

ХИСТОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА

Форми на организација на растителното тело

Ткивната организација на растителното тело преставува нај-висока форма на организација која е достигната во текот на долгиот еволутивен развиток на растенијата.

Со сигурност може да се претпостави дека најпростата и вероватно најстарата форма на организација е **АМЕБОВИДНАТА форма**, која егзистира и денес кај некои нижи растенија. Телото на таквите растенија преставува гол протопласт без определена форма.

Од амебовидните организми изведена е **МОНАДНАТА форма**, бидејќи и кај нив имаме голо тело, меѓутоа, со определена и постојана (најчесто кругла) форма и поседува флагелуми (камшичиња) за активно движење. Ваквата форма на организација карактеристична е за нижите алги, додека кај вишите алги запазена е само кај полџвите клетки.

Со губење на флагелумите (камшичињата) и обвиткување на протопластот со тврда обвивка т.е. клеточен ѕид, од монадните организми, добиени се организми со т.н. **КОКОИДНА форма**, такви всушност се повеќето едноклеточни зелени алги.

Друга форма на организација кај нижите растенија е **ПАЛМЕЛОВИДНАТА**, која е претставена од неколку или повеќе неподвижни клетки кои се обвиткани со слузести материи, меѓутоа клетките функционално меѓусебе не се сврзани. Тоа всушност преставува почеток во формирањето на колонијалните форми.

Покарактеристична е **СИФОНАЛНАТА** (уште позната како **НЕКЛЕТОЧНА**) форма на организација која претежно се среќава кај т.н. сифонални зелени алги. Кој имаат сложена надворешна градба т.е. морфологија (пример како кај **CAULERPA**), меѓутоа, целото тело преставува една гигантска многујадрена клетка.

Кај многуклеточните организми најпроста (наједноставна) форма на организација преставува **НИШКОВИДНАТА (концесидна) форма**, од која се изведени другите посложени форми.

Нишковидните организми се добиени како резултат на преминувањето на кокоидните организми кон прикремен (сесилен) начин на живеење.

Издигнувањето на клетката над подлогата се јавува како потреба за да може да се подобри размената на материите, а тоа од друга страна условува клетките да се делат само во еден правец и да се формира низа од клетки односно нишковидна форма на организам. На тој начин кај повеќето нишковидни форми доаѓа до диференцирање на базален дел (или основа) со кој организмот се прикрепува за подлогата и на врв или апикален дел со кој расте организмот.

Кај ваквите многуклеточни организми се појавува и првата диференцијација на одредени клетки за определена функција (клетки за прикрепување, за нарастување и за размножување).

Оваа форма на организација карактеристична е за повеќето: модрозелени, зелени, кафеави и црвени алги.

Со делба на клетките во два или повеќе правца од нишковидната форма се добива **ПЛОЧЕСТАТА форма** на организација.

Додека од плочестата произлегува **ТКИВНАТА форма** на организација.

Во еволуцијата на растенијата ткивата настанале релативно доцна. Периодот на нивното настанување е посебно важен, бидејќи со тоа се создадени нови можности на растенијата за приспособувањето кон условите во новата животна средина како резултат на нивното преминување од воден кон сувоземен начин на живеење.

Поточно на сувото копно кај многуклеточните организми се јавува потреба од специјализација на клетките кон определена функција. Имено оддалечувањето на фотосинтетскиот апарат од изворот на хранливите материи (почвата и водата) бара диференцирање на специјални клетки кои ќе ја пренесуваат т.е. спроведуваат водата и растворените хранливи материи. Потоа животот на растителните организми во воздушна средина (атмосфера) каде испарувањето т.е. губењето на вода е многу поголемо, условува диференцирање на клетки кои ќе го заштитуваат растителното тело од испарување односно се јавуваат покривни клетки кои имаат заштитна функција. Излегувањето на растенијата на копно бара диференцирање на клетки кои ќе дадат поголема механичка цврстина.

Така во многуклеточните организми се диференцираат различни групи на клетки кои обавуваат специфична функција. Таквите групи на клетки се наречени **ТКИВА**.

Точно е дека зачетоците на специјализација на клетките кон определени функции се среќаваат уште кај алгите, меѓутоа, првите вистински ткива се јавуваат кај мововите. Додека целосен еволутивен развиток достигнуваат кај семените, посебно кај скриеносемените растенија, поради што растителните ткива од скриеносемените растенија се проучуваат како дефинитивно формирани (диференцирани) т.е. најсовршени ткива.

Секое вишо растение го започнува развитокот од една оплодена клетка - *зигот*, т.е. од состојба на едноклеточност. Со делбите на зиготот се добива многуклеточен ембрион, кој во почетокот не содржи диференцирани ткива, но има способност да формира зачетоци на ткива и органи. При проникнувањето на семето, во младиот никулец се формираат специјализирани ткива и органи.

РАСТИТЕЛНИ ТКИВА

Поим за ткиво и класификација на ткивата

Науката која ги изучува морфолошките, функционалните и еволутивните закономерности на ткивата се вика **хистологија** (од грч. зборови *histos* = ткиво и *logos* = наука). Ткивата се **групирани од клетки** кои имаат исто потекло, иста надворешна и внатрешна градба и извршуваат иста функција.

Функцијата секако е најглавната особеност на клетките од даденото ткиво.

Специјализацијата на клетките во различни ткива не се одвива на ист начин. Во некои случаи клетките се мошне специјализирани и можат да вршат само една функција, (склеренхимските клетки од механичкото ткиво), а други ткива, пак, се во состојба да вршат две и повеќе функции. Клетките од некои диференцирани ткива, (како клетките на паренхимското ткиво) ја задржуваат способноста за делба, што е од посебна важност за формирање на секундарните меристемски ткива.

Правени се бројни обиди за класификација на растителните ткива. Меѓутоа, поради нивната голема разновидност таа и денес не е унифицирана односно постојат различни поделби.

Класификацијата (поделбата) на растителните ткива би била реална ако е изведена според степенот на диференцираноста, односно врз морфолошките и физиолошките карактеристики на клетките кои го сочинуваат ткивото.

Ткивата на скриеносемените растенија, како најсовршени, според морфолошките и физиолошките карактеристики се делат на две основни групи: МЕРИСТЕМСКИ (или ТВОРНИ) ТКИВА и ТРАЈНИ (или ДИФЕРЕНЦИРАНИ) ТКИВА.

МЕРИСТЕМСКИ или ТВОРНИ ТКИВА

Со активноста на меристемските ткива растенијата нарастуваат во должина и во дебелина. Од нив се добиваат (диференцираат) сите останати ткива, поради што тие уште се нарекуваат **творни** ткива.

Името на овие ткива произлегува од грчкиот збор (*meristos* = *се дели*), бидејќи најкарактеристично својство на нивните клетки е способноста да се делат и да нарастуваат.

Способност за делба може да имаат клетки и на други ткива (пример, паренхимското, и др.).

Меѓутоа, меристемските ткива од овие ткива се разликуваат по тоа, не само што продуцираат нови клетки кои се диференцираат во различни трајни ткива, туку тие непрекинато се самовозобновуваат (т.е. саморепродуцираат). Тоа е можно бидејќи не сите клетки кои се добиваат со делбата во активните меристеми се диференцираат во клетки на трајни ткива.

Еден дел од нив (една или неколку клетки) остануваат во постојана меристемска состојба, односно ја задржуваат способноста за постојана делба.

Таквите клетки се наречени **иницијални**, а клетките што се добиваат со нивна делба се наречени **производ на иницијалните клетки**.

Клетките што се производ на иницијалните формираат маса од еднообразни меристемски (недиференцирани) клетки, од кои со делба се создаваат нови клетки.

Додека подолечни производни клетки ќе се диференцираат во клетки на трајни ткива.

Во процесот на диференцирањето како резултат на морфо-функционалните промени, клетките придобиваат нови својства со кои се одликуваат од иницијалните и производните клетки.

Меристемските ткива обично се разликуваат според потеклото, односно според времето на образување, и се делат на: ПРИМАРНИ и СЕКУНДАРНИ МЕРИСТЕМСКИ ТКИВА.

Оваа поделба тесно е поврзана со примарната и секундарната градба на растителното тело.

ПРИМАРНИ МЕРИСТЕМСКИ (творни) ТКИВА

Овие ткива водат потекло од ембрионалното ткиво, кое е образувано со непосредно делење на зиготот. Способноста за делење преставува примарна одлика на ембрионалните клетки.

Примарните меристемски ткива (што е во склад со името), овозможуваат примарна градба на растенијата односно примарно нарастување, при што растенијата се издолжуваат, разгрануваат и достигнуваат одредени димензии.

Клетките на примарните меристемски ткива кои се наоѓаат во активна делба, обично се мали изодијаметрични по форма, со тенок клеточен ѕид, без вакуоли или со сосема мали вакуоли, имаат големо јадро и богати се со цитоплазма.

Цитоплазмата содржи пропластиди, митохондрии (со слабо развиени кристи) и слабо развиен ендоплазматичен ретикулум.

Според местото на дејствување т.е. местоположбата во растителното тело, примарните меристемски ткива можат да бидат:

- **Врвни или апикални меристемски ткива,**
- **Вметнати или интеркаларни меристемски ткива,**
- **Странични или латерални меристемски ткива.**

ВРВНИ (АПИКАЛНИ) МЕРИСТЕМСКИ ТКИВА

Со проникнувањето на семето, ембрионот, бидејќи ги содржи сите органи, се развива во младо растение. Во тој процес на растење, ембрионалното ткиво (уште познато како **ембрионален меристем** или **прамеристем**) постепено поминува во трајни ткива.

Меѓутоа, на врвот од главните и страничните оски на стеблото и коренот, се задржува дел од ова ткиво познато како **врвно (или апикално) меристемско ткиво**, кое може да се подели на: **врвно сјеблесно (или сјеблено) и врвно коренско меристемско ткиво**.

Врвно сјеблесно (сјеблено) меристемско ткиво

Ова ткиво ја условува примарната градба на стеблото. Се наоѓа терминално на стеблото каде го формира **вегетативниот врв** на растението, а бидејќи има форма на конус, уште се нарекува **вегетативен конус**.

На самиот врв од вегетативниот конус можат да се наоѓаат една иницијална клетка, кај виши алги, мовови и повеќето папрати или повеќе иницијални клетки, како кај семените растенија од кои со делба се формираат останатите клетки на вегетативниот врв

За врвниот стеблест меристем карактеристично е што независно од бројот на иницијалните клетки нарастува на исти начин, и освен **зоната на иницијалните клетки** (или ПРОТОМЕРИСТЕМ) имаат и две производни зони: **надворешна зона** или **туника** и **внатрешна зона** или **корпус**.

Меѓутоа, една од покарактеристичните особини на вегетативниот конус е формирањето на **листните зачетоци** или **примордии** во чија пазува се наоѓаат зачетоци на пупки од кои ќе се формираат странични гранки.

Врвно коренско меристемско ткиво (меристем на кореновиот врв)

Покрај примарната градба овој меристем го условува нарастувањето на коренот во должина.

Се разликува од меристемот на врвот од стеблото, бидејќи однадвор секогаш е заштитено со многуслојна обвивка, т.н. **коренова капа** или **калиптра**.

Бидејќи периферните клетки на калиптрата постојано се оштетуваат неопходно е таа и непрекинато да се регенерира со активноста на иницијалните клетки.

Меѓутоа, само кај монокотиледоните растенија калиптрата има сопствени иницијални клетки (кознати како КАЛИПТРОГЕН) што условува јасно одвојување на калиптрата од меристемските клетки.

Во врвниот коренски меристем независно од бројот на иницијалните клетки, дали е една (кај папратите) или повеќе (кај семените растенија), се разликуваат три производни слоеви: **протодерм (или дерматоген)**, кој го дава примарното кожно ткиво; **основен меристем (или периблем)**, кој ги дава ткивата на примарната кора на коренот и **прокамбиум (или плером)**, кој ги дава ткивата на централниот цилиндар на коренот.

Врвното коренско меристемско ткиво се разликува од врвното стеблесто меристемско ткиво по тоа што не формира странични гранки и листови.

ВМЕТНАТИ (ИНТЕРКАЛАРНИ) МЕРИСТЕМИ

Кај некои растенија, како кај житните, меристемот е присутен и во регионот на нодиумите (коленцата) од стеблото, познат како **вметнат или интеркаларен меристем**, кој овозможува издолжување на интернодиумите на стеблото и лисните ракавици т.е. растението расте во висина.

Исто така, со активноста на интеркаларните меристеми кај одредени растенија, посебно од **Главоцветните** се издолжува цветната дршка а кај кикиритките се издолжува **плодната дршка** во резултат на што плодот навлегува (се забива) во почвата.

Интеркаларните (или вметнатите) меристеми се ткива кои се наоѓаат на одредено растојание од врвните меристемски ткива и се вметнати меѓу зони во кои диференцијацијата на ткивата во помала или поголема мера е завршена.

СТРАНИЧНИ (ЛАТЕРАЛНИ) МЕРИСТЕМИ

Во склад со името овие ткива се наоѓаат странично, т.е. паралелно на главната оска на оскините органи во кој се наоѓаат.

Во примарните странични меристемски ткива најтипично ткиво е **перициклот** кој има форма на континуиран прстен во примарниот корен и примарното стебло.

Формирањето на страничните корења од главниот корен, потоа адвентивните корења и страничните адвентивни пупки од стеблото е во зависност од активноста на перициклот како **странични или латерални меристем**.

Страничните и интеркаларните примарни меристемски ткива се разликуваат од врвните меристемски ткива по тоа што активни се релативно кратко (кусо) време.

Бидејќи кај нив нема иницијални клетки, тие фактички преставуваат остатоци од производот на иницијалните клетки од врвниот меристем, кои брзо при процесот на диференцирање се трошат (искористуваат).

Тоа што страничните и интеркаларните меристемски ткива немаат иницијални клетки односно не се и самовозобновувачки, ни дава за право да не ги сметаме (земаме) за прави меристемски ткива.

Прави меристемски ткива односно клетки преставуваат само иницијалните клетки,

Од тука произлегува дека во врвниот стеблест и коренски меристем иницијалните клетки и нивните најблиски производи се означуваат како ПРОТМЕРИСТЕМ, а пооддалечените производни клетки се диференцирани во т.н. производни (хистогени) слоеви од кои се диференцираат сите ткива на примарното стебло и корен.

СЕКУНДАРНИ МЕРИСТЕМСКИ (творни) ТКИВА

Секундарните меристемски ткива водат потекло од клетки на трајни ткива, кои секундарно добиле способност за делење, односно секундарно се реактивирале во активни меристеми. Од производните клетки на овие ткива ќе се диференцираат секундарните трајни ткива.

На нив всушност се должи секундарната градба и секундарното растење на коренот и стеблото кај поголем број семени растенија.

Според местоположбата во растителното тело, секундарните меристемски ткива секогаш се странични (латерални). Бидејќи се карактеристични за осни органи, најчесто имаат форма на континуиран (целосен) прстен.

Поважни секундарни меристемски ткива се: **КАМБИУМ и ФЕЛОГЕН (или корков камбиум)**.

КАМБИУМОТ и во коренот и во стеблото се наоѓа помеѓу дрвесината (ксилемот) и кората (флоемот) во форма на прстен, затоа уште се означува како **камбијален прстен**. Со активноста на камбиумот, се формираат внатрешно ткивата на секундарното дрво и надворешно ткивата на секундарната кора.

Камбијалните клетки изгледаат како диференцирани клетки по што се одликуваат од клетките на примарното меристемско ткиво посебно од врвното.

Камбиумот како секундарно меристемско ткиво изградено е од два типа: **ВРЕТЕНОВИДНИ** и **ЗРАЧНИ** иницијални клетки

ФЕЛОГЕНОТ како секундарни меристем го формира секундарното кожно ткиво (или перидерм).

Фелогенот како секундарно меристемско ткиво може да се диференцира и во коренот и во стеблото. Во стеблото најчесто фелогенот се образува со секундарно реактивирање на клетки од паренхимскиот субепидермален слој а во коренот од производните клетки на перициклот.

За разлика од камбиумот фелогенот е изграден само од еден тип на иницијални клетки, и тоа издолжени прозенхимски клетки кои на напречен пресек имаат правоаголна форма.

Во растенијата можат да се јават и **други секундарни меристеми**.

При механички повреди, често паренхимските клетки околу раната (на ранетото место), секундарно се меристематизираат и со нивно делење се формира маса на клетки, со кои се покрива раната. Ваквиот секундарен меристем се нарекува **МЕРИСТЕМ НА РАНИ** или **йраумайичен меристем**. Овој меристем не се разликува многу од фелогенот бидејќи и тој формира т.н. заздравувачко покривно корково ткиво.

Кога наранувањето или повредата е подлабоко до дрвото од камбиумот и соседните живи клетки се формира посебно ткиво наречено **калус**, кој има доста практична примена посебно при калемењето кај лозата и овошните растенија (бидејќи од него се формираат елементи на спроводно ткиво со што го поврзува калемот за подлогата).

Кај некои растенија, секундарен меристем може да се добие и од епидермис, од кој се регенерира цело растение и затоа е наречен **РЕГЕНЕРАЦИОНЕН МЕРИСТЕМ**.

Нарастување на меристемите и клеточна диференцијација

Нарастувањето на меристемските ткива се остварува преку делење и нарастување на клетките.

Врвното меристемско ткиво расте организирано во целина каде делењето и нарастувањето на клетките е во тесна врска со општите закономерности за растење на врвот и со неговата надворешна морфологија.

Делбата на клетките во производните зони т.е. хистогените слоеви на врвниот меристем се одвива во различни правци односно рамнини на делба т.е. може да биде напречна, надолжна радијална и надолжна тангенцијална делба.

Додека клетките на страничните (примарни или секундарни) меристемски ткива претежно се делат надолжно тангенцијално и како резултат на таквите делби производните клетки секогаш се поредени во правилни низови.

Разновидноста на ткивата се должи на процесот на диференцирање односно на структурно и функционално специјализирање на клетките со што се оддалечуваат од меристемските ткива.

Промените што се случуваат при процесот на диференцијацијата, освен морфологијата на клетките, ја зафаќаат и градбата на протопластот и клеточниот сид.

Цитоплазмата обично се вакуолизира, пропластидите се диференцираат во пластиди, доаѓа до натрупување на резервни материи.

Клеточниот сид покрај што нарастува површински и во дебелина, трпи и одредени хемииски промени кои ќе условат кај некои клетки одумирање на протопластот т.е. преминување во мртви клетки.

Најочигледна е разликата во димензиите на клетките што е во резултат на нееднакво нарастување или делење.

Со нарастувањето на клетките често се менува и нивната форма. Кога клетката расте рамномерно во сите три правци клетката ја запазува првобитната форма и како диференцирана клетка. Меѓутоа, ако нарастувањето во една димензија е поголемо т.е. побрзо отколку во другите, тогаш клетката придобива нова форма.

Промената на формата и големината на клетките доведува и до промена на нивната положба во ткивото односно до формирање на **меѓуклеточни простори** или **интерцелулари**.

Разликуваме три вида на интерцелулари во зависност од начинот на формирање.

Шизогени интерцелулари се формираат **шизогено** односно откако прво се разложи (разгради) средната ламела а потоа доаѓа до оддалечување на дотогаш споените клетки со што се формира шизогени меѓуклеточни простори. Освен оштетувањето на средната ламела нема други оштетувања на клетките кои го формираат шизогениот меѓуклеточен простор.

Лизигените интерцелулари се формираат **лизигено** односно на местото од целосно лизираните (разложените) клетки. Вака се формираат лизигените жлезди.

Понекогаш интерцелулари можат да се формираат и со раскинување (разградување) на цели низови од клетки односно **рексигено**. Централните празнини во стеблото на многу треви вклучувајќи ги и житните растенија преставуваат **рексигени интерцелулари**.

ТРАЈНИ или ДИФЕРЕНЦИРАНИ ТКИВА

Трајните ткива се образуваат, т.е. диференцираат од меристемските клетки откако ќе претрпат морфо-функционални промени.

Во крајно диференцирана состојба клетките на трајните ткива можат да бидат живи со малку цитоплазма и висок степен на вакуолизација или мртви со хемиски промени во клеточните сидови, специјализирани за определена функција.

Овие клетки привремено или трајно имаат изгубено способност за делба.

Според потеклото и времето на образување, трајните ткива можат да бидат:

-**примарни** - ако настануваат од примарните меристемски ткива, и
-**секундарни** - ако се добиваат со активноста на секундарните меристемски ткива.

Во трајни ткива спаѓаат:

1. **ПАРЕНХИМСКИ ТКИВА,**
2. **ПОКРИВНИ (или ЗАШТИТНИ) ТКИВА,**
3. **МЕХАНИЧКИ ТКИВА,**
4. **ТКИВА ЗА ЛАЧЕЊЕ,**
5. **СПРОВОДНИ ТКИВА**

ПАРЕНХИМСКИ ТКИВА

Паренхимските ткива ја исполнуваат внатрешноста на секој орган и во нив се сместени останатите ткива т.е. завземаат најголем дел од растителното тело. Филогенетски тие се најстарите ткива во растенијата бидејќи првата диференцијација што се случила во растителното тело е претворањето на меристемските клетки во паренхимски.

Тие се најслабо диференцирани ткива и најлесно секундарно се активираат во меристемски. Тоа значи дека секундарните меристемски ткива најчесто се по потекло од паренхимските ткива.

Клетките на паренхимските ткива се живи, со малку цитоплазма и големи вакуоли. Обично имаат тенки, а поретко задебелени и одрвенети клеточни сидови. Во цитоплазмата имаат пластиди во кои се образуваат и складираат резервни материи. Резервните материи се складираат и во вакуолите, т.е. вакуоларниот сок.

По форма паренхимските клетки обично се изодијаметрични и полиедрични, а кај некои се прозенхимски, помалку или повеќе издолжени клетки. Распоредени се така, што меѓу нив има поголеми или помали меѓуклеточни простори.

Паренхимските ткива на примарното тело на растението (примарната кора, срцевината, листот, и цветните елементи) се образуваат од врвното меристемски ткиво.

Додека паренхимските ткива што се сврзани со примарните и секундарните спроводни ткива се образуваат од прокамбиум (примарно меристемско ткиво) и камбиум (секундарно меристемско ткиво).

Според функционалната активност се разликуваат следниве паренхимски ткива:

ОСНОВЕН ПАРЕНХИМ

Основниот паренхим е ткиво кое најмногу одговара на поимот паренхим. Основниот паренхим според местото во различните органи, може да биде како: *паренхим на кора, на централен цилиндар, на срцевина и др.* Основниот паренхим обично е изграден од големи еднообразни клетки и често уште се нарекува еднородно паренхимско ткиво.

Ова ткиво не е тесно специјализирано поради што може да извршува повеќе функции (најчесто има резервна функција).

ПАРЕНХИМ ЗА ДЕПОНИРАЊЕ (за магационирање, резервен паренхим)

Кога во клетките на основниот паренхим (во вакуолата, пластидите или цитоплазмата), се депонираат во голема количина резервни материи, станува збор за резервен паренхим.

Депонираните резервни материи имаат посебно значење бидејќи го осигуруваат развитокот и опстанокот на растението.

Растенијата скоро секогаш депонираат многу повеќе отколку што им се потребни.

Најмногу резервен паренхим се образува во семе (познат како ендосперм), плодови и разни метаморфозирани органи (ризомии, луковици, грукти и др.).

Според видот на депонираните материи паренхимот може да биде:

а) *Шеќероносен или скробен* - кога се депонирани во поголеми количини јаглехидрати, (кај шеќерна репка, зрната на житарици, компир, слатки плодови и др.);

б) *Маслоносен* - во семињата на сончоглед, соја, ричинус и др.;

в) *Протеински (или белковински)* - карактеристичен за семето од грав, грашок и други легуминозни растенија;

Во семето на урмата и кафето, како резерва се депонира хемицелулозата.

ВОДОНОСЕН ПАРЕНХИМ

Клетките на овој паренхим се големи со тенки целулозни сидови имаат голема вакуола исполнета со разреден вакуоларен сок кој освен вода содржи и служести материи кои ја зголемуваат способноста за примање и задежување на водата во вакуолата т.е. клетката.

Паренхимот во сочните и воденести плодови од многу растенија (праска, кајсија, диња и др.) може да биде еден вид на водоносен паренхим. Меѓутоа, типичен водоносен паренхим се среќава кај растенијата кои се изложени на долготрајни суши.

Благодарение на водните резерви овие растенија можат да опстанат на суша подолг временски период (со месеци и години).

Растенијата кои се богати со водоносен паренхим се наречени *сукулентни* (како кактуси и пустински растенија).

ПАРЕНХИМ ЗА ФОТОСИНТЕЗА (или асимилационен паренхим)

Паренхимското ткиво чија основна функција е да извршува фотосинтеза, се означува како паренхим за фотосинтеза. Бидејќи клетките се богати со хлоропласти, уште е познато како **хлоренхим**.

Најтипичен е паренхимот за фотосинтеза во листот. Во листот помеѓу двата епидермиса се наоѓа меко ткиво познато како **МЕЗОФИЛ** кој како највисоко специјализиран хлоренхим ја дава масата на листот.

Кај повеќето листови со дорзо-вентрална градба ова ткиво е диференцирано на **палисадно и сунѓересто** паренхимско ткиво.

Клетките на палисадното ткиво се цилиндрични по форма, богати со хлоропласти и густо поредени во редови. Клетките на сунѓерестото ткиво имаат неправилна форма, посиромашни се со хлоропласти и формираат поголеми интерцелулари од каде доаѓа и името на ткивото.

Кај одреден број монокотиледони и дикотиледони и кај голосемените растенија, паренхимот за фотосинтеза односно мезофилот во листот не е диференциран на одделни ткива.

СПРОВОДЕН ПАРЕНХИМ

Претставен е од издолжени паренхимски клетки, кои учествуваат во пренесување на растворените материи на мали растојанија. Овој паренхим посебно е важен за листовите каде ги пренесува продуктите на фотосинтезата т.н. асимилати, до спроводните снопица.

АПСОРПЦИОНЕН ПАРЕНХИМ

Претставува специјализирано ткиво за апсорпција на водата и растворени органски и неоргански материи.

Клетките на овој паренхим имаат тенки клеточни ѕидови, најчесто по форма се издолжени или формираат израсоти со што ја зголемуваат апсорпционата површина.

Типично развиен апсорпционен паренхим има кај паразитските растенија, со кој смукаат (цицаат) органски материи од домаќинот (пример, кај *Cuscuta* – вилина косица).

При ртењето на семињата од тревите (вклучувајќи ги и житата), клетките од површината на котиленоот, силно се издолжуваат (3 до 4 пати стануваат подолги) и навлегуваат длабоко во ендоспермот (хранливото ткиво) од каде вршат апсорпција на органските материи. Овие клетки продуцираат ферменти со кои го забрзуваат хидролитичкото разградување на органските материи.

АЕРЕНХИМ (воздухоносен паренхим)

Паренхимско ткиво богато со големи меѓуклеточни простори се вика аеренхим. Во меѓуклеточните простори кои можат да бидат со најразлична форма и големина, а најчесто имаат изглед на канали, се депонира и движи воздух. Типичен аеренхим застапен доаѓа во кората на корењата и изданоките на водените и блатните растенија, каде обично образува добро развиен систем на воздухоносни канали, што се протега низ сите органи на растението.

Преку аеренхимот се обезбедува аерација (измена на гасовите) на органите од растенијата што се потопени во вода.

ПОКРИВНИ или ЗАШТИТНИ ТКИВА

Тоа се ткива кои ги покриваат растителните органи и го регулираат односот на растенијата со околната средина.

Покривните ткива на надземните органи (стебло и лист) имаат двојна функција: ги одвојуваат и заштитуваат внатрешните ткива од надворешните неповолни услови (разни механички повреди, прекумерно загревање и испарување и др.) и преку специфични отвори (отворите на стомите) овозможуваат размена на гасови и транспирација.

Слична е функцијата и на покривното ткиво на коренот, бидејќи освен заштитата на внатрешните ткива од механички оштетувања, тоа има способност да врши апсорпција на водата и во нејзе растворените хранливи материи од почвата.

Според потеклото разликуваме три типа (вида) на покривни ткива:

1. **Примарно кожно ткиво или ЕПИДЕРМИС**
2. **Секундарно кожно ткиво или ПЕРИДЕРМИС**
3. **Терцијарно кожно ткиво или МРТВА КОРА**

Примарно кожно ткиво или ЕПИДЕРМИС

Епидермисот (од зборовите *epi*=озгора и *derma*=кожа) претставува примарно кожно ткиво кое кај тревистите растенија ги покрива сите надземни делови, а кај дрвенестите, листовите и младото стебло (од изданокот), цветните елементи, плодот и семето.

Примарното кожно ткиво на коренот познато е како **еџиблем или ризодермис**.

Епидермисот главно е изграден од еден ред на клетки и претставува еднореден слој, а поредко од два или повеќе реда.

Епидермисот ги штити растителните органи т.е. растенијата од исушување, механички повреди, бактеријални и габни инфекции и др. Паралелно со тоа епидермисот (бидејќи пропушта гасови и водена пара) учествува во регулацијата на размена на гасовите и транспирацијата.

Епидермисот претставува примарно кожно ткиво бидејќи се образува од протодермот т.е. дерматогенот на врвното примарно меристемско ткиво.

Епидермисот претставува сложено организирано ткиво, кое е изградено од:

- Основни епидермални клетки
- Влакна или Трихоми (*Трихомски клетки*)
- Стоми (*Стомини клетки*)

а) Основни епидермални клетки

-Основните епидермални клетки кои се најслабо специјализирани го даваат поголемиот дел, односно масата на епидермисот. Обично по форма се изодијаметрични или поретко издолжени (прозенхимски). Издолжените

эпидермални клетки пред се карактеристични се за стеблото, лисните дршки и за листовите на повеќето монокотиледони растенија.

При површинско набљудување на основните эпидермални клетки, освен формата, може да се види и констатира дека клеточните сидови можат да бидат прави или брановидно набрани.

Издолжените эпидермални клетки главно имаат прави (ненабрани), додека изодијаметричните клетки се со брановидно набрани клеточни сидови.

Основните эпидермални клетки всушност се поздраво (појако) сврзани меѓусебе отколку со клетките од субепидермалните ткива, а тоа пак овозможува эпидермисот лесно да може да се одвои од другите ткива како тенка ципа (кожичка). Ова од друга страна зборува дека помеѓу основните эпидермални клетки нема меѓуклеточни простори т.е. интерцелулари (со исклучок на стомините отвори) што е во склад со заштитната функција на эпидермисот.

Основните эпидермални клетки се живи, содржат јадро и цитоплазма. Кај диференцираните основни эпидермални клетки цитоплазмата е претставена од тенок слој кој е прилепен до клеточниот сид бидејќи имаат големи централни вакуоли. По правило овие клетки не содржат хлоропласти, (освен кај некои водени растенија и растенија кои растат во средина со слаба светлина) така да од пластидите главно се застапени леукопластите.

Клеточните сидови на основните эпидермални клетки најчесто се задебелени со адкрустациски процеси од надворешната страна, меѓутоа, кај повеќето голосемени растенија, эпидермалните клетки од эпидермисот на листот имаат задебелување на сите клеточни сидови што условува и нивно изумирање. Во таков случај эпидермисот како мртво ткиво поефикасно ја исполнува заштитната функција.

Една од најкарактеристичните особини на основните эпидермални клетки претставува кутинизирањето на клеточните сидови.

Кутиноот не само што ги импрегнира клеточните сидови, туку тој се адкрустира врз надворешните клеточни сидови и формира посебен слој познат како **кутикула**. Кутикулата како тенка и непрекината ципа се образува по целата површина на эпидермисот, и кај различни растенија е со различна дебелина.

Освен кутин основните эпидермални клетки продуцираат и восочни материи кои се адкрустираат врз кутиноот, и формираат восочна превлака.

Кога се зборува за кутикула обично се мисли дека главната функција е да го штити растението од исушување, меѓутоа таа ги штити растенијата и од заразување (инфекција) со различни паразитски габи, бактерии и вируси.

б. Вlakна или трихоми

- Епидермисот образува и влакна (трихоми) кои имаат заштитна функција. Обично се образуваат со нарастување и делење на една эпидермална (протодермална) клетка. Влакната се образуваат во эпидермисот на сите делови на растението, а по правило се развиваат во раните фази на нарастувањето на органите. Тие се едни од најпроменливите структури на эпидермисот, поради што се карактеризираат со големо

разнообразие во градбата и формата, што ја отежнува нивната класификација.

Според една од најшироко прифатените класификации (поделби) влакната во зависност од тоа дали одделуваат секрети или не се поделени на две групи:

- **Покривни влакна** или влакна кои не одделуваат секрети и

- **Жлездени влакна**

Покривните влакна кои како жлездено неактивни главно се мртви творевини, од своја страна можат да бидат:

1. *Прости и*

2. *Сложени.*

1. **Простите влакна** можат да бидат:

- **едноклеточни** или
- **многоклеточни** (чни клетки се поредени во еден низ).

Најпростите едноклеточни влакна се **пастозни**, кои се образуваат по цветните елементи. Самата эпидермална клетка трансформирана во папила има конусовидна форма.

Многоклеточните прости влакна се изградени од морфолошки еднакви клетки кои се поредени во една низа, меѓутоа врвната клетка може да има сврична форма или форма на (Г) или (Г) буквата или друга карактеристична форма.

2. **Сложениите покривни влакна**, кои главно се многоклеточни, од своја страна се делат на:

• **разгранети и**

• **повеќередни.**

Разгранетите влакна како многоклеточни се разликуваат од простите многоклеточни влакна, по тоа што образуваат странични гранки кои се составени од една или повеќе клетки. Типичен пример за такви влакна се влакната на чинарот (*Platanus orientalis*) и лапенот (*Verbascum sp.*).

Повеќередните влакна исто така се многоклеточни, а се изградени од повеќе низи (редови) на клетки.

Жлездените влакна исто така можат да бидат:

1. *прости и*

2. *сложени.*

Простите жлездени влакна се јавуваат како едноклеточни или повеќеклеточни.

Сложениите жлездени влакна имаат поголеми димензии и доста сложена структурна организација.

Посебно место во жлездените влакна завземаат жлездените влакна кај инсектојадните растенија.

Според времетраењето влакната (покривни и жлездени) можат да бидат: **ефемерни** (кои опстојуваат кратко) и **постојани** (кои опстојуваат долго).

Клеточните сидови на клетките кои го градат влакното обично се целулозни, и битно не се разликуваат од клеточните сидови на основните эпидермални клетки. Освен што се кутинизирани, многу често се минерализираат (инкрустација) со силициум диоксид и калциум карбонат.

Клеточните сидови кај некои влакна како кај памукот *Gossypium hirsutum* (влакната што се образуваат на епидермисот од семената обвивка) образуваат доста дебел секундарен клеточен ѕид од скоро чиста целулоза.

Градбата на протопластот на клетките од влакната главно е во зависност од типот на влакното.

Најсложена градба има протопластот на клетките во жлездените влакна.

Клетките на влакната најчесто имаат големи вакуоли и малку цитоплазма што е припиена до клеточниот ѕид. Само клетките на жлездените влакна имаат помали вакуоли и погуста цитоплазма.

Пластидите главно се претставени од леукопласти.

Понекогаш по епидермисот на некои растенија: шипка (*Rosa*), капина (*Rubus*) и др., се образуваат и посложени творевини од влакната познати како **ЕМЕРГЕНЦИИ**. Во нивното образување покрај основните епидермални клетки учествуваат и клетките на субепидермалните ткива.

в. Стоми

Во состав на епидермисот, особено на листовите, се формираат **стоми (или усийенца)**.

Преку стомите се остварува регулирањето на размената на гасовите и транспирацијата.

Стомийе се формирани од две високоспецијализирани клетки наречени **стомини клетки (затварачки клетки)**, кои пак формираат **отвор на стомата или остиолум**.

По форма и градба се разликуваат од основните епидермални клетки.

Кај повеќето дикотиледони растенија, гледано површински стомините клетки имаат бубреговидна форма и карактеристично задебелување на клеточните сидови, кое може да се види на напречен пресек. Клеточните сидови кон отворот на стомата (или уште познати како стомачни) се јако задебелени, додека спротивните (или грбните) клеточни сидови со кои се во непосреден контакт со основните епидермални клетки се тенки, незадебелени и еластични. Внатрешните и надворешните клеточни сидови на стомините клетки понекогаш образуваат израстоци т.н. **гребени**, кои се од кутин или целулоза и се надвиснати над остиолумот. Просторот помеѓу гребените на надворешните клеточни сидови и стоминиот отвор познат е како **предна комора** или предно преддворје, а просторот помеѓу гребените на внатрешните кл. сидови и отворот на стомата познат е како **задна комора**, која најчесто е поврзана со еден поголем меѓуклеточен простор кој го формира мезофилот.

Кај одреден број на монокотиледони растенија посебно тревите (со житните растенија), стомините клетки имаат малку покарактеристична форма, форма на осумка (број), и силно задебелени клеточни сидови во средишниот стеснет дел, додека во проширениот дел клеточните сидови се тенки незадебелени. Кај овие растенија покрај **двете стомини клетки** има и две **соседни** или **околустомини клетки**, кои исто се разликуваат од епидермалните клетки.

Стомините клетки заедно со соседните (или околустомини) клетки образуваат **СТОМИН АПАРАТ** или **епидермален комплекс**.

Освен по формата и карактеристичното задебелување на кл. сидови, стомините клетки се разликуваат од основните епидермални клетки и по тоа што, по правило, овие клетки содржат хлоропласти, кои не се разликуваат од хлоропластите на паренхимот за фотосинтеза.

Стомите можат да се сретнат по сите надземни делови на растенијата посебно кај тревестите, вклучувајќи го и епидермисот на венчето и прашниците, а кај дрвенестите повеќегодишни растенија главно ги има по листот и елементите на цветот.

Стомите како дел од примарното кожно ткиво водат потекло од дерматогенот на примарното меристемско ткиво, односно од истиот слој од кој се формираат основните епидермални клетки.

Меѓутоа, клетка мајка на стомините клетки претставува помалата клетка што се добива со асиметрична (нееднаква) делба на прототермалните (дерматогените) клетки. Поголемата клетка обично се диференцира во основна епидермална клетка, додека помалата клетка (како мајчина клетка на стомините клетки) со правилна (симетрична) делба дава две еднакви клетки кои покасно се диференцираат во две стомини клетки. Отворот на стомата (**остиолумот**) се формира откако ќе се разложат пектинските материи помеѓу двете стомини клетки.

Отворањето и затворањето на отворот на стомата се должи на специфичната градба, посебно на задебелувањето на клеточните сидови, на стомините клетки. Докажано е дека отворањето на отворот на стомата е под дејство на внатрешниот тургорен притисок.

Поновите сознанија добиени од електронско микроскопските испитувања, укажуваат дека при отворањето и затворањето на стомата се случуваат суштински промени во цитоплазмата и вакуолите на стомините клетки. Кога отворот на стомата е отворен, стомините клетки имаат една централна голема вакуола и цитоплазма, во тенок слој припиен до клеточен ѕид. Додека кога е затворена, стомините клетки се побогати со цитоплазма бидејќи имаат повеќе мали вакуоли. Очигледно е дека при овие процеси на отворање и затворање на стомата, има повратно преминување на содржините од вакуолата во цитоплазмата.

СЕКУНДАРНО КОЖНО ТКИВО или ПЕРИДЕРМИС

Перидермисот (од грчките зборови, *peri*=во круг, *derma*=кожа) претставува секундарно покривно (кожно) ткиво што ги заштитува стеблата и корењата кај голосемените и дикотиледоните растенијата, кои секундарно растат во дебелина.

Кај овие растенија епидермисот порано или подоцна отпаѓа, а заштитната улога ја презема перидермисот. Во листот не се образува вакво ткиво, меѓутоа после паѓањето на листовите на оголената површина секогаш се формира перидермис.

Перидермисот се образува со активноста на секундарното меристемско ткиво **фелоџен или корков камбиум**.

Во стеблото фелогенот се образува од паренхимските клетки на кората што се субепидермално, а многу ретко и од епидермални клетки. Додека во коренот првиот фелоген се формира на границата помеѓу примарната кора и централниот цилиндер од подалечните производни клетки на перициклот.

Независно од тоа каде се формира и во стеблото и во коренот првиот фелоген, секогаш формира континуиран круг (прстен) околу оската на органот.

Клетките на фелогенот претежно се делат надолжно **тангенцијално**, одделувајќи при тоа клетки кон надворешноста и кон внатрешноста, сите поредени во правилни низови.

Клетките кои се издвојуваат надвор т.е. центрифугално од фелогенот со адкрустација на клеточниот сид брзо оплутнуваат (вкоркуваат) и изумираат, формирајќи на тој начин **корково ткиво (плут)** или **фелем**.

Внатрешните клетки обично остануваат живи и го образуваат слојот наречен **фелодерм** или **коркова кожичка**.

Корковото ткиво (фелемот), фелогенот и фелодермот, како три слоја на различни ткива, кои заедно имаат заштитна функција, го образуваат комплексното секундарно кожно ткиво- **перидермис**.

Бидејќи коркот од перидермот, е непропустлив (клетките на фелемот не пропуштаат вода и воздух) од епидермисот, за да се овозможи размена на гасови и транспирација (пасивно), во перидермисот се формираат **лентицели (или лекички)**. Тие претставуваат специфични структури аналогни на стомите од епидермисот.

Лентицелите се образуваат или на местото од стомите или независно од свој сопствен фелоген. Фелогенот на лентицелата према надвор продуцира т.н. исполнувачки клетки кои образуваат безбојно ткиво богато со меѓуклеточни простори кои се поврзуваат со меѓуклеточните простори на внатрешните ткива. Ова ткиво постепено нарастува до таа мера што доведува до раскинување на епидермисот, и се формираат отвори кои личат на мали кратери, исполнети со безбојно растресито паренхимско ткиво.

ТЕРЦИЕРНО КОЖНО ТКИВО или МРТВА КОРА

Мртвата кора се формира кај повеќето многугодишни дрвенести растенија, кај кои во секундарната кора фелоген т.е. перидермис се формира повеќе пати. Бидејќи првиот фелоген т.е. перидермис се наоѓа на површината на стеблото, вториот се образува подлабоко во живите ткива на секундарната кора.

Со формирањето на втор перидермис, доаѓа до одделување на првиот перидермис и некои живи ткива од секундарната кора. Поради прекилот на доставувањето на хранливите материи од последното корково ткиво, сите ткива што се надвор од него изумираат. Со натрупувањето на вакви ткива, после трет, четврт или (n)-ти фелоген, се создава дебела обвивка од мртви ткива, т.е. мртва кора (или ритидома) односно терциерно кожно ткиво. Мртвата кора всушност претставува комплекс од мртви ткива.

Доколку последниот фелоген се формира подлабоко во кората, дотолку се формира подебела мртва кора. Мртвата кора поради притисокот од внатрешните ткива, често формира пукнатини низ кои се врши проветрување на органите.

Кај некои растенија слоевите во мртвата кора се здраво меѓусебно сврзани и таа кора е дебела или уште позната како **неотпадна**. Оваа кора може да биде **мазна**, односно глатка (како кај буката) и **напукната** или **рапава** (како кај дабот).

Доколку кората е составена од слоеви кои не се така здраво сврзани, што можат лесно еден од друг да се одделат, зборуваме за **отпадна** кора. Тука разликуваме **кружна** или **прстенаста** (како кај вишната и црешата), **лушповидна** (како кај дуњата, борот) и **ивична** или **по рабови** (како кај виновата лоза).

МЕХАНИЧКИ ТКИВА

Механичките ткива на растенијата им даваат цврстина и еластичност бидејќи во растителното тело образуваат еден скелет кој условува растенијата да се спротивстават на механичките дејства на факторите во животната средина.

Функцијата на механичките ткива пред сѐ, се должи на тоа што клетките, се густо збиени една до друга без меѓуклеточни простори и обично имаат задебелени клеточни сидови.

Во механичките ткива разликуваме два вида:

1. **Коленхимско механичко ткиво и**
2. **Склеренхимско механичко ткиво.**

Коленхимско механичко ткиво (или коленхим)

Ова ткиво е живо, кое според градбата и потеклото стои најблиску до паренхимското ткиво. Сродноста се гледа во тоа што цитоплазмата на клетките од двете ткива има хлоропласти. Има мислење дека коленхимското ткиво претставува паренхимско ткиво со дебели клеточни сидови кое е специјализирано да обавува механичка функција.

Ова ткиво за младите органи на дрвенестите растенија и за старите органи на тревестите растенија претставува типично механичко ткиво.

Го нема во стеблото и листот на многу монокотилни растенија, каде рано се образува склеренхимот.

Во стеблото и листот коленхимското ткиво обично е сместено периферно непосредно под епидермисот.

Клетките на коленхимското ткиво, на надолжен пресек, се повеќе или помалку издолжени (прозенхимски), а на напречен пресек се многуаголни (полигонални) густо збиени без меѓуклеточни простори. Меѓутоа, најкарактеристична одлика на коленхимските клетки е специфичното задебелување на клеточните сидови.

Според задебелувањето (на клеточните сидови) се разликуваат три типа коленхим: **аглески**, **илочески** и **ровкав (или лакунарен)**. Кај **аглескиот коленхим** многуаголните клетки имаат локално задебелување на клеточните сидови во аглиите.

Таму каде се допираат три или повеќе клетки, се добиваат задебелувања со форма на триаголник или многуаголник. Аглест коленхим има во стеблото на тиква (*Cucurbita*), коноп (*Canabis*), потоа во листната дршка на бегонија- (*Begonia*) и др.

Доколку задебелувањето ги опфаќа само тангенцијалните клеточни сидови, а радијалните остануваат незадебелени, таквиот коленхим е познат како **плочест** или **ламеларни**, кој е карактеристичен за стеблото на бозелот (*Sambucus nigra*).

Кај некои растенија коленхимското ткиво има меѓуклеточни простори во форма на лакуну, и задебелувањето на клеточните сидови кај ова ткиво е најјакно близу до лакуните. Овој коленхим е познат како **ровкав** или **лакунарен**, го има во стеблото на некои главоцветни растенија (фам. *Asteraceae*).

Како живи коленхимските клетки имаат голема централна вакуола и цитоплазма во тенок слој прилепен до клеточниот сид.

Коленхимските клетки можат секундарно да се меристематизираат односно да добијат способност за делба и да преминат во секундарни меристемски клетки.

Поспецијализираното коленхимско ткиво се образува т.е. диференцира доста рано од прокамбиумот, а послабо специјализираното од основниот меристем на примарното апикално меристемско ткиво.

Во процесот на стареењето коленхимските клетки можат да одрвенат како резултат на лигнифицирањето на клеточните сидови и во тој случај тие се трансформираат во склеренхимски клетки, односно се склерифицираат.

Склеренхимско механичко ткиво (или склеренхим)

Склеренхимското ткиво се разликува од коленхимското ткиво по тоа што е изградено од мртви клетки кои имаат рамномерно секундарно задебелени и најчесто одрвенети (лигнифицирани) клеточни сидови. Се образува во веќе оформените (диференцираните) растителни органи.

По морфологија, склеренхимското ткиво е доста разнообразно бидејќи е изградено од различни типови на клетки.

Меѓутоа, најчесто склеренхимските клетки се делат на : **склеренхимски влакна и склереиди**.

Склеренхимскиите влакна се сретнуваат во сите органи на растението. Склеренхимските влакна според потеклото можат да бидат :

- примарни и секундарни.

Додека според местоположбата разликуваме:

- **дрвесински** или **ксилемски** склеренхимски влакна кои се во дрвесината.

Овие влакна се диференцирани како: **влакнестии ттрахеиди и либриформ (или дрвени) влакна**.

- **екстрадрвесински** или **флоемски** склеренхимските влакна кои се наоѓаат во кората и се сврзани со различни ткива на кората.

Најчесто овие влакна се поделени на: **флоемски, корини (или влакна на кората) и периваскуларни**.

Склеренхимските влакна обично се образуваат од истите меристемски ткива од кои се образува дрвесината и кората, односно од прокамбиум или камбиум.

Тие по форма се издолжени вртецовидни клетки, а на напречен пресек се полигонални (многуаголни) со силно секундарно задебелени и лигнифицирани клеточни сидови. По формирањето на секундарниот клеточен сид, протопластот на склеренхимското влакно умира.

Склереидиите како и склеренхимските влакна се мртви клетки со јако задебелени и одрвенети клеточни сидови и богати со прости пори. Овие клетки се образуваат или од меристемските ткива или од паренхимските клетки по нивно задебелување и склерифицирање.

Склереидите се широко распространети како во вегетативните, така и во генеративните органи на растението поединечно или во групи.

Најчесто класификацијата т.е. поделбата се базира врз нивната форма и според тоа ги разликуваме следните типови на склереиди:

1. Најшироко распространети се **Брахисклереидиите** или **каменестии клејки**, куси по форма изодијаметрични, кои од паренхимските клетки се разликуваат само по силното секундарно задебелување на клеточните сидови.

Ги има во цврстиот дел (ендокарпот) на плодовите кај: орегот, сливата, бадемот и други, а ги има и во месестиот дел кај плодовите на: крушата, дуњата и др.

2. **Макросклереидиите** кои го образуваат т.н. палисаден епидермис кај семињата на повеќето легуминозни растенија.

3. **Осфеосклереидиите** чие име е во склад со карактеристичната форма на коска, и ги има во листови и семена обвивка кај дикотиледони растенија.

4. **Асфеосклереидиите** имаат карактеристична звездовидна форма и ги има главно во листот на многу дикотиледони растенија.

ТКИВА ЗА ЛАЧЕЊЕ (СЕКРЕТОРНИ И ЕКСКРЕТОРНИ ТКИВА)

Ткивата за лачење кај растенијата излачуваат (оддаваат) во надворешната средина или собираат (депонираат) во специфични структури: вода, етерични масла, нектар, слузести материи, млечен сок (латекс), смоли и друго. Овие материи кои се добиваат со размена на материите или се **секреции** (т.е. материи кои имаат специфична физиолошка функција, како ензимии или хормонии), или се **екскреции** (материи кои се продукти на активниот метаболизам). Меѓутоа, бидејќи тешко е со сигурност да се каже кои се секрети, а кои екскрети, таква разлика не се прави, туку сите се означуваат т.е. земаат, како секрети.

Елементите на ткивата за лачење се доста разнообразни и тоа не само по степенот на специјализација, туку и по местоположбата во растителното тело.

Едни се просто изградени, други посложено, едни се на површината, други во внатрешноста, кај едни секретот останува во жлездената клетка, а кај други се излачува надвор од клетката. Ова пак ја отежнува класификацијата, меѓутоа, најчесто овие ткива се делат на :

- **Надворешни ткива за лачење и**
- **Внатрешни ткива за лачење.**

Надворешни ткива за лачење

Овие ткива се наоѓаат на површината на растенијата и секретот го излучуваат во надворешната (околна) средина.

Во надворешни ткива се опфатени:

- **жлездени влакна (трихоми);**
- **водени жлезди (или хидатоиди);**
- **нектарници И**
- **осмофори.**

1. Жлездени влакна (трихоми) според материите кои ги лачат можат да бидат: **ејтерично маслени, слезестии, водени, солени, жарни (или парливи), смолестии и др.**

Кај различни растенија имаат различна градба, поточно, кај едни растенија целото влакно е изградено само од жлездени клетки, и овие се познати како **лушесии тии** на жлездени влакна (како од хмељот - *Humulus* и нането - *Mentha*).

Додека кај други растенија, само врвната, т.е. крајната клетка е жлездена, која и морфолошки (главно кругла по форма) се одликува од нежлездените клетки. Овие се **главичест тии** на жлездени влакна (како што се кај сарделата *Pelargonium*, јагликата *Primula* и др.).

Жлездените влакна секретите што ги одделуваат обично ги депонираат помеѓу кутикулата и клеточниот сид на жлездените клетки. При поголема количина на секрет, кутикулата се распукува и секретот се излива надвор. Влакното после едно излучување најчесто дегенерира т.е. престанува да излучува секрет, бидејќи кутикулата не може да биде обновена а жлездената клетка одново да биде жлездено активна.

Жлездените **клејки** на жлездените влакна имаат густа цитоплазма, големо јадро, мали вакуоли, добро развиен ендоплазматичен ретикулум, активни диктиозоми и многу митохондрии што е во зависност од материите кои ги излучува влакното.

2. Водените жлезди (=хидатоидите) претставуваат специјални структури кои ја излучуваат водата од внатрешните ткива на листот во надворешната средина.

Поединечно или во групи, хидатодите обично се наоѓаат (образуваат) по работ на листовите во близина каде завршуваат спроводните садови.

На врвот од хидатодата (која главно има конусовидна форма) се наоѓа т.н. **водена стома**, бидејќи е изградена од две мртви клетки нејзиниот отвор е постојано отворен. Под отворот на водената стома се наоѓа **воздушна комора** која е во директен контакт со растреситото паренхимско ткиво кое е изградено од живи клетки без хлоропласти и богато е со меѓуклеточни простори или уште познато како **епитем**.

Водата што излегува од трахеидите (ксилемски спроводни садови) кои завршуваат непосредно под епитемот, се филтрира преку епитемот кон водената стома и во форма на водени капки се излучува во надворешната средина. Оваа појава уште е позната како гутација.

Овие хидатоиди поради присуството на епитем-от познати се како епитемски хидатоиди (водени жлезди).

Хидатоиди се образуваат и по листовите на житните растенија, меѓутоа кај нив отсуствува епитемот а трахеидите доаѓаат скоро директно до водената стома.

3. Нектарниците се секреторни структури кои излучуваат нектар (од каде доаѓа и нивното име), односно вода што содржи растворени шеќери и слезести материи.

Секреторното ткиво на нектарниците главно е претставено од група епидермални клетки и неколку реда субепидермални клетки.

Секреторните клетки обично се густо збиени без меѓуклеточни простори имаат густа цитоплазма и мали вакуоли.

Нектарот се образува во протоплазмата на жлездените клетки а се излучува (одделува) во надворешната средина преку клеточниот сид и раскинатата кутикула или преку стомите.

Нектарниците ги има по цветните елементи познати како цветни (или флорални). Се сретнуваат и по вегетативните органи (стебло, лист) како вонцветни (или екстрафлорални) нектарници

4. Осмофориите претставуваат специјализирани полиња што се наоѓаат на цветните елементи кои лачат мирисни (ароматични) материи, што главно претставуваат етерични масла и како такви ја даваат специфичната арома на цветовите.

Како жлездени структури осмофорите (носачи на арома) се составени од неколку реда клетки. Само епидермалните се жлездени клетки, додека субепидермалните клетки се богати со резервни материи, посебно јаглехидрати (глициди) кои се користат како суровина за продукција на мирисните материи.

Оделувањето на секретот кај осмофорите трае релативно кратко време и е во корелација со времето на трошење на резервните материи во клетките од субепидермалниот слој.

Внатрешни ткива за лачење

Се наоѓаат во внатрешноста на растителните органи и секретот го собираат во жлездените клетки или го излучуваат во специјални меѓуклеточни простори, кои можат да бидат во облик на кругли празнини или канали.

Во внатрешни ткива за лачење се сметаат:

- **секрејорните клејки,**
- **секрејорните жлезди (или празнини) и**
- **млечните цевки.**

1. Секрејорните клејки што во себе содржат најразлични материи (етерични материи, слезести материи, смоли, танини, гликозиди и др.) најчесто се поединечно расфрлени во другите ткива. По исполнувањето со секрет, нивните клеточни сидови обично оплутнуваат, и на тој начин тие се претвораат во мртви резервоари. Познати се уште како **секрејорни идиобласти** кога се разликуваат по форма и големина од околните соседни клетки.

2. Секреторните жлезди ги има во сите растителни органи во облик на кругли празнини или канали.

Главно се разликуваат според начинот на образувањето и можат да бидат: **шизогени и лизигени жлезди**.

а) **Шизогените жлезди** се образуваат шизогено така да секогаш имаат еднослоен епител од жлездени клетки кои секретот го изливаат во шизогената празнина. Шизогени жлезди претставуваат смолните жлезди кај голосемените растенија, потоа кај кантарионовите растенија (*Hypericaceae*) и др.

б) **Лизигените жлезди** немаат епител од жлездени клетки бидејќи при формирањето на лизигената празнина се разлагаат (лизираат) сите жлездени клетки. Секретот кој ја исполнува празнината на лизигенита жлезда се продуцира во самите клетки пред да се лизираат. Кај цитрусовите растенија (лимон, портокал и др.) во кората од плодот најдобро се препознаваат лизигените жлезди.

3. Млечните цевки претставуваат специјализирани секреторни структури кои минуваат низ различни ткива на растителното тело.

Тие содржат течност која по бојата е слична на млекото и затоа се нарекува млечен сок или латекс, од каде доаѓа и името на овие структури - млечни цевки.

Изградени се од една или повеќе меѓусебно поврзани клетки. Клетките на млечните цевки се живи со тенки целулозни клеточни сидови со голема пластичност, содржат цитоплазма со многу јадра која е претставена во тенок слој припиен до клеточниот сид.

Централниот клеточен волумен е исполнет со главната содржина - млечниот сок.

Млечниот сок претставува густа течност со различна боја и состав, бидејќи содржи: растворени шеќери, гликозиди, етерични масла, смоли, каучук, алкалоиди (како латексот на афионот) и др.

Млечните цевки варираат како по клеточната структура така и по составот на латексот.

Според потеклото и градбата млечните цевки се делат на две групи:

1. **нечленковити (или нерасчленети) и**

2. **членковити (или расчленети) млечни цевки**

1. **Нечленковитите (нерасчленетите) млечни цевки** можат да бидат:

а)-**неразгранати** кои претставуваат долги и повеќе или помалку цевчести едноклеточни структури, како што се млечните цевки кај коприва (*Urtica*) коноп (*Canabis*) и др., и

б)-**разгранати** исто претставуваат поединечни многујадрени клетки кои после определено нарастување образувале разгранета структура, такви се млечните цевки кај млечките (*Euphorbiaceae*), *Ficus* и др.

2. **Членковитите (расчленетите) млечни цевки** претставуваат повеќеклеточни структури кои се составени од надолжни низи на клетки во кои преградните клеточни сидови помеѓу одделните клетки се присутни и перфорирани или изчезнати (лизирани).

Овие од своја страна можат да бидат:

а)-**неанастомозирани и**

б)-**анастомозирани.**

а)-**Неанастомозирани** (неанастомозирачките) членковити млечни цевки претставуваат долги многуклеточни низи што не се меѓусебно поврзани со странични врски (анастомози) такви се млечните цевки кај *Chelidonium* и др.

б)-**Анастомозирани** (анастомозирачките) членковити млечни цевки се карактеризираат со тоа што помеѓу одделните низи се образуваат странични врски (анастомози) со што се обединуваат во една мрежеста структура, такви се млечните цевки кај повеќето *Papaveraceae* (вклучувајќи го и афионот *Papaver somniferum*) и *Asteraceae* (главоцветни).

Млечните цевки се наоѓаат низ целото растение и обично се поврзани со флоемското спроводно ткиво.

СПРОВОДНИ ТКИВА

Во растението постојано се врши движење на водата и растворените материи во неа, од коренот до листовите, преку **ксилемското спроводно ткиво (или КСИЛЕМ)**.

Од друга страна, органските материи синтетизирани во листовите се движат до коренот и сите други делови на растението, преку **флоемското спроводно ткиво (или ФЛОЕМ)**.

КСИЛЕМСКО СПРОВОДНО ТКИВО (=КСИЛЕМ)

Потребата од специјално ткиво за побрзо пренесување т.е. движење на неорганските материи од еден дел на растението до друг, се јавува т.е. настанала со преминувањето на растенијата од водена на копнена животна средина.

Според потеклото, ксилемот може да биде: **примарен и секундарен**.

Примарното ксилемско ткиво се диференцира во примарното тело на растението од прокамбиумот на врвното примарно меристемско ткиво, додека секундарното ксилемско ткиво се образува од камбиумот (како секундарно меристемско ткиво), при секундарното растење во органите со секундарна градба.

Ксилемското спроводно ткиво (независно од потеклото) изградено е од два вида на спроводни елементи, познати уште како трахеални елементи:

▪ **трахеиди и**

▪ **трахеи (или ксилемски цевки).**

а) **Трахеидите** филогенетски се постари и попримитивни спроводни елементи. Тие претставуваат тесни и издолжени (прозенхимски) едноклеточни структури со коси или заострени краеве.

Крајно диференцираните трахеиди се мртви клетки кои имаат задебелени клеточни сидови. Кај попримитивните растенија, трахеидите имаат главно прстенасто и спирално задебелување, а кај поусовршените (како семените) растенија, имаат и мрежесто и поресто задебелување.

Задебелувањето на клеточните сидови на трахеидите им овозможува покрај спроводна, да извршуваат и механичка функција.

По правило, кај попримитивните растенија трахеидите се подолги во споредба со скриеносемените растенија каде се покуси. Со своите закосени краеве, трахеидите се поврзуваат во вертикален низ, со што се овозможува пренесувањето на водата од една во друга трахеида, преку незадебелените места на кл. сид по осмотски пат или само преку порите. За трахеидите карактеристични се дворчестите пори.

Кај поголемиот број папрати и голосемени растенија, ксилемот е изграден само од трахеиди.

Со сигурност може да се каже дека трахеидите еволуирале во два правца во еден правец еволуирале во склеренхимски влакна (поточно во влакнести трахеиди), а во друг правец, во елементи (или членчиња) на трахеите, т.е. ксилемските цевки.

б) Трахеиите (=ксилемскиите цевки) се помлади и еволутивно поусовршени спроводни елементи.

За разлика од трахеидите, тие претставуваат многуклеточни спроводни цевки, образувани од повеќе вертикално поредени клетки, наречени елементи или членчиња на трахеите. Членчињата на трахеите, всушност, претставуваат помалку или повеќе издолжени клетки без протоплазма и со задебелени и одрвенети клеточни сидови.

Хоризонталните клеточни сидови со кои тие се соединуваат во една ксилемска цевка, се перфорирани (издупчени) или се целосно разложени (исчезнати). На тој начин се овозможува слободно движење на водата од клетка во клетка по должината на ксилемската цевка. Понекогаш перфорации можат да настанат и на вертикалните (страничните) клеточни сидови со што се овозможува движење на водата во хоризонтален правец.

Должината на трахеите е доста варијабилна, и обично се движи од неколку *cm* до 1,5 *m*.

Во диференцираните елементи на ксилемската цевка живиот протопласт се задржува се додека трае задебелувањето на клеточниот сид.

Со формирањето на секундарниот клеточен сид започнуваат и процесите на автолиза со кои се разградува протопластот и деловите на клеточниот сид кои немаат секундарно задебелување.

Секундарниот клеточен сид и кај трахеите (ксилемските цевки) образува различни задебелувања. Во почетокот има прстенасто и спирално задебелување, а подоцна се добива мрежесто и поресто задебелување.

Кај некои папрати, некои голосемени растенија и кај скриеносемените растенија, ксилемот има и трахеиди и трахеи.

ФЛОЕМСКО СПРОВОДНО ТКИВО (= ФЛОЕМ)

Флоемот е спроводно ткиво низ кое се пренесуваат асимилатите, односно продуктите на фотосинтезата. Исто како ксилемското, и флоемското спроводно ткиво може да биде примарно (кое се диференцира од примарен меристем) и секундарно (од секундарен меристем при секундарно растење).

Во осните органи, стеблото и коренот, флоемското ткиво најчесто доаѓа од надворешна страна на ксилемот.

Флоемското спроводно ткиво изградено е од:

- *ситестите клетки,*
- *ситестите цевки и*
- *клетки придружнички*

Ситестите клетки и цевки слично како кај ксилемот т.е. аналогно на трахеакни елементи, се познати како **ситести елементи**

а) Ситестите клетки се попримитивни елементи на флоемското спроводно ткиво. Тие претставуваат долги и тесни клетки со заострени или закосени краеве, кои за разлика од трахеидите се живи клетки.

б) Ситестите цевки се поусовршени спроводни елементи на флоемското спроводно ткиво и слични се на ксилемските цевки. Изградени се од повеќе вертикално поредени клетки или членчиња на ситестата цевка, кои по градба не се разликуваат од ситестите клетки.

Елементите (членчињата) на ситестите цевки имаат тенок и нелигнифициран клеточен сид.

Во почетокот, при нивното диференцирање, тие се ситни клетки со добро развиено јадро исполнети со цитоплазма која содржи ендоплазматичен ретикулум, Голџи - систем и митохондрии а понекогаш и пластиди.

Подоцна се случуваат значајни промени, така да диференцираните ситести елементи, по правило, немаат во јадро, а цитоплазмата се случуваат суштински промени (изчезнуваат рибозомите и Голџи структурите, дел од ендоплазматичниот ретикулум се распаѓа до везикули а митохондриите се без кристи). Паралелно со ова во резултат на раскинување на тонопластот настанува мешање на цитоплазмата со вакуоларниот сок и се добива миксоплазма.

Најважна структура на ситестите елементи е т.н. **ФЛОЕМСКО ПРОТЕИНСКО ТЕЛО** (или Ф-протеин) порано познато како слузеста материја. Флоемското протеинско тело претставува структура која е изградена од група на микротубули. Секоја микротубула од своја страна е изградена од 6- фибрилари субединици, додека фибрилариите субединици се изградени од мноштво на глобуларни субединици кои се спирално поредени.

Паралелно со започнувањето процесот на дегенерирање на јадрото во ситестите елементи започнува да се распаѓа и Флоемското протеинско тело, поточно микротубулите на Ф-протеинот се распаѓаат на поединечни или двојни фибрилари субединици или познати уште како флоемски протеински фибрили.

После разградувањето на тонопластот овие обично заземаат т.н. сидна или париетална положба во самата клетка т.е. членче на ситестата цевка.

Меѓутоа, од посебна важност за ситестите цевки е тоа што преградните хоризонтални сидови, со учество на специфични ензими, главно се перфорираат (издупчуваат) (не доаѓа до целосно лизирање) и на тој начин се формира **ситеста плоча**.

Преку ситестата плоча се воспоставува врската помеѓу протоплазмите на две соседни членчиња, а со тоа се овозможува спроведување на асимилатите долж ситестата цевка.

Филогенетски утврдено е дека кај нижите и голосемените растенија ситестите елементи се преставени само од ситести клетки, додека кај поголем број на скриено семени растенија од ситести цевки.

Во секундарното флоемско ткиво ситестите цевки функционираат една вегетативна периода, на крајот од вегетативната периода, ситестата плоча се затвора со органска материја калоза.

в) **Клейкиите придружни** претставуваат специјализирани клетки кои ги придружуваат елементите на ситестите цевки кај скриеносемените растенија. Тие се потесни клетки, богати со цитоплазма и секогаш имаат јадро.

Се формираат од истата меристемска клетка од која се образува членчето на ситестата цевка. Со асиметрична делба се добиваат: поголема (поширока) клетка што се диференцира во членче на ситестата цевка и помала (потесна) клетка која се диференцира во клетка придружничка.

Клетките придружнички по правило не стануваат заедно со ситестите цевки.

СПРОВОДНИ СНОПЧИЊА

Елементите на спроводните ткива кај вишите растенија главно се собрани (групирани) во спроводни снопчиња (жили).

Всушност, тие претставуваат комплексни ткивни групации, кои треба да осигураат нормално пренесување на водата и растворените хранливи материи. Покрај спроводните елементи, во нив влегуваат уште: паренхимски, механички, меристемски клетки, а понекогаш и млечни цевки.

Паренхимските клетки го даваат паренхимот на ксилемот и на флоемот.

Механичките елементи се обично склеренхимски влакна кои ги опкружуваат и штитат снопчињата.

Доколку помеѓу ксилемот и флоемот се задржи меристемско ткиво, односно снопчест (или фасцикуларен) камбиум, снопчињата се отворени или незавршени.

Спротивно, кога отсуствува меристемско ткиво, односно целосно е диференцирано во спроводни садови, снопчињата се завршени или затворени.

Според распоредот на флоемските и ксилемските спроводни елементи во снопчето, се разликуваат следниве четири типа:

1. **Концентрични** тип,
2. **Колатерални** тип,
3. **Биколатерални** тип и
4. **Радијални** тип.

1). Кај **концентричните** спроводни снопчиња флоемот и ксилемот имаат концентричен распоред.

Во зависност од тоа што е надворешен, а што внатрешен круг, диференцирани се две форми.

Повеќето папрати имаат концентрично снопче со внатрешен ксилем и надворешен флоем **т.е. амфикрибрално или хадроцентрично.**

Додека во ризомите на одреден број монокотиледони растенија, снопчињата се од **амфивазални или лептоцентрични** тип бидејќи имаат надворешен ксилем а внатрешен флоем.

Концентричните спроводни снопчиња по правило се затворени, т.е. завршени.

2). **Колатерални** спроводни снопчиња се оние каде флоемот и ксилемот се на ист радиус еден наспроти друг, така што флоемот доаѓа надворешно, а ксилемот спрема внатре.

Тука разликуваме **затворено колатерално** спроводно снопче, карактеристично за стеблото на монокотиледоните, и **отворено колатерално** спроводно снопче (бидејќи содржи снопчест камбиум), кое го има во стеблата на голосемените и дикотиледонските растенија.

Колатералните спроводни снопчиња се најзастапени во растителните органи.

3). **Биколатералните** спроводни снопчиња се разликуваат од колатералните по тоа што имаат флоем од двете страни на ксилемот, диференциран како **надворешен и внатрешен флоем**. Бидејќи помеѓу надворешниот флоем и ксилемот имаат снопчест камбиум, тие се отворени снопчиња.

Најтипичен облик на биколатерално спроводно снопче сретнуваме во стеблото на тиква.

4). **Радијалните** спроводни снопчиња се образуваат во сите корења со примарна градба. За нив е карактеристично што ксилемот и флоемот имаат радијален и алтернативен (наизменичен) распоред. Бројот на ксилемските групи (снопчиња) секогаш е еднаков на флоемските и според нивниот број разликуваме: **моноархни** (со по еден ксилем и флоем), **диархни** (по два ксилема и флоема), **триархни**, **тетраархни** и т.н. **полиархни** (со повеќе ксилема и флоема).

Кај дикотиледоните во коренот доаѓаат радијални спроводни снопчиња со помал број (ди, три или тетраархни), додека во коренот на монокотиледоните обично доаѓаат полиархни спроводни снопчиња.

АНАТОМИЈА И МОРФОЛОГИЈА НА РАСТИТЕЛНИТЕ ОРГАНИ

ОРГАНИЗАЦИЈА НА ТЕЛОТО КАЈ ВИШИТЕ РАСТЕНИЈА

Вишите растенија имаат тело кое е поделено на органи. Вакавата градба се јавува како резултат на преминувањето на растенијата од воден на копнен (сувоземен) начин на живеење.

Излегувајќи на копно (т.е. суво) растенијата се приспособиле да живеат во две сосема различни средини: почва и воздух (атмосфера). Делот од растението што се развива во почвата постепено се приспособил како орган за примање на вода и растворени минерални материи, а од делот што се развива над почвата се формирале специјализирани органи за транспирација и фотосинтеза. Еволутивно на таков начин на растителното тело доаѓа до диференцирање на три вегетативни органи (КОРЕН, СТЕБЛО и ЛИСТ), кои го осигуруваат индивидуалниот живот на растението.

Кај првите копнени (почвени) растенија нема диференцирање на корен, стебло и лист. Прилог за тоа се податоците за градбата на телото кај Риниевите растенија (*Rhynia*) како најпросто изградени виши растенија, од кои денес има фосилни остатоци.

Телото кај овие растенија е изградено од систем на дихотомно разгранети цилиндрични оски. Дел од овие оски што се развива во почвата се нарекува **ризомоид**, на кој се образувале творевини познати како **ризонди** (коренови влакна). Додека терминалните делови од дихотомно разгранетите цилиндрични оски кои се развиваат над почвата и носеле спорангии уште се наречени **теломи**. Делот од оските кој доаѓа помеѓу **теломите и ризомоидот** познат е како **мезом**.

Покасно во еволуцијата на растенијата постепено од ризомоидот се формира коренот, а на надземните цилиндрични оски се појавуваат листовите.

Паралелно со појавата и развојот на вегетативните органи има усовршување и на генеративните органи. Поточно од сплеснатите спороносни теломи постепено се формирале т.н. **стробили** или класовидни спороносни гранки, од кои во текот на еволуција се формира цветот како најсложено изграден генеративен орган кај растенијата. Уште пред да се појави цветот од макроспорангиумите се добивале семињата, кои кај цветните растенија се образуват во плодот. На тој начин на растителното тело кај цветните растенија се диференцираат три вегетативни органи: **корен, стебло и лист** и три генеративни органи: **цвет, семе и плод**.

Вишите растенија кај кои телото е поделено на корен, стебло и лист, уште се познати како листостеблени или кормофитни (кормусни) растенија. За разлика од нив нижите растенија чие тело не е поделено на корен, стебло и лист, се познати како талофитни (талусни) растенија.

Општи закономерности во морфологијата на растителните органи

Во морфологијата на растителните органи постојат и владеат одредени општи закономерности, кои бидејќи се генетски (ендогено) условени го детерминираат општиот изглед не само на одделните органи туку и фенотипот на целото растение.

Во секое растително тело разликуваме два краја, закономерност позната како **поларност**. Кај едноклеточните се разликуваат предни и задни крај, а кај многуклеточните основа (база) и врв (апикален крај). Помеѓу основата и врвот постојат суштински морфо-физиолошки разлики настанати во еволутивниот развој, кои посебно добро се изразени кај вишите растенија.

Втора закономерност е **симетрија (или симетричност)**.

За цилиндричните и кругли форми (стебло, корен, цветови и плодови) карактеристична е **йолисиметрија (или радијална симетрија)**, бидејќи низ центарот и по надолжната оска на таквите органи можат да се повлечат три и повеќе рамнини на симетрија.

Кога низ неј орган се повлекуваат само две рамнини на симетрија зборуваме за **бисиметрија (или билатерална симетрија)**, пример: бисиметрични се плодовите на оревот и др.

Кај одделни органи може да се повлече само една рамнина на симетрија и таквите растителни органи се **моносиметрични**, како што се листовите кај многу растенија бидејќи со средната жила се поделени на две еднакви половини.

Постојат и **асиметрични (или несиметрични)** органи бидејќи кај нив неможе да се повлече ниту една рамнина на симетрија.

Кај одредени органи како повеќето листови, ползечки стебла и др., хоризонталната положба условува разлика во градбата помеѓу горната (ДОРЗАЛНА) и долната (ВЕНТРАЛНА) страна. Ваквата градба е позната како **дорзо-вентрална**.

Од морфолошка гледна точка посебно значење има способноста на растителните пред се вегетативните органи да се менуваат под влијание на факторите во животната средина и да придобиваат нова морфологија и функција. Оваа е позната како способност за **метаморфозирање** (способност за видоизменување).

Често пати морфолошките форми и функцијата се еднакви а потеклото им е различно, и во тој случај зборуваме за **аналогни** органи, пример: трнчињата на киселиот трн - *Berberis* (кои се метаморфоза на лист) и од глогот - *Crataegus* (како метаморфози на изданок), кои имаат еднаква форма и функција, меѓутоа различно потекло. Додека во други случаи имаме обратно морфолошките форми и функцијата се различни а потеклото е еднакво и тогаш зборуваме за **хомологни** органи, пример: грутките од компирот - *Solanum* и трнчињата од глог - *Crataegus*, иако се морфолошки и функционално различни тие преставуваат метаморфози на стебло т.е. имаат исто потекло.

Кога растенија кои не се сродно блиски под дејство на исти услови за живот придобиваат исти надворешен изглед, зборуваме за појава на **конвергенција**. Класичен пример за конвергенција се американските

кактуси и многу африкански млечки, кои бидејќи живеат во области со исти услови имаат еднаков фенотип (надворечен изглед).

Во врска со способноста на растенијата да се менуваат под влијание на надворешните услови и начинот на живеење се и појавите на **редукцијата и абортирањето**. Кај редукцијата бидејќи растението преминува кон нов начин на живеење, одредени органи постепено почнуваат да закржлавуваат, пример: листовите кај паразитските растенија се претвараат во безбојни лушпи или кај житните растенија главниот корен останува многу слабо развиен и не се разликува од адвентивните корења.

Кога редукцијата ќе доведе до целосно исчезнување на даден орган, тогаш зборуваме за абортирање или отстранување.

Вакви појави на редукција и абортирање најчесто се набљудуваат кај цветовите. Оваа појава е во склад со општата тенденција во еволуцијата на цветните растенија, за преминување на двополните во еднополни цветови.

Кога кај некои растенија кои имаат еднополни цветови се сретнуваат и цветови со органи од другиот пол, тогаш зборуваме за **атавизам** т.е. за враќање кон подалечните предци кои имале двополни цветови.

Проучувањата на растот и развитокот на растенијата покажаа дека често промените кај едни доведуваат до промени кај другите, односно развитокот на еден орган е поттикнат од развитокот на друг орган. Ваквата усогласеност во растот и развитокот на растителните органи позната е како **корелација**. Корелациите имаат голема практична примена во одгледувањето на културните растенија, пример: отстранувањето на врвните (апикални) пупки предизвикува разивање на страничните пупки.

ОРГАНИ НА РАСТЕНИЕТО

Во процесите на адаптирање на растенијата кон условите на копнен начин на живеење, кај вишите растенија се појавуваат две групи на органи: **ВЕГЕТАТИВНИ** и **ГЕНЕРАТИВНИ**.

ВЕГЕТАТИВНИ ОРГАНИ

Веgetативните органи се во функција на исхраната, растењето и одржувањето на животот, т.е. овозможуваат вегетирање (опстанок) на растението.

На растителното тело се диференцираат три вегетативни органи:

- **корен** (со кој се овозможува почвена минерална исхрана),

- **лисѝ** (кој овозможува размена на гасови) и

- **стебло** (кое овозможува поврзување и заемно дејство помеѓу коренот и листот).

Кај поголем број скриеносемени растенија, вегетативните органи се разликуваат уште во ембрионот во семето.

КОРЕН (лат. RADIX)

Во текот на еволуцијата на растенијата коренот се јавува како еден од последните органи. Карактеристичен орган е за папратите и семените растенија, додека кај другите растенија кои се на пониско еволутивно ниво,

тој отсуствува, а неговата функција ја вршат издолжени клетки наречени **ризоиди**.

Коренот ги прицврстува растенијата за почвата и истовремено ги снабдува со вода и растворени минерални материи.

Коренот може да послужи како орган за вегетативно размножување, може да складира резервни хранливи материи, и да влегува во симбиоза со безхлорофилни организми од почвата.

Поновите податоци укажуваат дека во коренот се врши и примарна синтеза на некои органски соединенија, пример: кај тутунот, никотинот се синтетизира во коренот, а се изнесува преку листот.

Морфологија на коренот

Заедно со стеблото коренот спаѓа во осните органи на растението.

Формирањето на коренот обично започнува од **ембрионалниот корен** што се наоѓа во ембрионот на семето.

При никнувањето на семето ембрионалниот корен прв ја пробива семената обвивка и навлегува во почвата каде расте и се развива позитивно геотропно.

Ембрионалниот корен откако добро ќе се развие се преобразува во **главен корен**. Всушност, главниот корен излегува како продолжение на стеблото.

Местото каде стеблото преминува во корен се означува како коренов врат.

Од главниот корен, кој брзо расте, се образуваат **странични корења**. Страничните корења кои излегуваат директно од главниот корен се од прв ред, на нив се формираат странични корења од втор ред, потоа на нив од трет ред итн., па на тој начин се создава мрежа на кореновиот систем. Разгранувањето на коренот има акропетален ред т.е. започнува од основата кон врвот.

Корењата кои не водат потекло од ембрионалниот корен, туку се формираат од другите вегетативни органи (стеблото и листот) на растението познати се како **додајни или адвентивни корења**.

Некои, главно монокотиледони растенија, покрај главниот корен, од најдолниот дел на стеблото кој допира или е покриен со почвата формираат и адвентивни корења.

Кај житните растенија тој дел е наречен јазол на братањето а кај луковичестите растенија познат е како дно на луковицата.

Адвентивните корења филогенетски се постари и преставуваат единствен тип на корен кај многу растенија вклучувајќи ги папратите.

Веgetативното размножување на растенијата не би било можно ако растителните органи (посебно стеблото) немаат способност да образуваат адвентивни корења.

Сите корења на едно растение, вклучувајќи ги и најмалите разгранувања, го сочинуваат кореновиот систем.

Според морфологијата тој може да биде :

- **осен** (познат и како **вретеновиден**) **коренов систем** и

- **жилест** (или **брадест**) **коренов систем**

Кај **осниот коренов систем** главниот корен е добро развиен и по должина и по дбелина се разликува од другите корења. Ваков коренов систем имаат повеќето дикотиледонски растенија, пример: луцерката, памукот, глущарчето и др.

Должината на главниот корен кај некои пустински растенија, како кај **камилски џир** (*Alagi camelorum*), достигнува до 30 m.

Жилестиот коренов систем целосно е образуван од додатни или адвентивни корења т.е. нема главен корен, бидејќи ембрионалниот корен не се развива во главни корен или доколку се развие брзо изумира т.е. нестанува.

Типично развиен жилест коренов систем имаат монокотиледонските тревести растенија, т.е. житните растенија. Меѓутоа, иако ретко се сретнува и кај некои дикотиледони растенија, пример: *Plantago*, *Primula* и др.

Развитокот на кореновиот систем зависи од наследните особини на растението и од животните услови во почвата (влага, аерација, тип на почва и др.).

Метаморфоза на коренови

Под влијание на надворешните услови во животната средина корењата можат да претрпат низа измени. Настануваат промени во формата и градбата на коренот, со што покрај основните функции, може да извршува и други. Корењата со изменета форма, градба и функција во однос на основната познати се како метаморфозирани или видоизменети.

Кај растенијата постојат разни форми од метаморфози на главните, страничните и на адвентивните корења.

Како поважни и почести метаморфози ќе ги споменеме следните:

1. Месести корења. Корењата најчесто задебелуваат и се метаморфозираат во **месести корења** кои преставуваат органи за депонирање на резервни материи, и тоа најчесто на шеќери.

Кај морковот (*Daucus carota*), шеќерната репка (*Beta vulgaris*) и други растенија главниот корен преку силно разраснување се метаморфозира во **репа**. Додека, месестите корења кај георгината (*Dahlia*), салеповите растенија (*Orchidaceae*) и многу други, познати како **џрушки**, се добиваат со метаморфоза на адвентивните корења.

2. Воздушни корења. Кај некои растенија од орхидеите (*Orchidaceae*), арумите (*Araceae*) и др., кои главно живеат во тропски шуми како епифити се образуваат **воздушни** корења кои можат да ја примаат (апсорбираат) влагата директно од атмосферата, со помош на мртвото ткиво (познато како **веламен**) што се наоѓа на површината од коренот.

3. Корења за дишење. Растенијата кои се развиваат во почви сиромашни со кислород, формираат **корења за дишење**. Тие се формираат во голем број врз хоризонталните подземни корења, и растат негативно геотропно, така што нивните врвови секогаш се над водената површина.

Најдобро развиени корења за дишење имаат мангровите дрва од тропските мочурливи станишта.

4. Пошторни корења. Тоа се адвентивни корења што се образуваат од долната (вентралната) страна на стеблени гранки. При допир со почвата (бидејќи растат према почвата) се претвараат во здрави потпорни корења кои сличат на колона од стебла. Карактеристични се за растенија од мангровата растителност.

5. Кокилни корења. Слични се на потпорните корења бидејќи и тие се адвентивни само што се образуваат од главното стебло и под кос агол се насочуваат по почвата. Многу често долниот дел на стеблото гние (трули) растението останува како да стои на кокили (од каде доаѓа и името). Исто така карактеристични се за мангровата растителност.

6. Прикрепувачки корења. Кај многу лијани и увивни растенија се образуваат т.н. прикрепувачки корења, со кои се прикрепуваат за подлогата, која може да биде друго растение или некој предмет. Пример кај бршленот (*Hedera helix*) тие се куси неразгранети и брзо се вкоркуваат.

Анатомска градба на коренот

Внатрешната градба на коренот е во согласност со неговата функција, како орган за прицврстување на растението и за минерална исхрана т.е. за апсорпција и спроведување на водата и растворените материи.

На надолжен пресек од нарастувачки корен, се разликуваат три зони:

1. Зона на врвен коренов меристем или **зона на делење** - која го осигурува растењето на коренот во должина (меристемот е заштитен со кореновата капа).

2. Зона на нарастување - во оваа зона (која се надоврзува на меристемското ткиво), клетките нарастуваат, односно ги зголемуваат димензиите.

3. Зона на диференцирање - клетките на трите хистогени слоја (дерматоген, периблем и плером) во оваа зона преку соодветна диференцијација преминуваат во клетки на трајни ткива карактеристични за примарно градениот корен. Надворешно оваа зона јасно се издвојува како **зона на коренови влакна**, бидејќи во неа се образуваат кореновите влакна.

Во зависност од потеклото на ткивата, анатомската градба на коренот, може да биде примарна и секундарна.

Примарна анатомска градба на коренови

Активноста на врвното коренско меристемско ткиво ја условува примарната градба на коренот.

Ако се направи напречен пресек во зоната на кореновите влакна на коренот, ќе се воочи дека ткивата на примарно изградениот корен се поделени на: **надворешни и внатрешни ткива**.

а) Надворешни ткива се: ризодермис и џкиваџа на џримарнаџа кора

Ризодермисот претставува примарно покривно ткиво кое води потекло од дерматогенот на врвното коренско меристемско ткиво. Во ризодермисот се образуваат едноклеточни влакна наречени коренови

влакна, кои се способни да апсорбираат вода и минерални хранливи материи од почвата. Клетките на кореновите влакна имаат тенки незадебелени клеточни сидови, кои ја пропуштаат водата, централна голема вакуола и малку цитоплазма што се наоѓа обично на врвот од влакното.

Ризодермисот според градбата може да биде: хетероген и хомоген (еднородни).

Хетерогениот ризодермис изграден е од куси и долги клетки, што се добиваат како резултат на асиметричната делба на дерматогените клетки. Кусите клетки се познати како трихобласти ги формираат кореновите влакна.

Хомогениот (еднородниот) ризодермис изграден е од морфолошки еднакви клетки кои имаат иста можност да образуваат коренови влакна.

Кај некои воздушни корења може да се сретне повеќеслојни ризодермис или уште познат како ВЕЛАМЕН ткиво, кое е изградено од мртви клетки со доста задебелени клеточни сидови кои имаат пори, и врши апсорпција на влага.

Под ризодермисот се наоѓаат *ткивата на примарната кора* на коренот, кои водат потекло од перилемот (основниот меристем).

Прво ткиво на примарната кора е *егзодермисот*, кое е изградено од еден или неколку редови густо збиени клетки, без меѓуклеточни простори. Задебелувањето на клеточните сидови, условува егзодермисот да претставува заштитно ткиво, кое после изумирањето на ризодермисот врши заштитна функција.

Меѓутоа, одделни егзодермални клетки остануваат со незадебелени клеточни сидови, преку кои се остварува врска на внатрешните ткива на кората со околната средина.

Паренхимското ткиво познато како *паренхим на примарната кора* што се наоѓа под егзодермисот ја дава масата на примарната кора. За ова ткиво карактеристични се големи меѓуклеточни простори, посебно за корењата на водените растенија, каде паренхимот претставува аеренхим. Кај повеќето растенија паренхимот на примарната кора има функција на паренхим за депонирање (резервен паренхим).

Понекогаш во паренхимското ткиво непосредно под егзодермисот или близу ендодермисот, може да има и склеренхимски влакна или склереиди.

Последното ткиво на примарната кора на коренот претставува *ендодермисот*. Ова ткиво е претставено од еден ред живи клетки, цврсто прилепени една до друга и со специфично задебелување (со инкрустација) на тангенцијалните клеточни сидови познато како *Каспариов појас*. Каспариовиот појас не е само хемиска промена на клеточниот сид, туку претставува специфична творевина во која учествува и цитоплазматичната мембрана (плазмалемата), која така цврсто е прилепена за каспариовиот појас, дури и при најјака плазмоллиза цитоплазмата не се одвојува од каспариовиот појас. На ваков начин се принудува почвениот раствор да поминува СИМПЛАСТНО или ОБАВЕЗНО низ цитоплазмата која има селективна пропустливост, а не АПОПЛАСТНО т.е. водата и растворените материи се пропуштаат слободно (без селективност) низ клеточниот сид.

Кај растенијата каде коренот расте секундарно во дебелина после образувањето на перидермисот во коренот, ендодермисот обично се одделува и заедно со другите ткива од примарната кора отпаѓа или се згмечува од ткивата формирани со секундарното растење.

Кај корењата кои не растат секундарно, ендодермалните клетки се подложени на суберинизација (вкоркување) и лигнификација (одрвенување), при што се добива секундарно задебелување на клеточните сидови. Со ваквите промени не се прекинати симпластните врски помеѓу ткивата на кората и ткивата на централниот цилиндар, бидејќи во ендодермисот (наспроти ксилемот) остануваат клетки само со каспариовото задебелување, и тие се познати како *клетки протусници*.

б) внатрешни ткива се:

-ткивата на централниот цилиндар

Под ендодермисот се наоѓаат *ткивата на централниот цилиндар* кои се образуваат од плеромот.

Првото ткиво со кое започнува централниот цилиндар на коренот претставува *перициклот*. Перициклот кај скриеносемените растенија обично е претставен од еден ред на клетки, меѓутоа, кај многу монокотиледони и некои дикотиледони растенија се јавува како повеќе реден, слично на перициклот кај голосемените растенија.

Кај младите корења, перициклот е изграден од паренхимски клетки, кои не ја загубиле меристемската активност. Поради тоа, кај семените растенија тој претставува примарно странично меристемско ткиво. Учествува во формирањето на страничните корења, како и при диференцирањето на секундарните меристемски ткива - камбиум и фелоген.

Перициклот кај монокотиледоните растенија каде коренот не расте секундарно во дебелина, парцијално или целосно се склерифицира.

Формирањето на страничните корења започнува кога група клетки од перициклот со интензивни делби образуваат една испакнатина, како зачеток на идниот страничен корен. Оваа испакнатина како постепено нарастува, се пробива низ ткивата на примарната кора. Кога ќе излезе на површината, на страничниот корен веќе има формирано врвно меристемско ткиво и калиптра.

Централниот цилиндар под перициклот е изграден од паренхимско ткиво во кое се сместени спроводните ткива диференцирани како *радијално спроводно снопче*. Кај повеќето дикотиледони растенија ксилемските снопчиња се спојуваат во една компактна ксилемска маса, додека кај монокотиледоните растенија во централниот цилиндар, средишно се наоѓа паренхимско ткиво како срцевина на коренот.

Во корењата кои не растат секундарно, паренхимското ткиво кое се наоѓа околу спроводните снопчиња лесно може да се склерифицира.

Секундарна градба и секундарно расијење на коренот

Примарната градба во коренот на некои дикотиледони и сите монокотиледони растенија, се задржува до крајот на животот на растението.

Кај повеќето од дикотиледоните и голосемените растенија, настануваат промени кои доведуваат до секундарна градба на коренот. Тоа се остварува само со активноста на секундарните меристемски ткива, **камбиум** и **фелоген**.

Камбиумот (бидејќи го нема во примарниот корен) почнува да се формира со секундарно реактивирање на паренхимските клетки, кои се од внатрешната страна на фломот. На тој начин се добиваат камбијални низи кои постепено ќе ги опфатат фломите. Во исто време, од клетките на перициклот што се над ксилемските групи со секундарно реактивирање се добиваат низи од камбијални клетки. Постепено камбијалните низи се шират и во одреден момент доаѓа до меѓусебно поврзување а на тој начин се формира камбијален прстен кој во прво време има специфичен звездеобразен облик. Диференцирањето на камбијалниот прстен услови од внатрешната страна на камбиумот да остануваат ксилемските снопиња (групи) а од надворешната страна доаѓаат флоемските снопиња (групи).

Подобна со самата активност камбиумот се повеќе се поместува кон периферијата, и ја добива дефинитивната кружна форма. Камбијалниот прстен бидејќи и понатака останува активно да се дели, кон надвор продуцира клетки кои ќе се диференцираат во елементи на секундарната кора, а кон внатрешноста, клетките ќе се диференцираат во елементи на секундарното дрво. По правило камбиумот многу повеќе продуцира елементи на секундарно дрво отколку елементи на секундарна кора.

Со активноста на камбијалниот прстен целосно се променува градбата на централниот цилиндар, така да радијалниот и алтернативниот распоред на спроводните снопиња се заменува со колатерален распоред, односно има јасно диференцирање на секундарна кора и секундарно дрво.

Секундарната кора ја сочинуваат елементи на паренхимско тиво, примарно и секундарно флоемско тиво и склеренхимски ликини влакна од механичко тиво, а во секундарното дрво влегуваат елементи на примарно и секундарно ксилемско тиво, паренхимско тиво и склеренхимски либриформ влакна.

Во исто време, под ендодермисот со секундарно меристематизирање на клетките кои се подалечен производ на перициклот, се формира фелогено кој со тангенцијални делби продуцира клетки кои се диференцираат во елементи на перидермис. Формираното корково тиво (фелемот), кон надвор ги одделува (изолира) сите ткива на примарната кора (вклучувајќи го и ендодермисот) поради што тие брзо умираат и отпаѓаат.

Кога после една или две години се формира нов фелоген коренот се покрива со мртва кора или терциерно кожно тиво.

СТЕБЛО (лат. CAULIS)

Стеблото е дел од изданокот, тоа има радијална градба (симетрија) и способност за растење во должина. Стеблото има способност да образува, пупки од кои се образуваат странични гранки (стебла), листови, цветови и адвентивни корења.

Кога растението се развива од семе, стеблото се образува од ембрионалната пупка. При никнењето на семето, стеблото излегува по ембрионалното коренче и обично се насочува вертикално нагоре со негативен геотропизам, што е спротивно на главниот корен.

Основната функција на стеблото е зголемување на површината што се остварува со развитокот на листовите и нивно поставување во најповолна положба спрема светлината.

Низ стеблото се одвива и транспортот на хранливите раствори од коренот до листот и обратно. Стеблото ја осигурува и механичката отпорност на растението.

МОРФОЛОГИЈА НА СТЕБЛОТО

ИЗДАНOK

Неразгрането стебло со листови и пупки, што се развива во еден вегетативен период се вика изданок (гранка или летораст).

Првиот изданок на едно растение што се развива од семе, се образува од ембрионалната пупка. Кај тревестите растенија, особено кај едногодишните, целото растение претставува еден изданок. Кај многугодишните дрвенести растенија, секоја година од пупките се развиваат нови изданоци, така да стеблото кај нив е изградено од многу последователно образувани изданоци. Постарите делови на стеблото на овие растенија не образуваат пупки, листови и цветови, па затоа само најмладите стебла од последната година се нарекуваат изданоци.

По должината на стеблото од изданокот се разликуваат определени места каде што излегуваат листовите, познати како **нодиуми** (глуждови или коленца), а стеблото помеѓу два нодиума се вика **интернодиум** (членче).

Според должината на интернодиумите изданоците можат да бидат **куси** (или скусени) и **долги** (или издолжени).

ПУПКА

Пупката претставува многу скусен изданок кој се наоѓа во мирување. Изградена е од врвен меристем, зачеток на стебло, зачетоци на листови, зачетоци на пазувни пупки и покривни лушпи. Покривните лушпи како видоизменети листови се доста тврди, имаат дебела кутикула или смолести материи кои претставуваат добар изолатор и не пропуштаат вода.

Кај некои тропски растенија пупките се голи бидејќи отсутствуют покривните лушпи.

Според местото на формирањето по стеблото, пупките можат да бидат: **врвни** (или **апикални**) и **странични**.

а) **Врвните пупки** секогаш се развиваат на врвот на изданокот, и ембрионалната пупка е врвна. Врвните пупки го осигуруваат растењето на изданокот во должина.

б) **Страничните пупки** кои се наоѓаат странично по изданокот го овозможуваат разгранувањето на растенијата. Според потеклото можат да бидат: **пазувни** (или **нормални**) и **адвентивни** (или **додајни**).

-Пазувниџе (нормалниџе) џуџки се образуваат од примарното врвно меристемско ткиво во пазувите на лисните зачетоци.

-Адвентивниџе џуџки најчесто се образуваат секундарно од страничното меристемско ткиво (перициклот) на стеблото и коренот. Овие пупки многу ретко се формираат по листовите. Адвентивните пупки главно служат за вегетативно размножување на многу култивирани растенија, како : малина, винова лоза, фикус и други.

Пупките се формираат во определени временски услови. Има пупки што се формираат и развиваат во истиот вегетативен период, додека некои познати како зимски или презимувачки се формираат на есен, а се развиваат во наредната пролет. Постојат и заспани пупки, како на пример, по пожари, кога се уништени сите други пупки, заспаните се развиваат.

Пупките според тоа што образуваат, можат да бидат: *лисџни* (или *веџеџаџивни*), *цвеџни* (или *џенеративни*) и *мешовити*. Од лисните се образуваат само листови, од цветните само цветови или соцветија, а од мешовитите и листови и цветови.

Разџранување на сџеблото

Една од најкарактеристичните особини на стеблото е способноста да се разџранува. Разџранувањето е општа појава за сите растенија (нижи и виши). Разликуваме три основни типови на разџранување :

а). *дихотомно разџранување*

б). *моџодиџално разџранување и*

в). *симџодиџално разџранување*

а). *Дихотомноџо разџранување* е карактеристично за нижите растенија, за неки мовови и папрати а многу ретко за цветните растенија. Ова разџранување се остварува со врвната (апикална) пупка (што се развива во главна оска) која се дели на два дела од кои се добиваат две оски. Ова од своја страна може да биде *ИЗОТОМНО дихотомно разџранување* (кога се формираат две исти главни оски), и *АНИЗОТОМНО дихотомно разџранување* (кога не се формираат исти оски).

б). Кај *моџодиџалноџо разџранување*, врвната пупка формира главна оска, која бидејќи непрекинато расте во должина и дебелина секогаш ги надминува страничните оски. Ова разџранување е карактеристично за повеќето голосемени растенија, кои имаат конусовидна круна.

в). Од моџодиџалното, секундарно е настанато *симџодиџалноџо разџранување*.

Тука врвната пупка на примарната (главната) оска престанува да расте, а најблиската странична пупка формира оска која ја надминува првата оска. Подоцна истото се случува и со оваа оска и на таков начин се формира оска на стеблото со последователно сменување на странични оски. Ова разџранување е карактеристично за многу дрвенести (круша, слива, јаболкница, орев) и тревести (памук, патлиџан, лутиче и др.) растенија.

Според бројот на страничните оски кои се образуваат под врвната пупка, разликуваме три типа на симџодиџално разџранување:

-Моџоџазим преставува симџодиџално разџранување кога под врвната пупка на примарната оска се развива само една странична пупка која ќе даде една нова оска. Кај овој тип на разџранување на ваков начин се формира една лажна главна оска, бидејќи е слична на главната оска кај моџодиџалното разџранување.

-Дихаџим е симџодиџално разџранување кога под врвната пупка на првата оска се развиваат две странични пупки од кои се образуваат две еднакви оски. Ова разџранување уште е познато како лажно дихотомно разџранување.

-Плеџоџазим се добива кога под врвната пупка на примарната оска се развијат повеќе пупки кои ќе формираат еднакви странични оски. Ова разџранување се сретнува доста ретко и е карактеристично за некои видови на млечки.

Разџранувањето кај дрвенестите растенија ја одредува градбата и типот на нивната круна, односно севкупноста на сите гранки изданоци и листови.

Се разликуваат различни типови на круни: ниски и високи; густе и просирни; конусовидни, вретеновидни, цилиндрични, јајцевидни, колбовидни, чадорести и др.

Распоред на листовите по стеблото

Распоредот на листовите по стеблото е во зависност од должината на интернодиумите и од бројот на листови во еден нодиум.

Помеѓу листот и стеблото на изданокот има (постои) агол кој е познат како *џазуџен аџол* или *лисџна џазуџа*.

Кај растенијата каде стеблото се издолжува за време на цветање обично листовите се распоредени во розета на скусено стебло.

Кога во нодиумите се формираат т.е. се наоѓаат повеќе од два листа има *џриленесџи расџоред*.

Меѓутоа, ако во нодиумите се наоѓаат два листа и се сместени еден наспроти друг зборуваме за *насџрамни (џроџивџолоџен) расџоред* на листови.

Ако пак во секој нодиум има само еден лист во тој случај имаме *сџирален* (или *џоследоваџелен*) *расџоред* на листовите.

Постои и *лаџно џриленасџи расџоред* кога покрај двата листа во нодиумите има и повеќе прилисници кои даваат лажен број на листови.

Додека кај некои четинари како кај *Larix*, листовите бидејќи се многу и групирани во снопчиња имаат т.н. *сноџчесџи расџоред*.

Форма, димензии и трајност на стеблото

Формата на стеблата е доста разнообразна, најчесто се среќаваат: цилиндрични, вретеновидни, рабести, ребрести и други форми, а според положбата во просторот разликуваме: исправени, закосени, полегнати, ползечки, увртени и др.

Должината и дебелината на стеблото претставуваат варијабилни вредности кај различни растенија.

Според должината на животот, стеблата можат да бидат: **едногодишни** и **многогодишни (повеќегодишни)**, а во зависност од степенот на одрвенувањето (цврстината и внатрешната градба) разликуваме: **пиревесѝи (зелјесѝи)** и **дрвенесѝи**.

Тревесѝиѝе (зелјесѝиѝе) расѝенија животниот циклус најчесто го завршуваат со развивањето на цветовите, образување на семе и плод.

Дрвенесѝиѝе расѝенија според градбата и изгледот на надземниот дел можат да бидат: **дрвја**, **ѓрмушки** и **полуѓрмушки**.

Дрвјата обично образуваат главно стебло кое достигнува големи височини, а разгранувањето е релативно високо над земјата каде се формира и круната.

За разлика од дрвјата, **ѓрмушкиѝе** не образуваат главно стебло, се разгрануваат веднаш над почвата и имаат помала висина.

Полуѓрмушкиѝе се разликуваат од ѓрмушките по тоа што имаат стебло кое се одрвенува само при основата, а горните делови се обично зелјести и по еден вегетативен период отпаѓаат.

Дрвенестите растенија обично достигнуваат различита возраст (старост), Пример: винова лоза (*VITIS VINIFERA*) (80-100) год; орев (*JUGLANS REGIA*) (300-400) год.; костен (*CASTANEA SATIVA*) (2-3.000) год. и др.

Метаморфози на изданокот и стеблото

Слично на коренот, изданокот и стеблото под влијание на надворешните услови можат морфолошко да се изменат, т.е. метаморфозираат.

Како поважни метаморфози ќе ги наведеме следниве:

1. Ризоми -Ризомите претставуваат подземни безхлорофилни метаморфозирани стебла кои морфолошки личат на корен, поради што уште се нарекуваат кореништа. Од коренот се разликуваат по тоа што немаат калиптра, а поделени се на нодиуми и интернодиуми. Тоа што по нодиумите од горната страна се образуваат пупки, а од долната страна адвентивни корења ризомите се користат за вегетативно размножување. Кај одредени тревести растенија, момината солза и други, ризомите се тенки и долги, а перуниката и други растенија имаат куси и дебели ризоми.

2. Сѝолони. -Столоните претставуваат ползечки метаморфозирани изданокци кои, имаат тенки и силно издолжени интернодиуми по што се разликуваат од ризомите. Обично се образуваат од нодиумите на стеблото, и можат да завршуваат со пупка, грутка (кртола) или луковица.

Столоните кои завршуваат со пупка како кај јагодата, се надземни, брзо се вкоренуваат а од пупките образуваат нови изданокци.

Додека столоните кои завршуваат со грутки (кртоли) како кај компирот (*Solanum tuberosum*), и со луковици кај лалето (*Tulipa*) се подземни.

Столоните, како и ризомите, се користат за вегетативно размножување.

3. Груѝки (крѝоли). -Грутките се скусени метаморфозирани изданокци со силно разраснување во дебелина и служат за складирање на

резервни материи и за вегетативно размножување. Можат да бидат ризомски, столонски и стеблени.

Ризомски ѓруѝки образуваат ризомите на т.н. скробно растение, кое се одгледува во Африка, Америка и др.

Типичен пример за **сѝолонски ѓруѝки** се компирите на кои можат да се препознаат врвните и страничните пупки,

Додека грутките кај цикламата и келерабата (алабаш), се стеблени бидејќи се добиваат од хипокотилот или од целото стебло.

Бидејќи грутките се користат за храна, многу од растенијата кои образуваат грутки (кртоли) се одгледуваат како културни.

4. Луковици. -Луковиците се составени од силно скусено стебло наречено дно на луковицата и месести видоизменети листови (лушпи). На долната страна од дното се образуваат адвентивни корења, додека на горната страна пупка. Тие се најчесто застапени кај монокотиледоните.

Луковиците можат да бидат подземни и надземни.

Според распоредот на лушпите, подземните луковици можат да бидат:

- со концентрично поредени лушпи (како кај кромидот), или туникатни

- полуконцентрични т.е. полутуникатни (кога секоја лушпа опфаќа половина од наредната лушпа) и

- луковици со керамидест распоред, (како кај кринот)

Надземните луковици се образуваат од пазувни (како кај *Dentaria*) или цветни пупки (кај повеќето *Allium*-и) и обично тие се помали (поситни) од подземните, поради што се нарекуваат луковички.

Освем за складирање на резервни материи луковиците се користат и за вегетативно размножување.

5. Груѝкови луковици. - Гледано надворешно грутковите луковици слични се на луковиците поради што народно се познати како луковици, меѓутоа тие фактички се преодна форма помеѓу грутки и луковици како што кажува и името. Карактеристични се за многугодишните монокотиледони, од фамилиите *Iridaceae* (перуники), како качунката (*Crocus*), и др.

Грутковите луковици се образуваат од скусено и задебелено стебло кое во основата илѓ на врвот носи пупки. Од надвор грутковите луковици се покриени со остатоци од основата на минатогодишните (ланските) листови.

6. Сукулентниѝе сѝебла се месести, кои имаат добро развиен водоносен паренхим, во кој се складира вода.

Сукуленти стебла имаат некои пустински и полупустински кактусите и млечки.

7. Филокладиѝѝе и кладодиѝѝе се сплеснати листовидни стеблести творевини со добро развиен паренхим за фотосинтеза бидејќи листови им се закржлавени.

Кај растението *Рускус (Ruscus)* само изданоките се метаморфозираат во *филокладиѝѝе*, додека кај некои видови кактуси од *Оѝунѝиѝа (Opuntia)* целото стебло е метаморфозирано во *кладодиѝѝе*.

8. **Трнови-џе** се метаморфозирани скусени изданоци, кои најчесто се без листови.

Карактеристични се за многу дикотиледони (глог, грмотри и др.) кои живеат на суви станишта.

9. **Ластари-џе** се издолжени метаморфозирани изданоци, што служат за прикрепување на растението за подлога (други растенија или предмети).

Виновата лоза (*Vitis vinifera*), како и многу други растенија, образуваат стеблени ластари.

АНАТОМСКА ГРАДБА НА СТЕБЛОТО

Анатомската градба на стеблото (како кај коренот) може да биде: *примарна и секундарна*.

Примарна анатомска градба на стеблото

Врвното стеблесто меристемско ткиво т.е. вегетативниот конус ја дава примарната градба на стеблото.

По правило, разликуваме примарна градба на стеблото кај:

- *дикотиледониџе и*
- *монокоотиледониџе расџенија*

Примарна градба на стеблото кај дикотиледони растенија

Во примарното стебло на *дикотиледониџе* обично се разликуваат, надворешни и внатрешни ткива помеѓу кои постои јасна граница.

а) **Надворешни џкива**. - На напречен пресек добро може да се види дека во надворешни ткива спаѓаат: епидермисот и ткивата на примарната кора

1) **Епидермис**. - Епидермисот како примарно кожно ткиво ја покрива целата површина на стеблото, може да образува влакна (трихоми), да има стоми (во мал број) и кутинизирани клеточни сидови.

2) **Ткива на џримарна кора**. - Под епидермисот се диференцира *џримарнаџа кора*. Кај поголем број дикотиледони, кората започнува со *коленхимско механичко џкиво*, кое под епидермисот доаѓа во форма на континуиран прстеџ. Многу ретко под епидермисот место коленхим може да се формира склеренхимско механичко ткиво.

Масата на примарната кора ја дава паренхимското ткиво познато како *џаренхим на џримарнаџа кора*. Периферните клетки обично содржат хлоропласти, кои на стеблото му даваат зелена боја, додека внатрешните клетки на паренхимот главно извршуваат функција на паренхим за депонирање. Во паренхимот на кората кај одредени растенија можат да се најдат и *секреторни сџрукџури* (млечни цевки, шизогени и лизигени жлезди).

Последното ткиво на примарната кора е *ендодермисот*, кој во младите стебла на скриеносемените растенија се диференцира како скробна обвивка, бидејќи ендодермалните клетки се побогати со скроб отколку соседните клетки на кората. Додека кај постарите делови на стеблото

складирањето на скробот во клетките на ендодермисот (скробната обвивка) престанува а потоа тие можат и да образуваат каспариеви појаси.

Функцијата на ендодермисот како скробна обвивка во стеблото, очигледно дека се разликува од функцијата на типично изградениот ендодермис во коренот.

Типично граден ендодермис со одликите на ендодермалните клетки од коренот имаат само стеблата на нижите трахеални растенија. Кај семените растенија типичниот ендодермис главно се сретнува во подземните стебла, каде каспариевите задебелувања се појавуваат кога ќе се достигне репродуктивна зрелост.

б) **Внатрешни џкива**. - Во внатрешни ткива спаѓаат: *џкиваџа на централниот цилиндар*

Под примарната кора доаѓаат внатрешните или *џкиваџа на централниот цилиндар*.

Централниот цилиндар и тука започнува со *џерицикл*, кој е сместен непосредно под ендодермисот. Кога е еднореден, меристемски е активен и од него можат да се образуваат адвентивни пупки и корења, а кога е повеќереден, обично клетките се склерифицираат, во склеренхимски влакна.

Под перициклот, централниот цилиндар е исполнет со *џаренхимско (најчесто основно) џкиво* во кое се распоредени *сџроводниџе снџчиња*.

Спроводните снопчиња најчесто се *отворени колатерални* и распоредени во еден круг, а поретко доаѓаат како биколатерални и распоредени во два круга (како во стебло на тиква). Често пати отворените колатерални спроводни снопчиња се опкружени со механичко склеренхимско ткиво, кое ги заштитува снопчињата.

Паренхимското ткиво кое се наоѓа во средината на централниот цилиндар ја образува *срцевинаџа*, која преку *џаренхимскиџе зраци на срцевинаџа*, кои се наоѓаат помеѓу две снопчиња, комуницира со паренхимот на кората.

Срцевината главно е изградена од сунгерасто распоредени паренхимски клетки од кои најголеми се централните. Кон периферијата постепено се смалуваат и на тој начин ја образуваат т.н. околусрцевинска или перимедуларна зона.

Во срцевината на централниот цилиндар понекогаш може да има и други ткива а најчесто тоа се секреторни структури.

Ваквата градба на централниот цилиндар позната е како *снџчесџа*, бидејќи спроводните снопчиња тука се јасно диференцирани како отворени и одвоени едно од друго.

Овој тип стебло е карактеристичен за голем број дикотиледони, кај кои прокамбиумот во вегетативниот конус се формира непрекинато, од што подоцна се диференцираат спроводни снопчиња.

Додека кај други растенија прокамбиумот се формира како непрекинат прстен, кој фломот и ксилемот ги формира исто во непрекинати прстени, односно не се образуваат снопчиња.

Оваа градба на стеблото позната е како *неснџчесџа* и е карактеристична за повеќето дрвенести растенија.

Примарна градба на стеблото кај монокотиледони растенија

Кај монокотиледоните под епидермисот на стеблото се наоѓа *склеренхимско механичко ткиво*, уште наречено *хиподермис*, кој ја дава масата на примарната кора. Кај нив коленхимското ткиво е реткост.

Паренхимот на примарната кора кој обично е слабо развиен не е одвоен од паренхимот на централниот цилиндар, бидејќи во стеблото на монокотиледоните не се образува *ендодермисот* и *перциклоид*. Масата на стеблото ја дава *паренхимот на централниот цилиндар* во кој се распоредени (расфрлени без некој посебен ред) *затворени колапирални спроводни снопиња*. Периферните снопиња се помали, погусто распоредени и опкружени со добро развиено склеренхимско ткиво, а кон средината се поголеми и поретки.

Ваква градба најдобро може да се види на напречен пресек на стебло од пченка (*Zea mays*).

Стеблата на монокотиледоните растенија се одликуваат со исклучителна механичка цврстина која всушност се должи не само на развиеното склеренхимско ткиво, туку и на дополнителната склерификација на епидермисот и паренхимското ткиво што е под епидермисот.

Секундарна градба и секундарно растење на стеблото

Кај сите растенија, без исклучок дали се тревести или дрвенести, младите стебла имаат примарна градба. Тревестите растенија таквата градба ја задржуваат до крајот на животот. Додека кај сите голосемени растенија, и голем број од дикотиледоните, има секундарно растење на стеблото, кое е како резултат од активноста на секундарните меристемски ткива - камбиум и фелоген.

Од камбиумот се диференцираат ткивата на секундарната кора и секундарното дрво, а од фелогенот перидермисот и мртвата кора.

Со образувањето на секундарните ткива примарните главно се деформираат и делумно разрушуваат, а стеблата на тој начин секундарно се задебелуваат.

Според претходно опишаните два типа примарна градба на стеблото (снопчеста и неснопчеста), кај дикотиледоните разликуваме два типа на формирање на камбиум, односно на секундарно задебелување.

Кај *снопчестите* стебла камбиумот е претставен како снопчест (или уште познат како фасцикуларен), помеѓу фломот и ксилемот. За да започне секундарното растење кај овие растенија, снопчестиот камбиум од одделните снопиња се поврзува и се формира непрекинат камбијален прстен. Поради тоа кај овие растенија преодот од примарна во секундарна градба на стеблото јасно може да се набљудува.

Тоа настанува на тој начин што паралелно со активноста на снопчестиот камбиум, секундарно се реактивираат и паренхимски клетки од зраците на срцевината помеѓу две снопиња. Притоа се добиваат низи од камбијални клетки кои ги поврзуваат краевите на снопчестиот камбиум од двете соседни снопиња. Таквите камбијални низи познати се како *меѓуснопчест* (или *интерфасцикуларен*) камбиум.

Со поврзувањето на снопчестиот и меѓуснопчестиот камбиум се добива непрекинат камбијален прстен.

Кај некои растенија и меѓуснопчестиот камбиум образува нови спроводни снопиња кои се фузираат (спојуваат) со старите и при тоа се губи снопчестата градба, а стеблата изгледаат како да имаат неснопчеста градба.

Додека кај растенијата кои имаат неснопчеста градба на стеблото, камбиумот се формира како непрекинат прстен уште во примарното стебло, поради што кај нив тешко со сигурност може да се каже кога завршува примарната а кога започнува секундарната градба.

Било на кој начин да е формиран камбиумот, тој понатаму функционира на исти начин.

Како што е познато камбиумот е изграден од вретеновидни и зрачни иницијални клетки.

Вретеновидните иницијали даваат производни кои се диференцираат во оскин (или надолжен) ткивни систем на секундарното стебло, додека од производните клетки на зрачните иницијали се образува зрачни (или напречни) ткивни систем (т.е. ткивата на зраците) на секундарното стебло.

Камбиумот инаку е претставен од еден ред на камбијални иницијали кои заедно со најблиските производни клетки ја образуваат т.н. КАМБИЈАЛНА ЗОНА.

Камбијалните иницијали и нивните производни клетки со тангенцијални делби продуцираат клетки центрифугално и центрипетално т.е. од двете страни на камбијалната зона. Надворешните (центрифугалните) се диференцираат во ткива на секундарната кора (*секундарен флоем, ликни влакна и паренхимски клетки*) а клетките одделени кон внатре (центрипетално) од камбиумот, ги образуваат елементите на секундарното дрво: (*секундарен ксилем, склеренхимски (либриформ) влакна и паренхимски клетки*). Како во коренот и во стеблото камбиумот многу повеќе продуцира секундарно дрво одколку секундарна кора.

Непрекинатото зголемување (продуцирање) на секундарното дрво од друга страна за да не дојде до прекинување на камбијалниот прстен бара постојано зголемување во бројот на камбијалните иницијали.

Камбиумот обично не е активен преку целата година. Во пределите кајшто се сменуваат зимата и летото, неговата активност е периодична. Во наши услови тој се активира во пролетта, а престанува во крајот на вегетативниот период.

Хистолошки состав (елементи) на секундарното дрво

Кога ќе се направи напречен пресек на стебло од дрвенесто дикотиледоно растение, се гледа дека во центарот е задржана примарната срцевина околу која е примарното дрво кое е претставено од тенок слој на деформирани дрвесински елементи. Помеѓу примарното дрво и камбиумот се формира секундарното дрво.

Најсигурни знаци за препознавање на секундарното од примарното дрво преставува должината на спроводните садови, бидејќи спроводните

садови на секундарното дрво. секогаш се покуси од последните спроводни садови на примарното дрво.

Во секундарното дрво разликуваме: ОСНИ и ЗРАЧНИ ткивни системи.

Осниот ткивни систем го сочинуваат елементи кои имаат вертикален т.е. надолжен правец на протегање, додека во зрачниот ткивни систем елементите се со напречен т.е. радијален правец на протегање.

Поради ова клетките на осниот систем на напречен пресек на стеблото се сечат напречно а на надолжен радијален и тангенцијален пресек се сечат надолжно. Додека клетките на зрачниот систем на напречен или надолжен радијален пресек на стеблото се сечат надолжно, а на надолжен тангенцијален пресек се сечат напречно.

Осниот ткивни систем завзема поголем дел односно ја дава масата на секундарното дрво.

Тука влегуваат елементи на: спроводно, механичко, паренхимско и жлездено ткиво.

Спроводно ткиво е претставено од ксилемски спроводни елементи: трахеиди и трахеи.

Механичко ткиво е претставено од влакнести трахеиди и либриформ влакна.

Паренхимско ткиво претставено е од живи клетки преку кои осниот систем се поврзува со живите клетки на зраците а преку нив и со живите клетки на срцевината и ткивата на секундарната кора.

Жлездено ткиво главно е претставено од шизогени канали.

Зрачниот ткивни систем (или системот на зраците) на секундарното дрво изграден е од живи паренхимски клетки поредени во зраци кои обично започнуваат од камбиумот и доаѓаат на различна длабочина во секундарното дрво. Зраците кои достигнуваат до срцевината познати се како срцевински (или примарни) зраци, а оние што не достигнуваат до срцевината се секундарни (или радијални) зраци, кои обично се покуси од примарните зраци.

Освем различна должина зраците во секундарното дрво имаат различна ширина т.е. дебелина и височина. Според ширината (дебелината) зраците можат да бидат: едноредни, дворедни и многуредни, а според височината можат да бидат високи и ниски.

Додека според составот разликуваме:

-хетероцелуларни зраци (бидејќи се изградени од лежечки или издолжени т.е. хоризонтални и од исправени или стоечки т.е. вертикални клетки) и

-хомоцелуларни зраци (кои се изградени само од хоризонтални т.е. лежечки клетки).

Поради сезонската активност на камбијалниот прстен, секундарното дрво се формира во последователни таканаречени *присрасени слоеви*. На напречен пресек овие слоеви личат на концентрични прстени и бидејќи се формираат во текот на една година се нарекуваат *годишни слоеви* (годови или *присрасени*).

Во секундарното дрво годовите јасно се одвојуваат еден од друг, бидејќи помеѓу есенската дрвесина од едниот прстен и пролетната дрвесина

од наредниот прстен постои јасна граница. Поточно, есенската (или касната) дрвесина е потемна и погуста, бидејќи е изградена од помали клетки со појаки задебелувања на клеточните ѕидови, додека пролетната (или раната) е посветла, помека и порастресита, зашто е изградена од поголеми клетки кои имаат послабо задебелени клеточни ѕидови.

Во хистолошкиот состав на секундарното дрво на голосемените и на дикотиледоните растенија постои суштинска разлика, поточно секундарното дрво на голосемените растенија се карактеризира со следните хистолошки одлики:

Спроводното ткиво кај нив претставено е само со трахеиди (со малубројни исклучоци кои имаат и трахеи).

Има влакнести трахеиди меѓутоа нема либриформ склеренхимски влакна.

Трахеидите кај нив се многу долги и покрај спроводна обавуваат и механичка функција.

Ова покажува дека секундарното дрво на голосемените растенија сеуште носи примитивни белези.

Паренхимското ткиво посебно во осниот систем е слабо развиено скоро отсуствува.

Некои од голосемените растенија имаат шизогени смолни канали само во осниот, други имаат само во зрачниот, додека трети имаат и во осниот и во зрачниот ткивни систем.

Секундарното дрво кај дикотиледоните растенија има многу сложен состав.

Спроводното ткиво главно (кај повеќето) е претставено и од трахеиди и од трахеи, механичкото ткиво претставено е со влакнести трахеиди и либриформ влакна, додека паренхимското ткиво добро е развиено и во двата (осниот, зрачниот) система.

Хистолошки состав (елементи) на секундарната кора

Народниот термин кора на дрвото се совпаѓа со поимот секундарна кора, која ги опфаќа сите ткива што се диференцирани од клетките кои се продуцирани надворешно (центрифугално) од камбиумот.

Во почетокот секундарната кора е составена од флоем, остатоци од примарната кора и епидермис.

Подозна кога ќе се активира фелогенот (во примарната кора) и се формира перидерм или мртва кора, епидермисот и примарната кора отпаѓаат, така што секундарната кора е составена само од секундарни ткива.

Секундарната кора ја има истата општа градба на секундарното дрво, бидејќи и таа е изградена од ОСНИ и ЗРАЧНИ ткивни системи, соодветно на системите од секундарното дрво.

Зраците од секундарната кора заедно со зраците на секундарното дрво всушност прават еден целосен зрачни систем на стеблото. Близу до камбиумот обично тие се еднакви по висина и ширина со зраците во дрвесината (дрвесинските), освем кај некои растенија, (како кај липата), каде во резултат на дополнителното нарастување се рашируваат. Додека по

должина зраците на кората се доста покуси во споредба со зраците од секундарното дрво. Зраците на кората исто така можат да бидат: едноредни, дворедни и многуредни и се изградени од лежечки и стоечки или само од лежечки живи паренхимски клетки исто како и дрвесинските зраци.

Осниот систем на секундарната кора е изграден од елементи на: спроводно, механичко, паренхимско и жлездено ткиво.

Спроводнојо ткиво во секундарната кора претставено е од флоемски спроводни елементи (ситести клетки или ситести цевки и клетки придружнички).

Механичкојо ткиво во секундарната кора претежно е претставено од склеренхимски флоемски (т.е. ликини) влакна.

Паренхимскојо ткиво е претставено од живи клетки што имаат тенки целулозни клеточни ѕидови и кои не одрвенуваат.

Жлезденојо ткиво најчесто е претставено од поединечни жлездени клетки, шизогени и лизигени жлезди, млечни цевки, смолни и слузести канали и др.

Кај ткивата од осниот систем на секундарната кора за разлика од осните ткива на секундарното дрво не е изразена сезонската активност на камбиумот.

Секундарната кора на голосемените растенија и кај дикотиледоните растенија не е со иста градба.

Голосемените растенија обично имаат попримитивно изградена секундарна кора. Кај нив претежно зраците се едноредни и изградени само од паренхимски клетки. Додека осниот систем е изграден од ситести клетки, паренхимски клетки и многу повеќе ликини влакна. Радијалниот распоред кој е карактеристичен за камбијалните клетки се задржува и кај трајните ткива на секундарната кора.

Кај многу голосемени растенија во секундарната кора има шизогени смолни канали.

Во секундарната кора кај дикотиледоните растенија зраците можат да бидат: едноредни, дворедни и многуредни. Осниот систем обично е изграден од ситести цевки и клетки придружнички, ликини влакна и паренхимски клетки. Кај дикотиледоните растенија понекогаш и во зрачниот систем и во осниот систем може да има склереиди, шизогени и лизигени жлезди, млечни цевки и специјализирани клетки кои содржат гликозиди, танини, алкалоиди, етерични масла и др.

Секундарната кора кај некои растенија липа (*Tilia*) и винова лоза (*Vitis*), има доста ликини влакна и тоа поредени во тангенцијални низови, кај други растенија пак (како кај *Daphne*), ликините влакна се малку и расфрлени помеѓу другите ткива на оскиниот систем, додека кај трети ликините влакна отсутствуваат т.е. ги нема.

Познато е дека во секундарното стебло има остатоци и од примарните ткива на стеблото, меѓутоа, во кората има и ткива образувани од фелогенот. Поради тоа кората на стеблото со секундарно растење не е претставена само од ткивата на секундарната кора туку и ткивата на перидермот и мртвата кора што се образувани од фелогенот.

Стеблата кај монокотиледоните растенија обично задебелуваат толку колку дозволува нарастувањето на клетките. Во овој случај стеблата

се задебелени меѓутоа тие се изградени само од примарни ткива т.е. имаме примарно задебелени стебла.

Преминување на спроводните снопиња од корен во стебло

Спроводните снопиња на стеблото се разликуваат од спроводните снопиња на коренот по следните две особини:

1. Тие се колатерални или биколатерални и
2. Бидејќи протоксилемот е центрипетално (т.е. внатрешно) а метаксилемот центрифугално (надворешно) ксилемот има т.н. ендархна градба, спротивно од ксилемот во коренот кој има егзархна градба.

Од ова произлегува дека при преминувањето од корен во стебло спроводните снопиња треба да преминат од радијални во колатерални, притоа ксилемот поминува од егзархни во ендархни. Ваквото преминување се случува во т.н. преодна зона на стеблото, која се наоѓа помеѓу кореновиот врат и котиледоните или уште позната како подкотиледонско колено или хипокотил.

Ендархната градба на ксилемот кај колатералните снопиња бара задолжително преминување на егзархниот ксилем од коренот во ендархни во стеблото. За да се постигне тоа ксилемот задолжително треба да се заврти (ротира) за 180° при самото диференцирање по должината на хипокотилот. Ова всушност е првиот процес кој треба да се случи при преминувањето на снопињата од коренот во стеблото.

Во флоемските снопиња (групи) такво ротирање не се случува така да егзархната градба останува и во коренот и во стеблото.

Вториот процес кој се случува е поместувањето на ксилемот и флоемот така да во спроводното снопче на стеблото тие заземат колатерална положба. Тоа значи или ксилемот треба да се измести (при ротирањето) и да дојде од внатрешната страна на флоемот или флоемот со поместување (без ротирање) да дојде од надворешната страна на ксилемот, а понекогаш потребно е да се изместат и ксилемот и флоемот. Поместувањето на спроводните снопиња најчесто е после нивното разцепување и делење на два дела (половинки) или повеќе делови, а потоа половинките (деловите) од соседните снопиња се спојуваат (фузираат), а поретко има спојување на цели снопиња.

Преминувањето односно реструктурирањето на снопињата уште повеќе се усложнува ако постои разлика помеѓу бројот на снопињата во коренот и стеблото.

1. Кога бројот на снопињата во коренот и стеблото е еднаков преминувањето се врши со делење на половинки и нивно спојување само со промена на местоположбата или на ксилемот или на флоемот.

2. Додека кога бројот на снопињата во стеблото е поголем, преминувањето се врши со делење и поместување и на флоемот и на ксилемот без да дојде до спојување (фузија), а за тоа време ксилемот ротира за 180° .

3. Кога бројот на снопињата во коренот е поголем од бројот во стеблото, во стеблото има спојување на цели флоемски и на ксилемски

снопчиња (групи) при што ксилемските групи кои ќе го променат местото и ќе се поделат.

Преминување на спроводните снопчиња од лист во стебло

Лисни следи и лисни лакуни се поими со кои се карактеризира тесната врска на спроводното ткиво од стеблото и листот.

Од секој нодиум на стеблото едно или повеќе спроводни снопчиња се отклонуваат кон надвор и навлегуваат во листот што е прикремен во соодветниот нодиум. Оној дел на спроводните снопчиња кој е во стеблото а се наоѓа помеѓу основата на листот и местото каде се пробива помеѓу другите ткива на централниот цилиндар се нарекува лисна следа.

Преминувањето на лисните следи од листот во нодиумот на стеблото е под одреден агол.

Кај некои растенија лисните следи се присоединуваат кон спроводните снопчиња на централниот цилиндар или кон лисните следи на погоре распоредените листови во нодиумот на кој е прилепен листот. Меѓутоа, кај други растенија тоа станува одкако ќе поминат низ една или повеќе интернодиуми.

Лисните следи кај монокотиледоните растенија обично секогаш одат раздвоени без да образуваат анастомози (попречни врски) помеѓу одделните следи.

Вистинското сливање на лисните следи кое се набљудува кај дикотиледоните, монокотиледоните растенија го немаат.

Очигледно е дека кај монокотиледоните растенија спроводните снопчиња на стеблото произлегуваат (водат потекло) од листот, односно тие се лисни следи и вистински стеблени снопчиња кај нив отсуствуваат или се реткост. Секое снопче започнува од основата на некој лист и се спушта под извесен наклон надолу кон надолжната оска на стеблото. Подолу наклонот се губи и снопчето се спушта паралелно на главната оска, за да потоа повторно се отклони од главната оска и упати кон периферијата на стеблото.

На овој начин всушност се објаснува расфрлениот распоред на спроводните снопчиња во стеблото кај монокотиледоните растенија.

Во стеблото на дикотиледоните растенија лисната следа пред да си завземе место во централниот цилиндар, наспроти неа се формира повеќе или помалку широк зрак од паренхимско ткиво наречен лисна лакуна.

На напречен пресек на стеблото лисната лакуна слична е на меѓуснопчестата зона и тешко со сигурност може да се разликува од неа. Најдобро се препознаваат (разликуваат) лисните лакуни кај растенијата каде спроводните ткива во интернодиумите образуваат непрекинат прстен (цилиндар).

ЕВОЛУЦИЈА НА СТЕЛАТА И СНОПЧИЊАТА

Еволуцијата во примарната градба на коренот и стеблото обично се објаснува со т.н. стеларна теорија (денес позната е како учење за градбата и еволуцијата на осните органи кај вишите растенија), прв пат формулирана од ВАН ТИГЕМ (1886),

Согласно оваа теорија спроводните ткива заедно со сврзувачкото паренхимско ткиво на осните органи, преставуваат една целина означена со терминот STELA, всушност таа ги опфаќа ткивата на централниот цилиндар на коренот и стеблото.

Во еволуцијата на растенијата стелата претрпела суштински промени, кои на крај довеле до таква градба на централниот цилиндар како порано е опишан во примарната градба на стеблото кај дикотиледоните и монокотиледоните растенија.

За најпросто изградена се смета ПРОТОСТЕЛАТА која се сретнува во три форми, како: хаплостела, актиностела и плектостела.

Хаплостелата е карактеристична за најстарите виши растенија (*Rhynia sp.*), каде централниот цилиндар изграден е само од спроводни ткива со концентричен распоред, т.е. внатрешниот ксилем е опкружен со флоем.

Со појавувањето на листовите протостелата се разрастува (зголемува), при што ксилемот ја зголемува својата површина и добива ѕвездовидна форма, поради што оваа протостела се нарекува актиностела. Тука сеуште има просто изградено стебло со одсуство на ендодермис и перицикл.

Кај денешните преставници на *Lycopodiophyta*, стеблото има посложена градба, а стелата е позната како плектостела. Ксилемот кај плектостелата е во вид на ленти кои се спојуваат една со друга а помеѓу ксилемот и околу ксилемот доаѓа флоемот. Централниот цилиндар завршува со еднореден перицикл а кората е одделена со ендодермис.

Следната етапа во еволуцијата на стелата е појавата на срцевината. Така од протостелата се добива СИФОНОСТЕЛА, која се сретнува во две форми, како ектофлојна и амфифлојна сифоностела.

Кај ектофлојната сифоностела флоем има само од надворешната страна на ксилемот, додека кај амфифлојната сифоностела и од внатрешната, односно од двете страни на ксилемот.

Еволуцијата на оваа стела продолжила да тече во правец на зајакнување т.е. збогатување на стелата со паренхимско ткиво.

Појавата на паренхимско ткиво во стелата всушност е израз на општата тенденција за витализација (оживување) на ксилемот, кое пак од друга страна доведува до постепено прекинување на континуираните ксилемски и флоемски појаси во централниот цилиндар, односно до распаѓање на помали делови наречени меристели.

После ваквите промени од амфифлојната сифоностела се добива ДИКТИОСТЕЛА а од ектофлојната ЕУСТЕЛА.

Диктиостелата ја сретнуваме кај папрати каде меристелите преставуваат амфикрибрани (хадроцентрични) спроводни снопчиња. Додека еустелата карактеристична е за голосемените и дикотиледоните растенија чии меристели преставуваат отворени колатерални спроводни снопчиња.

Кај диктиостелата и еустелата срцевината на централниот цилиндар се поврзува со паренхимското ткиво на кората преку зраците на срцевината. Паренхимското ткиво кај овие стели толку е развиено што спроводните снопчиња изгледаат како да се потопени во него.

Еволутивно од ектофложната сифоностела се образува и АРТОСТЕЛАТА, ја има во стеблото на членестостеблените растенија (*Equizetales*), која има централна празнина и колатерални снопчиња со протоксилемски лакуни,

Највисок степен во еволуцијата на стелата имаме кај монокотиледоните растенија, позната како АТАКТОСТЕЛА, каде меристелите преставуваат затворени колатерални спроводни снопчиња, безредно разфрлени низ паренхим на централниот цилиндер од стеблото.

Врз база на стеларната теорија можеме да констатираме дека во процесот на еволуцијата, стелата на коренот има претрпено помалку измени, додека посуштински измени настанале во стелата на стеблото, бидејќи со формирањето на спроводните снопчиња стеблото треба да ги распредели хранливите материи до коренот и листот.

ЛИСТ (лат. Folium)

Листот е главен орган за фотосинтеза и транспирација. Овие функции ги одвојуваат и основните карактеристики за градбата на листот. Во согласност со неговата функција е големата површина што листот ја поседува.

Листот секогаш тесно е поврзан со стеблото, меѓутоа листот филогенетски е помлад од стеблото. Првите сувоземни растенија немале листови и фотосинтезата се одвивала во изданокот.

Во поглед на потеклото на листот се смета дека во еволуцијата на растенијата листовите се јавуваат како:

-ЕНАНЦИИ (т.е. како егзогени израсходи на осните органи) и

-КЛАДОДИИ (во резултат на сплеснување и сраснување на крајните (теломни) оски од дихотомно разгранетото растително тело).

Образување на листот

Во индивидуалниот (онтогенетски) развиток на растенијата листот се формира со активноста на врвното стеблено меристемско ткиво. Како резултат на делбената активност на клетките од периферните слоеви на туниката се образуваат испакнатини т.н. лисни зачетоци (или лисни примордии) од кои подоцна ќе се развијат листови.

Кај повеќето скриеносемени растенија во образувањето на лисните примордии учествуваат епидермалниот и еден до два субепидермални слоја на туниката од врвното стеблено меристемско ткиво. Додека кај некои скриеносемени растенија тие се образуваат само од епидермалниот слој.

Подоцна од врвот на испакнатината (зачетокот на листот) се образува лисната плоча (лиската) и дршката на листот а од основата, основата на дршката и прилисници.

Листот се развива базипетално, односно врвот на листот се диференцира порано од основата, а последна се формира лисната дршка (доколку ја има листот) додека листовите обично се образуваат акропетално, најмладите листови се врвни а постарите се во основата.

Со активноста на маргиналниот и субмаргиналниот меристем се формира лиската. Од маргиналниот меристем се образуваат горниот и долниот епидермис а од субмаргиналниот ткивата на мезофилот.

Кај диференцираните односно зрели листови нема меристем, што значи листот е орган со ограничено растење. Исклучок од ова прават листовите кај папратниците, кај кои меристемското ткиво долго се задржува на врвот, со што овие листови растат продолжено време скоро неограничено.

Во листот најрано се диференцира спроводниот систем, додека основното ткиво т.е. мезофилот на листот се диференцира после диференцирањето на спроводното и епидермалното ткиво.

Категории на листови

Кај семените растенија, според градбата, функцијата и местоположбата на стеблото и изданокот, разликуваме повеќе категории (типови) на листови: долни, средни и горни листови.

Долни (или **прикоренски**) **лисцови** или познати како КАТАФИЛИ, најчесто се лушпести и не се зелени. Тука се опфатени лушпите на луковиците, ризомските лушпи, надворешните лушпи на пупките и други, кои можат да имаат пред сè заштитна функција или резервна.

Средни (или **вегетативни**) **лисцови** (т.е. ТРОФОФИЛИ) претставуваат главните фотосинтетизирачки органи на растението.

Горни лисцови (или ГИПСОФИЛИ), се прицветните листови, или уште наречени брактеи кои имаат повеќе заштитна функција.

Составни делови на листот

Диференцираниот т.е. оформениот вегетативен лист најчесто е составен од: *лиска* (или *лисна плоча*), *лисна дршка* и *лисна основа*.

Лиската (или *лисната плоча*) е најважниот дел во кој се обавуваат главните физиолошки функции на листот и има најголема површина во однос на останатите делови на листот.

Целата лиска е испреплетена од мноштво жили, кои ја даваат *нерватурата на лисцот*, што појасно се гледа од долната (вентралната) страна на лиската. Нерватурата на лиската, до хлоренхимот ја донесува водата и растворените минерални материи а ги однесува асимилатите кон другите делови на растението.

Според нерватурата, разликуваме листови со *паралелна* и *мрежеста* нерватура.

Листовите со паралелна нерватура, карактеристични за повеќето монокотиледони растенија, имаат жили што се еднакви и со паралелен правец на протегање во лиската.

Во листовите со мрежеста нерватура се издвојува една главна (или централна) жила, од која странично излегуваат жили кои формираат една густа мрежа богата со ситни жили кои најчесто меѓусебно се поврзани со анастомозни жили. Овој тип нерватура карактеристичен е за листовите на повеќето дикотиледони растенија.

Лиската според конзистенцијата може да биде: ципеста, кожеста и месеста или сочна.

Стебловидната лисна дршка ја прикрепува лиската за стеблото и го поставува листот во одредена положба во однос на светлината. Должината и формата на лисната дршка може да биде различита.

Листови без лисни дршки се седечки (или приседнатии).

Местото кајшто листот се прикрепува за стеблото преставува лисна основа. Кај некои растенија лисната основа или целата лисна дршка преминува во лисен ракавец. Кај житните растенија лисниот ракавец целосно го опфаќа интернодиумот.

Од лисната основа кај некои растенија се формираат мали листовидни творби наречени прилисници. Најчесто прилисниците се два и се разликуваат од лиската по големина и по анатомската градба.

Поделба (класификација) на листови

Листот е еден од најваријабилните растителни органи, така да постои големо разнообразие во формата, големината и распоредот на листовите. Ваквата појава од друга страна во голема мера ја отежнува нивната поделба т.е. класификација.

Листовите според бројот на лиските што се наоѓаат на една дршка најчесто ги делиме на две големи групи: **прости и сложени листови**,

1) **Прости листови** т.е. листови со една лиска се најчестиот облик на листови во растителниот свет.

Простите листови според морфологијата на рабовите на лиската можат да бидат: целокрајни и нецелокрајни

а) **ЦЕЛОКРАЈНИТЕ** пак од своја страна можат да бидат:

-целокрајни со рамна лиска (карактеристични за повеќето скриеносемени растенија) кои можат да бидат најразличити: *пиркалезни*, *јајцевидни*, *срцевидни* и др.

-целокрајни со нерамна лиска (како кај голосемените растенија) од кои повеќето се: *игловидни*, *шиловидни*, *нишковидни* и др. Лиската кај овие листови на напречен пресек може да биде: *триаголна*, *ромбична*, *кругла*, *елипсоидна* и со друга форма.

б) **НЕЦЕЛОКРАЈНИТЕ** прости листови според степенот на засечувањето на лиската можат да бидат: *назабени*, *насечени* и *врезани*, и др., кои пак од своја страна можат да бидат: *длановидни* и *перастии*.

2) **Сложен е лиснои** кога на една лисна дршка има повеќе од една лиска.

Според бројот на лиските и формата, разликуваме: *двојни*, *тројни*, *длановидни*, *перастии*, *перистии* и др.

Често при класификацијата (поделбата) на листовите и кај простите и кај сложените се зема формата (обликот) на основата, врвот и работ на лиската.

Хетерофилија

Кај некои растенија вегетативните листови на една единка можат да се разликуваат морфолошки, таквата појава е позната како *хетерофилија*.

Типичен пример за хетерофилија имаме кај *водното лутиче* (*Ranunculus aquatilis*), бидејќи листовите што се во водата се расечени, а над водената површина се целокрајни.

Хетерофилијата карактеристична е и за *бриленои* (*Hedera helix*) каде вегетативните листови се 3-5 делни, а на цветните гранки се образуваат целокрајни и јајцевидни листови.

Додека АНИЗОФИЛИЈА преставува појава кога листовите на еден изданок се различни и поредени, се во различит хоризонтален правец, пример како кај *Selaginella* каде листовите се поредени во четири редови наизменично од мали и големи листови.

Димензии и должина на живеењето (листокап) на листот

Листовите можат да бидат со различни димензии. Мали листови имаат голосемените (иглолисните) растенија, а од скриеносемените растенија обично мали листови имаат некои пустински и полупустински растенија.

Со необично големи димензии се одликуваат листовите на некои тропски растенија, пример, кај бразилската палма (*Raphia tedigera*) тие достигнуваат 25 m должина, а до 12 m ширина.

Растенијата со големи листови обично имаат малку листови, а кај растенијата со мали листови нивниот број е голем.

По правило, листовите живеат, еден вегетативен период или неколку месеци.

Кај некои растенија кои живеат во сушни и топли области, листовите егзистираат само неколку недели или неколку денови, а по нивното отпаѓање фотосинтезата се одвива во зеленото стебло.

Подолго време (просечно 1,5 - 5 години) егзистираат листовите кај зимзелените голосемени растенија. Меѓутоа, бидејќи секоја година се образуваат нови листови, а старите постепено отпаѓаат според возраста, растенијата се вечно (постојано) зелени, па уште се познати како зимзелени растенија. Тропските вечно зелени растенија листовите во просек ги задржуваат 2 - 15 години.

Најкарактеристичен пример за долг живот се листовите кај *Welwitschia mirabilis*, бидејќи живеат и повеќе од (100) години, т.е. живеат колку и самото растение.

Масовното отпаѓање на листовите кај растенијата познато е како *лисџокап*. Растенијата кај кои секоја година листовите се менуваат се *лисџокапни*. По отпаѓањето на листовите, на стеблото остануваат лузни, кои потекнуваат од прекинатите спроводни снопови.

Всушност, оваа појава е биолошка адаптација за презимување на растенијата. Со отпаѓањето на листовите, растението ја исклучува огромната лисна површина од транспирација во текот на зимскиот период, кога поради ниските температури водата е недостапна.

Метаморфози на листот

Како кај другите вегетативни органи, и кај листот се сретнуваат најразлични метаморфози.

Поважни метаморфози на листот се:

1. *Ласиариите* (или мустачките) кои претставуваат издолжени израстоци со кои растението се прикрепува за други постабилни предмети (подлоги). Кај повеќето претставители од фамилија на тикви (*Cucurbitaceae*) во ластари се метаморфозираат целосно листовите, слична појава има и кај некои легуминозни (*Leguminosae*). Меѓутоа, кај повеќето легуминози (граорици) во ластари се метаморфозираат само врвните (горните) делови на листовите.

Многу поретко во ластари се метаморфозираат лисните дршки како кај *Trapeolum majus* или кај *Smilax* во ластари се метаморфозираат прилисниците.

2. *Трнови* (или *лисните ирчиња*). Во трнови најчесто се метаморфозираат одделни делови на листот, а многу ретко цели листови. Кај многу растенија (*Cirsium*, *Carduus* и др.) во трн се метаморфозираат краевите на жилите од лиската. Метаморфоза на цели листови во трнови сретнуваме кај многу кактуси.

3. *Лушпи*. - Такви се ципестите и кожестите лушпи на луковиците, лушпите на ризомите, покровните лушпи на пупките и др.

4. *Филоди*. - Кај некои австралиски видови на акации (*Acacia*) како растенија кои имаат доста редуцирана лиска, лисните дршки им се метаморфозираат во широки листовидни творевини кои функционално не се разликуваат од листот. Таквите творевини се познати како *филоди*. Овие метаморфози карактеристични се за некои

5. *Лисни сукулентии*. - Тоа се листови кои ја задржале основната фотосинтетска функција, меѓутоа, имаат силно развиен водоносен паренхим, поради што доста се месести и сочни. Такви се листовите кај *Aloe*, *Agave* и др. Потоа сочни и месести се внатрешните лушпи на луковиците кои имаат и доста резервни хранливи материи.

6. Кај *карниворниите* (инсектојадните) растенија, се метаморфозираат лиската и лисната дршка, во специфични уреди за фаќање и разградување на животни а најчесто тоа се инсектите.

Анатомска градба на листот

По својата анатомска градба листот суштински се разликува од градбата на стеблото. Листот има специфични карактеристики на анатомската градба кои се во тесна врска со главната функција на листот - фотосинтезата.

По правило поодделно се разгледува анатомската градба на листот кај скриеносемените и голосемените растенија.

Анатомска градба на лист кај скриеносемените растенија

Анатомската градба на листот кај скриеносемените растенија се однесува за вегетативните (средните) листови, каде имаме диференцирано лиска и лисна дршка.

а) *Лиска*. - Целата површина на лиската ја покрива примарно кожно ткиво т.е. *епидермис*.

Најчесто епидермисот на листот е еднореден и диференциран како горен (или адаксијален) и долен (или абаксијален) епидермис.

Горниот епидермис е изграден од поголеми клетки и обично е без стоми, додека долниот епидермис е од помали клетки, со потенка кутикула и има стоми.

Кај повеќето дрвја и грмушки листовите се хипостоматични бидејќи стоми имаат само по долниот епидермис, додека листовите кои имаат стоми само на горниот епидермис се епистоматични. Кај тревестите растенија обично стоми се наоѓаат по двата епидермиса и тие листови се амфистоматични.

Помеѓу двата епидермиса се наоѓа *асимилациониот паренхим* (или мезофил), што ја сочинува масата на листот во кој се сместени другите ткива на листот. Кај повеќето дикотиледони, мезофилот во листот е диференциран на: палисадно и сунѓересто паренхимско ткиво.

Палисадното паренхимско ткиво е изградено од издолжени цилиндрични клетки, поставени нормално на површината на листот (слично на столбчиња од каде иде и името палисадно или столбчест паренхим), густо збиени со мали меѓуклеточни простори. Клетките на палисадното ткиво се богати со хлоропласти и нивната функција главно е фотосинтеза. Може да биде еднореден, (како кај буката), или многуреден палисаден паренхим (кај растенијата во сушните предели) Под палисадното ткиво се наоѓа сунѓерестото ткиво. Помеѓу овие две ткива врската се остварува со т.н. *собирни клејки* на сунѓерестото ткиво, кои се во директен контакт со две или повеќе палисадни клетки.

Сунѓерестото паренхимско ткиво се наоѓа помеѓу палисадниот паренхим и долниот епидермис. Обично ова ткиво е изградено од тркалезни клетки, кои во споредба со палисадните клетки содржи помалку хлоропласти и богато е со меѓуклеточни простори. Ова ткиво со добро развиените меѓуклеточни простори е одговорно за транспирацијата.

Кај сукулентните растенија во мезофилот на листот има и водоносен паренхим.

Диференцирањето на мезофилот во палисадно и сунѓересто ткиво е во тесна зависност од положбата и осветлувањето на листот. Добро осветлените листови имаат добро развиено палисадно ткиво. Кај растенијата од влажни и сенчести станишта, мезофилот во листот не е диференциран на палисадно и сунѓересто ткиво.

Спроводните ткива во лиската образуваат жили или нерви, а сите заедно формираат сложена мрежа или нерватура на листот. Жилите всушност се изградени од спроводни снопчиња. Подебелите жили содржат по неколку, а тенките само по едно снопче. Спроводните снопчиња во листот обично се затворени колатерални, само кај некои голосемените растенија се застапени отворени колатерални снопчиња. Во лисните снопчиња ксилемот главно е ориентиран кон горниот, а флоемот кон долниот епидермис. Ваквиот распоред е резултат на тоа што снопчињата при излегувањето од стеблото и влегувањето во листот не се извртуваат.

При разгранувањето на жилите во мезофилот спроводните снопчиња постепено ослабуваат т.е. истенчуваат (се редуцираат), прво отстапуваат механичките елементи ако ги имало, а потоа се менува и хистолошкиот

состав на ксилемот и флоемот. Така од ксилемот со губењето на трахеите во снопчето остануваат само поединечни трахеиди кои слепо завршуваат во мезофилот. Паралелно со ова доаѓа и до редуцирање во флоемското спроводно ткиво, така кај дикотиледоните растенија ситестите цевки најпрво се стеснуваат а покасно и исчезнуваат на тој начин флоемот престанува да постои (т.е. егзистира).

Кај повеќето дикотиледони растенија, околу спроводните снопчиња се наоѓа прстен или обвивка. Меѓутоа не секогаш прстенот е паренхимски бидејќи кај некои дикотиледони спроводните снопчиња се обвиткани со склеренхимско ткиво.

Механичките ткива во листот обично се слабо застапени. Кај листовите на монокотиледоните, присутни се само склеренхимски влакна во форма на склеренхимски капи, над флоемот и ксилемот. Додека во листот на дикотиледоните, покрај склеренхимските влакна, има и коленхимско ткиво и тоа најчесто во форма на одделни групи клетки под епидермисот наспроти снопчињата.

б) *Лисна дршка*. -Анатомската градба на лисната дршка се разликува од градбата на лиската, многу поблиска е до примарната градба на стеблото.

Посебно голема е сличноста со стеблото по градбата на епидермисот.

Паренхимското ткиво на лисната дршка исто така потсетува на паренхимот на кората од стеблото, бидејќи имаат помалку хлоропласти во споредба со мезофилот.

Спроводните ткива се собрани во спроводни снопчиња кои како во стеблото можат да бидат колатерални, биколатерални и концентрични.

Механичките ткива во лисната дршка се распоредени како и во стеблото т.е. склеренхимот околу спроводните снопчиња а коленхимот обично субепидермално.

Типови на листови според појеклојот и распоредот на ткивата

Листовите на дикотиледоните растенија каде имаме диференцирање на палисаден и сунгераст паренхим познати се како листови со дорзовентрална градба (или дорзовентрални листови).

Кај халофитното растение *Salicornia herbacea* бидејќи листовите се исправени и со горната страна доближани до стеблото, вентралната страна секогаш е повеќе осветлена, на тој начин кај овие листови палисадното ткиво се јавува на анатомски долната страна, а сунгерестото ткиво доаѓа на анатомски горната страна. Всушност таквите листови имаат обратно дорзовентрална градба или се обратно дорзовентрални листови.

Кај некои растенија мезофилот целосно е еднороден (или палисаден или сунгерест) и тука не се издвојуваат дорзална (горна) и вентрална (долна) страна а таквите листови се еквивалентни или изолатерални т.е. листови со две исти страни.

Дорзовентралните и изолатералните листови се сметаат за бифацијални односно листови со две лица, бидејќи во нивното образување учествуваат и горната и долната анатомска страна на лисниот зачеток.

Има листови како кај кромид (*Allium*), и др., кои се образуваат само од анатомски долната страна на лисниот зачеток а горната страна не се доразвива. Таквите листови се познати како унифацијални или еднолицеви.

Кај *Allium* овие листови главно имаат цилиндрична форма.

Карактеристики во анатомската градба на листови кај житниите растенија

Листовите на житните растенија составени се од лиска и лисен ракавец.

Лиската од вентралната страна е глатка со јасно испакната средна жила а дорзалната страна им е брановидно испакната т.е. нерамна.

Епидермисот кај овие листови е изграден од два вида на основни епидермални клетки: издолжени и куси, поредени во правилни редови (низови). Стомите кај житните растенија изградени се само од куси клетки кои имаат специфична форма, што е опишана порано.

За епидермисот од листот на житните растенија карактеристични се и т.н. моторни или движечки клетки. Всушност тоа се големи клетки со тенки клеточни сидови и силно вакуолизирани. Овие клетки обично се по дорзалната страна на лиската во браздите помеѓу жилите. Моторните клетки образуваат моторни влакна сместени по должината на лиската.

Некои автори сметаат дека преку промена на тургорот во овие клетки се предизвикува исправање или свиткување на листовите т.е. на лиските.

Постојат и такви листови каде моторните клетки се слабо диференцирани и скоро не се разликуваат од епидермалните клетки.

Мезофилот на овие листови не е јасно разделен на палисаден и сунгерест паренхим т.е. најчесто е еднообразен.

Спроводните ткива во листот на житните растенија претежно се собрани во затворени колатерални снопчиња околу кои има паренхимски прстен.

Механичките ткива се од склеренхимски влакна кои главно се околу спроводните снопчиња а кај многу растенија склеренхимските влакна ги има под епидермисот во групи.

Анатомската градба на лисниот ракавец не се битно разликува од анатомската градба на лиската.

Анатомска градба на листови кај голосемениите растенија

Кај денешните голосемени растенија во формата на вегетативните листови постои големо разнообразие (шаренило).

Анатомската градба најдобро е проучена кај игличестите листови т.е. листовите на иглолистните растенија.

Формата на листот кај ове растенија е доста различита, што може да се види на напречен пресек, пример кај *Pinus nigra* -листовите имаат полукружна форма, кај *Pinus peuce* -имаат триаголна, кај *Picea pungens* -имаат квадратна, кај *Abies alba* -имаат елиптична и тн.

Формата на листот се зема како важен таксономски (систематски) карактер во детерминирањето на видовите.

Како кај скриеносемените растенија и листовите на голосемените растенија се изградени од: епидермално, паренхимско, спроводно, механичко и жлездено ткиво.

Епидермисот по целата површина на листот кај голосемените растенија е изграден од мртви клетки со задебелени и лигнифицирани клеточни сидови и однадвор покриени со силно развиена кутикула. Стомите се наоѓаат скоро по целата површина (од сите страни) на листот сместени во вдлабнатини т.е. се под нивото на епидермалните листови. Понекогаш епидермисот образува дебел восочен слој.

Под епидермисот се наоѓа хиподермисот кој може да биде од еден или неколку редови на склеренхимски клетки.

Масата на листот ја дава мезофилот т.е. хлоренхимот, кој е изграден од еднотипни живи клетки со тенки клеточни сидови и со јасно изразени внатрешни набори, со што се постигнува зголемување на асимилационата површина.

Кај некои голосемени растенија како кај елата (*Abies*) и др., хлоренхимот е диференциран на палисадни и сунѓераст паренхим.

Повеќето голосемени растенија во мезофилот на листот имаат смолни шизогени канали (жлезди).

Епидермисот, хиподермисот и мезофилот со смолните канали преставуваат надворешни ткива на листот кај голосемените растенија.

Додека централниот дел на листот е преставен од жилата (т.е. нерватурата). Кај *Pinus* (борот) и некои други голосемени растенија жилата од мезофилот е одделена со добро развиен ендодермис, кој е изграден од големи, безбојни и со дебели клеточни сидови клетки, кои понекогаш можат да содржат и скроб.

Во жилата на листот кај борот (*Pinus*) доаѓаат две спроводни снопчиња кои се од отворен колатерален тип со неактивен или слабо активен камбиум.

Непосредно до спроводните снопчиња има склеренхимски влакна додека делот помеѓу снопчињата и ендодермисот е исполнет со трансфузионо (или транзиторно) ткиво.

Во ова ткиво се издвојуваат живи паренхимски клетки со неодрвенети клеточни сидови и други мртви клетки со одрвенети тенки клеточни сидови и со дворчести пори.

Мртвите клетки бидејќи се издолжени и слични на трахеиди се наречени трансфузиони трахеиди и обично доаѓаат во близина на трахеидите од спроводните снопчиња, додека паренхимските живи клетки се поблиску до ситестите клетки.

Сето тоа пак зборува дека трансфузионите трахеиди ја пренесуваат водата со минералните соли од ксилемот на снопчињата до мезофилот на листот а живите паренхимски клетки ги пренесуваат асимилатите од мезофилот до флоемот на спроводните снопчиња. Во нив често се образува и транзиторни скроб.

ГЕНЕРАТИВНИ (РЕПРОДУКТИВНИ) ОРГАНИ

Генеративните органи го овозможуваат размножувањето на растенијата, а на тој начин го осигуруваат опстанокот на видовите.

Кај скриеносемените растенија има три генеративни органи: *цвет*, *семе* и *плод*.

Ц В Е Т (лат. FLOS)

Цветот е генеративен орган на скриеносемените растенија, кој овозможува, бесполово и полово размножување. По формирањето на спорите и гаметите и после оплодувањето, од него се образуваат семето и плодот.

Цветот претставува видоизмент изданок со ограничено растење, се образува од врвното стеблено меристемско ткиво. Како што е познато, во почетокот ова ткиво условува издолжување на стеблото, формирање на листови и странични пупки, меѓутоа, кога растението ќе достигне репродуктивна зрелост од него се образуваат цветите. Преминувањето на врвниот меристем од вегетативна во репродуктивна состојба станува постепено. Обично цветниот меристем кратко време е активен, т.е. неговата активност престанува со самото формирање на цветот. Тоа пак е причина што преминувањето на вегетативниот во репродуктивен цветен меристем кај едногодишните растенија доведува до неизбежна смрт.

Формирањето на цветните елементи најчесто има строг редослед, прво се формираат надворешните, а последни елементите од внатрешниот круг.

Елементи (или составни делови) на цветот

Цветот за стеблото обично е прикрен со *цветна дршка* (*Pedunculus*), а доколку таа отсуствува цветовите се приседнати. Цветната дршка преставува еден интернодиум кој се наоѓа помеѓу прицветниот лист и цветната ложа. Цветната дршка може да биде куса или долга, тенка или дебела или со низа други морфолошки одлики.

Цветната дршка завршува со силно скусен проширен дел со слабо изразени нодиуми, на кој се поредени цветните елементи, познат како *цветна ложа* (*Receptaculum*). Цветната ложа може да биде: рамна, испакната, издолжена или вдлабната.

Кај повеќето скриеносемени растенија, елементите на цветот што се распоредени на цветната ложа според градбата и функцијата можат да бидат: *защитни* (*стерилни*) и *репродуктивни* (*фертилни*) елементи.

Заштитни елементи на цветот

Тоа се листови што го претставуваат неплодниот (стерилниот) дел на цветот или *околуцветникот* (т.е. *цветната обвивка*).

Околуцветник (или цветна обвивка)

Во зависност од тоа од какви листови е изграден, околуцветникот може да биде:

- сложен (хейрохламиден) или *перијант* (*Perianthium*)
- прост (хомохламиден) или *периџон* (*Perigonium*).

Сложен (или хейрохламиден) околуцветник (=Perianthium)

Сложениот околуцветник (или *перијантот*) изграден е од два круга (вида) на ливчиња кои се разликуваат по форма, големина и боја.

1). **Чашка** (*Calyx*). -Првиот круг претставува **чашка** (*Calyx*) со чашкини ливчиња (*sepala*), кои најчесто се зелени анатомски најмногу сличат на обичните листови и нивната функција главно е заштитна. Можат да бидат слободни или сраснати на број од (2 до 5) поредени во еден круг а кај некои во два круга (како чашка и подчашка).

2). **Венче** (*Corolla*). -Вториот круг на *перијантот* претставува **венчето** (*Corolla*) со **венечни ливчиња** (*Petala*), кои се поголеми, со доста разнообразна морфологија и се живо обоени. И овие ливчиња можат да бидат слободни или сраснати, по број секогаш се повеќе од две и имаат заштитна функција во однос на репродуктивните елементи на цветот.

Прост (хомохламиден) околуцветник (=Perigonium)

Кај *простиот околуцветник* (*перигон* - *Perigonium*), околуцветните т.е. *перигоните ливчиња* (или *Терала*) од двата круга се еднакви по форма, големина и боја. По форма и по обојување *перигоните ливчиња* можат да се слични на *венечните*, како кај *лалето* (*Tulipa*), *перуниката* (*Iris*), *качунката* (*Crocus*) и други, и затоа таквиот *перигон* се вика *венчевиден*. Ако *перигонот* е изграден од зелено обоени, често сосема ситни ливчиња, како кај *копривата* (*Urtica*), *дрницата* (*Morus*) и други, тогаш имаме *чашковиден перигон*.

Перигоните ливчиња исто можат да се јават како сраснати или слободни и по број секогаш се повеќе од две ливчиња.

Цветовите кои немаат околуцветник познати се како *голи* или *безпокривни*.

Репродуктивни елементи на цветот

Во *репродуктивните* елементи на цветот спаѓаат :

- *прашничките* (*прашнички листови* или *микроспорофили*) и
- *плодниите листови* (*макроспорофили*) на *плодниот*.

ПРАШНИЦИ (Микроспорофили или ANDROECIUM)

Androecium-от ја претставува онаа специјализирана структура на *фертилниот* (*репродуктивниот*) дел на цветот која ги носи *прашниците* т.е. *прашничките листови* (или *микроспорофили*) во кои се образуваат *поленови зрна* (*микроспори*), всушност овој термин ги обединува сите *прашници* т.е. *микроспорофили* на цветот.

Еден *прашник* т.е. *прашнички лист* (или *stamen*) е составен од *прашнички конец* (*filamentum*) и *проширен дел* *прашничка* (или *поленова*) *кеса* (*anthera*).

Секој *прашник* има една *антера*, која е поделена на две половини - *полуантери* или *теки* (*theca*), кои се споени со *сврзувачко стерилно ткиво* (*конектив* - *conectivum*). Во секоја *полуантера* има по две гнезда (*микроспорангии* или *поленови торбички*), во кои се образуваат *микроспорите*, односно *поленовите зрна* (*полен*).

Прашници кои немаат *антери* (*anthera*) познати се како *STAMINODII*.

ПЛОДНИК (GYNAECIUM)

Плодникот како *репродуктивен дел* кој ги обединува сите *плодни листови* (*макроспорофили* или *karpelumi*) уште се означува како *гинецеум* (*Gynaecium*).

Плодниот завзема *централно место* во цветот, образуван е од *плодни листови* (*макроспорофили* или *karpelumi*).

Треба да се потенцира дека надвор од *плодникот* нема *плодни листови*.

Плодникот често означуван како *толчник* (=ПИСТИЛЛУМ) ако е образуван од еден *плоден лист* (една *карпела*) претставува *прост* или *монокарпен*, а ако има повеќе од два *плодни листа* се нарекува *сложен* (или *поликарпен*) *плодник*.

На *диференциран* (крајно оформен) *плодник*, морфолошки разликуваме три дела :

-на *врвот* *проширен дел* -*устенце* или *жиџ* (*stigma*).

-*издолжен средишен дел* -*стилобче* (*stylus*) или *стилодиум* (*stilodium*) и

- *базален проширен дел* -*плодница* или *јајчник* (*ovarium*),

1). *Устенцето* (*Stigma-та*)- претставува *горен дел* од *плодникот* каде се наоѓа *специјално ткиво* кое го помага *никнењето* на *поленовото зрно*. Може да биде обраснето со *куси* или *долги влакна* кои го помагаат *прифаќањето* на *поленот*. Обично е поставено на *врвот* на *стилобчето* (или *стилодиумите*), меѓутоа кај некои *растенија* може да се најде директно *налегнато врз плодницата*, како кај *афионот* и во тој случај имаме *седечка stigma*.

2). *Стилобчето* (*Stylus*) или *Стилодиумите* (*Stilodium*)- претставуваат *средниот* и *стерилен дел* на *плодникот*, кој ја поврзува *плодницата* со *устенцето*.

Простите плодници имаат само еден *стилодиум* (*stilodium*) додека кај *сложени плодници* *стилодиумите* сраснуваат и образуваат *стилобче* (*stylus*).

Се сретнуваат и *плодници* кои немаат ниту *stilodium* ниту *stylus*.

3). *Плодницата* или *јајчникот* (*Ovarium*)- го претставува *долниот* *проширен дел* на *плодникот* во кој се образуваат и развиваат *семеновите зачетоци*, од кои после *оплодувањето* се образуваат *семето* и *плодот*.

Во *плодницата* (*ovarium-от*) на *напречен пресек* секогаш се забележува *стомачен* (*вентрален*) дел , *грбни* (*дорзални*) дел и *централна*

празнина, која може да биде целосна т.е. со едно гнездо или преградена на повеќе гнезда.

На стомачниот дел обично доаѓа стомачен (вентрален) шев (*sutura*) кој се добива од сраснувањето на краевите од карпелата.

Простите плодници имаат една целосна празнина, додека кај сложените е преградена на повеќе гнезда. Бројот на гнездата зависи од начинот на сраснувањето и од бројот на сраснатите карпели.

Сложените плодници каде нема сраснување на плодните листови се познати како **апокарпни**, и во тој случај бројот на плодниците одговара на бројот на плодните листови. Додека сложените плодници со сраснатите плодни листови се означени како **ценокарпни плодници** и во овој случај поимот **GYNÆCEUM** се совпаѓа со поимот плодник.

Додека според начинот на сраснувањето на плодните листови се разликуваат три основни типови на **ЦЕНОКАРПНИ** плодници, и тоа:

-СИНКАРПНИ плодници се добиваат кога плодните листови т.е. плодниците се сраснати со страничните сидови. Сраснувањето на плодниците обично тече од основата према врвот или може да биде исто како и при сраснувањето кај апокарпните плодници само до стилодиумите (т.е. столбчето), до устенцето или целосно.

Кај овие плодници обично бројот на гнездата одговара на бројот на сраснатите плодници т.е. плодни листови (карпели).

-ПАРАКАРПНИ плодници се добиваат кога сраснуваат само краевите на плодните листови. Овој плодник има едногнездена плодница или плодницата е поделена со лажна преграда.

-ЛИЗИКАРПНИ плодници се добиваат кога плодните листови сраснуваат помеѓусебе со страничните сидови, меѓутоа покасно страничните сидови им се лизираат, а остануваат само сраснати со краевите кои обично ја носат плацентата. Ваквиот плодник исто така има само едно гнездена плодница со едно столбче во средината образувано од сраснатите краеве на карпелите.

За плодницата карактеристична е положбата во однос на другите цветни делови (елементи), и во тој поглед разликуваме: горна (или надцветна), долна (или подцветна) и средцветна плодница.

Горна или надцветна плодница (плодник), имаме кога другите цветни делови секогаш се наоѓаат под слободниот плодник, а доколку другите цветни делови се над плодницата со која се сраснати имаме **долна или подцветна плодница**.

Меѓутоа, кога другите цветни делови се сраснати со сидот на плодницата до половината, имаме **средцветна плодница**.

Видови на цветови

Според распоредот на цветните елементи на цветната лока (*receptaculum*) разликуваме

- спирални (Ациклични),
- кружни (циклични) и
- полукружни (хемициклични) цветови.

Попримитивните скриеносемени растенија (како *Magnoliaceae*, *Ranunculaceae* и др.) имаат спирални (ациклични) цветови каде цветните елементи имаат спирален распоред на цветната лока која обично е издолжена.

Кружните (цикличните) цветови имаат силно скусена цветна лока на која елементите се поредени во кругови.

Од ацикличните цветови преку скусување на цветната лока еволутивно се добиле цикличните цветови.

Кружните цветови се многу почести, и според бројот на круговите од кои се составени, можат да бидат од три, четири и пет круга. Кај еднополните цветови имаме три круга, додека кај хермафродитните најчести се од четири круга (**тетрациклични**), каде сите елементи се претставени со по еден круг. Поретко се среќаваат со пет круга (**пентациклични**), каде само прашниците се претставени со два круга.

Кај хемицикличните (полукружните) цветови, поедини елементи имаат спирални (ациклични) а други цветни елементи кружни (циклични) распоред.

Цветот во кој се застапени прашници и плодници е **двополен или хермафродитен**. Помал број растенија имаат **еднополни цветови**, во кои се застапени само прашници или само плодник, односно машките цветови имаат само прашници, а женските цветови поседуваат само плодници. Постојат и **безполови** или **стерилни** цветови бидејќи имаат само околуцветник.

Растенијата на кои се развиваат еднополни машки и женски цветови, на една единка се **еднодомни**, како пченката (кочанот ги носи женските, а метличката машките цветови). Додека, растенијата со еднополни цветови каде машките и женските цветови се наоѓаат на различни единки се **дводомни**, како врбата, конопот и др.

Постојат и тридомни растенија кај кои машките, женските и хермафродитните цветови се наоѓаат на три различни единки.

Кај скриеносемените растенија има јасно изразена тенденција кон развивање на еднополни од двополните (хермафродитни) цветови.

Друга важна одлика на цветовите е нивната симетрија. **Асиметрични** се цветови кои неможат да се поделат на две еднакви (симетрични) половини. Додека **симетрични** се цветовите кои можат да се поделат со една рамнина на два еднакви дела.

Симетричните цветови пак од своја страна можат да бидат: **Правилни (или актиноморфни)** односно со најмалку две рамнини на симетрија, и **неправилни (или зигоморфни)** низ кои може да се повлече најмногу една рамнина на симетрија.

Формула и дијаграм на цветот

Градбата на цветот можеме да ја искажеме и преку цветна формула и цветниот дијаграм.

Цветната формула преставува емпириски израз од букви, бројки и соотвешни знаци напишани во ред по кој се распоредени елементите на цветот, почнувајќи од надвор према внатре.

Во формулата, елементите на цветот секогаш се означуваат со првите букви од латинските имиња:

K- (*Calyx*), C- (*Corolla*), A- (*Androeceum*) и G- (*Gynaecium*), или во случај да е цветот со прост околуцветник се става P- (*Perigonium*) место K (*Calyx*) и C (*Corolla*).

До почетните букви со бројки се означува бројот на одделните цветни елементи. Ако дадени елементи се во два круга бројот на членовите од секој круг се означува одделно и сврзани со знак (+) пример: A_{2+2} . Сраснувањето на членовите во даден круг се прикажува со ставање на бројката во мала заграда, прим.: $K_{(5)}$, $C_{(5)}$, $A_{(2+2)}$, $G_{(2)}$, додека сраснување на елементи од два соседни круга се означува со средна заграда, прим: $K_5 [C_5 A_{10}] G_3$. Кога бројот на елементите во даден круг е неопределен (голем) се означува со знак за безкочност (∞). Подцветна плодница (плодник) се означува со дробна црта над бројот на плодните листови, додека со дробна црта под бројот на плодните листови се означува надцветна плодница.

Во почетокот на формулата секогаш се става знак за симетричност т.е. за правилност (актиноморфни) и тоа ($\otimes$ или $\div$) и за неправилни или зигоморфни ($\uparrow$ или $\div$).

Дијаграм на цветот преставува графичко преставување на цветот кое се добива кога се проектираат пресеците на цветните елементи во рамнина нормална на оската на цветот. При изработка на цветниот дијаграм прво се прикажуваат со помошни линии во форма на концентрични кругови, круговите на цветните елементи, а потоа по нив се нанесуваат соодветните цветни елементи, водејќи сметка за запазување на нивниот меѓусебни просторни распоред.

Пресеците од елементите на околуцветникот се прикажуваат така да на чашичните листови се шрафирани а на венечните листови се засенчани или бели (незасенчани), додека за перигоните листови сите се еднотипни (засенчани или бели).

За прашниците во цветниот дијаграм секогаш се зема пресек на антерите а за плодниците пресек од плодните листови.

Редуцирани цветни делови во дијаграмот обично се означуваат со крст или ѕвездичка. На дијаграмот уште се прикажуваат прицветните листови и цветната дршка.

СОЦВЕТИЈА

Кај некои растенија, како лалето (*Tulipa*), афионот (*Papaver*), кокичето (*Galanthus*) и други, цветовите се поединечни и се наоѓаат на врвот од еден видоизменет изданок. Додека кај повеќето растенија, цветовите се собрани по неколку или повеќе на видоизменети изданоци или оски во соцветие.

Соцветијата како целини на метаморфозирани изданоци, изградени се од:

- главна оска, странични оски или *параклади* (кои можат да бидат разгранети или неразгранети) *нодиуми*, *интернодиуми*, *прицветници* (или *браќијени*) и цветови.

Разнообразието на соцветијата е доста големо, што во голема мера ја отежнува нивната класификација.

Според класификацијата предложена од ФЕДОРОВ и АРТЈУШЕНКО (1979) соцветијата се поделени на:

1. *просии*
2. *сложени* и
3. *збирни* (или *сосставни*).

Просии (или *гроздовидни* - *Racemozni*) соцветија

Наречени се гроздовидни бидејќи основното и појдовно просто соцветие претставува *грозд*, од кој произлегуваат сите други

Простите соцветија, составени се од главна оска и цветови, кои се на цветната дршка или се приседнати.

Според градбата можат да бидат: *просии соцветија со издолжена главна оска* и *просии соцветија со скусена главна оска*.

Просии соцветија со издолжена главна оска.

Тука спаѓаат: *грозд*, *клас*, *реса* и *кочан*.

=*Грозд* (*Racemus*) - преставува просто соцветие кое има издолжена главна оска со издолжени интернодиуми, а цветовите се на дршки кои имаат приближно еднаква должина.

=*Клас* (*Spica*) - се образува од гроздот кога цветните дршки силно се скусат и цветовите на издолжената главна оска се поредени како седечки цветови.

=*Реса* (*Amentum*) - слична е на класот, а се разликува од него по тоа што има еднополни цветови.

=*Кочан* (*Spadix*) - претставува модификација на класот, бидејќи има јако задебелена главна оска, на која се спирално распоредени приседнати цветовите. Кочанот најчесто има прицветен лист познат како покривач или *spata*.

Просии соцветија со скусена главна оска.

- Тука спаѓаат: *прост штит* и *главичка*.

=*Прост штит* (*Umbella*) - се образува од гроздот со скусување на главната оска, а цветовите со цветните дршки се поставуваат на врвот од скусената оска на соцветието.

=*Главичка* (*Capitulum*) - Соцветието *главичка* има силно разрасната скусена главна оска на која се поредени седечки цветови односно преставува видоизменет прост штит. Во поширок смисол на ова соцветие вклучено е соцветието *кошничка* карактеристично за повеќето главоцветни растенија (*Asteraceae*).

Сложени соцветија

Сложените соцветија составени се од: *главна оска* и помалку или повеќе *развиен систем на странични оски*, чии крајни разгранувања завршуваат со цветови.

Цветовите што се сместени на главната оска го образуваат **главното соцветие**, а цветовите на страничните (пакладните) оски ги образуваат **страничните соцветија** на сложеното соцветие.

Карактерот на сложените соцветија најдобро се одредува од градбата на страничните соцветија, според што разликуваме:

-БОТРИОИДНИ сложени соцветија каде страничните соцветија се образуваат по тип на *моноподијално разгранување* и

-ЦИМОЗНИ сложени соцветија кај кои страничните соцветија се образуваат по тип на *симподијално разгранување*.

БОТРИОИДНИ СЛОЖЕНИ СОЦВЕТИЈА

Во ботриоидните сложени соцветија со *моноподијално разгранување* на страничните соцветија, основно и исходно соцветие претставува:

=метличката- каде страничните оски (пакладните) носат ботриоидни соцветија а разгранувањето се намалува од основата кон врвот (како кај машките соцветија на пченката).

=псеудоштит- каде интернодиумите на главната оска се скусени а интернодиумите на пакладните се издолжени, со што страничните соцветија се на еднаква височина од врвниот цвет.

Тука спаѓаат и:

антела; сложен грозд; сложен клас; сложен штит; сложена главичка

ЦИМОЗНИ СЛОЖЕНИ СОЦВЕТИЈА

Основно и исходно соцветие кај сложените цимозни соцветија е:

=Тирс-от - каде пакладните оски носат цимозни соцветија, а бидејќи разгранувањето се намалува кон врвот на главната оска соцветието добива пирамидална форма.

=Цимозидни соцветија претставуваат затворен тирс каде се развиваат само страничните соцветија што се наоѓаат непосредно под врвниот цвет а другите пакладни соцветија се редуцирани.

Во зависност од бројот на страничните (пакладните) соцветија, цимозидните соцветија можат да бидат:

-монохазуиум (со едно странично соцветие),

-дихазуиум (со две странични соцветија) и

-илеохазуиум (со повеќе странични соцветија).

=Циатиум- претставува сложено цимозно соцветие кое е изградено од различно полови цветови и тоа еден средишен женски и пет машки цветови (како кај *Euphorbiaceae*).

=Ценозом- сложено цимозно соцветие на еднополно цветови каде главната оска е добиена со сраснување на страничните оски, како кај: *Moraceae*, *Urticaceae* и др.

Збирни (или составни) соцветија

Претставуваат такви соцветија каде разгранувањето и распоредот на страничните оски не одговара на разгранувањето и распоредот на оските на страничните соцветија, т.е. во образувањето на општото соцветие учествуваат различни типови на соцветија.

Како покарактеристични ќе се споменат, следните соцветија:

=Грозд од штитови

=Грозд од класови

=Метлица од штитови

=Грозд од главички - кошнички

=Клас од главички - кошнички

=Псеудоштит од главички - кошнички и др.

Формирањето на соцветијата во еволутивниот развиток на цветниците има посебно биолошко значење т.е. го олеснува опрашувањето.

Еволуцијата на цветот се одвивала во смисла на намалување на димензиите на цветот за сметка на формирање повеќе цветови на една дршка, со што се постигнува поголем биолошки ефект.

АНАТОМИЈА НА ЦВЕТОТ

Анатомска градба на прашник (лат. Stamen)

Ако се направи напречен пресек на антерата ќе се види дека под епидермисот доаѓа **сидот на антерата** и внатрешно **спорогено ткиво**.

а) Епидермисот (или Егзотециум) е изграден од слабо издолжени кутинизирани и густо збиени епидермални клетки.

б) Сидот на антерата изграден е од три слоја кои се одликуваат со свои специфични својства и тоа:

-ЕНДОТЕЦИУМ

-СРЕДИШЕН (или меѓу) СЛОЈ и

-ТАПЕТУМ (или тапетни слој)

1) Ендотециумот се наоѓа непосредно под епидермисот и изграден е од еден ред на клетки чии радијални и внатрешни тангенцијални клеточни сидови се специфично задебелени. Поради овие задебелувања ендотециумот уште се нарекува **фиброзен или влакнест слој**. Се смета дека овој слој игра важна улога при отварањето на антерата.

2) Средишниот (или меѓу) слојот доаѓа помеѓу ендотециумот и тапетниот слој и обично е изграден од еден ред (или неколку реда) на клетки кои брзо се лизираат и служат за исхрана на ендотециумот и тапетумот.

3) Тапетумот или тапетниот слој е последниот (внатрешниот) слој од сидот на антерата и се наоѓа непосредно до спорогеното ткиво. Најчесто е претставен од еден ред на големи (крупни) призматични клетки кои се богати со цитоплазма и се многујадрени (полинуклеарни). Доколку се еднојадрени (мононуклеарни) клетки, јадрата секогаш им се полиплоидни.

Тапетумот игра важна улога во исхраната на микреспорите и во формирањето на нивната надворешна обвивка.

Разликуваме два типа на тапетум, и тоа: **секреторен (или жлездест) и амевовиден (или периплазмодиум)**.

Кај **секреторниот (или жлездестиот) тип**, клеточните сидови на тапетните клетки се задржуваат а самите клетки преминуваат во жлездести кои постојано излачуваат секрет во поленовото гнездо (микроспорангиумот).

Додека кај **амебовидниот** (т.е. периплазмодиумот) **тип** клеточните сидови на тапетните клетки се разлагаат и содржината формира една општа маса која продира во поленовото гнездо каде го опкружува поленот (т.е. микроспорите).

в) **Спорогено ткиво**.- Внатрешноста на антерата е исполнета со **спорогено ткиво**, кое во секоја тека е диференцирано во две **поленови гнезда** (т.е. **поленови торбички** или **микроспорангии**).

Клетките на спорогеното ткиво се големи, полигонални по форма, со тенки целулозно-пектински клеточни сидови и збиени една до друга без меѓуклеточни простори. Обично имаат големи јадра и густа цитоплазма (богата со митохондрии, диктиозоми, рибозоми и добро развиена мрежа на ендоплазматичниот ретикулум).

Микроспорогенеза и образување на машки гаметофит

Процесот на формирање на микроспори (или Микроспорогенеза) и образувањето на машкиот гаметофит се два континуирани процеса кои се одвиваат во спорогеното ткиво на поленовите гнезда од антерата.

После завршеното формирање на антерите, клетките на спорогеното ткиво постепено преминуваат во **мајчини клетки на поленовите зрна** или **микроспороцити**. Поточно тоа се случува преку нивно зголемување (посебно зголемување на јадрото и јадренцата), клетките постануваат кругли и се однесуваат така да во почетокот на мејотското делење се наоѓаат слободни во просторот на поленовото гнездо.

Клетките на спорогеното ткиво т.е. микроспороцитите, со мејоза ќе формираат четири хаплоидни микроспори или тетрада (процес познат како **микроспорогенеза**). Со тоа што секое поленово гнездо се исполнува со микроспори т.е. тетради, завршува процесот на микроспорогенезата т.е. образувањето на микроспори или поленови зрна кои служат за бесполово размножување.

Меѓутоа, подоцна од секоја микроспора се добива машки гаметофит.

Микроспорите кои се добиват после распаѓањето на тетрадите всушност се еднојадрени клетки и секогаш однадвор се обвиткани со тврда обвивка. Имаат густа цитоплазма без вакуоли и големо централно јадро. Покасно микроспората нарастува и најчесто внатре се образува една голема вакуола а јадрото со поголем дел од цитоплазмата се поместува (повлекува) периферно кон обвивката на микроспората.

Ваквата состојба е позната како зрела микроспора или еднојадрен полен т.е. машки гаметофит.

Микроспората покасно се дели асиметрично (нееднакво), при што се добиваат: **поголема** клетка со вакуолизирана цитоплазма или позната како **вегетативна** клетка и **помала** со погуста цитоплазма и позната како **генеративна** клетка.

Помалата т.е. генеративната клетка подоцна навлегува во цитоплазмата на поголемата т.е. вегетативната клетка, сместувајќи се во близина на нејзиното јадро. Всушност на овој начин генеративната клетка си осигурува исхрана од цитоплазмата на вегетативната клетка. Во ваков

стадиум генеративната клетка најчесто има елипсовидна, лековидна или вретеновидна форма.

Во понатамошниот развиток на гаметофитот со нормална митотична делба на јадрото, од генеративната клетка се добиваат две спермални јадра односно машки гамети (процес познат како образување на машки гаметофит).

Поленовите зрна кај едни растенија (како кај *Poaceae*, *Asteraceae* и др.) од антерите излегуваат со веќе формирани две спермални клетки, односно како триклеточни а кај други делењето на генеративната клетка се одвива подоцна во поленовата цевка за време на никнењето на поленот, што значи кај нив поленовото зрно излегува како двеклеточно.

Обвивката на микроспората позната уште како **спородерма**, односно на поленовото зрно е изградена од **внатрешен слој (интина)** и од **надворешен слој (егзина)**.

Интината всушност е првата вистинска обвивка на микроспората и претежно е изградена од пектински материи и малку целулоза, а егзината се јавува како адкрустација (од спорополенин и кутин) врз интината. Егзината е подебела и има релјефна површина, а посебно се важни отворите кои можат да бидат во форма на **пори** или **бразди (колпи)**, бидејќи служат за излегување на интината и формирање на поленовата цевка, за време на никнењето на поленот.

Од сите растенија скриеносемените растенија имаат најсилноредуциран машки гаметофит.

Анатомска градба на плодник (плодни листови - *carpelli*)

Плодните листови надворешно и внатрешно покриени се со епидермис и кутикула. Додека помеѓу двата епидермиса се наоѓа маса од паренхимски ткиво во кое доаѓаат и спроводните снопови.

Дел од паренхимското ткиво на плодницата (*ovarium*) е специјализиран во **плацентата**, а дел од паренхимското ткиво во стилодиумот (*stylodium*) или столбчето (*stylus*) и устенцето (*stigma*) образува специјално жлездено ткиво.

Во гнездото на плодницата се формира **семенов зачеток**. Местото каде се прикрепува семеновиот зачеток се вика **плацентата**, а распоредот на плацентата и семеновите зачетоци во плодницата (*ovarium*) кој е специфичен за секој вид, се означува како **плацентација**.

Разликуваме два основни типови на плацентација: **ПОВРШИНСКА (Ламинална)** и **СУТУРАЛНА (Субмаргинална)**

а) **Површинска (или ламинална) плацентација** имаме кога семеновите зачетоци се распоредени на слободната внатрешна површина од плодницата (овариумот).

б) **Сутурална (или субмаргинална) плацентација** имаме кога семеновите зачетоци се поредени по шевот (сутурата) на сраснувањето.

Семенов зачеток.- Крајно, т.е. дефинитивно формираниот семенов зачеток е составен од едно телце, т.н. **нуцелус (или макроспорангиум)** во кој се наоѓа **спорогено ткиво**. Нуцелусот е заштитен со **две обвивки**

(*интјеґументи*), притоа внатрешниот интегумент кон врвот образува *мал оџвор* (или *mikropila*). Надворешниот интегумент бидејќи секогаш се формира подоцна, никогаш не учествува во формирањето на микропилата.

Кон основата на семеновиот зачеток, нуцелусот и интегументите постепено преминуваат преку преоден дел познат како *халаза*, во *дришка на семеновиот зачеток* (или *funiculus*) со која семеновиот зачеток се прикрепува за плацентата.

Во почетокот семеновиот зачеток врз плацентата се јавува како мала конусовидна испакнатина а подоцна се формира прво внатрешниот интегумент, кој брзо нарастува и издигнувајќи се над нуцелусот го образува каналот (или микропилата). Кај растенијата чии семенови зачетоци имаат два интегумента надворешниот се формира покасно и подолу (пониско) од внатрешниот интегумент.

Повеќето скриеносемени растенија имаат интегументи изградени од два реда на клетки односно само од двата епидермиса.

Нуцелусот може да биде мал или голем и да е изграден само од епидермис и слабо или добро развиено спорогено ткиво.

Макроспорогенеза и образување на женски гаметофит

Формирањето на макроспорите (или *макроспорогенезата*) и образувањето на женските гамети се одвива во спорогеното ткиво на нуцелусот од семеновиот зачеток. Уште во почетокот на формирањето на семеновиот зачеток кога се формираат интегументите, на врвот во нуцелусот под епидермисот се издвојуваат една или неколку клетки кои се поголеми што имаат големи јадра и погуста цитоплазма, тоа се така наречени **АРХЕОСПОРИЈАЛНИ** клетки. Кај попримитивните растенија обично има повеќе а кај повисоко организираниите има една или неколку археоспоријални клетки. Овие клетки кај некои растенија со делба даваат **париетални** и **спорогени клетки** а кај други директно преминуваат во спорогени клетки.

Париеталните клетки можат да се делат и да образуваат покривни клетки, а можат и да не се делат.

Една или неколку спорогени клетки се претвараат во **МАКРОСПОРОЦИТ-и** или мајчина клетка на макроспората.

Меѓутоа, најчесто само една од спорогените клетки т.е. еден макроспороцит во нуцелусот, со мејотска делба на јадрото образува тетрада од хаплоидни клетки каде секоја клетка е потенцијална макроспора.

Со образувањето на макроспората која може да послужи за безполово размножување, завршува процесот на макроспорогенеза.

Тетрадата обично е линеарна или со Т- форма. Во понатамошниот развој трите горни (т.н. микропиларни) клетки од тетрадата дегенерираат (исчезнуваат), а четврта клетка (т.н. функционална макроспора) која е најдлабоко во нуцелусот ќе го даде женскиот гаметофит, т.е. *ембрионалната торбичка*.

Функционалната макроспора обично е поголема од другите по што и лесно се препознава скоро веднаш по завршената мејотска делба.

Зголемената макроспора со три последователни митотични делби на

јадрото постепено се диференцира во женски гаметофит т.е. *ембрионална торбичка*

Со **првата митотична делба** на јадрото, од макроспората, се добива слабо издолжена двејадрена торбичка, при што едното јадро се наоѓа во горниот (т.н. микропиларни) дел, а другото на спротивниот (т.н. халазни) крај, а помеѓу нив се формира една голема вакуола.

После **втората митоза** се добива четворојадрена торбичка, по две јадра на двата краја, а со **третата митотична делба** на двата краја од торбичката има по четири јадра односно се добива осумјадрена *ембрионална торбичка*.

Подоцна по едно јадро од двата краја се упатуваат кон средината на торбичката каде се фузираат (спојуваат) во едно централно диплоидно јадро, кое се диференцира во *централна диплоидна клетка*. Од трите микропиларни јадра се добива **јајцевитиот апарат** (една *јајце клетка* и две *синерџиди*), а од спротивните (халазни) јадра се образуваат *ширије антијоди*.

На ваков начин осумјадрената *ембрионална торбичка* се диференцира во седумјадрена *ембрионална торбичка*, т.е. во женски гаметофит спремен (подготвен) за процесот на оплодување.

Опрашување (или Полинација)

Пренесувањето на поленовите зрна од прашниците до устенцето на плодникот претставува процес на опрашување (или полинација).

Кај голосемените растенија поленовите зрна директно се пренесуваат до семеновите зачетоци.

Независно од тоа како е пренесен поленот, постојат два типа опрашување: **самоопрашување** и **туѓо (=вкрсено) опрашување**

а) Самоопрашување - Самоопрашувањето може да се оствари само ако формирањето на микро и макроспорите (т.е. на машки и женски гаметофит) во прашниците и плодникот, кои треба да се со приближно иста висина, е во ист временски интервал.

Од своја страна може да биде:

-**Типично самоопрашување (=автогамија)**, кога во хермафродитни цвет поленот од прашниците паѓа на устенцето од плодникот.

-**Соседно самоопрашување (или гајтаногамија)** имаме кај еднодомните растенија имаме.

б) Туѓо (вкрсено) опрашување (или Алогамија) подеднакво е застапено кај хермафродитните, еднодомните и дводомните растенија. Тука суштината е во тоа што поленот од еден цвет на едно растение (единка) го опрашува устенцето на плодникот од цвет на друго растение (единка). Ова опрашување уште е познато како **ксеногамија**.

До туѓо опрашување може да дојде кога има морфолошко и физиолошко несовапаѓање, или уште појава позната како **хетеростилија**.

Тоа се обично цветови кои имаат куси прашници и високи плодници, или обратно и различна физиологија на поленот. Поточно, високите прашници даваат поленови зрна кои можат да опрашат само високи плодници, вкрстено помеѓу два или повеќе цветови и обратно. Според тоа

има најразлични комбинации а согласно на тоа разликуваме ДИМОРФНА хетеростилија (како кај *Primula*) и

-ТРИМОРФНА хетеростилија (како кај *Lythrum* и др.).

Приспособување на двополните цветови за туѓо опрашување, претставува и појавата **дихогамија** или кога нема истовремено созревање.

Факторите кои овозможуваат да се пренесе поленот од еден на друг цвет се различни, меѓутоа, во основа, можат да се групираат во три групи:

-**анемофилија** (анемофилни или анемогамни), со помош на ветерот. Анемофилните растенија главно имаат мали цветови со редуциран или без околуцветник, а продуцираат голема количина мал, сув и лесен полен, погоден за пренесување со ветер.

-**зоофилија** (зоофилни или зоогамни), со помош на инсекти, птици и други животни. Ентомофилните растенија (со инсекти) имаат големи цветови и со упадливо обоени околуцветници а продуцираат во помала количина влажен и леплив полен.

-**хидрофилија** (хидрофилни или хидрогамни), опрашување со помош на водата.

Ртење (никнење) на поленовото зрно

Откако на устенцето (*stigma*) ќе падне поленовото зрно, за кусо време започнува да никне. На една стигма обично паѓаат и изртуваат (никнуваат) многу поленови зрна. Меѓутоа, тоа станува откако поленовото зрно прво под дејство на излачената течност од устенцето (*stigma*) ќе набаври и внатрешната обвивка (интината) излегува преку отворите од порите (или колпите) на надворешната обвивка (егзината) и постепено образува поленова цевка, во која ќе премине целата содржина на поленовото зрно, вегетативната клетка и двете спермални клетки (т.е. спермиуми). Вегетативната клетка обично се наоѓа на врвот од цевката а потоа двете спермални клетки зад кои обично се образуваат калозни прстенасти затварачи.

Поленовата цевка брзо и непрекинато расте (се издолжува) и при тоа продира низ ткивата на устенцето (*stigma*), столбчето (*stylus*) и доаѓа во плодницата (*ovarium*) на плодникот.

Во плодницата поленовата цевка навлегува во семеновиот зачеток каде се наоѓа женскиот гаметофит т.е. ембрионалната торбичка, преку микропилата (познато како **порогамија**) или халазата (познато како **халазогамија**).

Навлегувањето на поленовата цевка во ембрионалната торбичка може да биде помеѓу јајце клетката и едната синергида, потоа помеѓу синергидата и сидот на торбичката или директно низ синергида, при што едната синергида се разрушува а другата одредено време останува.

Оплодување

Поленовата цевка откако ќе навлезе (продре) во ембрионалната торбичка, нејзиниот врв се распукнува и содржината се излива во просторот помеѓу јајцевитиот апарат и централната (диплоидна) клетка.

Еден спермиум ја оплодува јајце клетката и се добива диплоидна клетка наречена **зигот**. Додека другиот спермиум се фузира (соединува) со јадрото на централната диплоидна клетка при што се добива централна клетка со триплоидно јадро.

На тој начин во ембрионалната торбичка кај скриеносемените растенија доаѓа до **двојно оплодување**.

Од оплодената јајце клетка т.е. **зиготот** се образува **ембрион**, а од оплодената централна клетка т.е. од **триплоидната клетка** се образува **ендоспермот** на семето.

Оплодувањето на јајце клетката и на централната клетка со машките гамети (двата спермиуми) може да се одвива на два начина и според тоа разликуваме два основни типа на оплодување:

а) **Предмитотични тип на оплодување** - каде прво доаѓа до фузија на јадрата (заедно со јадренцата) од двете (машки и женски) гамети а потоа следува првата митотична делба на јадрото од зиготот.

б) **Постмитотични тип на оплодување** - каде јадрата на гаметите се доближуваат меѓутоа, не се фузираат се додека не започнат поодделно митотички да се делат, поточно во време на првото митотично делење се фузираат (сливаат) делбените фигури на двете јадра.

Обично оплодувањето на јајце клетката започнува порано од оплодувањето на централната диплоидна клетка, меѓутоа, како двојно оплодување завршува истовремено.

Во ембрионалната торбичка најчесто влегува една поленова цевка (со два спермиуми кои учествуваат во двојното оплодување), меѓутоа, тоа што на една стигма можат да никнат повеќе поленови цевки дава можности до ембрионалната торбичка да дојдат и повеќе поленови цевки, а согласно на тоа да се внесат и повеќе спермиуми.

Оплодувањето на јајце клетка со два спермиума познато е како **диспермија** (при што се добива триплоиден ембрион), а со повеќе спермиуми **полиспермија** (и се добива полиплоиден ембрион).

Образување на ендосперм

Ендоспермот се образува од оплодената централна клетка поради што уште е наречена зародишна клетка на ендоспермот. Јадрото на овие клетки е познато како примарно ендоспермно јадро, кое има триплоиден хромозомски број, добиен во резултат на фузијата на три хаплоидни јадра, (две поларни-фузирани во диплоидно и едно спермално). Во ретки случаи кога нее оплодено тоа е диплоидно (само од поларните) или може да биде помалку или повеќе плоидно.

Примарното ендоспермно јадро обично започнува да се дели брзо т.е. одма после оплодувањето. Кај различни растенија формирањето на ендоспермот се разликува, и разликуваме три типови на ендосперм:

- **Јадрен (или нуклеарен)**
- **Клејочен (или целуларен) и**
- **Базален (или Хелобиален)**

1. Кај **јадрениот (нуклеарниот) ендосперм** делењето на јадрото не е пропратено и со делење на централната клетка т.е. со делба на

цитоплазмата и во таков случај се добиваат многу слободни јадра во општата цитоплазма на ембрионалната торбичка. Во почетокот добиените јадра се делат синхронизирано, меѓутоа таа синхроност брзо се нарушува, така да во торбичката некои јадра се во метафаза, други во анафаза и т.н. Првите јадра обично имаат центрифугална (надворешна) ориентација во ембрионалната торбичка а средишниот дел на торбичката има изглед на една голема вакуола. Постепено ембрионалната торбичка се исполнува целосно со нови јадра, поради што ваквиот ендосперм е наречен **јадрен ендосперм**.

2. Со престанокот на јадрените делби (кариокинезата) започнува цитокинеза така да секое јадро добива и цитоплазма т.е се добиваат клетки. Всушност на тој начин јадрениот ендосперм преминува во **клеточен (целуларен) ендосперм**.

3. Додека кај базалниот (хелобилниот) ендосперм првото делење на ендоспермалното јадро пропратено е со образување на клеточна преграда која ембрионалната торбичка ја дели на **поголема (или микропиларна) и помала (или халазна) комора**.

Во поголемата (микропиларна) прво со кариокинеза се добиваат многу слободни јадра а покасно со цитокинеза од нив се добиваат и клетки. Додека во помалата (халазната) комора се добиваат две или неколку клетки, а понекогаш и воопшто нема делби и овој дел најчесто функционира како Хаусторија.

Ендоспермот има голема улога во развитокот на ембрионот, бидејќи тој е основниот извор на хранливи материи.

Кај некои растенија ембрионот го користи целиот ендосперм за своето растење и така се образуваат семиња без ендосперм (како кај *Fabaceae*, *Asteraceae* и др.), додека кај други растенија ендоспермот се задржува и во сметео завзема поголем дел во споредба со ембрионот, односно се образуваат семиња со ендосперм (како кај *Poaceae*, *Solanaceae* и др.).

Помеѓу овие два типа постојат и многу преодни форми, вклучувајќи ги и таквите кај кои резервните материи се складираат во клетките на нуцелусот или познати како семиња со **перосперм**.

Постојат растенија, како *Orchidaceae*, кај кои ендосперм воопшто не се образува.

Образување на ембрион

Ембрионот се образува од зиготот или уште како се нарекува од зародишната клетка на ембрионот. Оваа клетка (т.е. зиготот) има диплоидни хромозомски број.

За разлика од центарлната клетка, јајце клетката после оплодувањето како зигот формира целулозна обвивка и извесен период (од неколку часа до неколку месеци) поминува во мирување т.е. созревање.

Инаку зиготот има јасно изразена морфо-физиолошка поларност, бидејќи морфолошки се разликуваат **преден крај** каде се наоѓа јадрото со поголем дел од цитоплазмата и **заден крај** каде се наоѓа вакуола со мал дел од цитоплазмата.

За време на мирувањето зиготот значително се зголемува, при што вакуолата постепено исчезнува и така зиготот се исполнува со однородна содржина.

После тоа зиготот започнува да се дели и образува многуклеточен ембрион кој обично има зачетоци на сите органи на идното растение.

Со напречна преграда се извршува првата делба на зиготот и се добиваат две клетки: **врвна и основна (базална)**.

Врвната клетка која е помала и побогата со цитоплазма главно ги дава основните делови на ембрионот (котиледони, ембрионална пупка, хипокотил и ембрионално коренче), додека **основната (базалната) клетка** која е поголема и посиромашна со цитоплазма го дава суспензорот (дршката) на ембрионот.

Врвната клетка со многукратни делби формира многуклеточен колбовиден **предембрион** наречен **глобула** од која покасно се диференцираат деловите на зрелиот ембрион.

Кај дикотиледоните растенија од врвниот крај на глобулата прво се формираат две испакнатини од кои ќе се добијат котиледонските ливчиња т.е. котиледоните. Во средината помеѓу котиледоните се формира врвниот стеблест меристем кој образува ембрионална врвна пупка со зачетоци на стебло и листови. Клетките од основата на глобулата го образуваат ембрионалното коренче а од клетките што се под врвниот крај се образува хипокотилот.

Развивањето на ембрионот кај монокотиледоните растенија тече на исти начин како и кај дикотиледоните растенија до стадиум на глобула, меѓутоа, после тоа кај нив се формира само еден терминален котиледон, а врвниот стеблест меристем се формира странично од котиледонот, додека наспроти него се формира врвниот коренски меристем на ембрионалното коренче.

За разлика од врвната клетка, основната (базалната) клетка се дели само напречно и го образува **суспензорот на ембрионот**, кој всушност е составен од еден ред на клетки од кои крајната се трансформира во хипертрофична меуреста структура (творба).

Паралелно со надворешната диференцијација на ембрионот тече и внатрешната диференцијација во резултат на што се детерминираат: протодермот, основниот меристем и прокамбиумот.

Еден диференциран и целосно развиен ембрион ги има следните делови: **-Котиледонски листови (или котиледони),**

-Ембрионална пупка (со зачеток на стебло и листови),

-Хипототил и

-Ембрионален корен ео калиптра.

Во семињата на скриеносемените растенија обично се образува по еден ембрион, меѓутоа, понекогаш во едно семе можат да се најдат два и повеќе ембриона, оваа појава позната е под името **полиембрионија**.

Апомиксија (=Apomixis)

Кај скриеносемените растенија опишани се и разни форми на т.н. **апомиктично размножување (или апомиксис)**, каде семеновиот зачеток се

претвара во семе без да има оплодување, а понекогаш и без да се одвива мејоза при процесот на макроспорогенезата. Овие форми на апомиксис познати се уште и како **агамоспермија**.

Според потеклото на ембрионалната торбичка се разликуваат два типа на апомиксија, и тоа:

- **Редуциран (или хаплоспорен) тип**

- **Нередуциран (или апоспорен) тип.**

1. Кај **редуцираниот тип** ембрионалната торбичка се добива од халоидна спора добиена со мејотска делба на макроспороцит.

2. Додека кај **нередуцираниот тип** ембрионалната торбичка се добива од диплоидна макроспороцитна (или нуцелусна) клетка, која не се спора т.е. не се добила со мејоза.

Ембрионот и кај двата типа (редуцирани и нередуцирани) апомиксија може да се добие на различен начин, според што разликуваме:

Партеногенеза- кога ембрионот се добива од неоплодена јајце клетка,

Апотамија- кога ембрионот потекнува од неоплодена синергида или антипода и

Адвентивна (или нуцелусна т.е. интегументна) ембрионија- кога ембрионите потекнуваат од клетки на нуцелусот или интегументите.

Во врска со апомиксисот е и појавата **партенокарпија**, кога растенијата образуваат плодови без оплодување. Обично тие плодови се: без семе, месести, сочни и со добри квалитети.

СЕМЕ (лат. Semen)

Семето го осигурува сместувањето и распространувањето а посебно исхранувањето на ембрионот од идниот спорофит во почетните фази од неговиот развоток.

Во онтогенетскиот развој на семените растенија, семето се образува од семеновиот зачеток по завршеното оплодување. Меѓутоа, кај одредени растенија т.н. апомиктични растенија, семеновиот зачеток може да образува семе и без оплодување, односно партеногенетски.

Зрелото семе составено е од : **семена обвивка (=џесџа или сџермодерма), ембрион и** помалку или повеќе развиен **ендосџерм** (или хранливо ткиво).

Семената обвивка (џесџа или сџермодерма) се наоѓа на површината и главно се образува од едниот интегумент. Многу ретко во семената обвивка влегуваат цели интегументи, најчесто се образува само од површинските слоеви, а другиот дел се разрушува при зреењето на семето.

Семената обвивка има сложена хистолошка градба бидејќи составена е од слоеви кои се изградени од различни типови на клетки.

Најчесто површинскиот слој на интегументот силно нарастува и го образува т.н. **палисиден епидермис**. Бидејќи клеточните ѕидови на клетките од палисидниот епидермис им се задебелуваат тие преминуваат во склереиди врз кои се формира и кутикула.

Под палисидниот епидермис кај некои семиња доаѓа **склеренхимски слој или хиподермис**. Додека под хиподермисот се наоѓа **паренхимско ткиво**

преставено од еден или повеќе реда на клетки со тенки клеточни ѕидови, кои се богати со хранливи материи поради што уште е познат како **хранлив џаренхим**.

Површината на семената обвивка може да е со најразлични морфолошки карактеристики: мазна, рапава, влакнеста, различно обоена (бела, црна) и др.

На семената обвивка (семеницата) се забележуваат и некои надворешни белези од семеновиот зачеток. Се препознава местото со кое семето било прикрупено за дршката, кое е познато како **џајок или хилум**. Во близината на папокот се наоѓа мало отворче познато како **микроџиларно отворче**, бидејќи се образува од микропилата на семеновиот зачеток. Преку ова отворче навлегува водата во семето, која го условува никнењето на семето.

Под семената обвивка се наоѓа **ембрионот**, а кај некои и **хранливо џкиво -ендосџерм**.

Ембрионот кај повеќето скриеносемени растенија е составен од ембрионално коренче, хипокотил, ембрионални листови (котиледони) и ембрионална пупка. Додека кај други, како кај житните растенија, за време на зреењето на семето во ембрионалната пупка се диференцираат и зачетоци на листови.

Според начинот на кој се складираат резервните материи семињата можат да бидат: **без ендосџерм, со ендосџерм и со џерисџерм**.

Кај семињата **без ендосџерм (без хранливо џкиво)**, ембрионот го исполнува целосно семето, а резервните материи се складираат во котиледоните. Вакви семиња имаат повеќето лекуминозни (**Fabaceae**), крстоцветни (**Cruciferae**) и главоцветни (**Asteraceae**) растенија и др.

Додека пак во семињата **со ендосџерм**, ембрионот завзема мал дел, а хранливите материи неопходни за развоток на ембрионот, се наоѓаат во ендоспермот, такви се семињата на житните (**Poaceae**), **Apiaceae**, **Solanaceae**, и други растенија.

Кај семињата **со џерисџерм** нуцелусот се задржува и разрастува а клетките кои се богати со резервни хранливи материи го даваат периспермот, такви се семињата кај **Caryophyllaceae** (Каранфили), **Chenopodiaceae** (Лободи) и др.

ПЛОД (лат. Fructus)

Плодот за прв пат се појавува кај скриеносемените растенија и единствено со плод се одликуваат само овие растенија.

Во морфолошка смисла под плод се подразбира преобразен плодник во кој се сместени семињата (семенките). Меѓутоа, понекогаш во неговото формирање учествуваат и другите цветни елементи.

Според некои автори плодовите кои се образуваат само од плодникот се наречени **џрави или висџински џлодови**, а оние во кои учествуваат и други цветни делови се **лажни џлодови** (пример, кај јагодата-**Fragaria** учествува и цветната ложа, кај црницата **Morus** учествува и чашката).

Од ова произлегува дека правилно е плодовите да се разгледуваат како продукт на целиот цвет.

Цветот во плод се претвара обично после оплодувањето, додека само со партенокарпија цветовите образуваат плодови без оплодување.

Составни делови на плодот

Плодот е составен од сид и внатрешна празнина во која се наоѓаат семињата.

Кај цветовите кои имаат ценокарпен надцветен плодник во формирањето на плодот најчесто учествува плодницата на плодникот, а столбчето и устенцето отпаѓаат. Сидот на таквите плодови најчесто е претставен од сидот на плодницата, и е наречен **перикарп**.

Додека кај цветовите кои имаат подцветен плодник во формирањето на сидот на плодот не учествува само перикарпот туку и цветната ложа (*Receptaculum*).

Обично, во перикарпот се разликуваат три слоја: **надворешен слој (или егзокарп)**, **среден слој (или мезокарп)** и **внатрешен слој (или ендокарп)**.

Егзокарп кој е тенок и ципест обично е претставен од надворешниот епидермис на перикарпот.

Мезокарп е најдобро развиен слој на перикарпот и кај различни плодови има различита конзистенција.

Ендокарп исто така е тенок и ципест, меѓутоа понекогаш може да биде дебел кожест или одрвенет (како кај слива, праска, вишна, орев и др.).

Во внатрешната празнина се сместени семињата, кои најчесто се прилепени на шевот на сраснувањето (*sutura*) на карпелите кои го образуваат плодникот. Во зависност од тоа дали се образувани од апокарпни или ценокарпни плодници, внатрешната празнина може да биде: едногнездна (кај апокарпни) и повеќегнездна (кај ценокарпни).

Формата и големината на плодовите доста е разнообразна.

Видови на плодови

Најчесто поделбата на плодовите се базира на нивните морфо-еколошки особини, од кои цветни елементи се образуваат и начинот на ослободување на семињата.

Според тоа, најчесто плодовите се поделени во две групи: **прости и сложени**.

Простите плодови

Простите плодови се образуваат само од еден плодник кој може да биде апокарпен или ценокарпен.

Според градбата на плодниот сид нив можеме да ги поделиме на: **суви и месести (или сочни)**.

Суви плодови

Сувите плодови имаат релативно тенки и суви плодни сидови, односно перикарпот во дефинитивна состојба има сув изглед.

Од своја страна, сувите плодови се поделени на:

-плодови што ѝукаат (мешок, мешунка, кутија, лушпа и лушпенца) и

-плодови што не ѝукаат (оревче, ахенија, крупа, шизокарпум и мерикарпум).

Плодови што ѝукаат:

=**Мешоко** (или мешче) изграден е од еден плоден лист (монокарпен) и едногнезден, се отворен (ѝука) надолжно по меситиот на сраснување. Таков плод има кукуреко (Heleborus), божуро (Paeonia) и др.

=**Мешунка** (или Legumen) исто така е монокарпен и едногнезден плод, кој се отворен надолжно. Карактеристичен е за многу леѓуминозни расценија (ѝрав, ѝрашок и др.).

=**Кутија** (или чушка) е плодот на афиони (Papaver), се образува од ценокарпен едногнезден или повеќегнезден плодник, чие отворање е различно.

=**Лушпа** и **лушпенца** се карактеристични за зелка и слични видови од фамилијата на зелки (Brassicaceae). Изградени се од две карпели меѓу кои се наоѓа ѝенка ѝреграда за која се ѝрицврсени семињата.

Плодови што не ѝукаат:

=**Оревче** е затворен монокарпен плод кој не се отворен, кај: косиен (Castanea), леска (Corilus), бука (Fagus) и др.

=**Ахенија** се образува од подцветен плодник со две сраснати карпели, карактеристичен е за ѝлавоцветни расценија (Asteraceae).

=**Крупа** (или кариосис) ѝреѝтавува затворен плод кој е изграден од две сраснати карпели, каде ѝерикарпот е сраснат со семената обвивка. Вакви плодови имаат ѝиѝни расценија (ѝченица, 'рж, и др.).

=**Шизокарпум** се плодови кои по созревањето се распаѓаат на едносемени плодчиња (чии број е еднаков на бројот на карпелиите), такви се плодовиите на слезовиите расценија (Malvaceae) и др.

=**Мерикарпум** се плодови кои по созревањето се распаѓаат на едносемени плодчиња кои носат дел од карпелата, и нивниот број е секогаш поголем од бројот на карпелиите. Такви се плодовиите кај усноцветниите расценија (Lamiaceae), Boraginaceae и др.

Месести (или сочни)

Месести се оние плодови кои имаат добро развиен месест или сочен перикарп. Тука спаѓаат: **бобинка** (бобица или боболка) и **костелка** (или коскести плодови).

=**Бобинка** е плод кај кој целиот сид на плодот е месест и сочен. Такви се плодовите на патлиѝанот, грозјето и др., овие плодови обично имаат многу семиња.

=**Костелка** има добро развиен и сочен мезокарп, а ендокарпот обично е од склеренхимски клетки кои ја образуваат коската. Костелката

обично има само по едно семе. Таков плод имаат: праската, кајсијата, црештата, сливата, оревот и др.

Сочни се и плодовите на јаболкото и крушата кои претставуваат преод помеѓу бобинката и костелката. Тоа се плодови во чија градба учествува и базалниот дел на цветната ложа, која го дава месестиот дел на плодот.

Сложени плодови

Сложените плодови се образуваат од два или повеќе плодници, тие можат да бидат : **збирни и плодови настанати од соцветија (или сраснатоплодни).**

Збирни плодови

Збирните плодови се образуваат од простите плодници на еден апокарпен плодник, поврзани со заедничка цветна ложа.

Можат да бидат: **сочни и суви.**

=Сочен збирен плод е плодот на капината, малината и тоа збирни костелкови плодови, додека **сув збирен плод**, т.е. збирно оревче е плодот на лутичето.

Плодови настанати од соцветија

Плодовите на црницата и смоквата се **настанати од соцветија**, односно од одделните плодчиња (оревчиња) на едно густо соцветие, кои се сврзани преку месестите околуцветни листови.

Расејување и распространување на плодовите и семињата

Биолошката функција на плодовите е во продолжувањето на видот и освојување на нови простори.

Во растителниот свет постојат бројни приспособувања кои помагаат во расејувањето и распространувањето на плодовите и семињата.

Авиохорија (или саморасејување) се нарекува расејувањето на плодовите во кое директно учествува родителскиот организам преку најразличити анатомско - физиолошки приспособувања и начини. Ваквото расејување карактеристично е за лудата (дива) краставица (*Ecballium elaterium*) кое се случува во резултат на промените на тургорот во живите клетки на плодот, додека кај здравецот (*Geranium*), виолите (*Viola*) и др., тоа станува преку хидроскопски движења.

Анемохорија претставува расејување со ветер на семиња и плодови кои се ситни и лесни, (како кај глупарчето, тополата, јаворот и други).

Хидрохорно се расејуваат плодови и семиња на многу водени растенија кои се приспособени без оштетување во водата да престојуваат долго време.

Зоохоријата е карактеристична за повеќето сувоземни растенија бидејќи расејувањето се врши со животни.

Се разликуваат: **еңизоично (или еңзоохорно)**, бидејќи плодовите со различни додатоци (боцки, кукички) се закачуваат за телото на животните,

и **ендозоично (или ендзоохорно)** кога животните како храна ги консумираат најчесто сочните плодови.

Орнитохорија е расејување на плодови и семиња со птици, додека кога семињата се расејуваат со мравки имаме **Мирмекохорија**.

Доколку расејувањето на плодовите и семињата го прави човекот, кое може да биде случајно или намерно, имаме **антропохорија**.