

Универзитет „Св. Кирил и Методиј“

Природно-математички факултет

Институт за биологија

Кормофита

авторизирани предавања,

студии по биологија и по екологија, 2022/23 година

Проф. д-р Митко Костадиновски

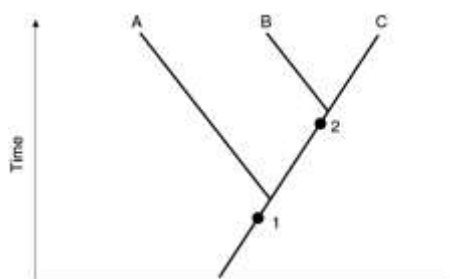
Проф. д-р Рената Ќуштеревска

Скопје, 2023 година

ВОВЕД: СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЈА

Целта на истражувањата во систематиката е организирањето на огромната разновидност на организмите. За тоа е потребно препознавање на видовите и нивна класификација во систематски групи од повисок ранг (родови, фамилии и т.н.). Независно од нејзиниот ранг, секоја систематска група се нарекува **таксон**. Предизвиците во систематиката вклучуваат опис и именување на видовите и повисоките таксономски групи, како и обезбедување начини за нивно препознавање во вид на клуч. По откривањето на еволуцијата од страна на Дарвин, систематиката прави напори за одразување на природните односи помеѓу организмите и групите од организми кога ги подредува (класифицира) единките во видови, како и кога ги подредува видовите во родови, нив во фамилии и т.н. Единствена објективна основа за класификација на организмите е примената на филогенијата, која ги одразува природните односи. Во последниве години, систематиката е многу поблиску до целта за класификација на организмите според сродноста, заради големата достапност на ДНК-информации за анализите во систематиката. Толкувањето на овие информации во систематиката, заедно со информациите од „традиционалните“ извори на особини (карактери), како што е морфологијата, е тесно поврзано со примената на математички методи. Така, квалитетот на систематските хипотези може да се тестира статистички.

Систематиката е првиот и најважен чекор во истражувањето на биолошката разновидност. Таа обезбедува референтен систем за сите други биолошки дисциплини, како и други аспекти од нашето општество кои имаат врска со организмите и со нивните продукти. Овој референтен систем овозможува прецизно препознавање и именување на секој организам и на тој начин овозможува недвосмислена комуникација на информации за секој организам. Систематиката, исто така, обезбедува и незаменлива основа за разбирање на еволуциската поврзаност за сите биолошки феномени.



Сл. 1. Роднински односи. Степенот на поврзаност се дефинира со релативната старост на последниот заеднички предок. Таксонот В е поблизок од таксонот С отколку со таксонот А, кога последниот заеднички предок (2) на таксоните В и С е помлад отколку последниот заеднички предок (1) на таксоните А и В.

Филогенијата, примарната цел на систематичарите, се однесува на еволутивната историја на еден вид или на таксономска група на организми. Односите се прикажуваат преку **филограм** (кладограм или филогенетско стебло), разгранет дијаграм кој концептски го претставува еволутивниот образец на наследувањето. Линиите на кладограмот ги претставуваат **роднинските линии** (lineages) или **гранки** (клади). Секое гранане на кладограмот претставува дивергенција на роднинските линии, нивна диверзификација од заедничкиот предок. Поблиските или подалечните

роднински односи помеѓу таксоните се дефинираат преку релативната старост на заедничкиот предок. На пример, таксонот В е поблизок до таксонот С, отколку до таксонот А, бидејќи последниот заеднички предок на таксоните В и С е помлад од заедничкиот предок на таксоните А и В (Сл. 1).

Сознанијата за односите помеѓу таксоните се важни од три причини. Прво, роднинскиот однос (кој не е ништо повеќе од подобро поставена хипотеза) е единствена објективна основа за класификација и како таква е од големо значење за систематичарите. Второ, класификација базирана на односи има одредена вредност за предвидување. Тоа значи дека одредени особини на видот е поверојатно дека ќе може да се најдат кај други сродници што се поблиски до нив, отколку кај подалечни сродници. Трето, сознанијата за односите се начинот со кој може да се открие еволуцијата на особините. Ако физиологот треба да знае дали кај *Chenopodiaceae*, С4 растенијата еволуирале од С3 растенијата еднаш или неколку пати, не треба да го постави прашањето за самата особина, туку подобро е да ги разгледа односите меѓу таксоните со таква особина.

ЦЕЛИ НА СИСТЕМАТИКАТА

Активностите на систематиката на растенијата се основни за сите други биолошки науки и, обратно, зависат од нив за какви било дополнителни информации кои би можеле да се покажат корисни во конструирањето на класификација. Овие активности се насочени кон постигнување на горенаведените цели:

1. Да се обезбеди пригоден метод за идентификација и комуникација. Применлива класификација со таксони распоредени во хиерархија, со детални и дијагностички описи, се од суштинско значење за идентификација.
2. Да се обезбеди попис на светската флора.
3. Да се открие еволуцијата на дело; да ја реконструира еволутивната историја на растителното царство, одредувајќи ја низата на еволутивни промени и модификација на карактерот.
4. Да се обезбеди систем на класификација кој ја прикажува еволуцијата на групата. Филогенетскиот однос помеѓу групите најчесто се прикажува со помош на филограм, или на филогенетско дрво.
5. Да се обезбеди интеграција на сите достапни информации. Да се соберат информации од сите области на истражување, да се анализираат овие информации, користејќи статистички процедури со помош на компјутери, да се обезбеди синтеза на овие информации и да се развие класификација врз основа на севкупната сличност. Меѓутоа, оваа синтеза е бескрајна, бидејќи научниот напредок ќе продолжи, а новите информации ќе продолжат да се излеваат и да поставуваат нови предизвици за таксономите.
6. Да обезбеди референца за информации, обезбедувајќи методологија за складирање, пронаоѓање, размена и користење на информации. Да се обезбедат значително вредни информации за загрозените видови, уникатните елементи, генетската и еколошката разновидност.
7. Да се обезбедат нови концепти, да се реинтерпретираат старите и да се развијат нови процедури за правилно одредување на таксономските афинитети, во смисла на филогенеизам и фенетика.
8. Да се обезбедат интегрирани бази на податоци, вклучувајќи ги сите видови растенија (а можеби и сите организми) низ целиот свет.

НИВОА НА НАПРЕДУВАЊЕ ВО СИСТЕМАТИКАТА

Поради екстремната климатска разновидност, флористичката варијабилност, непристапноста на одредени региони и економскиот диспаритет на различни региони, денешната систематика се наоѓа во различни фази на напредок во различни делови на светот. Таксономскиот напредок денес може погодно да се подели на четири различни фази кои се среќаваат во различни делови на светот:

Истражувачка или пионерска фаза. Оваа фаза го означува почетокот на таксономијата на растенијата, собирањето примероци и градењето на записи за хербариум. Овде, морфологијата и дистрибуцијата ги обезбедуваат податоците на кои мора да се потпрат систематичарите. Низ оваа фаза минуваат повеќето области на тропска Африка и тропска Азија.

Консолидација или систематска фаза. Со обезбедувањето задоволителна количина информации во вид на хербарски листови и објавени таксономски и флористички податоци, се овозможува започнување со изработка на Флора и монографии. Оваа фаза ја доживуваат поголем дел од централна Европа, Северна Америка и Јапонија.

Експериментална или биосистемска фаза. Во текот на оваа фаза, евиденцијата на хербариуми и студиите за варијации се завршени. Дополнително, достапни се и информации за биосистематиката (студии за генетските разлики на таксоните, можностите за хибридизација, хромозомски студии и друго), со што се добива поцелосна слика за роднинските односи меѓу таксоните и за нивниот статус. Централна Европа ја достигна оваа фаза на систематиката на растенијата.

Енциклопедиска или холотаксономска фаза. Овде, не само што се постигнати претходните три фази, туку се достапни и информации за сите ботанички полиња. Собирањето податоци, анализа и синтеза се работи на независна дисциплина на систематиката, наречена нумеричка таксономија. Првите две фази на систематиката често се нарекуваат **алфа-таксономија**, а последната фаза е **омега-таксономија**. Во моментот, само неколку лица се вклучени во енциклопедиската работа и тоа, исто така, кај неколку изолирани таксони.

ОСНОВНИ КОМПОНЕНТИ (ПРИНЦИПИ) НА СИСТЕМАТИКАТА

Различни систематски активности се насочени кон единствената цел да се конструира идеален систем на класификација, кој ги наложува процедурите на идентификација, опис, номенклатура и класификација (DINC – Description, Identification, Nomenclature, Classification). Објектот со кој се занимава таксономијата е таксонот, кој претставува ограничена група на организми со неодреден ранг; на пример, роднински групи, или таксони се вид (ги содржи сите единки), род (ги содржи сите видови од еден род), фамилија (ги содржи сите родови од една фамилија) и т.н.

ИДЕНТИФИКАЦИЈА

Идентификација или **определување** е препознавање на непознат примерок од веќе познат таксон и доделување на правилен ранг и позиција во постоечката класификација. Во пракса, тоа вклучува пронаоѓање име за непознат примерок. Ова може да се постигне со користење на различни видови литература како што се флори, монографии или прирачници и користење на клучевите за идентификација дадени во овие извори на литература. Покрај тоа, непознат примерок може да се спореди со идентификувани примероци од хербариум, или да биде консултиран експерт од областа. Во последниве години се популарни посебни веб-сајтови на кои може да се испрати фотографија од растение, или пак се користат посебни апликации за препознавање на растенија.

ОПИС

Описот на таксонот вклучува наведување на неговите карактеристики со запишување на соодветните состојби на карактери. Скратен опис кој се состои од само оние таксономски карактери кои помагаат во одвојувањето на таксонот од другите тесно поврзани таксони, ја формира дијагнозата, а карактеристиките се нарекуваат дијагностички карактери. Дијагностичките карактери за таксонот го одредуваат неговиот опфат. Описот се забележува во поставена шема (хабитус, стебло, листови, цвет, сепали, петали, прашници, карпели, плодови итн.). За секој карактер е наведена соодветна состојба на карактерот. Бојата на цветот (карактер) може да биде црвена, жолта, бела, итн. (состојби). Описот е забележан на полутехнички јазик користејќи специфични термини за секоја состојба на карактери за да се овозможи соодветна документација на податоците.

НОМЕНКЛАТУРА

Номенклатурата се занимава со **определување на точно име** за таксоните. За именување и класификација на растенијата постојат многу формални правила. Тие се утврдени од Меѓународниот кодекс за ботаничка номенклатура (International Code of Botanical Nomenclature; <http://ibot.sav.sk/icbn/main.htm>) и редовно се ажурираат.

Класификациите на растенијата се градат со примена на претходно дефинирани таксономски рангови или категории. Тоа се апстрактни термини кои означуваат посебни позиции во хиерархискиот систем. Името на видот, таканаречено **биномијално**, го сочинуваат името на родот плус епитетот на видот [на пример, *Achillea* (име на род) *millefolium* (епитет)]. За да се избегне конфузија, името на лицето кое за прв пат го опишало таксонот –авторот, се додава на името на видот. Кај *Achillea millefolium* L., L. се однесува на Linne'. Имињата над рангот на видот се со едно име (на пример, *Achillea*).

Во ботаниката се смета дека новиот таксон е валидно објавен кога се исполнети одредени критериуми. Тие вклучуваат селекција на име според правилата на номенклатурата, опис или дијагноза, објавување како јавно достапна печатена материја, како и означување на т.н.р. (номенклатурен) тип (види подолу), кој е складиран на начин што е исто така достапен на јавност. Сите научни имиња на растенијата се латински. Првиот опис на новиот вид мора да биде напишан на латински. Типификацијата, т.е., означувањето на тип (номенклатурен тип) е процес на

неотповикливо поврзување на растителен примерок со името. Типот на видот или на внатревидов таксон обично е растение складирано во хербариум. Само во некои исклучителни случаи, обично од историски причини, како тип може да се користи и илустрација. Меѓутоа, типот не мора да биде типичен за таксонот. Родот е типифициран со видот, а фамилијата со родот. Ако има неколку валидни имиња за еден таксон, тогаш се применува правилото на приоритет. Се користи името кое било прв пат валидно објавено. Ретко, се зачувуваат имиња различни од имињата што биле прв пат објавени (*nomina conservanda*). Имињата кои се подоцна објавени и според тоа не можат да се користат, се синоними на валидното име.

Со почетокот на електронската револуција и потребата да се има заедничка база на податоци за живите организми за глобална комуникација, се прави обид за заеднички единствен код. Draft BioCode е првиот јавен израз на овие цели. Во последната деценија на дваесеттиот век, исто така, беше забележан развој на нерангиран PhyloCode, заснован на концептите на филогенетска систематика. Ги испушта сите рангови освен видовите и „кладите“ засновани на концептот за препознавање на монофилетски групи.

КЛАСИФИКАЦИЈА

Класификацијата е распоред на организми во групи врз основа на сличности. Групите, пак, се собрани во поинклузивни групи, додека сите организми не се соберат во една најинклузивна /најсеопфатна/ група. Групите од оваа низа на зголемена инклузивност се доделуваат на фиксна хиерархија на категории, како што се видови, род, семејство, ред, класа и тип, а конечниот распоред го сочинува системот на класификација. Процесот на класификација вклучува доделување соодветна позиција и ранг на нов таксон (таксономска група доделена на кој било ранг; мн. таксони), поделба на таксонот на помали единици, обединување на два или повеќе таксони во еден, пренесување на неговата позиција од една група во друга и менување на неговиот ранг. Откако ќе се воспостави, **класификацијата обезбедува важен механизам за складирање, пронаоѓање и користење на информации**. Овој рангиран систем на класификација е популарно познат како Линеов систем. Таксономските ентитети се класифицирани на различни начини:

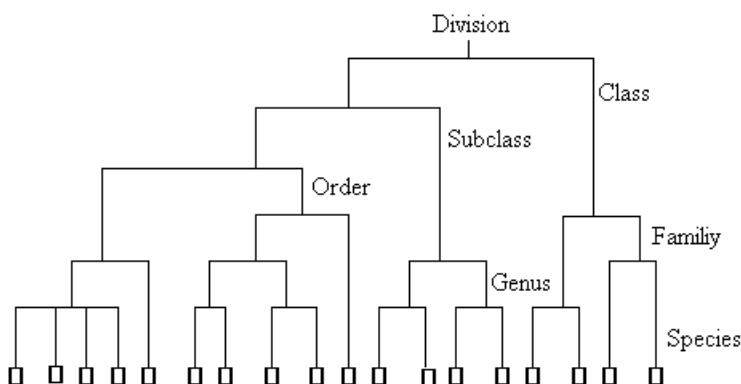
1. **Вештачките класификации** се темелат на една или на неколку лесно забележливи карактери, како хабитус, боја, број, форма и слично. Особините се одбрани *a priori* (однапред, без добро познавање на еволутивната улога на одбраната особина) и произволно. Вештачките класификации се јавуваат на почетокот од развитокот на систематската ботаника, до втората половина на 18-от век.е утилитарна, базирана на произволни, Во оваа категорија се вклопува системот на Лине, кој, го искористил бројот на прашници за примарна класификација на цветните растенија.
2. **Природните класификации** се темелат главно на голем број користени особини, примарно морфолошки, со цел да процени севкупната сличност меѓу таксоните. Особините се бираат *a posteriori* (откако ќе биде проверено нивното значење). Природните класификации понекогаш се нарекуваат и хоризонтални класификации,затоа што за споредување користат податоци за моментално живи растенија. Тие започнале да се применуваат на почетокот од 18-от век (М. Adanson, Bentham, Hooker и други), а се користат интензивно и денес. Огромната количина на податоци која е честа во природните класификации од половината 20-от век,

главно се обработува со компјутери, со примена на методи на нумеричка таксономија (фенетска класификација).

3. **Фенетската класификација** користи севкупна сличност во однос на фенетичка врска, врз основа на податоци од сите достапни извори како што се морфологијата, анатомијата, ембриологијата, фитохемијата, ултраструктурата и, всушност, сите други области на студии. Фенетичките класификации во голема мера се развивани од Sneath and Sokal (1973), но не наоѓаат голема примена во класификацијата на вишите растенија. Сепак, фенетичката врска денес многу значајна во современите филогенетски системи при нивното преуредување во класификациски системи.
4. **Филогенетската класификација** (кладистика) се заснова на еволутивното потекло на група организми, односот прикажан или преку филограм, филогенетско дрво или кладограм. Класификацијата е изградена имајќи ја предвид премисата дека сите потомци на заеднички предок треба да се стават во иста група (т.е. групата треба да биде **монофилетска**). Групите ќе бидат **парафилетски** ако некои потомци се изоставени, односно, полифилетска, ако содржат членови од повеќе од една филетска линија.
5. **Еволутивната таксономска класификација (еклектицизам)** е филогенетска класификација која не инсистира на монофилија, туку дозволува препознавање на **парафилетски** групи. Според еклектицизмот, карактерите кои се сметаат за значајни во еволуцијата (и класификацијата врз основа на нив) зависат од стручноста, авторитетот и интуицијата на систематичарите.

ТАКСОНОМСКИ ГРУПИ, КАТЕГОРИИ И РАНГОВИ

Таксономските групи, категории и рангови се неразделни откако ќе се постигне хиерархиска класификација (Сл. 2). Категориите се како полицаи, немаат никакво значење кога се празни, а добиваат важност и значење само откако нешто ќе се стави во нив. Категориите во таа смисла се вештачки и субјективни и немаат основа во реалноста. Тие не одговараат на ништо во природата. Но, штом една група ќе биде доделена на одредена категорија, двете се неразделни и категоријата добива дефинитивно значење бидејќи сега вклучува нешто што всушност се случува во природата. Зборот род не носи специфично значење, но родот *Rosa* кажува многу. Практично нема разлика меѓу категорија и ранг, освен во граматичка смисла. Така, *Rosa* припаѓа на категоријата род и има ранг на род. Таксономските групи, од друга страна, се објективни и произволни до степен до кој претставуваат дискретни групи на организми во природата. Групите се биолошки ентитети или збирка од такви ентитети. Со нивно доделување на категорија и обезбедување соодветен завршеток на името (*Rosaceae* со завршеток –*aceae* означува семејство кое меѓу другото вклучува и рози, кои припаѓаат на родот *Rosa*) ја утврдуваме позицијата на таксономските групи во хиерархискиот систем на класификација.



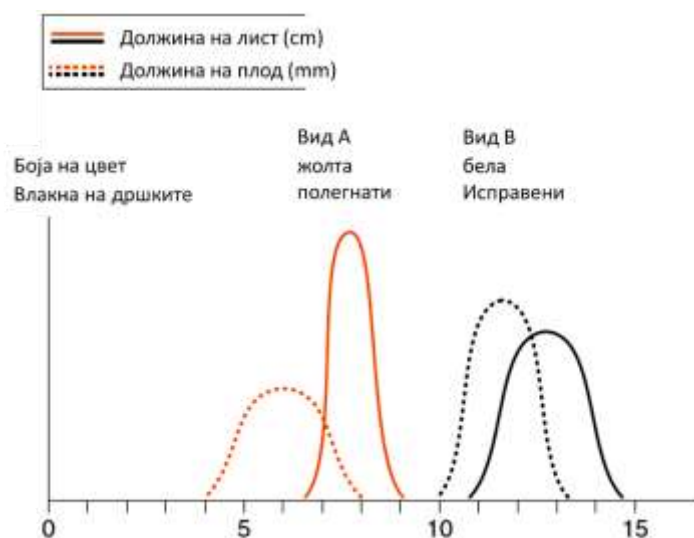
Сл. 2. Дендрограм метод за прикажување на хиерархискиот систем.

ДЕФИНИЦИЈА НА ВИДОТ

Видот е основна единица на варијабилноста која се препознава во систематиката¹. Видовите во пракса се препознаваат врз основа на дисконтинуитет (прекин) во нивните фенотипски варијации. Ако група од единки која може да се подели на две подгрупи врз основа на одредени особини (на пример, должината на листовите, влакнетоста на педицелите, бојата на цветовите и големината на плодот (Сл. 3), на таков начин што секоја единка ќе може недвосмислено да се приклучи кон една или кон друга група, додека варијабилноста на особините во секоја од групите е континуирана, тогаш двете подгрупи можат да се класифицираат како два различни видови. Овој метод е објективен бидејќи набљудуваните прекини се изразуваат со мерење и со бројни вредности и заради тоа се повторливи. Од друга страна, *обемот* (т.е. кои и колку особини) на фенотипскиот дисконтинуитет потребен за препознавање на видовите се определува субјективно. Како и да е, колку и да е објективно документиран фенотипскиот дисконтинуитет, класификацијата на единици препознаени како вариетети, подвидови, или видови, е номенклатурна формалност. Генерално се смета дека единките на видовите споделуваат заеднички предок.

Дефинирањето на терминот „вид“ е многу тешко и прилично контроверзно. Во систематиката, повеќето видови се опишуваат врз основа на морфолошката варијабилност на нивните единки. За тоа се користи **морфолошкиот (таксономски, фенетски) концепт за вид**. Дефинирањето на видот кај овој концепт се базира на постоењето на корелациски прекин во фенотипската (обично морфолошка) варијабилност на различни особини (Сл. 3). Овај прекин (дисконтинуитет) на особините се сфаќа како граница на видот. Варијабилноста во рамките на видот е континуирана (непрекината), меѓутоа е дисконтинуирана меѓу видовите. Морфолошкиот вид има силен елемент на субјективност, затоа што е тешко да се најде објективен критериум за нивото на фенотипски дисконтинуитет, потребен за дефинирање на видот. Може да се тврди дека морфолошкиот вид постои бидејќи единките кои му припаѓаат се вкрстуваат меѓусебно, меѓутоа се репродуктивно изолирани од други видови, бидејќи сите се изложени на слични селективни ефекти, како и заради тоа што тие се резултат на независен еволутивен настан и се настанати од еден предок. Тоа би требало да значи дека може да се смета дека концептот за морфолошки вид е најсинтетички концепт.

¹ основна единица во еволутивните промени е популацијата



Сл. 3. Корелирана непрекинатост на варијабилноста помеѓу видови во квалитативни и квантитативни особини. Видот А и видот В се разликуваат според бојата на цветовите, положбата на влакната на дршките, како и должините на листовите и на плодовите

За разлика од **морфолошката дефиниција на видот**, која, во принцип, не прави претпоставки за еволутивниот процес, други дефиниции за видот се обидуваат да ја вклучат еволуцијата. **Концептот за биолошки вид** на Е. Мауг го дефинира видот како група од природно вкрстувачки популации кои се репродуктивно изолирани од други групи популации (други видови). Репродуктивната изолација има генетска основа. Оваа дефиниција имплицира дека видовите се препознаваат по тоа што не хибридизираат со други видови. Хибридизацијата како критериум за препознавање на видот била применувана долго пред Мауг да го направи тоа.

Концептот за еколошки вид го дефинира видот како група од популации кои заземаат иста еколошка ниша. Тоа претпоставува дека интегритетот на видот настанува заради тоа што неговите единки и популации се изложени на сличен селективен притисок, како резултат на изложување на слични еколошки процеси. **Концептот за генетички вид** се обидува да го објасни постоењето на видот како единица која, како резултат на неговата посебна генетичка структура, варира само во фиксни граници.

Додека биолошкиот, еколошкиот и генетичкиот концепт на видот се ограничуваат на постоечките организми, други концепти за видот се обидуваат да внесат и историска димензија. **Концептот за еволутивен вид** на G. G. Simpson го дефинира видот како роднинска гранка (секвенца од сукцесивни популации на потомци) која настанува независно од други гранки и која има своја еволутивна улога и насока.

Во различните модификации на кладистичкиот, или **филогенетскиот концепт за видот**, видот се дефинира како филогенетска група (лоза, гранка, линија) сочинета од членовите на (монофилетска) гранка, од нивното настанување од еден предок, до крајот на групата, со појавата на следната специјација. Овде, основа за препознавање на видовите претставува заедничкото потекло од еден предок, а видот се дефинира, барем делумно, со нивните споделени особини (аутапоморфии). Различните концепти на видот не се исклучуваат меѓусебно во нивните дефиниции и дека она што го дефинираат се преклопува во многу аспекти.

Ако во рамките на видот можат да се разликуваат две или неколку подгрупи, тогаш се опишуваат подвидови (subspecies). Понекогаш можат да постојат неколку интермедијарни групи, такашто варијациите помеѓу подвидовите не се целосно дисконтинуирани. Подвидовите на видот се јавуваат во различни области, или пак имаат различни еколошки ниши.

Од друга страна, сродните видови се групираат во родови, а тие во фамилии, редови и други повисоки таксономски категории. Сите систематски групи, почнувајќи од најниската, па сè до највисоката, се нарекуваат **таксони**.

МЕТОДИ ВО СИСТЕМАТИКАТА

МОНОГРАФИИ, ФЛОРИ И ИДЕНТИФИКАЦИСКИ КЛУЧЕВИ

Едни од најважните продукти во систематските истражувања се монографиите и флорите. Монографиите се печатени работи кои опфаќаат цели групи од блиски видови (на пример, монографија на родот *Primula*), додека флорите се систематски работи кои опфаќаат списоци од растенија од одредена географска област (на пример, флора на Македонија). Монографиите и флорите опфаќаат описи на вклучените видови, како и клучеви со кои се врши идентификација на растенијата. Монографиите исто така ги опфаќаат сите формални аспекти од систематската работа (името на личноста која прв пат ги опишала видот или родот, името и местото на објавување на првиот опис, синонимика и т.н.). Описите можат значително да се разликуваат во своите детали, но би требало да го даваат опсегот на варирање забележан кај видот или кај групата и би требало исто така јасно да ги одвојат разликите помеѓу видовите или групите. Клучевите можат да бидат „клучеви со еден пристап“ или „клучеви со повеќе пристапи“.

ОСОБИНИ (КАРАКТЕРИ)

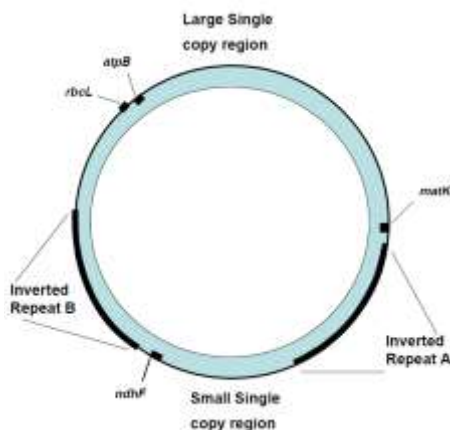
Опсегот на особините кои се користат за препознавање на видовите и за филогенетски истражувања (класификацијата на видовите во повисоко рангирани групи), е многу широк. Прогресот на систематиката е тесно поврзан со развојот на нови технологии, како и со развојот на нови идеи. Морфолошките особини биле користени уште од антички времиња. Макроскопските особини на цветовите и плодовите добиле на важност како споредбени особини во 16-от и 17-от век и биле користени од С. von Linne', како и во 19-от век. Појавата на микроскопот во 19-от век овозможува почеток на истражување на талофитите и на нивните репродуктивни органи како и набљудување на анатомските особини кај кормофитите (васкуларни растенија). Палеоботаниката, како извор на информации за филогенетски студии, добива сè поголемо значење со воспоставувањето на еволуционата теорија. Важноста на географското распространување за филогенетските истражувања беше призната во втората половина на деветнаесеттиот век. Во 1920-те научниците започнуваат да гледаат потенцијал за систематиката во бројот и структурата на хромозомите, а во втората половина на 20-от век наодите од фитохемијата и од електронската микроскопија (на пример, кај алгите) стануваат уште поважни. Во двете последни декади, примената на макромолекуларни податоци за протеините (на пример, изозими) и нуклеинските киселини стануваат доминантно поле. Повремено, за карактеризирање на генетскиот состав на популациите или на блиско сродните видови, се користи анализа на протеини, имено, *изоензимска анализа* (одредување на бројот на генетски локуси и бројот на алели со користење на електрофореза). Доминантна техника во ДНК анализите е секвенционирањето на ДНК, која ги има

истиснато хибридирачките техники на ДНК (денес не се користат) и анализата на ДНК со користење на рестрикциони ензими за сечење на специфични секвенци од ДНК (полиморфизам на фрагмент со ограничена должина). ДНК секвенционирањето ги определува секвенците во нуклеинската киселина и секоја нуклеотидна позиција се смета за особина. За анализа на пониски таксономски нивоа од посебно значење се бројни техники на отпечаток (fingerprinting techniques), кои понекогаш се сензитивни дури и за идентификација на индивидуи.

Нуклеинските киселини во систематиката. Систематичарите користат молекуларни податоци од три различни локации во една растителна клетка: хлоропласт, митохондрион и јадро, со што се добиваат три различни типови на геном (ДНК). Геномот на хлоропластот е најмал, кој се движи од 120 до 160 kbp (килограм базни парови) кај вишите растенија (до 2000 kbp кај алгата *Acetabularia*), геномот на митохондриите 200 до 2500 kbp, додека нуклеарниот геном е многу поголем и често се движи помеѓу милиони и повеќе милијарди kbp. Првите два се наследени од мајчиниот родител, додека третиот е бипарентален.

Митохондријална DNA. Митохондријалната ДНК е проучувана кај неколку видови растенија. Секој митохондрион содржи неколку копии на mtDNA, и бидејќи секоја клетка содржи неколку митохондриии, бројот на mtDNA молекули по клетка може да биде многу голем. Кај васкуларните растенија, mtDNA е значително голема, кружна и содржи многу некодирачки секвенци, вклучително и некои кои се дупликат. Физичкото мапирање на гените кај васкуларните растенија покажа дека тие се наоѓаат на различни позиции на круговите на mtDNA од различни видови, дури и кај прилично тесно поврзани видови. Ова ја прави mtDNA помалку корисна во филогенетските студии.

Хлоропластна DNA. Овој тип на ДНК во растенијата најчесто се користи во анализите во систематиката. Тоа е затоа што ДНК на хлоропластот (cpDNA) може лесно да се изолира и анализира. Исто така, не се менува од еволутивните процеси, како што се дуплирање на гените и усогласена еволуција (во rRNA, има илјадници копии на повторени сегменти, така што мутацијата во една низа се коригира за да одговара на другите копии, овој процес на хомогенизација се нарекува усогласена еволуција). Исто така, има дополнителна предност во тоа што е високо зачуван во организацијата, големината и примарната секвенца. ДНК на хлоропластот е затворена кружна молекула (Сл. 4) со два региони кои ги кодираат истите гени, но во спротивна насока и познати како **инвертирани повторувања**. Помеѓу инвертираните повторувања има региони со единечна копија. Сите молекули на cpDNA носат во основа ист сет на гени, распоредени различно кај различни видови растенија. Тие вклучуваат гени за рибозомална РНК, трансферна РНК, рибозомални протеини и околу 100 различни полипептиди и поединици на ензими кои го заробуваат CO₂.



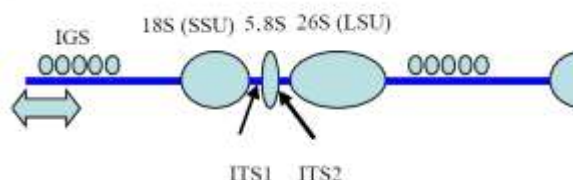
Сл. 4. ДНК на хлоропласт со локација на гените кои вообичаено се користат во молекуларната систематика.

Повеќето студии за ДНК на хлоропластот се фокусираа на генот *rbcL*, кој шифрира голема поединица на фотосинтетички ензим RuBisCO (рибулоза-1,5-бифосфат карбоксилаза/оксигеназа), прилично е долг (1428 bp), нема проблеми со усогласувањето и има многу копии достапни во клетката. Подготвената

достапност на прајмери за PCR овозможи да се генерираат преку 2000 секвенци, првенствено на семенски растенија. Други најчесто користени гени на хлоропласт вклучуваат *atpB*, (бета поединица на ATP синтетаза вклучена во синтезата на ATP), *matK* (матураза вклучена во спојување на интроните од типот II од транскриптите на РНК) и *ndhF* (поединица на хлоропласт NADH дехидрогеназа, која функционира во конвертирање на NADH во NAD⁺ + H⁺, вклучена во реакциите на дишењето. Од овие четири најчесто користени гени *rbcl*, *atpB* и *matK* припаѓаат на голем регион со една копија, додека *ndhF* се наоѓа на мал регион со една копија.

Јадрена DNA. Нуклеарната ДНК, иако е потешка за анализа, па оттука и поретко се користи, има две големи предности. Одредени нуклеарни секвенци еволуираат побрзо од секвенците на cpDNA, и на тој начин овозможуваат пофини нивоа на дискриминација на ниво на популација од cpDNA. Исто така, додека нуклеарниот геном се наследува бипарентално, геномот на хлоропластот се наследува мајчински. Така, хибридно растение ќе го поседува нуклеарниот комплемент на двата родители, но само cpDNA на мајчиното растение.

Проучувањето на нуклеарните гени традиционално вклучува рибозомална РНК. Рибозомалните гени се распоредени во тандем низи до неколку илјади копии. Секој сет на гени има мала поединица (18S) и голема поединица (26S) одделени со помал (5.8S) ген (Сл. 5). Иако е дел од единицата, генот 5S РНК (со непозната функција) се синтетизира посебно надвор од јадрото. Трите поединици се одделени со внатрешни транскрибирани разделници (ITS: ITS1 и ITS2). Секој сет на гени е одвоен од соседниот со поголем разделник (различно познат како IGS- меѓугенски разделувач, EGS- екстрагенски разделувач или NTS-нетранскрибиран разделник). Секвенци од гените 18S и 26S се користени во филогенетските студии, бидејќи тие имаат некои високо конзервативни региони кои помагаат во усогласувањето, и други променливи региони, кои помагаат да се разликуваат филогенетските групи. Неодамна, неговиот регион се користи за одредување на односите меѓу видовите. Генерално, регионот на ITS ги поддржа односите заклучени од студиите и морфологијата на хлоропластите.



Сл. 5. Дел од низа рибозомални гени. Секоја единица има три поединици одделени со два региони ITS (внатрешен транскрибиран простор). Соседните единици се одделени со IGS (меѓугенски разделувачи).

Иако сите типови на податоци имаат свое значење во таксономските и филогенетските истражувања, се смета дека ДНК-податоците се супериорни во однос на другите типови податоци. Тоа е така заради недвосмисленоста на нивното кодирање - нуклеотидот може да биде препознаен како посебна позиција во секвенцата на ДНК. Со морфолошки особини понекогаш е тешко или дури невозможно да се кодира една особина која е интермедијарна. Тоа особено се однесува на работа што вклучува блискосродни видови каде што разликите се често пати само квантитативни. Друга предност на ДНК податоците е што организми кои споделуваат малку фенотипски особини, но поседуваат заеднички ген, можат да се споредуваат едни со други, како што се едноклеточни алги и семени растенија. Меѓутоа, треба да се има предвид дека со секвенционирање на генот, иако се анализираат голем број позиции на секвенци, се разгледува само еден ген. Наспроти тоа, анализата која опфаќа различни фенотипски карактери од многу различни делови од растение претставува многу различни гени, дури и ако тие не се познати.

КОНФЛИКТ НА ОСОБИНИ

За да се разговара за интерпретацијата на особините, важно е да се сфати разликата помеѓу особина и **состојба на особината**. Конфликтот на особини се однесува на вредноста на одредена

особина во класифицирањето на организмите. При тоа, постои можност да се споредуваат особини кои имаат заеднички состојби, како резултат на конвергенција или на паралелизам (на пример, трнови кај млечките и кај кактусите). Во овој случај, состојбата (модификација во трн) има еволуирано неколку пати независно во текот на еволутивната историја. Конфликт на особини исто така се јавува кога една особина има различно значење за определување на односите меѓу одделни таксони, во зависност од времето на настанувањето овие таксони и на нивните сродници.

За решавање на конфликти на особини можат да се искористат неколку пристапи. Најчесто користена можност е да се додели различна важност (тежина) на различни особини, меѓутоа многу е тешко проценувањето да се направи објективно. Современите истражувачки пристапи, пред сè, **филогенетската систематика (кладистика)** и **нумеричката систематика (фенетика)**, се обидуваат да го направат процесот на класификација пообјективен.

ФЕНЕТСКИ ПРИСТАП

Фенетскиот пристап (нумеричка таксономија, нумеричка фенетика, политетска класификација) се темели на неколку главни принципи, според кои за добивање на добра класификација е неопходно да се обезбеди што е можно поголема количината на податоците за таксонот; да се опфатат што повеќе особини за негово опишување; да се даде еднакво значење на сите особини; севкупната сличност на две споредувани групи да се должи на нивната индивидуална сличност во секоја од бројните особини кои се споредуваат и т.н.

Темел на овај пристап е делото Numerical taxonomy (Sokal & Sneath 1963) и на неговото второ издание (Sneath & Sokal, 1973). Методологијата на фенетиката во осознавањето на односите помеѓу единките и таксоните, се состои од низа сукцесивни чекори, а започнува со објекти (единки, популации, видови, родови, или било која друга таксономска категорија) кои се нарекуват Работини таксономски единици (Operational Taxonomic Units – OTU). Грубо, чекорите во фенетскиот пристап се следните:

1. Припремни активности: избор на ОТЕ; опишување на ОТЕ со максимално можен голем број особини („Најголемиот можен број особини“)
2. Работа со податоци: а/ формирање на **влезна матрица на податоци** преку мерење на материјалот и собирање податоци за одбраните особини. Вредностите на особините, зависно од тоа дали се квалитативни или квантитативни, по потреба се кодираат во нумерички облик. б/ пресметување на сличноста/различноста меѓу ОТЕ-ите. Најчесто се користат коефициенти на сличност или различност. в/ формирање на **матрица на сличност или на различност**, која содржи нумеричка мерка на севкупната сличност или различност на сите парови ОТЕ. Мерките на сличност/различност најчесто се движат од 0 до 1 (1 е потполна сличност/различност; 0 нема сличност/различност). Оваа матрица е прв чекор кој содржи резултат од фенетскиот или нумеричкиот пристап и може да се анализира како таква, или да се искористи како влезна информација за градење класификациски систем.
3. Одредување на фенетска, таксономска структура со методите на наоѓање групи од ОТЕ, врз основа на влезната матрица на податоци или матрица на сличност.

Методите на наоѓање групи од ОТЕ се делат на две големи групи:

- **методите на групирање** се состојат во барање на групи на ОТЕ врз основа на нивната вкупна сличност или различност, а меѓусебно се разликуваат главно во начинот на наоѓање на групи и во мерењето на различноста меѓу нив. (Single Linking, Nearest Neighbor, Average Linkage, UPGMA и многу други). Најчест облик на графички приказ на резултатите од примената на методи на групирање е дијаграм налик на разгрането стебло кој се нарекува дендрограм (фенограм).
- **методите на ординација** настојуваат да го редуцираат повеќедимензионалниот простор кој ги содржи ОТЕ во согледлив и разумен простор. Задачата на ординациските методи е да ги прикажат просторите што имаат $3+n$ ($n=1 \rightarrow \infty$) димензии, а при тоа да ја зачуваат информацијата. Најчести и најпознати ординациски методи за анализа на главните компоненти (PCA, PCO, MDS, CA и други). Графичкиот приказ на резултатите најчесто е приказ на ОТЕ-и како точки во 2D или 3D координатен систем (Scatter diagram).

Во последниот чекор од фенетскиот пристап резултатите можат, меѓу другото, да се употребат и за градење формална класификација. Групите од ОТЕ можат да се ограничат на неформално ниво (како групи, подгрупи и слично), или може да им се додадат формални таксономски категории (вид, род, фамилија и сл.).

Нумеричката таксономија интензивно се користи, особено успешно за согледување на односите на ниво на единки и популации, како и на подвидово ниво (вариетети, форми, подвидови). Често пати методите на мултиваријантна статистика се единствена можна анализа за големата количина на податоци кои доаѓаат од различни ботанички дисциплини, главно од молекуларната систематика. Широката употреба на сметачи и програмската поддршка за примената на општите статистички методи и посебните методи на нумеричката таксономија, имаат овозможено масовна примена на решавање на низа проблеми, заради што не чуди што повеќето денешни класификациски системи се фенетски (Simpson 2010). Не е мал ефектот од нумеричката таксономија како вовед во кладистичката и комбинираната реконструкција на еволутивните патишта.

КЛАДИСТИЧКИ ПРИСТАП

Кладистиката (кладизам, филогенетска систематика, филогенетика, квантитативна филетика) е збир од концепти и методи за одредување на филогенијата на одредена група организми и денес е интегрален дел од филогенетското истражување во систематската ботаника и класификација. За втемелувач на кладистиката се сметаат работите на германскиот ентомолог Willi Hennig (1950, 1966), иако некако во исто време до слични принципи дошле и некои други истражувачи.

Повеќето кладистички методи на анализа завршуваат со графички приказ на роднинските односи на истражуваните групи, кој потсетува на стебло и се нарекува **кладограм, филограм, филогенетско стебло** или, едноставно, **стебло**.

Основниот принцип на кладистиката е дека филогенијата се состои од дихотомно разгранување на родителскиот таксон на два таксони-ќерки, кои со текот на времето повторно се делат дихотомно на нови таксони. Сите таксони, изумрени или рецентни, кои имаат настанато од ист заеднички предок, имаат заедничко, или **монофилетско** потекло (монофилија). Крајната цел на филогенетската класификација е креирање на класификациски систем кој ќе се состои исклучиво од

монофилетски групи (и на крајот, формално ќе бидат дефинирани како таксони). Меѓутоа, во многу класификациски системи постојат **парафилетски** групи кои опфаќаат таксони (фамилии, редови и сл.) што потекнуваат од различни претци (**парафилетско потекло**, **парафилија**), односно **полифилетски** групи што содржат две или повеќе подгрупи, од кои секоја има свој заеднички предок. Парафилетските и полифилетските групи во филогенетската класификација се непожелни и постепено, со акумулирање на нови сознанија, се отстрануваат од класификацијата.

Во согласност со дефиницијата на еволуцијата, таксоните развиени од заеднички предок имаат барем некои особини кои се еволуциски понапредни, т.е. **изведени** во однос на предочните или **примитивните** особини. Овие изведени состојби се наследуваат, такашто ги делат сите припадници на таа **еволуциска гранка** или **линија (клада)**. Таквата изведена особина се нарекува **апоморфна** особина (апоморфија), а ако се повеќе и ако се однесуваат на истата еволуциска гранка со сите дивергенции, се нарекуваат **синапоморфии**. Кога поголем број апоморфни особини се развиваат во рамките на иста еволуциска гранка, се нарекуваат **аутапоморфни** особини.

Секое разгранување во кладограмот, кога од една еволуциска линија настануваат две, се нарекува **дивергенција** (диверзификација), т.е. настанување на две нови линии или гранки (таксони) од заеднички предок. Точката на кладограмот во која доаѓа до дивергенција се нарекува **нодиум** (јазол), а делот од кладограмот меѓу два нодиуми е **интернодиум**.

Методот на откривање на филогенетските односи со примена на кладистиката се состои од низа сукцесивни чекори, како и кај фенетскиот пристап. Тој опфаќа одбирање на таксони и на особини, припремање на особините (процена на хомологија, формирање на морфоклина, давање тежина на особините), конструирање и обработка на кладограми (вкоренување на кладограмот, избирање на оптимално стебло, стебло на доверливост) и изработка на класификациски систем од кладограмот.

Одбирање на таксони. Секоја кладистичка анализа започнува со одбирање на таксони (исто така и терминални таксони) кои се анализираат. Тие, како и во фенетскиот пристап, се нарекуваат OTU, или понекогаш еволуциски единици (EU)(Сл. 15/1). Сите таксони кои се предмет на анализа сочинуваат **внатрешна група (Ingroup)**. Додатно се избира една (или неколку таксони, т.е., OTE-и), т.н.р. **надворешен таксон** или **група (outgroup)**, кој е близок роднина на внатрешната група, но не е нејзин член. Таа е издвоена од внатрешната група пред почетокот на нејзината дивергенција и поседува попримитивни (плезиоморфни) особини во однос на внатрешната група

Одбирање на особини. По избирањето на таксоните следи избирање и дефинирање на особини (и нивни состојби) со кои се опишуваат таксоните. Избраните особини треба да имаат познат еволуциски тек на преминување на една состојба на особината во друга (на пример, гинецеум апокарпен → синкарпен, паракарпен) и нивните состојби да бидат дисконтинуирани, т.е., јасно да постојат во одвоени појавни облици. Дисконтинуитетот во варијабилноста на некоја особина вообичаено се утврдува со примена на статистички алатки (тестови за постоење на групи, ANOVA, мултиваријантни анализи и др.).

Процена на хомологијата. Органи кои можат да имаат различни улоги кај одделни таксони и можат морфолошки да се разликуваат, но кои се имаат развиено од ист орган од нивниот заеднички предок, се нарекуваат **хомологни** органи. Од друга страна, честа е појавата на **аналогни** (или **хомоплазни**) органи со иста функција, но со различно потекло, појава позната како **аналогија** (или **хомоплазија**).

Утврдувањето на аналогичјата и хомологичјата е многу важно во кладистиката – имено, доброто познавање на овие појави во некоја група овозможува реконструкција на роднинските односи и обратно, непознавањето може да доведе до погрешни толкувања.

Морфоклина или трансформациска низа. По одредувањето на особините и нивните состојби за кладистичката анализа и утврдувањето на хомологичјата, т.е. аналогичјата, следи уредување на состојбите на особината во низи или секвенци (трансформациски низи, серии или морфоклини). Со други зборови, се утврдува или се претпоставува на кој начин особината се менувала во текот на еволуцијата. Секој преод од една во друга состојба подразбира генетски промени кумулирани со природна селекција. Значаен дел од утврдувањето на трансформациската низа и дали е можна (или допуштена) **реверзна еволуција**, т.е. секундарно враќање на претходната состојба налик на примитивната. Бројот на чекорите понекогаш се прикажува во облик на посебна табела (Character Step Matrices).

Давање значење (тежина) на особините. Во кладистиката понекогаш на одделни особини им се дава поголемо значење во однос на други особини, што треба да го одразува реалниот факт дека некои особини еволуирале многу поконзервативно и се менуваат мнгу поспоро во однос на некои други. Заради тоа нивниот еднаков третман во трагањето за филогенијата на групата може да доведе до погрешни толкувања.

Конструирање на кладограмот. Влезните податоци за конструирање кладограм се состојат од табела на особини, во која со бројки се прикажани сите особини (обично колони) за сите таксони (обично редови). Конструкцијата на кладограмот се состои од наоѓање на оние еволутивни линии кои споделуваат заеднички изведени, еволуциски напредни состојби (апоморфни особини), што укажува на нивното заедничко потекло. Вообичаена е изградбата на т.н.р. **вкоренети стебла** (Rooted trees), или кладограми, кои се формираат со вклучување на **надворешна група**. Нодиумот на надворешната група се нарекува **корен на стеблото** или кладограмот. Во случај кога не е додадена надворешна група, не е можно да се постави еволуциска хипотеза и да се препознаат монофилетски групи. Графичкиот приказ претставува **невкоренето** стебло (Сл. 19/2).

Заради појавата на хомоплазија,² во текот на анализата може да се создадат голем број хипотези на еволуциски односи и голем број различни кладограми (за 50 таксони бројот на можни кладограми изнесува $6,85 \times 10^{81}$, што е повеќе од вкупниот број на атоми во вселената). Бидејќи не постои потполно сигурен и точен избор, секој избран кладограм е само **најдобрата можна хипотеза** за роднинските односи. Сепак, развиени се неколку главни принципи и група од методи за избирање на оптималното стебло:

- Принципот на штедливост (парсимонија), базиран на Окамовото сечило („*наједноставното решение е најдобро*“) се состои од избирање на онај кладограм кој содржи најмал број еволутивни чекори – најмалиот број на промени на една состојба на особината во друга состојба, т.е., тој што е најкраток.

² Хомоплазија е развој на органи или други телесни структури кај различни видови, кои личат едни на други и имаат исти функции, но немаат заедничко потекло од предците. Овие органи настануваат преку конвергентна еволуција и затоа се аналогни, а не хомологни еден на друг. На пример, крилјата на инсектите, птиците и лилјациите, кои се користат за летање, се хомопластични (што значи: слични по форма и структура, но не и по потекло).

- Методите на **најмала оддалеченост** (Minimum-distance method, Evolutionary distance) ја претвораат влезната матрица на податоци во матрица на мерки на сличности или на разлики на таксоните (слично на фенетика) со примена на различни коефициенти (на пример, Nei-Li).
- Методите на **најголема веројатност** (Maximum Likelihood) ги проценуваат бројните алтернативни стебла, но со пресметување на веројатноста. Стебло со најголема веројатност на толкување на податоците има предност во однос на стебло со помала веројатност.
- Други методи, на пример, спектрална анализа, декомпозиција на расцепот и други.

Со овие методи се бара или идеален кладограм во рамките на сите можни варијанти (т.н.р **исцрпно пребарување**; Exhaustive search), што од практични причини не се применува често, или пак се создава разумна претпоставка за изгледот на најкраткото стебло (т.н.р **хеуристичко пребарување**, Branch-and-bound, Heuristic search).

Стебла на совпаѓање (Consensus tree). И покрај примената на методот на одбирање на оптималното стебло, повторно постои повеќе од едно решение. За објективно избирање на една од можните филогении на групата, вообичаен пристап е изработка на т.н.р **стебло на совпаѓање** или **консензус** (Consensus tree). Има неколку типови на стебла на совпаѓање: стебло на точно совпаѓање (Strict Consensus tree), Стебло со мнозинско совпаѓање (Majority-rule Consensus tree) и стебло на полуточно совпаѓање (Semi-strict Consensus tree).

Мерење на доверливоста. Најпосле, се врши проверка на доверливоста на добиениот кладограм или прикажаната филогентска филогенија, за што се користат неколку показатели: **индекс на хомоплазија** или **индекс на доследност** (CI – Consistency Index) (го мери уделот на хомоплазија - колку е помал CI, уделот на хомоплазијата во креирањето на кладограмот ќе биде поголем, а неговата доследност помала); **индекс на разлагање** (DI, Decay Index; Бремерова поддршка - укажува на доверливоста на одделни гранки од кладограмот; колку е DI поголем, толку е поголема доверливоста на гранката); **мерката на постојаност** (Bootstrap, Bootstrapping; повторно ги анализира податоците на влезните матрици со случајно избирање на особини, такашто иста особина може да биде употребена повеќе пати; се смета дека мерата на постојаност $\geq 70\%$ (бутстрап вредност) укажува на доволна стабилност, т.е. робустност); **број на еволуциски промени** (приказ на бројот на еволутивни (или генетски) промени кои ги содржи и кои доведуваат до одредена група таксони (L); што е поголем бројот на вакви промени, тоа изолираноста на линијата е поголема, а нејзиното одвојување во кладограмот е поблиско до неговиот корен).

Анализа на кладограмот. Еднаш добиените кладограми, т.е. содржаната информација за филогенетските односи на анализираните таксони, можат да се употребат на повеќе начини. Една од најзначајните употреби на кладограмите (како и кај фенограмите) е градење на класификациски систем. Најчестиот начин на филогенетска класификација е темелен на **нодиумот**, т.е. нодиумот (заеднички предок) и сите потомци се препознаваат како формална група (Node-based). Во некои случаи прикладно е да се препознаат како формална група таксоните кои се одвоени од други таксони на подрачје на **интернодиум** на кладограмот (Steam-based) над нивото на заедничкиот предок. Ваквата група може да опфаќа група темелена на нодиум и додатни изумрени таксони кои може да имаат некои, но не сите апоморфни особини на групата на нодиумот. Најпосле, групата може да се ограничи и да се именува опфаќајќи ги сите линии и содржани таксони кои споделуваат една или повеќе **апоморфни особини** (Apomorphy-based).

ЗЕЛЕНИ РАСТЕНИЈА (VIRIDIPLANTAE)

Зелените растенија (Viridiplantae) се седмо подцарство во царството Eucarya, во кое се вклучени зелените алги и ембриофитните копнени растенија. Монофилијата на групата е добро воспоставена врз основа на ултраструктурни, биохемиски и молекуларни податоци.

Зелените растенија споделуваат голем број уникатни карактеристики. Хлоропластите се опкружени со двојна мембрана, имаат тилакоиди групирани во ламели и содржат хлорофил *a* и *b* заедно со некои додатни пигменти, вклучувајќи каротеноиди и ксантофили. Пиреноидите (кога се присутни) се вградени во хлоропластот и се опкружени со скроб, кој е главниот резервен полисахарид. Клеточните сидови (кога се присутни) генерално се состојат од целулоза. Многу зелени алги поседуваат клетки со камшичиња во одредена фаза од животниот циклус. Камшичињата (генерално две или четири на клетка) се изоконтни, што значи дека се слични по структура, иако можат да се разликуваат по должина. Регионот помеѓу флагеларните аксонемии и базалното тело се карактеризира со свездеста структура.

Покрај овие обединувачки ултраструктурни и биохемиски карактеристики, зелените растенија се екстремно разновидни морфолошки. Тие се движат од едноклеточни, со големини споредливи со бактерии, до големи и сложени мултицелуларни или сифонални форми на живот. Иако разновидноста на опишаните видови копнени растенија (над 250 000 видови) ја надминува онаа на зелените алги (околу 15.000 видови), зелените алги опфаќаат поголема цитоморфолошка, биохемиска и репродуктивна разновидност, што ја рефлектираат нивната еволутивна старост. Предокот на зелените растенија веројатно бил едноклеточен флагелат или барем имал флагелатни фази во неговиот животен циклус. Тие поседуваат спорополенин, кој ги прави спорите и поленот на копнените растенија од ова подцарство отпорни на исушување.

Зелените растенија се имаат разделено пред околу 725–1200 милиони години на две еволутивни линии со ранг на типови – тип **Chlorophyta** (зелени алги; не се разгледува овде) и тип **Streptophyta**.

ТИП STREPTOPHYTA

Овој тип (зелени алги и копнени растенија) има унилатерални камшичиња (кога се присутни) наместо терминални. Изведените копнени групи формираат диплоиден спорофит од зигота, од која се развива латентен многуклеточен ембрион, а кога се целосно развиени, растенијата имаат спроводни снопиња за транспорт на материи. Делбената преграда кај новоформираните клетки лежи во фрагмопластот (микротубулите се поставени под прав агол на преградата што се формира). Опсегот на овој тип и неговото одвојување од Chlorophyta е поддржано со ДНК анализи.

Типот Streptophyta таксономски е поделен на 13 поттипови, од кои четири се алгални, додека останатите девет припаѓаат на копнените растенија. Тие поттипови се следниве:

- Marchantiophytina
- Bryophytina (Musci)
- Anthoceroophytina
- Lycopodiophytina
- Psilotophytina
- Equisetophytina
- Marattiophytina
- Filicophytina
- Spermatophytina

ФИЛОГЕНИЈА НА ВИШИТЕ РАСТЕНИЈА (EMBRIOPHYTA)

Копнените растенија (Embriophyta: мовови, птеридофити и семени растенија) кои се појавиле во Ордовициум пред околу 450 милиони години, се издвојуваат со поседувањето гаметангиуми (антеридиуми, архегониуми), кои се обвиеени со слој од конгенитално стерилни клетки, додека зиготата останува во гаметофитот и како ембрион, барем на почетокот, се исхранува со негова помош. Формирање на ембрион се сретнува и кај мал број акватични алги (Coleochaete).

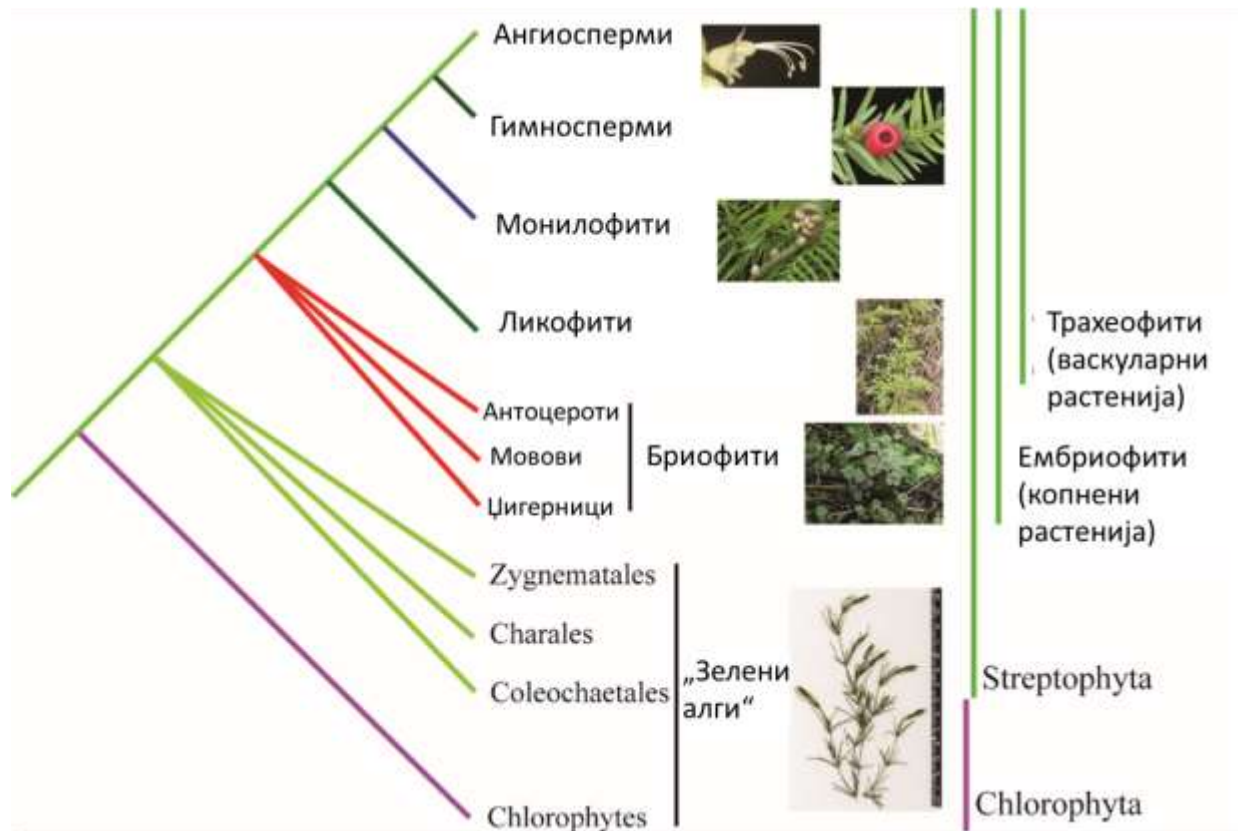
Еволуцијата на копнените растенија веројатно започнала по рабовите од слатководни тела, со сезонски променливи нивоа на вода. Тоа го сугерираат постоењето на слатководни харофити, како и сознанието дека условите за појава на копнени растенија биле посоодветни во/покрај слатки води отколку во/покрај солени води. Успешното колонизирање на копното во услови на ограничена достапност со вода и изложеност на воздух барало развој на кутикула, стоми, транспортни и механички ткива, интерцелуларни простори и органи за впијување вода. Овие структури биле веројатно иницијални адаптации за места со осцилации на нивото на водата, или за места каде што водата целосно се повлекувала. Веројатно од големо значење за колонизацијата на копното со растенија, била симбиозата со микоризни габи.

Во процесот на адаптирање кон копнен начин на живот и заедно со зголемувањето и поделбата на функциите, првобитните талусни вегетативни тела развиваат органи. Кај гаметофитот на повисоко развиените мовови, тоа се каулоиди, филоиди и ризоиди, додека кај спорофитот на васкуларните растенија тоа се стеблото, листовите и корените. Репродуктивниот систем е хетерофазен, со хетероморфна смена на генерации кај која во животниот циклус делумно доминира гаметофитот (мовови), а делумно спорофитот (папрати, семени растенија). По оплодувањето, зиготата се развива во многуклеточен ембрион, хранет од мајчиното растение. Гаметангиумите, наречени антеридиуми (машките) и архегониуми (женските), овде се обвиеени со заштитен слој од стерилни клетки. Спорангиумите исто така се заштитени со сличен слој, за разлика од голите спороцисти кај габите и алгите. Слични обвивки целосно отсутуваат кај габите и единствено се сретнуваат кај гаметангиумите на некои алги.

Вегетативните тела се изградени од различни ткива кои се добро диференцирани и исполнуваат различни функции. Евапорацијата е редуцирана со кутикула и е скоро секогаш регулирана со стоми. Транспортот на вода и нутритиенти е преку прости жили (мовови) или со сè покомплексни спроводни снопиња (папрати, семени растенија). Пластидите содржат хлорофил а и b, како и каротеноиди. Скробот е асимилациски продукт, формиран во хлоропластите. Клеточниот сид е изграден од целулоза.

Ембриофитите се делат на бриофити (мовови), монолофити (папрати и папратовидни растенија) и на семени растенија („сперматофити“) (Сл. 6). Антеридиумите и архегониумите кај семените растенија се толку редуцирани, што се тешко препознатливи. Семените растенија повеќе не се разгледуваат дека припаѓаат кон Archegoniata во најтесна смисла на зборот (во таа група остануваат мововите и папратите). Колективниот термин „кормофити“ (или Cormobionta; наспроти Protobionta со проста организација како кај алгите и габите) е добиена од терминот „cormus“, кој означува вегетативно тело поделено на стебло, листови и корен. Иако спорофитот на мововите не е поделен на овој начин, понекогаш се вклучуваат и мововите, со образложение дека нивните

спорофити исто така се добиени од теломи. Понекогаш се смета дека спорангиумите на мововите настанале од теломи, кај кои дихотомниот начин на разгранување е прекинат.



Сл. 6. Филогенетско стебло на односите меѓу главните еволутивни линии на зелените растенија (Viridiplantae)

Транспортните жили на мововите, кога се присутни, се едноставно структурирани. Сепак, тие покажуваат функционална и одредена структурна сличност со транспортните елементи на васкуларните растенија. Сите ембриофити се толку многу сродни едни со други, што можат да се разгледуваат како една филогенетска група, чии членови имаат заземено различни насоки и достигнале различни развојни нивоа.

Првобитните предочни линии кај копнените растенија се парафилетските **мовови** (Marchantiophytina, Bryophytina и Anthocerophytina). Кај нив гаметофитот е анатомски и морфолошки покомплексна генерација. Неразгранетиот спорофит со еден спорангиум е постојано прикремен за гаметофитот и се исхранува од него (хетеротрофен начин на исхрана).

Парафилетските **птеридофити** (Lycopodiophytina – ликоподиумови растенија, Equisetophytina – членестостеблени растенија, Psilophytina – псилофитови растенија, Filicophytina – вистински папрати), заедно со монофилетските **семени растенија** (Spermatophytina), се развиле од мововидна предочна група, која веројатно била блискосродна со Anthocerophytina. Папратите и семените растенија имаат разгранет, морфолошки и анатомски комплексен спорофит (кормус), составен од основните органи - корен, стебло и листови, со поголем број спорангиуми на листови, како и со ксилем (со трахеиди и трахеи) и флоем со транспортни садови. Заедно, птеридофитите и семените растенија можат да се означат како **кормофити** или **трахеофити (васкуларни растенија)**. Талусната гаметофитна генерација кај нив значително се редуцира.

Длабока поделеност во птеридофитната линија може да се набљудува помеѓу Lycopodiophytina од една страна и Equisetophytina, Psilophytina и Filicophytina од друга; трите последни групи формираат сестринска група на Spermatophytina. Така, птеридофитите се парафилетски во однос на Spermatophytina и од семените растенија се разликуваат само по тоа што немаат семе.

Иако современите подгрупи на птеридофитите се скоро целосно тревести и се разликуваат едни од други според нивните листови, структурата на спорофилите и анатомијата на нивните стебла, нивните некогашни форми често биле задрвенети и стебловидни. Слично, промените од изоспорија (со главно двополни, слободно живеечки гаметофити) до хетероспорија (со два различни типови гаметофити, затворени во два различни типови спори) се случиле паралелно многу пати. Кај хетероспоријата, микроспорите развиваат машки гаметофит, додека макроспорите развиваат женски гаметофит, секогаш во спорите (ендоспорно).

Хетероспорните семени растенија, за кои се мисли дека настанале во Доцен Девон, пред околу 370 милиони години, се карактеризираат со макроспора која никогаш не го напушта макроспорангиумот. Така, кај нераспукувачкиот (не се отвара) макроспорангиум (нуцелусот) со стерилна обвивка (интегумент), женскиот гаметофит (ембрионска торбичка), кој се развива од макроспората, останува на спорофитот барем до опрашувањето. Оваа комплексна структура (интегумент, нуцелус, ембрионова торбичка со јајна клетка) се нарекува **семенов зачеток**. По опрашувањето, тој се развива во **семе** со **обвивка** (теста), **нутритивно ткиво** (ендосперм) и **ембрион**.

Овај еволутивен чекор ја надминува зависноста од вода на оплодувањето на јајната клетка во архегониумот и овозможува постоење на независен машки гаметофит. Семените растенија ги опфаќаат монофилетските гимносперми (гимносперми, семиња кои не се во плодови), во кои се вклучени Coniferopsida (иглолисни, шишаркари, заедно со Gnetales), Cycadopsida (дрвенести папрати) и Ginkgopsida, како и цветните растенија (Magnoliopsida). Според оваа интерпретација, гимноспермите се ставаат во парафилетски односи со ангиоспермите. Изненадува што Gnetales се блискосродни со иглолисните, меѓу кои веројатно најблиски се со Pinaceae.

Со преку 250.000 видови, ангиоспермите моментално се растителна група која е најбогата со видови. Нивните фосили се појавиле најрано во Рана Креда, пред околу 140 м.г. Тие покажуваат неверојатен диверзитет во својата екологија, во формирањето на различни дрвенести и зелјести животни форми, како и во богатството од секундарни метаболити. Тие ги формираат доминантните компоненти на скоро сите вегетациски типови и се способни да ги колонизираат најекстремните живеалишта.

Во основата на филогенијата на ангиоспермите, има неколку фамилии кои се групираат заедно како Magnoliidae. Само 4% се претставени со постоечки цветни растителни видови. Тие формираат парафилетска базална група, од која настанале современите ангиосперми. Околу 22% од нив се монокотилните Liliidae, додека останатите, околу 74%, припаѓаат кон еудикотилните ангиосперми.

ОРГАНИЗАЦИСКО НИВО: МОВОВИ (ПЕТТИ ДО СЕДМИ ПОТТИП)

Мововите сè уште се релативно просто организирани зелени растенија адаптирани на копно, кои можат да развијат диференциран талус. Ткивниот раст се одвива со надолжна делба на апикалните клетки со две, три или повеќе рамнини на делба (Сл. 19), поретко со меристеми (на пример, кај *Riella*, *Riccia* и *Anthoceros*). Во тој однос, мововите се разликуваат од акватичните зелени алги. Лигнинот отсуствува, освен повремениот појавување на лигниновидни соединенија. Мововите, и покрај тоа што споделуваат многу особини со вишите зелени алги, имаат постигнато значителни унапредувања на генеративните и вегетативните особини, кои можат да се интерпретираат како значаен филогенетски прогрес (адаптации кон копнен начин на живот).

Животниот циклус на мововите е анизоморфна смена на генерации (Сл. 17), при што зелениот фотоавтотрофен гаметофит доминира над спорофитот.

Гаметофитот се развива од (вообичаено) филаментозна протонема. Гаметофитот е или надворешно слабо диференциран, насечен талус со ризоиди (**талусни мовови**), или растение со релативно добро диференцирани ткива, кое има полеганото или исправено стебло, како и филоиди и ризоиди (**фолиозни мовови**). Филоидите обично се еднослојни, со исклучок на средното ребро (листовите на папратите и семените растенија се многуслојни). Надворешниот изглед на фолиошните мовови потсетува на тој кај васкуларните растенија, но се разликуваат од нив примарно заради тоа што тоа е гаметофит, а не е спорофит. Покрај тоа, мововите немаат спроводни снопиња или спроводни ткива. Ризоидите се едноклеточни или многуклеточни септирани цевки и заради тоа не можат да се споредат со високодиференцираните корени (најдобра можна споредба е со кореновите влакна) на кормофитите. Кутикулата на мововите обично е понежна и не ја заштитува клетката од брзо исушување (поикилохидрични растенија). Кај повеќето гаметофити на мововите отсуствуваат стоми (исклучок се *Anthocerotae*). Ретко, има воздушни пори (респираторни пори) кои се користат во размената на гасови (*Marchantiales*; Сл. 9g).

Архегониумите (Сл. 10) кај мововите се обично колбовидни органи чие проширено тело (стомачен дел) и вратот имаат сид составен од клетки во еден слој. Стомачниот дел затвора голема централна клетка, која се дели на јајна клетка и вентрална канална клетка, поставена во основата на вратот. Тие се поврзани со вратните канални клетки (кои кај мововите секогаш ги има цел ред) во вратот (Сл. 10i).

Антеридиумите (Сл. 10e) најчесто се сферични или лопатовидни структури на кратки дршки. Секоја од сперматогените клетки во антеридиумот (кои остануваат обвиеени со стерилна обвивка) се дели на две сперматиди, кои се развиваат во сперматозоиди. Сперматозоидите секогаш се кратко намотани филаменти, кои се помалку или повеќе целосно исполнети со јадрото. Тие имаат две долги, мазни камшичиња, завртени во однос нивната anteriorna положба (Сл. 10f) и имаат, ако воопшто имаат, тенок пластид во остатоците од плазмата (Сл. 17a, означено со p). Јајната клетка исто така има мал број многу мали хлоропласти.

Оплодувањето на јајната клетка се одвива во присуство на вода (дожд, роса), дури и кај копнените форми. Архегониумите се отвараат на својот врв, додека каналните клетки стануваат слузести и ослободуваат посебни материи кои хемотактички привлекуваат сперматозоиди. Од оплодената јајна клетка се развива диплоиден ембрион (Сл. 10j) и веднаш, без латентна фаза, се развива во спорофит.

Диплоидната спорофитна генерација секогаш се формира на доминантниот хаплоиден гаметофит и цело време останува прикачена за него. И покрај тоа што поседуваат хлорофил (во млад стадиум), изолирани спорофити никогаш не се развиваат во самостојни растенија. Растот на спорофитот се одвива за сметка на гаметофитот. Нутритивна поддршка на една генерација со друга (на пример, кај Rhodophyceae) е изгледа честа кај растенијата и се нарекува **гонотрофија**. Транспортот на материи кај спорофитот е редуциран или комплетно запрен. Спорофитот поседува стоми, кои кај мововите се појавуваат за прв пат (Сл. 25B, 30G). Спорофитот продира во подлабоко поставените ткива на гаметофитот со своите базални делови (хаусториум, или стапало; Сл. 11C, Сл. 30D) и расте (во спротивна насока), формирајќи округол или овален спорангиум на кратка или долга дршка (Сл. 10K; Сл. 15E). Целата структура (хаусториумот, дршката и спорангиумот) се нарекува **спорогон**.

Археспорот, внатрешното ткиво на спорангиумот, продуцира тетради од спори (со две мејотски делби на мајчините клетки на спорите), кои се одделуваат една од друга и се заоблуваат пред да созреат. Мејоспорите се распространуваат со ветер. Сидот на спорите е составен од внатрешен нежен ендоспор и надворешен робусен егзоспор, кои се одвојуваат за време на 'ртењето. Спорите 'ртат во филаментозна или сплесната протонема (Сл. 14D, Сл. 17D, Сл. 18A–C), која наскоро прераснува во гаметофитна зелена мов.

Веgetативната репродукција исто така е доста честа појава. Таа може да биде со „расплодни тела“ или плодни кошнички (Сл. 9A, Сл. 13C, H), кои можат да се појават на различни начини од стеблата, филоидите на гаметофитите, или од протонемата и да се откинат, формирајќи нови растенија.

Мововите опфаќаат околу 24,000 видови, кои се поделени на три филогенетски високо дивергентни линии: Marchantiophytina, Bryophytina и Anthoceroophytina. Bryophytina исто така се познати и како фолиозни (листостеблени) мовови во најширока смисла (тие се секогаш листостеблени; филоидите имаат посебни карактеристики). Членовите на останатите класи (талусни или фолиошни) се комбинираат под Marchantiophytina. Членовите на Anthoceroophytina изгледа дека се поблиски до зелените копнени растенија од останатите групи мовови.

Бриофитите споделуваат бројни заеднички карактеристики со алгалните групи од Chlorobionta. Тоа се поседувањето на исти фотосинтетски пигменти, формирање на скроб во пластидите, присуство на целулоза во клеточните сидови и поседување на исти подвижни гамети. Тие веројатно имаат настанато од предци кои биле многу блиски со Charophyceae (заеднички особини се бифлагелатност, асиметрични сперматозоиди, како и различни ултраструктурни и биохемиски карактери). Протонемата кај мововите, која во некои случаи може директно да се развие во гаметангиум и може да биде делумно филаментозна, а делумно фолиозна, е индикатор за целосен преод од филаментозен талус до ткивен талус.

Филогенетскиот развој на мововите се смета дека започнува од преодот од Силур во Девон, паралелно со појавата на првите копнени папрати. Во својата најпримитивна форма, мововите, како и васкуларните растенија, веројатно наследиле васкуларни структури за вода и асимилати од своите предци. Тоа е поддржано со впечатливите структурни и функционални карактеристики на хидроидите и лептоидите кај мововите, со трахеидите и ситестите клетки кај папратите, како и со присуството на архегониуми и стоми и кај двете групи. Мововите (особено

Bryophytina) биле подложени на прогресивна редукција (т.е., различни поедноставувања и прогресии) кај гаметофитот, а можеби и кај спорофитот. Така, кај исправените листостеблени мовови, акрокарпните форми со добро развиен васкуларен систем, налик на протостела (Polytrichanae) се сметаат за попримитивни од полегатите, разгранети, плеурокарпни видови без транспортни системи и без средно ребро во филумите. Присуството на нефункционални стоми се интерпретира со регресија. Развоток може да се забележи кај клетките од филоидите (паренхиматозни до прозенхимски), системот на разгранување (акрокарпен до плеуркарпен), како и прогресивната диференцијација на перистомот.

Фосилни мовови се регистрирани спорадично од доцен Девон. Тие не можат да допринесат многу за разбирање на нивното филогенетско потекло. Родот *Sporogonites* од Девон изгледа дека е сомнителен заеднички предок на мововите и птеридофитите (Psilophytopsida). Талусните и фолиоозните (листостеблени) Hepaticae, како и првите листостеблени мовови (Muscites), се јавиле во англискиот Карбон. Тоа е во согласност со големата старост на бриофитите. Фолиоозни мовови од Sphagnidae и Bryidae се опишани од пермски депозити во Русија (Пехора, Кузнецк). Фолиоозни мовови од ран Карбон и Перм имаат филоиди со средно ребро (како кај Protosphagnales), додека оние без ребро прво се појавиле во Тријас и биле во пораст во Касна Јура. Меѓу повеќето наоди со мовни фосили сè повеќе доминираат мовови со плеурокарпен раст, кои доаѓаат од терциер и припаѓаат кон современите родови.

Појавување и екологија на мововите. Мововите го имаат освоено копното и го имаат колонизирано со повеќето од своите видови. Нивните адаптации на овој хабитат се многу различни, на пример, нивната повеќе или помалку силна толеранција на исушување (покилохидрични растенија); рестрикцијата и регулацијата на транспирацијата (на пример, со кутикула, специјални слоеви ткиво кое ги заштитува гаметаангиумите и спорогоните, стоми, растење во пернициња и баздови); нивните специјализирани структури за примање, складирање и транспорт на вода; развоток на различни животни форми адаптирани на терестични услови (на пример, дрвовидни, листовидни, перничести, баздовидни и сл; Сл. 27); тие заземаат поволни ниши и се адаптираат на сосема екстремни хабитати.

Цврстината на ткивата на мовта се должи на имбибицискиот притисок а не на тургорот, како кај вишите растенија. Заради тоа, кога исушени мовни растенија ќе се стават во вода, ја задржуваат својата оригинална форма. Примањето и оддавањето на вода – со мал број исклучоци – се одвива со целата нивна површина. Капиларниот систем помеѓу гранките, ризоидите и филоидите (кога ги има) овозможува значителна акумулација на вода. Ова уште повеќе се засилува со различни стратегии. Некои фолиоозни Hepaticae имаат водени торбички (Сл. 13J), имбрикатен (се преклопуваат) распоред на филоидите, амфигастри, лисни лобуси и врвови (Сл. 13D, F, H). Фолиоозните мовови ги зголемуваат количините на складираната вода со густите баздови. Специјализирани клетки за складирање вода се формираат и кај родовите *Marchantia*, *Sphagnum*, и *Leucobryum* (Сл. 9; Сл. 14G, Сл. 29). Колумелата кај спорангиумите од фолиоозните мовови служи како складиште за храна и вода за спорите во спорангиумот. Некои мовови (на пример, *Funaria*, *Encalypta*) имаат вентрикозни калиптри за складирање на вода. Способноста на мововите да задржат значителни количини вода, суштински влијае врз балансирачкиот ефект во водниот буџет на шумите. Водниот буџет на омброгените мочуришта се определува со врнежите, како и со

огромниот капацитет за складирање вода на тресетните мовови (различни видови од родот *Sphagnum*).

Капиларниот систем исто така служи за надворешен транспорт на вода. Некои мовови (повеќето акрокарпни фолиозни мовови и мал број *Hepaticae*), водата земена со ризоидите, ја транспортираат во хидроидите со централни снопчиња. Овој внатрешен транспортен систем на вода е особено добро развиен кај *Polytrichanae*, кадешто снопчиња од вистински лисни траги се поврзуваат со централното снопче на стеблото и го обезбедуваат филоидот со вода (непрекинат транспортен систем за вода).

Распространување на сперматозоидите и спорите. Оплодувањето на јајната клетка со сперматозоиди е зависна од водни капки, додека спорите се распространуваат во воздухот. Нивното ослободување е поттикнато со разликите на влажноста на воздухот и со специјализирани кохезиони механизми (на пример, елатери; за механизмите за отворање на спорангиумите). „Чадорестата“, светло обоена апофиза од спорогонот на видовите од родот *Splachnum* (Сл. 27J), сигнализира за ентомофилна дисперзија на спорите (слепени заедно во топки).

Некои видови имаат високо развиени фотосинтетски органи. Талусот на *Marchantia* има структура слична на онаа од листовите на кормофитите, вклучувајќи и апарат за размена на гасови, иако е помалку ефикасен и е различно граден. Ливчињата на *Polytrichum* формираат ламели за фаќање светлина (за фотосинтеза) кои се издигаат од површината. Онаму кадешто има вистински стоми, тие често стануваат секундарно нефункционални (кај *Anthocerotae* кај талозните гаметофити и кај спорофитите, кај фолиозните *Musci* само кај спорофитот). На почетокот тие функционираше во размената на гасовите и водниот транспорт преку транспирација, како што може да се сретне и кај некои денешни мовови. Обично лежат врз епидермисот, иако кај некои видови можат да бидат длабоко вовлечени.

Областите на распространување на мововите во голема мера се совпаѓаат со областите на цветните растенија. Космополитската дистрибуција на некои видови (*Marchantia polymorpha*, *Bryum argenteum*, *Funaria hygrometrica*) веројатно е предизвикана од луѓето. Мововите припаѓаат кон растителни заедници (асоцијации) во кои доминираат цветни растенија, со свои подредени заедници (синузии), често во конкуренција со лишаите. Бриофитски асоцијации се најдени на Арктикот (тундра) и повремено во тресетни мочуришта, кадешто продуктивноста на затворената мовна покривка ги достигнува своите врвни вредности од 200–900 g сува тежина по квадратен метар годишно. Тоа е споредливо со принос на сено од ливада со среден квалитет.

Најголемата експанзија на мововите како хигрофити е во области со висока влажност: шуми и блата. Генерално, *Hepaticae* се позависни од влажноста отколку фолиозните мовови. Мововите тежнеат да бидат помалку изложени на екстремни услови како што се големи суши, високи температури и силна радијација. Сепак, тие се способни да се справат со понизок светлосен интензитет отколку цветните растенија. Мововите продираат доста длабоко во пештери и се развиваат по шумски простирки и по други засенчени локалитети во форма на завеси, баздови и покривки. Најголем диверзитет на форми, вклучувајќи ги и над еден метар долгите висечки мовови (Сл. 27R) и епифити, се наоѓаат во тропите, особено во ладните и планински шуми. Последниве хабитати се особено благопријатни за развој на различни структури за капиларно задржување на водата. Во тропите, понекогаш неверојатен број на видови исто така ги колонизираат површините

на листовите од други растенија (епифилни мовови). Фолиозните мовови од умерените зони (за разлика од епифитите, како и од мововите на почви и на карпи) често имаат дефиниран, сезонски ритам на растење (Сл. 27В, Q). Тие се главно зимзелени (поретко едногодишни) и ги задржуваат своите филоиди во зима, исто како и фолиозните *Hepaticae*.

Ксерофитните мовови се многу толерантни на исушување и на високи температури. Тие можат да опстојуваат во состојба на воздушно сушење долго време (*Tortula muralis* до 14 години) без да биде погодена нивната виталност. Спорите се помалку толерантни. Мовови целосно изложени на сонце, формираат куси баздови и густы покривки (Сл. 27Н). Тие често имаат сребренест изглед, предизвикан од мртви, долги лисни врвови со стаклени влакна (Сл. 27R). Се смета дека тоа овозможува заштита од светлината и ја инхибира транспирацијата. Широкиот едноклеточен слој од рабовите на филоидите кај *Polytrichum piliferum* се извиткуваат околу многуслојниот дел со асимилациони ламели, заштитувајќи ги од исушување (како инволукрални листови). Мововите можат да толерираат екстремни температури. Тие се наоѓаат на карпи во нивалната зона на високите планини, како и на Арктик и Антарктик, но исто така колонизираат места изложени на сонце, каде што температурата на подлогата може да достигне до 70°C. Во експериментални услови е регистрирано дека воздушно сушени мовови преживуваат 30 минути врелина од 110°C.

Многу видови се реадаптирани на живот во вода (хидрофити), при што внатрешниот и надворешниот транспортен систем се целосно редуцирани; *Fontinalis antipyretica* и други акватични мовови се исто така екстремно осетливи на долги периоди на засушување. Мововите кои живеат во текови и водопади богати со калциум бикарбонат (на пример, *Eucladium verticillatum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Cratoneuron commutatum*) значително придонесуваат во формирањето на туфа, заедно со други видови цијанобактерии (*Oocardium*) и *Chara*. Тие го отстрануваат CO₂ од водата (за фотосинтеза) и така создаваат талог од растворен хидроген карбонат и формираат нерастворлив калциум карбонат.

Мал број фолиозни мовови (на пример, од родот *Pottia*) растат како халофити на крајбрежните плажи и на копнени солени локации. Талусните празнини на *Blasia* (Сл. 13C) и *Anthoceros* (Сл. 30B) како симбионт ја содржат синозелената алга *Nostoc*. Многу *Hepaticae* имаат фунгални хифи во своите ризоиди и во клетките на талусот, како и во стеблата. Сепак, тешко е да се определи дали се тоа случаи на паразитизам или микоризни симбиози. Видот *Cryptothallus mirabilis* (*Hepaticae*), кој нема хлорофил и расте под покривки од фолиозни мовови, се исхранува паразитски од фунгални хифи. Обратно, ризоидите на *Marchantia* и на други мовови можат да бидат паразитски нападнати од габи.

ПЕТТИ ПОТТИП: MARCHANTIOPHYTINA (HEPATICAE)

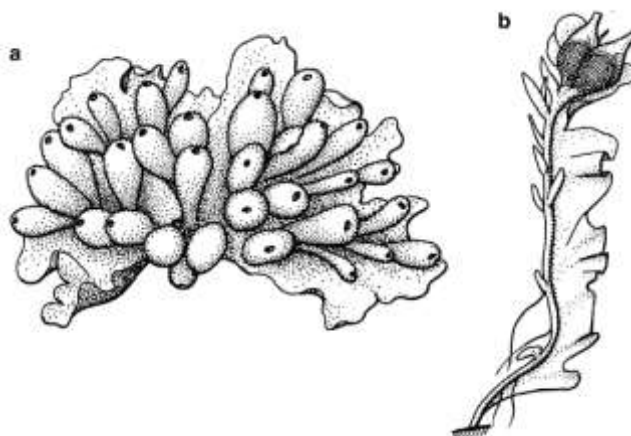
Во рамките на овој ембриофитен поттип од примарно терестички мовови, е постигнато релативно едноставно еволутивно ниво (Сл. 7). Спорангиумите кај *Marchantiophytina* се отвораат со валви и развиваат спори и стерилни филаментозни елатери (Сл. 10K, L). Поттипот е поделен на две класи – *Marchantiopsida* и *Jungermanniopsida*.



Сл. 7. Marchantiophytina. Marchantia. (a) изглед на чадорестите гаметангиофори (оние со тесни зраци се женски, а широко насечените се машки). (b) Лентовиден, дихотомно разгранет талус

КЛАСА: MARCHANTIOPSIDA

Гаметофитот на Marchantiopsida е сплеснат, високо диференциран ткивен талус, генерално со повеќе или помалку дихотомно разгранување. Тој од долната страна има мазни ризоиди, како и ризоиди со внатрешни инвагинации на клеточниот сид. Вообичаено, антеридиумите и архегониумите се издигнати на специјализирани чадорести структури (гаметангиофори). Карактеристика на овие растенија се маслените тела обвиени со мембрани (вообичаено помешани заедно со терпени). Тие се јавуваат поединечно или во голем број. Спорофитот во поголем дел од неговиот живот е целосно обвиен со сидот на архегониумот (ембриотека). Само кратко време пред созревањето, врвот на спорофитот се пробива низ ембриотеката. Клетките од археспорот во зрелиот спорогон се делат на клетка-мајка на спора и на елатера, кои синхронизирани се развиваат како сестрински клетки. Клетката-мајка на спори по мејозата дава четири спори. Елатерите се структури кои го потпомагаат распејувањето на спорите (аналогни на капилициските влакна, на пример кај *Trichia*; влакна на глебата кај, на пример, *Lycopodium*; хаптери, *Equisetum*). Сидовите на елатерите обично имаат спирални задебелувања (спореде со Anthoceroophytina). Односот меѓу бројот на хаплоидни спори и на диплоидни елатери може да варира, од 4:1, до 8:1, или 128:1.



Сл. 8. Marchantiophytina, Marchantiopsida, Sphaerocarpaceae. (a) *Sphaerocarpos michelii*. Талус со пликови кои ги штитат женските гаметангиуми. (b) *Riella helicophylla*. Талус

Антеридиумот (Сл. 10Е) настанува од епидермална клетка, која се дели на четири клетки со вертикални сидови, што се вкрстени меѓу себе. Потоа, во квадрантите од оваа структура во облик

на кула, со тангенцијални сидови се одделуваат периферни клетки од внатрешните клетки, во кои се формира сперматогено ткиво.

Архегониумите се развиваат (Сл. 10I) од епидермална клетка која се издигнува над соседните клетки и се дели со периклинален сид на долна иницијала на дршка и на горна иницијала на архегониум. Три антиклинални сидови потоа одвојуваат централна клетка и три обвивни клетки, кои формираат тангенцијални сегменти. Напречен пресек низ незрел архегониум ги покажува сите четири клетки, додека надолжен пресек ги открива централната клетка и само две од трите обвивни клетки. Централната клетка е опкружена со обвивните клетки од страните, но е слободна од горната страна. Подоцна, таа со преграда се дели на покривна клетка и внатрешна клетка. Сидовите на вратот и на стомачниот дел се развиваат од обвивните клетки, без поголемо вклучување на покривната клетка. Внатрешната клетка (централна клетка) формира четири до осум вратни канални клетки, вентрална канална клетка и јајна клетка под неа.

Спроводни жили ретко се формираат во гаметофитите а никогаш кај спорофитите. Транспортот на вода кај *Marchantia*, на пример, се одвива со перфорирани клетки во талусот.

Прв ред: *Sphaerocarpaceles*

Оваа група понекогаш се смета дека е посебна подкласа (*Sphaerocarpaceles*). Едноставниот талус формира мали розети прилепени за почвата (*Sphaerocarpos*; Сл. 8A) или исправени, акватични талуси со набрани крила (*Riella*; Сл. 8B). Архегониумите и антеридиумите се обвивени со крушковидни обвивки кои се отвораат на врвот. Сидот на спорогонот е изграден од едноклеточен слој, кој се распаѓа при созревањето. *Sphaerocarpos*, растение кое е популарно во генетичките истражувања, било прво растение кај кое се идентификувани полови хромозоми (1917). Детерминирањето на полот, во овој случај, како и кај некои други мовови, се одвива за време на мејозата на клетките мајки на спорите.

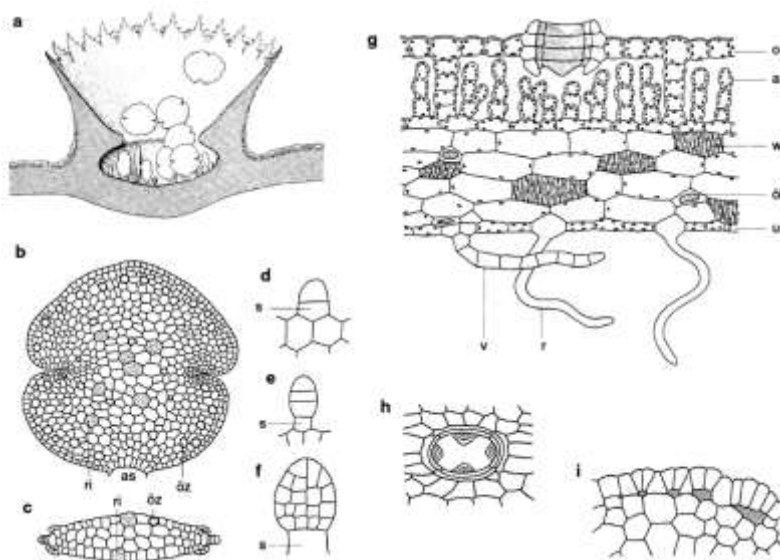
Втор ред: *Marchantiales*

Овие растенија поседуваат високодиференциран **талус**. Пример е обичниот или чадорест поточен мов (*Marchantia polymorpha*, *Marchantiaceae*), чест на влажни места. Тој формира до 2 cm широки, лентовидни, понекогаш месести талуси, со слабо дефинирани средни ребра. Талусите се разгрануваат дихотомно и растат со група од **иницијали** на врвот од талусот (Сл. 10A). Од долната страна има **вентрални лушпи** кои се составени од еден слој клетки и негативно фототрофни **едноклеточни ризоиди** (Сл. 9G) кои го држат талусот за субстратот и го обезбедуваат со вода (главно со капиларни сили помеѓу сноповите ризоиди, иако одреден додатен внес е можен и преку самите клетки).

Горниот епидермис има скоро непропусна **кутикула**. Интерцелуларните простори (Сл. 9G, J), таканаречени **воздушни комори**, се поставени под епидермисот. Тие се одделени една од друга со странични сидови, кои се дебелени само една или две клетки. Коморите се препознаваат од површината на талусот како полиња со ромбичен или тетраедричен образец. Од подот на коморите се издигаат бројни кратки **асимилатори**. Асимиляторите се составени од многу заоблени клетки, разгранети се и главно имаат слободни краеве, иако некои од нив се поврзани со епидермисот. Тие содржат хлоропласти и го сочинуваат асимиляторското ткиво (Сл. 9G).

Секоја комора е поврзана со надворешниот воздушен простор со буреvidна **респираторна пора**. Кај *Marchantia polymorpha* таа е изградена од четири наредени прстени, секој со по четири

клетки. Во услови на воден стрес, тие слабо се контрахираат, иако таа активност е скоро без значење за регулацијата на водата. Структурата всушност спречува вода да влегува во респираторната пора. Скоро никаде во растителниот свет не постои гаметофит со така перфектни апарати за асимилација и транспирација. Големите паренхиматични клетки, сиромашни со хлорофил, од долната страна на талусот, служат како клетки за складирање (понекогаш со маслени телца; Сл. 9G, ознака ök).



Сл. 9 Marchantiopsida, Marchantiales. *Marchantia polymorpha*. (a–f) вегетативна репродукција. (a) пресек низ плодна кошничка (x12). (b) плодна кошничка (од напред, x80). (c) плодна кошничка (странично, x80). (d–f) развиток на плодна кошничка (x300). (g) Талус (напречен пресек, x200). (h) Воздушна пора (видена одозгора, x200). (i) Развиток на воздушни комори.

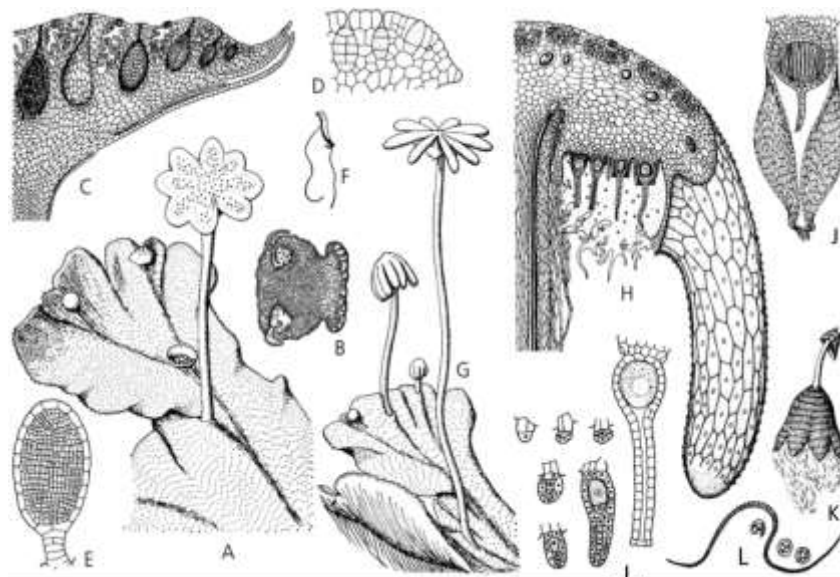
a асимилатори, as точка на отпаѓање, o горен епидермис со воздушни пори, ök масно тело, öz масна клетка, r ризоид, ri ризоидна иницијала, s клетка дршка, u долен епидермис, v вентрална лушпа, w задебелувања на сидовите кај клетки за складирање вода

Средното ребро од горната страна на талусот развива проширувања, кои формираат плодни кошнички (Сл. 9A, Сл. 10A). Тоа се чиниести израстоци со назабени рабови, што содржат бројни сплеснати плодни тела. Телцата се формираат со бубрење кон надвор и со натамошни делби на одделните површински клетки (Сл. 9D–F). Тие се приседнати на клетка-дршка (Сл. 9D–F, ознака s), од која подоцна се откинуваат (Сл. 9B, ознака as). Во страничните стеснувања на плодните тела постојат вегетативни (растечки) точки, составени од неколку слоеви клетки (Сл. 9C), од кои оние што се безбојни се ризоидни иницијали (Сл. 9, ознака ri). Развивајќи се во нови талуси, плодните тела суштински придонесуваат за вегетативната репродукција на гаметофитот.

Животен циклус. Гаметангиумите носат посебни исправени талусни гранки на гаметофитот (Сл. 9A, G). Долниот дел од гаметангиофорот е свиен како стебленце, горниот дел е неколку пати дихотомно разгранет и формира ѕвездовидно „чадорче“. Антеридиумите и архегонумите се распоредени дводомно. Половата детерминација, како кај многу бриофити, е определена хаплогенотипски, под контрола на полови хромозоми. Ризоидите што се формираат од вентралната страна на гаметангиофорите се поставени во каналот (Сл. 10B, C), кој настанува како резултат на свивање и за време на неговиот развиток растат од долната страна на талусот и цицат вода.

Антеридиофорот (антеридијална глава) завршува како хоризонтално осумделно „чадорче“ (Сл. 10A), формирано со тројно дихотомно разгранување. Антеридиумите се наоѓаат во празни шишевидни комори (антеридијални празнини), од кои секоја има тесен отвор од горната страна на чадорчето (Сл. 10C). Коморите се одвоени една од друга со ткиво кое е исполнето со воздух. Отворањето и празнењето на антеридиумите се случува по дожд, кога клеточните сидови се раслузуваат и потекуваат. Сперматозоидите (Сл. 10F) се собираат во вода (роса или дожд) на

антеридиофорите. Водата се задржува на површината благодарение на благо подигнатите рабови на чадорчето. Архегониофорите (архегонијални глави) (Сл. 10G) се многу слични на антеридиофорите во нивните рани развојни стадиуми. Архегониумите се поставени во осум радијални серии, иако двете серии веднаш до дорзалниот дел од дршката се пооддалечени една од друга отколку од останатите. Рабовите на незрелите „чадорчиња“ за време на нивниот развој сè повеќе се свиваат надолу, заради што архегониумите завршуваат од долната страна. Најмладите архегониуми се ориентирани кон дршката, додека најстарите се на спротивната страна (поместување на архегониумите од акропетална кон базипетална положба). Најпосле, ткивната маса помеѓу групите архегониуми расте за да формира девет зраци, од кои два се формираат помеѓу најшироко одвоените архегонијални групи.

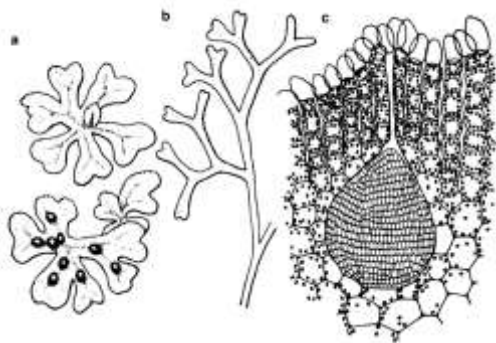


Сл. 10 Marchantiopsida, Marchantiales. *Marchantia polymorpha*. Полово размножување. (а) Растение (машко) со плодни кошнички и антеридиофор; точките на површината од талусот се воздушни пори. (б) Напречен пресек низ дршка на антеридиофор веднаш под „чадорчето“; десно е дорзалната страна со воздушни празнини, лево е вентралната страна со две ризоидни бразди (с) Надолжен пресек низ антеридиофор. (д) Развојот на антеридиум. (е) Скоро зрел антеридиум на надолжен пресек. (ф) Сперматозоид. (г) Растение (женско) со архегониофори. (х) Надолжен пресек низ архегониофор; инволукрум е зад редот архегониуми. (и) Развојот на архегонум. (ј) Надолжен пресек низ незрел спорангиум сè уште обвие со перихециумот и сидот на архегониумот (вториот со еднослојна обвивка). (к) Отворен спорангиум од кој се појавуваат спорите и елатерите; во основата на дршката има остатоци од сидот на архегониумот. (л) спори и елатери

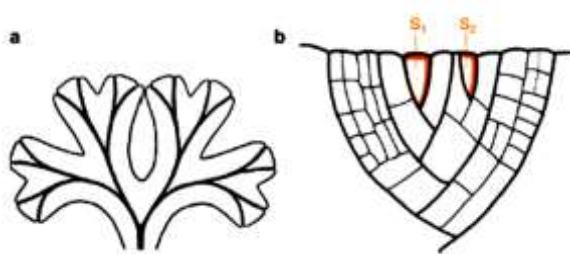
Оплодувањето се одвива во дождливо време, кога дождовните капки ја распрснуваат водата која содржи сперматозоиди, од машките на женските „чадориња“. Нивните епидермални клетки се папилозни и претставуваат површински капиларен систем. Сперматозоидите заради тоа се спроведуваат до архегонумите, кои, покрај тоа, користат и хемотактичко привлекување (веројатно протеини).

Спорофит. Неколку дена по оплодувањето, зиготата започнува да се развива во многуклеточен ембрион, кој расте во мал, овален **спорогон** на многу куса дршка (Сл. 10J, K). Хлоропластите на младиот спорангиум му даваат зелена боја. Горната од двете клетки, настаната со првата делба на зиготата (клетката до архегонијалниот врат), станува спорангиум (егзоскопска

положба на ембрионот). Подолната од двете клетки се развива во стапало, а во овој случај и дршка на спорангиумот (Сл. 10К). Почетокот на развојниот стадиум се разликува меѓу фамилиите и родовите. На почетокот, кај спорангиумот, со периклинални сидови се формираат надворешни и внатрешни клетки (Сл. 10Ј). Од внатрешните клетки се развива многуклеточно спорогено ткиво (археспор).



Сл. 11 Marchantiopsida. *Riccia*. (a) *R. glauca*, долното растение со спорангии (x2). (b) *R. fluitans*, подводна акватична форма (x2). (c) *R. glauca*, напречен пресек на талус со антеридиум



Сл. 12 Marchantiopsida. Дихотомно разгранување кај *Riccia rhenana* со наново формирање на апикална клетка (со две страни на делење) (S2), веднаш до клетката која веќе постои (S1)

Спорангиумот на *Marchantia* има еднослоен сид, чии клетки имаат прстенести задебелувања. Само на врвот има двослоен сид. Тоа е место каде што спорангиумот се дели; оперкулумот се распаѓа, додека сидовите со неколку запци (валви) се превиткуваат кон назад. Зрелиот спорангиумот на почетокот е обвиен со **сидот на архегониумот** (Сл. 10Ј), кој се раскинува кога ќе се издолжи дршката, останувајќи во основата како базален ракавец. Покрај тоа, секој спорангиум е обвиен со тенкосиден, четири- до петделен **перихециум** со вреќовиден изглед, кој настанува од кратката дршка на архегониумот, пред неговото оплодување (Сл. 10Н, К). Најпосле, секоја радијална архегонијална серија е обвиена со друг талусен изросток, нежен, назабен **инволукрум** (Сл. 10Н).

Спорангиумот ослободува стотици и илјадници спори (Сл. 10К, Л). **Елатерите** се неподелени, тенкосидни влакнести цевки со спирално распоредени задебелувања, кои лежат помеѓу спорите (Сл. 10Л). Откако спорангиумите ќе бидат отворени, елатерите се движат хигроскопски, олабавувајќи ги и распрснувајќи ги спорите (Сл. 10К). Потоа спорите со 'ртењето формираат кратка протонема со хлоропласти, која се развива во талус, на почетокот со клиновидна клетка, но подоцна се развива на покомплексен начин.

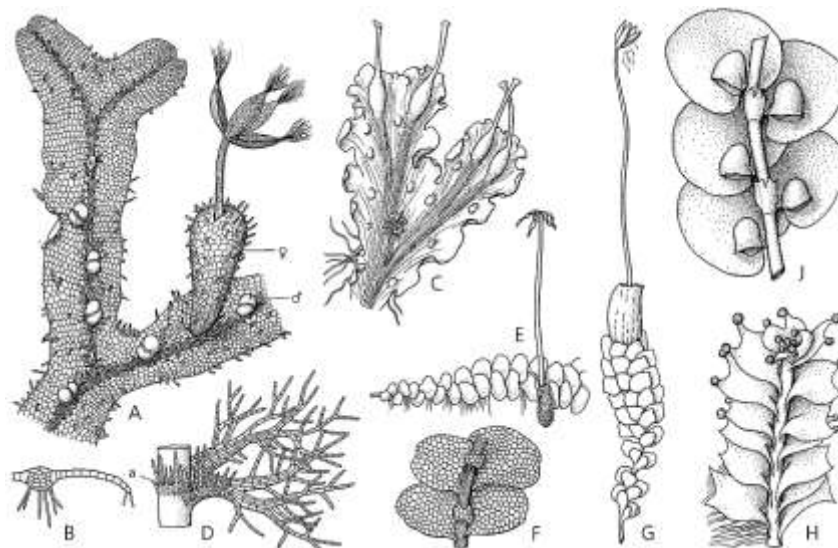
Овде припаѓа и родот *Riccia* (Ricciaceae; Сл. 11). Брзата, дихотомна делба на талусот со апикални клетки со две страни на делење (Сл. 12) дава зачеток на мали розети (Сл. 12А).

ВТОРА КЛАСА: JUNGERMANNIOPSIDA

Jungermanniopsida имаат и талусни и фолиозни видови, кои се поврзани со интермедијарни форми. Првите се слабо морфолошки и анатомски диференцирани и имаат само мазни ризоиди. Фолиозните форми имаат гаметофити со прости филоиди (без средно ребро), распоредени во два реда (дистихно). Респираторни пори и стоми отсутствуваат.

Jungermanniopsida често оддаваат впечаток дека развојниот прогрес се одвивал од талозни кон фолиозни форми. Меѓутоа, фолиозните форми се сметаат за попримитивни, додека за

талозните форми се смета дека се изведени, на тој начин што фолиозните мовови имаат претпено фузија на преклопувачки листови и сплеснување на стеблото.



Сл. 13. Marchantiophytina, Jungermanniopsida. (a–c) Metzgeriales. (a) *Metzgeria conjugata* (долна страна) со неколку машки талусни разгранувања и една женска талусна гранка; снопиња од елатери на четири капачиња од спорангиумот; дршката на спорангиумот обвиеана со перихециум (x15). (b) *M. conjugata*. Талус (напречен пресек, x30). (c) *Blasia pusilla* со шишевидни плодни чаши и бројни „ушички“ колонизирани со *Nostoc* на површината од талусот (x4). (d–j) Jungermanniales. (d) *Trichocolea tomentella*, ливче и амфигафра (x7). (e, f) *Calypogeia trichomanis*: (e) растение видено одозгора со марсупиум и зрел спорогон (x2). (h) *Lophozia ventricosa* видена одозгора, со група од кошнички на врвот од листот (x10). (i) *Frullania dilatata*, видена оддолу, со „водени торбички“ (x25). а амфигафра

Исто така, на гаметофитот не се формираат гаметангиофори. **Маслените телца** се наоѓаат во голем број кај скоро сите клетки, додека кај Marchantiopsida тие се ограничени само на специјализирани клетки за складирање. Спорангиумот се издигнува на долга **сета** (дршка на спорангиумот), настаната од спорофитот и е адаптација за анемофилната природа на спорите. Тој обично се отвара со четири запци (Сл. 13A). По тоа се разликува од претходната класа, кај која нема сета, или таа е многу кратка. Меѓутоа, елатерите во спорангиумот ја имаат истата структура и развој како кај претходната класа. Спорофитот никогаш нема спроводни елементи, додека кај гаметофитот тие се ретки и едноставни, т.е., главно се претставени со **хидроиди** (структури налик на трахеиди). Такви се родовите *Symphogyna* и *Haplomitrium* (спорејќи исто и со фолиозните мовови).

Формата на гаметофитот е многу карактеристична за Jungermanniales: стеблото има два реда од косо поставени лисни ламини кои се дорзовентрално закосени (Сл. 13D–J). Филоидите се инкубозно преклопени, што значи, долниот раб на филоидот е покриен со горниот раб на филоидот подолу (Сл. 13E, F), а сукубозно преклопени кога долниот раб (кога се гледа одозгора) не е покриен (Сл. 13H). Филоидите се прости (Сл. 13G), бикуспидатни, до мултикуспидатни (Сл. 13F), дводелни (Сл. 13H), или поделени на филаменти (Сл. 13D). Епифитната *Frullania* (Сл. 13I) има ламини со два лобуси, од кои едниот е модифициран во шишевидна структура, која функционира како водна вреќичка. Повеќето родови исто така имаат вентрален ред од помали ливчиња – амфигастри (на пример, *Frullania*, *Calypogeia*; Сл. 13F, J) – како и два реда од странични ливчиња. Развојот на три реда ливчиња зависи од присуството на тристрана пирамидална апикална клетка (со врвот завртена кон долу). Кај видови со само два реда ливчиња или со послабо развиен трет ред, едната страна на пирамидата всушност не продуцира ливчиња. Страничните гранчиња настануваат веднаш до ливчињата.

Акрогините архегониуми се опколени со т.н.р. **перијант** (Сл. 13G), формиран со три меѓусебно сраснати ливчиња. Кај некои видови, клетките под оплодениот архегониум се делат и формираат **торбичка (marsupium)**. Таа делува како заштитна структура за растот на незрелиот спорофит. Спорангиумот е веќе комплетно формиран пред издолжувањето на неговата дршка (seta), раскинувајќи го сидот на архегониумот и оставајќи мембранозен ракавец во основата на сетата. Клетките од многуклеточниот сид на спорангиумот се зајакнати со прстенести или набрчкани задебелувања, или се униформно задебелени, сè до тенкиот надворешен сид. Распукнувањето на спорангиумот е предизвикано од кохезионите сили, како резултат на загуба на вода.

Протонемата кај *Jungermanniales* е различна меѓу родовите, иако е изградена само од неколку клетки. Во случајот со *Metzgeriopsis pusilla*, протонемата формира ламели кои се самите вегетативни тела. Нежните млади растенија со малку ливчиња, чија единствена функција е да ги носат половите органи, се приседнати на рамниот проталиум. *Protocephalozia* своите гаметангиуми ги има на филаментозна протонема.

Вегетативната репродукција често е обезбедена со формирање на лесно ронливи пропагули или ливчиња, или со нежни плодни чашки кои се формираат по маргините и врвовите на ливчињата (Сл. 13H).

Систематика. Класата е поделена на четири редови. **Metzgeriales** опфаќа околу 500 видови и се карактеризира со дихотомно разделени талуси кои растат со апикална клетка. Талусите имаат еден или неколку слоеви слични клетки; некои видови имаат средно ребро формирано од издолжени клетки (Сл. 13A, B). Родот *Blasia* има листовидно насечен талус со шишевидни плодни кошнички од горната страна и со мали луспи од долната (Сл. 13C). Редот **Calobryales** е претставен, меѓу другите, со *Haplomitrium*. Филоидите се многуслојни во својата основа, додека каулоидот има централни (спроводни) ленти. **Jungermanniales** опфаќаат 90% од Hepaticae (*Marchantiopsida*, *Jungermanniopsida* и *Anthocerotopsida*), со околу 9,000 видови. Овде се вклучени родовите *Scapania*, *Lophozia* и *Trichocolea* (Сл. 13), *Lophocolea* и *Cephalozia*, како и родовите спомнати погоре (Сл. 13D, J).

ШЕСТИ ПОТТИП: BRYOPHYTINA (MUSCI; ФОЛИОЗНИ МОВОВИ ВО ПОШИРОКА СМИСЛА)

Овој поттип опфаќа фолиозни мовови. Гаметофитот е поделен на каулоид, филоиди и ризоиди. Ризоидите обично се разгранети и сегментирани на многу клетки со дијагонална мембрана (ризоидите кај претходно дискутираните мовови се неразгранети и скоро никогаш немаат септа) и се прикрепуваат за почвата или за субстратот (Сл. 18E). За разлика од листостеблените видови кај *Jungermanniopsida*, филоидите не се дорзовентрално распоредени, туку обично имаат спирален распоред и се јавуваат во три ортостихи, или радијален, кога се гледаат одозгора. Страничните гранчиња се развиваат **под ливчињата**, што е различно од семените растенија. Ливчињата имаат апикални клетки со две страни за делење. Тие често имаат средна жила, и немаат маслени тела (фолиошните Hepaticae често имаат маслени тела, додека филоидите растат со апикална клетка со само една страна за делење). Кај видови со полегнати каулоиди, филоидите, иако се јавуваат во спирала, може да се насочат на една страна или да се разделат во два реда, така што ќе имаат горна и долна страна, но на начин што е сосема различен од оној забележан кај Hepaticae. Филоидите се ретко во два реда (дистихно: на пример, *Fissidens*).

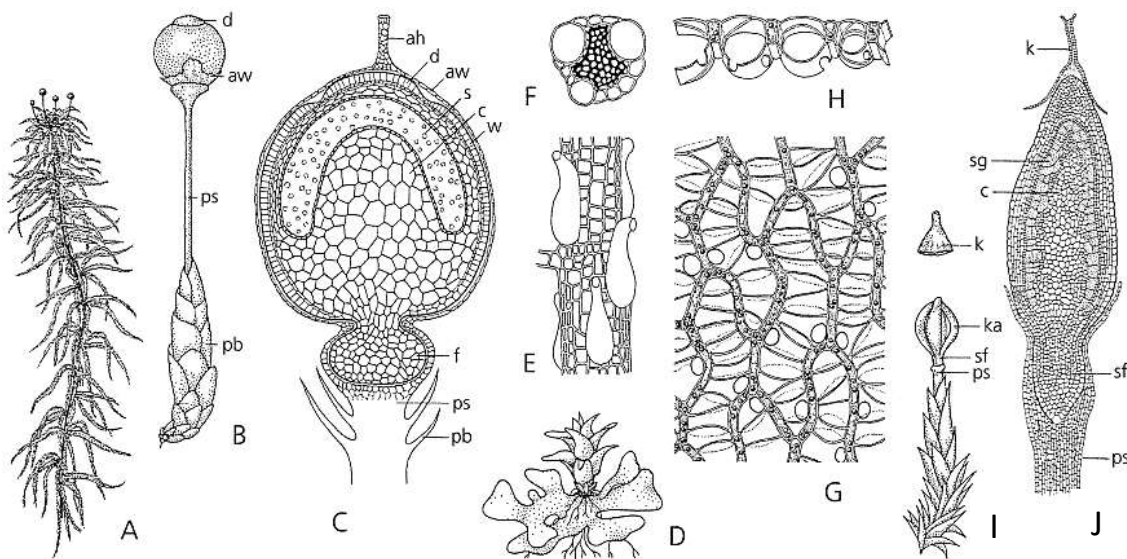
Спорофитот кај Bryophytina исто така се разликува од тој кај другите мовови: тој обично има стоми и се развива како спорангиум со колумела на долга сета. Тој нема елатери.

Bryophytina е поделен на три класи: Sphagnopsida, Andreaeopsida и Bryopsida. Спорангиумот кај првите две класи е издигнат со помош на хаплоиден **псевдоподиум** (издолжена дршка на архегониумот).

ПРВА КЛАСА: SPHAGNOPSIDA (ТРЕСЕТНИ МОБОВИ)

Овде е вклучена само една фамилија, Sphagnaceae, со еден род, *Sphagnum*. Видовите живеат на мочурливи места, обично сиромашни со варовник и со ниска вредност на рН и формираат големи пернициња и прекривки, чии површини растат од година во година, додека долните, подлабоки слоеви изумираат и на крајот се претвораат во тресет. Во клеточните сидови се складираат материји слични на лигнинот. За да формираат протонема, тетраедралните спори никнуваат во присуство на некои микоризни габи. Протонемата на почетокот е филаментозна, а потоа прераснува во мал, насечен еднослоен талус, покриен со филаментозни ризоиди. Тој обично формира само еден гаметофит со група од ризоиди во својата основа (Сл. 14D).

Исправените гаметофитни стебленца се без ризоиди и скоро секогаш формираат дебели пернициња и имаат групи од странични гранки, распоредени во правилни интервали. Некои гранки се завртени нагоре, а други надолу, прилепувајќи се за каулоидот (Сл. 14A). Терминалните гранки формираат дебела розета на врвот.

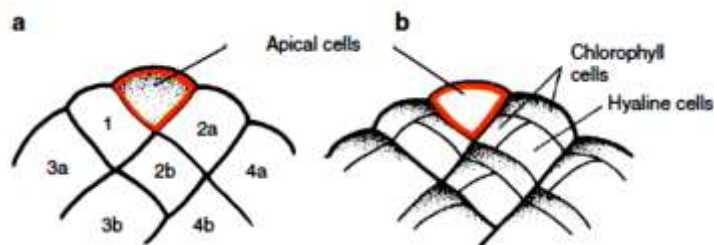


Сл. 14 Bryophytina, Sphagnopsida. (a–h) Sphagnidae, *Sphagnum*. (a) *S. nemoreum*. Растение со спорогони (x0.67). (b) *S. squarrosum*. Зрел спорогон на крајот од гранчето (x10). (c) *S. acutifolium*. Незрел спорогон на надолжен пресек (x17). (d) *S. acutifolium*. Протонема со млад нукулец (x100). (e, f) *S. tenellum*. (e) Дел од гранче со отстранети листови со бокаловидни клетки за складирање вода (x10) и (f) на напречен пресек (x10). (g, h) *S. nemoreum*. (g) Дел од еднослојно ливче; крупни водни клетки со прстенести задебелувања и со пори, сместени помеѓу тесни клетки кои имаат хлорофил. (h) Ливче на напречен пресек. (i, j) Andreaeopsida, *Andreaea rupestris*. (i) Цело растение (x8). (j) Надолжен пресек низ млад спорофит (x40). ah врат на архегониум, aw ембриотека, c колумела, d капаче, f стапало на спорангиумот, k калиптра, ka капсула, pb перихециски ливчиња, ps псевдоподиум, s спори, sf стапало на спорангиум, sg спорогено ткиво, w сид на спорогон.

Некои видови од родот *Sphagnum* (особено жителите на планинските мочуришта) се обоени кафеаво или светло црвено со пигменти лоцирани во клеточните сидови. Еднаш годишно гранка под врвот се развива како главен изданок, што резултира со лажна дихотомија. Како што каулоидот изумира оддолу, ќеркините клетки, формирани една по друга, стануваат независни растенија. Кората на каулоидите е изградена од едно- до многуслојна обвивка (ракавец) од мртви празни

клетки, кои апсорбираат вода по капиларен пат: Нивните надолжни и напречни прегради често пати се украсени со округли пори. Стеблото нема централна лента.

Филоидите немаат средно ребро и имаат правилен образец од тесни живи клетки со пластиди, кои опкружуваат поголеми 'рскавичести (хијалински), мртви клетки во кои се складира вода. Овој образец се добива со нееднаква делба на клетките (Сл. 14G, Сл. 15). Хијалинските клетки се перфорирани со пори и зајакнати со прстенести или спирални структури. Функцијата на овие структури на каулоидите (стеблата) и филоидите функционираат е да обезбедуваат вода и нутриенти (овозможуваат складирање вода до 20 пати од сувата тежина на растението).



Сл. 15 Bryopsida. Процес на клеточна делба кај ливчиња од *Sphagnum*. (а) Апикална клетка со две делбени страни (црвено) даваат сегменти кон лево и десно, кои повторно се делат на ромбоидни клетки со еднакви страни (2а, 2б; 3а, 3б; и тн.). (б) По престанувањето на делбата на апикалната клетка, ромбоидните сегменти претрпуваат две нееднакви делби на две хлорофилни клетки и на хијалина клетка (x150). Хијалината клетка изумира откако нејзиниот сид ќе биде задрвенет со хеликалните задебелувања и ќе формира голем отвор кон надвор.

Репродукција. Некои гранки од апикалната розета се воочливи со својата посебна форма и обојување: на нив се создаваат половите органи. Машките гранки формираат округли **антеридиуми** на долги гранки во пазувите на филоидите (гаметите ослободени од нив се првите растителни сперматозоиди кои се откриени); женските гранки носат **архегониуми** на своите врвови. Како и кај *Неритикае*, но не и како кај останатите фолиозни мовови, архегониумите растат без апикална клетка. Спорогоните се развиваат на многу кратка дршка со проширено стапало. Некогаш, пред да се распукуне нивниот врв, тие се затворени во ембриотека, оставајќи го остатокот во вид на базален ракавец (Сл. 14В, означено со aw). Полутопчестата **колумела** во сферичната капсула е препокриена со спороформирачко ткиво во форма на купола (Сл. 14С, означено со s). **Археспорот** не настанува од ендотециумот, туку од највнатрешниот слој на амфитециумот (види “Bryopsida”).

Широкото **стапало** на спорангиумот е потонато во проширениот горен дел на својата дршка. Тој се издолжува како псевдоподиум по формирањето на спорогонот и го издигнува спорангиумот нагоре (Сл. 14В, означено со ps). Оперкулумот се празни експлозивно гласно, како резултат на зголемениот притисок во капсулата, додека спорите се исфрлаат и до 20 cm далечина.

ВТОРА КЛАСА: ANDREAEOPSIDA

Класата има една фамилија – *Andreaeaceae* со 120 видови, распоредени во три родови: на пример, *Andreaea*, кои формираат мали, густы, темно-кафеави баздови. Тие живеат на силикатни карпи во високите планини на Арктик и Антарктик. Како и кај *Sphagnum*, спорангиумот се издигнува со псевдоподиум, формиран од дршката на архегониумот. Спорангиумот, првобитно покриен со шапковидна **калиптра**, се отвара со четири надолжни пукнатини, меѓутоа четирите валви остануваат прикачени една со друга на врвот и во основата (Сл. 14I). Колумелата е препокриена со свончевидна празнина исполнета со спори, слично на родот *Sphagnum* (Сл. 14J). Протонемата е лентовидна и разгранета. Родот *Andreaebryum* нема псевдоподиум.

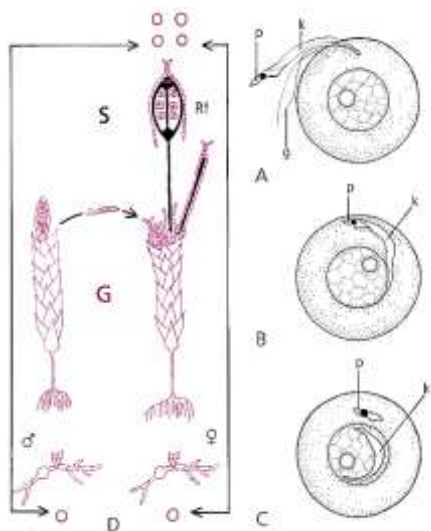
ТРЕТА КЛАСА: BRYOPSIDA (ФОЛИОЗНИ МОВОВИ ВО ПОТЕСНА СМИСЛА).

Спорангиумите кај членовите од оваа класа (Сл. 16) не се издигнати со гаметофитен псевдоподиум (како кај двете претходни класи), туку седат на диплоидна спорофитна **дршка, сета**. Животниот циклус е прикажан на Сл. 17D.



Сл. 16 Bryophytina, Bryopsida. *Polytrichum commune*. Гаметофитот зелен и со ливчиња; спорофитите се со спорангиуми на дршки

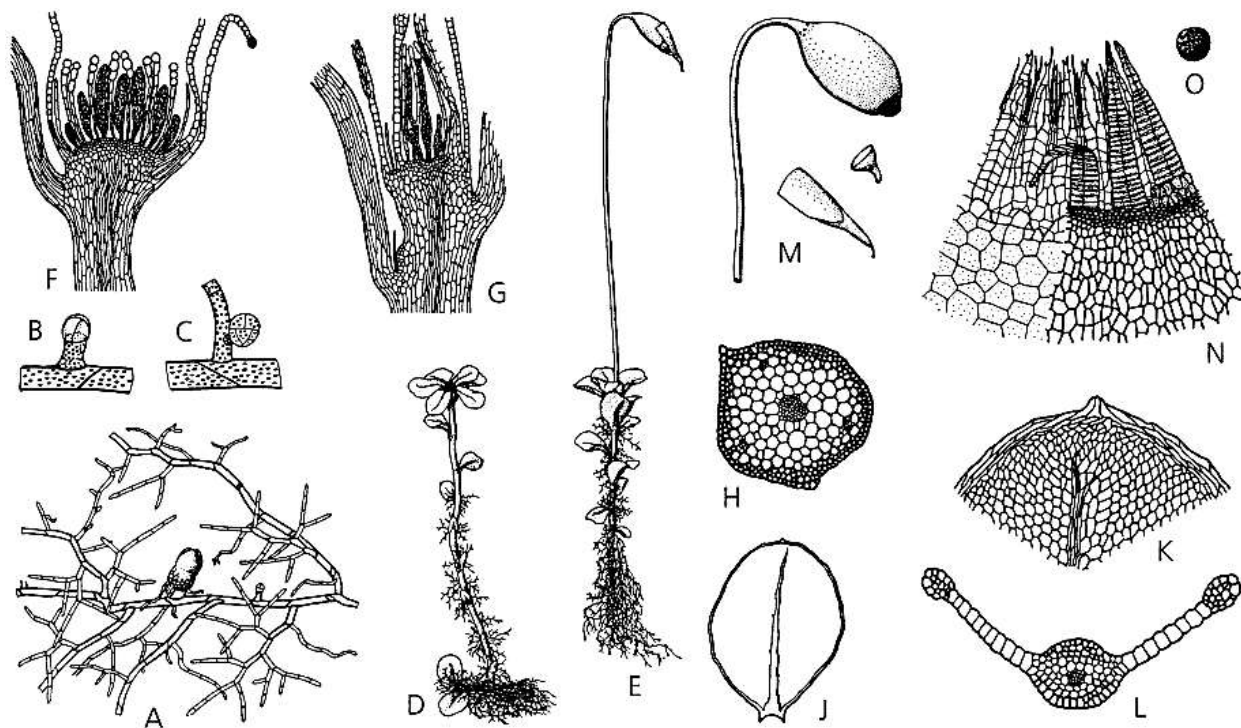
Развиток и структура на гаметофитите. Спорите кај фолиоозните мовови никнуваат во гаметофит. **Протонемата** има изглед на богато разгранети, позитивно фототрофни зелени филаменти (Сл. 18A), кои со голо око изгледаат како големи маси, слични на алги. Најнапред **хлоронемата** со перпендикуларни прегради развива филаменти богати со хлоропласти. Тие постепено стануваат **каулонема**, која е полегната по субстратот. Каулонемата се одликува со клетки сиромашни со хлоропласти и со коси прегради. Во услови на доволно светлина, каулонемата развива пупки (Сл. 18A), обично на кратки странични гранчиња. Покрај тоа, од каулонемата настануваат бројни, најчесто нагоре растечки, странични гранчиња, слични на гранчињата од хлоронемата. Пупките најнапред одвојуваат една или две клетки-дршки; потоа издолжената терминална клетка развива закосени сидови, формирајќи тространа пирамидална апикална клетка (Сл. 18B, C; Сл. 19). Нејзините три страни одделуваат сегменти за да формираат листостеблено мовно растение. Никулците формираат густе баздови секогаш кога заедно се формираат голем број пупки.



Сл. 17. Мовови. (a–d) Оплодување (кај *Phaeoceros laevis*; x900). (a) Сперматозоидите доаѓаат до јајната клетка. (b) Пронизување на сперматозоидот. (c) Сперматозоид во јајцевото јадро, цитоплазматски остатоци од сперматозоидот лево во плазмата на јајцето. (d) Животен циклус на дводомна фолиоозна мов (спора, протонема, гаметофит, оплодување, спорофит, мејоза, спори) Портокалова хаплофаза, црна диплофаза, g камшиче, G гаметофит, k клеточно јадро, p пластиди, R! мејоза, S спорофит

Гаметофитите кај Bryophytina се одликуваат со голема разновидност и висока диференцираност. Во мал број случаи тие се скоро целосно редуцирани во протонемален стадиум

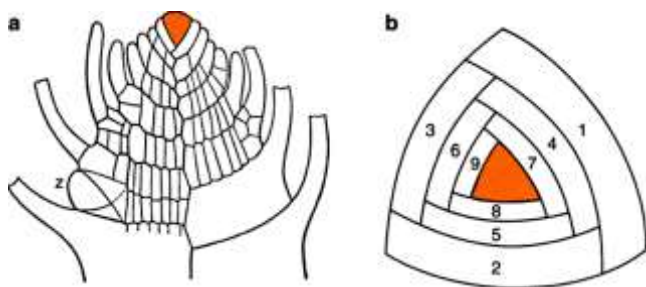
(На пример, *Ephemeropsis tjibodensis*, *Viridivellus pulchellum*). Стебленцата или растат исправени, носејки на своите врвови архегониуми, а потоа спорангиуми со дршки (**акрокарпни мовови**; Сл. 18F), или имаат перести разгранувања. Во последниот случај, архегониумите, а подоцна спорангиумите, се создаваат на кратки странични гранчиња (**плеурокарпни мовови**).



Сл. 18. Bryopsida. *Rhizomnium punctatum*. (a) Протонема со пупка (x20). (b) Настанување на пупка на протонемата; хлоропластите во горната клетка не се прикажани (x80). (c) Положба на тространата (со три страни за делење) апикална клетка (x85). (d) Машко растение со спорофит (x1). (e) Женско растение со спорофит (x1). (f) Антеридиуми на врвот од стеблото на надолжен пресек (x15). (g) Архегониуми на врвот од стеблото на надолжен пресек (x15). (h) Пресек на дршка со централно снопоче и три ленти на лисни траги (x40). (i) ливче (x4). (j) Врв на ливче (x25). (k) Напречен пресек низ долен дел на ливче (x50). (l) Зрел спорангиум со капаче и калиптра покрај него (x4). (m) Перистом; надворешниот перистом е отстранет лево; еден од трите надворешни перистомски запци свиен во исушена состојба (x30). (n) Спори (x100)

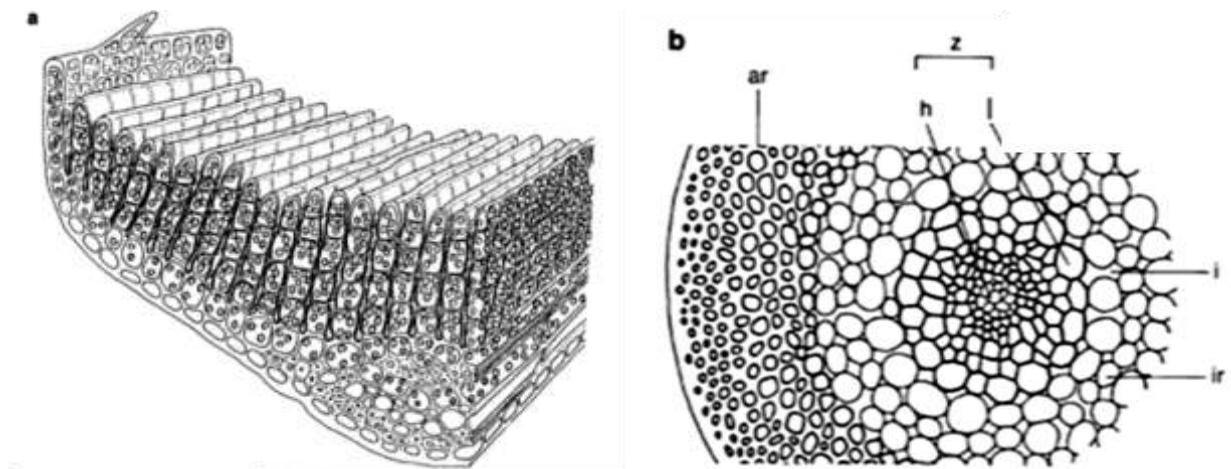
Стеблото обично има централна **спроводна жила** која минува низ него (Сл. 19H) и која кај некои форми (*Polytrichum*) е високо диференцирана. Спроводните жили (Сл. 18H; Сл. 20b) се секогаш присутни кај гаметофитот, а понекогаш и кај спорофитот. Како и кај спроводните снопочиња на васкуларните растенија, различни материи (вода, асимилирачки продукти) се транспортираат со различни типови клетки. За транспорт на вода и хранливи соли се користат **хидроиди**. Кога се целосно развиени, тоа се издолжени мртви клетки, без јадро или плазма и со задебелени надолжни сидови и закосени прегради. За разлика од трахеидите кај васкуларните растенија, сидовите на хидроидните клетки не се лигнифицирани и не се зајакнати со прстенести или спирални структури. Транспортот на асимилатите се одвива во издолжени клетки, **лептоиди**, чија структура и развиток потсетува на структурата од ситестите цевки кај васкуларните растенија. Страничните сидови често се задебелени и имаат помалку ситести пори (со плазмодезми) отколку понекогаш закосените прегради. Лептоидите во својата плазма имаат јадро и пластиди, иако тие можат да бидат дегенерирани. Хидроидите се скоро секогаш поставени кон внатре, а лептоидите периферно, често помешани со други елементи во централната жила. Тие се вклопени во обвивка од тенкосидни

клетки (внатрешна кора) и дебелосидни клетки (надворешна кора). **Стереидите** се живи издолжени клетки со јадра и пластиди, кои се лоцирани во близина на хидроидите. Тие имаат задебелени, но не и лигнифицирани сидови, кои служат за механичка поддршка (споредете со коленичките клетки). Во близина на лептоидите се наоѓаат паренхимски клетки. Тие споделуваат многу структурни и функционални особини, но паренхимските клетки немаат ситести пори во своите прегради. Централните жили можат да бидат поедноставени (на пример, да немаат лепторида), или дури да бидат и целосно редуцирани.



Сл. 19. Bryopsida. Апикалниот регион на стебло кај *Fontinalis antipyretica*. (a) Надолжен пресек (x120). (b) Тространа апикална клетка со три страни на делење (портокалово). Секој сегмент формиран од неа се дели периклинално на внатрешна клетка и на надворешна клетка на кората. Со тоа се создава кортикално ткиво и лист. Странични гранки се јавуваат под листовите со формирање на три страни апикални клетки. Кај *Fontinalis* листовите се поставени во три надолжни редови. Повеќето други фолиозни мовови имаат слабо асиметрични листови, што доведува до спирален (диспергиран) распоред на листовите. z апикална клетка

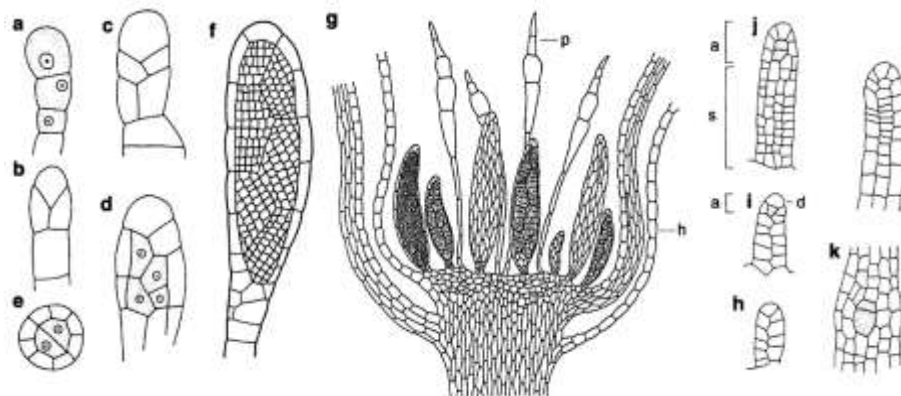
Снопчињата од лисните траги (Сл. 18H) можат да бидат поврзани со централната жила, или да завршуваат во кортикалниот паренхим; тие се тип на спроводно ткиво во филоидите, вклучен во формирањето на средната жила. **Непрекинат спроводен систем за вода** е единствено можен ако хидроидната врска помеѓу ливчињата и централната жила на каулоидот е непрекината (вистински лисни траги). **Поедноставувањата во спроводните жили на филоидите** се вообичаени. Често отсутствуваат хидроидите. Кога се присутни, само мал број од нив можат да го досегнат кортикалниот паренхим на каулоидите. Спроводните жили во филоидите имаат широки паренхиматични клетки, **спроводни клетки**, кои веројатно служат за транспорт на асимилати. Типични лептоиди се прилично ретки во филоидите (*Polytrichales*).



Сл. 20 Bryopsida, *Polytrichum*. (a) Структура а листот кај *P. formosum*; од горната страна има ламели кои содржат клетки со хлоропласти (x250). (b) *P. juniperinum*. Напречен пресек низ стебло (x120). ar надворешна кора, h хидроиди, i меѓуклеточни простори, ir внатрешна кора, l лептоиди, z централно снопче

Филоидите генерално имаат само еден слој од клетки. Рабните клетки на ламината често формираат целокрајна маргина (Сл. 18J, надворешен дел) или се назабени. Лисните клетки кај акрокарпните мовови се обично паренхиматични (изодијаметрични, Сл. 18J, внатрешен дел), но кај плеурокарпните мовови се прозенхимски (издолжни како кај Сл. 18G). Апикалната клетка на филоидите (acroкарпни форми) продуцира неколку десценденти кои се делат по должината на сидовите што се подредени повеќе или помалку перпендикуларно и вкрстено, најпосле формирајќи мрежа од изодијаметрични клетки. Кај плеурокарпните видови десцендентите се формираат со коси сидови од апикалната клетка и формираат ромбоидни полиња чии странични клетки се издолжени во аглите (странични клеточни агли се издолжени), што резултира со прозенхимска клеточна мрежа. Филоидите, особено оние со паренхиматична мрежа, често имаат средна жила од повеќе слоеви клетки (Сл. 18j-k).

Половите органи кај фолиоозните мовови се поставени во групи на краевите од главните оски или на помали странични гранчиња, опкружени со најгорните филоиди, кои се често адаптирани (перихецијални ливчиња) да служат како заштитна обвивка (Сл. 21).



Сл. 21 Bryopsida. (a–g) Развитие на антеридиум кај *Funaria hygrometrica*. (a) Зачеток со прва напречна преграда (x650). (b) формирање и (c) делба на апикалната клетка (x650). (d) Расчленување на клетки кои ги формираат сидот и сперматогеното ткиво (x650). (e) Истото како и кај (d), на напречен пресек (x650). (f) Скоро зрел антеридиум (x300). (g) Надолжен пресек низ врвот од стебло со антеридиуми кај *Mnium hornum*, антеридиумите делумно со страничен изглед, делумно на надолжен пресек (x100). (h–k) Развитие на архегониум кај *Plagiommium undulatum* (x250). (h) Дршката и натаму без зачеток на архегониум. (i) Архегониум во првата состојба на зачеток, со формирани централна клетка (источкана), покровна клетка и малку сидни клетки. (j) Централната клетка се дели на јајна клетка и на венерална канална клетка. (k) Голем број вратни канални клетки се одвојуваат од покровните клетки. а архегониум, d покровна клетка, h инволукрални брактеи, p парафиза, s дршка.

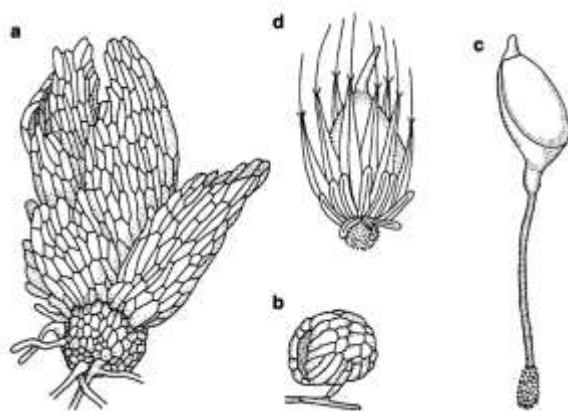
Дистрибуцијата на гаметангиумите е таква што фолиоозните мовови можат да бидат двополни, еднородни, или двородни, во зависност од тоа дали антеридиумите и архегониумите се наоѓаат на истиот изданок, на различни гранки од истото растение, или на различни растенија.

Вообичаено, помеѓу клеточните органи се наоѓаат голем број многуклеточни парафиза со сферични крајни клетки.

Антеридиумите и архегониумите на фолиоозните мовови имаат дршки и се разликуваат во својот развиток (онтогенија) од останатите мовови (и архегонијати; види „Птеридофити“), заради нивното формирање од сегменти на апикалните клетки (Сл. 21).

Веgetативна репродукција. Фолиоозните мовови имаат голем регенеративен потенцијал. Каулоидите и филоидите, кои се раскинати, можат веднаш да израснат во целосни растенија, или

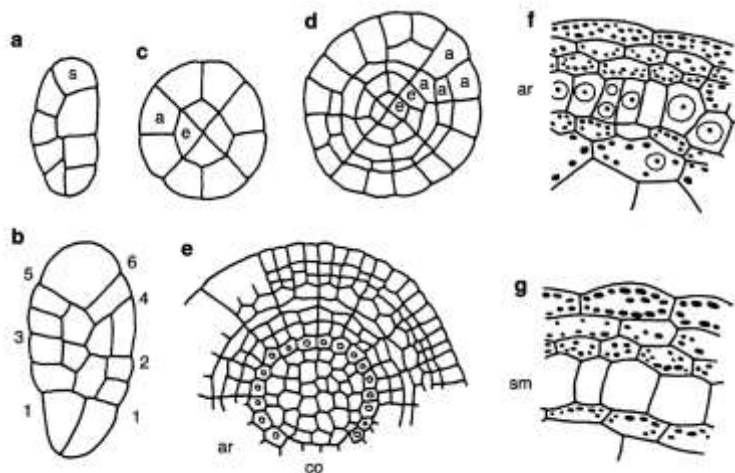
најнапред да се развијат во протонема. Некои видови развиваат и се шират со плодни тела – регенеративни клеточни комплекси кои растат надвор од лисните оски и врвовите на изданоците (Сл. 27N).



Сл. 22. Bryopsida, Buxbaumiales. (a–c) *Buxbaumia aphylla*. (a) Женски гаметофит (x35). (b) Машки гаметофит (x35). (c) Спорофит. (d) *Diphyscium sessile*.

Развиток и структура на спорофитот. Спорофитот е составен од тенка флексибилна дршка, **сета** (Сл. 18E), и од **спорангиум** кој е радијален (Сл. 18E) или дорзивентрален (Сл. 19C) и кој на почетокот е покриен со калиптра. Сетата го издигнува спорангиумот, такашто ветрот може лесно да ги зафати спорите и да ги разнесе. Горниот дел од сетата под спорангиумот се нарекува **апофиза**. Тоа е дел кадешто вообичаено се формираат стоми. Тие припаѓаат кон *Mnium* типот, кој, исто така, се наоѓа и кај папратите (Сл. 25A, B), но помеѓу фамилиите значително се разликуваат по бројноста (3–300 на еден спорангиум), формата и големината. По оплодувањето на јајната клетка со хемотактично привлечените сперматозоиди, зиготата се дели вкрстено неколку пати, развивајќи се во сегментиран, издолжен **ембрион**. Најгорната клетка обично има коси сидови, кои отсекуваат клиновидна апикална клетка со две страни на одделување (Сл. 23A, B, Сл. 24). Оваа апикална клетка одвојува сегменти на две страни, кои потоа се делат натаму. Во сегментите кои најпосле учествуваат во градењето на спорангиумот, кај левите и десните клетки се формираат радијални сидови, поставени нормално на сегментираниот сид (на напречен пресек на ембрионот се покажуваат четири квадранти; Сл. 20c). Квадрантите имаат периклинални сидови кои се делат на надворешни клетки (**амфитециум**) и на внатрешни клетки (**ендотециум**) (Сл. 23C, D). Надворешниот слој на ендотециумот обично станува **археспор** (Сл. 20e, f, означен со ar), кој целосно се дели на клетки мајки на спорите (Сл. 23G, означено со sm). Клетките мајки на спорите даваат четири хаплоидни спори со мејоза. Помалку или повеќе сферичните мејоспори обично имаат голем број хлоропласти (Сл. 18N). За разлика од Marchantiopsida, внатрешните клетки на ендотециумот не се вклучени во археспорот, туку формираат лента од стерилно ткиво, **колумела** (Сл. 23E, означено со co, Сл. 25A, означено со c), која е обвиена со спороформирачко ткиво (Сл. 25, означено со sz).

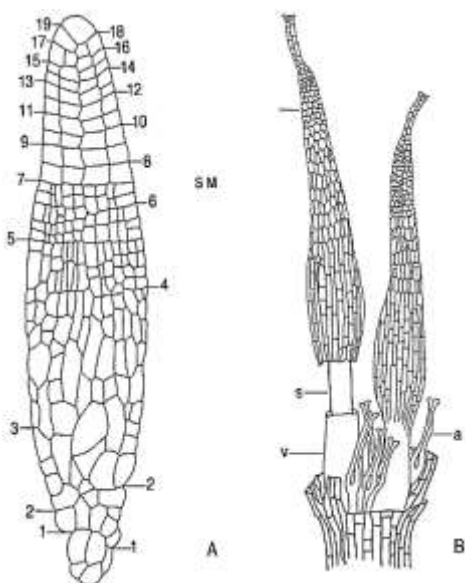
Колумелата функционира како обезбедувач на нутритивни и како резервоар за вода за спорите во развој; спорите додатно се исхрануваат со клетките од спорангиумот што се наоѓаат веднаш до празнината исполнета со спори, и кои се богати со плазма. Надвор од просторот со спорите кај незрел спорангиум има ефикасно асимилациско ткиво, покриено со епидермис. Колумелата и просторот со спорите исто така се опкружени и со меѓуклеточни простори (Сл. 25), формирани од амфитециумот и кои се особено добро развиени по созревањето.



Сл. 23 Bryopsida. Развoтoк на спoрoгoн кај *Funaria hygrometrica*. (a, b) Надолжен пресек, прва делба на зиготата (x300). (c–e) Напречен пресек (x300). (c) Поделба на ендотециум и амфитециум. (d) Натамошни делби. (e) Стар спорогон; во ендотециумот, најнадворешниот слој од клетки, археспорот, е одвоен од колумелата. (f, g) Напречен пресек низ археспор, мајки клетки на спори се појавуваат, но сè уште не се одвоени од него (x250).

a амфитециум, ar археспор, c колумела, e ендотециум, s апикална клетка, sm мајки-клетка на спори

Долниот дел од ембрионот (Сл. 24A), **стапалото (haustorium)**, се прикачува за ткивото на гаметофитот. Овој орган за прикачување (хаусториум) се пробива во долните ткива од дршката на архегониумот. Кај некои случаи (*Polytrichum*), пенетрацијата е толкава што продира и до централната жила на каулоидот. Хидроидите на стапалото многу тесно се поврзуваат со хидроидите на оската на гаметофитот. Понекогаш на стапалото има ризоидни додатоци кои продираат во ткивото на гаметофитот и, многу често, трансферни клетки кои се поврзани со паренхимските клетки или со лептоидите; тие се карактеристични со своите испреплетени, до конусовидни сидни лавиринти, со што ефикасно ја зголемуваат ресорптивната површина. Не постои цитоплазматична поврзаност (преку плазмодезми) помеѓу двете генерации. Често, изгледа дека овде има одредена дисхармонија помеѓу ткивата на гаметофитот и спорофитот.



Сл. 24 Bryopsida. (a) Надолжен пресек низ млад спорофит на фолиозна мов (*Pogonatum urnigerum*) (x150). Броевите ги претставуваат секвенците од сегменти. Сегментите од 1–7 го формираат стапалото на спорофитот. (b) Pottiales, *Pottia lanceolata* (x40). Горен дел од стеблото, ливчињата се отстранети. Два архегониуми се оплодени. Ембрионот од левата страна, со издолжување на својата сета, го издигнува горниот дел од својата ембриотека како калиптра, додека долниот дел останува долу како ракавец /вагинула/. Ембриотеката десно е сè уште целосна.

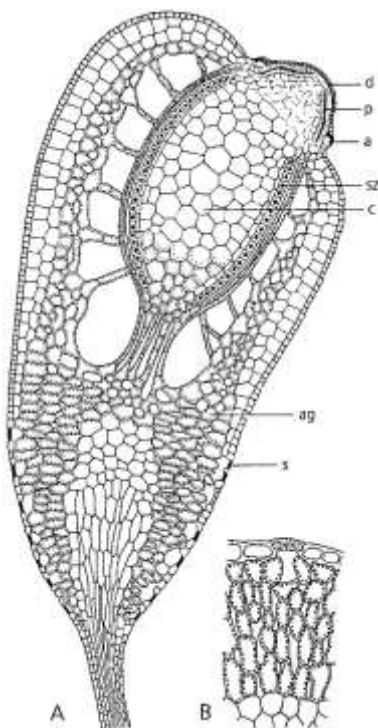
a неоплоден архегониум, k калиптра, s сета, v ракавец, SM положба на меристемот

Младиот спорофит (ембрион) на почетокот е обвиен со обвивка (**ембриотека**) која е формирана од stomачниот дел на архегониумот, дршката на архегониумот, па дури и од ткивото на каулоидот. Стапката на растот на ембриотеката не се совпаѓа со издолжувањето на спорофитот. Најпосле, таа се раскинува, горниот дел останува врз спорангиумот како **калиптра**, додека долниот

дел се задржува долу, како **ракавец (vaginula)**, Сл. 24B). Вратот на архегониумот наскоро се исушува и се задржува на врвот од калиптрата. Калиптрата не е диплоидно спорофитно ткиво, туку хаплоидно гаметофитно ткиво (Сл. 17D).

Зрелиот **спорангиум** формира посебни прстенести структури за отварање, кои се користат и за рассејување на спорите. Горниот дел од сидот на спорангиумот е преобразен во вид на **капаче** (operculum) (Сл. 18M, Сл. 25A, означено со *d*). Под работ на капачето често постои тесна круна, т.н.р. **прстен** (annulus) (Сл. 25A, означено со *a*, Сл. 26). Неговите клетки содржат слуз која истекува, предизвикувајќи распукнување на капачето при созревањето (калиптрата е веќе отпадната). Откако капачето ќе биде отфлено, спорангиумот добива изглед на урна, откривајќи го **перистомот** (Сл. 18M, Сл. 25A, означено со *p*). Тоа е прстен од најчесто запчести израстоци кои одат по работ на спорангиумот. Перистомот е карактеристичен за фолиоозните мовови и отсуствува само кај многу мал број видови. Во структурата на перистомот постои одредена разновидност.

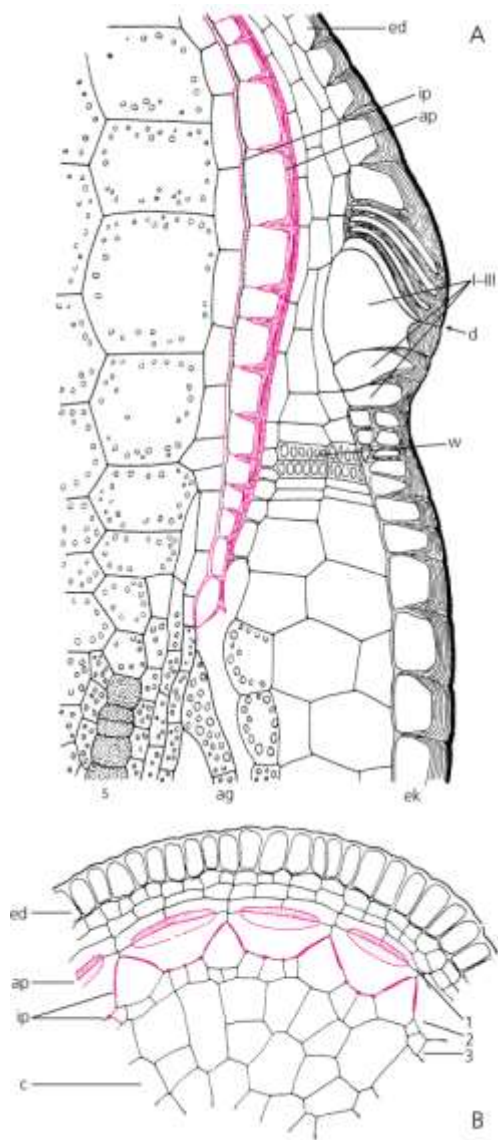
Кај мал број мовови (Polytrichales, Tetraphidales), **запците на перистомот** се формирани од редови од цели клетки. Кај сите останати мовови, перистомот што се формира под капачето е составен од задебелени делови од клеточни сидови од трите најнадворешни слоеви од амфитециумот.



Сл. 25. Bryopsida. (a) Надолжен пресек низ спорангиум на фолиоозната мов *Funaria hygrometrica* (x25). (b) Асимилационо ткиво со стоми (x90). а прстен (annulus), ag асимилационо ткиво, с колумела (columella), d капаче, p перистом, s стома, sz спорогени клетки.

Развитокот на перистомот може да биде следен со проучување на напречни (Сл. 26B) и надолжни (Сл. 26A) пресеци, направени низ горниот дел од спорангиумот. Тангенцијалните сидови помеѓу првиот и вториот слој клетки се особено зајакнати. Меѓутоа, клеточните сидови помеѓу вториот и третиот слој остануваат слабо задебелени. Радијалните, како и незадебелените делови од тангенцијалните сидови од клеточните слоеви конечно се распаѓаат, оставајќи ги задебелените тангенцијални сидови зад себе. Овие останати (тангенцијални) клеточни сидови го формираат перистомот, давајќи му двослојна структура (Сл. 18M). Надворешниот перистом има 16 хоризонтално гребенести запци, прикачени за внатрешниот раб на сидот на спорангиумот (Сл. 18M). Внатрешниот перистом лежи блиску до надворешниот и е составен од тесни ламели и филаменти („цилии“), со напречни гребени од

внатрешната страна и кои се споени заедно во мембрана во проксималните региони (Сл. 18М, Сл. 26, означено со ip). Помеѓу два надворешни перистомски запци, секогаш има две цилии од внатрешниот перистом (група Diplolepidae, наспроти Haplolepidae со само една перистомска круна).



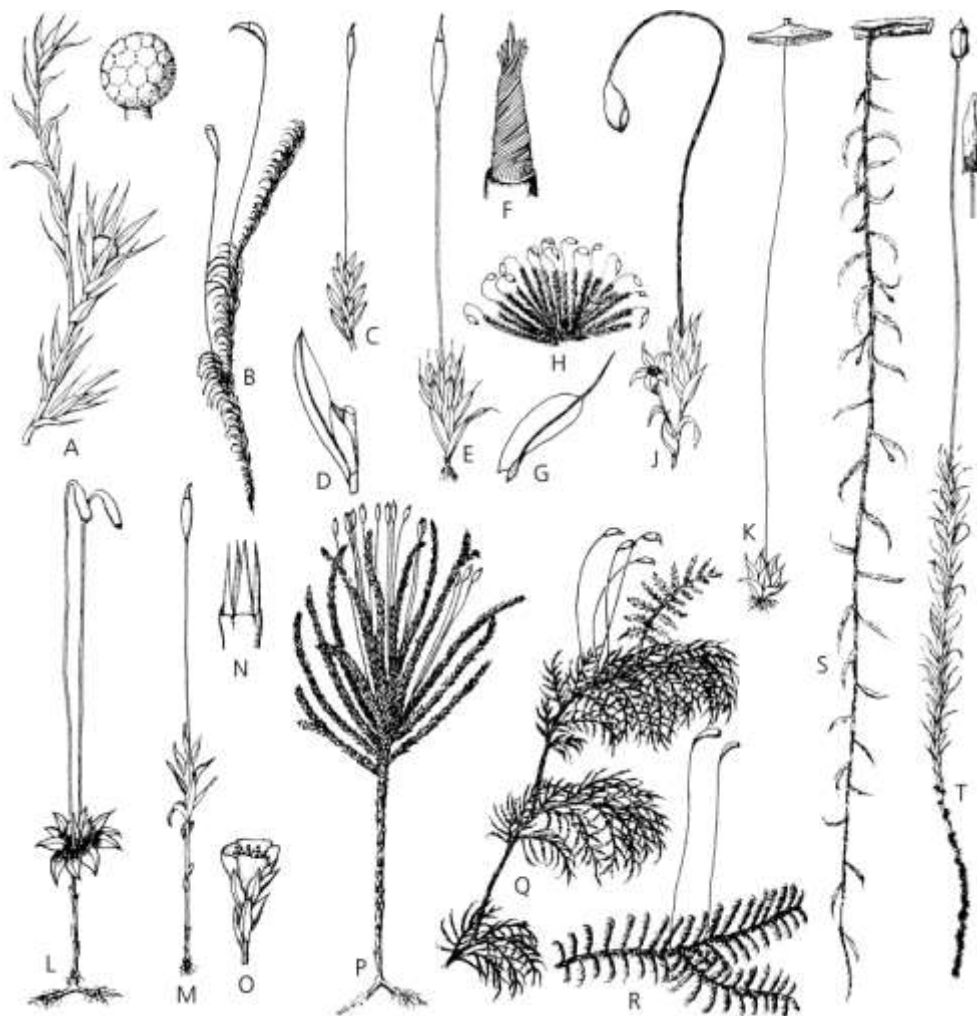
Сл. 26. Bryopsida. (a) *Funaria hygrometrica*. Надолжен пресек низ горен дел од спорангиум на фолиозна мов пред отворањето (x200). (b) *Rhizomnium punctatum*. Напречен пресек низ перистомска зона на спорангиум (портокалово) (x120). ar надворешен перистом, ag асимилационо ткиво, с колумела, d абсцизиска зона, ed епидермис на капачето, ек епидермис на спорангиумот, ip внатрешен перистом, s клетки-мајки на спори, w потпирач на перистомот, I-III клетки на прстенот, 1-3 трите највнатрешни слоеви на амфитециумот

Надворешните перистомски запци се движат хигроскопски, затворајќи го и отворајќи го спорангиумот (Сл. 18М), во зависност од времето (суви услови обично условуваат превиткување кон надвор), и така, најпосле, ги расејуваат спорите. Навалените спорангиуми и оние со широк отвор обично имаат добро развиен перистом, додека тој е често редуциран кај видови со исправени, тесноусни спорангиуми (Сл. 28d).

Во експеримент е можно да се добие протонема од ткиво на млад спорофит и така да се формира диплоиден гаметофит, кој потоа ќе формира тетраплоидни спорофити. Со спроведување на доволен број повторувања на овој процес, може да се формираат гаметофити со хромозомски сет кој е 16 пати поголем од почетниот. Хромозомскиот број кај многу видови покажува дека гаметофитот на мововите има два до четири пати од хромозомскиот комплемент во секое клеточно јадро и со тоа често се

полиплоиди. Во овие случаи, спорофитот и натаму има двоен хромозомски комплемент кај својот гаметофит.

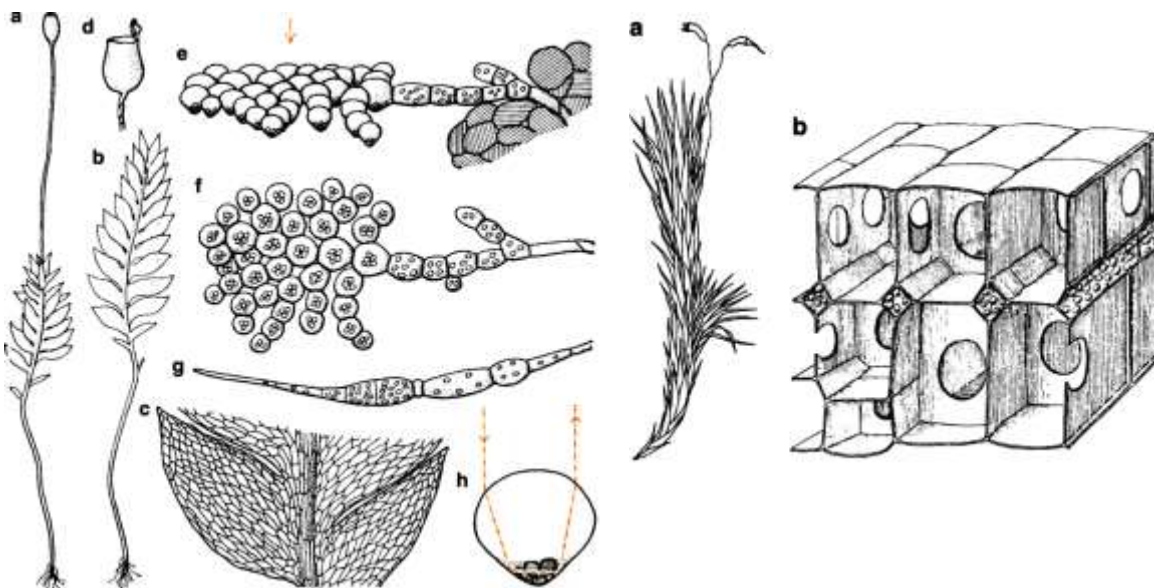
Систематика. Систематската класификација на приближно 15,000 видови во класата се базира на карактери од гаметофитите и спорофитите (особено перистомот). Во надредот Polytrichanae, перистомот е сè уште формиран од целосни, издолжени влакнести клетки, или клетки во форма на коњска потковица. Гаметофитите се акрокарпни и поседуваат високо диференцирани спроводни жили кои се дел од континуиран спроводен систем за вода. Често среќаван род е *Polytrichum* (Сл. 27S), чии игловидни листови од горната страна формираат асимилирачки ламели; тоа се редови од клетки богати со хлоропласти (Сл. 20). Главно акрокарпните Dicrananae имаат многу едноставен перистом или тој целосно отсуствува (Haplolerpidaeae). Овде, меѓу другите, припаѓа *Leucobryum*, кај чии филоиди доминира средното ребро и кои имаат два типа на клетки: живи, зелени клетки и мртви клетки за складирање вода (Сл. 26). Други родови кои припаѓаат овде се *Archidium* (Сл. 27A); *Fissidens* (Сл. 27C, D); *Tortula*, со извиени перистомски запци (Сл. 27E–G); и *Grimmia* (Сл. 27H).



Сл. 27 Bryopsida, форми на растење. (a) *Archidium alternifolium*, цело растение (x5) и спорангиум (x20). (b) *Dicranum scoparium*, тригодишно растение (x1). (c) *Fissidens bryoides* (x4). (d) Растение од *F. bryoides* (x15). (e–g) *Tortula muralis*. (e) изглед (x4). (f) Перистом (x30). (g) Растение со стаклести влакна (x10). (h) *Grimmia pulvinata* (x1). (i) *Funaria hygrometrica* (x2). (k) *Splachnum luteum* (x1). (l) *Rhodobryum roseum* (x1). (m–o) *Tetraphis pellucida*. (m) Хабитат (x2). (n) Перистом. (o)

Плодно тело (x8). (p) *Climacium dendroides* (x1). (q) *Hylocomium splendens*, четиригодишно растение (x0.5). (r) *Cratoneuron commutatum* (x0.5). (s) *Papillaria deppei* (x0.5). (t) *Polytrichum commune* заедно со млад спорангиум покриен со калиптра.

Следните редови имаат главно двоен перистом (Diplolepidae; на пример, Сл. 18M). Акрокарпен вид кој често се среќава на опожарени места е *Funaria hygrometrica* (Сл. 27I). *Splachnum luteum* (Сл. 24j) се карактеризира со јасно обоена, дисковидна апофиза на спорангиумот, која се користи за привлекување инсекти за рассејување на спорите. Други, главно акрокарпни родови се *Rhodobryum* (Сл. 27K); *Mnium* (или *Rhizomnium*; Сл. 18); *Climacium*, со својот дрвовиден изглед и главно редуциран внатрешен перистом (Сл. 27O); како и тропскиот *Papillaria* (Сл. 27R). Плеурокарпни родови се *Hylocomium* (Сл. 27P) од шумскиот приземен кат и видовите од родот *Cratoneuron* (Сл. 27Q), кои се наоѓаат во извори и формираат варовнички туфи /седри/. Следните примери се изолирани кај фолиозните мовови. Со значително редуциран или отсутен гаметофит се карактеризираат *Buxbaumia* (Сл. 22A) и *Diphyscium* (Сл. 22D). *Tetraphis pellucida*, чест вид на гнили дрва, има четири перистомски запци составени од снопчиња од клеточни редови (Сл. 27L–N). *Schistostega pennata* (Сл. 28) е адаптирана на ниши сиромашни со светло, како што се пештерите. Нејзината перенијална протонема формира сферични клетки кои ја собираат доаѓачката светлина и делумно ја рефлектираат (Сл. 28E, H). Секундарните дворедни филоиди на гаметофитот се ориентирани нормално на светлината (Сл. 28A, B).



Сл. 28 Bryopsida. *Schistostega pennata*. (a) Младо растение со спорангиум (x10). (b) Стерилно растение (x10). (c) Дел од растение кај (b) (x50). (d) Отворен спорангиум (x25). (e) Протонема, страничен изглед; стрелката ја покажува насоката на светлината (x150). (f) Истото како кај е, гледано одозгора (x150). (g) Плодно тело кај протонема (x150). (h) Патека на светлосните зраци кај протонемална клетка.

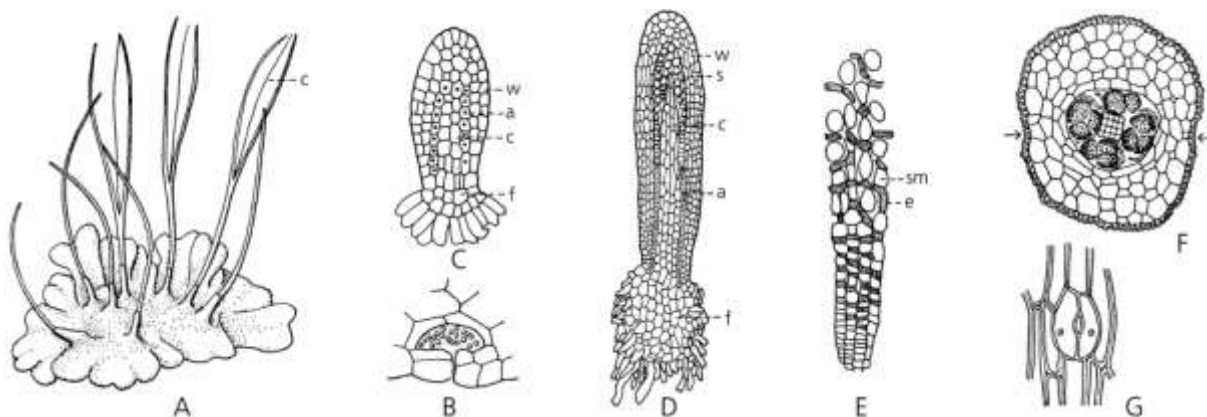
Сл. 29 Bryophyta, Bryopsida. *Leucobryum glaucum*. (a) Гаметофит со спорофити (x1). (b) Лисна структура: два слоја на неплазматични клетки со големи сидни пори; помеѓу нив се наоѓаат мали издолжени клетки со хлоропласти (x300).

СЕДМИ ПОТТИП: ANTHOCEROPHYTINA

Anthocerophytina (Сл. 30) формираат мала група од околу 100 видови, кои се обединети во еден ред – Anthocerotales, што опфаќа преживеани видови. Фамилијата Anthocerotaceae има гаметофит со едноставна дисковидна форма, насечен талус кој е голем неколку центиметри и е прикремен за подлогата со ризоиди (Сл. 30a). Клетките од, во голема мера униформниот паренхим, имаат, за разлика од останатите бриофити, по еден чашковиден хлоропласт со пиреноиди. Епидермисот на талусот од долната страна има стоми со две гравовидни стомини клетки. Меѓутоа,

соодветните интерцелуларни празнини се исполнети со слуз и се колонизирани со синозелената алга *Nostoc* (Сл. 30b). Ризоидите имаат мазни внатрешни сидови.

Оплодената јајна клетка се дели со преграда на две клетки, од кои горната клетка (лежи наспроти вратот на архегониумот) се развива во спорангиум, по натамошно делење. Долната од двете клетки станува набрекнат хаусториум (стапало), прикачен во талусот со ризоидовидни клетки (Сл. 30d). Спорангиумот, долг 1–7 cm, е приседната, роговидна капсула во форма на луспа/силиква/, со две надолжни валви (Сл. 30a). Внатрешната структура е (за разлика од *Marchantiopsida*) побогато диференцирана. Надолжната оска има лента од стерилно ткиво од само неколку редови клетки - колумела (Сл. 30c, d, означено со c). Таа е обвиеана со тенок спороген слој од клетки (археспор; Сл. 30, означено со a), кои продуцираат мејоспори и стерилни елатери (конвергентна еволуција со *Marchantiophytina*). За секоја клетка-мајка на спора (или тетрада од спори после мејоза) има завршена елатера, или стерилна клетка сè уште способна за делба, такашто со митотичката делба се зголемува бројот на елатерите над бројот на спорите. Тие се распоредени перпендикуларно на надолжната оска на спорангиумот (напречна положба Сл. 30e). За разлика од останатите бриофити, стерилниот дел од спорангиумот не созрева рамномерно по целата должина, туку се издолжува непрекинато од меристемска зона што се наоѓа во основата на спорангиумот. Сидот на спорангиумот има двоклеточни стоми (Сл. 30g) и има хлоропласти во своите клетки.



Сл. 30 Streptophyta, Anthoceroophytina, Anthocerotales. (a) *Phaeoceros laevis*. Талус со незрели и отворени спорангиуми; колумела (x2). (b) *Anthoceros vincentianus*. Стома од долната страна на талусот, со респираторна празнина колонизирана со *Nostoc* (x270). (c) *Anthoceros punctatus*. Надолжен пресек низ млад спорогон (x130). (d) *Dendroceros crispus*. Надолжен пресек низ скоро зрел спорогон (x80). (e) *Anthoceros punctatus*. Нееднакви клеточни делби во археспорот (x100). (f) *Anthoceros husnoti*. Напречен пресек на спорогон со тетради од спори и колумела; стрелките покажуваат абсцисиски точки на сидот од спорангиумот (x100). (g) *Anthoceros pearsoni*. Стома на спорогон (x125). a археспор, c колумела, e елатери, f стапало на спорогонот, s спори, sm клетки-мајки на спори, w сид на спорогонот.

Anthoceros (на пример, *A. punctatus*) има служни празнини кои се јавуваат како точки на горната површина од лациниозниот талус и црни, бодливи спори во спорогонот. *Phaeoceros* (на пример, *P. laevis* на полиња со стрништа сиромашни со варовник) има жолтеникави, папилосни спори и нема служни празнини во талусот со лобуси.

Талусот кај *Notothylaceae* е малечок (само неколку милиметри во дијаметар) во споредба со талусот на претходната фамилија.

Anthoceroophytina иако формира талусен гаметофит, по низа карактеристики се разликува од *Marchantiopsida* (*Jungermanniopsida*, *Marchantiopsida*). Клетките на гаметофитот немаат никакви маслени телца (често присутни кај талусните *Marchantiopsida*), а секоја од нив содржи по еден

хлоропласт со пиреноиди. Гаметофитите и спорофитите имаат вистински стоми (родот *Marchantia* има само респираторни празнини). Фолиозните мовови и антоцеротовите го споделуваат овој карактер со вишите копнени растенија. Спорофитот расте со интеркаларен меристем; така, неговиот раст не е ограничен. Прицврстувањето на спорофитот на гаметофитот (трансферно ткиво) е од сличен тип како и кај папратовидните Psilophytina, а не е сличен со останатите групи мовови. Елатерите кај Anthocerophytina се разликуваат од елатерите кај Marchantiopsida (имаат мазни сидови) затоа што имаат различно потекло; фолиозните мовови никогаш немаат елатери. Антеридиумите се ендогени уште на почетокот (кај Marchantiopsida се на почетокот егзогени, но подоцна се обвиваат со ткивото на гаметофитот). Дури и архегониумите се вмакнати во талусот.

Не постојат фосилни наоди кои би овозможиле разјаснување на филогенијата на Anthocerophytina. Анализите на DNA ги ставаат антоцеротовите поблиску до наредните зелени копнени растенија, отколку до другите бриофитни групи.

ОРГАНИЗАЦИСКО НИВО: ТРАСНЕОРНУТА (ВАСКУЛАРНИ РАСТЕНИЈА)

Папратите (Pteridophyta) и семените растенија (Spermatophyta) имаат вистински спроводни (васкуларни) снопчиња (не само спроводни жили како мововите) во своите изданоци, листовите и корените, кои служат како транспортни системи за вода со минерали, и за асимилати. Од тие причини, тие се одделуваат како **васкуларни растенија (трахеофити)**, издвојувајќи се од бриофитите, кои немаат такви снопчиња³. Тие се посебно адаптирани за живот на земјата, надвор од вода и се класифицираат на птеридофити и семени растенија.

Спроводните снопчиња на васкуларните растенија се јасно одвоени од околните ткива, а транспортните елементи за вода (трахеиди и трахеи) имаат зацврснати, лигнифицирани клеточни сидови. Распоредот на спроводните снопчиња во изданокот на васкуларните растенија се нарекува *стела*. За време на процесот на зголемување на адаптираноста кон копно на васкуларните растенија, стелата прогресивно ги развивала своите функции за транспорт на материи и за поткрепа (протостела, актиностела, плектостела, сифоностела, еустела, атактостела).

ОРГАНИЗАЦИСКО НИВО: ПТЕРИДОФИТИ

Птеридофитите, слично на бриофитите, примарно се адаптирани за живот на копно, но нивните ткива и органи се уште пофункционално диференцирани. Во смената на генерациите кај денешните птеридофити доминира спорофитот (Сл. 31h). Тој кај ликофитите (Lycopodiophytina), прешлигите (Equisetophytina) и вистинските папрати (Filicophytina) е зелено, независно растение, поделено на стебло, листови и корени. Стеблата на изумрените примитивни папрати (псилофити) биле вообичаено униформни, безлисни, дихотомно разгранети изданоци, изградени од **мезоми** и терминални гранки, наречени **теломи** (Сл. 33, дијаграми а, b). Тие, како и денешните Psilotales, исто така немале вистински корен, туку се прикрепувале за подлогата со полегнати изданоци - **ризомоиди**. Диплоидниот спорофит на птеридофитите е високо развиен во споредба со мововите

³ Има примери за мовови со транспортни системи за вода кои ја задржуваат оригиналната примитивна структура на васкуларните снопчиња

и, заради адаптирање кон копнениот живот, се стекнал со поцврсти спроводни снопиња и со вистински корени. Кутинизацијата на епидермисот овозможува стеблата да растат во воздушниот простор, да формираат листови и асимилираат јаглероден диоксид. Уште поважно, тоа значи дека спорофитот повеќе не зависи од гаметофитот за исхрана со органски материи и со тоа е отстранет другиот инхибирачки фактор за големината на растенијата.

Птеридофитите се имаат развиено во најмалку две линии паралелно со бриофитите, иако и двете групи веројатно настанале од заедничка копнена анцестрална група, која се развила од предок сличен на алгите. Помеѓу алгите, како предци можат да бидат земени предвид единствено претставници на Streptophyta. Поранешното постулирано директно филогенетско настанување на птеридофитите од бриофити, на пример, од предок сличен на *Anthoceros* кој еволуирал во поголем, повеќе диференциран и сè повеќе независен спорофит (*Sporogonites*), е помалку веројатно сценарио. Додека бриофитите, повеќе или помалку, ја достигнале својата највисока точка од својот развој за време на Карбон, пред околу 250 милиони години, процутот на птеридофитите само што започнал.

Бриофитите го освоиле копното со својот гаметофит а потоа биле ограничени во своето распространување на посебни еколошки ниши. Птеридофитите и (особено) семените растенија ја достигнале својата доминантна улога во копнената вегетација со развивање на нивниот спорофит. Еволутивната предност на спорофитните растенија веројатно лежи во нивната генетичка стабилност и зголемената стапка на рекомбинации (по секој настан на сингамија, се одвива митотичка делба на јадрото, со што се овозможува во мејозата да учествуваат голем број диплоидни јадра), како и во развојот на заштитни структури за гаметофитот, кој е почувствителен на копнените услови.

Хаплоидниот **гаметофит** на птеридофитите се нарекува **проталиум** (Сл. 31а). Тој живее најчесто само неколку недели, расте до само неколку центиметри во дијаметар и покажува сличност со талусните Hepaticae. Типичниот развој (отстапувањата од нормалното се прилично разновидни) завршува со едноставен зелен талус, прикремен од долната страна за подлогата со едноклеточни, цевчести ризоиди. Тој продуцира голем број **антеридиуми** и **архегониуми**. Процесот на оплодување може да се одвива само во вода (слично на бриофитите) и бара навлажување на проталиумите.

Гаметофитот на птеридофитите – ако не е екстремно редуциран – останува талусен (проталиум) и ретко формира трахеиди (*Psilotum*). Развојот завршува рано, со формирање на антеридиуми и архегониуми, кои често пати се многу поедноставни од гаметофитот на бриофитите (крупни, многуклеточни гаметангиуми на мововите се споредливо попримитивни во споредба со помалите неколкуклеточни).

Фолиоозните мовови (Bryophytina) имаат бројни (10–30 или повеќе) вратни канални клетки, Marchantiophytina имаат помеѓу четири и осум, Anthocerophytina имаат шест, додека птеридофитите често имаат една или само неколку. Кај Anthocerophytina, за разлика од Marchantiophytina и Bryophytina, епидермалната клетка, наменета за архегониум, не продуцира клетка-дршка, туку се дели директно на оскова клетка и на три клетки на корилот. Архегониумите кај птеридофитите покажуваат слична онтогенија; меѓутоа, отсутствува делбен стадиум кој продуцира корилни клетки.

Антеридиумите и архегониумите кај Bryophytina и Marchantiophytina се егзогени, т.е., слободни, а дури подоцна се обвиени со ткивото на гаметофитот, ако воопшто бидат обвиени.

Anthocerophytina и папратите развиваат антеридиуми и архегониуми ендогено, т.е., тие се обвиваат со гаметофитно ткиво во јувенилен, а делумно и во подоцнежни развојни стадиуми.

По оплодувањето, зиготата се развива во диплоидна генерација, спорофит (Сл. 31h, дијаграми 3, 4), кој сосема се разликува од спорофитот кај бриофитите. На сличен начин со мововите се одвиваат само почетните развојни стадиуми. Проталиумот кај повеќето видови пропаѓа мошне брзо, но ако оплодувањето биде инхибирано на било кој начин, тој може да опстојува многу години. Никулците на спорофитот растат во независно перенијално растение со корени, изданоци и листови – „типична“ папрат (Сл. 31h, дијаграм 4, Сл. 53a, Сл. 56, Сл. 62a). Спорофитот на папратите е вистински кормус, развиен со текот на еволуцијата.

Ембрионален развиток. Кај денешните птеридофити, наскоро откако ќе се случи првата клеточна делба на оплодената јајна клетка, покрај хаусториумот (стапало), се формираат и кореновиот, стеблениот и лисниот примордиум⁴. Со растот на ембрионот (и натаму прикачен за проталиумот; Сл. 34b, Сл. 62), тие се развиваат во апикални ткива на првиот корен, стеблото и првите листови. Поседувањето на корен е карактеристично за повеќето птеридофити. Крајот од оската на никулецот кој е наспроти полот на изданокот би требало да биде наречен пол на кренот; меѓутоа од него (од кореновиот пол) само кај сперматофитите се развива примарен корен, додека првиот корен кај птеридофитите се формира ендогено, како изросток на изданокот кој се јавува странично на главната оска (Сл. 62b, означено со w). Заради тоа, никулците кај птеридофитите не се биполарни како кај сперматофитите, туку се **еднополарни**. Коренот на никулецот (Сл. 31b, означен со w) наскоро пропаѓа и се формираат голем број странични адвентивни корени (**примарна хоморизија**).

Положбата на ембрионот (Сл. 62) обично е ендоскопска (врвот на изданокот е завртен обратно од вратот на архегонијата; како кај Pteridopsida, *Lycopodium*, *Selaginella*), а поретко е егзоскопски (Ophioglossales; исто и *Psilotum*, *Equisetum*, *Isoetes*).

Кај повеќето птеридофити трите основни органи растат со **апикални клетки**. Еуспорангијатите Ophioglossales и Marattiopsida, како и некои членови од Lycopodiopsida (*Lycopodium*; *Selaginella* делумно сè уште растат со апикални клетки), растат со **групи од иницијали** или **примордии**. *Rhynia*, примитивен птеридофит, веќе се карактеризирала со ваква напредна особина.

Дихотомно или странично (но никогаш од лисни пазуви) разгранетиот изданок носи многу **листови**. Корените имаат **коренова капа**, додека нивните **странични корени** настануваат од највнатрешниот кортикален слој, не од перициклот. Листовите, особено кај поразвиените птеридофити, анатомски кореспондираат со листовите на семените растенија. **Епидермисот** на надземните делови генерално е покриен со **кутикула** (важен услов за копнен живот на големо растојание од земјиштето) и е перфориран со **стоми**. Епидермалните клетки главно сè уште имаат **хлоропласти**. Стеблата, корените и листовите поседуваат спроводни снопчиња со диференцирани ситести и трахеални елементи. Доминираат **концентрични спроводни снопчиња** (со внатрешен ксилем -хдроцентрични), било да се единечни или во поголем број, иако можат да се сретнат и други типови на снопчиња. Транспортот на материи се одвива низ издолжени ситести клетки. Секундарно задебелување со помош на камбиум се јавува спорадично и слабо кај денешните

⁴ МК: примордиум (множина: primordia) во ембриологијата се дефинира како орган или ткиво во својата најрана препознатлива состојба на развиток. Клетките на примордиумот се нарекуваат примордијални клетки.

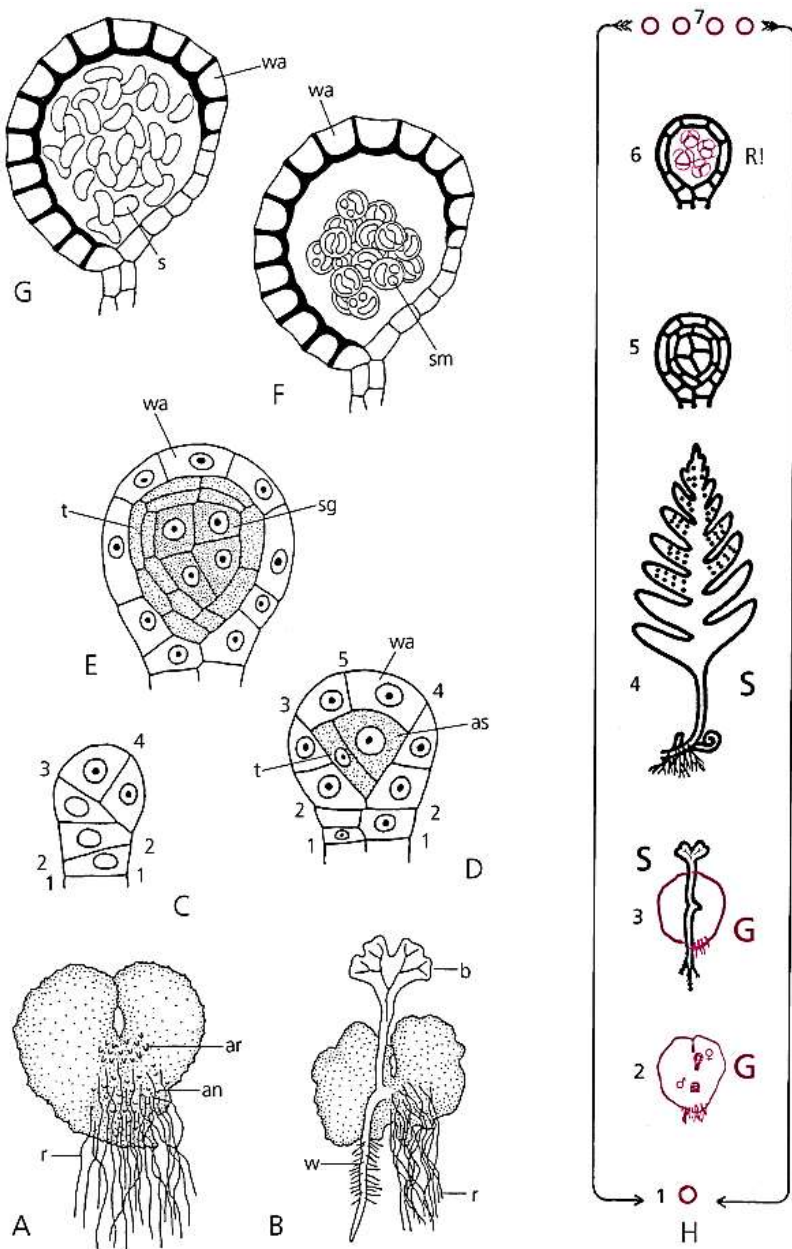
фамилии, иако неговото присуство е карактеристично за некои фосилни птеридофитни групи. Овде за прв пат во филогенијата на растенијата тие се јавуваат во нивната типична форма и поседуваат **лигнифицирани трахеиди** за транспорт на вода. Ретко (на пример, кај *Pteridium*) се сретнуваат и **трахеи** (Сл. 57, означено со t). Овде сè уште нема специјализирани елементи за поддршка на васкуларните снопиња, меѓутоа транспортните елементи за вода се често зајакнати со прстенести или други структури (Сл. 57). Транспортот на вода на големи растојанија и истовремениот пораст на механичкото зацврстување, се постигнати со развивањето на дрвенести трахеиди, кои им овозможуваат на птеридофитите да се развијат во богато структурирани, делумно грмушковидни копнени растенија, развиток кој мововите никогаш не го постигнале. Дури и клеточните сидови на механичките ткива надвор од спроводните снопиња обично содрат лигнин. Поседувањето корен обезбедува доволно вода и овозможува развиток на поголеми фолиозни листови кои можат да обезбедат асимилати.

Спорангиуми со мејоспори (Сл. 31g, h, дијаграм 6) се формираат на листови и само кај многу примитивни класи се наоѓаат директно на недиференцираните изданоци. Спорангиумите можат да се развијат на многу различни начини. Листовите кои ги носат спорангиумите се нарекуваат **спорофили**. Тие се често многу попусти од асимилационите листови (**трофофили**) и се собираат заедно во посебни **гроздови**: овие гроздови од спорофили можат веќе да се именуваат како „цветови“. Тие служат да ги издигнат спорите повисоко (релативно) над субстратот.

Спорангиумите го опкружуваат археспорот со спорогено ткиво (Сл. 31e, означено со sg, h, дијаграм 5); неговите клетки се округли, одвоени една од друга и стануваат клетки мајки на спори (обично 16), од кои со мејоза се формираат четири, обично тетраедрални, хаплоидни мејоспори. Околу спорогеното ткиво постојат додатни клетки на спорангијалниот сид, често во неколку слоеви, кои овозможуваат исхрана и го формираат тапетумот (Сл. 31e). Клетките од секреторниот тапетум ја лачат својата содржина низ сидовите. Клетките на плазмодискиот тапетум се разградуваат, ослободувајќи го протопластот, кој се обединува и формира **периплазмодиум**. Периплазмодиумот потоа мигрира помеѓу младите спори во процесот на одвојување од нивните тетради, ги исхранува и се користи за орнаментирање на сидовите на спорите (**периспор**), додека не биде целосно искористен (Сл. 31f, g).

Спори. Сидот на спорите се дели на внатрешен **ендоспор** и отпорен надворешен **егзоспор**, на кој се таложи периспорот со различни орнаментации. Кафеавите до жолти спори се скоро секогаш без хлорофил. Повеќето птеридофити имаат спори од еден тип во рамките на еден вид, а никнењето на спорите резултира со проталиум на кој се формираат и антеридиумите и архегониумите. Кај некои изведени случаи има диоеични (двodomни) проталиуми. Кај некои птеридофитни групи оваа сепарација на половите има резултирано со развиток на две мејоспорни форми: **макроспори** богати со резерви, кои настануваат во **макроспорангиуми** и никнуваат во релативно крупни **женски проталиуми**, и **микроспори**, создадени во **микроспорангиуми**, кои никнуваат во мали **машки проталиуми** (Сл. 40). Така, овде има изоспорни видови со спори со иста големина и хетероспорни видови со различни типови спори. Кај базални групи се забележува **изоспорија**, додека изведените форми покажуваат диференцијација на микроспори и макроспори. Хетероспоријата се има појавено неколкукратно и независно кај различни птеридофитни класи (*Lycopodiophytina*, *Equisetophytina* – кај *Calamites* како и кај сфенофилите – и кај *Filicophytina*). Помеѓу малите и крупните проталиуми постои соодветна поделба на задачите. Хетероспоријата

секогаш е поврзана со дводомност на гаметофитите и нивниот развој во спори (ендоспорија). *Lepidospermae*, кои имаат независно достигнато развојно ниво споредливо на она на сперматофитите, поседуваат некаков тип на семе, базиран на екстремна хетероспорија.

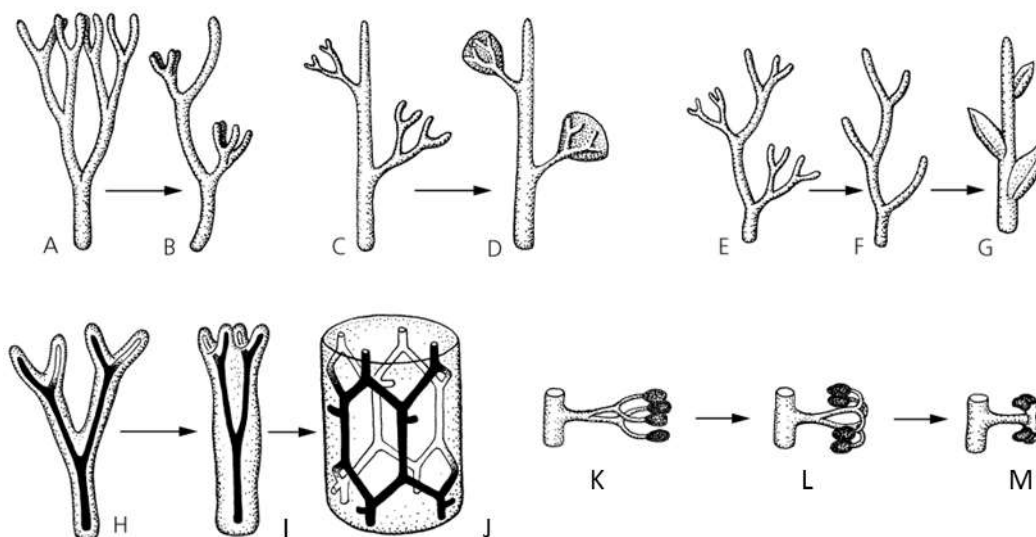


Сл. 31. Streptophyta, Filicophytina. (a, b) *Dryopteris filix-mas*. (a) Проталиум (долна страна) со архегониуми, антерициуми и ризоиди. (b) Проталиум со млад спорофит (x5). (c–g) Развојот на млад спорангиум од папрат. (c–e) *Asplenium* (x300). (c) Први делби на зародиш (примордиум) кој се развива од епидермална клетка. (d) Делба на периферен сиден слој и на централна клетка (археспор), од кој тукушто се има одделено една тапетна клетка. (e) Археспорот се има поделено на тапетни клетки и на спорогено ткиво. (f, g) *Polypodium* (x200). (f) Сидни клетки со задебелен анулус, тапетните клетки се разградени, а клетките-мајки на спори формираат тетради од спори. (g) Зрел спорангиум со спори. (h) Животен циклус на папрат: портокалово е хаплофаза, црното е диплофаза, 1 спора, 2 проталиум со женски и машки гаметангиуми, 3 проталиум со млад спорофит, 4 спорофит (нацртан во мал размер) со соруси, 5 незрел спорангиум (размерот значително зголемен) од еден сорус, 6 зрел спорангиум со тетради од спори, 7 спори. an антерициум, ar архегониум, as археспор, b прв лист, r ризоиди, s спори, sg спорогено ткиво, sm клетки-мајки на спори, t тапетна клетка, w корен, wa периферен сиден слој, сидни клетки (annulus), 1–5 сукцесивно формирани сидови, G гаметофит, S спорофит, R! мејоза

Филогенија. Врвот на својата диверзификација и радијација (во однос на бројот на видовите) птеридафитите го достигнале за време на Палеозоик. Filicophytina биле сè уште значително застапени во Мезозоик, и, како и останатите зачувани поткласи, го има задржано своето место и до денес. Сепак, формите кои биле доминантни помеѓу Карбон и Тријас, денес се зачувани со мал број видови, додека денешните доминантни фамилии за првпат се појавиле за време на Мезозоик.

ПРИМИТИВНИ КОПНЕНИ РАСТЕНИЈА: ПСИЛОФИТИ (PSILOPHYTALES)

Изумрените псилофити се најпримитивната група птеридофити. Нивните вегетативни тела се изградени од **теломи** кои се голи кај примитивните форми, меѓутоа имаат **енанции** кај изведените форми. **Спорангиумите** се поставени терминално на дихотомно разгранети оски, или се поставени странично на главната или на страничните оски. Сите родови се **изоспорни**. Не поседуваат вистински корен, чија функција ја преземаат **подземни изданоци (ризомоиди)** со **ризоиди**. Изданоците повремено имаат проста **протостела** или **актиностела**. Psilophytatae и псилофитовите се најстарите копнени растенија кои поседуваат спроводни **снопчиња** и **стоми**. Тие се јавиле на преодот Силур/Девон (пред околу 400 милиони години), со експлозивна радијација, а изумреле на почетокот од доцен Девон (пред 385 м.г.). Преглед на нивните морфолошки најпрости членови, кои се собрани околу родот *Rhynia*, даден е во продолжение.



Сл. 32. Петте елементарни процеси кои водат до развиток на денешниот кормус, според теломната теорија: (a, b) надраснување; (c, d) планација; (e–g) редукција. (h–j) фузија (исто и d, m); (k–m) извиткување и фузија во дисковидна структура на врвот.

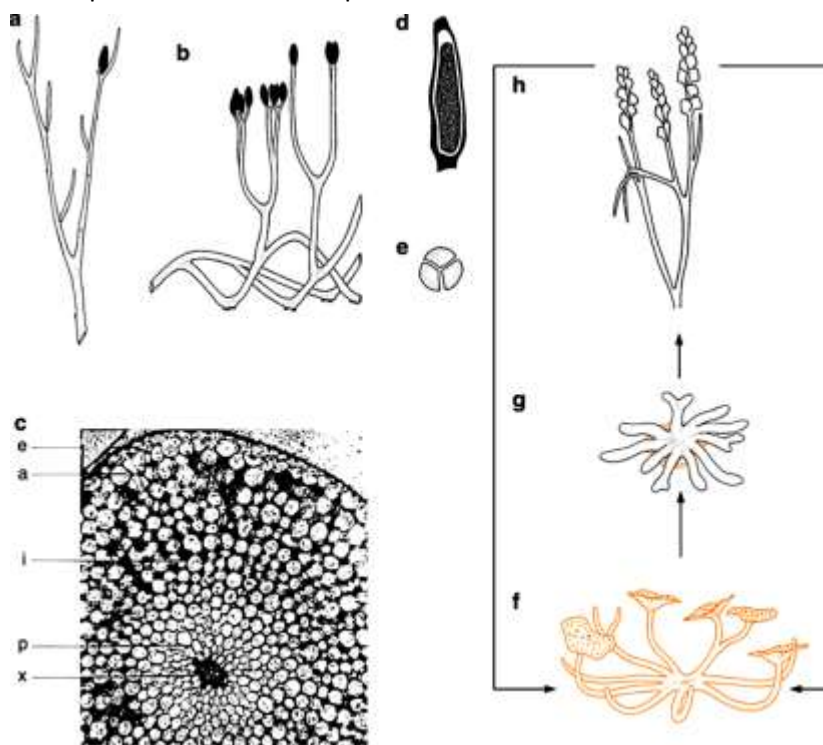
1. Група *Rhynia*. Нивните членови имаат голи, разгранети теломи со терминални спорангиуми. Најстарото копнено растение е класифицирано како *Cooksonia*, род што се појавил помеѓу доцен Силур и ран Девон. Тоа имало 10 cm висок, дихотомно разгранет телом, низ кој минувала протостела и поседувало спорангиуми кои биле пошироки отколку високи.

Родовите *Rhynia* и *Aglaophyton* (претходно сместен во *Rhynia*) се најдени во ранодевонски депозити во Шкотска (Сл. 33, дијаграми a, b) и достигале 1–2 m висина. Спорофитот барем на едниот вид (Сл. 33, дијаграм b), се издигал од хоризонтални или делумно извиткани стебла („ризомоиди“), кои имале ризоиди без преградни сидови. Исправените, цилиндрични, дихотомно разгранети изданоци немале листови. Гаметофитот е сличен како тој кај родот *Zosterophyllum* (види подолу)

Изданоците поседувале кутикула и релативно прости стоми и изгледа функционирале како фотосинтетски органи. *Rhynia* била копнено растение кое формирало баздови слично на остриците (*Carex*). Кај некои претставници, како кај *Aglaophyton* (*Rhynia*) *major* и *Horneophyton*, спроводните снопчиња биле составени од хидроиди, додека кај други веќе имале трахеиди со прости

задебелувања на сидот (прстени и спирали кај *Rhynia gwynne-vaughanii*). Тие формирале протостела (Сл. 33, дијаграм с), понекогаш веќе со метаксием, но немале типични ситести клетки со ситести полиња во надворешното ткиво на снопчињата, фломот. Исто така, немало секундарно задебелување. Заради отсуството на трахеиди, *Aglaophyton* (*Rhynia*) *major* и *Horneophyton* долго време не биле сметани за васкуларни растенија. Терминално или странично на оските од изданокот се наоѓале релативно крупни цилиндрични, или лопатовидни спорангиуми, чии сидови биле изградени од неколку слоја клетки и се отварале со надолжна пукнатина. Тие биле густо исполнети со тетради од изоспори (Сл. 33, дијаграми d, e).

Horneophyton, чиј хабитат е сличен на тој од родот *Rhynia*, имал спорангиуми кои потсетуваат на спорангиумот кај *Sphagnum*. Меѓутоа, тие биле густо поврзани во групи од два до четири. Археспорните свончевидни меури ја препокривале колумелата од издолжени клетки. Спорангиумите се отворале со апикална пора.



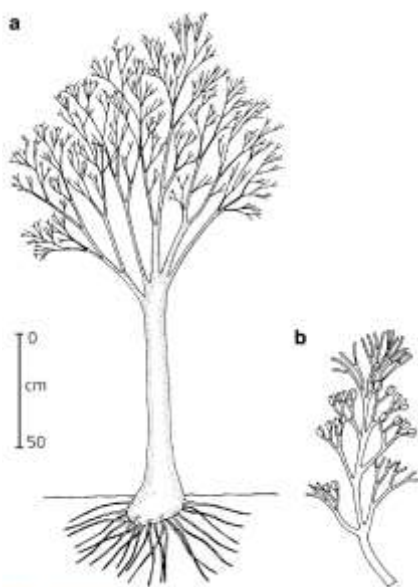
Сл. 33. Psilophytes. (a–e) Rhyniales. (a) *Rhynia gwynne-vaughanii*. Реконструкција (x0.25). (b) *Aglaophyton* (*Rhynia*) *major*. реконструкција (x0.2). (c–e) *Rhynia*. (c) Стебло (напречниот пресек ја прикажува протостелата, x50), (d) спорангиум (надолжен пресек, x2), (e) тетрада од спори (x100). (f–h) Zosterophyllales, *Zosterophyllum renanum*. (f) Гаметофит (= *Sciadophyton*); (g) незрел спорофит, сè уште поврзан со гаметангиоспорот (црвено); (h) адултен спорофит со спорангиум. а надворешна кора, е епидермис, i внатрешна кора, p флоем, x ксилем.

2. група *Zosterophyllum*. Оваа група, со планетарна распространетост за време на ран Девон, исто така опфаќала голи растенија со дихотомни изданоци, но нивните странични гранки имале странични спорангиуми, кои често се здружувале во класови (Сл. 33, дијаграм h). Секој спорангиум имал претходно формиран напречен отвор (апелтура). Се смета дека тоа е анцестрална група на денешните ликофити и обично се распределува кај нив.

Некои родови (на пример, *Zosterophyllum*) имаат гаметофит, кој е мало, свездовидно разгрането растение (Сл. 33, дијаграм f) што формирало чадорчиња (надворешно слични на оние кај денешните *Marchantiopsida*), со централни архегониуми и периферни антеридиуми на лаквидно искривени гаметангиофори. **Спорофитот** кој настанувал по оплодувањето, се ослободувал од гаметофитот и се развивал во самостоен спорофит (Сл. 33, дијаграми g, h).

Овие анцестрални птеридофити имале смена на генерации, при што генерациите биле скоро еднакви по големина. Како и кај некои алги (на пример, *Halicystis–Derbesia*, *Chlorophyta*), на различните генерации во прво време им биле давани различни имиња, пред да биде откриено дека припаѓаат кон еден ист животен циклус. Така, стерилната *Taeniocrada* и фертилниот *Sciadophyton* се гаметофити на спорофитната генерација од *Zosterophyllum* (Сл. 33, дијаграм f). *Lyonophyton*, со ползечки, цилиндрични стебла, централни снопиња со хидроиди и исправени, апикални чиниести гаметангиофори, веројатно бил гаметофитната генерација на *Aglaophyton major* (Сл. 33, дијаграм b). Кај фосилните материјали дури и структурата на антеридиумите, со нивните сперматогени клетки, се сè уште препознатливи.

Овие растенија веројатно биле **заеднички предок** на мововите (кои подоцна сè повеќе го развивале гаметофитот) и на птеридофитите (кои сè повеќе го развивале спорофитот).



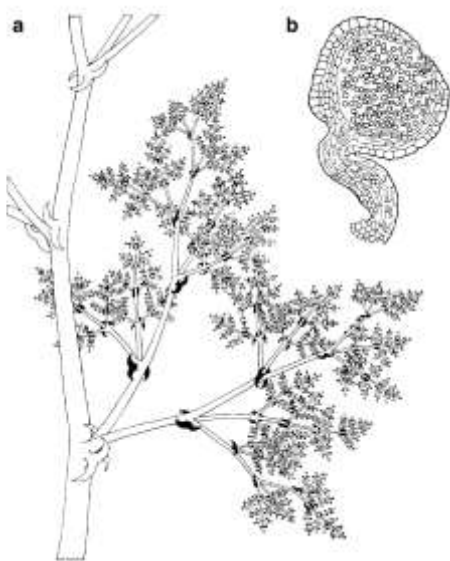
Сл. 34. Streptophyta, Primofilices. *Pseudosporochnus*. (a) Хабитус. (b) Хабитус, врв од гранче (x1)

3. Група *Trimerophyton*. Видовите од оваа група, која примарно се појавила помеѓу ран Девон и среден Девон (пред 411-380 м.г.), биле многу поразвиени од оние од останатите групи. Симподијалните главни оски развивале дихотомни или трифуркатни странични оски со терминални спорангиуми кои веќе биле распоредени во групи. *Dawsonites*, за разлика од *Trimerophyton*, имале спорангиуми на свиткани изданоци, кои биле завртени кон назад. *Psilophyton ornatum* на изданоците имал мали енанции (протуберанци) (Сл. 42a).

Псилофитите, како примарни копнени растенија, ја формираат **базалната група** за филогенетските линии на понапредните птеридофити и на семените растенија.

ПРВОБИТНИ ПАПРАТИ: PRIMOFILICES

Анцестралните, или првите папрати (Primofilices) претставуваат врска помеѓу псилофитите и денешните папрати. Тие покажуваат одредени афинитети со псилофитите, заедно со забележливо изведени (напредни) особини. Сите Primofilices ги споделуваат следниве особини: поседување на терминален спорангиум (Сл. 34b) и перести сегменти кои не лежат во една рамнина (на пример, листот кај *Stauropteris*) (Сл. 35a). Преодот од псилофити до Primofilices е толку постепен, што понекогаш постои сомневање за некои форми (*Pseudosporochnus*; Сл. 34a) дали припаѓаат кон псилофитите или кон папратите. Базалната филогенетска положба на Primofilices е исто така во корелација со нивното појавување во текот на Среден Девон. Тие изумираат во Ран Перм.



Сл. 35. Primofilices. *Stauropteris oldhamia*, Карбон. (a) Дел од стерилна секција на лист, реконструкција. (b) Спорангиум со точка на раскинување/апертура.



Сл. 36. Chlorobionta, Streptophyta, Lycopodiophytina. *Lycopodium annotinum*. Класовите кои носат спорофилите се приседнати во лисниот дел од растението.

Кај Primofilices, завршен е преодот од густе дихотомни гранки кои носат терминални спорангиуми (на пример, *Pseudosporochnus*; Сл. 34a), до клиновидни, сплеснати, неправилно дихотомно разделени листови и слично структурирани спорофилите со маргинални спорангиуми.

Pseudosporochnus се појавил во (Ран) Среден Девон (пред околу 400 м.г.), и достигал висина од 1 m, поседувал недиференцирана главна оска со бројни, подеднакво силни, јасно дихотомни странични гранки, кои носеле бројни тенки дихотомни гранчиња. Во некои случаи, краевите на гранките се проширувале, означувајќи го почетокот на сплеснување (планација) и сраснување, во врска со теломната теорија. Страничните гранчиња, со нивните проширени фотосинтетски површини, можат да бидат толкувани како прекурсори на крупните, повеќепати перести листови (макрофилите, или т.н.р. „фрондови“).

Спорофилите кај Primofilices биле или помешани со листови, или аранжирани во групи, иако не биле навистина организирани во „цветови“. Натомошната странична унификација на теломите, која резултирала со листови со голема површина и дихотомна венација, се јавила во Доцен Девон

(како кај современиот род кај папратите, *Adiantum*). Постепено, дихотомното ожилување се развило во мрежесто ожилување. Во Доцен Девон постоело само **флабелатно** ожилување⁵ со дихотомни жили. Ран Карбон го означува појавата на **пересто** ожилување, додека Доцен Карбон го означува појавата на **мрежесто** ожилување, кое го обезбедува целиот лист со вода и нутритиенти. Предуслов за овој тип на сплеснат (планарен) лист е теломите да бидат подредени во иста рамнина. Кај примитивните форми, тие сè уште се делумно перпендикуларно поставени едни во однос на други (како што се забележува кај *Ophioglossales*), па дури и самите листови сè уште не биле сплеснати, туку биле цилиндрични. И двете овие состојби се сретнуваат кај *Stauropteris* (Сл. 35a; доцен Карбон). Меѓутоа, кај овој тип цилиндрични лисни теломи понекогаш веќе бил присутен палисадниот паренхим.

Primofilices биле примарно изоспорни. Тие биле еуспорангијатни, т.е., имале спорангии со повеќеслојни сидови на пример, *Stauropteris*; Сл. 35b). Понекогаш се развивале специјализирани механизми за отварање. Исто така, во структурата на стелата постоела разновидност, од протостела до еустела.

ОСМИ ПОТТИП: LYCOPODIOPHYTINA (ЛИКОФИТИ)

Ликофитите претставуваат посебна линија која се одделила доста рано од линиите што ги содржат останатите копнени растенија. Денешните зачувани форми се поставени во само една класа, **Lycopodiopsida** (Сл. 33) и филогенетски се поврзани со многу поедноставно градени, фосилни анцестрални групи.

Обично дихотомно разгранетиот спорофит на ликофитите има прости, недиференцирани, мали, тесни листови (микрофили; ликофили), најчесто распоредени спирално. Со мал број исклучоци кај фосилните таксони, спорангиумите се лоцирани поединечно адаксијално на, или над основата на спорофилот. Спорофилите се групирани заедно во терминални стробилуси (шишарковидни структури кои ги носат спорофилите; еквивалентни на „цветови“ во поширока смисла). Спорофилите и микрофилите се емергенции на оската од изданокот. Широко се распространети и изоспоријата и хетероспоријата. Сперматозоидите се ретко мултифлагелатни (*Isoetes*). Најчесто тие се бифлагелатни и во тој однос сосема се разликуваат од птеридофитите. Потеклото на Lycopodiophytina се бара помеѓу најпримитивните псилофити (*Zosterophyllales*), кои имале изданoci со терминални стробилуси.

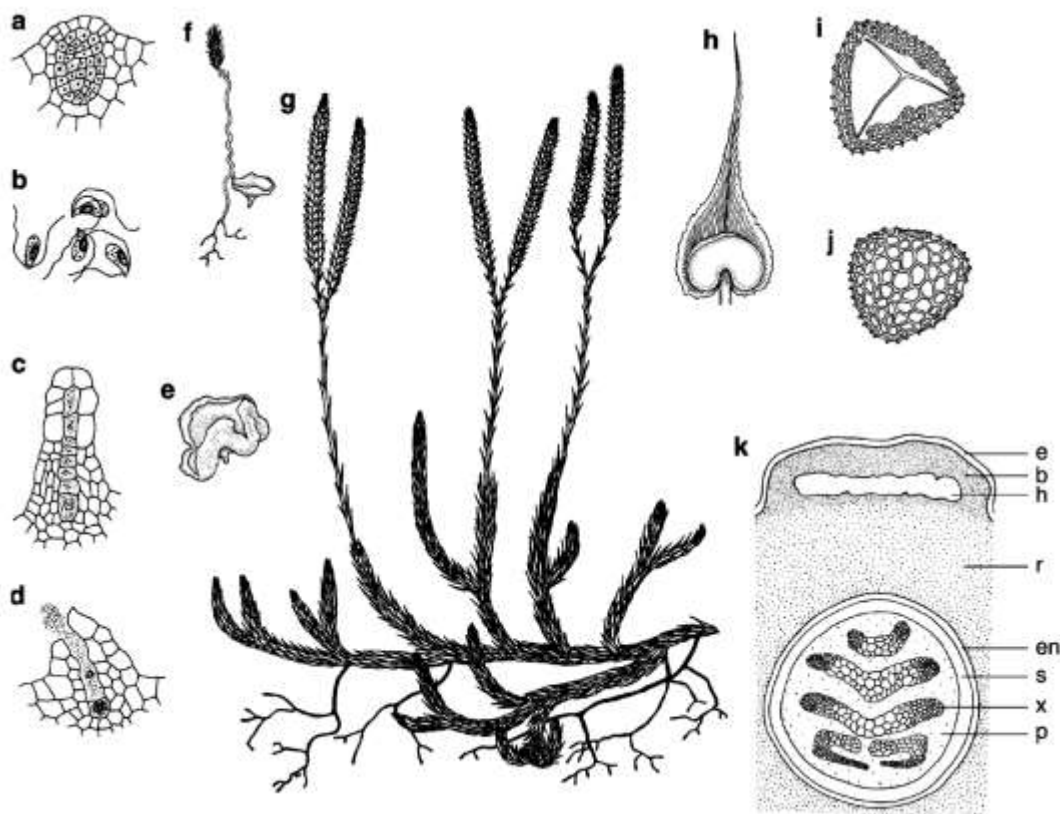
Прв ред: Lycopodiales

Преживеаните членови од овој ред обично се обединуваат во една фамилија, Lycopodiaceae. Таа опфаќа тревести, зимзелени растенија (400 видови) со густо распоредени, повеќе или помалку игловидни листови. На оската на изданокот не постои секундарно задебелување. Дихотомните стебла на ликофитите (*Lycopodium*; Сл. 37) изгледаат моноподијално, заради надраснување на едната од двете гранки. Стеблата се полегнати по подлогата. Од долната страна има дихотомно разгранети коренчиња, кои растат, како и стеблото, со група од меристемски клетки. Малите субулатни (шиловидни), спирално распоредени листови (микрофили; Сл. 37), имаат неразгрането ребро.

⁵ Неколку до многу еднакви фини базални жили дивергираат радијално под мали агли и се разгрануваат апикално.

Мезофилот кај *L. clavatum* е едноставен. Само кај мал број видови се забележува диференцијација на палисаден и сунѓерест паренхим. Лисниот епидермис нема хлорпласти. Разгранувањето на стеблото не е во врска со положбата на листовите.

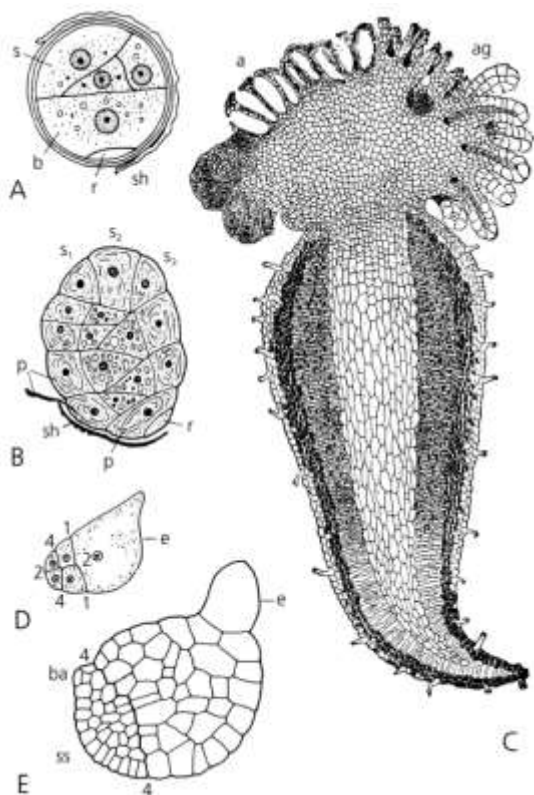
Транспортниот систем на изданокот потекнува од богато сегментирана плектостела, добиена од актиностела, со ситести клетки во фломот. На долгиот сид овде има ситести полиња, но нема ситести плочи. Плектостелата е обвивка од незадрвенети клетки, кај кои најнадворешниот слој складира скроб. Потоа, тука е едно- до двослоен ендодермис со лигнин во тенките клеточни сидови (ендодермисот, како кај птеридофитите, е највнатрешен слој на кората). Најнадворешниот слој на кората е составен од силно задрвенети склеренхимски клетки (Сл. 37k).



Сл. 37. Lycopodiophytina, Lycopodiales. *Lycopodium clavatum*. (a) Анетириум, сè уште затворен (надолжен пресек, x75). (b) Сперматозоиди (x400). (c) Незрел, сè уште затворен архегониум. (d) Фертилен, отворен архегониум (x75). (e) Постар проталиум (x2). (f) Проталиум со младо растение (x0.75). (g) Растение со спорофилни класови (x0.33). (h) Спорофил со распукнат спорангиум (x8). (i, j) Спори гледани од две различни страни (x400). (k) Напречен пресек на изданок (x100). b лисна основа со празнина, e епидермис, en ендодермис, h празнина, p флоем, r кора, s скробна обвивка, x ксилем.

Некои од гранките се негативно геотропни. Нивните спорофили често се наоѓаат над регион сиромашен со листови во густо групирани спорофилни гроздови (стробили) (Сл. 37g). Врвот на изданокот (меристем) се користи во формирањето на стробилусот, такашто со формирањето на стробилусот завршува оската на изданокот. Спорофилите (Сл. 37h) се прилично широки и лушпести. Во основата од горната страна, секој носи по еден голем, сплеснат, бубреговиден спорангиум, кој ослободува голем број мејоспори со иста големина (изоспори) (Сл. 37i, j). Од работ на спорофилот виси индузиум од мембранозни лобуси, кои служат како заштитна покривка за спорангиумот.

Сидот на спорангиумот се формира од група иницијални клетки и е изграден од неколку надворешни клеточни слоеви (еуспорангијатен спорангиум). Од највнатрешниот слој се формира секреторен тапетум. Спорангиумот се распаѓа на две валви со надолжна пукнатина на темето (што може да се забележи уште по анатомската структура на клетките). Спорите остануваат во тетради до нивното созревање; нивниот многуслоен егзоспор е покриен со мрежесто задебелувања (Сл. 37i, j). Во природа, спорите минуваат низ 6-7 годишен дормантен период, пред да из’ртат во петтоклоточен никулец, одгледуван со резервите од спората (Сл. 38a). Никулеот останува во латентна состојба сè додека фунгални хифи не продрат во долните клетки и не се формира асоцијација слична на микориза (Сл. 38b, означено со р), по што никулеот продолжува да се развива натаму.



Сл. 38. Lycopodiales. (a, b) *Lycopodium annotinum*. Развитие на проталиум. (a) Петтоклоточна безбојна никната спора со обвивка, ризоидна клетка, базална клетка и апикална клетка (x580). (b) Млад проталиум со ендотрофни габи во неговите долни клетки. Апикалната клетка се има поделено на три меристемски клетки (x470). (c–e) *Diphasium complanatum*. (c) Зрел проталиум со антеридиуми, архегониуми и клетки кои содржат габи (темно црно) (x24). (d, e) развитие на ембрион. (d) Ембрион со првите клеточни делби; базалниот сид (1) го одделува зачетокот на суспензорот од главниот дел на зачетокот на ембрионот; напречните сидови (2) (заедно со 3 во рамнината на пресекот) како и вкрстениот сид (4) создаваат две четириклеточни нивоа, клетките помеѓу 1 и 4 даваат зачеток на хаусториум, додека останатите даваат зачеток на изданокот. (e) Среден стадиум на развитокот (x112). a антеридиум, ag архегониум, b базална клетка, ba листен примордиум, e суспензор, p ендифитска габа, r ризоидна клетка, s1–s3 апикални клетки, апикални меристемски клетки, sh обвивка на спората, ss пол на изданокот.

Проталиумите (Сл. 37e, f, Сл. 38) се подземни и продуцираат хетеротрофни белузлави грутки. Тоа се набрани тела, поделени на лобуси, големи до 2 cm. Тие имаат долги, цевчести ризоиди, за примање вода. Без сомневање, микоризните габи (Сл. 38b, c) од периферните клеточни слоеви играат важна улога во обезбедувањето на нутритивни. Во природни услови, половата зрелост се јавува на 12-15 години. Животниот век на проталиумот е околу 20 години. Кај вештачка култура без бактерии, целосниот развоен циклус се одвива со месеци. Проталиумите кај некои видови го истегнуваат нивниот горен дел надвор од почвата и тој позеленува. Проталиумите се моноецични и носат голем број полови органи, барем во нивниот апикален дел (Сл. 37a–d, Сл. 38c, означени со a, ag). Антеридиумите (Сл. 38c, означени со a) понекогаш се спуштени во ткивото и се многуклеточни. Секоја клетка, која е оддалечена од обвивните клетки, ослободува овален, субапикално бифлагелатен сперматозоид (Сл. 37b). Архегониумите (Сл. 37c, d, Сл. 38c, означени со ag), кои исто така се вмакнати во ткивото, често имаат голем број вратни канални клетки (над 20,

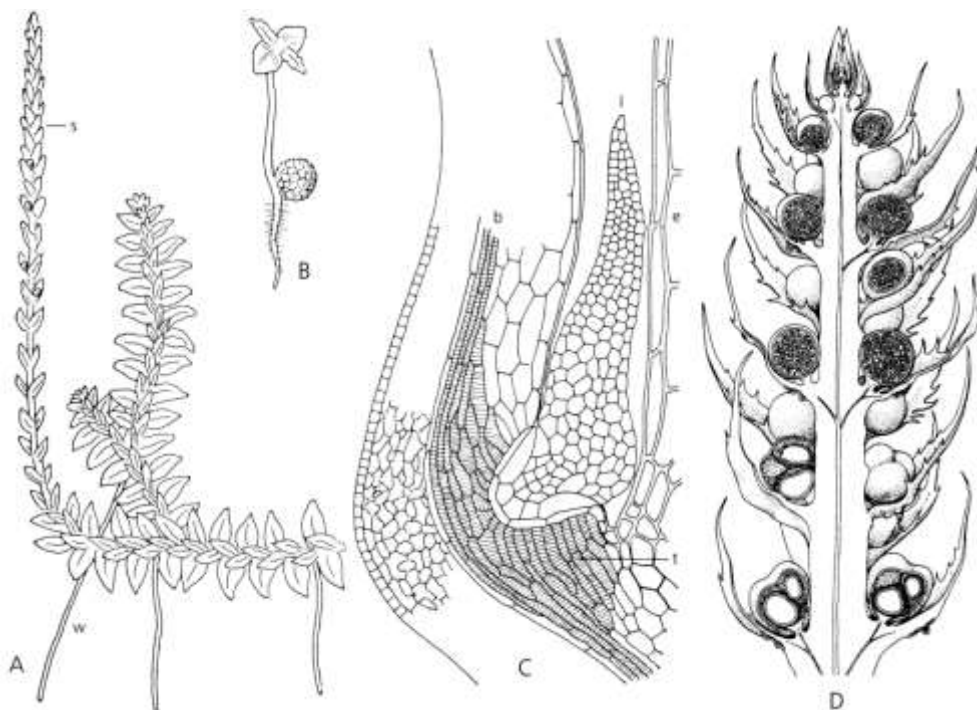
иако при редукција може да има само една). Најгорните обвивни клетки се распаѓаат при отворањето. По неколку клеточни делби на оплодената јајна клетка, ембрионот е формиран. **Суспензорот** на ембрионот (Сл. 38d, е, означено со е) го притиска ембрионот во ткивото на проталиумот. Развивањето на **хаусториумот**, кој апсорбира нутритивни од проталиумот, како и примордиумот на првиот лушпест лист (Сл. 38е, означено со ба) се прикажани на Сл. 38е. Првиот корен настанува од изданокот (странично, наспроти хаусториумот). Растот се одвива без темна клетка, со поголем број иницијални клетки“.

Спорофилите кај *Lycopodium* се распоредени во класови кои се создаваат на кратки странични гранки. *Hyperzia* има сезонско алтернирање на трофофили и спорофили на исправени дихотомни изданоци. *Diphasium* има спорофилоидни класови како и *Lycopodium*, меѓутоа изданоците се сплеснати дорзивентрално и носат лушпести листови. Видовите од родот *Lycopodites* од Доцен Девон биле слични на современите членови на фамилијата. Според тоа, изгледот на ликофитовите малку се има променето за повеќе од 300 милиони години.

За разлика од изоспорните таксони за кои се зборуваше досега, членовите на следниве редови се **хетероспорни**, што се смета за напредна особина. Во лисните пазуви се развива еден мал јазичест израскок, наречен **лигула** (Сл. 39с).

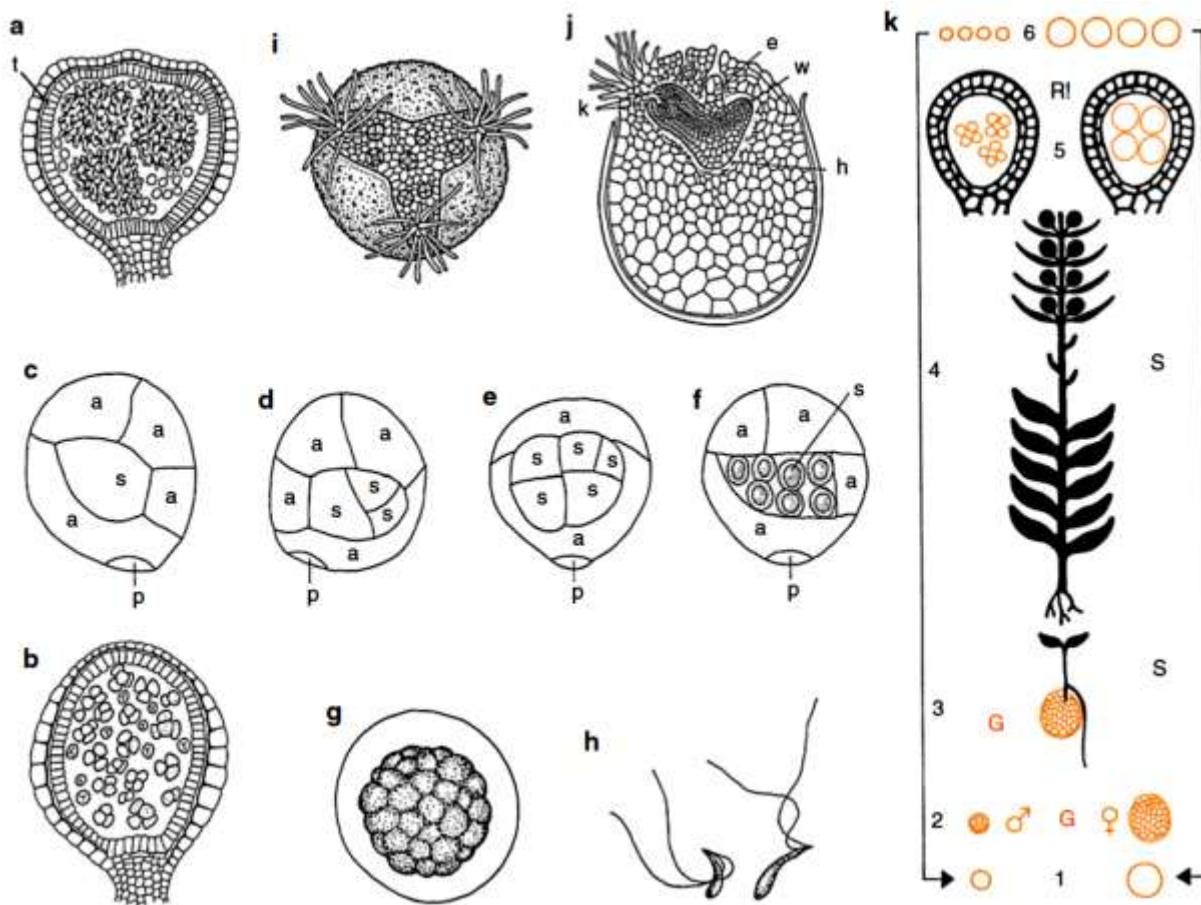
Втор ред: *Selaginellales*

Редот најголем диверзитет достигнува во тропите, кадешто доаѓаат околу 700 видови, со полегнати, или со исправени, богато дихотомно разгранети изданоци. Некои форми образуваат перничии, додека други имаат изданоци долги еден метар и се искачуваат по грмушки.



Сл. 39. Lycopodiophytina, Selaginellales. *Selaginella*. (a) *S. helvetica*. Растение со анизотилни листови и спорофилан клас (x2). (b) *S. kraussiana*, макроспора со растение во никнење (x10). (c) *S. lyallii*. Надолжен пресек низ лисната основа (x250). (d) *S. selaginoides*. Надолжен пресек низ спорофилан клас со макроспорангии (основа) и микроспорангии (врв); над прикрепувањето на спорангиумите се наоѓа лигула (хб). b лисна основа, e еидермис на стеблото, l лигула, s спорофилан клас (еунациум), t трахеиди, w ризофори.

Оската на изданокот е покриена со мали, на почетокот спирално, а подоцна декусирано поставени лушпести **листови**, подредени во четири дорзовентрални редови. Редовите се обично поставени во два реда помали, „горни листови“ и два реда поголеми „долни листови“, особина наречена **анизофилија** (Сл. 39а). Горните и долните листови се поставени наспрамно едни во однос на други. Листовите имаат едно неразгрането ребро и, покрај сунгерестиот паренхим, исто така (ретко), можат да имаат палисиден паренхим. Мезофилните клетки кај некои видови имаат еден голем **хлоропласт** со чиниеста форма. Листовите кај селажинелите имаат мала мембранозна, безхлорофилна лушпа, **јазиче (лигула)** (Сл. 39с), изросток од епидермисот од горната лисна површина, поставен во основата на листот. Лигулата е орган за примање вода кој овозможува брзо впијување на дождот и кај некои видови е поврзана со спроводните снопиња со трахеиди.



Сл. 40. Lycopodiophytina, Selaginellales. (a, b) *Selaginella inaequalifolia*. (a) Макроспорангиум со една тетрада макроспори и абортирани клетки-мајки на спори (x70). (b) Микроспорангиум со тетрада микроспори. (c–g) *S. stolonifera* (x640); никнување на микроспори, сукцесивни стадиуми; проталната клетка да биде интерпретирана како ризоидна клетка. (c, d, f) од страна. (e) од назад. Кај (g), проталната клетка не се гледа, додека сидните клетки се ресорбирани. (h) *S. cuspidata*. Сперматозоиди (x780). (i, j) *S. martensii*. (i) распукната макроспора, проталиум со три групи ризоиди и неколку архегониуми (x112). (j) Надолжен пресек, два архегониуми со ембриони, со суспензор, хаусториум, ризофори ембрионални листови со лигули (x150). (k) Животен циклус на *Selaginella*: портокалово хаплофаза, црно диплофаза, 1 мејоспори, 2 мејоспори по формирање на проталиумот, 3 макроспора и проталиум со никнат спорофит, 4 спорофит, 5 спорангиум, 6 макроспори по нивно ослободување. а сидни клетки на антерициумот, е суспензор, h хаусториум, k ембрионални листови, p проталиумска клетка, s сперматогена клетка, t тапетум, w ризофори, G гаметофит, R! мејоза, S спорофит.

На делбените точки на изданоците, многу видови развиваат егзогени цилиндрични, безлисни и безбојни изданоци, кои растат надолу (позитивно геотропски), т.н.р. **ризофори** (Сл. 39а, означено со w). Тие имаат групи од корени на својот слободен крај. Под посебни услови ризофорите можат да развијат листови, исто како и обично стебло. Распоредот на спроводното снопче се движи од централна протостела, преку дистела (диктиостела која има две меристели) до сифоностела. Не постои секундарно задебелување на изданоците. Ретко, се јавуваат скалести трахеиди (со скалести задебелувања на сидот). **Ендодермисот** на изданокот (на пример, *S. kraussiana*) е изграден од тубуларни клетки (**trabeculae**) кои се одвоени една од друга и се обвиени со каспариеви ленти.

Selaginellaceae (само една фамилија) се карактеризираат со **хетероспорија** и имаат многу редуцирани проталиуми. Терминалниот **стробилус** (Сл. 39а, d) е прост или разгранет, радијален со четири реда, или дорзивентрален. Секој спорофил има само еден спорангиум кој се појавува од пазувата на листот. Спорангиумите содржат крупни макроспори или мали микроспори. Тие се јавуваат одвоено во макро- или во микроспорангиуми (Сл. 40а, b). И двата типа на спорангиуми се јавуваат на ист стробилус (Сл. 39d).

Модифицирачкото определување на полот настанува во текот на диплофазата (дипломодифицирачко определување на полот). Во макроспорангиумот дегенерираат сите клетки-мајки на спори, со исклучок на една. Преостанатата клетка-мајка на спори влегува во мејоза и формира четири крупни макроспори (женски) со нодуларни сидови (Сл. 40а). Во микроспорангиумот со мејоза настануваат голем број ситни микроспори (машки) (Сл. 40b). Сидот на спорангиумот има три клеточни слоеви. Највнатрешниот слој, тапетумот (Сл. 40а, означен со t), ги исхранува спорите без распаѓање (секреторен тапетум). Средниот слој е многу тенок кај зрел спорангиум. Спорангиумот се отвара со кохезионен механизам по должината на претходно детерминирана линија, при што се ослободуваат спорите.

Гаметофит. Микроспорите својот развиток го започнуваат во спорангиумот. Спората се дели на мала лековидна клетка (Сл. 40с, означена со р) и на голема клетка, која потоа се дели на осум стерилни обвивни клетки и на две или четири вентрални клетки (Сл. 40с). Овие клетки го формираат **машкиот проталиум**, кој никогаш не ја напушта спората. Вегетативна е само малата лековидна клетка, која се интерпретира како нефункционална ризоидна клетка. Останатите клетки се сметаат за единечен **антеридиум** од кој централните клетки (обвиени со обвивни клетки; Сл. 40, означено со а) се изложени на натамошни делби и создаваат округли **сперматиди** (Сл. 40d–f, означено со s). Обвивните клетки се дезинтегрираат и стануваат мукозна мембрана во која е вклопена централната маса од сперматиди (Сл. 40f, g). Малата протална клетка останува интактна (Сл. 40f, означено со р). Целиот машки проталиум до овој стадиум останува обвиена со микроспората. Најпосле, таа се раскинува и машкиот гаметофит ги ослободува сперматидите како слабо свиени, апикално **бифлагелатни сперматозоиди** (Сл. 40h).

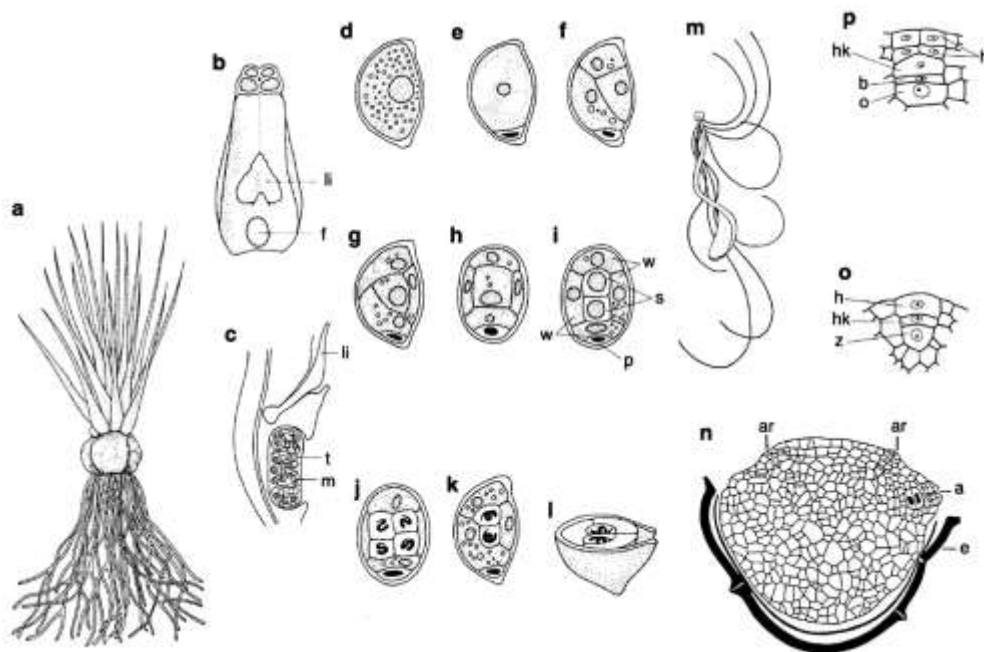
Женскиот проталиум е помалку редуциран и се развива во макроспората (Сл. 40i), со мали разлики кај одделни видови. Јадрото на спората се дели на многу слободни ќеркини јадра, кои се диспергираат во плазмата до сидот од врвот на спората. Потоа околу секое јадро се формираат клеточни сидови (секое јадро е обвиено со своја плазма); процесот започнува во близината на врвот на спората, но подоцна продолжуваат надолу по спората. Така, целата спора се исполнува со **крупни протални клетки**, од врвот до основата. Во исто време, во истата насока, овие клетки започнуваат со делење и формираат **ситноклеточно ткиво**. Во горниот дел од проталиумот се

формираат неколку **архегониуми**. Сидот на макроспората се отвара со распукнување по трите шавови на спората (Сл. 40i). Ситноклеточниот, безбоен проталиум се појавува и формира неколку ризоиди во аглите на пукнатината. Тие служат за примање вода. Потоа јајните клетки во еден или во неколку архегониуми се оплодуваат. Првата делба зиготата ја дели на **суспензор**, ориентиран кон вратот на архегониумот (Сл. 40j, означено со е) и на вистински **ембрион** кој се извиткува кон надвор (Сл. 40j) и постепено се оттргнува себе си од проталиумот. Сепак, одреден период ембрионот останува во макропроталиумот, затворен во макроспората.

Повеќето видови од родот *Selaginella* живеат во приземниот кат од мочурливите влажни тропски шуми. Само мал број видови се адаптирани да живеат во суви услови. Таков пример е централноамериканската *S. lepidophylla*, чија розета се свива кога е суво. Кога е влажно, растението ја обновува својата оригинална форма и функционалност (воскреснувачко растение, погрешно „розата од Ерихон“). Тревестите видови од родот *Selaginellites* од Карбон биле веќе хетероспорни. Денешните видови од родот *Selaginella* изгледаат како неговите видови од пред 300 милиони години.

Трет ред: Isoetales

Овој ред е претставен со два преостанати родови од фамилијата Isoetaceae. Околу 60 видови од родот *Isoetes* (Сл. 41), растат потопени или на влажни земјишта. Нивните повеќегодишни (имаат неправилно секундарно задебелување), грутковидни, ретко дихотомно разгранети стебла, можат да бидат доста стари.



Сл. 41. Lycopodiophytina, Isoetales. (a–c) *Isoetes lacustris*. (a) Цело растение (x0.5). (b) Базален дел од лист со лигула и фовеа (x2). (c) Надолжен пресек (x4). (d–l) *I. setacea*. Развитие на микропроталиум со формирање на сперматозоиди (x500). (m) *I. malinverniana*. Сперматозоиди (x1,100). (n–p) Макропроталиум. (n) *Stylites andicola*. Женски проталиум во распукната обвивка на спората со архегониуми, десната со вентрална канална клетка и јајна клетка (x60). (o, p) *I. echinospora*. Развитие на архегониум од површинска клетка (x250). ar архегониум, b вентрална канална клетка, e егзина (интината внатре), f фовеа, h вратни сидни клетки, hk вратни канални клетки, li лигула, m микроспори, o јајна клетка, p протална клетка, s сперматогени клетки, t трабекули, w сидни клетки, z централна клетка од која настанува вентрална канална клетка и јајна клетка.

Два или три надолжни жлебови во **стеблото** создаваат серии од дихотомно разгранети коренчиња и розета од долги, зашипени **листови**. Листовите, со четири воздушни канали во себе, од горната страна на нивната проширена основа имаат **фовеа** /fovea/ (издолжена, браздовидна депресија). Повеќето листови се спорофили, кои во фовеата носат спорангиум. Највнатрешните листови од розетата се стерилни, но морфолошки не се разикуваат од ферилните. Над фовеата се наоѓа **лигула** (триаглеста мембрана, чија основа е вмакната во ткивото) (Сл. 41b, c).

Надворешните листови од розетата формираат **макроспорангиуми** со голем број **макроспори**. Најмладите внатрешни листови формираат **микроспорангиуми**, исто така со голем број **микроспори**. Внатрешноста на микроспорангиумите е поделена со напречно поставени стерилни ленти, наречени **трабекули (trabeculae)**. Сидот на спорангиумите од внатрешната страна е ограничен со секреторен тапетум. Проталиумите се крајно редуцирани и се формираат во микроспорите (машките) и во макроспорите (женските). Раниот развој на машките проталиуми покажува изненадувачка сличност со проталиумот кај *Lycopodium* (Сл. 38a). Од друга страна, тие се слични на микропроталиумот кај *Selaginella*, меѓутоа ослободува спирално свиени сперматозоиди со anteriorno снопче од камшичиња. Дури и женскиот проталиум (Сл. 41n; овде кај блискиот род *Stylites*) се формира на сличен начин со тој кај *Selaginella* и целосно ја исполнува макроспората. Во регионот каде што се одделуваат сидовите на спорите се формираат само неколку архегониуми. Ембрионите што се развиваат во микропроталиумот и макроспората немаат суспензор.

Филогенија. Оската, покриена со лисни лузна, е многу поголема (15 cm) кај два јужноамерикански (перуански) видови, кои порано беа приклучувани кон еден род, *Stylites*. Родот има само една надолжна бразда со корени и изразена тенденција кон дихотомија. Исчезнатите членови од Isoetales од фамилиите Pleuromeiaceae и Nathorstianaceae биле многу поголеми отколку нивните денешни блискосродни видови. Родот *Pleuromeia* од Ран Тријас имал дебели, неразгранети стебла (со куси листови и еден терминален хетероспорен спорофилоиден клас) и достигал висина од 2 m. Сегашниот *Isoetes* е на крајот од развојните серии. Сериите започнуваат со релативно долгоживеечки и помалку или повеќе неразгранети, но многу погледи форми (вид „*Sigillaria*“), додека стеблото станувало сè покондензирано, како кај *Pleuromeia* и *Nathorstiana*, сè до сегашните видови од родот *Isoetes* (*Stylites*).

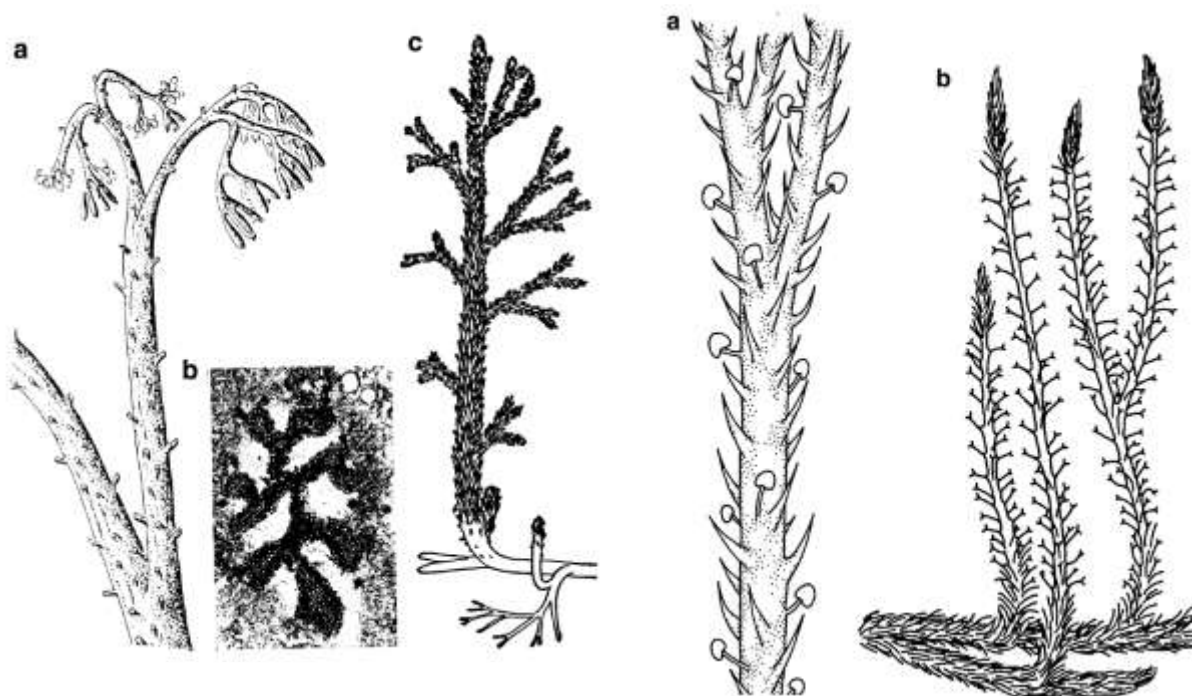
Други изумрени претставници од Lycopodiophytina

Lycopodiophytina биле особено добро развиени во Карбон, со бројни дрвовидни родови, од кои некои (Lepidosperrae) достигнале организациско ниво на формирање семе. Ликоподните дрвја, заедно со *Calamites* и големиот број дрвовидни папрати, доминирале во физиономијата на карбонските мочурливи шуми. Меѓутоа, кон крајот на Палеозоик, кога започнала засилена аридизација на климата, дрвовидните членови започнуваат да изумираат, главно заради недостатокот од системи за примање и транспортирање вода. Тие биле заменети со типови со покомплексни транспортни системи (на пример, Cordaitidae, додека тревестите Lycopodiales и Selaginellales успеале да опстанат и останале неизменети помалку или повеќе од пред 300 милиони години до денес. Овде се претставени само најважните фосилни групи.

Asteroxylaceae имале стебла со проретчени или погусто пакувани, исправени, игловидни или трнливи емергенци, со што потсетувале на видовите од редот Lycopodiales. *Asteroxylon mackiei*, заедно со *Rhynia*, се јавиле во шкотскиот Ран Девон. И двата вида имале звездовидна (на напречен

пресек) стела (**актиотела**, Сл. 42) која се протежала по должината на стеблото. Краците на свездата настануваат од разгранетите странични ленти на ксилемот. Тие се протегале до основата на игловидните емергенции, кои немале спроводни снопиња. Ксилемот имал прстенести и спирални трахеиди. Спорангиумите седеле директно на изданокот, или биле помешани заедно со емергенции.

Некои фамилии ги развивале своите спорангиуми врз или покрај листовите. И покрај тоа што биле распоредени поразретчено, тие сепак со својот изглед потсетувале на денешните Lycopodiales. Двете најважни фамилии од Ран Девон и Среден Девон се Drepanophycaceae и Protolepidodendraceae. Филогенетската положба на *Drepanophycus* (Сл. 43a) останува неизвесна (односно со Zosterophyllaceae). Спорангиумите не биле приседнати на лисната површина, туку за нив биле прикрупени со дршки кои имале спроводни снопиња. Листовите кај *Protolepidodendron* (Сл. 43b) биле дихотомни на свите врвови. Неговите спорангиуми биле поврзани за површината на листовидни структури (спорофили; делумно со дихотомни странични изданоци).

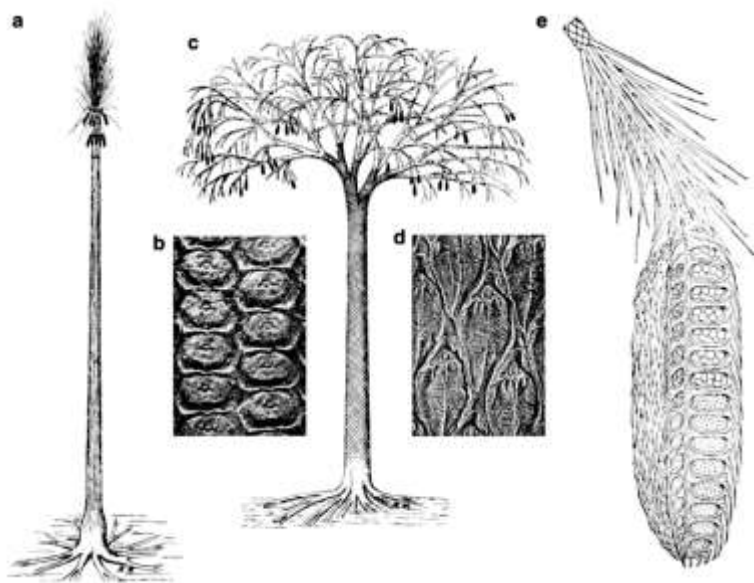


Сл. 42. (a) Псилофити. *Psilophyton*. Изданок со спорофили (x0.75). (b, c) Lycopodiophytina. *Asteroxylon mackiei*. (b) Напречен пресек низ актиостела: црно ксилем, светло флоем (x10). (c) Реконструкција на хабитус (x0.33)

Сл. 43. Lycopodiophytina, *Protolepidodendrales*. (a) *Drepanophycus spinaeformis*, ран Девон (x0.25). (b) *Protolepidodendron scharyanum*, Среден Девон (x0.25)

Дрвенестите ликофити (Лепидофити) растеле до 40 m и имале стебло со дијаметар до 5 m (Сл. 44). Врвот на разновидноста го достигнале за време на Карбон и имаат значајно учество во формирањето на јагленот. Нивните линејни, спирално распоредени листови (тип на микрофили, но долги и до 1 m) од долната страна имале стоми во две надолжни бразди. По отпаѓањето, тие на стеблата оставале карактеристични лузни и перничии од лисните основи (Сл. 44b, d). Дрвјата биле прикрупени за мочурливото, влажно земјиште со рамни, повеќепати дихотомни ризофори (Сл. 44a, c), кои секундарно задебелувале како и стеблото. Тие формирале голем број егзогени слаби корени или додатоци (апендикси) со специфична градба, кои подоцна отпаѓале и оставале лузни. Заради нив ризофорите се наречени **стигмари**.

Листовите имале прости, ретко дихотомни васкуларни снопчиња и немале палисаден паренхим. Лисните лузна покрај спроводното снопче имале пар (Сл. 44b) или два пара (Сл. 44d) белези. Тие биле излезни точки на лакунозни ленти, чија функција била дифузија на воздух. Овие ленти оделе паралелно со лентите на лисните снопчиња во примарната кора. Стеблата имале **сифоностела** (Сл. 45a). Нејзиниот тенкосиден флоем бил слабо диференциран. Слабо функционалниот камбијален прстен формирал нови ткива со секундарно задебелување. Скалестите трахеиди (со донекаде неправилно структурирани задебелени ребра) од секундарното дрво имале упадливо ист дијаметар. Повремено видените едносериски срцевински зраци потсетуваат на дрвесината од денешните иглолисни растенија (но без дворчести пори и, слично на скоро сите растенија од северната хемисфера од Карбон, без години). Секундарното дрво изгледа немало значење за стабилноста и водниот транспорт на дрвјата. Стеблата веќе имале меристем кој е соодветен со корков камбиум. Тој многу енергично одвојувал клетки кон внатре, формирајќи исклучително силна кора (во однос на дрвесината). Кај *Lepidodendron* кората може да зафаќа 99% од напречниот пресек (Сл. 45a). Кората главно вклучувала механичко ткиво. Таа, исто така, била вклучена во примањето вода, затоа што дури и откако листовите ќе отпаднале, лигулите опстојувале. Претставниците можат да се поделат во две групи.



Сл. 44. Lycopodiophytina, Lepidodendrales. (a, b) *Sigillaria*. (a) реконструкција (x1/80). (b) Лисни нодиуми (x2.5). (c–e) *Lepidodendron*. (c) Реконструкција (x1/200). (d) Лисни нодиуми (x1). (e) Спорофилни шишарки (x1)

Стеблата на *Sigillariaceae* (Сл. 44a) биле покриени со надолжни серии од повеќе или помалку хексагонални лисни перничии (Сл. 44b) (секундарниот раст ги проширува со дилатација). Тие имале до 1 m долги и 10 cm широки листови, кои биле насобрани во сноп на краевите од столпчестите и неразгранети (или ретко разгранети) стебла. Огромните спорофилни шишарки биле обесени на куси странични гранки од долниот дел на крошната.

Кај *Lepidodendraceae* (Сл. 44c), спирално распоредените, до 10 cm долги листови седеле на ромбоидни перничии (Сл. 44d). Нивните стебла биле богато дихотомно разгранети и носеле спорофилни шишарки слични на иглолисните (само надворешниот изглед) (Сл. 44c, e), долги до 75 cm, обесени терминално на гранките. Спорангиумите биле заштитени со широки, лушпести и имбрикатни спорофили. Лепидодендроните биле, скоро без исклучок, хетероспорни и понекогаш

во макроспорангиумот имале само една макроспора, со дијаметар до 6 mm. Кај некои членови (*Lepidostrobus major*), таа била делумно срасната со сидот на спорангиумот, такашто формирањето на проталиумот се одвивало во спорангиумот. Проталиумите биле слични на проталиумот кај Selaginellaceae (Сл. 45b).



Сл. 45. Lycopodiophytina, Lepidodendrales. (a) *Lepidodendron*. Напречен пресек низ стебло. (b) *Bothrostrobus mundus*. Надолжен пресек низ макроспора со проталиум (x35). (c) *Lepidocarpon lomaxi*. Надолжен пресек низ макроспорангиум (x8). ар надворешен перидермис, аг надворешна примарна кора, б прикрепување на лист, h обвивка (интегумент), ip внатрешен перидермис, ir внатрешна примарна кора, m срцевина, p флоем, pt проталиум, s сид на спората, sp сид на спорангиумот, x ксилем.

Некои форми од Кабон имале многу интересни семевидни структури (*Miadnesia*, Selaginellales, тревеста; *Lepidocarpon*, Lepidodendrales, дрвенест). Заради особината да поседуваат семе, тие се класифицираат заедно под името Lepidospermae.

Макроспорофилот кај овие „семени ликофити“ формирал обвивка околу спорангиумот (Сл. 48c, означено со h). Обвивката се отварала на врвот и можела да ги вовлече микроспорите внатре. Точниот механизам на оплодувањето не е познат, меѓутоа оплодувањето морало да се одвива во проталиумот, формиран во единечната макроспора (Сл. 45c, означено со pt). Целиот орган останувал на мајчиното растение и се развивал во семе чија теста била формирана од сидот на макроспорангиумот и од обвивката на макроспорофилот. Макроспорофилите биле организирани во шишарки, што довело до развиток на семени шишарки.

ДЕВЕТТИ ПОТТИП: PSILOTOPHYTINA

Поттипот Psilophytina вклучува папратовидни растенија со дихотомни изданоци (или изданоци добиени од дихотомно разгранети изданоци) и/или листови. Младите листови не се свиени на своите врвови. Понекогаш немаат корен (Psilotales).

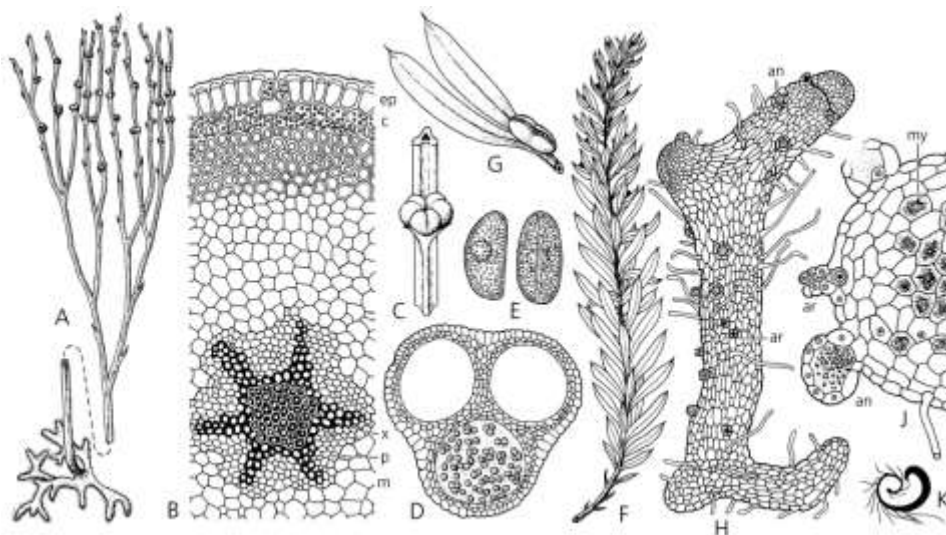


Сл. 46. Psilophytina. Хабитус од *Psilotum*.

Прв ред: *Psilotales*

Овој ред опфаќа мал број перенијални, дихотомно разгранети тревести растенија (Сл. 46, Сл. 47а), со дихотомни лисни ламини (Сл. 47с). Видовите од родот *Psilotum* споделуваат одредени површински сличности со примитивните изумрени копнени растенија, како што е *Rhynia*, заради нивните дихотомни изданоци и отсуството на корен. Меѓутоа, со нивните странични, делумно синангијално споени спорангиуми, како и со нивните вистински листови, псилотовите растенија многу се разликуваат од псилофитите и се високо напреднати. Отсуството на корен може да се толкува како секундарна редукција (како што е секундарната загуба на корени кај водната папрат *Salvinia* и редукцијата на корени кај епифити).

Подземните изданоци имаат **актиностела** или дури и модифицирана форма на **сифоностела**, со задрвенета **срцевина** (Сл. 47b). Безлисните ризоми со протостела немаат корени (дури и коренот нема коренов примордиум (радикула), туку имаат цвечести **ризоиди**. Ризомите се поврзани со хифи на микоризни габи. Повеќе или помалку лушпестите листови (кај *Psilotum* се многу мали и немаат средно ребро) се распоредени проретчено спирално. Спорангиумите имаат сид со повеќе слоеви (еуспорангијатни), поврзани се по три заедно во синангиум (Сл. 47с, d) и немаат вистински тапетум; изоспорите се исхрануваат со стерилните археспоријални клетки кои ги опколуваат и се измешани со фертилните групи клетки. Синангиумите седат на кратки дршки во пазувите на лушпестите листови, кои се од дихотомен тип.



Сл. 47. Psilotophytina, Psilotales. (a–e) *Psilotum triquetrum*. (a) Хабитус (x12). (b) Стебло со актиностела (напречен пресек, x40). (c) Дел од стебло со синангиум на оска од разделен лист (x2.5). (d) Напречен пресек низ синангиум (x8). (e) спори (x250). (f, g) *Tmesipteris tannensis*. (f) Хабитус (x12), (g) Спорофил (x2.5). (h–j) *Psilotum triquetrum*. (h) Проталиум (x15). (i) Напречен пресек низ проталиум (x40). (j) Сперматозоид (x990). an антеридиум, ar архегониум, s надворешна зелена кора, e епидермис, m внатрешна кора, my микоризни клетки, r флоем, x ксилем.

Гаметофитите (проталиумите) се цилиндрични и разгранети и растат до должина од неколку центиметри (Сл. 44h). Тие се безбојни и живеат подземно, потпомогнати од микоризни **габи** (Сл. 47i, означено со my). На нивната површина имаат **антеридиуми**, кои ослободуваат голем број мултифлагелатни **сперматозоиди**. Малите **архегониуми** (само со по една, ретко две вратни канални клетки) понекогаш се вовлечени во талусот. Некои од појаките проталиуми имаат спроводни **снопчиња** со лигнифицирани прстенести **трахеиди** и со **ендодермис**.

Psilotales имаат само два рода - *Psilotum* и *Tmesipteris* (секој само со по два тропски, главно епифитски видови). *Tmesipteris* (Сл. 47f, g) понекогаш има покрупни разделени листови, распоредени декуренто (се спуштаат по должината на стеблото) со површините паралелно на оската од стеблото. Некои автори разделените надземни делови ги сметаат за хомологни со оска на листовите (кај папратите) кои носат поделени ливчиња (пинули) (целиот изданок би бил еден лист). Тие се поредуцирани кај *Psilotum* отколку кај *Tmesipteris*. Изданокот расте од две апикални клетки, а не со надолжна делба на тространа апикална клетка, што значи дека разгранувањето не е вистински дихотомно. Секундарната апикална клетка се формира de novo во близина на старата. Ризоидите кај гаметофитот и спорофитот формираат расплодни тела, со кои можат да се размножуваат вегетативно. За Psilotales сè уште нема фосилни наоди.

Следниот ред, Ophioglossales, традиционално се распоредува кај папратите во потесна смисла (Filicophytina), но како резултат на молекуларната филогенија, сега е преместен во поттипот Psilophytina.

Втор ред: Ophioglossales

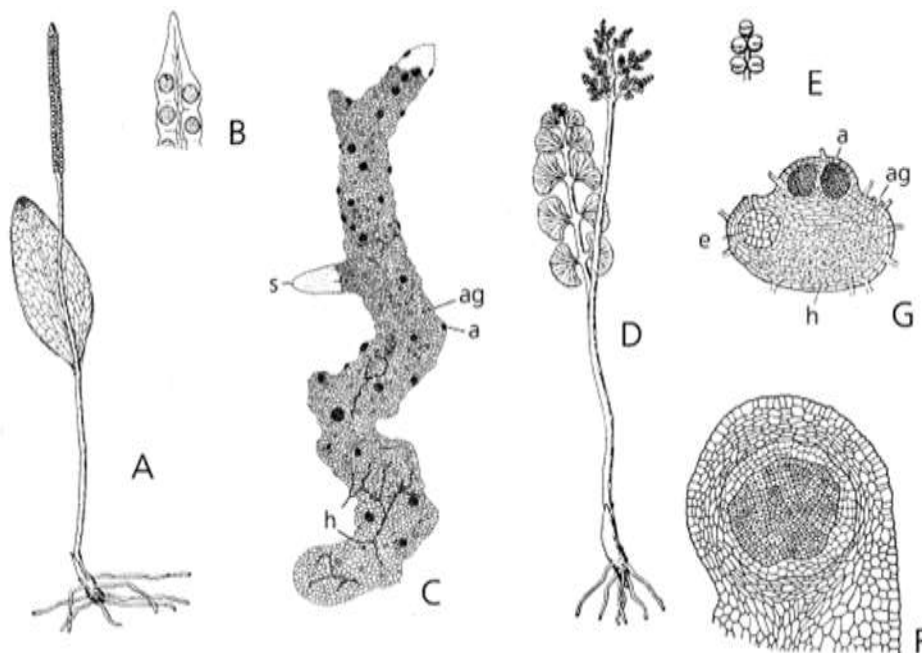
Редот има една фамилија, Ophioglossaceae, со околу 80 изоспорни видови. Тие имаат дихотомно разделени листови (настанати од дихотомни гранки) кои се изградени од рамен (плоснат), фотосинтетски зелен дел без палисаден слој и перпендикуларно ориентиран фертилен жолтеникав дел (Сл. 48a, d). Овој тридимензионален лист може да има еволуирано од попримитивниот тип на разгранување, присутен кај *Psilotum*, кој не формира големи сплеснати лисни делови. За разлика од младите листови кај Marrattiophytina и Filicophytina, младите листови кај Ophioglossales не се совиени (цирцинатни) на своите врвови. Површинскиот раст е инхибиран од спороносниот дел на листот. Спорангиумите, со своите многуслојни сидови (еуспорангијати; Сл. 48f) се развиваат од групи од клетки. Оваа особина ги поврзува Ophioglossales со Psilotales. Исто така, тоа е карактеристично за Lycopodiales, Equisetales, како и за Marattiophytina.

Листовите не растат од голема апикална клетка туку од неколку иницијали, кои формираат вегетативна растечка точка. Секоја година, еден лист на долга дршка, со мал мембранозен ракавец се појавува од краткото подземно стебло. Во долниот дел од стеблото, има протостела која во погорниот дел од стеблото преминува во васкуларна цевка (сифоностела). Подземните проталиуми се значително редуцирани, немаат хлорофил и имаат едвај неколку милиметри во должина. Тие се многуслојни, често перенијални булбили, кои егзистираат во симбиоза со микоризни габи. Антеридиумите и архегониумите се задржуваат во ткивото (Сл. 48c). Ембрионот, кој се појавува од оплодената јајна клетка, кај некои видови може да помине со години во земјата.

Листовите кај *Botrychium* се пересто разделени, како кај нивниот дихотомно ожилен асимилаторен дел, така и кај делот кој ги носи спорангиумите. Сферичните спорангиуми се поставени на рабовите од пинулите (делови од листот) и не се споени меѓусебно (Сл. 48d, e). Подземниот изданок е слабо секундарно задебелен (ограничена камбијална активност формира малку секундарен ксилем). Видот *Botrychium lunaria* е често растение по високопланинските пасишта на скоро сите повисоки планини во Македонија.

Зелениот дел кај листот на *Ophioglossum* е со јазиковидна форма и со мрежесто оживување. Жолтиот дел е цилиндричен и носи две серии од вмакнати спорангиуми, кои се странично меѓусебно сраснати (Сл. 48a). Исхраната на растението е очигледно поддржана со постојаното

присуство на микоризни габи во корените. Проталиумот е цилиндричен (Сл. 48с). Хромозомскиот број е многу висок (*O. vulgatum* $n = 256$, *O. reticulatum* $n = 630$). Видот *O. vulgatum* се сретнува на неколку места во Македонија (Кожуф, Крушево, Јабланица, Селчка Планина и други) на влажни живеалишта.



Сл. 48. Psilotophytina, Ophioglossales. (a–c) *Ophioglossum vulgatum*. (a) Спорофит (x0.5). (b) Надолжен пресек низ врвот од стерилниот дел на листот (x2). (c) Проталиум со антеридиум, архегониум, со млад спорофит и прв корен со фунгални хифи (x10). (d–g) *Botrychium lunaria*. (d) Спорофит (x0.5). (e) Спورانгиуми видени одоздола. (f) Надолжен пресек низ незрел спорангиум со многуслоен сид; внатре со мајчини клетки на спори, обвивени со клетки на тапетумот (x10). (g) Пресек низ проталиум (x35). а антеридиум, аг архегониум, е ембрион, h фунгални хифи, s млад спорофит

И двата вида, *B. lunaria* и *O. vulgatum*, се стари, реликтни растенија, кои имаат високо конзервациско значење. Вториот вид се јавува на мал број локалитети на влажни живеалишта (често изложени на негативни антропогени влијанија), со фрагментирани популации од мал број на единки и заради тоа има посебна конзервациска важност.

ДЕСЕТТИ ПОТТИП: *EQUISETOPHYTINA* (ПРЕШЛИГИ, КОЊСКИ ОПАШКИ)

Видовите што се групирани во овој поттип имаат листови кои се сраснати во **ракавци** на нодиумите од членестата оска на изданокот (види Сл. 49, Сл. 50j).

Прешлигите ги споделуваат следните карактеристики: имаат мали **листови** (во однос на стеблото) кои се распоредени во **прешлени** (особина што не се сретнува кај другите птеридофити); членеста градба на обично **прешленесто разгранетото стебло** на нодиуми и долги интернодиуми (Сл. 52а, b); **спорофилите** се разликуваат од асимилирачките листови (**трофофили**) и имаат форма на **мезофиксен скутелум** (торбичка прикрепена во средината), на кого од долната страна висат бројни **спорангиуми**. Спорофилите се групирани во шишарковиден **терминален клас** (спорофилен клас).

Преживеаните претставници се приклучени кон единствената класа Equisetopsida.

КЛАСА: EUISETOPSIDA

Спорофилите јасно се разликуваат од трофофилите. Спорангиумите седат во групи на пелтатни спорофили, никогаш во пазувите на листовите. Спорангиумите имаат плазмодиски тапетум (кај Lycorodiopsida е секреторен). Изданокот е поделен на нодиуми кои носат листови во прешлен и на интернодиуми.

Ped: Equisetales

Equisetales ја претставуваат главната група во класата од крајот на Девон до денес. Тие се карактеризираат со шупливо стебло, опколени со круг од колатерални спроводни снопиња, кои кај палеозојските членови биле поврзани со секундарно дрво. Прешлигите (Equisetaceae; Сл. 49) се зачувани со еден род, *Equisetum*, чии видови (32) имаат слична структура и развиток.

Изглед. Перенијални подземни стебла (ризомии) ползат на често изненадувачки длабочини, од кои се издигнуваат (обично годишни) исправени надземни изданоци, кои растат со апикална клетка. Тие остануваат неразгранети, или се развиваат во три или четирипати прешленесто разгранети стебла (Сл. 50е, к). Избраздените стебла се составени од издолжени интернодиуми.

На нодиумите, одвоени со интернодиуми, има прешлени од заострени забовидни листови, секој со спроводно снопче и споени (растат заедно од основата околу стеблото и формираат ракавец; Сл. 50е). Интернодиумите, кои поседуваат способност за интеркаларен раст, се обвиеени со ракавецот во нивната основа. Тие имаат затворен прстен со спроводни снопиња во секој нодиум, со внатрешен ксилем и надворешен флоем (сифоностела). Прстенот во интернодиумите се сегментира на ленти со спроводни снопиња кои се вмакнати во паренхим (**еустела**; Сл. 50к). Лисните ламини се многу мали, а тенките листови (микрофили) многу брзо го губат својот хлорофил. Заради тоа фотосинтетската функција на ламината ја презема зеленото стебло.



Сл. 49. Equisetophytina. *Equisetum fluviatile* со спорофилни класови.

Секој нодиум носи зачетоци (пупки) од странични гранки под него, додека протоксилемот содржи снопчиња од лисни траги за листовите од следниот повисок прешлен над него. Спроводните снопчиња, вклучувајќи ги и лисните траги на снопчињата, сукцесивно алтернираат помеѓу интернодиумите (види Сл. 51e). Страничните гранки се пробиваат кон надвор право низ ракавецот. Гранките се поставени помеѓу лисните врвови на ракавецот.

Стеблото е обвиеено со еднослоен **епидермис** чии надворешни тангенцијални сидови се задебелени. Под епидермисот се наоѓа **склеренхимско ткиво**, организирано во прстенест слој или во склеренхимски ленти поставени под ребрата на стеблото. Од внатрешната страна на овие ленти се наоѓаат фотосинтетски активни паренхиматични клетки (**хлоренхим**). Колатералните **спроводни снопиња** имаат многу малку ксилем. Најстарите ксилемски делови наскоро исчезнуваат, додека на напречен пресек на стеблото се препознаваат големи интерцелуларни канали, како прстен од т.н.р. **каринални канали** (Сл. 50k). Проширената срцевина има еден голем воздухоносен интерелуларен простор (**централен канал**), додека кората има круг од **валекуларни канали** (под секоја површинска бразда на стеблото). Кората од внатре е обвиеена со едно- до двослоен ендодермис, со каспаријеви ленти во клеточните сидови.

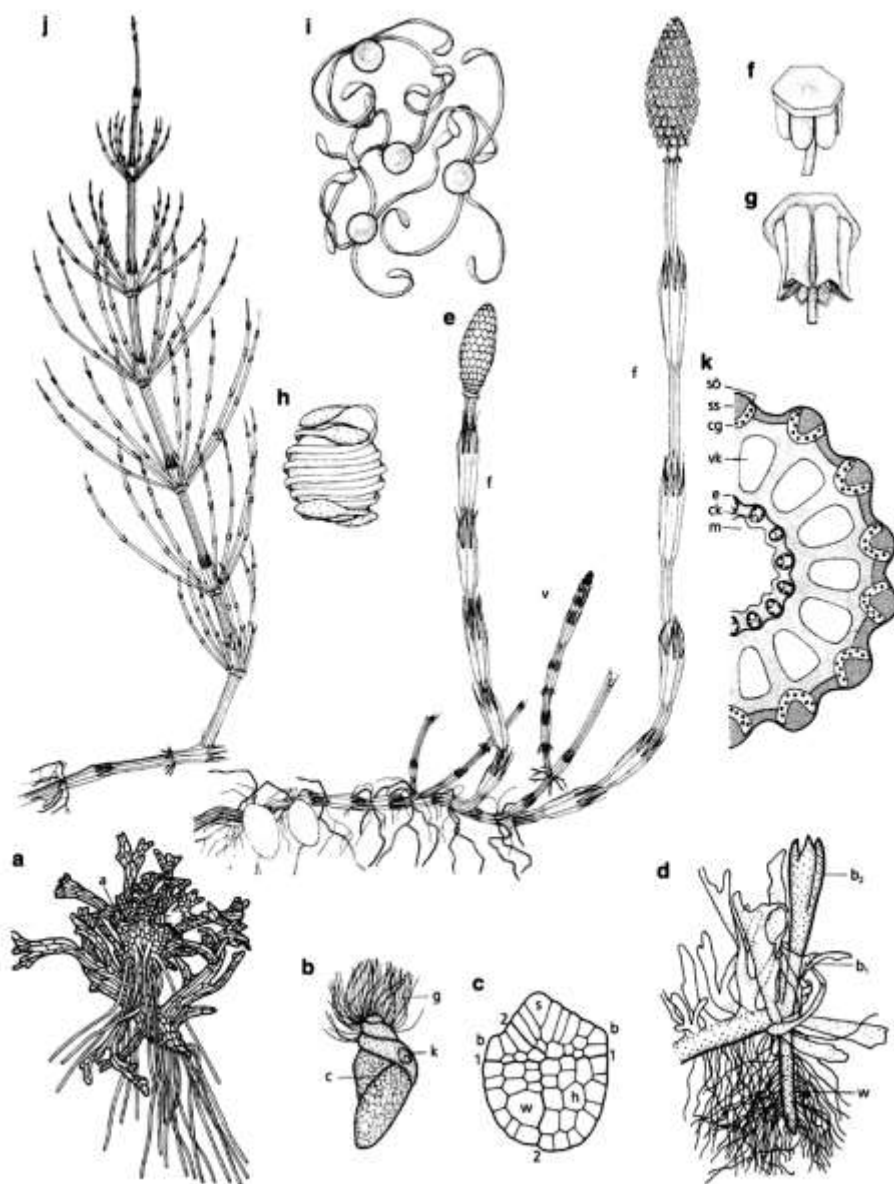
Надворешните клеточни сидови на стеблениот епидермис се импрегнирани со силикат (според нивното старогерманско име Zinnkraut, буквално „калајна трева“, се користат за чистење на метални садови, особено оние од калај). Стомите лежат во браздите помеѓу стеблените ребра, секогаш распоредени во парови во надолжни серии. Тие имаат неколку единствени особини кои не се сретнуваат кај други растенија: стомините клетки се целосно покриени со соседните клетки; со порастот на тургорот, стомините клетки се заокругуваат. Ова движење се пренесува на соседните (субсидиарни) клетки преку задебелените гребени на граничните сидови и се предизвикува отворање на стомите.

Спорангиумите се создаваат на специјално структурирани **спорофили**. Тие се распоредени во многу алтернирачки **прешлени** на врвовите од изданоците. Интернодиумите се толку збиени што формираат шишарковидни стробилуси (Сл. 50e). Самите спорофили се пелтатни (штитовидни) и под нив имаат пет до десет торбовидни **спорангиуми** (Сл. 47f, g); нивните спроводни снопчиња се концентрични.

Спорангиумот се развива од група од клетки, во кои се формира централно поставено **археспорно ткиво**. Спорогеното ткиво кај незрел спорангиум е обвиеено со многуслојно сидно ткиво. Неговиот највнатрешен слој (**плазмодијален тапетум**) формира **периплазмодиум** откако ќе исчезне клеточниот сид. Периплазмодиумот продира помеѓу спорите и се троши во формирањето на сидот на спорите. Така, по созревањето на спорангиумот, кај дефинитивно формираниот сид остануваат само два надворешни клеточни слоеви. Клетките од епидермисот имаат прстенести влакна и спирални задебелувања. Спорангиумите се распукнуваат со надолжна пукнатина од внатрешната страна со кохезионен притисок, настанат со губење на водата од клеточните сидови.

Спорангиумите кај (преостанатите) видови од родот *Equisetum* ослободуваат голем број зелени **спори**, со карактеристично структуриран сид. На сидот од спорите, изграден од ендоспор и егзоспор, се прикачува периплазмодиумот, формирајќи многуслоен **периспор**. Неговиот најнадворешен слој е составен од две тенки, паралелни, терминално лопатовидни ленти, кои околу спората заземаат спирална форма (во хумидни услови) (**хаптери**; Сл. 50h, j). Кога спорите се сушат, хаптерите се одвиваат, меѓутоа остануваат меѓусебно прикачени на една точка во средината, како и за егзоспорот (Сл. 50i). Хаптерите се одвиткуваат со порастот на влажноста. Нивните хигроскопски

движења служат за рассејување на спорите во групи. Заради тоа, гаметофитите растат заедно во густе групи. Спорите се вијабилни само еден ден. Сите спори се со иста големина (изоспори) и никнуваат во талусни, густо насечени зелени проталиуми (Сл. 50а).



Сл. 50. Equisetophytina, Equisetaceae. *Equisetum*. (a) Проталиум од долната страна, со архегониуми (x17). (b) Сперматозоид. (c) Ембион: 1, 2 квадрантни сидови; во половината над клеточниот сид 1 се јавуваат стеблото со првиот листен прешлен; во половината под клеточниот сид 1 се појавуваат коренот и хаусториумот. (d) Проталиум со поник (нацртан потемно, страничен изглед) со првиот листен прешлен и корени. (e–f) *Equisetum arvense*. (e) Фертилни стебла, се појавуваат од ризом кој носи две грутки; фотосинтетското стебло сè уште е во стадиум на пупка (x0.5). (f, g) Спорофили со спорангиуми; кај (g), тие се отворени (x6). (h) Спора со две хаптери од периспорот (x360). (i) Спори со хаптери се рассејуваат кога е суво (помалку зголемено отколку кај h, x100). (j) Стерилно, вегетативно стебленце (x0.5). (k) Стебло на напречен пресек; кај спроводните снопиња ксилемот е црн, со склеренхимски ленти во ребрата и вдалбнатините (x16). а архегониум, b листен прешлен, b1, b2 првите лисни прешлени, c цитоплазма, cg ткиво што содржи хлорофил (хлоренхим), ck каринален канал, e ендодермис, f фертилни стебла, g камшичиња, h хаусториум, k клеточно јадро, m лизигена срцевинска празнина, so стомина низа, ss склеренхимски ленти, v вегетативни стебла, vk валекуларен канал, w корени.

Проталиумите имаат богато разгранети, дорзовентрално брановидни лобуси и можат да бидат еднодомни или дводомни. Детерминацијата на полот кај потенцијално бисексуалните проталиуми е фенотипски определена со надворешни фактори. Кога ресурсите се ограничени, главно се создаваат машки гаметофити. Половата зрелост се постигнува по 3-5 недели.

Гаметофитите се често осетливи на водоснабдување и се под компетитивен притисок со мововите. Гаметофитската фаза се комплетира брзо. За разлика од женскиот гаметофит, машкиот гаметофит е изразено пигментиран со каротеноиди. Соодветни разлики можат, исто така, да се видат и кај мововите (во сидот на антеридиумот) и кај габите (машките гамети на *Allomyces*) и се сметаат како акт на заштита од мутагена радијација.

Антеридиумите се вовлечени во проталиумот; **археониумите** се пробиваат на површината. Мултифлагелатни **сперматозоиди** со спирална форма се создаваат по 250–1,000 во секој антеридиум (Сл. 50b). Првиот сид на зиготската делба создава две половини (базален сид; Сл. 50c, линија од ознака 1 до ознака 1), кои, по натамошна делба (квадранти, октанти) – за разлика од *Lycopodium* (Сл. 38d) – се вклучуваат во формирањето на **ембрионот**. Суспензор не се развива. Првите листови се појавуваат на полот на изданокот, веќе распоредени во прешлен. Тие го опкружуваат врвот на стеблото кој продолжува да расте со трикуспидатна (со три делбени страни) **апикална клетка**. Зачетокот на првиот корен лежи странично на надолжната оска (Сл. 50c, означен со w) и продира надолу низ проталиумот (Сл. 50d).

Родот *Equisetum* е распространет од тропите до поладните зони, а поголемиот број видови преферираат влажни хабитати. Јужноамериканскиот *E. giganteum* и мал број други увивни тропски видови достигнуваат должина од 12 m, додека видовите што се наоѓаат во северната хемисфера не се повисоки од 2 m (*E. telmateia*). *Equisetum arvense*, полската прешлига (Сл. 50), како и останатите видови кои исто така ги губат своите надземни делови во текот на зимата, формираат мали зимски складирачки грутки од своите кратки странични ризомски гранки. Меѓутоа, исто така, има и зимзелени видови (на пример, *E. hymenale*).

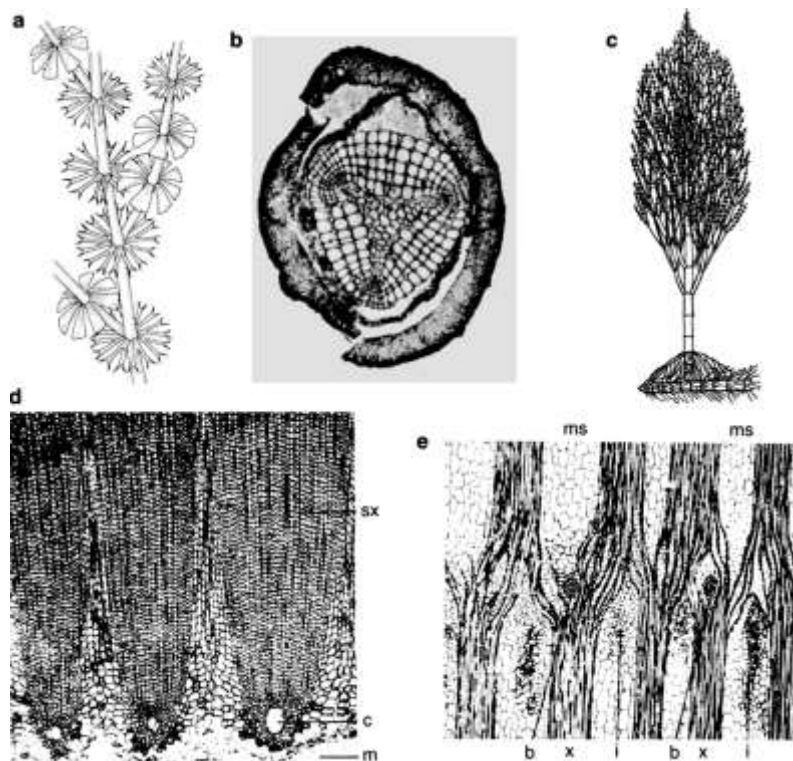
Некои видови имаат два типа стебла: **стерилни стебла** кои се зелени и богато разгранети и **фертилни стебла** (кои не се зелени) и носат терминални спорофилни класови. Фертилните стебла многу ретко се разгрануваат подоцна, ако воопшто се разгрануваат, и формираат стерилни, зелени странични гранчиња (Сл. 50e, k).

Изумрени сродници

Морфолошката униформност на денешните прешлиги е во целосен контраст со диверзитетот на форми на фосилните Equisetopsida. Тие ја претрпеле својата главна развојна експанзија за време на Палеозоик и, со исклучок на родот *Equisetum*, скоро целосно исчезнале. Дури и овој род покажува само остатоци од многу поголем диверзитет, со оглед на тоа што во Мезозоик од родот *Equisetum* имало и дрвенести видови со секундарно задебелување. Оттаму, преживеаните видови од *Equisetum* се реликти, но не се групираат со хетероспорните членови од Палеозоик бидејќи хетероспоријата веројатно настанува од изоспорија, а не обратно. Според тоа, денешните прешлиги веројатно морале да настанат од постари изоспорни форми. Некои исчезнати форми (*Calamites*, *Sphenophyllum*) биле хетероспорни. Со родот *Calamocarpon*, Equisetopsida дури напреднале до еден вид на формирање семе – како и кај Lepidospermae.

Sphenophyllaceae. Нивните фосилни остатоци (*Sphenophyllum*) од Палеозоик (Доцен Девон до Перм) се карактеризираат со прешлени од дихотомни или клиновидни листови со многу дихотомни

жили (Сл. 48a). Sphenophyllaceae биле тревести, околу 1 m долги, увивни растенија и споредливи со денешните видови од родот *Galium*. Тенките, долго членести, силно разгранети стебла, имале триархно спроводно снопоче со секундарен раст (ретикулатни трахеиди и трахеиди со дворчести пори; Сл. 51b). Прилично сложено изградените групи од спорофилни класови, стробилуси, шишарки) понекогаш биле изоспорни, а понекогаш хетероспорни.



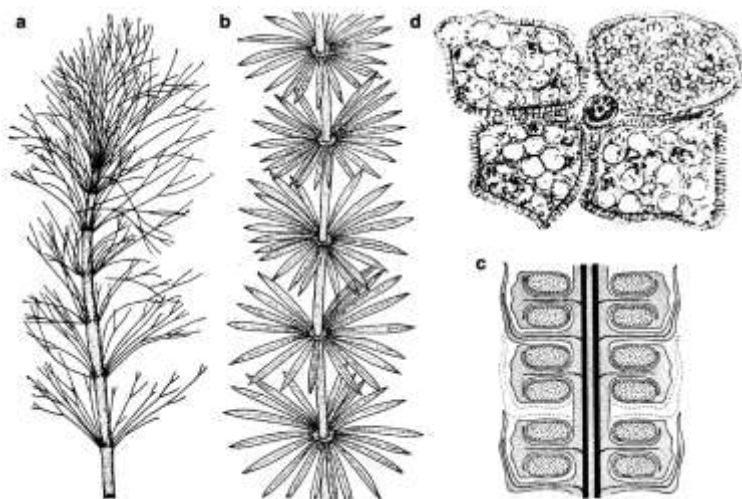
Сл. 51. Equisetophytina. (a, b) Sphenophyllales, *Sphenophyllum*.

(a) *S. cuneifolium*. Парче од изданок со всечени и цели листови (x0.33). (b) *S. plurifoliatum*. Напречен тенок пресек низ оска на изданок; во внатрешноста триаглест примарен ксилем со три протоксилемски групи, опколени со секундарен ксилем (x7).

(c–e) Equisetales, Calamitaceae. (c) *Calamites carinatus*. Реконструкција (x1/200). (d, e) *Arthropitys communis*. (d) Напречен тенок пресек низ дел од дрвесина (x10). (e) Тангенцијален тенок пресек низ млад изданок (x10). b лисна трага, с каринален канал, i инфранодален канал, m сцевина, ms зрак на сцевина /медуларен зрак/, sx секундарен ксилем, x ксилем

Следните две фамилии се исчезнати. **Archaeocalamitaceae** од Ран Карбон имале разделени листови (>Сл. 49a), распоредени во суперпонирани прешлени на нодиумите, со спроводни снопочиња кои оделе непрекинато (т.е., не алтернирале) низ интернодиумите. **Calamitaceae** се разликувале од Equisetaceae според следните особини: стробилусите од репродуктивните стебла имале прешлени од штитовидни спорангиофори, кои алтернирале со прешлени од ланцетовидни стерилни брактеи (Сл. 52c). Постоеле и изоспорни и хетероспорни видови (Сл. 52d). Спорите немале хаптери. Родот *Calamites*, раширен во доцен Карбон и Перм (Сл. 51c), бил важна компонента на карбонските мочурливи шуми, заедно со *Lepidodendron* и *Sigillaria* и значително има придонесено во формирањето на јагленовите формации. Некои видови достигнувале висина од 30 m и дијаметар на стеблата од 1 m, како резултат на моќно секундарно задебелување (Сл. 51c, d). Покрај тоа, како и *Equisetum*, имале шупливи стебла. Повеќето видови имале стебла со непрешленести гранки, иако некои немале разгранувања. Спроводните снопочиња биле разделени (како *Equisetum*) на горниот крај од интернодиумот. Дводелни гранки од соседни снопочиња доаѓале заедно и формирале снопочиња за следниот интернодиум, додека трето снопоче се издвојувало директно и формирало снопоче на лисна трага (Сл. 51e). Радијални инфранодални канали се формирале со распаѓање на тенкосидни клетки, овозможувајќи аерација. Листовите (Сл. 52b) биле прости, ланцетовидни и со една жила. Тие имале хидатоди на врвот од листот, како лисните врвови кај современите прешлиги,

кои формирале гутациски капки. Листовите биле распоредени во алтернирачки прешлени, кои соодветствуваат на алтернацијата на примарните васкуларни снопиња во интернодиумите.



Сл. 52. Equisetophytina, Equisetales. (a) Archaeocalamitaceae, *Archaeocalamites radiatus* (x0.33). (b–d) Calamitaceae. (b) *Annularia stellata* (x0.5). (c) *Calamostachys binneyana*. Спорангиофор на надолжен тенок пресек со стерилни листови (x4). (d) *Calamostachys casheana*. Тангенцијален тенок пресек низ спорангиофор со три макро- и еден микроспорангиум (x 22)

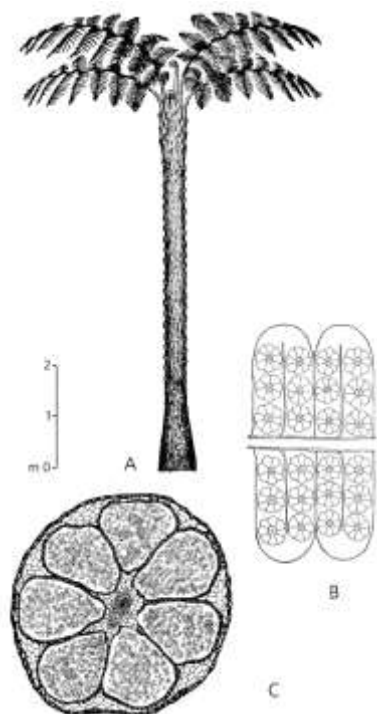
ЕДИНАЕСЕТТИ ПОТТИП: MARATTIOPHYTINA, ЕУСПОРАНГИЈАТНИ ПАПРАТИ

КЛАСА MARATTIOPSIDA

Нејзините претставници се стари во однос на историјата на Земјата. Тие се папратовидни, а нивните рецентни видови имаат кратко грутководно стебло со сноп од големи, перести листови, кои често растат по неколку метри во должина. Незрелите листови се од цирцинатен тип и во своите основи имаат парови од прилисници. Сидот на спорангиумот е повеќеслоен (еуспорангијатен).

Тие поседуваат отворено лисно ожилување (*Ophioglossum* поседува мрежесто ожилување). Кај некои видови, изоспорните спорангиуми се фузираат заедно по должината на латералниот шав и формираат капсуловиден, локулатен синагиум, кој подоцна се распаѓа (Сл. 503b, c). Кај други видови, спорангиумите можат да бидат слободни и распоредени во групи (соруси). Долгоживеечките проталиуми поседуваат ендифитни микоризни габи, но растат површински како зелени многуслојни талуси, слични на *Hepaticae*, со антеридиуми и архегониуми вдлабнати од долната страна. Денешните Marattiales бројат околу 200 видови од неколку родови и се наоѓаат во тропските шуми, на пример, *Angiopteris* во Азија (должина на листот над 5 m), *Danaea* во Јужна Америка, а *Marattia* има пантропско распространување.

Филогенија. Првите Marattiophytina се појавиле за време на Карбон. Сè до „Ротлиген“ (Ран Перм) тие имале повеќе видови и биле пошироко распространети отколку денес и доминирале над лептоспорангијатните Filicophytina. Marattiophytina биле дрвовидни, високи до 10 m; нивните стебла биле покриени со дебела обвивка од корени кои придонесувале за механичката стабилизација на стеблото. Најголем и најчест вид бил *Asterotheca arborescens*. *Megaphyton* бил особено воочлив со двата паралелни редови од листови (немало спирален распоред) (Сл. 53a). Предложените блиски филогенетски односи со Equisetophytina се, со исклучок на споделената особина за еуспорангијатниот сид на спорангиумите, неуверливи од морфолошка гледна точка и се, исто така, сомнителни и според резултатите од ДНК анализите.



Сл. 53. Marattiophytina. (а) дрвенеста папрат *Megaphyton*, реконструкција (доцен карбон). Два реда од луспи вдоль стеблото, на местата од каде што отпаднале листови. Оновата на стеблото зајакната со обвивка од надолу растечки адвентивни корени. (b, c) *Ptychocarpus unitus* (доцен Карбон). (b) Ливчиња (пинули), од долната страна со синангиуми (x8). (c) Исто како на b, напречен пресек низ синангиум (x60)



Сл. 54. Filicophytina. Зелени листови од папратот *Matteuccia struthiopteris*; спорофилите не се видливи

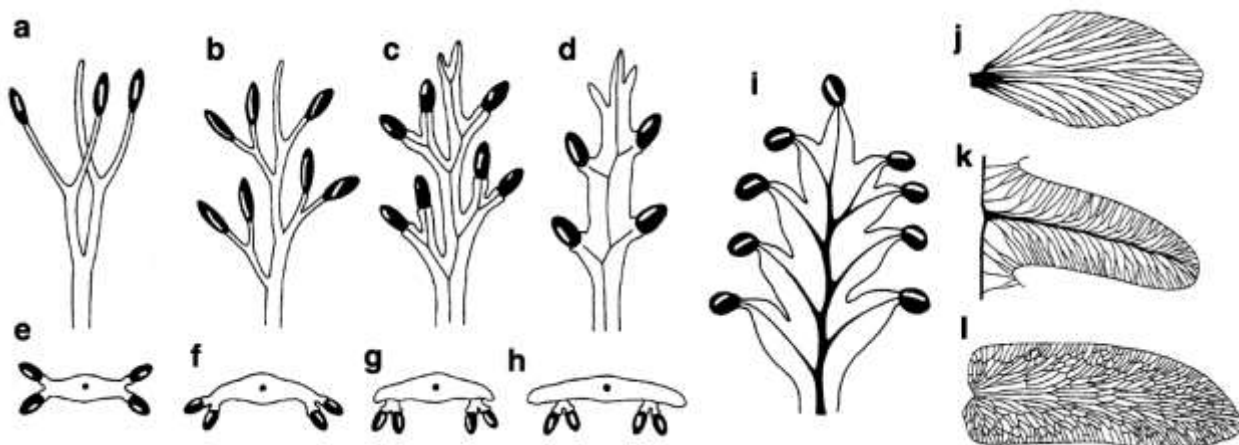
ДВАНАЕСТИ ПОТТИП: FILICOPHYTINA, ЛЕПТОСПОРАНГИЈАТНИ ПАПРАТИ

Членовите на овој поттип на вистински папрати (една класа, Filicopsida; Сл. 54) се обезбедени со големи, често разделени макрофили, наречени фрондови. Изданокот, корените и листовите растат со апикални клетки (како кај Equisetopsida) и не формираат групи од иницијали како кај Lycopodiopsida. Спорангиумите можат да се најдат на лисните рабови, но многу почесто се наоѓаат од долната страна од листовите. Сидот на спорангиумите е целосно еднослоен (лептоспорангијатен; спореди со еуспорангијатните спорангиуми кај Lycopodiophytina, Psilophytina, Equisetophytina и Marattiophytina).

Ред Polypodiales

Стеблото кај членовите на овој ред е слабо разгрането или не е воопшто. Тие имаат големи листови со дршка и со богато оживување; кога се млади, се совиени на врвот. Совивањето (цирцинатна вернација) се јавува заради брзиот раст на незрелите лисни примордии на долната страна и нивното подоцнежнo преместување. Со други зборови, листовите генерално се развиваат акропластично и тежнеат да имаат голем број спорангиуми на долната страна, обично групирани во **соруси**. Настанувањето на лисната ламина од теломниот систем и подоцнежната положба на спорангиумите од долната страна на листовите, како резултат на интензивниот раст на горната

страна, може да се визуелизира од Сл. 55а–h. Фосилна интермедијарна состојба е прикажана на Сл. 55i. На овој начин може да се претстави дури и формирањето на големи листови.



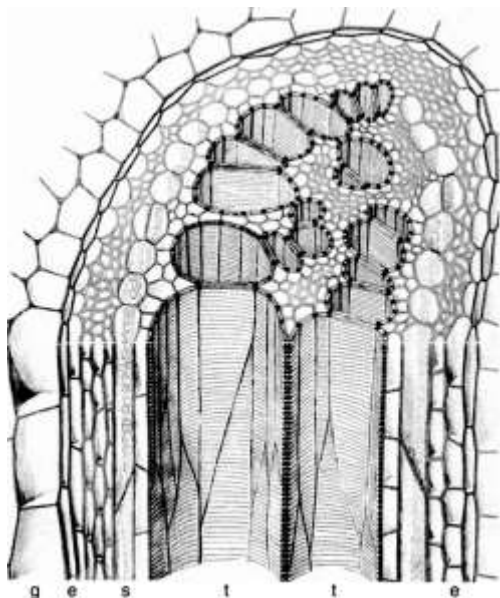
Сл. 55. Папрати. (a–d) Преод од фертилен телом до спорофил. (e–h) Поместување на спорангиумите од долната страна на листот. (i) Спорофил на *Acrangiophyllum* (папратовидно растение со непозната систематска положба), од доцен Карбон (x7). (j–l) Папратовидни растенија. Венација на ливчињата. (j) Флабелатно оживување (*Archaeopteris*, Доцен Девон). (k) Пинатно оживување (*Alethopteris*, претставник на семените папрати од доцен Карбон). (l) Мрежесто оживување (*Linopteris*, доцен Карбон) (x12)

Папратите имаат тенденција да преферираат засенчени хабитати и се дистрибуирани во голем број (околу 9,000 видови) насекаде на планетата. Нивната главна експанзија е во тропите, кадешто се јавуваат со висок диверзитет на форми. Тие се јавуваат од крајно редуцирани цуцести форми од неколку милиметри (на пример, видовите од родот *Didymoglossum* од Hymenophyllaceae) до дрвовидните папрати високи и 20 m (Сл. 56). Дрвенестите стебла на дрвовидните папрати (фамилија Cyatheaceae, родовите *Cyathea*, *Dicksonia* и *Cibotium*) се неразгранети и имаат терминална розета од спирално распоредени, сложено перести листови, долги до 3 m. Централноевропските папрати се најчесто тревести, со перенијален хоризонтален или подигнат, слабо разгранет ризом. Ризомот кај *Pteridium* може да расте до 40 m должина и да живее 70 години.

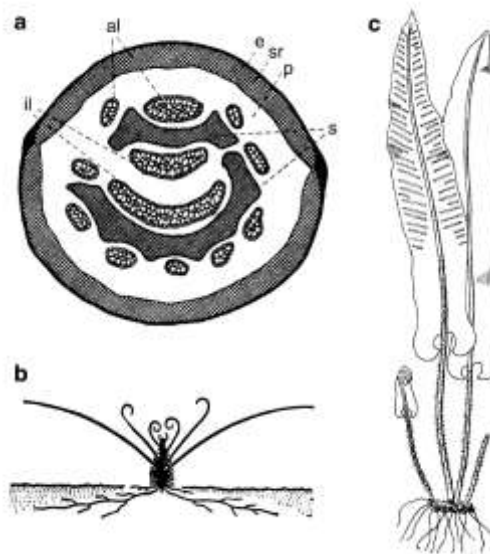


Сл. 56. Filicophytina, Cyatheales. *Cyathea crinita*. Дрвовидна папрат од Шри Ланка (x1/100)

Стеблото – кај тревестите форми тоа е ризомот – во незрел стадиум има централна **протостела**. Во зрел стадиум таа се развива во силно разгранета **сифоностелна** и **полистелна структура**, обично со централен ксилем и периферен флоем (Сл. 57, Сл. 58а). Поретко, се формираат и **трахеи** (на пример, *Pteridium aquilinum*; Сл. 57). Спроводните снопиња се опколени со **ендодермис** (Сл. 57). Секундарно задебелување не се јавува, што значи дека механичката стабилност на стеблото се постигнува на различен начин отколку кај изумрените Lycopodiopsida и Equisetopsida. Големиот број снопиња на лисните траги со голема должина се протегаат низ кората и, заедно со склеренхимските плочи (Сл. 58а), придонесуваат за механичката стабилност на стеблата. Некои дрвовидни папрати додатно ја зголемуваат својата стабилност, со обвивка од тврди адвентивни корени (дебели до неколку дециметри).



Сл. 57. Filicophytina, Polypodiales. *Pteridium aquilinum*. Спроводно снопче (напречен пресек во комбинација со надолжен пресек, x100). е ендодермис, g паренхим, s ситести клетки, t скалести трахеи

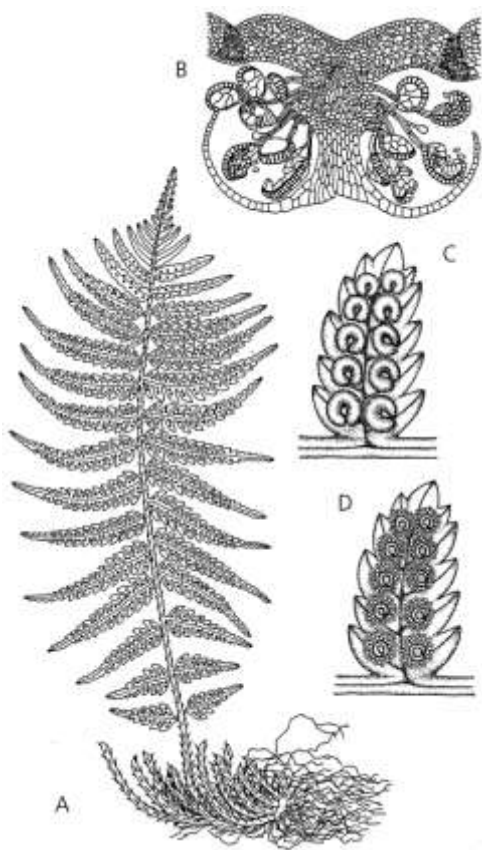


Сл. 58. Filicophytina. (a) Polypodiales, *Pteridium aquilinum*. Напречен пресек низ ризом (x7). (b) *Asplenium nidus*. Шема на растење. (c) *Phyllitis scolopendrium* (x0.25). al надворешно спроводно снопче, e епидермис, il внатрешно спроводно снопче, p паренхим, s склеренхимски плочи, sr склеренхимски прстен

Ожилувањето на мегафилите се разгранува различно. Базичниот тип на дихотомни листови (Сл. 64) или жили (кај аднатни листови) е редок; последниот се јавува само кај ембринални или незрели листови. Листовите имаат различни форми во својата развиена, созреана состојба. Чести се перестите сложени листови (на пример, двојно перести или тетрапинатни кај *Pteridium aquilinum*; двојно перести кај *Dryopteris filix-mas*, Сл. 59; просто перести кај *Polypodium vulgare*), но се сретнуваат и неперести листови со доминантно средно ребро и незабележително латерално ожилување (*Phyllitis scolopendrium*; Сл. 58c). Нивниот долготраен, помалку или повеќе неограничен апикален раст, е во контраст со листовите на семените растенија и се должи на апикална клетка со две страни на делење (често подоцна заменуваана со група од иницијали)

Развитокот на листовите често трае со години. Орловата папрат (*Pteridium aquilinum*), на пример, создава еден лист годишно на стеблото. На листовите им требаат три години за целосно да се развијат. По исушувањето, листовите, особено оние од дрвовидните папрати, кои се задржуваат неколку години по созревањето, зад себе оставаат големи воочиви лузни (Сл. 58). Нивната

хистолошка структура, со палисаден и сунгерест паренхим, е многу слична на структурата на листовите кај поразвиените копнени растенија, меѓутоа епидермисот на папратите има хлоропласти.



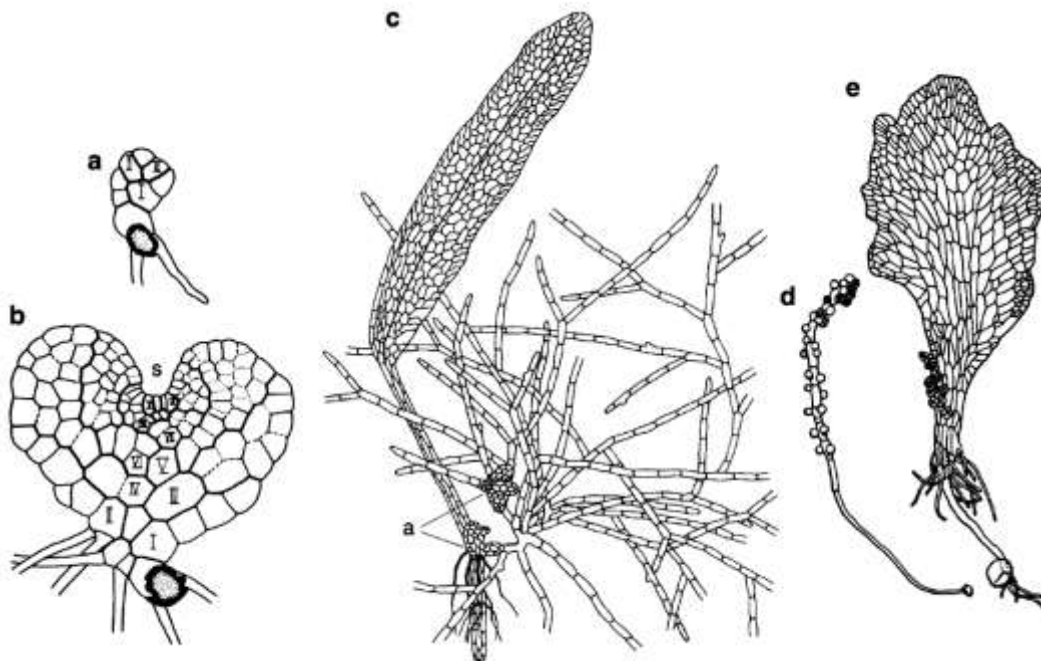
Сл. 59. Filicophytina, Polypodiales. *Dryopteris*. (a) Хабитус (x 0.25). (b) Пресек низ сорусот, плацентата со спорангиумите и чадорестиот индузиум (x 30). (c) Ливчиња (пини) со млади соруси покриени со индузими. (d) Истото како кај (c) но во постара фаза со исušени индузиуми (x 3)

Спорангиумот (Сл. 31) се развива од епидермална клетка и, по прематурното дезинтегрирање на тапетумот, тој се заштитува со нежен сид, изграден од еден слој клетки. Спорангиумите се поставени во голем број вдолж маргините или, најчесто, од долната страна на лисните ламини (Сл. 59b–d). На изглед, спорофилите се многу слични со трофофилите, иако, кај некои родови, редукцијата на лисната ламина доведува до значајни разлики на двата типа листови (спореде со *Matteuccia*, *Blechnum* и *Osmunda*).

Вообичаено (на пример, кај изведените Polypodiales, во кои се вбројуваат најголемиот број папрати од Македонија), голем број спорангиуми се групираат во **соруси**. Тие се формираат на **плацента** (Сл. 59b; исто е нарекувана и **рецептакулум**) и пред созревањето кај многу видови се заштитно покриени со мембранозен **индузиум**. Зрелиот **спорангиум** е мала кутијка со дршка, која содржи голем број **мејоспори** со скоро еднаква големина (**изоспорија**). Карактеристични се различно диференцирани **прстени** (анулуси). Кај Polypodiaceae, прстенот е малку издигнат ред од клетки (исто наречен и лак), кои имаат силно задебелени радијални и внатрешни сидови. Редот оди преку дорзалната површина од врвот на спорангиумот до средината на вентралната страна (Сл. 60d). Тој е вклучен во отворањето на спорангиумот и празнењето на спорите, со примена на кохезионен механизам и соработка со стомиумот, т.е., клетките за одвојување.

По никнувањето, спорите развиваат краткоживеечки **проталиум** (Сл. 31a, b, Сл. 60). Тој е долг само неколку центиметри и ги носи и двата типа **гаметангиуми** (антеридиуми и архегониуми). Само австралискиот род *Platyzoma* (Gleicheniaceae) формира два типа спори, од кои секоја се развива во еднополов проталиум (хаплодиеција) (Сл. 60d, e).

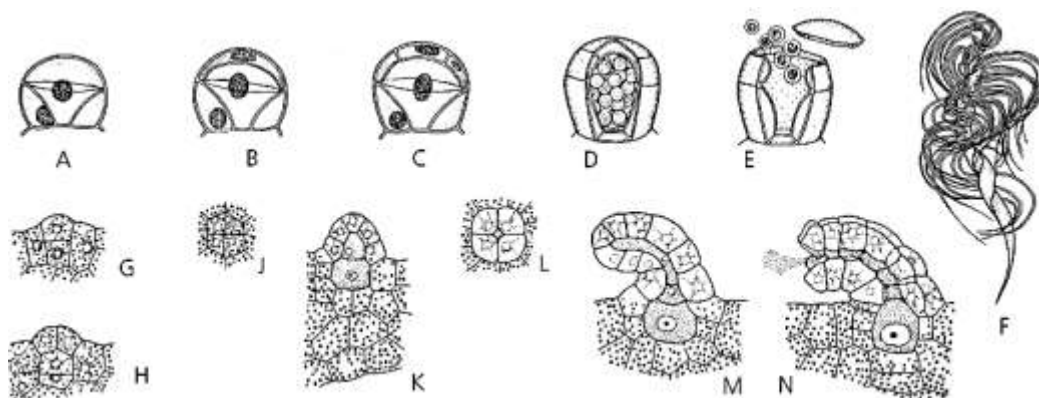
На почетокот се формира **филаментозна протонема** која носи ризоиди. Таа е ретко добро развиена. Кај *Trichomanes* (Hymenophyllales) и *Schizaea* (Schizaeales), протонемата има антеридиуми на своите гранки и архегониуми на посебни многуклеточни странични гранки (Сл. 60c). Филаментозниот стадиум обично е краткоживеечки и по само неколку клетки, формира клиновидна апикална клетка со две делбени страни, чии сегменти се делат натаму (Сл. 60a, b) и формираат типичен срцевиден, сплеснат, мембранозен **проталиум** (Сл. 60b), кој е тесно припиен за субстратот или почвата. Најпосле, апикалната клетка се заменува со неколку иницијални клетки.



Сл. 60. Filicophytina. (a, b) Polypodiales. Развoтoк на проталиум од спoра на *Matteuccia struthiopteris* (x70). (a) Единаесет дeнa стар. (b) Дваесет и eдeн дeн стар, co aпикална клетка (s) a oд нeа ce пoјавуваат сeгментитe (I–X). (c) Hymenophyllales. *Trichomanes rigidum*. Филаментoзeн проталиум co архегониoфopи, oд кoи eдeн e јувeнилeн спoрoфит. (d, e) Gleicheniales. *Platyzoma microphyllum* (x20). (d) машки проталиум. (e) Женски проталиум. a архегониoфop.

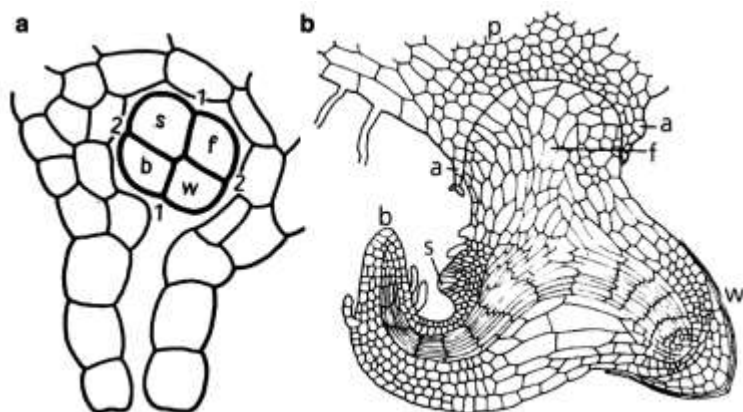
Антеридиумите и архегониумите се јавуваат на страната која не е изложена на светлина, што е најчесто долната страна, најблиску до субстратот и до изворот на најголема влажност. Откако ќе заврши нивниот развoтoк, тие не се или ce мнoгу малку, вдлабнати во ткивoтo. Архегониумите тежнeат да ce формираат подоцна oд антеридиумите. Архегониумите не ce формираат воoпштo во услови на слаба исхрана.

Антеридиумите ce сфeричнo испакнати структури бeз дршки, прикpeпeни на eпидeрмална клетка, oд кoја ce развилe вo вид на папиловидни испакнатини и ce oдвоилe co прeгpaдa (Сл. 58). **Спeрмaтoзoидитe** штo ги произвeдуваат ce спирални и мултифлагелатни (Сл. 61f) и – кaкo и ситe архегонијати – глaвнo содржат клетoчнo јaдрo. На пoчeтoкoт, тие имaaт везикуловидeн плазмeн oстaтoк штo содржи мали пластиди и скрoбни зрнa лoциpaни на нивниот задeн крај, нo тoа ce oтфрлa пpeд тие да влeзaт вo архегониумoт.



Сл. 61. Filicophytina, Polypodiales. (a–e) Развитие на антериум кај *Dryopteris filix-mas* (x250). (f) Сперматозоид од *Thelypteris palustris* (x3,000). (g–m) Развитие на архегониум од *Dryopteris filix-mas* (x200)

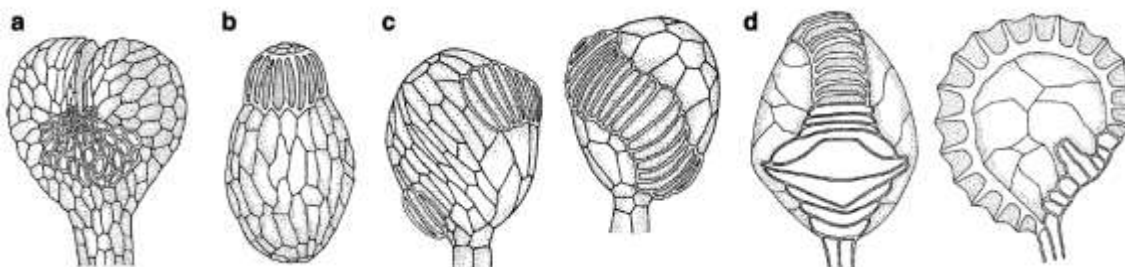
Архегониумите настануваат во многуслојниот среден дел од постарите проталиуми, со делење на површинска клетка. Најнапред се формираат вратна канална клетка и централна клетка, а потоа централната клетка се дели на јајна клетка и на стомачна клетка (Сл. 61l). Некои видови може да имаат неколку вратни канални клетки. Архегониумот е спремен за оплодување откако стомачната клетка и вратните канални клетки ќе распукнат, слузта ќе протече, а вратот на архегониумот ќе се отвори на врвот. Сперматозоидите се привлечени хемотактично во вратот на архегониумот а потоа одат до јајната клетка.



Сл. 62. Filicophytina, Polypodiales. *Pteridium aquilinum*, развитие на ембрионот. (a) По формирањето на првиот сид во архегониумот. (b) Во напредната состојба, стапалото се наоѓа во проширениот стомак на архегониумот. a - стомак на архегониумот, b - прв лист, f - стапало, p - проталиум, s - врв на стеблото, w - корен

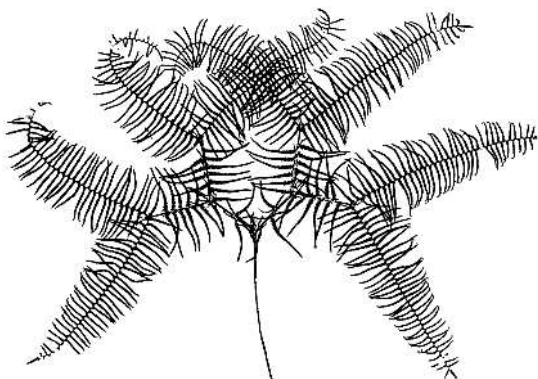
По формирањето на првиот сид во зиготата (Сл. 62a), врвот (Сл. 62, означен со s) на ембрионот се поставува **ендоскопски**, веднаш до идното стапало (Сл. 59, означен со f). Иницијалите на првиот лист (Сл. 62, означен со b) и на коренот (Сл. 62, означен со w) се завртени кон вратот на архегониумот. Како и кај сите птеридофити, корените настануваат на ембрионот (без суспензор) од страната на надолжната оска, не наспроти врвот на изданокот. Бидејќи архегониумите лежат од долната страна на проталиумот, изданокот и првиот лист на ембрионот се извиткуваат гравитропно нагоре, по надраснувањето на архегониумот (Сл. 62b). Спорофитот останува прикачен за проталиумот со **хаусториумот** (Сл. 62, означен со f) некое време пред да умре проталиумот. Примарните корени подоцна се дополнуваат со голем број адвентивни стеблени секундарни корени. Положбата на поларната оска не се менува со гравитација или светлина. Според тоа, проталиумот на папратите мора да има одредена поларност, која потоа се пренесува до цитоплазмата на јајната клетка.

Некои видови имаат додатни пропагули на своите листови, кои отпаѓаат и овозможуваат вегетативно размножување. Столоните кои се формирани од изданоците, па дури и од листовите, имаат иста функција. Отстапувања од правилниот животен циклус, предизвикани со апогамија или апоспорија, обично можат да се јават кај полиплоидни видови. Папратите, како и некои други птеридофити, понекогаш имаат многу големи хромозомски броеви.



Сл. 63. Filicophytina, спорангиуми. (a) *Osmunda regalis* (Osmundales, отворен стомиум, x40). (b) *Anemia caudata* (Schizaeales, x70). (c) *Hymenophyllum dilatatum* (Hymenophyllales, x70). (d) *Dryopteris filix-mas* (Polypodiales, прстен и стомиум од напред и странично, x70)

Систематика. Класификацијата на редови се базира на карактеристики на спорангиумите и нивното формирање, на распоредот на спорофилите или трофофилите, како и на спорите и репродуктивните карактери (често изоспорија, ретко хетероспорија). Со изоспорија се карактеризираат следните редови.



Сл. 64. Filicophytina, Gleicheniales. *Gleichenia circinata*, Австралија (x0.2)



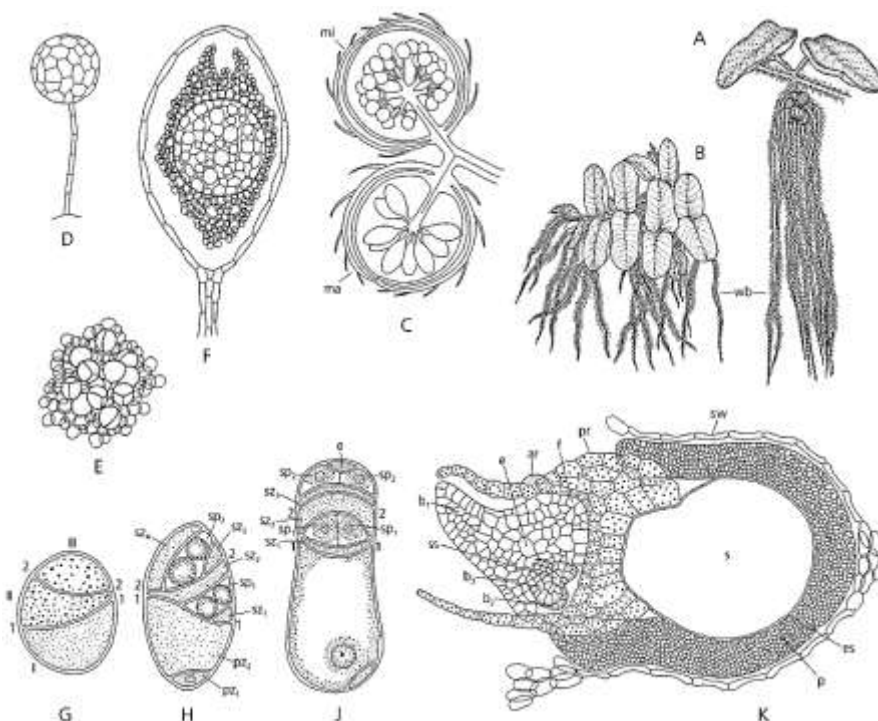
Сл. 65. Filicophytina, Salviniales. Водна папрат (*Salvinia*), ја покрива водната површина со своите пловечки листови

Osmundales имаат спорангиуми без анулус и не се групирани во соруси. Странична група од задебелени клетки условува отворање на спорангиумите на нивните врвови (Сл. 63a). Кај *Osmunda regalis* (кралска папрат), горните делови на зелените листови се трансформираат во единици кои носат спорангиуми. Листовите кај **Hymenophyllales** обично се нежни и имаат еднослојна ламина без стоми. Спорангиумите кај **Gleicheniales** имаат напречни анулуси над средината. Помеѓу раздвојувањата на листовите има пупки (Сл. 64). Таксономската позиција на хетероспорниот род *Platyzoma* сè уште не е јасна (Сл. 60d, e). Спорангиумот на **Schizaeales** има напречен анулус лоциран директно под врвот (Сл. 63b) кој има надолжна апертура. Членовите на **Cyatheales** се генерално дрвовидни папрати, високи до 20 m, со гигантски розети на врвот (Сл. 56). Повеќето средноевропски папрати припаѓаат кон **Polypodiales**, чии спорангиуми се групирани во соруси, со или без индузиум, од долната страна на листовите. Понекогаш, спорангиумите се на посебни спорофили, кои јасно се разликуваат од трофофилите, како што е случајот со *Matteuccia struthiopteris* и *Blechnum spicant*. Листовите и сорусите се варијабилни (види исто и Сл. 58c, Сл. 59c, Сл. 69).

Следниот ред, заради својата хетероспорност, јасно се разликува од претходните.

Ред: *Salviniales*, акватични папрати

Salviniales се многу напредни во однос на нивната **хетероспорија** (Сл. 65). Има околу 100 акватични видови во пет родови од три фамилии. **Спорангиумите** (макро- и микроспорангиуми) немаат анулус и се формираат на лисната основа (на пример, Сл. 66, дијаграм с). Тие се групираат во **соруси** обвивени со **индузиум**. Овие комплексни структури (сорусите со нивните обвивки) се нарекуваат **спорокарпи** (сорокарпи). **Мејоспорите** се вовлечени во пенлива материја (**периспор**), која настанува од плазмодијален паренхим.



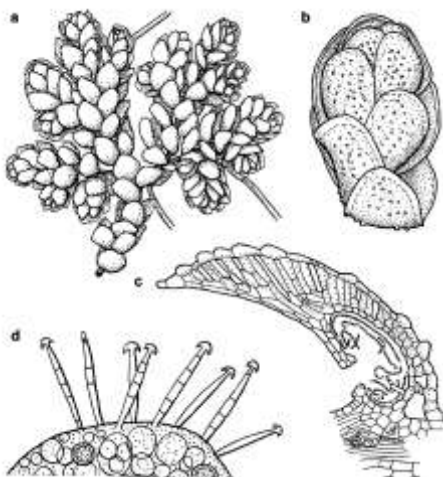
Сл. 66. Filicophytina, *Salviniales*. *Salvinia natans*. (A) Дел од стебло (странично) со заоблени спорокарпи. (B) Исто со (a) (одозгора). (C) Макро- и микроспорокарп (надолжен пресек). (D) Микроспорангиум. (E) Микроспори во пенеста маса. (F) Макроспорангиум со макроспора, која е опкружена со периспор (надолжен пресек). (g–i) Машки проталиум. (G) Делба на макроспора на три клетки I–III. (H) Целосен проталиум (странично) и (J) вентрално. Клетката I се има поделено на проталиумски клетки pz1 и pz2 (pz1 е ризоидна клетка). Клетката II се има поделено на стерилни клетки sz1 и sz2 и на две сперматогени клетки sp1, од кои секоја создава два сперматозоиди. Клетката III се има поделено на стерилни клетки sz3 и sz4 и на две сперматогени клетки sp2. Клетките sp1 и sp2 се двата антеридиуми, додека клетките sz1–sz4 се нивните сидни клетки; броевите 1 и 2 ја означуваат положбата на првиот клеточен сид. (J) Ембрион (надолжен пресек), женски проталиум со хлоропласти (H): b1–b3 првите листови (x100), ar преостанати архегониуми, e ембрион, es егзоспор, f хаусториум, ma макроспорокарп, mi микроспорокарп, p периспор, pr проталиум, s спорина клетка, ss врв на стеблото, sw сид на спорангиумот, wb подводен лист.

Фамилија: *Salviniaceae*

Оваа фамилија опфаќа главно тропски, слободно пливачки акватични папрати (ретко се наоѓаат на влажно земјиште). Од десетте видови на единствениот род *Salvinia*, во Централна Европа се сретнува само еден, *S. natans* (Сл. 66). Другиот вид, *S. auriculata*, се јавува во Централна и Јужна Америка. На секој **нодиум** од овие слабо разгранети растенија, се развиваат по три **листови**. Двата горни зелени, овални флотантни листови (Сл. 66, дијаграм а) се богати со интрацелуларни празнини и имаат мали стоми од горната површина. Долниот лист (Сл. 66, ознака wb) е поделен на голем број филаментозни влакнести кореновидни структури. Овој блед, потопен воден лист ја презема функцијата на отсутните корени (хетерофилија). Основата на потопениот лист има неколку

сферични **спорокарпи** (Сл. 66, дијаграм а), кои ги обвиваат спорангиумите. **Спорангиумите** настануваат од колумеловидна **плацента**, која е модифицирана компонента на водниот лист (Сл. 66, дијаграм с). Обвивката на секој сорус е изградена од двоен **индузиум**. Тој се развива како прстенест сид кој најнапред има форма на стомна, а конечно сферична форма, и сраснувајќи на врвот, ги обвива плацентата со сорусот. Секој спорокарп содржи еден **сорус** со многу **микроспорангиуми** и неколку **макроспорангиуми** (Сл. 66, дијаграм с, означено со *mi*, *ma*). Детерминирањето на полот се случува на дипломодификациски начин (за време на диплофазата). И двата типа спорангиуми имаат дршки; дршките на микроспорангиумите секогаш се разгранети.

Секој микроспорангиум содржи 64 микроспори во тетради, обвиени со периспорот (Сл. 66, дијаграм е). **Микроспорите** на почетокот се развиваат во спорангиумот, секоја во краток, цевчест микропроталиум од мал број клетки. Тие го пробиваат сидот на спорангиумот, однесувајќи се како поленова цевка при оплодување на јајна клетка. Два крајно поедноставени **антеридиуми** (Сл. 66, дијаграм h) се поставени субапикално, секој со **сперматогени** клетки, кои најпосле создаваат четири хеликални (спирално извиени) мултифлагелатни **сперматозоиди**, што влегуваат во вода кога клеточните сидови ќе се отворат.



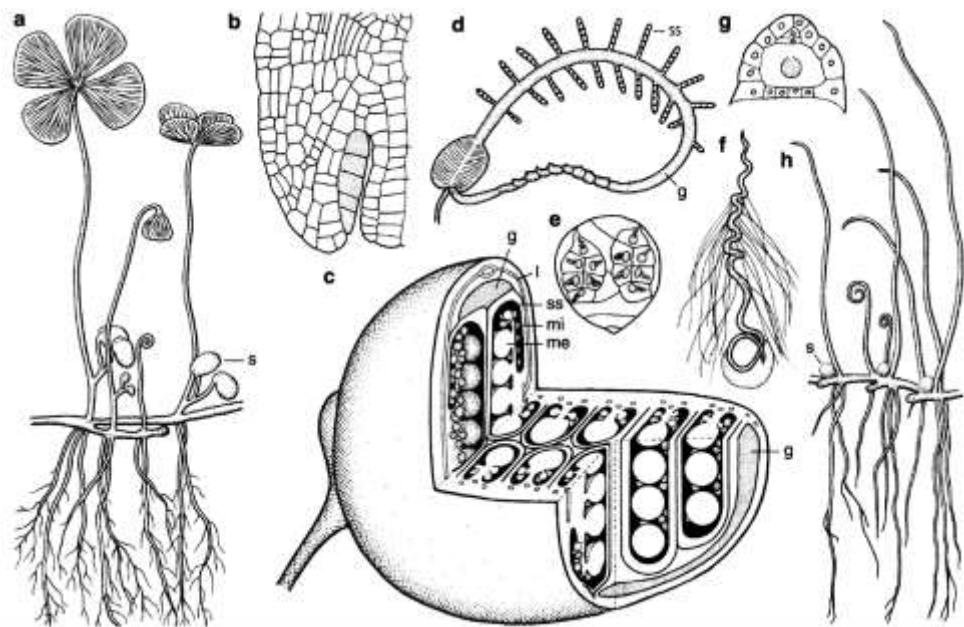
Сл. 67. Filicophytina, Salviniales. *Azolla*. (a) *A. caroliniana* (растенија гледани одозгора, x4). (b) *A. filiculoides*. Врвна изданок (одозгора, x12). (c) Надолжен пресек низ горниот лобус на лист; во празнината *Anabaena azollae*. (d) *A. caroliniana*. Дел од масула со глохидии (x160).

Секој од **макроспорангиумите** има осум клетки-мајки на спори кои даваат зачеток на 32 хаплидни јадра, од кои само едно се развива натаму, такашто секој спорангиум продуцира само една крупна **макроспора**. Таа е исполнета со протеински гранули, маслени капки и скробни зрна (Сл. 66, дијаграм f). Јадрото се наоѓа на нејзиниот врв и е сместено во плазмата. Апикално во макроспората се формира малкуклеточен **макропроталиум** (Сл. 66, дијаграм j). Неговиот проксимален крај се отвара со три апикални цепнатинки, припремени претходно во периспорот. Во текот на процесот, сидот на спорангиумот се отвара нерамномерно по должината на клеточните рабови. Базалниот дел на макроспората, богат со хранливи материи (Сл. 66, ознака s) останува во спорангиумот и претставува значајна поддршка во исхраната на структурите формирани во макропроталиумот (вклучувајќи го и новиот несозреан спорофит). Макропроталиумот, богат со хоропласти, продуцира субапикално само неколку **архегиониуми**. По оплодувањето, во ембрион се развива само една **јајна клетка**, која на почетокот е обвиена со макропроталиумот. Незрелиот спорофит останува прикачен за макропроталиумот со хаусториум (Сл. 66, дијаграм j), или со дршка која брзо се издолжува (додека не се развие првиот комплетен нодиум со листови).

Фамилија: Azollaceae. Оваа фамилија го вклучува родот *Azolla*, со главно тропско распространување. Нежното, слабо разгрането флотантно растение, има листови кои се густо распоредени во двосеријатни редови и долги коренчиња од долната страна на изданокот (Сл. 67а). Секој лист е поделен на горен пливачки асимилаторен лобус и на долен подводен лобус. Во празнини во горниот лобус како симбионт живее азотофиксаторската цијанобактерија *Anabaena azollae* (Сл. 67с). Заради тоа *Azolla* се користи како фертилизатор во оризовите култури. Откако ќе бидат ослободени, микроспорите се вовлекуваат во пенлива периплазма, формирајќи пливачки топки, масули. Секоја масула има глохидии (кукички со дршки) (Сл. 67d) кои сиркаат надвор од периплазмодиумот на тапетумот. Кукичките служат како сидро за макроспората, која инаку би пловела по водата, благодарение на флотантен орган исполнет со воздух.

Фамилија *Marsileaceae*

Оваа фамилија ги содржи родовите *Marsilea* и *Pilularia*. Првиот е претставен со видот *M. quadrifolia* (Сл. 68а). Овој вид има полеганото, разгрането **стебло** со единечни листови на долги дршки. **Ламината** е изградена од два многу блиску поставени перести лисни парови. Кај листовите се забележува **никтинастија** која не се сретнува кај ниту една друга папрат. Парови (во поголем број кај други видови) од јајцевидни **спорокарпи** со дршки се наоѓаат над основата на лисната дршка. За разлика од *Salvinia*сеае, трупот на сорокарпите потекнува од асимилаторниот дел на листот. Заради засилениот раст на долната страна од дршката, примордиумот на сорокарпот влегува во лисното ткиво. Секој сорокарп затвора поголем број **соруси** (Сл. 68с).



Сл. 68. Filicophytina, Marsileales. (a) *Marsilea quadrifolia*. Хабитус (x0.67). (b) Пресек низ млад сорокарп; зачетокот на сорусот источкан (x200). (c) Зрел сорокарп (x8). (d) Отворен сорокарп кај *M. salvatrix* (x1). (e) Никната микроспора со два антеридиуми (x150). (f) Сперматозоид (x700). (g) Архегониум (x150). (h) *Pilularia globulifera*, хабитус (x0.67). g желатинозен прстен, l спроводно снопче, me макроспорангиум, mi микроспорангиум, s сорокарп, ss сакули на сорусот.

Родот *Pilularia*, со нативниот западноевропски вид *P. globulifera*, се разликува од *Marsilea* по тоа што има прости линеарни листови со единечни сорокарпи во основата на листовите (Сл. 68h). Сорокарпите кај *Pilularia* имаат четири сорусни празнини. Најмладите листови кај двата рода се, како и листовите кај повеќето останати папрати, совиени (Сл. 68а, h; акропластичен раст).

Azolla е забележана со фосилни наоди од Рана Креда, *Salvinia* од Доцна Креда, додека *Pilularia* од Миоцен наваму. *Salvinia* во Северна Америка има изумрено од Миоцен.

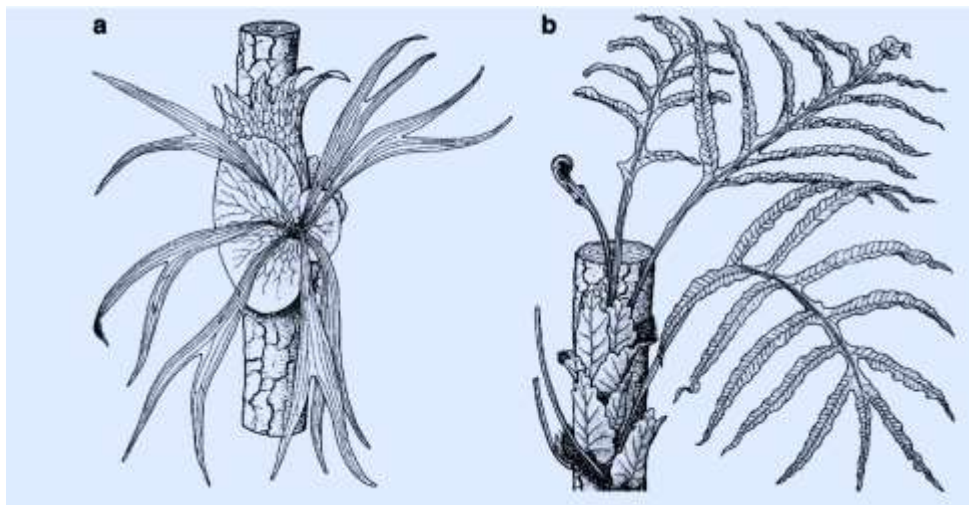
Појавување и екологија на папратите и папратовидните растенија

Птеридофитите се наоѓаат во сите климатски зони, но тие, особено Marattiophytina, Filicophytina и Lycopodiophytina, ги достигнуваат најголемите димензии (дрвовидни папрати) и диверзитетот (видовото богатство) во тропите. Тие преферираат хумидни или влажни живеалишта, како и бриофитите, иако некои видови имаат колонизирано аридни области. Солените станишта се целосно избегнати; единствено папратот *Acrostichum* расте во мангрове мочуришта.

Папратите имаат развиено морфолошки и физиолошки особини за **адаптација** на различните услови потребни за живот на копно и се јавуваат со истите животни форми како и семените растенија. Во однос на нивното снабдување со вода, тие се интермедијарни помеѓу бриофитите и семените растенија. Проталиумите кај повеќето папрати се исто толку чувствителни на исушување како и протонемите на мововите. Повеќето видови кај папратите го регулираат снабдувањето со вода (**хомоихидрични птеридофити**), за разлика од поикилохидричните бриофити, кои се зависни од водните услови на својата непосредна средина. Меѓутоа, меѓу птеридофитите исто така има и голем број поикилохидрични видови, на пример, кај *Selaginella* (Lycopodiophytina), како и помеѓу Filicophytina, на пример, *Ceterach*, *Notholaena* и *Cheilanthes*; тие можат да се рехидрираат по целосна воздушна суша и неколку месеци исушување на зимзелени листови.

Внатрешниот транспортен систем е важен за снабдувањето со вода. Покрај тоа, некои птеридофити поседуваат структури за капиларно примање и складирање на водата (на пример, лигулите кај Selaginellaceae и Lepidodendrales).

Споредливо мал број ксерофити, на пример, помеѓу Filicophytina, се покриени со восочен слој или покривка од луспи (раментум), како и со влакна, или дури имаат и сукулентни изданоци (*Davallia*) или листови (на пример, некои видови *Polypodium*) кои ги заштитуваат од исушување. Кај жителите на влажни хабитати (хигрофити) се јавува **гутација**, било да се работи за хидатоиди на запците од лисните ракавци кај *Equisetum*, или за присуство на водени жлезди, како кај некои папрати.



Сл. 69. Епифитски папрати со листен диморфизам (хетерофилија: „гнездовидни листови“ кои чуваат хумус и спорофили)
(a) *Platycerium alcorni*. (b) *Drynaria quercifolia* (x0.16).

Наспроти **зимзелените** видови кај родовите *Lycopodium*, *Selaginella* (Lycopodiophytina), *Equisetum* (*E. hymenale*; Equisetophytina) и *Polypodium* (Filicophytina), повеќето папрати од умерените и ладните зони се **листопадни** (споредете го ова со мововите). Различни типови папрати имаат досегнато **дрвовидни** форми (фанерофити; за животни форми) веќе во Девон и Карбон, на пример, *Sigillaria*, *Lepidodendron* и *Pleuromeia* од Lycopodiophytina; *Calamites* од Equisetophytina; како и различни *Primoilices* меѓу изумрените еуспорангијатни папрати (*Megaphyton*; Сл. 53а). Меѓутоа, дрвовидни претставници има и меѓу постоечките лептоспорангијатни папрати од некои родови (на пример, *Cyathea*; Сл. 56). Услов за овој развој било зајакнувањето на стеблата (делумно со секундарно задебелување, многу почесто на други начини) како и ефикасната конструкција на васкуларните ткива. Развојот на **увивни и епифитни папрати** е особено изразен во тропите. Примери за овие фанерофити се тропските Gleicheniaceae (дрвовидни ползечки растенија, лијани) и *Lygodium* и *Salpichlaena*, од кои секој има до 15 m долг навиткан рахис. Некои видови од родот *Polypodium* се увиваат со корените по стеблата на дрвјата во тропите, додека *Platyserium* и *Drynaria* се епифити кои собираат хумус во своите листови (Сл. 69). Ова ја поддржува хипотезата дека сите денешни папрати (и нивните сродници) се настанати од зимзелени дрвовидни предци со примитивни афототрофни проталиуми. Други животни форми се **хамефитите**, со делумно микотрофни (*Lycopodium*), а делумно независно живеечки проталиуми (*Selaginella*), **хемикриптофити**, со автотрофни краткоживеечки проталиуми (на пример, *Dryopteris*), **геофити**, со микотрофни (на пример, *Ophioglossum*) или автотрофни проталиуми (на пример, *Pteridium*, *Equisetum*) и **терофити** (на пример, *Anagramma*). Наспроти проталиумите кај некои видови и предоминантно микотрофниот *Ophioglossum simplex* (нема фотосинтетски пигменти, туку само листови кои носат спорангиуми), папратите, како и мововите, немаат развиено хетеротрофни животни форми (како паразити). Мал број членови имаат повторно развиено способност за живот во вода (како **хидрофити**), на пример, кај Filicophytina се флотантните (нататорни⁶) растенија - *Salvinia* и *Azolla* (Salviniales), како и *Ceratopteris* (Polypodiales; делумно флотантни и подводни а делумно терестични, на влажни станишта). Папратите *Bolbitis heudelotii* и *Microsorium pteropus*, култивирани во аквариум, образуваат соруси на листовите само кога ќе се појават на водната површина; подводните листови остануваат стерилни. Видовите од родот *Isoetes* (Lycopodiophytina) живеат делумно на периодично влажни земјишта и делумно подводно во езера, често на длабочина од 1-3 m.

Папратите и папратовидните растенија **компетираат** на единки од иста животна форма: дрвовидните папрати на голосемените, палмите и дикотиледоните дрвја, проталиумите на папратите и Hymenophyllaceae компетираат на мововите и лишаите, *Equisetum* на Juncaceae и Cyperaceae, *Salvinia* на Lemnaceae и т.н. Некои видови папрати се особено конкуритивни и, под вистински услови, можат да се јават во толкав голем број што формираат сопствени заедници. Таков пример е орловата папрат (*Pteridium aquilinum*) по рабовите на шумите, или прешлигата *Equisetum fluviatile* по милестите езерски брегови. Некои видови се космополити, како орловата папрат и *Lycopodium clavatum*; останатите се пример за ограничена дистрибуција, **дисјункција** и **ендемизам**.

⁶ Прилагодени за пливање

ТРИНАЕСЕТТИ ПОТТИП: SPERMATOPHYTINA, СЕМЕНИ РАСТЕНИЈА

Со најмалку 250,000 видови, семените растенија се далеку најбогата група со видови и ја има освоено копнената вегетација во скоро сите делови на светот. За луѓето, семените растенија се исклучително значајни, бидејќи повеќето од нашите насади се семени растенија, особено ангиосперми. Структурата на семените растенија ќе биде објаснета во следниве секции.

Од големиот број групи семени растенија, кои се имаат појавено по Доцен Девон, во денешната флора на Земјата се сретнуваат само пет линии. Тоа се **Cycadopsida** (цикасови), **Ginkgopsida** (Ginkgo), **Coniferopsida** (иглолисници), **Gnetopsida** и **Magnoliopsida** (Angiospermae, цветни растенија). Првите четири групи, колективно познати како **голосемени растенија (Gymnospermae)**, се претставени со релативно мал број видови, и единствено иглолисниците доминираат во некои вегетационски типови. Сепак, ангиоспермите, кои постојат уште од Креда, се група со најголемо видово богатство и се најважна компонента во поголем дел од копнената вегетација. До неодамна се сметаше дека Gnetales се најблиски сродници на скриеносемените, а за гимноспермите се сметаше дека се парафилетски во однос на скриеносемените. Различни анализи на DNA секвенци покажуваат дека, наспроти оваа хипотеза, современите гимносперми се монофилетска група. Најблиски сродници на семените растенија меѓу постоечките птеридофити се прешлигите, Tmesopsida и вистинските папрати.

Семените растенија, за кои се смета дека се појавиле во Доцен Девон пред околу 370 милиони години, се карактеризираат со специфични особини во **смената на генерациите**. Нивниот примарно дрвенест спорофит е **хетероспорен** и формира микроспори и макроспори во кои гаметофитите се развиваат во спорите (**ендоспорно**). **Макроспората** со женскиот гаметофит никогаш не го напушта спорофитот, туку останува во затворениот **макроспорангиум**, обвиеана со стерилна обвивка, **интегумент**. Овие структури (интегумент плус макроспора плус женски гаметофит) го формираат **семеновиот зачеток**. **Семето**, според кое семените растенија го добиваат своето име, се формира од семеновиот зачеток, по оплодувањето на јајната клетка во женскиот гаметофит. Семето е оригинална распространувачка единица кај семените растенија и е изградено од **теста, нутритивно ткиво** (обично ендосперм) со различно потекло и **ембрион** кој се развива од зигота. Во споредба со птеридофитите, и покрај тоа што еволуцијата на интегументите е сосема нова структура, еволутивната новост на семените растенија примарно е што макроспората останува прикачена на спорофитот. Покрај тоа, женскиот гаметофит е силно редуциран и понекогаш нема дури ниту архегониуми. На сличен начин, силно редуцираниот машки гаметофит, кој никогаш не продуцира антеридиуми, останува во микроспората и се пренесува до семеновиот зачеток со процес наречен полинација. Оплодувањето потоа се одвива или со флагелатни сперматозоиди или со безфлагелатни спермални клетки.

Еволуцијата на овие карактери има обезбедено оплодувањето кај семените растенија да стане независно од достапноста на слободна вода, а женскиот гаметофит, како и ембрионот, соодветно се обезбедени, благодарение на нивното прикачување за спорофитот. Предностите од овие два карактери јасно се гледаат во моменталната доминација на семените растенија во копнената вегетација. Хомологијата на смената на генерациите кај мововите, птеридофитите и семените растенија, била откриена од W. Hofmeister во 1851. Во тоа време, била развиена посебна терминологија за репродуктивните структури, која се користи и денес. Така, кај семените растенија,

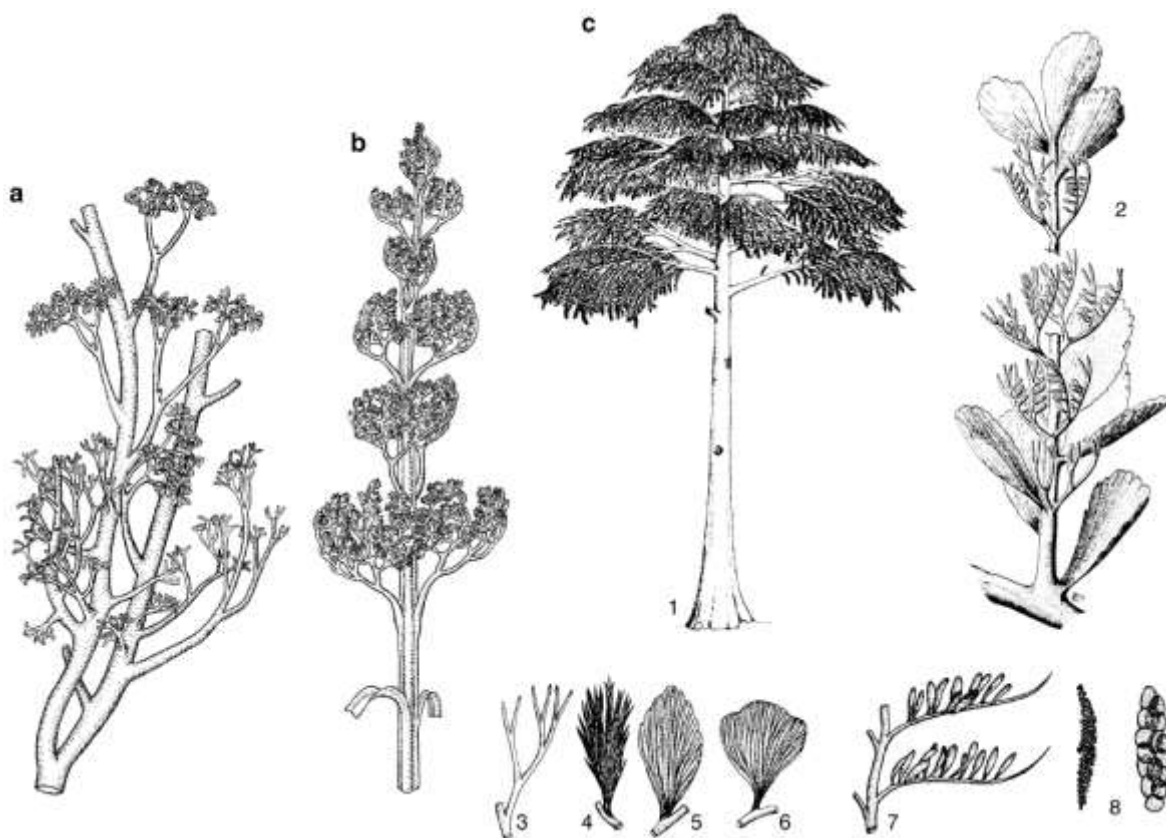
макроспорангиумот се нарекува нуцелус, додека женскиот гаметофит се нарекува ембрионална торбичка. Микроспорите кои го носат машкиот гаметофит се наречени поленови зрна.

Семевидни структури се имаат формирано и кај членови од Lycopodiophytina. На пример, карбонскиот род *Lepidocarpon* имал макроспорангиуми со макроспори, додека женскиот гаметофит бил обвиен со макроспорофил кој останувал на спорофитот.

Потекло и односи на Семените растенија

Се претпоставува дека семените растенија (Spermatophytina), папратите (Filicophytina), членестостеблените (Equisetophytina) и псилотовите растенија (Psilophytina), имаат настанато од **заеднички предок** кој, на пример, во Ран Девон е претставен со родот *Psilophyton* (Сл. 70). Сестринска група на оваа група (Сл. 70) се ликоподиумовите растенија (Lycopodiophytina).

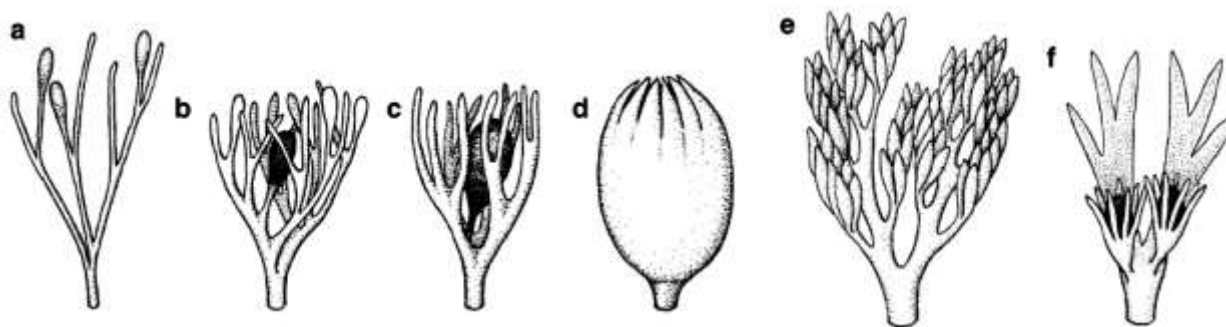
Видот *Psilophyton dawsonii* бил анизотомно разгранет и имал последователни голи гранки. Примарното спроводно ткиво било протостела. Стерилните странични гранки биле повеќепати разгранети, без да бидат терминалните гранки поставени во една рамнина, додека фертилните гранки носеле голем број парови од спорангиуми на куси дршки. И двата типа гранчиња биле превиткани на врвот. Вретеновидните спорангиуми се отварале надолжно со распукување, додека растенијата биле изоспорни.



Сл. 70. Предочни семени растенија. (a) *Psilophyton* (Ран Девон). (b) *Tetraxylopteris* (Среден Девон). (c) *Archaeopteris* (Среден Девон). *Tetraxylopteris* и *Archaeopteris* ги претставуваат т.н.р. Прогимносперми. 1 изглед, дрво од околу 6 m висина, 2 странична гранка со вегетативни и спорангионосни лисни сегменти, 3–6 сè повеќе сплеснати лисни сегменти кај различни видови, 7 микро- и макроспоранхиуми, 8 микро- и макроспори

Од оваа група најнапред произлегле т.н.р. „**прогимносперми**“, кои имале бифацијален камбиум со секундарен флоем ориентиран кон надвор и со секундарен ксилем со дрвенести зраци, ориентиран кон внатре. Раните претставници на оваа група, која опфаќала голем број други редови, се смета дека биле среднодевонските родови *Tetraxylopteris* (Сл. 70) и *Archaeopteris* (Сл. 70). Покрај тоа што има бифацијален камбиум, родот *Tetraxylopteris* се разликува од *Psilophyton* со декусираното разгранување и со јасно адаксијалната ориентација на спорангиумските групи. Спорангиумите кај *Archaeopteris* се слични со тие кај *Tetraxylopteris*, меѓутоа родот е хетероспорен. Растенијата имале стебла со дијаметар преку 1.5 m и достигале висина до 20 m. Дрвото (првобитно опишано како род *Callixylon*) имало дворчести пори во секундарниот ксилем и било многу слично на дрвото кај современите Иглолисни. Покрај тоа, некои видови исто така формирале сплеснати фолијарни органи со дихотомна венација.

За време на Доцен Девон (пред околу 370 м.г.) од прогимноспермите како монофилетска група настанале **Семените растенија**. Според теоријата на неосинангиум, единствениот интегумент на новонастанатиот семенов зачеток веројатно настанал со засилена стерилизација и сраснување на сите макроспорангии со исклучок на само еден преостанат фертилен (Сл. 71). Алтернативната **теломна теорија** смета дека интегументот настанува со сраснувањето на стерилни и фертилни гранки, меѓутоа тоа што системот од изданоци кај *Tetraxylopteris* и *Archaeopteris* носи исклучиво спорангиуми, оди во прилог на првата теорија.



Сл. 71. Настанување на семеновиот зачеток. (a–d) Фертилен нуцелус (црно) и стерилен обвивен интегумент (светло) настануваат од теломен систем кој се диференцира на вегетативни и спорангионосни делови (теломна теорија). (e, f) Интегументот на зачетокот бил формиран со засилена стерилизација и сраснување на сите освен еден макроспорангиум (кој останал фертилен) во единствен теломен систем што носел спорангиуми (неосинангиумска теорија)

Првите членови на семените растенија се познати и како **семени папрати** (Pteridospermae = Lycopteropsida), парафилетска група од која настанале различни други групи семени растенија. Тие се состоеле од неразгранет изданок, вкоренет и од примарен коренов систем и од адвентивни корени; по должината на изданокот биле распоредени крупни, папратовидни, разделени фрондови, на кои се наоѓале куполи што носеле семе, како и синангиуми во кои се создавал полен (на пример, *Tetrastichia*). Кај родот *Lyginopteris* особено добро се проучени анатомијата на стеблото и на листовите. Обично, на површината од стеблото се наоѓа релативно дебел перидермис, кој се протега до перициклот. Од внатрешната страна на перициклот најнапред се наоѓа слој со деформиран примарен флоем, по кој следат концентрични слоеви со секундарен флоем, секундарен ксилем и примарен ксилем. Централниот дел од стеблото го зазема срцевина. Секундарното ткиво е испресечено со лисни траги што потекнуваат од примарниот ксилем.

Микроспорангиумите биле распоредени во радијални групи и понекогаш сраснувале меѓусебно, слично како кај, на пример, родот *Crossotheca*. Зачетоците обично имале интегумент поделен на врвот и биле распоредени поединечно (на пример, *Genomosperma*) или во групи (на пример, *Calathospermum*), често во насечен инволукрум, наречен купола.

За жал, со сигурност не се познати најблиските сродници на ангиоспермите, меѓутоа нема сомневање дека настанале од голосемените растенија. Порано, со ангиоспермите често биле поврзувани живите Gnetales, но тоа е во спротивност со молекуларните податоци, што укажува на тоа дека најблиските сродници на ангиоспермите се најверојатно растенија кои имаат исчезнато во Мезозоик. Повеќето молекуларни анализи помеѓу денешните групи семени растенија (Cycadopsida, Ginkgopsida, Coniferopsida со Gnetales, Magnoliopsida) се согласуваат дека современите Гимносперми се монофилетски и претставуваат сестринска група на Скриеносемените.

Сознанијата и толкувањата на филогенетските односи на главните еволутивни линии на семените растенија се менувале во текот на историјата, оставајќи многу нерешени прашања и денес. На почетокот од 20-от век Гнетофитите, заедно со фосилните Bennetiales, се поврзувале со скриеносемените (заради карактеристики на трахеидите, нерватурата на листовите и морфологијата на репродуктивните органи). Подоцна оваа група филогенетски е поврзувана со четинарите, меѓу другото и заради независната еволуција на трахеидите кај гнетофитите и скриеносемените (Гнетиферска хипотеза).

Во текото на 1980-те и подоцна, кладистичките анализи покажале дека редот Gnetales (+ Bennetiales) има сестринска положба во однос на скриеносемените. Одредени структури кај Гнетофитите кои наликуваат на соцветија слични на тие кај скриеносемените, е причина овие две грамнки понекогаш да се нарекуваат Anthophyta – растенија со цветови (**хипотеза Anthophyta**). Според тоа, постоечките и фосилните Голосемени се парафилетски (немаат заеднички предок) во однос на Magnoliopsida.

Последните десетина години првите молекуларно филогенетски студии имаат генерирано голем број нови податоци и толкувања, од кои некои го поддржуваат постоењето на Антофитите како еволуциска гранка. Но, со сеопфатни пристапи (критење на митохондриски и/или податоци од други геноми) покажале дека голосемените се сепак со монофилетско потекло и дека имаат сестринска положба во однос на скриеносемените. Според ова толкување, Гнетофитите се поблиски до четинарите (**Гнетиферска хипотеза**), или дури и дека се сместени во нив (**Гнепинска хипотеза**). Меѓутоа, со промената на положбата на коренот на сгтеблото во близина на Cycadopsida и Ginkgopsida, како сестринска еволутивна линија на скриеносемените се поставува Cycadopsida (**хипотеза на алтернативно вкоренување**).

Заклучно, самите односи во рамките на голосемените сè уште не се јасни и се подложни на промени, бидејќи Gymnospermae можат да имаат или монофилетско потекло) или се парафилетска група (Сл. 1 и 4). Најверојатно, Цикасите имаат сестринска положба во однос на другите голосемени, со блиска поврзаност со Ginkgopsida. Бидејќи, веројатно полифилетските Gymnospermae содржат и фосилни претставници, за рецентните голосемени без затворени плодни листови е предложено името Acrogymnospermae.

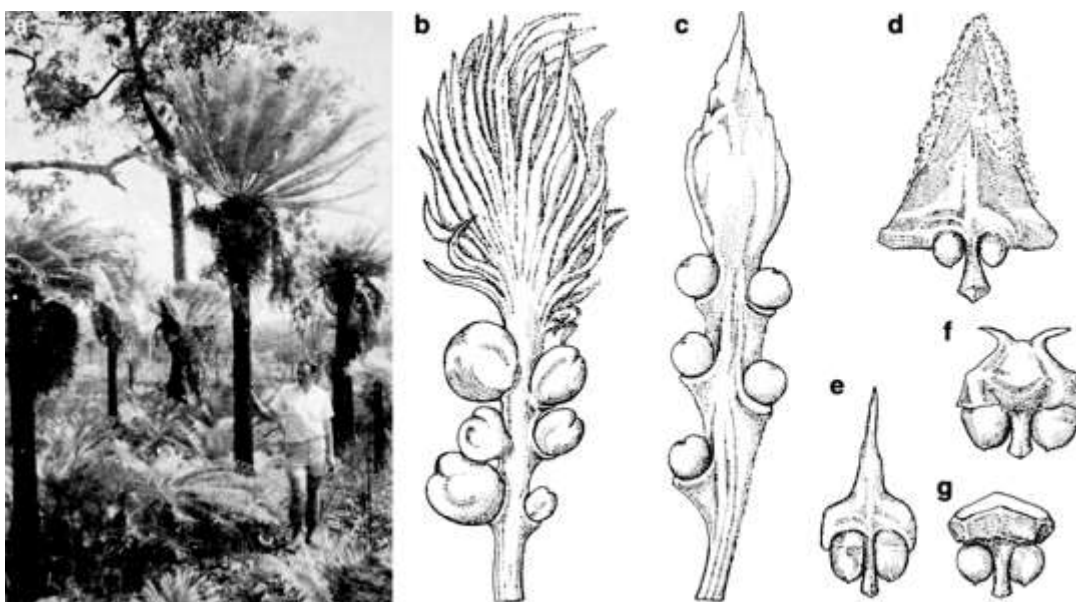
КЛАСА: CYCADOPSIDA (ЦИКАСОВИ; ГОЛОСЕМЕНИ СО ПЕРСТИ ЛИСТОВИ)

Класата Cycadopsida се реликтна група која еволуирала пред околу 280 м.г. (Ран Перм), најверојатно од палеозојски птеридосперми. Најдобро зачуваните фосили потекнуваат од горен Тријас и Јура (290-265 м.г.). Групата најголема разновидност доживеала во текот на Мезозоик, а до денес имаат преживеано мал број претставници – преку 300 видови во 11 родови, главно распространети во субтропски и тропски подрачја на јужната хемисфера.

Групата е монофилетска, судејки според бројните апоморфни особини: појава на **контракtilно ткиво** во коренот, β -метиламино-L-аланин (**ВМАА**) и соединенија в рзани за продукција на метилазоксиметанол (**МАМ**), **слузни канали**, карактеристики на **спроводниот систем**, **симбиоза** со цијанобактерии (*Nostoc*, *Anabaena*) во коренот, **маноксилно дрво**, обилан траен **секундарен флоем**, **перести листови**, **катафили** и друго. За долготрајноста на групата можеби одредено влијание имаат некои токсични соединенија (циказин, макрозамина и други) кои служат како одбрана од патогени бактерии, габи и хербивори.

Класификацијата на цикадите е разновидна. Според некои автори класата опфаќа неколку мали фамилии, меѓутоа според поновите истражувања, препознаени се две фамилии - *Cycadaceae* и *Zamiaceae*. *Cycadaceae* (тропи на Стариот Свет) е монотипна фамилија со *Cycas* како единствен род, кој опфаќа над 100 видови имаат пролиферациски женски цветови, делумно со листовидни макроспорофили. Од фамилијата *Zamiaceae*, родовите *Lepidozamia*, *Macrozamia* и *Bowenia* растат во Австралија; *Encephalartos* и *Stangeria* во Африка; додека *Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia*, *Chigua* и *Microcycas* се развиваат во Америка.

Cycadopsida се регистрирани во фосилни наоди од ран Перм (Цисурал) наваму. Раните претставници на групата, на пример јурскиот род *Beania*, имале женски цветови во кои макроспорофилите биле многу поразретчено распоредени отколку кај преживеаните претставници.



Сл. 72. *Cycadopsida*. (a) Хабитус на *Cycas rumphii* од Нова Гвинеја. Макроспорофили од (b) *C. revoluta*, (c) *C. circinalis*, (d) *Dioon edule*, (e) *Macrozamia* sp., (f) *Ceratozamia Mexicana* и (g) *Zamia skinneri*

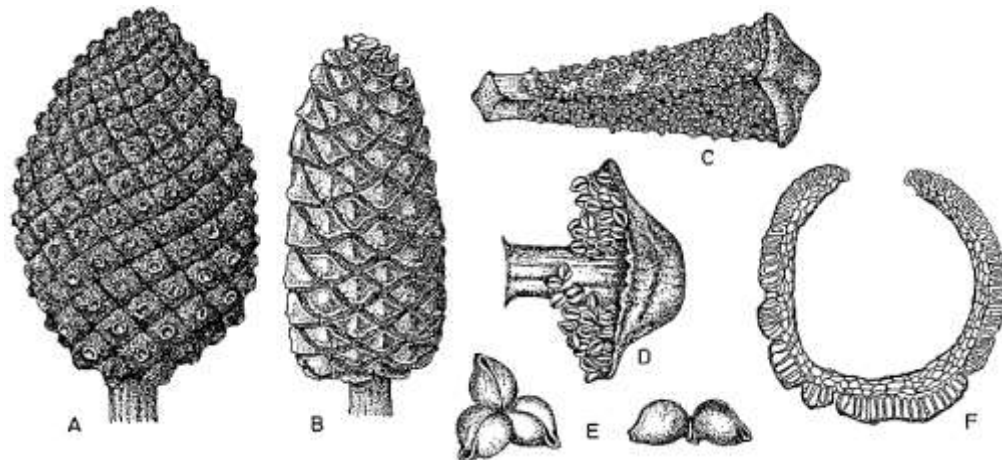
Денешните *Cycadopsida* обично имаат неразгрането стебло со круна од спирално распоредени перести листови (Сл. 72). Стеблото е или подземно, или грутковидно (туберозно), или се издигнува до 15 m во висина. Дрвесината има многу широки зраци. Во центарот на стеблото има срцевина со скроб, додека слузести канали се најдени во сите делови од растенијата. Кај многу видови, покрај подземниот коренов систем, има надземни кораловидни корени, во кои живеат и

фиксираат азот, цијанобактерии од родовите *Nostoc*, *Calothrix* и *Anabaena*. Докажано е дека фиксираниот азот може да се користи од страна на растенијата.

Листовите се или лушпести, или перести или двојно перести (*Bowenia*) зелени листови. Тие имаат многу дебела кутикула, обично со спуштени стоми и се многу тврди. Долги се помеѓу 5 cm и 3 m. Се карактеризираат со долготраен апикален раст и за време на нивниот развој, целиот лист или одделните ливчиња (пинули) може да се превиткуваат како листовите на папратите.

Растенијата се секогаш дводомни. **Машките цветови** (Сл. 73) имаат детерминиран раст и се составени од бројни, спирално распоредени, обично лушпести **прашници** (микроспорофили), на чија долна страна има помеѓу 5 и 1.000 **поленови торбички**. Поленовите торбички често се распоредени во групи и се отвораат со **егзотециум**. **Машките гаметофити** се развиваат делумно пред, а делумно по ослободувањето на поленовите зрна од поленовите торбички. Покрај сперматогената клетка има уште три клетки. **Сперматогената клетка** се дели на два **сперматозоиди** со спирални ленти од камшичиња. Тие имаат дијаметар до 400 μm и се најголемите познати сперматозоиди во растителното и животинското царство.

Поленовата цевка има функција на хаусториум и расте во нуцелусот. Оплодувањето е **зооидиогамно**. Машките цветови скоро секогаш имаат терминална положба на стеблата. По цветањето, тие се потиснати странично од новите странични пупки. Заради тоа настануваат воочливо неразгранети стебла, иако разгранувањето најчесто е **симподијално** (исклучок се женските единки од родот *Cycas*, кои имаат моноподијален раст).



Сл. 73. Cycadopsida. (a, b) Машки и женски цветови од *Encephalartos altensteinii* (намалено). Прашници од (c) *Cycas circinalis* (околу $\times 2$) и (d) *Zamia integrifolia* (околу $\times 5$) со групи од поленови торбички (e, околу $\times 15$). (f) Напречен пресек низ сид од отворена поленова торбичка кај *Stangeria paradoxa* со егзотециум (околу $\times 80$)

Женските цветови (Сл. 73) се состојат од спирално распоредени **макроспорофили** и достигнуваат големина до 70 cm. Кај родот *Cycas*, макроспорофилите имаат регион во вид на **дршка** (Сл. 72), со два до осум рабни **семенови зачетоци**, и врвен дел, кој е перест, до засечен или назабен. Останатите родови имаат макроспорофили со дршка и штитовидна лиска, која од долната страна секогаш има два семенови зачетоци. Женските цветови исто така имаат ограничен раст, терминално се поставени на стеблата и по зреењето на семето ги надраснуваат гранките. Растечкиот врв кај *Cycas* не се користи за формирање на шишарка, такашто оските, по формирањето на макроспорофилот, продолжуваат да се развиваат вегетативно. Зачетоците имаат интегумент кој,

кога семето е созреано, е диференциран на надворешна **саркотеста** и внатрешна **склеротеста**. Нуцелусот има **поленова комора** и **архегамијална комора**. Женскиот гаметофит е составен од неколку илјади клетки и настанува со слободни јадрени делби, проследени со формирање на клеточен сид. Тој обично содржи две до шест **архегамиуми**; само *Microsucas* формира до 100 архегамиуми. **Јајните клетки** можат да достигнат големина од 6 mm.

При **опрашувањето** поленот се распространува со ветер или, исто така, и со инсекти (тврдокрилци). Кај еден вид од родот *Zamia* се гледа дека тврдокрилците, кои го имаат завршено својот развој, ги напуштаат машките цветови натоварени со полен и летаат до женските цветови, кои потоа ги опрашуваат. Опрашувањето кај родот *Encephalartos* е со различни видови тврдокрилци. Поленовите зрна се пренесуваат до **полинаторната капка** што се лачи на врвот од **микропилата**, а со нејзиното сушење поленот се вовлекува во поленовата комора. Таа се затвора од надвор, а кон внатре се формира врска со архегамијалната комора. Помеѓу опрашувањето и оплодувањето можат да поминат и до шест месеци.

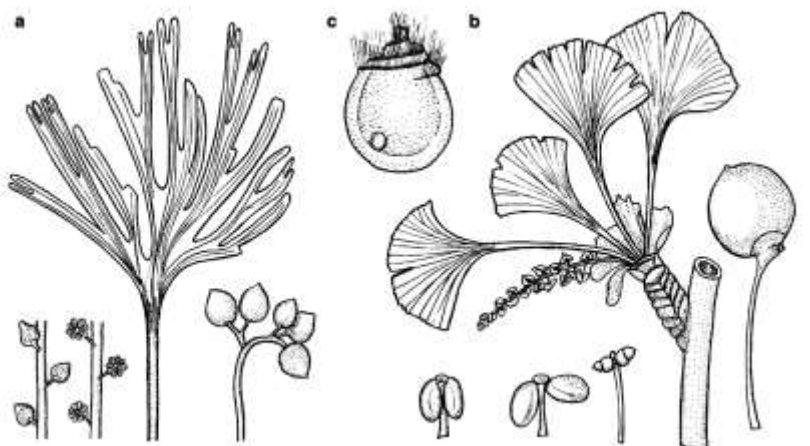
КЛАСА: GINKGOPSIDA (GINKGO)

Ginkgo biloba е единствениот жив претставник на Ginkgopsida. Тоа е силно разгрането листопадно **дрво**, со долги и кратки изданоци. Неговата дрвесина има тесни **зраци**. Листовите со облик на ладило (Сл. 74) и со дихотомна **венација**, се спирално распоредени. Видот е **дводомен** и има **полови хромозоми**. Големiot број **прашници** по должината на оската формираат ресести **машки цветови** во пазувите на лушпести листови на кратки изданоци. Секој прашник е составен од дршка и две поленови торбички на нејзиниот врв (Сл. 74). Отворањето на поленовите торбички е со **ендотециум**. Покрај сперматогената клетка, машкиот гаметофит има уште четири клетки. Сперматогената клетка се дели на два **сперматозоиди** со една спирална бразда со камшичиња.

По опрашувањето, **поленовите зрна** формираат **поленова цевка**. Таа има хаусторијална функција и расте во нуцелусот, од кој се црпат нутритиенти за машкиот гаметофит. Таа исто така, расте кон архегамиумот, каде што се ослободуваат сперматозоидите. Оплодувањето се врши со сперматозоиди (**зоидиогамия**).

Кај **женскиот цвет**, два **семенови зачетоци** се поставени на разгранетите краеве од дршка (Сл. 74). Како и кај машкиот цвет, оваа структура се наоѓа на кратки изданоци, во пазувите на лушпести листови. Семеновите зачетоци имаат **интегумент** кој, кога е зрел, формира внатрешна тврда **склеротеста** и надворешна **саркотеста** која силно мириса на бутирилна киселина. Во склеротестата има уште еден мек слој на тестата. Нуцелусот има **поленова комора** и **архегамијална комора**. Женскиот гаметофит е зелен, бидејќи поседува хлорофил и е изграден од стотици клетки кои настануваат со слободни јадрови делби, проследени со формирање на клеточни сидови. Тој обично има два или три **архегамиуми**. *Ginkgo* се опрашува со ветер.

Ginkgopsida се регистрирани со фосилни наоди од ран Перм (Цисуралиан) со родовите *Trichopitys* и *Sphenobaiera*. Својот најголем диверзитет го достигнале во Јура и Креда. Родот *Ginkgo*, со видови кои веќе значително потсетувале на преживеаниот *G. biloba*, најнапред е регистриран во Рана Јура, додека фосили кои не се разликуваат од *Ginkgo biloba*, се познати уште од терциерни слоеви. Заради тоа, видот е познат како жив фосил. Листовите на изумрените Ginkgopsida биле длабоко всечени (на пример, *Baeira*). Поленовите торбички биле подредени во радијални групи, додека женските цветови имале голем број семенови зачетоци.



Сл. 74. Ginkgopsida. (a) *Baiera muensterana*: лист; семенови зачетоци на женската цветна оска (донекаде намалено); радијални, затворени и отворени групи од поленови торбички на машка цветна оска (околу x2). (b, c) *Ginkgo biloba* (рецентен). (b) Краток изданок со цвет и млади листови (x1), групи од дорзално редуцирани, дводелни поленови торбички (прашници; зголемено), семенови зачетоци (цветови) и семиња (донекаде намалено). (c) Сперматозоид (околу x200)

Ginkgo biloba веројатно е нативен за Кина. Бидејќи видот се култивира барем во последните 1.000 години во храмови во Кина и Јапонија и се има натурализирано, неговите природни дистрибуција и екологија се несигурни. Неговата првична област на распространување се мисли дека лежи во провинцијата Џејанг /Zhejiang/, каде што видот расте во влажни мешани шуми.

КЛАСА: CONIFEROPSIDA (ИГЛОЛИСНИ)

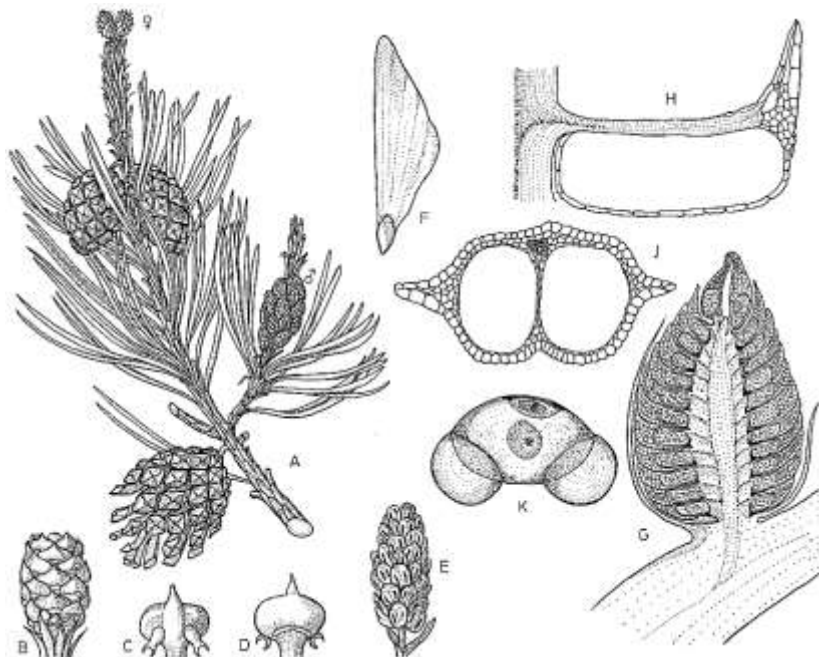
Иглолисните растенија се развиваат од никулци со два до многу котиледони, во разгранети дрвја или поретко грмушки со моноподијално стебло. Секундарното дрво вообичаено содржи **смолни канали**, додека **зраците** се тесни. Најчесто постои диференцијација на долги изданоци и кратки **изданоци**, додека кај некои видови (на пример, *Phyllocladus*, *Sciadopitys*), оските можат да бидат развиени во форма на помалку или повеќе сплеснати филокладии. **Листовите** се спирални, декусирани, или во прешлени; имаат паралелна венација или само средно ребро; најчесто се лентовидни, игловидни или лушпести. Постојат како зимзелени, така и листопадни видови. **Еднополните цветови** можат да бидат еднодомни или дводомни.

Шишарковидните **машки цветови** седат сами или во растресити групи (Сл. 75). **Прашниците** се спирално, или ретко, декусирано распоредени, а од долната страна имаат 2-20, често сраснати **поленови торбички**. Ретко, поленовите торбички се радијално распоредени на крајот од една дршка (*Taxus*). Поленовите торбички се отвараат со **егзотециум**, додека поленовите зрна можат да поседуваат **воздушни торбички** формирани од празнини во екстензината (Сл. 75). Машките гаметофити содржат сперматогена клетка плус две (Cephalotaxaceae, Cupressaceae, Sciadopityaceae, Taxaceae), четири (Pinaceae), или 10, до околу 40 (Araucariaceae, Podocarpaceae) додатни клетки. Сперматозоиди не се формираат. Наместо тоа, двете **спермални клетки**, добиени од сперматогената клетка, се носат до архегониумите со **поленова цевка** (Сл. 76) (оплодување со поленова цевка, т.е., **сифоногамија**).

Женските цветови обично се аранжирани во **шишарки** (Сл. 76). Овие шишарки (обично) содржат оска на која брактеите се распоредени спирално или декусирано. Женските цветови се наоѓаат на семенови лушпи. Тоа се сплеснати органи, на кои од горната страна можат да се најдат

разновиден број семенови зачетоци (1–20). Независно од нивната листовидна структура, овие семенови лушпи треба да се сфатат како модифицирани кратки изданоци, додека женската шишарка кај денешните Coniferopsida, според тоа, е соцветие. Семенови лушпи не се најдени кај Taxaceae или Cephalotaxaceae.

Интерпретацијата на семеновите лушпи како куси изданоци со женски цветови и женската шишарка како соцветие, е поддржана со споредбата со Voltziales како фосилни Coniferopsida, како и со положбата на семеновата лушпа во пазувата на брактеата, ако се претпостави дека разгранувањето кај семените растенија секогаш е пазувно.



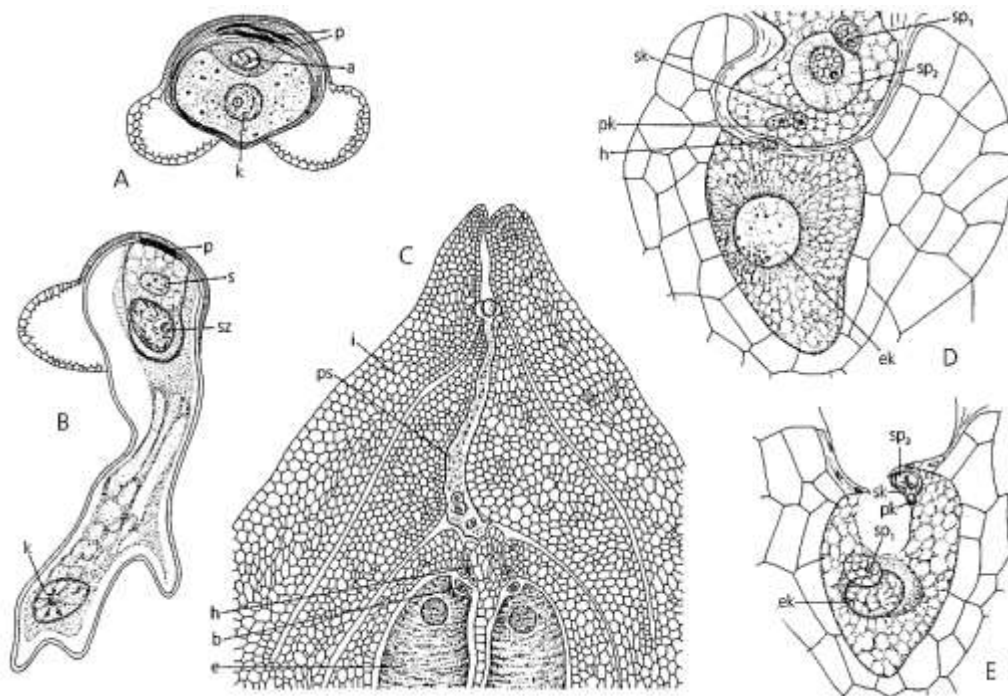
Сл. 75. *Pinus*. (a–f) *P. sylvestris*. (a) Изданок во цвет и со шишарка со два игловидни листови во пазувите на лушпести брактеи (донекадe намалено). (b) Женско соцветие со комплекси од брактеи (заштитни лушпи) и плодни лушпи (с одозгора, d одоздола). Едногодишни шишарки и двогодишни зрели отворени шишарки (a) со крилести семенки (f) на горната страна од, сега веќе задрвенетиот комплекс од заштитни и плодни лушпи. (d–f) Зголемено. (e) машки цветови, прашници со две поленови торбички. (g–i) *P. mugo*. (g) Надолжен пресек низ цвет (x10). (h) Надолжен пресек низ прашник со поленови торбички. (i) Напречен пресек низ прашник со поленови торбички. (j) *P. sylvestris*, поленово зрно со две водушни торбички

Дрвенестите Voltziales имале араукариоидни трахеиди во дрвесината и живееле од Карбон до Рана Јура. Имале игловидни или лушпести листови, чии врвови понекогаш биле поделени на две. Растенијата биле еднородни. Женските цветови (Сл. 78) имале пазувна оска со стерилни лушпести листови, распоредени спирално или во рамнина, како и (обично) мал број зачетоци на дршки. Овие цветови биле подредени во компактни шишарки, слични на денешните Coniferopsida, кои се сметаат дека се соцветија. Прашниците кај Voltziales имаат дршковииден регион и сплеснат терминален регион. Големiot број поленови торбички се наоѓале главно од адаксијалната страна на дршката. Voltziales можат да се сметаат за многу слични на предокот на денешните Coniferopsida.

Семеновите зачетоци имале еден интегумент, кој формирал делови од тврдата склеротеста на семето. Семенките можеле да бидат обвивени со сочна обвивка, но таа никогаш не настанувала од тестата. Како и кај *Ginkgo*, иглолисните имаат многуклеточен женски гаметофит, формиран со слободна јадрена делба, која е проследена со формирање на клеточен сид. Тој може да содржи до 60 архегониуми. Колку што е познато, сите членови на иглолисните се опрашуваат со ветер. Поленот паѓа на полинаторната капка екскретирана од микропилата и се вовлекува внатре со исушувањето на

капката, или продира во зачетокот со растење на интегументот. Иглолисните можат да се следат до Тријас со фосилни наоди, додека повеќето современи фамилии се документирани од Тријас и Јура.

Денешните Coniferopsida (со исклучок на Gnetales) имаат седум фамилии, кои можат да се распределат во три групи. Првата е Pinaceae, втората се Araucariaceae и Podocarpaceae, а третата ја сочинуваат Cupressaceae, Sciadopityaceae и Cephalotaxaceae/Taxaceae. Оваа диференцијација е поддржана со молекуларни податоци, како и со структурата на машкиот гаметофит.



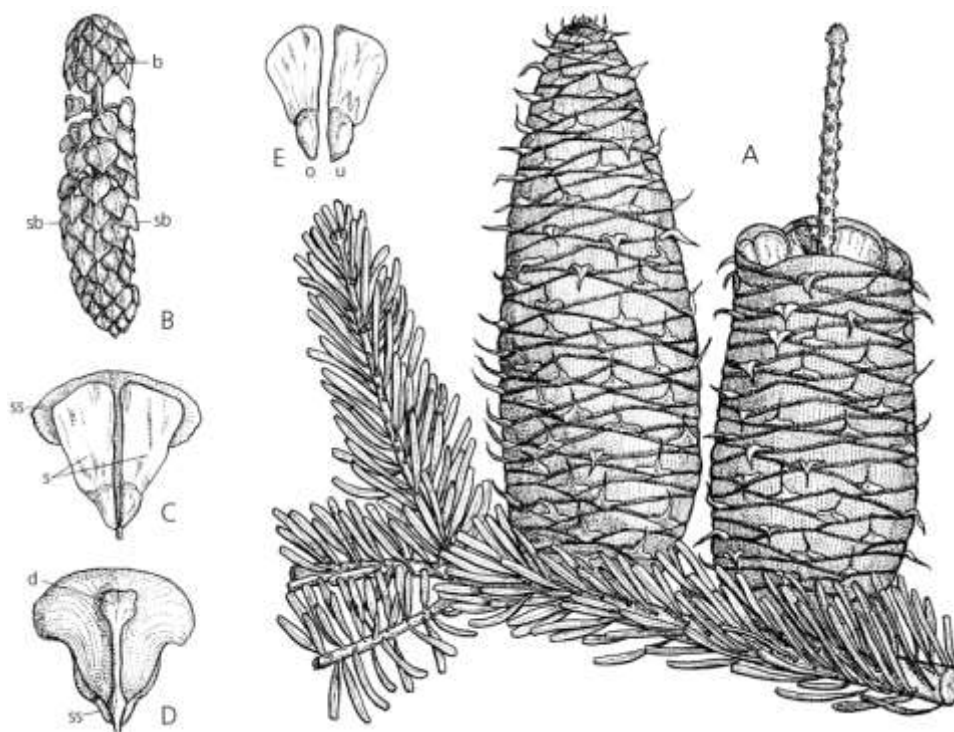
Сл. 76. Никнење на полен и оплодување кај Coniferopsida. (a, b) *Pinus nigra*. Развиток на машки гаметофит во поленово зрно и поленова цевка: проталиумски клетки, јадро од вегетативна клетка на поленовата цевка, антеридијална клетка, од која настануваат клетка-дршка и сперматогена клетка; од втората се создаваат две спермални клетки. (c) *P. sylvestris*. Pinaceae, зрел семенов зачеток со интегумент, поленова цевка и архегониум со вратна канална, стомачна канална и јајна клетка (зголемено). (d, e) *Torreya taxifolia*: Taxaceae. (d) Поленова цевка со две спермални клетки и јадро на поленова цевка и јадро на клетка-дршка покрај јајна клетка (остаток од вратна клетка) (e) Фузија на јадрото од јајната клетка со едно од спермалните јадра, другото јадро дегенерира. a антеридијална клетка, b стомачна канална клетка, e јајна клетка, ek јадро на јајна клетка, h вратна канална клетка, i интегумент, k јадро на вегетативната клетка на поленовата цевка, p протална клетка, pk јадро на поленова цевка, ps поленова цевка, s клетка-дршка, sk јадро на клетката-дршка, sp1, sp2 спермални клетки, sz сперматогена клетка

Фамилија Pinaceae

Членовите на фамилијата (12 родови, околу 200 видови, главно во умерените делови на северната хемисфера) имаат спирално распоредени игловидни листови и се зимзелени или листопадни. Прашниците се составени од дршка, на чија внатрешна страна има две поленови торбички. Поленовите зрна имаат воздушни торбички. Плодните лушпи се слободни од брактеите, од кои се јасно поголеми кога се созреани и имаат два базално ориентирани зачетоци.

Растенијата секогаш се еднодомни. Фамилијата во Европа е преставена со ела (*Abies*), ариш (*Larix*), смрчи (*Picea*) и борови (*Pinus*). Родовите на Pinaceae имаат или само долги изданоци (на пример, *Abies*, *Picea*) или долги и кратки изданоци. Кај кеदारот (*Cedrus*) и аришот во првата година има зелени иглички на долги изданоци. Во втората година во пазувите на игличките од долгите

изданоци, настануваат кратки изданоци, кои носат неколку иглички. Тие можат да растат неколку години. Созреаните стебла од бор имаат иглички само на кратки изданоци. Млади растенија во првата и втората година можат исто така да формираат долги изданоци со зелени листови. Потоа, на долги изданоци се формираат само кафеави лушпести листови, во чии пазуви се формираат кратки изданоци со пет, три, две или една игличка.



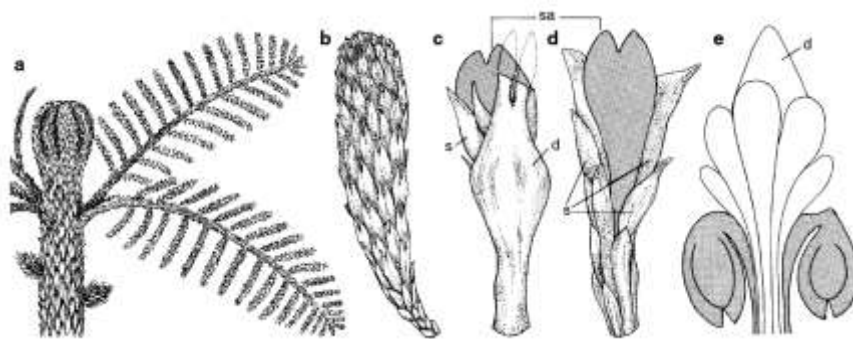
Сл. 77. Pinaceae, *Abies*. (a) *A. nordmanniana*. Изданок со зрели, делумно отворени шипарки (донекаде намалено). (b–e) *A. alba*. (b) Машки цвет со луспи и прашници (околу x2). (c, d) Зрел женски цвет со заштитна и плодна лушпа и две семенки. (e) Одгоре и оддолу (донекаде намалено). b лушпест лист, d заштитна лушпа, o горна страна, s семенка, sb прашник, ss плодна лушпа, u долна страна

Кога поленот ќе пристигне на зачетоците, женскиот гаметофит сè уште не е развиен, а понекогаш не е формирана ниту макроспората. Помеѓу опрашувањето и оплодувањето може да помине долго време, при што микропилите се затвораат, а поленот во никнување останува затворен во зачетокот. Кај повеќето видови од родот *Pinus*, може да помине една година помеѓу опрашувањето и оплодувањето, додека семенките се ослободуваат од зрелата шишарка дури во третата година. За разлика од родот *Pinus*, развитокот од опрашувањето до созревањето на семето кај смрчата може да се заврши во текот на еден вегетациски период. По созревањето на семето, шишарките може да се распадат (на пример, *Abies*), или семенките да се ослободат од целосна шишарка (*Picea*, *Pinus*). Семенките често имаат мембранозно крило кое се формира од плодната лушпа, а не од тестата.

Araucariaceae (три родови/околу 23 видови на јужната хемисфера, со исклучок на Африка), обично имаат широки, спирално или декусирано распоредени листови и трахеиди со сакевидно распоредени дворчести пори (араукариоидни пори). Тие можат да бидат еднодомни или дводомни. Прашниците носат помеѓу четири и 20 поленови торбички. Плодните луспи се споени со брактеите и имаат само еден семенов зачеток. Австралискиот род *Wollemia*, опишан во 1995, веројатно е најстар род во

фамилијата и покажува најмногу сличност со оние претставници од фамилијата, кои изумреле во Терциер, такашто може да се смета за живи фосили.

Podocarpaceae (18 родови/околу 130 видови, јужна хемисфера, тропи, до умерени региони) понекогаш имаат многу големи листови. Растенијата кои се главно дводомни, се карактеризираат особено со женските шишарки, кои се редуцирани на комплекс од една брактеја (заштитна лушпа!) и од плодна лушпа, при што плодната лушпа го обвива семето како месест орган (епиматиум). Натаму, стерилните плодни луспи исто така можат да сраснат со оската на шишарката и да формираат месест дршковииден регион. Во фамилијата се наоѓа единствениот паразитски претставник кај иглолистите – родот *Parasitaxus*. Домаќинот (*Falcatifolium*) на *Parasitaxus* исто така припаѓа на Podocarpaceae. Родот *Phyllocladus* (понекогаш овој род се смета како посебна фамилија) има листовидни стебла со насечени рабови (филоклади) како фотосинтетски органи.



Сл. 78. Voltziales. (a–d) *Lebachia piniformis* (Пан Перм): (a) врв на изданок – главна оска со дводелни листови (x0.33); (b) исправени шишарки со дводелни брактеи (заштитни луспи) (x0.5); (c, d) женски од напред и назад, заштитна лушпа, стерилни луспи и сплеснати семенови зачетоци со дводелен интегумент (x5). (e) *Glyptolepis longibracteata* (Пан Тријас): женски цвет со заштитни и плодни луспи и со два анатропни зачетоци (x2). d заштитна лушпа, s стерилни луспи, sa атропен семенов зачето

Фамилија Cupressaceae

Cupressaceae (вклучувајќи ја и **Taxodiaceae**; 29 родови/околу 140 видови со широко распространување, особено во умерените области) имаат спирално, декусирано или прешленесто распоредени игловидни или лушпести листови. Растенијата се едно- или дводомни. Прашниците имаат две до шест поленови торбички, додека плодните луспи, кои сраснуваат со заштитните луспи (брактеите), имаат помеѓу два (ретко еден) и 20 семенови зачетоци.

Cupressaceae во Европа е претставена со дводомната смрека (*Juniperus communis*). Нејзините женски шишарки (Сл.79) имаат голем број стерилни луспи. Трите семенови зачетоци не се поврзани со лушпите, туку седат директно на оската од шишарката. Трите најгорни луспи кога ќе созреат стануваат месести и формираат бобинковидни шишарки. Мамутовото дрво (*Sequoiadendron giganteum*) од Калифорнија има стебло со дијаметар од преку 8 m и старост од над 3,000 години. *Sequoia sempervirens* од Приморските Планини (Coast Ranges) во Калифорнија може да расте и до 100 m висина. *Metasequoia glyptostroboides*, откриена во Кина околу 1940, претходно била позната само од фосилни наоди и е друг пример за жив фосил. Овој листопаден вид во есен ги губи сите кратки изданоци. Исто така листопадниот и со реликтна дистрибуција, е мочуришниот чемпрес (*Taxodium distichum*), кој расте во мочурливите шуми од северниот брег на мексиканскиот Залив. Делови од неговите корени се издигаат над милта или водата и формираат чемпресови колена кои се способни да примаат воздух.

Sciadopityaceae (еден род/еден вид, Јапонија) има само еден вид (*Sciadopitys verticillata*) и се карактеризира со прешленести игловидни филокладии.

Во споредба со претходните фамилии, женските шишарки кај *Cephalotaxaceae* и *Taxaceae* имаат изменета структура.



Сл. 79. Cupressaceae, *Juniperus communis*. (a) Изданок од женско растение со соцветие (d со капки за опрашување) и 1–2 години стара бобинковидна шишарка (e). (b) Изданок од машко растение со цветови (c). (a, b) Околу x0.67, (c–e) зголемено



Сл. 80. Тахасеае, *Taxus baccata*. (a, b) машки цвет во цвет и женски цвет со сочни шишарки (со една незрела и две зрели семенки, x0.75). (c, d) Машки и женски изданок во цвет во пазува на лист (x2.5). (e) Женски изданок во цвет на надолжен пресек со микропила, интегумент, нуцелус, ембрионова торбичка, зачеток на арилус и врв на примарна оска (x9). (f) Семе (надолжен пресек) со арилус, семена обвивка, ендосперм и ембрион (x2). а зачеток на арилус, е ембрионална торбичка, i интегумент, m микропила, n јадро, v врв на изданок

Женските шишарки кај дводомните *Cephalotaxaceae* (еден род/шест видови, умерена Источна Азија) имаат само неколку парови од декусирани лушпи во чии пазуви има два исправени семенови зачетоци, од кои созрева само едната. Зрелата семенка е обвивена со месесто ткиво кое настанува од регионот на дршката од зачетокот. Кај *Cephalotaxaceae* семените лушпи не се забележливи.

Сличната дводомна **Тахасеае** (пет родови/околу 25 видови, умерени делови на северната хемисфера) има дрвесина без смолни канали и поединечни семенови зачетоци на кондензирани странични оски, над неколку декусирано распоредени парови од брактеи (Сл. 80). Како и кај *Cephalotaxaceae*, семенките кај *Taxaceae*, кога се созрени, се обвивени со месесто ткиво кое е настанато од регионот на дршката од семеновиот зачеток.

Толкувањето на женските структури кај *Taxaceae* е многу расправано. Особено, очигледно блиските односи помеѓу *Cephalotaxaceae* и *Taxaceae* и, сукцесивно, нивните добро поддржани (податоци со секвенционирање на DNA) врски како најблиски сродници на *Cupressaceae*, имплицираат дека женските структури се настанати од шишарковидна структура со брактеи и плодни лушпи. Прашниците кај *Taxaceae* исто така покажуваат некои особености. Кај *Taxus*, големиот број поленови торбички се радијално распоредени околу дршката, додека прашничките прешлени кај *Pseudotaxus* едни од други се одвоени со брактеи. *Taxaceae* во Централна Европа се претставени со тисата (*Taxus*

baccata). Таа има потреба од благи зими и се јавува на светли делови во шумите. Сите делови од тисата, со исклучок на месестата семена обвивка, содржат деривати од отровот таксан. Неговото дрво е меѓу најтврдите европски дрвесини. Таксолот, материја најдена кај *Taxus brevifolia*, на пример, се користи во терапии на рак заради нејзиниот ефект на инхибирање на митозата.

КЛАСА GNETOPSIDA

Класата Gnetopsida има сомнителен филогентски статус во однос на останатите семени растенија. Имено, овие растенија поседуваат низа на збунувачки особини, кои се карактеристични за скриеносемените, пред сè, појава на трахеи во дрвото, елементи на двојно оплодување и абортирани елементи од другиот пол во цветовите. Заради тоа, понекогаш се обединуваат со скриеносемените во т.н.р. „цветни растенија“ (Anthophyta). Сепак, повеќето молекуларни анализи не ја потврдуваат оваа врска и Гнетопсидите ги поврзуваат со иглолистите.

Класата е реликтна и крајно хетерогена. За сите претставници е карактеристично дека го имаат скратено животниот циклус, имаат развиено тревести форми, достигнале највисок степен на ентомофилија меѓу голосемените, развиле структури слични на соцветија и стигнале до елементи на двојно оплодување. И покрај тоа, тие се мала група, без поголемо значење за вегетацијата на Земјата.

Класата опфаќа 70-ина видови, сместени во три родови: *Ephedra* (35–45 видови, суви аридни области на Евроазија и двете Америки), *Gnetum* (околу 30 видови, широко распространети во тропите) и *Welwitschia* (еден вид, југозападна Африка). Во Македонија се сретнуваат само два вида од редот *Ephedra*.

Претставниците се најчесто **грмушки, мали дрвја, или лијани**. Нивната дрвесина има тесни зраци, а кај трите родови има трахеи кои не се хомоложни на трахеите кај Magnoliopsida. Имаат насрамни листови или листови во прешлени, со паралелна или мрежеста нерватура. *Welwitschia* поседува само еден пар листови кои непрекинато растат, заради активноста на меристемско ткиво во нивната основа. Тоа се најчесто **дводомни** растенија со еднополни или двополни цветови собрани во соцветија.

Машкиот цвет е многу редуциран и содржи неколку или само еден прашник (микроспорангиофор) обвинен со пар од помалку или повеќе сраснати брактеоли со 1-8 синангиуми (група од сраснати антери). **Поленовите торбички** се отвараат со **егзотециум** во форма на пукнатина, која понекогаш е многу куса. **Машкиот гаметофит**, покрај сперматогената клетка, содржи четири (*Ephedra*) или само две (*Gnetum*, *Welwitschia*) клетки. Делбата на сперматогената клетка води до развој на две **спермални клетки**, а оплодувањето настанува со поленова цевка (**сифоногамија**). Цветовите со соодветните прицветни листови (брактеи) градат структура слична на **стробилус** (машки стробилус, машка шишарка).

Женскиот цвет е исто така редуциран и содржи исправен семенов зачеток со еден **интегумент**, издолжен во долга **микропила**. Микропилата лачи **поленова капка**. **Семеновиот зачеток** е обвинен со еден напречен (*Ephedra*) или два (еден медијан и еден напречен; *Gnetum*, *Welwitschia*) сраснати парови **брактеи** (Сл. 81). *Ephedra* формира архегониуми, кои отсутствуют кај *Gnetum* и *Welwitschia*. Кај двата последни родови јајната клетка не се разликува од останатите клетки на женскиот гаметофит. Иако некои видови од *Ephedra* се анемофилни, кај Gnetales доминира ентомофилијата. Инсектите се привлечени со мирис, како и со полинаторни капки кои

содржат шеќер, што се создаваат дури и од стерилните семенови зачетоци кај машки единки. Кај *Ephedra* и кај *Gnetum* има двојно оплодување. Спојувањето на двете спермални клетки со јајната клетка и со вратна канална клетка од архегониумот кај *Ephedra*, или со било кои две клетки кај *Gnetum*, резултира со две зиготи. Која од нив ќе формира ембрион во семето, не може да се определи.

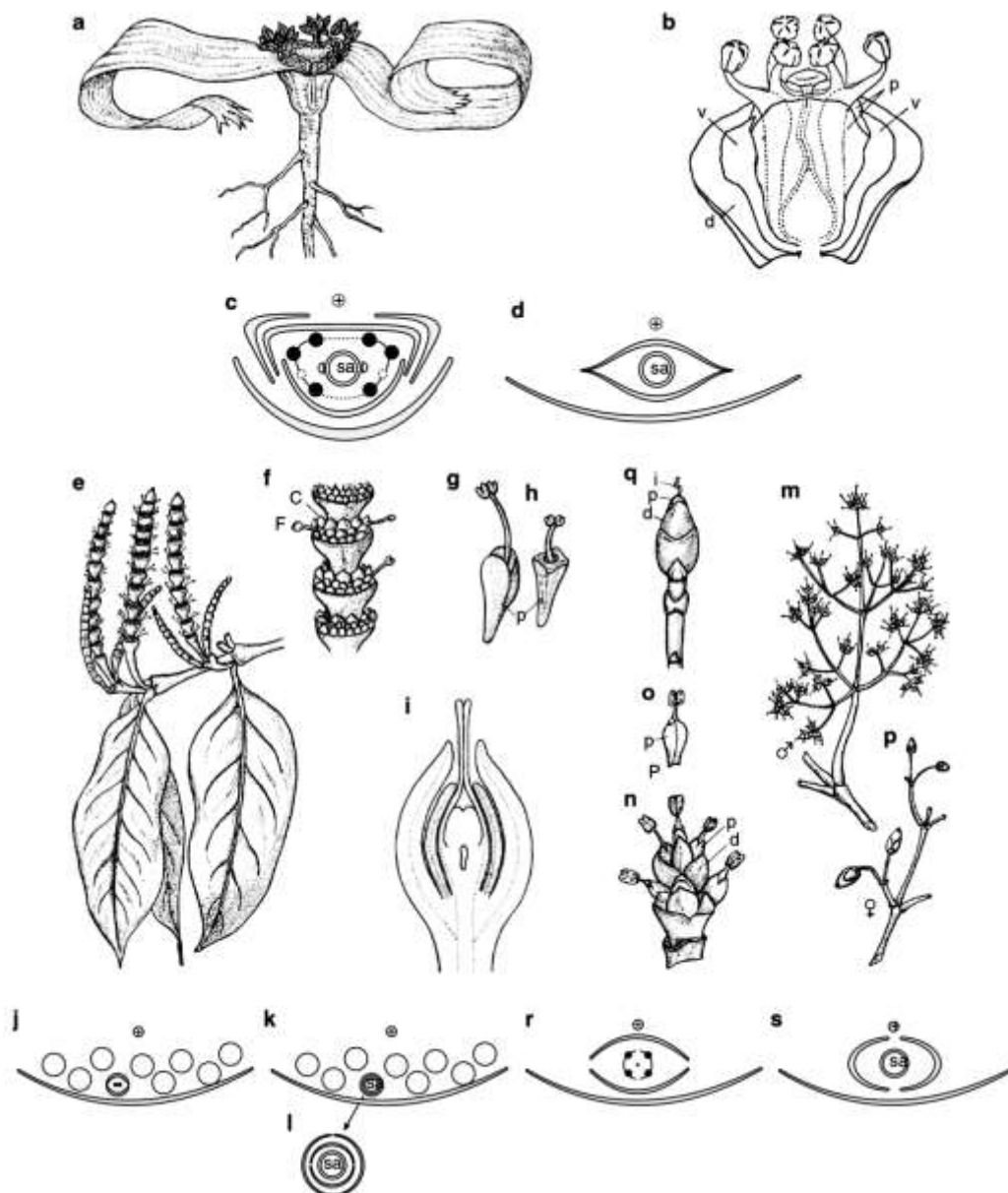
Иако претставниците на класата на прв поглед многу се разликуваат, тие споделуваат низа заеднички особини: наспрамни листови, посебни обвивки на семеновите зачетоци, шишарковидни соцветија, елипсоиден полен со бројни бразди и гребени, анатомски карактеристики на спроводните снопиња и друго. Во рамките на класата заедничка еволутивна линија градат *Gnetum* и *Welwitschia*. Морфолошки синапоморфии на овие родови се мрежеста нерватура на листовите, натамошна редукција на машкиот гаметофит, губење на архегониуми и друго.

Ephedra е грмушка, мало дрво или ретко, лијана. *Gnetum* обично растат како лијани, но исто така, растат и како грмушки и мали дрвја (Сл. 81). *Welwitschia* има неразгрането стебло со дијаметар до еден метар, главно закопано во земјиштето (Сл. 81). *Ephedra* има многу мали, лушпести листови во декусирани парови, или во тримерни прешлени. Најпростите, декусирани листови со переста нерватура кај *Gnetum*, потсетуваат на листовите кај многу дикотилни цветни растенија. Адултните растенија кај *Welwitschia* имаат само еден пар од наспрамно поставени лентовидни листови (два лисни парови во раните развојни стадиуми) со паралелна нерватура, кои непрекинато растат од основата а нивните врвови изумираат. Gnetales се главно дводомни.

Машките цветови кај Gnetales имаат инволукрум со еден или два парови брактеи и помеѓу еден и шест прашници (Сл. 81). Машките цветови кај *Ephedra* имаат инволукрум кој содржи две медијални лушпи сраснати во основата. Терминалните поленови торбички се споени и поставени на една дршка, која излегува од инволукрумот. Дршката може да биде разделена на врвот, или цветовите можат да имаат две дршки. Понекогаш се смета дека машкиот цвет кај *Ephedra* има два, обично сраснати прашници. Слично медијалниот и дводелен, но често цвечест инволукрум на машките цветови од *Gnetum*, обвива дршка која носи една или две терминални поленови торбички. Оваа структура претставува поединечен прашник. Машкиот цвет кај *Welwitschia* има инволукрум од два декусирани парови брактеи и шест прашници во прешлен, споени во својата основа, такашто секој носи три споени поленови торбички на своите врвови. Понекогаш се смета дека тоа не се шест, туку поверојатно два трипартитни прашници. Машките цветови кај *Welwitschia* секогаш имаат рудиментиран семенов зачеток над рудиментираниот напречен пар брактеи.

Со созревањето на семето, брактеите кај цветовите од *Ephedra* стануваат тврди и го обвиваат семето. Брактеите на соцветијата можат да станат месести. Кај *Gnetum*, надворешниот пар брактеи станува месест, а внатрешниот тврд; кај *Welwitschia*, надворешниот пар брактеи формира крила, додека внатрешниот пар станува тврд. **Женските гаметофити** настануваат со слободни јадрени делби, проследени со формирање на клеточни сидови, или од една макроспора (моноспорно: *Ephedra*) или од сите клетки-ќерки настанати со мејоза на мајката-клетка на макроспората (тетраспорно; *Gnetum*, *Welwitschia*) и можат да содржат над 1,000 клетки. Женскиот гаметофит кај *Welwitschia* расте кон поленовата торбичка со цвечести структури.

Gnetopsida не се добро документирани со фосилни наоди. Фосили со полен сличен на оној од современите видови се познати Доцен Тријас наваму, но припадноста на макрофосилите од Рана Јура (на пример, *Piroconites*) или од Креда (*Drewry*, *Dianthus*) со Gnetales е контроверзна.



Сл. 81. Gnetales. (a–d) *Welwitschia mirabilis*: (a) хабитус на јувенилно растение со женски соцветија; (b) машки цвет со покривна брактеја и два пара од брактеоли, сраснати прашници и стерилни семенови зачетоци; (c, d) цветни дијаграми на машки и женски цветови. (e, f) *Gnetum gnemon*: (e) изданок со машки соцветија, (f) прешленест дел од соцветије, фертилни машки цветови однадвор, стерилни женски цветови однатре. (g) *G. costatum*: машки цветови со пар од брактеи („перијант“). (h) *G. montanum*: машки цветови со пар од брактеи. (i) *G. gnemon*: надолжен пресек низ женски цвет со два пара брактеи, ап издолжен интегумент, нуцелус и ембрионална торбичка (зголемено). (j–l) Цветни дијаграми од машки и женски соцветија и цветови од *Gnetum*. (m–q) *Ephedra altissima*: (m) машки изданок; (n, o) дел од машко соцветие со машки цвет; (p, q) женски изданок со незрели семенки и терминални женски цветови. (r, s) Цветни дијаграми на машки и женски цвет од *Ephedra*. d покривна брактеа, b брактеи /брактеоли?, i цевковиден издолжен интегумент

КЛАСА MAGNOLIOPSIDA (АНГИОСПЕРМИ; ЦВЕТНИ РАСТЕНИЈА)

Со најмалку околу 250.000 видови, Ангиоспермите се далеку најбогата растителна група со видови денес. Најважните синапоморфи на Ангиоспермите опфаќаат ситести цевки и клетки-придружнички во фломот, што потекнуваат од една заедничка мајка клетка, прашници со два пара странични поленови торбички, антери со хиподермален ендотециум, поленови зрна речиси секогаш без ламинарен ендекзин, тријадрен машки гаметофит, затворен семенов зачеток во сраснати карпели со стигма, макроспора со сидови со спорополенин, како и двојно оплодување и формирање на секундарен ендосперм.

Сфаќањата за односите меѓу цветните растенија (и останатите растителни групи) и нивната класификација непрекинато се менуваат. Меѓу драстичните промени е секако, отфрлањето на класичната поделба на скриеносемените на две групи – монокотилни и дикотилни (која се применува скоро 900 години), која се покажала како несоодветна. Исто така, поделбата на поткласи и третманот на поткласата Magnoliidae како најпримитивен меѓу скриеносемените веќе не се соодветни. Главната причина за овие промени е постојаното зголемување на бројот на анализирани таксони и ДНК секвенци, како и непрекинатиот развој и напредок на аналитичките методи. Од различни причини, некои односи сè уште не можат да се решат целосно.

Претставувањето на односите на главните групи ангиосперми, овде е моделирано главно според системот на Angiosperm Phylogeny Group, 2009 (APG III, 2009)^{7, 8}. Системот на APG се базира на објавени кладистички анализи, пред сè, според резултати од анализи на ДНК-секвенци од сите три геноми (пластидијални, јадрени, митохондријални), или на комбинација од морфолошки и молекуларни податоци. Во системот APG е направен обид да се препознаат само оние ангиоспермни фамилии кои се **монофилетски**. Во многу случаи, фамилиите се редефинирани од нивните поранешни, традиционални описи, било затоа што се поделени на одделни помали групи (на пример, традиционалните Liliaceae и Scrophulariaceae), или пак затоа што се обединети во една фамилија (на пример, Bombaceae, Malvaceae, Sterculiaceae и Tiliaceae се обединети во една фамилија. Malvaceae s.l.). Врз основа на расположливи податоци, некои фамилии останале без прифатлива и доволно аргументирана филогенетска положба и, за разлика од сите претходни системи, според APG остануваат „нераспоредени“ (unassigned). За одделни фамилии се добиени повеќе алтернативни филогентски решенија (на пример, самостојни фамилии, или обединети со други)(т.н.р. „фамилии во загради“ - bracked taxa). Сепак, треба да се нагласи дека овој систем не е конечен и е отворен за понатамошни промени.

Заради нестабилноста на класификацијата, во APG II не се користат официјални имиња над ниво на ред, додека во APG III се применуваат и надредови. Редовите што се препознаваат во APG и неформалните групи над нивото на редот се помалку или повеќе добро поддржани од класични карактери (особини). Редовите треба да се сфатат како групи кои се погодни да обединат една или

⁷ 2016 година е објавен систем според APG IV (Byng et al., 2016 (ed.))

⁸ За потребите на изградба на класификациски систем базиран на најновите филогенетски сознанија од APG III (2009) истовремено е предложен и формален класификациски систем (Chase & Reveal 2009). Овај систем препознава 14 поткласи на копнени растенија (примарно меѓу скриеносемените). За сознанија од ова исклучително турбулентно подрачје од ботаниката и еволуциската биологија, како и за подетални увиди во одделни гранки, нема друго решение освен постојано следење на најновата, примарно научна литература и повремени прегледни работи, како и посебно web-изворот Stevens (2012).

неколку фамилии што претставуваат веројатна монофилетска група. Меѓутоа, тие не се еволутивни единици и не се дел од хиерархиски класификациски систем. На пример, еден ред може да биде сестрински на монофилетска група која содржи неколку редови. На некои монофилетски групи кои опфаќаат неколку редови, дадени им се информациски имиња, како што се Магнолииди, Монокотилни, Еудикотилни, Розиди, Еуроизиди I и II, Астериди и Еуастериди I и II.

Постојат три различни причини зошто може да биде тешко да се најдат класични особини кои се во корелација со одделни молекуларно признати групи. Можно е молекуларно препознатливата група да не може да биде поддржана од понатамошни молекуларни студии (*првобитните молекуларни резултати губат значење*). Понатаму, можно е заедничките особини да не може повеќе да се препознаат како резултат на, на пример, брза фенотипска еволуција, или заеднички особини да се изгубат кога поголеми, постари групи, се подложуваат на дивергентна еволуција (*заедничките особини не оставаат трага во ДНК*). Често особините од многу групи едноставно не се познати доволно добро. Во овие случаи, молекуларните базирани хипотетички односи претставуваат предизвик за класичната систематика (*се уште не е најдена можна врска помеѓу класичните и молекуларните резултати*). Особините кои овде се користат за редови и за групи од редови во никој случај не се секогаш синапоморфни.

Еволуција и филогенија на ангиоспермите

Фосилните наоди укажуваат на тоа дека скриеносемените се појавиле пред отприлика 140 милиони години⁹, на почетокот од Креда. Во текот на доцна Креда и Палеоген следело многу брзо зголемување на разновидноста и ширењето на ареалот, па веќе пред 60-70 милиони години по своето прво појавување, скриеносемените станале широко распространета група и доминантен облик на растителниот покров на планетата.

Меѓу бројните хипотези за местото на потеклото на оваа монофилетска линија, најзначајно е толкувањето дека скриеносемените го започнале својот еволуциски пат во палеотропите (0° – 30° г.ш.). Овај заклучок се темели на толкувањето на зачестеноста на наоди и на дистрибуцијата на фосилниот полен. Од овие подрачја скриеносемените изгледа брзо продреле во умерените подрачја и се прилагодувале на различни типови станишта. Се чини дека запоседнувањето на повисоки географски широчини и поголеми надморски висини одело прилично поспоро, веројатно заради пониските температури и пократките вегетационски сезони.

Првото појавување на скриеносемените пред 140 милиони години всушност е касно и многу нагло, а толкувањето на оваа појава е многу контроверзно. Како причини за доцната појава на оваа група се наведува и недостатокот на фосилни наоди кои би го документирале „вистинското“ и порано појавување. Процените темелени на молекуларни податоци и студиите со употреба на молекуларен часовник укажуваат на можен почеток на еволуција негде помеѓу 140 и 190 милиони години, значи сепак нешто порано.

Брзата радијација и видовото богатство на филогенетските гранки е резултат на високата специјација и/или ниската стапка на исчезнување (екстинција). Видовото богатство на ангиоспермите веројатно е резултат на повеќе причини. Примарно, тоа е резултат на *анимална полинација*, пред сè со инсекти, која веќе се забележува кај примитивните ангиосперми. При тоа,

⁹ Различни напори за примена на молекуларни часовници за определување на староста на ангиоспермите даваат сосема различни резултати. Сепак, сите се согласуваат дека ангиоспермите се постари од она што го покажуваат фосилните наоди. Со оглед на веројатноста значително постарите гимносперми да се нивна сестринска група, оваа забелешка не изненадува.

специфичноста на полинаторите поттикнува пораст на стапката на специјација. Орхидеите кои се многу богати со видови се пример за блиските односи помеѓу екстремната полинаторска биолошка специјација и видовото богатство.

Репродуктивната изолација и придружниот пораст на стапката на специјација исто така имаат придонесено за затворање на семеновите зачетоци во карпелите и препознавањето на туѓиот полен помеѓу полинацијата на стигмата и фертилизацијата. Така се редуцираат можностите за оплодување со туѓ полен, како и веројатноста за натамошно распаѓање на границите на видот. Често е забележувано дека брзината на растот на поленовата цевка е корелирана со генетичката сличност помеѓу поленот и родителските семиња. Заради тоа, релативната инхибиција на поленот од генетички раздвоени популации може исто така да придонесе за репродуктивна изолација во рамките на видот и со тоа да се зголеми стапката на специјација.

Друг фактор кој влијае на стапката на специјација е огромниот *диверзитет на секундарни метаболити* кај ангиоспермите. Со оглед на тоа што тие материи обично учествуваат во одбраната од напади на хербивори или против патогени организми, еволуцијата на нови секундарни метаболити може да исклучи некои штетници. Тоа овозможува да се појави посебна еволуција и на тој начин да се појави нов вид. Видовиот диверзитет кај *Asteraceae* би можел да може да се објасни со нивниот диверзитет на секундарни метаболити.

Со развивање на *различни животни форми*, ангиоспермите можеле да колонизираат хабитати кои не биле достапни за дрвја или грмушки. Така, тревестиот изглед, заедно со краткиот животен век, ја овозможиле колонизацијата на релативно нестабилни хабитати. Диверзитетот на вегетативната морфологија и можеби и анатомијата, исто така можат да придонесат за пораст на стапката на специјација.

Сепак, засега нема сигурно толкување за овие феномени и изгледа дека уште останува вистинит коментарот на Дарвин на оваа тема, дека се работи за „несакана мистерија“. Слично како што од молекуларната ботаника се очекува толкување на односите на рецентните скриеносемени, така и од палеоботаниката се очекуваат нови фосилни наоди и нови техники за анализа во толкувањето на нивното потекло.

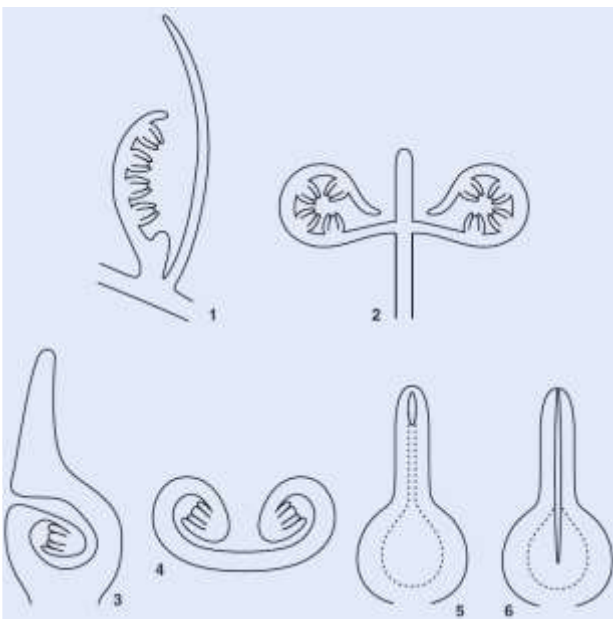
Настанување и рана еволуција на цветовите. Нерасчистените роднински односи на ангиоспермите со другите семени растенија („гимносперми“) оневозможува да се разјаснат хомологиите на нивните цветни делови и начинот на кој цветовите настанале во текот на еволуцијата. Фосилни групи кои моментално се разгледуваат како потенцијални надворешни групи (outgroups) се *Bennettitales*, *Pentoxylales*, *Glossopteridales*, *Corystospermales* и *Caytoniales*. *Bennettitales* и *Pentoxylales* имаат структури кои помалку или повеќе личат на цветови, но дури и ако тие се блиски на ангиоспермите, деловите што ги градат нивните „цветови“ се премногу изменети за да дадат јасни докази за потеклото на ангиоспермните цветни делови.

Кога се разгледува потеклото на цветот кај *Magnoliopsida*, треба да бидат објаснети некои структури: најнапред, како се појавила двополноста на цветовите; второ, како семеновите зачетоци се затвориле во карпелите; и трето, како настанал вториот интегумент на зачетоците. Во основа, постојат две многу различни хипотези во однос на потеклото на цветот. *Теоријата за еуанциум* (euanthium) (A. Arber и J. Parkin) смета дека предокот на Скриеносемените имал двополни цветови и дека цветовите кај *Magnoliopsida* според тоа се едноосков систем со странични микроспорофили

и макроспорофили. Според теоријата на еуанциум, можен модел за потеклото на цветот се наоѓа кај родот *Caytonia*, кој, според некои морфолошки истражувања, се идентификува како блискосроден и можен предок на Скриеносемените. *Caytonia* има перести микро- и макроспорофили во веројатно двополни цветови. Макроспорофилите биле составени од рахис со странични куполи во кои имало по неколку семенови зачетоци, додека микроспорофилите биле перести, со неколку групи од сраснати поленови торбички. Карпелите кај Magnoliopsida би можеле да настанат така што рахисот на макроспорофилите започнал да се сплеснуваат и да ги опфаќа зачетоците. Во оваа теорија вториот интегумент на зачетокот кај Magnoliopsida има настанато од купола, во која бројот на зачетоците бил редуциран до еден. Во текот на еволуцијата на Magnoliopsida, микроспорофилите се редуцираат на дршка со две синангии, секоја со по две поленови торбички.

Спротивставената теорија на псеуданциум (*pseudanthium*) (R. Von Wettstein) смета дека цветовите настанале од соцветија на осков систем со главна и странични оски. Теоријата на псеуданциум претпоставува дека Скриеносемените се настанати од редот Gnetales. Двополните цветови на Скриеносемените се резултат на кондензација (собивање) на комплексен осков систем со машки и женски цветови. Според оваа теорија, карпелата е настаната од брактеја на женскиот цвет, додека вториот интегумент на зачетокот е добиен од брактеи поставени под женскиот цвет. Според молекуларните анализи, Gnetales не се блиско сродни на Скриеносемените, додека морфолошките анализи покажуваат дека Gnetales се блиски, но не и најблиски сродници на Скриеносемените.

Иако може само да се заклучи дека потеклото на цветот кај Magnoliopsida и придружното потекло на двополноста, на карпелите и на вториот интегумент, и натаму остануваат нејасни, повеќето автори прифаќаат дека потеклото на цветот ги следи групите кои се постулирани со теоријата на еуанциумот.



Сл. 82.

1 Glossopteridales. Страничен изданок со една купола која има ортотропни, унитегмични зачетоци (лево), во основата на пазувниот лист (десно) (на медијан надолжен пресек).

2 Caytoniales. Дел од перест макроспорангиум со две куполи кои имаат ортотрофни унитегмични зачетоци (купулите на медијан надолжен пресек).

3–6 Ангиосперми.

3 Карпела со еден медијан анатропен, битегмичен зачеток (медијан надолжен пресек).

4 Карпела со два странични анатропни, битегмични зачетоци (на напречен пресек).

5, 6 Карпели (од вентрална страна, зачетоците не се нацртани, внатрешната морфолошка страна со непрекината линија). 5 Карпела главно асцидијатна. 6 Карпела главно пликатна.

Настанувањето на карпелите во кои се затворени семеновите зачетоци и на вториот интегумент, исто така нема конечно објаснување, но се претпоставува дека се добиени од веќе присутна структура кај предците на ангиоспермите. Овој дел би можел да биде лист кој опкружува пазувна пупка со една

или повеќе „куполи“ добиени од лисја што носат зачетоци (Glossopteridales) (Сл. 82.1), или може да биде рахис од перест лист со „купули“ што претставуваат ливчиња кои носат зачетоци (Caytoniales) (Сл. 82.2). Семеновиот зачеток кај ангиоспермите, кој примарно е со два интегументи (битегмични), тогаш може да се добие од купула со намалување на бројот на зачетоците на еден, со тоа што сидот на куполата станува надворешен интегумент (Сл. 82.3, 4). Меѓутоа, кај денешните ангиосперми, карпелите и битегмичните зачетоци формираат интегрирана единица за развој, а карпелата обично се дефинира заедно со зачетоците.

Карпелите може да бидат пликатни (кондупликатни), како лист склопен по средната линија (Сл. 82.6), но кај најбазалните ангиосперми (ANITA grade), тие се почесто во форма на урна (асцидијатни) (Сл. 82.5), и на тој начин, асцидијата веројатно ја претставува предочната форма на карпелата. Зачетоците обично се развиваат на рабовите (маргинално) од карпелата или субмаргинално, од вентралната страна на карпелите. Карпелите се затвораат за време на развојот и се запечатуваат во времето на опрашување. Најчесто, карпелите се запечатуваат со постгенитална фузија на нивните ребра или работ, но оние на ангиоспермите од АНИТА-групата се запечатени со секреција, што е веројатно предочна состојба.

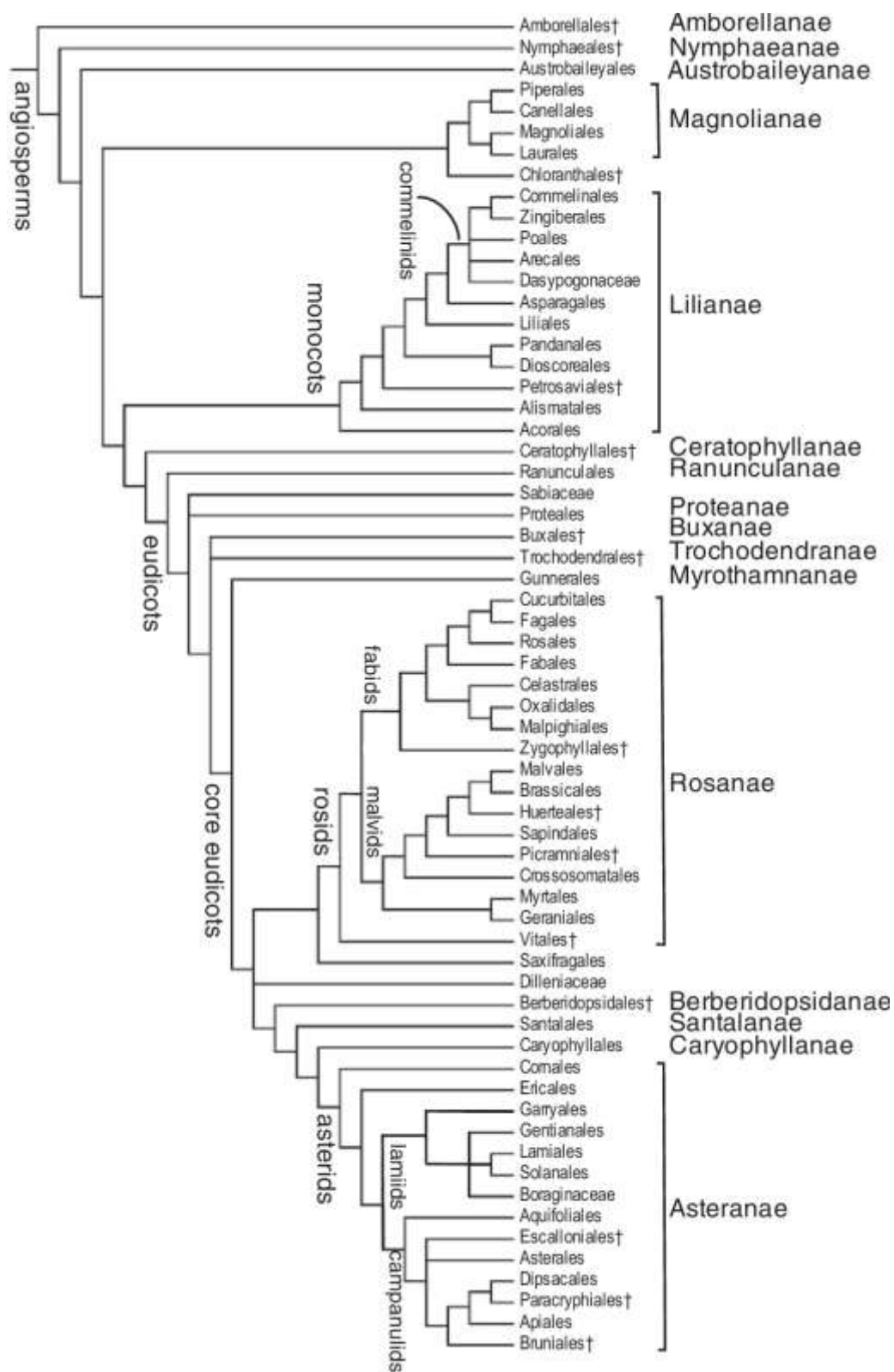
Појавата на прашници со две теки, секоја со две поленови торбички (микроспорангиуми), кои се отвораат со заеднички надолжен процеп за ослободување на поленот, се сретнува само кај ангиоспермите и е невообичаено стабилно во групата. Нејасно е дали овој образец еволуирал од микроспорофил со две странични поленови торбички со удвојување на секоја торбичка, или со поедноставување на микроспорофилот кој носел многу групи на споени спорангиуми (синангијауми), како кај Caytoniales и Bennettitales. Исто така, останува нејасно дали членовите на перијантот имаат настанато од брактеи или од прашници. Повеќе информации за филогенетската позиција на ангиоспермите и потеклото на цветот може да се очекуваат со откривање на нов фосилен материјал, подетални филогенетски студии и молекуларни развојни генетски студии на живи сперматофити.

Филогенетски односи на скриеносемените. Филогенетските односи на скриеносемените со останатите семени растенија со децении предизвикуваат полемики и и понатаму се потпираат на недоволно сигурни хипотези. Скоро да нема фосилно позната или сè уште живеечка група голосемени растенија која во некој миг од историјата не била предложена како веројатен предок на скриеносемените. Секако, отворена е и можноста дека ниту една од рецентните линии на голосемени растенија не е во блиски роднински односи со скриеносемените и дека дури добри фосилни наоди ќе овозможат подобар увид во овие случувања од далечното минато.

Со оглед на односите во самите скриеносемени, последните децении е направен голем напредок, а голем број поранешни концепти се заменети со подобри. Всушност, се работи за едно од најдинамичните периоди на систематската ботаника и филогенијата на копнените растенија од било кога претходно.

Според APG-системот, се препознаваат **четири главни еволуциски линии** (Сл. 83):

Прва еволуциска линија. Од примарното еволуциско стебло на скриеносемените најрано се издвоиле т.н.р **базални фамилии** или базални скриеносемени. Ги содржат редовите Amborellales, Nymphaeales и Austrobaileiales (истоимени надредови, т.н.р. ANITA линија). Од крајот на 90-те години од минатиот век колем број независни студии имаат укажано на тоа дека првото гранање на современите скриеносемени ја издвоило фамилијата Amborellaceae, која денес опфаќа само еден вид (*Amborella trichopoda*), како и (над)редовите Nymphaeales и Austrobaileiales. Овие растенија ги кумулираат најпримитивните особини на современите скриеносемени. Базалните фамилии имаат сестринска положба во однос на сите останати, т.н.р **централните скриеносемени**.



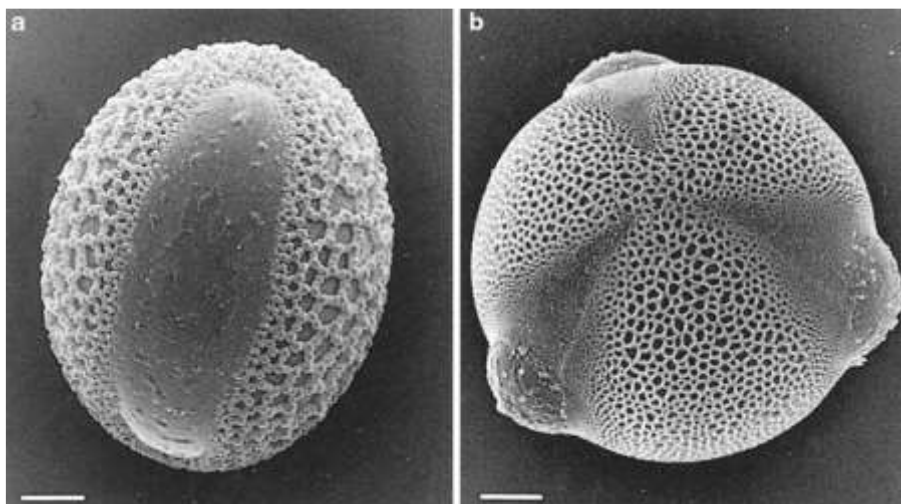
Сл. 83. Хипотетска филогенија на ангиоспермите врз основа на анализа на максимум парсимонија, со користење на седум јадрени (18S рибозомална ДНК, фитохром РНУА, РНУС), пластидијални (rbcL, atpB) и митохондријални (atp1, matR) ДНК секвенци

Во рамките на **централните скриеносемени** (Mezoangiospermae) јасно се препознаваат останатите три големи подгрупи или еволуциски линии.

Втората еволуциска линија ја сочинува **магнолиидниот комплекс** (надред Magnoliales, Cannelales, Laurales и Piperales) со вкупно 20 фамилии и околу 8.500 познати видови, од кои некои се економски значајни. Оваа група само делумно одговара на традиционалната поткласа Magnoliales, која порано се сметаше за „примитивна група“, со оглед на тоа дека од неа се издвоени Amborellaceae и Austrobaileiales.

Третата еволуциска линија на централните скриеносемени се **монокотилните** (надред Liliales). Содржат околу 22% од сите познати скриеносемени (околу 55.000 видови), од кои скоро половина припаѓаат кон големите фамилии на тревите (Poaceae) и орхидеите (Orchidaceae). Традиционална особина е присуство на ембрион со еден котиледон, но за разлика од дикотилните, кои се покажаат парафилетски, новите студии ја имаат потврдено јасната издвоеност на монокотилните и со низа додатни молекуларни и други посебности (на пример, синапоморфните особини како што е паралелна нерватура, морфологија на протеините во ситестите цевки, атактостела, отсуство на секундарен раст во дебелина, адвентивни корени и друго).

Четвртата еволуциска линија на централните скриеносемени се **еудикотиледоните** или вистинските дикотилни. Ова е најголемата група на скриеносемени растенија, која содржи околу 72% од сите познати видови (околу 160.000 видови), сместени во преостанатите 10 надредови. Единствена апоморфна особина на овие растенија е појавата на **триапелтуратен полен** (триколпатен полен, група понекогаш именувана како „Tricolpate“). Според современите сознанија, присутноста на два котиледони не се смета за апоморфија на ниту едната подгрупа, оттаму, традиционалната група „дикотиледони“ е парафилетска и треба да се избегнува како формална таксономска единица.



Сл. 84. Два базични типови поленови зрна најдени кај ангиоспермите. (а) Моносулкатно (*Lilium martagon*) со дистална герминациска пора. (б) Триколпатно (овде триколпоратно; *Ecballium elaterium*) со три екваторијални герминални пори; хидрирани услови. Размер на мерилото 10 μm .

Еудикотиледоните имаат поленови зрна што се карактеризираат со три или повеќе герминациски пори (Сл. 84) и се со скоро иста возраст со монокотилните. Тие се делат на **базални** и **централни** еудикотиледони. Кај базалните линии на еудикотилите може да се забележи големо

разнообразие на бројот и распоредот на флоралните органи, додека кај главната група на еудикотилните, или **еудикотилното јадро (core eudicots)** има помалку или повеќе фиксни цветови со пентамерни прешлени од органи, како и перијант од чашка и венче. Повеќето од еудикотилите се распределуваат во два големи блока: Розиди и Астериди. **Розидите** имаат главно слободни венечни ливчиња, два реда од прашници, красинуцелатни семенови зачетоци со два интегументи и со нуклеарен ендосперм, додека **Астеридите** обично имаат сраснати петали, често само еден прашнички круг и тенуинуцелатни семенови зачетоци со еден интегумент, додека формирањето на ендоспермот е целуларно. Иако европските членови на розидите и астеридите се главно тревести, во овие две големи еудикотилни групи исто така има и голем број дрвенести видови.

Овој краток преглед на еволуцијата на ангиоспермите јасно покажува дека во вегетативната морфологија има јасна тенденција кон тревест хабитус. Кај цветовите се забележува пораст на фиксирањето на намален број на прешленести флорални органи, а кај семеновите зачетоци постои редукција и поедноставување во текот на филогенијата. Така, ангиоспермите имаат континуитет на тренд што е веќе присутен кај гимноспермните семени растенија.

Иако овие три главни еволуциски линии на централните скриеносемени како самостојни, се добро поддржани, нивните взаемни односи не се сосема јасни, такашто постојат низа алтернативни толкувања. Меѓу централните скриеносемени особено е дискутабилна положбата на редовите *Chlorantales*, *Dasypogonales*, *Saxifragales*, *Ceratophyllales* и, на пример, фамилијата *Boraginaceae*. Односот на магнолидите кон еудикотиледоните не е јасен, како ни односот на монокотилните кон останатите поголеми линии и т.н.

БАЗАЛНИ ФАМИЛИИ (ANITA)

Тн.р. „базални“ фамилии во целокупното досега познато филогенетско стебло на скриеносемените растенија имаат сестринска положба во однос на сите останати еволуциски гранки. Како базални се сметаат три развојни линии (на ниво на надредови и редови) (Таб. 1): *Amborellales*, *Nymphaeales* и *Austrobaileiales*, т.н.р. ANITA гранка (од *Amborellaceae* – *Nymphaeales* – *Illiciales* – *Trimeniaceae* – *Austrobaileales*). Содржат вкупно седум фамилии и околу 175 видови.

Таб. 1 Диверзитет и распространување на базалните редови на дикотилите

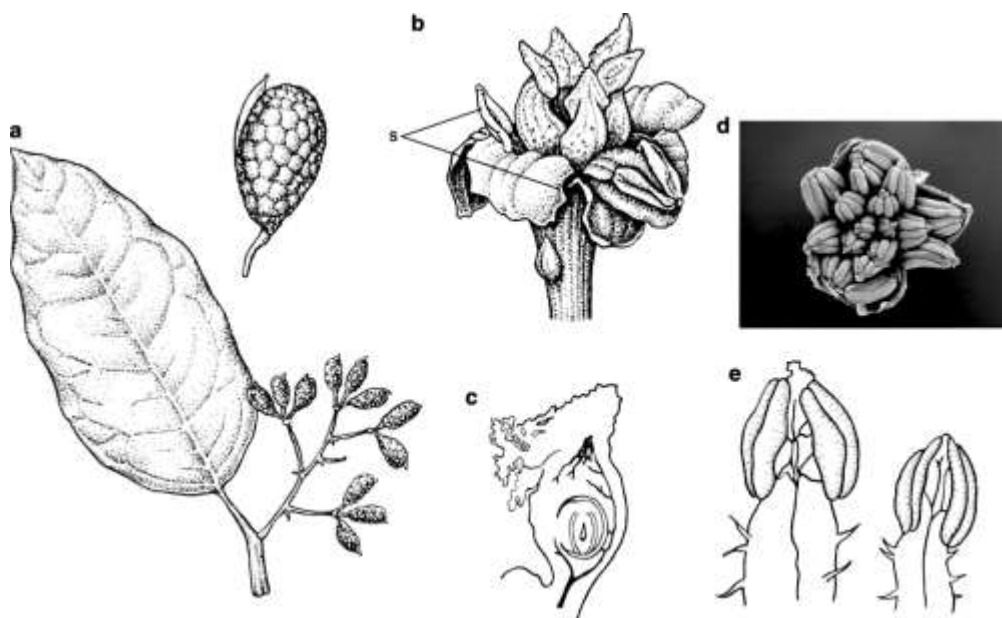
Надред	Ред	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Amborellanae	Amborellales	<i>Amborellaceae</i> 1/1, Нова Каледонија Цвет: ♂ $\overline{P}(6)9-11(15) A(8)12-21(22) G_0$, ♀ $\overline{P}7-8 A(0)1^{\circ}-2^{\circ}G(4)5(6)$
Nymphaeanae	Nymphaeales	<i>Cabombaceae</i> 2/6, космополити; <i>Nymphaeaceae</i> 6/58, космополити; <i>Hydatellaceae</i> 2/10, Австралија, Нов Зеланд, Индија Цвет: *K4-6(-12) C0-70 A14-200 G(3-35)
Austrobaileanae	Austrobaileales	<i>Austrobaileaceae</i> 1/2, СИ Австралија; <i>Schisandraceae</i> 3/92, Југоисточна Азија, источна С. Америка; <i>Trimeniaceae</i> 1-2/6, Нова Гвинеја, ЈИ Австралија, Фиџи Цвет: $P_{\infty} A_{\infty} + \infty_{st} G_{\infty}$

Плодните листови кај овие растенија започнуваат да растат од меристемско ткиво во облик на незатворени цевки (асцидијатни), кои подоцна обично се затвораат само со секрети, додека карпелите кај сите останати скриеносемени се свиени и постгенитално сраснуваат со епидермални

слоеви. Генерално, овие базални групи содржат низа плезиоморфни (предочни) особини, кои делумно се зачувани и кај магнолиидите.

Ред Amborellales

Повеќето молекуларни студии укажуваат на тоа дека редот **Amborellales** (надред **Amborellanae**) се одвоил најнапред и дивергирал од заедничкиот предок на скриеносемените, па веројатно претставува филогенетски најстара еволутивна линија. Овај ред опфаќа една фамилија – **Amborellaceae**, со еден род и еден вид – *Amborella trichopoda* (Сл. 85), дводомна зимзелена грмушка, ендемична за Нова Каледонија. Митохондрискиот геном на ова растение не е сличен на геномот на останатите скриеносемени и содржи гени од различни копнени растенија, вклучувајќи најмалку три вида мовови. Во морфолошки и анатомски поглед, *A. trichopoda* има низа посебни особини: отсуство на трахеи (само трахеиди), мали цветови (помали од 5 mm) со недиференциран перигон од 7-11 тепали, примарна полиандрија, ламинарни прашници со недифернецирани антери и филаменти, апокарпен гинецеум со врвно сè уште отворени плодни листови (затворени само со секрет), недиференцирана стигма, цевчест раст на плодниот лист, поленот е инапертурен, немаат маслени клетки и друго. Карпелите се развиваат во костелки (Сл. 85).



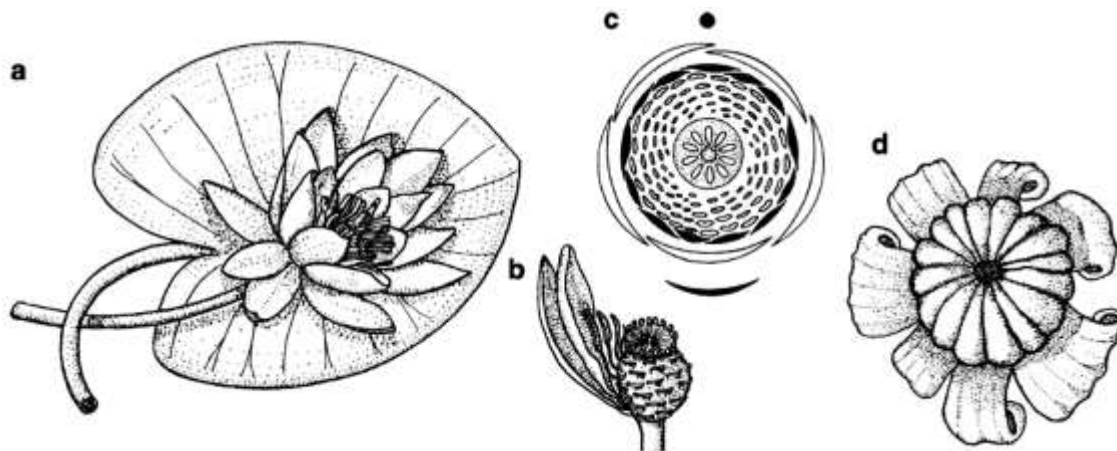
Сл. 85. Amborellales, Amborellaceae. (a) Гранка со костилки. (b) Женски цвет со стаминодии. (c) Надолжен пресек низ карпела. (d) Машки цвет. (e) Прашници. s стамиодии

Ред Nymphaeales

Редот **Nymphaeales** (надред **Nymphaeanae**) се состои од три фамилии (Таб. 32), кои понекогаш се третирали како потфамилии на фамилијата **Nymphaeaceae** s.l. (водени лилјни). Опфаќа седум родови со 70-ина видови. Староста на редот се проценува на 171-153 милиони години, додека претставниците се главно со космополитско распространување. Тоа се вкоренети водни растени блатни и акватични растенија, без маслени клетки и без бензилхинолиски алкалоиди. Кај нив отсуствува секундарен раст во дебелина, спроводниот систем е сличен на тој на монокотилите, трахеите не се развиени, а корените се адвентивни. Листовите можат да плутаат или да бидат

потопени и да достигнат дијаметар од над 2 m (*Victoria amazonica*). Хермафродитните цветови (Сл. 86) имаат тримерни прешлени (Cabombaceae), или цветните органи во прешлените се во голем број. Карпелите со ламинална плацентација се слободни или се делумно сраснати. Молекуларните студии силно го поддржуваат редот како втор по ред во групата на базалните редови на скриеносемените. Заради одредени особини, порано често бил доведуван во врска со монокотилите. Нумфраеасеае во Европа се претставени со два видови од *Nuphar* (*N. lutea*, *N. pumila*) и два вида од *Nymphaea* (*N. alba*, *N. candida*), кои се развиваат во олиготрофни или еутрофни води. Со многу ограничено распространување и сериозно загрозувани, во Македонија се видовите *Nuphar lutea* и *Nymphaea alba*.

Фамилијата **Cabombaceae** (2 рода со 6 видови) (ЏР4–8 А3-36 G(1)2-18), е мала фамилија на водни растенија со два рода: анемофилниот род *Brasenia* и ентомофилниот *Cabomba* и само шест видови со широко распространување. **Hydatellaceae** е мала фамилија на едногодишни водени растенија со два родови и десетина видови, распространети во Индија, Нов Зеланд и Австралија. До неодамна беше приклучувана кон редот Poales. Нивните цветови се еднополни и имаат по еден прашник, односно еден плодник.



Сл. 86. Nymphaeales, Nymphaeaceae. (a, b) *Nymphaea alba*. (a) Пловечки лист. (b) Цвет и овариум со спирално распоредени траги од одвоени петали и прашници. (c, d) *Nuphar luteum*. (c) Цветен дијаграм (нектарните листови и носечката гранка црни). (d) Плод (аксијалното ткиво е одвоено од слободните карпели)

Ред Austrobaileyales

Редот **Austrobaileyales** се состои од три фамилии (Таб. **). Староста на редот се проценува на околу 160 милиони години. Овие растенија сè до почетокот на 21-от век не се сметале за одвоена еволуциска линија, меѓутоа молекуларните податоци, како и други споредбени истражувања го потврдиле неговиот независен статус како и големата примитивност. Главно е со тропско и субтропско распространување. Претставниците се лијани или грмушки со низа зачувани предочни особини: во спроводниот систем имаат трахеиди, спирален распоред на цветните елементи е вообичаен, а гинецеумот е апокарпен (поретко мономерен), со нецелосно затворени плодни листови. Ова е единствена скриеносемена група кај која ситестите цевки немаат клетки-придружнички и единствена меѓу базалните фамилии со триколпатен полен, карактеристичен за еудикотилите.

МАГНОЛИИДИ (НАДРЕД MAGNOLIANAE)

Надредот Magnolianaе (или магнолииден комплекс, магнолииди, именуван според редот Magnoliales и фамилијата Magnoliaceae) брои околу 10.000 видови (околу 3,8% од разновидноста на скриеносемените), сместени во 19 (-23) фамилии и 5 редови - Magnoliales, Laurales, Piperales, Canellales и Chlorantales (Таб. 2). Се појавиле како дивергентна група во тропите, субтропите и умерените подрачја на светот, а се развиени во облик на дрвја, грмушки, лијани и само ретко како тревести растенија. Редот Chloranthales би можел да има сестринска положба во однос на целокупната група магнолииди.

Таб. 2 Диверзитет и распространување на Magnolianaе

Надред	Ред	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Magnolianaе	Chloranthales	<i>Chloranthaceae</i> 4/75, субтропи и тропи, Америка, Мадагаскар, Азија
	Magnoliales	<i>Annonaceae</i> 129/2,200, пантропски; <i>Degeneriaceae</i> 1/2, Фиџи; <i>Eupomatiaceae</i> 1/3, И Австралија, Нова Гвинеја; <i>Himantandraceae</i> 1/2, СИ Австралија, Нова Гвинеја; <i>Magnoliaceae</i> 2/227 тропска или умерена Источна и Југоисточна Азија, Америка; <i>Myristicaceae</i> 20/475, пантропски
	Laurales	<i>Atherospermataceae</i> 6–7/16, Нова Гвинеја, источна Австралија, Нов Зеланд, Нова Каледонија, Чиле; <i>Calycanthaceae</i> 5/11, умерена Кина и Северна Америка, североисточна Австралија; <i>Gomortegaceae</i> 1/1, Чиле; <i>Hernandiaceae</i> 5/55, пантропски; <i>Lauraceae</i> 50/2,500, пантропски; <i>Monimiaceae</i> 22/200, пантропски; <i>Siparunaceae</i> 2/75, Ј. Америка, З. Африка
	Canellales	<i>Canellaceae</i> 5/13, Мадагаскар, Африка, Америка; <i>Winteraceae</i> 4–7/60–90, Централа и Јужна Америка, Мадагаскар, Југоисточна Азија, Австралија, Нов Зеланд, Нова Каледонија
	Piperales	<i>Aristolochiaceae</i> 4/480, космополити; <i>Hydnoraceae</i> 2/7, Арабски Полуостров, Мадагаскар, Централна и Јужна Америка; <i>Lactoridaceae</i> 1/1, островите Хуан Фернандез; <i>Piperaceae</i> 5–8/2,015, пантропски; <i>Saururaceae</i> 5/6, Југоисточна до Источна Азија, Северна Америка

Сите досегашни молекуларни истражувања одат во прилог на компактната и монофилијата на надредот Magnolianaе, иако синапоморфните морфолошки особини се тешко забележливи и ретки (на пример, целокраен раб на листовите, екстрорзно празнење на прашниците, кратковечни антиподи на ембрионските кеси, присуство на хипостаза¹⁰ и нуцеларни капи и друго). Групата зазема сестринска положба во однос на еудикотилите и на монокотилите.

Најголеми и економски најзначајни фамилии се Magnoliaceae (магнолии), Lauraceae (ловори), Annonaceae и Piperaceae (пипери). Претставниците главно се користат како ароматични зачински треви, но некои од нив формираат и јадливи плодови (на пример, авокадо), а голем број видови се ценети во хортикултурата и како извор на дрвна граѓа.

¹⁰ диск од лигнифицирано ткиво формиран во основата на зачетокот кај одредени растителни редови

Ped Canellales

Редот **Canellales** содржи две фамилии, Winteraceae, 5 родови со 60-90 видови; (*K2–4 C5-9 A12-18 G(2)5-5(-7) и Canellaceae, со пет родови и 13 видови (*K3 C5-12 A(∞) G(2-6). (Таб. 3). Претставниците се ароматични многугодишни треви, зелени грмушки или мали дрвја, со дисјунктно распространување, главно на подрачјето на јужната хемисфера. Староста на редот се проценува на околу 125 милиони години, со многу стари фосилни наоди (околу 121 милион години), кои укажуваат некогашно прилично пошироко распространување на редот. Најблиските роднини се сместени во редот Piperales. Претставниците имаат низа предочни особини – немаат трахеи, додека прашниците и плодните листови имаат изразено примитивна градба. Исто така, се одликуваат со присуство на апорфирини, трилакунарни нодиуми, пластидите на ситестите цевки имаат скроб и протеински кристалоиди. Дрвенестите видови се богати со корисни етерични масла и често се користат за комерцијални потреби.

Ped Laurales

Редот **Laurales** содржи седум фамилии со вкупно 91 род и околу 2.860 видови (Таб. 3). Најстарите фосили кои без сомнение припаѓаат кон редот, проценети се на старост од околу 105 милиони години. Монофилијата на редот е поддржана со ДНК секвенци и со морфологијата. Laurales е тесно поврзан со редот Magnoliales, од кои се разликуваат со поспецијализирани цветни органи. Синапоморфни особини се, на пример, унилакуларни нодиуми, наспрамни листови, вдлабнати рецептакулуми и полен со скулптурирани апертуре. Понапредните фамилии на редот поседуваат инапертуратен полен, прашници со базални парови од жлезди, антери со капачиња (валви), како и плодници со еден семен зачеток. Редот опфаќа голем број ароматски претставници. Освен **Calycanthaceae**, фамилиите од овој ред имаат мали цветови, нивните прашници обично имаат базални парови од жлезди, додека антерите често се отвараат со валви.

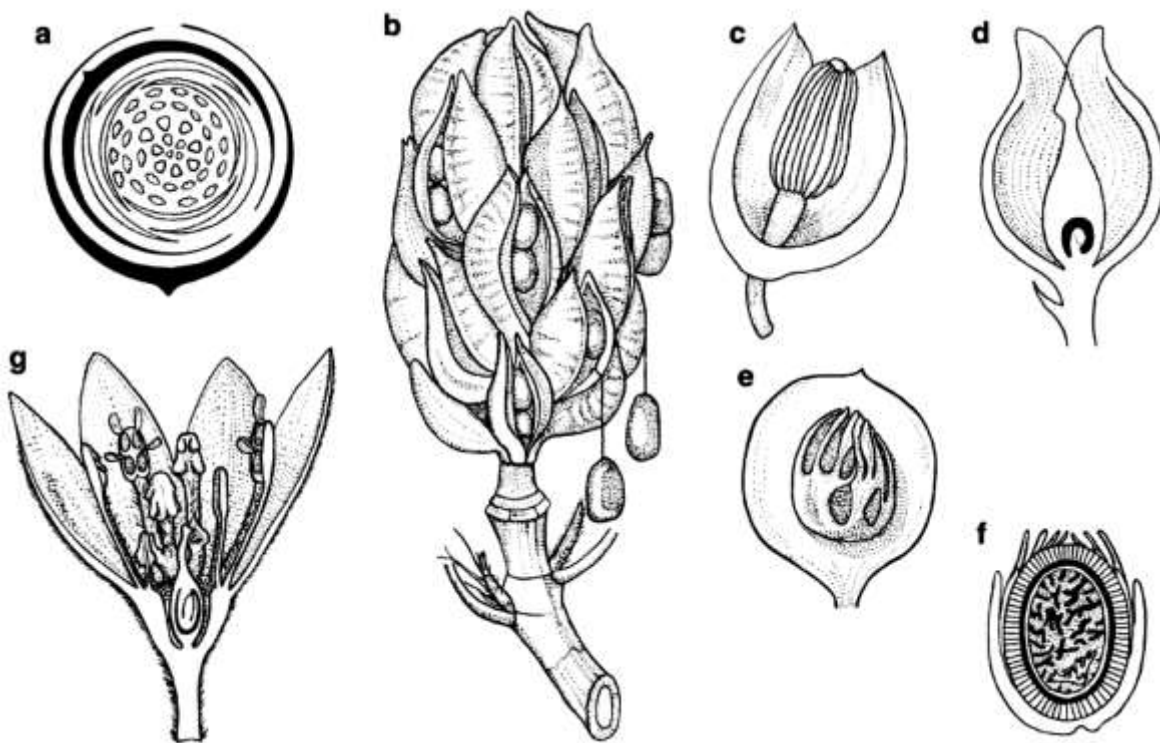
Пантропски распространетата **Lauraceae**, со својот медитерански претставник *Laurus nobilis* (ловор), има цветови со трочлени прешлени (Сл. 87). Едната карпела се развива во бобинка или костелка. Важни култивирани растенија од Lauraceae се камфоровото дрво (*Cinnamomum camphora*), од чие дрво се добива **камфор** со сублимација, како и кининовото дрво (*Cinnamomum verum* и блиски сродници), чија кора го дава зачинот **цимет**. Јадлив перикарп, богат со масти, се сретнува кај авокадото (*Persea americana*). Полупаразитската *Cassytha* има брановидно извиткани стебла со лушпести листови.

Atherospermataceae, **Siparunaceae** и **Monimiaceae** често имаат еднополни цветови со бројни прашници или карпели со широки или стомневидни ложи. Опрашувањето е, на пример, кај родот *Siparuna*, со помош на стомновидни ложи во женските цветови, во кои ситни оси ги оставаат своите јајца. Столпчињата на слободните карпели блиску до отворот се толку доближани меѓусебно, што е возможно поленовата цевка од еден стилус да премине на соседен стилус. Оваа функционална синкарпија исто така може да биде постигната со обилно производство на лига во регионот на стилусот.

Ped Magnoliales

Редот **Magnoliales** се смета за монофилетски врз основа на *rbcl*, *atpB*, и 18S секвенците, како и заради низата морфолошки особини – тримерија во градбата на цветот, семенките со сочна семена обвивка или арилус, алтернирачки листови со трилакунарни до мултилакунарни нодиуми,

додека карпелите обично имаат повеќе од еден зачеток (Сл. 87). Најстарите фосилни наоди датирани се од пред 96 милиони години, а одвојувањето на редот како независна еволуциска линија се има случено пред околу 160 милиони години. Редот и порано вообичаено бил сметан централна група на предочни скриеносемени и содржел многу поголем број фамилии (до 23). Резултатите од поновите истражувања, меѓутоа, укажуваат на парафилетски однос на вака организираниите фамилии. Според APG III (2009), редот содржи шест фамилии со 154 родови и околу 2.930 видови (Таб. 3). Најблиски роднини се сместени во редот Laurales.



Сл. 87. Magnoliales (a–f) и Laurales (g). (a, b) Magnoliaceae. (a) Цветен дијаграм од *Michelia* (брактејата црна, перијантот бел). (b) Плод од *Magnolia virginiana* со црвени семенки кои висат од спроводното снопче. (c–f) Myristicaceae, *Myristica fragrans*. (c) Машки и (d) женски цветови. (e, f) Сочен, но распукувачки монокарпелен плод (на пресек) и црвен арилус (“масе”: зачин, дрога) кој ги обвива темно-кафеавите семенки во кои ендоспермот е руминантен (преку преклопување на семената обвивка) и мал ембрион. (g) Lauraceae, *Cinnamomum verum*, цвет (надолжен пресек), перигин, со псевдомономерен плодник и валватни антери

Цветните елементи кај фамилијата **Magnoliaceae** се во голем број и се спирално аранжирани. Плодовите на големиот род *Magnolia* се мешоци, а семенките имаат саркотеста. Многу претставници од родот *Magnolia*, како и видот *Liriodendron tulipifera*, се одгледуваат како декоративни дрвја.

Најголема фамилија на редот е **Annonaceae**, со преку 2.000 видови дрвја, грмушки и лијани, најчесто со тропско распространување. Цветовите во фамилијата се обично двополни и радијални (*P3+3+3 A ∞ со стаминодии, како и G ∞ ; *Monodora* (*P3+3+3 A ∞ G1), и често постепено растат и после отварањето. Специјализирани се примарно на опрашување со инсекти со развој на посебни мириси, хранливо ткиво за опрашувачите, специфични бои, сочни венечни ливчиња, термогенеза и

други специфични прилагодби. Инсектите главно остануваат во цветот преку ноќта, понекогаш таму и се размножуваат и се хранат со ткивото на цветот. Збирните плодови бобинки ги разнесуваат птици, цицачи и желки. Во оваа фамилија неколку родови имаат јадливи плодови (*Annona*, *Rollinia*, *Asininia*), некои видови се користат во народната медицина, за добивање мириси, етерни масла, зачини и бои, бројни хемиски состојки се користат во фармацијата а дрвото за граѓа.

Фамилијата **Myristicaceae** (мускатни оревчиња) содржи околу 370 видови во 17 родови со пантропско распространување, примарно во склопот на низинските подрачја на тропските дождовни шуми. Цветовите се неугледни и еднополни (машки *P(2)3(5) A2-40 G0; женски *P(2)3(5) G1), ентомофилни и најчесто цветаат ноќе. Воочливи плодови, најчесто сочни кутијки, ги распространуваат птици и примати. Меѓу најпознатите е *Myristica fragrans* од кој се користи плодот, т.н.р мускатно оревче (Рамка 34) и родот *Virola*, чии претставници во кората кумулираат алкалоиди со халуциногено влијание. Бројни видови локално се користат како зачини или лековити растенија.

Редот содржи и три мали и ендемични фамилии: **Degeneriaceae** (два дрвенести видови од островот Фиџи; плодниците се монокарпни), **Eupomatiaceae** (два дрвенести видови од подрачјето на Нова Гвинеја и источна Австралија; немаат перијант, $A\infty + \infty^{st} G\infty$) и фамилијата **Himantandraceae** (со два вида дрвја од тропските подрачја на југоисточна Азија и Австралија; плодник со еден семенов зачеток).

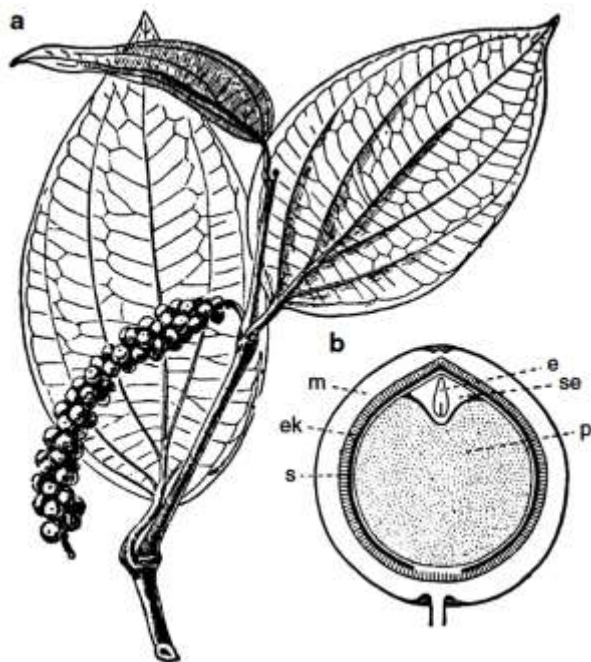
Ped Piperales

Редот Piperales содржи пет фамилии со 17 родови и околу 4.090 видови (Таб. 3). Монофилијата на родот е поддржана со секвенци на ДНК, како и низа морфолошки синапоморфии, како: дворедни листови со длановидно оживување и со ракавци, нуклеарен ендосперм, спроводни снопиња со едноставни перфорации, широки зраци на срцевината во дрвесината, поединечен адаксијален предлист (профил), присутни се бензил-изохинолински алкалоиди и друго. Главно се развиваат како тревести растенија или се дрвенести растенија со меко дрво. Заради најчесто тримерните цветови и градбата на пластидите на ситестите цевки, редот порано бил поврзуван и со монокотилите. Староста на редот е проценета на околу 180 милиони години. Најблиските роднини се сместени во редот Canellales. Најголеми фамилии се Piperaceae и Aristolochiaceae, кои опфаќаат повеќе од 95% од сите видови на родот.

Членови на фамилијата **Aristolochiaceae** се видовите *Asarum europaeum* и *Aristolochia clematitis*, кои се чести во флората на Македонија. Простиот перијант кај *Aristolochia* е сраснат и формира превитката, зигоморфна цевка, која кај некои тропски форми може да покажува импресивни варијации во големината, обликот, бојата и мирисот. Плодникот е најчесто синкарпен и подцветен, а кај *Aristolochia*, прашниците и карпелите сраснуваат во **гиностемиум**. Полинацијата со муви и придружното формирање на цветови-стапици, кои се обоени темно-црвено или кафеаво и со непријатниот мирис се вообичаени кај фамилијата.

Малите двополни или еднополни цветови без перијант кај фамилијата **Piperaceae** се подредени во класови. Костилките имаат семе настанато од атропни семенови зачетоци кои поседуваат главно перисперм (Сл. 88). Цветовите и семенките кај *Piper nigrum* се користат како пипер.

Кон Piperales се приклучени и безлисните и безхлорфилните паразитски **Hydnoraceae**.



Сл. 88. Piperales, Piperaceae, *Piper nigrum*. (a) Изданок со соплодие. (b) Костелка, надолжен пресек, со сочен мезокарп, дрвенест ендосперм, семена обвивка, ембрион, секундарен ендосперм и перисперм. **e** ембрион, **ek** ендокарп, **m** мезокарп, **p** перисперм, **s** семена обвивка, **se** секундарен ендосперм

Како заклучок, може да се рече дека описите на Магнолиидите јасно илустрираат дека независно од постоењето на голем број заеднички особини, тие поседуваат големо морфолошко разнообразие, особено во флоралната морфологија. Така, можно е да се најдат крупни и повеќеделни цветови, на пример, кај Magnoliaceae, како и ситни и крајно упростени цветови, кај, на пример, Chloranthaceae. Овој диверзитет во морфологијата на цветот е поврзан со огромната разновидност во репродуктивната биологија. Современата тенденција е малите, прости цветови да се гледаат како анцестрален тип на цвет. Важна причина за тоа е порастот на откритијата на мали фосилни цветови. Во последно време од Рана Креда се опишани крупноцветни ангиоспермни фосили (*Archaeofructus*), но, нивните цветови исто така се интерпретирани и како соцветија.

МОНОКОТИЛНИ РАСТЕНИЈА (МОНОКОТИЛЕДОНИ, LILIANAЕ)

Монокотилните растенија (надред Lilianae, Monocotyledonae) се од одамна препознатлива група. Тие се трета по големина еволуциска гранка на централните скриеносемени, која опфаќа 58.000 видови и сочинува околу 22% од вкупната разновидност на скриеносемените, посебно со големите фамилии Poaceae и Orchidaceae.

Најстарите фосили (полен) кои несомнено припаѓаат на монокотилните потекнуваат од креда, од пред 120-110 милиони години и припаѓаат кон фамилијата Araceae (Pothoideae, Monstereae). Редот Acorales, кој зазема сестринска положба, се има издвоено од останатите редови пред околу 134 милиони години.

Во традиционалните пристапи, како една од највоочливите особини на монокотилните се наведуваат тримерните цветови. Но денес знаеме дека оваа особина е предочна (анцестрална) и е

присутна, или дури и вообичаена, кај претставниците од базалните редови, како што се Laurales, Magnoliales и Piperales. Монофилијата на групата е поткрепена со бројни морфолошки, анатомски и ултраструктурни апоморфни особини, како и со секвенци од ДНК на различни гени.

Монокотилните имаат **еден котиледон**. При примарната диференцијација на ембрионот најголем дел од ткивото настанува странично од апикалниот меристем и меристемот на примарниот корен, за разлика од дикотилните, кај кои апикалниот меристем е опкружен со котиледони од двете страни. Не е познато која е адаптивната вредност на едниот котиледон, а одделни развојни линии на скриеносемените, блиски на монокотилните, можат да имаат еден редуциран котиледон, што, можеби претходело на ваквата трајна состојба.

Сите монокотили во **пластидите на ситестите цевки** имаат протеински структури со клинесто-триаглест изглед (т.н.р. P2 тип). Овие структури, кои можат да се видат само со трансмисионски електронски микроскоп (ТЕМ), најдени се кај сите испитани монокотили со помала варијабилност во обликот. Не е позната адаптивната вредност ниту на оваа особина.

Спроводниот систем на монокотилите е **атактостела**, систем во кој голем број затворени колатерални снопчиња се расфрлени на напречниот пресек на стеблото. Не се појавува прстен од спроводни снопчиња со фасцикуларен и интерфасцикуларен камбиум и заради тоа отсуствува секундарен раст во дебелина. Според некои толкувања, секундарниот раст во дебелина можеби се има развиено од атактостелата. На пример кај палмите дрвото се гради со примарен раст во дебелина, а некои фамилии (Agavaceae, Asphodelaceae) имаат т.н.р. „аномален“ секундарен раст во дебелина, кој не настанува од меристемски цилиндер.

Поголемиот број монокотили имаат **паралелна нерватура на листовите**, скоро паралелна или паралелно-мрежеста, кај која постои средно ребро и паралелни секундарни жили (на пример, Musaceae). Напречните жили кои ја поврзуваат примарната паралелна нерватура никогаш не градат мрежа налик на структурите кај останатите скриеносемени. Иако сите монокотили немаат паралелна нерватура, туку нерватура слична на останатите скриеносемени (на пример Araceae, Dioscoreaceae, Smilacaceae), се смета дека овие спроводни системи еволуирале независно од примарно паралелна нерватура кај овие растенија.

Од останатите синапоморфни особини на монокотилите, треба да се нагласат примарно **тревестата градба**, честата појава на **адвентивни корени**, присуство на кристали на калциум оксалат во облик на **рафиди**, карактеристичен начин на настанување на сидовите на **антерите**, сукцесивната **микроспорогенеза**, синкарпниот **гинецеум**, париеталната **плацентација**, септалните **нектариуми**, хаусторијалниот **тип на котиледони**, посебната **градба на никулците** и друго, иако скоро за секоја од овие особини постојат и исклучоци.

Надредот на монокотилите содржи 11 редови (Таб. 4). Базална положба во однос на сите останати монокотили има малиот ред Acorales, која е поддржана со низа молекуларни истражувања.

Редовите Arecales, Commelinales, Poales, Zingiberales и фамилијата Dasypogonales ја формираат добро дефинираната, неформална група **комелиниди (Commelinidae)**. Сите останати

редови формираат неформална група која не припаѓа кон комелинидите (т.н.р. **некомелиниди**). Односот на овие две големи групи сè уште е сомнителен, такашто на подрачјето на толкувањето на нивните роднински односи и натаму се очекуваат значајни придонеси.

Таб. 4 Диверзитет и распространување на монокотилните растенија (Lilianaе)

Група/Надред	Ред	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Некомелиниди	Acorales	<u>Acoraceae</u> 1/2–4; Источна Азија, синантропски распространети
	Alismatales	<u>Alismataceae</u> 12/81, космополити; <u>Aponogetonaceae</u> 1/43, јужна хемисфера, Стар Свет; <u>Araceae</u> (ги вклучуваат <u>Lemnaceae</u>) 106/4,025, широм светот, главно тропски; <u>Butomaceae</u> 1/1, умерена Евроазија; <u>Cymodoceaceae</u> 5/16, западен Пацифик, Кариби, Медитеран, Австралија; <u>Hydrocharitaceae</u> ги вклучуваат <u>Najadaceae</u> 18/116, космополити; <u>Juncaginaceae</u> 4/15, субкосмополити, умерени области; <u>Limncharitaceae</u> 3/7, пантропски; <u>Posidoniaceae</u> 1/9, Австралија, Медитеран; <u>Potamogetonaceae</u> (ги вклучуваат <u>Zannichelliaceae</u>) 7/102, космополити; <u>Ruppiaceae</u> 1/1–10, субкосмополити; <u>Scheuchzeriaceae</u> 1/1, северна хемисфера, арктички до умерени области; <u>Tofieldiaceae</u> 3–5/27, северна хемисфера, умерени области, северна Јужна Америка; <u>Zosteraceae</u> 2/14, северна и јужна хемисфера, умерени области
	Petrosaviales	<u>Petrosaviaceae</u> 2/4, Источна и Југоисточна Азија
	Dioscoreales	<u>Burmanniaceae</u> 13/126, тропски, до жешко умерени региони, космополити; <u>Dioscoreaceae</u> 4/870, пантропски; <u>Nartheciaceae</u> 4–5/41, северна хемисфера; <u>Taccaceae</u> 1/12, пантропски; <u>Thismiaceae</u> 4/31, тропски, расфрлени
	Pandanales	<u>Cyclanthaceae</u> 12/225, неотропски; <u>Pandanaceae</u> 4/805, палеотропски; <u>Stemonaceae</u> 4/27, Југоисточна Азија, Австралија, југоисточна Америка на Северна Америка; <u>Triuridaceae</u> 8/48, пантропски; <u>Velloziaceae</u> 9/240, Централна и Јужна Америка, Африка, Мадагаскар, Јужна Арабија, Кина
	Liliales	<u>Alstroemeriaceae</u> 3/165, Ц. и Ј. Америка; <u>Campynemataceae</u> 2/4, Нова Каледонија, Тасманија; <u>Colchicaceae</u> 18/225, умерени тропи, не во Јужна Америка; <u>Corsiaceae</u> 3/30, јужна Кина, Југоисточна Азија, Јужна Америка; <u>Liliaceae</u> 16/635, северна хемисфера; <u>Luzuriagaceae</u> 2/5, Јужна Америка, Австралија, Нов Зеланд; <u>Melanthaceae</u> (ги вклучуваат <u>Trilliaceae</u>) 16/170, северна хемисфера, ретко Јужна Америка; <u>Petermanniaceae</u> 1/1, Австралија; <u>Philesiaceae</u> 2/2 Чиле; <u>Rhipogonaceae</u> 1/6 Австралија, Нова Каледонија, Нов Зеланд, Нова Гвинеја; <u>Smilacaceae</u> 2/315, умерени тропи, широм светот
	Asparagales	<u>Agapanthaceae</u> 1/9, Ј. Африка; <u>Agavaceae</u> (ги вклучува <u>Anthericaceae</u>) 23/637, широм светот; <u>Alliaceae</u> 13/795, северна хемисфера и Ј. Америка; <u>Amaryllidaceae</u> 59/>800, космополити; <u>Aphyllanthaceae</u> 1/1, Франција, Мароко; <u>Asparagaceae</u> 2/165–295, Стар Свет; <u>Asphodelaceae</u> 15/785, Стар Свет; <u>Asteliaceae</u> 2–4/36, јужна хемисфера; <u>Blandfordiaceae</u> 1/4, Австралија; <u>Boryaceae</u> 2/12, Австралија; <u>Doryanthaceae</u> 1/2, Австралија; <u>Немерокаллидацеае</u> 19/85, космополити; <u>Hyacinthaceae</u> 41–70/770–1,000, главно од Стариот Свет; <u>Нурокидацеае</u> 7–9/100–220, тропски, главно јужна хемисфера; <u>Iridaceae</u> 67/1,870, космополити; <u>Ixioliriaceae</u> 1/3, Египет, до Централна Азија; <u>Lanariaceae</u> 1/1, Јужна Африка; <u>Laxmanniaceae</u> 14–15/178, јужна хемисфера, главно Австралија; <u>Orchidaceae</u> 788/18,000–24,500, космополити; <u>Ruscaceae</u> (ги вклучуваат

		<i>Convallariaceae</i> , <i>Dracaenaceae</i>) 24/475, северна хемисфера; <i>Tecophilaeaceae</i> 9/23, Африка, Чиле, Калифорнија; <i>Themidaceae</i> 12/62, западна Северна Америка; <i>Xanthorrhoeaceae</i> 1/30, Австралија; <i>Xeronemataceae</i> 1/2, Нов Зеланд, Нова Каледонија
Commelinidae	Arecales	<i>Arecaceae</i> 187 родови/2,000 видови, субтропски до тропски региони, космополити
	Poales	<i>Anarthriaceae</i> 3/11, Австралија; <i>Bromeliaceae</i> 57/1,400, субтропски, до тропски, Америка, еден вид од З. Африка; <i>Centrolepidaceae</i> 3/35, Австралија, ЈИ Азија, Јужна Америка; <i>Cyperaceae</i> 98/4,350, космополити; <i>Ecdeiocoleaceae</i> 2/2, Австралија; <i>Eriocaulaceae</i> 10/1,160, пантропски до субтропски, делумно северна хемисфера, умерени области; <i>Flagellariaceae</i> 1/4, палеотропски; <i>Joinvilleaceae</i> 1/2, ЈИ Азија, Пацифик; <i>Juncaceae</i> 7/430, космополити; <i>Mayacaceae</i> 1/4–10, тропска Америка, еден вид Западна Африка; <i>Poaceae</i> 668/10,035, космополити; <i>Rapateaceae</i> 16/94, Јужна Америка, Западна Африка; <i>Restionaceae</i> 58/520 јужна хемисфера, главно ЈЗ Африка и Австралија; <i>Sparganiaceae</i> 1/14, северна хемисфера, умерени области, ЈИ Азија, Австралија; <i>Thurniaceae</i> 2/4, Јужна Америка, Јужна Африка; <i>Typhaceae</i> 1/8–13, космополити; <i>Xyridaceae</i> 5/260, пантропски, главно во умерена зона
	Commelinales	<i>Commelinaceae</i> 40/652, широко распространети во тропската, до умерено тропската зона; <i>Haemodoraceae</i> 14/116, Америка, Ј. Африка, Нова Гвинеја, Австралија; <i>Hanguanaceae</i> 1/6, Шри Ланка, Југоисточна Азија, Австралија; <i>Philydraceae</i> 4/5, Југоисточна Азија, Австралија; <i>Pontederiaceae</i> 9/33, тропски, главно во Новиот Свет
	Zingiberales	<i>Cannaceae</i> 1/19, неотропски; <i>Costaceae</i> 4/100, пантропски; <i>Heliconiaceae</i> 1/100–200, неотропски, Меланезија; <i>Lowiaceae</i> 1/15, Југоисточна Азија; <i>Marantaceae</i> 31/550, пантропски; <i>Musaceae</i> 2/35, палеотропски; <i>Strelitziaceae</i> 3/7, Америка, Африка, Мадагаскар; <i>Zingiberaceae</i> 46–52/1,075–1,300, пантропски

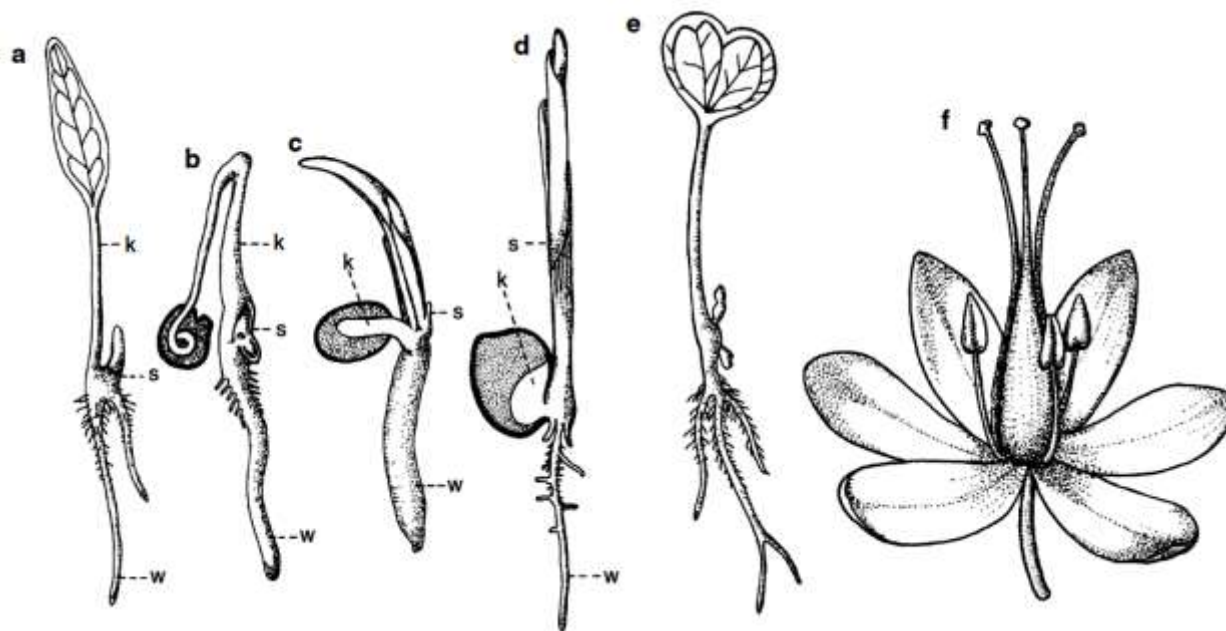
НЕКОМЕЛИНИДИ

Некомелинидната група на растенија (Таб. 4) се состои од 7 редови, 53 (–61) фамилии со 1.415 родови и околу 34.500 видови, и опфаќа околу 62% од разновидноста на монокотилите, односно 13% од разновидноста на сите скриеносемени.

Редот **Acorales** е сестринска група за останатите монокотилни. Тој содржи една фамилија – **Acoraceae**, со само 4–6 видови од родот *Acorus*. Оваа најстара жива еволутивна линија на монокотили денес е распространета во Северна Америка, Европа, како и Источна и Јужна Азија. Населува мочурливи и водни живеалишта. За разлика од останатите монокотилни, ендотециумот не се формира директно од субепидемалниот слој на сидот од антерата; овој субепидермален слој се дели периклинално, а ендотециумот настанува од надворешниот од двата формирани слоеви (тоа обично се сретнува кај немонокотилни цветни растенија). Формирањето на ендоспермот е целуларно и како такво отстапува од формирањето на ендоспермот кај повеќето од монокотилните. Заради поседувањето кочан, родот порано бил приклучуван кон *Araceae*. Но заради унифацијалните листови, семенките со перисперм и ендосперм, присуството на маслени клетки и отсуството на рафиди, и особено заради молекуларните показатели, издвоен е во независен ред,

со базална положба во однос на сите останати монокотили. Ситните двополни цветови ($\uparrow P2-3?+3 A3+3 G(2-3)$) се сместени на 4-10 cm долг, сочен кочан (spadix, задебелена оска на соцветието), кој се развива во пазувите на долг прицветен лист (спата). Спатата се спушта по стеблото, такашто се добива впечаток дека кочанот се наоѓа странично. Од надцветниот гинецеум се развива повеќесемемена бобинка.

Acorus calamus е старо медицинско растение (се наведува како афродизијак, замена за апсинт, присутни се психоактивни состојки, ризомот е јадлив и друго), кое поседува јадлив ризом, во Европа е веројатно внесено во шеснаесеттиот век од Источна Азија. Европските популации се триплоидни и стерилни, такашто растението се репродуцира само вегетативно. За Македонија се наведува за околината на Струга, меѓутоа денес веројатно е исчезнато.



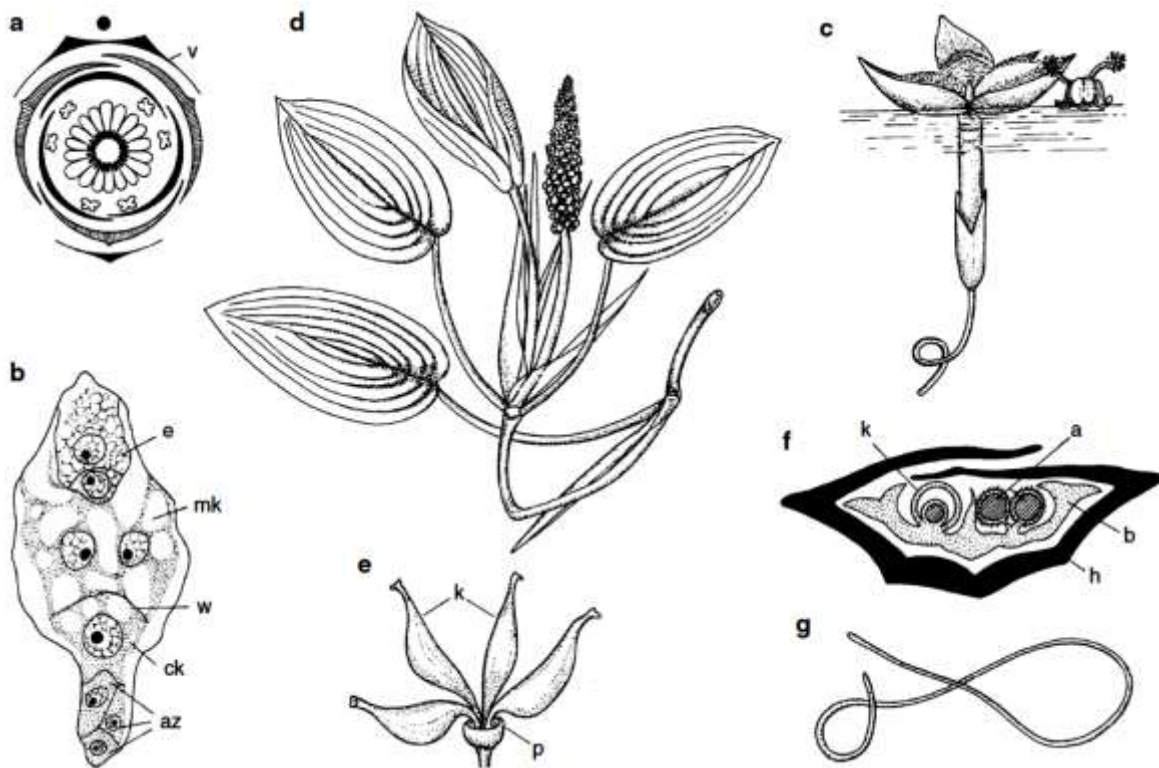
Сл. 89. Поници од монокотилни растенија. (a) *Paris quadrifolia*. (b) *Allium cepa* (надолжен пресек). (c) *Clivia miniata* (надолжен пресек). кај (b–d), котиленоот е делумно или целосно изменет и формира хаусториум. (e) Монокотилни особини кај дикотилни растенија: поник на *Ranunculus ficaria* со еден котиledon. (f) Цвет од *Cabomba aquatica* (Nymphaeaceae), $P3+3 A3 G3$. Тестата црна, ендоспермот источкан, **k** котиledon, **s** ракавец, **w** примарен корен

Ред Alismatales

Редот **Alismatales** содржи 14 фамилии со 166 родови и околу 4.490 видови и сочинува околу 8% од разновидноста на монокотилите. Како независна еволуциска линија се одвоил пред околу 131 милион години, а посилна дивергенција настанала пред околу 128 милиони години. Најстарите фосилни наоди кои без сомнение припаѓаат кон оваа група, потекнуваат од Рана Креда (пред 110-120 милиони години, Araceae: Pothoideae-Monstereae). Редот содржи бројни, главно мали фамилии, прилагодени кон живот во слатки води, како и единствените рецентни морски скриеносемени. Претставниците користат различни и многу необични механизми за опрашување.

Редот, како што е овде прикажан, порано често бил делен на Alismatales s.s. (кој во голема мера се преклопува со поткласата Alismatidae, или со надредот Alismatanae) и Arales, само со

фамилијата Araceae. Кладистичките анализи на јадрената и митохондријалната ДНК, како и други особини, покажале дека овие два реда треба да се обединат во еден, кој така прилично се зголемил со оглед на бројот на содржани видови. Некои од поважните одлики на редот се: тревеста градба, снажен изданок, апокарпен гинецеум, честа ламинална плацентација, екстрорзни антери, амебоиден (периплазмодиски) тапетум, хелобијален ендосперм, често крупен и зелен ембрион и друго. (Сл. 90, Сл. 91).

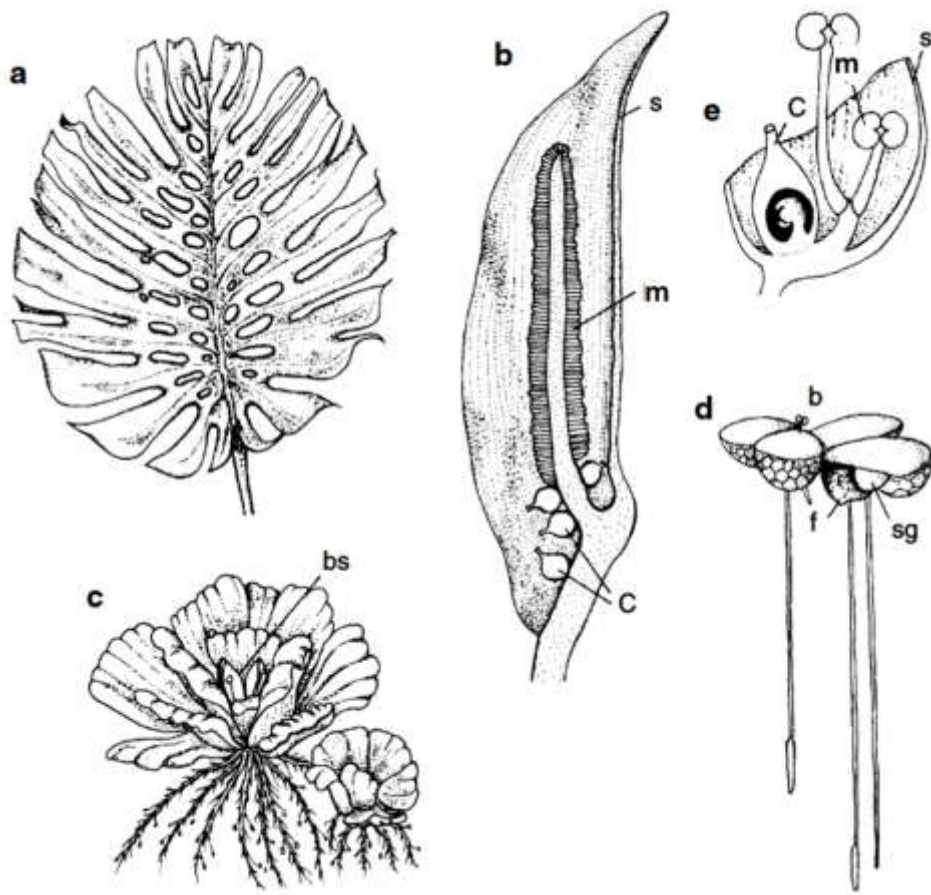


Сл. 90. Alismatales. (a) Alismataceae, цветен дијаграм од *Alisma plantago-aquatica*, адаксијалне предлист со два гребени, прашниците многубројни, карпелите слободни, со една семенка. (b) Butomaceae, развиток на хелобијален ендосперм кај *Butomus umbellatus*. (c) Hydrocharitaceae, женски и слободен пловечки машки цвет кај *Vallisneria spiralis*. Potamogetonaceae: (d) цветonosен изданок од *Potamogeton natans*, (e) женски цвет од *Zannichellia palustris*, со перијант во вид на кружен раб и четири созреани слободни карпели. Zosteraceae. *Zostera marina*: (f) напречен пресек низ сплеснато, кочановидно соцветие и инволукрална брактеа, голи машки и женски цветови со една карпела или антера; (g) филаментозно поленово зрно.

a антера, **az** антиподни клетки, **b** соцветие, **ck** хазадна комора, **e** ембрион, **h** инволукрална брактеа, **k** карпела, **mk** микропиларна комора, **p** перијант во вид на кружен раб, **v** предлист (prophyll), **w** преграда (septum)

Фамилијата Araceae зазема **базална положба** во однос на сите останати претставници на редот. Останатите фамилии се обединети во две главни гранки. Првата, која ги опфаќа **Alismataceae**, **Hydrocharitaceae**, **Limnocharitaceae** и **Butomaceae**, се одликува со апоморфиите: хетерохламиден околуцветник, повеќе од едно спроводно снопоче по лист на околуцветникот, повеќе од 6 прашници, повеќе од 3 плодни листови, расфрчени семенови зачетоци од в натрешната страна на локулата и друго. Втората гранка, која ги содржи фамилиите **Potamogetonaceae**, **Ruppiaceae**, **Zosteraceae**, **Posidoniaceae**, **Zannichelliaceae** и **Cymodoraceae** и други, се одликува со полен кој обично нема апертури, или поретко, со отсуство на егзина, слабо развиен примарен корен, листовите на

околуцветникот со една жила, кратки прашнички филаменти и друго. Видовите кои се секундарно прилагодени кон живот во море, еволуирале повеќе пати независно кај фамилиите Zosteraceae, Ruppiaceae, Posidoniaceae и Cymodorceae.



Сл. 91. Alismatales, Araceae. (a) *Monstera deliciosa*, лист (со секундарни празнини). (b) *Aglaonema marantifolium*, соцветие со спата и голи машки и женски цветови. (c) *Pistia stratiotes*, пловечко растение со две соцветија и вегетативно создадено растение-ќерка. (d) *Lemna gibba*, флотантно растение, млад изданок, женски цвет и плод. (e) *Lemna trisulca*, соцветие (надолжен пресек), со спата и еден женски и два машки цветови (значително издолжени). **b** цвет, **bs** соцветие, **c** плодник (женски цвет), **m** машки цветови, **f** плод, **s** спата, **sg** ракавец

Големата фамилија **Araceae**, главно од копнени хабитати, претежно опфаќа тревести растенија со ретки дрвенести претставници. Генерално мали еднополни или двопolni цветови се распоредени во клип (spadix), во чија основа обично има крупна и воочливо обоена спата, која може да го затвори клипот (Сл. 89). Еднополните цветови обично се дистрибуирани еднoдoмнo, додека машките цветови се лоцирани во горниот регион од соцветието. Двoдoмнoстa е реткa (на пример, *Arisaema*). Перијант може да има или да нема, бројот на прашниците варира од еден до 12, може да има една или многу карпели, додека гинецеумот е синкарпен, септиран или несептиран. Обично се формираат бобинки. Членовите на оваа, главно тропска фамилија, имаат важна улога во дождовните шуми како крупнолистни розети, епифити, или лијани. Нивните листови обично се широки, срцевидни или стреловидни и често имаат мрежесто оживување. Кај европскиот вид *Arum*

maculatum, спатата и клипот формираат стапица. Araceae примарно се опрашуваат со тврдокрилци и различни видови муви.

Перијантот кај **Alismataceae** е диференциран на чашка и венче, бројот на прашниците е редуциран од шест на три, или пак е зголемен до голем број, и имаат оревчиња со една до многу семенки. Додека цветовите кај *Alisma* се двополни, кај *Sagittaria* се еднополни. Кај повеќето акватични фамилии има морфолошка разнообразност помеѓу потопените, пловечките и надводните листови.

Монотипната фамилијата **Butomaceae** го опфаќа само видот *Butomus umbellatus*, распространет во поголемиот дел од слатките води во умерените подрачја на Евроазија. Ова растение успева и до длабочина од 3 метри, а тирабните листови стојат исправено или пливаат по површината. Вегетативно се рамножува со изданокот и со булбили, па во некои подрачја има статус на инвазивен вид. Штитовидното соцветие што се развива над водата, содржи голем број двополни радијални цветови (*K3 C3, понекогаш како *P3+3 A6+3 G(6-9)). Се опрашуваат со инсекти, а со созревањето настануваат плодови мевчиња (благо сраснати во основата) со трајна чашка и врат. Семеновите зачетоци се бројни, без ендосперм и со ламинална плацентација.

Фамилијата **Hydrocharitaceae** содржи околу 120 видови водни растенија во 16 (-18) родови, кои населуваат и слатки води (на пример *Stratiotes*, *Hydrocharis*, *Elodea* и други) и мориња (*Enhalus*, *Halophila*). Тие се космополитски распространети, со најголема разновидност во тропските подрачја. Иако со монофилетско потекло, претставниците се морфолошки, како во градбата на вегетативните органи, така и во градбата на цветовите, многу хетерогени, такашто обично се делат на 3-5 потфамилии. Може да бидат вкоренети и целосно субмерзни растенија, вкоренети со листови кои делумно излегуваат од вода, или се невякоренети и пливаат по површината на водата. Главно имаат добро развиен изданок и ткиво богато со аеренхим. Цветовите се двополни или еднополни (на дводомни или еднотомни растенија) со низа посебни опрашувачки прилагодувања (општа цветна формула: ♂ *K(0)2-3 C0-3 A1+18 G0, хермафродитни *K(0)2-3 C0-2 A1°+18° G(2-)3-6(-20), на пример *Hydrocharis morsus ranae*: ♂ *K3 C3 A3+3+3+3°(+3st+3st) G0, ♀ *K3 C3 A3st G3+3 (Памка 36). Формираат сочни бобинки или донекаде сочни и кожести кутијки.

Najas се целосно потопени, *Hydrocharis* растат над површината на водата, додека *Stratiotes aloides* плутаат по површината, без прикрепување за подлогата. *Elodea canadensis*, внесена од Северна Америка во Европа во 1836, е двотомно растение. Нејзиното експлозивно ширење само со вегетативно распространување комплетно го блокираат каналскиот систем на канализацијата во Велика Британија и предизвикува забрзување на изградбата на железничката мрежа. Субтропската *Vallisneria spiralis* (Сл. 88) ги носи своите женски цветови на спирална дршка до водната површина. Машките цветови се ослободуваат од растението под водата. Кога ќе дојдат до површината на водата тие се отвараат и се движат кон женските цветови, кадешто се одвива полинацијата.

Фамилијата **Potamogetonaceae** (*Potamogeton*; Сл. 90) опфаќа вкоренети водени растенија со или без пловечки листови, чии тетрамерни цветови се распоредени во класови и обично се опрашуваат со ветер. Подводните растенија од *Zannichellia*, со еднополни цветови, исто така припаѓаат кон оваа фамилија (Сл. 90). Морските треви (**Zosteraceae**) исто така имаат еднополни

цветови со само еден прашник или еден плодник. Поленовите зрна кај *Zostera* немаат егзина, се цевчести и можат да бидат долги до 0.5 mm (Сл. 90). Ваквиот облик и големина ја намалуваат брзината со која тие тонат во водата и се зголемуваат можностите за наоѓање на стигмата.

Морски хабитати населуваат претставници од **Cymodoceaceae**, **Ruppiaceae** (бракични води) и **Posidoniaceae**, а делумно и кај Hydrocharitaceae. Фамилијата **Posidoniaceae** го содржи само родот *Posidonia* со 9 видови, распространети во Медитеранот и во крајбрежните морски води на јужна Австралија. Во Јадранското Море успева *Posidonia oceanica*. Двополните цветови се целосно апетални (*A3 G1). Субмерзното опрашување се одвива со долг кончест полен кој нема егзина. Плодот некое време плива и ослободува една семенка со мембранозна теста која тони. Како и претходната фамилија, успешно се размножува вегетативно и гради подморски ливади.

Фамилијата на водните леќи (**Lemnaceae**), со пет родови (*Landoltia*, *Lemna*, *Spirodela*, *Wolffia* и *Wolffiella*) и четириесеттина видови, има несигурна филогенетска положба. Според некои автори, се работи за независна фамилија во рамките на редот Arales, во кој влегува заедно со фамилијата Araceae, додека според поновите спознанија, Lemnaceae делумно припаѓа кон Araceae, а делумно кон редот Alismatales. Во секој случај, се работи за многу необична растителна група. Тоа се многу мали, водни, пливачки или субмерзни растенија, кои не се диференцирани на видливи делови на кормусот, такашто вегетативната градба им се толкува на различни начини и се поврзува со неотенија (Сл. 91). Нивните слабо диференцирани и талусовидни вегетативни тела или имаат корен (*Spirodela*, *Lemna*) или немаат (*Wolffia*, *Wolffiella*). Репродукцијата е со никнење. Соцветието нема спата или таа е многу малку воочлива, а имаат само еден до три еднополни цветови со еден прашник или еден овариум, кои се толкуваат контроверзно – како двополни (P0 A1 G1(2)) или еднополни цветови (машки *P0 A1, женски *P0 G1)). Со големина од околу 1.5 mm, *Wolffia arrhiza* е најмалото познато цветно растение. Сличниот слободно пливачки хабитус и редуцирани соцветија кај *Pistia stratiotes* (Сл. 91) имаат еволуирано паралелно со опишаните родови.

Малите фамилии **Limnотrichaceae** (7 видови со пантропско распространување), **Scheuchzeriaceae** (еден вид од умерените подрачја на северната полутопка до Арктик) и **Aponogetonaceae** (40-ина видови од јужна Африка, југоисточна Азија), немаат претставници во Македонија. Преостанатите фамилии од редот Alismatales – **Tofieldiaceae** (30-ина видови од умерените подрачја на северната хемисфера), **Zannichelliaceae** (10-ина космополитски видови) и **Juncaginaceae** (15-ина космополитски видови) се главно малубројни и имаат свои претставници во флората на Македонија.

Ред Petrosaviales

Редот Petrosaviales е мал монотипски ред со една истоимена фамилија, која опфаќа четири, делумно микотрофни и безхлорофилни видови. Редот е распространет на мали подрачја во Јапонија, Кина и западна Малеизија. Единствената фамилија **Petrosaviaceae** до неодамна била приклучувана кон други фамилии, но поновите молекуларни истражувања го имаат поддржано нејзиното постоење и положба на независен ред (*Petrosavia*: *P3+3A3+3G(3)).

Ред Dioscoreales

Редот **Dioscorales** содржи 5 (3) фамилии со 21 род и околу 1.040 видови. Фамилијата **Dioscoreaceae** е најголема, со околу 800 видови. Овие тропски и субтропски растенија, најчесто лијани, многу се налик на дикотилните. Котиледонот не е сосема терминален, жилите во стеблото се распоредени во круг, за разлика од типичната атактостела кај останатите монокотили, листовите имаат дршка и мрежеста нерватура. Најчесто образуваат еднополни цветови на дводомни растенија (машки *[P3+3 A3+3G0], *[P3+3 A3+3stG0] женски *P3+3 A0 G(3)), поретко со сраснато

венче ($P(3+3)$). Плодовите се кутијки, ахении, бобинки), или ретко двополни цветови растенија ($*P3+3 A3+3G3$) (на пример, *Tamus*). Од економски аспект најважен е т.н.р. јам (*Dioscorea batatas*, *D. rotundata*, *D. alata*, *D. esculenta*) од југоисточна Азија, кој е богат со шеќер и се користи за исхрана, а се одгледува веќе 1000 години. Некои видови од фамилијата се извор на кортикостероиди, прогестерон и други соединенија што се користат во медицината. Во Македонија доаѓаат само два вида – *Dioscorea balcanica* и *Tamus communis*.

Nartheciaceae обично имаат листови како кај перуниката и се наоѓаат на влажни хабитати, сиромашни со нутритивни во Европа. Во Македонија се сретнува субендемичниот вид *Narthecium scardicum*. **Burmanniaceae** често се микотрофни и немаат хлорофил.

Ред Pandanales

Редот **Pandanales** содржи 5 фамилии со 36 родови и околу 1.345 видови, сочинувајќи околу 2,4% од разновидноста на сите монокотили. Припадниците на редот се распространети скоро исклучиво во тропски и субтропски подрачја и на прв поглед потсетуваат на плами. Редот се појавил како независна еволутивна линија пред околу 124 милиони години, а засилена диверзификација започнала пред 50 милиони години. Pandanales главно се дефинираат со молекуларни докази.

Дрвенестите припадници од фамилијата **Pandanaceae** (4 родови со околу 885 видови) се користат на различни начини, зависно од подрачјето: за изработка на сламени покриви, плетени предмети, јажиња и слично (*Pandanus*, *Freycinetia*). Апеталните и еднополни цветови, понекогаш со рудиментирани белези од другиот пол, градат густе класови и реси на дводомни растенија (машки $P0A\infty$, женски $P0G\infty$), ретко помалку). Сочните делови од плодовите бобинки и костелки се дел од прехраната на животните, но и на луѓето, а листовите на оддлени видови се користат како зачини. Збирните плодови од *Pandanus*, кои наликуваат на ананас, ги разнесуваат лилјаци, разни глодари, ракови, слонове и гуштери, иако всушност типична е хидрохоријата.

Главно тревестите припадници на фамилијата **Cyclanthaceae** (12 родови со околу 230 видови) се распространети само во тропските и субтропските подрачја на Средна и Јужна Америка. Фамилијата има изолирана положба и порано се сметала за преод помеѓу фамилиите *Agaceae* и *Ascegaeae* и е третирана како посебен ред. Листовите се често расцепени како кај палмите, а цветовите потсетуваат на кочан обвиен со спата, како кај *Agaceae*. Тие се еднополни во двополни соцветија, машките главно P_0 со лобуси и $A_{10-\infty}$, до силно редуцирани; женски главно $P_0A_{4st}G_{(4)}$. Можеби најпознат вид е *Carludovicia palmata*, од чии листови се изработуваат познатите панама-шешири.

Фамилиите **Velloziaceae** (9 родови со околу 240 видови од Јужна Америка, Африка и Мадагаскар, Кина; $*P_{(3+3)}A_{\infty}G_{(3)}$), **Stemonaceae** (4 родови со околу 27 видови од Кина, Јапонија, до Австралија, југоисточното подрачје на САД) најчесто се ксерофити ($*/t P_{4(-5)}A_{4(-5)}G_{(1-3)}$), додека **Triuridaceae** (8 родови со околу 48 видови; машки $P_{(3+3)}A_3$ или $A_{3+3} G_0$; $P_{(3+3)}A_0 G_{\infty}$) се главно пантропски. Кај мексиканската *Lacandonia schismatica*, положбата на андрецеумот и на гинецеумот се обратни; бројните слободни карпели ги опкружуваат трите централни прашници кај цветот. Овие единствени цветови кај ангиоспемите, кои некои автори ги сметаат за соцветија, се веројатно резултат на фиксирана хомеотична мутација.

Ред Liliales

Редот **Liliales** содржи 11 фамилии со 67 родови и околу 1.558 видови и сочинува околу 2,8% од целокупната разновидност на монокотилите. Како и кај редот *Asparagales*, составот на фамилијата од овој ред има поминато низ големи промени во последните десетина години, почнувајќи од многу широкото сфаќање на редот, со бројни фамилии кои се сега сместени во независни редови, како што се *Asparagales* и *Dioscoreales*. Монофилијата на групата, како што е прикажана овде, е поддржана со кладистички анализи на бројни морфолошки особини, како *rbcl*,

atbB и 18S секвенците. Главни синапоморфии се нектариуми сместени во основата на ливчињата на перигонот (тепали), или на прашничките филаменти (септални скоро да нема); екстрорзни антери, зачестена присутност на шари на околуцветникот, бројни тенуинуцелатни зачетоци и друго. Надворешниот епидермис на семената обвивка не содржи фитомелан, а внатрешните слоеви ја задржуваат клеточната структура (за разлика до *Asparagales*). Како независна еволуциска линија редот се има појавено пред околу 124 милиони години, а посилна диверзификација започнала пред околу 117 милиони години.

Фамилија *Liliaceae*

P3+3 A3+3 G(3)

Фамилијата **Liliaceae** опфаќа 16 родови и околу 600 видови, главно многугодишни тревести растенија, со најчесто контрактилни корени. Стеблата се грутковидни, или кај некои претставници ризоматозни. Листовите се базални или стеблени, или (кај *Lilium* и *Fritillaria* spp.) прешленести, обично со ракавци, ретко со дршки, прости, со паралелна (ретко мрежеста) нерватура. Соцветијата се терминални гроздови, ретко чадорести или цветовите се солитарни. Цветовите се двополни, правилни или неправилни, со дршки, со или без брактеи, хипогини. Перијантот е двореден (3+3), хомохламиден или дихламиден, апопетален, перијантните делови понекогаш се со точки или со стрии. Прашниците се во два круга (3+3), прешленести, диплостемони, слободни. Антерите се штитовидно прикрупени за филаментот или се псевдобазификсни (врвот на филаментот е опкружен но не е прилегнат врз конективното ткиво) и со надолжна пукнатина. Гинецеумот е синкарпен, со надцветен овариум, три карпели и три локули. Столчето е солитарно, стригми се три, троделни. Плацентацијата е пазувна. Во основата на тепалите се присутни перигонални нектариуми. Женскиот гаметофит е тетраспорен, од *Fritillaria*-тип. Плодот е локулицидна кутијка. Семенките се сплеснати и дисковидни или елиптични, ендоспермот со алеурон и масни масла, но нема скроб. Кај оваа фамилија отсуствуваат рафидни кристали, хелидонска киселина, како и алилсулфидни соединенија. *Liliaceae* во минатото беше сфаќана како голема група (*Liliaceae sensu lato*), која денес е поделена на неколку одвоени фамилии. Членовите на фамилијата растат главно во стеи и планински пасишта во северната хемисфера, со центар на диверзитет во ЈЗ Азија и во Кина. Економска важност имаат неколку орнаментални култивари, како што се лијаните (*Lilium*) и лалињата (*Tulipa*).

Фамилијата **Colchicaceae** ([P3+3A3+3]G(3)) е многу блиска со *Liliaceae*, од која се одделува главно според типот на плодот – додека *Liliaceae* има плод бобинка, кај *Colchicaceae* се образува локулицидна кутијка. Оваа фамилија во флората на Македонија е застапена со неколку видови од родот *Colchicum*, меѓу кои и субендемичниот вид *Colchicum macedonicum* Kusanin од Мокра Гора (Јакупица). Есенскиот крокус (*Colchicum autumnale*; Сл. 92) содржи отровен **колхицин**. Тоа е трополински алкалоид кој го кочи формирањето на делбеното вретено (цитостатик) и заради тоа може да се користи за полиплоидизација на ткива. Есенскиот крокус има необична фенологија. Груките се формираат на цветоносно стебло во есен, кога се видливи над земјата како цветови со долга перијантна цевка. Листовите и плодот (кутијка) се формираат идната пролет.

Фамилијата **Melanthiaceae** (15 родови и околу 170 видови) е распристранета главно во умерените подрачја на северната хемисфера (Сл. 93). Родовите *Veratrum* (P3+3A3+3G(3)) и *Paris*

(K4C4A4+4G(4)) се застапени во флората на Македонија со видовите *Veratrum album* и *Paris quadrifolia*, кои заради висока концентрација на алкалоиди, се отровни за цицачите. Фамилијата понекогаш се третира како дел од фамилијата на Liliaceae, од која се одвојува со неподелениот стилус и рацемозното, или метличесто соцветие (Кај Liliaceae столпчето е бифидно, додека цветовите се во пазувите на листовите). Од фамилијата Colchidaceae се одвојува со септицидната кутијка трите одвоени столпчиња.



Сл. 93. Melanthiaceae. Цвет од *Paris quadrifolia*

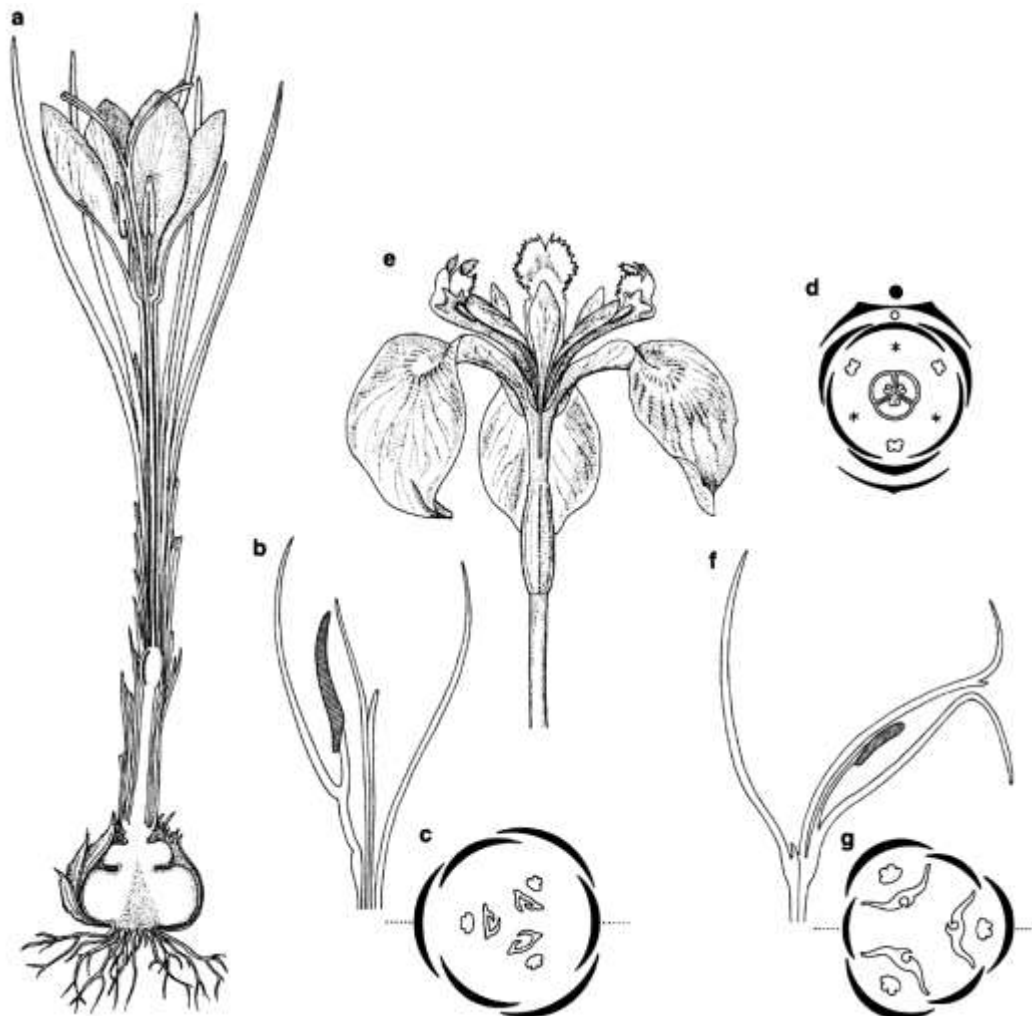
Сл. 92. Liliales. (a) Liliaceae, хорипетален цвет од *Tulipa sylvestris*.
(b) Colchicaceae, *Colchicum autumnale*, во цвет и во плод

Фамилијата **Smilacaceae** го содржи само родот *Smilax* со околу 300 видови, распространети од умерените до пантропските подрачја. Во Македонија се сретнува *Smilax aspera*. Овие тревести до дрвенести **лијани** имаат **трнови** свиени наназад, ползат со ластари настанати со претворање на ракавците во листови, а се развиваат од дебел изданок или од грутки. Радијално симетричните цветови на фамилијата, градени се според формулата σ^*P3+3 или $*P(3+3)A3+3G0$ и $\sigma^*P(3+3)A0G(3)$ и развиваат едносемени до повеќесемени **бобинки**.

Ред Asparagales

Најголемиот ред кај монокотилите, **Asparagales**, содржи 16 (-24) фамилии со 1.122 родови и со околу 26.070 видови опфаќа скоро половина од сите видови монокотили (околу 46,7%) или околу 10% од скриеносемените. Како независна еволуциска линија се има издвоено пред околу 122 милиони години, а позначајна дивергенција на фамилиите настанале пред 94-119 милиони години. Монофилијата на редот е поддржана со 18S секвенци, како и со кладистички анализи на морфолошки и други особини. Една од највоочливите апоморфни особини е врзана со

карактеристичната градба на семенките. Имено, надворешниот слој на семената обвивка содржи слој од фитомелан, богат со атоми на јаглерод и без удел на азот, со изразено црна боја, додека внатрешните слоеви на обвивката се целосно ресорбирани. Фитомеланот е секундарно изгубен кај видовите кои имаат развиено сочни соплодија. За разлика од ваквата градба, кај блиско сродниот ред *Liliales* надворешниот епидермис на обвивката секогаш е добро развиена и не содржи фитомелан, а внатрешната секогаш ја задржува клеточната структура. Кај припадниците на редот *Asparagales* вообичаено се развиваат септални нектариуми¹¹, немаат пигментни шари на околуцетието, а исто така, покажуваат аномален секундарен раст во дебелина.



Сл. 94. Asparagales, Iridaceae. (a–c) *Crocus sativus*. (a) Цветно растение (надолжен пресек). (b) Надолжен пресек и (c) цветен дијаграм од горниот дел на цветот со перигон, прашници и стилусни продолжетоци. (d–g) *Iris*. (d) Цветен дијаграм од *I. pseudacorus*. (e) Цел цвет. (f) Надолжен пресек. (g) Цветен дијаграм на горниот дел; троусни одделни „цветови“ (meristematic) се формираат со функционално интегрирање на надворешен перијантен лист, **a** прашник, **arm** петалоидни стилусни продолжетоци.

¹¹ Септалните нектари се специјализирани ткива вградени во преградите на овариумите, лачат нектар преку пори во основата или на врвот на овариумите. Покрај тоа, нектариумите можат да бидат во форма на дискови на рецептакулот, или да се јавуваат на ливчињата на перијантот, на прашниците или на стигмите. Посебен тип на нектариуми се екстрафлоралните нектариуми.

Составот на фамилиите во редот минува низ бројни промени во текот на последните години, такашто на ова подрачје се очекуваат дополнителни сознанија. Голем број фамилии кои се овде приклучени кон редот Asparagales, до неодамна традиционално беа во составот на редот Liliales (на пример, Alliaceae, Asparagaceae, Ruscaceae, Agavaceae и други).

Фамилија Iridaceae

P3+3 или (3+3) A3 или (3) $\hat{G}(3)$ (надцветен кај *Isophysis*)

Претставниците од фамилијата **Iridaceae** се карактеризираат со само еден прашнички круг. Родот *Crocus*, со своите повеќегодишни стеблени грутки, има радијални (актиноморфни) цветови и униформно петалоидни перијатни делови. Перуниките (*Iris*) обично имаат ризоми и листови чии основи се преклопуваат. Кај радијално симетричните цветови, се разликуваат надворешни и внатрешни перијантни прешлени. Кај секој цвет, еден тепал, еден прашник и широк стилодиум формираат зигоморфен меранциум (дел од цвет) во кој антерата и стигмата се јасно одвоени едни од други. Гладиолите (*Gladiolus*) имаат зигоморфни цветови (Сл. 94).

Членовите на фамилијата се космополитски распространети, а посебен диверзитет покажуваат во Јужна Африка. Голем број претставници се користат како украсни растенија, посебно видовите од родовите *Iris*, *Gladiolus*, *Freesia* и *Crocus*; столпчињата и стигмите од *Crocus sativus* се извор на зачинот шафран; луковичите од некои видови се јадат од локалното население.

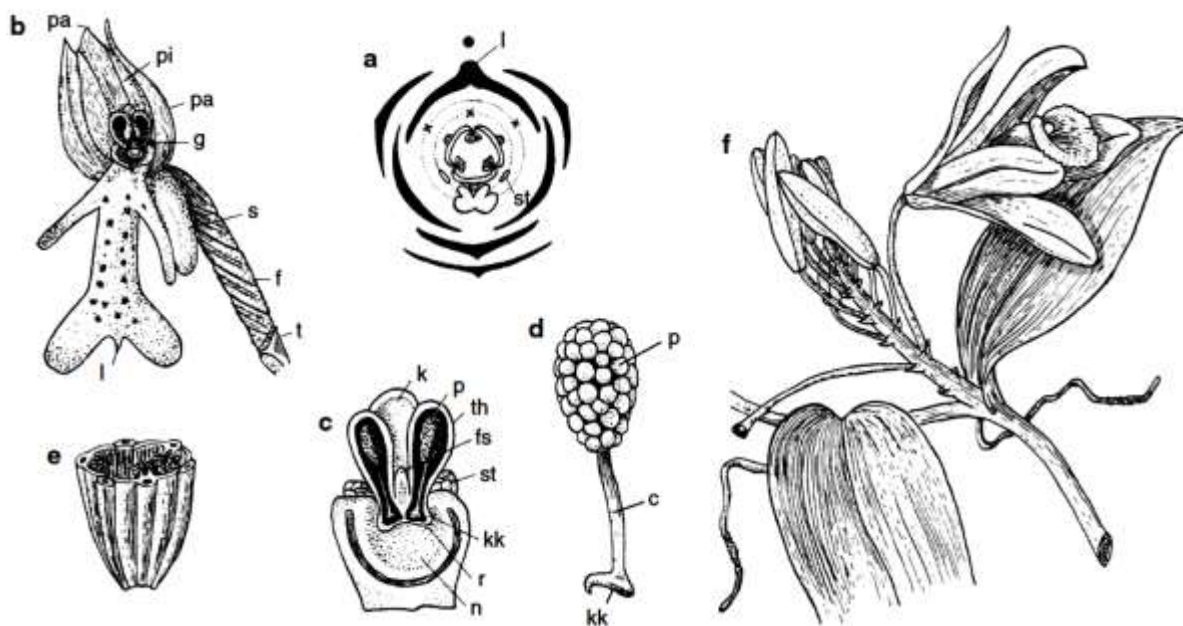
Фамилијата Orchidaceae, според досегашните сознанија, зазема сестринска положба во однос на сите останати претставници на редот. Со фамилиите како што се Iridaceae, Nymphaeaceae, Asphodelaceae, Nemerocallidaceae и други, ги гради т.н.р. „нижи“ припадници на редот, кои ги одликува симултана микроспорогенеза и подцветен плодник, за разлика од т.н.р. „виши“ припадници на редот (Alliaceae, Asparagaceae и Ruscaceae), кои се карактеризираат со сукцесивна микроспорогенеза и главно со надцветен плодник. Голем број од претставниците се економски важни растенија, кои одамна се користени од човекот.

Фамилија Orchidaceae

P(3+3) A1-3 $\hat{G}(3)$

Фамилијата **Orchidaceae** опфаќа копнени растенија од умерени широчини и често се епифитни зелјести растенија од тропските и субтропските широчини или ретко, дури и лијани. Тие имаат ендотрофна микориза или можат да паразитираат на габи и во тој случај не се зелени (на пример, *Neottia nidus-avis*, *Corallorhiza*). Стеблата на епифитските орхидеи често се задебелени (псевдобулбили) и имаат воздушни корени со **веламен**. Зелени воздушни корени можат исто така да функционираат како фотосинтетски органи. Цветовите (Сл. 95) се зигоморфни и главно ротирани за 180° во текот на нивниот развој (ресупинација). На тој начин, медијаното перигонално ливче од внатрешниот перијантен прешлен прераснува во **медна усна** (labellum). Лабелумот често пати има **шпора**. Тие ретко имаат три слободни прашници (медијаниот од надворешниот круг и страничните од внатрешниот прашнички круг), обично два (страничните од внатрешниот круг; медијаниот од надворешниот круг е стаминодијален), или пак, само еден (медијаните од надворешниот прашнички круг; страничните од внатрешниот прешлен се стаминодијални);

прашниците можат да бидат сраснати со стилусот и стригмата и да формираат **гиностемиум**. Понекогаш од средниот лобус на стигмата се образува мало продолжување или мал клун, наречен **ростелум (rostellum)**, поставено помеѓу двете полуантери.

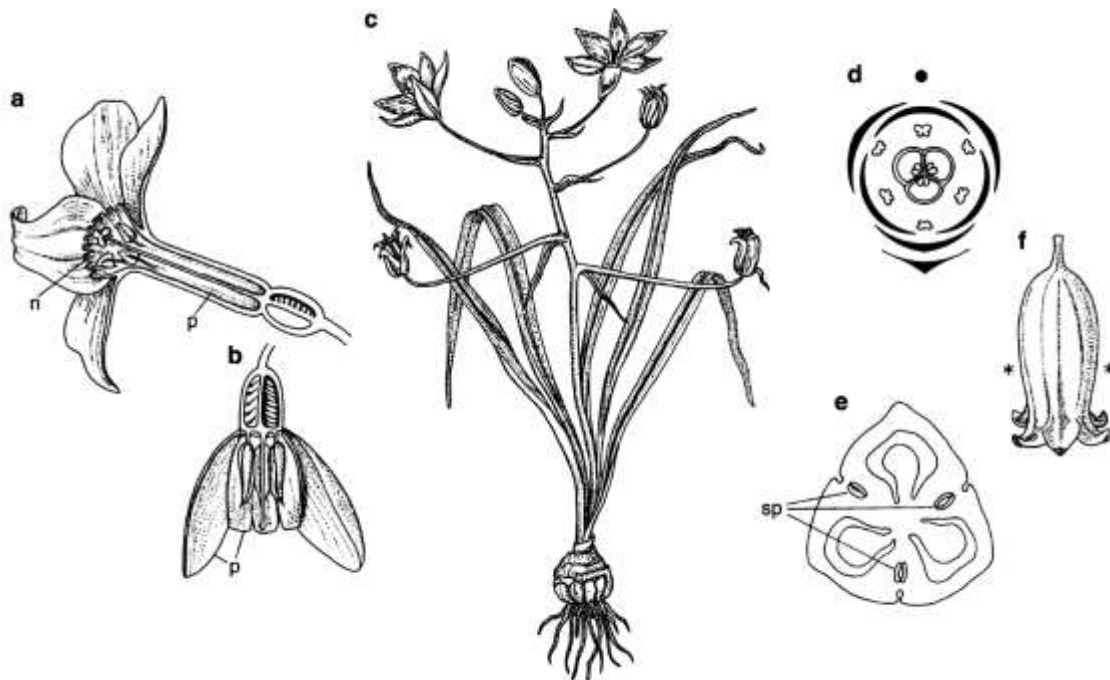


Сл. 95. Asparagales, Orchidaceae. (a) Цветен дијаграм на Orchidoideae (на пример, *Orchis*, пред ресупинација), labellum, еден фертилен прашник во надворешниот прешлен, две стаминодии во внатрешниот прешлен. (b–e) *Orchis militaris*. (b) Цвет, ресупиниран заради извртување на плодникот: брактеа, надворешни и внатрешни перијантни листови, labellum со шпора и gynostemium. (c) Гиностемииум со стигмарна област, rostellum со изросток, фертилен прашник со конектив, две теки кои имаат полиниуми со каудикולי и висцидии, како и стаминодии. (d) Полинариум со поврзани полиниум, каудиколула и висцидиум. (e) Кутијка (напречен пресек). (f) *Vanilla planifolia*, изданок со цвет и со обвивни корени. c каудиколула, f плодник, fs изросток, g gynostemium, kk лепливо тело (viscidium), k конектив, l медна усна (labellum), n стигмарна област, p pollinium, pa надворешен перијантен лист, pi внатрешен перијантен лист, r rostellum, s шпора, st стаминодии, t брактеа, th theca

Поленовите зрна можат да бидат поединечни, во тетради или во полиниуми, кога сите поленови зрна од поленовата торбичка формираат маса покриена со спорополенин. Полиниумот има дршка која се формира или од самиот полиниум (**caudicula**) или од ростелумот (во тој случај дршката е носач)¹². Ростелумот продуцира **лепливо тело (viscidium)** на крајот од дршката, кое учествува во прикрепувањето на полиниумот за полинаторот. Ако полиниумите од двете поленови торбички во едната половина од антерата се фузираат (септумот помеѓу поленовите торбички дегенерира) и споделуваат заедничка дршка и висцидиум, или кога сите четири полиниуми од прашникот споделуваат еден висцидиум, таквата структура се нарекува **полинариум**. Исто така, има орхидеи што имаат два полинариуми. Подцветниот трилакунарен плодник обично не е септиран, но може да биде во ретки случаи. Големиот број семенови зачетоци се развиваат во ситни семенки без ендосперм и со малкуклеточен, недиференциран ембрион. Семенките многу лесно се распространуваат од кутијката со ветер. Тие можат да го продолжат развитокот само ако се

¹² Овој тип на полинариум нема типичен носач, такашто полиниумот е директно поврзан со широк, мек, лаковиден висцидиум, кој лесно дехидрира и паѓа по отстранувањето на полинариумот.

инфицирани со микоризни габи. Оваа симбиоза, која започнува со герминација, се поврзува со отсуството на ендоспермот и со малите димензии на семенките. Малубројноста на терестични орхидеи од умерените зони може да биде објаснета со нивната блиска поврзаност со микоризните фунги и со нивниот спор раст.



Сл. 96. Asparagales. (a, b) Amaryllidaceae. (a) Цветови од *Narcissus poeticus* (надолжен пресек). (b) Цветови од *Galanthus nivalis*: подцветен плодник, стилус, слободен (*Galanthus*), или сраснат перијант со „круничка“ (*Narcissus*). (c–e) Hyacinthaceae. (c) *Ornithogalum umbellatum*, цело растение (намалено). (d) Цветен дијаграм. (e) *Muscari racemosum*, напречен пресек на плодник со септални нектариуми. (f) Convallariaceae, синтепален цвет од *Polygonatum latifolium* (свездичките се на местата на прикрепување на прашниците). **n** круничка, **p** перијант, **sp** септални нектариуми

Подфамилиите се разликуваат една од друга главно во структурата на нивниот андрецеум и во поленот. Кај **Apostasioideae**, со два рода распространети во Југоисточна Азија, трите (*Neuwiedia*) или двата (*Apostasia*) прашници се цврсто поврзани со стилусот. Поленовите зрна се ослободуваат поединечно, додека гинецеумот е септатен. Цветовите кај *Apostasia* не се ресупинирани. **Cypripedioideae**, со вкупно пет родови од бореалните до тропските региони, главно во северната хемисфера (на пример, *Cypripedium calceolus*), секогаш имаат торбовидна медна усна и два прашници кои, како и останатите подфамилии, се сраснати со стилусот и формираат гиностемиум (Сл. 95). Поленовите зрна исто така се ослободуваат поединечно, но овариумот не е септатен. Останатите подфамилии имаат само еден фертилен прашник. Изгледа дека ова појава независно се има појавено два пати (еднаш кај Vanilloideae и еднаш кај Orchidoideae и Epidendroideae). Кај **Vanilloideae**, поленовите зрна се ослободуваат во тетради; кај **Orchidoideae** и **Epidendroideae**, тие се ослободуваат како полинариуми (со полинии или со масули - massulae).

Диверзитетот на орхидеите е во тесна врска со специјализацијата на нивната полинаторска биологија, која пак, често е во врска со специфични мириси на цветовите. Кај *Orchis* и други европски родови, долната усна има шпора (со или без нектариум) која е поставена директно пред гиностемиумот. Ако инсект кој се спушта на усната се обидува да влезе во шпората со своите усни делови, тогаш нивната глава, или пробосцитот, го допира висцидиумот на полинариумот, го

одделува од антерите и го носи со себе. Кога ќе го посети следниот цвет, дршките, кои брзо се сушат, се наведнуваат кон напред или кон назад и поленовите маси се истресуваат врз лепливата фертилна површина на лобусот од стигмата. Кај родот *Ophrys*, кој нема шпора и нектариум, овој механизам на полинација се поврзува со привлекувањето на машки хименоптери со цветовите кои имитираат (мимикрија) женки на инсектите.

Од незрелите кутијки на неотропската лијана *Vanilla planifolia* (Сл. 95) се добива ванила. Многу тропски орхидеи често се одгледуваат заради нивните уникатни, живо обоени и често, силно миризливи цветови (на пример, *Cattleya*, *Laelia*, *Vanda*, *Dendrobium*, *Stanhopea*). Многу култивирани форми се добиени со хибридизација, феномен кој е доста чест кај дивите орхидеи.

Фамилија *Agavaceae*

*P3+3A3+3G(3) (понекогаш тепалите се сраснати)

Фамилијата опфаќа 23 родови и околу 650 видови, широко распространети на сите континенти, но примарно во топлите и аридни подрачја (САМ фотосинтеза). Овие повеќегодишни растенија често имаат елементи на сукулентна градба, големи розети од листови и обично метличести многуцветни соцветија. Хромозомите покажуваат изразен диморфизам, такашто кариограмите содржат најчесто 5 долги и 23 кратки хромозоми. Опрашувањето со инсекти, летачки цицачи и птици е поттикнато со визуелно воочливи цветови, со мирис и со нектар што го лачат септални нектариуми, а некаде се развиени и многу специфични механизми за опрашување. Се развиваат локулицидни или септицидни кутијки, ретко бобинки. Најпознати родови се *Agave* и *Yucca*. Фамилијата понекогаш се третира како потфамилија (*Agavoideae*) на фамилијата *Asparagaceae*.

Кај родот *Agave* растението умира откако ќе израсте стебло со густо соцветие. Припадниците на фамилијата во голема мера биле користени од автохтоното население на Америка (Ацтеки и други). Од ферментираниот сок на некои видови од *Agave* се припремале алкохолни напитки (текила и мескал), од листовите се добивале влакна (на пример, сисал-влакно од *Agave sisalana*). За храна се користат цветовите и стеблото, а од други делови се добиваат сапун, лекови, храна и друго. Многу видови се ценети во хортикултурата.

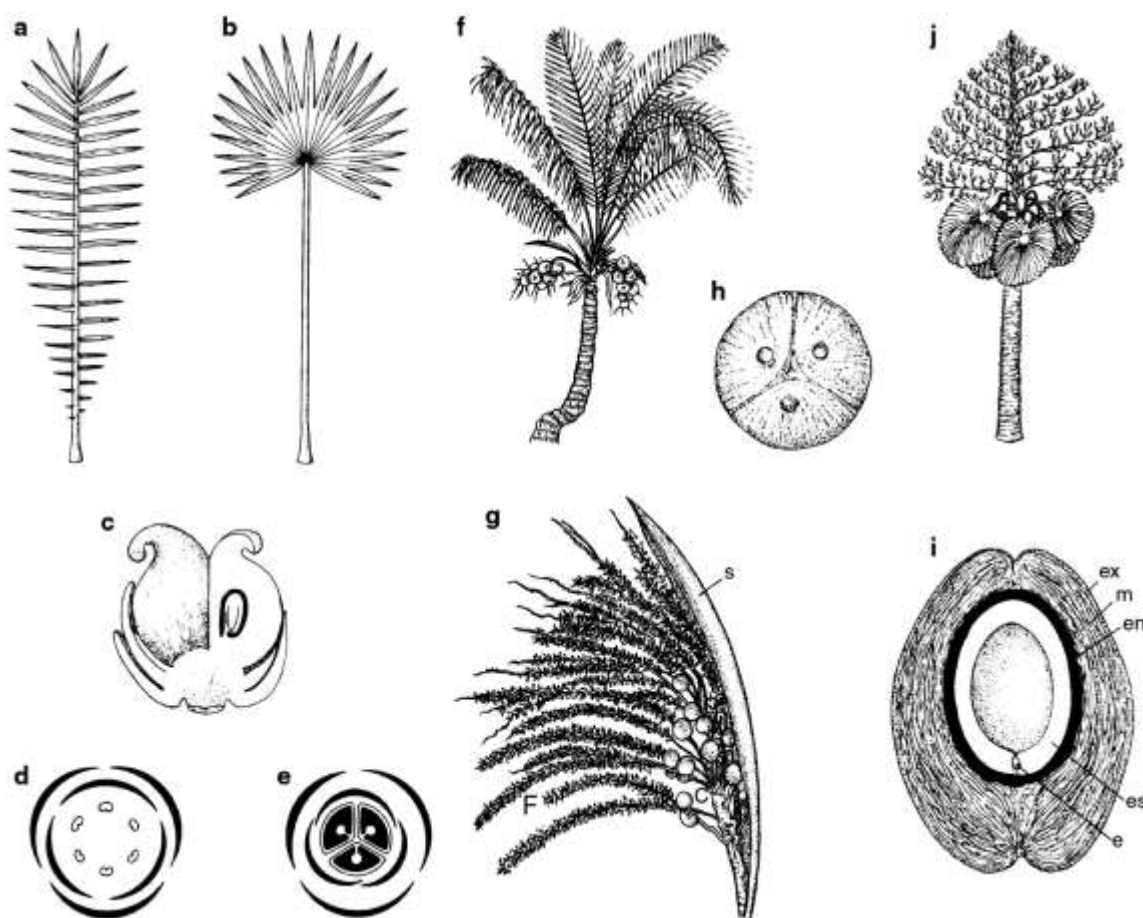
Фамилијата ***Asphodelaceae*** содржи 15 родови со околу 780 видови, распространети на подрачјето на Медитеранот до средна Азија, посебно во јужна Африка, јужна Австралија и на Нов Зеланд. Градбата на цветот го следи општиот концепт на редот (* / ↑ P3+3 или P(3+3) A3+3 G(3)). Најзначаен и најголем род е *Aloe*, со околу 400 видови, познат по медицинската употреба (лаксативи, третман на изгореници и друго) и во козметичката индустрија (креми, шампони), но и како украсни растенија. Во Македонија се сретнува родот *Asphodelus* (*A. albus* – базер). Оваа фамилија неретко се третира како дел од фамилиите *Liliaceae* или *Xanthorrhoeaceae*.

Фамилијата ***Hyacinthaceae*** содржи 41-70 родови со околу 770-1000 видови, распространети примарно во подрачјата со медитеранска клима во Европа и јужна Африка, а допира и до средна Азија и Бурма. Ентомофилните цветови се градени според формулата *P(3+3) A3+3 G(3) (понекогаш прашниците сраснуваат со тепалите), со синкарпни до паракарпни гинецеуми. Околуцветниците понекогаш целосно сраснуваат и добиваат свончевиден облик (*Muscari*). Нектарот се излучува од септални нектариуми. Во Македонија со свои претставници се застапени родовите *Muscari*,

Hyacinthus, *Ornithogalum* и *Scilla*. Фамилијата понекогаш се третира како потфамилија (Scilloideae) на фамилијата Asparagaceae.

КОМЕЛИНИДИ

Монофилијата на комелинидната група е поддржана со морфолошки и со молекуларни податоци (rbcL, atpB, 18S секвенци). Највоочлива хемиска апоморфија е појавувањето на група **органски киселини** (вклучувајќи ги и кумаринска, диферулична и ферулична киселина), кои ги импрегнираат клеточните нелигнифицирани сидови на спроводните снопиња во стеблата и листовите. Овие соединенија, изложени на УВ светлост флуоресцираат и лесно се утврдуваат со микроскопија. Исто така, групата се одликува и со **епикутикуларни восочни стапчиња** од посебен тип (Strelitzia тип), обилен **скроб** во ендоспермот, брашнест **полен**, тела од SiO_2 во листовите, **ризодермисот** често е диференциран на долги и куси клетки, парацитни или тетрацитни **стоми** и друго.



Сл. 97. Arecales, Arecaseae. Лисна структура од (a) переста и (b) длановидна палма. (c–e) *Phoenix dactylifera*. (c) Цвет (надолжен пресек), хорикарпен гинецеум (зголемено). (d) Машки и (e) женски цветен дијаграм. (f–j) *Cocos nucifera*. (f) Цело растение. (g) Соцветие со спата и несозреани плодови, женски цветови, како и остатоци од машки цветови. (h) Плод одоздола со три герминациски пори (намалено). (i) Плод (надолжен пресек), со егзокарп, мезокарп, ендокарп, ендосперм и ембрион (намалено). (j) *Corypha taliera*, цело растение. e ембрион, en ендокарп, es ендосперм, ex егзокарп, m мезокарп, s спата

Основната еволуциска линија се има појавено пред околу 122 (~96) милиони години. Фамилиите *Arecaceae* и *Dasypogonaceae* се издвоиле на самиот почеток, а редовите *Poales* и *Commelinales* + *Zingiberales*, во текот на следните 4 милиони години. Роднинските односи во групата сè уште се предмет на сомневање, такашто за сестринска група се сметаат *Arecales* и несигурната фамилија *Dasypogonaceae*, но според некои согледувања, и редот *Poales*.

Комелинидите опфаќаат четири редови со 32 (-35) фамилии, 1.350 родови и околу 23.700 видови. Оваа голема група скриеносемени, содржи околу од 9% од сите скриеносемени и околу 42% од сите моноколи. Особено бројни и економски значајни видови се содржани во фамилиите од редовите *Poales* и *Zingiberales*.

Ped Arecales

Редот *Arecales* кој ја содржи само фамилијата *Arecaceae*, се одликува со моноподијален раст, дрвенеста градба, необична градба на листовите, интензивен примарен раст во дебелина, голем апикален меристем, соцветие сместено во, често голема, спата, квалитативниот состав на алкалоиди и друго. Редот се има издвоено како независна еволутивна линија пред околу 120 милиони години, а забележителна дивергенција има настанато пред околу 10-63 милиони години. Поленот на палмите, како и делови од изданокот, се вообичаени и широко се распространети во фосилните наоди кои се датирани на периодот на Доцна Креда.

Фамилија Arecaceae

Машки цветови: $P3+3 [0,2+2,\infty]$ $A 3+3$ или $(3+3) [3, \infty]$

Женски цветови: $\hat{G}3$ или $(3) [1,2,4-\infty]$

Членовите на фамилијата ***Arecaceae*** се одликуваат со примарно задебелување, додека некои видови имаат тенки ползечки или качувачки стебла (на пример, ратанг палмите, *Calamus* и други родови). Стеблата обично завршуваат со група од листови преклопени во пупка, кои, како што се одвиткуваат, помалку или повеќе целосно се делат по должината на наборите. Листовите можат да достигнат должина од над 20 m, а ожилувањето на листовите е пересто (пердвести палми) или длановидно (палми со длановидни листови како ладала; Сл. 97). Цветовите се во класови или метлички кои се обвиени со брактеа и често се еднополни. Растенијата можат да бидат едно- или дводомни. Некои палми се монокарпни и умираат по првото и единственото цветање и плодносење. Цветовите обично се тримерни (Сл. 97), но бројот на прашниците и понекогаш, бројот на карпелите, може да биде зголемен. Надцветниот плодник е хорикарпен или синкарпен, а секоја карпела содржи само еден овариум. Кај фамилијата е честа полинација со бумбари. Плодовите се бобинки или костелки. Ризодермисот е составен од клетки со еднаква големина.

Во Европа единствени палми се Критската палма (*Phoenix theophrasti*) и џуџестата палма (*Chamaerops humilis*, југозападен Медитеран). Палмите се економски многу значајни. Тие се извор на градежни материјали и извор на храна (на пример, сагот *Metroxylon sagu* од Индо-Малезија). Месото од плодот на маслената палма (*Elaeis guineensis*, по потекло од Африка) дава масло. Урмината палма (*Phoenix dactylifera*) формира зрна од секоја од своите слободни карпели, иако само една може да созрее целосно. Семето лежи во перикарп богат со шеќер и е прилично тврдо,

заради складирањето на целулози. Слично тврдиот ендосперм кај американската палма *Phytelephas macrocarpa* е извор за растителна „слонова коска“. Западнопацифичката кокосова палма (*Cocos nucifera*) има многу големи костелки од синкарпен овариум (Сл. 97). Тие имаат мазен егзокарп, дебел, јазлест мезкарп и каменест ендокарп. Ендоспермот е цврст однадвор, додека одвнатре е течен (кокосово млеко) и богат со масла (копра). Мезокарпот е исполнет со воздух, што овозможува плодот лесно да плута. Дводелните семенки на *Lodoicea callipyge*, со должина од преку 50 cm, се најкрупните познати семенки.

Poales

Големиот ред **Poales** се состои од 17 фамилии со 997 родови и со околу 18.350 видови (околу 7% од разновидноста на скриеносемените и дури 32,9% од разновидноста на монокотилите). Монофилијата на овој голем ред е добро поддржана со податоци добиени со секвенционирање на ДНК и со морфолошките особини. Припадниците често се одликуваат со силикатни телца во епидермисот, силно разгранети столпчиња и стигми на плодникот, отсуство на кристали од рафиди, „тревовидна“ градба на листовите, отсуство на септални нектариуми и друго. Опрашувањето со ветер, толку карактеристично за голем број претставници, изгледа има еволуирано неколку пати во редот и е посебност на фамилиите Typhaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Restionaceae, Sparganiaceae и Poaceae. Редот ги опфаќа економски најважните растенија на денешницата, без кои човековиот опстанок би бил тешко замислив.

Редот се има издвоено како посебна еволуциска гранка пред околу 117 милиони години, а до поизразена дивергенција има дојдено пред 109-113 милиони години (некои автори сметаат дека редот е доста помлад, околу 70 милиони години). Одделни делови на ова хипотетско еволуциско стебло сè уште не се сосема јасни па се очекуваат одредени подобрувања. **Базалната положба** во однос на сите претставници на редот ја заземаат фамилиите Typhaceae, Sparganiaceae и Bromeliaceae, кои се најрано издвоени од главниот еволуциски тек. Фамилиите Xyridaceae и Eriocaulaceae споделуваат заеднички карактеристични особини (листови во розети, со густе соцветија на безлисно стебло, околуцветник диференциран на чашка и венче, семенови зачетоци со танкосидни нуцелуси, полен со помалку или повеќе бодлива површина и друго). Фамилијата Rapataceae сè уште има несигурна положба. Сите останати фамилии се подредени во две големи групи, чии монофилии се добро поддржани врз основа на *rbcL* секвенци и на морфолошки особини. Првата ја сочинуваат Juncaceae, Cyperaceae и некои помали фамилии (порано издвојувани во ред Juncales), а втората се т.р. „граминоидни“ фамилии (централни фамилии на редот Poales).

Poales опфаќаат голем број, често анемофилни и помалку или повеќе травовидни фамилии.

Зоофилните **Bromeliaceae** се обично краткостеблени зелјести растенија со розети од обично крути листови. Ретки се грмушки високи до 3 m (*Puya*). Често, епифитскиот хабитат е поврзан со примање на вода со помош на пелтатни лушпи (крупни лушпи, со дршка во средината). *Tillandsia usneoides* е редуцирана на хабитат сличен на лишај. Главно двополните и тримерни цветови се аранжирани во класови, гроздови или метлички и често се диференцирани на чашка и венче и имаат надцветен или подцветен плодник. Плодовите се бобинки или кутијки, додека семенките можат да бидат со крилца или влакнести. Орнитохоријата е честа во оваа фамилија и заради тоа,

цветовите, брактеите, оските на соцветието и понекогаш дури и горните асимилациони листови често се светло или воочливо обоени со различни нијанси на црвена боја.

Фамилијата **Typhaceae** (рогози) е монотипска и го содржи само родот *Typha*, со 8-13 видови. Распространета е космополитски, како во ладни и умерени, така и во тропски подрачја. Растенијата се вкоренуваат за дното на водните живеалишта и развиваат обемен надземен изданок. Во плитки води често градат густии популации. Цветовите се мали и редуцирани, еднополни (машки P_0-3 или P_∞ , ретко P_8 , A_3 , ретко A_1-8 G_0 ; женските P_∞ A_0 G_1) и се развиваат еднодомно. Формираат терминално поставени еднополни класови, машките на врвот од изданокот, женските под нив. Кај женските цветови соцветието е преобразено во долги влакна кои остануваат трајно поврзани за ситен меур со маса од само 0,02-0,003 mg, со што е овозможено оанемохорно рассејување на плодот. Анемофоријата е пропратена и со хиперпродукција на плодовите, па така *Typha latifolia* во еден женски клас може да произведе околу 220.000 плодови, додека *T. dominguensis* дури 682.000 плодови. Рогозот гради важен тип на живеалишта во кои се населуваат голем број птици и други животни. Густите популации помагаат во прочистувањето на водата, а скоро сите делови од растението се јадливи.

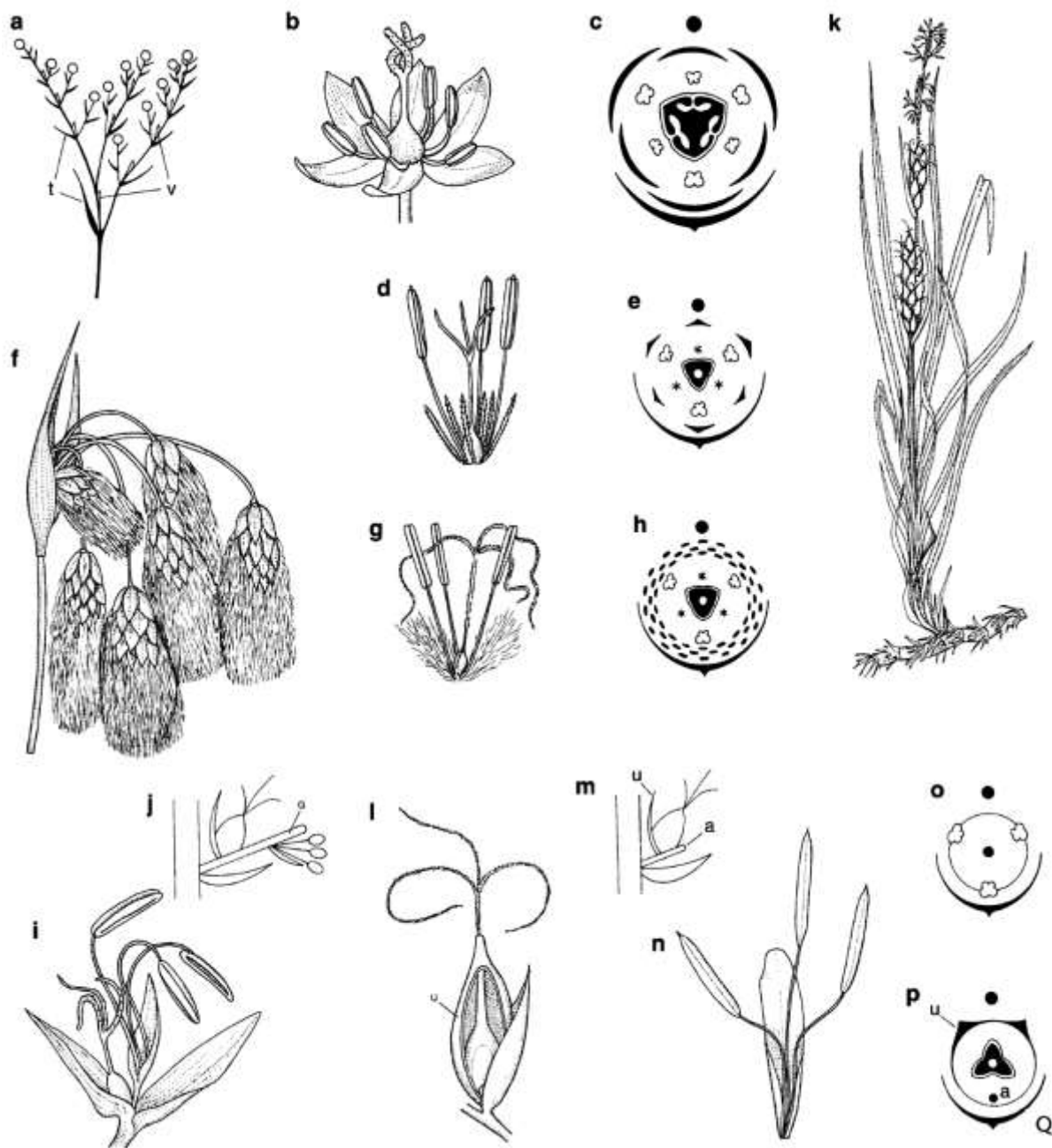
Во некои системи овде е вклучена и фамилијата **Sparganiaceae**, со родот *Sparganium*, кој исто така има еднополни и еднодомни цветови. Кај *Sparganium* (Сл. 98), соцветијата се сферични, додека цветовите имаат мембранозен перијант. Кај *Typha*, соцветијата се цилиндрични, а перијантот е формиран од влакна.



Сл. 98. Sparganiaceae. Машко (горе) и две женски соцветија (подолу) од *Spargania natans*

Cyperaceae, Juncaceae и Thurniaceae имаат хромозоми со дифузен центромер (не се препознава јасно центромерот, а влакната на јадреното вретено се врзуваат за различни точки) и

полен во тетради. **Juncaceae** главо се сретнуваат во ладно-умерени региони и на мочурливи локации и скоро секогаш имаат тримерни цветови (Сл. 99). Кај европскиот род *Juncus*, синкарпните плодници имаат голем број семенови зачетоци, додека кај *Luzula* има само три.



Сл. 99. Poales. (a–c) Juncaceae. (a) Соцветие од *Juncus bufonius* со неколку дрепани. (b) Цвет од *Luzula campestris*. (c) Цветен дијаграм од *Juncus*. (d–p) Cyperaceae. (d) Цвет од *Schoenoplectus lacustris*. (e) Цветен дијаграм од *Scirpus sylvaticus*. (f–h) *Eriophorum angustifolium*. (f) Соплодие. (g) цвет (зголемено). (h) Цветен дијаграм. (i, j) *Kobresia myosuroides*. (i) Делумно соцветие со брактеа. (j) Женски и машки цветови. (k–p) *Carex*. (k) Хабитус од *C. hirta* со женски и машки соцветија. (l) Женски цвет од *Carex*. (m) шематски дијаграм. (p) Цветен дијаграм; утрикулата потекнува од брактеа на женскиот цвет, како што е најдено кај *Kobresia*; рахисот на делумното соцветие е редуциран. (n, o) Машки цвет од *Carex* sp. И цветен дијаграм. а рахис на делумното соцветие, t брактеи, u утрикули, v предлистови (профили)

Фамилијата **Cyperaceae** главно опфаќа повеќегодишни тревести растенија, но исто така вклучува и некои лијани, грмушки и многу мали дрвја. Претставниците, исто така, фаворизираат мочурливи локации и ладна клима. Поленовите тетради се псеудомонадни, бидејќи клеточната делба е закочена за време на мејозата, додека три од четирите клеточни јадра абортираат, што резултира со едно поленово зрно. Морфологијата на цветовите е различна. *Schoenoplectus*, *Scirpus*, *Eleocharis* и други, имаат хермафродитни цветови, често со шест груби влакна (Сл. 99). Тие можат да се сфатат како перијант. Тие остануваат на плодот и учествуваат во неговото распространување. *Eriophorum* исто така има двополни цветови (Сл. 99). Во овој случај, перијантот се состои од бели влакна кои, исто така учествуваат во рассејувањето на плодовите. Еднополните цветови на *Carex* (околу 2,000 видови) се многу поедноставени. Машки и женски цветови можат да се најдат на исти или на различни класови, поставени во пазувите од брактеите. Машките цветови имаат само три прашници; женските цветови се состојат од дво- или тирабен плодник, кој е затворен со ракавец (utriculus) (Сл. 99). Прецизна морфолошка анализа и споредба со родот *Kobresia*, покажува дека утрикулата е настаната од флорална брактеа (Сл. 99). Под неа има брактеа од делумно соцветие, кое кај *Carex* се состои само од еден женски цвет.

Anarthriaceae, Centrolepidaceae, Ecdeicoleaceae, Flagellariaceae, Joinvilleaceae, Poaceae и Restionaceae имаат поленови апертуре со зголемена маргина (annulus) и капак (operculum).

Фамилија Poaceae (Gramineae)

P2-3 [-6+] лодикули A2-3[1] G(2-3)

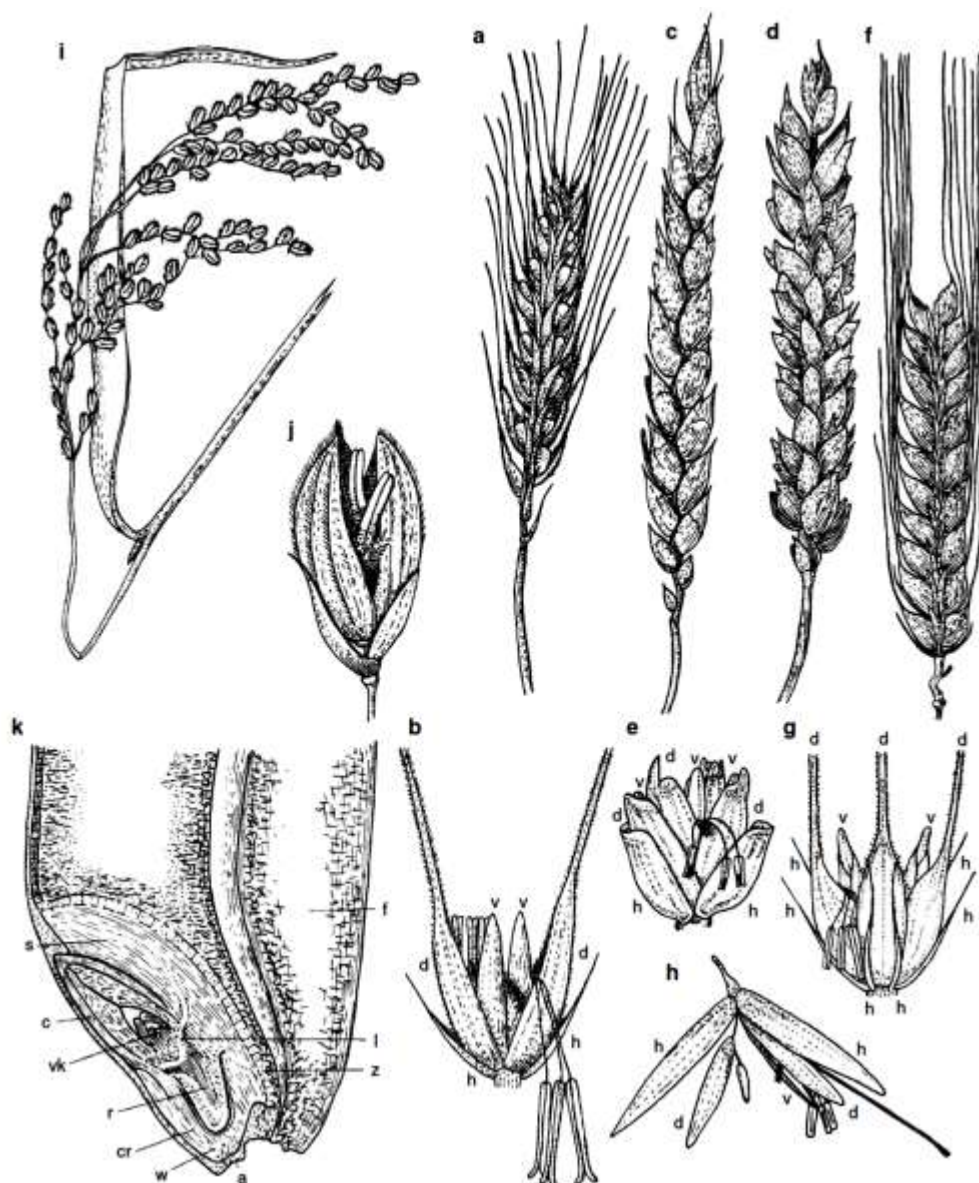
Економски најзначајни и со важна улога во вегетацијата се претставниците од фамилијата **Poaceae (Gramineae)**. Тие се главно повеќегодишни тревести растенија, поретко едногодишни тревести или дрвенести растенија. Нивните оски обично се цилиндрични и, за разлика од нивните задебелени нодиуми, шупливи. Интернодиумите имаат базални меристеми. Дистихите листови имаат ракавци кои ја обвиваат и понекогаш целосно ја затвораат оската и обично имаат лисна ламина долга до 5 m. На границата од овие два лисни делови има мембранозна **лигула** која може исто така да биде составена и од влакна. Единечните цветови се групирани во **класчиња** кои од своја страна се групираат во **класови** или **метличести соцветија**. Секое класче (Сл. 100) обично има две **плеви** (glumae) во својата основа. Потоа, во дистих распоред, доаѓаат **долните плевички** (lemma; palea inferior), кои можат да имаат осилки. Оската на цветот (**педицела**) носи **горна плевичка (palea superior)** и две или поретко три луспи кои функционираат како набубрени **лодикули** (lodicae). Според некои развојни генетички истражувања, можеби е точна интерпретацијата на горната плевичка како дел од надворешен перијантен круг и на лодикулите како дел од внатрешен перијантен круг. Обично, се формираат само еден (ретко два) тримерен прешлен од **прашници**. Синкарпниот и унилокуларен **овариум** е составен од две или три карпели со само еден **семенов зачеток**. Цветовите можат да бидат двополни или еднополни (на пример, пченката, *Zea mays*). **Кариопсисот** (плод кај граминаеите) има **ембрион** кој е поставен странично на ендоспермот, богат со скроб (Сл. 101). Тој има штитовиден орган (scutellum), додека апикалниот меристем на изданокот е обвиен со **колеоптил**. Апикалниот меристем на коренот исто така е обвиен со обвивка (**coleorhiza**).

Роасеае опфаќа 13 подфамилии. Основата на фамилијата ја сочинуваат јужноамериканските родови *Anomochloa*, *Streptochaeta* (Anomochlooideae) и *Pharus* (Pharoidae), како и африканскиот *Puelia* (Puelioideae). Vamusoideae вклучуваат голем број дрвенести растенија со тропско распространување, кои можат да достигнат висина и од 40 m. Цветовите често пати имаат три лодикули и два тримерни кругови со прашници.



Сл. 100. Poales, Poaceae, *Festuca pratensis*. (a) Еден цвет по отстранувањето на долната плевичка (palea inferior; lemma). (b) Класче со две плеви (glumae) и два отворени цветови. (c) Теоретски дијаграм на цвет од треви (флоралните делови што отсутствуют се исцртани со испрекината линија). (d) Класче со три цветови. d (palea inferior; lemma), f плодник, h плеви (glumae), l лодикули (lodicaulae), v горна плевичка (palea superior; palea)

Со нивното присуство во савани, степи и пасишта, тревите доминираат со над 20% од копнената вегетација. Широко распространетите пасишта се тесно поврзани со еволуцијата на крупните хербивори, како што се артиодактилите (парнокопитари) и коњите. За луѓето, само настанувањето на житни култури и ефикасното производство на храна што може да се складира, имаат овозможено урбаните култури да се јават пред околу 10,000 години. Во споредба со дивите форми, култивираните житни растенија се разликува особено во однос на порастот на бројот и распространувањето на нивните плодови, губењето на ронливи соплогија, како и делумно со одвојување на плодовите од глумите. Најважните житни растенија за цивилизациите на Медитеранот и Југозападна Азија се пченицата (*Triticum*), со хексаплоидната обична пченица (*T. aestivum*) и тетраплоидната тврда пченица (*T. durum*), јачмен (*Hordeum vulgare*), 'рж (*Secale cereale*) и овес (*Avena sativa*). Овие четири родови припаѓаат на Pooideae. Оризот (*Oryza sativa*; Ehrhartoideae), кој сега се развива насекаде во светот, е традиционално житно растение од Југоисточна Азија (Сл. 101). Во аридните региони на Источна Азија, Индија и Африка, просото, особено обичното просо (*Panicum miliaceum*), *Setaria italica*, *Pennisetum glaucum* (= *P. spicatum*), и *Sorghum bicolor*, припаѓаат кон Panicoideae. Во Америка, пченката (*Zea mays*; Panicoideae), со терминално машко и странично женско соцветие, се култивира околу 8,000 години.



Сл. 101. Poales, Poaceae. Плодови, класови и клавчиња. (a, b) 'Рж, *Secale cereale* (кај **b** осилките се прикажани делумно). (c–e) Пченица, *Triticum aestivum* (c) дива и (d, e) култивирана. (f, g) Јачмен, *Hordeum vulgare* со (f) дворедна и (g) шестредна форма (осилките се прикажани делумно). (h) Овес, *Avena sativa*. (i, j) Ориз, *Oryza sativa*. (k) Пленично зрно (caryopsis), медијан пресек низ долниот дел, страничен сид на браздата од плодот, подолу лево е ембрионот со scutellum, спроводно снопче, и цилиндричен епител, колеоптил, апекс на изданокот, колеориза (coleorhiza), радикула со коренова капа, како и точка на пробивање. **a** точка на пробивање, **c** колеоптил, **cr** колеориза, **d** долна плевичка (lemma), **f** бразда на плодот, **h** плеви (glumae), **l** спроводно снопче, **r** радикула, **s** scutellum, **v** горна плевичка (palea), **vk** апекс на изданокот, **w** коренова капа, **z** цилиндричен епител

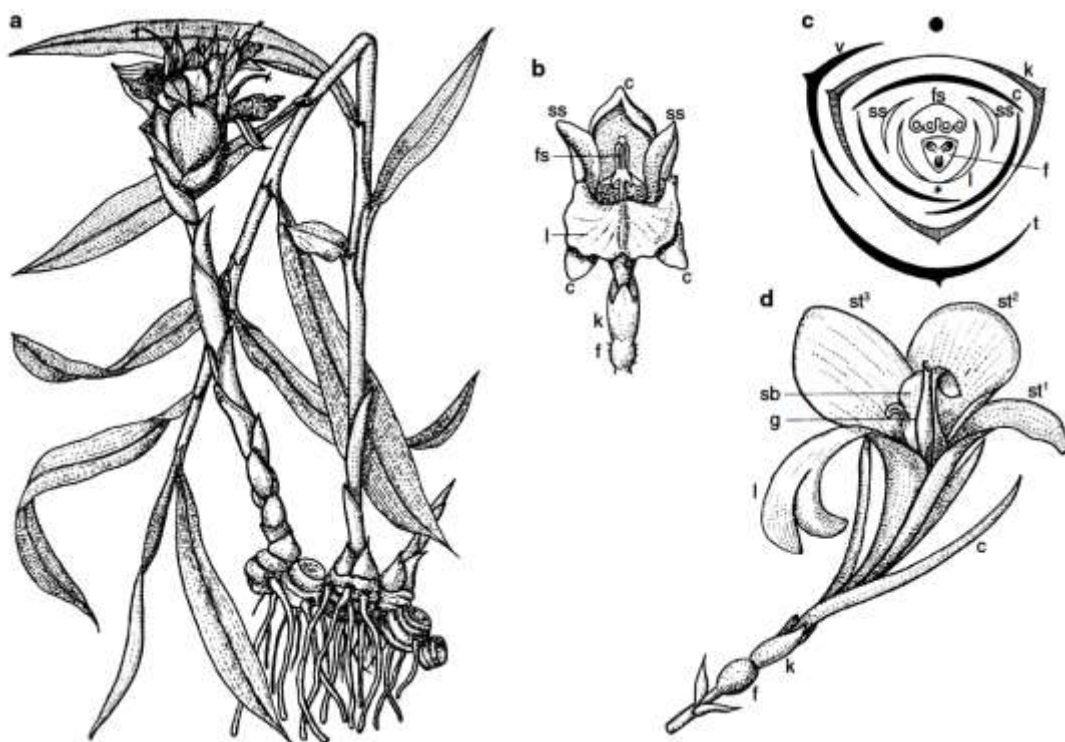
Ред Commelinales

Кај Commelinales вообичаени се зигоморфни цветови, додека бројот на фертилните прашници може да биде редуциран до еден (на пример, Philydraceae со димерен перијант). **Commelinaceae** ги опфаќа често култивираните *Tradescantia* и *Zebrina*, со перијант диференциран на чашка и венче. **Pontederiaceae** се акватични. Пловечката *Eichhornia crassipes*, со своите надуени лисни дршки, првично

била водна плевел во Неотропик. Таа има три типа на цветови кај кои двата прашнички кругови и стилсот се потредени во три нивоа (тристилија).

Ред Zingiberales

Редот **Zingiberales** содржи 8 фамилии со 92 родови и 2.120 видови (околу 3,7% од сите монокотили), главно распространети во тропите. Како независна еволуциска единица редот се издвоил пред околу 114 м.г., а засилена дивергенција започнала пред околу 80 м.г. Монофилијата е цврсто поддржана со *rbcl*, *atpB*, 18S секвенци, како и со низа морфолошки синапоморфии: пересто-паралелна нерватура на листовите, свиена естивација на секоја половина од лисната ламина, преградени воздушни комори во стеблото, силикатни клетки, перијант кој обично е поделен на чашка и венче, често редуциран или изразено изменет андрецеум (некои од прашниците се стаминодијални и петалоидни), инапертуратен полен обично без егзина, подцветен плодник, семенки со арилус и со перисперм, септални нектариуми, и слично.



Сл. 102. Zingiberales. (a–c) Zingiberaceae. (a) *Zingiber officinale*, растение со ризоми. (b) Цвет од *Curcuma australasica*. (c) Цветен дијаграм од *Kaempferia ovalifolia*, со брактеа, брактеола, чашка и венче, странични стаминодии, стаминодијална медна усна (labellum), еден фертилен прашник и плодник. (d) Cannaceae, асиметричен цвет од *Canna iridiflora*, три стаминодии, прашник со една фертилна тека и столпче. c венче, f плодник, fs фертилен прашник, g столпче, k чашка, l стаминодијална медна усна, sb прашник со една фертилна тека, ss странични стаминодии, st1–st3 стаминодии, t брактеа, v предлист

Припадниците на редот Zingiberales се крупни, визуелно атрактивни тревести растенија со ризом, со сложени моносиметрични, до асиметрични цветови. Некои видови формираат лажни стебла и крупни, целокрајни листови. Од осумте фамилии, четири ја сочинуваат т.н.р. **“banana”** група (Heliconiaceae, Lowiaceae, Musaceae, Strelitziaceae). а останатите четири се од т.н.р. група **“ginger”** (џумбир) (Marantaceae, Cannaceae, Zingiberaceae, Costaceae). Сите претставници се одликуваат со

исклучително необично градени цветови. Претставниците од првата група имаат по пет или шест прашници, додека кај втората се забележува прогресивна редукција на бројот и градбата на прашниците. **Costaceae** и **Zingiberaceae** имаат само еден фертилен прашник. Кај Zingiberaceae (Сл. 100), две стаминодии во внатрешниот прашнички круг се сраснати и формираат медна усна. Членовите на фамилијата се богати со ароматични масла (на пример, ѓумбир, *Zingiber officinale*; кардамон, *Elettaria cardamomum*). асиметрични цветови **Cannaceae** (на пример, *Canna*) и **Marantaceae** (на пример *Maranta*) имаат кои имаат само половина фертилен прашник (една тека) (Сл. 102). Останатите прашници, стерилната половина од фертилниот прашник, како и стилусот, се венчевидни. Двете фамилии наталожуваат полен врз стилусот, од кадешто го земаат полинаторите (секундарна презентација на полен). Кај Marantaceae, овде е вклучено и експлозивно движење на стилусот.

Кон фамилијата **Musaceae**, припаѓа економски важната култивирана банана (*Musa*, со неколку видови и хибриди, на пример, *Musa paradisiaca*) и манилскиот коноп (*M. textilis*), кои формираат лажни стебла со помош на нивните лисни ракавци, високи до 13 m. Простите листови можат да бидат долги и до 6 m. Еднополните цветови кај *Musa* се распоредени во два попречни редови во пазувите на големи брактеи.

Poales: Еволуцијата на хабитатната екологија и биологијата на полинација

Poales населуваат широк спектар хабитати и покажуваат импресивна варијација во нивната репродуктивна биологија. Bromeliaceae често растат епифитски и се опрашувани или со инсекти или со птици. Typhaceae населуваат влажни хабитати, додека анемофилните треви растат во шуми или почесто на пасишта. Еволуцијата на овие карактери може да биде реконструирана заради односите помеѓу фамилиите од редот Poales се добро сфатени.

Во однос на барањата за живеалишта, се претпоставува дека влажните живеалишта претставуваат анцестрален хабитатен тип. Преостанатите фамилии - Typhaceae, Rapateaceae, Thurniaceae и Mayacaceae, како и базалната Bromeliaceae, се наоѓаат во овој тип хабитати, додека фамилии како што се Cyperaceae и Juncaceae, исто така вклучуваат многу видови кои преферираат влажни живеалишта. Се претпоставува дека во времето кога Poales се појавиле во текот на Рана Креда, само овој тип на живеалишта биле достапни за овие светлостозависни треви. Околу половина од видовите од фамилијата Bromeliaceae имаат освоено епифитски ниши, во кои исто така, ретко можат да се најдат и Rapateaceae. Отворени места, изложени на пожари и сиромашни со нутритиенти се често колонизирани од многу членови на Restionaceae, Centrolepidaceae и Anarthriaceae. Во филогенетската гранка која ги опфаќа Poaceae, Flagellariaceae, Joinvilleaceae и некои помали подфамилии од Poaceae, најдени се типично во хабитати од приземниот кат на тропските шуми. Повеќето тревести видови, меѓутоа, се јавуваат на отворени живеалишта, изложени на пожари и сиромашни со нутритиенти - степите и саваните во различни делови од светот.

Типичните анемофили во редот веројатно се јавиле независно три пати: еднаш кај Typhaceae и Sparganiaceae; еднаш во гранката што ги содржи Thurniaceae, Cyperaceae и Juncaceae; и трет пат кај скоро сите фамилии од Restionaceae до Poaceae. Меѓутоа, не може комплетно да се исклучи дека анемофилијата би можела да биде анцестрална состојба и дека зоофилијата можела да се јави неколку пати. Аргументи за овие хипотези го вклучуваат фактот што кај некои членови од зоофилните Poales (Mayacaceae до Xyridaceae), нектариуми се јавуваат ретко и како петални нектариуми (Eriocaulaceae) или како стилусни нектариуми (Abolboda), а не како сепални нектариуми како кај Bromeliaceae. Тоа би требало да индицира дека зоофилијата кај Mayacaceae до Xyridaceae се има јавено независно од таа кај Bromeliaceae. Покрај тоа, присуството на само еден семенов зачеток по карпела кај Eriocaulaceae е типична особина кај анемофилни растенија.

ЕУДИКОТИЛНИ РАСТЕНИЈА

Вистинските дикотилни растенија, или еудикотилите, се најголема монофилетска еволуциска гранка кај скриеносемените растенија, а со тоа и кај сите копнени растенија. Вкупно содржат околу 193.000 опишани видови, т.е., околу 74% од сите скриеносемени. Монофилетското потекло е добро поддржано со молекуларни податоци (rbcL, atpB, 18S rDNA), а највоочлива морфолошка апоморфна особина е скоро единствената присутност на полен со три браздести (колпи) отвори (апертури), кои се рамномерно распоредени по екваторот на зрното и се наменети за 'ртење на поленовата цевка. Заради тоа овие растенија понекогаш се нарекуваат **триколпатни** (Сл. 84). Триколпатниот полен има еволуирано од моносулкатен полен, кој има еден дистално поставен издолжен отвор (sulcus – бразда). Кај еудикотилите од основниот триколпатен тип имаат настанато низа други типови полен со повеќе од три отвори, кои се разликуваат според бројот, обликот и положбата на отворите на поленовото зрно.

Покрај присуството на триколпатен полен, од разалните редови на ангиоспермите (ANITA, Магнолииди), кои исто така имаат два котиледони, еудикотилните растенија се разликуваат и по отсуството на карактеристични ароматични масла во идиобластите, со доминација на цветови кои имаат цикличен распоред на цветните елементи во прешлени кои алтернираат, со диференцијација на прашниците на филамент и антера и со S-тип на пластиди во ситестите цевки и друго.

Традиционалната група Dicotyledonae порано беше дефинирана со ембрион кој поседува два котиледони. Сега се смета дека поседувањето два котиледони претставува анцестрална (предочна) особина за таксоните од цветните растенија, но не е апоморфија за било која група во нивните рамки. Според тоа, дикотиледоните според традиционалното определување (сите ангиосперми, освен монокотилните) се парафилетички и мора да се напуштат како формална таксономска единица.

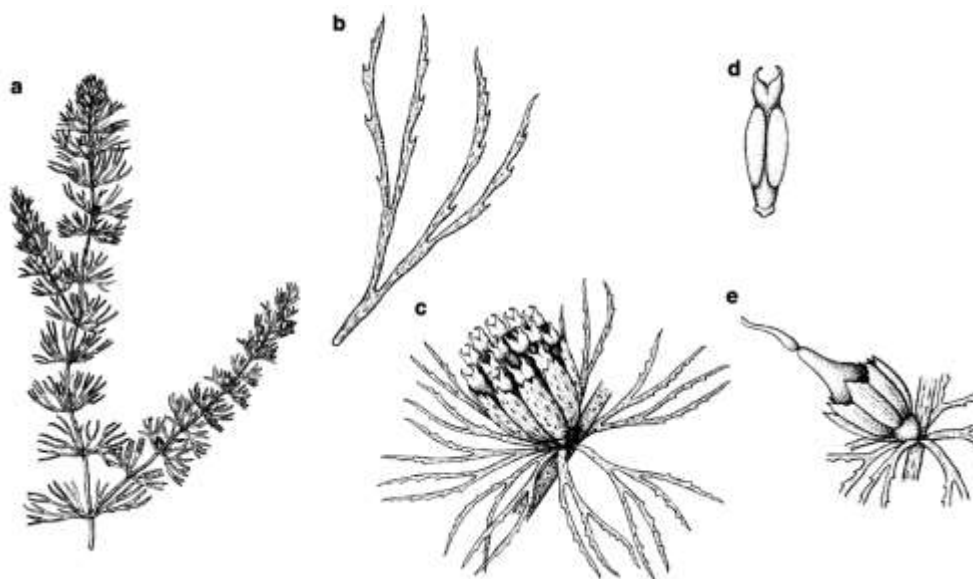
Триколпатниот полен е познат од Креда, со старост од 120-125 м. г., што се смета рамковен период на појавување на еудикотилите во светската флора, по што следело многу брзо зголемување на разновидноста на оваа група. Наведената старост приближно одговара на првото појавување на монокотилите.

Еудикотилите содржат:

- Група на базални надредови (базални еудикотили, базални триколпати) со истоимени редови (Ranunculanae, Proteanae, Buxanae и Trochodendranae)
- Централни еудикотили, кои се делат на два големи надредови:
 - Rosanae
 - Asteranae
 - Редови кои заземаат меѓуположба меѓу централните еудикотили и не припаѓаат кај двата надредови (често приклучувани кон истоимени надредови: Berberidopsidanae, Caryophyllanae, Santalanae Myrothamnanae)

Сестринска положба во однос на сите еудикотили зазема монотипскиот ред **Ceratophyllales**. Овие растенија со инапертуратен полен и необична морфологија имаат несигурен статус и се поврзуваат и со монокотилите. Ceratophyllales се состои само од една фамилија – **Ceratophyllaceae**.

Тоа се акватични тревести растенија кои живеат подводно во стоечки води, распространети насекаде во светот. Единствениот род ***Ceratophyllum***, кој во Македонија е застапен со два вида, нема корен, туку за субстратот се прикрепува со ризоми, и често се јавува како слободно пловечки. Еднополни и еднодомни цветови со голем број прашници или една карпела со еден семенов зачеток (машки $P \infty A \infty$; женски $P \infty G1$), се поставени поединечно во пазувите на наспрамни и дихотомно поделени листови (Сл. 103).



Сл. 103.
Ceratophyllales,
Ceratophyllaceae

- (а) Изглед.
(б) Разделен
лист.
(с) Машки цвет.
(д) Прашник.
(е) Женски цвет

БАЗАЛНИ ЕУДИКОТИЛНИ РАСТЕНИЈА

Во основата на еудикотилните растенија се наоѓа парафилетска група од пет редови (Ranunculales, Proteales, Buxales, Sabiales и Trochodendrales), кои се издвоени од многу поголемата монофилетска група, наречена „базални еудикотили“ (Таб. 5).

Таб. 5 Диверзитет и распространување на базалните еудикотилни растенија

Група/Надред	Ред	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Buxanae	Buxales	<i>Buxaceae</i> 4 родови/70 видови, космополити, расфрлени; <i>Didymelaceae</i> 1/2, Мадагаскар
Trochodendranae	Trochodendrales	<i>Trochodendraceae</i> 2 родови/2 видови, Југоисточна Азија
Sabianaе	Sabiales	<i>Sabiaceae</i> 3 родови/100 видови, Југоисточна Азија, тропска Америка
Proteanae	Proteales	<i>Nelumbonaceae</i> 1 род/1–2 вида, И. Азија, истокот од С. Америка; <i>Platanaceae</i> 1/10, ЈИ Азија, источен Медитеран, С. Америка; <i>Proteaceae</i> 80/1,600, Австралија, ЈИ Азија, Ј. Азија, јужна Африка, Јужна до Централна Америка
Ranunculanae	Ranunculales	<i>Berberidaceae</i> 14 /701, северна хемисфера, умерена зона, Анди; <i>Circaeasteraceae</i> 2/2, северна Индија, Кина; <i>Eupteleaceae</i> 1/2, И. Азија; <i>Lardizabalaceae</i> 9/36, И. Азија, Ј. Америка; <i>Menispermaceae</i> 70/420, пантропски; <i>Papaveraceae</i> (ги вклучува <i>Fumariaceae</i> , <i>Pteridophyllaceae</i>) 41/760, северна хемисфера, умерена зона, Ј. Африка; <i>Ranunculaceae</i> 62/2,525, космополити, умерена зона

Ped Ranunculales

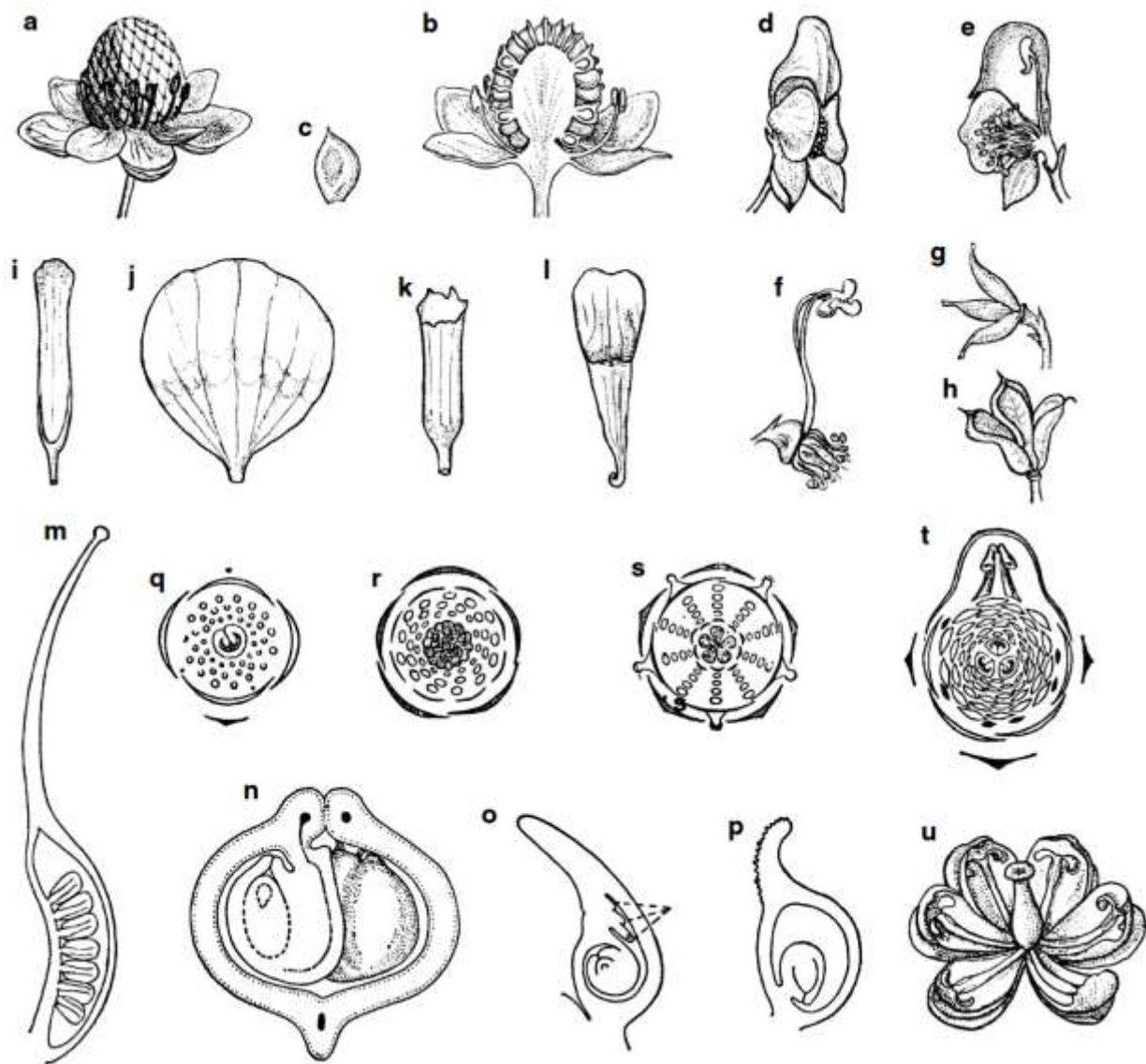
Најголем еудикотилен базален ред е **Ranunculales** (надред Ranunculanae) со 7 фамилии, 199 родови и околу 4.500 видови (околу 1,7% од вкупниот број еудикотили). Според најраните фосилни наоди, неговата старост е 122-120 милиони години, со силна дивергенција од пред 121-114 милиони години, а опфатените фамилии се препознатливи од фосилни наоди од пред 105 милиони години. Исклучок се фамилиите Ranunculaceae и Berberidaceae, чија старост се проценува на 90-104 милиони години. Монофилијата на редот е поддржана со молекуларни податоци (*rbcL*, *atpB*, 18S rDNA) и низа морфолошки и други особини, како што се: присуство на бензил-хинолински алкалоиди, тревеста градба, назабени до сложени листови, хипогини цветови со вообичаено несраснати, спирално или прешленесто распоредени цветни елементи, примарно голем број прашници, слободни карпели, семе со мал ембрион и обилен ендосперм. Врз основа на овие особини, Ranunculales во минатото често пати биле групирани заедно со базални редови како „Polycarpicae“, претставувајќи ја тревестата гранка во оваа група. Меѓутоа поновите податоци укажуваат на тоа дека таа зазема сестринска положба во однос на централните еудикотили, како што е тоа случај и со другите базални редови. Ranunculales се разликуваат од базалните редови по тоа што немаат маслени клетки, што често имаат поделени листови и по тоа што имаат карактеристични еудикотилни триколпатни (или изведени) поленови зрна.

Фамилија Ranunculaceae

K5-8[3] C мал број-∞[0] A∞ G∞ [1-мал број]

Ова е најголемата фамилија од Ranunculales, претставена со голем број видови во флората на Македонија. Тоа се главно повеќегодишни тревести растенија со алтернирачки, често поделени листови. Вообичаено крупните цветови (Сл. 104) се двополни, со многу прашници и голем број главно слободни карпели (*Consolida* има само една карпела). Карпелите содржат неколку или само еден семенов зачеток и според тоа, се развиваат во многусемени мешоци (фоликулуси) или поединечни плодови што не се отвараат, обично оревчиња. Бобинки се јавуваат ретко (*Actaea*), а, кај родови со сраснати карпели, може да има и кутијки (*Nigella*). Инаку, флоралната морфологија на Ranunculaceae е прилично разновидна. Цветовите можат да бидат радијално симетрични, или зигоморфни (*Aconitum*; *Consolida*; *Delphinium*), додека флоралните органи се подредени спирално во голем или помал број, или во пентамерни, тримерни или димерни прешлени. Перијантот е прост (перигон), на пример, кај *Caltha*, *Anemone nemorosa* и *Pulsatilla*. Многу родови имаат стерилни нектариумски листови, настанати од прашници (Сл. 101). Тие содржат нектар во празнини или во шпори, кои понекогаш можат да бидат невоочливи (на пример, *Trollius*, *Helleborus*), но и да бидат венчевидни (на пример, *Ranunculus*, *Aquilegia*). Двоен перијант може да настане кога простиот перијант ја презема функцијата на сепали, додека нектарните листови стануваат петали (венечни ливчиња). Ranunculaceae главно доаѓаат во екстратропските региони на северната хемисфера. Покрај тревестите повеќегодишни претставници, исто така има и едногодишни видови (на пример, *Myosurus minimus*, *Ranunculus arvensis*), или поретко задрвенети растенија, како што е ползечкото растение со наспрамни листови, повит (*Clematis*).

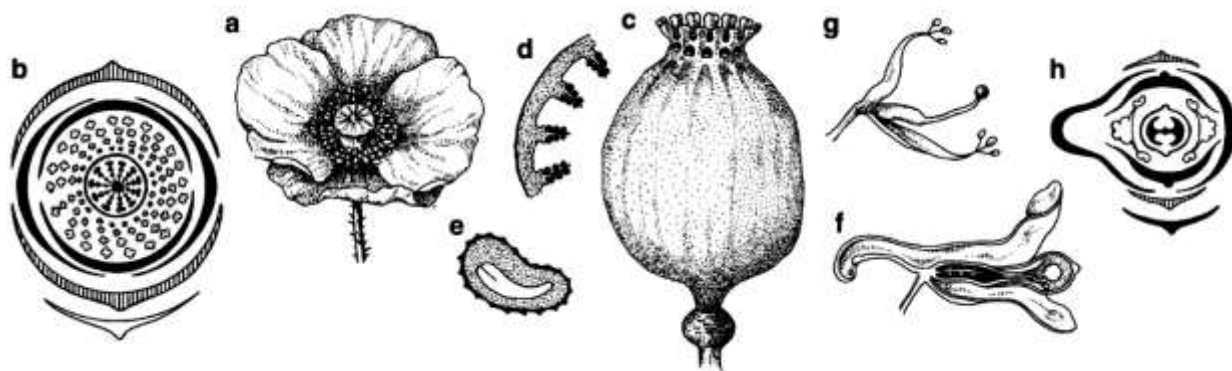
Блискосродни до Ranunculaceae се дрвенестите или тревести **Berberidaceae**, со прешленести цветови. Вообичаено имаат двоен перијант, со голем број додатни петалоидни нектарни листови и андрецеум, обично составен од тримерни или димерни прешлени (Сл. 101). Гинецеумот е составен од еден надцветен плоден лист кој се развива во бобинка. Во Македонија фамилијата е претставена со киселиот трн (*Berberis vulgaris*), кој има трнови и осетливи прашници. Тој е интермедијарен домаќин на житната 'рѓа.



Сл. 104. Ranunculales. (a–t) Ranunculaceae. (a–c) *Ranunculus* sp., цел цвет (надолжен пресек); едносемено оревче. (d–h) *Aconitum napellus*, цвет (преден закосен изглед и надолжен пресек, по отстранување на перијантот, изложени се двата нектарни листови; млади и созреани хориќапни гинецеуми. Нectarни листови од (i) *Trollius giganteus*, (j) *Ranunculus auricomus*, (k) *Helleborus foetidus* и (l) *Aquilegia vulgaris*. Карпели од *Helleborus orientalis*, (m) надолжен и (n) напречен пресек. (o) *Anemone nemorosa* и (p) *Ranunculus auricomus* (надолжен пресек; делумно со збрчкани зачетоци. Цветни дијаграми од (q) *Cimicifuga racemosa*, (r) *Adonis aestivalis*, (s) *Aquilegia vulgaris* и (t) *Aconitum napellus* (перијант и чашка бели засенчени бели и засенчени, нектарните листови и венчето црни). (u) Berberidaceae, *Berberis vulgaris*, цвет. s зачетоци

Фамилијата **Papaveraceae** (ги вклучува фамилиите **Pteridophyllaceae**, **Fumariaceae**) имаа димерни или поретко тримерни прешленести перијанти и синкарпни гинецеуми со париетална плацентација. Членовите од потфамилијата *Fumarioideae* (Сл. 105) во идиобластите најчесто имаат безбоен латекс, а обично едно или две од четирите венечни ливчиња имаат шпори, заради што се добиваат моносимерични (на пример, *Fumaria*, *Corydalis*, *Pseudofumaria*) или дисиметрични (на пример, *Dicentra*) цветови. Андрецеумот има четири прашници, од кои два можат да бидат поделени и споени со двата неподелени прашници. Гинецеумот има две карпели. Членовите на потфамилијата *Papaveroideae* (Сл. 105) често имаат обоен латекс во млечни жлезди, како и радијални цветови. Цветовите скоро секогаш имаат круг од чашкини ливчиња што отпаѓаат брзо, два круга венечни ливчиња со петали што се често збрчкани, голем број прашници и надцветен гинецеум од две до многу карпели. Капсулите можат да имаат пори, на пример, кај булката (*Papaver*).

Економски најважното растение од фамилијата е афионот (*Papaver somniferum*). Тој се одгледува во последните 3,500 години. Недоразвиената капсула (Сл. 105) се загребува за да се собере млечниот латекс, кој содржи опиум со морфински алкалоиди тебаин, кодеин и морфин. Семенките од овој вид не содржат алкалоиди и се користат како извор за масло и за пециво.



Сл. 105. Ranunculales, Papaveraceae. (a–e) Papaveroideae. (a, b) *Papaver rhoeas*. (a) Цвет. (b) Цветен дијаграм. (c–e) *P. somniferum*. (c) Кутијка со стугми и пори во перикарпот. (d) Плод (делумен напречен пресек) ги покажува париеталните плаценти. (e) Семенка, (надолжен пресек) со теста, ендосперм и ембрион. (f–h) *Fumarioideae*, *Corydalis cava*. (f) Цвет (надолжен пресек) со прашници (внатрешните прашници поделени, половина споени со надворешните прашници: $1/2+1+1/2$) и (g) плодник. (h) Цветен дијаграм

Lardizabalaceae и тропската **Menispermaceae** се главно лијани и често имаат еднополни, еднородни или двородни, тримерни цветови. Анемофилни дрвја со безперијантни цветови се сретнуваат во родот *Euptelea* (Eupteleaceae).

Ред Proteales

Редот Proteales обединува три многу различни фамилии (Nelumbonaceae, Platanaceae и Proteaceae), неодамна сместени во овој ред. Сите нив, пред сè, ги поврзува присуството на еден семенов зачеток во плодникот; како и заради семенките со малку, или без ендосперм, често ортотропните семенови зачетоци, хорикарпниот гинецеум и обично димерните цветови. Nelumbonaceae и Platanaceae имаат апикална плацентација, додека Platanaceae и Proteaceae имаат

сличности во градбата на дрвото. Поврзувањето на овие три фамилии е еден од најизненадувачките резултати во молекуларната систематика.

Дрвјата од **Platanaceae**, со *Platanus* како единствен род, имаат мали еднополни цветови, распоредени во густо пакувани сферични соцветија. Женските цветови имаат помеѓу пет и девет слободни карпели. По реките во сливот на Вардар во Македонија посебен тип на шумско живеалиште образува платанот (чинарот) *Platanus orientalis*.

Површинската сличност на цветот на лотосот (*Nelumbo*) **Nelumbonaceae** со *Nymphaeaceae* се должи на тоа што се акватични растенија со штитовидни листови на долги дршки. Епикутикуларните восочни кристали кои се формираат како празни тубули им овозможуваат на листовите лесно отфрлање на водата и нечистотиите. Многу крупните цветови имаат две чашкини ливчиња, голем број петали и прашници и 2-30 слободни карпели кои се вмакнати во флоралната оска која формира инвертен конус.

Актиноморфните или зигоморфните цветови ($\uparrow [P2+2A2+2]G1$) на дрвенестите, грмушестите или дрвовидните **Proteaceae**, имаат прост перијант од четири тепали, четири прашници и само една карпела со еден до голем број семенови зачетоци. Многу видови од оваа фамилија богата со видови се наоѓаат во Австралија и во јужна Африка и се адаптирани кон екстремно засушување и понекогаш исто во природно појавени пожари. Видовите на, на пример, *Banksia*, *Hakea* и *Grevillea* продуцираат тврди задрвенети плодови кои остануваат закачени за растението долги години и се отвараат само кога се изложени на пожар. *Proteaceae* често се опрашуваат со мали цицачи или торбари, а нивните семенки често се распространуваат со птици. Појавувањето на главните гранки во *Proteaceae* се има случено пред распаѓањето на Gondwana.

Ped Sabiales

Тропската фамилија **Sabiaceae** (3 родови, над 100 видови) има несигурна положба – се издвојува во посебен ред, или се смета за дел од редот *Proteales*.

Ped Trochodendrales

Редот **Trochodendrales** е мал ред од зимзелени дрвја со една фамилија (**Trochodendraceae**) и два монотипски родови (**Trochodendron**, **Tetracentron**) со ограничено таспространување (Јапонија, Тајван, Непал). Заради градбата на дрвото во кое нема трахеи, што е ретка појава кај скриеносемените, како и заради ентомофилните и полиандрични цветови (*Tetracentron sinense* $*P2+2 A2+2 G(4)$; *Trochodendron* $\partial P0 A\infty G(4-\infty)$) со слабо сраснати плодни листови, редот долго време бил сметан за примитивен и се поврзувал со Магнолиидите.

Ped Buxales

Редот **Buxales** (од монотипскиот надред *Buxanae*) содржи две фамилии со пет родови и со околу 70 видови. Покрај малата фамилија *Didymelaceae* од Мадагаскар, фамилијата на зелениката (*Buxaceae*) ги содржи повеќето видови (5 родови со 70-ина видови). Фамилијата се одликува со еднополни цветови (машки $*P(0)2-4 A4-\infty G0$; женски $*P0 A0 G(2-)(3)(-4)$). Родот *Buxus* (зеленика) е познат како украсно растение (кај нас *Buxus sempervirens*), кое лесно се обликува како жива ограда, а е ценето од копаничарите и заради густото дрво (со трахеиди).

ЦЕНТРАЛНИ (ЈАДРОВИ) ЕУДИКОТИЛНИ РАСТЕНИЈА

Централните еудикотили од базалните еудикотили се разликуваат во однос на бројот, типот и распоредот на флоралните органи. Додека базалните еудикотили главно имаат триколпатни поленови зрна и немаат елагична киселина, централните еудикотили содржат елагична киселина,

а нивните поленови зрна се триколпоратни. Покрај тоа значајно е што се карактеризираат со повеќе или помалку фиксна флорална морфологија, имаат примарно пентамерни **прешлени**, перијантот е диференциран на чашка и венче, чашкините ливчиња имаат три, а венечните една **лисна трага**, **два круга на андрецеумот**, гинецеум граден од **5 или 3 карпели**, **аксијална плацентација** и т.н. Кај многу од централните еудикотили (главно кај Розидите, многу поретко кај Астеридите) можат да се сретне секундарна полиандрија, со центрифугално умножување на примарните 5 или 10 зачетоци на прашници.

Централните еудикотилни растенија ја сочинуваат најголемата група кај скриеносемените растенија. Тие вклучуваат два големи надредови – Rosanae и Asteranae, како и шест редови кои не припаѓаат кон овие групи: Berberidopsidales, Dilleniales, Caryophyllales, Santalales, Saxifragales и Vitales.

Монофилијата на оваа голема група скриеносемени е цврсто поддржана со молекуларни податоци (*rbcL*, *atpB*, 18S секвенци). Староста на централните еудикотили е проценета на 113-116 милиони години, со посебно силна дивергенција започната пред околу 109 милиони години. Најстарите фосилни наоди на цветови кои несомнено припаѓаат на централни еудикотили потекнуваат од Креда (Ценоманиум), т.е. од време пред 96-94 милиони години.

Роднинските односи меѓу централните еудикотили се подложни на сомневање, примарно поврзано за издвоените редови, како што се Santalales, Vitales, Saxifragales, Caryophyllales, Dilleniales, Berberidopsidales и Gunnerales, чии односи со групите Rosanae и Asteranae се нејасни и подложни на промени. Во поново време се распоредуваат во независни надредови.

РЕДОВИ КОИ НЕ ПРИПАЃААТ КОН ROSANAE И ASTERANAE

Најзначајните и според бројот на видовите најголемите редови кои не се приклучени во главните еволуциски гранки на еудикотилите се Caryophyllales, Saxifragales и Santalales (Таб. 6). Според постоечките сознанија, тие покажуваат независни еволуциски патишта и во поново време се распоредуваат во независни истоимени надредови.

Таб. 6 Диверзитет и распространување на еудикотилни редови кои не припаѓаат кон Rosanae и Asteranae

Група/Надред	Ред	Диверзитет и распространување (родови/видови)
	Gunnerales	<i>Gunneraceae</i>
	Berberidopsidales	<i>Aextoxiaceae</i> 1 род/1 вид, Чиле; <i>Berberidopsidaceae</i> 2/3, Чиле, источна Австралија
	Dilleniales	<i>Dilleniaceae</i> 12 родови/300 видови, пантропска
	Caryophyllales	<i>Ancistrocladaceae</i> 1 род/12 видови, палеотропски; <i>Asteropeiaceae</i> 1/8, Мадагаскар; <i>Dioncophyllaceae</i> 3/3, Африка; <i>Droseraceae</i> 3/115, космополити; <i>Drosophyllaceae</i> 1/1, Шпанија, Португалија; <i>Frankeniaceae</i> 1/10, космополити, распрснато; <i>Nepenthaceae</i> 1/90, Мадагаскар, Југоисточна Азија, северна Австралија; <i>Physenaceae</i> 1/2, Мадагаскар; <i>Plumbaginaceae</i> 27/836, космополити, главно Медитеран и Југозападна Азија; <i>Polygonaceae</i> 43/ 1,100,

		космополити; <i>Rhabdodendraceae</i> 1/3, тропска Јужна Америка; <i>Simmondsiaceae</i> 1/1, југозападот на Северна Америка; <i>Tamaricaceae</i> 5/90, Евроазија, Африка „Централни Caryophyllales“ (“Core Caryophyllales”) <i>Achatocarpaceae</i> 3 родови/7 видови, Америка; <i>Aizoaceae</i> 123/2,000, тропи и субтропи од јужната хемисфера, главно југот на Африка; <i>Amaranthaceae</i> 70/800, космополити; <i>Barbeuiaceae</i> 1/1, Мадагаскар; <i>Basellaceae</i> 4/20, пантропски, главно Америка; <i>Cactaceae</i> 100/1,500, Америка, еден вид во Африка; <i>Caryophyllaceae</i> 86/2,200, космополити; <i>Chenopodiaceae</i> 110/1,700, космополити; <i>Didiereaceae</i> 7/16, Мадагаскар, Источна Африка и Јужна Африка; <i>Halophytaceae</i> 1/1, Аргентина; <i>Hectorellaceae</i> 1/2, Нов Зеланд, Кергулен; <i>Limnaceae</i> 2/23, Африка, Јужна Азија, Австралија; <i>Lophiocarpaceae</i> 2/6, Африка; <i>Molluginaceae</i> 9/87, главно Јужна Африка; <i>Nyctaginaceae</i> 30/395, пантропска, до топла умерена зона; <i>Phytolaccaceae</i> 18/65, главно неотропски; <i>Portulacaceae</i> 36/395, космополити, главно во Америка; <i>Sarcobataceae</i> 1/2, Северна Америка; <i>Stegnospermataceae</i> 1/3, Америка
	Santalales	<i>Balanophoraceae</i> 17 родови/50 видови, пантропски; <i>Erythraliaceae</i> 13/65, пантропски; <i>Loranthaceae</i> 68/950, космополити; <i>Misodendraceae</i> 1/11, умерена Јужна Америка; <i>Olacaceae</i> 14/103, пантропски; <i>Opiliaceae</i> 10/72, пантропски; <i>Santalaceae</i> (ги вклучува и <i>Viscaceae</i>) 44/990, космополити; <i>Schoepfiaceae</i> 1/25, тропска Америка, Југозападна Азија
	Saxifragales	<i>Altingiaceae</i> 1 род/13 видови, Југоситочна до Источна Азија, Северна до Централна Америка; <i>Aphanopetalaceae</i> 1/2, Австралија; <i>Cercidiphyllaceae</i> 1/2, Кина, Јапонија; <i>Crassulaceae</i> 34/1,370, космополити, чести на суви локалитети; <i>Cynomoriaceae</i> 1/2, Медитеран, Југозападна Азија; <i>Daphniphyllaceae</i> 1/10, Источна до Југоисточна Азија; <i>Grossulariaceae</i> 1/150, северна хемисфера, Анди; <i>Haloragaceae</i> 8/145, космополити, главно Австралија; <i>Hamamelidaceae</i> 27/82, дисјунктни космополити; <i>Iteaceae</i> 2/18, Источна и Југоисточна Азија, источот на Северна Америка; <i>Paeoniaceae</i> 1/33, Еуразија, ретко Северна Америка; <i>Penthoraceae</i> 1/1–3, Источна до Југоисточна Азија; <i>Peridiscaceae</i> 3/9, Јужна Америка, Западна Африка; <i>Pterostemonaceae</i> 1/3, Мексико; <i>Saxifragaceae</i> 29/630, главно северна хемисфера, Анди, умерени до арктички области; <i>Tetracarpaaceae</i> 1/1, Тасманија

Ред *Gunnerales*

Редот **Gunnerales** (надред *Myrothamnanae*) по сè судејки зазема сестринска положба во однос на сите останати централни дикотили.

Овој мал ред со две монотипски фамилии (*Gunneraceae* и *Myrothamnaceae*) и со околу 50 видови, меѓу другото се одликуваат и со атипично димерно околуцветие. Грмушестиот род *Gunnera* (*Gunneraceae*), кој населува влажни и кисели станишта, има големи листови (ламина до 2 m во дијаметар) и жлезди во близина на нодиумите, кои се исполнети со лига во која живее симбиотска азотофиксирачка цијанобактерија *Nostoc*.

Ped Caryophyllales

Редот **Caryophyllales** е најголем и содржи 33 фамилии и сочинува 6,3% од вкупната разновидност на еудикотилите. Староста на групата се проценува на 104-116 милиони години. Оваа група, која обично се сретнува во многу аридни и солени хабитати, често има аномално секундарно задебелување, настанато со развивање на додатен камбиум.

Редот несомнено е монофилетски, издвоен од останатите групи со бројни синапоморфни особини, пред сè, со поседувањето на ендостомни семени **зачетоци** (т.е., со микропила која е формирана од внатрешниот интегумент); нивниот **ендотециум** настанува директно од субепидермалниот слој на антеридијалниот сид, додека формирањето на ендоспермот (ако го има) е нуклеарно. Покрај тоа, **пластидите** на ситестите цевки содржат протеини (за разлика од повеќето други триколпати, чии пластиди содржат скроб); имаат **пигменти** од беталаинската група (црвени до жолти, иако фамилијата Caryophyllaceae има и антоцијани); **губиток на rpl2 интронот** на cpDNA, слободна централна плацентација; ембрион потковичесто свиен во семенката, перисперм наместо редуцираниот, или целосно отсутен ендосперм; посебности во развојот на сидот на антерите, отуство на микориза и т.н. Редот Caryophyllales во голема мера се совпаѓа со група која претходно беше позната как Centrospermae или Caryophyllidae, порано третирана како подкласа.

Положбата на редот (и истоимениот надред) не е јасен, па се врзува за групата Rosanae и има сестринска положба во однос на Asteranae.

Од преостанатите фамилии од редот, посебно внимание привлекуваат сродните и релативно изолирани фамилии на карниворни растенија, Droseraceae и Nepenthaceae, секоја со своја низа од многу специфични приспособувања. Недостатокот на минерални и други материи во подлогата на овие растенија се надоместува со лов и разградување на животни, главно инсекти.

Фамилијата **Droseraceae** има три инсективорни родови со околу 120 видови. Општата градба на цветот е $*K5\ C5\ A5-\infty\ G(3-5)$. Секој од родовите има развиено посебна стратегија за лов на животни. Со ловот се дополнува недостатокот на хранливи материи на живеалиштето што го населуваат, особено соединенија богати со азот (најчесто тресетишта). Во Македонија се развиваат видовите *Drosera rotundifolia* и *Aldrovanda vesiculosa*.

Монотипната фамилија **Nepenthaceae** (еден род, *Nepenthes*, со 90 видови) е распространета во тропските региони од Мадагаскар до Нова Каледонија (Сејшели, Шри Ланка, Индонезија, Малезија, Филипини, Тропска Австралија). Еднополните цветови на овие растенија општо се градени според цветните формули: машки - $*K(3)4-(5-6)\ A4-24\ G0$; женски $*K(3-)-4-(5-6)\ A0\ G(3-)-4$. Овие растенија се ползечки или увивни, а листовите се силно модифицирани во посебни органи за лов на животни (најчесто инсекти, но и полжави, мали водоземци и влекачи, па дири и ситни цицачи).

Основата на листот со прилисниците е силно зголемена и ја презема улогата за асимилација. Лисната дршка помалку или повеќе потсетува на ластар и помага при качувањето, додека лисната ламина е преобразена необична структура која личи на бокал. Врвот на ламината најчесто како поклопец го покрива отворот на „бокалот“ и спречува разредување со дожд на содржината во него. Инсектите најчесто се привлечени со шарениот и зголемен раб на бокаловидната структура (усна или перистом) и од лачењето на мирисна жлезда, која може да биде сместена под поклопецот.

Посетителите паѓаат во бокалот во кој растението лачи леплива течност. Паѓањето и подоцна, излегувањето, го потпомага слој од восочни плочки со кои се обложени перистомот и внатрешноста на бокалот, а кои се откинуваат под нозете на инсектот. Долниот дел од оваа клопка има жлезди со кои растението ги апсорбира хранливите материи од мртвиот плен. Значи, ловот е пасивен, што значи дека ниту еден дел од стапицата не се движи.

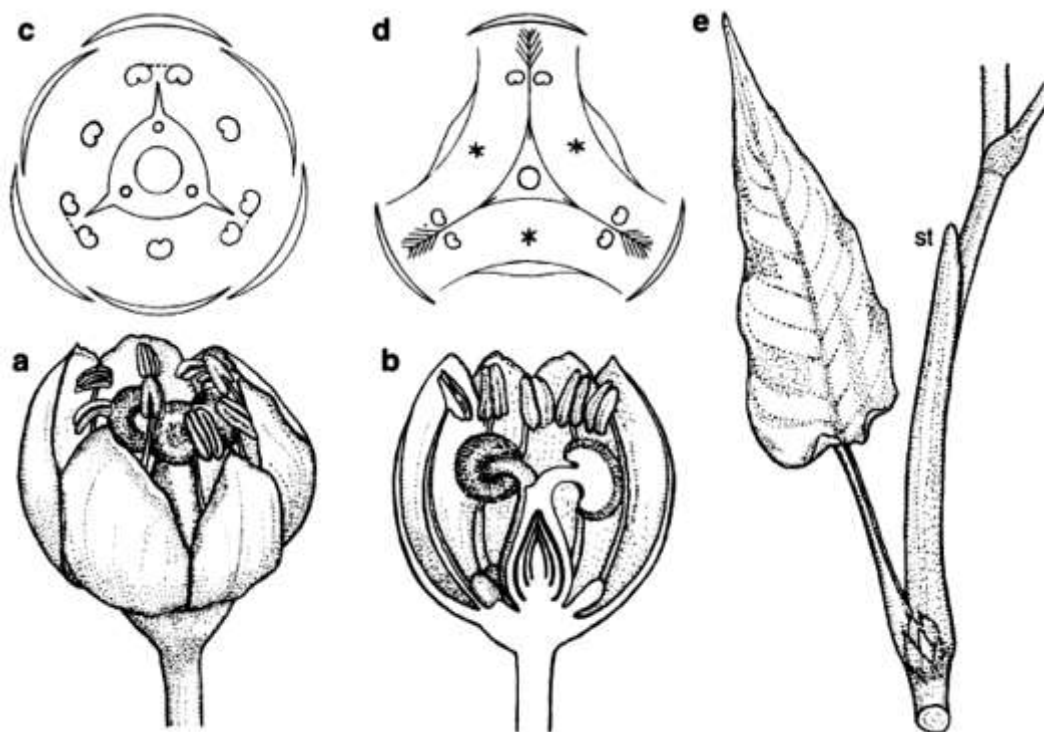
Меѓутоа, во внатрешноста на бокалот често се развива мала биоценоза отпорна на дигестивните ензими на растението. Имено, бројни специјализирани животни (инсекти, ларви, пајаци, па дури и еден вид рак) го населуваат бокалот и наоѓаат привремено или постојано засолниште, таму се одвива дел од нивниот животен циклус, се хранат со детритус или ловат други животни кои упаѓаат тука.

Фамилијата **Aizoaceae** се сукулентни тревести растенија, вообичаено со CAM или C₄ типови на метаболизам, распространети во најголема мера на подрачјата на јужна Африка и Австралија, но и во други тропски и субтропски региони. Цветовите на овие растенија се одликуваат со хипанциум и со бројни прашници од кои повеќето се стерилни петалоидни стаминодии. Овие растенија поседуваат прилагодувања кон екстремно аридни услови: развиени се меурести клетки од епидермисот за складирање на вода, градбата на стеблото и на листовите е сукулентна, бројот на листовите е редуциран и т.н. Посебно е познат и популарен во хортикултурата родот на т.н.р. „камени цветови“, *Lithopos*. Кај ова растение од подлогата едвај сиркаат само два листови, кои од околината не се разликуваат по бојата, а само мала површина од епидермисот (т.н.р. „прозор“) пропушта светлина на тенок слој фотосинтетски клетки кај внатрешните листови или кај базалната страна на листовите.

Фамилијата **Nyctaginaceae** посебно е позната по честите украсни растенија, како што се *Mirabilis jalapa*, *Abronia*, медитеранската *Bougenvillea spectabilis* и други. Интензивните бои на цветот, како и нектарот што го лачи нектарниот диск кај овие цветови, ги привлекуваат пчелите, пепертуките, молците и птиците како орашувачи. Околуцветието кај овие растенија обично гради долга цевка, чија основа често останува и како кожеста или сочна обвивка на плодот оревче. Кај бугенвилеата обоените прицветни листови се највоочлив дел од растението и остануваат како сува кожеста обвивка врзана за оревчето, со што се олеснува неговата анемохорија.

Фамилијата **Plumbaginaceae** се карактеризира со пентамерен перијант, диференциран на чашка и венче, епипетален прашнички круг и пентамерен, несептатен овариум со базален семенов зачеток. Таа опфаќа пустински, полупустински и морски крајбрежни ксерофити и халофити. Заради карактерот на живеалиштата, овие растенија често имаат сукулентна градба. Во Македонија се сретнуваат родовите *Limonium* (се размножува со агамоспермија), *Armeria* (два вида; често има хетероморфни цветови), а чест е видот *Plumbago europaea*.

Малата фамилија **Tamaricaceae** опфаќа 5 родови со 90-ина видови, од кои кон родот *Tamarix* (*K5 C5 A(5) G(2-5)) припаѓаат дури 55. Тие се широко распространети во Европа и Африка, особено во Медитеранот, а се натурализирано во Северна Америка. Овие растенија се многу толерантни на високи концентрации на соли во почвата. Солта ја акумулираат во листовите, а потоа ја излучуваат со гутација. Во флората на Македонија се застапени родовите *Tamarix* (со неколку видови) и *Myricaria* (*M. germanica*), кои се развиваат по речни крајбрежја. Семенките од *Simmondsia chinensis* (Simmondsiaceae) содржат јојоба масло, важно за современата козметичка индустрија.



Сл. 106. Caryophyllales, Polygonaceae. (a, b) *Rheum officinale* (цел цвет и надолжен пресек, зголемено). (c, d) Цветни дијаграми од *Rheum* и *Rumex*. (e) Изданок со лист и охреа од *Polygonum amplexicaule*. st ochrea

Претставниците од фамилијата **Polygonaceae** имаат перијант формиран од два идентични тримерни кругови или еден пентамерен круг, прашници распоредени во еден или два круга, и обично овариум кој не се расцепува и кој има само еден базален семенов зачеток (Сл. 106). Листовите се алтернирачки; нивните сраснати прилисници го обвиваат стеблото како **охреа** (Сл. 103), која за време на натамошниот раст на стеблото се задржува како **ракавец** околу основата на секој интернодиум. Перијантот на главно малите, хермафродитни или еднополни цветови е, во врска со анемофилија, понекогаш невоочлив, а понекогаш е петаловиден (чашковиден), како кај *Fagopyrum esculentum* (хелда) кај ентомофилните видови од родот *Polygonum* и блиските таксони, како и кај некои тропски родови (на пример, *Coccoloba*). Штавејот (*Rumex*) има внатрешен перијантен круг, кој останува прикачен на плодот и се развива во структури кои го олеснуваат летањето, пливањето или прикачувањето. Унилокуларниот овариум има три (две до четири) сраснати карпели и се развива во едносемено оревче. Централноазиските и источноазиските планини се дом на добро познатото и медицинското растение рабарбара (*Rheum*).

Преостанатите фамилии, обединети во т.н.р. „**јадрени Caryophyllales**“, се одликуваат со многу заеднички карактеристики, заради што беа групирани како Caryophyllales sensu stricto. Тие имаат радијално симетрични пентамерни цветови со прост или двоен перијант и еден или два прашнички кругови, или полимерен андрецеум настанат со центрифугален дедублемен. За оваа група се особено карактеристични бетацијанидите кои содржат азот, и бетаксантините (беталаини), кои се застапени како флорални пигменти наместо антоцијанини, како што се феруличната киселина од клеточниот сид. Покрај тоа, пластидите од ситестите цевки имаат протеински филаменти кои

опкружуваат протеински кристал, а поретко и скробни зрна, семеновите зачетоци се кампилотропни, со извиткан ембрион, семенките имаат скробен перисперм, додека поленовите зрна (при цветање) често имаат голем број апертуре, расеани по целата површина.

Кај Molluginaceae и Caryophyllaceae се наоѓаат антоцијанини наместо беталаини. **Molluginaceae** понекогаш се дрвенести и слабо сукулентни, и често имаат прост перијант, триколпатни поленови зрна, како и гинецеум со оскина плацентација.

Фамилија Caryophyllaceae

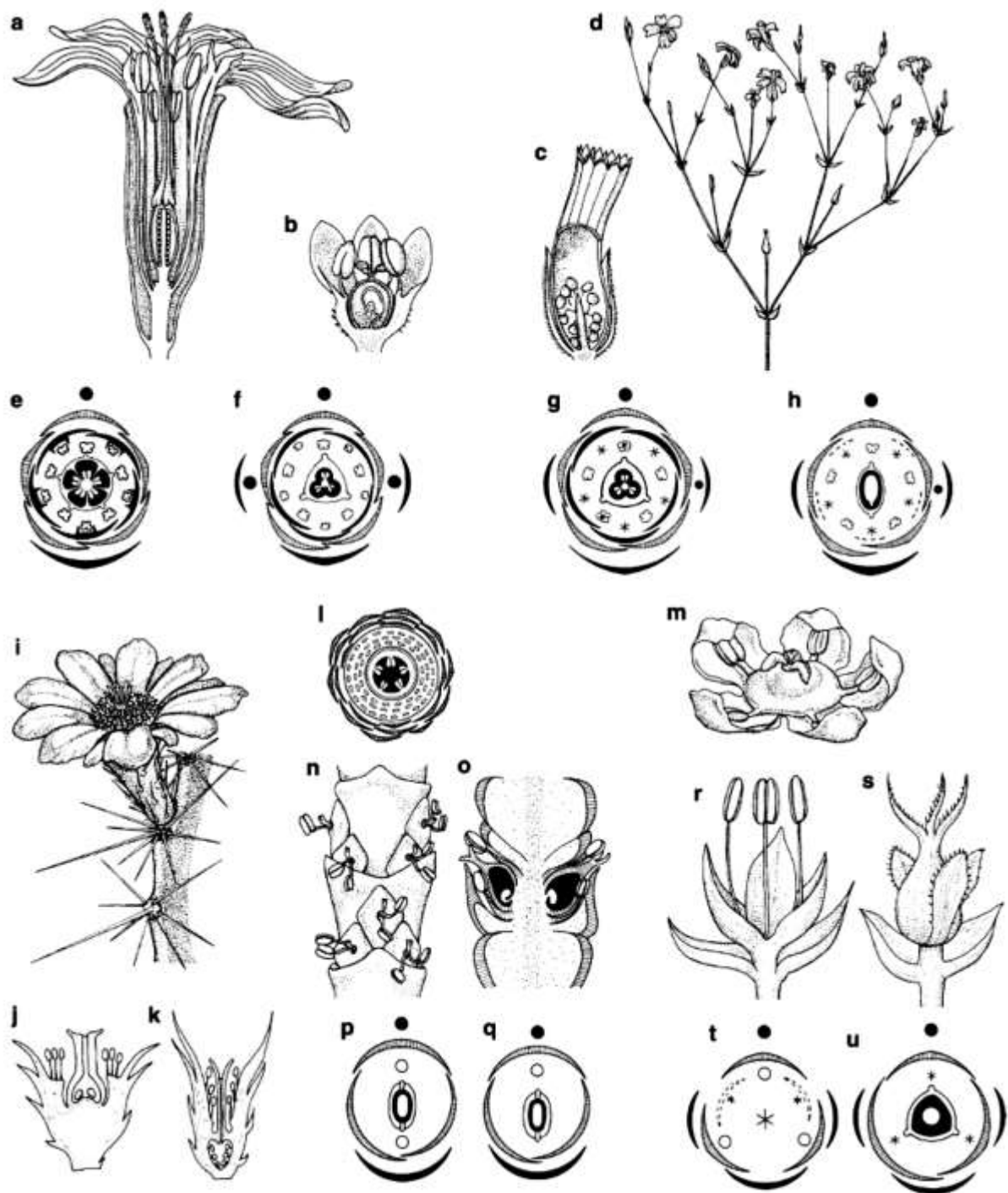
*K(3)4-5 C0-5 A1-10 G(2-5(-10))

Членовите од фамилијата **Caryophyllaceae** се скоро секогаш тревести. Кај оваа фамилија особено честа форма на соцветие е тирсот¹³ (Сл. 107). Некои родови имаат прост перијант (на пример, *Herniaria*); други имаат двоен перијант со чашка и венче (на пример, *Cerastium*, *Agrostemma githago*, *Silene viscaria*; Сл. 107). Цветовите се обдиплостемони, додека прашниците можат да бидат редуцирани на еден круг, кој пак може да биде некомплетен (на пример, *Stellaria media*; Сл. 107). Бројот на карпелите често е редуциран до три (на пример, *Silene*, *Stellaria*) или две (на пример, *Dianthus*). Двodomноста се јавува ретко (на пример, *Silene dioica* и *S. latifolia*). Плодовите генерално се многусемени кутијки што се отвараат со запци. Распаѓањето на септата за време на развитокот на кутијката резултира со централна плацента (Сл. 107). Бројот на семеновите зачетоци често е редуциран на еден кај мали цветови, при што наместо кутијка се формира едносемено оревче (ахенија) (на пример, *Scleranthus*, *Hernaria*).

Chenopodiaceae, кои содржат беталаин, генерално се хермафродитни, но понекогаш имаат и еднополни цветови со прост и невоочлив, обично тримерен до пентамерен перијант, епипетален прашнички круг и димерен или тримерен гинецеум со базален семенов зачеток, од кој се развива едносемена ахенија или многу ретко пиксидија (Сл. 107). Овие особини се сретнуваат кај родовите *Chenopodium* и *Beta* (Сл. 107). Бројот на тепалите и на прашниците често е редуциран уште повеќе, а цветовите стануваат еднополни. *Salicornia* (Сл. 107) често има само три или четири тепали и еден или два прашници (Сл. 107), додека често двodomниот *Atriplex* може да има цветови без перијант. **Chenopodiaceae** вообичаено растат на солени, аридни до семиаридни живеалишта покрај морските брегови, како и на нарушени области и можат да имаат сукулентни листови или стебла. Хигрохалофитните сукулентни стебла на родот *Salicornia* играат значајна улога во талозите од мил на калливи земјишта. Култивираните форми од репка се добиени од крајбрежната *Beta vulgaris* ssp. *maritima*. Спанаќот (*Spinacia oleracea*) се користи како зеленчук. **Chenopodiaceae** често се разгледуваат како дел од **Amaranthaceae**, од кои се разликуваат како морфолошки, така и молекуларно. **Amaranthaceae** вклучуваат неколку хортикултурни, економски важни и рудерални видови од родот *Amaranthus* (штир), кој понекогаш има еднополни цветови (Сл. 107).

Останатите фамилии од Caryophyllales продуцираа само беталаини. Блиски односи можат да се забележат помеѓу Basellaceae, Didiereaceae, Portulacaceae и Cactaceae.

¹³ Тирс: гроздовидно соцветие кај кое цветовите се заменети со цимозни соцветија



Сл. 107. Caryophyllales. (a–h) Caryophyllaceae. (a, b) Цветови од *Silene nutans* и *Herniaria glauca* (надолжен пресек). (c) Кутијка од *Cerastium holosteoides* (пресек). (d) Соцветие од *Cerastium* sp.: дихазиум. Цветни дијаграми од (e) *Silene viscaria*, (f) *Silene vulgaris*, (g) *Stellaria media* и (h) *Paronychia* sp. (i–l) Cactaceae. (i) *Echinocereus dubius*, раб од стебло со ареоли и цвет. (j, k) Цвет од примитивен (*Pereskia*) и изведен кактус, со конкавен рецептакулум и стеснет гинециум (надолжен пресек). (l) Цветен дијаграм од *Opuntia* sp. (m–q) Chenopodiaceae. (m) Цвет од *Beta trigyna*. (n–q) Сукулентен изданок со цветови (целосно и надолжен пресек), цветни дијаграми со два или еден прашник кај *Salicornia europaea*. (r–u) Amaranthaceae. *Amaranthus* sp., машки и женски цвет и цветни дијаграми

Cactaceae, очигледно изведена од *Portulacaceae*, се главно стеблени сукуленти. Нивните столпчести или сплеснати (на пример, *Opuntia*), надолжно ребрести (на пример, *Cereus*), или сферични и грутчести (на пример, *Mammillaria*) стебла секогаш имаат трнови, често собрани во групи од трнови (ареоли) кои се модифицирани изданоци и лисни примордии (Сл. 107). *Pereskia*, базален род во фамилијата, е единствена група која има нормални листови. Мали лушповидни или осилковидни листови се наоѓаат во многу рани стадиуми (на пример, *Opuntia*). Сесилните цветови имаат полимерен и спирално распореден перијан кој е чашковиден од надворешната, а венчевиден од внатрешната страна, голем број прашници, како и голем број карпели кои се сраснати со подцветниот плодник (Сл. 107). Тие се развиваат во бобинковиден плод. Често во фамилијата полинацијата е со птици, лилјаци или молци. Кактусите скоро исклучиво се наоѓаат во Америка, првенствено нативни во пустините и полупустините на југозападот од САД, Мексико и земјите од Андите. Покрај многу малите форми, овде исто така има и видови кои растат до 15 m во висина (на пример, *Carnegiea gigantea*). Некои родови (на пример, *Rhipsalis*, *Epiphyllum*, *Zygocactus*) исто така живеат епифитски во шуми. Видот *Opuntia ficus-indica*, кој е натурализиран во медитеранскиот регион, има јадливи плодови.

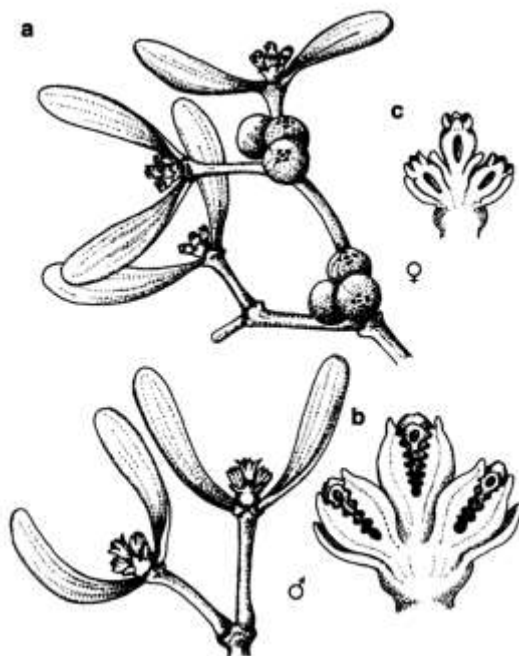
Ped Santalales

Редот *Santalales* содржи 8 полупаразитски дрвенести или поретко тревести фамилии со 151 род и вкупно 985 видови. Староста на редот се проценува на околу 113-115 милиони години. Овој ред поседува низа специфични особини: отсутствуваат микориза, коренови влакна, полиацетилени и астросклереиди во дршките и во мезофилот на листовите; клетките во листовите содржат силициумска киселина; чашката е често редуцирана, а единствениот прашнички круг е сраснат со петалите (епипетални прашници); семеновите зачетоци имаат два, или почесто, само еден интегумент и се тенуинуцелатни. Често (особено кај *Loranthaceae*, *Viscum* и блиските групи) зачетоците со интегумент и со нуцелус не се препознатливи (Сл. 108), додека ембрионалните торбички се поставени во ткивото на плацентата. Плодовите се обично лепливи бобинки со само една семенка или воопшто немаат семенки (кај видови без диференцирани зачетоци). Овие плодови се распространуваат со птици, со што се овозможува, на пример кај *Viscum*, колонизација на гранки.

Големата фамилија ***Loranthaceae*** опфаќа 68 родови со 950 видови. Општата градба на цветот е *K(5-6) [C(5-6) или C5-6 A6] $\hat{G}$ (3-4). Претставниците се широко распространети епифитски стеблени полупаразити кои со хаусториуми продираат во спороводниот систем на домаќинот. Хаусториите потекнуваат од коренот, а растенијата се препознаваат главно по наспрамните и често месести листови со целокраен раб и со често издолженото соцветие. Плодовите се едносемени бобинки со леплив мезокарп, кои се распространуваат главно птици. Во Македонија се сретнува жолтата имела (*Loranthus europaeus*).

Фамилијата ***Santalaceae*** содржи 44 родови со 990 полупаразитски видови. Општата формула е *K0 C3-5 A3-5] $\hat{G}$ (2-5), но се развиваат и еднополни цветови – машки: *P3-5 A3-5 G0; женски *P3-5 A0 G(3-4), со можност да бидат задржани рудиментирани остатоци од другиот пол (на пример,

Osyris). Познати родови, присутни во Македонија, се *Viscum* (*V. album*), *Thesium* (*T. macedonicum*, *T. alpinum* и други), *Osyris* (*O. alba*) и *Comandra* (*C. elegans*).



Сл. 108. Santalales, Santalaceae, *Viscum album*. (a) Изданок со машки и женски цветови и плодови. (b) Машки и (c) женски троцветен дихазиум (надолжен пресек); тепалите се сраснати со прашниците или со плодникот и зачетоците: (P4 A4) или (P4 G(2))

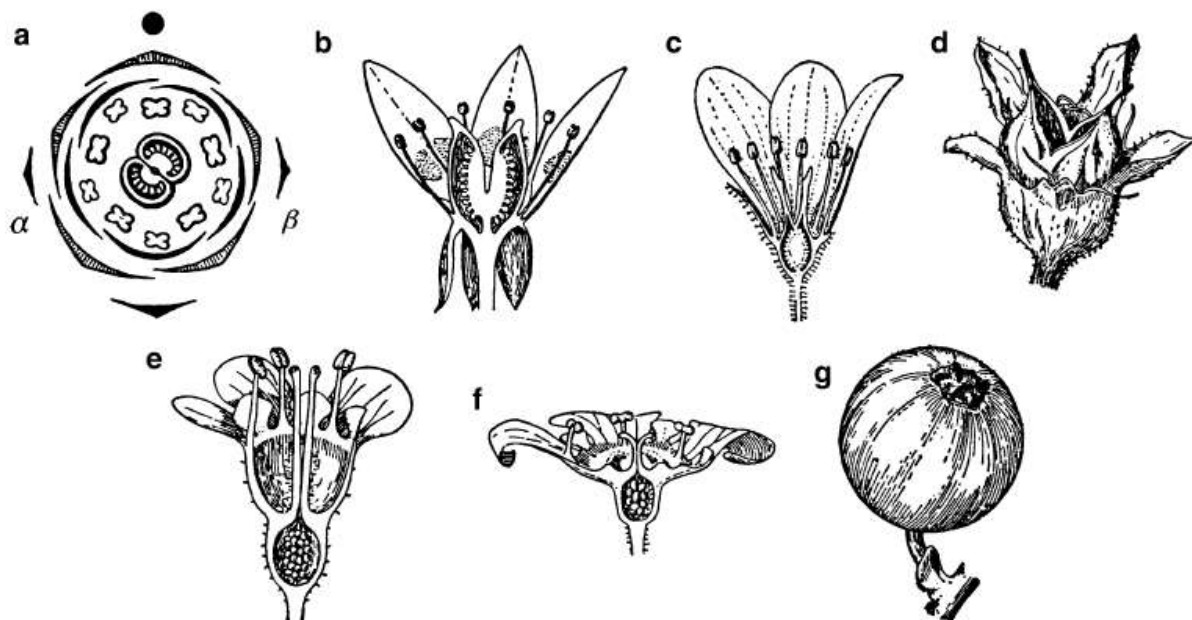
Ред Saxifragales

Третиот голем ред од оваа група е **Saxifragales**, со содржани 14 (-16) фамилии, 112 родови и околу 2.500 видови, со што опфаќа околу 1,3% од разновидноста на еудикотилите. Редот е релативно слабо застапен во тропски и субтропски подрачја. Староста се проценува на 111-121 милиони години, со дивергенција која поинтензивно започнала пред околу 92-110 милиони години. Монофилијата е цврсто потврдена со молекуларни и со морфолошки податоци, а главните особини на редот се присуството на елагична киселина, базификсни антери, честа појава на потцветен или полупотцветен плодник, карпелите можат да бидат делумно слободни, лисните запци имаат жлездести влакна и др. Во филогенетски поглед редот е сместен меѓу надредовите Rosanae и Asteranae, со можни сестрински односи кон првиот.

Редот Saxifragales денес ја вклучува и фамилијата **Hamamelidaceae** (27 родови со 80 видови), која порано се сметаше за примитивна и се приклучуваше кон поткласата Hamamelididae. Но за оваа група е утврдено дека е полифилетска, такашто денес нејзините членови се разместени во различни редови (Fagales, Malpighiales, Rosales и други).

Монотипската фамилија **Paeniaceae** (еден род со 30-ина видови) во Македонија е застапена со родот *Paenia* (божур). Заради градбата на цветот (*K2-5 C5-13 A5-∞ G2-15), полиандријата, апокарпниот гинецеум, плодовите мешоци и друго, често е сместувана во фамилијата Ranunculaceae.

Фамилијата **Crassulaceae** содржи лисни сукуленти и обично имаат пет до многу слободни карпели во еден круг. Во Македонија се сретнуваат претставници од родовите *Sedum* и *Sempervivum*, од ко некои се ендемични (*Sempervivum galicum*, *S. macedonicum* и други).



Сл. 109. Saxifragales. (a–d) Saxifragaceae. (a) Цветен дијаграм од *Saxifraga granulata* со брактеоли (a, b). (b) *Saxifraga stellaris* и (c) *S. granulata*, цветови. (d) *S. cespitosa*, кутијка со чашка. (e–g) Grossulariaceae. (e) *Ribes uva-crispa*. (f, g) *R. rubrum*, цветови и бобинки

Grossulariaceae, со единствениот род *Ribes* (Сл. 109), се грмушки. Нивните подцветни плодници (цариградско грозје, *Ribes uva-crispa*; црвената и црната рибизла, *R. rubrum* и *R. nigrum*) формираат бобинки.

Фамилијата **Saxifragaceae** главно е распространета во умерените и студени делови на северната полутопка, често во планински подрачја. Цветовите се правилни или зигоморфни, со општа формула $K4-5 C0-5 A5+5 G(2)$ или $G-2-$. Гинецеумот обично е изграден од две, често базално сраснати карпели (Сл. 106) кои се помалку или повеќе длабоко сраснати со рецептакулумот. Плодот е кутијка или меур. Видовите од големиот род *Saxifraga* растат во арктичко-алпски региони со различни животни форми (особено перничести и розетести растенија) и го достигнуваат екстремниот климатски лимит кај васкуларните растенија.

Haloragaceae главно се јавуваат во слаководни хабитати и го вклучуваат родот *Myriophyllum*, со фино разделени прешленести листови и со редуциран перијант. *Myriophyllum spicatum* е чест во голем број реки и езера во Македонија.

Редот **Gunnerales** (надред **Myrothamnanae**) по сè судејки зазема сестринска положба во однос на сите останати централни дикотили. Овој мал ред со две монотипски фамилии (*Gunneraceae* и *Myrothamnaceae*) и со околу 50 видови, меѓу другото се одликуваат и со атипично димерно околуцветие.

НАДРЕД ROSANAE (ГРУПА РОЗИДИ)

Надредот Rosanae го сочинува голема група од вистински дикотили. Староста на оваа еволутивна гранка проценета е на 108-117 милиони години, а најстарите фосили кои несомнено припаѓаат кон групата се датирани од пред околу 94 милиони години. Поновите молекуларни истражувања ја потврдуваат монофилијата, иако немалекуларните апоморфии не се јасни и содржат бројни исклучоци. Оваа група главно има цветови со двоен перијант, често со слободни петали, два прашнички круга, или пак често центрипетално или центрифугално умножен андрецеум, како и мултисептатен гинецеум со красинуцелатни семенови зачетоци со два интегументи. Формирањето на ендоспермот е нуклеарно. Тие често пати имаат нектарни дискови во основата на цветовите. Од Asteranae особено јасно се издвојуваат со листовите со **прилисници** и **битегмични красинуцелатни** семенови зачетоци, додека Asteranae најчесто имаат унитегмични и тенунинуцелатни семенови зачетоци.

Rosanae во голема мера се совпаѓаат со традиционалната поткласа Rosidae, но исто така, содржи одделни групи кои различни автори ги вклучуваат и во други еволутивни гранки. Спорен е особено односот на редот Vitales и редот Saxifragales кон розидите, како и на редот Berberidopsidales, такашто на ова подрачје можат да се очекуваат нови прилози и евентуални дополнувања на филогенетските сознанија.

Rosanae се поделени на 17 редови, 143 фамилии, 3.700 родови и скоро 80.000 познати видови содржат дури околу 30% од вкупната разновидност на семените растенија. Голем број од претставниците се од големо економско значење.

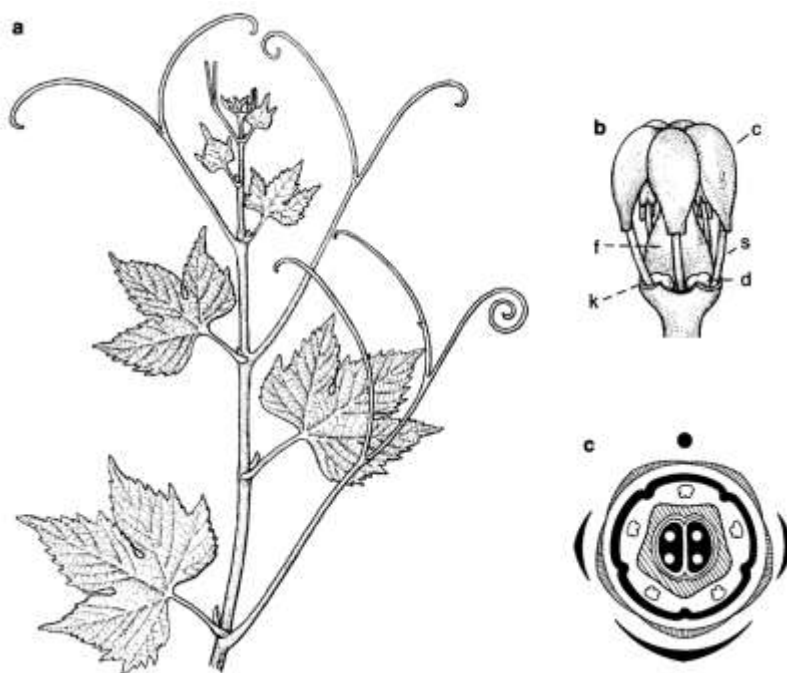
Во рамките на надредот Rosanae се имаат развиено две главни еволуциски гранки кои ги содржат скоро сите редови. Овие гранки немаат формално таксономско име, но вообичаено се нарекуваат **Еуроизиди I** и **II**, односно **Розиди I** и **II**, а во последно време на **фабиди** и **малвиди**, според најзначајните редови Fabales и Malvales. Wang et all. (2009) имаат документирано многу брза радијација во рамките на фабидите се случила пред 91 (-85) – (114-) 108 милиони години, веројано малку порано отколку што слична радијација ја зафатила и еволуциската линија на малвидите.

РЕДОВИ КОИ НЕ ПРИПАЃААТ ВО ФАБИДИ ИЛИ МАЛВИДИ

Сестринската положба во однос на сите Rosanae има редот Vitales.

Редот **Vitales** содржи само една фамилија – Vitaceae. Проценето е дека оваа еволуциска гранка се појавила пред околу 108–117 милиони години, а поинтензивна дивергенција е датирана од пред 78-92 милиони години. Содржаните 14 редови со околу 850 видови се распространети во пантропски до умерено топли региони. Фамилијата ја одликуваат синапоморфни особини, како што се: **протеински кристалоиди** и **скроб** во клетките придружнички на ситестите цевки, посебни **жлезди на листовите**, заедничко **примордијално ткиво** на прашниците и венечните ливчиња, два **апотропни семенови зачетоци** по плоден лист, **епипетални прашници**, **рафиди**, плодови **бобинки** и друго.

Фамилијата **Vitaceae** опфаќа главно лијани, кои имаат стеблени ластари наспроти нивните листови. Се смета дека овие ластари се терминалните оски на симподијален систем на разгранување (Сл. 110). Соцветијата се наоѓаат на истата положба како и ластарите. Цветовите, со тетрамерен или пентамерен перијант и андрецеум, имаат гинецеум од две сраснати карпели (Сл. 110) кои се развиваат во бобинка. Петалите се придржуваат меѓусебно со своите врвови со папили и се подигнуваат за време на цветањето. Со големо економско значење е лозата (*Vitis vinifera*), која е култивирана уште од почетокот на Бронзаното Доба. Предочна форма на култивираната е *V. vinifera* var. *sylvestris*, која е веројатно нативна во влажните шуми на Југоисточна Азија. *Vitis vinifera* се одгледува само на пењушки кои се отпорни на *Phylloxera* (штетник на лозата). Некои видови од родот *Parthenocissus* имаат ластари со терминални адхезивни дискови. Големiot род *Cissus* опфаќа одреден број стеблени сукуленти.



Сл. 110. Vitales, Vitaceae. (a, b) *Vitis vinifera*. (a) Осков систем со изданкови ластари. (b) Отворен цвет со редуцирана чашка, издигнато венче, диск, прашници и овариум. (c) *Parthenocissus quinquefolia*, цветен дијаграм. c венче, d диск, f овариум, k чашка, s прашници

ФАБИДИ (= ЕУРОЗИДИ I)

Подгрупата **Еуроизиди I (централни розиди I, фабиди)** содржи осум редови, 80 фамилии, околу 2.100 родови и скоро 52.000 видови (Таб. 7). Се чини дека еволуцијата на оваа група започнала пред приближно 91 (-85)-(114-) 108 милиони години, веројатно нешто пред малвидите. Некои редови се многу големи, како според бројот на фамилиите, така и со вкупниот број на содржани видови. Засага, тие можат да се идентификуваат со молекуларни анализи, бидејќи досега не се најдени убедливи синапоморфии (заеднички морфолошки особини). Редовите Fabales, Rosales, Cucurbitales и Fagales, со силно редуцираниот ендосперм, често имаат симбиоза со азотофиксирачки бактерии (на пример, *Frankia*, *Rhizobium*), заради што понекогаш се нарекуваат и

„азотофиксирачка гранка“. Редовите Celastrales, Malpighiales и Oxalidales споделуваат неколку особини на плодникот со втората група редови кај розидите, малвидите (= Еуроиди II). Тоа имплицира дека поделбата на фабиди и малвиди, препознаена со молекуларни анализи, не се одразува кај сите фенотипски карактеристики. Одделни фамилии содржат бројни таксони кои се извор на храна, вообичаени во култури во многу делови од светот, од исклучително економско значење (Cucurbitaceae, Fabaceae, Rosaceae).

Таб. 7 Диверзитет и распространување на фабидите (Еуроиди I).

Група	Ред/Фамилија	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Фабиди	Zygophyllales	<i>Krameriaceae</i> 1 род/8 видови, Америка; <i>Zygophyllaceae</i> 26/285, пантропски, главно на аридни живеалишта (+ <i>Huaceae</i> 2 родови/3 видови, Африка)
	Celastrales	<i>Celastraceae</i> 89 родови/1,300 видови, космополити; <i>Lepidobotryaceae</i> 2/2–3, Источна Африка, Централна Америка, Јужна Америка, распрснато; <i>Parnassiaceae</i> 2/51, северна умерена зона, од Северна до Јужна Америка; <i>Pottingeriaceae</i> 1/1, Асам до Тајланд
	Malpighiales	<i>Achariaceae</i> 30 родови/145 видови, пантропски; <i>Balanopaceae</i> 1/9, југозападен Пацифик; <i>Bonnetiaceae</i> 3/35, Југоисточна Азија, Куба, Јужна Америка; <i>Caryocaraceae</i> 2/21, Јужна Америка; <i>Centroplacaceae</i> 1/1, Западна Африка; <i>Chrysobalanaceae</i> 17/460, пантропски, главно Јужна Америка; <i>Clusiaceae</i> 27/1,050, пантропски; <i>Ctenolophonaceae</i> 1/3, Западна Африка, Југоисточна Азија; <i>Dichapetalaceae</i> 3/165, пантропски; <i>Elatinaceae</i> 2/35, космополити; <i>Erythroxylaceae</i> 4/240, пантропски; <i>Euphorbiaceae</i> 218/5,735, космополити; <i>Euphroniaceae</i> 1/1–2, Јужна Америка; <i>Goupiaceae</i> 1/2, Јужна Америка; <i>Humiriaceae</i> 8/50, Јужна Америка, Западна Африка; <i>Hypericaceae</i> 9/560, космополити; <i>Irvingiaceae</i> 3/10, палеотропски; <i>Ixonanthaceae</i> 4–5/21, пантропски; <i>Lacistemataceae</i> 2/14, тропска Америка; <i>Linaceae</i> 10–12/ 300, космополити; <i>Lophopyxidaceae</i> 1/1, Југоисточна Азија; <i>Malesherbiaceae</i> 1/24, Јужна Америка; <i>Malpighiaceae</i> 68/1,250, пантропски, главно Јужна Америка; <i>Medusagynaceae</i> 1/1, Сејшели; <i>Ochnaceae</i> 27/495, пантропски, главно Јужна Америка; <i>Pandaceae</i> 3/15, палеотропски; <i>Passifloraceae</i> 17/670, космополити, тропски до умерени топли региони; <i>Peraceae</i> 5/135, пантропски; <i>Phyllanthaceae</i> 59/1,745, пантропски; <i>Picrodendraceae</i> 24/80, пантропски; <i>Podostemaceae</i> 48/270, пантропски; <i>Putranjivaceae</i> 3/210, пантропски; <i>Quiinaceae</i> 4/55, тропска Америка; <i>Rafflesiaceae</i> 3/20, Југоисточна Азија; <i>Rhizophoraceae</i> 16/149, пантропски; <i>Salicaceae</i> со вклучени <i>Flacourtiaceae</i> 55/1,010, космополити, умерени до арктички региони; <i>Trigoniaceae</i> 5/28, пантропски, освен Африка; <i>Turneraceae</i> 10/110, тропска до топла умерена Америка, Африка, Мадагаскар; <i>Violaceae</i> 23/800, космополити.
	Oxalidales	<i>Brunelliaceae</i> 1 род/55 видови, тропска Америка; <i>Cephalotaceae</i> 1/1, југозападна Австралија; <i>Connaraceae</i> околу 12/180, пантропски; <i>Cunoniaceae</i> 27/280, главно јужна хемисфера; <i>Elaeocarpaceae</i> 12/605, пантропски, не Африка; <i>Oxalidaceae</i> 6/770, тропски до субтропски, ретки во умерената зона
	Fabales	<i>Fabaceae</i> 730 родови/19,400 видови, космополити; <i>Polygalaceae</i> 18/1,045, космополити; <i>Quillajaceae</i> 1/3, Јужна Америка; <i>Surianaceae</i> 5/8, Мексико, Австралија
	Rosales	<i>Barbeyaceae</i> 1 род/1 вид, Африка, Арабија; <i>Cannabaceae</i> 2/3, северна хемисфера; <i>Dirachmaceae</i> 1/2, Сомалија, Сокотра; <i>Elaeagnaceae</i> 3/50, главно северна хемисфера, умерени области; <i>Moraceae</i> 40/1,000, космополити; <i>Rhamnaceae</i> 55/900, космополити, главно тропски до субтропски; <i>Rosaceae</i>

		100/3,000, космополити, често во умерени, до субтропски области; <i>Ulmaceae</i> 6/30, космополити; <i>Urticaceae</i> 45/700, космополити, главно во тропски до субтропски области
	Cucurbitales	<i>Anisophylleaceae</i> 4 родови/34 видови, пантропски; <i>Begoniaceae</i> 2/1,400, пантропски; <i>Coriariaceae</i> 1/5, Мексико, до Чиле, западна медитеранска област, Хималаи до Јапонија, Нова Гвинеја, Нов Зеланд; <i>Corynocarpaceae</i> 1/6, Нов Зеланд, североисточна Австралија, Нова Гвинеја; <i>Cucurbitaceae</i> 118/845, космополити; <i>Datisceae</i> 1/2, западна Северна Америка, Југозападна Азија, Централна Азија; <i>Tetramelaceae</i> 2/2, Јужна и Југозападна Азија, Австралија
	Fagales	<i>Betulaceae</i> 6 родови/110 видови, умерени региони од северната хемисфера, Анди; <i>Casuarinaceae</i> 4/95, Австралија, Југоисточна Азија, Мадагаскар; <i>Fagaceae</i> 7/670, умерени до тропски региони, главно во северната хемисфера; <i>Juglandaceae</i> 7–10/ 50, умерена и тропска Евроазија и Америка; <i>Myricaceae</i> 3/57, космополити; <i>Nothofagaceae</i> 1/35, јужна хемисфера; <i>Rhoipteleaceae</i> 1/1, југозападна Кина, северен Виетнам; <i>Ticodendraceae</i> 1/1, Централна Америка

Ред Malpighiales

Редот **Malpighiales** е еден од најголемите редови во оваа еволуциска гранка, со опфатени 39 фамилии, 716 родови и околу 16.000 видови и сочинува околу 7,8% од вкупната разновидност на еудикотилите. Редот за прв пат се има појавено пред околу 114 милиони години, со ненадејно зголемување на разновидноста која започнала пред околу 77-81 милиони години. Повеќето од фамилиите се појавиле во препознатлив облик од палеоген. Иако монофилијата на редот е несомнена, роднинските односи на опфатените фамилии сè уште се делумно сомнителни. Припадниците на овој морфолошки хетероген ред често имаат тримерен гинецеум со суви стигми и семенки со фиброзен надворешен епидермис на внатешниот интегумент.

Фамилија Hypericaceae

*K₄₋₅ или (4-5) C₄₋₅ A_{5-∞} G₍₃₋₅₎

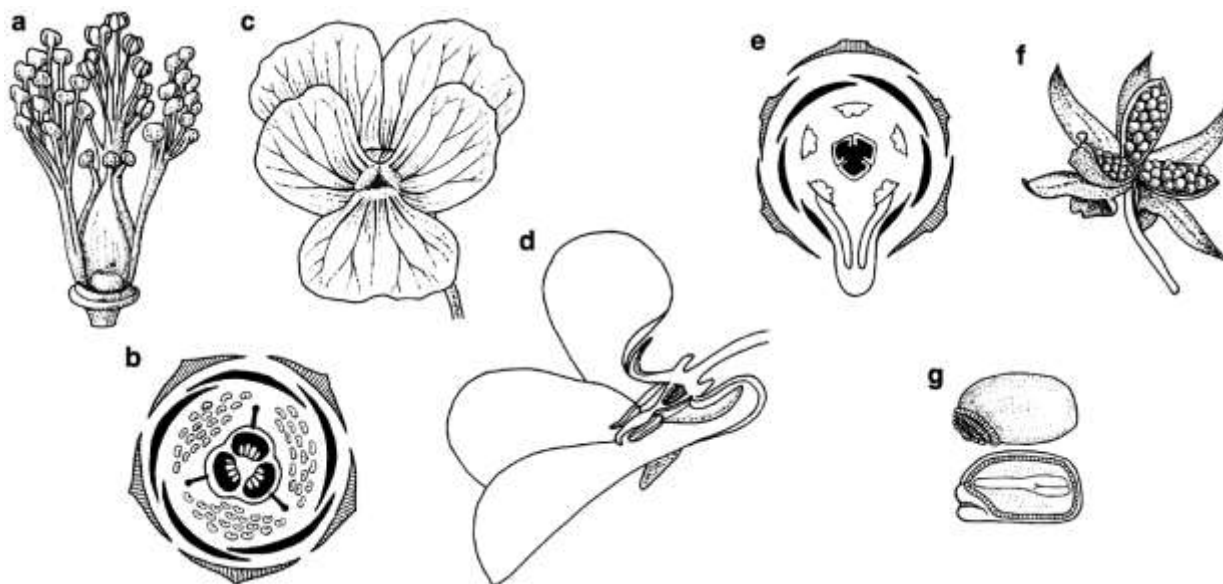
Hypericaceae се препознаваат со наспрамните, прости, целокрајни листови со точкести или линејни жлезди, цветови со 4-5 делен перијант, обично голем број прашници сраснати во снопиња, како и со надцветниот, синкарпен овариум од 3-5 карпели, и плод кутијка, бобинка или костелка (Сл. 111). Познат е големиот род *Hypericum*, со околу 350 видови, кој може да се најде и во Македонија (*H. perforatum*, *H. olympicum*, *H. rumeliacum* и други). *H. perforatum* (засеклива трева) и сродните видови од најстари времиња се користат за лечење, а екстрактите имаат антибиотско, антивирусно и антидепресивно делување. Со мацерација на ткивата во масло (обично маслиново) се ослободуваат соединенија (хиперицин, хиперфорин и други) со што се добива т.н.р. кантарионово масло, што се користи за лечење на рани, изгоретини и слично.

Фамилијата Salicaceae

*K_{0/(3)4-7(8+)} C_{0/3-8} A_{(2)4-∞} G₍₂₋₉₎

Фамилијата вклучува и некои членови од тропската фамилија Flacourtiaceae со голем број прашници. Во Македонија е застапена со родовите *Populus* (топола) и *Salix* (врба) (*Salicaceae sensu stricto*). Овој дел од фамилијата се карактеризира со скоро секогаш еднополни, дводомни цветови,

кои се, помалку или повеќе, без перијант и кои се обединети во ресесто соцветие (Сл. 112). Во дволисниот надцветен плодник се развиваат голем број семенки без ендосперм, покриени со долги влакна. Тополите и врбите се дрвенести или грмушести. Листовите се последователни и имаат прилисници. Растенијата често цветаат пред да се појават листовите. Цветовите, поставени во пазувите на брактеите, имаат многу проста структура: освен купуловидниот рецептакулум кај анемофилните тополи и една или две нектарни лушпи кај ентомофилните врби, кај машките цветови има само неколку прашници (*Populus* често има повеќе, *Salix* обично само два), додека женските цветови имаат само гинецеум. Кутијките содржат главно мали семенки со снопчиња влакна, кои остануваат вијабилни само неколку дена. Многу врби (на пример, *S. viminalis*, *S. fragilis*) и тополи (на пример, црната топола *P. nigra*; белата топола, *P. alba*) можат да толерираат почви со високо ниво на вода и се едни од најзначајните дрвја во рипариските шуми. Различни ползечки врби (на пример, *S. retusa*, *S. herbacea*) се карактеристични растенија на високи планини и во арктичката зона. Кората на врбите содржи различни деривати на салицилната киселина.



Сл. 111. Malpighiales. (a, b) Hypericaceae. (a) *Hypericum quadrangulum*, тројно поделени и умножени прашници, нектариум и плодник. (b) *H. perforatum*, цветен дијаграм. (c–g) Violaceae. (c) *Viola alpina*, цвет (преден изглед). (d, e) *V. odorata*, цвет (надолжен пресек) и цветен дијаграм (се гледаат шпората и прашниците, од кои два имаат нектарни продолжетоци). (f, g) *V. tricolor*, отворена дорзидна кутијка и семенки со елајзоми

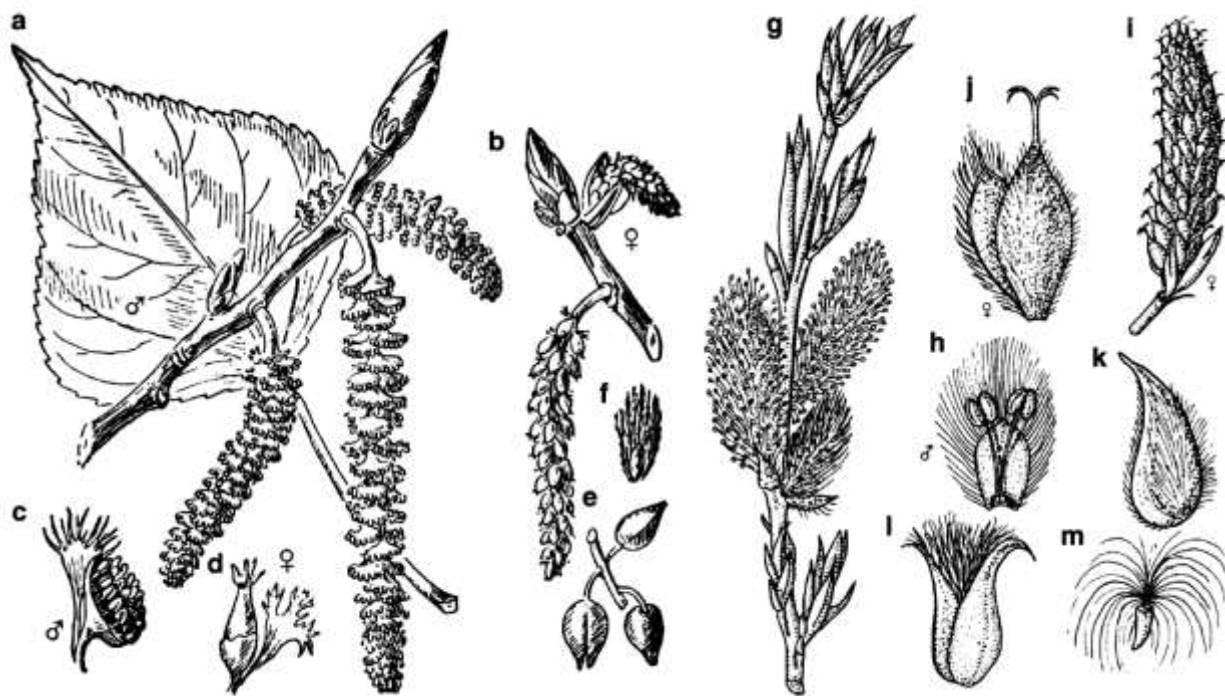
Фамилија Violaceae

↑K5 C5 A5[3] или (5) [(3)] G(3) [(2-5)]

Фамилијата опфаќа тревести, поретко грмушести и дрвенести растенија или лијани. Листовите се прости, неподелени или поделени, обично последователни и со прилисници. Цветовите се единечни, пазувни, или се образуваат гроздовидни, метличести или главичести соцветија. Цветовите обично се двополни (некои се клеистогамни), правилни или зигоморфни. Чашката е апосепална со 5 венечни ливчиња, горното ливче кај зигоморфните цветови често со нектарна шпора. Прашници има 5 (-3), слободни, или монаделфни (сраснати во цевка), обично се допираат обвивајќи го овариумот. На дорзалната страна од прашниците има нектариуми. Кај

големиот род *Viola* (темјанушки, околу 500-600 видови), предното венечно ливче формира шпора (Сл. 111) во која продираат продолжетеци на предните прашници кои продуцираат нектар. Гинецеумот е синкарпен, со надцветен овариум со 3 (2-5) карпели со 1 локула. Столчето е солитарно. Плацентацијата е париетална; зачетоците се анатропни, битегмични, по 1 до многу по карпела. Плодот е бобинка или локулицидна кутијка, ретко оревче. Семенките се со ендосперм и обично имаат елајзоми (Сл. 111). Родот *Viola* е единствен претставник од фамилијата во Македонија, застапен со скоро 50 видови. Некои од нив се со ендемично или субендемично распространување - *V. arsenica* и *V. alshariensis* (се развиваат на арсен во близина на Алшар); *V. kosaninii*, *V. slavikii*, *V. babunensis* и други.

Фамилијата **Passifloraceae** има оски со ластари, круна од голем број филаментозни додатоци, андрогинофор и тримерни плодници со париетална плацентација. *Passiflora caerulea* често се култивира. Арилусот на семенките, на пример, кај *Passiflora edulis* е многу вкусен.

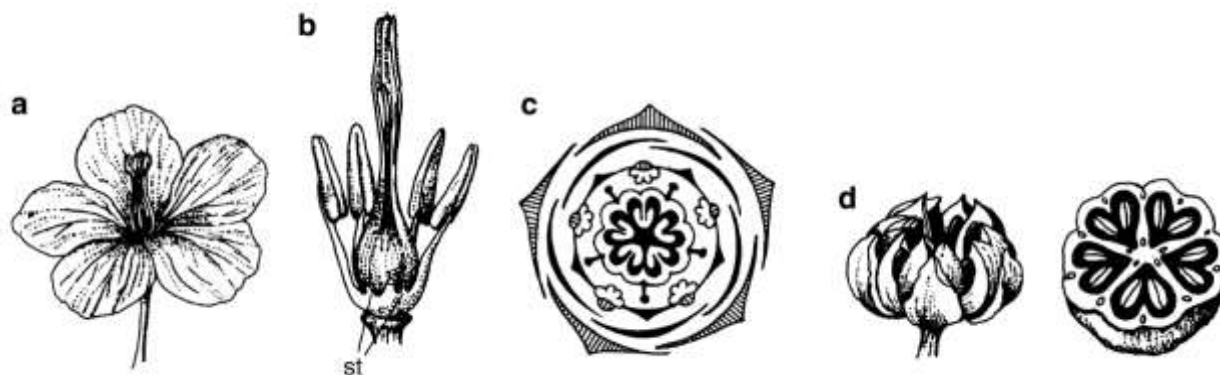


Сл. 112. Malpighiales, Salicaceae. (a-f) *Populus nigra*. (a) Машки изданок со цветови и (b) женски изданок со плодови. (c) Машки и (d) женски цветови со брактеи. (e) Плодови и (f) семенки. (g-m) *Salix viminalis*. (g) Изданок во цвет и (i) женска реса. (h) машки и (k) женски цветови со брактеи. (j, l) Плодови и (m) семенки.

Следните фамилии често имаат само еден или два семенови зачетоци по карпела. (Сл. 113).

Linaceae (*K5 C5 A5 или A5+5 G(2-5)) е фамилија на ленот (*Linum usitatissimum*), кој како култивирано растение се користи уште од 6,000 п.н.е. Влакната од неговите стебла се припремаат за преработка на лен, додека семенките во септатната капсула содржат ленено масло. Фамилијата **Erythroxylaceae** е позната по видот *Erythroxylum coca* (кока) од западните делови на Јужна Америка, кој содржи бројни алкалоиди, од кои најпознат е кокаинот. Коката традиционално се користи уште 4.000 години пред Христос, примарно како стимуланс за ублажување на гладот, жедта, уморот, како анестетик и лек за маларија, реума, крварење и друго. Претставниците од фамилијата

Malpighiaceae имаат плодови оревчиња со крилца, костелки или бобинки. Тие се јадливи (*Malpighia*), имаат халуциногени делувања (*Banisteriopsis*) или се украсни растенија (*Stigmaphyllon*, *Galpimia*). Фамилија **Rhizophoraceae** опфаќа некои од најважните мангрове-родови: *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Kandelia* и *Ceriops*. Потпорните и воздушните корени, како и вивипарноста, се веројатно адаптации на посебните услови на живеалиштата на овие тропски крајбрежни заедници.



Сл. 113. Malpighiales, Linaceae, *Linum usitatissimum*. (a) Цвет. (b) Андрецеум (прашници и стаминодии) и гинецеум. (c) Цветен дијаграм. (d) Плод со септицидно распукнување и напречен пресек. st staminodes

Фамилија Euphorbiaceae

*K₅ [0] C₅ [0] A_{1-∞} G₍₃₎ [(2 ∞)]

Фамилијата има еднополни цветови со надцветен, обично трилокуларен гинецеум, со еден или два висечки анатропни семенови зачетоци по локула. Тие можат да бидат дрвенести или тревести растенија, чии листови обично имаат прилисници. Понекогаш растенијата имаат многу редуцирани листови такашто фотосинтезата ја врши стеблото. Стеблени сукуленти се наоѓаа кај многу членови од големиот род *Euphorbia* (преку 2,000 видови) од африканските савани и полупустини (Сл. 114). Тие надворешно се многу слични со кактусите и се класичен пример за конвергенција. Листовите во овие случаи се често редуцирани, додека прилисниците формираат парови од трње. Цветовите и соцветијата се различни. На пример, тропското маслодајно растение *Jatropha curcas* има двоен перијант (Сл. 114). Цветови со прост перијант се сретнуваат кај, на пример, *Mercurialis perennis*. Перијантот на овие анемофилни растенија е триделен. Машките цветови имаат мал број прашници, додека женските цветови имаат овариум и три стаминодии. Цветови со обично пентамерен перијант и дендритски прашници можат да се најдат кај еднородниот *Ricinus communis* (Сл. 114), дрво од тропска Африка со големи длановидни листови, кое во Европа се култивира како едногодишно украсно растение. Семенките се извор на технички важниот ричинус (касторово масло), и содржат многу токсични протеини. *Euphorbia* има крајно поедноставени цветови (Сл. 113). Тие се здружени и формираат комплексен **псеуданциум** кој се нарекува **циациум**. Секој циациум се состои од женски цвет на долга дршка, кој е без перијант и обично е свиткан надолу, и од пет групи машки цветови на дршки, распоредени во скорпиоидни цимуси, кои го обвиваат женскиот цвет и кои исто така немаат перијант. Секој машки цвет има само еден прашник кој од дршката (педицела) е одвоен со стеснување. Целото соцветие е обвиеено со пет брактеи слични на перијант, кои алтернираат со елиптични или полумесечести нектариуми.



Сл. 114. Malpighiales, Euphorbiaceae. (a, b) Машки и женски цветови од *Jatropha curcas* и (c, d) *Mercurialis annua* со лушпест диск, андрофор и стаминодии. (e, f) *Ricinus communis*, соцветие и незрел плод (надолжен пресек). (g–m) *Euphorbia*. (g) *E. resinifera*, сукулентно стебло во цвет. (h–j) Циахиум (cyathium) (целосно, надолжен пресек и дијаграм; источканата жлезда може да недостасува). (k) Машки цвет од *E. platyphyllos* со педицела и филант. (l) Локула (надолжен пресек) од *E. myrsinites* со зачеток, фуникулус, карункула и обтуратор. (m) Септицидна, дорзицидна и септифрагна кутијка (плод) со постојана централна колумела кај *E. lathyris*. (n) (Машки) цвет од *Anthostema senegalense* со перијант. **a** андрофор, **c** карункула, **d** лушпест диск, **f** филант, **fu** фуникулус, **m** централна колумела, **o** обтуратор, **p** перијант, **s** стаминодии, **sa** зачеток, **st** педицела

Циахиумите се групирани во соцветија од повисок ред. Стеснувањето помеѓу педицелата и прашникот покажува дека циахиумите се всушност соцветија. Кај други видови (на пример, *Anthostema*), на местото на стеснувањето има прост перијант. Оттаму, циахиумот покажува како еднополни цветови се интегрираат во псеуданциум и изгледаат како хермафродитни цветови кои

можат да бидат опрашувани со инсекти. Плодовите најчесто се капсули чии сидови целосно се одвојуваат од централната колумела и ги отфрлаат семенките.

Многу членови на Euphorbiaceae содржат отровен латекс. Најважните каучукови стебла се наоѓаат во оваа фамилија, особено амазонската *Hevea brasiliensis*, која сега се култивира низ тропите насекаде, за добивање на комерцијално важниот паракаучук. Од бразилскиот вид *Manihot glaziovii* се добива Цереа каучукот. Друго култивирано растение од оваа фамилија е неотропската маниока (*Manihot esculenta*). Грутките од ова растение (Cassava, вуца, tapioca, маниос), богати со скроб, претходно треба да бидат загреани пред јадењето, за да се отстрани хидроцијанидната киселина. Некои видови од родот *Euphorbia* се извор на отрови за стрели, се користат и за лов на риби.

Блиско сродната фамилија **Rafflesiaceae** е распространета во југоисточна Азија и западна Малезија, како и во Медитееранот (родот *Cytinus*). Сите претставници се ендопаразити на други растенија; вегетативните ткива на овие растенија продираат во домаќинот на сличен начин како и мицелиумите. Цветовите избиваат на површината од тлото и можат да достигнат дијаметар од 1 m (*Rafflesia arnoldii*). Тоа се најголемите познати ангиоспермни цветови. Оваа фамилија понекогаш се издвојува како посебен ред – Rafflesiales.

Ped Fabales

Редот **Fabales** има само четири фамилии, но 754 родови и дури околу 210.100 видови, со што сочинува 9,6% од вкупната разновидност на еудикотилите. Проценето е дека редот се појавил пред околу 89-94 милиони години, и дека позначајна диверзификација започнала пред околу 74-79 милиони години. Монофилијата на редот е поддржана со *rbcl*, *atpB* и 18S секвенци. Fabales често имаат прилисници, обично хорикарпен и монокарпелен гинецеум, додека семенките имаат крупен, често пати зелен ембрион.

Фамилија Fabaceae

↑K5C2:2:1A10-∞G1 (Faboideae); *K0-5C0-5A5-∞G1(5) (Mimosoideae); ↑/*K0-5C0-5A1-10G1 (Caesalpinoideae)

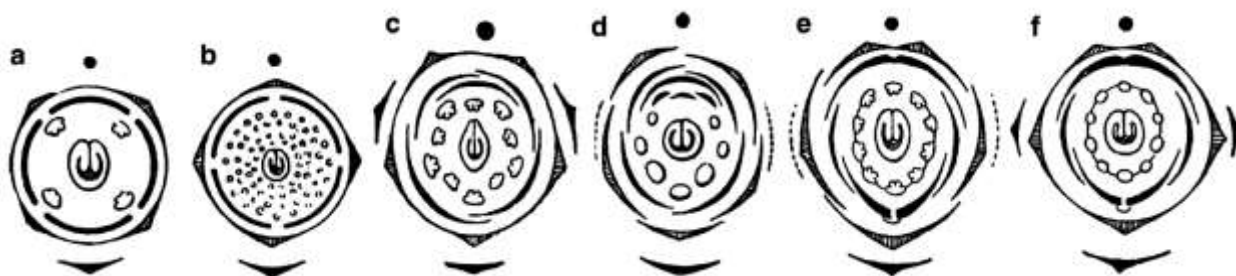
Фамилијата се карактеризира со поседување на една надцветна карпела која се развива во обично, многусемена мешунка (legumen), што се отвара и вентрално и дорзално. Семенките се главно без ендосперм, додека ембрионите складираат скроб, протеини, а понекогаш и масти, особено во котиледоните. Fabaceae се дрвенести или тревести и главно имаат последователни, различни перести или длановидни листови, често со воочливи прилисници. Корените често имаат нодули со симбиотски, азотофиксирачки бактерии во нив (на пример, *Rhizobium* и слични родови).

Во фамилијата се препознаваат три традиционални подфамилии: Mimosoidee, Caesalpinoideae и Papilionoideae, кои главно се разликуваат според обрасците на естивација на венечните ливчиња (имбрикатна качувачка кај Caesalpinoideae наспроти имбрикатна надолна кај Papilionoideae, односно валватна кај Mimosoidee), како и во однос на симетријата на цветовите (варијабилни кај Caesalpinoideae, актиноморфни кај Mimosoideae и билатерално симетрични [зигоморфни] кај Papilionoideae).

Според The Legume Phylogeny Working Group (LPWG), фамилијата опфаќа шест поткласи: Caesalpinoideae, Papilionoideae, Duparquetioideae, Cercidoideae, Detarioideae и Dialioideae. Во рамките

на Caesalpinioideae се издвојува Mimosoideae како посебна гранка (клада), но таму сè уште нема статус на потфамилија.

Потфамилијата **Caesalpinioideae** (160 родови/1,930 видови) има зигоморфни цветови со качувачка имбрикатна естивација на венчето (Сл. 115). Во пупка, двете долни венечни ливчиња ги преклопуваат страничните, кои пак го покриваат горното венечно ливче. Прашниците генерално се слободни. Caesalpinioideae се субтропски до тропски дрвенести растенија, главно со парноперести листови. Анцестралните членови на оваа, очигледно монофилетска група, немаат коренови нодули. Познат е рогачот (*Ceratonia siliqua*), со своите јадливи мешунки што не се отвараат. Во оваа група е вклучен и родот *Cassia*, кој содржи некои медицински важни видови. Јудиното Дрво (*Cercis siliquastrum*) е често одгледуван каулифлорен вид, кој понекогаш се издвојува во потфамилијата **Cercideae**, како сестринска потфамилија на останатите потфамилии.



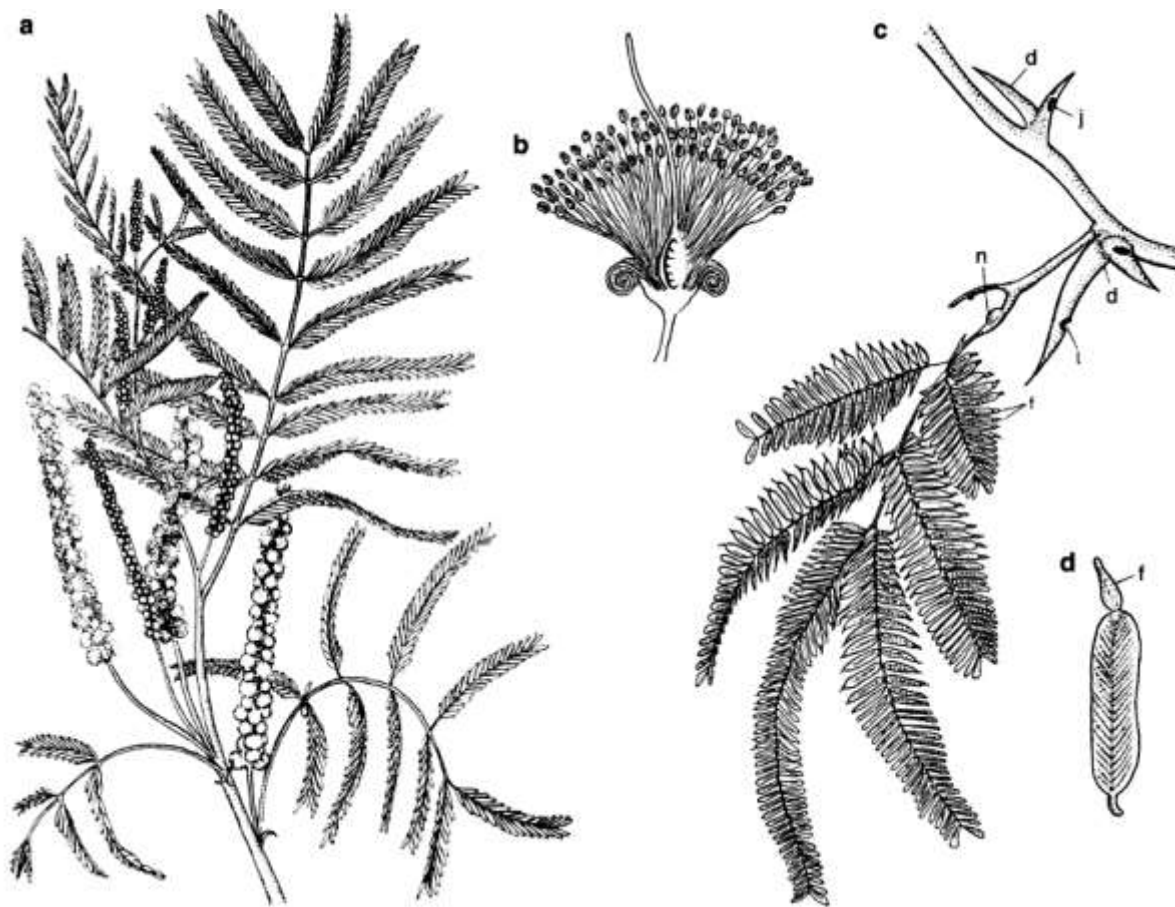
Сл. 115. Fabales, Fabaceae, цветни дијаграми. (a, b) Mimosoideae. (a) *Mimosa pudica*. (b) *Acacia lophantha*. (c) Cercideae, *Cercis siliquastrum*. (d) Caesalpinioideae, *Cassia caroliniana*. (e, f) Faboideae. (e) *Vicia faba* (сепалите сраснати или не се сраснати во основата). (f) *Laburnum anagyroides*

Подфамилијата **Mimosoideae** (82 родови/3,275 видови) има радијални (правилни) цветови и прашници кои често се секундарно во голем број (Сл. 115; Сл. 115). Тоа се тропски тревести и дрвенести растенија, со обично парноперести листови и мали цветови, обединети во главичести или класовидни соцветија. Цветовите обично се тетрамени и имаат воочливо долги и обоени филаменти. Поленовите зрна често се групирани заедно во полиади. Овде е вклучена пантропската *Mimosa pudica*, позната по своите листови осетливи на допир, како и многу големиот род *Acacia*, кој има голем број видови со листовидни филоиди, додека некои членови живеат симбиотски со мрави. Кората на некои видови содржи гума или танини.

Потфамилијата **Faboideae** (476 родови/13,855 видови) има зигоморфни цветови со десцендентна естивација на петалите. Соцветијата се обично гроздови од „пеперутковидни цветови“ кои имаат пентамерна, често срасната чашка. Кај пентамерното венче со главно слободни петали, адаксијално венче (**знаменце; vexillum**) ги преклопува страничните петали (**крилца; alae**), а тие ги преклопуваат двете абаксијални петали, кои обично се меѓусебно сраснати по должината на нивните внатрешни рабови и при тоа формираат гребен (**чунче; carina**). Чунчето ги обвива филаментите од сраснатите прашници (сите десет сраснати или девет сраснати, а еден слободен) кои пак го обвиваат гинецеумот (Сл. 117).

Листовите можат да бидат парно или непарно перести, прстести (*Lupinus*), триделни (*Trifolium*), или прости. Терминалните ливчиња, а често и горните парови од ливчиња, можат да бидат преобразени во ластари (на пример, *Vicia*, *Pisum*). Главниот фотосинтетски орган може да

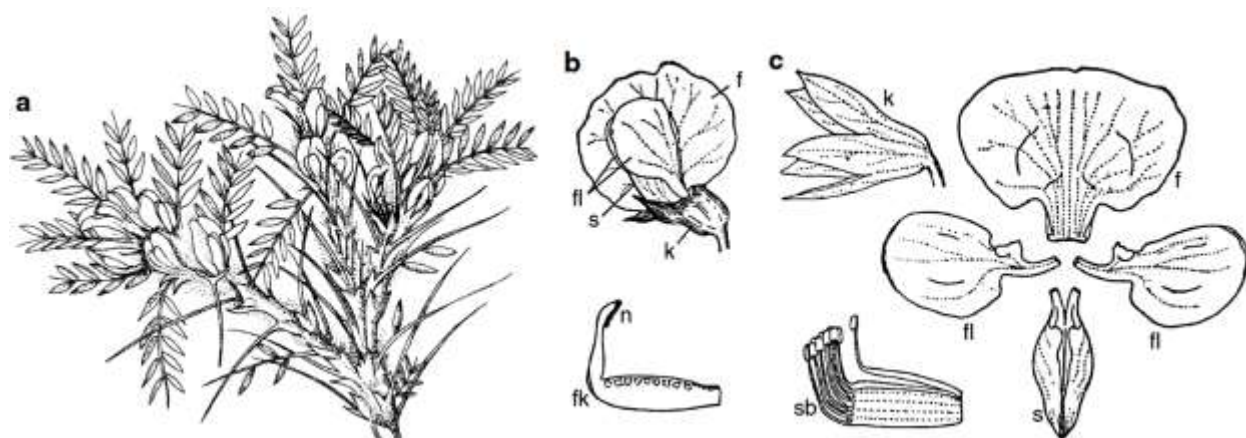
бидат и прилисниците (на пример, *Lathyrus aphaca*), или кај некои видови кои скоро да немаат листови, фотосинтезата ја презема стеблото (*Cytisus scoparius*, *Genista*, *Ulex*). Цветовите се опрашуваат главно со пчели и бумбари и поседуваат различни структури кои предизвикуваат антерите да бидат изложени или поленот да биде извлечен надвор, кога крилата и чунчето од цветот се користат како места за спуштање. Мешунките ретко се ломентозни¹⁴ или се во вид на едносемени оревчиња.



Сл. 116. Fabales, Fabaceae, Mimosoideae, *Acacia*. (a, b) *A. catechu*, цветен изданок и поединечен цвет. (c, d) *A. nicoyensis* од Коста Рика. Изданок со трновидни прилисници со отвори населени со мрави; листови со екстрафлорални нектариуми и трофозоми (Белтови телца) на ливчињата (d). d трновидни прилисници, f трофозоми, j отвор, n нектариуми

Потфамилијата Faboideae опфаќа голем број видови со космополитска дистрибуција, иако дрвенестите видови главно се наоѓаат во тропите, додека тревестите видови главно се наоѓаат во нетропските региони. Бидејќи можат да фиксираат азот, тие преферираат почви кои се суви и сиромашни со азот, или се богати со варовник. Заради тоа често се сретнуваат во евроазиските степи и полупустини. На пример, во овие региони има преку 2,000 видови од родот *Astragalus*. Потфамилијата Faboideae исто така има важна улога во вегетацијата на Европа.

¹⁴ Суви плодови кај легуминозни растенија, кои имаат констрикции меѓу семињата и кога се зрели се одделуваат едно од друго во едносемени сегменти.



Сл. 117. Fabales, Fabaceae, Faboideae. (a) *Astragalus gummifer*, расцветан изданок со трнови. (b, c) *Pisum sativum*. (b) цел цвет и (c) раздвоен; чашка, венче изградено од знаменце, крилца чунче, прашници (9+1) и монокарпен плод со стугма и зачетоци. f знаменце, fk овариум, fl крилца, k чашка (calyx), n стигма, s чунче, sb прашници

Оваа потфамилија има големо економско значење. Некои од видовите се фуражни растенија кои можат успешно да растат на места сиромашни со азот и подоцна можат да се вратат во почвата (на пример, *Trifolium pratense*, *T. hybridum*, *T. repens*, *T. incarnatum*; *Medicago sativa*; *Onobrychis viciifolia*; *Ornithopus sativus*; *Lupinus angustifolius*, *L. luteus*). Други видови се важен извор на протеини, скроб и понекогаш на масла во нивните семенки (*Vicia faba*; *Pisum sativum*; *Cicer arietinum*; *Lens culinaris*; *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*; *Glycine max*; *Arachis hypogaea*). Кај кикиритката нераспаѓачкиот плод се закопува во земјата при созревањето, со издолжување на долниот дел од гинецеумот. Помеѓу дрвенестите членови, се *Robinia pseudoacacia*, нативен вид од истокот на Северна Америка, кој во голема мера се користи за реколонизација на аридни области и запустени земјишта. Тој може да биде инвазивен во ненативни области. Отровниот *Laburnum anagyroides* од Јужна Европа се користи како украсно растение, како и видот *Wisteria sinensis* од источна Азија.



Сл. 118. Polygalaceae. Цвето од *Polygala myrtifolia*. Абаксијално венечно ливче со разгранет продолжеток. Цветен дијаграм од *Polygala* чашка, венче, осум прашници, диск и плодник. с венче (corolla), d диск, fk плодник, k чашка (calyx), sb прашник

Фамилијата **Polygalaceae** со околу 900 видови, по големина е втора фамилија во редот. Претставниците имаат космополитско распространување, а најголемиот род *Polygala* (Сл. 118) содржи околу 2/3 од сите видови. Зигоморфните цветови на овие растенија имаат две странични королинични (венчевидни) чашкини ливчиња и предно венечно ливче, слично на чунче со насечен привезок, па на прв поглед потсетуваат на цветовите од Fabaceae, иако нивните делови на цветот не се хомологи (конвергенција). Андрецеумот е граден од 8 прашници, кои сраснуваат со филаментите, што исто така се сретнува кај Fabaceae. Од некои видови се добиваат сапонини, а некои наоѓаат примена во хортикултурата.

Ped Rosales

Редот **Rosales** брои 9 фамилии со 261 род и околу 7.700 видови. Староста на оваа еволуциска гранка е проценета на околу 88-89 милиони години, а најстарите фосили датираат од среден Еоцен (пред околу 44 милиони години), со силна дивергенција која започнала пред околу 76 милиони години. Редот содржи околу 1,9% од разновидноста на еудикотилите. Монофилијата на редот е поддржана со *rbcl*, *atpB* и 18S секвенци. Во морфолошки поглед, тој е доста хетероген, но можат да се воочат некои главни апоморфни особини: редукција или изоставување на ендоспермот, присуство на хипанциум, дихидрофлавоноли, диархни корени (исто и тетрархни), во пластидите на ситестите цевки нема ниту скроб, ниту протеини и т.н. Многу членови од редот се дрвенести растенија со прилисници.

Фамилија Rosaceae

*K(3)5(-10) C0 или C(3-)5(-10) A(1-)5-10-∞ G/G/-G-/1-2-3-∞

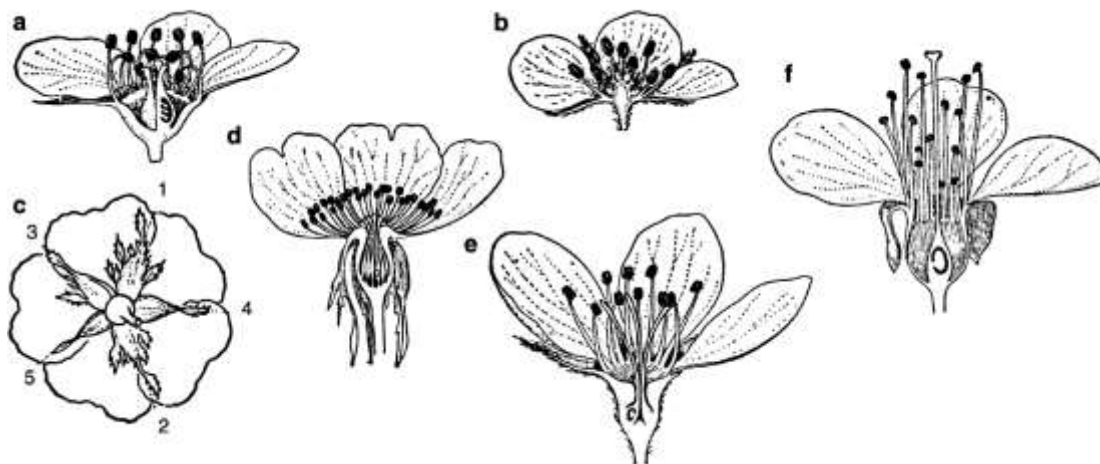
Фамилијата е добро застапена во европската флора, како со дрвенести, така и со тревести растенија со последователни прости или сложени листови со прилисници. Правилните цветови често имаат полимерен андрецеум, умножен (мултиплициран) со секундарна пролиферација на прашници. Разновидност обично се забележува кај хорикарпниот гинецеум и плодовите (Сл. 119; Сл. 120).

Врз основа на карактеристики главно на плодникот и на плодот, фамилијата традиционално се дели на четири потфамилии - *Rosoideae*, *Spiraeoideae*, *Prunoideae* и *Maloideae*. Меѓутоа според некои понови истражувања, фамилијата може да опфаќа и до 10 потфамилии.

Потфамилијата ***Rosoideae*** обично има голем број карпели кои се развиваат во оревчиња или костелки (Сл. 119; Сл. 120), основен хромозомски број од $x=7$, како и специфични биохемиски карактеристики. Родовите *Dryas* и *Geum* имаат пердувести столпчиња кои се важни за распространувањето. Месеста цветна ложа може да ги држи оревчињата заедно. Розите (*Rosa*) своите оревчиња ги имаат вовлечено во пехарест рецептакулум (шипинка), а кај јагодата (*Fragaria*), купуловидна месеста цветна оска носи оревчиња вмакнати по површината. Кај малината (*Rubus idaeus*) и капините (*R. fruticosus* agg.), плодовите се агрегати од костилки, а секоја од нив настанува од еден плоден лист на апокарпниот гинецеум, поврзувајќи се заедно со испакнатата цветна ложа.

Потфамилијата ***Amygdaloideae* (= *Prunoideae*)**, со родот *Prunus*, има една карпела која се развива во костелка и основен хромозомски број $x=8$. Нивната единствена карпела, која не е

срасната со рецептакулумот, станува сочна од надвор а дрвенеста од внатре, формирајќи главно едносемени костелки (Сл. 119; Сл. 120) како кај црешната (*Prunus avium*), вишната (*P. cerasus*), сливата (*P. domestica*), праската (*P. persica*), кајсијата (*P. armeniaca*) и бадемот (*P. amygdalus*, со кожест мезокарп). Растенијата од оваа подфамилија (и донекаде од *Pyraceae*) обично имаат цијаногени гликозиди во своите семенки и исто така кај други растителни делови.



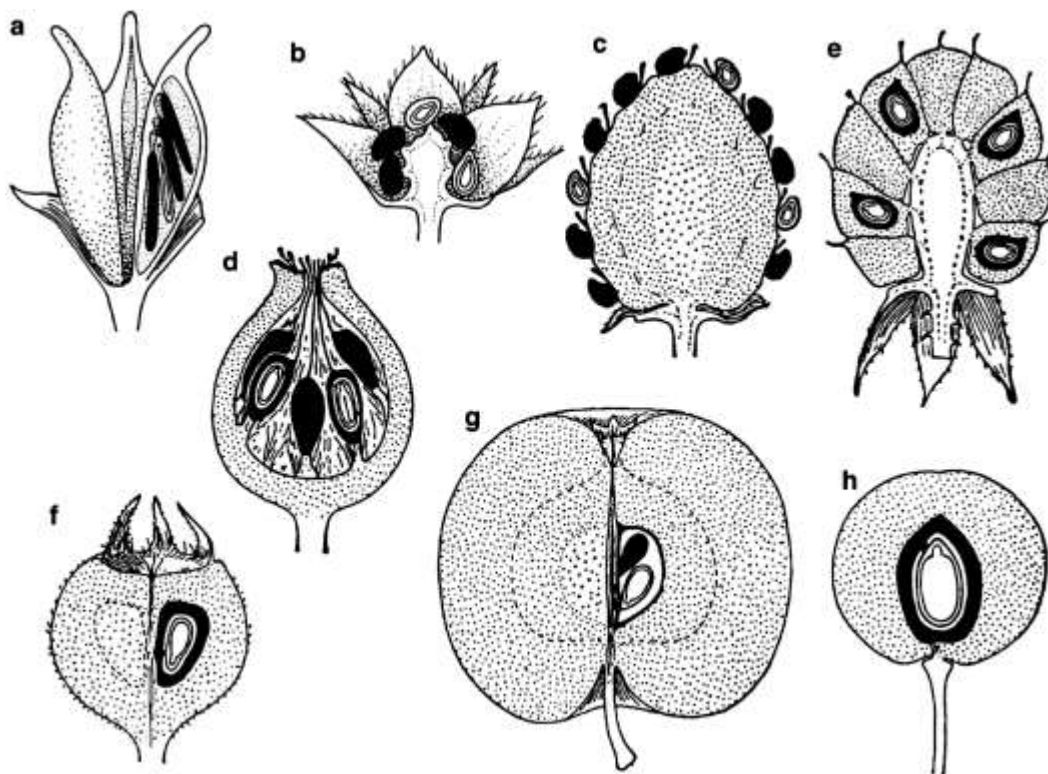
Сл. 119. Rosales, Rosaceae. Цветови на надолжен пресек од (a) *Spirea lanceolata*, (b) *Fragaria vesca*, (d) *Rosa canina*, (e) *Pyrus communis* и (f) *Prunus avium*. (c) Спирална секвенца (1–5) на зголемени прости сепали во пентамерната чашка кај *Rosa*

Кај потфамилијата ***Pyroideae* (= *Maloideae*)** се сретнуваат помеѓу две и пет подцветни карпели, како и основен хромозомски број $x=17$. Плодовите обично се јаболка (Сл. 119; Сл. 120). Глогот (*Crataegus*) и мушмулата (*Mespilus germanica*) имаат дрвенест ендокарп, а плодовите го содржат истиот број едносемени делови како тие да се карпели. Кај дуњата (*Cydonia oblonga*), крушата (*Pyrus*), јаболкото (*Malus*) и родот *Sorbus* (на пример, *S. aucuparia*, *S. domestica*), многуделниот ендокарп е пергаментен и затвора неколку семенки. Месото на плодовите содржи групи од камени клетки.

Родовите од поранешната потфамилија ***Spiraeoideae*** не формираат монофилетска група, туку се расфрлени низ филогенетското стебло на Rosaceae. Тие се карактеризираат со многусемени мешоци (Сл. 119; Сл. 120).

Rosaceae ги вклучува агамоспермните родови *Rosa*, *Rubus* и *Alchemilla*. Анемофилија понекогаш може да се забележи кај *Sanguisorba*.

Освен бобинковидните плодови (јагода, малина и капина), има голем број овошни дрвенести видови кои се од економска важност. Јаболкото, крушата и црешата исто така имаат диви форми во Европа, кои се собираат уште од камено доба, заедно со трнинката (*P. spinosa*), вишната (*P. padus*), како и други видови. Дуњата, бадемите, вишните и повеќето сливи се автохони во Југозападна Азија, каде што дивите форми на јаболкото, крушата и слатката вишна имаат најголема разновидност. Кајсијата потекнува од Туркестан до западна Кина, додека праската потекнува од Кина. Нивните култивирани форми се раширени низ Европа уште од античко време.

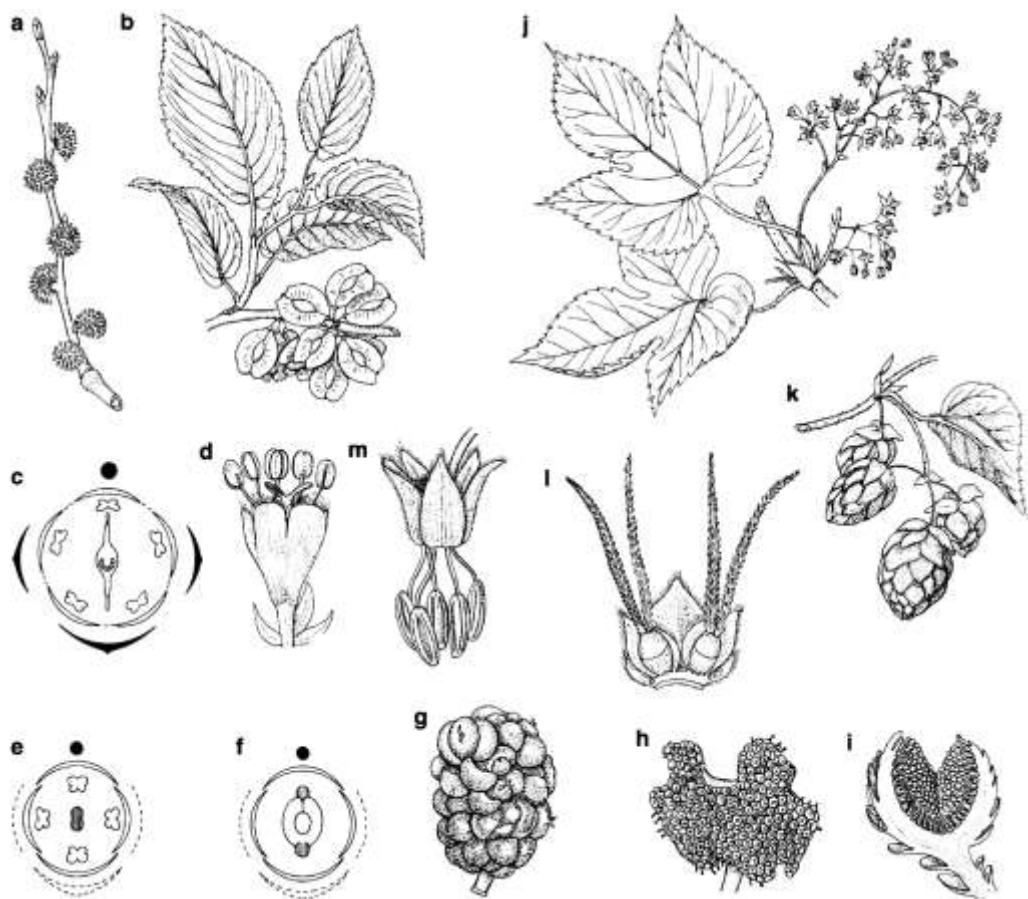


Сл. 120. Rosales, Rosaceae. Плод (надолжен пресек) од (a) *Spiraea*, (b) *Potentilla*, (c) *Fragaria*, (d) *Rosa*, (e) *Rubus*, (f) *Mespilus*, (g) *Malus* и (h) *Prunus*. Месестите ткива источкани, спроводните снопиња со испрекинати линии, тврдите слоеви на тестата и перикарпот, црни.

Цветовите кај **Rhamnaceae** имаат само еден антипетален¹⁵ прашнички круг и полуподцветни или подцветни плодници. Во оваа фамилија, како и кај *Elaeagnaceae*, има симбиоза со *Frankia*, со што се овозможува асимилацијата на молекуларен азот. Кај дрвенестите **Elaeagnaceae**, обично покриени со штитовидни луспи, со што добиваат сребренести изглед, чашката е венчевидна, додека гинецеумот се состои од подцветен плодник со еден семенов зачеток. Во оваа фамилија доаѓа *Elaeagnus angustifolia*, мало дрво или грмушка, покриено со карактеристични сvezдовидни луспи, кое се култивира или расте субспонтано.

Сите други фамилии од редот Rosales (освен *Dirachmaceae*) често се групираат заедно во редот **Urticales**. Тие се карактеризираат со присуство на округли цистолити од калциум карбонат во одделни клетки, невоочливи цветови со максимум пет прашници, како и унилокуларен гинецеум од две карпели со само еден семенов зачеток. Цветовите кај **Ulmaceae** (Сл. 121) се двополни. Овие дрвенести растенија немаат латекс. Во Европа се претставени со брестови (*Ulmus*) и коприварчиња (*Celtis*). Нивните листови се последователни, дистихи и јасно асиметрични. Цветовите, кои се јавуваат пред разлистувањето, се распоредени во штитови; како плодови се формираат крилести оревчиња. Болеста на брестовите најпрво била забележана во Холандија (Dutch elm disease) во 1919. Таа е предизвикана од габата *Ceratocystis ulmi*, која се пренесува со мали поткорни бумбари.

¹⁵ Антипетален прашнички круг = прашниците се поставени на исти радиуси со венечните ливчиња, наместо да алтернираат со нив.



Сл. 121. Rosales. (a–d) Ulmaceae: *Ulmus minor*. (a) Цветен изданок. (b) Плодоносен изданок. (c) Цветен дијаграм. (d) Двополов цвет. (e–i) Moraceae. Цветни дијаграми (e) Машки (f) и женски цветови од *Morus alba*. (g) Соплодие од *Morus nigra* и соцветие од (h) *Dorstenia contrayerva* и (i) *Castilla elastica* (надолжен пресек). (j–m) Cannabaceae, *Humulus lupulus*. (j) Изданок со машки цвет, (k) женски изданок со плод и (l) женско делумно соцветие со брактеа и два женски цветови со рудиментиран перијант. (m) Машки цвет од *Cannabis sativa*

Тревестита **Cannabaceae** (Сл. 121) немаат латекс. Овде е приклучен хмељот (*Humulus lupulus*),

Другите фамилии имаат еднополни цветови. Фамилијата **Moraceae** опфаќа главно дрвенести растенија со латекс. Овој латекс се собира за изработка на гума, особено од мексиканскиот вид *Castilla elastica* како и од азискиот *Ficus elastica*. Често се сретнуваат еднополни соцветија и соплодија. Малите, единечни плодови во секое женско соцветие кај еднодомниот или дводомниот род дудинки (црници) (*Morus*) се обединуваат во сложени „бобинки“ со нивниот сочен перијант (Сл. 121). Белата дудинка (*M. alba*) е растение со кое се исхранува свилената буба. Јадливите соплодија на индомалајското лебно дрво (*Artocarpus*) имаат структура слична на плодовите од родот *Morus*. Цветовите и одделните плодови кај родовите *Dorstenia* и *Castilla* се обединети во сплесната или чиниеста оска на соцветието, додека кај родот *Ficus* (со околу 750 видови) се вмакнати во чашковидна цветна оска која исто така содржи и сочни тепали. Соплодијата кај медитеранскиот вид смоква (*F. carica*) се јадат. Многу видови од родот *Ficus* се зимзелени дрвја од тропските шуми и често достигнуваат големи димензии. Азискиот банијан (*F. bengalensis*) никнува на гранки од дрвја и се развива во робусен епифит. Од него се издолжуваат корени до тлото, кои се развиваат во вид

на столбовидни стебла и полека го загушуваат домаќинот. Бидејќи постојано се создаваат нови корени, дури и од хоризонталните гранки, една семенка може да прерасне во цела шумичка. Ова однесување се забележува и кај други видови. *Ficus benjamins* е често украсно домашно растение. Родот *Ficus* е со многу блиски односи со опрашувачки оси, чиј животен циклус се одвива во соцветијата и соплодијата.

дводомно, повеќегодишно ползечко растение од крајбрежни шуми, кое по стеблото се искачува со помош на груби влакна. Шишарковидните соплодија имаат воочливи брактеи покриени со жлезди. Тие содржат смоли и горчливи материи, кои се користат во пиварската индустрија, како и за медицински потреби. Конопот (*Cannabis sativa*) потекнува од јужна Азија. Тој е исто така дводомно растение, но е едногодишен. Обично се одгледува заради неговите долги (1-2 m-високи) стебла, богати со механички влакна, а поретко и заради неговите семенки богати со масла. Исушени стеблени врвови од различни форми се користат како марихуана, додека смолата се пуши како хашиш.

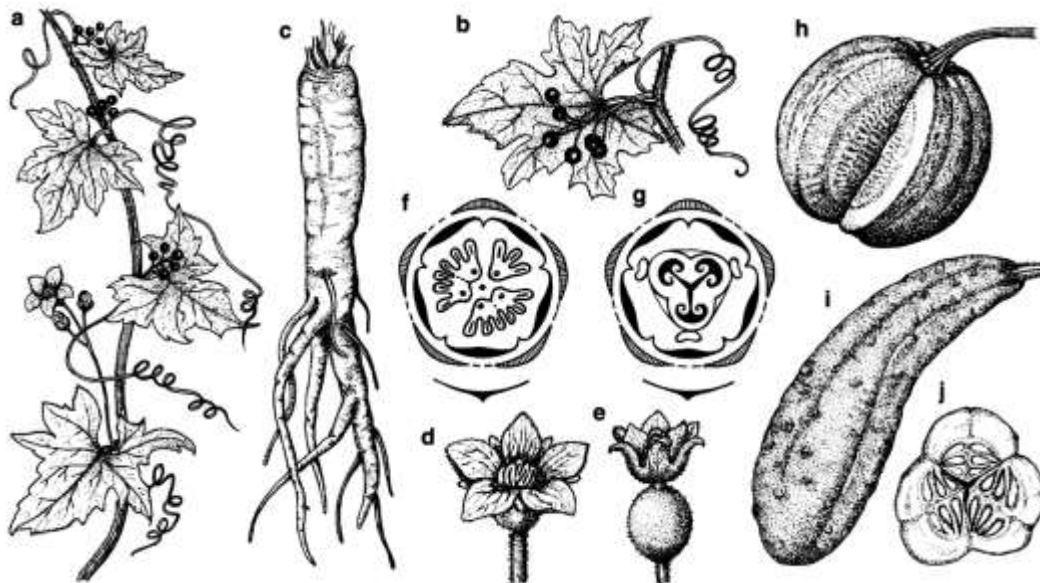
Фамилијата **Urticaceae** има атропни семенови зачетоци. Прашниците на машките цветови во пупка се свиткани кон внатре. Кога при цветањето се ослободуваат, тие го исфрлаат прашкастиот полен надвор. Кај некои родови (на пример, *Pilea*), плодовите се исфрлаат на сличен начин, со помош на стаминодиите. Некои членови од Urticaceae, како што е копривата (*Urtica*), имаат бодливи влакна. *Urtica dioica*, како и азискиот вид рамија *Boehmeria nivea*, се користат заради влакната.

Ped Cucurbitales

Редот **Cucurbitales** содржи 7 фамилии со 129 родови и околу 2.300 видови, од кои повеќе од 2/3 припаѓаат кон фамилиите Cucurbitaceae и Begoniaceae. Пропадниците на редот споделуваат низа апоморфии: подцветен плодник, париетална плацентација, еднополни цветови, соединението кокурбитацин (оксидиран тритерпен), биколатерални спроводни снопчиња во стеблото и друго. Анализата на секвенци од ДНК, како и серолошките податоци, ја поддржуваат монофилијата на редот. Редот главно опфаќа тревести растенија и често има листови со длановидна секундарна нерватура, карактеристични лисни запци и нема восочни кристали.

Фамилијата **Cucurbitaceae** има сраснати петали и стеблени ластари (Сл. 122). Нивните васкуларни снопчиња се биколатерални. Еднополните цветови можат да бидат еднодомни или дводомни (на пример, кај видовите *Bryonia alba* или *B. dioica*). Петте прашници кај машките цветови често пати имаат само една тека (монитетични) и се сраснати во групи (на пример, 2+2+1), или сраснуваат сите пет (Сл. 122), додека теките често пати се превиткани. Обично трилокуларните, несептирани овариуми се развиваат во дебелокожни, многусемени бобинки (Сл. 122). Добро познати членови од оваа фамилија се тиквата (*Cucurbita pepo*, со култивари за добивање масло од вегетативните делови и од семенките), краставицата (*Cucumis sativus*), која потекнува од тропска Азија, дињата (*Cucumis melo*), лубеницата (*Citrullus lanatus*), тропската лејка (*Lagenaria siceraria*), растителниот сунѓер (*Luffa aegyptica*), како и медитеранското лудо краставиче (*Echallium elaterium*).

Фамилијата **Begoniaceae**, со воочливо асиметричните листови, опфаќа голем број култивирани или украсни видови.



Сл. 122. Cucurbitales, Cucurbitaceae. (a–e) *Bryonia alba*. (a) Изданок со цвет. (b) Плодоносен изданок. (c) Корен. (d) Машки и (e) женски цветови. (f, g) *Citrullus colocynthis*, цветни дијаграми на машки и женски цветови. Плодови од (h) *Cucurbita pepo* и (i) *Cucumis sativus*

Ред Fagales

Редот **Fagales** заради своите претставници со бројни анемофилни карактеристики порано беше приклучуван кон примитивните Amentiferae, односно кон традиционалната подкласа Hamamelidae, меѓутоа овие групи се покажале парафилетски, такашто нивните претставници денес се расфрлени во различни еудикотилни редови. Несомнено, денес редот Fagales е дел од розидите. Монофилијата е поддржана со *rbcl*, *atpB*, *amtK* и 18S секвенци. Фамилиите од редот Fagales главно се анемофилни грмушки или дрвја, со жлездести или свездовидни влакна. Често еднополните, но главно еднодомно распоредени цветови, имаат само прост, многу редуциран перијант, нектариуми отсутнуваат, додека овариумот обично е подцветен, со мал број (1-2) унитегмични семенови зачетоци по карпела. Поленовите цевки продираат во незрелиот зачеток преку халазата, додека плодовите се главно едносемени оревчиња без ендосперм.

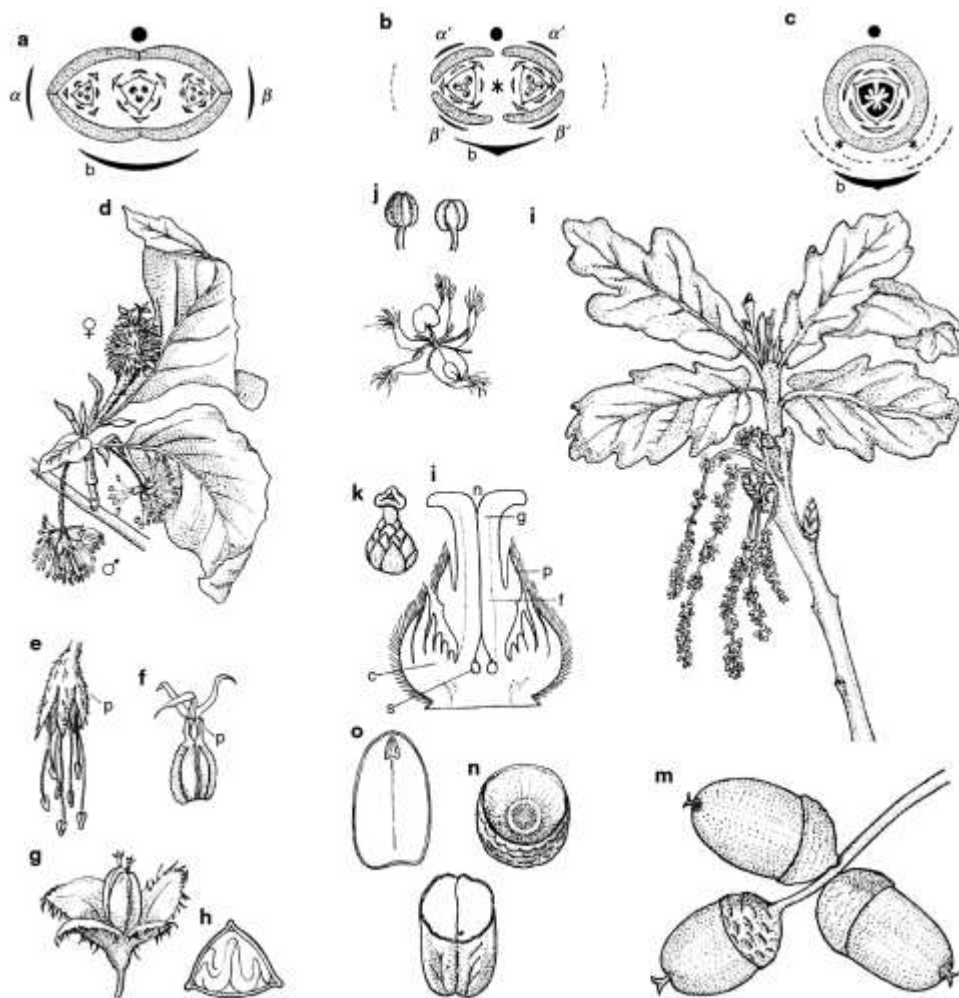
Редот содржи 7(-10) фамилии со 55 родови и околу 1.900 видови. Полен, главно од претставници од фамилиите Betulaceae, Rhoipteleaceae и Juglandaceae е чест во наоди датирани од пред 94-98 м.г. Најрано издвоените фамилии, сестрински во однос на другите фамилии од редот, се Nothofagaceae и Fagaceae.

Фамилија Fagaceae

Машки цвет: P6 [4-9] A6-12 [4-90]; Женски цвет: P6 [4-9] $\hat{G}(3,6) [(2,7-12)]$

Фамилијата опфаќа осум родови со 700 видови. Тоа се еднодомни, ретко дводомни, дрвја или грмушки. Листовите се прости, неподелени или поделени, обично спирални, ретко наспрамни или во прешлен, со прилисници кои отпаѓаат. Соцветието обично е еднополно, машкото соцветие е реса или главичка од редуцирани дихазиуми, женските цветови се наоѓаат во основата на машките соцветија или се солитарни. Цветовите се мали, еднополни, правилни, женските цветови

се епигини, со инволукрални брактеи кои често се фузираат и формираат купула. Женските цветови генерално имаат два триделни тепални прешлени, додека кај машките цветови бројот на тепалите и на прашниците може да биде различен (4-9, најчесто шест тепали и 4-90, најчесто 6-12 прашници). Антерите се отвараат надолжно. Гинецеумот е синкарпен, со подцветен плодник и обично има 3 или 6 (2, 7, 12) карпели со ист број на локули, кои се отвараат апикално. Столпчиња има колку што има карпели. Плацентацијата е базално-оскова; зачетоците се анатропни, битегмични, по два во карпела. Плодот е оревче со обично тврд перикарп и е обично со задрвенети инволукрални брактеи, кои формираат задрвенета, лушпеста или трнлива купула, веројатно настаната со сраснување на стерилни делови (брактеи) од соцветието. Семето е ексалбуминозно. Опрашувањето најчесто е со ветер, иако кај костенот (*Castanea*) има опрашување со инсекти (Сл. 123).



Сл. 123. Fagales, Fagaceae. (a–c) Цветни дијаграми од женски дихазиуми кај (a) *Castanea*, (b) *Fagus* и (c) *Quercus* (брактеи и брактеоли црни, купулите источкани, перијанот бел, цветови што недостасуваат или брактеи и брактеоли со свездички или со непрекината линија. (d–h) *Fagus sylvatica*: (d) цветен изданок, (e) машки и (f) женски цветови со перијант, (g) купула со два ореви и (h) орев (напречен пресек) со свиени котиледони во ембрионот. (i–o) *Quercus robur*: (i) цветен изданок, (j) машки цвет со прашници, (k) цел женски цвет и (l) надолжен пресек (со стигми, столпче, перијант, плодник, зачетоци и купола), (m) соплодие, (n) зрела купула и (o) семенки (надолжен и напречен пресек). а, а0, b, b0 брактеоли, b брактеа, c купола, f плодник, g столпче, n стигма, p перијант, s зачеток

Fagaceae се широко распространети главно во нетропски региони. Со економско значење се некои значајни дрвенести видови од родовите *Quercus* (даб), *Fagus* (бука) и *Castanea* (костен). Машките цветови кај костенот се распоредени во густе соцветија, додека куполата содржи до три јадливи плодови (костени). Овој вид Римјаните го имаат внесено во потоплите делови на Средна Европа заради јадливите плодови. Кај целосно анемофилната буква (*Fagus sylvatica*) машките цветови се во главички, додека женските цветови се распоредени во двоцветни дихазиуми. Куполите се отвараат со четири капачиња (валви) и содржат две триаглести оревчиња богати со масла. Во Македонија се сретнуваат и костенот и буката. Машките и женските дихазиуми кај дабот (*Quercus*) се едноцветни. Неговите плодови (желади) седат поединечно во лушпестата купола. Покрај тоа што се користи за висококвалитетно, тврдо дрво, кората на дабовите стебла исто така може да се користи и во танинската индустрија. Надворешната кора од медитеранскиот вид *Q. suber* е извор на плута за затворувачи на шишиња. За флората на Македонија се јавуваат неколку видови даб - *Q. trojana* (македонски даб), *Q. pubescens* (благун), *Q. cerris* (цер), *Q. frainetto* (плоскач), *Q. petraea* (горун), *Q. dalechampii*, *Q. robur*, *Q. coccifera* (прнар). Тие вообичаено формираат мешани листопадни шуми во низинските и планинските подрачја (до околу 1000 m) на Македонија.

Фамилијата **Nothofagaceae** порано беше приклучена кон Fagaceae. Тие се разликуваат во однос на морфологијата на поленот и по тоа што имаат семенови зачетоци со само еден интегумент. Родот *Nothofagus* е широко распространет на сите јужни континенти, освен во Африка, а на Антарктик е присутен во фосилна форма. Оваа фамилија се смета за сестринска на останатите претставници од Fagales.

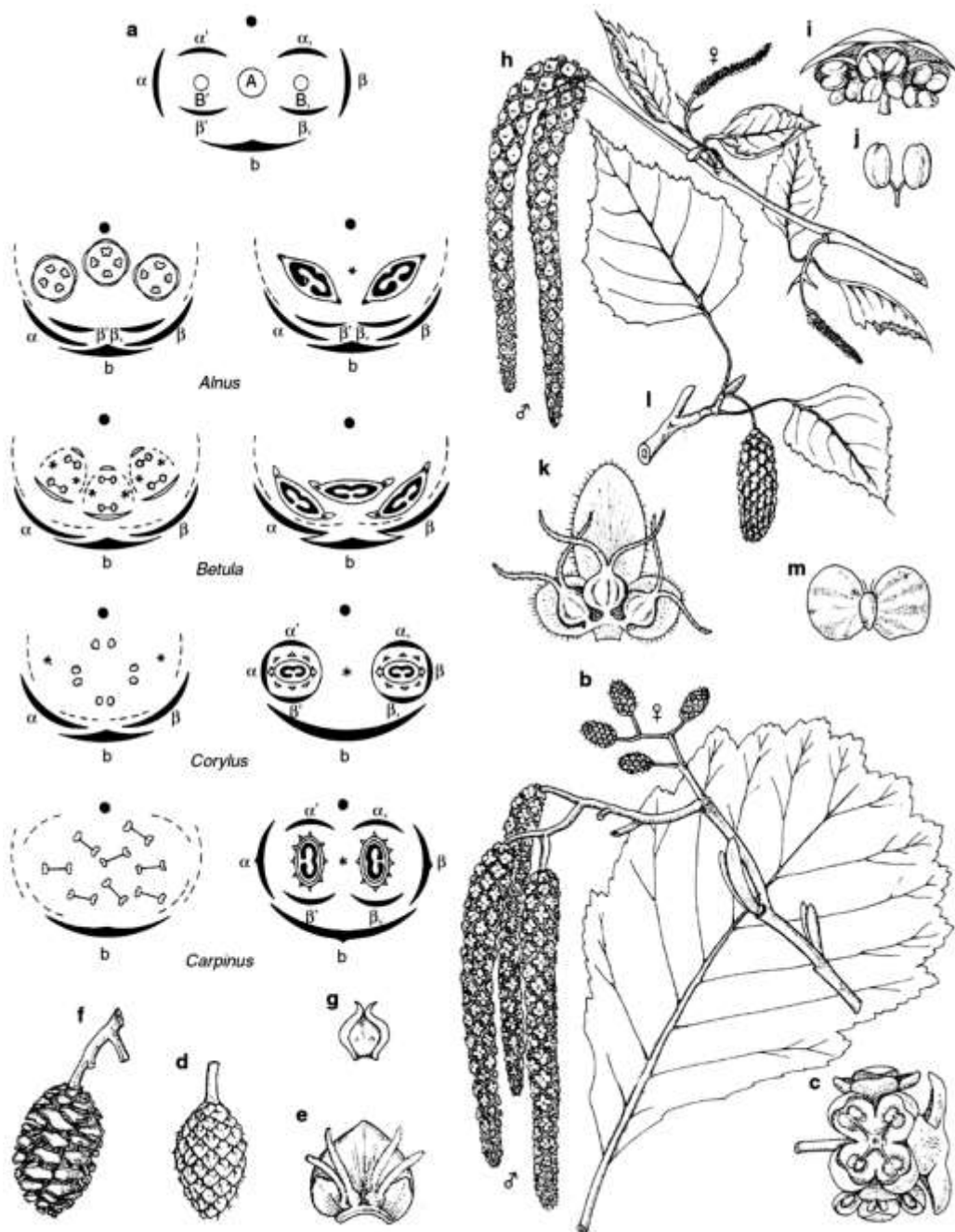
Фамилија Betulaceae

*K6(9) C0 A(3) 6-12(90) Ġ(2-6(-9)) или *P6(9) A(3) 6-12(90) Ġ(2-6(-9))

Фамилијата ја сочинуваат еднодомни дрвја или грмушки (6 родови, 110 видови). Листовите се прости, листопадни, обично спирални, со прилисници што отпаѓаат и со обично назабени рабови. Соцветијата се еднополни; машките соцветија се во висечки реси, женските се кратки, висечки или исправени реси. И двата типа носат бројни, 1-3 цветни, прости дихазиуми со брактеи. Цветовите се еднополни, хипогини или епигини. Перијантот е еднореден (по правило се означува како чашка), од 1-6 (0), лушповидни сепали/лобуси; за анцестрални се сметаат цветовите кои се целосно димерни (имаат по два елементи во секој прешлен). Венче отсуствува. Прашници има од 1 до многу, по правило колку што има и перијантни делови, антисепално поставени. Гинецеумот е синкарпен, со подцветен или надцветен овариум (вториот понекогаш се нарекува „гол“, заради отсуството на перијант и затоа е референтна точка за положбата на овариумот) како и 2-3 карпели; имаат 2-3 локули долу и една горе. Столпчиња има 2-3, одвоени. Плацентацијата е апикално-оскова, зачетоците висат од апексот на сепртата; зачетоците се анатропни, едно- или двотегмични, по 1-2 во локула. Плодот е оревче со две крилца, опкружени со задрвенети брактеи од шишарковидното соплодие или делумно опфатени со лисни брактеи. Семенките се со или без ендосперм. Растенијата се опрашуваат со ветер.

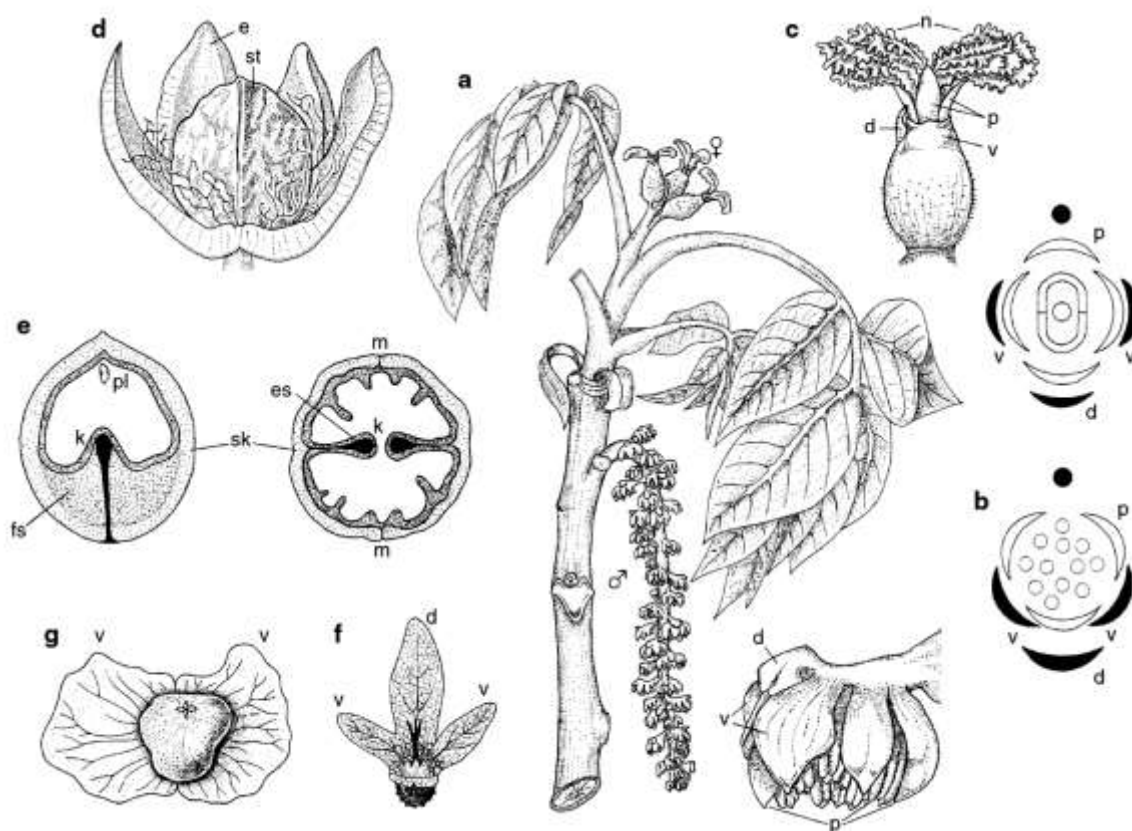
Betulaceae се распространети во северните умерени и во тропските планински региони. Фамилијата обично се дели на две подфамилии: Betuloideae (со *Alnus*, евла и *Betula*, бреза) со машки цветови во групи од 3 (целосен, прост дихазиум) и на Coryloideae (со *Corylus*, леска, *Carpinus*,

габер и *Ostrya*, црн габер), со единечни машки цветови. Економското значење на фамилијата се должи на нивното користење како трупци, хемиските деривати, плодовите, декоративните култивари и различна примена кај домородните народи.



Сл. 124. Fagales, Betulaceae. (a) Цветни дијаграми од дихазијални машки (лево) и женски (десно) соцветија. Во цветниот дијаграм на врвот, во пазувите на прицветниот лист *b* цвет А, додека во пазувите на брактеите *a* и *b* се цветовите В0 и В, со брактеи α_0 , β_0 и α , β ; цветовите и брактеите кои недостасуваат се означени со ѕвездичка или со испрекината линија. (b–g) *Alnus glutinosa*, цветен изданок и лист (b), машки (c) женски дихазиум со пазувни листови и брактеи (e), реси (d), соплодие (f) и оревче (g). (h–m) *Betula pendula*. Цветен изданок и листови (h), (i) машки и (k) женски дихазиум, (j) поделен прашник, (l) соплодие и (m) крилесто оревче.

Во Македонија се присутни претставници од сите овие родови. Брезата (*Betula*; Сл. 124) има плодови кои седат во пазувите на лушпи, образуваани со сраснување на брактеите и брактеолите. Тие отпаѓаат кај зрели плодови кај брезата, но кај евлата задрвенуваат и остануваат прикачени на шишарковидното соцветие. Евлата живее во симбиоза со азотофиксаторската бактерија *Frankia*. Леската (*Corylus*), габерот (*Carpinus*) и црниот габер (*Ostrya*) имаат плодови кои се опкружени со ракавец, формиран од брактеи и брактеоли. Кај црниот габер овој ракавец служи како летачки орган на далечина. Раноцветачката леска (*Corylus avellana*), која се среќава во шуми и џбунести формации насекаде во Европа, има соцветија што се појавуваат на гранките една година пред растението да процвета. Црвените стигми се протегаат од краткото женско соцветие, обвиеени со лушпите од пупките. Тешкиот лешник содржи ембрион богат со масти и се распространува со птици и верверички.



Сл. 125. Fagales, Juglandaceae. (a–e) *Juglans regia*. (a) Цветен изданок со машки и женски соцветија; (b) машки и (c) женски цветови и нивни флорални дијаграми со брактеи, брактеоли, тепали и стигми; (d) костилка после откачување од егзокарпит (антериорно прикачена); (e) тврда обвивка на плодот (напречно и надолжно, медијано) со ендокарп (склерокарп), лажна преграда (сутура) и апертуре во медијаната, напречна преграда (вистинска преграда), ембрион со котиледони и плумула. Плодови од (f) *Engelhardtia* sp. и (g) *Pterocarya* sp., со брактеи и брактеоли изменети да функционираат како органи за летање. d брактеи, e егзокарп, es вистинска преграда, fs лажна преграда, k котиледони, m медијана, n стигма, p тепали, pl плумула, sk склерокарп, st тврда обвивка на плодот, v брактеоли

Фамилиите **Rhoipteleaceae** и **Juglandaceae**, за разлика од претхорните фамилии, имаат перести листови. Juglandaceae, со, на пример, оревот (*Juglans regia*), имаат еднополни цветови. Плодот „орев“ кај различни родови има различно потекло. Кај родот *Juglans* надворешната ± сочна

обвивка на плодовите (Сл. 125) потекнува од цветната обвивка, а не од плодниот лист и заради тоа овој тип на плодот понекогаш се нарекува псевдокостилка, а обвивката егзокарп или купола. Двете половини на плодот на оревот се разграничени со дорзални жили од двете карпели, а не со нивните рабови. Сидовите на плодот се отвараат надолжно по должината на претходно формирана сутура (бразда) на герминација. Јадливото семе има резервни материи складирани во повеќеделни котиледони, богати со масни материи.

***Pед Zygo*phyllales**

Редот *Zygo*phyllales е мал ред со две фамилии и околу 300 видови, распространет главно на подрачјето на Средна и Јужна Америка (полупаразитската фамилија *Krameriaceae*) или скоро космополитски (фамилија *Zygo*phyllaceae). Во Македонија често се сретнува видот *Tribulus terrestris* (*K5 C5 A10-15 G(2-5)).

***Pед Cela*strales**

Редот ***Celastrales*** е мал ред со три фамилии – *Celastraceae*, *Lepidobotryaceae* и *Parnassiaceae* и со околу 1.330 видови, широко распространети во тропските и субтропските подрачја, со помал број претставници во умерените подрачја. Цветовите обично се мали, но со воочливо развиен хипогин нектарен диск, а се опрашуваат со пчели и диптери.

Од фамилијата ***Celastraceae*** во флората на Македонија се сретнува родот *Euonymus* (*E. europaeus*, *E. latifolius*, *E. verrucosa*), чија розово-црвена капсула содржи четири или пет семенки, секоја обвиеана со портокалово-црвен арилус. Фамилијата ***Parnassiaceae*** го вклучува родот *Parnassia*, кој е распространет во умерената северна хемисфера. Овој род има густо разгранети стаминодии, кои алтернираат со прашничкиот круг и се поставени пред петалите. Во Македонија на влажни места доаѓа малото растение *Parnassia palustris*.

***Pед Oxal*idales**

Редот *Oxalidales* содржи 6 фамилии, 58 родови и околу 1.800 видови. Староста на редот е проценета на околу 88-91 м.г. Фамилијата *Oxalidaceae*, која опфаќа најголем дел од разновидноста на редот, има претставници во северните умерени подрачја. Редот *Oxalidales* главно е карактеризиран со молекуларни податоци. Членовите обично имаат семенки со фиброзен трахеидричен надворешен епидермис на внатрешниот интегумент, како и внатрешен интегумент со кристали. Плодовите се кутијки и бобинки, а семенките често се распространуваат со експлозивна инверзија на семената обвивка.

Фамилијата ***Oxalidaceae*** (*K5 C5 A(5+5/5°) G(5)) често со хетеростилни цветови, го вклучува видот *Oxalis acetosella*, како европски претставник на големиот род *Oxalis* (околу 800 видови). Фамилијата вклучува некои видови со јадливи плодови, на пример, *Averrhoa carambola* (карамбола).

Инсективорниот вид *Cephalotus follicularis* (***Cephalotaceae***) има стомновидна розета од листови која е многу слична на листовите-стапици кај *Nepenthaceae* и *Sarraceniaceae*.

МАЛВИДОВИ (СЛЕЗОВИ) РАСТЕНИЈА (= ЕУРОЗИДНИ РАСТЕНИЈА II)

Друга голема група во надредот Rosanae е **Еурозида II (централни розиди II, малвиди)**. Таа содржи 8 редови со 64 фамилии, 1.611 родови и околу 28.000 видови (Таб. 8), со што опфаќа околу 10% од вкупната разновидност на скриеносемените. Се чини дека брзата еволуција на оваа група започнала пред (113-)107-83 (-76) м.г. Одделни редови се многу големи и во поглед на бројот на опфатени фамилии и во однос на вкупниот број видови.

Малвидовите растенија (Еурозидни растенија II) ги вклучуваат редовите Brassicales, Crossomatales, Geraniales, Huerteales, Malvales, Myrtales и Sapindales.

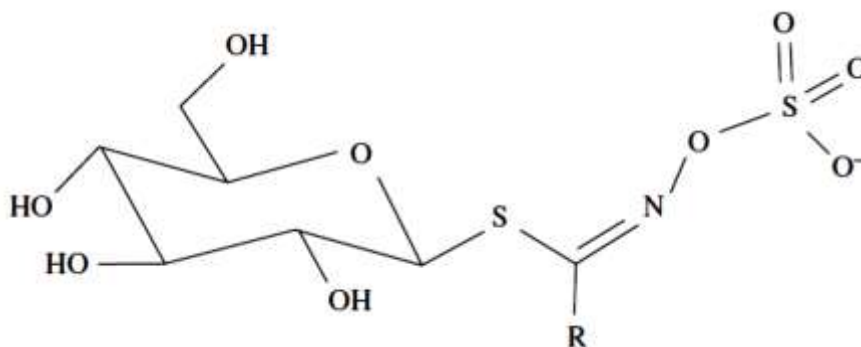
Таб. 8 Диверзитет и распространување на Еурозида II (Малвиди).

Група	Ред/Фамилија	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Еурозида II (Малвиди)	Brassicales	<i>Akaniaceae</i> 2 рода/2 видови, Австралија, Кина; <i>Bataceae</i> 1/2, Америка, Нова Гвинеја, Австралија; <i>Brassicaceae</i> 338/3,710, космополити, главно од умерени региони; <i>Capparaceae</i> 16/480, космополити, главно тропски до субтропски региони; <i>Caricaceae</i> 4–6/34, тропска Америка, Африка; <i>Cleomaceae</i> 10/300, главно Америка; <i>Emblingiaceae</i> 1/1, Западна Австралија; <i>Gyrostemonaceae</i> 5/18, Австралија; <i>Koeberliniaceae</i> 1/1, Америка; <i>Limnanthaceae</i> 1–2/8, Северна Америка; <i>Moringaceae</i> 1/12, Африка до Индија; <i>Pentadiplandraceae</i> 1/1, Западна Африка; <i>Resedaceae</i> 6/77, западна Евроазија, Африка, Северна Америка; <i>Salvadoraceae</i> 3/11 палеотропски; <i>Setchellanthaceae</i> 1/1, Мексико; <i>Tovariaceae</i> 1/2, тропска Америка; <i>Tropeolaceae</i> 1/95, Америка
	Crossomatales	<i>Aphloiaceae</i> 1 род/1 вид, Источна Африка, Мадагаскар; <i>Crossomataceae</i> 4/12, запад од Северна Америка; <i>Geissolomataceae</i> 1/1, Јужна Африка; <i>Guamatelaceae</i> 1/1, Централна Америка; <i>Ixerbaceae</i> 1/1, Нов Зеланд; <i>Stachyuraceae</i> 1/5, Југоисточна Азија; <i>Staphyleaceae</i> 3/45, космополити, расфрлено распространување; <i>Strasburgeriaceae</i> 1/1, Нова Каледонија
	Geraniales	<i>Francoaceae</i> 2 родови/2 видови, Чиле; <i>Geraniaceae</i> 7/805, космополити од умерени до жешки умерени зони; <i>Ledocarpaceae</i> 3/12, Јужна Америка; <i>Melianthaceae</i> 3/11, Африка; <i>Vivianiaceae</i> 1–4/6, Јужна Америка
	Huerteales	<i>Dipentodontaceae</i> 1 род/1 вид, јужна Кина, Мијанмар; <i>Gerradinaceae</i> 1/2, Источна Африка; <i>Tapisciaceae</i> 2/5, Кина, Кариби, Јужна Америка;
	Malvales	<i>Bixaceae</i> 4 родови/21 вид, пантропски; <i>Cistaceae</i> 8/175, космополити, главно во умерени, до умерено топли региони; <i>Cytinaceae</i> 2/10, Мексико, Медитеран, Јужна Африка, Мадагаскар; <i>Dipterocarpaceae</i> 17/680, пантропски, посебно во Азија; <i>Malvaceae</i> (вклучени се <i>Bombacaceae</i> , <i>Malvaceae</i> , <i>Sterculiaceae</i> , <i>Tiliaceae</i>) 243/4,225, космополити; <i>Muntingiaceae</i> 3/3, тропска Америка; <i>Neuradaceae</i> 3/10, Африка до Индија; <i>Sarcolaenaceae</i> 8/60, Мадагаскар; <i>Sphaerosepalaceae</i> 2/18, Мадагаскар; <i>Thymelaecaeae</i> 46/755, космополити
	Myrtales	<i>Alzateaceae</i> 1 род/2 вида, Јужна Америка; <i>Combretaceae</i> 20/500, пантропски; <i>Crypteroniaceae</i> 3/10, Шри Ланка, Југоисточна Азија; <i>Lythraceae</i> 31/620, космополити; <i>Metecylaceae</i> 6/435, пантропски; <i>Melastomataceae</i> 182/5,000, пантропски, ретко умерена зона; <i>Myrtaceae</i> 131/4,620, космополити, главно тропски, до топли умерени; <i>Oliniaceae</i> 1/5, Африка, Св. Елена; <i>Onagraceae</i> 17–24/650, космополити; <i>Penaecaceae</i> 7/20, Јужна

		Африка; <i>Rhynchocalycaceae</i> 1/1, Јужна Африка; <i>Vochysiaceae</i> 8/210, тропска Америка, еден вид во Западна Африка
	Sapindales	Anacardiaceae 70 родови/985 видови, пантропски, ретко од умерени региони; <i>Biebersteiniaceae</i> 1/5, од Грција до западен Сибир, западен Тибет; <i>Burseraceae</i> 18/550, пантропски; <i>Kirkiaceae</i> 2/6, Африка и Мадагаскар; <i>Meliaceae</i> 52/621, пантропски, главно во Стариот Свет; <i>Nitrariaceae</i> 3/16, Јужна Европа, Азија, Северна Африка, Северна Америка; Rutaceae 161/1,815, космополити, главно тропски; Sapindaceae (вклучени се и Aceraceae и Hippocastanaceae) 135/1,580, пантропски, помалку чести во умерени региони; <i>Simaroubaceae</i> 19/95, пантропски

Ред Brassicales

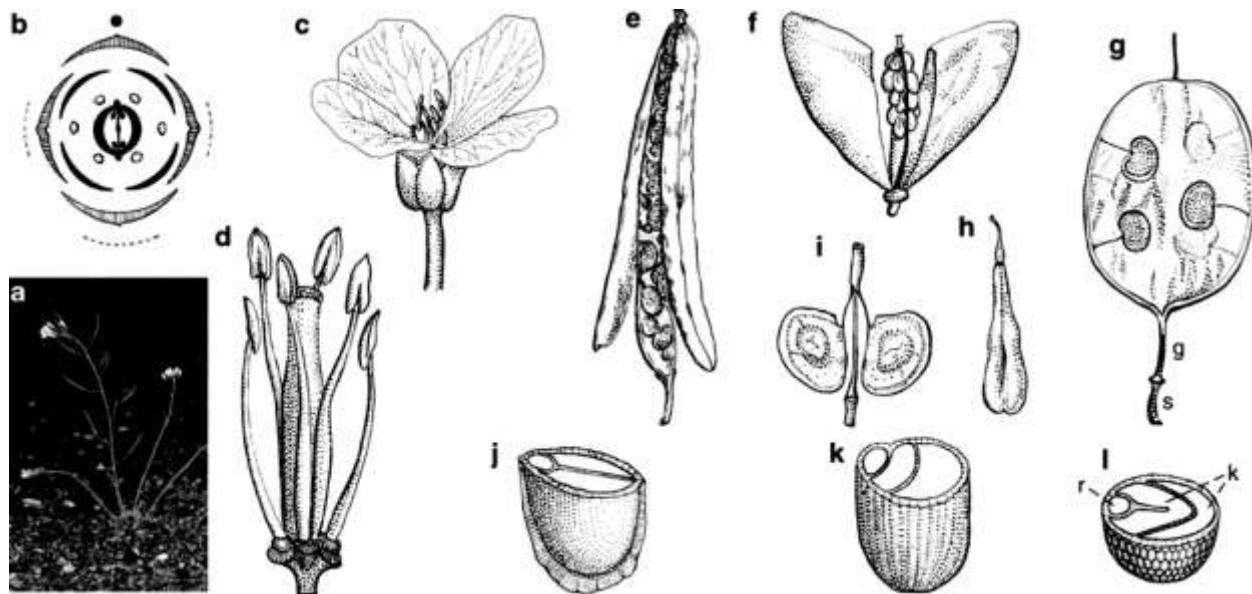
Редот Brassicales содржи 17 фамилии, 398 родови и околу 4.450 видови и сочинува околу 2,2 % од вкупната разновидност на еудикотилите. Најстарите фосили се познати од пред 89,5 м.г. Карактеристика на редот е присуството на секундарни соединенија тиогликозиди (гликозинолати, Сл. 126) (сенф) и на ензимот мирозиназа. Кога се повредени, мирозиназата од цитоплазмата доаѓа во контакт со гликозидите во вакуолата, при што се ослободуваат гликозидни масла кои се корисат за одбрана од хербивори. Единствен род, надвор од Brassicales, кој продуцира гликозиди е *Drypetes* (*Putranjivaceae*). Исто така, овие материи даваат арома на многу економски важни растенија. Редот се одликува и со појава на тетрамерни цветови, бројни прашници, како и со нивна редукција на помал и ограничен број, со чашка во два круга, со мал број чашкини ливчиња (најчесто 2+2), париеална плацентација и друго.



Сл. 126. Општа структура на гликозинолати, заедничка особина на Brassicales.

Базалните фамилии на редот, како што се, на пример, *Caricaceae*, *Moringaceae* и *Tropaeolaceae*, имаат пентамерни цветови и прави ембриони. **Caricaceae** се познати по плодот папаја (*Carica papaya*), додека **Tropaeolaceae**, со своите зигоморфни цветови со шпора, го вклучуваат популарното култивирано растение *Tropaeolum majus*. Повеќето од останатите фамилии се карактеризираат со тетрамерни цветови и извиткани или заоблени ембриони. Слабо зигоморфни цветови се типични за **Resedaceae**, која во Европа е претставена со родот *Reseda*, застапен со неколку видови во флората на Македонија. Фамилијата **Capparaceae** се разликува од *Brassicaceae* главно со задрвенетиот изглед, издолжениот гинофор или андрогинофор, генерално големиот број на прашници унилокуларниот овариум со париеална плацентација и со нераспаѓачкиот тип на плод

кој нема реплум. *Capparis spinosa*, чии пупки се користат како зачин капар, има андрецеум со голем број прашници. Во степоликото подрачје на Македонија се развива медитеранскиот вид *Capparis sicula*. Фамилијата **Cleomaceae**, која е сестринска група на фамилијата Brassicaceae, потсетува на Carragaceae. Се разликува по тоа што главно се зелјести растенија кај кои плодот има реплум, но не се отвара целосно, такашто овариумот е унилокуларен.



Сл. 127. Brassicales, Brassicaceae. (a) *Arabidopsis thaliana*. (b) Цветен дијаграм од Brassicaceae. (c, d) Цвет со и без перијант (нектарни жлезди во основата на цветот) (*Cardamine pratensis*). Плодови од (e) *Erysimum cheiri* (silique), (f) *Capsella bursa-pastoris* (silicula), (g) *Lunaria annua* (silicula, валвите се отстранети и се гледа 'рскавичеста преграда), (h) *Isatis tinctoria* (едно- до двосемени оревчиња) и (i) *Biscutella laevigata* (шизокарпен плод). Напфречни пресеци од семенки покажуваат различни положби од ембрионот со котиледони, хипокотил и радикула од (j) *Erysimum cheiri* („плеуроризално“), (k) *Alliaria petiolata* („ноторизално“) и (l) *Brassica nigra* („кондупликатно“). c котиледони, g гинофор, r радикула, s дршка

Фамилија Brassicaceae

† K2+2 C4 A2+4 [2, 4-16] G(2)

Фамилијата опфаќа главно повеќегодишни или едногодишни тревести растенија, ретко грмушки. Листовите се прости (ретко сложени), често поделени, спирални (ретко наспрамни), без прилисници. Соцветието најчесто е грозд, ретко цветовите се солитарни. Цветовите се хермафродитни, обично правилни, со дршки, без брактеи, хипогини; рецептакулумот ретко е издолжен во гинофор. Перијантот е дихламиден, крстоцветен. Чашката е апосепална (ретко синсепална), со 2+2, декусирани сепали, често базално грбави. Венчето е апопетално, ретко сраснато во основата, со 4 (ретко отсутнуваат) петали. Прашниците се слободни, дворедни, 2+4 тетрадинамни [ретко 2 или 4, или до 16], двата надворешни се подолги, антисепални, внатрешните четири се подолги, по два во пар, секој пар (настануваат од еден меристем) ги наткрилува соседните петали. Антерите се отвараат надолжно. Гинецеумот е синкарпен, со надцветен овариум, двокарпелен и со две локули. Стилус има еден или нема воопшто. Плацентацијата е осково-париетална, секоја карпела со два реда од зачетоци, плацентите се прикрупени за сидот на септумот и на овариумот; зачетоците се анатропни или кампилотропни, по еден или по многу во

карпела. Нектариумите се одделени или прстеновидни, сместени околу прашниците или столпчето. Плодот е силиква или силикула, со постојана преграда, наречена реплум, ретко се отвараат напречно. Семенките обично се без ендосперм, додека ембрионот е богат со масла.

Фамилијата Brassicaceae се јавува главно надвор од тропските региони на северната хемисфера, иако распространувањето на големи растојанија им овозможува колонизација и на јужната хемисфера. Голем број од видовите можат да достигнат широко распространување како агрикултурни корови и рудерални растенија (на пример, *Capsella bursa-pastoris*, видови од родовите *Lepidium* и *Thlaspi*). Со економско значење како зеленчукови или фуражни растенија, се различните форми на зелка - *Brassica oleracea* var. *capitata* – зелка; var. *botrytis* – карфиол; var. *gongyloides* - алабаш, келераба; var. *gemmifera* – брокел; var. *sabauda* – кел; растенија богати со масло и зачини, како што се репата (*B. rapa* subsp. *rapa*), репицата (*Brassica napus* subsp. *napus*), маслодајната репа (*B. rapa* subsp. *oleifera*), црниот синап (*Brassica nigra*), белиот синап (*Sinapis alba*), ренот (*Armoracia rusticana*; = *Cochlearia armoracia*), ротквата (*Raphanus sativus* var. *nigra*) и ротквичката (*Raphanus sativus* var. *radicula*), како и голем број украсни растенија (на пример, *Erysimum* = *Cheiranthus cheiri*, *Matthiola*, *Iberis*). *Arabidopsis thaliana* (Сл. 127) има многу краток животен циклус и многу мал и целосно секвенциран геном. Тој е едно од најважните растенија во истражувањата на растителната генетика.

Ped Crossomatales

Овој хетероген ред опфаќа осум мали фамилии (четири монотипски) и само 70-ина видови. Од главната еволутивна линија се има издвоено пред околу 55 м.г. Се одликува со специфичните анатомски особини на семената обвивка, со дрвенестата градба, хипанциумот, нектарниот диск и друго. Фамилијата **Staphyleaceae** е распространета во северните умерени подрачја и во тропските делови на Америка и Малезија. Во Македонија доаѓа видот *Staphylea pinnata* (*K₅ C₅ A₅ G₍₃₎), грмушка со наспрамни перести листови и воочливо сплеснати кутијки.

Ped Geraniales

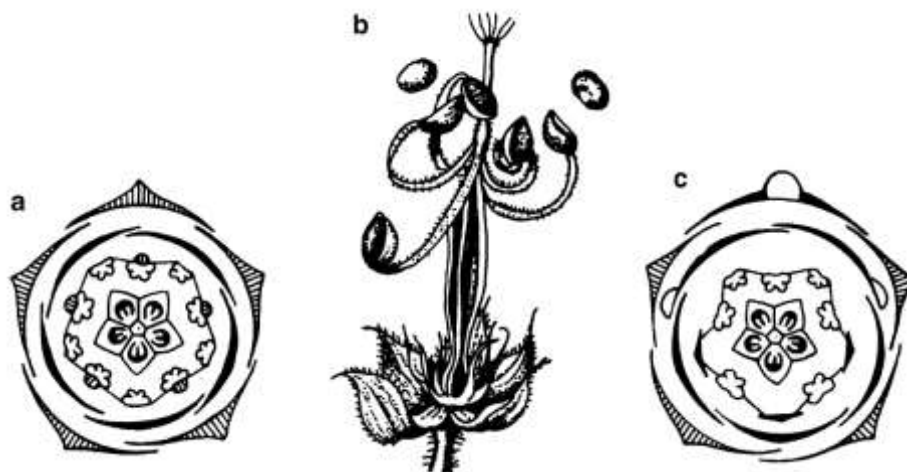
Редот **Geraniales** е релативно мал ред со 5 фамилии и околу 830 видови. Како независна линија се има појавено пред околу 89-93 м.г. Редот е целосно реорганизиран врз основа на молекуларни податоци и е обединет, главно според анатомски карактери (на пример, трилакунарни или мултилакунарни лисни нодиуми, лисни рабови со жлездести запци), како и според тестата на семенките (тестата е настаната од надворешниот интегумент) и карпелите поставени наспроти петалите. Покрај тоа, андрецеумот е во облик на обдиплостемон, нектариумите се сместени во прашничките филаменти, поседува етерични масла, присуство на елагична киселина и друго.

Фамилија Geraniaceae

K5 [4] C5 [0, 4, 8] A5+5 [8, 15] G(5) [(2, 3, 8)]

Најголемата фамилија содржи повеќе од 95% видови од редот. Многу членови од **Geraniaceae** имаат карактеристични плодови (Сл. 128). Секоја од карпелите има два семенови зачетоци во својата основа, но се развива само еден. Горниот дел од карпелата прераснува во стерилен клун.

При созревањето внатрешните делови од сраснатите карпели остануваат сраснати во централна колумела, додека надворешните делови (секој со една базална семенка) се издигаат. Тие или остануваат прицврстени за врвот од централната колумела и ги отфрлаат семенките далеку (на пример, *Geranium*) или се распаѓаат заедно со семенката како мерикарп, а горниот дел функционира како хигроскопска осилка, забивајќи го плодот во подлогата (на пример, *Erodium*). Зигоморфни цветови со нектариум вмакнат во педицелата се наоѓаат кај главно јужноафриканскиот орнаментален род *Pelargonium*.



Сл. 128. Geraniales, Geraniaceae. (a) *Geranium pratense*, цветен дијаграм. (b) Плод што се распаѓа. (c) *Pelargonium zonale*, цветен дијаграм

Ред Huerteales

Сите претставници од редот се грмушки или мали дрвја, распространети главно во тропски или топли региони. Поседуваат последователно поставени, назабени листови; соцветието е цимозно, понекогаш рацемозно или штитовидно. Цветовите имаат хипанциум, овариумот е унилокуларен, изграден од различен број карпели; во секоја карпела има по два семенови зачетоци. Редот опфаќа четири фамилии Petenaeaceae, Gerrardinaceae, Tapisciaceae и Dipentodontaceae.

Ред Malvales

Редот Malvales брои 10 фамилии со 338 родови и околу 6.000 видови (23% од разновидноста на еудикотилите). Се чини дека монофилијата е несомнена, а припадниците на редот споделуваат низа синапоморфии: наслоен секундарен флоем со фиброзни и нефиброзни слоеви (со алтернирачки паренхимски и склеренхимски слоеви), зраци на срцевина со клинест облик, канали и празнини исполнети со слуз, листови со често длановидна венација, свездести влакна, циклопропеноидни масни киселини, влакнеста кора, како и *rbcl*, *atpB* и 18S секвенци. Прашниците по правило се во голем број, но се поврзани со само неколку спроводни снопчиња, што укажува на нивното секундарно умножување од два основни прешлени. Редот се појавил како независна еволуциска линија пред околу 80 м.г., а посилна дивергенција започнала пред 67 м.г.

Фамилијата **Thymelaeaceae**, често со венчевидно обоен хипанциум и со чашка и многу редуцирани петали, го вклучува видот *Daphne mezereum* (отровен) од листопадните шуми на Европа, чии пурпурно-виолетови цветови се отвораат пред појавувањето на листовите. Фамилијата **Cistaceae**, со голем број слободни прашници, е претставена со родот *Cistus*, смолеста ароматична

грмушка од медитеранската макија и субмедитеранската псевдомакија, кој опфаќа голем број видови. Покрај овој род, во Македонија се присутни и видови од родовите *Helianthemum*, *Fumana* и *Tuberaria*. Во тропите на Азија, родовите од фамилијата **Dipterocarpaceae** (на пример, *Dipterocarpus*, *Shorea*), кои даваат смоли и дрвен материјал, се важни елементи на шумите.

Фамилија *Malvaceae*

K3-5 или (3-5) C3-5 [0] A 5-∞ G2-∞ [1]

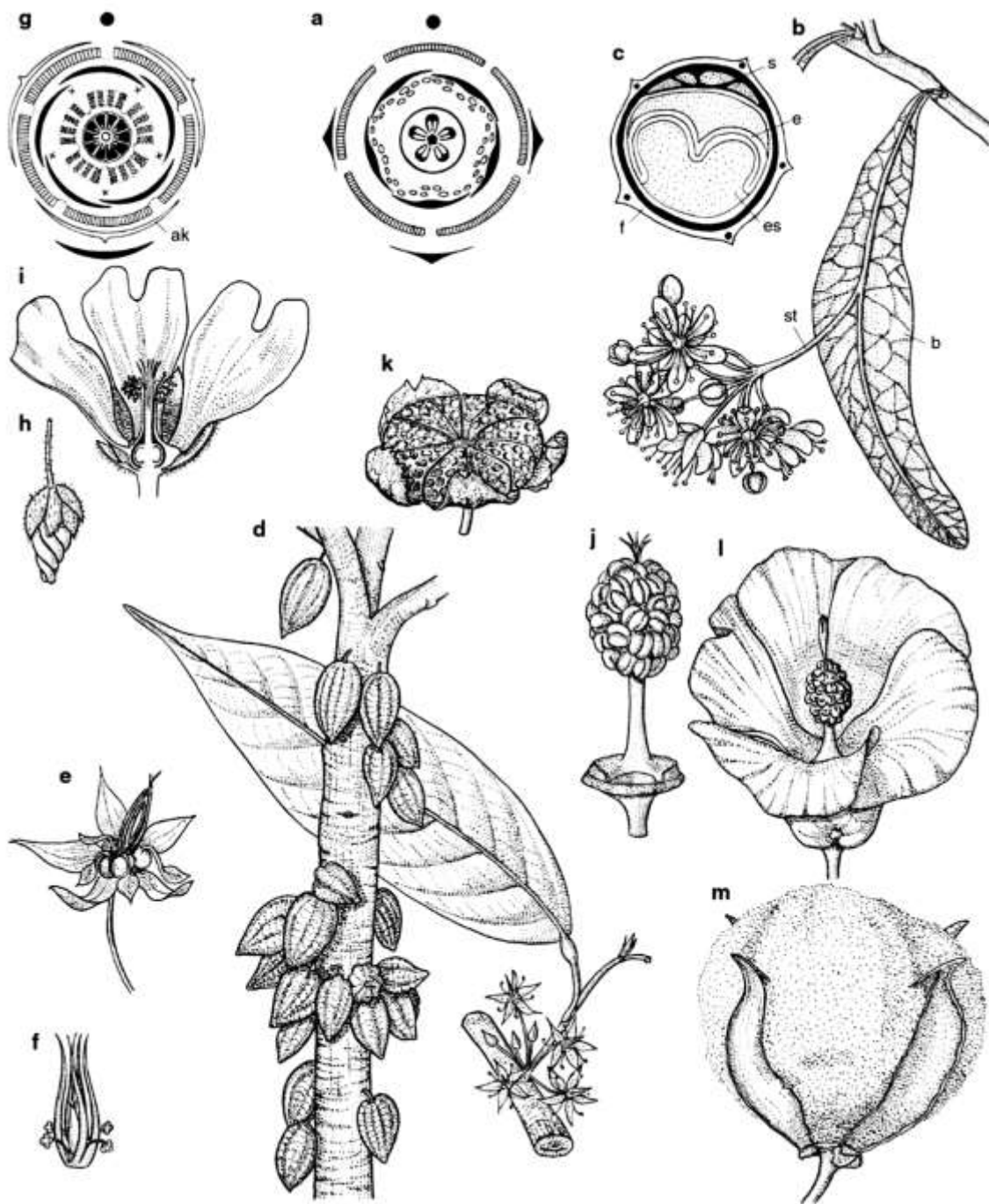
(вклучени се *Bombaceae*, *Sterculiaceae* и *Tiliaceae*)

Фамилијата опфаќа најчесто хермафродитни, ретко еднодомни или полигамни дрвја, грмушки и тревести растенија, често со свездовидни трихоми или штитовидни лушпи. Листовите се прости или длановидно сложени, понекогаш насечени или оделени, со прстести или перести жили, обично спирални и со прилисници, кои често отпаѓаат. Најчесто двополните, актиноморфни цветови, се солитарни, или образуваат прости или сложени цимозни соцветија. Цветовите најчесто се хипогини, ретко перигини. Перијантот е двореден, петалите алтернираат со сепалите. Чашката е слободна или базално срасната, со 5 (ретко 3 или 4) сепали; најчесто е присутен епикаликс. Венчето е слободно (понекогаш сраснато во основата со прашничката цевка; ретко отсутува), кога е присутно, има 5 (3-4) конволутни, валватни или имбрикатни петали. Прашниците се 5-∞, филаментите обично се сраснати, или како цевка го опкружуваат овариумот, или во вид на 5-15 снопиња од прашници. Бројот на прашниците често е зголемен со центрифугално умножување (центрифугален дедублемен). Антерите се отвараат надолжно или со пори. Поленот е со трнчиња или е мазен. Гинецеумот е синкарпен, ретко апокарпен, или со карпели сраснати само апикално, со надцветен (ретко подцветен) овариум, со 2-∞ карпели и со 2-∞ [1] локули. Столчето е неподелено, поделено или разгрането на врвот. Плацентацијата е обично оскова, ретко маргинална; зачетоците се 2-∞ [1] по карпела. Нектариумите се состојат од жлездести трихоми кои обично се наоѓаат од адаксијалната страна на чашката. Плодот е локулицидна или септицидна кутијка, или кутијка што не се распукнува, шизокарпи, или мерикарпи, или ретко бобинка, или оревче со крилца. Семенките немаат ендосперм (Сл. 129).

Фамилијата *Malvaceae* е поделена на девет потфамилии. Помалку или повеќе слободни прашници има кај потфамилијата *Tilioideae*, како и кај некои родови од фамилијата *Sterculioideae*. Од оваа подфамилија во Европа и во Македонија се сретнуваат само мал број претставници од родот на липите (*Tilia*) – ситнолисната (*T. cordata*) и крупнолисната липа (*T. platyphyllos*) (Сл. 129).

Останатите членови од *Malvaceae* во широка смисла (*sensu lato*) имаат прашници кои се помалку или повеќе, сраснати. *Bombacoideae* вклучува родови како *Ceiba*, од чии влакна на перикарпот се добива капок-волна, како и родот *Adansonia*, со *A. digitata*, баобаба што се опрашува со лилјаци, и кој има стебло во кое се складира вода. Најважниот член на подфамилијата *Byttnerioideae* е одгледуваното дрво на какаото (*Theobroma cacao*), нативно во Америка, но сега се одгледува насекаде во тропите, со крупни прости листови и каулифлорни цветови (Сл. 129). Неговите крупни распукнувачки плодови содржат голем број семенки (какаов грав), од чии котиледони се екстрахираат масти (какаов путер), прав од какао, како и алкалоидот теобромин.

Видовите од тропскиот западноафрикански род *Cola* (Sterculioideae) содржат кофеин во нивните семенки.



Сл. 129. Malvales, Malvaceae. (a–c) *Tilia*. (a) Цветен дијаграм. (b) Соцветие, неговата дршка срасната со крилеста брактеола. (c) Оревче (напречен пресек) со извиткан перикарп и една зрела семенка која содржи ендосперм и ембрион. (d–f) *Theobroma cacao*. (d) Цветоносно и плодноносно стебло, (e) Цвет и (f) андрецеум со долги стаминодии. (g) Цветен дијаграм од *Malva* со епикаликс. (h) Пупка. (i) Отворен цвет (надолжен пресек, со (j) прашници сраснати во колумела и столпчиња што ги надвисуваат. (k) Шизокарп од *Malva sylvestris*. (l) Цвет и (m) отворена кутијка со семени влакна од *Gossypium herbaceum* и *G. vitifolium*. ак епикалх, б брактеола, е ембрион, ес ендосперм, ф перикарп, с семе, ст дршка

Додека некои од првобитните членови на Bombacaceae и Sterculiaceae имаат тетраспорангијатни антери, другите членови од овие групи (како и Malvaceae sensu stricto), се диспорангијатни. Зелјестите Malvaceae sensu stricto (Malvoideae) обично се карактеризираат со пантопоратни поленови зрна со трнлива површина и диспорангијатни антери. Овариумите можат да имаат 3-5, или дури до 50 карпели (Сл. 129). Овариумите се развиваат во многусемени капсули или се делат на голем број мерикарпиуми кои го одразуваат бројот на карпелите. Памукот (*Gossypium*) со капсуловиден плод, опфаќа грмушести или едногодишни алополиплоидни култивирани видови, кои можат да се следат до неколку азиски, африкански и американски видови. Памукот се состои од едноклеточни, 60 mm долги влакна на тестата. Семеното масло исто така е значаен продукт во производството на маргарин. Шизокарпни плодови се наоѓаат кај видовите од родовите на слезот (*Malva* и *Althaea*). Од последниот род добро се познати белиот слез (*A. officinalis*), старо халофитско медицинско растение, како и украсниот вид *A. rosea*.

Членовите на фамилијата се широко распространети, особено во тропските региони. Од економско значење се бројни медицински растенија (*Malva sylvestris*, *Althaea officinalis*), неколку текстилни растенија (*Gossypium* spp. - памук, најважно текстилно растение во светот; *Ceiba pentandra* – капок-волна; *Corchorus* spp. - јута), растенија што се користат во исхрана (*Theobroma cacao* – какао; *Cola nitida* – кола; *Abelmoschus* - окра и *Durio zibethinus* - дуриан; градежни материјали (*Ochroma pyramidale* -балса и *Pachira aquatica*); бројни декоративни култивари (*Brachychiton*, *Chorisia*, *Dombeya*, *Fremontodendron*, *Hibiscus* и *Tilia*). Многу други, како *Adansonia digitata* (баобаб, тропска Африка) имаат голема локална економска или еколошка важност.

Кон Malvales се приклучени и безхлорофилните коренови паразити од фамилијата **Cytinaceae**, меѓу кои е и медитеранскиот род *Cytinus*.

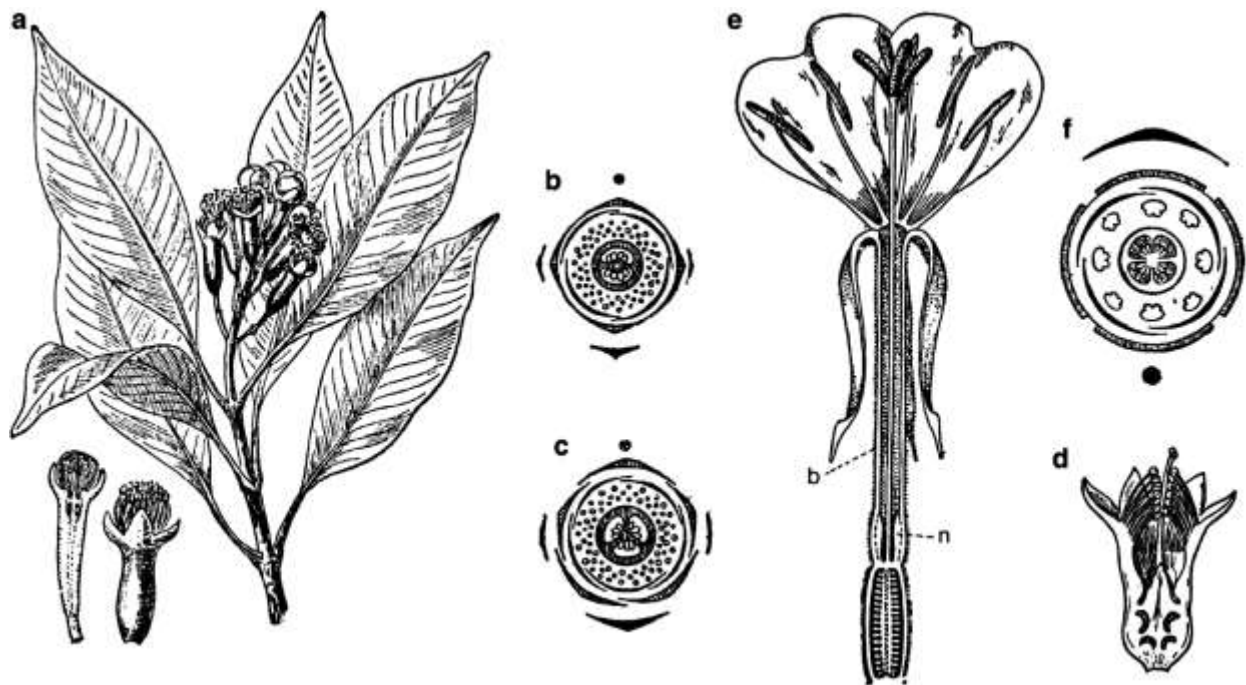
Ped Myrtales

Големиот ред Myrtales со 11-13 фамилии, 380 родови и скоро 11.100 видови, сочинува околу 6% од разновидноста на централните еудикотили. Монофилијата на редот е поддржана со морфолошки, анатомски и ембриолошки податоци, како и со секвенци од *rbcl*, *atpB*, *ndhF* и 18S. Редот Myrtales има често наспрамни, целокрајни листови со или без прилисници, биколатерални спроводни снопиња, тетрамерни цветови и многу семенови зачетоци. Главни морфолошки синапоморфии се спроводни елементи со дворчести пори, стебло со внатрешен флоем, прилисници во облик на мали странични и оскови структури, цветови со хипанциум (краток или долг), прашници свиени во фаза на пупки, потполно сраснати карпели и гинецеум со едно столпче, жлездести влакна на адакцијалната страна од лисната ламина, често трајна чашка, миризлив ендосперм, флавоноли, мирицетин и друго. Фосилните наоди кои припаѓаат на редот се проценети на околу 65 м.г. Позицијата на филогенетското стебло не е сигурна.

Сите фамилии на редот Myrtales имаат субтропско и тропско распространување, освен фамилиите Myrtaceae, Onagraceae и Lythraceae, кои се пошироко распространети или се космополити.

Фамилијата **Myrtaceae** обично има подцветен плодник. Тоа се главно субтрпски или тропски дрвенести видови кои често имаат лизигени секреторни жлезди со ароматични масла и заради тоа

тие се значаен извор на зачини и медицински растенија. Големiot број прашници (Сл. 130) ја зголемуваат видливоста на цветовите заради многу светло обоените филаменти. Од многуте видови од тропските родови *Eugenia* и *Syzygium*, треба да се спомне *S. aromaticum* (= *E. caryophyllata*), распространето од Шри Ланка до Борнео. Во Австралија доминира родот *Eucalyptus*, со околу 500 дрвенести или грмушести видови, главно во суви шуми. Како полинатори кај овој род се јавуваат птици, лилјаци, па дури и мали торбари. Некои видови можат да растат до 100 m висина (на пример, *E. regnans*) и претставуваат едни од највисоките познати дрвја. Заради брзиот раст, различни видови, посебно *E. globulus*, се одгледуваат во голема мера, особено во потопли клими, како што е Медитеранот. Единствениот европски претставник од Myrtaceae се наоѓа во Медитеранот – тоа е често култивираната мирта (*Myrtus communis*).



Сл. 130. Myrtales. (a–c) Myrtaceae. (a, b) *Syzygium aromaticum*, изданок со цвет, пупка (надолжен пресек), отворен цвет и цветен дијаграм. (c) *Myrtus communis*, цветен дијаграм. (d) Lythraceae, *Punica granatum*, цвет (надолжен пресек). (e, f) Onagraceae, *Oenothera biennis*. (e) Цветови (надолжен пресек) со хипанциум и нектариуми. (f) Цветен дијаграм. b хипанциум, n нектариум

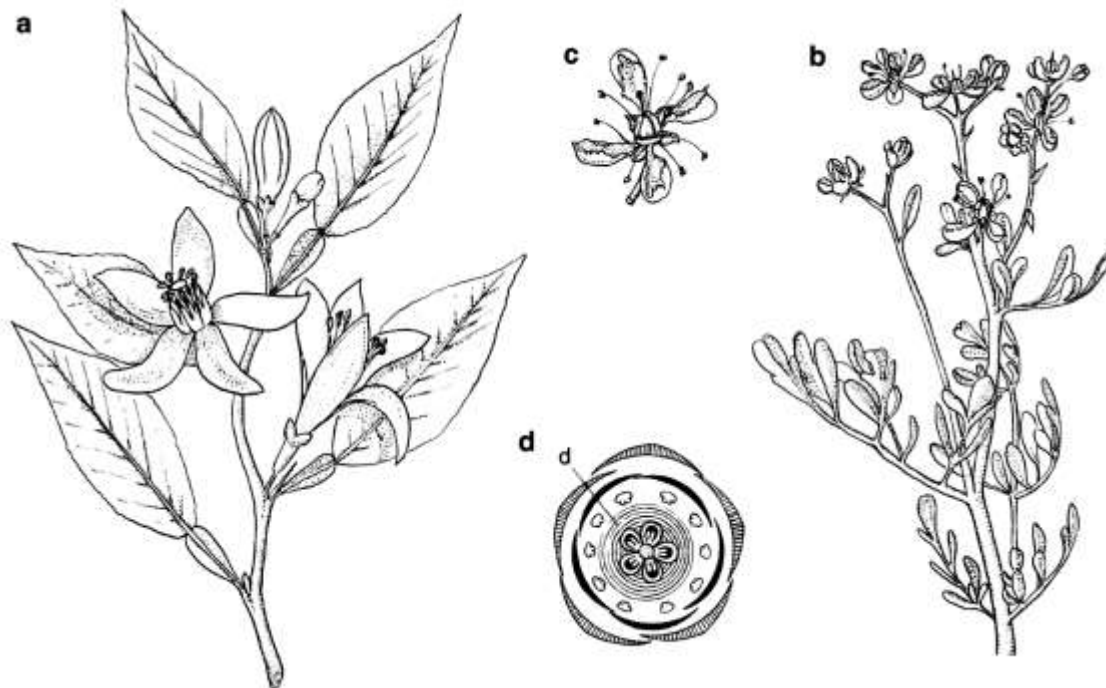
Дрвенестите или тревестите **Melastomataceae** се особено чести во тропите и субтропите на Новиот Свет. Тие често имаа лостовидни додатоци на конективите и порицидни антери. Полинаторските пчели ги празнат антерите со вибрирање (полинација со пчели).

Кај главно зелјестите **Onagraceae** хипанциумот е воочливо издолжен над подцветниот плодник (Сл. 130). Оваа фамилија ги вклучува првобитно американскиот род *Oenothera*, сега глобално распространет коров, како и родот *Fuchsia*, главно опрашуван со птици, распространет во Јужна и Централна Америка и Нов Зеланд, но сега култивирана насекаде. Хипанциумот и сепалите кај *Fuchsia* се воочливо обоени. Родовите *Epilobium*, *Circaea* и *Ludwigia* се нативни во Европа. Фамилијата **Lythraceae** опфаќа дрвенести или зелјести видови и често има димерен гинецеум. Видот *Lythrum salicaria* е особено добро познат со своите триморфни цветови. Денес кон Lythraceae

исто така се вклучени и дрвенестите и делумно мангрови **Sonneratiaceae**, дрвенестите **Punicaceae**, и **Trapaceae**. Punicaceae според традиционалните сфаќања опфаќа само еден род, *Punica*, со оринеталниот вид калинка (*Punica granatum*), кај кој карпелите се распоредени во три редови (Сл. 109). *Trapa*, единствениот род од традиционално сфатените Trapaceae, го вклучува едногодишното пловечко акватично растение *Trapa natans*, чии тврди плодови имат роговидни додатоци настанати од сепалите.

Ред Sapindales

Редот Sapindales брои 9 фамилии со 460 родови и околу 5.670, главно дрвенести видови (3% од разновидноста на еудикотилите). Како независна еволутивна линија се има појавено пред околу 80 м.г., а посилна дивергенција започнала пред околу 67 м.г. Монофилијата на редот е поддржана со *rbcL*, *atpB* и 18S секвенци. Позначајни синапоморфии се: перести листови (понекогаш длановидни), пентамерни, радијално симетрични цветови, обично со добро развиени интрастаминодијални нектарни дискови, специфилни секундарни метаболити, етерни масла, SiO_2 во дрвото и друго.

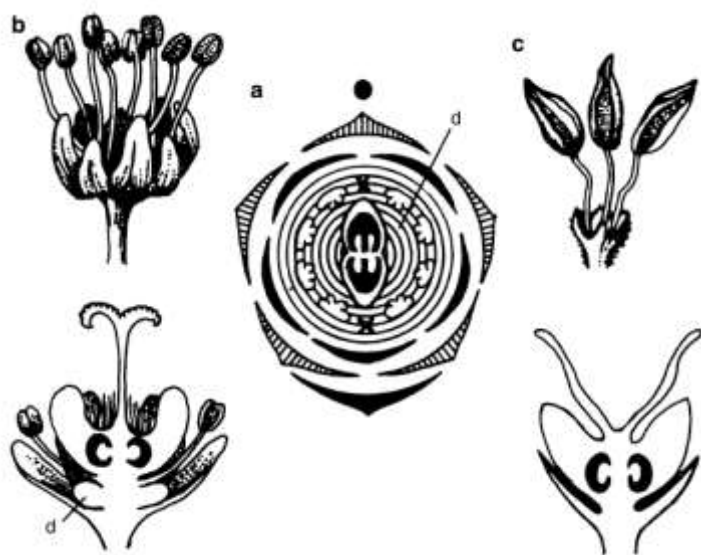


Сл. 131. Sapindales, Rutaceae. (a) *Citrus sinensis*, цветен изданок. (b–d) *Ruta graveolens*, цветен изданок, тетрамерен страничен цвет и дијаграм на пентамерен апикален цвет со диск. d диск

Горчливи тритерпеноиди и шизолизигени секреторни ткива кои содржат ароматични масла и смоли, најдени се кај фамилиите Rutaceae, Simaroubaceae и Meliaceae. Најважниот род од **Rutaceae** е *Citrus* (Сл. 131). По потекло од Јужна Азија, овие мали зимзелени дрвја се одгледуваат нашироко во голем број форми во сите топли земји. Овде доаѓаат т.н.р. агруми - *C. sinensis* (портокали), *C. maxima*, *C. paradisi* (грејпфрут), *C. limon* (лимон), *C. medica* и *C. reticulata* (мандарина). Плодовите на агрумите се бобинки. Бројот на карпелите, а понекогаш и бројот на јазлите на карпелите често пати е зголемен. Месестиот плод е формиран со сочни израстоци (пулпа) кои се појавуваат од

внатрешната страна на перикарпот и растат помеѓу локулите. *Phellodendron* е дрво од Источна Азија, додека полугрмушки и повеќегодишни зелјести растенија во Македонија се претставени со рузјанот (*Dictamnus albus*), кој има зигоморфни цветови, како и со медитеранската рута (*Ruta graveolens*) со жолти цветови (Сл. 131).

Горчливи тритерпеноиди се јавуваат кај **Simaroubaceae** и го определуваат фармацевтското значење на кората и на дрвото од родовите *Quassia*, *Simarouba* и *Picrasma*. Често одгледуваното источноазиско кисело дрво (*Ailanthus altissima*), е натурализирано во топлите делови на Европа. Важни тропски тврди дрвја (на пример, махагоновото дрво *Swietenia*), припаѓаат кон фамилијата **Meliaceae**. Фамилиите **Anacardiaceae** (на пример, *Anacardium occidentale*, *Pistacia*, *Bombay*, *Rhus*, кој има наркотички токсини и мангото - *Mangifera indica*), како и фамилијата **Burseraceae** (на пример, *Commiphora*; *Boswellia*), имаат смолни канали.



Сл. 132. Sapindales, Sapindaceae. (a–c) *Acer*. (a, b) *A. pseudoplatanus*, цветен дијаграм со екстрастиномидијален диск; женски и машки цветови (надолжен пресек). (c) *A. negundo*, машки и женски цветови со редуциран перијант и без диск. d диск

Главни тропските **Sapindaceae** со нивните слабо зигоморфни и често еднополни цветови сега ги приклучуваат и фамилиите **Hippocastanaceae** и **Aceraceae** (заедно ја формираат подфамилијата Hippocastanoideae). Во оваа група е родот *Aesculus*, со дивниот костен од Балканскиот Полуостров (*A. hippocastanum*). Родот *Acer* (јавор), со околу 110 видови, има бикарпелен гинецеум кој се развива во шизокарпен плод (Сл. 132). Вообичаено длановидно разделените листови, се наспрамно поставени. Во Македонија се сретнуваат неколку видови со фитоценолошко значење – *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. obtusatum*, *A. heldreichii*, *A. hyrcanum*, *A. monspessulanum*, *A. campestre*.

АСТЕРИДНИ РАСТЕНИЈА

Надредот Asteranae (=Asteridae) е голема група на еудикотили која во 13 редови обединува 103 фамилии со нешто повеќе од 92.000 видови (35% од сите скриеносемени). Припадниците на оваа еволуциска гранка ги обединуваат три особини: 1) присуство на иридоидни соединенија; 2) симпетално венче и (3) унитегмични тенуинуцелатни семенови зачетоци. Монофилијата на групата

е поддржана со секвенци од *rbcl*, *atpB*, *ndhF* и 18S rDNA. Поголемиот дел од групата се совпаѓа со поткласата Asteridae, или со групата позната како Sympetalae.

Староста на целата група се проценува на околу 128 м.г. (средина на Рана Креда), а набрзо потоа се имаат издвоено редовите Cornales и Ericales, кои заземаат сестринска положба во однос на сите останати Asteranae или централни астериди (Euasteridae). Во фосилните наоди од пред 100 м.г. можат да се препознаат и сите останати редови.

Централните астериди (Core Asterids) обично имаат пентамерни цветови со чашка и (обично) сраснато венче, најчесто со само еден епипетален прашнички круг; бројот на прашници е еднаков на бројот на венечните ливчиња (хапlostемон); гинецеумот е синкарпен, додека бројот на карпелите главно е редуциран; семеновите зачетоци се унитегмични и тенуинуцелатни, ендоспермот е целуларен; поседуваат специфични секвенци на ДНК и друго. Треба да се има предвид дека симпеталијата се има развиено независно и кај некои припадници на редот Ericales. Како секундарни метаболити главно се јавуваат иридиони, индол како и стероидни алкохоли, полиацетилени и сесквитерпенски лактони. Централните астериди имаат две големи еволуциски подгранки: еуастериди I и еуастериди II.

Еуастеридите I (Asteridae I; ламиди) содржат големи фамилии кои имаат развиено главно зигоморфни цветови со заоблени врвови на перијантот и со многусемени плодови, со долги столпчиња на плодникот, проста перфорација на спроводниот систем и друго.

Еуастеридите II (Asteridae II; кампанулиди) опфаќаат главно претставници со мали цветови, здружени во воочливи соцветија, најчесто радијално симетрични (правилни), со плодови со мал број семенки и со зашилен врв на перијантот, кратки столпчиња на плодникот, скалести перфорации на спроводниот систем, со обилан ендосперм во семенките, со многу краток ембрион и др.

РЕДОВИ КОИ НЕ ПРИПАЃААТ КОН ЕУАСТЕРИДИ I И ЕУАСТЕРИДИ II

Редовите Cornales и Ericales заземаат сестринска положба во однос на сите Asteranae и заедно содржат нешто повеќе од 12.000 видови, од кои на Ericales доаѓаат дури 95% видови (Таб. 9).

Таб. 9 Диверзитет и распространување на редови кои не припаѓаат кон Еуастериди I и II

Група	Ред/Фамилија	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Редови кои не припаѓаат кон еуастериди I и еуастериди II	Cornales	Cornaceae 2 родови/85 видови, главно во умерените региони на северната хемисфера, поретко во тропите, или во јужната хемисфера; Curtisiaceae 1/2, Јужна Африка; Grubbiaceae 1/3, Јужна Африка; Hydrangeaceae 17/190, Америка, Југоисточна Азија; Hydrostachyaceae 1/20, Африка, Мадагаскар; Loasaceae 14/265, Америка, ретко Арабија, Африка; Nyssaceae 5/22, Југоисточна Азија, Северна Америка

	Ericales	Actinidiaceae 3 родова/355 видови, тропска Америка, Југоисточна Азија; Balsaminaceae 2/1,001, главно Евроазија, Африка, ретко Америка; Clethraceae 2/95, пантропски, не во Африка; Cyrillaceae 2/2, тропска Америка; Diapensiaceae 6/18, северна хемисфера, во арктички и умерени региони; Ebenaceae 3–6/490, пантропски; Ericaceae 126/3,995, космополити; Fouquieriaceae 1/11, југозапад на Северна Америка; Lecythidaceae 25/310, пантропски; Maesaceae 1/150, палеотропски; Marcgraviaceae 7/130, тропска Америка; Mitrastemonaceae 1/2, Југоисточна и Централна Азија и Јужна Америка; Myrsinaceae 41/1,435, пантропски, северни и умерени региони; Pentaphragmaceae 12/337, пантропски, ретки во Африка; Polemoniaceae 18/385, главно умерени, особено западниот дел од Северна Америка; Primulaceae 9/900, главно северна хемисфера, умерени региони; Roridulaceae 1/2, Јужна Африка; Sapotaceae 53/1,100, пантропски; Sarracenaceae 3/15, Северна Америка, до северот од Јужна Америка; Sladeniaceae 2/3, Југоисточна Азија, Источна Африка; Styracaceae 11/160, Америка, Медитеран, Југоисточна Азија; Symplocaceae 1/320, пантропски, не во Африка; Tetrameristaceae 3/5, Јужна Америка, Југоисточна Азија; Theaceae 7/195, Југоисточна Азија, тропска Америка; Theophrastaceae 6–9/105, главно тропите на Новиот Свет; инаку расеани
--	----------	---

Ред *Cornales*

Редот **Cornales** се состои од 7 фамилии со 51 род и околу 590 видови. Монофилијата на групата е поддржана со секвенци од *rbcl*, *atpB*, *ndhF*, *matK* и 18S rDNA, како и со помалку или повеќе подцветни плодници, обично редуцирани чашкини ливчиња, со присутноста на интрастaminaлен нектарен диск, како и со најчесто плод костелка. Редот се одликува со дрвенести растенија, најчесто со прости листови со хидатоиди, тетрамерни цветови, со чашки многу помали од венчето, со подцветен или полуподцветен плодник и друго. Со астеридите редот го поврзуваат присутноста на иридоидни соединенија и унитегмични семенови зачетоци од тенуинуцелатен тип. Најстарите фосилни наоди се датирани од Креда, од пред околу 70 м.г., а како независна еволуциска линија се издвоил пред околу 110 м.г.

Фамилијата **Cornaceae** најчесто има тетрамерни цветови, само еден прашнички круг, додека подцветниот гинецеум е составен од две или три карпели (Сл. 133). Во Македонија се сренуваат два грмушести видови – дренот со бели цветови (*Cornus sanguinea*) и раноцветачкиот *C. mas*, со жолти цветови и со јадливи костелки. Зелјестите видови *C. suecica* и *C. canadensis* имаат четири крупни бели брактеи кои го обвиваат компактното соцветие.

Фамилијата **Hydrangeaceae**, со популарниот култивиран род *Hydrangea* (хортензија; соцветија со стерилни маргинални цветови и зголемени сепали) и со родот *Philadelphus* (лажен јасмин), често имаат подцветни или полуподцветни овариуми, како и андрецеум со два круга, кои секундарно можат да бидат зголемени. Блиската фамилија **Loasaceae** со, на пример, родот *Loasa* (цветна коприва), има бодливи влакна. Фамилијата **Hydrostachyaceae** населува течечки води. Тие имаат силно модифицирана вегетативна структура и многу редуцирани, еднополни, веројатно анемофилни цветови.



Сл. 133. лево: Cornales, Cornaceae, *Cornus mas*. (a) Цветен изданок. (b) изданок со плод. Цвет (c) од горна страна и (d) надолжен пресек;

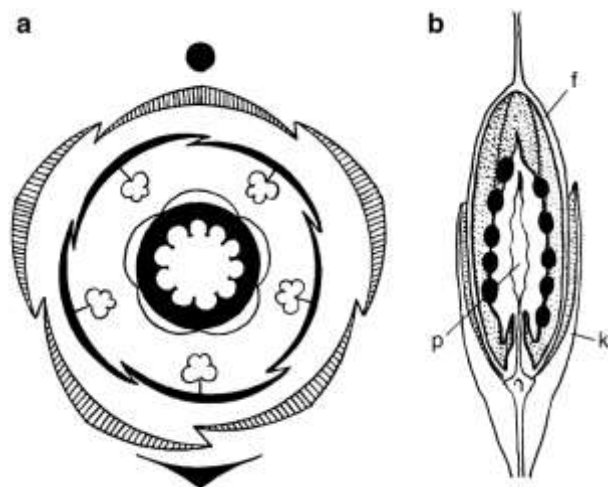
Десно: Cornaceae. Соцветие од *Cornus canadensis*

Ред *Ericales*

Големиот ред **Ericales** содржи 25 фамилии со 346 родови и околу 11.500 видови (5,9% од севкупната разновидност на еудикотилите). Староста на оваа еволутивна гранка се проценува на 109 м.г., а наоди со зголемена зачестеност на цветови од оваа група потекнуваат од пред 50 м.г. Денешните припадници на редот се важен дел од вегетацијата на тропските дождовни шуми, чинејки, во просек, 10% од сите видови кои растат на такви живеалишта. Монофилијата на редот е поддржана со секвенци од *rbcl*, *atpB*, *ndhF* и 18S rDNA. Редот се одликува со унилакунарни нодиуми, пентамерни и пентациклични цветови, фитохемиски особини (танини, елагична киселина, хидроквинони) и друго. Барем некои членови кај сите проучувани фамилии имаат карактеристична анатомија на лисните запци. Жилите на листовите се протегаат до запците, кои имаат капа што отпаѓа. **Ericaceae** често оваа капа ја заменуваат со многугодишно и често пати жлездесто влакно. Од останатите астериди вообичаено се разликуваат според бројот на прашниците, кои ги има двојно повеќе од венечните ливчиња (диплостемон vs. хаплостемон), иако редукцијата на бројот на прашниците се јавува и во самиот ред (*Primulaceae*).

Блиските фамилии *Theophrastaceae*, *Primulaceae* и *Myrsinaceae* ги дефинираат слободна, обично сферична централна плацента и често отсуството на еписепален прашнички круг (Сл. 134). Главно дрвенестите ***Theophrastaceae***, кои во Средна Европа се застапени со родот *Samolus*, имаат еписепален прашнички круг во вид на стаминодии, додека оваа особина целосно отсуствува кај фамилиите *Primulaceae* и *Myrsinaceae*. Членовите на ***Myrsinaceae*** во Европа ги опфаќаат родовите *Lysimachia*, *Anagallis* (*A. arvensis*) – и двата со листести изданoci, родот *Cyclamen* – со хипокотиледна гротка и со медитеранско-југозападно азиска дистрибуција, родот *Glaux*, чии цветови немаат венче и зимзелениот *Trientalis* со хептамерни цветови. Фамилијата ***Primulaceae*** ги вклучува родовите

Primula, со често пати хетеростилни цветови и широко распространетите родови, особено по високите планини *Soldanella* и *Androsace*, кои формираат растителни перничиња во нивалните зони.



Сл. 134. Ericales, Primulaceae. (a) Цветен дијаграм од *Primula vulgaris*: присутен е само внатрешниот епипетален прашнички круг; надворешниот е рудиментиран (не е нацртан). (b) Скоро зрел плод од *P. elatior* (надолжен пресек) со чашка, перикарп, централна плацента и семенки. f перикарп, k чашка, p централна плацента

Јадрената група на родот *Ericales* ги вклучува, меѓу другите, фамилиите *Actinidiaceae* и *Ericaceae*. Групата се карактеризира со антери чии врвови во текот на развитокот се насочуваат надолу (Сл. 135), додека стилусите често пати се празни (шупливи).

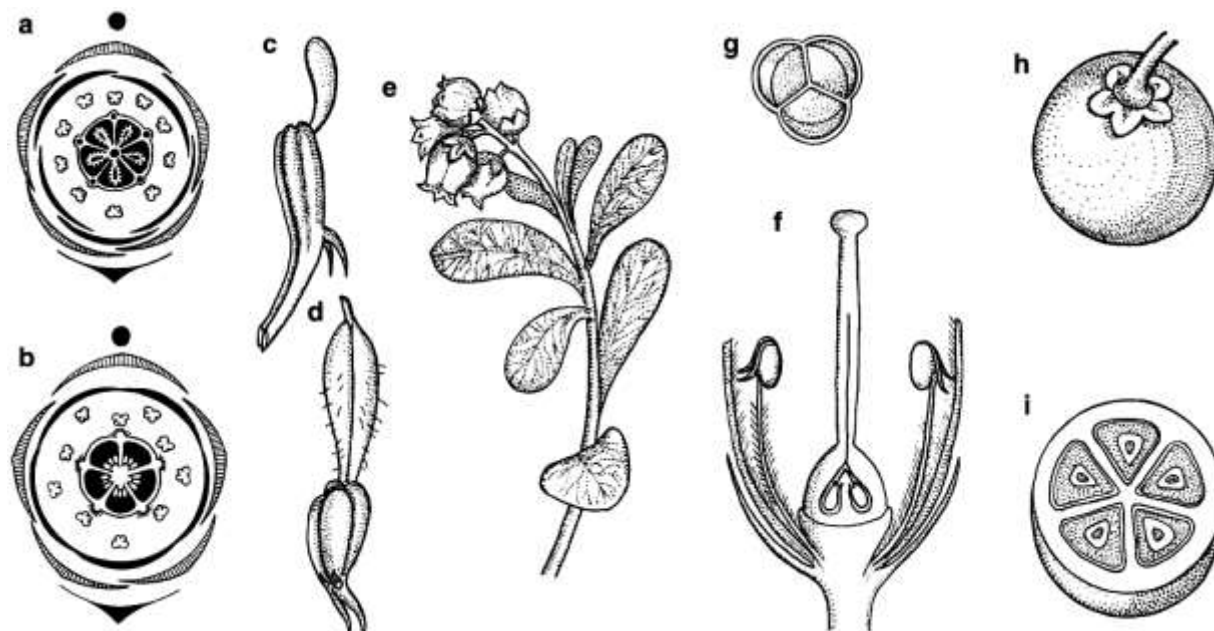
Фамилијата ***Actinidiaceae***, која често пати има полимерен андрецеум, порицидни антери и понекогаш, поленови тетради, го вклучува растението киви (*Actinidia chinensis*).

Фамилија *Ericaceae*

K5 [2-7] C(5) [(2-7), 0] A5+5 [2-4, ∞] G(5) [(2-10)]

Денес кон фамилијата ***Ericaceae*** се приклучени фамилиите *Epacridaceae*, *Empetraceae*, *Pyrolaceae* и *Monotropaceae*. *Ericaceae* се обично дрвенести, често цуцести грмушки со зимзелени, многу мали лушпести или игловидни ксероморфни листови, но исто така, има и покрупни дрвја (на пример, некои видови од родот *Rhododendron*) со нормални листови. Венчето најчесто е сраснато (слободно е, на пример, кај *Ledum palustre*), антерите често имаат два додатоци во основата, додека поленовите зрна често се распространуваат во вид на тетради (Сл. 135). Кај повеќето родови овариумите се надцветни и обично се развиваат во многусемени локулицидни капсули - на пример, кај родовите *Rhododendron*, *Andromeda*, *Erica* (атлантската *E. tetralix*, планинската *E. carnea*) и кај *Calluna vulgaris*, а поретко во бобинки или пак во костилки (на пример, *Arctostaphylos uva-ursi*) (Сл. 135). Некои родови имаат подцветни овариуми кои се развиваат во бобинки (на пример, боровинката *Vaccinium myrtillus*, брусницата *V. vitis-idaea*). Поранешната фамилија ***Epacridaceae*** е распространета исклучиво во јужната хемисфера, додека некогашната ***Empetraceae*** (кај нас со родот *Empetrum*) има биполарна дистрибуција и слободни венечни ливчиња. Тревести растенија се сретнуваат кај некогашната фамилија ***Pyrolaceae*** (Сл. 135), како што е зимзеленото повеќегодишно растение *Pyrola*, додека целосно микотрофните, безхлорофилни ***Monotropaceae*** го вклучуваат видот *Monotropa hypopitys*. *Ericaceae* играат важна улога во многу различни хабитати: субарктички и арктички врштини со цуцести грмушки, мочурливи шуми и иглоисни шуми богати со хумус, високопланински хабитати блиску до шумската граница, медитеранската макија, како и врштините

од јужноафриканската Капска Провинција (финбош биоми). Нивната микориза им овозможува да колонизираат екстремни почви сиромашни со минерали.



Сл. 135. Ericales, Ericaceae. Цветни дијаграми од (a) *Pyrola rotundifolia* и (b) *Vaccinium vitis-idaea*. Прашници (во нивната природна положба) од (c) *Vaccinium myrtillus* и (d) *Andromeda polifolia*. (e–i) *Arctostaphylos uva-ursi*: (e) цветен изданок, (f) цвет (надолжен пресек), (g) тетрада од полен, (h, i) костелка (цела и на напречен пресек), со пет семенки

Фамилијата **Theaceae** е многу блискосродна до јадрената група на Ericales. Тие имаат полимерен, центрифугален андрецеум. Кон оваа фамилија припаѓаат чајот (*Camellia sinensis*) и камелијата (*C. japonica*). Фамилијата **Lecythidaceae** вклучува многу важни дрвја од неотропските дождовни шуми, со задрвенети капачиња (пиксидии) на крупните бобинковидни или костелковидни плодови. Овде припаѓа пеканот (*Bertholletia excelsia*), со многу тврда семена обвивка. Фамилијата **Sapotaceae** ги вклучува родовите *Butyrospermum*, *Palaquium* и *Payena*, чиј латекс (gutta-percha) се користи за изолација на кабли, како и за медицински потреби. Видовите од родот *Diospyros* (Ebenaceae) даваат ебаново дрво, како и јапонско јаболко (*D. kaki*). Фамилијата **Sarraceniaceae** од Новиот Свет има листови за ловење инсекти кои се многу слични на стапиците од листовите кај фамилиите *Nepenthaceae* и *Cephalotaceae*. Блиската фамилија **Roridulaceae** исто така е инсективорна и има лепливи жлездести влакна. Фамилијата **Polemoniaceae** ги опфаќа *Polemonium caeruleum* северноамериканскиот украсен род *Phlox*. Фамилијата **Fouquieriaceae**, со воочливи трнливи грмушки и со сукулентни стебла кои понекогаш се бизарни, се распространети низ аридниот југозапад на Северна Америка.

Фамилијата **Balsaminaceae**, со главно големиот род *Impatiens* (околу 1,000 видови), има зигоморфни и понекогаш, ресупинирани цветови (како кај орхидеите), со петалоидна чашка. Едното чашкино ливче има шпора. Семенките се исфрлаат од капсулата, осетлива на допир.

ЛАМИИДНИ РАСТЕНИЈА (= ЕУАСТЕРИДИ I)

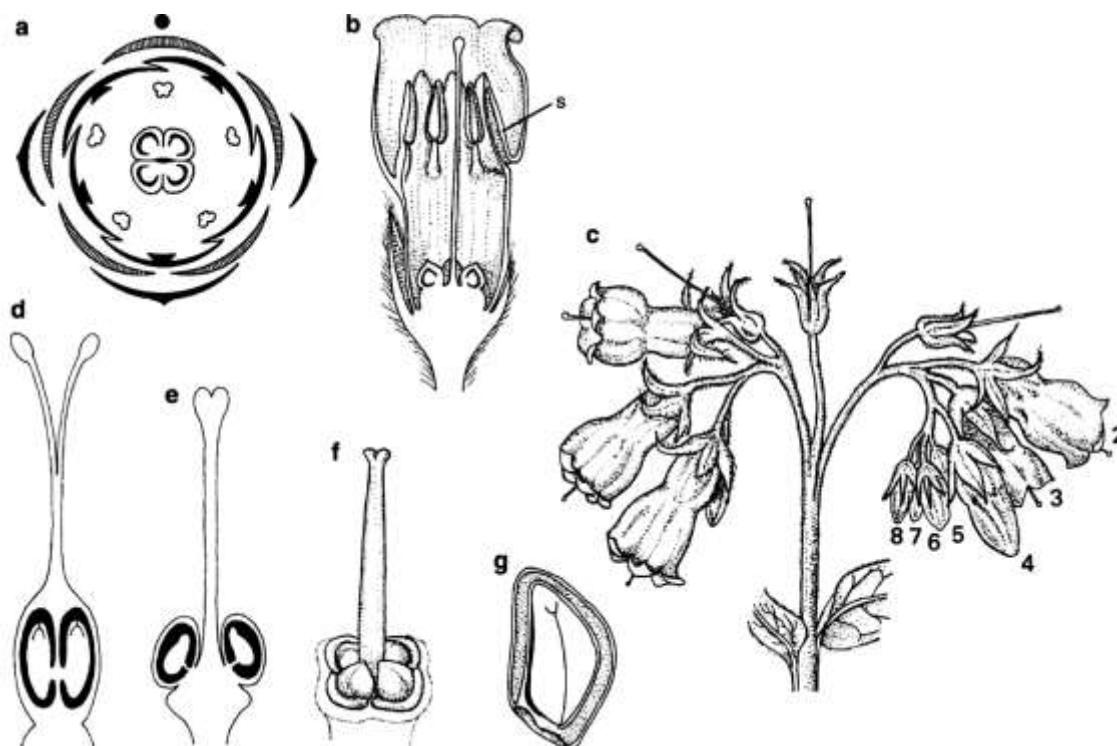
Еуастериди I (Asteridae I, **ламииди**) е неформално име за група која содржи 4 редови (Garryales, Gentianales, Lamiales, Solanales), како и неколку фамилии кои не се распоредени во редови (Таб. 10). Со опфатени 39 фамилии и 2.519 родови, оваа еволуциска линија брои околу 46.920 видови (околу 18% од сите скриеносемени). Групата се одликува со следниве особини: наспрамни целокрајни листови, рана симпеталија (цевката на венчето може да се формира пред врвовите на венчето), надцветен плодник од од две карпели, плод кутијка, како и со некои молекуларни показатели (на пример, губење на интронот 18-28 во *d* копијата на генот RPB2) и друго.

Таб. 10 Диверзитет и распространување на Еуастериди I (Ламииди).

Група	Ред/Фамилија	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Еуастериди I	Фамилии надвор од редовите	<i>Boraginaceae</i> 148 родови/2,740 видови, космополити; <i>Vahliaceae</i> 1/8, Африка, Мадагаскар, Индија
	Garryales	<i>Eucommiaceae</i> 1 род/1 вид, Кина; <i>Garryaceae</i> 2/17, запад на Северна Америка, Големите Антили, Источна Азија
	Gentianales	<i>Apocynaceae</i> (ја вклучува <i>Asclepiadaceae</i>) 415 родови/4,555 видови, космополити; <i>Gelsemiaceae</i> 2/11, пантропски; <i>Gentianaceae</i> 87/1,655, космополити; <i>Loganiaceae</i> 13/420, пантропски; <i>Rubiaceae</i> 600/10,000, космополити
	Lamiales	<i>Acanthaceae</i> 228 родови/3,500 видови, пантропски; <i>Bignoniaceae</i> 110/800, пантропски; <i>Byblidaceae</i> 1/6, Австралија, Нова Гвинеја; <i>Calceolariaceae</i> 2/260, Ц. Америка и Ј. Америка; <i>Carlemanniaceae</i> 2/5, ЈИ Азија; <i>Gesneriaceae</i> 147/3,200, пантропски; <i>Lamiaceae</i> 236/7,173, космополити; <i>Lentibulariaceae</i> 3/320, космополити; <i>Linderniaceae</i> 13/195, пантропски; <i>Martyniaceae</i> 5/16, тропска Америка; <i>Oleaceae</i> 24/615, космополити; <i>Orobanchaceae</i> 101/2,065, космополити; <i>Paulowniaceae</i> 1/6, И. Азија; <i>Pedaliaceae</i> 13/70, палеотропски; <i>Phrymaceae</i> 19/234, И. Азија, исток на Северна Америка; <i>Plantaginaceae</i> 90/1,700, космополити; <i>Plocospermataceae</i> 1/1, Америка, јужна Африка, Мадагаскар, Јужна Азија, Југоисточна Азија, Австралија, Нов Зеланд; <i>Schlegeliaceae</i> 4/28, тропска Америка; <i>Scrophulariaceae</i> 69/1,910, космополити, особено Африка, Австралија; <i>Stilbaceae</i> 11/39, Африка, Арабија; <i>Tetrachondraceae</i> 2/3, Нов Зеланд, Австралија, умерени делови од Јужна Америка; <i>Thomandersiaceae</i> 1/6, тропска Африка; <i>Verbenaceae</i> 34/920, космополити
	Solanales	<i>Convolvulaceae</i> 57 родови/1,601 видови, космополити; <i>Hydroleaceae</i> 1/12, пантропски; <i>Montiniaceae</i> 3/5, Африка, Мадагаскар; <i>Solanaceae</i> 102/2,460, космополити; <i>Sphenocleaceae</i> 1/2, пантропски

Фамилии со нејасни односи со редовите *Gentianales*, *Lamiales* и *Solanales*

Две фамилии кои имаат нејасни односи во рамките на ламиидите се ***Boraginaceae*** (ги вклучува *Hydrophyllaceae*, *Heliotropaceae* и *Cordiaceae*) и ***Vahliaceae***.



Сл. 136. Boraginaceae. (a) Цветен дијаграм од *Anchusa officinalis*. (b, c) *Symphytum officinale*. (b) Цвет (надолжен пресек) со венечни луспи и (c) соцветие: двоен цимус (броевите се однесуваат на цветната секвенца). (d–f) Постепена еволуција на оревчињата: примитивна (d *Bourreria*) и изведена (e *Anchusa*; f *Onosma*) структура на плодникот. (g) Оревче од *Onosma visianii* (надолжен пресек). s венечна луспа

Фамилија Boraginaceae

K5 или (5)[4-8,(4-8)] C(5)[(4,6)] A5[4,6] G(2)

Фамилијата Boraginaceae s.s. опфаќа обично хермафродитни тревести растенија, често со тврди или четинести влакна. Листовите се прости, спирални и без прилисници. Цветовите се двополни, главно радијално симетрични и често се подредени во воочливи скорпиоидни или хеликоидни цимуси. Ретко (на пример, *Echium*), цветовите можат да бидат слабо зигоморфни. Перијантот е двореден и дихламиден, често со тесна долга или куса трубичка и запци кои се свиткани под прав агол, без хипанциум. Чашката е срасната или слободна, со пет (4-8) имбрикатни, ретко валватни сепали или лобуси. Венчето е симпетално и со 5 (4-6) конволутни или имбрикатни лобуси, најчесто со пет луспи (Сл. 136) кои значително го стеснуваат влезот на венечната трубичка. Прашници има 5 (4-6), прешленести, сраснати за венчето (епипетални). Антерите се отвараат надолжно. Гинецеумот е синкарпен, со надцветен плодник, со две карпели и со четири локули. Столпчето е единечно и гинобазично, со длабоко четириделен овариум, по формирањето на лажна преграда се одделува секоја карпела; стигмите се 1-2. Плацентацијата е базална; зачетоците се анатропни до хемитропни, со еден интегумент и по два во карпела. Нектариуми се присутни кај некои таксони како прстен околу основата на овариумот. Овариумите ги дели лажна септа на четири локули кои се развиваат во четири едносемени оревчиња (шизокарпен плод)(Сл. 136). Тие се разликуваат од, инаку сличните, оревчиња кај многу членови од фамилијата Lamiales заради микропилата на зачетоците и заради тоа што радикулата е насочена нагоре.

Членовите на Boraginaceae s.s. се широко распространети. Во тропите фамилијата е претставена со дрвенестите подфамилии Heliotropideae, Cordiodeae и Ehretioideae, додека Lennooideae се безхлорофилни коренови паразити. Во Македонија од оваа фамилија се добро познати родовите *Pulmonaria*, *Myosotis*, *Symphytum*, *Anchusa* и други. Имаат ограничено економско значење, некои се користат во медицината (*Borago officinalis*), за добивање на бои, или како украсни култивари (*Myosotis*).

Boraginaceae s.s., тако што е разгледана овде, во суштина е соодветна на подфамилијата Boraginoideae од проширената Boraginaceae (според APG II 2003).

Фамилијата **Boraginaceae** зазема сестринска положба во однос на сите ламииди. До неодамна се сметаше за дел од редот Lamiales, главно заради гинобазичното столпче, четирите мерикарпни плодови, четириградниот плодник и слично. Но на монофилија укажуваат специфичните соцветија, како и некои молекуларни показатели. Филогенетската положба на фамилијата Boraginaceae и натаму е несигурна.

Ped Garryales

Членовите од дрвенестите Garryales обично се анемофилни, со еднополни и дводомно распоредени тетрамерни цветови. Најчесто унилокуларниот плодник има еден или два апикално поставени семенови зачетоци по карпела. Зимзелениот ентомофилен вид *Aucuba japonica* (**Garryaceae**), со светло-црвени костилки, во Европа е најдобро познат по разнобојните вариетети – разнобојноста е предизвикана со вирусна инфекција.

Ped Gentianales

Редот **Gentianales** се состои од 5 (-20) фамилии, 1.118 родови и околу 16.700 видови. Редот е несомнен о монофилетски, врз основа на низа особини заеднички за сите претставници: присуство на дворчести пори, биколатерални спроводни снопчиња, прилисници (понекогаш редуцирани), дебели жлездести влакна на адаксијалната страна од прилисниците и основата на дршките, насрамни листови, сложени индолни алкалоиди (триптофан-деривати), иридоиди (секоиридоиди) и нивни деривати, завиткана (конволутна) естивација на венечните ливчиња во пупка, нуклеарен развој на ендоспермот, совпаѓање на секвенци од *rbcl*, *matK*, *atpB*, *ndhF* и 18S и cpDNA рестрикциски места. Редот е стар 89-93 милиони години.

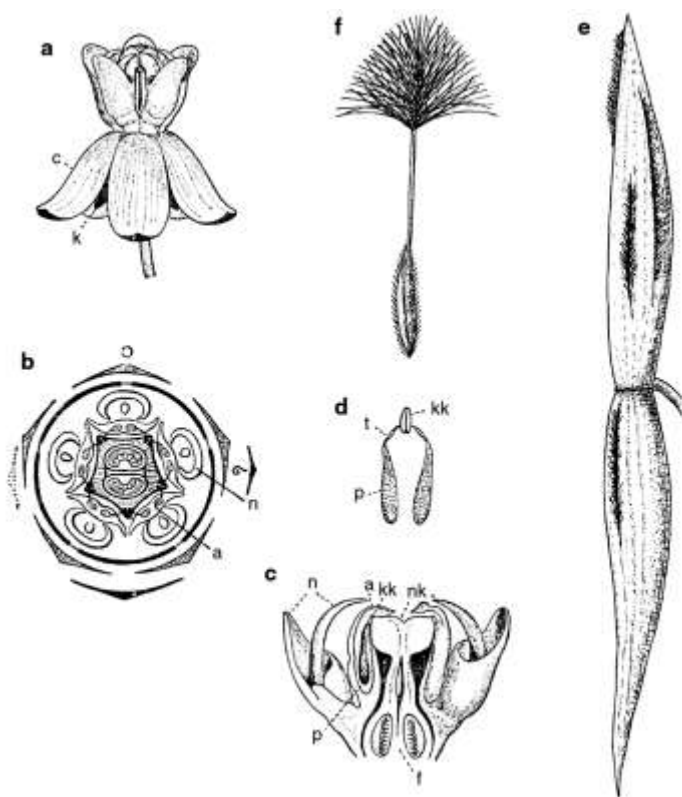
Главна дрвенестата фамилија **Loganiaceae**, со надцветен плодник, опфаќа голем број отровни претставници, како што се, на пример, видовите од родот *Strychnos*. Голем број видови се извор на отрови за стрели (на пример, јужноамериканскиот кураре), додека индолниот алкалоид стрихнин се екстрахира од семенките на азиското дрво *Strychnos nux-vomica*.

Дрвенестите или зелјестите **Gentianaceae** немаат стипули и содржат во големи количини горчливи материи (генциопикрини). Во планините од северната хемисфера оваа фамилија е претставена со родовите *Gentiana* и *Gentianella*, кои се богати со видови. Родот *Gentianella* исто така се протега и до Андите, а веројатно и до Австралија и Нов Зеланд, благодарение на дисперзија на големи далечини. Родовите *Centaurium* и *Blackstonia* (со зголемен број сепали, петали и антери) припаѓаат кон друга умерена гранка на инаку тропските Gentaniaceae.

Фамилија Аросупасеае

К(5) С(5) А5 или (5) G(2) [(–8)]

Фамилијата Аросупасеае, која ја вклучува и некогашната **Asclepiadaceae**, има неподелени млечни цевки со латекс и бројни, често отровни алкалоиди. Овариумите покажуваат силен развиток на горните, несраснати делови (Сл. 137) и заради тоа се скоро хорикарпни. Столпчињата и стигмите често постгенитално сраснуваат за време на цветањето. Плодовите на овие таксони се хорикарпни. Некои членови од Аросупасеае *sensu stricto* имаат слободни антери, додека поленовите зрна се слободни. Аросупасеае *sensu stricto* опфаќа дрвенести претставници, како што се медитеранскиот олеандер (*Nerium oleander*), видовите од африканскиот род *Strophanthus* (со карденолиди – срцеви гликозиди и отрови за стрели), *Rauvolfia* (со индолниот алкалоид резерпин, што го намалува крвниот притисок), како и различни каучукови растенија (на пример, африканските родови *Funtumia* и *Landolphia* и бразилската *Hancornia*). Зимзелениот европски вид *Vinca minor*, е зелјест.

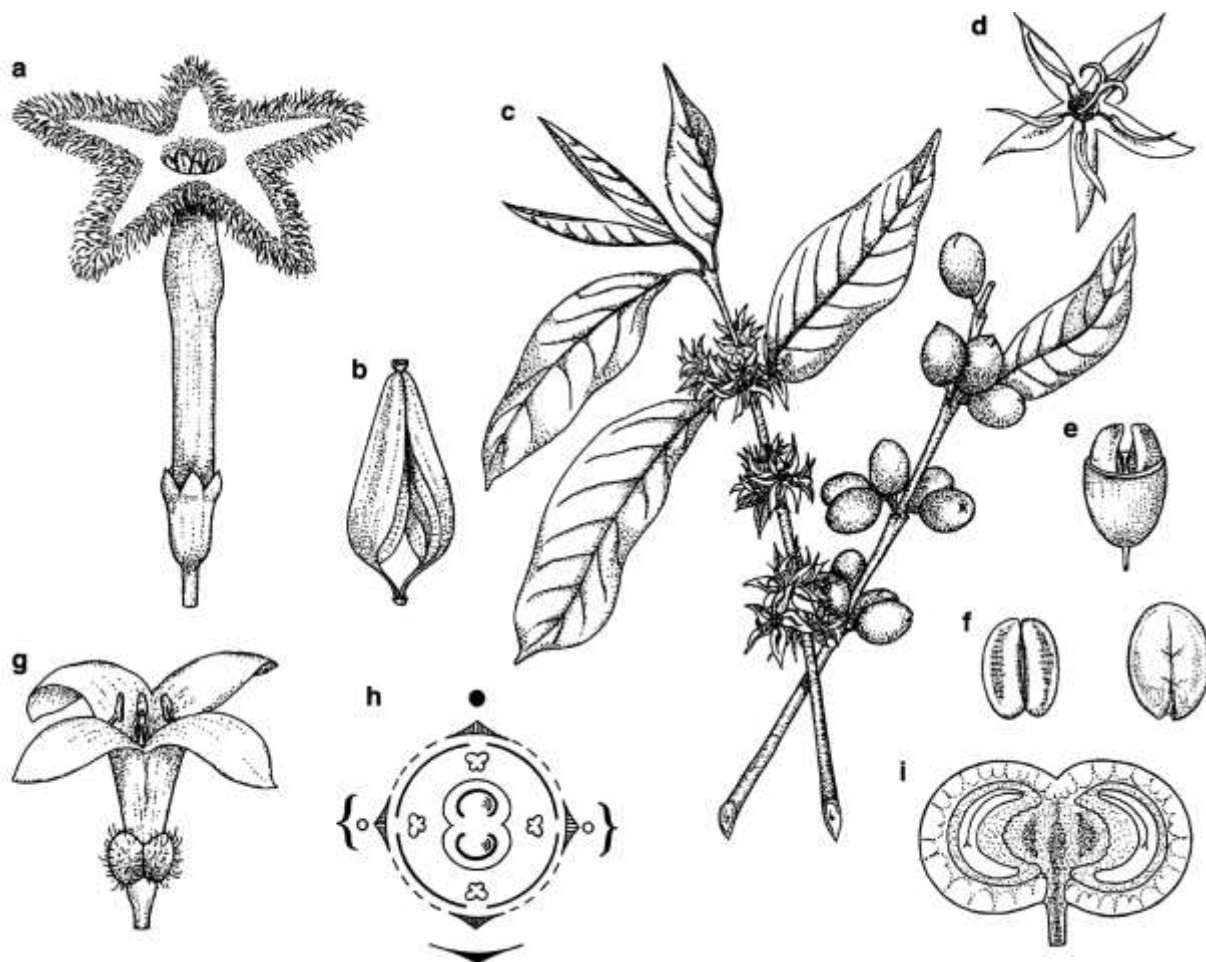


Сл. 137. Gentianales, Apocynaceae. (a–d) *Asclepias syriaca*. (a) Цвет со чашка и венче. (b) Цветен дијаграм (страничен изданок во пазува на предлист). (c) Цвет (надолжен пресек со плодник, стигмална глава, антери, венче, полиниуми и висцидии). (d) Два полиниуми сраснати со транслатори и висцидии. (e, f) *Strophanthus hispidus*. (e) Плод и (f) семе. а антери, с венче, ф плодник, к чашка, kk висцидија, п венче, nk стигмална глава, р полиниум, t транслатор

Кај подфамилијата Asclepiadoideae (Сл. 137), антерите се сраснати со стигмата и формираат **гиностегиум**, додека поленовите зрна од секоја тека се обединуваат во **полиниум** (Сл. 137). Здружено, двата полиниуми од соседните антери се поврзуваат со неклечни структури (**транслатори со корпускула**) секретирани од стигмата. Опрашувачките инсекти, додека трагаат по нектар, ги фаќаат своите пробосциди или нозете во браздата помеѓу антерите. При обидите да се извлечат, тие ги отргнуваат полиниумите со корпускулата од антерите. **Додатоците** од задната страна на прашниците можат да формираат круна. Кај родот *Ceropegia* овај тип на полинација се комбинира со цветови кои образуваат лизгави стапици. Покрај дрвенестите видови, во оваа група има и лијани (на пример, *Marsdenia*), понекогаш епифити кои живеат во блиски односи со мрави

(на пример, *Dischidia*), повеќегодишни зелјести растенија (на пример, видот *Vincetoxicum hirundinaria* и видовите од родот *Asclepias*), како и стеблени сукуленти (на пример, *Stapelieae*, со цветови што се опрашуваат со муви, особено карактеристични за сувите региони во Африка.

Фамилијата **Rubiaceae** има интерпетиоларни прилисници, колатерални спроводни снопиња и подцветни плодници (Сл. 138). Плодовите се кутијки со голем број семенови зачетоци, или пак се костилки, или шизокарпни плодови. Оваа главно тропска, дрвенеста фамилија, е многу богата со видови. Овде се вклучени некои економски важни растенија, како што е *Cinchona* (извор на кинин и други пирексиатични индолни алкалоиди), како и пантропските грмушести видови на кафето (*Coffea*, особено *C. liberica* и *C. arabica*). Костилките, таканаречени кафени бобинки, содржат две кафеави семенки (Сл. 138). Тие се главно составни од ендосперм и содржат пурински дериват на кафеинот, сличен на алкалоид. Од еколошки интерес се епифитите *Myrmecodia* и *Hydnophytum*, со стеблени грутки населени со мрави, како и видовите од тропските родови *Psychotria* и *Pavetta*, кои имаат симбиотски бактерии во мали нодуларни задебелувања во нивните листови.

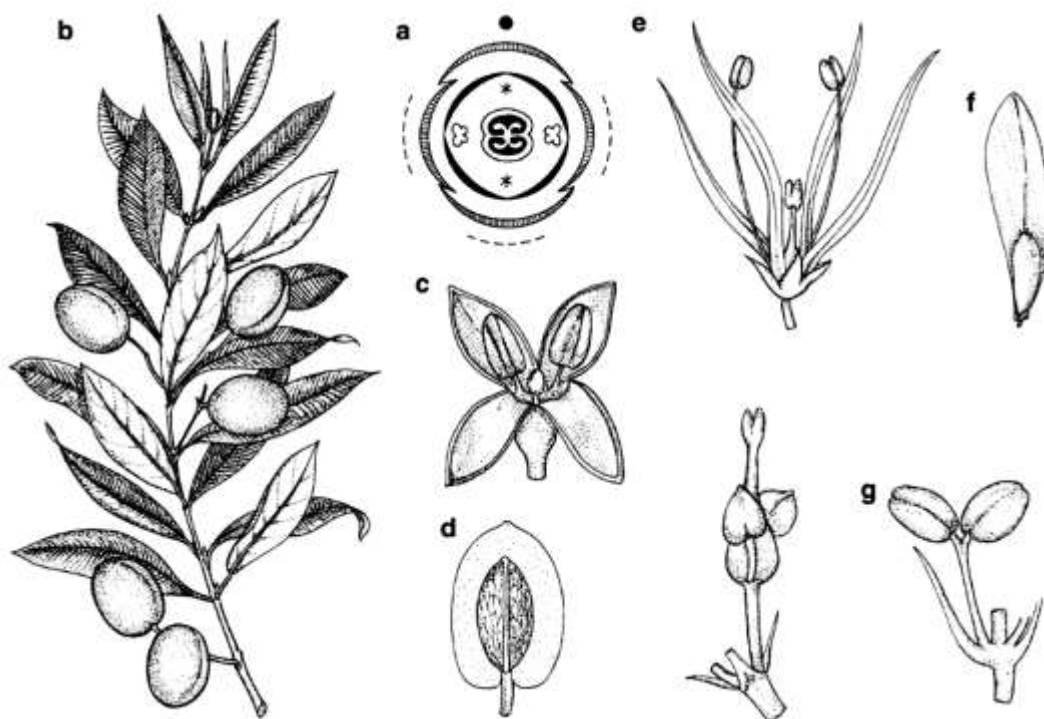


Сл. 138. Gentianales, Rubiaceae. (a, b) *Cinchona calisaya*. (a) Цвет. (b) Кутијка со базално септицидно распукнување. (c–f) *Coffea arabica*. (c) Изданок со цвет и плод. (d) Цвет. (e) Костелка, сочното ткиво е отстрането. (f) Семенки со или без пергаментен ендокарп. (g) Цвет од *Galium odoratum*. (h) Цветен дијаграм од *Sherardia arvensis*. (i) Сочен шизокарп од *Rubia tinctorum* (надолжен пресек).

Тревестиот род *Galium*, распространет главно во умерени региони, има прилисници што личат на листовите и се поставени со нив во четири- до повеќепати прешленести нодиуми. Алкалоиди нема воопшто, додека *Galium odoratum* (Сл. 138) содржи кумарин. Видот *Rubia tinctorium* е блиска до *Galium* и се одгледува за потребите на индустријата на бои.

Ред Lamiales

Редот **Lamiales** е голем ред кој содржи 23 (-34) фамилии, 1.059 родови со околу 23.300 видови (23% од вкупната разновидност на еудикотилите), со најголема разновидност концентрирана во подгрупите со моносиметрични цветови. Староста на редот е проценета на 97-74 м.г. Редот е со јасно монофилетско потекло и се одликува со: наспрамни листови; присуство на жлездести влакна со етерични масла; олигосахариди (наместо скроб како резервен полисахарид; исклучок се Oleaceae и Tetrachondraceae); присуство на некои иридоиди; честа продукција на флавоноиди; зигоморфни цветови; андрецеум редуциран на четири или два прашници; ендосперм со микропиларни хаусториуми; паренхимско ткиво кое од конективот продира во антерата; често диацидни стоми; ембрион најчесто од Onagraceae тип, cpDNA рестрикциски места, како и секвенци од *rbcL*, *atpB*, *ndhF* и 18S. Низа особини укажуваат на несомнена припадност кон Еуастеридите I (секвенци на ДНК, симпетално венче, унитегмични семенови зачетоци, tenuinuцелатен макроспорангиум и сл.). Најблиски роднински редови се Solanales и Gentianales.



Сл. 139. Lamiales, Oleaceae. (a) цветен дијаграм од *Syringa vulgaris*. (b–d) *Olea europaea*. (b) изданок со плод. (c) Цвет. (d) Плод (надолжен пресек, изложена семенката). (e–g) *Fraxinus*. (e, f) Цвет и крилесто оревче кај ентомофилниот *F. ornus*. (g) двополов и машки цвет од анемофилниот *F. excelsior*

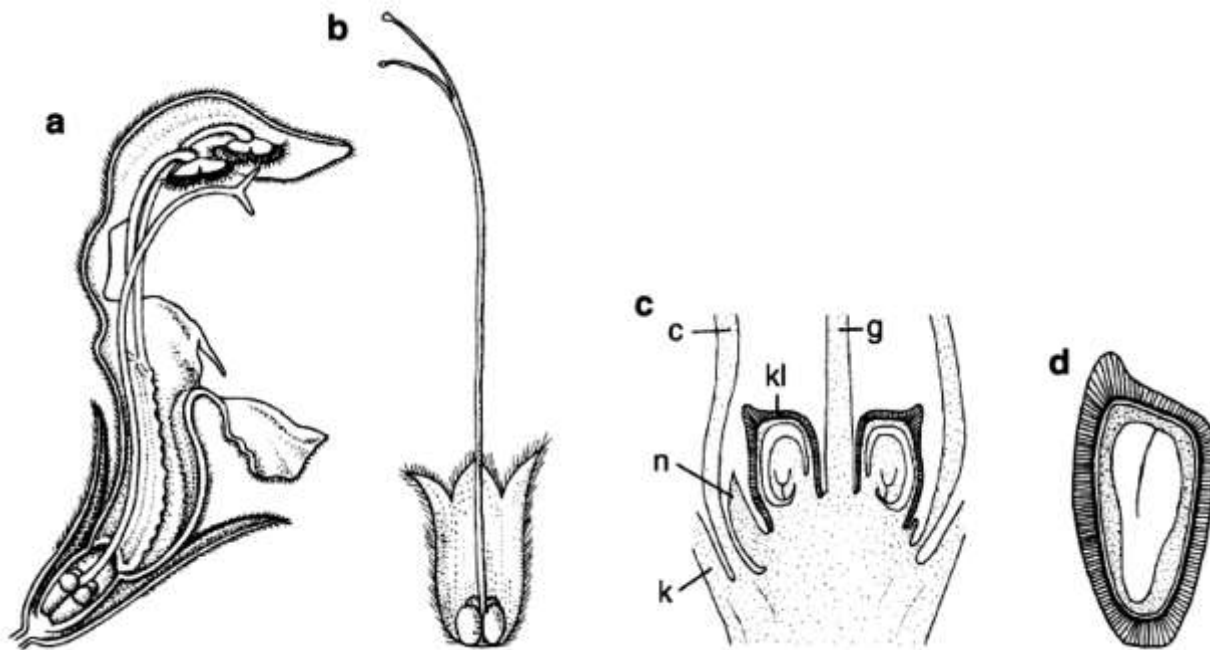
Кај фамилијата **Oleaceae** има радијална симетрија и обично тетрамерни цветови со само два прашници. Таа е сестринска фамилија на остатокот од редот. Јоргованот (*Syringa vulgaris*) од

југоисточна Европа има плод кутијка. Медитеранската маслина (*Olea europaea*) се издвојува со своите прости, сребренесто зелени листови и со костилките (маслинки) со ендосперм богат со масла. Јаворите (*Fraxinus*) со перести листови, имаат едносемени оревчиња со крилест додаток. Субмедитеранскиот црн јасен (*F. ornus*), има миризливи ентомофилни цветови со длабоко поделени бели венечни ливчиња. Видот *F. excelsior* е анемофилен и цветовите, кои се јавуваат пред листовите, немаат перијант. Во оваа фамилија се добро познатите орнаментални гмушки, како *Jasminum*, *Forsythia* и *Ligustrum* (Сл. 139). На термофилни станишта во Македонија се чести *J. fruticans* (јасмин) и *Ligustrum vulgare* (жива ограда).

Фамилија *Lamiaceae* (= *Labiatae*)

К(5) С(5)[(4)] А4 или 2 [+2 стаминодии] G(2)

Сегашниот концепт на *Lamiaceae* обединува родови кои имаат соцветија со цимозно разгранети странични оски, тесни лобуси на стигмите и генерално колпатни поленови зрна. Во овој нов опис се вклучени дрвја, грмушки, полугрмушки и тревести *Lamiaceae*, членови од фамилијата кои често имаат четириаглести стебла. Тие имаат наспрамни листови и се одликуваат со јак мирис, како резултат на ароматичните масла складирани во жлездести влакна. Цветовите се обично зигоморфни. Нивната пентамерна чашка е срасната и радијално симетрична или двоусната (билабијатна). Обично двоуснатата корола има троделна долна усна и дводелна горна усна. Од четирите прашници (медијаниот отсуствува), најчесто едниот пар е подолг од другиот. Кај жалфијата (*Salvia*) и кај розмаринот (*Rosmarinus*), се развиваат или се фертилни само двата абаксијални прашници. Двокарпелниот овариум со својата лажна преграда и два семенови зачетоци по карпела, создава костелка, четирисемено оревче, или карактеристичниот плод кај традиционалната *Lamiaceae*, кој се дели на четири оревчиња (Сл. 140).



Сл. 140. Lamiales, *Lamiaceae*. (a) Цвет (надолжен пресек) од *Lamium album*. (b) плодник во чашка кај *Galeopsis segetum*. (c) надолжен пресек низ цветна основа кај *Lamium maculatum* со чашка, венче, нектариум, оревчиња

со зачетоци и столпче. (d) Зрело оревче од *Lamium album* (надолжен пресек). с венче, g столпче, k чашка, kl оревче, n нектариум

Присуството на ароматични масла ја објаснува примената на многу видови како кулинарни треви или како медицински растенија (на пример, мајораната, *Majorana hortensis*; босилекот, *Ocimum basilicum*; *Satureja hortensis*; лавандата, *Lavandula angustifolia*; рузмариноот, *Rosmarinus officinalis*; жалфијата, *Salvia officinalis*; мајчната душица, *Thymus vulgaris*; маточината, *Melissa officinalis*; ментата, на пример, *Mentha piperata* M. *spicata*). Нативни за Европа се родовите *Ajuga*, *Galeopsis*, *Glechoma*, *Lamium* (мртва коприва), *Stachys* и *Teucrium*.

Фамилијата **Verbenaceae** sensu stricto има соцветија кои се рацемозни, класовидни или главичести, со стилуси секогаш сместени на врвот од овариумот, дводелни задебелени стигми и колпоратни или поратни поленови зрна. Овде доаѓаат видовите *Verbena officinalis* (често растение во Македонија) и *Lantana camara*.

Lamiaceae денес имаат многу поширок опис и сега вклучуваат голем дел од традиционалната Verbenaceae, затоа што овариумите од двата типа се сретнуваат и кај двете фамилии. Lamiaceae се одделува од Verbenaceae по тоа што имаат гинобазичен стилус, поставен помеѓу карпелите во основата на плодникот (Сл. 136) и по тоа што имаат ахеновидни оревчиња, наспроти стилусот поставен на врвот од овариумот.

Фамилијата **Bignoniaceae** главно опфаќа дрвенести тропски видови. Овде доаѓаат декоративни растенија, како *Catalpa bignonioides* и лијаната *Campsis radicans*. Најчесто зелјестите **Acanthaceae** исто така главно се распространети во тропите. Во флората на Македонија се сретнува родот *Acanthus* (*A. hungaricus*).

фамилија Scrophulariaceae

K(4-5)[(2,3)] C(5)[0,(4-8)] A2,4,5 G(2)[(-3)] [некои имаат 2 или 4 фертилни прашници со една или повеќе стаминодии]

Фамилијата Scrophulariaceae s.l. традиционално се карактеризира со грмушки или тревести растенија со обично наспрамни листови и главно пентамерни, зигоморфни цветови, прашници обично 2 или 4 (понекогаш 5 или со стаминодии), овариумот е надцветен и обично двокарпелен, со оскова или париетална плацентација со голем број зачетоци, плодот е кутијка, бобинка или е шизокарпен плод.

Најновите молекуларни истражувања покажуваат дека традиционално дефинираната Scrophulariaceae не е монофилетска. Неколку главни гранки од оваа фамилија сега се издвојуваат како посебни фамилии: Calceolariaceae, Gratiolaceae, Linderniaceae, Orobanchaceae, Paulowniaceae, Phrymaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae s.s. и Stilbaceae. Овие фамилии е тешко да се дијагностицираат и диференцираат една од друга според морфолошки особини. Нивните филогенетски граници сè уште се провизорни и тие допрва треба да се карактеризираат и да бидат ограничени во однос на бројот на родови и видови.

Scrophulariaceae во потесна смисла (Сл. 141) во Македонија се претставени со родовите *Verbascum*, со скоро правилни цветови и со по пет прашници; *Scrophularia*, кај која медијаниот

прашник се забележува како стаминодија и *Limosella*; *Buddleja davidii* е култивиран, донекаде натурализиран вид.

Кон фамилија **Plantaginaceae** се приклучени голем број од традиционалните родови на Scrophulariaceae (на пример, *Veronica*, *Linaria*, *Digitalis*, *Antirrhinum*), **Callitrichaceae** (со акватичниот род *Callitriche*, кој има еднополови цветови со еден прашник или со овариум кој се распаѓа на четири оревчиња), **Hippuridaceae** (со акватичниот вид *Hippuris vulgaris*), **Globulariaceae** (*Globularia*, со главичесто соцветие и формираат оревчиња), заедно со постоечкиот род на тегавецот (*Plantago*) (Сл. 142). Scrophulariaceae и Plantaginaceae допрва треба да бидат карактеризирани морфолошки.

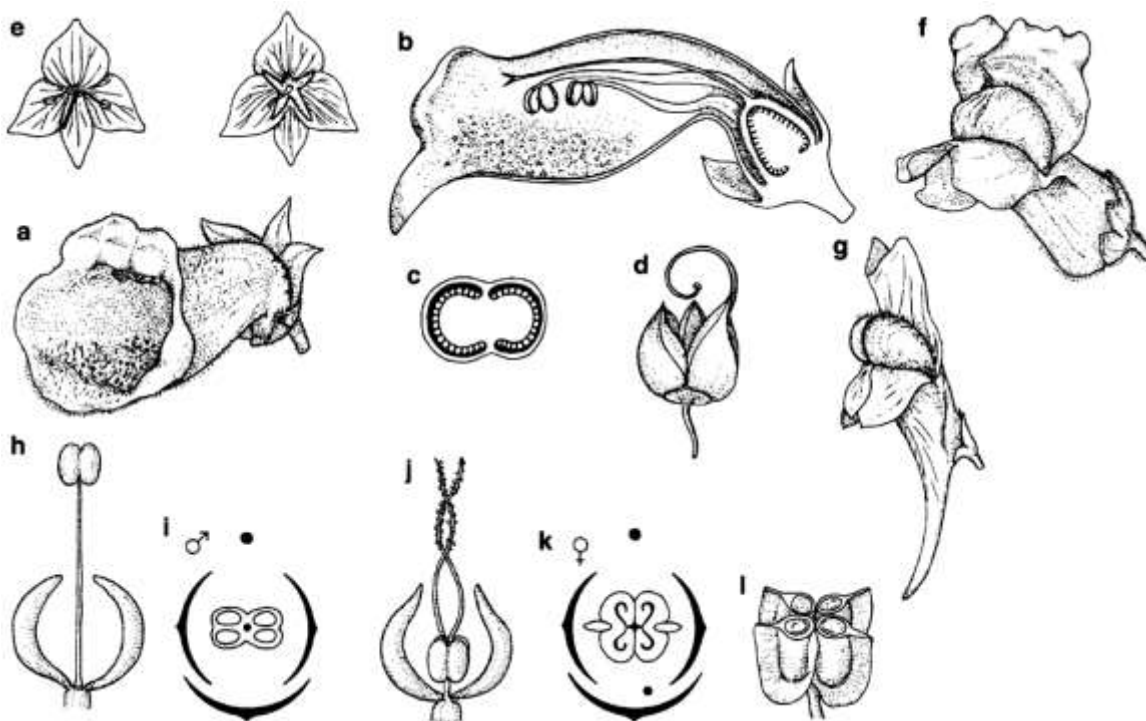
Фамилијата **Orobanchaceae** (Сл. 141) ги опфаќа сите паразитски и полупаразитски родови кои досега беа приклучени кон Scrophulariaceae. Зелени полупаразити имаат родовите *Pedicularis*, *Euphrasia* и *Rhinanthus*, додека паразити се *Lathraea* и *Orobanche*. Единствен непаразитски род во Orobanchaceae е *Lindenbergia*. Видот *Phelypaea boissieri* паразитира на видови од родот *Centaurea*, а се сретнува во Македонија, Грција и Турција. Често одгледуваниот декоративен род *Paulownia* е изваден од Scrophulariaceae sensu stricto и сега формира посебна фамилија – **Paulowniaceae** – како и често одгледуваните родови *Calceolaria* (Calceolariaceae) и *Mimulus* (Phrymaceae).



Сл. 141. Lamiales. (a, b) Scrophulariaceae. (a) *Verbascum thapsus*. (b) *Scrophularia nodosa*. (c–e) Orobanchaceae. (c) *Pedicularis palustris*. (d) бесхлорофилниот жолто-кафеав обигатен паразит *Orobanche minor* на *Trifolium repens*. (e) Единечен цвет

Gesneriaceae имаат поделен овариум со париетална плацентација. Овде припаѓаат, на пример, видовите од родот *Streptocarpus*, со еден огромен котиледон; медитеранските реликтни родови *Ramonda*, *Jankea* и *Haberlea*; како и декоративната источноафриканска темјанушка (*Saintpaulia ionantha*). Во фамилијата има многу епифити и орнитофилни видови. За флората на Македонија се исклучително важни од конзерваторски аспект балканските ендемични видови *Ramonda nathaliae* и *R. serbica*.

Карниворните **Lentibulariaceae**, со копнениот род *Pinguicula* и акватичниот *Utricularia*, кои на своите листови формираат стапици наменети за мали водни животни, имаат овариуми со слободна централна плацентација. Хемотактичко привлекување на протозојните пленови со користење на значително изменетите подземни листови, се забележуваат кај тропскиот род *Genlisea* од Африка и Јужна Америка. Фамилијата **Pedaliaceae**, со понекогаш високо специјализирани бодливи плодови, го вклучуваат и масленото растение сусам (*Sesamum indicum*).



Сл. 142. Lamiales, Plantaginaceae. (a–d) *Digitalis purpurea*. (a, b) Цвет (страничен изглед и надолжен пресек). (c, d) Плодник (напречен пресек) и кутијка со септицидно и делумно дорзицидно отварање. (e) *Veronica teucrium* (антериорен и постериорен изглед). (f) *Antirrhinum majus*. (g) *Linaria vulgaris*. (h–l) *Callitriche stagnalis*. (m) машки и (j) женски цветови со брактеоли. (i, k) Цветни дијаграми. (l) Плод (напречен пресек)

Ред Solanales

Редот **Solanales** се состои од 5 фамилии со 165 родови и околу 4.080 видови. Редот се карактеризира со присуство на биколатерални спроводни снопиња, калозни чепови во поленовата цевка, последователни, неподелени листови без прилисници, радијално симетрични цветови, симпетално венче кое е свиено надолжно во пупка, чашка што се задржува на плодот, хаплостемон, унилокуларни нодиуми, отсуство на иридоидни соединенија, фармацевтски важни стероиди и

тропански алкалоиди и сл. Основната еволуциска гранка се појавила пред околу 82-86 м.г., а посилна дивергенција следела пред 76-78 м.г.

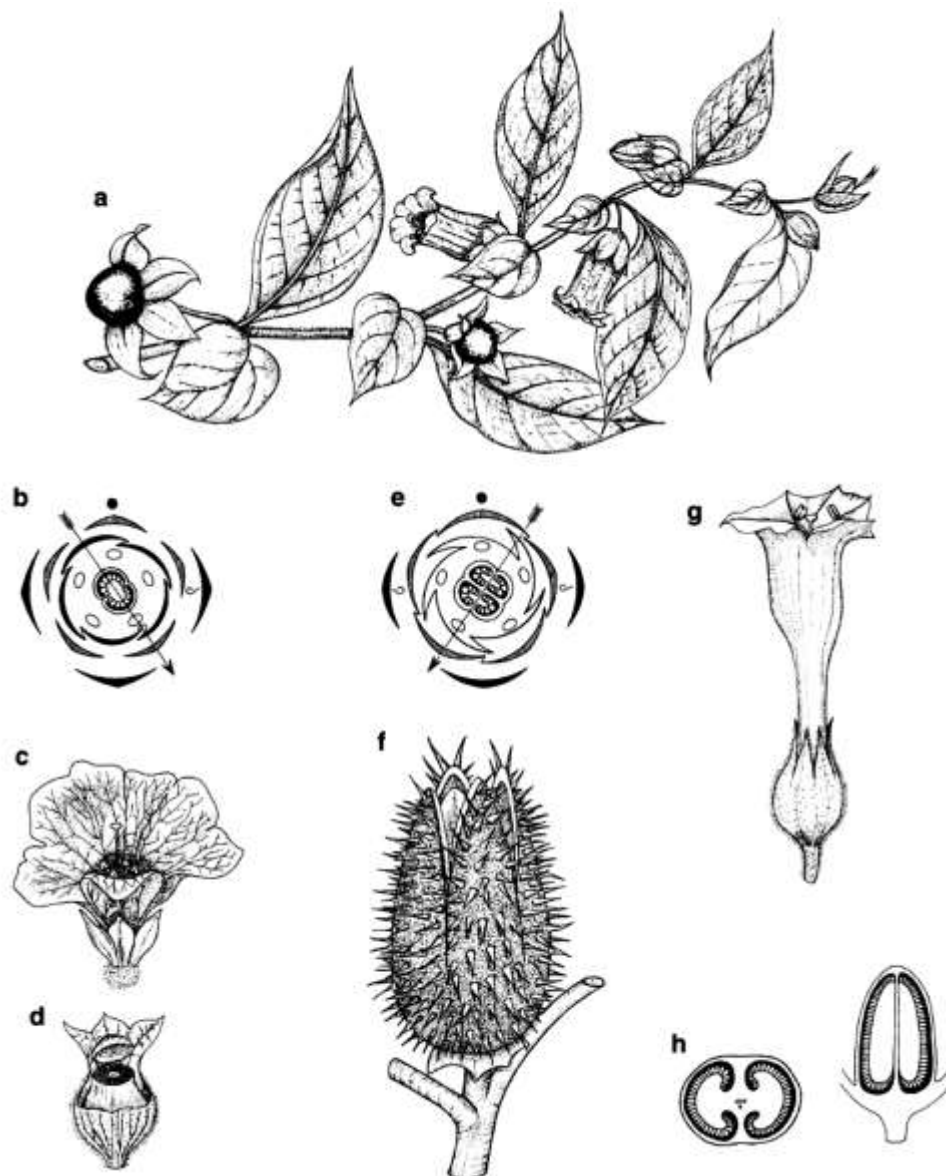
Фамилија *Solanaceae*

К(5) С(5)[(4),(6)] А 5 [4 или 2+2 стаминодии] G (2) [(3-5)]

Solanaceae опфаќаат тревести, грмушести и дрвенести растенија, како и лијани, со трнливи влакненца кај некои таскони, често со свездести трихоми. Структурата на изданокот е комплицирана, заради фузијата и поместувањето на стеблото и листовите. Листовите се прости, перести или тројни, обично последователни и без прилисници. Соцветието е од поединечни цветови или цветовите се во цимозни единици. Цветовите се двополни, актиноморфни, ретко зигоморфни. Перијантот е двореден, дихламиден, обично цевчест, дисковиден или инковиден, хипанциум отсуствува. Чашката е синсепална, се задржува на плодот, понекогаш нараснува, со 5 чашкини делови. Венчето е симпетално и со 5 [4,6] совиени, имбрикатни или валватни делови, обично со инволутна (пликатна) естивација. Прашници има 5 [ретко 4 или 2 + 2 стамонодии], антисепални и епипетални, антерите често се допираат; стаминодии ретко се присутни. Антерите се отвараат надолжно или порицидно. Гинецеумот е косо поставен, синкарпен, со надцветен плодник, со 2 [ретко 3-5] карпели и со 2 [ретко 1 или 4 5] локули (Сл. 143). Плацентацијата е аксиларна, ретко базална; семеновите зачетоци се варијабилни, унитегмични, (ретко 1) по карпела. Плодовите се бобинки, костелки или кутијки (често септицидни). Семенките се со ендосперм. Кај многу членови се присутни алкалоиди и внатрешен флоем (биколатерални снопчиња).

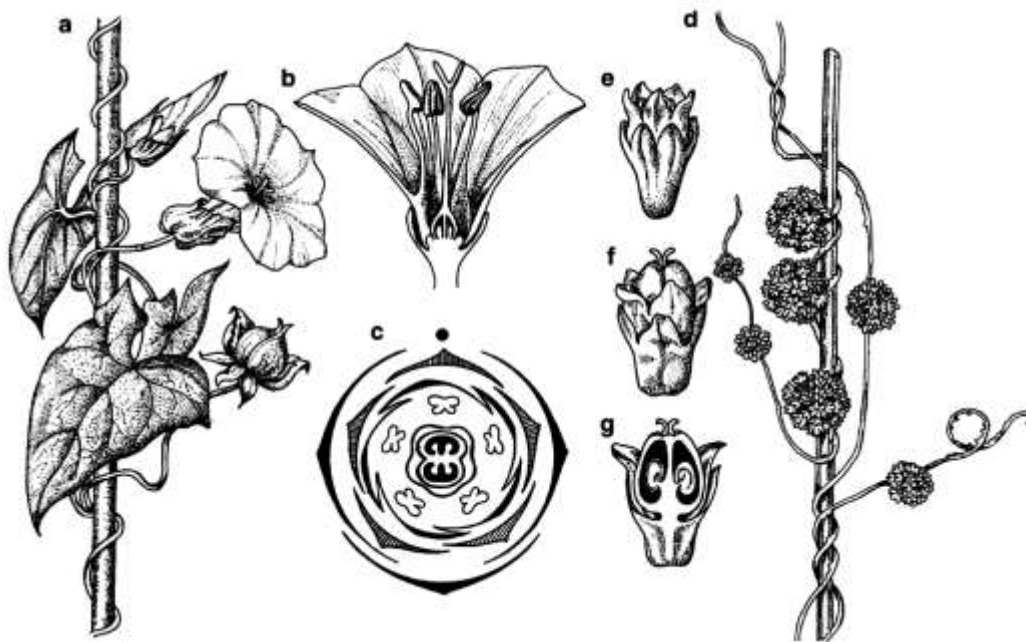
Solanaceae опфаќаат седум подфамилии. Членовите на фамилијата се широко распространети, концентрирани во Јужна Америка. Со економско значење се јадливите претставници: *Capsicum* (пиперка), *Lycopersicon esculentum* (патлиџан) и *Solanum tuberosum* (компир), како и тутунот (*Nicotiana tabacum*). Од некои растенија се добиваат медицински важни алкалоиди (атропин од *Atropa belladonna*), други имаат халуциногени особини (на пример, *Datura*), или се смртно отровни (*Datura*, *Solanum* spp.) и т.н.

Кутијки се формираат кај, на пример, вирџинијанскиот тутун (*Nicotiana tabacum*), кој е алотетраплоид, настанат во Јужна Америка од диплоидните диви видови *N. sylvestris* и веројатно *N. tomentosiformis*. Декоративниот јужноамерикански род *Petunia* исто така има капсули, како и отровните рудерални растенија од родовите *Hyoscyamus* и *Datura*. Бобинки се карактеристични за родот *Solanum*, во кој, меѓу големиот број видови, се вбројува и компирот (*S. tuberosum*). Тој бил внесен во Европа во 16-от век од Андите во Јужна Америка. Црниот патлиџан (*S. melongena*) од Стариот Свет и патлиџанот (*S. lycopersicum*) од Новиот Свет, исто така припаѓаат кон овој род. Пиперката (*Capsicum annuum*), по потекло од тропска Америка, и европската отровна *Atropa belladonna*, исто така имаат бобинки. Дрогите содржат тропански алкалоиди (хиосиамин, атропин, беладонин, скополамин, и др.), кои се фармацевтски значајни.



Сл. 143. Solanales, Solanaceae. (a) *Atropa bella-donna*, комплекс од симподијални изданоци со цвет и бобинки. (b–d) *Hyoscyamus*. (b) Цветен дијаграм на *H. albus*. (c) Цвет и (d) пиксидиум од *H. niger* (чашката делумно отстранета). (e, f) *Datura stramonium*. e Цветен дијаграм. (f) Бодлива кутијка. (g, h) *Nicotiana tabacum*. (g) Цвет. (h) Незрела кутијка надолжен и напречен пресек

Кон фамилијата **Convolvulaceae** (Сл. 144) се приклучени често увивни растенија кои обично имаат инковидно венче, а естивацијата е извиткана /контортна/. Овде припаѓаат увивните корови *Convolvulus arvensis* и *Convolvulus* (= *Calystegia*) *sepium*, кои имаат четирисемени кутијки. Важно култивирано растение со неотропско потекло е слаткиот компир (*Ipomoea batatas*), со коренови грутки богати со скроб. Во Convolvulaceae е вклучен и родот *Cuscuta*. Тоа се растенија без корен и листови, помалку или повеќе безхлорофилни паразити, кои напаѓаат различни васкуларни растенија.



Сл. 144. Solanales, Convolvulaceae. (a) *Calystegia sepium*, изданок со цвет и плод. (b) *Convolvulus arvensis*, цвет (надолжен пресек) и (c) цветен дијаграм (со брактеоли). (d–g) *Cuscuta europaea*. (d) белистен изданок со хаусториуми и цветни крупации. (e–g) цвет и незрел плод (целосно и на надолжен пресек)

КАМПАНУЛИДИ (= ЕУАСТЕРИДИ II)

Еуастеридите II (Asteridae II, **кампанулиди**) се еволуциска гранка која опфаќа 7 редови и неколку фамилии кои не се распоредени во овие редови (Таб. 11). Распоредени во 32 фамилии и 2.234 родови, оваа еволуциска линија брои околу 33.200 познати видови (12% од сите скриеносемени). Групата се одликува со особини како што се последователни листови со насечени или назабени рабови, обично покажуваат подоцнежна симпеталија (цевката на венчето се формира откако ќе се формираат слободните врвови на венчето), најчесто имаат подцветни плодници кои се развиваат во ахени; отсуство на мирицетин, спроводни елементи со скалести перфорации, релативно мали цветови со куси столпчиња на плодникот, обилен ендосперм, краток ембрион, како и низа молекуларни показатели. Одвојувањето на оваа еволутивна гранка е проценета на околу 99-75 м.г. Сестринска положба во однос на сите редови има редот Aquifoliales.

Таб. 11 Диверзитет и распространување на Еуастериди II (Кампанулиди).

Група	Ред/Фамилија	Диверзитет и распространување (родови/видови)
Еуастериди II	Aquifoliales	Aquifoliaceae 1 /405, космополити, расфрлени; <i>Cardiopteridaceae</i> 5/43, Америка, Азија, тропски; <i>Helwingiaceae</i> 1/3, од Хималаи до Јапонија; <i>Phyllonomaceae</i> 1/4, Централна до Јужна Америка; <i>Stemonuraceae</i> 12/80, Јужна и Југоисточна Азија, Австралија
	Apialestakson	Apiaceae 434 родови/3,780 видови, космополити, главно северна хемисфера; Araliaceae 43/1,450, пантропски, ретко умерени региони; <i>Griselinaceae</i> 1/6, умерени делови од Јужна Америка, Нов Зеланд; <i>Myodocarpaceae</i> 2/19, Југоисточна Азија, Австралија, Нова Каледонија; <i>Pennantiaceae</i> 1/4, Австралија, Нов Зеланд, острови на Норфолк;

		<i>Pittosporaceae</i> 9/200, тропски, до топли умерени региони на Стариот Свет; <i>Toricelliaceae</i> 3/10, Мадагаскар, Југоисточна Азија
	Asterales	<i>Alseuosmiaceae</i> 5 родови/10 видови, Австралија, Нов Зеланд, Нова Гвинеја, Нова Каледонија; <i>Argophyllaceae</i> 2/20, Австралија, Нов Зеланд, Нова Каледонија; <i>Asteraceae</i> 1,600/23,000, космополити; <i>Calyceraceae</i> 4/60, Јужна Америка; <i>Campanulaceae</i> 84/2,400, космополити; <i>Goodeniaceae</i> 11/440, јужна хемисфера, главно Австралија; <i>Menyanthaceae</i> 5/60, космополити; <i>Pentaphragmataceae</i> 1/30, Југоисточна Азија, Нова Гвинеја; <i>Phellinaceae</i> 1/11, Нова Каледонија; <i>Rousseaceae</i> 4/6, Австралија, Нов Зеланд, Нова Гвинеја, Маурициус; <i>Stylidiaceae</i> 6/245, Австралија, Нов Зеланд, ретко Југоисточна Азија, Јужна Америка
	Dipsacales	<i>Adoxaceae</i> 5 родови/200 видови, космополити, главно умерени делови на северната хемисфера; <i>Caprifoliaceae</i> 5/220, главно умерените делови на северната хемисфера; <i>Diervilleaceae</i> 1–2/16, Северна Америка, Источна Азија; <i>Dipsacaceae</i> 11/290, Евроазија, Африка; <i>Linnaeaceae</i> 4–5/36, главно умерените делови на северната хемисфера, Азија, Мексико; <i>Morinaceae</i> 2–3/13, Евроазија; <i>Valerianaceae</i> 17/315, главно северна хемисфера, Јужна Америка

Ред *Apiales*

Редот **Apiales** содржи 7 фамилии, 494 родови и околу 5.500 видови (2.4% од разновидноста на еудикотилите) Староста на основната еволуциска линија се проценува на 85-90 м.г., а одвојувањето на линијата *Apiaceae*-*Araliaceae* се случило веројатно пред околу 46-48 м.г. Редот се одликува со присуство на иридоиди, мали цветови здружени често во штитовидни соцветија, хорисепално венче, слободни прашници, 1-2 апотропни семенови зачетоци по плоден лист, нуклеарен ендосперм, губење на митохондријалниот ген *rpl2* и друго.

Фамилиите *Apiaceae*, *Araliaceae* и *Pittosporaceae* се најголемите фамилии од редот *Apiales* и често имаат ароматични масла во шизогени екскреторни канали. Во редот се чести хемицелулозни резерви во семињата. Листовите во целиот ред се последователни и често длановидни, со ракавичеста лисна основа. Обично малите цветови се радијално симетрични и пентамерни.

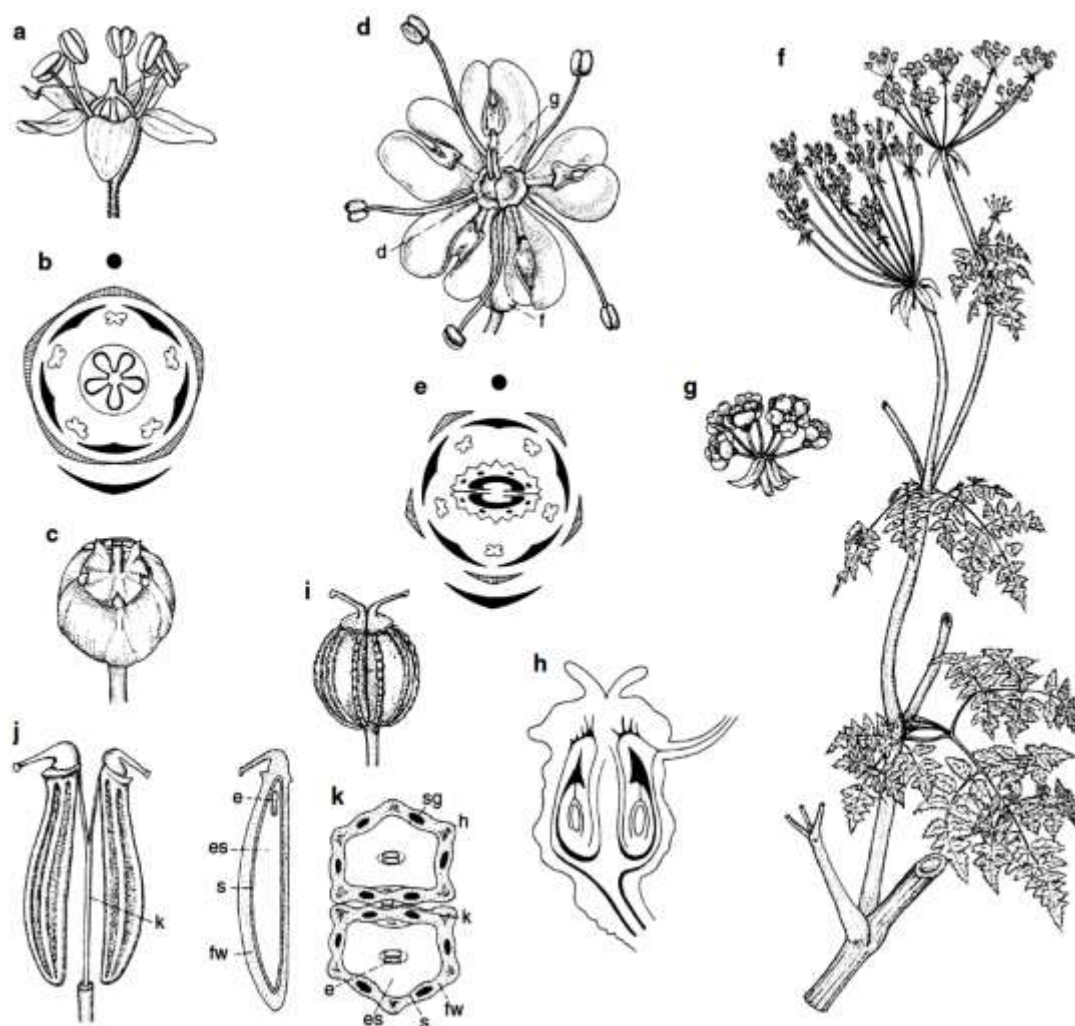
Araliaceae и *Apiaceae* имаат листови кои се обично поделени до перести, соцветијата се штитовидни, додека подцветните плодници содржат само еден висечки семенов зачеток по локула. Главно дрвенестите ***Araliaceae*** имаат овариуми составени од две до пет карпели (Сл. 145). Костилките што се развиваат од нив немаат маслени канали. Во *Araliaceae* доаѓа европскиот зимзелен и хетерофилен бршлен (*Hedera helix*). Цветовите се опрашуваат со муви и оси во есен, додека плодовите созреваат во следната пролет. Зелјестиот род *Hydrocotyle*, порано класифициран во своја подфамилија во рамките на *Apiaceae*, или како посебна фамилија, сега е сместен во *Araliaceae*.

Фамилија *Apiaceae* (*Umbelliferae*)

K5 или O C5[0] A5 Ĝ(2)

Скоро сите претставници од фамилијата ***Apiaceae* (*Umbelliferae*)** се тревести. Димерниот гинецеум се развива во шизокарпен плод со шизогени маслени канали. *Apiaceae* имаат карактеристичен изглед (Сл. 145). Нивните стебла, кои се состојат од задебелени нодиуми и празни

интернодиуми, имаат последователни листови (скоро секогаш поделени) кои го обвиваат стеблото со широка обвивка. Соцветијата (Сл. 145) се главно сложени штитови (штитови и штитчиња). Брактеите на штитчињата и цветовите формираат инволукруми и инволуцелуми, соодветно. Малите, обично бели, поретко розови или жолти цветови, се пентамерни, за разлика од гинецеумот, додека чашката е силно редуцирана. Петалите се слободни, а нивните врвови најчесто се завртени наназад. Овариумот често има стилоподиум кој функционира како нектариум (Сл. 145). Секоја локула има еден анатропен семенов зачеток, закачен на септумот. Вториот зачеток абортира многу рано. Семенките содржат мал ембрион како и ендосперм богат со масти и со протеини. Тестата е залепена со перикарпот, а сувиот шизокарп се формира така што се дели по должината на заедничката преграда и се формираат два едносемени мерикарпиуми. Тие во прво време се прикрепуваат зазаедничка дршка, **карпофор**, од кој подоцна се откачуваат (Сл. 145).



Сл. 145. Apiales, Araliaceae. (a–c) *Hedera helix*. (a) Цвет. (b) Цветен дијаграм. (c) Плод (бобинка). (d–k) Апицеае. (d) Цвет (*Ammi majus*). (e) Цветен дијаграм (*Laser trilobum*). (f–i) *Conium maculatum*. (f) Изданок. (g) Штитче. (h) Цвет (надолжен пресек, со два висечки зачетоци). (i) Плод. (j, k) Шизокарпиум од *Carum carvi* (целосно и надолжен пресек; напречен пресек), со карпофор, перикарп, главни ребра со спроводни снопиња, бразди со секреторни канали, семена обвивка, ендосперм и ембрион. d диск, e ембрион, es ендосперм, f плодник, fw перикарп, g столпче, h главни ребра, k карпофор, s семена обвивка, sg секреторни канали

Како резултат на редукција, или на поедноставување, мал број членови од Ариасеае имаат неподелени листови (на пример, видовите од родот *Bupleurum*). Цветовите на некои родови (на пример од *Heracleum*) се зигоморфни бидејќи надворешните петали се зголемени. Некои родови ја зголемуваат оптичката привлечност на нивното соцветие со обоени брактеи (белите брактеи од штитовите кај *Astrantia*, или жолтите брактеоли кај *Bupleurum*). На скоро секогаш протандричните цветови, важни полинатори се муви, бумбари и други инсекти со куси вилици.

Ариасеае се претставени со многу видови во екстратропските региони на северната хемисфера, како степски, блатни, ливадски и шумски растенија. Грмушки од неколку метри висина се наоѓаат во централноазиските степи (на пример, *Ferula*), додека перничести растенија се наоѓаат околу Антарктикот. *Heptaptera macedonica* е ендемит за Македонија (степоликото подрачје), додека *Heracleum orphanidis* е ендемит за Србија, Македонија (Пелистер) и Грција

Високата концентрација на ароматични масла го објаснува големиот број на кулинарски и медицински треви во оваа фамилија. Плодовите, листовите и корените, имаат своја примена. Овде спаѓаат кимот (*Carum carvi*), анисот (*Pimpinella anisum*), кориандерот (*Coriandrum sativum*), копарот (*Anethum graveolens*), (*Levisticum officinale*), анасонот (*Foeniculum vulgare*), магданосот (*Petroselinum crispum*), морковот (*Daucus carota*), пашканатот (*Pastinaca sativa*) и целерот (*Apium graveolens*). Многу отровни растенија се *Conium maculatum* и кукотата (*Cicuta virosa*).

Ped Aquifoliales

Дрвенестите Aquifoliales имаат последователни листови. Најчесто малите цветови формираат костилки со обилен ендосперм и многу мали ембриони. Фамилијата **Aquifoliaceae**, со само еден голем род *Ilex*, има слабо симпетални венчиња и тетрамерен гинецеум. Во Македонија (Галичица, Кожуф, Нице) доаѓа видот *I. aquifolium*, зимзелено медитеранско-атлантска грмушка или дрво со црвени костилки. Листовите од јужноамериканскиот вид *I. paraguariensis* се користат за подготовка на т.н.р. мате-чај. Епифилни цветови се наоѓаат кај фамилиите **Helwingiaceae** и **Phyllonomaceae**.

Ped Asterales

Со исклучок на космополитските Asteraceae, Campanulaceae и Menyanthaceae, Asterales имаат јасен центар на дистрибуција во јужната хемисфера. Asterales обично се карактеризираат со присуството на инулин (полисахарид составен од фруктозни единици) наместо скроб (глюкозни единици). Естивацијата на петалите е валватна. Механизмите на секундарна презентација на полен кои често се забележуваат кај редот, имаат јасно независно повеќекратно појавување.

Видовите од фамилијата **Campanulaceae** содржат латекс, обично имаат потцветен плодник од две до пет карпели со голем број семенови зачетоци, како и аксиларна плацентација (Сл. 146). Плодовите се кутијки или бобинки. Кај подфамилијата Campanuloideae, цветовите се радијални и протандрични. Кај родот *Campanula*, антерите се притиснати врз стилусот и го празнат својот полен врз колекторски влакна на надворешната површина од стилусот пред да се отворат цветовите. Додека е сè уште во пупка, поленот се ослободува преку инвагинација на колекторските (собирачките) влакна, а прашниците овенуваат. Дури тогаш цветовите се отвараат и стигмата станува достапна (Сл. 146). Обично трикарпелните плодници од оваа подфамилија најчесто се

развираат во капсули кои често се отвараат со пори, на пример, *Campanula*. Врвовите од петалите кај *Phyteuma* се постгенитално сраснати. Цветовите се собрани во густе соцветија обвивени со брактеи, такашто потсетуваат на главичката кај Asteraceae (на пример, *Jasione*).

Тропската субфамилија *Lobelioideae* има зигоморфни цветови, плодниците се бикарпелни, а поленот се празни во ценка од антерите (формирана со постгенитално сраснување) пред да биде истуркан со издолжувањето на столпчето. *Lobelia dortmanna* е претставник од оваа подфамилија од умерената зона и во Централна Европа обично се наоѓа во олиготрофни акватични хабитати.

Фамилија Asteraceae (= Compositae)

K0-∞ (pappus) C(5)[(4)] или (3) A(5)[(4)] Ğ(2)

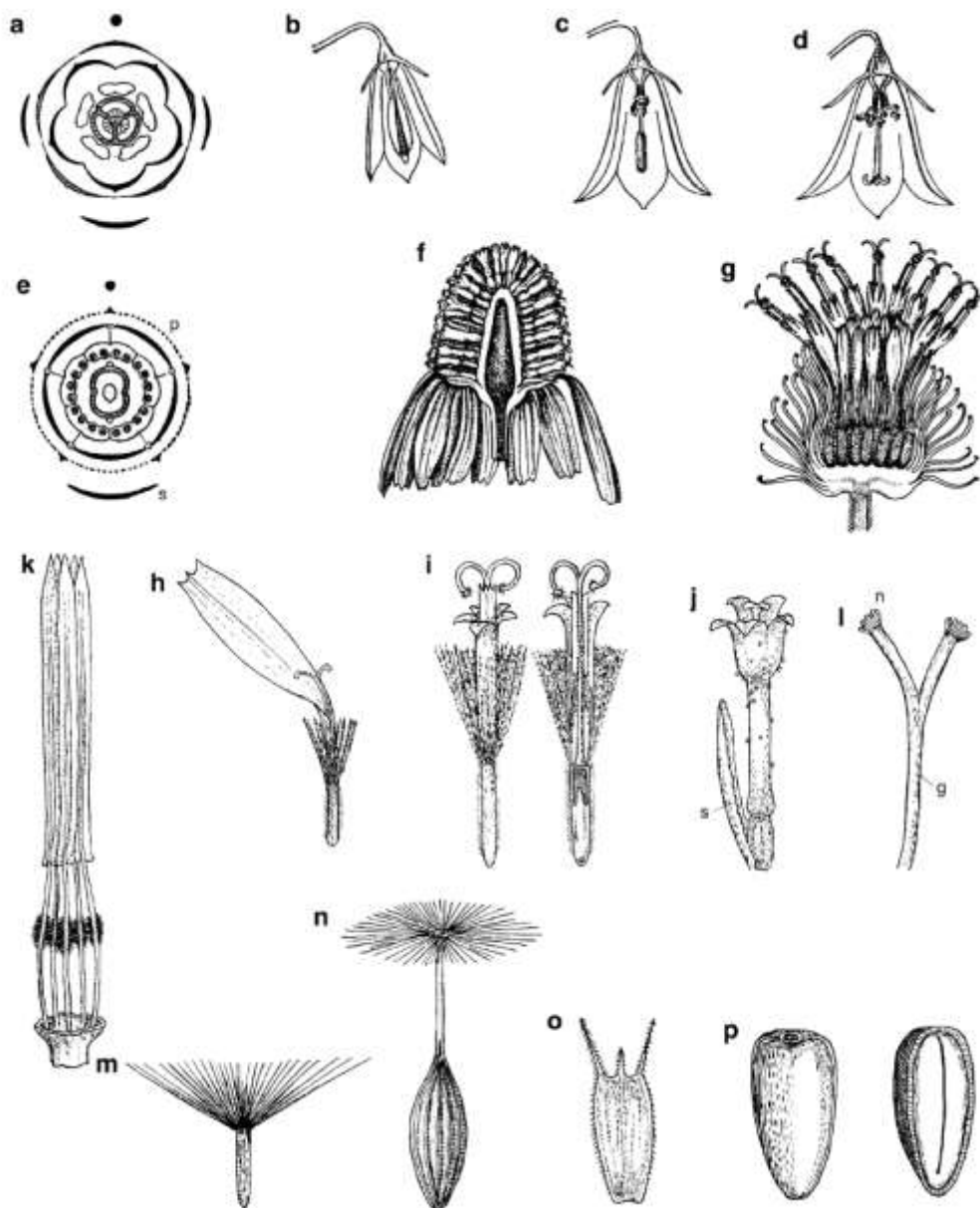
Најголемата фамилија на цветни растенија, **Asteraceae (= Compositae)**, е добро карактеризирана со бројни особини и веројатно се има појавено во Јужна Америка, надвор од басенот на Амазон (Сл. 146). Во основата на главичестите соцветија има голем број брактеи кои формираат инволукрум. Рецептакулумот на главичката е или конусовидно издолжен или сплеснат. Брактеите на одделните цветови се или присутни како лушпести палеи, или отсутствуваат. Овде има или радијално симетрични пентамерни цевчести цветови или зигоморфни јазичести цветови со три или со пет издолжени петали, или пак се присутни и двата типа цветови. Чашката е присутна во форма на лушпи, четинки или влакна (pappus) и е вклучена во распространување на плодовите, или пак е целосно редуцирана. Петте прашници се сраснати за венчето и имаат слободни филаменти. Нивните антери се сраснати и формираат цевка во која се собира поленот. Со издолжување на столпчето, поленот се истуркува од цевката, било со влакната на лобусите од стигмата, било со четкастите влакна од надворешната страна на лобусите на стигмата и на столпчето. Само тогаш се отвараат лобусите на стигмите, отворајќи ги примените внатрешни површини за поленот. Подцветниот плодник е бикарпелен и унилокуларен, со еден анатропен семенов зачеток во својата основа. Плодот е поебен вид на оревче (cypsela, achene), кај кое обвивката на семето (теста) и перикарпот се блиску стиснати. Ембрионот содржи протеини и масла.

Фамилијата е поделена на пет потфамилии и 37 трибуси. Положбата на јужноамериканската подфамилија *Barnadesioideae* како сестринска група на остатокот од Asteraceae било за прв пат поддржано со отсутството на инверзија во пластидниот геном, кој е инаку присутен во фамилијата. Нивните цветови се најчесто радијално симетрични. Во случаите на зигоморфија, често има четири абаксијални лобуси на венчето наспроти еден адаксијален лобус на венчето (псевдобилабијатност).

Подфамилијата *Mutisioideae*, чија главичка често пати има само цветови со три големи абаксијални лобуси на венчето и два помали адаксијални венечни лобуси (билабијалност), е главно претставена со Mutisieae – кон која припаѓа родот *Gerbera*.

Подфамилијата *Carduoideae*, со своите најчесто радијално симетрични цветови, ги вклучува *Cynareae* (= *Cardueae*), со, на пример, трнчињата кај родовите *Cirsium* и *Carduus* и со *Centaurea* (на пример, *C. cyanus*), чии рабни цветови се зголемени и стерилни. Родот *Centaurea* во флората на Македонија е застапен со неколку ендемични и субендемични видови – *C. galicicae*, *C. soskai*, *C. tomorosii*, *C. grbavacensis* и други. Кај родот *Arctium*, кукестите инволукрални брактеи на капитулумот, помагаат во епизоохорното распространување на соплодието. Родот *Echinops* има

едноцветни главички обединети во сферична главичка од втор ред. Економски важни растенија од Синареае се медитеранската артичока (*Cynara scolymus*) и *Carthamus tinctorius* (растение за бои и за масло).



Сл. 146. Asterales. (a–d) Campanulaceae. (a) Цветен дијаграм од *Campanula* sp. (b–d) Фази од цветање кај *Campanula rotundifolia* (предните петали отстранети). Прашници празнат полен врз столпчето (b) и се сушат (c). (d) поленот е отстранет, а стигмите се одвиткуваат (d). (e–p) Asteraceae. (e) Цветен дијаграм на цевчест цвет со брактеа и папус. (f, g) Главичкода (надолжен пресек) of *Matricaria recutita* (едноредни инволукрални брактеи, рецептакулумот празен, јазичестите цветови превиткани, рецептакулумот гол – нема лушпи) и од *Arctium lappa* (инволукралните брактеи многуредни и со кукички, само цевчести цветови, рецептакулумот поседува лушпи). (h, i) *Arnica montana*. (j) *Chamaemelum nobile*: јазичести и цевчести цветови (целосно и надолжен пресек). (k) Андрееум од *Carduus crispus*. (l) Столпче и стигма од *Achillea millefolium*. Плодови (ахени/ципсели) од (m) *Hieracium villosum* и (n) *Lactuca virosa*, со влакнест папус, кај (o) *Bidens tripartita* е од кукести осилки, а кај (p) *Helianthus annuus* (цеосно и надолжен пресек, со ембрион) без папус. g столпче, n стигма, p папус (pappus), s рецептакулна лушпа

Потфамилијата **Cichorideae** обично има кошничка со само јазичести цветови, или со само правилни цветови. Кон оваа потфамилија припаѓаат трибусите Cichorieae (= Lactuceae) и Vernoniaeae. Cichorieae имаат јазичести цветови со пет венечни лобуси и со млечен сок. Претставници на Cichorieae се родовите *Cichorium* (со цикоријата, *C. intybus* и со *C. endivia*), *Scorzonera*, *Taraxacum*, *Hieracium*, *Crepis* и *Lactuca* (на пример, марула, *L. sativa*). Трибусот Vernoniaeae од тропските и субтропските региони на Стариот и Новиот Свет, има кошничка со обично радијални симетрични цветови.

Потфамилијата **Asteroideae** обично има кошничка со радијални симетрични цветови или со радијални симетрични цветови /во средишниот дел/ и рабни јазичести цветови кои имаат само три абаксијални венечни лобуси над цевката на венчето. Astereae ги опфаќа родовите *Aster* и *Bellis*, додека Inuleae го вклучува родот *Inula*. Еделвајсот (*Leontopodium*), со бели, волнести брактей што формираат инволукрум околу неколку главички, како и смилот (*Helichrysum*), со неговите обоени, лушпести брактей, се членови на Gnaphalieae.

Многу медицински и кулинарски растенија со ароматични масла и горчливи сесквитерпенски лактони се наоѓаат кај **Anthemideae**. Овде се вклучени камилицата (*Matricaria recutita*), *Chamaemelum nobile*, ајдучката трева (*Achillea millefolium* agg.), како и бројни видови од анемофилниот род *Artemisia* (*A. absinthium*, пелин; *A. dracunculus*, и други). Хортикултурно важниот род хризантеми (*Chrysanthemum*) исто така припаѓа кон овој трибус. Инволукралните брактей кај **Senecioneae** се распоредени во еден или во само неколку редови. Членови на овој трибус се *Tussilago farfara* и големиот род *Senecio* (околу 1,250 видови). Родот *Calendula*, со своите хетерокарпни плодови без папус, припаѓаат кон Calenduleae. Кон трибусот **Heliantheae**, кој е главно од Новиот Свет, припаѓа родот *Helianthus*, со на пример, *H. annuus* (сончоглед) и *H. tuberosus* (репајка). Наспрамни листови се чести кај **Coreopsideae**; со, на пример, родот *Bidens* и често култивираниот род *Dahlia* (далија); кај **Millerieae**, со родот *Galinsoga*, внесен во Европа од Јужна Америка; кај **Tageteae** (на пример, *Tagetes*, украсно растение); и кај **Eupatorieae**, со европскиот вид *Eupatorium cannabinum*.

Фамилиите **Calyceraceae** и **Goodeniaceae** се многу блиски до Asteraceae. Поленот кај единечните цветови од Goodeniaceae се празни во шпореста чаша поставена под стигмата. Со растењето на стигмата, поленот се истуркува надвор од чашката и на тој начин се изложува на полинаторот на работ од чашката. Кај Calyceraceae, со своите единечни цветови обединети во главичка, поленот се зачувува на врвот од стилусот и е присутен таму со растењето на стилусот.

Најблиските роднини на Asteraceae, Calyceraceae и Goodeniaceae се **Menyanthaceae**. Тие имаат надцветни овариуми и немаат секундарно изложување на поленот. Во фамилијата се вклучени два видови од флората на Македонија: *Menyanthes trifoliata*, блатно растение со троделни листови и *Nymphoides peltata*, мало водно растение со листови слични на лотосот.

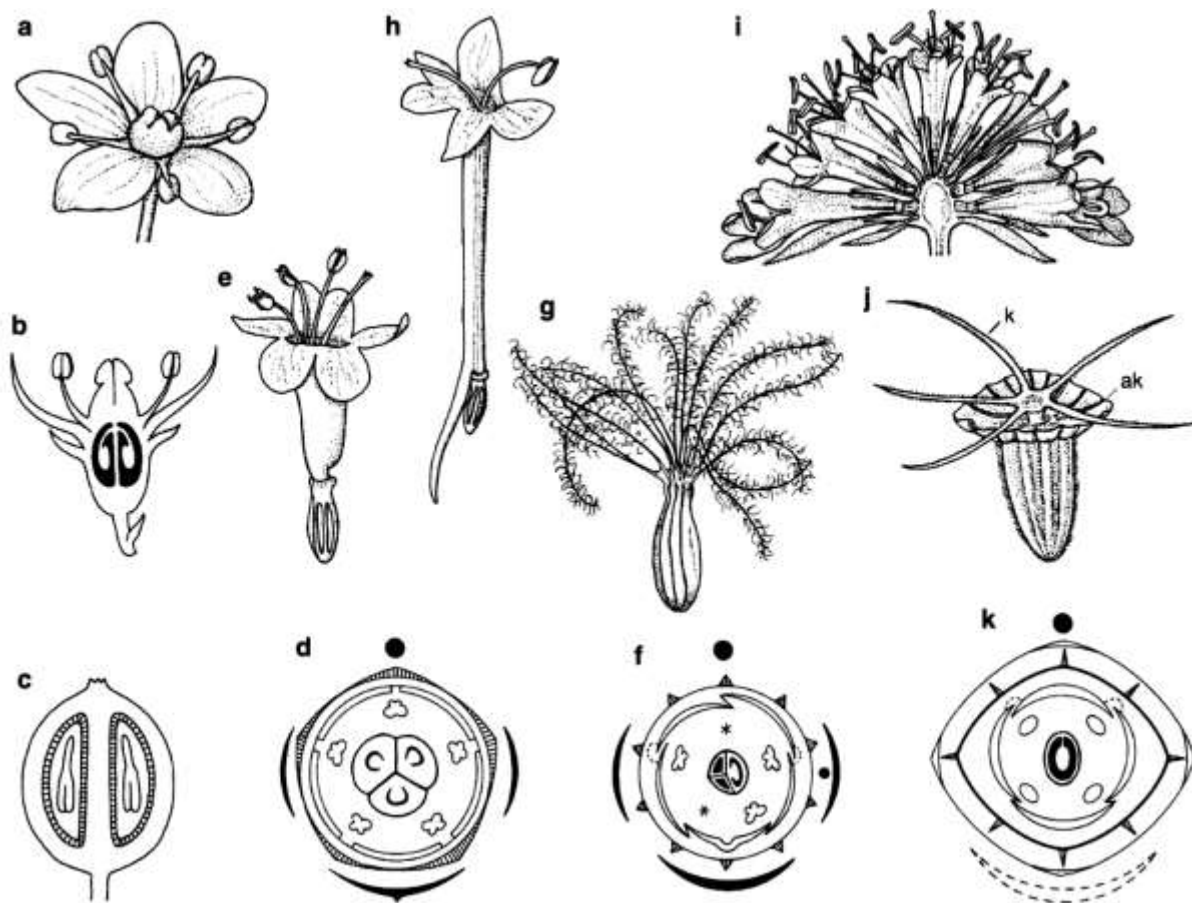
Ped Dipsacales

Редот Dipsacales содржи 2 (-10) фамилии со 45 родови и околу 1.090 видови, главно од умерените региони на северната хемисфера. Монофилијата на редот е поддржана со секвенци од rbcL, atpB, ndhF и 18S, со наспрамните често пати сложени, листови, нектариумите на венечните

ливчиња, со развој на целуларен ендодермис, гинецеум од три карпели, трајна чашка, васкуларизирана семена обвивка и др. Редот содржи секоиридоиди, цимозни соцветија; како и генерално подцветни плодници, што имаат само неколку семенови зачетоци и често имаат стерилни локули.

Двете главни фамилии – Adoxaceae и Caprifoliaceae, се третирали на различни начини; на пример, фамилиите Valerianaceae, Dipsacaceae Linnaceae често се сметаат како потфамилии на фамилијата Caprifoliaceae s.l., додека фамилиите Sambucaceae и Viburnaceae како дел од Adoxaceae, или од традиционално сфатената Caprifoliaceae и слично.

Фамилијата **Adoxaceae** има правилни цветови и костилки. Во Македонија е застапена со дрвенестиот род на боздови (*Sambucus*; Сл. 147), со перести листови, родот *Viburnum* со прости листови и со зелјестиот вид *Adoxa moschatellina*. Додека првите два рода имаат штитовидни тирсови (рабните цветови кај *V. opulus* се стерилни и се воочливо зголемени), има пет до седум цветови распоредени во скоро конусовидна главичка. *Adoxa* има 5-7 цветови, распоредени во скоро кубовидна главичка. Чести растенија се дрвенестиот (*Sambucus nigra*) и зелјестиот (*S. ebulus*) бозел.



Сл. 147. Dipsacales. Adoxaceae. (a, c, d) *Sambucus ebulus*. (a) Цвет. (c) Костелка (надолжен пресек). (d) Цветен дијаграм. (b) *S. nigra*, цвет (надолжен пресек). (e–h) Valerianaceae. (e, f) *Valeriana officinalis*. (e) Цвет. (f) Цветен дијаграм. (g) *Valeriana tripteris*, плод и папус (parpus). (h) *Centranthus ruber*, цвет. (i–k) Dipsacaceae. (i, j) *Scabiosa columbaria*. (i) Главичка (Capitulum; надолжен пресек). (j) Плод со надворешна чашка (epicalyx) и чашка. (k) *Dipsacus pilosus*, цветн дијаграм. ак надворешна чашка (epicalyx), к чашка (calyx)

Зигоморфни цветови и бобинки, капсули или оревчиња се наоѓаат кај фамилиите Caprifoliaceae, Valerianaceae и Dipsacaceae. Caprifoliaceae s.s. има бобинки или костилки. Родот *Lonicera*, со парови од цветови со делумно сраснати овариуми, опфаќа грмушести растенија и лијани. Во Македонија е застапен, меѓу другите видови, со анамината рака (*L. caprifolium*). Родот *Symphoricarpos* е претставен со интродуцираниот вид *S. albus*.

Фамилијата **Valerianaceae** s.s. опфаќа 15-ина родови со 300 видови, кои главно ги населуваат северните умерени подрачја на Евроазија и Северна Америка, но се сретнуваат и вдоль Андите, а во помала мера и во Јужна Африка. Најголемо разнообразие се јавува во регионот на Медитеранот. Овие растенија имаат слабо зигоморфни цветови со обично пентамерно венче со шпора и само со еден до четири прашници. Најчесто тримерните синкарпни овариуми со само една фертилна локула, формираат плодови оревчиња. Родот *Valeriana*, присутен во Македонија, е најчесто повеќегодишно тревесто растение со три прашници, а чашката формира влакнест папус за време на плодносењето (Сл. 147). Фармацевтски значаен вид е *Valeriana officinalis*, како извор на материји за смирување (валеренска киселина, валепотриат – иридоидни алкалоиди, етерни масла). Различни видови од едногодишниот род *Valerianella* се јадат како салатата.

Фамилијата **Dipsacaceae** (10 родови и околу 300 видови) ги населува главно Евроазија и Африка, а особено е честа во Медитеранот. Цветовите се собрани во карактеристични главичести соцветија, чии рабни цветови се често зголемени (псеуданциум). Претставниците имаат слабо зигоморфни цветови, чашкините и венечните ливчиња се 4-5-мерни, сраснати; андрецеумот е од 4 прашници со епипетална или еписепална положба. Унилокуларните и едносемените потцветни овариуми се опкружени со четирилистен брактеален инволукрум (епикаликс; epicalyx) (Сл. 147). Сувите плодови имаат различни прилагодувања за расејување. Во Македонија се застапени родовите *Cephalaria*, *Knautia*, *Pteroccephalus*, *Tremastelma*, *Scabiosa*, *Succisa* и *Dipsacus*. Сувата главичка на видот *Dipsacus fullonum* има цврсти бодливи цветни брактеи кои се користат за фаќање на волнени влакна.

Вовед: систематика и филогенија	2
Цели на систематиката	3
Нивоа на напредување во систематиката	4
Основни компоненти (принципи) на систематиката	4
Идентификација	5
Опис	5
Номенклатура	5
Класификација	6
Таксономски групи, категории и рангови	7
Дефиниција на видот	8
Методи во систематиката	10
Монографии, флори и идентификациски клучеви	10
Особини (карактери)	10
Конфликт на особини	12
Фенетски пристап	13
Кладистички пристап	14
Зелени растенија (Viridiplantae)	18
Тип Streptophyta	18
Филогенија на вишите растенија (Embriophyta)	19
Организациско ниво: мовови (петти до седми поттип)	21
Петти поттип: Marchantiophytina (Hepaticae)	26
Класа: Marchantiopsida	27
Прв ред: Sphaerocarpaceae	28
Втор ред: Marchantiales	28
Втора класа: Jungermanniopsida	31
Шести поттип: Bryophytina (Musci; фолиозни мовови во поширока смисла)	33
Прва класа: Sphagnopsida (тресетни мовови)	34
Втора класа: Andreaeopsida	35
Трета класа: Bryopsida (фолиозни мовови во потесна смисла).	36
Седми поттип: Anthocerotophytina	45
Организациско ниво: Tracheophyta (васкуларни растенија)	47
Организациско ниво: Птеридофити	47

Примитивни копнени растенија: псилофити (Psilophytales)	52
Првобитни папрати: Primofilices	55
Осми поттип: Lycopodiophytina (Ликофити)	56
Прв ред: Lycopodiales	56
Втор ред: Selaginellales.....	59
Трет ред: Isoetales	62
Други изумрени претставници од Lycopodiophytina	63
Деветти поттип: Psilotophytina	66
Прв ред: Psilotales.....	67
Втор ред: Ophioglossales	68
Десетти поттип: Equisetophytina (прешлиги, коњски опашки).....	69
Класа: Equisetopsida	70
Ред: Equisetales	70
Изумрени сродници.....	73
Единаесетти поттип: Marattiophytina, еуспорангијатни папрати.....	75
Класа Marattiopsida	75
Дванаести поттип: Filicophytina, лептоспорангијатни папрати	76
Ред Polypodiales.....	76
Ред: Salviniiales, акватични папрати.....	83
Фамилија: Salviniaceae	83
Фамилија Marsileaceae.....	85
Појавување и екологија на папратите и папратовидните растенија	86
Тринаесетти поттип: Spermatophytina, семени растенија	88
Потекло и односи на Семените растенија	89
Класа: Cycadopsida (цикасови; голосемени со перести листови)	91
Класа: Ginkgopsida (Ginkgo)	94
Класа: Coniferopsida (иглолисници)	95
Фамилија Pinaceae.....	97
Фамилија Cupressaceae.....	99
Класа Gnepopsida	101
Класа Magnoliopsida (ангиосперми; цветни растенија)	104
Еволуција и филогенија на ангиоспермите.....	105

Базални фамилии (ANITA).....	111
Ред Amborellales	112
Ред Nymphaeales	112
Ред Austrobaileyales.....	113
Магнолииди (надред Magnolianaе).....	114
Ред Canellales	115
Ред Laurales	115
Ред Magnoliales.....	115
Ред Piperales.....	117
Монокотилни растенија (монокотиледони, Liliae).....	118
Некомелиниди.....	121
Ред Alismatales	122
Ред Petrosaviales	126
Ред Dioscoreales.....	126
Ред Pandanales.....	127
Ред Liliales.....	127
Фамилија Liliaceae	128
Ред Asparagales	129
Фамилија Iridaceae	131
Фамилија Orchidaceae.....	131
Фамилија Agavaceae.....	134
Комелиниди.....	135
Ред Arecales.....	136
Фамилија Arecaceae	136
Ред Poales	137
Фамилија Poaceae (Gramineae)	140
Ред Commelinales	142
Ред Zingiberales.....	143
Poales: Еволуцијата на хабитатната екологија и биологијата на полинација	144
Еудикотилни растенија	145
Базални еудикотилни растенија	146
Ред Ranunculales	147

Фамилија Ranunculaceae.....	147
Ред Proteales	149
Ред Sabiales	150
Ред Trochodendrales	150
Ред Buxales	150
Централни (јадрови) еудикотилни растенија	150
Редови кои не припаѓаат кон Rosanae и Asteranae	151
Ред Gunnerales.....	152
Ред Caryophyllales.....	153
Фамилија Caryophyllaceae	156
Ред Santalales	158
Ред Saxifragales	159
Надред Rosanae (Група Розиди).....	161
Редови кои не припаѓаат во фабиди или малвиди	161
Фабиди (= Еурозиди I).....	162
Ред Malpighiales.....	164
Фамилија Hypericaceae	164
Фамилијата Salicaceae	164
Фамилија Violaceae	165
Фамилија Euphorbiaceae.....	167
Ред Fabales	169
Фамилија Fabaceae.....	169
Ред Rosales	173
Фамилија Rosaceae.....	173
Ред Cucurbitales	177
Ред Fagales	178
Фамилија Fagaceae	178
Фамилија Betulaceae	180
Ред Zygophyllales.....	183
Ред Celastrales.....	183
Ред Oxalidales.....	183
Малвидови (слезови) растенија (= Еурозидни растенија II)	184

Ред Brassicales.....	185
Фамилија Brassicaceae	186
Ред Crossomatales.....	187
Ред Geraniales	187
Фамилија Geraniaceae.....	187
Ред Huerteales.....	188
Ред Malvales	188
Фамилија Malvaceae.....	189
Ред Myrtales	191
Ред Sapindales	193
Астеридни растенија	194
Редови кои не припаѓаат кон еуастериди I и еуастериди II	195
Ред Cornales	196
Ред Ericales	197
Фамилија Ericaceae.....	198
Ламиидни растенија (= Еуастериди I).....	200
Фамилии со нејасни односи со редовите Gentianales, Lamiales и Solanales	200
Фамилија Boraginaceae	201
Ред Garryales	202
Ред Gentianales	202
Фамилија Apocynaceae.....	203
Ред Lamiales	205
Фамилија Lamiaceae (= Labiatae)	206
фамилија Scrophulariaceae	207
Ред Solanales	209
Фамилија Solanaceae.....	210
Кампанулиди (= Еуастериди II).....	212
Ред Apiales.....	213
Фамилија Apiaceae (Umbelliferae)	213
Ред Aquifoliales	215
Ред Asterales	215
Фамилија Asteraceae (= Compositae).....	216

Ред Dipsacales	218
----------------------	-----