

УВОД

ПРЕДМЕТ ПРОУЧАВАЊА И ЗАДАЦИ ФИЗИОЛОГИЈЕ

Физиологија проучава животне процесе и регулационе механизме тих процеса, функције ћелија, органа, органских система и организма као целине. Задатак физиологије је да открива законитости физиолошких појава, да их опише и објасни. Између грађе организама и појединих његових делова, с једне стране, и функције, с друге стране, постоји тесна повезаност. Зато је, за проучавање физиолошких процеса, неопходно познавање грађе ћелије, органа и организма. Молекули органских једињења који улазе у састав живих система не разликују се битно од оних у неживим системима. У њима се налазе и најраспрострањенији елементи и неорганска једињења. Животни процеси који су карактеристични за живе системе, као што су, на пример, дисање и размена гасова, деловање ензима, процеси од којих зависи функционисање нервних и мишићних влакана и многи други, у великој мери објашњавају се законима физике, хемије и физичке хемије; за њих важе закони тих наука. Због тога законе физике и хемије треба добро познавати да би се разумели физиолошки и биохемијски процеси.

На основу хемијских и физичких процеса и њихових закона, у току еволуције наше планете зачет је живот у свом елементарном облику и почела органска еволуција. Током еволуције живих система конституисане су посебне биолошке законитости које су само њима својствене. Њима се бави биологија. Из крила физиологије изашле су и посебно се развијају биохемија и биофизика. Обе ове дисциплине остају тесно повезане са физиологијом. Молекуларну биологију интересују збивања у живим системима, структуре и функције на молекулском нивоу, укључујући и проблеме савремене генетике. Развој поменутих биолошких дисциплина обогатио је наша сазнања и указао на комплексност феномена живота.

Живот карактерише посебан облик материјалног кретања. Живи системи су квалитативно нова појава у еволуцији материје на нашој планети. Основне одлике живих бића којима се баве напред наведене науке настале су у раним фазама еволуције, управо на самом почетку живота као појаве. Оне су се даље усавршавале на тада насталим основним принципима метаболизма, трансформације енергије, репарације и реституције делова, размножавања и реаговања на надражаје.

Савремена сазнања омогућују нам да дефинишемо нивое организације живих система и њихове интеракције. Основна јединица грађе и функције је ћелија. Ћелије могу бити посебан организам (једноћелијске животиње), или интегрисане у систем вишег реда — орган или органски систем. Ћелија представља анатомску целину коју ограничава ћелијска мембрана. Многобројне су интеракције између једра и цитоплазме, односно свих осталих делова ћелије. Једро има централну улогу у ћелији јер у себи садржи генетску информацију за синтезу протеина. Поред једра, раније су поменути ендоплазматични ретикулум, лизозоми, митохондрије и Голџијев комплекс. Извесну независност у животу ћелије имају митохондрије јер садрже ДНК и у стању су да синтетишу извесне протеине. Многобројне су везе између ћелије и простора око ње. Оне се одржавају кроз ћелијску мембрану у којој су откривене многе значајне функције.

Ћелије у вишећелијском организму образују ткива, а она (разне врсте ткива) чине органе, као што су: срце, јетра, панкреас. Органи су повезани у органске апарате и системе органа, тако да заједнички обављају извесне сложеније функције. Ухо је, на пример, сложени орган чула слуха који обухвата спољашње, средње и унутрашње ухо, а сваки од њих је сложене грађе. Они заједнички обављају одређену функцију и у томе су међусобно зависни.

У склопу органских система веза међу-органима може бити само функционална, као што је то случај са ендокриним системом. Овај систем чине ендокрине жлезде и ткива, а хормони које они синтетишу и луче улазе у циркулацију и крвотоком се преносе до ткива у којима се налазе ефектори. Ендокрине жлезде и ткива су често међусобно удаљена, а повезаност се остварује преко крвног система којим се преносе хормони. Осим примера за наведени начин повезаности, чешће налазимо обе, морфолошке и функционалне везе. Тако је, на пример, у систему органа за варење и крвотоку.

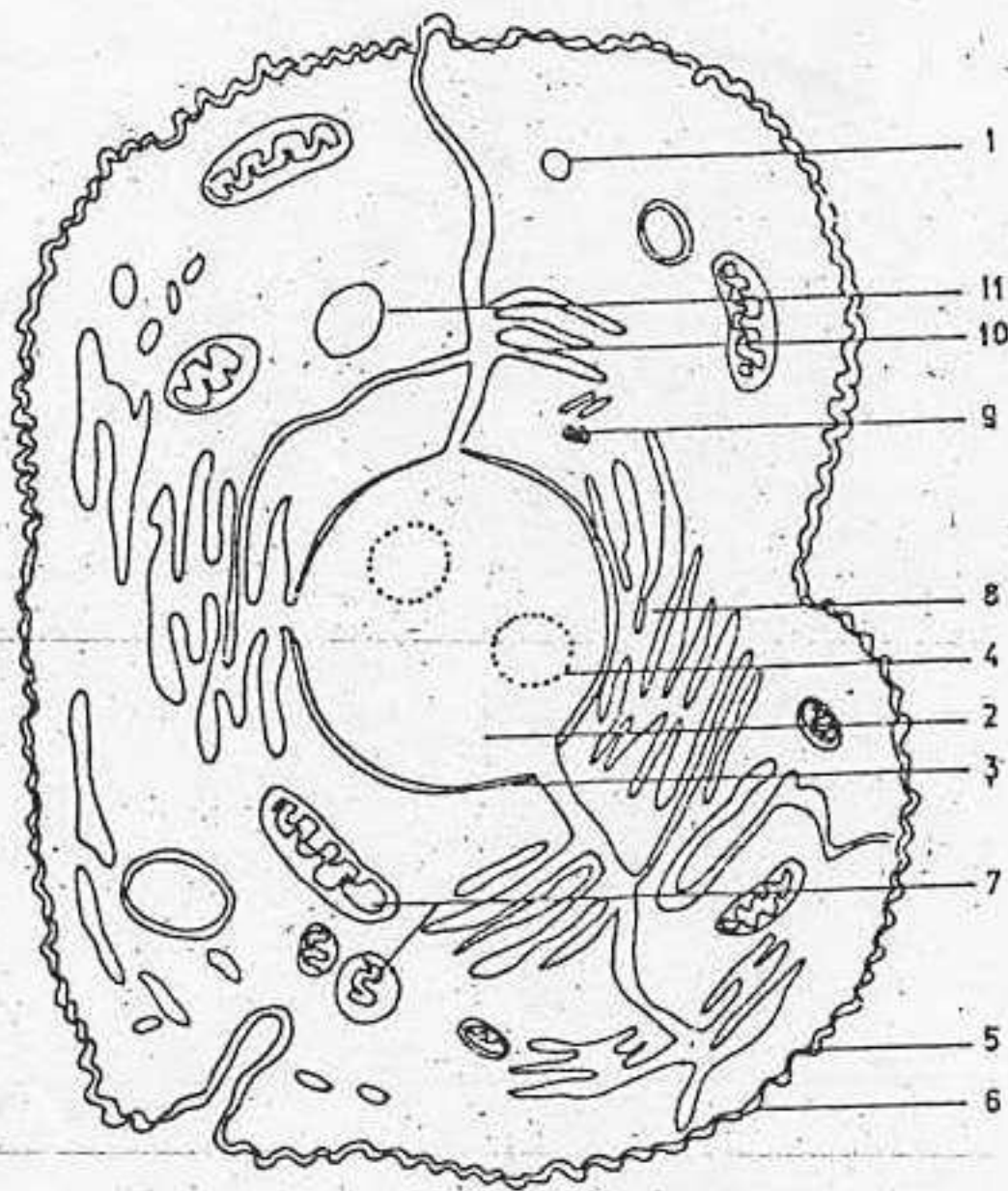
Организам је интегрисани систем вишег реда. У њему се налази већи број органа и органских система повезаних у једну јединствену целину. Организам, није прости скуп делова, већ функционална целина у којој постоји корелација функција. Промене које захватају поједине органе одражавају се на организам као целину. Та чињеница била је од битног значаја за еволуцију живих бића. Наведена интегрисаност организма и координација функција обезбеђена је активношћу двају система регулације: нервног и хуморалног. Оба ова система међусобно су повезана у највишим вегетативним центрима. Изнад нивоа организма налазе се екосистеми, планетарни и соларни систем. Њих проучавају друге науке.

Ако анализујемо поменута три нивоа организације, који су предмет проучавања физиологије: ћелију, орган или систем органа и организам, можемо извући закључак о неколико основних одлика ових нивоа. То је, пре свега, интегрисаност унутар сваког нивоа организованости, затим хијерархијски однос — ћелија, орган, организам — и нове квалитативне одлике виших нивоа организације у

односу на ниже. Организам је систем који се самостално одржава у природним условима, репродукује и прилагођава условима спољашње средине. То је низ нових квалитативних одлика у односу на органе и ћелије вишећелијских животиња. Додуше, ћелије и ткива могу да се одрже у животу и ван организма, али само ограничено време. Напоменимо и то да једноћелијске организме карактеришу и особине организма будући да се размножавају и прилагођавају условима средине у којој живе.

ДИНАМИЧКА ОРГАНИЗАЦИЈА ЋЕЛИЈЕ

Раније сте проучавали грађу и основне функције ћелија. Сада ћемо говорити о биохемијским и физиолошким збивањима у ћелији. Ћелијска мембрана — плазма мембрана, обезбеђује индивидуалност ћелије јер је на одређени начин одваја (граничи) од средине која је окружује. Мембрана је семипермеабилна, тј. пропушта неке материје, док друге задржава. Мембрана садржи посебан систем — транспортни систем, који регулише молекулски и јонски састав ћелије. Ћелије еукариота, како смо већ раније научили, садрже у себи систем унутрашњих мембрана које граниче ћелијске органеле (органчиће), као што су: митохондрије, лизозоми, а у зеленим биљкама хлоропласте. Пропустљивост мембране није увек иста, већ се мења у зависности од различитих околности. Осим тога, истоимене мембране различитих ткива и органа међусобно се разликују, сходно функцијама које одређено ткиво има.



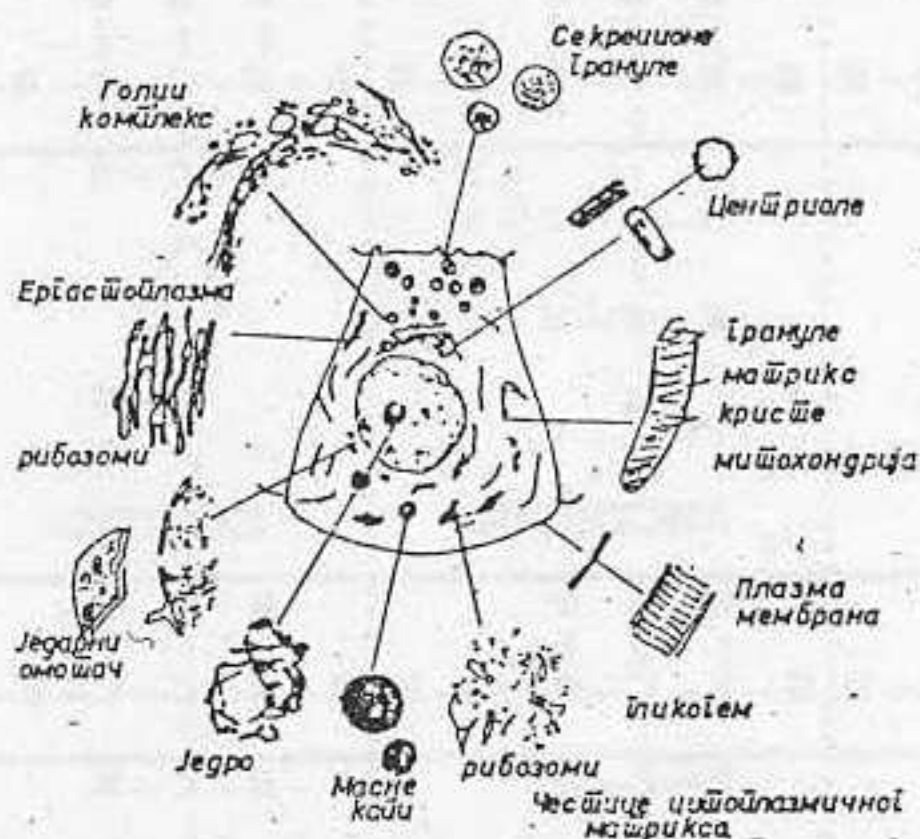
Сл. 1. Шема слике животињске ћелије под електронским микроскопом: 1 — цитоплазма; 2 — једро; 3 — једрова опна; 4 — једарце; 5 — ћелијска опна; 6 — убори опне; 7 — митохондрије; 8 — ендоплазматични ретикулум; 9 — центрозом; 10 — Голџијево тело; 11 — лизозом

Жива ћелија је недовољно стабилан систем који одржава свој састав и функцију захваљујући способности мембране да својом активношћу одржава релативну сталност унутрашњег састава. То је динамичан систем са сталним улазом и излазом одређених материја и потрошњом енергије. Материје се размењују са околном средином, а енергија се

користи из процеса разградње који се одигравају у свакој живој ћелији. Истовремено теку супротни процеси, процеси синтезе органских једињења, од којих управо зависе катаболички процеси. Такав је случај са синтезом специфичних протеина — ензима, који катализују и катаболичке и анаболичке процесе. Треба рећи да се енергија која се ослобађа у току катаболичких процеса делимично користи за изградњу и обнављање ћелије и њених делова, а делимично за одвијање животних процеса и рад.

Скуп процеса промета материје и енергије у ћелији обухваћен је појмом метаболизма ћелије. Он подразумева катаболичке и анаболичке процесе. Ћелијски метаболизам проучава физиологија.

ХЕМИЈСКА ГРАЂА ЋЕЛИЈЕ



Сл. 2. Шематски приказ ћелије са органелмама

елемената формира највећи број стабилних једињења и налази се у свим органским једињењима.

Животињске ћелије садрже елементе који се налазе у атмосфери и литосфери. Скоро целокупну масу органских једињења (99%) чине четири елемента: водоник, кисеоник, угљеник и азот. Поред њих, значајно место заузимају фосфор и сумпор, као и јони многих метала (једновалентних и двовалентних) као што су: натријум, калијум, магнезијум, гвожђе и др. Неки од поменутих хемијских елемената налазе се у вишеструко већој концентрацији у органским једињењима него у Земљиној кори. Такав је, на пример, угљеник који од свих хемијских

НЕОРГАНСКА ЈЕДИЊЕЊА И ЕЛЕМЕНТИ

Вода је најраспрострањеније једињење у живим системима, али је њена концентрација веома различита. У неких нижих животиња налазимо преко 90% воде, док у одраслог човека она чини око 60% тежине. У младунца сисара проценат воде износи око 80%. Вода је универзални растварач за већину једињења која се налазе у ћелијама, осим за масти.

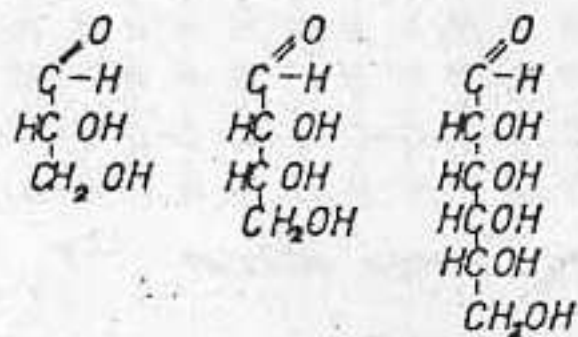
Неорганске соли такође су веома распрострањене у ћелијама, а њихови катјони и анјони неопходни су за одржавање одређених биолошких структура, као и за биолошку активност органских једињења. Неки од њих, по количинама у којима су заступљени, улазе у групу макроелемената, док су други присутни у мањим количинама — микроелементи, али су физиолошки веома важни и често служе као активатори. Калцијум и магнезијум (Ca^{++} и Mg^{++}) чине

основу скелета, важни су конституенти ћелијских мембрана и обезбеђују нормално функционисање свих ћелија. Калцијум и магнезијум неопходни су и за очување целовитости ћелијских мембрана. Натријум и калијум (Na^+ и K^+) обезбеђују поларизованост ћелијских мембрана нервних и мишићних ћелија, потенцијал мировања и генезу акционог потенцијала. Молекули који учествују у оксидо-редукционим процесима садрже елементе променљиве валенције као што су гвожђе и бакар (Fe и Cu). То су преносиоци кисеоника и учествују у електротранспортном низу. Такви су, на пример, оксидативни ферменти и хемоглобин.

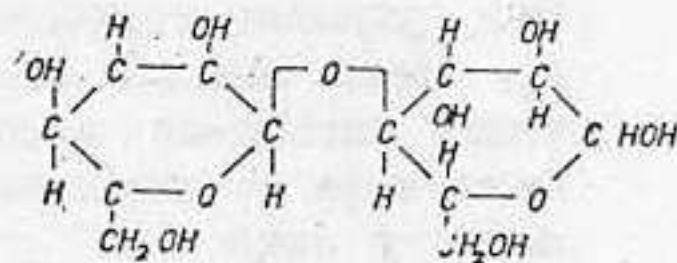
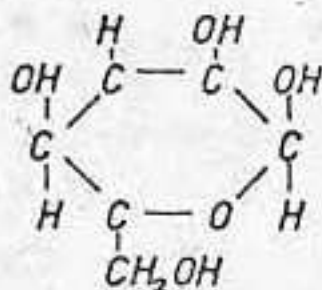
Од неорганских анјона, фосфати заузимају најистакнутије место као основни облици преко којих се користи енергија у живим системима. Додајмо томе хлориде, карбонате и бикарбонате и читав низ других елемената који улази у састав неопходних компонената живих система. Готово да нема хемијских елемената који бар у минималним количинама не улазе у састав ћелије. То је још један доказ о јединству неживе и живе природе.

ОРГАНСКА ЈЕДИЊЕЊА

Иако је број органских једињења која улазе у састав живе материје веома велики, логично је да почнемо од четири велике групе једињења које помиње биохемија: угљених хидрата, масти, беланчевина и нуклеинских киселина. Угљени хидрати, опште формуле $(\text{CH}_2\text{O})_n$, већ су поменути у претходним разредима. Њихове фи-



Сл. 3. Моносахариди

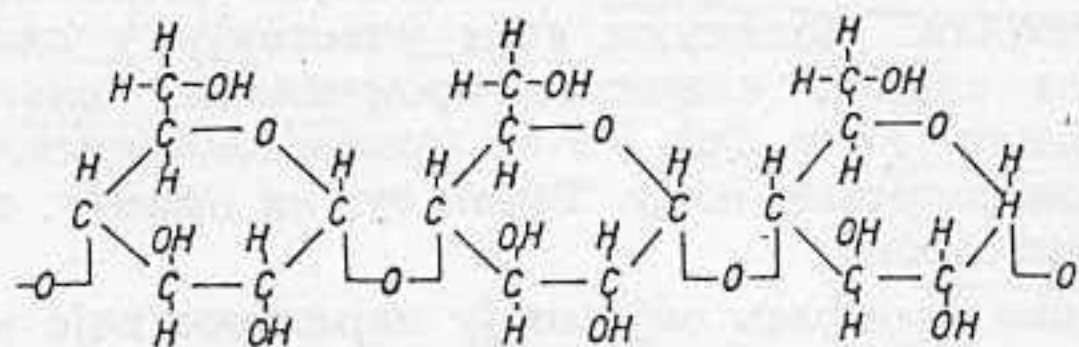


Сл. 4. Дисахариди

зичке и хемијске особине су вам познате. Овде ћемо истаћи чињеницу да се угљени хидрати најлакше активирају за производњу енергије. У природи је најраспрострањенија гликоза — моносахарид која се у том погледу најлакше активира. Ради се, као што знамо, о хексози (садржи 6 угљеникових атома) од које потичу сви остали угљени хидрати. Она је поред тога и основни молекул за изградњу неких других полисахарида, као што су: скроб, гликоген, целулоза и други. Од моносахарида са пет угљеникових атома (пентозе), најраспрострањеније су рибоза и дезоксирибоза, које улазе у састав нуклеинских киселина.

Дисахариди садрже по два молекула моносахарида, а најраспрострањенији су: малтоза, која настаје ензимским разлагањем скроба, лактоза из млека и сахароза, која је распрострањена у биљкама. Полисахариди се налазе у ћелијама, где учествују у њиховој грађи или служе као енергетска резерва нагомилана у поједи-

ним деловима организма. То су скроб и гликоген, који су полимери гликозе. Гликоген се налази у цитоплазми у облику гранула у којима налазимо и ензиме, који учествују у процесима њихове разградње и синтезе.

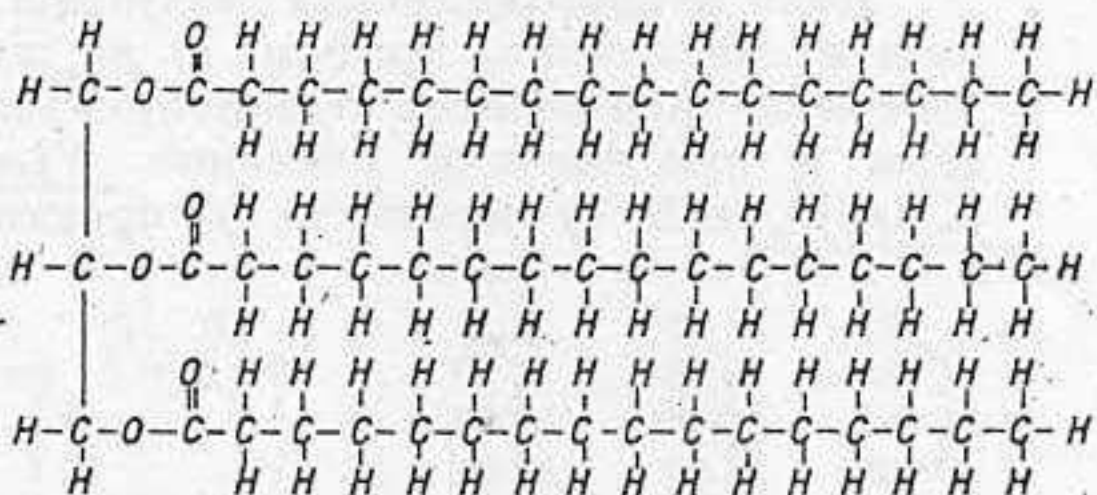


Сл. 5. Исечак молекула полисахарида

Овде треба поменути и полисахарид хитин, који чини основу спољашњег омотача неких бескичмењака (инсеката и ракова) и има заштитну улогу.

Липиди су органска једињења која улазе у

састав ћелијских мембрана, као њихов важан конституент, а уз то представљају основни резервни материјал из кога се „извлачи“ енергија за живи систем. Молекули липида садрже мало кисеоника; њиховим потпуним разлагањем ослобађа се велика количина енергије. Зато кажемо да су масти најконцентрованији извор енергије. Као што знамо, масти се не растварају у води. Могу се екстраховати само етром и хлороформом. Прости липиди састоје се из глицерина и засићених или незасићених масних киселина. Сложени липиди садрже и друга једињења: фосфорну киселину, протеине, угљене хидрате и др. Неки липиди имају улогу витамина и хормона који су нерастворљиви у води.



Сл. 6. Молекул масти

Протеини (беланчевине) чине основу живота тиме што улазе у састав ћелија и њихових мембрана као основни саставни део (градивна улога); такође чине ензиме (ферменте) који обезбеђују катаболичке и анаболичке процесе. Сви биохемијски процеси у којима се једињења разграђују и нова формирају — текли би, додуше, и без фермената, али тако споро да би живот у том случају тешко могао да се одржи. Своје сложене функције протеини могу обављати захваљујући одређеној грађи својих молекула која зависи од броја и редоследа аминокиселина у њима. Аминокиселине се могу наћи и у слободном облику или везане за нека друга једињења, али изузетно.

Аминокиселине. За све аминокиселине карактеристично је да садрже једну карбоксилну ($-\text{COOH}$) и једну аминок ($-\text{NH}_2$)-групу, на угљениковом атому везаном за ту карбоксилну групу. Због тога што садрже бар по једну базну и киселу групу, аминокиселине се понашају и као базе и као киселине. Уз те заједничке одлике, аминокиселине се и разликују међусобно, по томе што остали део молекула може бити различит. Он може бити растворљив или нераствор-

љив у води, затим наелектрисан позитивно или негативно, као и без наелектрисања. Такве различитости аминокиселина одражавају се и на протеине у чији састав оне улазе. У природи и живим бићима налазимо протеине, у чији састав улази неколико десетина или стотина аминокиселина, али њихов број може бити и много већи.

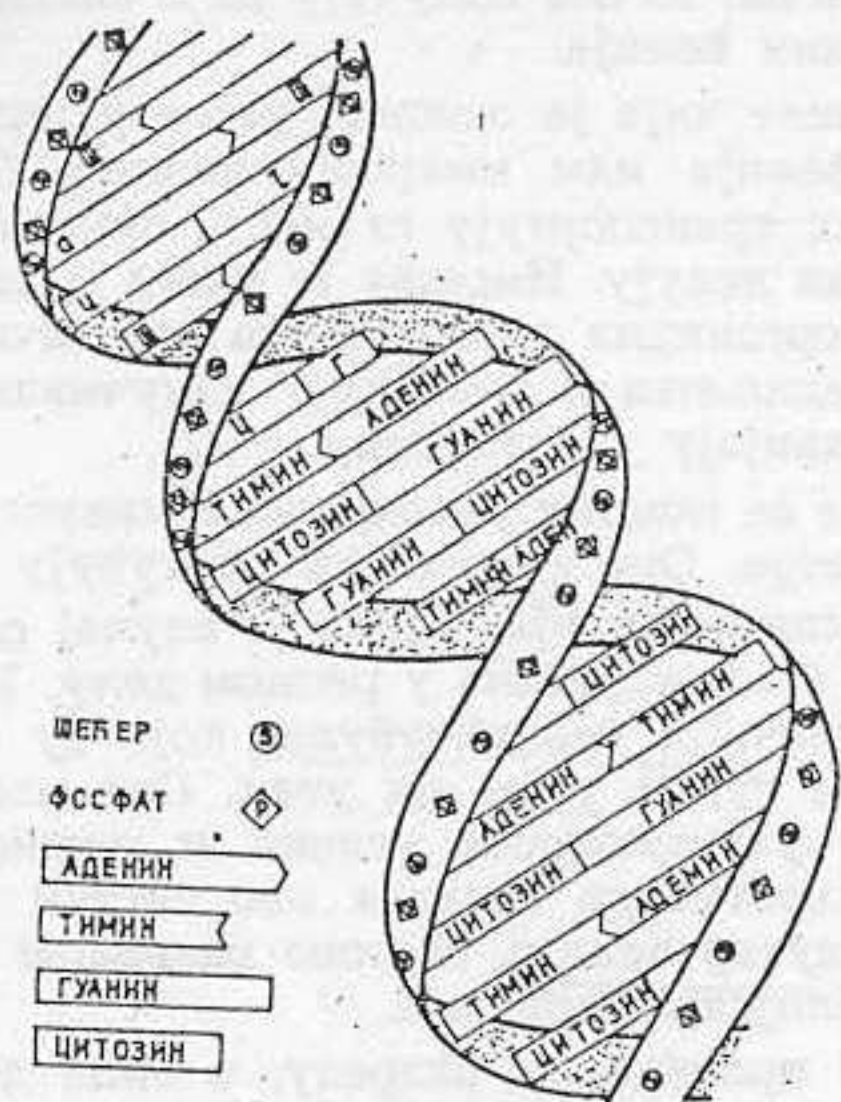
Протеини се састоје из једног или већег броја полипептидних ланаца који нису прави ланци, већ се савијају и „пакују“ у одређене карактеристичне структуре. Тако протеини имају карактеристи-

НАЗИВ (СКРАЋЕНИЦА)	ФОРМУЛЕ НЕКИХ АМИНОКИСЕЛИНА		
1. АЛАНИН (Ala)	АЛАНИН	ВАЛИН	ТИРОЗИН
2. АРГИНИН (Arg)			
3. АСПАРАГИН (AspN)	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \quad \text{O} \\ \quad \quad \\ \text{H}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{H} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \quad \text{O} \\ \quad \quad \\ \text{H}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{C} \begin{array}{l} \diagup \text{H} \\ \diagdown \text{H} \end{array} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{H} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \quad \text{O} \\ \quad \quad \\ \text{H}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{C}_6\text{H}_4 \\ \\ \text{O}-\text{H} \end{array}$
4. АСПАРАГИНСКА КИСЕЛИНА (Asp)			
5. ЦИСТЕИН (Cys)			
6. ФЕНИЛАЛАНИН (Phe)			
7. ГЛИЦИН (Gly)			
8. ГЛУТАМИНСКА КИСЕЛИНА (Glu)			
9. ГЛУТАМИН (GluN)	АРГИНИН	ХИСТИДИН	ЦИСТЕИН
10. ХИСТИДИН (His)			
11. ИЗОЛЕУЦИН (Ileu)	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \quad \text{O} \\ \quad \quad \\ \text{H}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \quad \text{O} \\ \quad \quad \\ \text{H}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \quad \text{O} \\ \quad \quad \\ \text{H}-\text{N}-\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{S}-\text{H} \end{array}$
12. ЛЕУЦИН (Leu)			
13. ЛИЗИН (Lys)			
14. МЕТИОНИН (Met)			
15. ПРОЛИН (Pro)			
16. СЕРИН (Ser)			
17. ТИРОЗИН (Tyr)			
18. ТРЕОНИН (Thr)			
19. ТРИПТОФАН (Trp)			
20. ВАЛИН (Val)	$\begin{array}{c} \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{N}-\text{H} \\ \\ \text{C}=\text{NH} \\ \\ \text{H}-\text{N}-\text{H} \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{H}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{C}-\text{C}-\text{H} \\ \quad \\ \text{H}-\text{N} \quad \text{N} \\ \diagdown \quad \diagup \\ \text{C} \\ \\ \text{H} \end{array}$	

Сл. 7. Аминокиселине које се налазе у природним беланчевинама. Приложене формуле су изабране тако да илуструју њихову грађу — оно што је заједничко свим аминокиселинама (уоквирени део) и оно што их разликује (остали део молекула који се у схематским приказима означава са R)

чан облик који је битан за биолошку средину у којој се налазе, као што су цитоплазма, ћелијска мембрана или телесна течност животиња. То је њихов природни облик у коме су активне, у коме остварују своју биолошку функцију. Тако, на пример, амилаза пљувачке разлаже скроб, хемоглобин везује и отпушта кисеоник, а трипсин разлаже беланчевине. Конфигурација ланаца протеина може бити измењена на различите начине и тиме се њихова биолошка активност поништава; они, наиме, прелазе у неактиван облик. То се може постићи кувањем, као и деловањем киселина и база.

Нуклеинске киселине спадају у групу великих молекула, оне имају кључну улогу у ћелијским збивањима и учествују у преношењу биолошких информација специфичне природе — генетских информација. То су дезоксирибонуклеинска киселина (ДНК) и рибонуклеинска киселина (РНК).



Сл. 8. Део Молекула ДНК

„уклапање“ постиже аденин са тимином и гуанин са цитозином, међу којима се граде вороничне везе. Такво спаривање назива се комплементарност база, и оно је универзално.

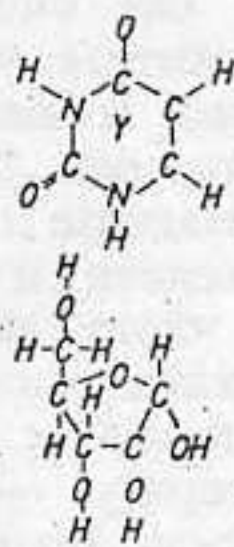
Међутим, треба напоменути да је редослед нуклеотида у ДНК различитих организама специфичан. Тако се од истих нуклеотида граде различити низови, као што се од истих слова праве различите речи и реченице.

Број нуклеотида у ДНК животиња такође је веома различит па се и молекули ДНК разликују по величини, на пример, у ДНК вируса има неколико хиљада нуклеотида, док се у 46 хромозома човекових ћелија налази неколико милијарди.

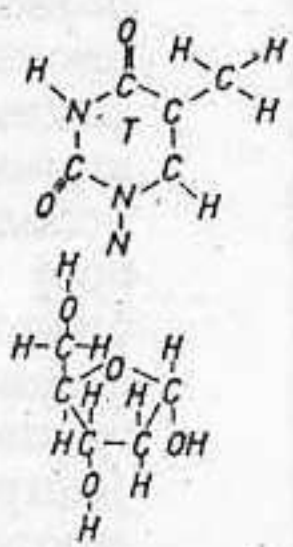
У молекулима ДНК човека и животиња налазе се „рецепти“ — упутства за синтезу свих беланчевина које синтетишу те ћелије. Да би се то остварило, неопходно је да дође до превођења тих „упутстава“ (шифре) у конкретан редослед аминокиселина у протеинима. То се постиже помоћу рибонуклеинске киселине (РНК).

Рибонуклеинске киселине такође се састоје од нуклеотида у чији састав улазе по један молекул шећера — рибозе, фосфорне киселине

и фосфорна киселина, дезоксирибоза и пуринска или пиримидинска база. Пуринске базе су аденин и гуанин, а пиримидинске су цитозин и тимин. При формирању ланаца ДНК постиже се уклапање структуре и правилно обмотавање, тако што се наспрам мањег нуклеотида једног ланца налази други већи нуклеотид. Такво



Рибоза



Дезоксирибоза

Сл. 9. Поређење компоненти које се разликују у нуклеинским киселинама. Лево су компоненте РНК, десно ДНК. Остали делови нуклеотида су исти као ДНК

и базе. Разлика у односу на ДНК је у томе што се као базе уместо цитозина и тимина налазе цитозин и урацил. Молекули РНК су једноланчани и знатно мањи од молекула ДНК. Сличност која ипак постоји међу њима потиче отуда што се делови ДНК користе као матрице, калупи, на којима се синтетишу молекули РНК. При томе се користе (копирају) само делови једног од ланаца ДНК. Молекули РНК даље преносе примљене информације и од битног су значаја за синтезу протеина различитих врста. Овде ћемо се задржати на три групе рибонуклеинских киселина од посебног биолошког значаја: информационе, рибозомске и транспортне.

Информационе рибонуклеинске киселине (иРНК) су назване по томе што преносе „информације“ (упутства) о томе какав је редослед аминокиселина у протеинима који ће се на основу тога синтетисати. Унутар истог организма, а поготову у различитим организмима и врстама живих бића, синтетишу се различите беланчевине па је логично што постоје тако различите иРНК. У различитим физиолошким околностима њихов састав се може мењати и у истим ћелијама. Рибозомске (рРНК) улазе у састав рибозома, по чему су и назване. Као што смо научили у претходном разреду, рибозомске РНК су специфичне за животиње које припадају различитим врстама, али су исте или сасвим сличне у ћелијама истог организма. Транспортне РНК имају преносну — транспортну функцију. Оне, наиме, преносе аминокиселине које претходно везују и транспортују их до рибозома. То су мањи молекули од поменутих РНК, и међусобно су слични, али се разликују по редоследу нуклеотида. Ово је битна чињеница по чему их препознају ферменти који везују аминокиселине за тРНК. На тај начин сваку врсту аминокиселина преносе одређени типови тРНК. Тиме је обезбеђено и уграђивање сваке појединачне аминокиселине на одређено место у полипептидном ланцу.

Аденозин-трифосфат је сложено једињење од битног значаја за коришћење енергије у живим системима. Аденозин-трифосфат (АТР) се састоји од базе аденина, угљеног хидрата — рибозе и три фосфатне групе. Присуство фосфатних група од битног је значаја јер се оне могу одвајати и везивати са другим молекулима, чиме их обогаћују енергијом. У ћелијама, нарочито оним које су метаболички активније, синтетише се велики број молекула АТР-а, којих иначе има у свим живим ћелијама. Осим АТР молекула који су најбогатији енергијом, у ћелијама налазимо и једињења сличне грађе, али са мање енергије користиве за живи систем. То су аденозин-дифосфат (АДР) и аденозин-монофосфат (АМР). Улога ензима је да подстичу одвајање крајње фосфатне групе која се везује за друге молекуле и обогаћује их енергијом.

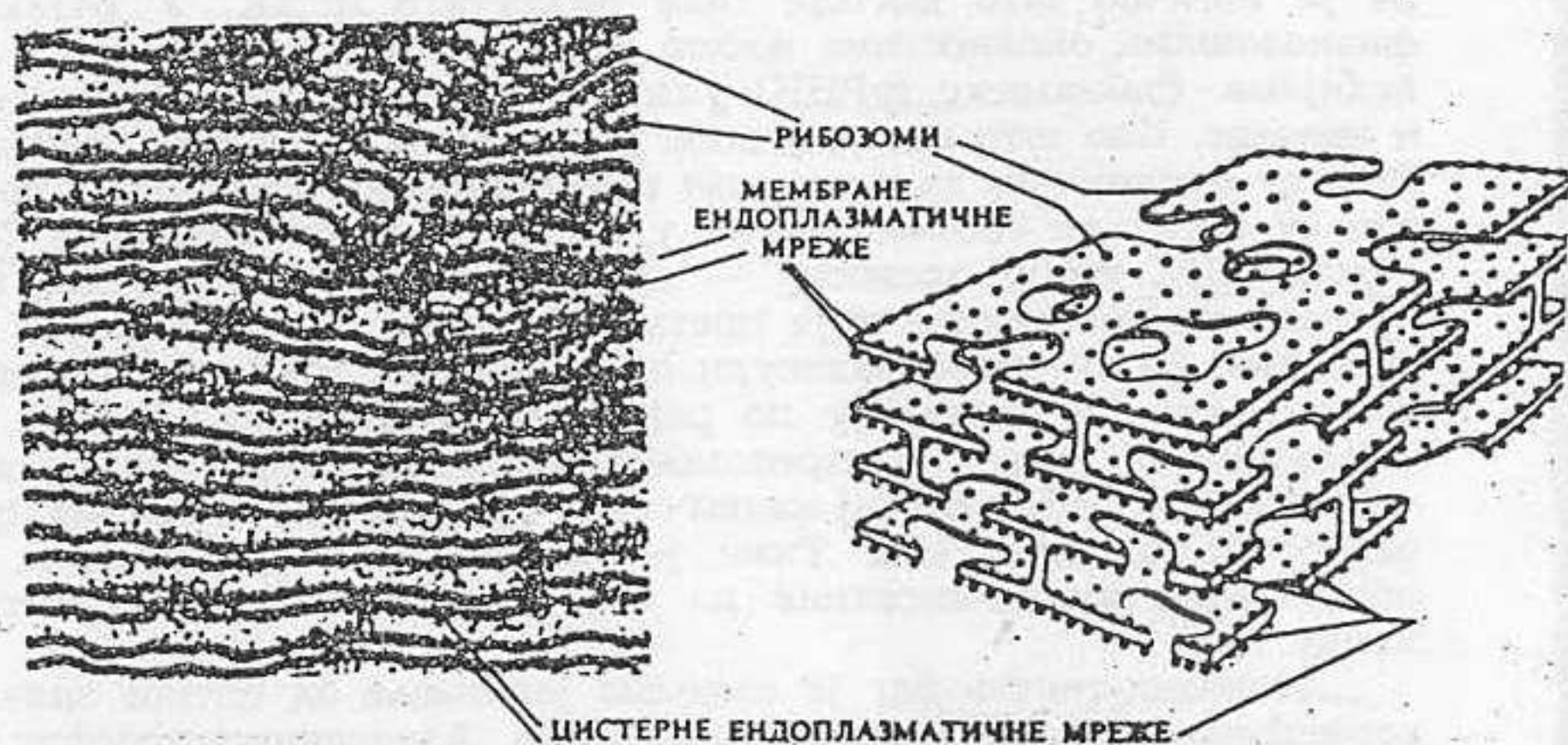
ФУНКЦИЈЕ ЋЕЛИЈСКИХ ОРГАНЕЛА

У ћелијама виших животиња органеле (органчићи) остварују различите функције. То је група еукариота која је еволутивно млађа од прокариота, који немају органеле и једро. Прокариоте су праћелије док су еукариоте праве ћелије. Као што знамо, у ћелијама живо-

тиња налазе се следеће органеле: митохондрије, ендоплазматични ретикулум, Голџијев комплекс, лизозоми, центриоле и хромозоми.

Митохондрије се карактеришу дуплом мембраном — спољашњом и унутрашњом. Спољашња мембрана граничи митохондрије према средини цитоплазме, а унутрашња продире у садржај митохондрије у виду дубоких уврата (улегнућа) означених као митохондријални гребени. У области унутрашњих мембрана и гребена (крите) налазе се ензими који су укључени у респираторне процесе, врло интензивне у митохондријама. Митохондрије се називају енергетским генератором ћелија. За њих је карактеристично и то што садрже генетски апарат и синтетишу неке значајне ензиме.

Ендоплазматични ретикулум са рибозоима је посебна структура која се састоји из система дуплих мембрана које су међусобно повезане па остављају утисак мреже (ендоплазматична мрежа). На спо-



Сл. 10. Електронска микрографија ендоплазматичне мреже (лево), према њој нацртана мрежа у тродимензионалном изгледу (десно)

љашњим површинама мембрана налазе се зрнасте структуре састављене из мањих и већих зрнаца — рибозома. Осим појединачних рибозома, у ендоплазматичној мрежи налазе се и полирибозоми који се састоје из рибозома међусобно повезаних преко РНК. Полирибозоми су значајни због тога што се на њима одвија синтеза протеина. Синтетисани протеини пролазе кроз мембране ендоплазматичног ретикулума и улазе у шупљине које се називају цистерне. Треба напоменути да је само део митохондријалних протеина синтетисан у митохондријама, док се већина синтетише ван њих и накнадно транспортује у митохондрије. То значи да је ендоплазматични ретикулум од битног значаја за све ензимске процесе који се одвијају у ћелијама.

Голџијев комплекс, чију смо грађу такође раније проучавали, има значајну улогу у паковању синтетисаног протеина и формирању тзв. секретних капљица. Синтетисани протеини из ендоплазматичног ретикулума прелазе у Голџијев комплекс. Тзв. секретне капљице, тј. протеини, доспевају до ћелијске мембране унутарћелијским транспортом, спајају се с њом и преко ње свој садржај у одређеним

случајевима излучују ван ћелије. Тако настају и градивни протеини саме ћелијске мембране. На сличан начин излучују се и специфични протеини — ензими из секретних ћелија.

Лизозоми су посебне органеле чија је основна улога у лизирању ћелијских мембрана других ћелија или микроорганизама. Они су богати ензимима који се у њих транспортују са места синтезе, тако да могу ефикасно непосредно да делују. Њихова је улога и да уклањају истрошене ћелије самог организма домаћина на тај начин што их разлажу до најпростијих једињења и омогућују излучивање или уклапање у циклусе који се одвијају у организму.

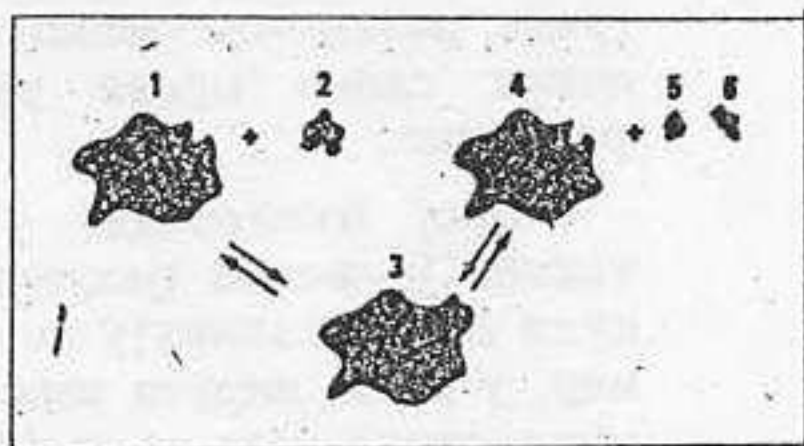
Центриоле су органеле које се помоћу електронске микрографије виде као цевчице малог дијаметра. Оне енергетски омогућују покретање цилија и трепљи на површини ћелија. Такав је случај са сперматозоидима, где су центриоле концентрисане у репном делу. У ћелијама постоји и систем микроцевчица (микротубуле) које су састављене из протеина и нестабилне су, тј. нема их увек. Оне настају и уочавају се у зависности од физиолошких услова и физиолошке активности ћелије. Систем микротубула изгледа као систем канала који обезбеђује сва кретања унутар ћелије. Његово разарање има за последицу престанак унутарћелијских кретања.

Хромозоми су поменути у претходном разреду, а биће детаљно обрађени у Генетици. Зато о њима овде нећемо говорити.

ФЕРМЕНТИ — ЕНЗИМИ

Ферменти су специфични протеини чија је основна улога да обезбеђује све биолошке процесе у ћелији и организму. Они су производ синтезе и лучења ћелија и остварују своју улогу у њима самима, као и ван њих, у појединим органима. Биохемичари су успели да издвоје и пречисте велики број фермената и проуче њихову биолошку улогу. Ферменти су специфични катализатори за одређене групе реакција и делују само на једну материју — једињење или групу блиских једињења. Добили су назив према супстрату, и то тако што се називу једињења на које делују, додаје наставак *аза*. Тако, на пример, фермент који делује на скроб (амилум) назива се *амилаза*, фермент који делује на уреу назива се *уреаза* и слично. Међутим, има изузетака као, на пример, формирање назива за *пепсин*, *трипсин*, *плазмин*.

Ферменти су производ синтезе и лучења ћелија, било да су оне у облику групација и граде жлезде или су појединачне. Место њиховог деловања није увек везано за саме ћелије. Према месту деловања, све ферменте групишемо у две групе, и то: ендоферменте и ектоферменте.



Сл. 11. Шематски приказ реакције деловања ензима на супстрат: ензим 1,4; супстрат 2; комплекс ензима и супстрата 3; продукт реакције 5,6

Ендоферменти делују у ћелијама у којима су синтетисани. Они обезбеђују сложене процесе разградње у ћелијама, у току којих се ослобађа енергија за живи систем. Осим тога, они омогућују и процес синтезе, обнављања ћелија, ткива и органа. Митохондрије су органеле богате ферментима који обезбеђују катаболичке процесе богате енергијом (оксидативни ензими) па се зато називају енергетским генераторима ћелија. У лизозомима се налази велики број хидролитичких фермената, па су ове органеле назване дигестивним системом ћелије.

Ектоферменти се најчешће синтетишу у специјалним секреторним ћелијама, а излучују се ван њих у органе за варење и у устима, желуцу и цревима делују на органске материје. Ектоферменти обезбеђују варење хране. На тај начин се храна разлаже до једноставних једињења која могу да прођу кроз цревни зид и пређу у крв и лимфу. Тим путем се ова једињења преносе до ћелија у којима се даље разлажу уз помоћ ензима, или се од њих синтетишу сложенија једињења.

Проензими. — Неки ферменти не испољавају активност одмах после синтезе или после излучивања у органе за варење, већ је неопходно да буду активисани. Зато се називају проензимима. Њих активишу посебни активатори. Нека друга једињења имају инхибиторни утицај на ензиме. Активатори и инхибитори ензима обезбеђују усклађено одвијање биохемијских процеса у живим бићима. Једна од особина фермената је да делују и када су присутни у минималним количинама. По томе подсећају на катализаторе које смо помињали у хемији, па их називамо и биокатализаторима.

Да би ферменти остварили своје максимално деловање на супстрат, потребна им је одређена температура, киселост средине и концентрација. Температура на којој се остварује максимално деловање фермената назива се оптимална температура. За ферменте из човечијег тела, као и оне код осталих сисара, оптимална температура се креће око $36-37^{\circ}\text{C}$. На нижим температурама активност фермената се смањује, а висока температура разорно делује на њих и инактивира их, као и све беланчевине.

Киселост средине у којој се одвијају ферментативни процеси није иста за све ферменте. Неки ферменти оптимално делују у мање, а неки у више киселој средини. Уколико се услови киселости, односно базности више удаљавају од оптималних, утолико је деловање фермената мање. Ако до тога дође, на пример, у органима за варење, тј. ако се киселост промени у желуцу, активност фермената желуца је мања и настаје поремећај у варењу. У устима је неутрална средина, у желуцу врло кисела, а у цревима базна. Та чињеница је од великог значаја за оптимално деловање фермената у органима за варење.

Ферменти смањују енергију активације која је неопходна да би била покренута нека биохемијска реакција. Скроб се, на пример, може разлагати до гликозе и у епрувети, ако се загреје, уз додавање јаких киселина. Међутим, у организму, разградња скроба до гликозе одвија се у нормалним, природним условима захваљујући учешћу фермената.

Неки ферменти не испољавају своју активност одмах после синтезе у ћелијама или после излучивања у органе за варење и називају се проензими. Њих активишу посебни активатори, чиме омогућују остваривање њихове улоге. Постоје исто тако и инхибитори ензима. Сви они заједно обезбеђују усклађено одвијање сложених биохемијских процеса у живим бићима.

Велику групу фермената чине хидролазе. Оне разлажу сложена органски једињења: угљене хидрате, масти и беланчевине на простије састојке, при чему у реакцију улази одговарајући број молекула воде. Оне, исто тако, омогућују и синтезу угљених хидрата, масти и беланчевина од простијих састојака: моносахарида, глицерина и масних киселина или аминокиселина. У току тих реакција ослобађа се вода. У групу хидролаза спадају ферменти који се налазе у разним органима и ткивима, као што су, на пример: јетра, мишићи, бубрези, крвна зрна и други, или се излучују у соковима за варење. Пљувачка, желудачни сок, а нарочито панкреасни и цревни сок обилују ферментима. Треба рећи да се при разлагањима која катализују наведени ферменти ослобађа мала количина енергије.

Поред синтезе и разградње, и све оксидације и редукције различитих супстанци одвијају се под дејством фермената. Они који обезбеђују оксидо-редукционе процесе у ћелијама називају се ферменти оксидо-редукције. У току тих процеса долази до кидања веза између угљеникових атома у појединим молекулима. Процеси у којима се ослобађа енергија називају се егзоенергетски. Та енергија се користи за синтезу аденозин-трифосфата (АТР). Из тог облика се енергија користи за одвијање основних животних процеса и за рад.

ПИТАЊА

1. Шта је предмет проучавања физиологије?
2. Наведи неорганска и органска једињења у ћелији.
3. Наведи ћелијске органеле и објасни њихове функције.
4. Наведи функције ензима и њихову локализацију.

ПРОМЕТ МАТЕРИЈЕ И ТРАНСФОРМАЦИЈА ЕНЕРГИЈЕ

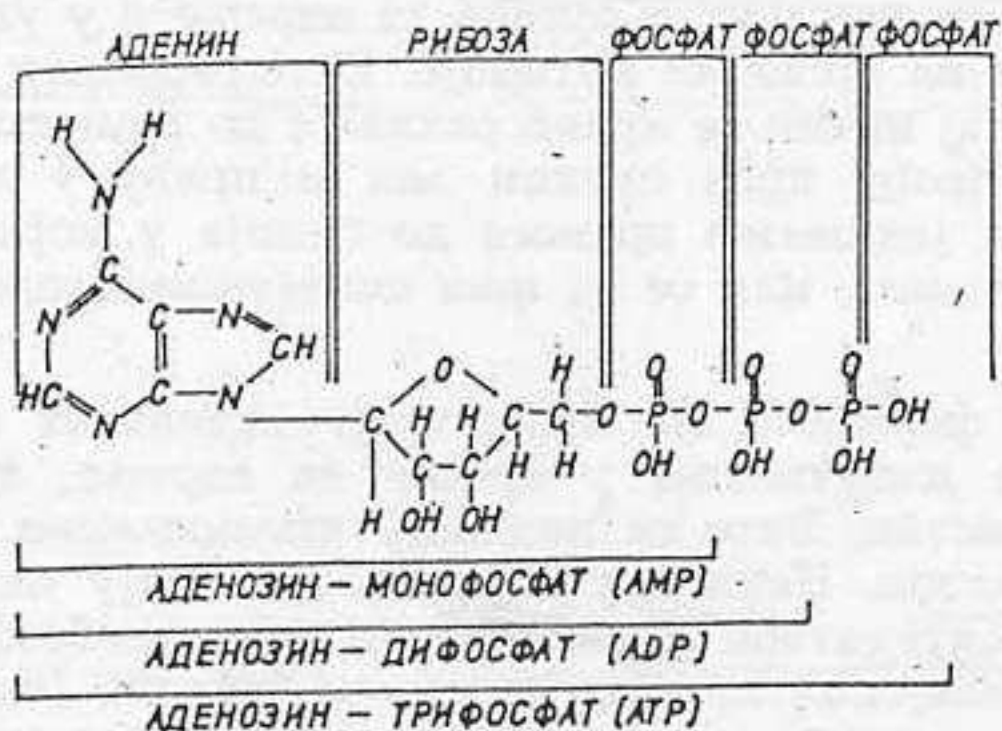
Жива бића се одржавају на рачун сунчане енергије. Зелене биљке су у стању да захваљујући хлорофилу вежу ту енергију у молекуле органских једињења, пре свега шећера, а затим и масти и беланчевина. Биљке су аутотрофни организми — произвођачи.

Животиње посредно или непосредно користе ову енергију — хетеротрофни организми, потрошачи. Из молекула угљених хидрата, масти и беланчевина, живе ћелије извлаче енергију за одвијање основних животних процеса и рад. Биолошка енергија извлачи се из аеробних процеса и депонује у облику АТР аденозин-трифосфата. Само мали број микроорганизама може живети у анаеробним условима; они енергију извлаче из процеса који се одвијају без присуства кисеоника. Према томе, кисеоник је кључни фактор енергетског промета у животиња.

Ране етапе хемијске еволуције, која је претходила биолошкој еволуцији, одвијале су се у анаеробним условима јер атмосфера није садржала кисеоник. За редуковану атмосферу први извор кисеоника били су фотохемијски процеси који су се одвијали уз катализу порфирина који садрже метале у својим молекулима (металопорфирини). Међутим, највећа количина кисеоника којом се пунила атмосфера била је пореклом из фотосинтетичких процеса. Прелаз редуковане атмосфере у оксигенисану, каква је данас, текао је дуго и одвијао се вероватно пре два билиона година.

Хемијске и енергетске промене које се одвијају у живим системима обухваћене су општим појмом промета материја — метаболизмом. Оне подразумевају процесе разградње, у току којих се ослобађа енергија (катаболички процеси), и процесе изградње, у току којих се везује енергија (анаболички процеси). Они су међусобно зависни и условљени. Од битног значаја за снабдевање ћелија енергијом су оксидо-редукциони процеси. Као што је познато из хемије, када неки атом изгуби електроне, молекул (у чијем је саставу тај атом) оксидише, у случају да атом прими електроне, молекул се редукује. Обе поменуте реакције међусобно су условљене и повезане јер електроне који се ослобађају, прихватају други молекули. За време прелаза електрона, ослобађа се енергија која може бити коришћена у живим системима, уз учешће једињења богатих енергијом — која се лако ослобађа. То су молекули аденозин-трифосфата (АТР).

Као што смо већ поменули, фосфатне групе се могу одвојити и везати са другим молекулима, обогаћују их енергијом, а они сами бивају сиромашнији енергијом као што су ADP (аденозин-дифосфат) и AMP (аденозин-монофосфат). Све ове промене и разне комбинације обезбеђују ферменти. Тако, на пример, молекул глицерозе почиње да се разлаже тек после везивања једне фосфатне групе која се одваја од молекула АТР. Када молекул АТР изгуби једну фосфатну групу, он прелази у аденозин-дифосфат (ADP) и губи део енергије. Он се, међутим, процесом фосфорилације обогаћује поново енергијом која се ослобађа у току реакције оксидо-редукције, тако да поново настаје АТР. Ови процеси се непрекидно збивају у свакој живој ћелији и на тој основи оне, ткива, органи и организам као целина обезбеђују животну енергију. Енергија ослобођена на овај начин појављује се и као спољашњи рад, депонована енергија и топлота.



Сл. 12. Аденозин-монофосфат, аденозин-дифосфат и аденозин-трифосфат

мијску везану енергију у молекулима органских једињења већ и да преобразе (трансформишу) једну врсту енергије у другу. Тако настају електрична, механичка и топлотна енергија у живим системима. Ако организам добија и користи више хранљивих материја него што су његове енергетске потребе и потребе обнављања ћелија, један део тих материја гомила се у виду резерве. Тако се стварају резерве масти и шећера (гликогена).

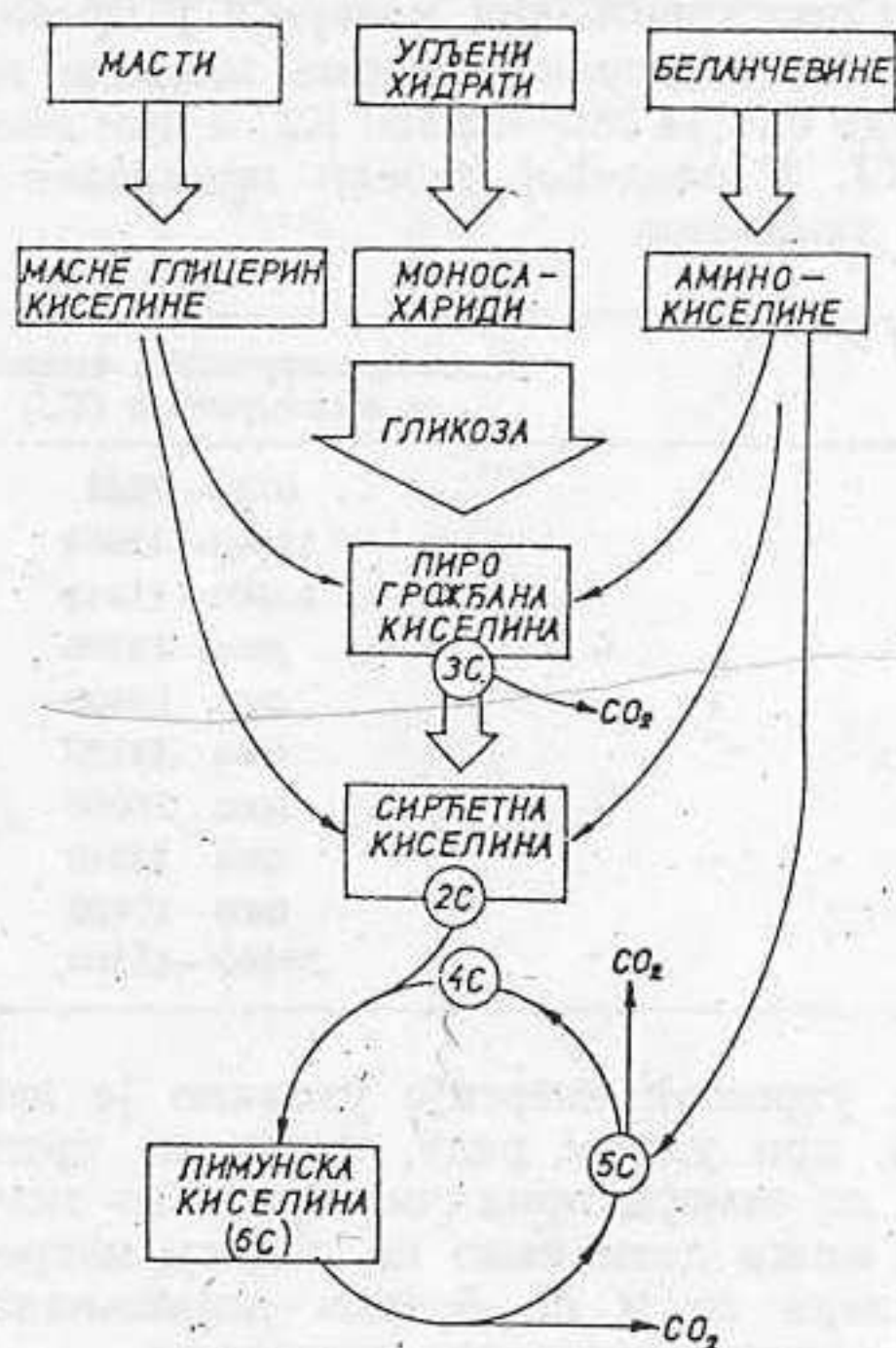
Угљени хидрати се гомилају највећим делом у јетри и мишићима у облику гликогена. Масти се гомилају у везивном и поткожном ткиву, као и око трбушних органа. Резерве депонованих масти и угљених хидрата животиње користе за време интензивног мишићног рада, у току неповољних сезонских услова средине и између оброка.

КВАЛИТАТИВНИ — ПОСТУПНИ ПРОМЕТ

Једињења која су основа свих материјалних и енергетских трансформација, у присуству кисеоника, ван живих система могу да сагоре, при чему настају: угљен-диоксид, вода и енергија у виду топлоте. У живим системима одвијају се катаболички процеси уз учешће кисеоника, при којима се као крајњи продукти добијају такође угљен-диоксид, вода и енергија. За збивања у живим системима карактеристично је што се разградња одвија поступно и лагано, а енергија ослобађа у малим количинама које систем може да контролише. Тако се енергија јавља у молекулима из којих их живи систем може да користи. Другачији начин ослобађања енергије, бурнији од овога, био би штетан, управо убитачан за живе ћелије.

Катаболички процеси

Они подразумевају разлагање органских једињења: угљених хидрата, масти и беланчевина и ослобађање енергије (животне енергије). Као што смо већ навели, њих катализују ензими. Основни резултат овог процеса је обезбеђење енергије у облику АТР, из чега је организам користи. Разликујемо две етапе у току овог сложеног процеса, и то: гликолизу и Крепсов циклус.



Сл. 13. Шематски приказ гликолизе и Крепсовог циклуса

У тешког физичког рада, долази до нагомилавања млечне киселине, што се узима као један од узрока за наступање замора. По престанку рада, у току одмора, млечна киселина нестаје из мишића. Процес настанка млечне и пирогрожджане киселине је повратан, тј. истим путем само обрнутим редом врши се синтеза угљених хидрата из млечне и пирогрожджане киселине.

У току аеробне фазе која затим следи и одвија се у митохондријама ћелија, из пирогрожджане киселине настаје сирћетна и оксалсирћетна киселина. Оне затим дају лимунску киселину, која преко низа реакција, познатих под називом Крепсов циклус, трикарбонске киселине даје поново оксалсирћетну киселину, а сирћетна киселина се разлаже до угљен-диоксида и воде, при чему се постепено ослобађа енергија. Део те енергије користи се за синтезу аденозин-трифосфата (АТР). Процес разлагања гликозе до крајњих производа

Прва фаза овог разлагања, а претежно се разграђују угљени хидрати, врши се највећим делом у ћелијама попречно-пругастих мишића и јетри виших животиња, али исто тако и у свакој живој ћелији. Само мањим делом, гликоза, као основни материјал у току чијег се разлагања ослобађа енергија, разлаже се на други начин — директном оксидацијом. То се одвија, на пример, у црвеним крвним зрнцима, централном нервном систему и још неким ткивима.

Гликолиза се одвија лагано и у етапама, при чему настаје низ међупроизвода; као крајњи производи јављају се пирогрожджане киселина и млечна киселина. Овај процес одвија се у цитоплазми ћелија и за њега није неопходно присуство кисеоника. Ако нема довољно кисеоника у ткивима, као, на пример, у усло-

угљен-диоксида и воде можемо представити следећом упрошћеном једначином:



Као што смо већ видели, у ћелијама овај процес не тече тако просто и претходна формула показује само почетне и крајње производе реакције. Механизам ослобађања, везивања и коришћења енергије тако је усклађен да ови процеси теку поступно. Као што се може закључити, основни резултат дисања је у томе што се жива ћелија снабдева и обогаћује енергијом нагомиланом у облику аденозин-трифосфата. Ови молекули излазе кроз мембране митохондрија у остале делове ћелија, где предају део енергије другим молекулима којима је енергија потребна за синтезу, разлагања и биолошки рад.

Основни извор енергије, односно АТР је у Крепсовом циклусу, у току којег се из једног молекула гликозе добија 36 молекула АТР, док се у току гликолизе добијају два молекула. Укупно се из гликозе извуче око 50% енергије коју живи систем може даље да користи. Остало се изгуби у виду топлоте.

Разлагање масти. — Постоји тесна повезаност између промета угљених хидрата и промета глицерина и масних киселина који настају разлагањем масти. Наиме, иако се у почетним фазама разлагања међусобно разликују, крајњи производи разлагања масти су угљен-диоксид и вода, као што је то случај и код разлагања угљених хидрата. Треба при томе напоменути да су масти знатно богатије енергијом од угљених хидрата. Та енергија ослобођена у току разлагања масти користи се, као и у претходном случају, за одвијање основних животних процеса и рад.

Разлагање беланчевина. — Разлагање аминокиселина у ћелијама врши се на више начина, од којих је код сисара и птица најзаступљенија оксидативна дезаминација. Овај процес састоји се у одвајању амино-групе (NH₂), при чему у комбинацију ступа кисеоник, а уз то настаје амонијак (NH₃). После одвајања амино-групе процес даље тече тако што се као крајњи производи најзад јављају, као што је то био случај и код разлагања угљених хидрата и масти, угљен-диоксид и вода. Према томе, постоји тесна повезаност катаболизма угљених хидрата, масти и беланчевина.

Један део процеса разлагања које се одвија у мишићима и другим ткивима и алкохолно превирање уз учешће гљивица или бактерија, једним делом обављају се на исти начин. Разлика је у томе што се у току алкохолног врења, као резултат разлагања гликозе, дигрођана киселина на крају разлаже преко низа производа, а као крајњи производ добија се етил-алкохол и ослобађа угљен-диоксид. На тај начин се одвија врење вина и других алкохолних производа.

Анаболички процеси

Анаболички процеси су поступци изградње сложених од простих једињења. Једна од особина живе ћелије је њена способност да

синтетише беланчевине, које су материјални основ живота. Употреба електронског микроскопа и биохемијске методе истраживања допринели су сазнању да се беланчевине синтетишу у рибозомима ако је на располагању довољна количина аминокиселина. Гени односно молекули дезоксирибонуклеинске киселине регулишу синтезу беланчевина у ћелијама. Како су сви ферменти беланчевинасте природе, а основну масу ћелија чине такође беланчевине, произлази да су молекули дезоксирибонуклеинске киселине основни регулатори процеса који се догађају у ћелијама.

Осим синтезе беланчевина, у ћелијама се обавља и синтеза угљених хидрата и масти, и то како од производа насталих претходним разлагањем материја унетих храном тако и од других материја, као, на пример, од аминокиселина, после издвајања NH_2 групе.

Угљени хидрати унети у организам могу се претворити у маст и депоновати у поједине делове тела. На томе се, на пример, заснива тов свиња и гусака. Исто тако, масти се могу претварати у угљене хидрате, па се по потреби могу користити заједно са гликогеном из организма; из њих се користи енергија за живи систем.

Према томе, у организму непрекидно теку катаболички и анаболички процеси у два супротна правца. Биохемичари су успели највећим делом да расветле сложене процесе који се збивају у живим ћелијама. Да би се разумели ови процеси, потребно је познавати законитости хемије и физике.

КВАНТИТАТИВНИ И ЕНЕРГЕТСКИ ПРОМЕТ

Већ је било речи о томе да се енергетска вредност хране изражава у џулима (J), јединицама ослобођене топлоте. То се постиже мерењем количине топлоте која се ослобађа при сагоревању хране.

Директна и индиректна калориметрија

За одређивање енергетског промета обично се користи метода индиректне калориметрије, која омогућује да се на једноставан начин дође до података. Осим ње, понекад се користи и метода директне калориметрије, којом непосредно меримо количину ослобођене топлоте код човека или животиње, која је за то време затворена у специјалној комори.

Индиректном методом одређује се потрошња кисеоника и производња угљен-диоксида. Из познавања запремине утрошеног кисеоника, на пример, може се лако израчунати количина произведене топлоте у јединици времена или за 24 сата јер је позната вредност једног литра кисеоника. При исхрани мешовитом храном, за сваки литар утрошеног кисеоника произведе се око 21 KJ топлоте. Према томе, ако је човек у току рада утрошио, на пример, 500 литара кисеоника, количина произведене топлоте износи око 10 500 KJ (килоџула).

Основни промет. — Базални метаболизам је минимални промет материје у организму који мирује, на умереној собној температури, а пре тога није узимао храну 12 сати. Основни промет енергије човека износи око 6 720—7 560 КЈ за 24 сата.

Промет у току рада се знатно повећава у односу на основни промет. При средње тешком раду, број утрошених КЈ повећава се до 13 440, а при веома тешком раду и до 29 400—33 600 КЈ за 24 сата. Ако узмемо у обзир да се један део хранљивих материја у цревима не свари потпуно и да се недовољно користи, норма исхране при средње тешком раду треба да буде око 14 280—23 520 КЈ, а при веома тешком раду и преко 33 600 КЈ. У следећој табели приказане су енергетске потребе људи разних занимања.

Врста рада	Дневна потрошња енергије у килоџулима (КЈ)
Основни промет	6720—7560
Кројачица	11340—12600
Књиговођа	10500—11340
Дактилограф	око 13760
Зидар и ковач	око 18900
Металски радник и тракториста	око 15120
Армирач бетона	око 18060
Жетелац	око 23940
Дрвосеча	око 27720
Обалски радник и косач	29400—33600

При физичком раду, дакле, утрошак енергије утолико је већи уколико је рад тежи. Међутим, при умном раду, човек не троши много енергије, па ипак долази до замора прилично брзо. То значи да се оцена о тежини рада не може дати само на основу потреба у калоријама. Тежина рада огледа се и по брзини појављивања замора, што се одређује посебним психофизичким тестовима.

Енергетска равнотежа

За живе системе, у истој мери као и за неживе, важи закон о одржању енергије, према коме се при преласку једног облика енергије у други, енергија не повећава нити смањује. У току трансформације у живим системима количина енергије је константна.

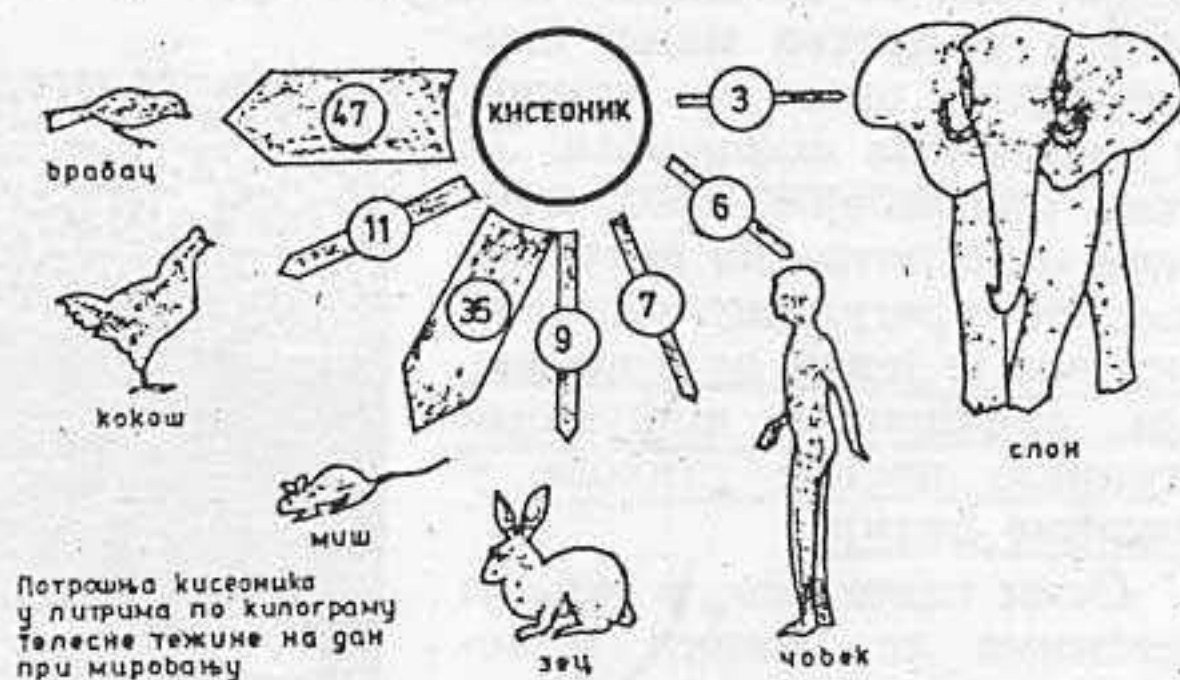
С обзиром на ову чињеницу, можемо говорити о енергетској равнотежи која постоји између примања и издавања енергије у живим системима. Ако је количина енергије примљена храном мања од издавања енергије, биланс је негативан. Тада се користе ендогене залихе енергије коју садрже молекули гликогена, масти и беланчевине живог система. У супротном, када енергетска вредност примљене хране премашује потрошњу, равнотежа се помера у супротном правцу и материја се депонује.

Биоенергетска условљеност граничних димензија хомеотерама

Хомеотерми (сисари и птице) се одликују способношћу да своју телесну температуру одржавају на истом нивоу упркос променама температуре спољашње средине. У вези с тим, на хладноћи повећава се интензитет катаболизма и производња топлоте, док се на високим спољашњим температурама метаболизам смањује.

Поикилотерми, животиње са променљивом телесном температуром, чине већину у животињском свету. Њихова температура се мења у истом правцу као температура средине и одржава на приближно истом нивоу као и температура средине. С тим су повезане и промене метаболизма. Гуштер, на пример, зими има знатно нижу температуру и метаболизам него лети.

Хомеотерми мањих димензија имају већу потрошњу кисеоника од великих организама ако се вредности изражавају по јединици тежине. Упоредјујући енергетску потрошњу миша и говечета, налазимо знатно већу вредност у миша. Упоредјујући енергетску потрошњу унутар исте врсте, налазимо исту биоенергетску законитост. Резултати мерења потрошње кисеоника животиња различитих тежина приказани су на следећем графикону.



Сл. 14. Енергетски аспект граничних димензија хомеотерама

Као што се види, потрошња кисеоника расте од већих ка мањим животињама, које су тешке само 2,5 g. Ово нагло повећање метаболизма најмањих животиња важан је чинилац који ограничава величину животиње. То су најмањи сисари. Величина сисара и птица енергетски је ограничена. Мањи хомеотерми не би се могли одржати услед веома високог енергетског промета. Постоји, дакле, енергетско ограничење величине тела хомеотерама.

ПИТАЊА

1. У чему је суштина промета материје и претварања енергије?
2. Како се живи системи снабдевају енергијом?

3. Наведи животне резерве и објасни њихову улогу.
4. Опиши суштину катаболичких и анаболичких процеса.
5. Шта је базални метаболизам и колика је његова вредност?
6. Да ли се величина рада може увек мерити количином енергије израженом у џулима?

ФУНКЦИЈА ЋЕЛИЈСКЕ МЕМБРАНЕ

Мембране су, као што смо раније видели, саграђене од липида и протеина. Протеини су просто заронjeni у слој липида, тако да заједно остављају утисак мозаичке структуре. Од липида, најзаступљени су фосфолипиди. Један део молекула фосфолипида је хидрофилан и они се налазе на спољашњој површини мембране, према течној средини која окружује ћелије. Други део молекула је хидрофобан и налази се на унутрашњој површини мембране.

Молекули протеина распоређени су без нарочитог реда. Неки протеини се налазе на спољашњој, а неки на унутрашњој површини мембране, док неки пролазе кроз целу мембрану. Хидрофилни делови молекула протеина смештени су на спољашњој, а хидрофобни на унутрашњој страни мембране. Осим простих протеина, у мембранама се налазе гликопротеини и липопротеини. У већини ћелија налази се и систем унутрашњих мембрана. Изузетак чине бактерије и модрозелене алге које немају унутрашње мембране или су оне слабо развијене.

Ћелијска мембрана обезбеђује ћелији индивидуалност јер је на одређени начин одваја (граничи) од средине која је окружује. Мембрана је семипермеабилна, тј. пропушта неке материје, док друге задржава. Она садржи транспортни систем који регулише молекулски и јонски састав ћелије.

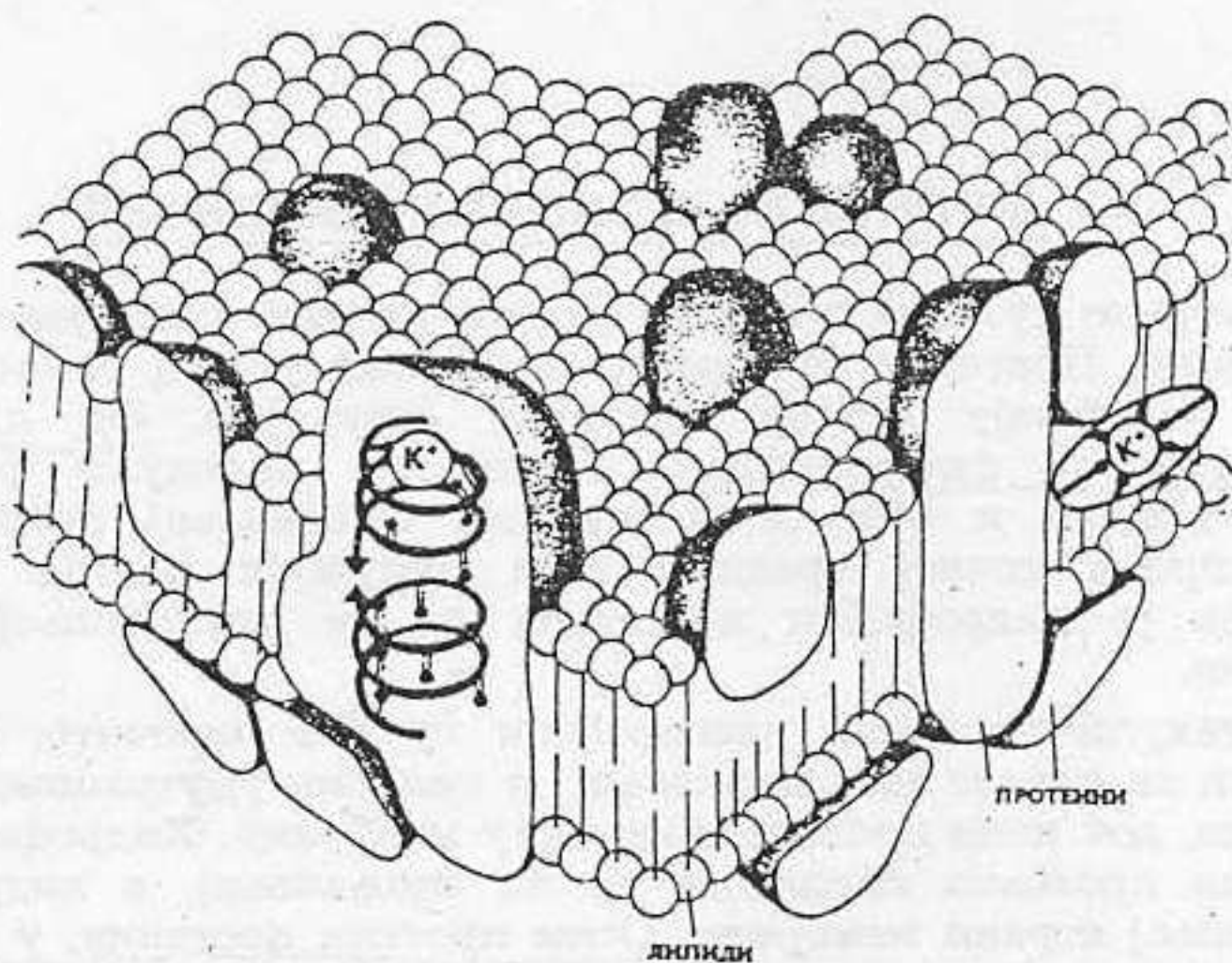
Протеини мембране обезбеђују њене различите функције, а липиди стварају одговарајућу средину за њихово деловање. То су, на пример, функције активног транспорта и дифузије материја кроз мембрану. Протеини служе и као рецептори за деловање неких хормона. Молекули протеина и липида мембране одржавају се заједно многобројним интеракцијама. Протеини биолошких мембрана разликују се и унутар исте ћелије: неки се налазе углавном у плазма мембрани, неки у мембранама митохондрија, споља и изнутра.

Плазма мембрана и остале ћелијске мембране динамичке су структуре, тј. њихови састојци се стално обнављају, и то различитом брзином. Састав неких биолошких мембрана мења се и током развића.

Има доказа да неки протеини могу да се дислоцирају бочним правцима, унутар мембране. На основу тога можемо закључити да

мембране нису статичне грађе, већ су то динамични течни мозаици у којима се саставни делови могу мењати, па и помицати.

Мембране контролишу токове информација између ћелија и њихове околине. Оне садрже специфичне рецепторе за спољашње



Сл. 15. Шематски приказ мозаичке грађе ћелијске мембране

стимулансе. Покрети бактерија према хранљивим супстанцијама које користе, „одговор“ циљних ћелија или перцепција светлости примери су процеса у којима је основни догађај детекција одређеног „сигнала“, а то врше рецептори на мембрани ћелије.

ТРАНСПОРТ КРОЗ МЕМБРАНУ

Кроз мембрану ћелије транспорт се одвија на више начина, и то: дифузијом, осмозом, активним транспортом, пиноцитозом и емејоцитозом.

Дифузија је процес распростирања честица молекула или јона у простору. Уколико је њихова концентрација већа, утолико се чешће међусобно сударају и крећу већим делом у правцу средине у којој је њихова концентрација мања. У раствору честице се крећу и у супротном правцу, али је ток далеко интензивнији према разређеној средини. Величина дифузије пропорционална је разлици концентрације тих средина (градијент концентрације или хемијски градијент). На дифузију јона утиче њихов електрични набој. У биолошким системима дифузија се дешава не само унутар једног одељка већ и кроз мембране уколико су оне пропустљиве за дату супстанцију. Дифузија кроз мембрану знатно је спорија од дифузије унутар истог простора.

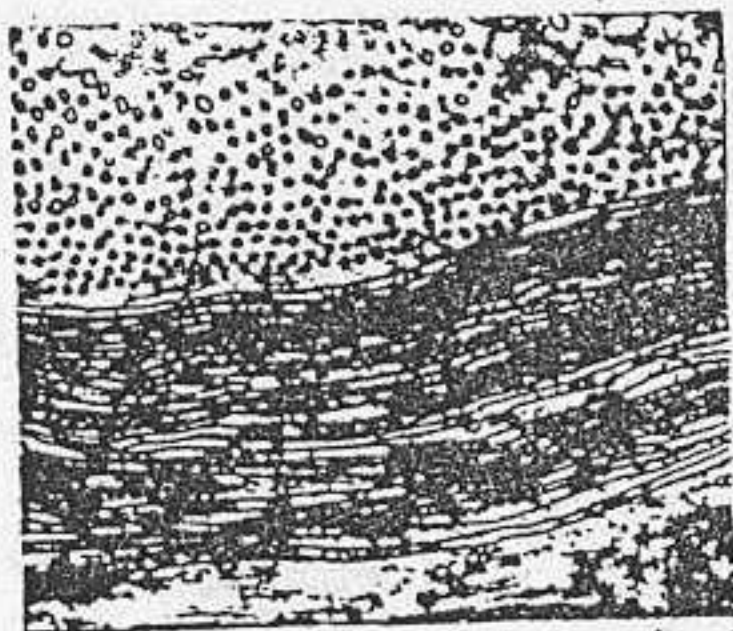
На дифузију јона у организму утиче и тзв. Донанов ефекат, тј. јон који не може да дифундује кроз мембрану утиче на дифузију других јона који могу дифундовати. Узмимо, на пример, анјон протеина који не дифундује, али се нагомилава на мембрани и спречава дифузију катјона, а потенцира дифузију анјона. Тако ће бити више осмотски активних честица са оне стране на којој се налази протеин. Донанов ефекат значајно долази до изражаја јер недифузних протеинских анјона има знатно више у ћелијама и плазми него у међућелијском простору.

Осмоза је процес проласка растворене материје кроз мембрану. Пролаз се врши у правцу веће концентрације, и то за оне материје за које је мембрана пропустљива. Притисак који је потребан да би се спречила осмоза назива се ефективан осмотски притисак.

ТРАНСПОРТ ПОМОЋУ НОСАЧА

Већи молекули, а често и јони, преносе се кроз мембрану помоћу носача — преносника. Носачи су обично протеини мембране ћелије. Ако се органски молекули преносе из предела веће концентрације у предео мање концентрације, онда то називамо олакшаном дифузијом. За такво преношење кроз мембрану није потребна енергија, а њу често регулишу хормони. Инсулин је један од хормона, који олакшаном дифузијом регулише пренос гликозе у мишићне ћелије.

Осим наведеног, у живим системима се велики молекули, као и јони, преносе често у одељак са већом концентрацијом. То је активан транспорт за чије је одвијање неопходна енергија. Енергетске потребе активног транспорта могу се мерити и нумерички изразити. Овај начин транспорта кроз мембрану веома је заступљен у живим системима. Енергију која то омогућује ћелија користи из аденозин-трифосфата (АТР), који је резултат метаболичких процеса у ћелији.



ПОПРЕЧНО
ПРЕСЕЧЕНЕ
МИКРОЦЕВЧИЦЕ

УЗДУЖНО
ПРЕСЕЧЕНЕ
МИКРОЦЕВЧИЦЕ

Сл. 16. Изглед микроцевчица у ћелији еукариота; сва ћелијска кретања и покретања органа омогућују микроцевчице. Њиховим разарањем сва кретања у ћелији престају

ПУМПА ЗА НАТРИЈУМ И КАЛИЈУМ

Мерења су показала да између спољашњости и унутрашњости ћелијске мембране постоји разлика електричног потенцијала који је назван мембрански потенцијал. Он је последица различите концентрације анјона и катјона са обе стране ћелијске мембране. Активни

транспорт јона, Na^+ и K^+ , кроз мембрану ћелије назива се још и пумпа за натријум и калијум. Постоји активан транспорт натријума из ћелије у ванћелијску течност и калијума у ћелију. „Пумпање“ Na^+ из ћелије пропорционално је његовој концентрацији у ћелији; физиолошки смисао функционисања пумпе за Na^+ и K^+ је у томе да се одржи константан јонски састав у ћелији.

Енергија за рад „пумпе“ извлачи се из метаболичких процеса у ћелији, а њен непосредни извор је АТР. Ако се, на пример, у експерименту микропипетом дода АТР са унутрашње стране мембране, транспорт се појачава, што указује где се налази енергетски извор.

Сви хемијски агенси који делују као отрови и смањују или потпуно блокирају стварање АТР молекула, инхибишу и транспортни механизам у мембрани. Наиме, ако се они примене, престаје активан транспорт, тј. пумпа не функционише.

Ендоцитоза је један од начина уласка растворених или нерастворених великих молекула у ћелију. Један облик ендоцитозе је пиноцитоза. „Ћелија пије“ — значи процес у коме растворена једињења великих молекула пролазе у ћелију активношћу њене мембране. Сличан процес пиноцитозе је фагоцитоза („ћелија једе“), у коме се бактерије, нека друга страна тела и мртва ткива „прождиру“. Наиме, при контакту са мембраном ћелија се уврне (инвагинација мембране) и обухваћени материјал се затвори. Тако се нађе у вакуоли која је окружена мембраном. Ова вакуола се унутар ћелије стапа са мембраном лизозома чији ензими разлажу обухваћени органски материјал.

Пиноцитозу подстичу индуктори, какви су, на пример, инсулин, неки албумини и глобулини. Пиноцитоза и фагоцитоза су процеси којима се објашњава улазак великих молекула у ћелије без општећења мембране, што је веома распрострањено у ћелијама животињских ткива.

Екзоцитоза (ћелијско повраћање) је обрнути процес у односу на ендоцитозу. Мембрана која се образује око материјала који се излучује, стапа се са ћелијском мембраном и садржај вакуоле излучује се ван ћелије. Такав се процес збива при лучењу ензима панкреаса, као и при лучењу других хормона протеинске природе.

ПРОМЕНЕ ПРОПУСТЉИВОСТИ МЕМБРАНЕ

Пропустљивост ћелијске мембране је променљива и зависи од разних спољашњих и унутрашњих чинилаца, као што су: температура, зрачење, анестетици, тешки метали и др. Повишењем температуре, брзина преношења кроз мембрану се повећава не само због повећања брзине кретања молекула већ и услед промена неких основних облика мембране.

Пропустљивост мембране мења се старењем организма; младе ћелије имају мембране веће селективности од старих ћелија. Услед промена у мембрани, селективност јој се смањује, што умањује и њену способност активног транспорта материја.

Хемијска једињења која се користе као наркотици и анестетици поред осталог мењају пропустљивост ћелијске мембране; нека повећавају, а друга смањују пропустљивост. Осим тога, иста супстанција може имати различите ефекте, у зависности од концентрације у којој се примењује.

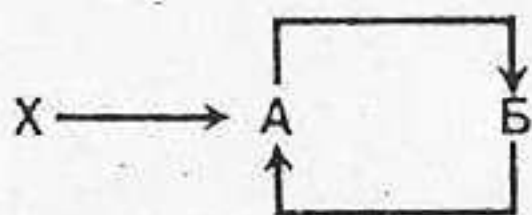
ПИТАЊА

1. Објасни улогу ћелијске мембране.
2. У чему је разлика између транспорта помоћу носача и других начина транспорта кроз мембрану?
3. Објасни принципе функционисања натријумове и калијумове пумпе.



ПРИНЦИПИ ФУНКЦИОНИСАЊА БИОЛОШКИХ СИСТЕМА

Живи системи су отворени системи који су у сталној материјалној односно енергетској размени са спољашњом средином. Та размена омогућује одржавање система. Постоји сталан улаз у живи

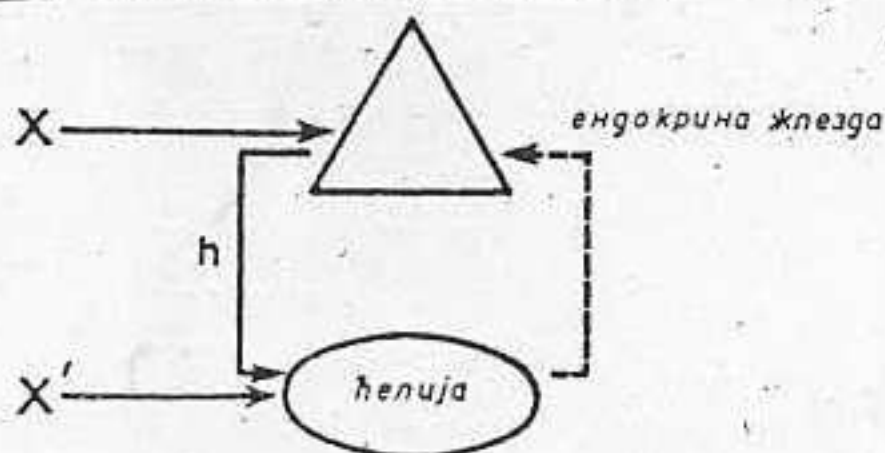


Сл. 17. Повећање хормона (X) доводи до повећања A, а то доводи до повећања B. Повећање B доводи до смањења A

систем — то су хранљиве материје и кисеоник, и излаз, који чине лучења из живих система у спољашњу средину. Та размена омогућује да се живи систем одржава у одређеном стању динамичке равнотеже. Тако се одржава одређена стабилност живих система. Основни механизми регулације који обезбеђују стабилност унутрашње средине и адекватно реаговање на промене у спољашњој средини су нервни и ендокрини. О њима ће касније бити речи.

Живи системи функционишу и одржавају се на принципима повратне спреге, која може бити позитивна и негативна. Односи

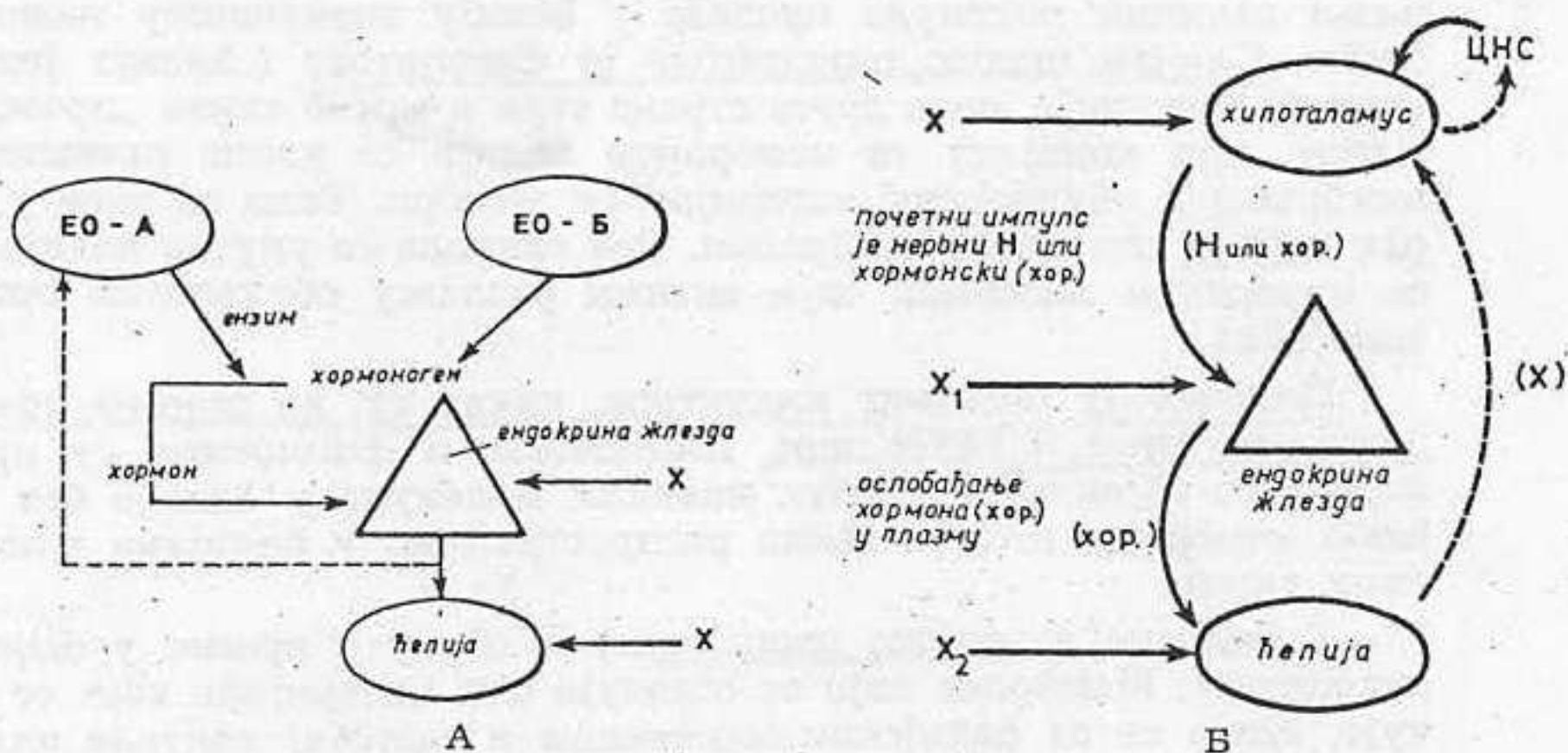
повратне спреге приказани су следећим шемама. У условима када су две величине међусобно зависне, како се мења независно променљива — зависно променљива се мења у истом смислу. Могу бити два случаја. У оба случаја повећање X доводи до повећања A, што доводи до повећања величине B. Разлика настаје после тога. У првом случају повећање величине B доводи до смањења A — то је негативно повратно деловање (негативна повратна спрега), а у другом случају повећање величине B доводи до повећања A — то је позитивна повратна спрега.



Сл. 18. Хормони (x) делују на циљну ћелију и доводе до ослобађања супстанције која механизмом повратне спреге смањује брзину ослобађања хормона (x). На систем делују још два фактора X и X' који делују независно у ћелије ефектора. Оваква врста међусобних односа између инсулина и шећера у крви, хормона паратиреоидеје у Ca^{++} у плазми. Карактеристично је одсуство контроле хипоталамуса и хипофизе. У овом систему негативна повратна веза делује као затворена петља, на коју делују и неки други нервни или хуморални фактори који могу да је мењају

НЕГАТИВНА ПОВРАТНА СПРЕГА

Негативна повратна спрега је основни пут којим се регулише функционисање ендокриног система. Пре него што пређемо на анализу овог система, треба да напоменемо да циљне ћелије на које хормони делују имају своје ауторегулационе механизме који функционишу и у одсуству хормона, али су у том случају брзина и величина одговора мали. Функционисање ћелија, нпр. штитне жлезде зависи од концентрације јодида у плазми, тј. када има јодида, ћелије синтетишу хормоне. Синтеза хормона у одсуству тиреостимулирајућег хормона (ТСХ), међутим, успорена је и недовољна. За нормалну функцију штитне жлезде и задовољавање потреба организма у разним животним околностима неопходна је контрола активности жлезде. Њу обавља предњи режањ хипофизе преко хормона тиреостимулина (ТСХ).



Сл. 19. А — ендокрина контрола ослобађањем прекурсора хормона (хормоноген) и њихова активација ензима из другог органа. Хормон делује на ендокрину жлезду као тропични хормон и ослобађа хормон који делује на циљну ћелију; Б — хормон (х) доводи не само до промене у састојку плазме која регулише активност хипоталамуса него и у самој жлезди

На следећој слици приказано је како функционише систем контроле ендокрине жлезде, уз учешће двају органа и негативне повратне спреге. Ендокрино ткиво не синтетише хормон, већ његов неактивни облик који се активира деловањем једног ензима из другог ткива. Тек тако активисан хормон делује на одређену ендокрину жлезду и доводи до синтезе другог хормона и његовог ослобађања у телесну течност. Овај хормон X_2 делује на циљне ћелије, а уз то, механизмом негативне повратне спреге, утиче на ткиво које синтетише ензим — активатор хормоногена (неактивног облика хормона). Овај тип контроле налазимо, на пример, у систему који контролише синтезу хормона алдостерона — регулатора промета воде и електролита.

У кичмењака, хипоталамус има централно место у регулацији функција већег броја жлезда са унутрашњим лучењем. Овде је остварена хијерархијска подређеност једног низа ткива. Ради се о сложенем систему који се одржава на принципу негативне повратне спреге, и то тако што се контрола остварује преко хипоталамуса и



Сл. 20. Повећање X доводи до повећања A а то доводи до повећања B и делује на повећање A

предњег режња хипофизе. Као пример можемо узети функционисање система хипоталамус-хипофиза-штитна жлезда. Хипоталамус преко неуросекрета који се преноси у предњи режањ хипофизе контролише њену активност. То обезбеђује локални крвоток који повезује хипоталамус са предњим режњем хипофизе.

На такав стимулус предњи режањ хипофизе синтетише и лучи у крвоток тиреостимулирајући хормон (ТСХ), који се, опет, крвотоком преноси до штитне жлезде и регулише синтезу и лучење хормона тироксина. Тироксин крвотоком доспева до циљних ћелија, где учествује у регулацији метаболичких процеса, односно стимулише катаболичке процесе. Поред тога, тироксин учествује у регулацији сопствене продукције путем негативне — повратне спреге — преко хипоталамуса и аденохипофизе. Уколико има више хормона у циркулацији, то смањује активност хипоталамуса и аденохипофизе, и они луче мање стимулирајућих фактора. Обрнута реакција настаје при смањењу количине тироксина у циркулацији. Наиме, таква промена делује као подстицај на хипоталамус и аденохипофизу, и они луче више стимулирајућих фактора који подстичу синтезу тироксина, његово ослобађање из жлезда и прелазак у крвоток. Треба имати у виду да овај систем није затворен за спољне утицаје, иако има способност ауторегулације. Утицаји који долазе изван система делују на њега на разним нивоима, почев од централног нервног система до ендокрине жлезде и циљних ћелија.

Овај и слични системи одржавају се у стању квазиравнотеже захваљујући својим регулаторним механизмима. Равнотежа може бити мање-више поремећена под утицајем система изван затворене петље, али битни односи повратне спреге остају непромењени.

ПОЗИТИВНА ПОВРАТНА СПРЕГА И ПРИМЕР ЗГРУШАВАЊА КРВИ

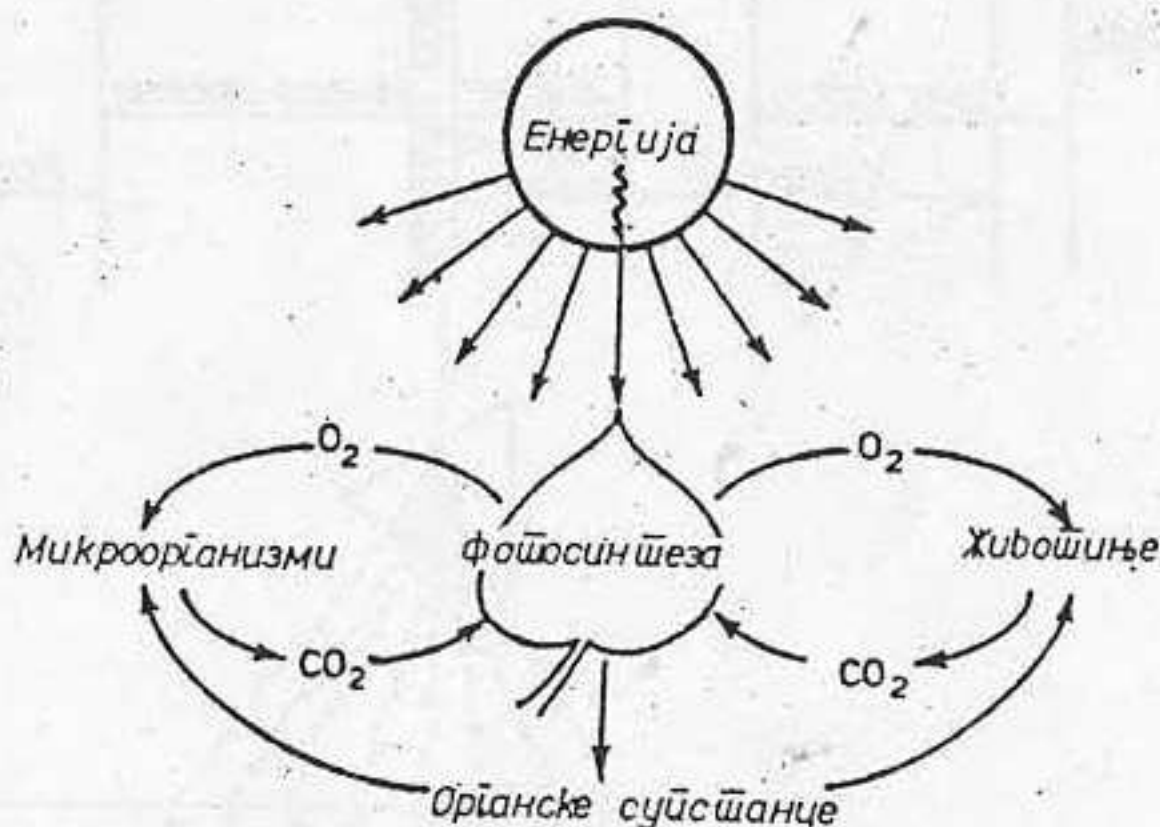
Позитивна повратна спрега може значајно да делује у оквиру ограничених делова система и да осцилаторно деловање пренесе на систем у целини. То је нарочито важно за „каскадне“ или аутолитичке појаве као што су згрушавање крви или регулација гликогенезе и синтезе гликогена. Размотрићемо детаљније процес згрушавања крви као илустрацију принципа позитивне повратне спреге.

Када се пресече или повреди крвни суд и дође до крварења, одмах почиње низ промена чији је крајњи резултат стварање угрушка и заустављање крварења.

ФОТОСИНТЕЗА

АУТОТРОФИЈА И ХЕТЕРОТРОФИЈА

Постојање живота на Земљи условљено је сталним кружењем материје и енергије кроз биолошке циклусе чији су чланови живи организми. За одржавање непрекидне размене између живих организама и спољашње средине потребна је енергија. Организми се разликују управо по начину на који обезбеђују енергију за своје животне процесе и деле се на аутотрофе и хетеротрофе. Аутотрофи у свом организму изграђују све органске материје из неорганских. Хетеротрофи узимају као храну готове органске материје које су произвели аутотрофни организми. Биљке су аутотрофни организми (грч. *auto* — сам, *trofe* — храна), а животиње, већина микроорганизама и гљиве су хетеротрофни организми (грч. *hetero* — други).



Сл. 179. Кружење CO_2 и O_2

Према врсти енергије коју користе, аутотрофни организми се деле на фотоаутотрофне и хемоаутотрофне. Сви организми који садрже хлорофил способни су да врше процес фотосинтезе и спадају у аутотрофе. Више биљке, алге и фотосинтетичке бактерије су

аутотрофни организми који имају посебно место у живом свету по способности да обављају процес фотосинтезе. Оне претварају енергију сунчевог зрачења у хемијски везану енергију органских молекула.

Други облик аутотрофије хемосинтеза својствен је само одређеним групама бактерија. Ови организми оксидују неорганске материје из средине у којој живе и на тај начин добијају енергију за синтезу АТР, док се синтеза органских материја одвија као у процесу фотосинтезе.

Према врсти супстрата који оксидују, хемосинтетичне бактерије могу бити: нитрификационе, сумпорне, водоничне, гвожђевите, метанске и друге.

Нитрификационе бактерије су аеробни организми. Живе у добро аерисаном земљишту у коме се налази амонијак настао разградњом органских, азотних једињења помоћу различитих микроорганизама. Бактерије из родова *Nitrosomonas* и *Nitrobacter* врше оксидацију амонијака у два ступња. У првом ступњу амонијак се оксидује до нитрита.

Nitrosomonas: $2 \text{NH}_3 + 3 \text{O}_2 \rightarrow 2 \text{NO}_2^- + 2 \text{H}_2\text{O} + 2 \text{H}^+$,
а затим се нитрити оксидују у нитрате.

Nitrobacter: $2 \text{NO}_2^- + \text{O}_2 \rightarrow 2 \text{NO}_3^-$.

Нитрификација је начин обogaћивања земљишта нитратима који су најприступачнији облик азота за више биљке.

ЛИСТ КАО ФОТОСИНТЕТИЧКИ ОРГАН

Грађа листа прилагођена је функцији фотосинтезе. Лист је са лица и наличја покривен кутикулом, слабо пропустљивом за гасове. Размена гасова са спољашњом средином врши се кроз стоме. На лицу листа испод епидермиса налазе се ћелије палисадног ткива. То су збијене, издужене ћелије, постављене управо на површину листа. Оне су испуњене хлоропластима и чине главно фотосинтетичко ткиво. Ка епидермису наличја листа налазе се ћелије различитог облика које чине растресито ткиво сунђерастог паренхима. Мноштво интерцелулара у сунђерастом ткиву показује да је његова главна функција размена гасова са спољашњом средином, која се врши кроз стоме на лицу и наличју листа. У листу се налазе завршеци спроводних снопића кроз које отичу материје, створене у ћелијама палисадног ткива у фотосинтези, што омогућава њен неометан ток.

ГРАЂА ХЛОРОПЛАСТА

Хлоропласти су органеле биљних ћелија у којима се врши фотосинтеза. Код различитих биљних врста хлоропласти се разликују по облику, величини и броју.

Тако, на пример, палисадне ћелије пасуља (*Phaseols vulgaris*) садрже око 45 хлоропласта, а спанаћа (*Spinacia oleracea*) 300 до 400 хлоропласта. Ћелије других зелених делова биљке (стабла, цвета, плода) такође садрже хлоропласте.

Хлоропласти виших биљака су сочивастиг облика, пречника 3—10 μm и дебљине 1—2 μm . Помоћу светлосног микроскопа, при ве-

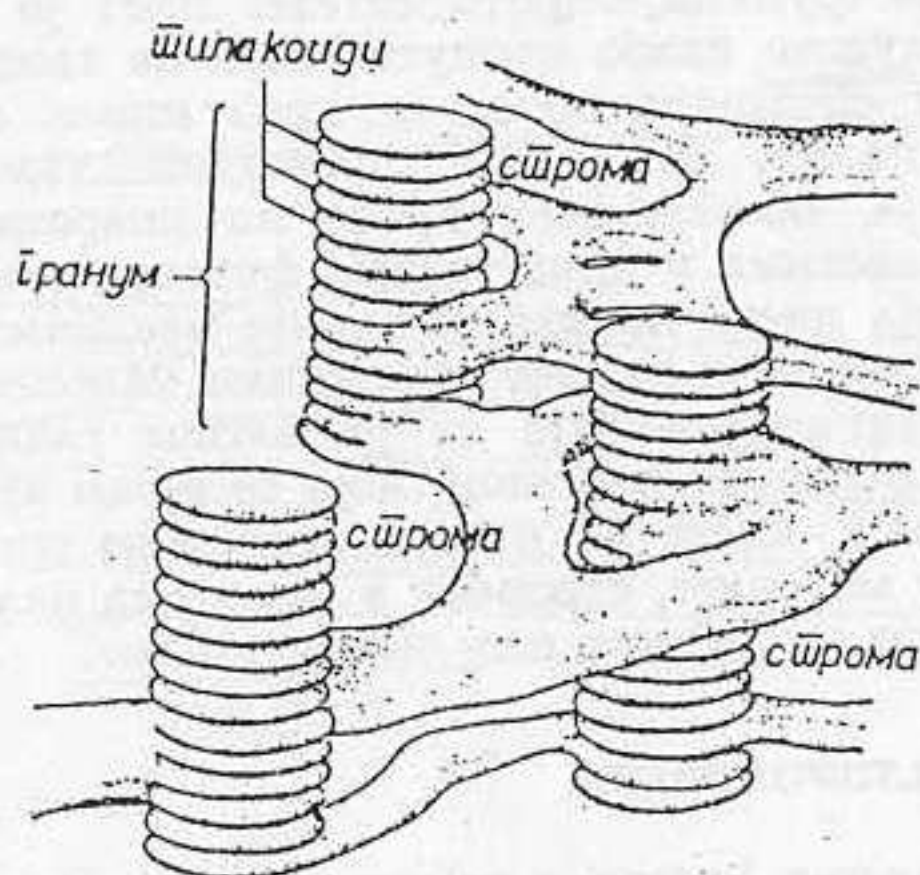
ликом увећању, у хлоропластима се опажају ситна зрнца зелене боје. Њихова сложена грађа откривена је тек помоћу електронског микроскопа.



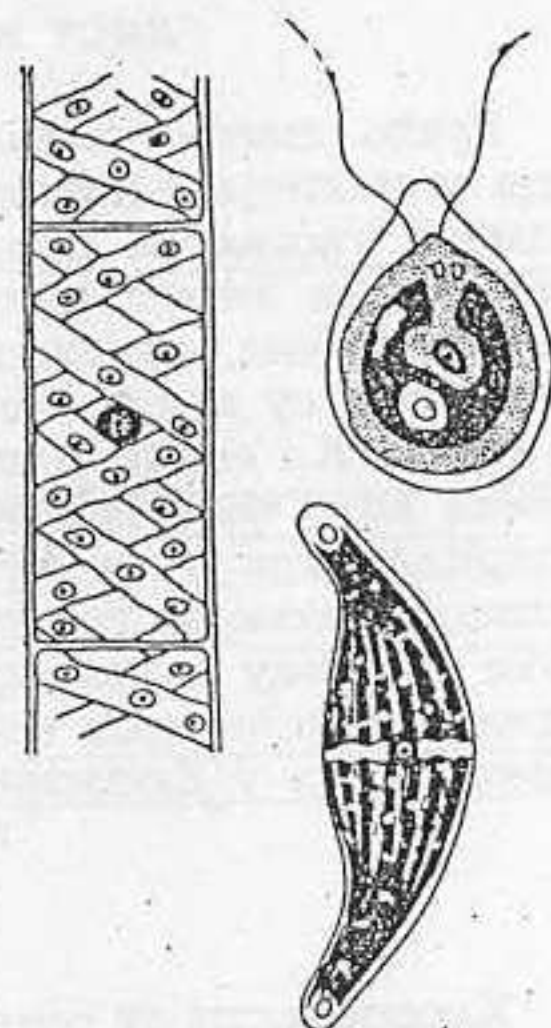
Сл. 180. Хлоропласт кукуруза посматран електронским микроскопом

Хлоропласт је обавијен двојном мембраном. Унутрашњост испуњава течни матрикс или строма у које је уроњен сложен мембрански систем.

Строма садржи протеинне-ензиме, који учествују у фотосинтези, и продукте фотосинтезе, од којих се скроб уочава у облику ситнијих или крупнијих зрнаца.



Сл. 181. Детаљи грађе хлоропласта спанаћа



Сл. 182. Облици хлоропласта неких алги

Мембрански систем хлоропласта настаје од унутрашње мембране, тако што се на неким деловима она увлачи у унутрашњост хлоропласта и гради систем спљоштених кесица које се виде као ламеле. Оне се пружају паралелно дужици хлоропласта и називају се тилакоиди (*thylakoids* — врећица). На неким деловима тилакоиди су густо наслагани и чине скупину у облику стубића која се назива гранум.

(лат. множина — *grana*). Тилакоиди који повезују *grana* су тилакоиди строме. Цео тилакоидни систем чини повезану разгранату целину.

Фотосинтетички пигменти, хлорофили и каротеноиди који су везани за протеине, уграђени су у липопротеинску структуру мембрана. Одређени број молекула пигмената са протеинима чине функционалне целине које имају улогу апсорпције светлости. Ти комплекси су названи фотосистеми I и II. Они су уграђени у тилакоиде.

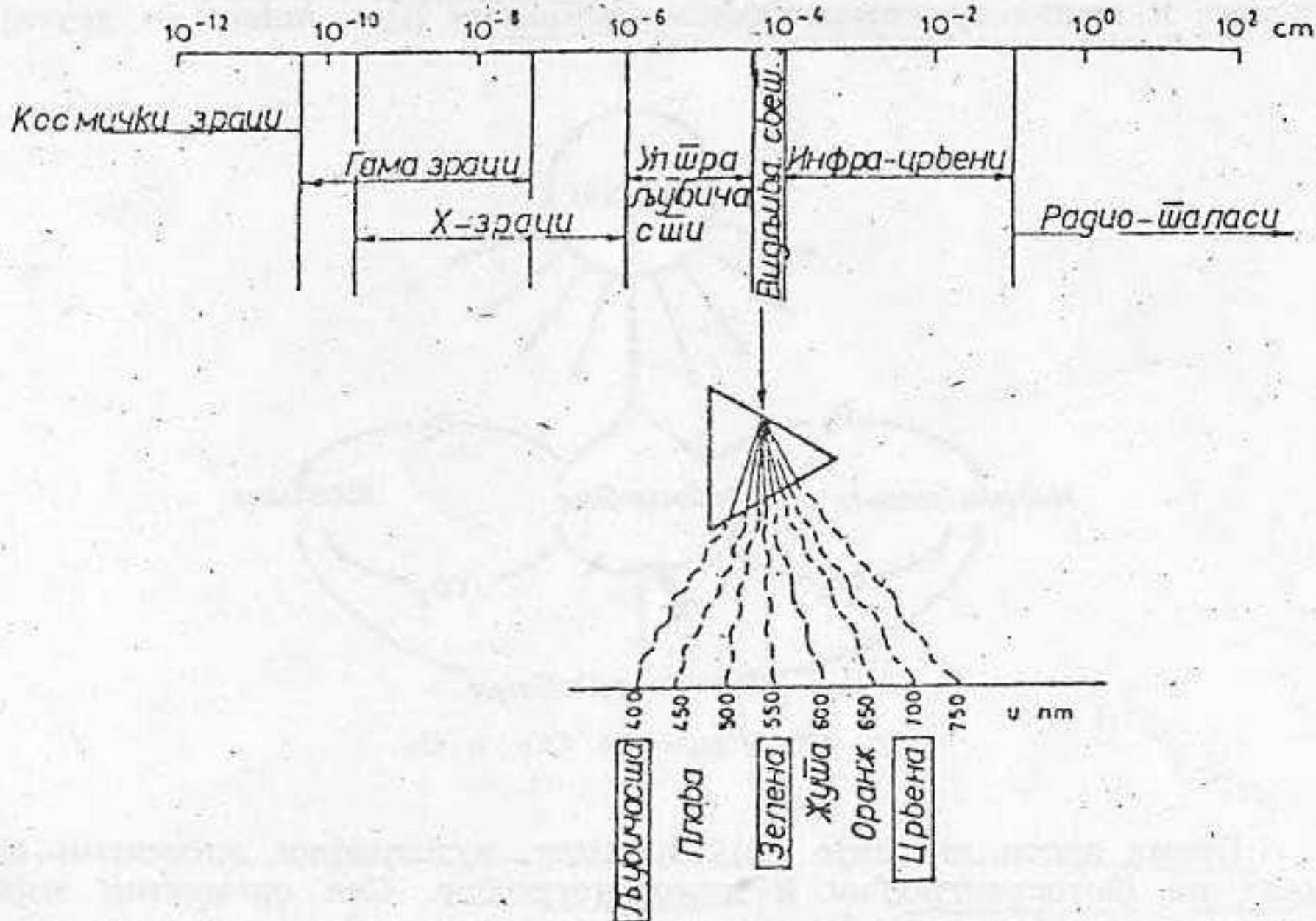
Хлоропласти су аутономне органеле јер садрже своју ДНК и РНК, која се разликује од једарне, свој рибозомални апарат и врше синтезу протеина.

Код алги, хлоропласти имају различиту форму, број и величину. Код неких се налази само један крупан хлоропласт који се назива хроматофор. Хроматофори могу имати различит облик: спирално увијен код *Spirogyra*, плочаст код *Mougeotia*, пехараст код *Chlamydomonas*, прстенаст код *Ulothrix*, звездаст код *Zygnema* или сочиваст код *Chara*. Ламелни систем је код хлоропласта алга мање сложен и има специфичну грађу код различитих група.

Код најпримитивнијих фотосинтетичких организама *Cyanophyta* (цијанобактерија; раније модрозелене алге) ламеле се налазе у периферном слоју цитоплазме названом хроматоплазма.

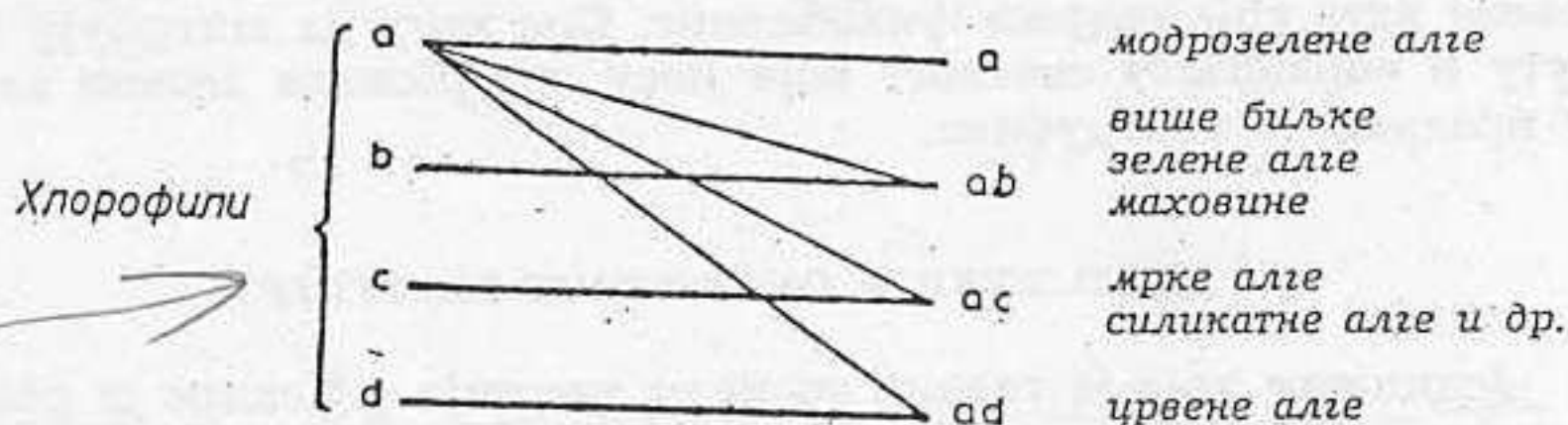
ФОТОСИНТЕТИЧКИ ПИГМЕНТИ

Фотосинтетички пигменти имају својство да апсорбују одређене таласне дужине видљивог дела спектра између 380 и 760 μm . У



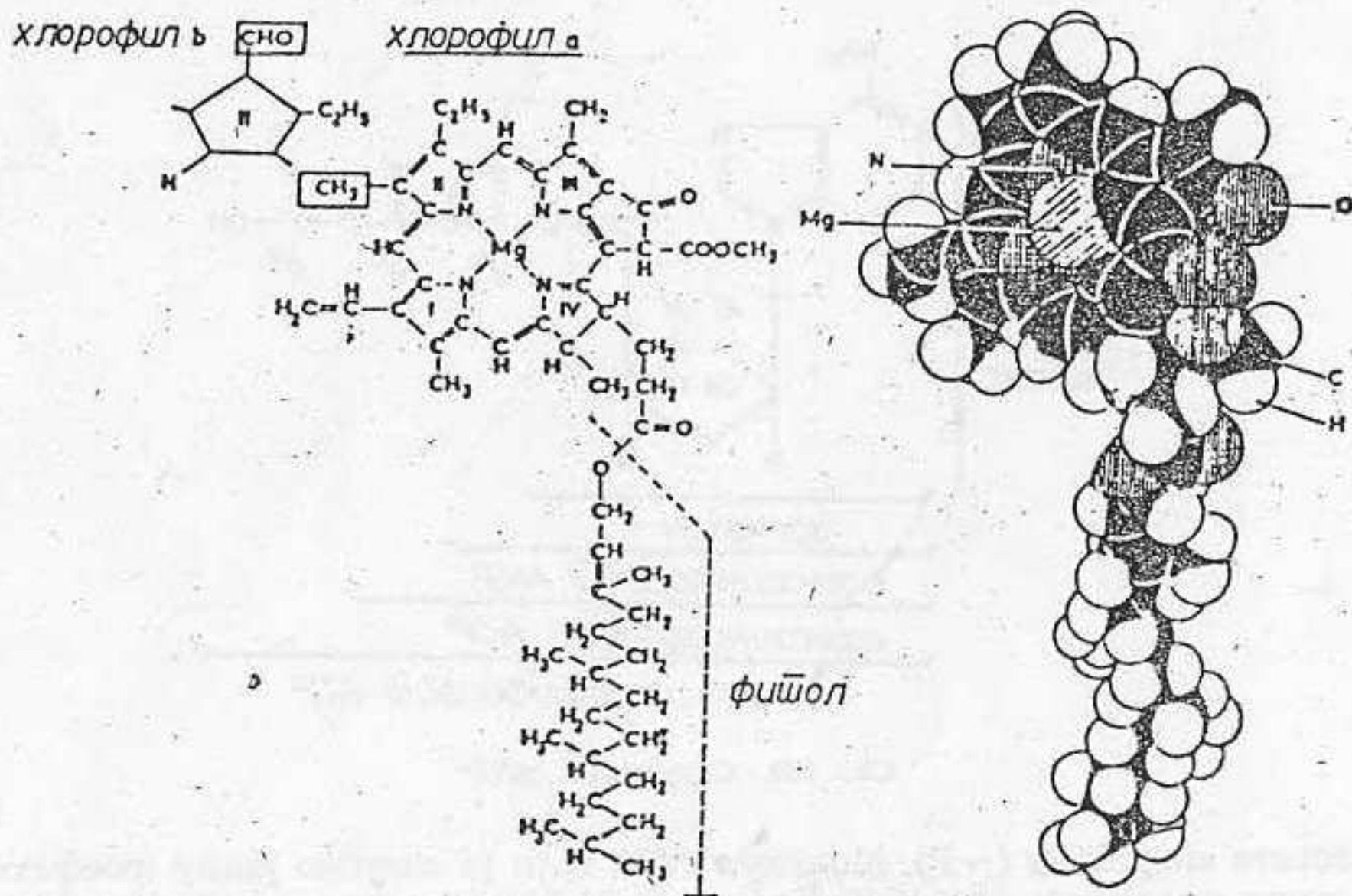
Сл. 183. Спектар сунчевог зрачења

фотосинтези је активна само она светлост која је апсорбована. Пропуштена или одбијена светлост нема никакву активност. Пигменти имају боју одбијене или пропуштене светлости. У фотосинтези уче-



Сл. 184. Присуство хлорофила код различитих биљних група

ствују три групе пигмената: хлорофил, каротеноиди и фикобилини. Постоји више врста хлорофила. Хлорофил а се налази код свих организама који врше фотосинтезу. Више биљке садрже хлорофил а и б, а разне групе алги, поред хлорофила а садрже и друге.

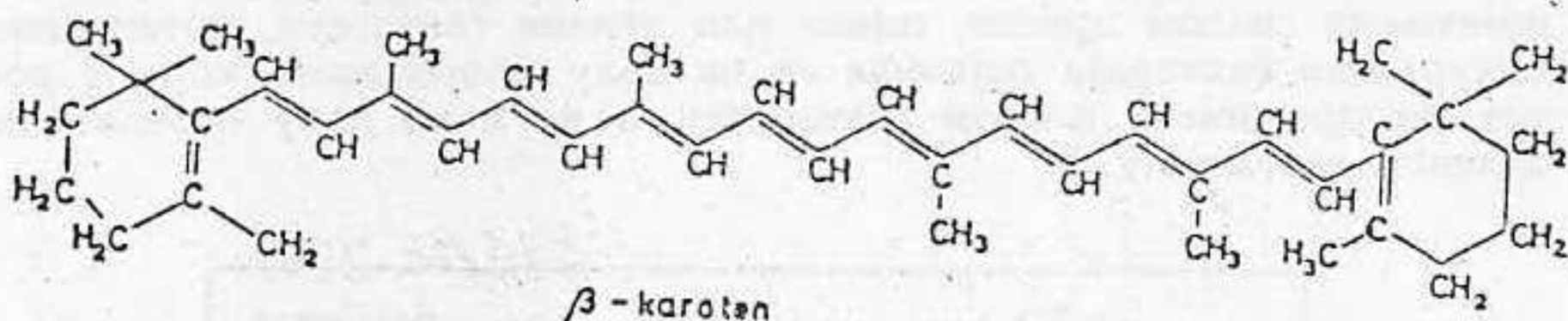


Сл. 185. Грађа молекула хлорофила

Фотосинтетичке бактерије садрже бактериохлорофиле.

Хлорофил је сложен молекул који се састоји од порфиринаског прстена са атомом Mg у центру и алкохола метанола и фитола који су везани за прстен естарским везама.

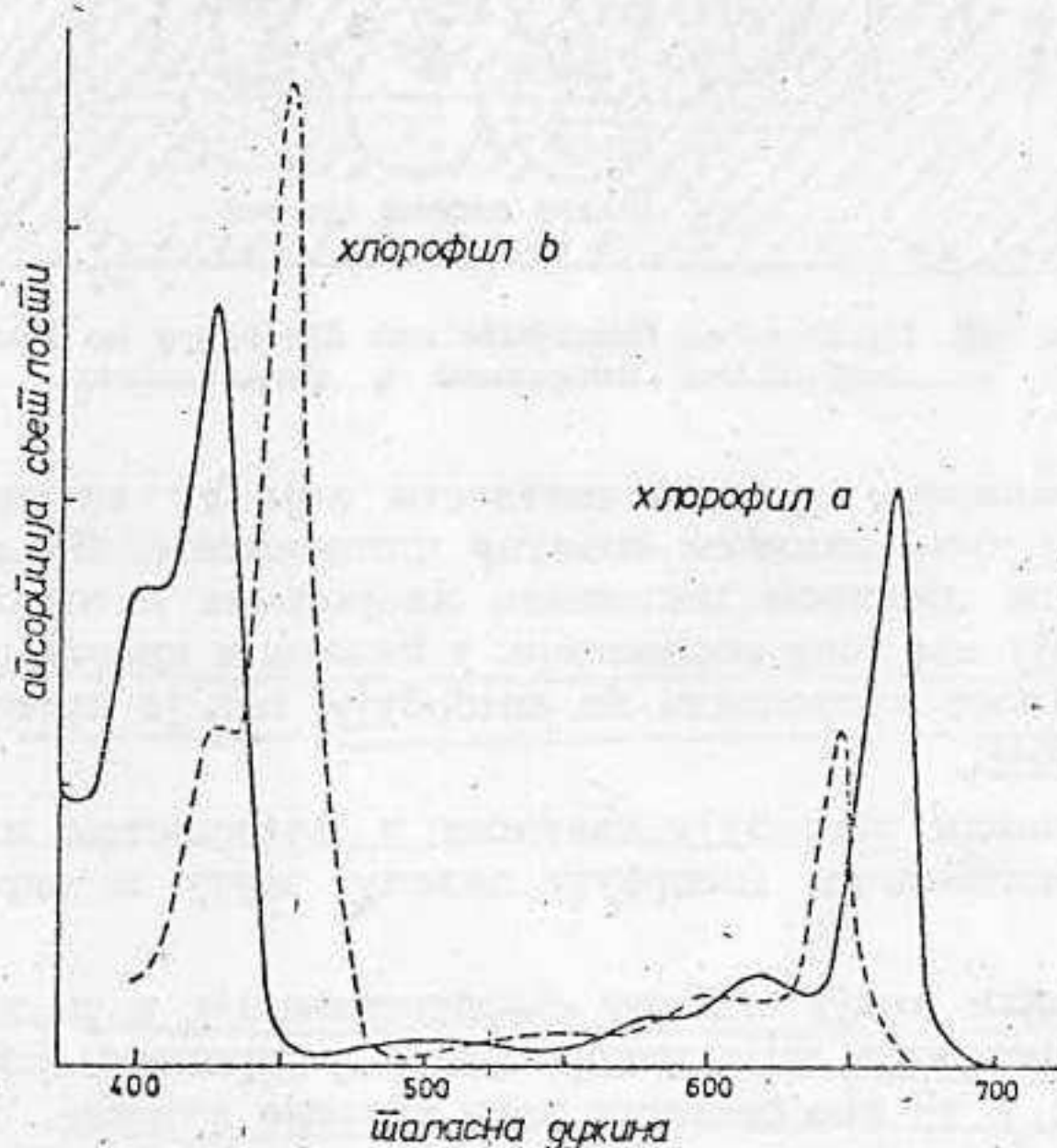
Каротеноиди су помоћни пигменти у фотосинтези. То су каротени и ксантофили. Каротени садрже угљеник и водоник, а ксантофили — угљеник, водоник и кисеоник.



Сл. 186. Структурна формула каротена

Фикобилини се налазе код прокариота: фикоцианини плаво-зелене боје код *Cyanophyta* и фикоеритрини црвене боје код *Rhodophyta*.

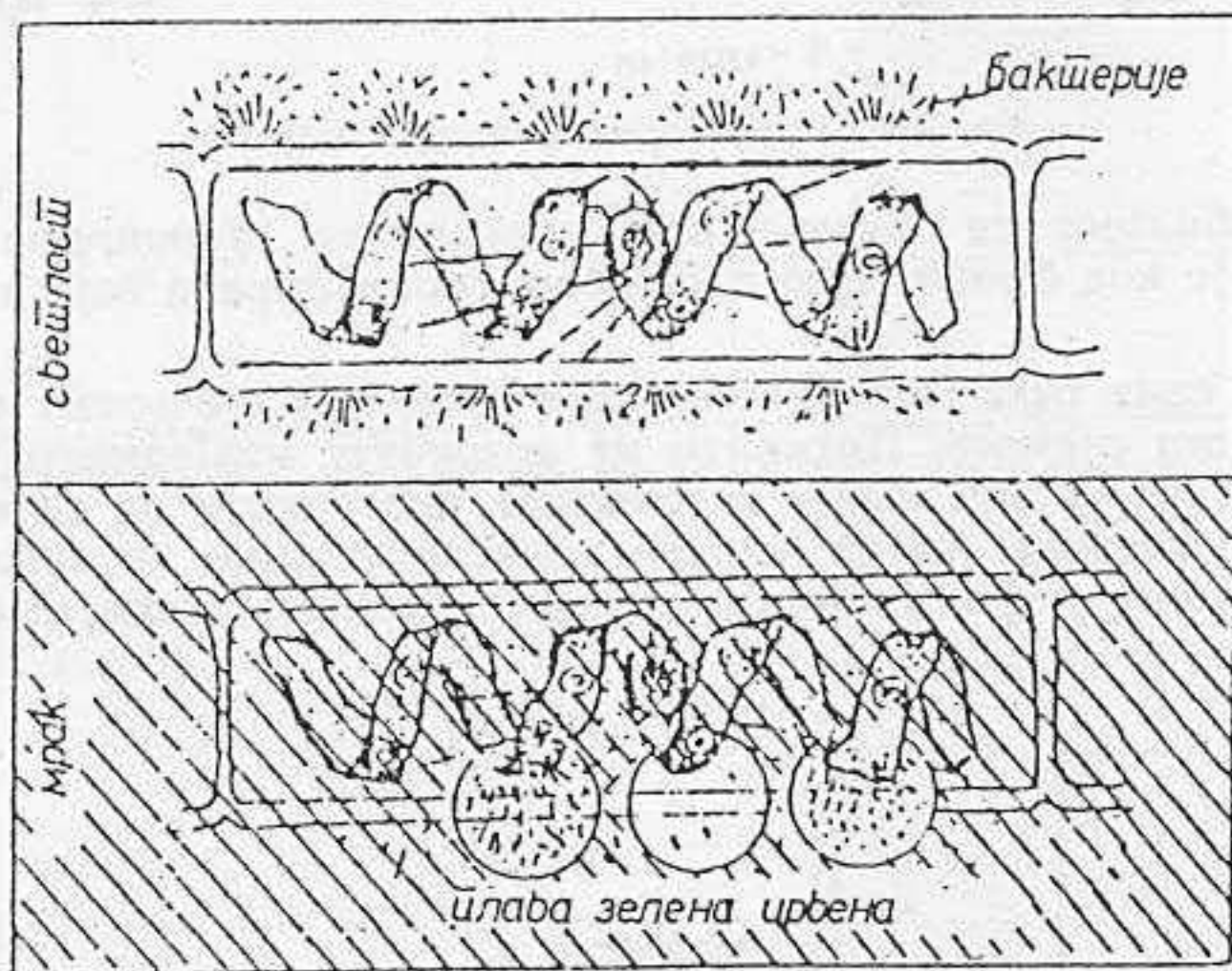
Скуп свих таласних дужина које апсорбују пигменти чини њихов апсорпциони спектар. Пигменти не апсорбују подједнако у свим деловима спектра, већ имају максимуме апсорпције на одређеним таласним дужинама. Да су управо таласне дужине апсорбоване светлости активне у фотосинтези, доказује следећи експеримент.



Сл. 187. Апсорпциони спектри хлорофила

Ако се зелена алга *Spirogyra* стави у затворену комору у воду, заједно са бактеријама осетљивим на присуство кисеоника, и осветли белом светлошћу — бактерије ће се скупљати око спиралног хлоро-

пласта који у процесу фотосинтезе излучује кисеоник. Ако се алга осветли само на једном делу тракастог хлоропласта снопом беле светлости, бактерије ће се скупљати само на том делу. Ако је алга осветљена снопом црвене, плаве или зелене светлости, интензивно накупљање бактерија појавиће се на делу хлоропласта који је осветљен црвеном и плавом светлошћу, а не и на делу осветљеном зеленом светлошћу.



Сл. 188. Накупљање бактерија око *Spirogyra* на местима излучивања кисеоника у фотосинтези

Скуп таласних дужина светлости које су активне у процесу фотосинтезе чине акциони спектар фотосинтезе. Он се поклапа са апсорпционим спектром пигмената хлорофила и каротеноида. Хлорофили имају две зоне апсорпције: у плавом и црвеном делу спектра. Зелену светлост хлорофили не апсорбују, већ је пропуштају и зато су зелене боје.

Каротеноиди апсорбују светлост у љубичастом и плавом делу спектра. Фикобилини апсорбују зелену, жуту и наранџасту светлост.

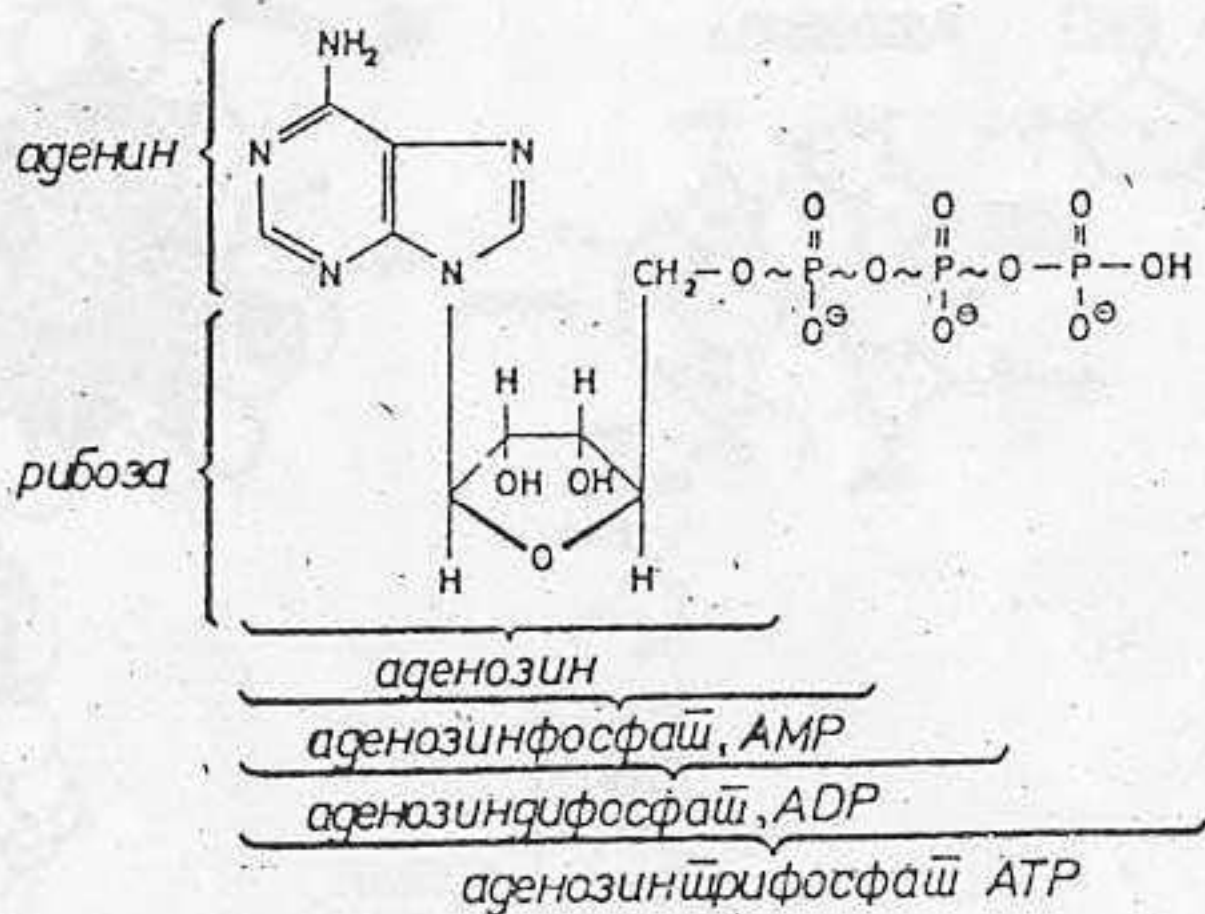
Хлорофили имају особину флуоресценције, а то значи да примљену светлост која није искоришћена у процесу фотосинтезе, поново израче, и то као светлост веће таласне дужине. Зато хлорофил у раствору флуоресцира и има тамноцрвену боју. Хлорофил у листовима има малу флуоресценцију јер се апсорбована светлост користи у фотосинтези.

Присуство пигмената који апсорбују различите таласне дужине код различитих организама последица је прилагођености на услове живота. Тако, на пример, биљке које живе у површинском слоју

воде у морима и језерима примају белу светлост. Ту живе зелене алге које имају хлорофиле и каротеноиде и апсорбују плави и црвени део спектра. На нешто већим дубинама живе модрозелене и црвене алге које садрже фикобилине. Оне могу да апсорбују зелену, жуту и наранџасту светлост које нису апсорбовале зелене алге, већ су продрле до тих дубина.

КАКО ЋЕЛИЈА ОБЕЗБЕЂУЈЕ ЕНЕРГИЈУ?

Једињење које је главни носилац енергије у ћелији је аденозин-трифосфат, обележава се као АТР. По хемијској грађи то је нуклеотид, који се састоји од пуринске базе-аденина, шећера са 5-С атома-рибозе и три фосфатне групе. Аденозин-трифосфат учествује у многим биохемијским реакцијама и физиолошким процесима као преносилац енергије. У биљној ћелији, као и у анималној, АТР се користи као извор енергије за вршење неког рада. Енергија се са АТР преноси на друга једињења одвајањем крајње фосфатне групе,



Сл. 189. Структура АТР

богате енергијом ($\sim P$). Молекул АТР који је изгубио једну фосфатну групу прелази у аденозин-дифосфат (ADP). Ако изгуби обе фосфатне групе, прелази у аденозин-монофосфат (AMP).

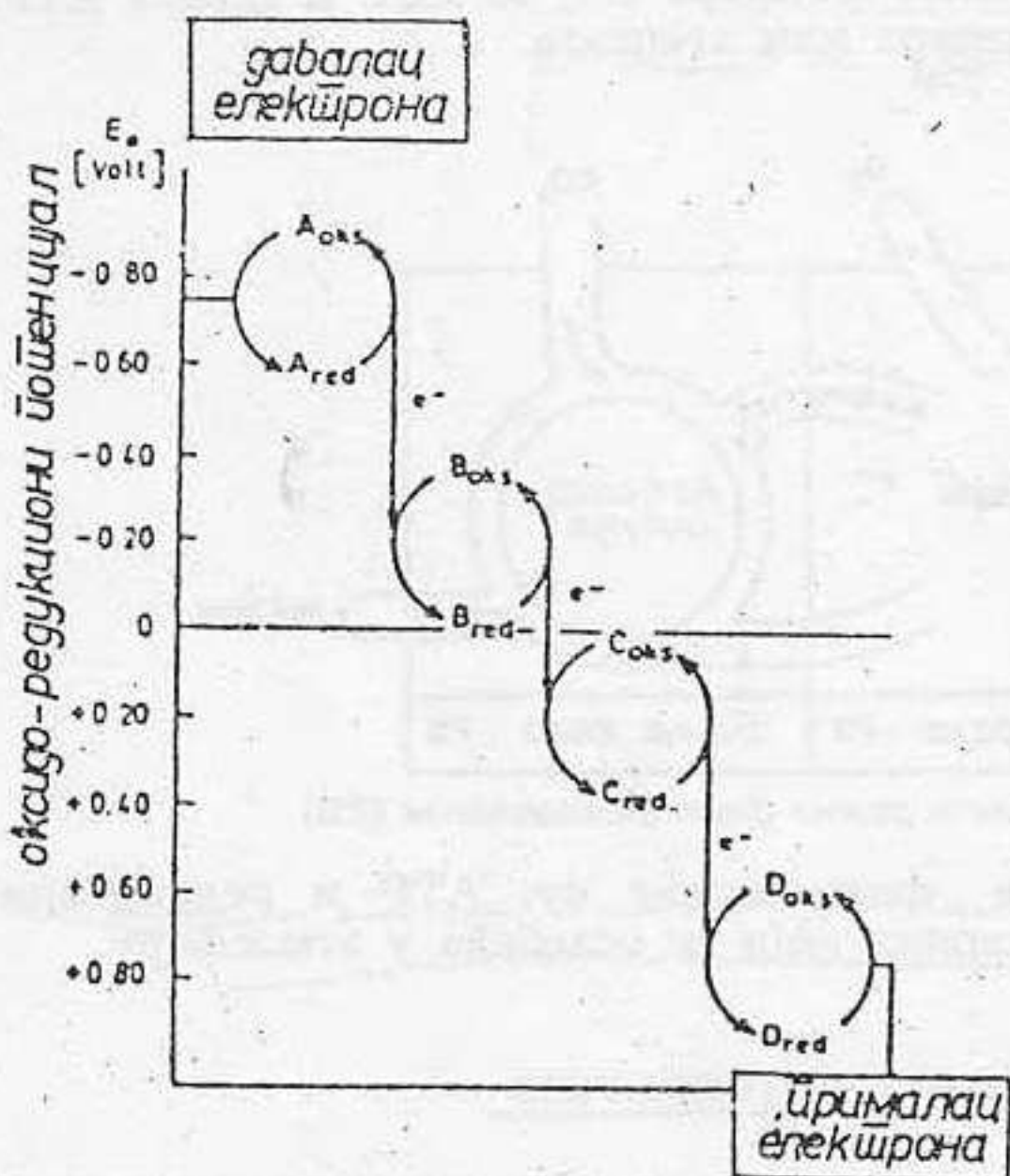
Аденозин-трифосфат настаје као главни енергетски продукт, у фотосинтези, а такође и у дисању при оксидативној разградњи органских једињења у биљној и животињској ћелији. Притом ослобођена енергија омогућава везивање једног неорганског фосфата (P_i) за молекул ADP који се фосфорилује и претвара у АТР.

Стварање АТР у фотосинтези назива се фотосинтетичка фосфорилација и у дисању се тај процес назива оксидативна фосфорилација.

Главни пут за добијање енергије у ћелији су оксидо-редукциони процеси. Оксидација је хемијска реакција у којој долази до преноса електрона са молекула даваоца на молекул примаоца. Молекул који је изгубио електрон тиме је оксидован, а молекул који је примио електроне — редукован.

Ове реакције се зову оксидо-редукције јер се увек врши оксидација једног и редукција другог молекула. Оксидована и редукована форма молекула назива се редокс пар.

У оксидо-редукционим процесима учествују једињења која имају својство да одају и примају електроне. Једињење давалац електрона назива се редуктант, а једињење прималац електрона-оксидант. Таква једињења називају се преносиоци електрона. Она су саставни делови биолошких мембрана као што су мембране тилакоида у хлоропластима и мембране криста у митохондријама.



Сл. 190. Шема електрон транспортног ланца

Преносиоци електрона чине у структури мембране електрон-транспортне ланце. Ова једињења карактеришу се одређеним оксидо-редукујућим потенцијалом (редокс потенцијалом). Редокс потенцијал је квантитативна мера способности једињења да привлачи или отпушта електроне. Електрони се увек крећу од једињења која имају виши негативан редокс потенцијал ка мање негативним или електропозитивним једињењима, тј. низ градијент електрохемијског потенцијала.

Оксидо-редукције при којима долази до одузимања два електрона и два протона, тј. два водоникова атома од неког једињења и њиховог преношења на друго једињење називају се дехидрогенације, а ензими који обављају ову реакцију су дехидрогенезе, које су најважнији оксидативни ензими. Ови ензими делују уз учешће коензима никотинамид-аденин-динуклеотида (NAD) и никотинамид-аденин-динуклеотид-фосфата (NADP). Коензими NAD и NADP могу да приме два електрона и два протона. Један протон (јон водоника H^+) ослобађа се па се редукована форма означава $NADH + H^+$.

Друге дехидрогенезе користе коензим флавин-аденин-динуклеотид (FAD). FAD преноси водоник ($\text{FAD} + 2\text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{FADH}_2$).

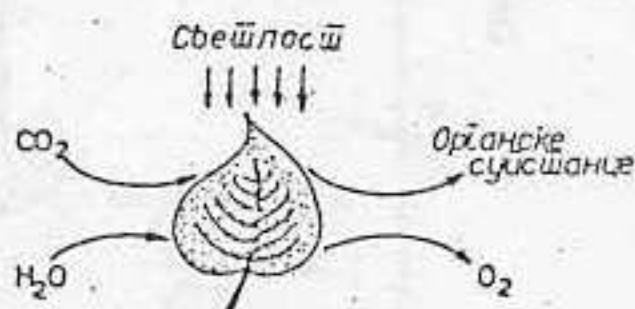
Електрони се у ћелији одвајају из различитих једињења при оксидо-редукцијама и прелазе спонтано од једног на други преносилац, при чему део ослобођене енергије обезбеђује синтезу АТР. Постојањем низа преносилаца енергија се ослобађа постепено, тако да је ћелија користи много ефикасније него што би то било могуће директним преносом електрона са једињења које се оксидује на једињење које се редукује.

ПРЕТВАРАЊЕ СВЕТЛОСНЕ ЕНЕРГИЈЕ У ХЕМИЈСКУ

ФОТОХЕМИЈСКА И БИОХЕМИЈСКА ФАЗА ФОТОСИНТЕЗЕ

Процес фотосинтезе тече кроз читав низ реакција. Неке од њих директно зависе од светлости и чине светлу или фотохемијску фазу, а друге се могу одигравати у мраку (у присуству продуката светле фазе) и чине тамну или биохемијску фазу фотосинтезе.

У светлој фази дешава се апсорпција светлости, претварање светлосне енергије у хемијску (АТР) и ослобађа се кисеоник.



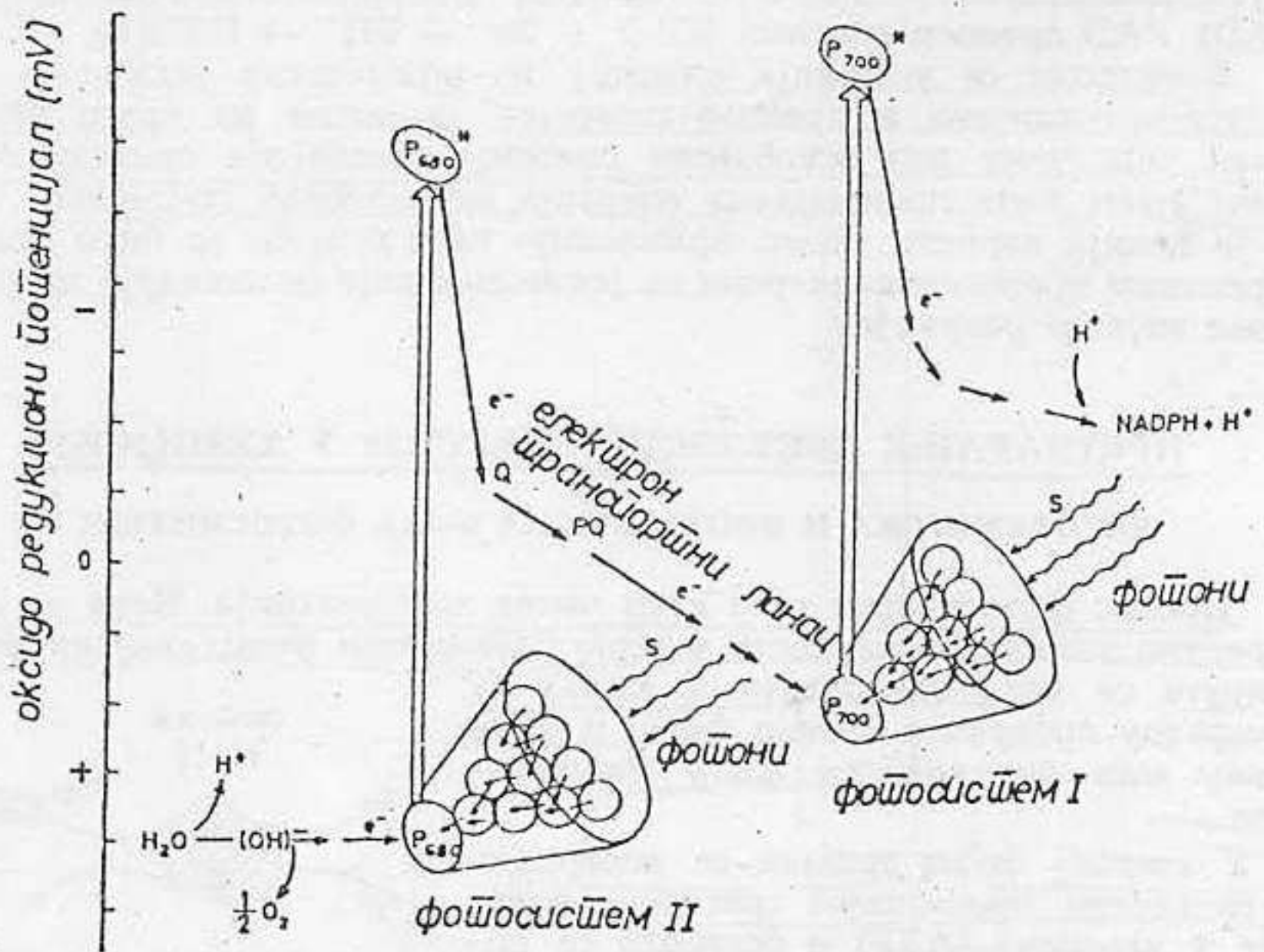
Сл. 191. Фотосинтеза

У тамној фази долази до уграђивања неорганског CO_2 у органска једињења.

СВЕТЛА ФАЗА ФОТОСИНТЕЗЕ

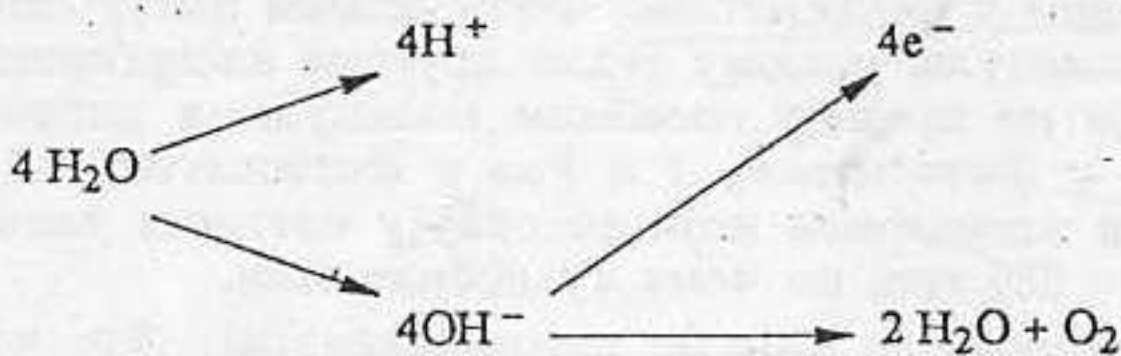
Примарна реакција у фотосинтези је апсорпција светлости. Апсорпцију светлости врше молекули пигмената хлорофила и каротеноида груписани у фотосистеме. Фотосистеми имају сабирну функцију јер сви молекули предају један другоме апсорбовану светлосну енергију, док је не предају посебним молекулима хлорофила, означеним као P_{700} у фотосистему I и P_{680} у фотосистему II. Ово су посебни молекули хлорофила који апсорбују светлост таласне дужине 700 nm, односно 680 nm, по чему су добили име.

Молекул хлорофила који је примио енергију фотона прелази у „активирано“ стање, при чему постаје веома снажан редуктант. Он свој електрон предаје другом једињењу и тиме постаје позитиван јон. Хлорофил P_{700} из фотосистема I предаје свој електрон преко низа преносилаца до коензима NADP. Хлорофил је тако остао оксидован, а $\text{NADPH} + \text{H}^+$ постао редукован. Да би се хлорофил P_{700} вратио у електро-неутрално стање, он надокнађује свој изгубљени електрон из фотосистема II, који је био истовремено активиран светлошћу и постао способан да отпусти електрон. Овај електрон се преко електрон-транспортног ланца предаје хлорофилу P_{700} . Фотосистем II који је при том остао јонизован, добија електрон из воде, чиме се враћа у електронеутрално стање.



Сл. 192. Шематски приказ транспорта електрона у фотосинтези

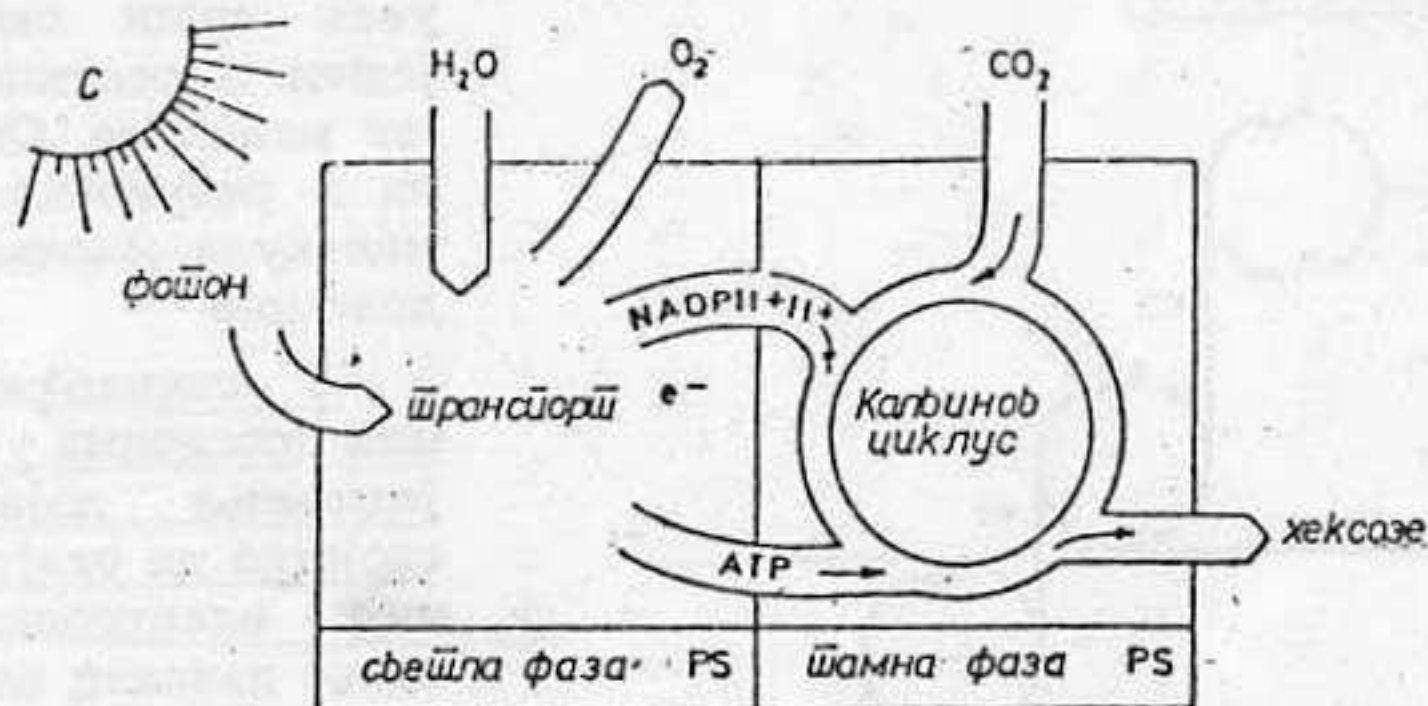
При апсорпцији светлости у хлоропластима се оксидује вода. Вода се делимично налази у јонизованом стању ($\text{H}^+ + \text{OH}^-$) и OH^- јон отпушта електрон који прелази на фотосистем II. Од остатка OH^- јона добија се кисеоник по следећој једначини:



ФОТОСИНТЕТИЧКА ФОСФОРИЛАЦИЈА

Вода је примарни давалац електрона, а коензим NADP је крајњи прималац електрона у светлој фази фотосинтезе. За цео процес потребно је учешће оба фотосистема. Апсорпција светлости омогућава транспорт електрона кроз електро-транспортни ланац који чине различити преносиоци електрона. То су једињења уграђена у структуру тилакоидне мембране по специфичном редоследу. Они преносе електроне из унутрашњости тилакоида у строму хлоропласта кроз тилакоидну мембрану.

При транспорту електрона (e^-) долази до премештања протона (H^+) кроз мембрану, што ствара разлику у наелектрисању са једне и друге стране мембране. Та успостављена разлика у наелектрисању даје енергију за стварање АТР. У мембрани тилакоида налази се уграђен посебни протеин-ензим, сложене грађе, који врши фосфорилацију везивањем неорганског фосфора (P_i) за АДФ и ствара АТР. Тај ензим се назива АТР-синтеза или атепеаза.



Сл. 193. Веза светле и тамне фазе фотосинтезе (PS)

Продукти светле фазе фотосинтезе су: АТР и редуковани $NADPH + H^+$, а такође и кисеоник који се ослобађа у атмосферу.

ТАМНА ФАЗА ФОТОСИНТЕЗЕ

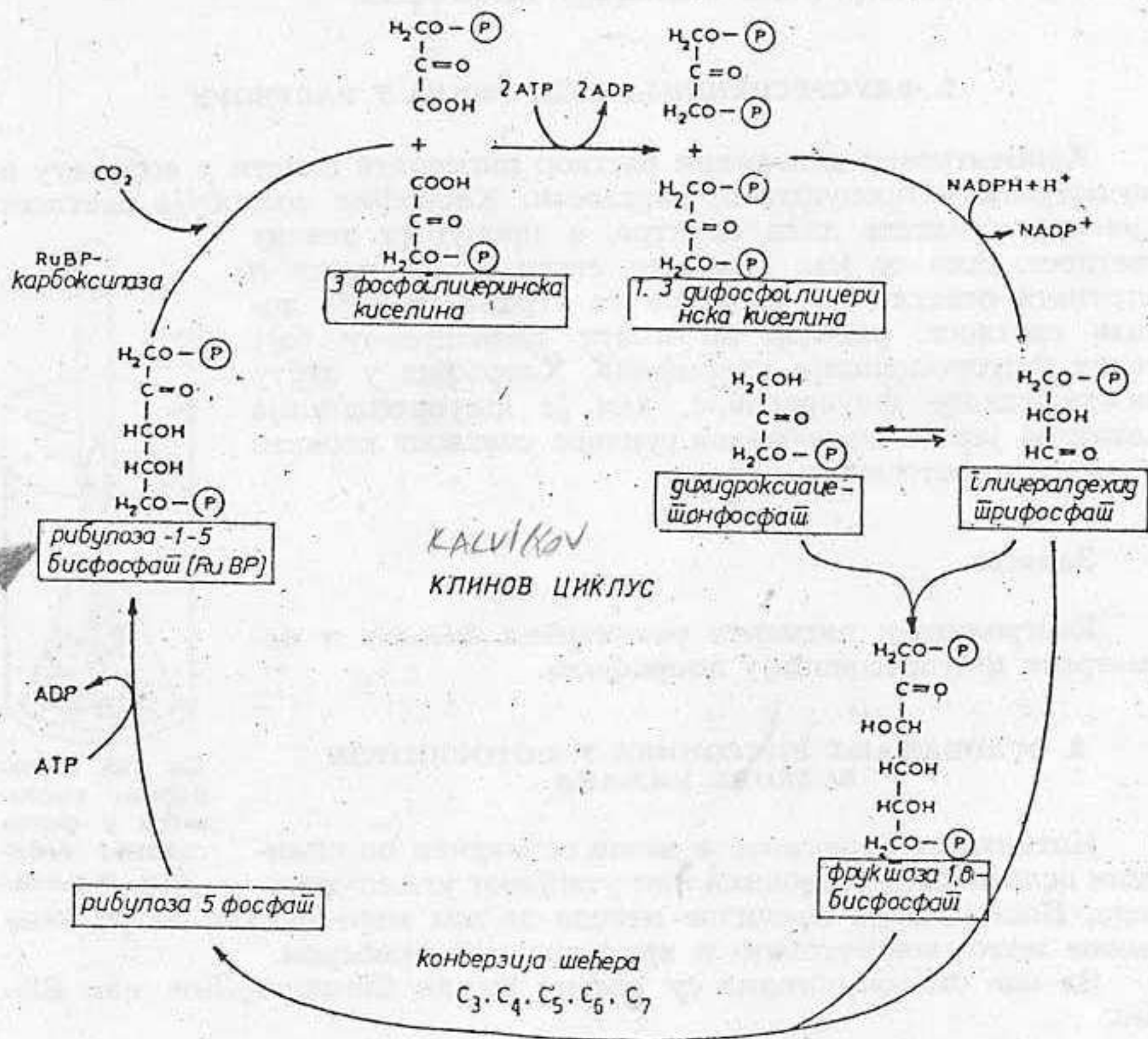
Тамна фаза фотосинтезе одвија се кроз више ступњева који чине цикличан процес назван Калвинов циклус. Циклус је добио име по научнику који је са сарадницима утврдио редослед биохемијских реакција у тамној фази и открио њене продукте. За ова истраживања Калвин је 1961. године добио Нобелову награду за хемију.

Као што се види са шеме, угљен-диоксид који је ушао кроз стоме у ћелије мезофила везује се за органско једињење рибулозу 1,5-бисфосфат (RuBP). Та хемијска реакција везивања угљен-диоксида назива се карбоксилација, а ензим који везује CO_2 је RuBP-карбоксилаза. Добијено једињење има 6 угљеника, нестабилно је и брзо се разлаже на 2 молекула 3-фосфоглицеринске киселине (са три C атома). Фосфоглицеринска киселина је први стабилан продукт фотосинтезе.

Даље реакције се одвијају уз учешће продуката светле фазе фотосинтезе. Уз учешће АТР, фосфоглицеринска киселина се фосфорилује у 1,3 фосфоглицеринску киселину, а затим се помоћу NADPH редукује (од киселинске групе $COOH$ постаје алдехидна $CHOH$) и добије се глицералдехид-3-фосфат. Он се претвара у дихидроксиацетонфосфат. Спајањем ове две триозе добија се шећер са 6 C атома, фруктоза 1,6-бисфосфат.

Ово су најважније реакције у Калвиновом циклусу. У даљем току циклуса делови угљеничног ланца од 6 C атома комбинују се

са триозом на различите начине, дајући шећере са 4,5 и 7 угљеника. Тај део циклуса назива се конверзија (претварање) шећера, да би се поново регенерисала *рибулозафосфат*. Уз учешће још једног молекула АТР, овај шећер се фосфорилује и постаје *рибулоза 1,5-бисфосфат* која може примити следећи молекул CO_2 . При сваком обртају циклуса угради се по један С атом у органско једињење, а затим се изврши његова редукција и тако се угљеник из неорганског облика преводи у органски. Да би се добио један молекул фруктозе, потребно је да се циклус понови шест пута.



Сл. 194. Шема главних реакција Калвиновог циклуса

Различити шећери настали у Калвиновом циклусу (еритроза, седохептулоза, пентозе) служе као почетни продукти за синтезе сложених органских једињења. Секундарни продукти фотосинтезе: скроб, сахароза, липиди, органске киселине, аминокиселине, стварају се у хлоропластима или цитоплазми у ћелијама мезофила листа, одакле се транспортују у друге делове биљке.

Органске материје (фотосинтати) створене у листу транспортују се у све друге делове биљке. Крећу се кроз флоем у оба правца. Из листова се органске материје транспортују у апикални пупољак, крећући се навише или се транспортују наниже и тако доспевају у корен, подземна стабла, кртоле, луковице.

Из листа се угљени хидрати претежно транспортују у облику сахарозе. Из ћелија мезофила сахароза и други фотосинтати убацују се активним транспортом у ситасте цеви. У процесу активног транспорта троши се енергија АТР. На тај начин у ситастим цевима долази до повећања концентрације. То повлачи за собом нагло улажење воде, услед чега се јавља хидростатички притисак као погонска сила за кретање растворених органских материја. У корену и другим деловима биљке органске материје се користе у различитим метаболичким процесима, њихова количина се смањује па се тако одржава стална разлика у концентрацији између места где се стварају и места где се троше. Као последица те разлике одржава се кретање растворених фотосинтата кроз флоем.

СПОЉАШЊИ ФАКТОРИ КОЈИ УТИЧУ НА ИНТЕНЗИТЕТ ФОТОСИНТЕЗЕ

Интензитет фотосинтезе може се мерити по количини усвојеног угљен-диоксида или ослобођеног кисеоника у јединици времена по јединици површине листа.

Светлост и угљен-диоксид су спољашњи чиниоци од којих зависи интензитет фотосинтезе. Вода, као неопходно једињење за фотосинтезу, увек је присутна у довољној количини у тургесцентним ћелијама мезофила и не ограничава фотосинтезу.

Светлост и угљен-диоксид, међутим, неопходни су чиниоци који могу бити ограничавајући фактори фотосинтезе.

Уколико се интензитет светлости повећава изнад минимума, онда ће се при концентрацији угљен-диоксида која се креће око 0,03% у ваздуху фотосинтеза појачавати до једне одређене границе. Ако се интензитет светлости и даље повећава, неће доћи до даљег повећања интензитета фотосинтезе све док се не повећа концентрација CO_2 . Ово се дешава због тога што се нагомилавају продукти светле фазе одређеном брзином.

Ако се биљка осветљава одређеним константним интензитетом светлости, а повећава се концентрација угљен-диоксида, интензитет фотосинтезе ће се повећавати опет само до одређене границе, а потом ће остати на истом нивоу. Ово показује да фотосинтезу ограничава онај фактор који се налази у минимуму. У природи су биљке прилагођене на различите услове осветљености у зависности од станишта, док се концентрација CO_2 креће у доста уским границама. Тако код биљака које расту у изразито сунчаним подручјима концентрација CO_2 представља ограничавајући фактор за фотосинтезу.

ДИСАЊЕ БИЉАКА

Део органских материја створених у фотосинтези оксидује се у дисању и користи као извор енергије. Различите органске материје (скроб, сахароза, масти) могу бити искоришћене као извор енергије која се у њима садржи у различитој количини. Првобитно се изврши њихово ензиматско разлагање до простијих једињења која даље могу бити разграђена у процесу дисања на различитим етапама процеса.

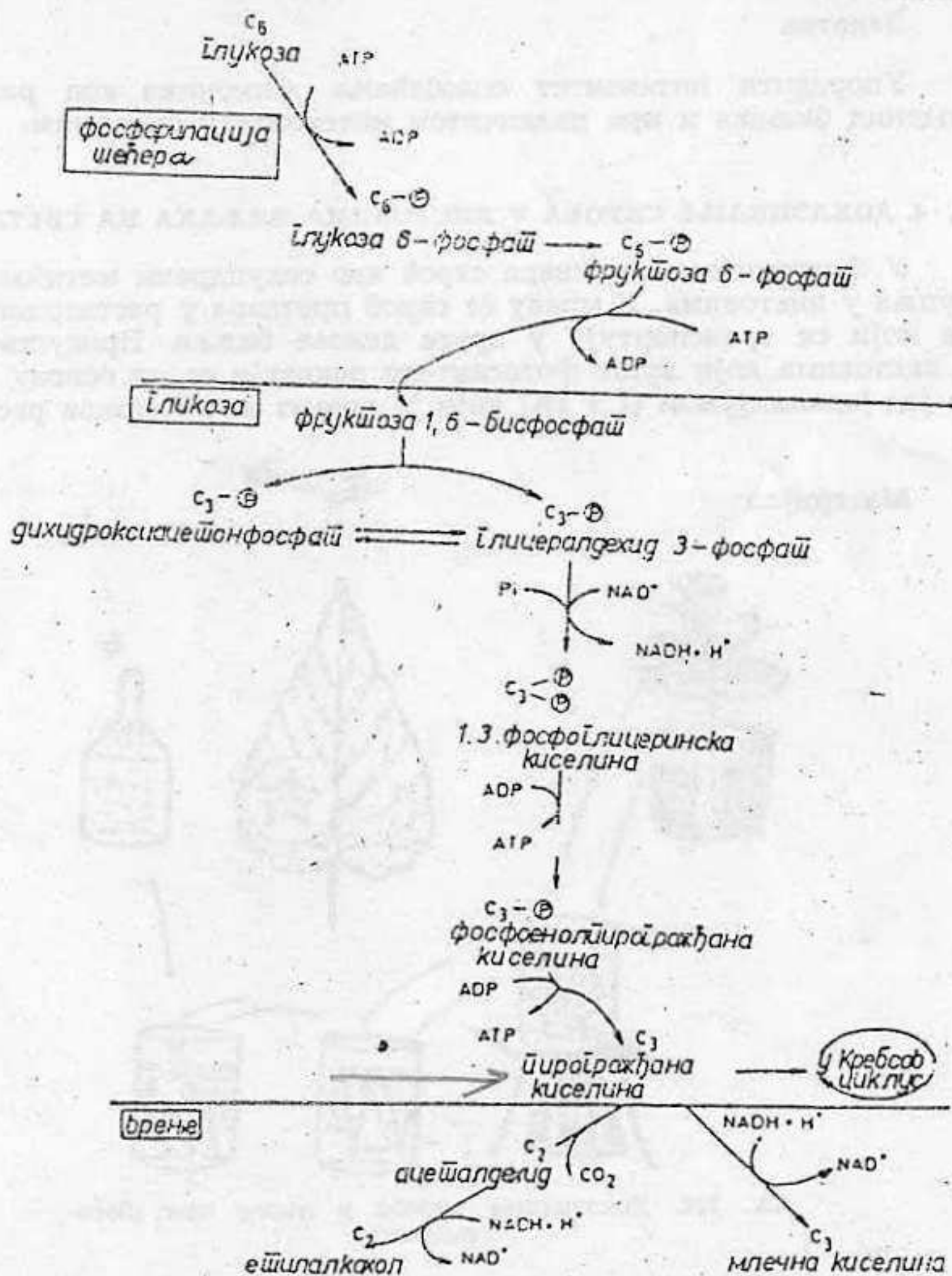
Дисање је оксидација органских материја у присуству кисеоника при којој се ослобађа енергија, а угљеникови атоми оксидују до угљен-диоксида, при чему се ствара вода.

Ако се у дисању оксидишу угљени хидрати, процес тече кроз реакције гликолизе и Крепсовог циклуса. Када се при дисању оксидишу масти, оне се разграђују на глицерин и масне киселине које се даље разграђују у β -оксидацији масних киселина, а затим се простија једињења, добијена из ових процеса, даље разграђују у Крепсовом циклусу до угљен-диоксида. При оксидацијама у којима учествују ензими дехидрогеназе различитих супстрата, електрони се преносе на коензиме тих ензима NAD или FAD. Ослобођена енергија оксидације везана у облику редукованих коензима $\text{NADH} + \text{H}^+$ и FADH_2 може се претворити у АТР у реакцијама преноса електрона кроз електрон-транспортни ланац до кисеоника, који је крајњи прималац електрона оксидације, при чему се ствара вода. Тако се у дисању органске материје поступно разграђују и енергија ослобађа постепено на различитим ступњевима, тако да може бити искоришћена за синтезу АТР, главног продукта дисања.

ГЛИКОЛИЗА

Гликолиза је прва фаза разлагања шећера у цитоплазми. За ову фазу дисања није неопходно присуство кисеоника. Она се дешава и код аеробних и код анаеробних организама, а затим продукти разградње глукозе код аеробних организама улазе у Крепсов циклус, а код анаеробних долази до алкохолног или млечнокиселинског врења. Да би ушли у гликозу, шећери првобитно морају бити фосфорилувани, чиме се подижу на већи енергетски ниво, са кога може почети разградња. Као што се види из шеме, у фази припреме шећера за дисање, глукоза се фосфорилује, претвара у фруктозу и врши се поново фосфорилација фруктозе. Настала фруктоза 1,6-бисфосфат

разлаже се на две триозе, глицералдеhid-3-фосфат и дихидрокси-ацетон-фосфат које прелазе једна у другу. Сада се дешава најважнија реакција гликолизе; глицералдеhid-3-фосфат се оксидује у трифосфоглицеринску киселину, а коензим ензима трифосфоалдеhidне дехидрогеназе. NAD се редукује у $\text{NADH} + \text{H}^+$. Део енергије оксидације користи се за стварање једног ATP , из ADP и неорганског



Сл. 197. Шема кључних реакција гликолизе

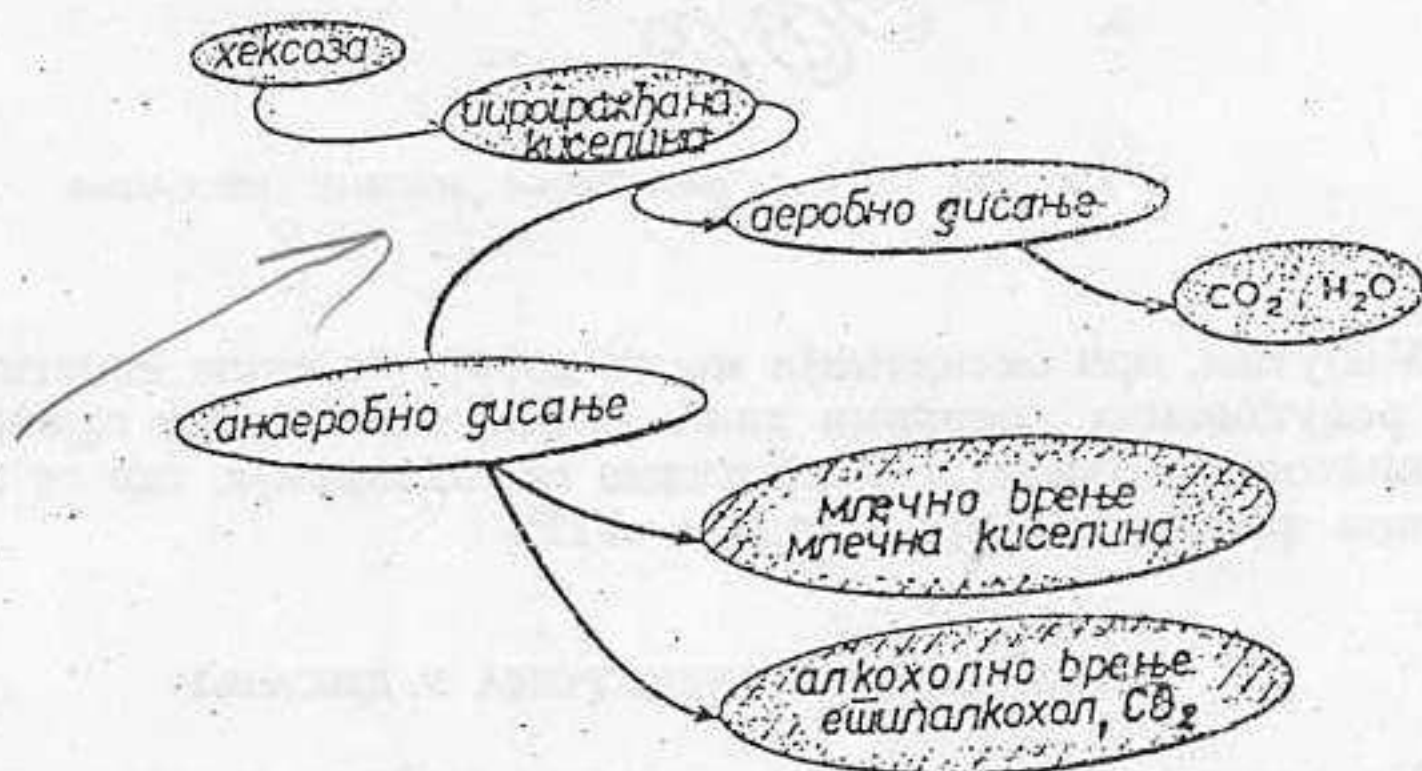
фосфата. Затим се из трифосфоглицеринске киселине ослобађа једна фосфатна група и преноси на ADP , при чему се ствара ATP . Од фосфоглицеринске киселине се у даљим реакцијама добија фосфо-енолпирогрохђана киселина. Одвајањем још једне фосфатне групе и преношењем на ADP , ствара се други молекул ATP , а остаје, пиро-

пирогрождана киселина као крајњи продукт гликолизе. По истом путу оксидује се и друга триоза, дихидроксиацетон-фосфат који се претвара у глицералдеhid-3-фосфат у оној мери у којој се овај оксидује и одржава његову концентрацију.

Тако се у току припреме шећера за гликолизу троше два АТР за сваки молекул глюкозе. Оксидацијом сваке од добијених триоза створи се по 2 АТР, укупно 4 АТР. Пошто су два АТР претходно утрошена за фосфорилацију глюкозе, то је чист принос гликолизе 2 АТР.

При оксидацији фосфоглицералдехида у трифосфоглицеринску киселину редукује се по један NAD у $\text{NADH} + \text{H}^+$, за сваку триозу. Тако се у гликолизи од једне глюкозе са 6 угљеникових атома добију 2 молекула пирогрождане киселине са по 3 C атома, 2 АТР и 2 $\text{NADH} + \text{H}^+$.

Код анаеробних организама пирогрождана киселина се даље разграђује путем врења (ферментација). То може бити алкохолно или млечнокиселинско врење. Пирогрождана киселина се у процесу алко-



Сл. 198. Шема процеса анаеробне разградње глюкозе

холног врења декарбоксилује, при чему се ослобађа CO_2 , а настаје ацет-алдеhid, који се затим редукује у етил-алкохол (види шему). Редукција се врши помоћу ензима алкохолне дехидрогеназе која троши $\text{NADH} + \text{H}^+$.

При млечнокиселинском врењу пирогрождана киселина се редукује у млечну, без претходне декарбоксилације.

У процесу врења ствара се мање енергије него у аеробном дисању, свега два молекула АТР за сваки молекул глюкозе, јер се редуковани $\text{NADH} + \text{H}^+$ троше за редукцију ацет-алдехида у етил-алкохол и пирогрождане киселине у млечну.

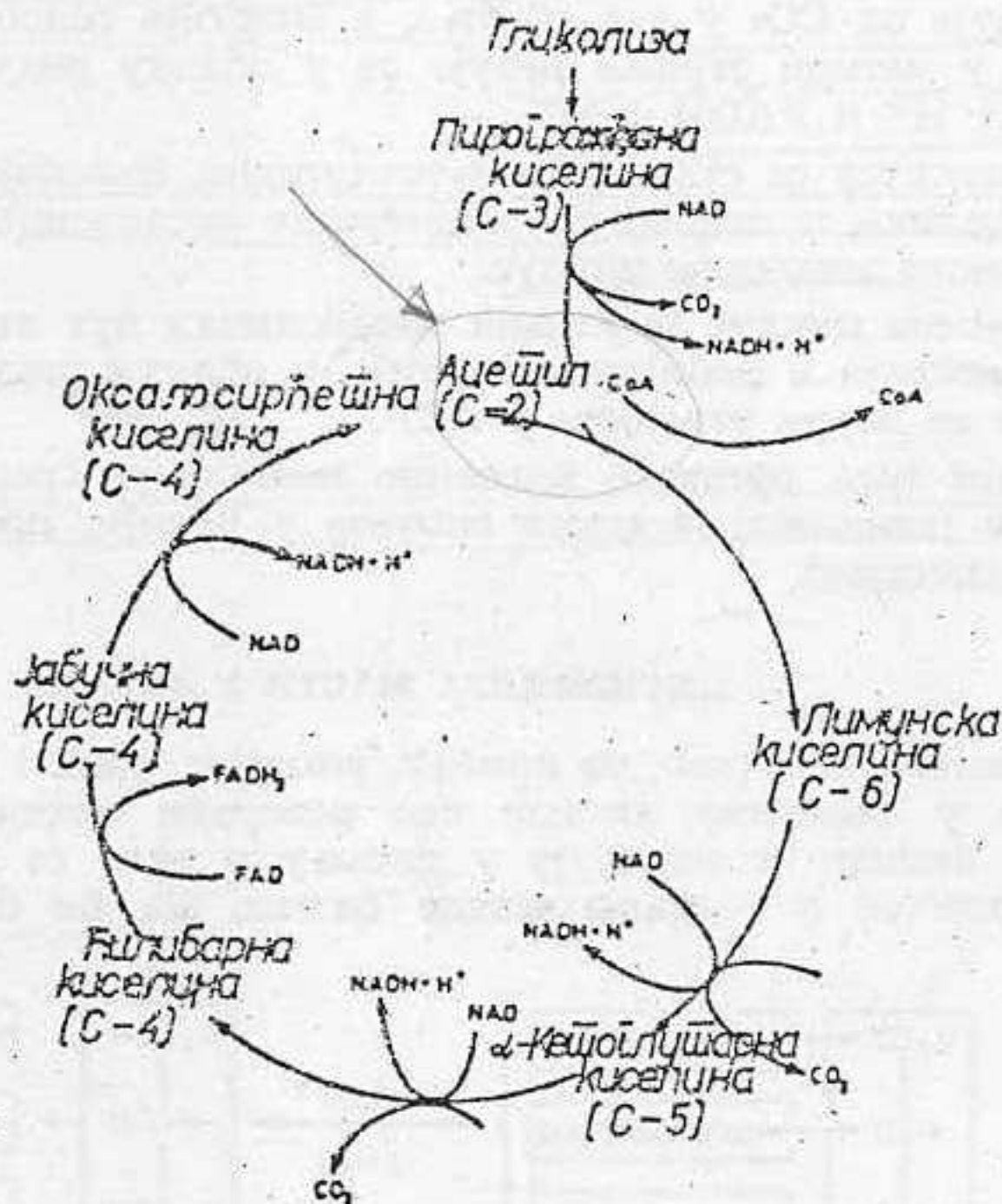
Микроорганизми који врше алкохолно врење, на пример, квасци (*Saccharomyces* sp.), користе се за индустријску производњу пива, алкохолних пића и хлеба.

Бактерије из рода *Lactobacillus* врше млечнокиселинско врење и користе се за производњу киселог млека, јогурта, кефира.

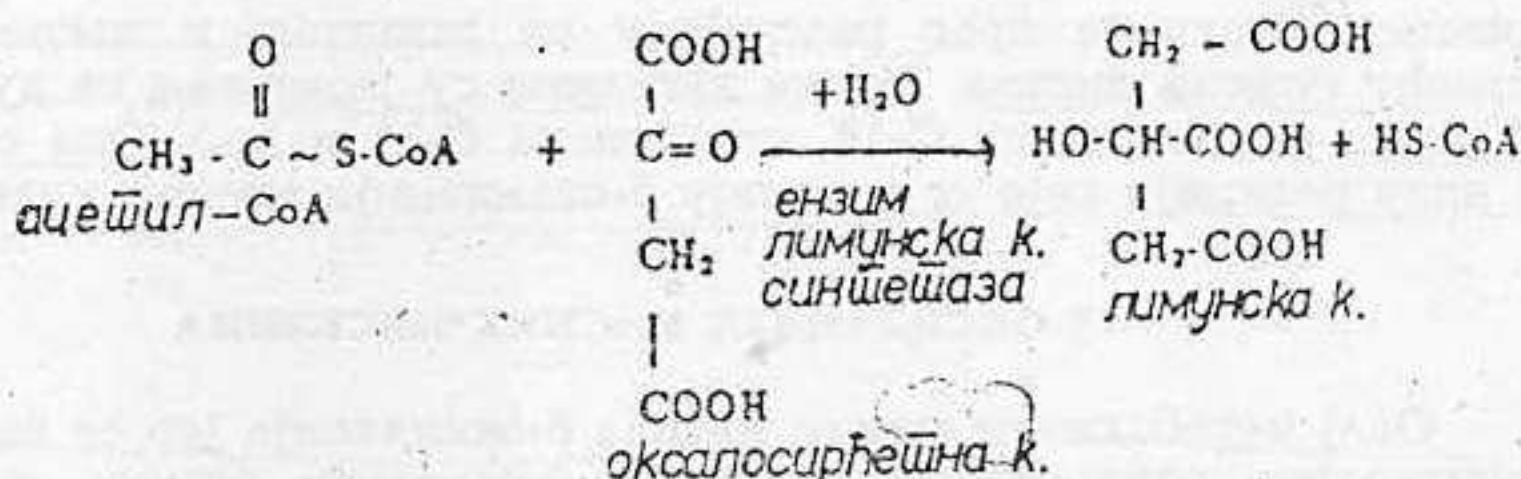
КРЕПСОВ ЦИКЛУС

Овај метаболички пут се зове Крепсов циклус по имену научника који га је први открио 1937. године. Крепсов циклус се дешава у митохондријама и овим путем се код аеробних организама даље разграђује пирогрођана киселина, добијена у процесу гликолизе. Процес тече у два ступња. Први ступањ је припрема пирогрођане киселине за улазак у Крепсов циклус, док је други ступањ разградња двокарбонског остатка.

Најпре се пирогрођана киселина декарбоксиљује, при чему се ослобађа CO_2 , а пресстали двокарбонски фрагмент-ацетат везује се за



Сл. 199. Шема главних реакција у Крепсовом циклусу



коензима А (CoA), у сложену низу реакција. Коензим А је носилац ацетил-групе, исто као што је АТФ носилац фосфатних група и NAD носилац електрона. (То је сложено једињење које садржи аденин, рибозу и фосфат, витамин В-комплекса и преко -SH групе везује ацетил-групу).

Ацетил-CoA се везује са оксалосирћетном киселином (C-4) и даје лимунску киселину (C-6).

Даље реакције у циклусу су трансформације лимунске киселине, па се он назива и циклус лимунске киселине или циклус трикарбоксилне киселине, пошто она садржи три COOH групе. У циклусу се (као што се види на шеми) ацетилни двокарбонски остатак потпуно разграђује од CO₂ у два ступња, а енергија ослобођена при оксидацијама у четири ступња везује се у облику редукованих коензима NADH + H⁺ и FADH + H⁺.

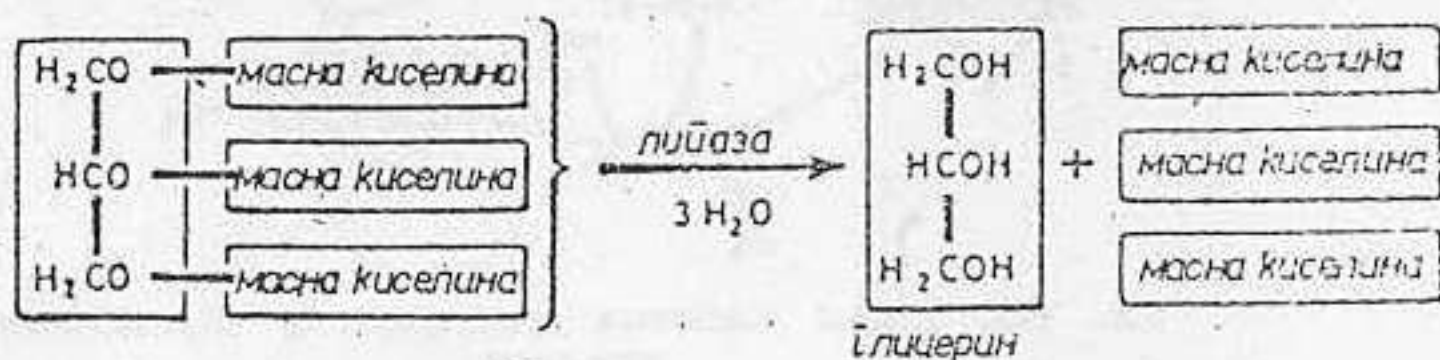
У циклусу се стварају α-кетоглутарна, килибарна, и друге органске киселине и поново се регенерише оксалосирћетна киселина, од које поново започиње циклус.

Крепсов циклус је главни метаболички пут за разградњу органских материја и добијање енергије у облику редукованих коензима који ће се потом уградити у АТФ.

Осим тога, органске киселине настале у Крепсовом циклусу су почетна једињења за многе синтезе у ћелији, пре свега за синтезу амино-киселина.

ОКСИДАЦИЈА МАСТИ У ДИСАЊУ

Многе биљке (као, на пример, рицинус, уљана репица, сунцокрет) садрже у семенима липиде као резервне материје. При клијању семена липиди се оксидују у дисању и тако се добија енергија за нове синтезе и растење младе биљке. Да би били оксидовани у



Сл. 200. Шематски приказ разграђење масти

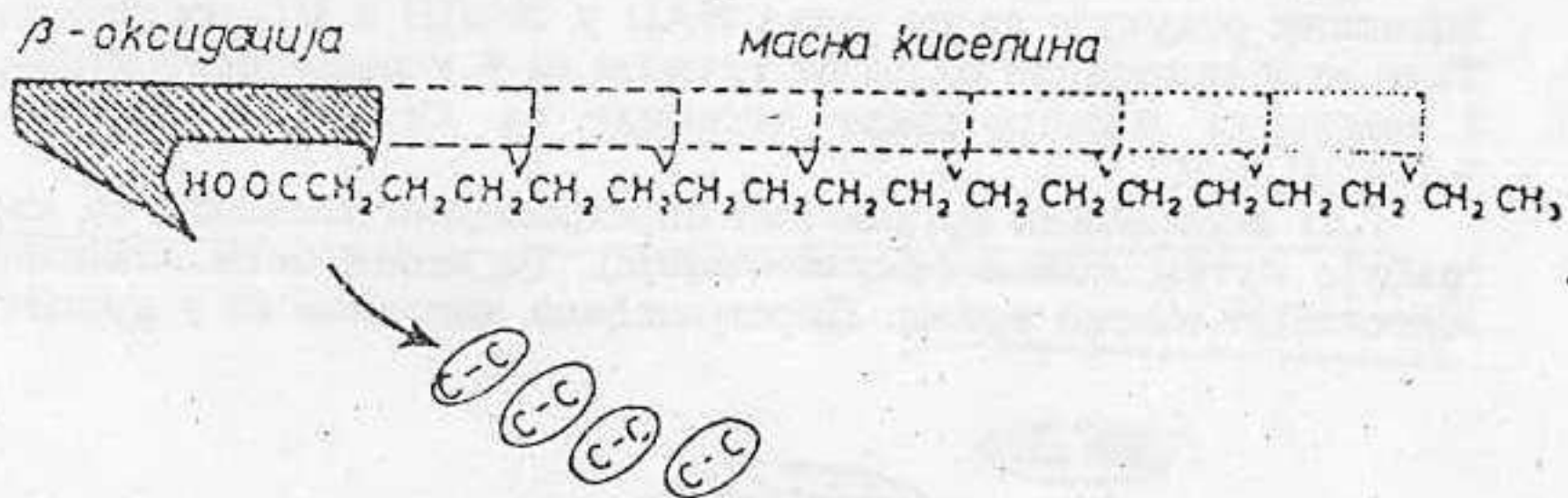
дисању, липиди се прво разграђују на глицерин и масне киселине, помоћу ензима липазе. Масне киселине су једињења са другим низом C-атома (палмитинска C-16, стеаринска C-18 и др.). Оне се оксидују у низу реакција које се називају β-оксидација масних киселина.

β-ОКСИДАЦИЈА МАСНИХ КИСЕЛИНА

Овај метаболички пут се назива β-оксидација јер се на β-C атому ступњевито одвајају двокарбонски фрагменти везани са CoA, као ацетил-CoA. Тако масна киселина остаје сваки пут краћа за 2 C атома

док се потпуно не разгради до ацетилног остатка везаног за CoA. При оксидацији се код сваког одвајања двокарбонског фрагмента стварају редуковани коензими $\text{NADH} + \text{H}^+$ и FADH_2 .

Ако се β -оксидација врши у митохондријама, ацетилни остатак се даље разграђује у Кребсовом циклусу до CO_2 . Тако се при разградњи масти добијају исти крајњи продукти као и код разградње угљених хидрата CO_2 и H_2O .



Сл. 201. Шема разградње масних киселина

Међутим, при оксидацији масти добија се више енергије јер већи број редукованих коензима даље предаје електроне преносиоцима у респираторном ланцу, у мембранама митохондрија, где се врши оксидативна фосфорилација и ствара АТР.

ТРАНСПОРТ ЕЛЕКТРОНА У ДИСАЊУ

На различитим етапама разградње шећера и масти при оксидацијама стварају се, као што смо видели, редуковани коензими $\text{NADH} + \text{H}^+$ и FADH_2 . Они примљене електроне предају преносиоцима који чине саставни део мембране митохондрија, тако да граде електрон-транспортни респираторни ланац. Преносиоци су различита једињења која се редукују примањем електрона, а оксидују предавањем електрона другом преносиоцу. Електрони се на овај начин преносе кроз респираторни ланац све док се на крају не предају на кисеоник који је снажан оксидант. При том се ствара вода. При транспорту електрона, услед истовременог преношења протона кроз мембрану, успоставља се, на мембрани криста митохондрија, електрохемијски градијент. То омогућава да се помоћу ензима атепеазе, који се налази на мембрани од ADP и неорганског фосфата (P_i) ствара ATP .

Стварање АТР у дисању зове се оксидативна фосфорилација. При оксидацији угљених хидрата у процесу дисања створи се 36 молекула АТР. То је око 65% од укупне количине енергије коју садржи молекул глукозе, а која се у облику АТР користи за животне процесе.

Спољашњи фактори утичу на интензитет дисања тако што успоравају или убрзавају процес.

Температура је најзначајнији спољашњи фактор који утиче на дисање јер су све ензимске реакције зависне од температуре. У границама варирања температуре од 0 до 40°C , дисање се одвија по *Van't Hoffov* закону по коме се при порасту температуре за 10°C дисање убрзава два до три пута ($Q_{10} = 2-3$). При високим температурама изнад 45°C при дуготрајном деловању долази до промене на ензимима, што негативно утиче на дисање. Биљке су прилагођене на различита станишта, где се дешавају промене температуре у неким одређеним границама па су и сви физиолошки процеси прилагођени на те промене.

Као и сви други животни процеси, и дисање зависи од присуства воде у биљној ћелији. Интензитет дисања зависи од хидратације колоида протоплазме. При клијању семена нагло се појачава интензитет дисања. У младим листовима и органима који садрже доста воде и расту — дисање је интензивно.

Дисање корена зависи од концентрације раствореног кисеоника у води која се налази у земљишту. Када је земљиште презасићено водом, размена гасова је мала и растворљивост кисеоника је мала. Корен у овим условима може доћи у стање анаеробије, чиме је онемогућено дисање.

Водене биљке имају у листовима јако развијене интерцелуларе који омогућавају размену гасова. Њихови коренови су такође прилагођени за живот у муљу, у условима слабе снабдевености кисеоником и развијају повезани систем интерцелулара назван аеренхим, који обезбеђује довољну концентрацију O_2 .

При повећаној концентрацији CO_2 интензитет дисања се смањује.

Дисање се одвија на светлости и у мраку. Светлост посредно утиче на дисање. Од светлости зависи процес фотосинтезе у коме се ослобађа O_2 који се користи у дисању. Светлост утиче на дисање посредно и преко повећања температуре.

ВЕЖБА

КВАЛИТАТИВНО ДОКАЗИВАЊЕ ДИСАЊА

Дисање се може пратити по количини ослобођеног угљен-диоксида у јединици времена по јединици масе биљног материјала. Пошто се дисање одвија на светлости и у мраку, код зелених биљака на светлости процес је маскиран фотосинтезом, јер се у овом процесу усваја угљен-диоксид. Зато је најједноставније квалитативно доказивати дисање проклијалих семена па се вежба може радити на светлости јер се не одвија процес фотосинтезе.