференцираните посебно кај метаболитички активните клетки ЕР е добро развиен.

Ендоплазматичниот ретикулум претставува внатрешно клеточен циркулаторен систем, низ кој се транспортираат протеините, јаглехидратите и други материи. Утврдено е дека тој учествува во синтезата на низа специфични соединенија така грануларниот (зрнест) ЕР преставува местото каде се синтезираат протеините. Додека агрануларниот (мазниот) ЕР учествува во синтезата на липидите и јаглехидратите.

Според испитувањата од понов датум се констатирало дека ЕР и Голџи системот имаат важна улога во образувањето на примарниот клеточен сид и на средната ламела кај растителната клетка за време на цитокинезата (делбата на цитоплазмата).

Рибозоми

Рибозомите се мали (субмикроскопски) органели со форма на зрна, кои можат да се набљудуваат само со електронски микроскоп со што се откриени. Рибозомите се универзални структури за сите живи (како прокариотски така и еукариотски) клетки. Главно рибозомите доаѓаат како врзани (прикрепени) за мембраните на грануларниот (зрнест) ендоплазматичен ретикулум, потоа во јадрото и цитоплазмата како и во некои нејзини органели (хлоропласти и митохондрии) тие можат да бидат слободни распрснати честички.

Биохемиската анализа покажала дека рибозомите се состојат од протеини и r-RNA во однос 1:1. Секој рибозом е изграден од две морфолошки субединици кои се разликуваат по големина и тежина, уште познати како мала и голема субединица (Сл. 00.). За стабилизација на рибозомите потребна е одредена концентрација од (0,001M) на Mg^{++} јони.

Рибозомите, а и поодделно двете субединици се карактеризираат со специфична седиментациона константа по која се разликуваат два типа на рибозоми:

прокариотски (или бактеријски) тип со (70-S) и еукариотски тип со (80-S).

30-S 50-S 70-S (кај њрокарноиџски иџиџ)

40-S 60-S 80-S (кај еукариотски иiii)

Рибозомите се органели т.е. клеточни центри во кои се остварува синтезата на протеините, со учеството на нуклеинските киселини **i-RNA** и **t-RNA**. Нивната улога во синтезата на протеини се реализира само доколку се поврзани со **i-RNA**, и во тој случај настануваат функционални структури означени како **полизоми** или **полирибозоми** (Сл.00)

Голдиев систем (комплекс, апарат)

Системот Голџи е наречен по името на италијанскиот научник **КАМИЛИО ГОЛџИ (CAMILLO GOLGI 1898)** кој прв го открил во цитоплазмата на нервните клетки. Долго време се сметало дека овој систем е карактеристичен само за животинската клетка односно го нема во растителната клетка. Со електронско микроскопски испитувања се покажало дека Голџи системот го имаат сите еукариотски клетки (животински и растителни). За разлика од клетките кај кичмењациите кои имаат главно по еден голџи систем во близина на јадрото, растителните клетки имаат голем број мембрански (т.е. Голџи) структури, (што се сродни на ендоплазматичниот ретикулум) расеани во цитоплазмата, кои се познати како **диктиозоми**, а сите заедно прават еден **Голџи систем**. Секој диктиозом (на електронски микрофотографии од ултра тенки пресеци) е изграден од определен број (главно 2-7) цистерни, помалку или повеќе плоскати, кои лежат една над друга паралелно поставени.

Продуктите од синтетската активност на клетката: протеини, липиди, а посебно јаглехидратите (целулоза, хемицелулоза и пектински материи) преку ендоплазматичниот ретикулум се внесуваат во каналите на цистерните на Голџиевиот систем. По соодветната обработка тие материи се натрупуваат или се одделуваат како крајни продукти под форма на секреторни везикули или меурчиња со различна големина.

Првенствено има секреторна функција, поради што жлездените клетки имаат најдобро развиен голџи систем. Голџи системот а посебно везикулите големо значење имаат во процесот на цитокинеза при формирањето на клеточна плоча, а од неа средна ламела и примарен клеточен сид.

Лизозоми

Лизозомите се субмикроскопски цитоплазматични свечични структури односно интрацелуларни гранули. На електронски микроскоп може да се воочи дека кај нив разликуваме мембрана и внатрешна содржина (или матрикс).

Внатрешната содржина (т.е. матрисот) содржи голем број на хидролитички ензими, кои можат да ги разградат сите видови на

високомолекулски органски материи: протеини, нуклеински киселини, јаглехидрати и липиди. Ензимите се синтетизираат во грануларниот ендоплазматичен ретикулум, се пакуваат во структурите на Голџи системот, од каде се одделуваат како лизозомни меурчиња.

Лизозомите се наоѓаат во животинските клетки додека многу малку се знае за лизозоми во растителни клетки. И покрај тоа што доста автори сметаат дека во растителната клетка не е присутна ваква структура, сепак постои веројатност дека ги има и во растителните клетки, бидејќи и кај растенијата се одвиваат многу хидролитички процеси т.е. деградација на интрацелуларни структури и на цели клетки како нормални физиолошки процеси, пример: при диференцирањето на трахеи - се лизираат напречните кл. сидови, додека кај диференцираните трахеиди, трахеи, склеренхимски клетки и др. се лизира целокупната жива содржина (протопласт). Во одредени услови со лизозомите клетката ги разградува и сопствените, остарени или непотребни органели (пример- митохондрии, мембрани на ендоплазматичниот ретикулум и др.) или натрупани резервни хранливи материи.

Растителните клетки содржат голем број на хидролази кои овозможуваат разложување на различни клеточни структури, што главно се наоѓаат во вакуоларниот сок т.е. вакуолите.

Повеќе автори сметаат за растителните клетки терминот лизозоми главно треба да се користи само во биохемиски смисол.

Сферозоми

Тоа се цитоплазматични органели карактеристични за растителните клетки. Во цитоплазмата на растителната клетка се наоѓаат ситни свечички структури (со дијаметар од 0,5-1,0 микрометри) што силно ја прекршуваат светлината, наречени **сферозоми**.

Тие се слични на масните капки, што се докажува при нивното боене со исти бои со кои се бојат масните материи, поради што на светлосен микроскоп тешко се разликуваат од нив.

На електронски микроскоп може да се воочи дека тие се составени од липопротеинска мембрана и внатрешна содржина - строма (или матрикс).

Внатрешната содржина на сферозомите, означена како строма, има грануларен (зрнест) изглед, а содржи значително количество масни материи и ензими. И покрај тоа што содржат хидролитички ензими, сферозомите не покажуваат хидролитичка активност како лизозомите.

Сферозомите претставуваат прекурсори (претходници) на масните капки. Бидејќи сферозомите се способни да синтетизираат масни киселини, кои не се синтетизираат во животинските клетки, често уште се нарекуваат **ОЛЕОЗОМИ** (што е во склад со нивната функција).

Формирањето на сферозомите и масните капки е слично, со таа разлика што сферозомите имаат гранулирана строма, додека масните капки изгледаат како светли хомогени вакуоли исполнети со липиди.

Образувањето на сферозомите е тесно поврзано со натрупувањето на липиди (т.е. масни материи) во крајните (терминалните) делови на тубулите (цевчињата) од Ендоплазматичниот ретикулум. Потоа со констрикција

(стеснување) терминалните делови се одвојуваат како мали везикули. Како резултат на синтетската активност т.е. продукцијата на липидите. везикулите постепено растат и преку јувенилен стадиум достигнуваат големина на типичен адултен сферозом, кој лесно се препознава по грануларниот (зрнестиот) изглед на стромата (матриксот).

Со понатамошна синтеза на липиди, постепено сферозомот се исполнува со липиди, при што зрнестиот изглед на стромата од сверозомот постепено исчезнува и на крај се добива една хомогена строма. На тој начин се добива структура која претставува светла масна капка (вакуола).

Цитозоми (или Микротела)

Цитозомите прво се откриени во животинските клетки а покасно се покажало дека во голем број ги има и во растителните клетки.

Микротелата имаат сверишна, јајцевидна или друга неправилна форма со пречник (0,2 - 1,5 микро метри). На Електронски микроскоп кај цитозомите се препознава мембрана и матрикс, кој може да биде фино грануларен (зрнест) до фибриларен (кончести).

Во матриксот на цитозомите (микротелата) често доаѓаат аморфни нуклеониди и кристални инклузии. Содржат ензими кои се разликуваат во зависност од типот на клетките каде се наоѓаат меѓутоа, за сите микротела карактеристичен е ензимот каталаза.

Разликуваме два типа на цитозоми (т.е. микротела) и тоа:

- ПЕРОКСИЗОМИ и ГЛИОКСИЗОМИ.

1. **Пероксизомите** - прво се изолирани од животинските клетки (од хеперот) а покасно од растителни клетки. Во растенијата посебно многу ги има во клетките на асимилациониот паренхим, (како фотосинтетски активни клетки) и тоа во непосредна близина на хлоропластите и митохондриите, што зборува за нивната функционална поврзаност во процесот на фотореспирација. Овие микротела содржат ензими (каталаза и некои аминокислотни трансферази) кои предизвикуваат гликолитичко распаѓање при фотореспирацијата (фотодишењето), односно учествуваат во разградувањето на водородниот пероксид, од каде и доаѓа името пероксизоми.

2. **Глиоксизомите** - се микротела кои во голем број се најдени во ендоспермот и котиљоните, посебно кај оние семиња кои содржат во голем процент резервни масни материи, пример кај: *Рицинус*, *сомчољед* и др.

Глиоксизомите се јавуваат само за време на ртење (клиење) и растење на никулецот и се тесно поврзани со сферозомите. Од ова се гледа дека во глиоксизомите се наоѓаат ензими кои имаат важна улога во хидролизата на масните материи (т.е. липидите) односно во трансформирањето на липидите до јаглехидрати. Најчесто со целосното искористување на липидите исчезнуваат и глиоксизомите.

Поедини автори сметаат дека на светлина т.е. при позеленувањето на котиљонските листови глиоксизомите нестануваат (изчезнуваат), а пероксизомите како друг тип на микротела се појавуваат (диференцираат).

Меѓутоа, други сметаат дека не постојат два типа на микротела, туку станува збор само за еден тип кој може да преминува (се трансформира) во две функционални форми.

Според биохемиските испитувања се констатирало дека овие структури се образуваат од Ендоплазматичниот ретикулум. Везикулите што се откинуваат со констрикција (слично како сверозомите) преку постепено растење и проширување се диференцираат во цитозоми т.е. микротела.

Микротубули

Микротубулите се органели што прввременно биле познати само за животинските клетки.

Отривањето на микротубулите во растителните клетки тесно е поврзано со развојот на методите на фиксација за електронската микроскопија, при што прво се откриени во клетките на врвното кореново меристемско ткиво. Денес се знае дека микротубулите се наоѓаат или можат да се продуцираат во клетките на сите еукариоти (растенија и животни). Меѓутоа, во последно време се повеќе се зборува и за нивно постоење и кај некои прокариоти (бактерии и модрозелени алги).

На светлосен микроскоп видливи можат да бидат само во групи и тоа во клетки што се делат, бидејќи нишките на делбеното вретено се снопиња од микротубули (околу 400) а поединечно се видливи на електронски микроскоп.

Една микротубула на електронски микроскоп изгледа како долга и тенка цевчеста структура (со пречник околу 10 микро метри), чиј ѕид е изграден од топчести (глобуларни) молекули на протеинот *тубулин*. Во ѕидот на микротубулите протеинските (тубулинските) глобули распоредени се во 13 надолжни (спирално извиткани) низи.

Во испитувањата од понов датум се укажува дека ѕидот на микротубулите изграден е од два слоја на глобуларни молекули односно од глобуларни димери на тубулин- А и тубулин- Б. Тубулинот во микротубули се полимеризира во присуство на **GTP** (гванозин трифосфат) и на (Mg^{++}) јони во средината. Додека присуството на одредени цитостатици како **COLNACINOT**, го спречуваат процесот на полимеризација а може да предизвика и деподимеризација на веќе формирани микротубули до глобуларни тубулини.

Микротубулите во основната цитоплазма доаѓаат како структури на внатрешниот скелет.

Типичните микротубули се наоѓаат во периферната цитоплазма во непосредна близина на плазмалемата, во структурата на влакната од делбеното вретено и на фрагмопластот, кој учествува во формирањето на клеточната плоча при цитокинезата.

ПЛАСТИДИ

Пластидите се карактеристични структури само за еукариотските растителни клетки, ги нема во животинските клетки, габите и кај прокариотите.

За прв пат пластидите, подетално ги проучува **ШИМПЕР** (SCHIMPER, 1883) кој го дава и името пластиди од грчките зборови: - **plasticos, plastos** = образува, оформува.

Од ШИМПЕР е предложена и првата класификација (поделба) според пигментацијата (обојувањето) на пластидите, која се користи и денес.

1. **Леукопласти** - безпигментни (безбојни) пластиди.
2. **Хлоропласти** - зеленообоени пластиди и
3. **Хромопласти** - жолто-портокалово обоени пластиди.

Пластидите кои содржат пигменти уште се познати (означени) како **хроматофори** (односно структури кои носат пигмент-боја).

За разлика од ШИМПЕР, МАТИЕНКО (1965) смета дека по правилно би било пластидите да се поделат на две групи, и тоа:

1. Безбојни џласџиди или ЛЕУКОПЛАСТИ и
2. Пигментирани (обоени) џласџиди или ХРОМОПЛАСТИ (во поширок смисол).

Хромопластите пак од своја страна се делат на:

- а) **ХЛОРОПЛАСТИ** - со доминантни хлорофилни пигменти
б) **КАРОТЕНОИДОПЛАСТИ** (или хромойласии во потесен смисол)
-со каротиеноидни пигменти.

Трите вида на пластиди бидејќи се сродни структури, во одредени услови можат да се трансформираат (преминуваат) од еден во друг вид.

Според ШИМПЕР се смета дека пластидите се трансформираат по цикличен тек, шематски можеме да ја прикажеме на следниов начин:

ЛЕУКОПЛАСТИ	ХЛОРОПЛАСТИ
	ХРОМОПЛАСТИ

Пример: леукопластите кај **компирот** (*Solanum tuberosum*) под дејство на сончева светлина се трансформираат во хлоропласти, потоа, при зреење на зелените плодови хлоропластите преминуваат во хромопласти (=каротеноидопласти) и др. примери.

Меѓутоа, од поновите проучувања на повеќе автори, со сигурност е докажано дека трансформирањето (преминувањето) на пластидите од еден во други вид, нема цикличен карактер бидејќи преставува **монотропен (едносмерен) и ирверзибилен (неповратен) процес**, што може да се види и од шематскиот приказ.

ХЛОРОПЛАСТИ	
ЛЕУКОПЛАСТИ	КАРОТЕНОИДОПЛАСТИ
ПРОПЛАСТИДИ	
ПЛАСТИДИЈАЛНИ ИНИЦИЈАЛИ	

Различните видови на пластиди имаат свои специфични и карактеристични својства, меѓутоа општо и заедничко за сите пластиди е тоа што имаат двојна пластидијална мембрана која го одвојува матриксот (или стромата) на пластидот од цитоплазмата.

Основната функција на пластидите се состои во способноста за продукција на органски материи и способност за нивно трансформирање во резервна состојба.

ХЛОРОПЛАСТИ

За разлика од **Cyanophyta**, и фотосинтезирачките бактерии (како прокариоти) каде фотосинтетскиот апарат преставува едноставен систем на ламеларни структури во цитоплазмата, кај еукариотските растителни клетки тој е затворен во специфични цитоплазматични структури (органиели) познати како хлоропласти.

Од ова произлегува дека хлоробластите како фотосинтетски активни пластиди, се наоѓаат само во еукариотските растителни клетки.

Присуството на нуклеински киселини (DNA и RNA) и рибозоми во хлоропластите, укажува дека тоа се цитоплазматични органели, кои во споредба со останатите органели метаболички и генетски во извесна мера се автономни или полу (семи) автономни, т.е. способни се за авторепродукција односно размножување по пат на нивно делењ

Морфологија на хлоройласџиџе

По правило хлоропластите се наоѓаат во клетките на асимилациониот паренхим односно во фотосинтетското ткиво на лист, млади зелени стебла и зелени плодови кои се изложени на сончева светлина. Меѓутоа, хлоропластите не секогаш ги има во ткива кои се изложени на директна светлина (пример, основните епидермални клетки кои не содржат хлоропласти).

Кај различни растителни видови па дури и на ниво на групи (класи), хлоропластите се разликуваат морфолошки (форма, големина и број), а исто така и по пигментот кој го синтетизираат.

Посебно шаренило (разнообразие) во морфологијата на хлоропластите сретнуваме кај алгите.

Кај голем број на **црвени и кафеави алги** хлоропластите се **дисковидни** т.е. **леќовидни по форма** и во голем број (слично на хлоропластите од вишите растенија).

Додека кај зелените алги може да се сретнат со : форма на спирално извиткани ленти (како кај *Spirogyra*); звездести (по два кај *Zygnema*); плочести (кај *Mougeotia*); мрежести (кај *Oedogonium*); прстенести и др.

Ова пак укажува дека кај голем број на претставители од зелените алги посебно од *DESMIDIACEAE*, формата на хлоропластите најчесто се совпаѓа со формата на клетката.

Kaj algите хлоропластите често се нарекуваат т.е. означуваат и како хроматофори. Ова во толку се оправдува бидејќи не се секогаш зелени.

Според бојата на хроматофорите се издвојуваат и цели систематски групи на алги, и тоа: **CHLOROPHYTA** - зелени алги; **PHAEOPHYTA** - кафеави алги и **RHODOPHYTA** - црвени алги.

Како предходно споменавме кај некои кафеави и црвени алги и кај сите виши растенија од мововидните растенија (**BRYOPHYTA**) заклучно со семените растенија (**SPERMATOPHYTA**) хлоропластите се униформни бидејќи имаат **дисковидна (елиптична) форма**, односно познати се како **зрнести хлоропласти**.

Големината на хлоропластите посебно кај алгите е доста варијабилна, и е во обратна пропорционална зависност од бројот на хлоропластите (бидејќи ако се поголеми ќе ги има во мал број и обратно). Додека кај вишите растенија хлоропластите имаат пречник (3-10 микро метри) и висина (1-3 микро метри).

Хлоропластите а посебно зрестите кај вишите растенија можат да го менуваат местото и положбата во клетката, пасивно кога се носени со цитоплазматичното струење и активно под влијание на надворешни фактори, пред се со промена на температурата и интензитетот на светлината.

Хемиски состав на хлоропластите

Во хлоропластите кај вишите васкуларни растенија водата (слично како и во клетката) е застапена во голем процент (60-70%) чие варирање е во тесна врска со водениот режим на растението. Додека во сувата маса од хлоропластот со најголем процент учествуваат, **протеините** (со 30-55%), и **липидите** (20-30%), додека **јаглехидратите** (посебно **глюкоза и скроб**) варираат во големи граници (или некаде се наведува дека просечно се застапени 3-7%).

Поголемиот дел од протеините заедно со липидите (коњуирани како липопротеини) се јавуваат како структурни во мембранските структури на ламеларниот систем на хлоропластите, додека останатиот дел преставуваат ензими (хлоропластидијални) или резервни материи.

За хлоропластите важно е присуството на

-пигменти (хлорофилни 8-10%, каротеноидни 4,5% и фикобилини кај некои алги),

-нуклеински киселини (DNA 0,5% и RNA 2-4%) и

-метални јони на Mg, Fe, Mn и Zn во трагови).

Пигменти - Најспецифична компонента на хлоропластите секако преставуваат пигментите (т.е. пластидијалните пигменти кои се директно поврзани со нивната функција) и тоа:

а. Хлорофилни (или зелени) пигменти

б. Каротеноидни (жолто-портокалови) пигменти и

в. Фикобилини (или расипиелни жолчни) пигменти.

а. ХЛОРОФИЛНИ пигменти -

Хлорофилот како главен фотосинтетски активен пигмент (бидејќи зема директно учество во процесот на фотосинтеза) претставува

најкарактеристичното хемиско соединение во хлоропластите и пошироко во растителната клетка.

Хлорофилната молекула има доста сложена структура. Хлорофилот всушност преставува **естер на хлорофилиновата киселина со метил алкохол и фитол**.

Молекулата на хлорофилот содржи едно **порфириноско јадро** кое е изградено од **четири пиролови прстени** во средината комплексно сврзани со еден атом на магнезиумот. **Карбоксилната група од третиот пиролов прстен естерифицирана е со метил алкохол**, додека карбоксилната група на четвртиот пиролов прстен е естерифицирана со **фитол**.

Досега во растенијата според фотостабилноста растворливоста и метаболитичката активност идентификувани се повеќе хлорофилни пигменти и тоа:

-хлорофил (а, б, с, d и е,) и бактериохлорофил.

Молекулите на различните хлорофилни всушност структурно се разликуваат и тоа по карактерот на страничните групи од вториот пиролов прстен.

Хлорофилот (а) кој преставува основни активни фотосинтетски пигмент, карактеристичен е за сите автотрофни растенија, додека **хлорофилот (б)** карактеристичен е за зелените алги (**Chlorophyta**) и вишите растенија, а хлорофилите (**с, d, е**) доаѓаат кај различни групи на алги.

a-----	----a+fikocijanin =Cyanophyta
b-----	----a+b =Chlorophyta и виши растенија
c-----	----a+c=Pheophyta и Bacillariophyta
e-----	----a+e =Chrysophyta
d-----	----a+d+fikoeritrin =Rhodophyta

Бидејќи хлорофилите **б, с, d и е**, апсорбираната светлосна енергија ја пренесуваат на основниот хлорофил (а), тие уште се означуваат како **помошни пигменти**.

Црвените бактерии во фотосинтетскиот апарат содржат специјален вид на хлорофил познат како **бактериохлорофил**.

Хлорофилот не се раствара во вода туку во органски растворувачи: ацетон, алкохол, бензол, етер и др.

б. КАРОТЕНОИДНИ пигменти-

Во хлоропластите во групата на помошни пигменти (покрај хлорофилите **б, с, d и е**) припаѓаат и жолто-портокаловите **каротеноиди** (или уште означувани како каротиноиди), кои се застапени со 4,5%.

Најпознати каротеноиди се портокалово црвените **КАРОТИНИ** и жолтите **КСАНТОФИЛИ**. Овие пигменти во нормална состојба на хлоропластите се маскирани од зелената боја на хлорофилот. Освен што

можат да ја пренесуваат абсорбираната енергија на хлорофилот (затоа се помошни) каротеноидните пигменти го заштитуваат хлорофилот од фотодеструкција.

в. ФИКОБИЛИНИ (или билипротеини)

Фикобилини се растителни жолчни пигменти, кои главно се наоѓаат кај некои **модро-зелени алги** (*CYANOPHYTA*) и **црвени алги** (*RHODOPHYTA*). Преставуваат помошни пигменти бидејќи слично на каротеноидите способни се да ја пренесуваат абсорбираната светлосна енергија на хлорофилот.

Во фикобилини (или билипротеини) спаѓаат:

-**фикоцијани** (фикоцијанобилини) кај модрозелените алги и

-**фикоеритрини** (фикоеритробилини) кај црвените алги.

Фикобилините како коњуирани (сложени) протеини (=хромопротеини), имаат хромофорна група чија молекула има иста тетрапиролна структура, но за разлика од хлорофилната, четирите пиролови прстени не формираат затворена структура (порфириноско јадро со метал), туку се поредени линеарно во низа.

Од понов датум откриен е и трети тип на фикобилини **АЛОФИКОЦИЈАНИН**, чија хромофорна група се уште не е позната.

Присуството на **металните јони** на Mg, Fe, Mn и Zn, иако во трагови има витално значење за физиолошката активност на хлоропластите.

Нуклеински киселини

Нуклеинските киселини во хлоропластите, независно еден од друг ги откриле **SISAJAN (1952)** и **METZNER (1952)**.

Хлоропластите содржат доста мала количина на **DNA** (0,5%) со што се докажало дека покрај јадрена (нуклеарна) постои и органеларна односно **хлоропластидна DNA**. Како и кај прокариотите хлоропластидната **DNA** преставува кружна и гола (безхистони) молекула. Се реплицира семиконзервативно (како и јадрената) во самиот хлоропласт.

Во нешто поголема количина (2-4%) во хлоропластите се наоѓаат различни типови на **RNA** (**r-RNA**, **t-RNA** и **i-RNA**). Рибозомската (**r-RNA**) предмет на проучување постанува откако во хлоропластите се откриени рибозомите.

Се покажало дека рибозомите што се во хлоропластите се помали и според седиментационата константа со 70-S спаѓаат во прокариотски тип. Дел од рибозомите во хлоропластите се наоѓаат како слободни а дел сврзани за хлоропластидните структури. Сврзаните рибозоми преставуваат полирибозоми т.е. здружени се со **i-RNA**, во кои се одвива процесот на синтеза на протеини.

Структурна и ултраситруктурна организација на хлоропластите

Хлоропластите се пластиди кои имаат доста сложена структура. Од цитоплазмата хлоропластите се одвоени со пластидијална мембрана, која

на електронски микроскоп се гледа дека е двојна т.е. составена (изградена) е од надворешна и внатрешна мембрана.

Инаку мембраните се мазни (агрануларни без рибозоми) и без пори и целосно го одвојуваат хлоропластот од цитоплазматичниот матрикс. Помеѓу двете мембрани (надворешната и внатрешната) се наоѓа простот кој е познат како **перипластидијален простор**

Во внатрешноста на хлоропластот се наоѓа протеински **матрикс** или уште познат како **СТРОМА**, во кој е сместен **ламеларен систем** односно сложен систем на мембрански структури (елементи).

Стромата всушност преставува хидрофилна протеинска средина, каде освен ламеларниот систем се наоѓаат и гранули кои се разликуваат по големина и хемиски состав. Во нив всушност се идентификувани и рибозомите (кои како претходно споменавме се јавуваат како полирибозоми).

Ако во стромата се присутни скробни зрна, тогаш тие се сместени помеѓу а не во мембранските структури на ламеларниот систем.

Во матриксот на хлоропластите секогаш одреден процент од глобулите преставуваат **пластоглобули** (осмиофилни структури). Пластоглобулите бидејќи имаат липидна природа, највероватно претставуваат резервоари на липидниот вишок во хлоропластите. Зголемување на бројот на пластоглобули во хлоропластите се забележува при нивното стареење.

Најважни во структурната организација на хлоропластот се **мембранските елементи на ламеларниот систем**. Тие ги содржат (носат) хлорофилните и каротеноидните пигменти кои се од основно значење во фотосинтетскиот процес.

Како основна структурна субединица на ламеларниот систем во хлоропластот, во прво време се сметал **ДИСКУС**-от, кој всушност преставува една кеса (или **saccula**) слична на цистерна од ендоплазматичниот ретикулум или диктиозомите.

MENKE (1960) овие субединици ги нарекува **ТИЛАКОИДИ**. За тилакоидите карактеристично е тоа што се поставени паралелно едни над други и се протегаат во правецот на надолжната оск на хлоропластот. На поедини места тилакоидите се густо припиени еден за друг, правејќи вертикален столб од сплеснати кеси, уште познат како **ГРАНУМ**. Бројот на тилакоидите во еден гранум исто и бројот на гранумите (т.е. граните) во хлоропластите може да биде различит.

Два соседни гранума меѓусебно се поврзани со интергранални (т.е. стромални) ламели, кои имаат изглед на разгранати тубули, уште познати како **ФРЕТИ** (или **ФРИТЕ**). Деловите на тилакоидите што доаѓаат интергранално, односно фретите, се викаат **интергранални** (т.е. **строматални**) фотосинтетски мембрани, а мембраните што влегуваат во состав на гранумот познати се како **гранални** фотосинтетски мембрани.

Треба да се истакне дека постојат и агранални (т.е. без грануми) хлоропласти.

Прашањето за молекуларната структура и организација на фотосинтетските мембрани услови (доведе) до проучување на архитектурата на хлоропластите со најразличити методи.

Електронско микроскопските испитувања на тилакоидната мембрана (како фотосинтетски активна мембрана) покажаа дека тилакоидната мембрана не е мазна како порано се мислело, туку површината од тилакоидната мембрана е покриена со сврични (грануларни) структури (субединици), кои преставуваат најмали морфолошки единици способни да извршат серија на фотохемиски реакции во фотосинтезата.

Со новите сознанија за субмикроскопската и макромолекуларната организација на плазматичната мембрана со течно (флуид)-мозаичниот модел (според SINGER и NICOLSON 1972) се покажа дека тилакоидната фотосинтетска мембрана битно не се разликува од самиот течно-мозаичен модел на мембрани, бидејки и тука масата т.е. матриксот на мембраната преставува липидниот двослој.

Меѓутоа, како мембрана во која се трансформира енергијата, тилакоидната мембрана се одликува со тоа што има глобуларни структури (партикули) со пречник од околу (100 Å) уште познати како **АТР-озоми** (или **куплујучи фактор**), бидејки учествуваат во синтезата на АТР.

За тилакоидните мембрани од посебна важност е тоа што во бимолекуларниот липиден матрикс освен структурни глобуларни протеини утврдено е присуството на трансмембрански **протеинско - хлорофилни комплекси или фотосистеми т.е. пигментни системи**.

Денес се познати два фотосистеми (I и II).

Според молекуларната организација секој фотосистем опфаќа т.е. е составен од **антенски дел (антена)** и **реакциони центар**, кои всушност преставуваат хлорофилно-протеински комплекси кои имаат специфична функција во фотосинтезата.

Според досегашните сознанија можеме да констатираме дека во хлоропластите на вишите растенија, фотосистемот-I се наоѓа и во граналните и во строматалните тилакоидни мембрани, додека фотосистемот-II доаѓа само во граналните тилакоидни мембрани

Репродукција и диференцирање на хлоропластите

Испитувањата покажале дека хлоропластите а и останатите пластиди не се формираат на ново (de novo), туку само со делба на постоечки органели или на нивните прекурсори. Според тоа постојат два основни начина на репродукција на хлоропластите:

1. Со делба на диференцирани хлоропласти и
2. Со диференцирање од прекурсорите на хлоропластите т.е. од пропластиди.

1. Делба на диференцирани хлоропласти е набљудувана кај: алги, мовови, папрати и кај некои цветни растенија (*Vicia*, *Pisum*, *Spinacia* и др.). Кај некои нижи растенија, како некои едноклеточни и повеќеклеточни кончести алги, кои имаат само по еден хлоропласт, директно се делат истовремено со делбата на клетката. Додека кај вишите растенија во чии клетки се наоѓаат голем број на хлоропласти, делбата на

хлоропластите се одвива независно од делбата на клетката, и тоа по пат на напречно стеснување т.е. констрикција, при што се добиваат два исти или различни хлоропласти.

2. **Недиференцираните ембрионални и меристематични клетки** кај вишите растенија немаат хлоропласти, меѓутоа содржат прекурсори за сите пластидите т.е. **пропластиди**.

Најраниот стадиум во диференцирањето на хлоропластите, преставуваат ситни глобуларни структури кои имаат двојна мембрана и матрикс што е нешто погуст од околната цитоплазма. Таквите структури се наречени **пластидијални иницијали**, кои се многу слични на митохондријалните иницијали.

Во следниот стадиум означен како **пропластид**, внатрешната мембрана формира внатрешни набори (израстоци) кои се протегаат паралелно со надолжната оската. На електронски микрофотографии доста јасно се гледа дека и пропластидите се делат со констрикција т.е. исто како и хлоропластите, додека делба на пластидијалните иницијали не е констатирана (забележана).

Пропластидите во хлоропласти ќе се диференцираат само со формирање на внатрешен ламеларен систем од израстоците на внатрешната мембрана и тоа под влијание на сончева светлина. Меѓутоа, во отсуство на светлина не доаѓа до формирање на ламеларен систем т.е. отсуствува ламелацијата, не се формираат грануми и наместо ламеларен систем се појавува т.е. формира т.н. **проламеларно тело**.

Доколку таквите пропластиди со проламеларно тело се осветлат настануваат одредени биохемиски и ултраструктурни промени што условуваат формирање на ламеларен систем со диференцирани стромални и гранумски мембрански структури. Кај некои растенија преминувањето на проламеларното тело во ламеларен систем се одвива доста брзо така да понекогаш доволно е осветлување од само две минути.

Во тесна врска со формирањето на ламеларниот систем при диференцирањето на хлоропластите е и синтезата на хлорофилот односно на протохлорофилот, кој се редуцира во хлорофил (фоторедукција на протохлорофилот).

ХРОМОПЛАСТИ (или КАРОТЕНОИДОПЛАСТИ)

Пластидите кои имаат само каротеноидни пигменти се викаат хромопласти т.е. каротеноидопласти. Во склад со тоа преставуваат жолти или портокалово црвено обоени пластиди. Тие ја даваат бојата на венечните листови кај многу цветови и на многу плодови (патлиџан, лимон, кајсија, пиперка и др.). Додека во подземните растителни органи и делови (како кај морковот - *Daucus carota*) хромопластите многу поретко се сретнуваат.

Каротеноидопластите изградени се само од двојна пластидијална мембрана и строма. Тие ја немаат внатрешната сложена ламеларна структура, што е карактеристична за хлоропластите, поради што тие се фотосинтетски неактивни пластиди.

Каротеноидните пигменти како карактеристични пигменти за каротеноидопластите главо доаѓаат во стромата. Во младите

каротеноидопласти каротеноидните пигменти даваат хомогено обојување на стромата. Со процесот на стареење на каротеноидопластите пигментите се собираат во се поголеми количини и како такви можат да кристализираат.

Од каротеноидните пигменти денес се познати голем број (повеќе од 60 вида). Големiot број на каротеноидните пигменти всушност е поврзан со тоа што тие главно се јаглевородороди кои даваат изомерни форми.

Како доминантни во каротеноидопластите се издвојуваат пигментите на двете групи:

- **каротини** (портокалово црвени пигменти) и
- **ксантофили** (жолти пигменти).

Според застапеноста на прво место доаѓаат пигментите од групата **КАРОТИНИ** (со хемиска формула $C_{40}H_{56}$). Како јаглевородороди каротините имаат способност лесно да кристализираат и при тоа образуваат каротин кристали во стромата на хромопластите. Како поважни се издвојуваат **каротин** (алфа, бета и гама). Хромопластите на морковот (*Daucus carota*), пиперката (*Capsicum sp.*) и др., содржат висок процент на каротин.

Изомер на каротинот е **ликопинот** кој го има во хромопластите на патлицанот (*Solanum lycopersicum*), шипката (*Rosa canina*), кајсија, праска и др.

Втората поголема група на каротеноидни пигменти се **КСАНТОФИЛИТЕ** (кои се фсушност оксидирани каротици $C_{40}H_{56}O_2$). За разлика од каротините ксантофилите се аморфни некристализирачки пигменти.

Како прв се споменува **лутеинот** (или уште познат како **ксантофил**). Жолтата боја на венечните листови кај многу цветови се должи на лутеинот од хромопластите.

Зеаксантин-от (како изомер на лутеинот) ја дава жолтата боја на зрното кај пченката (*Zea mays*).

Црвените пиперки содржат (1-2%) **капсантин**.

Во кората на лимон и портокал присутен е **фукоксантин**, **виолоксантин**, доаѓа во цветовите на љубичица (*Viola sp.*)

Електронско микроскопските испитувања покажаа дека пигментите во каротеноидопластите се сврзани за определени т.н. носечки структури што се наоѓаат во стромата.

Во последно време утврдено е дека и кај каротеноидопластите има **DNA** (со кружна форма како кај хромопластите).

Каротеноидопластите ретко водат потекло т.е. се добиваат со диференцирање од пропластидите и со трансформирање на леукопластите, главно се добиваат со трансформација на хромопластите односно преставуваат крајни дегенеративни стадиум на монотропниот развој на пластидите.

Според начинот на образување и морфологијата, ги разликуваме следните три типа:

- **кристални**,
- **фибриларни (или вретеновидни) и**
- **глобуларни каротеноидопласти.**

1. Кристални каротеноидопласти.-

Кај некои растенија например во коренот на морковот, каротеноидопластите се добиваат директно со трансформација на леукопластите. При овој процес со постепено зголемување на количината на каротеноидните пигменти во леукопластите доаѓа до исчезнување на скробните зрна. Акумулираните пигменти покасно кристализираат во т.н. **каротин кристали** со најразлични форми (игличести, плочести и др.), кои најчесто и ја одредуваат морфологијата на каротеноидопластите.

Со образувањето на кристалите, кои обично целосно ја исполнуваат стромата, доаѓа и до одредено деформирање на каротеноидопластите, бидејќи од нив останува само пластидијалната мембрама која го обвиткува (опфаќа) кристалот. Ваквиот вид е познат како **кристален тип каротеноидопласти (хромопласти)**.

2. Фибрилари (или вретеновидни) каротеноидопласти.-

Каротеноидопластите главно се добиваат со дегенерирање на хромопластите. Најдобро овој процес се гледа при зреењето на плодовите (кај многу растенија: патлицан, пиперка, шипка и др.), бидејќи во хромопластите постепено хлорофилот се разрушува и на негово место се зголемуваат т.е. натрупуваат нови каротеноидни пигменти (пример **ликопинот** кај патлицанот). Паралелно со ова, во помала или поголема мера, меѓутоа не целосно, се менува т.е. нарушува ламеларната ултруктурна организација на хромопластите. На тој начин доаѓа до образување на вретеновидни или срповидни жолто-портокалово пигментирани тела кои содржат каротеноидни пигменти, односно на **фибриларни каротеноидопласти**.

3. Глобуларни каротеноидопласти.

Во други случаи, како во венечните листови на лутичето (*Ranunculus*), при трансформацијата на хромопластите во каротеноидопласти доаѓа до целосно разградување на тилакоидните структури од ламеларниот систем, а каротеноидните пигменти остануваат растворени во липидни капки и притоа се образуваат **пластоглобули**. За разлика од хромопластите каде липидите се застапени во сувата маса со 1/3, во каротеноидопластите ги има 1/2 (или 58%). Кога пластоглобулите се во голем број, стромата се разрушува и во средината каротеноидопластот станува оптички празен бидејќи тие се сместени до внатрешната пластидијална мембрана. Во овој случај формата на хромопластот се задржува а се образуваат **глобуларни (или зрнести) каротеноидопласти**.

ЛЕУКОПЛАСТИ

Бидејќи леукопластите не содржат во стромата пигменти, тие преставуваат безбојни пластиди. Според димензиите се најмали пластиди, а по форма најчесто се кругли т.е. лековидни, поретко се издолжени вретеновидни или јајцевидни, додека во состојба на активно движење тие можат да бидат амебовидни.

Во онтогенетскиот развој леукопластите се во директна врска со пропластидите.

Како пропластидите и леукопластите илаат малку мембрански структури, меѓутоа можат да образуваат добро организиран ламеларни систем под дејство на светлината и да се на тој начин трансформираат во хлоропласти.

Во зависност од функцијата и местото каде се наоѓаат, разликуваме два типа на леукопласти.

1. Првиот тип на леукопласти, - преставуваат мали кругли блескави (безбојни) структури кои се наоѓаат во цитоплазмата околу јадрото на епидермалните клетки од епидермисот на листот кај одредени растенија како *Tradescantia*, *Orchis* и др. За овој тип на леукопласти карактеристично е што и покрај тоа што се изложени на светлина не се трансформираат ниту во хлоропласти ниту во каротеноидопласти. Исто така во нив не доаѓа ни до натрупување на резервни материи. Какво е значењето на овие леукопласти сеуште не е доволно разјаснето. Меѓутоа, некои автори ги сметаат за недоразвиени или дегенерирани хлоропласти, без способност да синтетизираат хлорофилни пигменти.

2. Леукопластите од вториот тип - доаѓаат во клетки од ткива и органи до кои не допира (доаѓа) светлина, како на пример во внатрешноста на стеблото, во коренот, во плодот и др. Овој тип на леукопласти поврзан е со секундарната синтеза на органски материи и нивно складирање во клетката како резервни материи.

Во зависност од тоа што синтетизираат и складираат разликуваме три видови на леукопласти и тоа:

- амилојласџиџи,
- елајојласџиџи (или олеојласџиџи) и
- џројџеинојласџиџи (или џројџеојласџиџи).

а) Амилојласџиџиџе се образуваат со диференцирање на пропластидите, имаат слабо развиен ламеларни систем, строма (во која се формираат скробни зрна) и двојна пластидијална мембрана. Од поновите испитувања констатирано е дека постои разлика помеѓу пропластидите кои се трансформираат во амилопласти и оние кои се трансформираат во хлоропласти. Односно при образувањето на амилопласти никогаш не доаѓа до формирање на проламеларно тело, кое секогаш се формира кај хлоропластите во темно.

Јаглехидратите (=глицидите) кои се образуваат при фотосинтезата, меѓутоа изнесени надвор од хлоропластите, во стромата на амилопластите се складираат во форма на скробни зрна. Формирањето на скробно зрно започнува тогаш кога во стромата на амилопластот се појави т.е. формира еден или повеќе центри (=ХИЛУСИ) околу кои по пат на апозиција се наталожуваат слоеви од скробни молекули. За релативно кратко време скробното зрно до таа мера се зголемува што на крај може да биде неколку пати поголемо од амилопластот. Всушност со формирањето на скробното зрно од амилопластот останува само пластидијалната мембрана која е растегната околу скробното зрно, а често доаѓа и до нејзино раскинување.

Според начинот на кој се формираат скробните зрна можат да бидат:

- прости, сложени и полусложени.

Кога во еден амилопласт се образува само еден центар (ХИЛ) во тој случај доаѓа до формирање на **прости скробни зрна**.

Во зависност од тоа дали скробот се наслојува во правилни концентрични или неправилни ецентрични слоеви, разликуваме

-џросџиџи конценџиџрични скробни зрна (како кај џрав-*Phaseolus*, џчениџа-*Triticum* и др.) и

-џросџиџи еценџиџрични скробни зрна. (како кај комџироџи-*Solanum tuberosum* и др.)

Ако во еден амилопласт се образуваат најмалку два или повеќе центри, доаѓа до формирање на повеќе скробни зрна, меѓутоа бидејќи сите се опфатени со заедничка пластидијална мембрана, тие преставуваат **сложени скробни зрна** (како кај оризот-*Oryza sativa*, овесот-*Avena* и др. По раскинувањето на пластидијалната мембрана сложените скробни зрна се распаѓаат на поединечни (т.е. прости) скробни зрна.

Во некои амилопласти кај комџирот, на почетокот со два или повеќе центри започнуваат да се образуваат како сложени, меѓутоа, тоа што покасно се опкружуваат со заеднички скробни слоеви, завршуваат како прости. На ваков начин всушност доаѓа до формирање на **полусложени скробни зрна**.

б) Елајојласџиџиџе (=олеојласџиџиџе) преставуваат кругли или амебовидни (по форма) леукопласти во кои се складираат дел од резервните масни материи т.е. липидите.

в) Пројџеинојласџиџиџе (=џројџеојласџиџиџе) се леукопласти специјализирани за складирање на дел од резервните протеини. Во стромата на овие структури обично се формираат снопчиња од фибриларни протеини.

МИТОХОНДРИИ

Митохондриите се органели кои се наоѓаат во цитоплазмата на сите еукариотски клетки, кои се способни за аеробни метаболизам.

Од поново време се податоците за структури кои се еквиваленти на митохондриите и кај бактериите (т.е. кај прокариотите) кои се означени како **мезозоми**.

И кај некои габи откриени се структури со форма на тубули или везикули, познати како **ЛОМАЗОМИ**, кои структурно и функционално слични се на бактериските мезозоми.

Митохондриите во живо (т.е. "*in vivo*") неможат добро и јасно да се набљудуваат со оптички микроскоп, меѓутоа, ако се бојат со специјални витални бои можат да се идентификуваат со фазно-контрасни микроскоп и на оптички микроскоп.

Митохондриите се безбојни ситни структури, со доста варијабилна форма. Најчесто изгледаат како единечни зрна, двојни или сврзани во зрнести низи (вериги), потоа како прави или извиткани стапчиња и др. Поради тоа овие клеточни структури се нарекувани со најразлични имиња и тоа: **хондриозоми (сџџаџџесџиџиџиџе), мџџонохондриџи (зрнесџиџиџе) и др.**

Бројот на митохондриите во една клетка зависи од типот, од метаболичката активност и од физиолошката состојба на клетката, а може да се движи од неколку десетици до неколку илјади, односно во просек доаѓаат од 50-5000 митохондриџи.

Во клетката митохондриите се распоредени различито, најчесто распоредот е во зависност со физиолошката состојба на клетката.

Хемиската анализа покажа дека митохондриите се главно изградени од: **јиројени** (65-70%) и **лијиди** (25-30%).

Во митохондриите поголемиот дел од протеините се врзани во мембраните (т.е. структурни), а дел се слободни во матриксот и во перимитохондријаната течност.

Додека скоро сите липиди се врзани (структурно) во мембраните на митохондриите.

Со електронски микроскоп во митохондриите откриени се рибозоми, кои се помали од цитоплазматичните и со (70-S) се слични на бактерискиот тип рибозоми.

Од понов датум е откривањето на **нуклеинските киселини (RNA и DNA)** во матриксот на митохондриите. Митохондријална DNA преставува двојно спирална молекула со кружна форма, слична на DNA од хлоропластите.

Во матриксот на митохондриите доаѓаат сите видови на **RNA**, додека во митохондријалните рибозоми се наоѓа **r-RNA**.

Митохондриите кај сите еукариотски клетки во основа имаат иста и доста сложена структурна и ултраструктурна организација.

На електронски микрофотографии јасно се гледа дека од цитоплазмата се одвоени со двојна мембрана, на која структурно а посебно биохемиски се разликуваат, **надворешна** и **внатрешна** мембрана. Помеѓу двете мембрани се наоѓа простор познат како **јеримитохондријален јиростор**, исполнет со содржина позната како **јеримитохондријална јичност** (Сл. 00).

Внатрешноста на митохондриите која всушност е одвоена со внатрешната мембрана, е исполнета со митохондријален **матрикс** (или **митохондријална течност**), (Сл. 00).

Матриксот всушност преставува течна фаза со хомоген изглед, кој содржи растворени протеини, ензими, и други мали молекули. Меѓутоа, на ЕМ во матриксот понекогаш се воочуваат (и распознаваат) ситни гранули што одговараат на митохондријалните рибозоми, и фибрили (фини структури) од молекулата на **DNA**.

Внатрешната мембрана се карактеризира со тоа што формира внатрешни набори што навлегуваат подлабоко или подлабоко во матриксот. Ваквите набори се познати како **КРИСТИ**. Обично кристите се поставени нормално на должната оска на митохондриите и преставуваат нецелосни прегради, кои не го прекинуваат континуитетот на внатрешниот простор т.е. матриксот на митохондриите.

Наборите можат да имаат форма на **гребени** (т.е. **cristae**) или на **цевчиња** (**tubuli**), а во последно време се наведува и интермедиерна форма со облик на **кеси** (**saculi**), кои се карактеристични за митохондриите во растителните клетки.

Бројот, формата и ориентацијата на наборите (т.е. кристите) кај различни типови на клетки и за различни стадиуми на развој се разликува. Пример: недиференцираните меристематични клетки имаат

митохондриите со слабо развиени набори во споредба со диференцираните трајни клетки, потоа кај ситестите елементи како безјадрени клетки кристите се доста послабо развиени во споредба со клетките придружни кои се со јадро и побогати со цитоплазма и имаат митохондриите со добро развиени кристи. Независно од формата, наборите во голема мера ја зголемуваат внатрешната површина на митохондриите а тоа е тесно поврзано со ензиматската и воопшто целокупната активност на митохондриите.

По внатрешната површина на внатрешната мембрана со Електронски микроскоп е откриено присуството на ситни субединици, кои во прво време биле означени како **оксизоми** т.е. мултиензимски партикули (честички) (Сл. 00).

Со примена на посебна техника на фиксација и препарација за ЕМ, подетално е проучена морфологијата, хемизмот и функцијата на овие субединици, кои се наречени како **елементарни јартикули** (или **Ф-1 јартикули**). Бидејќи во главичестиот дел содржат **АТР-аза** или **АТР-синтетаза** кои учествуваат во оксидативната фосфорилација овие партикули уште се познати и како **АТФЕОЗОМИ**.

Основната функција на митохондриите е оксидативната фосфорилација т.е. претварање на хемиската енергија на различните органски материи во енергија на макроенергетски соединенија (**АТР**)

Имајќи во предвид дека митохондриите содржат свои нуклеински киселини (**DNA, RNA**) и рибозоми и дека се способни сами да синтетизираат протеини тие во извесна мера преставуваат автономни (семиавтономни) структури. Како такви тие се способни и за авторепродукција и тоа со делба на диференцирани митохондриите (слично на хлоропластите).

Во последно време се зборува дека од митохондриите по пат на пупење, се одвојуваат мали израсоти наречени митохондријални иницијали, кои се развиваат прво во промитохондриите и на крај од нив се добива диференцирана митохондрија.

ЈАДРО (лат. Nucleus, гр. karyon)

Јадрото е една од најсуштествените и највоочливите структури во еукариотската клетка, што може да се набљудува и со светлосен микроскоп.

Во клетките на сите еукариоти јадрото претставува организирана структура која од цитоплазмата е одвоена со мембрани.

Јадрото во текот на клеточниот циклус подложено е на низа сложени, меѓутоа, регуларни промени, при што можеме да разликуваме: **енергетско и кинетичко јадро**.

Енергетското јадро бидејќи припаѓа на неделбената фаза, уште е познато како **интерфазно, немитотично или метаболичко**. Од биохемиско-физиолошки аспект ова јадро е најактивно бидејќи во него се одвиваат најсуштинските промени т.е. подготовки на молекуларно ниво, па според тоа не е исправно да се означува со јадро во мирување, како често порано се нарекувало.

Морфологија на јадрото

Сите еукариотски клетки имаат јадро. Меѓутоа, некои во раните стадиуми на развојот имаат, а потоа при диференцирањето го губат јадрото и таквите клетки егзистираат како *безјадрени или ануклеарни* (пример: ситестите клетки или елементите на ситестата цевка).

Најчесто во клетката се наоѓа по едно јадро и тие се *мононуклеарни клейќи*, меѓутоа се сретнуваат и *двеејадрени* (т.е. *бинуклеарни*) *клејќи*, секако дека постојат и *полинуклеарни клейќи* т.е. со повеќе јадра (прим.: млечните цевки кај млечките *Euphorbiaceae*).

Полинуклеарноста (многујадреноста) може да биде само во одредени фази од развојот на организмот (како кај *јадрениот* т.е. нуклеарниот ендосперм) или целото тело да претставува една полинуклеарна клетка односно со *ЦЕНОЦИТ*-на организација, која се добива како резултат на незинхронизирана делба на јадрото и цитоплазмата, односно со успорена цитокинеза.

Полинуклеарна клетка се добива и со фузија на повеќе мононуклеарни клетки (како кај плазмодиумот) која е позната како *СИНЦИЦИУМ*.

Формата на јадрото е различита и е во тесна зависност од формата и функцијата на клетката.

Кај вишите растенија јадрото на меристемските и паренхимските клетки обично има кругла (т.е. топчеста) форма, а кај издолжените прозенхимски клетки има повеќе или помалку издолжена дисковидна или елипсовидна форма. Меѓутоа, има јадра и со друга карактеристична форма.

Големината на јадрото најчесто е пропорционална со волуменот на цитоплазмата т.е. големината на клетката.

Меѓутоа, големината на јадрото може да варира во зависност од функционалната состојба на клетката.

Јадрото кај повеќето габи има пречник (1-5 μm) додека во клетките на вишите растенија просечно има пречник (10-50 μm). Во просек поголеми јадра имаат монокотиледоните во споредба со дикотиледоните растенија.

Положбата на јадрото е различита, меѓутоа, за одреден тип на клетки и карактеристична, пример: кај изодијаметричните меристемски клетки кои се богати со цитоплазма, јадрото доаѓа средишно т.е. во геометрискиот центар.

Јадрото се одликува со погуста козистенција и поголема вискозност од цитоплазмата.

Јадрото се карактеризира со сложена хемиска организација во која најважни се протеините и нуклеинските киселини, коњуирани како нуклеопротеини.

Градба на јадрото

На секое јадро во интерфаза (неделбен период) се разликуваат следниве основни структури:

-јадрена мембрана (или кариошека)- која го обвиткува јадрениот материјал и го одвојува од цитоплазмата;

-јадрена плазма (или нуклеолаплазма, кариолаплазма) која го исполнува внатрешниот простор и во која се сместени (вклопени) останатите јадрени структури;

-хроматин (или хроматински материјал);

-јадренце (nucleolus) и

-јадрени рибозоми

Со електронско микроскопските испитувања откриена и проучена е фината т.е. субмикроскопската градба на сите јадрени структури.

Јадрената мембрана на светлосен микроскоп се отчитува како единечна, меѓутоа, на електронски микроскоп се гледа дека е изградена од две липопротеински мембрани (надворешна и внатрешна), сродни по структура на мембраните од ендоплазматичниот ретикулум и другите клеточни органели. *Надворешната и внатрешната* јадрена мембрана се раздвоени со *перинуклеарен простор* исполнет со содржина позната како *енхилема*.

Јадрената мембрана може да се смета како специјализирана структура која кај еукариотските клетки одвојува две клеточни фази: *цитоплазма и нуклеолаплазма* (во која е сместен генетскиот материјал).

Меѓутоа, електронско микроскопските испитувања потврдиле дека јадрената мембрана остварува директна врска - континуитет со мембраните на Ендоплазматичниот ретикулум (ER) за што потврдуваат рибозомите што се наоѓаат на надворешната површина од надворешната мембрана.

Карактеристично својство за јадрената мембрана (за разлика од другите мембрани) е присуството на пори (со пречник од 800-900 Å). Тие претставуваат сложени структури низ кои се остварува преминувањето на различни соединенија (протеини, нуклеински киселини и др.), т.е. размена на информации во двете насоки меѓу јадрото и цитоплазмата. На електронски микроскоп се гледа дека порите се исполнети со сложени глобуларни и фибрилари протеински структури. Поради сложената градба се означени како *порини* или *ануларни комплекси*, со што всушност се укажува дека порите на јадрената мембрана не се прости отвори преку кои директно и слободно би комуницирале нуклеоплазмата и цитоплазмата.

Јадрената мембрана не е постојана структура во клеточниот циклус, бидејќи во крајот на профазата од кариокинезата се фрагментира т.е. дисоцира на везикули и цистерни слични на тие од ER, а во крајната фаза од кариокинезата (телофазата) повторно се регенерира.

Внатрешноста на секое јадро е исполнета со *јадрена плазма (или нуклеолаплазма, кариолаплазма)* во која се вклопени хроматинот, јадренцата и рибозомите. Таа претставува медиум кој содржи протеини, RNA и посебно ферменти (ензими) кои обезбедуваат нормално одвивање на низа необично сложени процеси.

Јадренце (nucleolus) - Со мали исклучоци (како некои алги) сите еукариотски клетки во јадрото содржат обично (1-2), а во некои случаи и повеќе јадренца. Како не самостални структури кон крајот на профазата во кариокинезата, јадренцата дисоцираат т.е. исчезнуваат а потоа во текот на телофазата повторно се формираат (т.е. реконструираат).

Поновите (цитохемиски, биохемиски и ауторадиографски) испитувања покажуваат дека во јадренцето има DNA, RNA (r-RNA и t-RNA), протеини, липиди, вода и др. Нивната функција е сврзана за синтеза на протеини (посебно хистоните) и рибозомската RNA (r-RNA) и формирањето на рибозоми, кои подоцна преминуваат во цитоплазмата низ порите на јадрената мембрана.

Проучувањата укажуваат дека јадренцето (nucleolus) не е одвоено од нуклеоплазмата со сопствена мембрана и дека во него можат да се разликуваат четири ултраструктурни компоненти (т.е. делови или зони), кои не можат ад се сметаат за непроменливи т.е. статични.

1. *Pars chromosoma* (или нуклеолусен хроматин) претставува дел од хроматинот кој го опколува јадренцето во форма на прстен, всушност тој е интрануклеоларен хроматин кој ја носи нуклеоларната DNA.

2. Во фибриларниот дел (*pars fibrosa*) доаѓат фибрили кои всушност претставуваат рибонуклеопротени (r-RNA врзана за прптеини).

3. Грануларниот дел (*pars granulosa*) го претставува оној дел на нуклеолусот кој содржи грануларни структури кои се сметаат за прекуратори на рибозомите

4. *Матриксот* на јадренцето претставува дифузно протеинска супстанца низ која се протегаат фибрилари структури кои највероватно ги поврзуваат елементите на фибриларниот (*pars fibrosa*) и грануларниот (*pars granulosa*) дел.

Хроматинскиот мајери (или *хроматин*, од грчки *chroma* = боја) претставуваат најкарактеристична структура на јадрото.

Хемиската анализа покажа дека во хроматинот доаѓаат: DNA, RNA, протеини (хистонски и нехистонски), липиди, ензими и др. Во хроматинот всушност хистоните (како базични протеини) се врзани (коњуигирани) со DNA (однос 1:1) и прават НУКЛЕОХИСТОНСКИ КОМПЛЕКСИ.

Во зависност од тоа како хроматинот се бои со базични бои се разликуваат два типа на хроматин: еухроматин и хетерохроматин.

Еухроматинот претставува хроматин кој во клеточната делба поминува низ т.н. кондензациски циклус, и бидејќи во интерфаза е декондензиран (т.е. деспирализиран) слабо едвум видливо е обоен.

Хетерохроматинот пак претставува хроматин кој и после завршената делаба, односно во интерфаза сеуште е јако кондензиран па лесно се препознава бидејќи интензивно (јако) се бои.

ХРОМОЗОМИ

Хроматинот всушност претставува интерфазна форма на хромозомите или хромозоми во деспирализирана состојба.

Хромозомите се постојани и задолжителни компоненти на морфолошки диференцираните јадра.

Тие се структури кои ја одржуваат својата индивидуалност во клеточната делба.

Способни се да се самореплицираат (структурно удвојуваат) и во клеточните делби правилно да се делат. Тоа овозможува одржување на генетичкиот континуитет.

Морфологијата на хромозомите најдобро може да се набљудува за време на делбата на јадрото, и тоа во метафаза кога имаме дефинитивно формирани т.е. морфолошки најдиференцирани хромозоми.

Во текот на клеточниот циклус хромозомите имаат различен изглед, односно форма.

Во *интерфаза* хромозомите се долги и тенки конци во деспирализирана состојба, кога не можат поединечно да се разликуваат. Бидејќи биохемиско-физиолошки се доста активни, за нив се вели дека се во *функционална форма*.

За време на *делбата на јадрото (кариокинеза)*, хромозомите имаат форма на стапчести структури (кои интензивно се бојат со базични бои), уште позната како *транскрипторна форма*.

Бројот на хромозомите кај различни организми е различен, меѓутоа, за секој вид е специфичен и константен.

Вкупниот број на сите хромозоми во клетката се означува како **КАРИОТИП**.

Кај организмите со полово размножување, половите клетки (гамети) имаат **хаплоиден** (*n*) (редуциран на половина) број на хромозоми, во однос на соматичните (или телесните) клетки што се добиваат со делба на зиготот кои имаат двојно поголем, т.е. **диплоиден** (*2n*) број на хромозоми.

Хаплоидниот број на хромозоми кој претставува основни хромозомски број уште се означува како **ГЕНОМ**. Според тоа во јадрото на зиготот и на соматичните клетки (кои се добиваат со делба на зиготот) хромозомите на двата генома се *јарни или хомоложни*, бидејќи секој хромозом од едниот родителски геном има соодветен хомолог од другиот родителски геном.

Најмал број на хромозоми кај растенијата *2n=4* најдени се кај главоцветното растение *Haplopappus gracilis*.

Кај останатите растителни видови сретнуваме поголем и различен хромозомски број, на пример кај:

кчунка -	<i>Crepis sp.</i> (<i>2n=6, 8, 12, 14</i>),
грашок -	<i>Pisum sativum</i> (<i>2n=14</i>),
јачмен -	<i>Hordeum vulgare</i> (<i>2n=14</i>),
кромид -	<i>Allium cepa</i> (<i>2n=16</i>),
лук -	<i>Allium sativum</i> (<i>2n=16</i>)
пченка -	<i>Zea mays</i> (<i>2n=20</i>),
пченица -	<i>Triticum vulgare</i> (<i>2n=42</i>),
тутун -	<i>Nicotiana tabacum</i> (<i>2n=48</i>),
а кај некои папрати како:	<i>Dryopteris sp.</i> (<i>2n=164</i>)
	<i>Equisetum sp.</i> (<i>2n=216</i>),
	<i>Ophioglossum sp.</i> (<i>2n=630</i>)

Големината на хромозомите како и бројот, е специфична и константна за секој вид (организам).

Растенијата во однос на просечната должина имаат подолги хромозоми од животните, додека во растителниот свет монокотиледоните имаат просечно подолги хромозоми (со средна големина од 10 - 20 μ m, а најдолги хромозоми има *Trillium* -од *Liliaceae*, 32 μ m кога се

максимално кондензирани во метафаза). Хромозомите во метафаза како дефинитивно формирани структури со одредена форма (најчесто стапчеста) се карактеризираат со одредени морфо - функционални диференцијации и тоа:

1. Примарно или центромерно стеснување (констрикција)
2. Секундарно стеснување (констрикција)
3. Хетерохроматински сегменти (региони)
4. Теломери

Највоочливи морфолошки диференцијации на хромозомите преставуваат стеснувањата.

1. Примарно (центримерно, кинетичко) стеснување- Примарното стеснување е карактеристично за сите хромозоми на кариотипот, со кое хромозомите се поделени на два исти или нееднакви дела т.н. хромозомски краци.

Во примарното стеснување се наоѓаат важни структури: **центримерни регион (или центромер) и кинетохор.**

Центромерниот регион претставува најосетливиот дел на хромозомот, кој за време на митозата и втората мејотична делба, се дели надолжно (што претставува нормална појава), а со тоа се остварува надолжно раздвојување на двете хроматиди.

Присуството на кинетохорот во примарното стеснување има големо биолошко значење бидејќи се смета дека правилното делење односно движење на хромозомите во анафаза се должи на кинетичката активност на кинетохорот и делбеното вретено. За време на делбата на јадрото хромозомите со кинетохорот се поврзуваат за влакната на делбеното вретено, со што се овозможува движење на хромозомите кон половите и нивен правилен распоред во двете новодобиени јадра.

Обично на хромозомите се наоѓа по еден центромер, локализиран на строго место, таквите хромозоми се монцентрични.

Бидејќи примарното стеснување завзема одредено место секој хромозом е поделен на два обично различни по должина делови - познати како краци на хромозомот. Според положбата на примарното стеснување (односно центромерот) хромозомите можат да бидат:

1. АТЕЛОЦЕНТРИЧНИ и
2. ТЕЛОЦЕНТРИЧНИ

1. АТЕЛОЦЕНТРИЧНИТЕ хромозоми, примарното стеснување ги дели на два хромозомски крака. Според положбата на примарното стеснување и односот од должината на краците ателоцентричните хромозоми можат да бидат од:

а.) Мејоцентричен тип (М или m) кога центромерното стеснување е во средината и хромозомот го дели на два еднакви крака.

б.) Субмејоцентричен тип (sm), кога центромерното стеснување е оддалечено од средината и хромозомот го дели на два нееднакви по должина крака.

в. Акроцентричен (или субтелоцентричен) тип (ac, st), кога центромерното стеснување е субтерминално и едниот крак има

изразито помали димензии од другиот крак, при што едвај се забележува.

2. ТЕЛОЦЕНТРИЧНИТЕ хромозоми (Т или t) немаат два крака бидејќи центромерот е терминално (на самиот крај) и таквиот хромозом нема два крака.

Телоцентричните хромозоми можат да настанат спонтано со напречна делба во центромерниот регион на метацентричните хромозоми и вака добиените телоцентрични хромозоми можат да бидат стабилни и функционални, (како кај *Pisum* и *Triticum*). Понекогаш може да дојде до надолжно делење на телоцентричните хромозоми и притоа се добиваат ИЗОХРОМОЗОМИ т.е. хромозоми со два генетски идентични крака.

Во природата постојат хромозоми со две центромерни стеснувања (дицентрични) и со повеќе (полицентрични) или хромозоми со дифузни центромерни регион.

2.Секундарно стеснување. -Покрај примарното стеснување некои хромозоми од кариотипот поседуваат и секундарно стеснување (констрикција), кое нема способност да се врзува за нишките на делбеното вретено. За ова стеснување најчесто е поврзан мал топчест по форма додаток на хромозомот, означен како **сателит**, а хромозомите што го поседуваат се наречени сателитски хромозоми (SAT-хромозоми). Бидејќи по правило на секундарното стеснување од SAT-хромозомите, се образува јадренето (во телофаза од кариокинезата), оваа констрикција е позната уште како **нуклеоларен организатор.**

Секоја диплоидна хромозомска гарнитура има најмалку еден пар хомоложни SAT-хромозоми.

3. Хетерохроматински региони (сегменти)- Хетерохроматинот иако не се разликува по хемиски состав од еухроматинот, сепак и во интерфаза останува јако кондензиран (т.е. спирализиран).

Благодарение на современите техники за диференцијално бојење првенствено со GEMSA, доста прецизно т.е. со точност можат да се идентификуваат хетерохроматинските региони т.е. сегменти на хромозомите, а тоа пак дава можности за подобро проучување на нивната структура, односно на структурните промени на хромозомите.

4. Теломери- Терминалните делови на хромозомските краци иако не покажуваат видливи морфолошки диференцијации, по своето однесување се разликуваат од останатиот дел на краците. Овие делови се познати како **ТЕЛОМЕРИ.**

Теломерите како специфични делови овозможуваат заштита на интегритетот и индивидуалноста на хромозомите во тек на делбениот циклус. Благодарение на теломерите отсуствува хаотично и неконтролирано спојување на хромозомите.

Посебно важно е тоа што во кариокинезата поточно во анафазното движење двата теломерни делови на секој хромозом се ориентираат и движат кон едниот пол односно се униполарни. Катастрофално би било за структурниот интегритет на хромозомите доколку теломерите би имале спротивна ориентација т.е. би биле биполарни.

СТРУКТУРНА И УЛТРАСТРУКТУРНА ОРГАНИЗАЦИЈА НА ХРОМОЗОМИТЕ (или ОРГАНИЗАЦИЈА НА DNA ВО ХРОМОЗОМИТЕ)

Сложената структурна и ултра структурна организација на еукариотските хромозоми условена е од големината на DNA молекулата. Од ова пак произлегува прашањето: како настанува пакувањето на така големи DNA молекули, при што се добиваат метафазни и анафазни максимално кондензирани, а со тоа доста скусени и компактни хромозомски структури.

Со сигурност може да се каже дека хромозомите во основа се изградени од т.н. *елементарна хромозомска (или DNP - деоксирибонуклеоидна) фибрила* или уште наречена (од VEJDOVSKI 1912) *хромонема*, што е видлива и со светлосен микроскоп.

Хромозомите после S (синтетскиот) период се изградени од две *хроматиди*, а тоа најдобро може да се види во метафазата. Додека секоја хроматида или иден анафазен хромозом, е изградена од спирално извиткана *хромонема* и *матрикс*.

Матриксот како ахроматинска обвивка на хромонемата, се јавува во профазата паралелно со дисоцирањето т.е. исчезнувањето на јадренцето, а исчезнува во крајот на кариокинезата, со почетокот на деспирализацијата односно процесот на декондензација на хромозомите.

Хромонемата има способност да се спирализира (кондензира) и деспирализира (декондензира), со што се менува должината на хромозомите во текот на кариокинезата. По должината на хромонемата се забележуваат јазловидни задебелувања познати како *хромомери*, чишто број и распоред се постојани за секој хромозом.

Молекулската организација на хромозомите укажува дека хромонемите (т.е. DNP фибрилите) се изградени од структурни подединици познати како *нуклеозоми* (или DNP-глобули).

Според општо прифатениот модел во структурата на нуклеозомот влегува фрагмент (т.е. сегмент) од DNA со должина од околу (200) нуклеотидни парови кој прави два завоја околу хистонски октомер т.е. глобула од осум (8) хистонски молекули. Нуклеозомот претставува структура со пречник од (10 nm или 100 Å). Нуклеозомите меѓусебно се поврзани со слободна т.н. интернуклеозомална DNA, за која може да се врзуваат хистонски молекули (како хистонот - H_1) и молекули на нехистонски протеини.

Тоа што и интернуклеозомната DNA формира рамномерни спирални завои, овозможува нуклеозомите во DNP фибрилите да не бидат одвоени и оддалечени туку да се доближани т.е. збиени еден до друг. Во резултат на ваквата компактност од рамномерно пакувани нуклеозоми доаѓа до образување на *нуклеофилamenti* (или нуклеозомна фибрила), што претставува прв степен на кондензација на DNA кај еукариотите.

Резултатите од поновите испитувања укажуваат дека нуклеофилamentите подлежат и на втор степен на кондензација, при што се добиваат подебели фибрили т.е. структури наречени *соленоиди*.

Следниот степен на кондензација претставува спирализација на соленоидот, при што се добива правилна цевчеста структура СУПЕР СОЛЕНОИД (или единица на хромозомското влакно).

Се опишува спирализација и на суперсоленоидот, како четврти степен на кондензација, а структурите кои се добиваат се дефинитивно формирани (обликувани) метафазни хроматиди односно идни хромозоми.

Во текот на клеточниот циклус кондензацијата (односно спирализацијата) на хромозомите има цикличен карактер, бидејќи во интерфаза се декондензирани и имаат максимална должина, додека во кариокинезата дефинитивно обликуваните метафазни хромозоми (со т.н. метафазни климакс во организација на хромозомите) поради максимална кондензација имаат најмала должина.

Во врска со кондензацијата на DNA во хромозомите од скоро се јавува дилемата дали хромозомите во основната структура се од една DNA молекула т.е. хромонема (т.е. УНИНЕМАЛНИ) или од поголем број на DNA молекули (т.е. ПОЛИНЕМАЛНИ):

Според теоријата за *унинемалната структура*, во секој хромозом пред S-периодот се наоѓа само една DNA молекула, која не отстапува од WATSON - CRICK-овиот модел за двојни хеликс, што се протега по целата должина на хромозомот.

Додека според алтернативната *полинемална теорија* во основната хромозомска фибрила доаѓаат повеќе паралелно поредени DNA молекули.

Меѓутоа, денес е општо прифатено мислењето дека хромозомите имаат унинемална структура, кое може да се искаже и со следното:

Една хроматида - една DNA молекула.

Ваквата структура всушност преку семиконзервативна репликација на DNA, овозможува структурно удвојување на хромозомите односно од еднохроматидни преминуваат во двохроматидни структури. Репликацијата или структурното удвојување на хромозомите настанува во интерфаза од клеточниот циклус.

Хромозоми со повеќе DNA молекули познати се како политени хромозоми, бидејќи тоа се хромозоми со повеќе паралелно поредени хромонеми т.е. DNP фибрили. За овие хромозоми односно кај полинемалната организација на хромозомите постојат одредени тешкотии во објаснувањето на механизмот на пренесување на генетската информација.

НЕПРОТОПЛАЗМАТИЧНИ СТРУКТУРИ НА ПРОТОПЛАСТОТ (ПАРАПЛАЗМА или ПАРАПЛАСТ)

Параплазмата опфаќа клеточни делови кои немаат карактер на живот и се продукт од активноста на протопластот.

Тука спаѓаат:

1. Вакуола со вакуоларен (или клейочен) сок
2. Ерѓасјични мајтерии
 - а. Резервни мајтерии во џластидиите
 - б. Резервни мајтерии во цитоплазмата
 - в. Физиолошки активни мајтерии

ВАКУОЛА СО ВАКУОЛАРЕН (или КЛЕТОЧЕН) СОК

Вакуолите се определени простори во цитоплазмата (т.е. клеточниот лумен), исполнети со течна содржина т.н. вакуоларен (или клеточен) сок.

Во меристемските клетки т.е. клетките на тврното ткиво, тие се многубројни со мали димензии, при процесот на нарастување на клетките, нарастуваат и вакуолите, а со тоа доаѓа до нивно фузирање најчесто во една голема централна вакуола.

Кај диференцираните трајни клетки вакуолата завзема скоро (90%) од клеточниот волумен, додека цитоплазмата заедно со останатите структури претставена е од тенок слој кој е прилепен до клеточниот сид.

Вакуолата од цитоплазмата одвоена е со една (единечна) липопротеинска мембрана позната како **вакуоларна мембрана** или **тонопласт**.

По однос на потеклото на вакуолите, според група на автори кои се базираат на електронско микроскопските испитувања, се смета дека зачетоци на вакуолите претставуваат цистерните на ендоплазматичниот ретикулум. Во нив се натрупуваат (те. акумулираат) хидрофилни материи, кои со хидратација доведуваат до зголемување на цистерните, а потоа со нивно фузирање се формираат вакуоли кои се видливи на светлосен микроскоп.

Друга група на автори смета дека вакуолите се формираат независно од ЕР, односно откривањето на вакуоли во непосредна близина на Голџи структурите т.е. диктиозомите и врската со нив дава реална основа да се претпостави дека вакуолите имаат потекло од надворешните цистерни на диктиозомите.

Ваквото толкување за потеклото т.е. формирањето на вакуолите засега е најшироко прифатено.

Содржината на вакуолите најчесто се означува како клеточен сок, меѓутоа, за поточен и поправилан се смета терминот вакуоларен сок, кој поретко се употребува.

Хемиски состав (или Хемизам) на вакуоларниот сок

Вакуоларниот сок претставува течен продукт од активноста на живата протоплазма. Во него доаѓаат најчесто растворени најразлични неоргански и органски материи. Едни од нив преставуваат резервни материи кои по

потреба можат да се искористат од клетката, други се издвоени како крајни продукти кои неможат повторно да се искористат, а трети пак се директно сврзани со размената на материите.

Составот на вакуоларниот сок може да се разликува во клетките на различните ткива, органи и растенија, а во одредени случаи може да е различен и за одделните вакуоли во една иста клетка.

Вакуоларниот сок има сложен хемиски состав, меѓутоа, за попрегледно разгледување, издвојуваме: **ВОДА И НЕОРГАНСКИ МАТЕРИИ И ОРГАНСКИ МАТЕРИИ**

Вода и неоргански мајтерии

Во вакуоларниот сок содржината на водата изнесува 75-95% и може да варира според видот и составот на клетката. Пример: кај некои претставители од алгите таа достига до 95% и повеќе.

Водата со ваква застапеност ја претставува основната маса на вакуоларниот сок, во која се растворени многубројни материи.

Солиите на неорганските киселини, како што се: сулфати, фосфати, нитрати, карбонати и др., се важна компонента што растенијата ги примаат од почвата или од водата. Обично овие соли се растворени во водата на вакуоларниот сок и имаат важна улога во регулацијата на осмотскиот притисок. Многу поретко се среќаваат нерастворливи и тешко растворливи соли во вакуолата и тоа во кристална форма.

Кај некои растенија во вакуолата можат да се натрупуваат во поголем процент (%) поедини неоргански материи кои во околната животна средина ги има малку или во трагови. Пример: некои црвени и кафеави алги во вакуоларниот сок содржат повеќе **Бром** и **Јод**, одколку што ги има водата како животна средина.

Меѓутоа, во вакуоларниот сок кај некои растенија се внесуваат многу помалку, иако во околната средина нив ги има во голем процент, пример: **халопитните растенија** (растенија кои растат на солени почви) кои во вакуоларниот сок содржат незначителни количини на хлориди.

Органски мајтерии

Од органските материи во вакуоларниот сок почесто и во поголем процент доаѓаат: органски киселини и нивните соли; глициди; протеини; гликозиди; вакуоларни пигменти; танини; алкалоиди; сапонини и сапотоксини; витамини и др.

Органски киселини и нивните соли

Во вакуоларниот сок доаѓаат голем број на органски киселини и нивните соли. Обично се образуваат во цитоплазмата а се пренесуваат и складираат во вакуоларниот сок, и тоа понекогаш во такви количини што им даваат силно кисел вкус на одделни делови кај многу растенија, како што се зелени и зрели плодови, изданоци, листови и др.

Од органските киселини во вакуоларниот сок во голем процент се застапени: **оксалната; јаболчната; винската; лимонската; млечната; оцетната и др.**

Оксалната киселина (COOH-COOH) се среќава во вакуоларниот сок скоро кај секое растение. Меѓутоа, во слободна (т.е. елементарна) состојба ретко се јавува бидејќи како таква е токсична, поради што во вакуоларниот сок доаѓаат нејзините соли познати како *оксалајди*.

Оксалатите можат да бидат растворливи во вода, како што се киселите: *калциев оксалајд* кој се среќава кај видовите на *Rumex* (*киселец, шљавец*) и *најтриум оксалајд* кој го има кај халофитното растение *Salicornia herbacea*.

Најзастапен во вакуоларниот сок е нерастворливиот (тешко растворливиот) *калциев оксалајд*, кој може лесно да кристализира во форма на поединечни кристали (монокристали) или како поликристали.

Монокристалите имаат најразлична морфологија т.е. форма на: призма, пирамида, тетраедри, октаедри, ромбоедри, игличести и др., додека поликристалите можат да бидат: срастоци, друзи и сверокристали.

Најчеста форма во која се наоѓа кристалниот калциев оксалат се монокристалите, кои главно се формираат во листовите.

Монокристали со *стиљачеста* форма т.н. СТИЛОИДИ има во лист од *йеруника* (*IRIS*), и др. кристали во форма на тенки *иглици* т.н. РАФИДИ, кои најчесто се собрани во снопчиња доаѓаат кај *TRADESCANTIA*, *CONVALLARIA* (момина солза). Додека во листната дршка на *BEGONIA* доаѓаат *ромбоедрични* (или со друга полигонална форма) монокристали. Кога кристалите се многу ситни со тешко воочлива форма и повеќе на број се означуваат како ОКСАЛАТЕН ПЕСОК, како кај тутунот (*NICOTIANA TABACUM*).

Во епидермалните клетки на сувите лушпи од кромид (*ALLIUM CERA*), освен монокристали се среќаваат и поликристали од типот на СРАСТОЦИ, всушност тоа се два или повеќе монокристали кои се сраснати (слепени) под најразличити агли. Во поликристали спаѓаат и ДРУЗИ-те, кои се добиваат од повеќе пирамидални или конусовидни кристали што се во основата сраснати. Вакви кристали се образуваат во листната дршка на : орев (*JUGLANS*), *BEGONIA* и др.

Другите органски киселини, како што се: јаболчната, винската, лимонската, оцетната и др., во вакуоларниот сок можат да бидат и во слободна форма или во форма на нивните соли.

Протеини (белковини)

Во вакуоларниот сок доаѓаат простите протеини како што се: албумини, глобулини, глутелини, проламини и др.

Во вакуоларниот сок на клетките од ендоспермот во зелените (т.е. незрели) семиња, протеините главно се наоѓаат во растворена состојба. Меѓутоа, при процесот на зреење, вакуоларниот сок дехидрира, при што протеините преминуваат во цврста агрегатна состојба, доаѓа до формирање на т.н. **протеински или алеуронски зрна**.

Алеуронските зрна според составот т.е. хемизмот можат да бидат: **прости и сложени**.

Простите алеуронски зрна се само од протеинска компонента, а по форма се сферични или елиптични со мали димензии (многу помали од

скробните зрна). Овие зрна се карактеристични за ендоспермот на легуминозните (граорци) семиња. Прости алеуронски зрна се формираат и во семињата на житните растенија, само со таа карактеристика што се складираат во клетки на посебен слој познат како **алеуронски слој**, кој се наоѓа непосредно под семената обвивка. Постои разлика во дебелината на алеуронскиот слој кај житните растенија, пример кај пченицата (*TRITICUM*) најчесто е еднореден, додека кај пченката (*ZEA MAYS*) и други жита, е повеќе реден слој, од што зависи квалитетот на житата.

Во семето на маслодајните растенија, како: сончогледот, рицинусот (*RICINUS COMMUNIS*), и др., алеуронските зрна се сложени, бидејќи покрај протеинска содржат и непротеинска компонента. Обично се малубројни и големи по димензии.

Во сложените алеуронски зрна од рицинус, **основната протеинска маса е аморфна** и изгледа како постолје во кое се вклопени еден или повеќе **белкови кристалоиди и небелкова компонента**. Небелковата структура обично е сврична (кругла) по форма позната како ГЛОБОИД, кој од хемиски аспект претставува *Са-Мг -ева сол на индзий хексафосфорнајќа киселина* односно уште позната како ФИТИН.

При никнењето на семето алеуронските зрна ензимски се хидролизират до растворливи протеини кои се користат или како градежен или како енергетски материјал.

Глициди (шеќери)

Глицидите кои доаѓаат во вакуоларниот сок можат да бидат: моносахариди, дисахариди (од олигосахаридите) и инулин (од полисахаридите).

Од моносахаридите најзастапена е *глюкозата*, која освен во слободна состојба се среќава и во сврзана состојба и тоа како шеќерна компонента (глюкон) на гликозидите.

Се среќава и *фруктозата* и тоа претежно во вакуоларниот сок на клетките од зрелите плодови.

Од дисахаридите во вакуоларниот сок најзастапена е *сахарозата* (или *йрскен шеќер*), која во вакуоларниот сок на шеќерната трска (*Saccharum officinarum*) ја има 20-22%, додека во шеќерната репа (*Beta vulgaris*) застапена е со 18-20%, ја има и кај други растенија меѓутоа во доста помал процент.

Во вакуоларниот сок на некои растенија, посебно кај претставниците на родовите *INULA* и *DAHLIA*, кои имаат задебелени (метаморфозирани) корења, се среќава полисахаридот *инулин*, кој под дејство на алкохол формира сверокристали.

Во вакуоларниот сок на многу зрели плодови доаѓаат и *йектиски мајџери*, додека во грутките на *салепот* (*Orchis*), плодовите на *бамјата* (*Hibiscus*) и др., има *слузестии мајџери*.

Гликозиди (Глукозиди)

Гликозидите како сложени материи под дејство на ензимите гликозидази се хидролизират до **глицидна компонента (или ГЛУКОН)** и

неглицидна (нешеќерна) компонента позната како **АГЛУКОН**. Како глукон главно доаѓа глюкозата, додека аглуколот може да биде: алкохол, алдехид, фенол, етерично масло, алкалоид и др. органски соединенија.

Карактеристично за гликозидите е што се образуваат во едни а ензимите гликозидази со кои тие се разградуваат во други клетки.

Во зависност од карактерот на аглуколот гликозидите се поделени на неколку групи од кои почести се следните:

1. **Етерично маслени гликозиди** - Името го добиле според аглуколот кој преставува етерично масло. Овие гликозиди се разградуваат на глюкоза и етерично масло.

Тука по познат е:

Гликокумаринот(=глюкоза + кумарин), при сушењето на косената трева се распаѓа, свежо сено мириса на кумарин.

2. **Цијаноѓени гликозиди** - Најпознат е **Амигдалинот** кој се наоѓа во семето на бадем (*Amygdalus*)(од каде доаѓа и името), при хидролиза се разградува до: **Глюкоза + цијановодород + бензол алдехид** (кој го дава горкиот вкус и специфичниот мирис).

3. **Сулфурни гликозиди** - Овие гликозиди, се распаѓаат на: **Глюкоза + алилсинапно масло + кисел калиев сулфат**.

4. **Гликоалкалоиди** - Тоа се соединенија кои се разградуваат на глюкоза и алкалоид, и главно се отровни.

5. **Обоени гликозиди** - Во вакуоларниот со се безбојни материи, кои после хидролизата се обојуваат.

6. **Срцево дејствувачки гликозиди** - кои се користат во медицината за лекување на одредени срцеви заболувања.

Пигменти во вакуоларниот сок (=вакуоларни пигменти)

Бојата на многу плодови и цветови се должи на пигментите од вакуоларниот сок (или т.н. вакуоларни пигменти).

Овие пигменти поделени се на две групи: **АНТОЦИЈАНИ** и **АНТОХЛОРИ**.

АНТОЦИЈАНИТЕ се пигменти кои даваат сина и црвена боја, а по хемизам всушност се гликозиди бидејќи се распаѓаат на глюкоза и антоцијанидин (како аглуколот кој преставува обоена група).

АНТОХЛОРИТЕ се пигменти кои даваат жолто и портокалово обојување, така да на нив се должи бојата на венечните листови од многу цветови.

Танини

Во живите клетки танините се безбојни, и за докажување на нивно присуство се користат обоени реакции особено со соли на тешки метали. Додека во мртвите клетки танините лесно оксидираат и даваат темно жолти до кафеаво обоени продукти кои можат да навлезат во клеточниот сид и предизвикуваат соодветно обојување на сидот. Танините се способни да се врзуваат за протеини и да дадат нерастворливи во вода соединенија, поради тоа истите се користат во кожарската индустрија како средство за штавување. Во медицината се употребуваат како против отрови, бидејќи

лесно можат да се сврзат со живини, цинкови и др. отровни соединенија. Танините имаат стипсов вкус, што може да се почувствува при јадење на дренки (*Cornus mas*) калинка (*Punica granatum*) и др.

Алкалоиди

Тоа се органски соединенија во чиј состав влегуваат: С, N, H, O, а има и без O. Алкалоидите кои содржат кислород во чиста форма се тврди (т.е. тврда агрегатна состојба) и во поголема мера се кристали, како што е примерот со: **ХИНИН, СТРИХНИН, КОДЕИН** и др. Безкислородните алкалоиди, како што се **НИКОТИН, КОНИН** и др., обично се во течна агрегатна состојба и лесно лепливи.

Алкалоидите како бази имаат алкален карактер и со специфични киселини во вакуоларниот сок образуваат соли. Самите алкалоиди не се растворливи во вода, додека солите се растворливи и како растворени доаѓаат во вакуоларниот сок. Алкалоидите можат да се образуваат во сите органи на растението (корен, стебло, лист, плод и семе).

Најпознато растение кое содржи и тоа повеќе од 25 различни алкалоиди, е **афионот** (*Papaver somniferum*).

Постојат растенија па и цели групи на растенија (како-мовови, папрати, Rosaceae, Lamiaceae и др.) кои не образуваат и не содржат алкалоиди.

ЕРГАСТИЧНИ МАТЕРИИ

Материите кои се образуваат во клетката како резултат на метаболитичките процеси се означуваат како ергастични материи (т.е. производи). Ергастичните материи се непостојана компонента, бидејќи можат да се појават или исчезнат во различни етапи од животот на клетката.

Во ергастични материи влегуваат и резервни материи но и материи кои не се акумулираат како резервни.

Ергастичните материи можат да се разликуваат според местото каде се формираат (т.е. го завземаат) во клетката.

- а) Резервни материи во пластиди
- б) Резервни материи во цитоплазмата
- в) Физиолошки активни материи

РЕЗЕРВНИ МАТЕРИИ ВО ПЛАСТИДИТЕ

Широко распространета форма на резервни јаглехидрати кои се складираат во пластидите преставува **скробот**.

Глицидите т.е. шеќерите, кои се синтетизираат при фотосинтезата главно се изнесуваат надвор од хлоропластите, меѓутоа, при вишок во хлоропластот, доаѓа до образување на **асимилационен (или примарен) скроб** и тоа во стромата на хлоропластот, во облик на мали скробни зрна. Во стромата не се задржува долго време бидејќи под дејство на ензими (амилази) се хидролизира до моносахариди, т.е. шеќери кои лесно се изнесуваат надвор од хлоропластите и надвор од клетките на асимилациониот паренхим. При нивно преминување низ клетките на

одделните ткива делод нив можат да се искористат како енергетски материјал, или вишокот во леукопластите може да се складира како **секундарен скроб** во вид на скробни зрна.

Образувањето на секундарниот скроб во облик на скробно зрно во леукопластите е тесно поврзано со ензимски системи кои во прилив на глициди формираат центар (или ХИЛУС) околу кој се наслојуваат скробните молекули.

Со резервен скроб богати се: плодовите, семињата, најразлични метаморфози на корен, стебло и листови и др., каде скробот во форма на скробни зрна се задржува долго време.

Како што е познато скробот преставува високомолекуларен **ХОМОПОЛИСАХАРИД** $(C_6H_{10}O_5)_n$ бидејќи е изграден од **(n) алфа глюкоза** (глюкозни остатоци).

Во зависност од степенот на полимеризација и начинот на кој се сврзуваат алфа глюкозните мономерии разликуваме две форми на скроб: **АМИЛОЗА** и **АМИЛОПЕКТИН**.

Амилозата има линеарна молекула, додека **амилопектинот** има разгранета молекула.

Хемиски чистата амилоза се раствара во жешка вода, додека амилопектинот не се раствара а лесно набубрува, затоа скробните зрна во жешка вода само силно набубруваат.

Скробот, ензимски и тоа прво со амилаза се разградува до дисахаридот малтоза, кој со ензимот гликозидаза се разградува до алфа глюкозни молекули.

При проучувањето на скробните зрна со поларизационен микроскоп, констатирано е дека тие имаат кристална градба. Скробните молекули образуваат **игличести кристали** наречени **ТРИХИТИ** (што се на граница на видливоста на светлосниот микроскоп) кои се поставени радијално во однос на центарот-ХИЛУСОТ, на скробното зрно.

Наслојувањето на скробните зрна на наизменични темни и светли слоеви се должи на различната содржина на вода во одделните слоеви. Поточно светлите слоеви содржат помалку вода а темните се побогати со вода. Се смета дека ваквата разлика е ендогено условена.

РЕЗЕРВНИ МАТЕРИИ ВО ЦИТОПЛАЗМАТА

Во цитоплазмата на растителните клетки како резервни во одредена количина можат да се најдат масни материи и етерични масла.

Масни материи

Во секоја клетка секогаш се наоѓа одредено количество на масни материи. Во одредени клетки а тоа се претежно од ендоспермот во семињата во поголеми количини се натрупуваат како резервни масни материи, пример кл. на ендоспермот во семето на **рицинусот** (*Ricinus communis*) и **сончогледот** (*Helianthus annuum*) кои содржат 40-50%.

Масните материи во живите клетки се поврзани со протеините на цитоплазмата и како такви се невидливи, а во таков случај цитоплазмата се нарекува елеоплазма (елајоплазма) или липоплазма. Тука врската помеѓу

масните и протеините не е многу стабилна така на пример при незначителна промена на температурата, масните материи лесно се одделуваат како масни капки.

За растенијата од нашето поднебје карактеристични се течните масни материи т.е. масла.

Посебно богати со масла се семињата на голем број на видови од **Brassicaceae**, **Asteraceae** и **Fabaceae**. Растенија кои имаат повеќе од 20% масло се сметаат за маслодајни растенија.

Етерични масла

Етеричните масла според хемискиот состав преставуваат сложени смеси на јаглеводороди кои се изградени претежно од терпени, а терпените се полимери на изопренот.

Етеричните масла се продуцираат во специјални клетки и најчесто овие клетки служат како резервоари на етерични масла и се означуваат како етерично маслени идиобласти. Етеричните масла во клетката често се сврзуваат со глициди во гликозидни соединенија. Се обтазуваат скоро во сите органи на растението: лист, стебло, корен, цвет, плод и семе.

ФИЗИОЛОШКИ АКТИВНИ МАТЕРИИ

Во текот на животот на клетката протопластот продуцира посебни материи кои се од големо значење за животната активност на клетката или пошироко организмот, такви се: **ферменти (или ензими)**, **витамини**, **фитохормони**, **фитонциди** и **антибиотици**.

Ферменти (или ензими) - Хемиските промени во клетката што овозможуваат така важни процеси како што се: дишење, фотосинтеза, процеси на синтеза и разлагање, се остваруваат само под дејство (присуство) на посебни ензими.

Витамини - Тоа се органски соединенија со најразлична хемиска градба. Во поголеми количини витамините ги има во листовите, зрелите плодови, корењата, семињата и др. Витамините обично се делат на две групи: *растворливи во масии* (А, Е, Д, и др.) и *растворливи во вода* (В, С и др.).

Фитохормони - Протопластот на растителната клетка продуцира и посебна група на материи кои имаат способност да ги убрзуваат физиолошките процеси. Овие материи се нарекуваат фитохормони. Посебно се познати фитохормоните на растење: **АУКСИНИ**, **ГИБЕРИЛИНИ** (кои преставуваат регулатори на кл. делба).

Покрај овие материи постојат и материи инхибитор на растењето на растението, од кои посебно се издвојуваат: **ТЕРПЕНОИДНИТЕ** материи (позначајна е **Абсцисинската киселина (АВА)**, и **ФЕНОЛНИ** инхибитори на растењето,

Фитонциди и антибиотици - Во протопластот на нижите растенија се продуцираат антибиотици, а во протопластот на вишите растенија се продуцираат фитонциди, кои имаат инхибиторно дејство или ги убиваат микроорганизмите.

КЛЕТОЧЕН СИД

За разлика од животинските клетки, растителните клетки се карактеризираат со присуство на цврста клеточна обвивка односно **клеточен сид** кој го опкружува и заштитува протопластот. Во ретки случаи како кај половите клетки и лигавите габи, клеточниот сид отсуствува и таквите клетки се познати како голи.

Клеточниот сид преставува здрава и цврста обвивка на растителниот протопласт, така да и по изумирањето на протопластот тој останува, при што таквите клетки обавуваат одредена физиолошка функција.

Клеточниот сид ја определува формата на клетката и текстурата на ткивата (т.е. распоредот на клетките во ткивата). За разлика од плазмалемата клеточниот сид се карактеризира со целосна пропустливост, што условува водата и растворените материи лесно да се пренесуваат преку т.е. низ клеточниот сид.

И покрај тоа што е здрава и цврста обвивка, клеточниот сид се одликува со одредена пластичност и еластичност.

Како важна клеточна структура клеточниот сид се формира при процесот на цитокинеза и тоа после образувањето на средната ламела доаѓа до формирање на примарен клеточен сид. Меѓутоа, кај одреден број на клетки има образување на секундарен дел или често нарекуван секундарен клеточен сид.

Хемизам, структура и ултраструктура на клеточниот сид

Примарниот клеточен сид главно е изграден од глициди (и тоа: целулоза, хемицелулоза, пектински материи), вода, протеини, липиди и минерални материи. Молекулите на овие соединенија не се безредно вградени туку се со висок степен на структурна и ултраструктурна организација.

Целулозата претставува основна скелетна супстанца на клеточниот сид. Молекулата на целулозата е хомополимер бидејќи е изградена од **D-глюкозни молекули**, по што е слична на молекулата на скробот. Молекулата на целулозата е линеарна (неразгранета) во која се полимеризирани (поврзани) од 300-3000 D-глюкозни остатоци и има строга просторна ориентација односно се карактеризира со кристална градба.

Хемицелулозата е полисахарид чии молекули се изграден од **пентози (ксилоза, арабиноза и др.) и хексози (галактоза, фруктоза)**. Молекулата на хемицелулозата има линеарна форма, меѓутоа, нема строга просторна ориентација, односно немаат кристална градба како целулозната молекула.

Пектинските материји како важна компонента на клеточниот сид, се добиваат со полимеризација на **арабиноза (пентоза), галактоза (хексоза) и галактуронската киселина**, имаат разгранети молекули кои немаат просторна ориентација. Поради тоа овие материи претставуваат аморфни колоиди кои се одликуваат со голема пластичност и хидрофилност (т.е. висок афинитет кон водата).

При проучување на клеточниот сид со светлосен микроскоп се гледа дека кај најтенок е клеточниот сид кај недиференцираните меристемски клетки, додека кај диференцираните клетки тој е подебел и кај нив освен **СРЕДНА ЛАМЕЛА** разликуваме **примарен клеточен сид** и **секундарен кл. сид**. Формирањето на наведените делови тесно е поврзано со растењето и диференцирањето на клетките.

Средната ламела која се образува уште при цитокинезата се наоѓа помеѓу примарните делови на клеточниот сид на две и повеќе соседни клетки, преставува заедничка структура за двете клетки и важна структура за интеграција на клетките во ткивото.

ПРИМАРНИОТ кл. сид односно примарниот дел на кл. сид, претставува првата вистинска обвивка која се формира во новодониените клетки. Одреден број на клетки до крајот на животот егзистираат со примарен кл. сид, додека кај голем број на клетки врз примарниот кл. сид се формира секундарен кл. сид.

Секундарниот кл. сид треба да се свати како дополнителен слој (дел) без кој може да опстане една физиолошки активна клетка, а кој е доста важен за клетките со механичка, спроводна и заштитна функција.

Со електронско-микроскопските проучувања во целост е проучена и разјаснета структурната и ултраструктурната организација на клеточниот сид.

Клеточниот сид е изграден од основна супстанца наречена матрикс на клеточниот сид и од **фибриларни структури** кои имаат различен правец на протегање во матриксот.

Матриксот преставува аморфна супстанца која е изградена пред се од хемицелулоза, пектински материи и вода.

Фибрилните структури главно се целулозни и имаат кристална градба.

Најфините фибрили (т.е. влакна) преставуваат самите **целулозни молекули** (изградени од 300-3000 D-глюкозни остатоци), и не се гледаат на електронски микроскоп.

Повеќе целулозни молекули (до 100), можат да се групираат и да формираат структури што се видливи на електронски микроскоп, познати како **елементарни фибрили (мицели или кристали)**. Од своја страна и елементарните фибрили се групираат во снопчести структури познати како **микрофибрили** (или микровлакна) што се видливи на електронски микроскоп.

Елементарните фибрили во една микрофибрила се сврзани со мрежа на целулозни молекули. Помеѓу елементарните фибрили во микрофibrилата има простори познати како **паракристални простори** кои се исполнети со молекули на целулоза и хемицелулоза, што не се структурно организирани.

Микрофibrилите (некаде околу 400) можат да се групираат и да образуваат структури познати како **макрофибрили**, видливи и на светлосен микроскоп.

Макрофibrилите главно доаѓаат во секундарниот клеточен сид.

Просторот помеѓу микрофбрилите во макрофбрилата, обично е исполнет со аморфен матрикс кој може покасно да биде подложен на хемиски промени со инкрустрација (внесување) на лигнин, танини, пигментни материи и др.

За клеточниот сид од посебна важност е правецот и распоредот т.е. просторната ориентација на микрофбрилите, со што се одредува **текстурата на клеточниот сид**.

Според тоа разликуваме клеточен сид со **дисперзна и паралелна** текстура.

Дисперзна текстура има кога микрофбрилите немаат строго одредена ориентација, што е карактеристично за примарниот клеточен сид.

За **паралелната текстура** (што е во склад со името) карактеристичен е паралелен распоред на микрофбрилите, како што е во секундарниот клеточен сид.

Клеточниот сид се карактеризира (т.е. одликува) и со соодветно нарастување кое може да биде: **во површина (т.е. површинско) и во дебелина**.

Површинското нарастување на клеточниот сид карактеристично е за кл. сид на младите недиференцирани меристемски клетки. Порано се сметало дека површинското нарастување на примарниот клеточен сид се одвивало со вметнување (т.е. *intussuscepcija*) на нови целулозни фибрили помеѓу старите. Меѓутоа според поновите испитувања се покажало дека новите фибрили не се вметнуваат туку се наслојуваат т.е. наталожуваат, по пат на **апозиција**.

Задебелувањето (односно **нарастување во дебелина**) на клеточниот сид, обично започнува со самото завршување на растењето (т.е. зголемувањето) на клетката. Како резултат на нарастувањето во дебелина, секогаш доаѓа до формирање на секундарен клеточен сид. При формирањето на секундарниот клеточен сид новите фибрили се наслојуваат врз старите по пат на апозиција, меѓутоа секогаш се поставуваат паралелно едни на други поради што секундарниот клеточен сид има секогаш паралелна текстура.

Разликуваме: **надворешно (или центрифугално)** задебелување и **внатрешно (или центрипетално)** задебелување

НАДВОРЕШНОТО (т.е. **центрифугалното**) задебелување е карактеристично за клетки кои имаат слободни надворешни кл. сидови (слободни површини) т.е. не се во контакт со други клетки, како што се спорите кај нижите растенија и поленовите зрна кај вишите растенија или кај клетки од трајни ткива посебно епидермални. Ова задебелување главно е локално што овозможува клеточниот сид да добие карактеристичен скулптурен релјев (со трчиња, брадавици, ребра и др.)

ВНАТРЕШНОТО (т.е. **центрипеталното**) задебелување се реализира (остварува) за сметка на материјата што ја продуцира протопластот а се наслојува од внатрешната страна во центрипетален правец на примарниот клеточни сид.

Ова може да биде локално кое е еден вид на скулптурно релјефно задебелување и целосно (или поресто) задебелување.

При **ЛОКАЛНОТО** задебелување задебелените места (кои можат да бидат: прстенасти, спирални, скалести, мрежести и др.) завземаат помал дел т.е. површина од кл. сид во споредба со незадебелената површина.

Кај **ПОРЕСТОТО** задебелување имаме обратна појава, поголемата површина (скоро целосно) од кл. сид е задебелена, а незадебелени се кл. сидови само во рамките на порите. По правило порите се формираат во секундарниот кл. сид,

Во рамките на пората не се формира секундарен кл. сид односно слоевите на секундарниот кл. сид се прекинати.

Пората составена е од: **порина празнина (или празнина на пората) и затварачка плоча на пората** која всушност е дел од примарниот кл. сид.

Според формата и градбата разликуваме два типа на пори: **прости и дворчести пори**.

Кај простите пори празнината на пората има облик на цилиндричен или елиптичен канал кој преку затварачката плоча поврзува две соседни клетки.

Високо специјализирани се дворчестите пори кои се карактеристични за ксилемските спроводни елементи (трахеиди и трахеи), а многу појасно се гледаат кај ксилемските спроводни елементи (трахеидите) на голосемените растенија.

Гледани однадвор т.е. површински дворчестите пори имаат изглед на два концентрични кругови, од надворешен поголем и внатрешен помал.

ПРОМЕНИ ВО ХЕМИСКИОТ СОСТАВ НА КЛЕТОЧНИОТ СИД

Многу често во процесот на диференцирање на клетката, клеточниот сид трпи односно подложен е на одредени промени. Овие промени можат да бидат во резултат на: хемиски промени на основните структурни материи или при прилив на нови материи при што клеточниот сид може да биде инкрустиран или адкрустиран.

Хемиски промени на структурните материи во клеточниот сид

Како хемиски промени на структурните материи во клеточниот сид се сметаат: **МАЦЕРАЦИЈА, ОСЛУЗНУВАЊЕ и ГУМОЗИС**.

1. МАЦЕРАЦИЈА преставува раздвојување на клетките кога средната ламела која ги држи интегрирани (поврзани) се разлага (разградува или разрушува). Мацерацијата може да биде: **природна или спонтанна и предизвикана или индуцирана**.

При **спонтаната (природната)** мацерација под дејство на ензими (најчесто со ензимот **ПЕКТИНАЗА**), пектинските материи од средната ламела се разлагаат и претвараат во течни (растворливи). Ваква појава имаме при зреењето на плодовите и во листните дршки при листопадот (листокапот).

Индуцираната (предизвиканата) мацерација преставува појава која се предизвикува со најразлични физички и хемиски фактори, (високи температури, дејство на одредени киселини и соли).

2. ОСЛУЗНУВАЊЕТО може да биде како резултат на хемиски промени на целулозните фибрили или пектинските материи, при што

истите преминуваат во служести материи кои имаат способност силно да набабрат во вода. Кај бамјата (*Hibiscus*), пектинските материи во клеточниот сид преминуваат во служести материи, додека кај салеповите растенија (*Orchidaceae*) служестите материи се добиваат од целулозата.

3. ГУМОЗИС претставува промена кога клеточниот сид а понекогаш и целата клетка се претвара во растителна гума или клеј.

Хемиски промени на клеточниот сид со инкрустирање

Од хемиските промени кои настануваат како резултат на внесување (инкрустирање) на одредени материи во матриксот на клеточниот сид почести се: **ЛИГНИФИЦИРАЊЕ** (ОДРВЕНУВАЊЕ); **МИНЕРАЛИЗИРАЊЕ** и **ПИГМЕНТИРАЊЕ**

а). **ЛИГНИФИЦИРАЊЕТО** (или **одрвенувањето**) претставува најчеста хемиска промена, кога во матриксот на клеточниот сид се инкрустира (внесува или вметнува) **лигнин**.

Лигнифицираните клеточни сидови ја губат пластичноста и стануваат тврди и отпорни на деформирања (свиткување, сплеснување и др.).

Клетките со лигнифициран (т.е. одрвенет) клеточен сид обично се мртви, меѓутоа, лигнифицирањето настанува додека клетките се живи. Главно и најмногу лигнифицира примарниот клеточен сид, потоа може да биде лигнифицирана и средната ламела, а инкрустација на лигнин во секундарниот клеточен сид претставува многу ретка појава.

Еднаш лигнифициран клеточен сид егзистира до крајот на животот на растението односно постоењето на клетката.

б). **МИНЕРАЛИЗИРАЊЕТО** е хемиска промена која настанува со инкрустирање (внесување) на аморфни минерални материи во матриксот на клеточниот сид. Минерализираните клеточни сидови се тврди и крти.

Најчесто минерализирањето е со инкрустирање на силициев двооксид (SiO_2), а поретко со калциумови соли. Минерализираните клеточни сидови освен што им даваат цврстина (тврдост) на стеблата и листовите имаат и заштитна улога.

в). **ПИГМЕНТИРАЊЕТО** на клеточниот сид се должи на внесувањето на обоени материи во матриксот на клеточниот сид. Најчесто такви материи се: танини, хинони и флавонови бои. **Танините** во живите клетки кои се наоѓаат во вакуоларниот сок обично се безбојни, меѓутоа после изумирањето на клетката од вакуоларниот сок тие навлегуваат во матриксот на клеточниот сид каде оксидираат и преминуваат во нерастворливи аморфни **флорафени** кои можат да дадат жолто кафено до црвено обојување.

Хиноните даваат кафеаво до црно обојување, а **флавоновите бои** жолто до портокалово обојување.

Хемиски промени на клеточниот сид со адкрустација

Почести хемиски промени со адкрустација (прилепување или наслојување) се: **СУБЕРИНИЗАЦИЈА** (оплутнување) и **КУТИНИЗАЦИЈА**

а). **СУБЕРИНИЗАЦИЈА** (или **оплутнување**) настанува како резултат на адкрустирањето на суберин или коркова супстанца врз клеточниот сид. Суберинот претежно се адкрустира како слоеви на секундарниот клеточен сид. Суберинизацијата започнува после завршеното површинско нарастување на клеточниот сид, така да врз примарниот клеточен сид се наслојуваат суберински слоеви со што всушност доаѓа до формирање на секундарен кл. сид. Суберинизираниите (оплутнетите) клеточни сидови се непропустливи за вода и гасови поради што доаѓа до изумирање на клетките. Само делумно оплутнетите кл. сидови овозможуваат клетките и понатака да егзистираат како живи (пример: клетките на егзодермисот и ендодермисот од коренот). Целосно суберинизирани клеточни сидови имаат клетките на коркот (фелемот) од секундарното кожно ткиво-перидермисот.

б). **КУТИНИЗАЦИЈА-та** претставува промена на клеточниот сид предизвикана со адкрустирање на кутин. Кутиновиот хемиски е близок на суберинот, Кутиновиот обично се адкрустира заедно со восочни материи. На кутиниизација најчесто се подложени надворешните клеточни сидови на епидермалните клетки. Адкрустиран кутиновиот врз епидермалните клетки образува тенок слој од континуирана ципа или кутикула. Кутиниизираниите клеточни сидови не пропуштаат течности а е отежнато и оддавањето на гасови.

Промените со инкрустирањето и адкрустирањето на клеточните сидови во голема мера има влијание на адаптирањето на растенијата кон условите на сувоземен начин на живеење.

ПЛАЗМОДЕЗМИ

Клетките кај многуклеточните организми независно од предходно споменатите промени меѓусебно се поврзани преку плазматични врски или **ПЛАЗМОДЕЗМИ**. Плазмодезмите се формираат уште за време на цитокинезата кога во средната ламела остануваат отвори преку кои цитоплазмата помеѓу двете нови клетки не се прекинува. Електронско микроскопските испитувања укажуваат дека еднадвор плазмодезмите се обвиткани со плазмалема а во нивниот матрикс (внатре) се наоѓа канал (тубула или цевче) на ендоплазматичен ретикулум познат како дезмоцевче. Ваквата структура на плазмодезмите покажува дека ЕР на една клетка е во континуитет со ЕР од сите соседни клетки. Што значи преку плазмодезмите се овозможува поврзување на протоплазмите на клетките кои го градат растителното тело.

КЛЕТОЧЕН (ЦЕЛУЛАРЕН) ЦИКЛУС

Размножувањето, односно репродукцијата на организмите, почнувајќи од вирусите па се до човекот, претставува основна одлика на сите живи суштества. На тој начин се остварува материјалната врска помеѓу различните генерации.

Комплексот животни процеси во клетката вклучувајќи го и нејзиното делење се означени како **клеточен циклус**.

Бидејќи опфаќа два важни процеса: **репликација на DNA** и **делба на хромозомите**, клеточниот циклус поделен е на: **ИНТЕРФАЗА** и **ДЕЛБА НА КЛЕТКАТА**

ИНТЕРФАЗА

Во интерфазниот стадиум се опфатени сите промени кои се одвиваат помеѓу две последователни делби на клетката. Интерфазата претставува подготвителна фаза на клетката за делење, во која се одвиваат процеси на молекуско ниво. Во јадрото и цитоплазмата се одвиваат важни процеси на синтеза на **протеините, RNA** и **DNA**, а со тоа и структурна репликација на хромозомите, кои се од примарно значење за делбата на клетката.

Интерфазниот стадиум временски е многу подолготраен во споредба со делбениот стадиум, пример: ако клеточниот циклус трае (48) часа само (2) часа (или 1/24) потребни се за делбата на клетката додека другите (или 23/24) отпаѓаат на интерфазниот стадиум.

Според синтетичките процеси што ја карактеризираат, интерфазата се дели на три периода:

1. **Предсинтетички (или G-1) период,**
2. **Период на синтеза на DNA (или S-период),**
3. **Посинтетички (или G-2) период.**

1. Предсинтетичкиот (G-1) период е најдолг, бидејќи започнува веднаш по претходната делба на клетката и е најваријабилен во врска со неговото времетраење (т.е. 25-50% од вкупното време на интерфазата отпаѓа на G-1). Тоа е период кога се врши интензивна програмирана синтеза на низа специфични соединенија, (како: RNA, АТР, протеини и други соединенија) важни за растење на клетката, затоа уште се вика период на клеточно растење.

Во овој период секогаш клеточните јадра имаат диплоиден број на хромозоми (2n), а секој хромозом претставува еднохроматидна структура односно има вредност од две карбоксилни единици (2C) т.е. носи една DNA молекула.

2. После клеточното растење во G-1, доаѓа **периодот на синтеза на DNA** (поради што е означен како S - период). Со синтезата (репликацијата) на DNA, всушност се врши и структурна репликација на хромозомите во диплоидната хромозомска гарнитура, што значи јадрата и натаму остануваат со (2n) хромозомски број. Бидејќи количината на DNA

семиконзервативно се удвојува од (2C) на (4C) во секој хромозом, во овој период фактички доаѓа до преминување на хромозомите од еднохроматидни во двохроматидни структури. Ваквите промени во овој период претставуваат одлучувачки фактор кој одредува дали ќе има или нема делба на клетката. Сите клетки кои во своето јадро ја реплицирале количината на DNA во S-периодот, подготвени се за делба.

Од друга страна започнатата синтеза пред се на RNA и протеини, во G-1, со несмален интензитет продолжува и за време на S-периодот

3. Во **посинтетичкиот период (G-2)** синтезата на протеини е поинтензивна, а на RNA, постепено опаѓа за да целосно престане со исчезнувањето на јадренцето во крајот на профазата од кариокинезата.

Клетката во интерфаза синтетизира и акумулира освен протеини, липиди, јаглехидрати и други материи кои се потребни за растење на двете нови клетки.

Промените во интерфаза не се видливи на микроскоп, бидејќи се одвиваат на молекуско ниво.

Ваква интерфазна синтетска активност е неопходна бидејќи за време на клеточната делба, синтезата на DNA, RNA и протеините, привремено е запрена (стопирана).

Од сето погоре изнесено можеме да заклучиме дека:

Со репликацијата на DNA (од 2C на 4C) во синтетичкиот период на интерфазата, не се реплицира (удвојува) бројот на хромозомите, туку само доаѓа до структурно реплицирање на хромозомите односно од еднохроматидни се добиваат двохроматидни хромозомски структури.

ДЕЛБА НА КЛЕТКАТА

Секоја клетка било да е дел од многуклеточен организам или претставува самата едноклеточен организам, потекнува само од претходна клетка. Настанувањето на новите клетки се одвива со делба на клетката која опфаќа два процеса:

1. **Делба на јадрото (кариокинеза) и**
2. **Делба на цитоплазмата (цитокинеза).**

Овие два процеса обично се синхронизирани и временски тесно поврзани. По завршената делба на јадрото, следува делба на цитоплазмата.

Има случаи кога прво се вршат многубројни слободни делби на јадрото, а покасно истовремено доаѓа до делба на цитоплазмата и обратно кај некои алги освен делбата на јадрото воопшто не доаѓа до делба на цитоплазмата притоа се добиваат многујадрени (полинуклеарни) клетки.

Кај едноклеточните организми со делба на клетката се врши и нивно безполово размножување, меѓутоа, кај многуклеточните организми од една иницијална клетка или од група на иницијални клетки, со делба се добива многуклеточно тело.

ДЕЛБА НА ЈАДРОТО (или кариокинеза)

Разликуваме два основни типа на делби на јадрото: *митоза* (или *митотична*) и *мејоза* (или *мејотична*),

Меѓутоа, во природата понекогаш можат да се сретнат и одредени оотклонувања на овие делби.

Митоза или митотична делба

Името митоза често се употребува како синоним за клеточната делба, меѓутоа, митозата во оригиналност означува само делба на јадрото.

Митозата главно е карактеристична за јадрото на телесните (т.е. соматските) клетки и претставува делба која е пропратена со сложени промени на јадрото.

Биолошката важност на митозата се состои во тоа што овозможува правилно и точно делење и рамномерна распределба на хромозомите т.е. генетскиот материјал, бидејќи двете новодобиени јадра по генетска конституција потполно се идентични со матичното јадро.

Митозата може да се смета како крајна микроскопски видлива фаза на делење на интерфазно структурно реплицираните хромозоми.

Митозата претставува динамичен и континуиран (непрекинат) краткотраен процес, за чие остварување потребна е долга интерфазна подготовка на јадрото. Меѓутоа, заради полесно објаснување на промените, митозата е поделена на три периоди со неколку фази:

1. Период на реорганизација (со *профаза*),
2. Период на делба и движење (со *прометфаза*, *метфаза*, *анафаза*) и
3. Период на реконструкција (со *телофаза*).

Профазата започнува со зголемување обемот на јадрото а потоа настануваат коренити промени во реструктурирањето на јадрото и клетката, поради што оваа фаза уште е позната како период на реорганизација. Во зависност од степенот на реорганизација разликуваме рана и касна профаза.

Раната профаза се карактеризира по тоа што хромозомите кои се (2n) на број и со (4C) DNA вредност, имаат форма на тенки и издолжени, т.е. слабо спирализирани нишки, расфрлани низ целата внатрешност на јадрото.

Во понатамошниот тек на профаза тие постепено се спирализираат и кондензираат, добивајќи форма на компактна структура, што им овозможува секој хромозом поединечно да се идентификува. Во касна профаза скоро истовремено со центрифугалното поместување на хромозомите доаѓа и до формирање на **делбеното вретено (митотичен апарат)** и појава на **матрикс на хромозомите**. Како крајни степен на профазата претставува фрагментирањето на јадрената мембрана во ситни везикули, пропратено и со дисоцирање (изчезнување) на јадренцето.

По фрагментирањето на јадрената мембрана доаѓа *прометфаза* кога хромозомите (како двехроматидни структури и во голема мера кондензирани) започнуваат да се движат кон централниот регион на јадрото и се поставуваат во т.н. екваторијална рамнина на делбеното вретено.

Само прикачени со кинетохорот од примарното стеснување за влакната (т.е. за кинетохорните или хромозомски нишки) од делбеното вретено, можат да се движат кон екваторијалната рамнина. Со самото формирање на екваторијална плоча од хромозомите, завршува прометафазата (која претставува еден вид преодна фаза).

Метфаза се препознава по тоа што хромозомите се максимално спирализирани т.е. кондензирани и најсуксесни, поради што добро индивидуално морфолошки се разликуваат односно имаат метафазен климакс во структурната организација.

Со ваков степен на организација во оваа фаза хромозомите се најпогодни за морфометриска анализа и кариотипирање. Во оваа фаза освен утврдување на бројот на хромозомите, може да се воочи дека секој хромозом е изграден од две хроматиди кои се споени во центромерниот регион на примарното стеснување. Распоредени во екваторијална рамнина на делбеното вретено, образуваат метафазна плоча.

Метафазата трае доста кратко односно до моментот кога центромерниот регион надолжно се подели, со што се овозможува хроматидите да постанат една од друга независни структури и како такви се раздвојат.

Анафазата започнува со целосното одделување на двете хроматиди и нивно усмерување и движење кон соодветните полови на делбеното вретено.

Секоја хроматида како еднохроматиден хромозом има центромерни регион со кој се врзува за хромозомските (т.е. кинетохорните) нишки од делбеното вретено. Врзани за кинетохорните нишки хроматидите (односно еднохроматидни хромозоми) постепено се движат кон двата спротивни пола. Сите хромозоми во анафаза се движат индивидуално, меѓутоа во голема мера синхронизирано. Секој хромозом се движи со напред усмерен центромерни регион (т.е. центромерно стеснување) кој ги влече хромозомските ктаци. Во зависност од оддалеченоста од екваторијалната рамнина или половите на делбеното вретено и во оваа фаза разликуваме неколку степени на рана и касна анафаза. Бидејќи молекуларниот механизам за движење на хромозомите во анафаза не е доволно разјаснет, постојат само претпоставки и хипотези, најприфатливо е толкувањето според кое во центромерното стеснување се наоѓа протеин сличен на актинот, кој се движи по микротубулите од нишките на делбеното вретено во облик на клизечки механизам, слично на контракцијата кај мускулните влакна.

Телофазата е завршна фаза од митозата. Таа настанува кога хромозомите (како еднохроматидни структури) ги достигнуваат двата спротивни пола на делбеното вретено. Нивниот број на двата пола е еднаков, односно ист диплоиден број на хромозоми како во јадрото на мајчината клетка. Хромозомските групи на двата пола преку процес на декондензација се враќаат во состојба карактеристична за интерфазата. Паралелно со процесот на декондензација доаѓа до реконструирање на јадрените мембрани околу нивите јадра и на јадренцата. Со реконструкцијата на јадрената мембрана и јадренцата завршува телофазата

при што на двата пола се добиваат две нови јадра со идентичен генетски материјал.

Овој период на реконструкција по правило завршува и со делба на цитоплазмата (процес познат како цитокинеза) со што се добиваат две нови клетки.

Во митозата со циклусот на репликација и делење на хромозомите синхронно се одвива циклусот на удвојување и делење на другите клеточни структури.

За време на митотичната делба, голема функционална активност има **митотичниот апарат**, кој претставува движечка сила од која зависи движењето на хромозомите во прометафаза и анафаза.

Бидејќи кај вишите растенија нема структури кои би одговарале на центриолите (затоа тие имаат анастрален тип на митоза) се формира само митотично (т.е. делбено) вретено.

Од испитувањата на митотичното вретено со електронски микроскоп, се утврдило дека е изградено од :

1. скелетни (или поларни) нишки кои го формираат скелетот на делбеното вретено и се протегаат од едниот до другиот пол.

2. хромозомски (или кинетохорни) нишки што се врзуваат за хромозомот т.е. за кинетохорот од примарното стеснување и достигнуаат до полот на делбеното вретено. Имаат посебно важна улога во прометафазното и анафазното движење на хромозомите.

3. интерзонални нишки, кои претставуваат структури што се наоѓаат во просторот помеѓу предходните два вида на нишки.

Електронско микроскопските испитувања потврдиле дека структурите (т.е. нишките) на митотичното вретено имаат микротубуларна природа, бидејќи претставуваат сноп од околу (400) микротубули, поради што кај одредени растенија можат да се видат и на светлосен микроскоп.

Мејоза или редукциона делба

Слично како митозата и мејозата се означува со најразлични имиња. Според повеќе автори за најправилни се сметаат термините: **мејоза** или **редукциона делба**, бидејќи овие термини го истакнуваат најважното во овој процес, односно намалувањето (или редукцијата) на хромозомскиот број.

Кај половото размножување развитокот на новиот организам започнува од една клетка на зиготот која е добиена како резултат на оплодувањето (сингамија), кога освен плазмогамија (фузија на две цитоплазми) има и кариогамија (соединување на две јадра).

Добиениот зигот, како продукт на кариогамијата, секогаш содржи диплоиден број на хромозоми ($n + n = 2n$), што значи гаметите имаат хаплоиден број на хромозоми. Од ова произлегува дека и сите соматски (телесни) клетки на новиот организам, добиени со митотична делба на јадрото од зиготот, ќе содржат ($2n$) хромозомски број. Ако гаметите на новиот организам би имале исти хромозомски број како и соматските клетки, тогаш по извесен број на генерации во соматските клетки би се нашол неверојатно голем број на хромозоми.

Меѓутоа, од друга страна познато е дека единките на еден вид во сите генерации имаат константен хромозомски број, од што може да се констатира дека при формирањето на гаметите (или порано) мора да доаѓа до редукција (т.е. намалување) во хромозомскиот број од ($2n$) на (n), за да при следната кариогамија се добие повторно нормален диплоиден број на хромозоми.

Ваков процес на редукција се остварува преку мејотската (или редукциона) делба на јадрото во клетките, кои ќе ги дадат гаметите.

Кај организите кои се размножуваат полово, во нивниот развиток може да се разликува правилан смена на две фази: **Хаплофаза (или ГАМЕТОФИТ) и Диплофаза (или СПОРОФИТ)**

Овие две фази се разликуваат цитолошки бидејќи во склад со името хаплофазата има (n) а диплофазата ($2n$) број на хромозоми во своите јадра. На хаплофазата секогаш и претходи мејоза, која се одвива во специјализирани клетки од диплофазата познати како **МЕЈОЦИТИ** (или гоноцити).

Кај растенијата мејоцитите уште познати како спороцити, бидејќи со мејоза продуцираат спори (т.е. мејоспори).

Микроспорите се добиваат со мејоза на **микроспороцитите** што се наоѓаат во поленовите гнезда на антерата од микроспорофилите (т.е. прашниците).

Додека макроспорите се добиваат со мејоза на **макроспороцитите** кои се наоѓаат во семеновиот зачеток од овариумот на плодникот.

Кај некои алги и габи диплофазата е претставена само со една клетка и тоа клетката на зиготот. Првата делба на јадрото од зиготот претставува мејоза, затоа овој тип на делба е познат како **зиготска мејоза**.

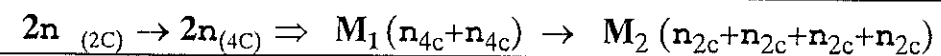
Кај поголем број на растенија мејозата е оддалечена од зиготот односно на одреден степен на развиток во диплоидното тело се диференцираат мејоцити кои со мејоза ќе продуцираат мејоспори и затоа диплофазата уште се означува како спорофит а од хаплоидните мејоспори се развива хаплоидно вегетативно тело на кое во одреден стадиум на развиток се јавуваат полови органи оогониуми (кај алги и габи) или архегониуми (кај виши растенија) и антеридиуми кои ќе продуцираат машки и женски гамети, поради што хаплоидната фаза е наречена гаметофит.

Кај овие растенија правилното сменување на спорофитот и гаметофитот како две специфични фази уште познато како **смена на генерации**.

Во филогенетскиот развој на растителниот свет се забележува прогресивен развој на диплофазата а редукција на хаплофазата. Заклучно со мовите преовладува хаплофазата (т.е. гаметофитот), додека кај семените растенија за сметка на доминантната диплофаза максимално е редуцирана хаплофазата.

За мејозата карактеристични се два процеса кои битно се одразуваат врз морфологијата, структурата и однесувањето на мејотските хромозоми.

1. Редукцијата на хромозомскиот број е тесно поврзана и условена од двократното делење на хромозомите, каде **DNA** еднократно е реплицирана во предметската интерфаза.



Коњугацијата на хомологните хромозоми во профазата од првата делба, условува во првата анафаза да се одвојуваат и патуваат кон спротивните полови цели хромозоми како двехроматидни структури, со што всушност се врши редукција во хромозомскиот број, а при втората делба доаѓа до одвојување на сестринските хроматиди, што е идентично со митотичната делба на хромозомите.

2. Процесот на рекомбинација на генетскиот материјал е условен како со размена на делови помеѓу хомологните несестрински хроматиди (уште познат како **CROSSING-over**).

Мејозата претставува посебна варијанта на кариокинезата во клеточниот циклус, бидејќи јадрото после еднократна синтеза на **DNA** во предметската интерфаза се подложува на две последователни делби.

Двете мејотски делби можат да бидат разгледувани како серија од фази слични на митотските, но со таа разлика што фазите од првата делба се означуваат со индекс (еден-1), а од втората со (два-2).

Една од позначајните разлики помеѓу митозата и мејозата, претставува профазата (1), бидејќи е подолготрајна и со многу посложени промени на хромозомите, кои се карактеристични за оваа фаза.

Промените на хромозомите што се случуваат во **профаза-1** даваат можност да се подели во неколку стадиуми што се во согласност со состојбата на хромозомите, а тоа се:

- **лејџојџен, зиџојџен, пахиџен, диџлојџен и дијакинеза.**

Во **лејџојџен** бидејќи хромозомите се долги деспирализирани конци (нишки) тешко може да се зборува за идентитетот на хромозомите. Секој хромозом има **DNA** вредност од (4C) т.е. реплицирана структура, а бројот на хромозомите е (2n) т.е. еднаков на соматскиот хромозомски број. Поради високиот степен на декондензација во овој стадиум неможе да се види двехроматидната структура на хромозомите.

Во следниот стадиум **зиџојџен** хомологните хромозоми од диплоидната гарнитура, постепено се зближуваат еден до друг, спојувањето односно соединувањето на хомологните хромозоми во парови т.е. **БИВАЛЕНТИ**, најчесто започнува од теломерите а може и од центромерниот регион, а потоа постепено продолжува по целата должина на хромозомите. Ваквото взаемно привлекување и спојување на хомологните хромозоми во биваленти се нарекува **КОЊУГАЦИЈА** или **SINAPSIS**.

Кога коњугацијата е целосна, тогаш изгледа јадрото како да содржи хаплоиден број на хромозоми, меѓутоа, тоа е бројот на бивалентите.

За одржување на коњугираните хромозоми како стабилни биваленти голема важност има структурата позната како **СИНАПТИЧКИ** (или

синаптонемални) комплекс. Во основа оваа структура има протеинска природа. Поточно во синаптичкиот комплекс кој има изглед како трислојна лента, разликуваме две странични компоненти и централен дел.

Една странична компонента остварува контакт само со едната хроматида на еден од хомологните хромозоми во рамките на бивалентот.

Резултатите од поновите проучувања укажуваат дека синаптичкиот комплекс освен како фактор на стабилноста на бивалентите, претставува структура која ги доведува во строга наспрамност хуклеотидните секвенци на **DNA** од хомологните хроматиди, со што се постигнува главниот предуслов за да може потоа да се изврши процес на **CROSSINGOVER** (рекомбинација помеѓу **DNA** од несестринските хроматиди).

Неспособноста за образување на синаптички комплекс условува појава на **ASINAPSIS** (т.е. некоњугираност, неспарување на хромозомите), а со тоа и до скратување на времетраењето на профазата-1 и појава на хаотично движење на хромозомите во анафаза-1.

Пахиџенскиот стадиум се карактеризира со видливо зголемување на јадрото со јадренцето.

Со светлосен микроскоп се гледа дека во пахитен секој хромозом е составен од две сестрински хроматиди, а секој бивалент од четири хроматиди и често бивалентите се нарекуваат тетради. Тука треба да се напомене дека секој бивалент (т.е. тетрада) има две центромерни стеснувања.

Во крајот пахитен се случува и најкарактеристичната појава за мејозата, размената на хомологни сегменти помеѓу несестринските хроматиди во бивалентот односно рекомбинација или **CROSSING-over**.

За време на **диџлојџен** започнува одвојување и постепено оддалечување на хомологните хромозоми во бивалентот, меѓутоа до целосно одвојување на двата хомолога во овој стадиум не доаѓа, бидејќи на поедини места остануваат и понатака спарени. Во диплотен можат да се видат многу појасно четирите хроматиди во бивалентот, посебно бидејќи на одредени места се вкрстено преплетени. Точките каде хомологните несестрински хроматиди се споени, претставуваат места каде се извршил кросинговерот и се познати како **ХИЈАЗМИ**.

Во диплотен бројот на хијазмите постепено се намалува или уште тоа е познато како процес на терминализација на хијазмите. Се смета дека процесот на терминализација е во корелација со поизразениот процес на кондензација, кој условува скусување на бивалентите и намалување на јадренцето во крајот на диплотен.

Во **дијакинеза** спирализацијата т.е. кондензацијата на хомологните хромозоми во бивалентите скоро е максимална, во резултат на што се добиваат скусени и задебелени биваленти и со скоро завршена терминализација на хијазмите, така да кај повекето биваленти хомологните хромозоми се поврзани само со терминали (на краевите) хијазми.

Како резултат на процесот на терминализација на хијазмите, во дијакинеза бивалентите добиваат карактеристични морфолошки својства.

Освен овие промени за профазата-1, карактеристично е и фрагментирањето на јадрената мембрана и јадренцето и формирање на делбено вретено, со што и завршува профазата-1.

Потоа настапува **ПРОМЕТАФАЗА-1**, во која и двата хомологни хромозоми од бивалентите со своите центромерни стеснувања се прифатени за нишките од делбеното вретено и како цели биваленти се движат кон екваторијалната рамнина каде ќе формираат екваторијална плоча.

Во **МЕТАФАЗА-1** бивалентите во екваторијалната рамнина се поредени така да двата центромерни региона од хомологните хромозоми се ориентирани кон спротивните полови. Меѓутоа, бивалентите во екваторијалната плоча се ориентирани независно еден од друг, а таквата појава дава можност за најразличито комбинирање на родителските хромозоми во наредната анафаза-1. За оваа фаза карактеристично е тоа што хијазмите се максимално редуцирани во резултат на максималната кондензација на хромозомите.

АНАФАЗА-1 почнува кога се прекинуваат последните хијазми, со што настанува одвојување на цели хомологни хромозоми и како такви се движат кон спротивните полови на делбеното вретено. Во резултат на ваковото одвојување (т.е. сепарација) и движење на цели хромозоми, во анафаза-1, всушност се врши и редукција на хромозомскиот број. На тој начин на двата пола, односно во двете новодобиени јадра, ќе има хаплоиден хромозомски број, меѓутоа, секој хромозом претставува двохроматидна структура (т.е. со 4C DNA вредност).

ТЕЛОФАЗА-1 настанува кога хромозомите ќе достигнат на половите. Оваа фаза трае доста кратко, бидејќи брзо се формираат две нови јадра со мал степен на деспирализација на хромозомите.

Во некои случаи по формирањето на двете јадра брзо се дели и цитоплазмата така да се добиваат две клетки или често уште се нарекува ДИЈАДА. Но, многу почесто отсуствува делбата на цитоплазмата (т.е. цитокинезата) и во општата цитоплазма се задржуваат две хаплоидни јадра. Заради реплицираната структура на хромозомите, интерфазата најчесто целосно изостанува или сосема кратко трае што брзо дврте јадра се подложуваат на втората делба.

МЕЈОЗА-2 обично брзо се одвива. Ја карактеризираат процеси кои се потполно идентични на митотичната делба. Во **ПРОФАЗА-2**, бидејќи хромозомите се двохроматидни и доста кондензирани, за кратко време се образуваат две делбени вретена, за чии нишки се прикачуваат хромозомите со центромерното стеснување. По формирањето на екваторијална плоча во **МЕТАФАЗА-2**, брзо доаѓа до нивно надолжно делење, прво центромерниот регион, потоа и одвојување на сестринските хроматиди со што постануваат независни една од друга. Во **АНАФАЗА-2** доаѓа до потполно одвојување на хроматидите и нивно патување кон спротивните полови. Бидејќи ваквата делба се одвива синхронно во двете јадра, на крајот од **ТЕЛОФАЗА-2** се добиваат четири хаплоидни јадра. Со цитокинезата се добиваат четири хаплоидни клетки или уште познати како **ТЕТРАДА**.

Кај растенијата четирите хаплоидни клетки од тетрадата преставуваат спори (микро или макроспори) кои со понатамошна делба даваат хаплоиден гаметофит (машки или женски) кој ќе ги продуцира половите гамети.

Во текот на мејозата можат да се случат и некои отклонувања, пример: кога во анафаза-1, хомологните хромозоми не се раздвоени и како цели биваленти се движат кон едниот пол. Во овој случај едни од гаметите носат зголемен хромозомски број, а другите гамети се со намален хромозомски број.

Кај растенијата доста честа е појавата на формирање на гамети со нередуциран или соматски хромозомски број во резултат на отсуство на раздвојување на бивалентите во анафаза-1. Со нивно оплодување се добиваат полиплоидни форми.

ДЕЛБА НА ЦИТОПЛАЗМАТА (или цитокинеза)

Делбата на јадрото и кај едноклеточните и кај многуклеточните организми, по правило е проследена со делба на цитоплазмата (цитокинеза, цитотомиија), со која ќе се добијат две нови клетки.

Механизмот на цитокинезата во живиот свет е доста различит, меѓутоа, сепак се издвојуваат два основни типови на цитокинеза и тоа: **Делба со браздење** и **Делба со формирање на клеточна плоча**

1. Делба со браздење- Браздењето всушност преставува делба со стеснување (констрикција) на цитоплазмата, кое е карактеристично пред се за животинските клетки, потоа за некои алги, габи и микроспороцити кај некои виши растенија. Се одвива со стеснување (констрикција) на клеточната мембрана од двете спротивни страни на клетката и на крајот од делбата вдлабнатите делови наполно се поврзуваат и формираат преграда од цитоплазматична мембрана меѓу двете новоформирани.

Кај некои едноклеточни претставители на диатомеи (*Diatomaceae*) и зелени алги (*Desmidiaceae*) при цитокинезата со стеснување (констрикција), секоја новодобиена единка (клетка) задржува половина клеточен сид од клетката мајка, а другата половина е новосинтетизирана т.е. самата клетка ја формира.

Додека кај клетките на некои кончести алги (како *Spirogyra*, *Cladophora* и др.) констрикцијата на цитоплазмата секогаш ја прати формирање на нов клеточен сид во центрипетален правец.

2. Делба со формирање на клеточна плоча- Кај растителните клетки, бидејќи имаат клеточен сид, цитокинезата се одвива на друг начин т.е. со формирање на клеточна плоча. Во завршните фази од делбата на јадрото, со учество на делбеното вретено се формира структура со карактеристична форма на буренце, која е видлива и со светлосен микроскоп, наречена **фрајмојласиј**. Од елементите на ендоплазматичниот ретикулум и везикулите на Голџиевиот систем во екваторијалната рамнина на фрагмопластот (буренцето) постепено се формира преграда означена како **клеточна плоча**, која ја дели примарно цитоплазмата на два дела. Формирањето на оваа преградна плоча има центрифугален правец односно почнува од средината и постепено се шири кон клеточните сидови на

клетката мајка. Мембраните од структурите на **ER** и **GOLGI**, кој ја формираат плочата, учествуваат во формирање на цитоплазматичната мембрана на новите клетки, а нивната содржина посебно содржината на Голџи везикулите (која има целулоза, хемицелулоза и пектински материји) служи за формирање на **средна ламела** и **примарен клеточен сид**.

Бидејќи од клеточната плоча прво се формира средна ламела, во почетокот новите клетки се разделени само со средна ламела. Подоцна секоја цитоплазма на новите клетки си изградува свој примарен клеточен сид а клеточниот сид на клетката мајка постепено нестанува. Средната ламела се задржува и по формирањето на примарниот клеточен сид како заедничка структура и како важен фактор за интегрирање на клетките во растителното ткиво.

На ваков начин, во цитокинезата елементите на цитоплазмата дефинитивно се одделуваат во две новоформирани клетки.

АБЕРАНТНИ ФОРМИ НА КЛЕТОЧНА ДЕЛБА

Во природата често се сретнуваат клеточни делби со карактеристични отстапувања од нормалниот тек на кариокинезата или цитокинезата. Некои претставуваат ретки појави, меѓутоа има и такви кои стекнале статус на нормална или редовна појава.

Ќе ги споменеме следните:

1. АСИМЕТРИЧНА ДЕЛБА - Оваа делба се карактеризира со правилно и рамномерно митотично делење на јадрениот материјал и со нерамномерно (т.е. асиметрично) делење на цитоплазмата, при што се добиваат асиметрични ќеркини клетки односно помала и поголема клетка, познати уште како бластомери кои покасно се диференцираат во различни клетки т.е. ткива. Пример: кореновите влакна, мајчината клетка на стомините клетки и др., се диференцираат од помалите клетки добиени со асиметрична делба.

2. КЛЕТОЧНА ДЕЛБА СО УСПОРЕНА ЦИТОКИНЕЗА- При оваа делба има многукратна кариокинеза, без да се подели цитоплазмата и се добиваат многујадрени (т.е. полинуклеарни) клетки или уште познати како **ЦЕНОЦИТНИ**, кои главно се привремени бидејќи на крај со цитокинеза, ценоцитната (многујадрената) структура преминува во многуклеточна,

3. ЕНДОМИТОЗА- Во многу ткива на нормални организми се јавуваат клетки со големи полиплоидни јадра, како резултат на блокирање на одредени фази на кариокинезата. За време на ендомитозата хромозомите поминуваат низ нормален циклус на репликација и кондензација како во нормалната митотична делба. Меѓутоа, и покрај тоа што целосно се одделуваат една од друга хроматида, бидејќи не доаѓа до формирање на делбено вретено, отсуствува анафазното движење на хромозомите. Во резултат на ваквото делење на хромозомите, доаѓа само до мултиплицирање на хромозомскиот број т.е. бидејќи сите хромозоми остануваат во јадрото, тоа станува полиплоидно, а отсуствува цитокинезата.

Соматичната ендомитоза може да биде предизвикана и експериментално, под дејство на разни хемиски и физички фактори, кои предизвикуваат уништување на делбеното вретено.

Најчесто соматична ендомитоза се индуцира под влијание на цитостатикот **COLCHICIN** поради што оваа делба уште е позната како **С-митоза**.

4. АМИТОЗА- Амитозата претставува директна делба на клетката, која се одвива кога јадрото е во интерфаза, односно јадрото ја зачувува интерфазната морфологија. Што значи, јадрото не менувајќи ја својата структура (не образува делбено вретено, не е раскината јадрената мембрана, присутно е јадренце) се дели на два или повеќе скоро еднакви делови. Делбата започнува со издолжување на јадрото кое во средината се стеснува и на крај јадрото во средината се прекинува, а потоа се дели и цитоплазмата, при што се формираат две нови клетки. Во повеќе случаи делбата на јадрото не е проследена со делба на цитоплазмата, при што се добиваат клетки со повеќе јадра.