

Доц. д-р Кунка Кожухарова, гл.ас. д-р Кирил Стоянов,  
гл.ас. д-р Цветанка Райчева

## **Анатомия и морфология на растенията**

*Ръководство за самостоятелна подготовка на  
студенти от ОКС бакалавър*

Академично издателство на Аграрния университет  
Пловдив, 2011

Ръководството за самоподготовка по дисциплината *Анатомия и морфология на растенията* е предназначено предимно за студентите от бакалавърските курсове в Аграрния университет - Пловдив, от специалностите Обща агрономия, Лозаро-градинарство, Тропично и субтропично земеделие, Декоративно градинарство, Растителни биотехнологии, Растителна биология и Екология и опазване на околната среда. Това пособие може да се ползва и от студенти от други специалности и други университети.

Целта на учебното помагало е да улесни подготовката по дисциплината, като акцентира върху основните понятия, което дава възможност за по-пълноценно усвояване на най-необходимите знания по цитология, анатомия и морфология на растенията.

Общото съдържание е структурирано в отделни раздели, съобразени с учебния план.

Ръководството за самостоятелна подготовка по анатомия и морфология на растенията *не замества* основните информационни източници - учебници, практически ръководства или лекционен курс, тъй като форматът на текста към отделните теми е във вид на план с въпроси за самоподготовка.

Мотивите на авторите за създаване на това учебно помагало са съвместните обсъждания по време на семестриалните аудиторни занятия и проявеният интерес на студентите към подобна форма, улесняваща усвояването на материала при тяхната самоподготовка.

Ръководството е достъпно онлайн на следния адрес:

<http://www.botanica.hit.bg>

Всички забележки, препоръки и конструктивни критики, целящи подобряване на изложението при следващи издания, ще бъдат приети от авторите с благодарност.

© Кунка Кожухарова, Кирил Стоянов, Цветанка Райчева, 2011

© Академично издателство на Аграрния университет, Пловдив, 2011

**Анатомия и морфология на растенията**

Доц. д-р Кунка Кожухарова, гл.ас. д-р Кирил Стоянов, гл.ас. Цветанка Райчева

**ISBN 978-954-517-105-5**

# Раздел I

## Растителна клетка

### Устройство и съставни части на растителната клетка

#### Исторически преглед на познанията за клетката

- 1665 г. – Робърт Хук открива за първи път “празнини” в прерези на корк, нарича ги с понятието cellula (килийка, клетка)
- Методи за изследване. Развитие на оптичните прибори - светлинен, електронен микроскоп.
- Откриване на микроскопските органели – ядро, цитоплазма, пластиди, вакуоли, скорбялни зърна
- Изясняване на наличието на едноклетъчни и многоклетъчни организми
- Самостоятелност на клетката като структурна и функционална единица
- Клетъчна теория на Теодор Шван (зоолог) и Матиас Шлайден (ботаник) – 1938-39 г.
- Откриване на субмикроскопските структури

#### Клетъчна теория

- **Основни положения**
  - Клетката е основна структурна единица на всички живи организми.
  - Вън от клетката няма живот.
  - Клетките на всички едноклетъчни и многоклетъчни организми са сходни по строеж, химически състав, основна проява на жизненост и обмяна на веществата.
- **Съвременни положения**
  - Клетките произлизат от вече съществуващи клетки (чрез клетъчно делене).
  - Клетките съдържат наследствена информация, която се предава от клетка на клетка в процеса на деленето.
  - Всички клетки на практика имат един и същ химичен състав.

#### Размери на клетките

- Обикновено 10-100  $\mu\text{m}$ , с изключения до 1 mm (паренхим на плод), 2-4 cm (ликови влакна на лен и коноп), 8 cm (ликови влакна на коприва), 20 cm (рамия).
- Малкият размер се обосновава от необходимостта от повече

мембранни повърхности и къси разстояния за вътреклетъчен транспорт.

- Стратегии за увеличаване на полезната повърхност: нагъната или вретеновидна форма.

### Форми на клетките

- **Паренхимни** – с еднакъв диаметър: сферични, лещовидни, кубични, звездовидни, леко правоъгълни.  
Изодиаметрични – с почти еднакви диаметри във всички направления  
Размери – 16-66  $\mu\text{m}$  в напречен пререз; изключения до 1 mm
- **Прозенхимни** – едната ос е по-силно удължена от другата: 14-стенна (8-шестоъгълни и 6-четириъгълни стени). Разрастват предимно в едно направление, обикновено със заострени краища

### Протопласт и парапласт

- Протопласт: цитоплазма, ядро, пластиди, митохондрии
- Парапласт (непротоплазмени части): Клетъчна обвивка, включения (твърди, течни), вакуоли

### Общи и специфични органели

- **Общи органели**  
Ядро, цитоскелет, цитозол, плазмалема, ендоплазмена мембрана, апарат на Голджи (диктиозоми), митохондрии, пероксизоми, рибозоми
- **Специфични органели**
  - Растителна клетка: пластиди, централна вакуола, клетъчна обвивка, плазмодезми
  - Животинска клетка: цитоцентър, центриоли, камшичета, лизозоми

### Елементарни субмикроскопски единици на клетката

- **Плазмена мембрана (плазмалема)** – без свободни краища, ограничават всички органели в клетката
  - **Функции**
    - Компартаментация на клетката,
    - Транспорт на вещества,
    - Избирателна пропускливост.
  - **Състав и строеж** (течно-мозаичен модел)
    - **Фосфолипиди**  
хидрофилни (полярни) и хидрофобни части образуват плосък бислой или липозоми.
    - **Белтъци**

Интегрални и периферни; Трансмембранни  
Функции: прикрепване към цитоскелета и  
извънклетъчния матрикс; клетъчни сигнали; ензимна  
активност; транспорт; междуклетъчни контакти  
междуклетъчно разпознаване.

**Въпроси:**

1. Дефинирайте понятието “клетка”
2. Каква е разликата между протопласт и парапласт?
3. Кое е общото и кое – различното при растителните и животинските клетки?

## Типове клетъчна организация

### Прокариоти и еукариоти

#### Общи белези

- Плазмена мембрана
- Генетичен материал (ДНК)
- Цитоплазма с рибозоми

#### Разлики

- **Прокариоти** (Prokaryota)
  - възникване: 3-3.5 млрд. г.
  - размери на клетките: 0.10–3  $\mu\text{m}$
  - представители: микоплазми, археи, бактерии
  - ядрен материал: нуклеоид без мембрана
  - хромозоми: единична, гола
  - делене: просто
  - рибозоми (седиментационен индекс): 70s (50s+30s)
  - капсула: има
  - клетъчна стена: пептидоглицан (мурейн)
  - мембранна система: мезозоми
  - двумембранни органели: няма
- **Еукариоти** (Eukaryota)
  - възникване: 1.5 млрд. г.
  - размери на клетките: 10-100  $\mu\text{m}$
  - представители: протисти, гъби, животни, растения
  - ядрен материал: ядро с двойна мембрана
  - хромозоми: различен брой, нуклеопротейидни
  - делене: митоза, мейоза
  - рибозоми (седиментационен индекс): 80s (60s+40s)
  - капсула: няма
  - клетъчна стена: целулоза или хитин, или липсва

- мембранна система: клетъчни органели
- двумембранни органели: с прокариотно устройство
- **Мезокариоти (динокариони):** Организми с междинна клетъчна организация:
  - представители: - някои протисти (динофлагелати и пирозити)
  - Ядро с двойна мембрана без пори, с ампули
  - Хромозоми без хистонови белтъци, забележими в интерфазата
  - Митотично делене без екваториална плоскост
  - Едноканална ендоплазматична мрежа, обвиваща хлоропласта
  - Полутвърда клетъчна стена (тека) – мехурчета с единична мембрана
- **Безклетъчни организми:** вируси, в това число бактериофаги. Често в тази група се отнасят неправилно едноклетъчни организми със силно удължени клетки.

### Ендосимбиотична теория

произход на съвременните еукариоти

- **Митохондрии** - с произход от аеробни бактерии  
Древни предеукариотни едноклетъчни организми (археи) са поемали аеробни бактерии чрез фагоцитоза, с които са преминавали към симбионтни отношения до превръщането им в митохондрии и появата на съвременните протисти, гъби и животни
- **Хлоропласти** – с произход от цианеи  
Археи в симбиоза с аеробни бактерии са поглъщали и клетки на цианобактерии (цианеи) и са влизали в симбиоза с тях, до появата на съвременни растителни клетки с хлоропласти
- Недоказани хипотези за други органели

### Обосновка на ендосимбиотичната теория

- Полуавтономност: собствени ДНК, рибозоми, мембранни системи
- Сходство с бактериите; 70s рибозоми, вътрешна мембрана от бактериален тип
- Съвременни случаи на ендосимбиоза: Хифите на гъбата *Geosiphon* поглъщат клетки на цианобактерията *Nostoc*, след което използват техните фотосинтетични продукти.

#### Въпроси:

1. Избройте приликите и разликите между прокариоти и еукариоти

2. За кои органи се доказва ендосимбиотичната теория и как?

## **Цитоплазма**

### **физични свойства, химичен състав и строеж**

#### **Компоненти**

Хиалоплазма, цитоскелет, мембранни и немембранни компоненти

#### **Физични свойства**

- Агрегатно състояние – в зависимост от количеството на водата
- Коефициент на светлинно пречупване – между коефициентите на пречупване на водата и стъклото
- Относително тегло – от 1.01 до 1.06
- Вискозитет – близък до водния
- Еластичност
- Самостоятелно движение (кръгово, струисто, фонтанно)

#### **Химичен състав**

- **Неорганични вещества**
  - Вода 60-95%, при анабиоза намалява до 10-15%
  - Минерални соли 5%
- **Органични вещества**
  - Конституционни съединения (метаболично активни):
    - **белтъци** – 60%
      - прости белтъци (протеини) – само от полипептидни вериги
      - сложни белтъци (протеиди) – нуклеопротеиди, гликопротеиди, липопротеиди
    - **нуклеинови киселини** – 10%  
РНК: иРНК, тРНК, рРНК
    - **липиди** – 20%
      - фосфолипиди
      - гликолипиди
    - **въглехидрати** – 15%
      - моно- и дизахариди – разтворими във вода
      - полизахариди – неразтворими или слабо разтворими във вода
  - Ергастични вещества
    - Резервни вещества – обикновено пакетирани във вакуоли или гранули
    - Крайни метаболити

## **Строеж**

- **Плазмалема** (клетъчна мембрана) – с дебелина 10 nm
- **Тонопласт** (вакуолна мембрана) – с дебелина 10 nm
- **Мезоплазма (цитозол)**: хиалоплазма и цитоскелет

## **Хиалоплазма**

- Колоидна система от белтъци, нуклеинови киселини, полизахариди, липиди ....
- Променя агрегатното си състояние съгласно свойствата на колоидните разтвори – между зол и гел.
- Основна структура за протичането на биохимичните процеси и вътреклетъчен транспорт.

## **Цитоскелет**

### **Функции на цитоскелета**

- Осъществява транспорта в цитоплазмата и нейното видимо движение
- Придава формата на клетката и свързва всички органели
- Образува делителното вретено

### **Компоненти на цитоскелета**

- **Актинови микрофиламенти**
  - Групира се в микрофибрили (димери), а те - във фибрили (полимери)
  - Придвигват и застопоряват органелите чрез съкращаване
  - Придават еластичност на цитоплазмата
  - Междуклетъчни контакти
- **Тубулинови тръбички (микротубули)**
  - Състоят се от алфа- и бета- тубулини, подредени като димери. По-широки и стабилни са от филаментите, в сечение са 25 nm
  - Поддържат формата на клетката и придвигват органели чрез разграждане и синтез на тръбичките

## **Субмикроскопски органели в цитоплазмата**

Рибозоми и едномембранни органели

### **Рибозоми**

- Открити от Паладе – 1955 г. (чрез ТЕМ), наричани грануларни частици на Паладе, 15-35 nm в диаметър
- Изпълняват транслацията на иРНК до белтъци, с участието на тРНК
- Строеж: 2 субединици с характерен седиментационен коефициент.



- в цитоплазмата на еукариоти: 40s и 60s, общо 80s
- в митохондриите, хлоропластите и бактериалните клетки: 30s и 50s, общо 70s
- Синтез: в ядръцето: еозоми (рРНК), неозоми (рибонуклеопротеиди)
- Сглобяване в цитоплазмата непосредствено преди започване на белтъчния синтез

### **Едномембранни органели**

- Ендоплазмена мрежа
- Апарат на Голджи
- Лизозоми
- Сферозоми
- Микрозоми (пероксизоми и глиоксизоми)
- Мултивезикуларни телца
- Ломозоми

### **Ендоплазмена мрежа (Ендоплазмен ретикулум)**

- **Функции**
  - Транспортна
  - Синтез на липиди и мембрани
  - Постпроцесинг на полипептиди
  - Опаковка на молекули за транспорт
  - Прикрепване на рибозоми
- **Състояния**
  - Гладка (агрануларна) синтез на липиди и полизахариди
  - Грапава (грануларна) с рибозоми; синтез и транспорт на протеини

### **Апарат (комплекс) на Голджи (дикциозоми)**

- Състои се от няколко отделни дикциозоми с динамично положение и форма
- Всяка дикциозома е съставена от 20-30 несвързани цистерни, които отделят вакуоли от краищата си.
- Дикциозомата е с проксимален (близък) край за образуване на цистерни и дистален (отдалечен) край за разпадане на цистерните.
- Функции: обработка, кондензиране и пакетиране на продукти за транспорт

### **Лизозоми**

- Вакуоли с хидролитични ензими отделяни от апарата на Голджи, рН=5

- Вътреклетъчно смилане – разграждане на хранителни вещества и рециклиране на повредени органели
- Участие във фагоцитозата
- Участие в програмираната смърт на клетките

### **Сферозоми**

- Липопротеидни телца, отделяни от каналите на ендоплазмената мрежа
- Синтез и натрупване на мазнини

### **Пероксизоми**

- Открити от Де Дюф (1965)
- Размери: 0.5 – 1.5  $\mu\text{m}$
- Еднослойна мембрана
- Грануларен матрикс
- Сърцевина с паракристална структура от фибрили и тръбици
- Функции:
  - детоксикация на алкохол
  - разграждане на  $\text{H}_2\text{O}_2$  (под действие на ензима каталаза)

### **Глиоксизоми**

- Участие в глиоксалатния цикъл (разпадане на липидите)
- В по-голямо количество в клетките на резервните тъкани

### **Мултивезикуларни телца (корпускули; ендозоми)**

- В близост до плазмалемата
- Участват в изграждането на клетъчната обвивка
- Светъл матрикс с голям брой вибриращи мехурчета

### **Ломозоми**

Сходни с мултивезикуларните телца, извън протопласта

### **Плазмодезми**

- Преки цитоплазмени връзки в средната ламела, образувани в телофазата, по-късно видими като пори
- До 10-20 хил. в клетка
- Строеж: В канал образуван от плазмалема, преминава дезмотубула (тръбичка от ендоплазмената мрежа) и хиалоплазма
- Функции
  - Преки цитоплазмени връзки
  - Междуклетъчен симпластен транспорт на вещества
  - Предаване на йонни сигнали

## Транспортни системи:

- **Симпласт** – система обединяваща протопластите всички свързани клетки
- **Апопласт** – система обединяваща всички свързани клетъчни стени и тяхното водно съдържание

### **Въпроси:**

1. *Каква е разликата между двата основни компонента на цитоплазмата?*
2. *Как строежът на рибозомите доказва ендосимбиотичната теория?*
3. *Защо едномембранните компоненти нямат ендосимбиотичен произход?*
4. *Кой клетъчен компонент е връзката за осъществяване на апопластния и кой – за симпластния транспорт?*

## Ядро (nucleus)

### обща характеристика, химичен състав, строеж и функции

- Конституционна част на клетката
- Открито от Робърт Браун 1831 г. (нарича го *nucleus*)
- Съдържа се във всички еукариотни клетки
- Произлиза винаги от деленето на съществуващо ядро
- Временно двумембранен органел (разпадане при клетъчно делене)

### Характеристики на ядрото

- Форма - сферична, по-рядко елипсоидна, яйцевидна, пръчковидна, вретеновидна, звездовидна.
- Корелация между формата на клетката и формата на ядрото.
- Големина: 4 -38  $\mu\text{m}$  – различна при различните растения и типове клетки.
- Месторазположение – непостоянно. В младите клетки винаги е в центъра. Придвижва се в зони, където има активно нарастване, надебеляване на клетъчните стени, нараняване или друга дейност.

### Функции на ядрото

- Контролен център на клетката
- Репликация (копиране) на ДНК
- Съхраняване на информация (ДНК)
- Транскрипция на ДНК (до РНК)

- Синтез на рибозомни субединици и ядрени ензими

### Химичен състав на ядрото

- **Неорганични вещества**
  - Вода – над 75%
  - Минерални соли
- **Органични вещества**: макромолекули с пространствена форма, групирани в надмолекулни комплекси
  - **Нуклеинови киселини**
    - ДНК – двойна спирала, опакована като дезоксирибонуклеопротеиди, в състава на хроматина
    - РНК: иРНК, рРНК, тРНК
  - **Белтъци** – 70-90% от сухата маса
    - Основни – протамини, хистони
    - Кисели – нехистонови
  - **Липиди**
    - Фосфолипиди
    - Холестерол

### Строеж на ядрото

- **Ядрена мембрана (ядрена обвивка)**: двойна с пори
  - Основна функция: изолира двата процеса на ДНК експресия – транскрипция и трансляция
  - Разпада се по време на митоза
  - Строеж:
    - Две мембрани (външна и вътрешна) с дебелина 7 nm
    - Перинуклеарно пространство 20-60 nm
    - Голям брой пори
  - Особенности:
    - Връзка с каналите на ендоплазмената мрежа
    - Вътрешната ядрена мембрана е в контакт с периферния хроматин, в някои случаи с видима белтъчна ламина
    - Грануларният слой на периферния хроматин поддържа целостта на ядрото
    - При пакетирането на периферния хроматин в хромозомите ядрената мембрана се разрушава
  - Ядрени пори
    - 20% от общата площ на ядрената мембрана
    - Закръглени перфорации с диаметър 80-90 nm
      - 3 реда от по 8 гранули (вътрешен, междинен и външен). Размер на гранулите 25 nm
      - Фибрилна “решетка” насочена към нуклеоплазмата
      - Централна гранула
      - Строго организирани белтъчни глобуларни и

- фибриларни структури
    - Поров комплекс – съвкупността от всички пори
- **Кариоплазма**
  - Ламина (кортекс) – неразтворима белтъчна структура
  - Кариолимфа – близка по състав до хиалоплазмата
    - Синтез на белтъци
    - Връзка между ядърцето и хроматина
  - Хроматин (формира хромозомите)
    - Еухроматин (експресиращ се) – багри се слабо
    - Хетерохроматин (неактивен) – багри се по-интензивно
- **Ядърца**
  - Постоянна структура на ядрото;
  - Брой - 1 или 2 до няколко, плътни, без обвивка: дифузна маса с влакнесто-мрежеста структура
  - Функция: синтез на рибозоми и рРНК
  - Строеж
    - Хроматин
    - Фибрили: рибонуклеопротеидни влакна с дебелина 5-10 нм, междинни продукти на рибозомния синтез
    - Гранули: късни продукти на рибозомния синтез

**Въпроси:**

1. *Защо ядрото няма ендосимбиотичен произход, въпреки че е двумембранен органел?*
2. *Коя структура поддържа целостта на ядрената мембрана?*
3. *Каква е функцията на ядрените пори?*

## **Наследствена информация в клетката: хроматин, хромозоми**

### **Хроматин**

Функционална форма на хромозомите в дисперсно състояние през интерфазата

- Състав: всичкият ДНК материал в интерфазното ядро, белтъци, РНК и липиди
- Хроматинови нишки: интерфазно състояние на генетичния материал – ДНК, белтъчни комплекси, РНК и липиди
- Хромозома: суперспирализиран хроматин

### **Състав на хроматина**

- ДНК: дезоксирибонуклеинова киселина, съставена от нуклеотидите с бази аденин (А), тимин (Т), гуанин (G) и цитозин (С).

- Хистонови и нехистонови белтъци – 60-70% от хроматина
- Дезоксирибонуклеопотеиди – от ДНК и хистонови белтъци
- Липиди с неясни функции

## **Хромозоми**

### **Структурно-функционално състояние на хромозомите**

- Активно – през интерфазата, деспирализиран хроматин; процеси транскрипция, редупликация
- Неактивно – при деленето, максимална спирализация; разпределяне и транспортиране на генетичен материал

### **Структурна морфология на хромозомите**

- Преобразуванията свързани със степента на компактизация
- Процеси: спирализация/деспирализация
- Структурни хромозомни субединици (нива на организация):
  - Хроматиди
  - Хромонеми (хроматинови нишки)
  - Хромомери (силно обагрени хроматинови зърна)
  - Нуклеомери (нуклеозомно фибрила)
  - Нуклеозоми
  - ДНК

### **Компактизация на хроматина**

- Нуклеозоми: 2 навивки ДНК около хистонов октамер, стабилизиране с външна на навивката хистонова молекула. Диаметър 11 nm, скъсяване 7 пъти
- Нуклеомер: глобули от 8-10 нуклеозоми, скъсяване 20 пъти
- Хроматинови фибрили
- Хромомер – поддържа се от нехистонови белтъци. Сечение 300 nm, скъсяване 200 пъти
- Хромонеми – формирани от сближени в линеен порядък хромомери. Дебелина 700 nm – видими със светлинен микроскоп
- Хромозоми (най-компактни в метафаза) – всяка от две хроматиди

### **Метафазни хромозоми**

- Центромери (кинеохори): дисковидни структури
  - разделят хромозомите (хроматидите) на по 2 рамена
  - захващат хромозомите (хроматидите) за тубулите на делителното вретено
  - придвижват хромозомите (хроматидите) към двата полюса на клетката

- Вторични прищъпвания и сателити (SAT хромозоми)
- Типове хромозоми:
  - метацентрични (приблизително симетрични рамена)
  - субметацентрични (асиметрични рамена)
  - акроцентрични (дълго и силно скъсено рамо)
  - телоцентрични (само с дълго рамо)
- Размери: вариат 0,2-50  $\mu\text{m}$  дължина; диаметър 0,2 -2  $\mu\text{m}$ .  
Дребни хромозоми – водораслите, при висшите растения род лен (*Linum*), най-едри в сем. *Liliaceae* (Кремови).

### Кариотип

брой, размери и морфологични особености на хромозомите

- **Хромозомен набор:** характерна постоянна величина за всеки жив организъм
  - **Диплоиден** хромозомен набор ( $2n$ ) – от хомоложни двойки хромозоми (от майчиния и бащиния организъм); характерен за соматичните клетки
  - **Хаплоиден** хромозомен набор ( $n$ ) – характерен за спори и полови клетки
  - **Полиплоидия** – наличие на повече от 3 хромозомни набора в соматичните клетки на един организъм.
- Хромозомният набор и характеристиките на кариотипа носят важна видовоспецифична информация. Примери: лук –  $2n=16$ ; царевица (*Zea mays*) –  $2n=20$ ; мека пшеница (*Triticum aestivum*) –  $2n=48$ ; твърда пшеница (*Triticum durum*) –  $2n=28$ ; мъжка папрат (*Dryopteris filix-mas*) –  $2n=137$ ; полски хвощ (*Equisetum arvense*) –  $2n=108$ .
- **Идиограма** – графика на хромозомния набор по кариограмата; сравнителна морфология, симетрия.

### Как ДНК контролира клетката

- Инструкциите за функционирането на клетката са кодирани в ДНК молекулите.
- Всяка инструкция в ДНК се нарича ген.
- Гените предават своите информации чрез РНК копия.
- РНК копие на ген се нарича информационна РНК – иРНК. (матрична РНК –мРНК)
- иРНК пренася съответната инструкция извън ядрото в цитоплазмата до рибозомите.
- Рибозомите разчитат информацията закодирана върху иРНК и с помощта на тРНК синтезират протеини.

## Механизми на запазване и реализиране на наследствената информация

- **Репликация на ДНК:** запазване на ДНК чрез удвояване
  - **Реплизоми** - ядрени ензимни комплекси (ДНК зависима ДНК полимераза; репликаза); спомагателни комплекси: топоизомераза, праймозома
  - Основен принцип – правило за съответност (**комплементарност**):
    - Във всяка верига срещу всяка база се прикрепва комплементарен нуклеотид: A=T, G≡C.  
пример: върху матрица с код АТАGCGТ ще се получи комплементарна верига с код ТАТCGСА
    - Реплизомата синтезира комплементарна верига само в посока 5' → 3'
- **Експресия** (реализиране) на информацията чрез транскрипция и трансляция
  - **Транскрипция от ДНК към РНК**  
Превеждане на избрани структурни или функционални гени до РНК - началният етап на генната експресия.
    - Извършва се от транскриптаза (ДНК-зависима РНК полимераза)
    - Транскрибираните участъци са означени в ДНК като «старт» и «стоп»
    - Върху матрицата от ДНК се синтезира комплементарна верига в посока 5' → 3'. За разлика от ДНК, при транскрипцията комплементарният нуклеотид на аденина (A) не е Т, а е урацил (U).  
пример: върху матрица с код АТАGCGТ ще се получи РНК верига с последователност UAUСGСА
    - В еукариотните клетки РНК се подлага на зреене (сплайсинг), при което се изрязват некодиращите участъци от молекулата. При прокариотите, хлоропластите и митохондриите този процес липсва.
  - **Транслация на РНК до белтък**  
Структурните гени се транслират от иРНК (информационна РНК) до полипептиди, посредством рибозомите в цитоплазмата

## Централна догма на молекулярната биология

формулировка за пътя на наследствената информация

- **Основно правило:**  
Информацията в клетките може да се реплицира само от ДНК към ДНК, и да се превежда само от ДНК към РНК и от РНК към



белтък (полипептид)

- **Изключения:** Възможни са репликация на РНК към РНК и обратна транскрипция на РНК до ДНК само при заразяване със специфични вируси.
- Полипептидите никога не могат да служат като източник на наследствена информация, въпреки че са неин директен продукт.

**Въпроси:**

1. *Защо хромозомите са невидими през интерфазата?*
2. *Възможно ли е да има хромозоми без центромери в кариотипа?*
3. *Как можем да изследваме разликата между два вида по ядрения материал?*
4. *Избройте процесите на обработка на ядрената информация до получаване на краен продукт – протеин.*

## **Пластиди и митохондрии - строеж и функции**

### **Общи характеристики**

- Двойна мембрана
  - външна от еукариотен тип
  - вътрешна от бактериален тип
- Енергетична функция – с тилакоиди или кристи (вътрешномембранни структури)
- Полуавтономност – собствена ДНК и експресионен апарат (реплизоми, РНК-полимерази, рибозоми)
- Бактериални характеристики: мембрани бактериален тип, 70s рибозоми
- Ендосимбиотичен произход. Размножаване чрез делене.

### **Пластиди**

- Двойномембранни органели, характерни само за растителните клетки
- Основна функция: улавяне на слънчевата енергия и синтез на въглехидрати
- Ендосимбиотичен произход

### **Класификация според оцветяването**

- Левкопласти: безцветни
- Хлоропласти: с хлорофил, зелени
- Хромопласти: червени, оранжеви, жълти

## Онтогенетично развитие

- **Пропластиди:** малки двумембранни вакуоли с по-плътно съдържание и с размери 0.4-1  $\mu\text{m}$ . Най-често в дялящи се меристемни клетки. Съдържат кристалоподобни проламеларни тела (предшественици на тилакоидните структури). При осветяване се развиват до хлоропласти, на тъмно - през етиопласти до левкопласти.
- **Левкопласти:** безцветни пластиди в клетката, със слабо развита мембранна система. Различават се в зависимост от натрупваните резервни вещества:
  - амилопласти - с натрупана скорбяла
  - протеопласти - с натрупани белтъци
  - елейопласти - с натрупани мазнини
- **Хлоропласти:** Развиват се на светло, съдържат хлорофил в тилакоидни мембрани. Това е основната метаболитно активна форма на пластидите
- **Хромопласти:** Представяват разрушаващи се пластиди. При разпадането на хлорофила се разпадат и тилакоидите. Остават червените пигменти, които се струпват с други остатъци в паракристалинни структури.

## Филогенетично развитие на пластидите

- Теория за серийната ендосимбиоза:  
Цианобактерия + аеробна хетеротрофна клетка
- Доказателства
  - Полуавтономност - собствен геном, подобен на цианобактериалния
  - Рибозоми от 70s тип (бактериален тип)
  - Вътрешна мембрана от бактериален тип

## Хлоропласти

- **Особености**
  - Съдържат се в клетките на зелените части на растенията и по-дълбоко, разположени тъкани като паренхим на кората, коленхим и др.
  - Извършват пасивно движение в клетката, следствие от цитоплазменото движение с цел оптимална ориентация във връзка с функциите
  - Размножаване чрез делене на съществуващи пластиди (пропластиди, хлоропласти) – вгъване на пръстен от протеиди (подобно на бактериалното делене)
- **Форма:**
  - Лещовидна при кормусните растения

- Разнообразна при талусните растения
- **Еволюционни тенденции:** увеличаване на фотосинтезиращата повърхност
  - Централен масивен хлоропласт (хроматофор) с разгъвания към периферията и слабо развита вътрешномембранна система
  - Множество самостоятелни дребни хлоропласти с регулируема позиция - при висшите растения  
Размери при висшите растения: 4-6  $\mu\text{m}$   $\times$  1-5  $\mu\text{m}$   
Брой при висшите растения: от 15 до 50 (100).
- **Химичен състав:**
  - вода 60-70%
  - белтъци: 50% с.в., липиди 20-40% с.в.
  - хлорофили (зелени пигменти): 9%
  - каротиноиди (жълто-червени пигменти): 4.5%
  - нуклеинови киселини: РНК 2-4%, ДНК под 5%
  - Метални йони: **Mg**, Fe, Mn, Zn ...  
Магнезият е необходим за молекулите на хлорофила
- **Строеж на хлоропластите**
  - **Мембрани:**
    - **Двойна мембрана:** външната граничи с ендоплазмената мрежа
    - **Тилакоиди** (ламели) с мембранен строеж. Два типа: на граните и на стромата
  - **Грани:** пакети от 20-100 тилакоида, осъществяват светлинната фаза на фотосинтезата. След разрушаване на хлорофила се разпадат.
  - **Строма:** сходна с бактериална цитоплазма, съдържа ДНК, РНК, 70s рибозоми, скорбяла, липофилни гранули
- **Фотосинтеза**  
процес на превръщане на водата и  $\text{CO}_2$  в глюкоза и кислород
  - **Светлинна фаза:** протича в граните – разпадане на водата до кислород и водородни атоми за редукция на съединения-енергоносители (АТФ и NADPH.H)
  - **Тъмнинна фаза:** протича в стромата – синтез на глюкоза от  $\text{CO}_2$  с енергия от молекулите енергоносители

### **Хромопласти**

- Червени до жълти пластиди, краен етап от развитието на пластидите
- Разрушени мембрани, разрушен хлорофил
- Пигменти в паракристалинни структури: каротини, ксантофили, ликопин

- Ефект за зоохорията – привличат животните
- Форма: глобуларни, фибриларни, мембранни, кристалинни, в зависимост от паракристалните структури и етапа на разрушаване
- Променливо количество в клетките (различна възраст и качество в клетката)

### **Митохондрии**

- Наименование: две гръцки думи – "нишка" и "гранула"
- Универсален клетъчен органел, срещан в почти всички еукариотни клетки
- Безцветни, 1.5-7  $\mu\text{m}$ , закръглени или разклонени, 1-1000 в клетка
- Полуавтономни

### **Произход**

- Онтогенетичен: от ултрамикроскопични мембранни структури в хиалоплазмата.
- Филогенетичен: ендосимбиоза, обща за всички еукариоти

### **Структура**

- **Външна мембрана**
  - дебелина 7 nm, сходна с ендоплазмената
  - неспецифична проницаемост
  - порови белтъци за транспорт на молекули до 5 kD
  - други белтъци
- **Перимитохондриално пространство**
- **Вътрешна мембрана**
  - дебелина 6 nm
  - образува инвагинации, наречени **кристи**
  - белтъчно съдържание 75%
  - **Оксизоми**: гъбести тела (надмолекулни ензимни комплекси) по вътрешната мембрана и кристите – АТФ синтазна активност
- **Матрикс**: ДНК, РНК, рибозоми; съответства на бактериалната цитоплазма

### **Енергетична функция**

- Аеробно дишане (Цикъл на Кребс) – разпадане на глюкозата до  $\text{CO}_2$  и вода с образуване на енергия (АТФ) чрез окислително фосфорилиране
- Акумулатор за енергетични молекули: АТФ (Аденозинтрифосфат) и редуцирани ФАД (флавин аденин динуклеотид) и НАДФ (Никотинамид аденин динуклеотид)

фосфат).

- Доставка на енергия за всички процеси в клетката

### **Особености**

- Полуавтономност – собствен генетичен апарат, зависим от ядрото. Броят им се увеличава чрез делене на съществуващи, напълно развити митохондрии, чрез изтъняване с последващо прищъпване
- Старите митохондрии се разграждат от лизозомите
- Ендосимбиотичен произход

#### **Въпроси:**

1. *Кои са характеристиките на пластидите и митохондриите, които ги доближават по устройство до бактериите?*
2. *На какво се дължи различният цвят при левкопласти, хлоропласти и хромопласти?*
3. *Защо хлоропластите са с константна форма и цвят, а хромопластите варират?*
4. *Каква е разликата във функциите на митохондрии и хлоропласти?*

### **Физиологично активни вещества**

- Продукти от жизнената дейност на клетката
- Различен качествен и количествен състав в различните клетки, тъкани, органи и видове растения
- Изпълняват специфични функции в клетката

### **Ензими**

- Белтъчни комплекси, в колоидно състояние или прикрепени към елементарните мембрани
- Високоактивни биокатализатори, обезпечавщи жизнените функции в клетката – дишане, фотосинтеза, синтезиране и разграждане на молекули
- Състоят се от два компонента:
  - **апоензим:** белтъчна част с глобуларна структура
  - **коензим** (кофактор): небелтъчна активна група
- Образуват надмолекулни комплекси, например: субединиците на рибозомите, реплизомите, АТФ-синтазния комплекс (оксизомите), дихателната верига и фотосистемите и т.н.

### **Фитохормони**

Разнородна група сигнални молекули, растежни стимулатори и инхибитори

- **Ауксини**
  - Стимулатори на клетъчното делене
  - Удължаване на младите недиференцирани клетки
  - Стимулиране на коренообразуването при вегетативното размножаване
  - Участие в опадването на листата и цветовете
- **Гиберилини**
  - В по-голямо количество в незрелите семена
  - Стимулират растежа на кълновете и стъблото
  - Изкуствено третиране при някои видове причинява партенокарпия (безсеменност)
- **Цитокинини**
  - Образуване на ламелите и граните
  - Възстановяване на ултраструктурата на хлоропласта след стрес
  - Митотични стимулатори
  - Стимулатори на покълването
  - Стимулатори на развитието на пъпките
- **Абсцизиева киселина**  
Хормон на стреса
  - Индуцира покая на пъпките и семената
  - Регулира стареенето и опадването на листата, цветовете и плодовете
  - Предизвиква затваряне на устичните клетки
- **Етилен**
  - Ускорява узряването на плодовете
  - Под тиска деленето на клетките
  - Ускорява стареенето
  - Променя съотношението в пола на цветовете
  - Намалява периода на покой

## **Витамини**

(коензими; кофактори)

- **Водноразтворими:** В, С, Н, РР ...
  - В (1,2,5,6,9) (пантотенова киселина) – по големи количества в дрожди и семена
  - РР (никотинамид; В3)– в дрожди и пшенични трици
  - С (аскорбинова киселина) – в плодове
- **Мастноразтворими:** А, Е, К, D ...
  - А (ретинол) – при разпад на каротини
  - D (калцитриол) – провитамин ергостерин
  - Е (токоферол) – в семена и листа
  - К (филохинон) – в кореноплоди на моркови

## **Антибиотици**

- Образуват се от бактерии, актиномицети и плесени
- Действат специфично на белтъчния синтез:
  - Действащи на ядрената/цитоплазмената генна експресия: циклохексимид
  - Действащи на митохондриалната/хлоропластната генна експресия: хлорамфеникол, пеницилин, стрептомицин

## **Фитонциди**

- Летливи, ароматни фракции на етерични масла
- Близки до антибиотиците, според някои една обща група
- Действие – бактерицидно (бактериостатично) подтискат развитието на патогенни микроорганизми
- Примери за растения с фитонцидни свойства: лук, чесън, хрян, някои кръстоцветни, цитрусови, устноцветни и др.

### **Въпроси:**

1. *Коя от посочените групи физиологично активни вещества се влияе от всички останали?*
2. *Каква е причината за специфичността и влиянието на витамините върху състоянието на организма?*

## **Вакуоли и клетъчен сок**

### **Вакуоли**

Органели с клетъчен сок

- Централна вакуола – характерна само за растенията
- Тонопласт – еднослойна мембрана на вакуолата; видима при плазмолиза
- Вакуом – съвкупността от всички вакуоли в организма

### **Функции на вакуолите**

- Натрупване на междинни метаболити
- Отлагане на крайни метаболити (секрети)
- Поддържане на тургора (осмотично пространство)

### **Онтогенетично развитие**

- В меристемни клетки – провакуоли (зачатъци на вакуолите)
- Произход – обединяване на микровезикули от дейността на ендоплазмения ретикулум и цистерните на Апарата на Голджи

## Клетъчен сок

### Неорганични вещества

- **Вода** – основен компонент (70-95%)
- **Минерални соли** – поддържат осмотичното налягане
  - фосфати
  - нитрати
  - хлориди
  - сулфиди

### Органични вещества

- **Неазотсъдържащи**
  - **Въглехидрати**
    - монозахариди: глюкоза, фруктоза
    - дизахариди: захароза
    - полизахариди: инулин
  - **Гликозиди**

**строеж:** глюкони (захари) + аглюкони (алкохоли, феноли, алдехиди)

    - **цианогенни:** разпадат се до цианиди – амигдалин в семената на розоцветни
    - **етерично маслени:** кумарин (ароматът на прясно окосената трева)
    - **серни:** при кръстоцветните се разпадат до парливи сяросъдържащи масла (синап, хрян, ряпа)
    - **сърдечностъдови:** тонизират сърдечната мускулатура: дигиталин, олеандрин, конваларин
    - **багрилни:** антохлор (жълт), антоциани (червен и син), антофеин (кафяв), аглюкон (червен или син при разпадане)
  - **Дъбилни вещества**
    - полифеноли в комплексни съединения с белтъците
    - устойчиви на влага и гниене
    - използват се за дъбене на кожи
    - антисептични свойства
  - **Органични киселини:** придават кисел вкус – ябълчна, лимонена, винена, оксалова
    - ябълчна: ябълки, малини, сливи, домати
    - лимонена: цитрусови
    - оксалова: киселиче, киселец
- **Азотсъдържащи**
  - **Белтъци**
    - **Алейронови зърна:** колоиден разтвор във вакуолите на зреещи семена, преминаващ по-късно в гел



- прости: в семена на житни и бобови
- сложни: в семена на рицин, слънчоглед ...
- Класификация на резервните белтъци
- **Фитоалбумини:**
  - лейлозин - пшеница, оризенин - ориз.
  - разтворими в разредени основи
  - глутен (10-15% в семената на житни) - образуван от глутенин и глиадин
- **Проламини**
  - глиадин - пшеница, хордеин - ечемик, зеин - царевица
  - разтворими в алкохол
- **Сапонини**
  - комплекси от белтъци и полифеноли
  - антисептични свойства
  - в големи количества: в листата на чая (*Thea*), смрадликата, семената на кафето (*Coffea*), кората на дъб (*Quercus*), върба (*Salix*), смърч (*Picea*), сапунче (*Saponaria*), мишорка (*Gypsophylla*), лобода (*Chenopodium*), иглика (*Primula*). В конския кестен (*Aesculus hippocastanum*) са отровни (сапотоксини).
- **Алкалоиди**
  - отпадни продукти от белтъчната обмяна
  - 200 различни вида алкалоиди
  - при двуседелни: папаверин (*Papaveraceae* - макови), соланин (*Solanaceae* - картофови), теин (*Thea* - чай), кофеин (*Coffea* - кафе), теобромин (*Theobroma* - какао)...
  - при едноседелни (силно отровни): колхицин (*Colchicum* - мразовец, *Veratrum* - чемерика), нивалин (*Leocojum*, *Galanthus* - блатно и обикновено кокиче) .....

### Млечен сок

- във вакуолите на млечните цевии
- различен състав при всеки вид
- различно оцветяване
  - безцветен - черница, коприва, коноп
  - бял - млечка, глухарче
  - оранжев - змийско мляко

### Липидни капки

- в семена: слънчоглед, фъстък, орех
- в дървесина: липа, бреза, бор

## Етерични масла

- сложни смеси на терпенови алкохоли, алдехиди, кетони ...
- защитна роля, фитонцидно действие
- в листата и стъблата на мента, чубрица, мащерка, риган, лайка, лавандула...

## Смоли и балсами

- Смоли: твърди аморфни вещества - тамян, кехлибар, дъвка ...
- Балсами: смес от етерични масла и смоли: терпентин, канадски балсам ...

## Кристали

Твърди включения в цитоплазмата (често в клетки идиобласти), главно калциев оксалат

- Кристален пясък (сем. Картофиви - *Solanaceae*)
- Единични кристали: кубични, призматични, пирамидални
- Рафиди: игловидни, често в слизесто вещество (аспарагус .....
- Друзи: срастнали пирамидални кристали (лапад, чашкодрян, бегония ...)

### Въпроси:

1. *Защо тонопластът е еднослоен?*
2. *Каква е причината за образуване на кристали в клетката?*

## Включения в пластидите

### Скорбяла

- **Асимилационна**: образува се в резултат на фотосинтеза в хлоропластите. На тъмно се хидролизира до прости захари с участието на ензима амилаза.
- **Резервна**: образува се от транспортирани прости захари в левкопластите на неосветените клетки
- **Транспортна** (транзиторна) : дребни гранули в проводящите съдове
- **Статолитна**: за осъществяване на тропизма на кореновата гугла и стъблената върхна меристема

### Скорбялни зърна

- Резервната скорбяла се синтезира с участие на левкопластните мембрани
- Хилум: скорбялообразователен център
  - характерни място и брой за различните групи растения
  - отлага скорбялата на слоеве в стромата до запълване на целия амилопласт
- Типове скорбялни зърна

- според формата: концентрични, ексцентрични
- според броя на хилумите: прости, сложни (до 300 хилума)
- според размерите: от 3-10  $\mu\text{m}$  (*Oryza*) до 275  $\mu\text{m}$  (*Lathraea squamaria* - горска майка)
- Локализация: грудки, семена, коренища, корени, стъбла и др.
- Значение:
  - резервна тъкан за развитие на зародиш, пъпки и др.;
  - хранителни – скорбелоносни растения (картоф - *Solanum tuberosum*, пшеница - *Triticum aestivum*, ориз – *Oryza sativa* и др.

### Каучукопласти

зърна от естествен каучук в млечния сок на някои видове (примери: каучуково дърво - *Hevea brasiliensis*; фикус - *Ficus elastica*; обикновен кривец - *Chondrila juncea*...)

#### Въпроси:

1. Каква е причината за складирането на скорбяла в левкопластите, вместо в други клетъчни органели?
2. Посочете различни видове скорбялни зърна при конкретни растения.

### Клетъчна обвивка (клетъчна стена)

#### Устройство на клетъчната обвивка

- характерна за растителната клетка
- продукт от жизнената дейност
- споява се с обвивката на съседната клетка чрез междуклетъчно вещество
- запазва функцията на тъканите от мъртви клетки (механични и проводящи тъкани)

#### Функции

- Определя формата на клетката
- Противодейства на осмотичното налягане и прекомерното поемане на вода
- Твърд скелет на клетката - определя механичната устойчивост на клетката и съответно и общата устойчивост на растенията
- Участва в транспорта на веществата
- Помага на растенията да противостоят на силите на гравитацията
- Предпазва клетката от механични повреди и инфекции
- Свързва клетките заедно

## Химичен състав и строеж

Полизахариди и вода - изменят съотношението си според възрастта и функциите на клетката. Целулозни влакна в силно хидратиран матрикс

- **Целулоза**
  - образува целулозния скелет на клетъчната стена
  - полизахарид от глюкозни остатъци, свързани в неразклонени вериги
- Степен на компактизация на целулозните влакна
  - Целулозни молекули
  - Елементарни фибрили надмолекулни целулозни структури – 40-60 целулозни молекули (до 7 nm)
  - Микрофибрили – 15-20 елементарни фибрили (10-30 nm)
  - Макрофибрили – около 400 микрофибрили (0,5  $\mu\text{m}$ )
  - Текстура на микрофибрили: дисперсна, паралелна
- **Матрикс**
  - хемицелулоза: полизахариди с дълги, неразклонени вериги от ксилоза, маноза с малки количества арабиноза и галактоза; не образуват елементарни фибрили
  - пектин: силно разклонени молекули, без определена пространствена ориентация - калциеви и магнезиеви соли на галактуроновата киселина и арабинозата.
  - структурни белтъци: основно гликопротеини

## Синтез на клетъчната стена

- Хемицелулозите и пектините се синтезират в посока от гладката ендоплазматична мрежа, през апарата на Голджи, до плазмалемата.
- Целулозните молекули се синтезират директно от плазмалемата, с участието на целулозно синтазния комплекс: използват се глюкозни остатъци от молекули захароза в цитоплазмата.

## Образуване на клетъчната стена при делене

- Образуване на пектинова средна ламела (средна пластинка). При определени условия средната ламела може да се разгражда (мацерация).
- Запазване на плазмодезми - цитоплазмени провлади
- Запазване на средната ламела за спояване на съседните клетки
- Синтез на целулоза - образуване на първична клетъчна стена
- Образуване на междуклетъчни пространства

### **Въпрос:**

1. Обяснете значението на компонентите в целулозния скелет и матрикса на клетъчната стена.

## Нарастване на клетъчната обвивка

### Първична клетъчна стена

- Тънка и еластична
- Граничи със средната ламела
- **Състав:**
  - вода 60%
  - хемицелулози до 20%
  - пектинови вещества
  - малко количество целулоза 2-12%

### Нарастване на клетъчната стена

- Повърхностно
  - Равномерно нарастване: при младите меристемни клетки
  - Локализирано (неравномерно) нарастване: при диференциращите се клетки
  - Удължаване на клетките: с разместване, обусловено от пластичността на пектиновите вещества
- На дебелина - свързано с изграждане на вторична обвивка

### Вторична клетъчна стена

- Твърда, образува се след приключване на растежа на клетката
- Характерна само за някои типове клетки: механични и проводящи елементи
- Отлага се върху първичната клетъчна обвивка и се намира между нея и плазмената мембрана
- Основно съдържание: целулоза, по-малко хемицелулози и пектини.
- Слоеве:
  - S1 - външен, непосредствено под първичната клетъчна стена
  - S2 - междинен, най-мощен
  - S3 - вътрешен, над плазмалемата

### Видове надебеляване на клетъчната стена

- **Външно**
  - С участие на съседни клетки
  - разнообразни скулптирания при клетки със свободна повърхност - полен, спори
  - важен таксономичен белег
- **Вътрешно**
  - при клетките в тъканите
  - скулптурно: пръстеновидно, спираловидно, мрежесто
  - поресто: местата за плазмодезмите остават ненадебелени.

прости и дворчести пори

## Пори

проходи за плазмодезмите

- **Дворчести пори:** с разширение в центъра и с клапа (торус).  
Характерни за трахеидите на иглолистните
- **Прости пори:** без с разширение в центъра и без торус;  
Характерни за паренхимните и механичните тъкани
- **Полудворчести:** между паренхимни клетки и проводящи съдове

## Плазмодезми

- Свързват клетките и осигуряват транспорт на веществата
- Устройство: дезмотубула (канал от ендоплазматичната мрежа) в цитоплазмен канал, ограден от плазмалемата
- дебелина на плазмодезмите: 20 nm
- общ брой в клетката: до 20 000
- Апопласт: общата зона от клетъчни стени и междуклетъчни пространства на всички клетки
- Симпласт: общата зона от протопласти и плазмодезми на всички клетки

### **Въпрос:**

1. *Посочете приликите и разликите в строежа на първичната и вторичната клетъчна стена*

## Изменения в химичния състав на клетъчната обвивка

- Водят до отмиране на протопласта в резултат на химични промени - образуват се нови структури с определена функция.
- Значение: здравина, устойчивост, защита от патогени, тревопасни животни, регенерация, предпазва от загуба на вода, вредна радиация и др.

## Лигнификация (вдървесняване)

- Само при висшите растения (папрати, голосеменни, цветни)
- инкрустиране на лигнин в матрикса
- придава здравина и устойчивост към паразити
- води до загиване на протопласта

## Суберинизация (вкорковяване)

инкрустиране на суберин в клетъчната стена

- висока химична устойчивост
- абсолютна непроницаемост за вода и газове

- суберинизирани клетки загиват
- част от вторичната покривна тъкан при растенията
- разнообразно приложение на корка в промишлеността

### **Кутинизация**

отлагане на кутин върху външните стени на епидермалните клетки - образуване на кутикула

#### **Кутикула**

- външен непрекъснат слой върху епидермата
- изграден от въсъчните полимери кутин и кутан
- предпазва от изпарение
- защитава от повреди и патогени
- често върху кутина се отлагат и въсъци като зрънца, пръчици, при плодове, листа, стъбла и др.

### **Минерализация**

- Инкрустиране на клетъчната стена с минерални вещества, предимно SiO<sub>2</sub> – силицизиране (защита срещу тревопасни животни)
- В надемните органи: стъбла на хвощове, епидермални клетки на житни, власинки на грапаволлистни и кръстоцветни

### **Мацерация**

разрушаване на средната ламела и разединяване на клетките

- естествена мацерация - под действие на ензима пектиназа
- изкуствена мацерация: при висока температура, синтетични ензими, разредени киселини
- причинява окапването на листата и зрелите плодове

### **Ослузяване**

образуване на слузести вещества, които силно набъбват във вода

- образуване:
  - разграждане на целулозата и пектиновите вещества
  - синтез и натрупване на слузести вещества като вторична клетъчна обвивка (лен - *Linum usitatissimum*, дюля - *Cydonia oblonga*) - предпазват семената от изсъхване
- функция: подобряване на контакта на семената с почвата, поглъщането и задържането на вода при покълване (в кореновата гутла)

### **Гумозис**

- ензимно превръщане на клетъчната стена или на цялата клетка в гума
- защитна функция - настъпва след нараняване, особено при

дърветата

### Пигментация

- След смъртта на клетките дъбилни вещества, флавонови и др. проникват в матрикса на клетъчната стена, след окисляване дават специфично оцветяване на дървесина, семена
- Значение: устойчивост на гниене; мебелна промишленост (абаносово дърво - черно, череша - червеникаво и т.н.)

#### **Въпрос:**

1. Посочете разликите между посочените процеси.

### Делене на клетката. Митоза

- Жизнен цикъл – времето от деленето до смъртта на една клетка
- Клетъчен цикъл – времето на съществуване на клетката от едно до следващо делене. Включва 4 периода:
  - Пресинтетичен (G1)
  - Синтетичен (S)
  - Постсинтетичен (G2)
  - Кариокинеза
- Биологичен смисъл на деленето: равномерно разпределение на редулициран генетичен материал между две нови клетки.

### Видове делене при еукариотните организми

- **Митоза:** при нарастване на тъкани:  $2n \rightarrow 2n+2n$
- **Мейоза:** при образуване на полови клетки и спори:  $2n \rightarrow n+n$
- **Амитоза:** единични случаи с неправилно разпределяне на генетичния материал
  - Форма на просто (пряко) делене при еукариоти
  - Не се образуват делителни фигури
  - Хроматинът остава в интерфазно (некомпактно) състояние, без хромозоми
  - Ядрото се дели чрез вгъване на ядрената обвивка
  - Неправилно разпределяне на генетичния материал
  - Протича с частична или без редуликация на ДНК
  - Среща се при застаряващи или патологично изменени клетки

### Митоза

#### Същност на процеса

- процес на точно разделяне на наследствения материал, с резултат две еднакви дъщерни клетки с диплоиден набор
- характерна за разделянето на соматичните клетки, в меристемните тъкани



- диплоидният хромозомен набор (2n) е важен таксономичен белег
- всяка хромозома се разделя на две хроматиди, които се превръщат в хромозоми в дъщерните клетки
- центромерите на хромозомите служат за прикачване на хромозомите към делителното вретено и се разделят в анафазата

### Клетъчен цикъл

- **Интерфаза** (около 90% от клетъчния цикъл)
  - **G1**: период на основните метаболитни функции на клетката. хромозомите не са удвоени
  - **S**: период на ДНК репликация и синтез на хромозомни белтъци
  - **G2**: хромозомите са удвоени; подготовка на клетките за делене; синтез на белтъци за делителното вретено
- **Митоза**: кратък период (1-3 часа при 16-30 часов клетъчен цикъл)
  - Кариокинеза
    - **Фази на митозата**
      - **Профаза**
        - най-продължителна
        - суперспирализация на хромозомите - пакетирание и скъсяване
        - изчезване на ядрената мембрана
      - **Метафаза**
        - сравнително кратка
        - започва след изчезване на ядрената мембрана
        - максимална спирализация на хромозомите
        - образуване на метафазна пластинка: хромозомите се подреждат с центромерите в една равнина
      - **Анафаза**
        - най-кратка
        - точно разпределяне на генетичния материал
        - разделяне на хроматидите и придвижване към полюсите на делителното вретено
      - **Телофаза**
        - разпадане на делителното вретено
        - поява на ядрена мембрана
        - деспирализация на хромозомите
        - цитокинеза: образуване на фрагмопласт
  - **Цитокинеза**
    - разпределяне на органелите между дъщерните клетки
    - при растенията: образуване на средна ламела, която нараства центробежно

- при животните: прищъпване чрез пръстен от актинови микрофиламенти

### Значение на митозата

- осигуряване на нарастването
- замяна на стари с нови клетки
- регенерация на повредени тъкани
- запазване на наследствения материал
- точно разпределяне на генетичния материал между клетките

### Особености на митозата

- разделяне на хроматиди
- резултат: 2 диплоидни клетки, точни копия на изходната
- функция: увеличаване на броя на клетките със запазване на генетичната информация

#### Въпроси:

1. *Каква е ролята на митозата за растенията?*
2. *Коя тъкан се дели митотично и къде е локализирана в растенията?*
3. *Какви са наблюдаваните със светлинен микроскоп промени в ядрото през отделните фази на разпределянето?*
4. *Коя от фазите на митозата е най-подходяща за характеризиране на кариотипа?*

## Делене на клетката. Мейоза

### Видове делене при еукариотните организми

- **Митоза:** при нарастване на тъкани:  $2n \rightarrow 2n+2n$
- **Мейоза:** при образуване на полови клетки и спори:  $2n \rightarrow n+n$
- **Амитоза:** единични случаи с неправилно разпределяне на генетичния материал

### Мейоза

#### Същност на процеса

- Намаляване броя на хромозомите ( $n$ ) чрез две последователни деления (удвояване преди първото делене)
- Функция: рекомбинация на генетичния материал между хомоложни хромозоми
- Характерна само за образуващите се спори или полови клетки

#### Последователност на мейозата

- хетеротипно делене

- **Профаза 1** (дълга, с кросинговър)
  - най-продължителна - от няколко денонощия до 1-2 месеца
  - функция: специална подготовка на ядрения материал за рекомбинация
  - характерна за получаването на полови клетки и спори
  - резултат: формиране на биваленти от хомоложни хромозоми
  - последователност: лептотен, зиготен, пахитен, диплотен, диакинеза
  - **Етапи на профаза 1**
    - **лептотен**: стадий на тънките нишки, започва спирализацията на хроматина, хромозомите се захващат за вътрешната страна на ядрената обвивка, хомоложните хромозоми се приближават
    - **зиготен**: конюгация на хомоложните хромозоми – точно позициониране и здраво свързване (образуване на синаптонемален комплекс) - биваленти
    - **пахитен**: прилепване на хромозомите (синапсис) за осъществяване на кросинговър; извършва се обмен на хомоложни участъци между несестринските хроматиди на хромозомите
    - **диплотен**: разделяне на хромозомите (изчезване на синаптонемалния комплекс); различаване на хиазми в местата на рекомбинация; най-продължителен етап
    - **диакинеза**: разпадане на ядрената мембрана, прекратява се синтеза на РНК, максимална спирализация на бивалентите, разпада се ядрената мембрана
- **Метафаза 1**: подреждане на бивалентите в екваториалната плоскост на делителното вретено
- **Анафаза 1**: разпадане на връзката между хомоложните хромозоми. Рекомбинираните хомоложни хромозоми (всяка от 2 хроматиди) се насочват към полюсите на делителното вретено.
- **Телофаза 1** без цитокинеза
  - формиране на нова ядрена мембрана
  - често липсва
  - по-рядко с цитокинеза, с образуване на диада
  - преминаване към интеркинеза

**Резултат:** диада от рекомбинирани диплоидни клетки.

**Основна функция:** рекомбинация на генетичния материал. Разпределят се хромозоми, а не хроматиди.

- **Интеркинеза** (без синтетични процеси)
- **Хомеотипно делене**
  - **Профаза 2:** кратка, често неразличима
  - **Метафаза 2:** формиране на 2 делителни вретена по хомоложни групи
  - **Анафаза 2:** придвижване на рекомбинирани хроматиди към полюсите на делителните вретена
  - **Телофаза 2**
    - обособяване на 4 ядра
    - цитокинеза
    - формиране на тетради
- **Цитокинеза**  
резултат: тетрада от 4 хаплоидни клетки

### **Особености на мейозата**

- 2 последователни раделения - на хромозоми и хроматиди
- резултат: 4 хаплоидни рекомбинирани клетки
- **функции:**
  - рекомбинация между родителските хромозоми
  - редукция на диплоидния хромозомен набор до хаплоиден
- **значение:**
  - съхраняване на вида във времето
  - създаване на разнообразие от признаци
  - обезпечаване на естествения отбор и еволюцията

#### **Въпроси:**

1. *Кои клетки се делят мейотично? Каква е биологичната роля на мейозата?*
2. *Какви са структурните промени на хроматина през хетеротипното и хомеотипното делене?*
3. *Коя от фазите е най-подходяща за определяне на хаплоидния хромозомен набор?*
4. *В коя от фазите може да се наблюдава рекомбинация на ядрения материал?*

## **Раздел II**

### **Растителни тъкани**

#### **Растителна хистология**

- Възникване на тъканите при растенията
  - Низши растения - едноклетъчни, многоклетъчни водорасли
  - Висши растения - мъхове, плауни, хвощове, папрати, семенни растения.

- Класификация на тъканите
  - Единство на принципите - физиология, сходство, произход, топография, закономерна повторяемост
  - Морфо-физиологична (Юлиус Сакс 1868), значение за развитието на растителната анатомия.
- Индивидуално (онтогенетично) развитие на клетките
  - Ембрионална фаза
  - Растежна фаза
  - Клетъчна диференциация
  - Фаза на зрелост
  - Фаза на стареене, автолизис
  - Патология на клетката

## **Образователни тъкани (меристеми) - видове и характеристика**

- **Строеж:**
  - живи дребни клетки
  - тънки целулозни стени без междуклетъчни празнини
  - голямо ядро и гъста цитоплазма
- **Функция:**
  - обуславят нарастването на растителните органи
  - Дават начало на всички останали специализирани видове клетки (тъкани)
- **Класификация според произхода:**
  - първични (потомци на ембрионалните меристеми, свързани с растежните процеси)
  - вторични (при многогодишни растения - задебеляване на осевите органи: корен, стъбло)
- **Класификация според разположението:**
  - върхни (апикални)
  - странични (латерални)
  - вмъкнати (интеркаларни)

### **Върхни меристеми**

- **Разположение:**  
на върха на корена и стъблото и на върховете на техните разклонения
- **Произход:**  
винаги първични
- **Функция:**  
осигуряват нарастването на височина и дължина
- **Класификация според разположението:**

- **Връхна коренова меристема**
  - Защитена с **коренова гугла**, генерирана от **калиптроген**
  - Формира предтъканите:
    - **дерматоген** (дава начало на ризодермата)
    - **периблем** (дава начало на кората)
    - **плером** (дава начало на централен цилиндър с проводящи тъкани)
  - Зони по дължината на корена: зона на делене, зона на удължаване, зона на диференциация (коренови власинки); зона на вторично устройство
- **Връхна стъблена меристема** (вегетационен конус)
  - **Туника** (1 до 5 реда клетки):
    - антиклинално дялящи се клетки - нараства повърхностно
    - развива епидермата, понякога и първичната кора
  - **Корпус** (навътре от туниката):
    - антиклинално и периклинално дялящи се клетки - нараства обемно
    - развива централния цилиндър и първичната кора

### **Интеркаларни (вмъкнати) меристеми**

- Резултат от неравномерното нарастване на туниката и корпуса
- Вмъкнати между други тъкани
  - в основата на междувъзлията при житните  
Осигуряват бързо нарастване на дължина - раздалечаване на възлите  
изправяне на полегалите житни стъбла - нарастване и делене на долните клетки от интеркаларните меристеми
  - в нарастващите листни части
  - характерни за всяко стъбло с възли и междувъзлия
  - при растенията с розетъчни листа удължаването на междувъзлията започва във фаза на цъфтеж

### **Странични меристеми**

- **Първични:** Действат за кратко време. Остатък от производните на инициалните клетки на меристемата
  - **прокамбий**
  - **перицикъл**
- **Вторични:**
  - **Камбий:** образува проводящите тъкани ксилем (дървесина) и флоем (лико)
    - Латерална меристема с форма на кух цилиндър между флоема и ксилема
    - Клетъчен състав:

- Вретеновидни инициали: дават начало на ксилемни и флоемни елементи
- Лъчеви инициали: дават начало на паренхимните (сърцевинни и флоемни) лъчи
- **Фелоген** (корков камбий): образува вторична покривна тъкан (корк) и фотосинтезираща тъкан (фелодерма)
  - 2-3 реда прозенхимни меристемни клетки, заложи в първичната кора на корена и стъблото
  - **Корк**: повече клетки, мъртви, образувани от фелогена навън
  - **Фелодерма**: 2-3 реда, живи, с хлоропласти, образувани навътре
  - Трите слоя (корк, фелоген и фелодерма) се означават като **перидерма**

### **Ранева и регенерационна меристема**

- Вторична меристема, с непостоянно място
- При нараняване образува коркова тъкан, вероятно под влияние на „раневни“ хормони от загиналите клетки
- При участие на камбия се образува калус, който може да даде начало на нови растения
- Практическо приложение: тъканни и калусни култури

#### **Въпроси;**

1. *Къде са локализираните трите основни меристеми в растенията? Коя меристема се нарича първична? Кои са вторичните меристеми?*
2. *Каква е функцията на меристемните тъкани?*
3. *Какви са основните характеристики на меристемните клетки?*

### **Паренхимни тъкани - видове и характеристика**

- «пара» (гр.) – покрай, встрани
- Еволюционно най-стари тъкани
- Слабо диференцирани – лесно възвръщат меристемния си характер (способност да се делят)
- Заемат най-голям обем – вътрешностите на растителните органи
- Живи, с тънки целулозни стени, голяма вакуола, постенно разположена цитоплазма, пластиди
- Изпълняват основните жизнени функции
- Произход: първичен (от първична меристема); вторичен (при задебелените органи от вторична меристема)

## Класификация според функциите

- **Основна паренхимна тъкан**  
Изпълва пространството между другите тъкани в органите  
Разнообразие в местоположението
  - Паренхим на кората
  - Паренхим на централния цилиндър
  - Паренхим на сърцевинните лъчи
  - Паренхим на дървесината
  - Паренхим на ликото
- **Асимилационна паренхимна тъкан (хлоренхим)**
  - Функция: фотосинтеза
  - Местоположение: в листата и другите зелени органи
- **Резервна паренхимна тъкан**
  - Получава се при натрупване на резервни вещества в основната тъкан
  - Класификация според съхраняваните резервни вещества:
    - Захароносна: в кореноплод на цвекло, стъбло на захарна тръстика, в ендозоохорните плодове
    - Скорбелоносна: в грудки и семена
    - Маслоносна: в семена на слънчоглед, рицин, орех, фъстък ...
    - Хемицелулозна: в семената на кафето, костилките на маслините, листата на зелето, стъблата на житните
- **Въздухоносна паренхимна тъкан (Аеренхим)**
  - Осъществяват газообмен в растенията
  - Дребни клетки, големи междуклетъчни пространства
  - В стъблата и в корените на блатните растения: дзука (*Juncus*), папур (*Typha*), аир (*Acorus*), водна чума (*Elodea*)...
- **Всмукваща паренхимна тъкан**
  - Функция: всмукване на вода и разтворени вещества
  - Ризодермис: коренови власинки – живи клетки в корените
  - Всмукващи трихоми: по листата на епифитите
  - Веламен: мъртви клетки със спирални и мрежовидно задебелени стени за поемане на вода от въздушните корени
- **Водоносна паренхимна тъкан**
  - Функция: съхраняване на вода
  - Развива се в стъбла и листа на сукулентните растения (стъблени и листни сукуленти; [succus – сочен]) – сем. Дебелецови (*Crassulaceae*); Кактусови (*Cactaceae*) ...
  - В подземните резервни органи
- **Проводяща паренхимна тъкан**
  - Функция: транспорт на разтворени вещества на къси



- разстояния, около ксилема и флоема
- Паренхим на кората на корена – с подобна функция
- Протоберанси – издутини по стените на клетките, насочени навътре

**Въпроси:**

1. *Защо паренхимните тъкани са най-слабо диференцирани?*
2. *Въпреки разнообразните функции, които изпълняват, посочете поне 3 общи характеристики на паренхимните клетки.*
3. *Дайте примери за различни видове паренхимни тъкани, според функцията, която изпълняват.*

## **Първични покривни тъкани**

### **Епидерма**

#### **Особености**

Най-често един ред живи клетки без междуклетъчни празнини

- Произход: от апикалната меристема на външния слой клетки на вегетационния конус (туника)
- Функция: защитно-регулаторна, понякога и механична
- Трайност: един вегетационен сезон
- Локализация: едногодишни надземни части

#### **Характеристика**

- **Основни клетки**
  - Здраво свързани помежду си, в сравнение слежащите под тях – епидермата се обелва по-лесно.
  - Цитологична характеристика:
    - живи, едноядрени клетки
    - голяма централна вакуола
    - цитоплазма разположена като пристенен слой, с добре развита гладка и грапава ендоплазматична мрежа, много митохондрии и диктиозом
    - апарат на Голджи: данни за отделяне на силиций, който се отлага на повърхността на клетките във вид на люспици
    - левкопласти: многобройни със слабо развита ламеларна система, дребнозърнест матрикс, без скорбяла
  - Форма на основните клетки: видово специфична
    - изодиаметрични или удължени
    - с прави или с вълновидно нагънати клетъчни стени
    - Разлики в надебеляването на клетъчните стени в горната

- и долната епидерма
    - за даден орган еднакви по форма и големина
- **Кутикула**
  - резултат от отлагането на кутин върху външната повърхност на клетъчните стени
  - повърхността показва разнообразие в скулптуранията: подутини, цепнатини, гребени...
  - запазва се във фосилните останки
  - пропусклива за вода и разтворени вещества
- **Кутикулен слой на клетъчната стена**
  - разположен под кутикулата
  - кутинизирани целулозни слоеве, редуващи се с богати на пектин слоеве
  - дендрити във вътрешния слой на кутикулата: плътни пектинови жилки, пропускливи за водата и разтворените вещества
- **Восъчен слой**
  - отлага се в кутикулата и върху нея
  - защитна функция – намалява проникваемостта на кутикулата
  - хипотези за отлагането му:
    - отделя се чрез дифузия в течно състояние през незатвърдената кутикула
    - излиза в размекнато състояние през специални пори
  - восъчен налеп:
    - образува се от отложен в големи количества восък при някои видове
    - придава гълъбовосин оттенък при листата (зеле, ръж, карамфил) и плодове (грозде, сливи)
    - при някои видове се използва за получаване на растителен восък: *Copernicia cerifera* (карнаубска палма); *Ceroxylon andicola* (восъчна палма)
- **Устичен апарат (устица)**
  - Съвкупност от високо специализирани клетки, осъществяващи газообмен
  - **Околоустични клетки:** подобни на епидермалните. Формата, броят и разположението им са видово специфични.
  - **Затварящи устични клетки**  
При семенните растения в устичния апарат участват 2 затварящи клетки. При папратите затварящата клетка е една.
    - много хлоропласти и митохондрии, добър развити ендоплазмена мрежа и апарат на Голджи, големи вакуоли

- тънки стени към околоустичните клетки и повърността
- надебелена стена към остеолюма
- **Остеолум:** отворче между надебелените стени на затварящите клетки
- **Подушна (дихателна) стаичка** в паренхимата под устицата
- **Функция на устицата:**
  - Тургорното налягане в клетките: отваря и затваря остеола
  - Митохондриите доставят енергия за постъпване на K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> и вода към затварящите клетки
  - При запълване на вакуолите с вода тургорното налягане нараства, тънките стени се издуват, стените при остеолюма се изкривяват
- Брой и разпределение на устицата
  - от 100 до 700 за 1 mm<sup>2</sup> листна повърхност
  - разположение: по всички надземни части
    - хипостоматични листа: с устица по долната (абаксиална) повърхност – при двуседелни
    - амфистоматични листа: с устица по двете повърхности – при много едноседелни
    - епистоматични листа: с устица само по горната (адаксиална) повърхност – при водни растения
    - атоматични листа: без устица – при някои хетеротрофни видове

### **Ризодерма (епиблем)**

- Власинкообразуващ слой с всмукателна функция
- Коренови власинки - удължени едноклетъчни (дълги 0,1-8 мм; широки 5-17 μm). Образуват се в долния край на зоната на диференциране (над зоната на нарастване), в горния край бързо загиват
- Лежащите под нея тъкани образуват покривна тъкан също с първичен произход - **екзодерма**.

### **Веламен**

- По въздушните корени на епифитите
- Мъртви клетки със задебелени клетъчни стени
- Водата се всмуква от въздуха капилярно, клетките увеличават обема си

### **Образувания на епидермата**

- **Трихоми (власинки)**  
Разнообразни израстъци на епидермата с отделителна и защитна функция. Видов белег в таксономията на растенията.

Образуват се от протодермата, изпреварват в развитието си другите клетки.

- **Едноклетъчни**
  - папили – издувания на клетъчните стени на епидермалните клетки. виждат се като кадифен оттенък на венчелистчетата
  - разклонени на два дяла власинки (*Cheiranthus* - шибой)
  - неразклонени власинки (*Gossypium* - памук)
  - твърди четинки (при сем. Грапаволистни)
- **Многоклетъчни**
  - щитовидни и звездовидни: щитовидна многоклетъчна пластинка и краче (миризлива върба)
  - дървовидно разклонени: с “възли” и “междувъзлия” (чинар, лопен)
  - многоредни: няколко реда клетки с различен диаметър и дължина
  - дебела плъстена покривка от трихоми: при пустинни и високопланински растения (лопен и др.)
- **Емергенции**
  - образувания на епидермиса и подепидермисова тъкан – шиповете при розоцветни (роза, шипка, къпина и др.)
  - чувствителни емергенции при насекомоядни растения

## Вторични покривни тъкани

Локализация: при вдървенели стъбла, характерно за двуседелните растения

- **Фелоген** (фелон – кора): вторична странична меристема с произход от паренхимните клетки под епидермата; с тангенциално делене образува навън корк и навътре фелодерма  
Корковия дъб *Quercus suber* е ценен източник на корк в строителството и бита
- **Фелодерма**: живи паренхимни клетки с хлоропласти
- **Перидерма** (корк)
  - Вторична покривна тъкан при всички растения с вторично надебеляване
  - Покрива многогодишни корени, стъбла, по-рядко грудки и плодове
  - Образува се от фелоген (корков камбий)
  - Мъртви суберинизирани клетки, непропускливи за вода и газове; Разположени в многослойни радиални редове, без междуклетъчни пространства
- **Лещанки** (лентицели)
  - Функция: обмяна на газове и изпарение

- Образуват собствен фелоген на мястото на устицата
- Закръглени вкорковени клетки с големи междуклетъни празнини
- Виждат се в кората като брадавички или вдлъбнатини

### **По-особен тип задебеляване на стъблото при някои едносеменелни**

- При палмите - първична меристема в основата на листата, надебеляването на стъблото е следствие от натрупване на нови тъкани с първично устройство (допълнителни затворени колатерални снопчета и паренхим)
- Вторично нарастване на стъблото има при *Aloe*, *Yucca*, *Agave*, *Dracaena* и др. - дължи се на камбий, образуван периферни вторични меристемни тъкани (периферни паренхимни тъкани до снопчетата). Вторичната кора съставена от трахеиди и удебелен паренхим (липсва корк)

### **Третична покривна тъкан - мъртва кора (ритидома)**

- При възрастни стъбла, многогодишно натрупване на слоеве от коркови пластовете и различни по произход мъртви тъкани, навън от последно заложения фелоген (фелодерма, паренхим, вторично лико и др.)
- Функция – защитна на механично противодействие, резки температурни колебания и др.
- Видове мъртва кора (зависи от начина на залагане на фелогена и продължителността на действие) – характерен белег за дървесните видове:
- люспесто опадлива - при бук, леска, топола и др.
- плочесто опадлива (белеща се) - при чинар, евкалипт и др.
- ивичесто опадлива - при лоза, повет и др.

Мъртвата кора при някои видове е източник на суровини: хинин (род *Cinchona*); канела (род *Cinnamomum*); каучук (*Hevea brasiliensis*) и др.

#### **Въпроси:**

1. Каква функция изпълняват покривните тъкани? Колко вида покривни тъкани имат растенията?
2. Каква е разликата между първичната покривна тъкан на корена и стъблото и как се наричат?
3. Кои са най-високо специализирани клетки на първичната покривна тъкан и каква функция изпълняват?
4. Кой от трите вида пластиди е характерен за първичните покривни тъкани?

## Механични тъкани

### Функция

придават здравина, устойчивост и пластичност на растенията

### Типове механични тъкани

- Коленхима: жива тъкан с клетъчна стена от целулоза, пектин и над 60% вода
- Склеренхима: мъртва тъкан с лигнифицирана клетъчна стена

### Коленхима

- «колла» (гр.) – лепило; «енхима» (гр.) - тъкан
- разположение: в растящи и развити органи
  - по периферията на стъблата, листата и цветовете: локално по ръбовете (тиква, устоцветни), като цял слой (тютюн, картоф)
  - около проводящите сночета
- близка по структура до паренхимната тъкан:
  - наличие на хлоропласти, големи вакуоли, богати на диктиозоми
  - по-удължени клетки, в сравнение с паренхима (до 2 mm)
- структура: клетки групирани в сночета и цилиндри
- произход: паренхимна тъкан, след задебеляване на стените
- опорна функция: устойчивост, гъвкавост, пластичност, променлива с възрастта
- Типове коленхима
  - плочеста (пластинчата): с надебелявания на тангенциалните клетъчни стени - бъз (*Sambucus*), динка (*Sanguisorba*), ревен (*Rheum*)
  - ъглеста: с надебелявания в ъглите на клетките - смокиня (*Ficus*), лоза (*Vitis*), тиква (*Cucurbita*), цвекло (*Beta*), лапад (*Rumex*), черница (*Morus*)
  - рехава: с надебелявания само в зоните към междуклетъчните пространства – Сложноцветни (*Asteraceae*), Слезови (*Malvaceae*)

### Склеренхима

- «склерос» (гр.) – твърд
- Клетки:
  - мъртви, с механична връзка между клетките
  - масивно и равномерно надебелени, лигнифицирани клетъчни стени с прости пори
  - Изключения: склеренхимноподобни тъкани (задебелени,

лигнифицирани мембрани, жив протопласт) - при дървесен паренхим и др.

- Ограничава растежа – формира се в зони с приключил растеж
- Типове склеренхима:
  - **склеренхимни влакна** – удължени клетки
  - **склерейди** – изодиаметрични клетки

### **Склеренхимни влакна (фибри)**

Типове склеренхимни влакна

- **По произход:**
  - **първични** – от прокамбия (по-дълги, промъкват се между недиференцианите клетки)
  - **вторични** – от камбия (по-къси)
- **По местоположение:**
  - **ксилемни:** с предполагаем еволюционен произход от трахеидите
  - **флоемни:** ясно видими, в много случаи важни като технически влакна
  - **фибри извън проводящата тъкан:** от външната страна на проводящото снопче или под епидермата (хиподерма при едноседелни растения); главно първични, от връхната меристема

### **Технически влакна**

- Практически термин, не съвпада с дефиницията за склеренхимни фибри
- Отнася се за цялото склеренхимно снопче във флоема
- Различен смисъл на понятието:
  - при памука - влакно от епидермални власинки
  - при лена – флоемен произход, склеренхимно снопче (фибриите целулозни - по-голяма пластичност и здравина)
  - при конопа – ксилемен произход, склеренхим (лигнифициран, качества: твърдост и чупливост).
- Технология на производство: от 3000 години – лен (Европа) и коноп (Китай)  
Метод на отопяване с бактериална мацерация: Бактериите разрушават по ензимен път пектиновата средна ламела. Склеренхимните влакна се освобождават от съседните тъкани. Ферментацията се прекъсва преди ензимите да започнат разрушаване на средните ламели в склеренхимните снопчета.

### **Склерейди (каменисти клетки)**

- Мъртви изодиаметрични клетки
- Надебелена лигнифицирана клетъчна стена

- Образуват черупките при костилковите плодове, защитна тъкан при ябълковидните плодове ...
- Образуват се от меристемните тъкани: протодерма, основна меристема, прокамбий, камбий, фелоген
- Често с паренхимен произход
- Според формата:
  - **Брахисклереиди** (каменисти клетки, заоблени) – в плодовете на розоцветни
  - **Макросклереиди** – в семенната обвивка при бобови
  - **Остеосклереиди** (с форма на кост) – в листа и семенна обвивка
  - **Астеросклереиди** (с форма на звезда) – в листата на двусемеделни

**Въпроси:**

1. *Защо механичните тъкани са трайни и колко вида са?*
2. *Каква функция изпълняват?*
3. *Къде са разположени двата вида механични тъкани в растенията?*

## Проводящи тъкани

Осигуряват движението на хранителни вещества

Два типа проводящи тъкани:

- **Ксилем** (хylem, дървесина): провежда вода и разтворени вещества, обслужва възходящия ток в растението
- **Флоем** (phloem, лико): провежда вода и разтворени органични вещества

Групират се в проводящи снопчета.

## Дървесинна проводяща тъкан - Ксилем

- **Строеж**
  - проводящи елементи (мъртви клетки)
    - трахеи
    - трахеиди
  - проводящ паренхим (живи клетки)
  - склеренхимни влакна (мъртви клетки)
- **Произход:**
  - **първичен** (по-просто устройство) - от прокамбия при първично устройство
    - **протоксилема и метаксилема**
      - **ендархен тип на залагане** (центростремително) - протоксилемните елементи периферно, метаксилемните централно (при корените)



- **екзархен тип на залагане** (центробежно) - протоксилемните елементи централно, метаксилемните периферно (при стъблата)
    - **вторичен** (по-силно диференцирана, специализирани елементи) - от камбия при вторично нарастване
  - **Проводящи елементи**
    - функция: провеждане на неорганични вещества от корена през стъблото към лисата
    - скорост на движение:
      - по трахеидите 1 m/h
      - по трахеите 40-50 m/h
    - типове проводящи елементи
      - **трахеиди** – тесни клетки с вретеновидна форма
        - твърди мъртви прозенхимни клетки със заострени скосени краища
        - еволюционно по-стари: папрати, хвощове, повечето голосеменни
        - проводяща и механична функция
        - дължина средно 1 мм (варира: бор 4 мм, банан: 1 см ....)
        - скорост на движение на водата по трахеидите 1 m/h
        - еволюция в 2 направления: проводяща (дават начало на членчета на трахеите) и механична функция (образуват дървесинни склеренхимни влакна)
      - **трахеи** – широки клетки с цилиндрична форма
        - еволюционно по-млади и по-съвършени
        - широки тръби, с дължина над 1-2 m
        - съставени от свързани сегменти - трахеиди с перфорирани или липсващи прегради
        - мъртви, с пръстеновидно, стъпаловидно, спираловидно, мрежовидно или поресто надебеляване, или със сложни перфорации
        - Тилизиране (запушване) на застаряващите трахеи:
          - ◆ паренхимните клетки отделят в тях мехурчести образувания (тили)
          - ◆ функция: по-голяма здравина на дървесината, водоустойчивост, предпазване от патогени
        - скорост на движение на водата по трахеите 40-50 m/h
  - **Дървесинен паренхим**
    - главно резервна функция (мазнини, скорбяла, смоли ...)
    - разположение – около трахеите (образуват тили)
  - **Механични елементи** (мъртви клетки)
    - дървесинни фибри (склеренхимни влакна), либриформ

- предполагаем произход от трахеидите - дебела вторична стена, намаляване размерите и броя на порите
- повишават здравината на ксилема

## Ликова проводяща тъкан - Флоем

- **Функция**
  - Основна функция: провежда асимилантите, продукт от фотосинтезата от листата надолу към всички части на растението; скорост на движение: 50-100 cm/h
  - Допълнителни функции: резервна, механична
- **Строеж**
  - **проводящи елементи** (живи клетки)
    - **Решетести клетки**
      - еволюционно стари - характерни за папратовидни и голосеменни
      - живи удължени клетки със заострени краища, които се застъпват
      - каналчета за придвижване на асимилатите
      - решетести полета по всички стени
    - **Решетести цеви с придружаващи клетки**
      - ядрото се разрушава, клетката се управлява дистанционно от ядрата на придружаващи клетки
      - решетести пластинки с порови полета в зоната на контакт със следващата цев
      - порите са облицовани с полизахарида калоза
      - със застаряване на клетките поровите полета се запушват
    - **Придружаващи клетки**
      - Тясно свързани с решетестите цеви
      - Големи ядра и с малки вакуоли
  - **Ликов паренхим** (живи клетки)
    - основно резервна функция: скорбяла, белтъци, често дъбилни вещества
    - разположение: около решетестите елементи
  - **Ликов склеренхим** (мъртви клетки)
    - механична функция
    - обгръщат на групи решетестите елементи от външната страна
    - главно склеренхимни фибри (влакна), по-рядко склереиди

## Проводящи снопчета

групиране на проводящите тъкани; съдържат флоем, ксилем и

### **камбий (вторична меристема)**

- Флоем и ксилем винаги в съседство
- Само при първично устройство на органи
- Според разположението на флоема и ксилема се формират няколко групи (и техни разновидности) проводящи снопчета

### **Класификация**

- **Колатерални проводящи снопчета**  
Странично разположение на тъканите. Характерни за надземните органи. Винаги се разполагат с флоем към периферията и ксилем към вътрешността на стъблото.
  - **Отворени**  
С ивица снопчест камбий между ксилема и флоема, която осигурява нарастване на ширина. Характерни за стъблата на двуседелни. В пререз са разположени кръгово.
    - Отворени колатерални: зона флоем към периферията на органа, зона ксилем към вътрешността.
    - Биколатерални: с допълнителна ивица флоем към вътрешността (Тиквови, някои Сложноцветни)
  - **Затворени**  
Без снопчест камбий. Характерни за стъблата на едноседелни и за листата на всички покритосеменни. В пререз се разполагат разпръснато във вътрешността.
- **Концентрични проводящи снопчета**  
Разполагане на тъканите в концентрични кръгове. Характерни за видоизменени органи (коренища и др.), рядко трансформация при надземни части
  - **Перифлоемни** (амфикрибални) проводящи снопчета  
Флоемът е по периферията, ксилемът е в центъра. Обикновено отворени (с камбий). Характерни за папратообразни.
  - **Периксилемни** (амфивазални) проводящи снопчета  
Ксилемът е по периферията, флоемът е в центъра. Обикновено затворени (без камбий). Характерни за някои едноседелни.
- **Радиални проводящи снопчета**
  - Единично разполагане в растителните органи.
  - Типични за първично устройство на корените на висшите растения (в стъблата на псилотови и плаунообразни се редуват лентовидно)
  - Ксилем и флоем се редуват в различни радиуси
  - Според броя радиални участъци – диархни, три-, тетра-, полиархни

- Винаги със залагане на камбий.

### **Въпроси**

1. Колко вида са проводящите тъкани? Защо са трайни и комплаксни тъкани?
2. Каква функция изпълняват и къде са разположени в растенията?
3. Колко основни вида проводящи снопчета познавате и за кои растителни органи или групи растения са характерни?

## **Отделителни тъкани - видове и характеристика**

Отделят или събират секрети или екскрети - етерични масла, смоли, парлива течност, нектар, млечен сок ...

- **Секрети:** вещества с физиологична функция
- **Екскрети:** вещества, които се извеждат от активния метаболизъм

Елементи на отделителните тъкани: разнообразни по степен на специализация и по местоположение в тялото на растенията.

## **Класификация на отделителните тъкани**

- **Външни:**
  - разположени на повърхността, отделят секрети навън. жлезисти власинки, нектарници, осмофори и хидатоди.
  - **Жлезисти власинки**
    - При някои видове цялата власинка е изградена от жлезисти клетки, а при други само крайната клетка е жлезиста. Обикновено отделят секретите си между обвивката и кутикулата на отделящите клетки, при някои (лудо биле) секретът се отделя заедно с клетката.
    - Класификация по отделяните вещества**
      - маслени (устноцветни, черничеви, сложноцветни ...),
      - смолести (по люспите на презимуващите пъпки на бреза, топола ...)
      - водни (по листа на фасул, нахут ...)
      - парливи (коприва)
      - солни (образуват се по растения обитаващи засолен почви, *Saxifraga* ... )
  - **Тентакли**
    - При насекомоядните растения - смилателни жлези
    - Отделят сок, със състав близък до стомашния - съдържа протеолитични ензими, които смилат насекомите.
  - **Нектарници**
    - Секреторни структури по цветовете и вегетативните органи

на растенията. Отделят нектар (вода с разтворени захари и слизести вещества)

- Класификация
  - Цветни: по различни части на цвета
  - Извънцветни: по стъблото, листата, прилистниците и цветните дръжки.
- Местоположение
  - Жлезистите клетки на нектарниците са в близост до проводящите тъкани
  - отделящите повече захар - в близост до флоемни елементи
  - отделящите по-малко на захар - в близост до ксилемни елементи
- Образуване на нектара: в протопласта на жлезистите клетки
- Отделяне на нектара: през клетъчната обвивка и разкъсаната кутикула
- **Осмофори**
  - Специализирани жлезисти полета от няколко слоя клетки.
  - Отделят летливи вещества, главно етерични масла, на тях се дължи аромата на цветовете на някои растения.
  - Намират се по венчелистчетата или по другите части на цвета.
  - Жлезисти са само клетките на епидермата. Слоеве под епидермата са богати на запасни вещества.
  - Отделяне на секретата за кратко време, свързано с изразходването на големи количества запасни вещества.
- **Хиатоди (водни устица)**
  - Специализирани структури, разположени на епидермата (*Alchemilla* - шапиче, *Fragaria* - ягода, *Tropeolum* - латинка).
  - Подушна стаичка, рехава паренхима (епитем) и плътно доближени до нея дървесинни проводящи съдове.
  - Осигуряват отделянето на водата от листата във форма на капки на повърхността – гутация.
  - В отделената вода се съдържат различни соли, захари и други органични вещества.
- **Вътрешни:**
  - разположени между тъканите на растенията; задържат секрети в себе си или ги отделят в специални междуклетъчни пространства.
  - **Секреторни клетки**

- Разпръснати поединично сред клетките на останалите тъкани
- Съдържат: балсами, смоли, масла, танини, слиз и дори кристали
- Идиобласти: отличават се по форма и големина от клетките, сред които се намират
- **Лизигенни вместилища**
  - Образуват се чрез разтваряне (лизиране) на секреторните клетки (напр.: седефче, цитруси и др.)
  - Секретът, който ги изпълва се образува преди да се разтворят клетките
  - Секрет се отделя еднократно
- **Шизогенни вместилища**
  - Трайна празнина за събиране на отделения от клетките секрет (напр. жълт кантарион, растения от сем. Борови, магданоз, копър целина от сем. Сенникоцветни и др.)
  - Постлани от секреторни клетки, които образуват жлезист епител
  - Секрет се отделя периодично
- **Млечни цевы**
  - Специализирани структури, които пронизват тъканите на растителното тяло
  - Една или повече свързани помежду си клетки, изпълнени с течност, която наподобява мляко и се нарича млечен сок – латекс
  - Групиране според произхода и устройството:
    - **Неразчленени** – изградени от нарастването и развитието на една клетка
      - ◆ **Неразклонени**: дълги прави тръбовидни клетки – зимзелен, коприва, коноп и др.
      - ◆ **Разклонени**: тръбести силно разклонени структури – млечки, зокум, фикус и др.
    - **Разчленени** – надлъжни вериги от клетки, преградите между които са перфорирани или изчезнали.
      - ◆ **Неанастомозиращи**: дълги вериги от клетки, без странична връзка помежду си - батат, поветица, змийско мляко.
      - ◆ **Анастомозиращи**: със странични връзки (анастомози) между отделните вериги от клетки, обединени обща мрежеста структура - глухарче, синя жлъчка, салата, мак, каучуково дърво и др.
  - **Латекс** (млечен сок):
    - Гъста емулсия
    - Прозрачна при черница и зокум

- Млечнобяла при глухарче, фикус, млечка
- Жълто-кафява при коноп
- Жълто-оранжева при змийско мляко
- Съдържа: соли, въглехидрати, белтъци, органични киселини, алкалоиди, гликозиди, дъбилни и слизести вещества, етерични масла, смоли, балсами, каучук ...

**Въпроси:**

1. Какви външни отделителни структури познавате? Дайте примери според отделяните вещества.
2. Какви видове вътрешни отделителни структури познавате, според начина им на образуване?
3. Какво представляват млечните цевци? Дайте примери за растения, които съдържат латекс.

## Раздел III

### Растителни органи

**Органография**

Орган - част от растителното тяло, морфологично и структурно изпълняваща определена функция

- **Вегетативни** органи:
  - Корен (radix)
  - Стъбло (caulis)
  - Лист (folium)
- **Генеративни** (размножителни, репродуктивни) органи
  - Цвят (flos)
  - Семе (semen)
  - Плод (fructus)

**Произход на органите в еволюцията**

- Според степента на диференциация (наличие/отсъствие на вегетативни органи:
  - Талусни растения – без разчленяване на органи и диференциране на тъкани (водорасли, низши мъхове)
  - Корпусни растения – с обособени растителни органи, изградени от тъкани
- Произход на вегетативните органи – теломна теория (Zimmermann 1930) – анализ на рецентни и фосилни видове
- *Psilophyton* – фосил отпреди около 400 млн. г.

**Общи закономерности на растителните органи**

- Полярност – противоположност на органите по оста: геотропно

- (при корена), гравитропно (стъбло); ортотропно (право нагоре); плагиотропно - странични разклонения на корен и стъбло
- Симетрия – разполагане на частите спрямо основната ос
  - Полисиметрични органи – цветове, осеви органи
  - Бисиметрични органи – цветове, семена, плоски стъбла
  - Асиметрични – листа бегония, бряст и др.
  - Метаметрия – надлъжна симетрия многобройност и повтораемост на едноименни части (метамери – междувъзлия с листа, пъпки и т.н.)

### **Анатомия на органи - принципни положения**

- Изучаване единството в структурата на даден орган в съответствие с функциите му
- Структурата във връзка с жизнената среда
- Филогенеза на орган – поява и развитие в еволюционен план
- Онтогенеза – поява и развитие през индивидуалното развитие (ембрионално)
- Биогенетичен закон: онтогенетичното развитие повтаря етапи от филогенетичното

### **Конвергентна и дивергентна еволюция**

- Хомологни белези (наследени от общ предшественик)
- Аналогни белези (сходни белези, повлияни от средата)
- Конвергенция - въпреки очевидни прилики, липсва общ произход
- Дивергенция - организми, които изглеждат коренно различни, може да са тясно свързани с общ предшественик

## **Корен (radix)**

- Основен вегетативен орган, обезпечаваш водоснабдяването и минералното хранене обикновено подземен
- Функции: прикрепваща, всмукателна, натрупване на резервни вещества, понякога структура за вегетативно размножаване
- Най-добре развит при семенните растения

## **Морфология на корена**

### **Онтогенетично развитие**

- Започва развитието си от зачатък в зародиша, наречен зародишен корен (радикула)
- При покълване пробива семенната обвивка и навлиза в почвата



## **Видове корени според произхода и начина на развитие**

- Главен корен: образуван от зародишния
- Странични корени: излизат непосредствено от главния корен (първи разред) или от негови разклонения (II, III ... разред)
- Добавъчни (адвентивни) корени: образуват се от другите органи на растението

## **Разнообразие във формата**

нишковидни, вретеновидни, шнуровидни, кълбовидни, цилиндрични, конусовидни, реповидни ...

## **Главен и странични корени**

- Разклоняване в акропетален ред (от основата към върха)
- Странични корени от първи разред: растат косо под действие на земното притегляне, почти хоризонтално
- Разклонения от трети, четвърти и следващите разрези: геотропично неутрални и растат във всички посоки.

## **Добавъчни корени**

- Образуват се от дялящи се стъблени клетки – при пълзящи стъбла, коренища, структури за вегетативно размножаване
- При едноседелните: от най-долната част на стъблото (възел на братене или луковично дънце)
- Филогенетично стари, единствени при плауновидни, папратовидни, хвощови и някои голосеменни

## **Коренови системи**

Съвкупност от всички корени в растението

Разпределението на кореновата система в почвата се определя от наследствените особености на растението и от почвените условия.

- Осева (вретеновидна) коренова система: главният корен е мощно развит и изпреварва страничните
- Брадата коренова система: главният корен изостава или загива, добавъчните корени образуват кореновата система

## **Основни биологични типове**

- повърхностна: разклонения близко до основата
- дълбока: разклонения към върховете
- смесена: разклонения по цялата дължина

Общата повърхност на корените надвишава 5-15 пъти надземната част. Дължината на корените при тиква (*Cucurbita pepo*) достига 25 km, при ръжта (*Secale cereale*) – до 80 km.

**Въпрос:**

1. Сравнете кореновите системи на едноседелни и двуседелни растения, като използвате усвоената терминология.

## Метаморфози на корена

### Кореноплоди

- Резервни органи, образувани от разрастване на главния корен и отчасти на стъблото
- Силно развита паренхимна тъкан със запасни вещества (скорбяла, инулин, дизахариди)
- Образуват се с участието на епикотила, хипокотила и главния корен
- примери: морков, ряпа, цвекло ...

### Коренови грудки

- Силно развита паренхимна тъкан с резервни хранителни вещества в страничните корени
- Примери: гергина, батат, ямс, маниока, грудесто киселиче, гулия ...

### Фотосинтезиращи корени

- При някои водни и епифитни растения
- Сплеснати добавъчни корени с хлоропласти
- При някои видове – единствени фотосинтезиращи органи
- пример: *Trapa natans* (дяволски орех)

### Въздушни корени

- При някои епифити от тропиците: змиарникови (*Araceae*), салепови (*Orchidaceae*) ...
- при някои видове се развиват до нормални почвени корени, при други не достигат почвата
- поглъщат вода непосредствено от въздуха чрез тъканта **веламен** на кореновия връх

### Дихателни корени

- при растения в заливни или заблатени места, бедни на кислород
- отрицателен геотропизъм – растат нагоре до достигане на постоянна въздушна среда
- коркова тъкан с **пневматоиди** (специални отвори със силно развит въздухоносен паренхим)
- пример: мангрови дървета (*Rhizophora* и др.)

### Подпорни корени

- Добавъчни корени образувани от клоните на някои дървесни видове
- Растат право надолу и образуват подпорни «колони»
- примери: филодендрон, банян (бенгалски фикус – *Ficus bengalensis*)

### Кокилни корени

- Подобни на подпорните
- Добавъчни корени, образувани от главното стъбло, насочени косо към почвата
- Понякога долната част на стъблото изгнива и растението остава «на кокили»
- Кокилни корени при царевицата – от долните междувъзлия

### Прикрепващи корени

- При лиани и скални растения
- Къси, неразклонени, рано вкорковяват
- Прикрепват се с лепкаво вещество, отделяно от клетките на кореновия връх
- пример: *Hedera helix* (бръшлян)

### Свивателни корени

- При луковични, грудколуковични или коренищни растения
- Здрави, месести, без власинки
- Паренхим с много глюкоза
- При изчерпване на глюкозата (след 2-3 месеца) кората увяхва и се свива в напречни участъци – корените се свиват с 30-40% и вмъкват растенията дълбоко в почвата
- примери: *Colchicum* (мразовец), *Crocus* (минзухар) и други луковични растения

### Хаустории

- При паразитни и полупаразитни растения
- Внедряват се в тъканите на гостоприемниците и осигуряват от тях готови вещества
- Примери: *Cuscuta* (кукувича прежда), *Viscum album* (бял имел), *Orobanchae* (синя китка), *Lathraea* (горска майка) ...

### Бактерийни грудки

- В корените на всички бобови (*Fabaceae*)
- Причиняват се от симбионтни бактерии от род *Rhizobium*
- Свързват атмосферния азот до усвоими за растението

съединения

## Микориза

- Съжителство на корена с гъбни хифи, които се развиват по страничните корени
- Външна (ектотрофна): обвиват върха на корена и заместват власинките. При дървета и храсти.
- Вътрешна (ендотрофна): хифите се вграждат в паренхима на кората и образуват кълбовидни тела
- примери: иглолистни (*Pinaceae*), муравови (*Pyrolaceae*), салепови (*Orchidaceae*) ...

### Въпрос:

1. По какво се различават кореновите метаморфози, в сравнение с типичните корени? Каква е причината да съществуват?

## Анатомично устройство на корена

- По-просто устройство от стъблото
- Почвената среда по-изравнена като условия
- Не носи листа и пъпки (с малки изключения – коренови издънки при топола, череша и др.)
- Има първично и вторично устройство
- Ендогенно разклоняване
- Онтогенетично произлиза от зародишния корен

## Зони на корена

- Зона на делене: 2-3 mm
  - Коренова гугла (калиптра) – от няколко мм до 1 см при въздушните корени, при водни растения липсва. При едноседелните инициални клетки калиптроген
  - Хистогенна теория на Хайнщайн –дерматоген (протодерма), периблем (основна меристема), плером (прокамбий)
- Зона на нарастване: 5-10 mm.  
Удължени, вакуолизирани клетки (сила на навлизане в почвата)
- Зона на кореновите власинки: до няколко сантиметра
  - Образуване от ризодермални клетки (еднородни или къси и дълги)
  - Характеристика: голяма централна вакуола, ослизена повърхност, всмукателна сила (голям брой митохондрии и диктиозоми)
  - Дължината и броя зависят от: почвените условия (при някои водни растения липсват), вида растение (при тревистите са по-дълги) - брой: 300 – 2000 за mm<sup>2</sup>

- Трайност – 10-15 дни (изключения при *Asteraceae*, вдървявяват – до 2 години)
- Освен всмукваща и отделителна функция (органични киселини, витамини и др.)

## Първично анатомично устройство на корена

В зоната на кореновите власинки. Различават се ясно две зони

- **Първична кора**
  - **Ризодерма**
    - обвива корена отвън
    - основна функция: всмукване на вода и минерални соли
    - характеристика на власинките:
      - голяма вакуола
      - малка цитоплазма под върха
      - тънка клетъчна обвивка с ослизнена повърхност
      - дължина: от 0.15 до 8 mm
      - брой: 300 – 2000 за mm<sup>2</sup>
      - продължителност на живота: 10-12 дни
      - образуват се от клетки на ризодермата
  - **Екзодерма**
    - един или няколко реда плътно долепени клетки
    - целулозни слоеве, в много случаи вдървесинени, частично вкорковени живи клетки
    - защитна функция след отмиране на ризодермалните клетки
  - **Мезодерма** (паренхим на първичната кора)
    - многоъгълни или закръглени паренхимни клетки в радиални редици
    - големи междуклетъчни пространства
    - резервна функция при кореноплоди и др.; при водни растения – въздухоносна; при въздушни корени – фотосинтезираща....
  - **Ендодерма**
    - плътно подредени живи клетки с каспариеви надебелявания – лентовидно задебелени радиални и вътрешни тангенциални стени, инкрустирани с хидрофобни вещества (лигнин и суберин)
    - каспариевите петна се появяват най-напред срещу елементите на флоема
    - срещу елементите на ксилема остават пропускащи клетки (в начален етап на развитие)
    - функция: насочено движение на вода и соли към вътрешния цилиндър

- **Централен цилиндър**
  - **Перицикъл**
    - Обикновено еднослоен, клетки с меристемен характер и тънки мембрани
    - Функция: образуване на странични разклонения при корена (обикновено клетките срещу ксилемните лъчи); страничните издънки - ендогенни; при вторично устройство дава начало на фелоген
  - **Сърцевина (медула)**
    - **Радиално проводящо снопче**
      - Радиално разположени флоем и ксилем
      - Протоксилем, метаксилем (ендархно образуване)
      - По брой ксилемни лъчи: монархни (дяволски орех); диархни (цвекло, зеле); триархни (бор, черница...); тетрархни (фасул, лютиче...); полиархни (повечето едносемеделни растения и някои двусемеделни)
    - **Сърцевинен паренхим**

### **Вторично анатомично устройство**

резултат от вторичното надебеляване при двусемеделни под действие на вторичните меристеми камбий и фелоген

- **Камбий:** задебеляване в централния цилиндър
  - камбиални дъги между ксилема и флоема, които достигат перицикъла
  - свързване на камбиалните дъги с перицикъла и образуване на пръстен
  - дървесината се натрупва в по-голямо количество и измества камбия към периферията
  - първичният ксилем остава в центъра
  - първичният флоем се измества към периферията и се смачква
  - камбият разделя вторичната дървесина от вторичната кора
  - вторична дървесина на корена – малко механични елементи, голям брой лъчи
- **Фелоген:** нарастване в първичната кора, залага се от клетки на перицикъла
  - образува коркова тъкан навън, като изолира всички тъкани на първичната, вкл. ендодермата
  - изолираните тъкани образуват мъртва кора, която опадва

### **Анатомия на видоизменени корени**

- Микоризни корени – слабо развита калиптра и власинки
- Най-често запазват първичното си устройство
  - Склерифицирани корени (царевица)

- Въздушни корени (епифити)
- Кореноплоди: разрастнал епикотил и хипокотил

### "Третично" анатомично устройство

- в кореноплодите на *Beta vulgaris* (цвекло)
- след залагане на камбия вторичното надебеляване е незначително
- разрастване на кореноплода, резултат от допълнителни камбиални заложени в ранни етапи от развитието на корена (1-2 см в диаметър)
- образуват се до 12 на брой нови камбиални пръстени, кратни на броя на листата в листната розетка
- в новите пръстени присъстват проводящи снопчета съответстващи на листните следи
- пряка зависимост между захарността и броя камбиални пръстени

### Връзка на проводящите системи в корена и стъблото

- Стъбло: снопчета от колатерален тип; корен - радиален тип
- Корен и стъбло – обща осева част – хипокотил
- По дължината на хипокотила – трансформация на ксилемни елементи от стъблото:
  - Разделяне на два участъка
  - Обръщане на 180°
  - Зони на прегрупиране и сливане
- Функция: преминаване от колатерален в радиален тип

#### Въпроси:

1. Направете схема на зоните на корена и я означете.
2. Направете схема на пререз на млад корен и я означете.
3. Опишете как протича вторичното надебеляване на корена. На какво се дължи?

## Стъбло (caulis)

### Функции

- Опорно-проводяща - свързва корена с листата
- Осигурява механична устойчивост и подходящо разположение на клоните и листата
- Провежда хранителни вещества
- Натрупва резервни вещества
- Възстановява останалите органи
- Неограничен растеж

## Морфология на стъблото

### Строеж

- Възли
- Междувъзлия
- Върхни и странични пъпки

### Онтогенетичен произход

- Хистогенна теория на А. Шмит (1924)
- Вегетационен конус – апикална меристема с 2 слоя: външен туника (1-4 слойна); вътрешен корпус
- Няма ясна граница – зоните се преливат; различават се по начина на делене
- Екзогенно разклоняване на стъблото
- В основата на първичния конус се образуват листни примордии; по дължината в основата му вторични подутини (конуси)

### Клонки

млади и неразклонени стъбла с пъпки, листа и понякога с цветове

### Пъпки

- силно скъсени клонки в относителен покой
- Строеж:
  - върхна меристема
  - зачатъци на листа
  - зачатъци на стъбло
  - зачатъци на странични разклонения
  - зачатъци на цветове
- Върхни и странични пъпки
  - вегетационният конус завършва с върхна (терминална) пъпка
  - в пазвите на листните зачатъци се формират зачатъци на странични пъпки
  - страничните пъпки са пазвени (аксиларни)
- Развитие на пъпките
  - **Върхна пъпка**
    - развива се първа
    - расте ортотропно (право нагоре)
  - **Странични (пазвени) пъпки**
    - развиват се в зависимост от състоянието на върхната пъпка
    - растат плагиотропно (хоризонтално или под ъгъл на стъблото)



- заместват върхната, при увреждане – започват да се развиват ортотропно
- **Колатерални и сериални пъпки**
  - пазвените пъпки се развиват поединично
  - колатерални пъпки: разположени странично на първичната пазвена пъпка (една до друга)
  - сериални пъпки: разположени над първичната пазвена пъпка (една над друга)
- **Зимни и спящи пъпки**
  - Зимни пъпки:
    - формират се през лятото, зимуват и се развиват напролет
    - разнообразни по големина, форма и окраска
      - ◆ едри (конски кестен, бук, явор, ясен) или дребни (бреза)
      - ◆ яйцевидни (леска, явор, ясен), конусовидни (трепетлика), вретеновидни (бук) ...
  - Спящи пъпки:
    - разположени в дървесината, близо до повърхността
    - с надебеляване на стъблото оста им се удължава
    - значение за вегетативното размножаване и възстановяване от повреди
    - развитието им се стимулира чрез резитбата – значение в градинарството
- **Покрити и голи пъпки**
  - Покрити пъпки
    - най-външните листни зачатъци са метаморфозирали до покривни люспи
    - епидермални клетки със силно надебелени стени и развита кутикула
    - защита от обезводняване, ниски температури и други въздействия
    - в много случаи жлезисти трихоми и отделяне на лепливи смолисти вещества за избягване на повреди от насекоми (бреза, черна елша, тополи...)
  - Голи пъпки: в тропиците и субтропиците с равномерен климат (черна калина, кучешки дрян, зърнастец, лимон ...)
- **Листни, цветни и смесени пъпки**
  - Листни (вегетативни) пъпки: по-дребни, със заострени върхове, върху удължени клонки
  - Цветни (генеративни) пъпки: по-едри, заоблени, обикновено върху скъсени клонки
  - Смесени пъпки: образуват по-късно клонки, листа и

- цветове
- **Добавъчни (адвентивни) пъпки**
  - Ендогенен произход
  - Зараждат се от перицикъла или камбия
  - Могат да се развият през пролетта и да се превърнат в спящи
  - Спящите адвентивни пъпки нарастват заедно със стъблото (бряст, бук, клен, бреза, орех...)
  - При отсичане на стъблото пъновете образуват адвентивни пъпки, образуващи пънни издънки
  - Пънните издънки са с бурно развитие, с по-големи листа

### **Каулифлория**

- Образуване на цветни пъпки по стара дървесина
- Характерно за тропични видове: кафе, какво дърво, видове фикус, див рожков и др.

### **Нарастване на стъблото на височина**

- Върхно меристемните клетки под вегетационния връх се удължават
  - Междувъзлията се образуват от раздалечаване на листните зачатъци
  - Листните възли се получават при надебеляване на местата, в които се захващат листата
  - Листна розетка: при незначително нарастване на междувъзлията
- Интеркаларно нарастване: в междувъзлията
- Прираст: средно 0.005 mm/min; при бамбук: 0.6 mm/min (30-90 cm височина в денонощие)

### **Разклоняване на стъблото**

- Страничните разклонения се появяват от страничните пъпки с нарастване на стъблото
- Разклонения от I, II, III ... порядък
- Типове разклоняване:
  - **Дихотомично** (вилужно): някои мъхове и плаунообразни
  - **Моноподиално** (чрез върхната пъпка): хвощови, папрати, голосеменни
  - **Симподиално** (от странични пъпки под върхната): покритосеменни

### **Корони**

сборът от всички разклонения на стъблото

- Според разположението спрямо земята: ниски или високи

- Според гъстотата: гъсти или рехави
- Според формата: пирамидални (*Cedrus libani* - кедър), цилиндрични (*Taxus baccata* - тис), конусовидни (*Picea abies* - смърч, *Sequoiadendron giganteum*), колоновидни, елипсоидни, кълбовидни (*Castanea sativa*, *Cercis siliquastrum*, *Celtis australis*), яйцевидни (*Betula pendula*), чадъровидни (*Acacia*, *Pinus pinea*), плачещи (*Salix babylonica*), неправилни (*Prunus cerasifera*)

### Скъсени и удължени клонки

при много растения се образуват двата типа клонки от страничните пазвени пъпки

- Скъсени клонки:
  - Формират се поради слабото наастване на междувъзлията
  - Съдържат цветните пъпки при покритосеменните представители
- Удължени клонки:
  - Нарастването е по-интензивно, междувъзлията са раздалечени
  - Формират минимално количество цветни пъпки
  - Служат за нарастване и разклоняване на стъблото

### Форма (сечение) на стъблото

- кръгло - повечето видове
- триъгълно - *Carex* (острица)
- многоъгълно - *Valeriana* (дилянка)
- плоско - *Ruscus* (залист)
- четириъгълно - *Lamiaceae* (Устноцветни)
- крилато - *Chamaespartium* (зановец)

### Хабитус и размери

условно групиране

- **Дървета**
  - първа величина (над 30 m): бор, смърч, ела, бук, дъб, ясен
  - втора величина (20-30 m): липа, габър круша
  - трета величина (до 20 m): келяв габър, мъждрян, киселица
- **Храсти**
  - ниски (до 1 m)
  - средно високи (1-3 m)
  - високи (над 3 m)
- **Полухрасти**  
надземната част периодично загива: пелин, конски босилек ...
- **Тревисти растения**
  - ефемери – няколко седмици (гладница, великденче)

- едногодишни (пшеница, царевица, пипер)
- двугодишни (морков, ряпа, зеле, цвекло)
- многогодишни (люцерна, детелина, троскот, паламида)
- **Лиани** (лоза, скрипка, повет, фасул, бръшлян)

### Положение в пространството

- Изправени: повечето растения
- Приповдигащи се: лежат на почвата и върхът им се приповдига нагоре – *Thymus* (мащерка)
- Пълзящи: развиват се върху почвата – *Fragaria* (ягода)
- Катерливи и увивни: в групата на лианите

### Възраст и размери

рекордни възрасти и размери на дървета

- *Sequoiadendron giganteum* (мамутово дърво): 5000 години, височина: 102 m, диаметър: 12 m
- *Cedrus libani* (ливански кедър): 3000 години
- *Castanea sativa* (кестен): 2000 години
- *Picea abies* (смърч): 1200 години
- *Tilia* sp. (липа): 1000 години
- *Fagus sylvatica* (бук): 900 години

#### Въпрос:

1. Опишете вегетативните пъпки и стъблата на различни видове растения.

## Метаморфози на стъблото

### Грудки

- Скъсени клонки, силно разраснали се на дебелина.
- Натрупват резервни хранителни вещества: скорбяла, инулин, белтъци, захари и др.
- Органи за вегетативно размножаване.
- Имат връхна и странични пъпки, следователно стъблен произход.
- Пъпките обикновено се образуват по три в специални вдлъбнатини, наричани “очи”.
- пример: *Solanum tuberosum* (картоф)
- **Грудесто стъбло**  
Надземни месести стъбла, например при алабаш (*Brassica oleracea* var. *gongylodes*)

### Коренище

- Най-често срещана метморфоза

- Подземни безхлорофилни стъбла, подобни по външен вид на корен.
- Няма коренова гугличка, имат възли, междувъзлия и редуцирани листа (кафяви или безцветни люспи)
- Разполага се хоризонтално или косо отгоре надолу и нараства с върха си.
- Могат да са са тънки и дълги (житни треви, момина сълза), или къси и дебели (перуника, момкова сълза, чемерика ...).
- Съдържат много запасни вещества
- Органи за вегетативно размножаване

### Луковица

- Устройство:
  - Дънце: силно скъсено стъбло
    - долна страна – с добавъчни корени
    - горна страна – с пъпка съставена от зачатъчни листа, цветовете или съцветия
  - Люспи: видоизменени листа (люспи).
    - сочни люспи с резервни хранителни вещества
    - обвивни сухи люспи
- Според мястото където се развиват:
  - Подземни: нарцис, синчец, лале, лукови ...
  - Надземни: от пазвени или цветни пъпки; по-дребни от подземните (луковички) - луковичен зъбник, тигров крем, някои видове лук ...

### Грудколуковица

- Скъсено и надебелено стъбло, на върха или в основата с пъпки, от които се развиват листа и цветовете.
- Отвън с остатъци от миналогодишни листа, в пазвите на които възникват нови грудколуковици или клонки.
- От долната страна - с добавъчни корени.
- Външно прилича на луковица.
- Среца се при: *Crocus* (минзухар), *Gladiolus* (гладиола), *Colchicum* (мразовец) ...

### Столони (подземни и надземни)

- Надземни или подземни пълзящи издънки с тънки и удължени междувъзлия.
- Образуват се от възлите на стъблото, нарастват бързо и завършват с пъпка, клубен или луковица.
- Служат за вегетативно размножаване.
- Надземни: *Fragaria* (ягода), *Sempervivum* (дебелец) ...

- Подземни: *Solanum* (картоф), *Tulipa* (лале)...

### Мустачки

- При много увивни растения
- Прикрепителна функция
- Стъбленият им произход се установява по разположението им на стъблото и по редуцираните листа по тях.
- *Vitis* (лоза), *Parthenocissus* (градинска лоза) ...

### Тръни

- Скъсени клонки с остър връх, най- често без листа.
- Функция: предпазване от животни
- примери: *Crataegus* (глог), *Prunus spinosa* (трънка), *Gleditschia triacanthos*, *Ononis* (гръмотрън) ...

### Филокладии и кладодии

- Плоски листовидни стъбла при някои средиземноморски и пустинни растения със закърнели листа.
- Функция: осигуряване на нормална фотосинтеза - образуват асимилационна паренхима.
- Филокладии: клонки на растението, които се превръщат в листовидни образувания с ограничен растеж
  - *Ruscus* (залист) – с цветове и плодове по филокладиите
  - *Asparagus* (зайча сянка) – с цветове в пазвите на филоклафдиите
- Кладодии: растежът е продължителен – *Opuntia* и други кактуси.

### Сукулентни стъбла

- Стъбла с добре развит асимилационен и водоносен паренхим
- Стъблени сукуленти: кактусови, дидиерови и някои видове млечки.
- *Adansonia digitata* (баобаб) - най-големият представител на стъблените сукуленти

#### Въпроси:

1. Дайте примери за стъблени метаморфози. Кое ги различава от кореновите метаморфози?
2. Посочете причините за наблюдаваните метаморфози.

## Първично анатомично устройство на стъбло

### Общи принципи в устройството

- Диференциране: под меристемата на вегетационния конус
- Колатерални проводящи сночета, разположени в сърцевината

- пареним
- Подреждане и укрепване на снопчетата в зависимост от начина на нарастване на стъблото
- Епидерма с устица

### **Разлики в устройството при двуседелни и едноседелни**

- **Двуседелни растения**
  - първична кора и централен цилиндър
  - механична тъкан под епидермата – колехим (жива)
  - отворени колатерални или биколатерални снопчета
- **Едноседелни растения**
  - нямат първична кора и централен цилиндър
  - механична тъкан под епидермата – склерехим (мъртва)
  - затворени колатерални или концентрични снопчета

### **Двуседелни растения**

Рязка граница между периферни и вършни тъкани

- **Периферни тъкани:** епидерма и кора
  - епидерма с кутикула, устица наредко разположени
  - кора (периферно фотосинтезиращ паренхим)
  - механични тъкани: периферно на ивици колехим, при някои видове (сложноцветни, тиквови) до ендодермиса непрекъснат пръстен от склерехим
  - ендодермис - скорбялоносен слой (статолитна скорбяла)
- **Вършни тъкани:** централен цилиндър с проводящи снопчета, разположени в кръг
  - перицикл - най-външния слой, често под формата на склерехимни влакна над проводящите снопчета
  - отворени колатерални проводящи снопчета, най-често със снопчест камбий
  - сърцевина - паренхимни клетки, често се разрушават (стъбла с празнина, напр. глухарче, лютиче ...)

### **Едноседелни растения**

Без различими централни и периферни тъкани (еднороден строеж)

- Типове първично устройство
  - палмов тип първично устройство: палми, житни, кремове, острицови...
  - други типове първично устройство: кремове, перуникови, кокичеви
- Тъкани:
  - епидерма

- хиподерма: пръстен от склеренхим, прекъснат само при устицата
- паренхимна тъкан
- затворени колатерални сночета, обикновено изцяло защитени в склеренхимно влагалище
- Разположение
  - първичната кора не е ясно отделена от централния цилиндър
  - разполагане на сночетата в цялата вътрешност

**Въпрос:**

1. Направете схеми на първичното анатомично устройство на стъблата при двуседелни и едноседелни. Посочете разликите.

## Вторично анатомично устройство на стъбло

### Вторично нарастване

- при всички голосеменни и повечето двуседелни
- дължи се на дейността на вторичните меристеми:
  - **камбий:**
    - образува тъканите на вторичния ксилем (дървесина) и вторичния флоем (лико)
    - залага се по два различни начина и води до сночесто или несночесто устройство на стъблото
  - **фелоген:** образува перидермата и мъртвата кора

### Залагане и действие на камбия

- **Залагане на камбий при растения с несночесто устройство (*Tilia* - тип)**
  - камбият е непрекъснат пръстен още при първичното устройство
  - първичното устройство наподобява вторичното и трудно се вижда границата между тях
- **Залагане на камбий при растения със сночесто устройство (*Helianthus*- и *Aristolochia*- тип)**
  - Камбият е прекъснат при първичното устройство във вид на камбиални дъги в сночетата
  - Образува се междусночест камбий от паренхимните клетки на сърцевинните лъчи (*Helianthus* тип). Сночестият и междусночестият камбий се съединяват в общ пръстен
  - Срещат се стъбла без междусночест камбий – остават с вторично сночесто устройство (*Aristolochia* тип)
- **Дейност на камбия**



- Два типа инициали:
  - **Вретеновидни инициали:**
    - Силно удължени прозенхимни клетки, със заострени краища.
    - Сплеснати в тангенциална посока, имат средно 18 стени.
    - Средна дължина: при голосеменни – 3.6 mm; при двуседелни – 0.6 mm
    - дават начало на ксилемни и флоемни елементи - осевата система на вторично устроеното стъбло.
  - **Лъчеви инициали:** дават начало на паренхимните (сърцевинни и флоемни) лъчи
- Активност
  - Активен в зависимост от сезона: в нашите условия от началото на пролетта до края на лятото
  - Пряко свързан със състоянието на пъпките
  - Възобновяването започва от пъпките и се разпростира базипетално по стъблото и корена
  - Темпът на нарастване на стъблото на дебелина намалява с възрастта

### **Вторична дървесина: хистологичен състав**

- **Лъчева система:** ориентирани с дългата ос в напречна (радиална) посока
  - Живи паренхимни клетки, разположени в отделните Започват от камбия, достигат на различна дълбочина в дървесината.
    - сърцевинни лъчи – достигат сърцевината, най-дълги
    - радиални лъчи – не достигат сърцевината, достигат различна дълбочина в зависимост от възрастта
  - Според широчината: едноредни, двуредни и многоредни.
  - Според височината: високи и ниски.
  - Според клетките които ги изграждат: разноклетъчни и еднаквоклетъчни.
- **Осева система:** ориентирани в надлъжна вертикална посока
  - Годишни пръстени (концентрични, ексцентрични), резултат от сезонната ритмика на камбия (заема по-голямата част от вторичната дървесина около 90 % дървесни елементи)
  - Преход от ранна към късна дървесина
  - Кръговопореста и пръснатопореста дървесина
  - Дендроклиматология – структурен анализ на елементите. Количествено и качествено елементите зависят от екологичните условия и вида на растението
  - **Състав:**
    - Проводяща тъкан: трахеи и трахеиди (при лианите само

- трахеи, при голосеменните само трахеиди).
- Механична тъкан: влакнести трахеи и влакна на либриформа.
- Паренхимна тъкан: живи клетки, свързват клетките на лъчите, чрез тях с живите клетки на сърцевината и тъканите на кората. Изпълнява функцията на резервна паренхима.
- Отделителни тъкани: главно смолести канали.

### **Вторична кора: хистологичен състав**

Осева и лъчева система - съответстват на осевата и лъчева система на вторичната дървесина.

- **Лъчи на вторичната кора**
  - единна система с тези на вторичната дървесина
  - дължина: значително по-малка от на дървесинните лъчи
  - едноредни, двуредни и многоредни
- **Осева система**
  - Проводяща тъкан: решетести клетки или решетести цеви с придружаващи клетки
  - Механична тъкан: ликови влакна.
  - Паренхимна тъкан: съответства на паренхима във вторичната дървесина.
  - Отделителна тъкан: млечни цеви, смолести и слизести канали, шизогенни и лизигенни вместилища, клетки с кристали, течни включения...
  - Остатъци от мъртвата епидерма и първичната кора

### **Вторична дървесина при голосеменни**

Хомогенен строеж, добра цепителност, сухота и лекота

- Радиални редици от трахеиди (липсват трахеи) – генетично от една камбиална клетка
- Ясни годишни пръстени – пролетна и лятна дървесина
- Дървесинни лъчи – първични и вторични
- Смолисти канали сред есенните трахеиди
- Дървесен паренхим – резервна функция

### **Първично надебеляване на стъблото при едносеменделни**

- При едносеменделните (палми, бамбук) и дървовидни папрати – надебеляването резултат от “дифузен вторичен растеж” (делене и увеличаване на паренхимните клетки, които вдървеняват).
- При драцена, алое, юка и др. – камбият отделя навън малко елементи на вторичната кора; навътре “дървесина” от паренхим

с вдървенени и лигнифицирани мембрани и снопчета (централен флоем, периферен ксилем от трахеиди)

- “Първично надебеляване” – липсват вторични елементи, качествено различна дървесина
- При лиани – отделни камбиални пръстени; неправилни, ръбести, усукани стъбла

**Въпроси:**

1. *Направете схеми за залагането на камбия при трите типа устройство на стъблото.*
2. *Сравнете задебеляването на стъблото при голосеменни, двусеменни и палми.*
3. *Направете схема на вторично анатомично устройство на стъбло и я означете.*

## Лист (folium)

### Морфология на лист

Физиологично най-активният орган. Обикновено едногодишен, надземен, с ограничен растеж

### Основни функции

- Фотосинтеза
- Транспирация

### Произход на листа

- Филогенетично по-млад орган от стъблото
- Възникване: чрез сплескване и срастване от стъблото
- Онтогенетично: върхна меристема на стъблото с участие на дерматоген, периблем, плером

### Части на листа

- **Листна петура (lamina)**
  - Основна асимилираща част
  - Обикновено плоска форма (по-голяма повърхност, малък обем)
  - Листно влагалище - разрастване на основата на листа (житни, сенникоцветни)
- **Листна дръжка (petiolus)**
  - Опорно-проводяща функция; механична функция - отслабва неблагоприятни климатични въздействия
  - Приседнали листа – без дръжка
  - Стъблообхващащи – обхващат стъблото с основата на листната петура

- Листно влагалище – резултат от разрастване
- **Прилистници**
  - Чифтни странични израстъци в основата на листната дръжка
  - Отличават се от листната петура по големина и анатомично устройство; понякога люспести и опадливи (бреза, дъб ...)
  - При памук малки, люсповидни; при грах и жълто секирче – по-добре развити от петурите; целокрайни или назъбени, понякога видоизменени (мустачета; бодли и др.)
- При някои: **листно влагалище**
- **Охреи**: сроставане на листно влагалище с прилистниците (Polygonaceae)

### Листоразположение

начин по който листата се разполагат по възлите на клонката

- **Розетъчно** - глухарче, иглика, паричка и др.
- **Спираловидно** - круша, слива, праскова и др.
- **Срещуположно** - мента, босилек, лавандула и др.
- **Прешленовидно** - хвойна, водна чума, петров кръст ... (лъжепрешленовидно при сем. Rubiaceae)

### Разнообразие в морфологията на листата

- **Текстура и консистенция**
  - Тревиста
  - Кожеста
  - Суха
- **Прости и сложни листа**
  - прости: с една петура
  - сложни: с няколко петурки към една дръжка
- **Прикрепване към стъблото**
  - Листна дръжка:
    - прикрепва петурата към стъблото и я ориентира
    - механична функция-отслабва ударите на дъжд, град и вятър върху листната петура
    - при някои растения превърната в листно влагалище
  - Листа без листна дръжка: приседнали или стъблообхващащи
  - Листно влагалище: силно изразено при Poaceae (житни) и Araceae (сенникоцветни)
    - Част от листната петура, обхващаща стъблото
    - Езиче: ципест израстък на мястото където листната петура се отделя от влагалището.
    - Ушички: малки сърповидни израстъци от двете страни на петурата (понякога липсват)
    - Белезите при житни са диагностични в ранни фази преди

изкласяване/изметляване

- **Прилистници**
  - В основата на листната дръжка, най-често два.
  - Отличават се от листната петура по големина и анатомично устройство.
  - при памука са малки, люсповидни; при граха и жълтото секирче – по-добре развити от петурите; целокрайни или назъбени, понякога видоизменени (мустачета; бодли и др.)
- **Охреи**

срастване на листно влагалище с прилистниците (Polygonaceae)
- **Форма на листната петура**
  - при иглолистни: игловидни и люсповидни
  - при покритосеменни: голямо разнообразие
  - **Наделяне на листната петура**
    - Генетично детерминиран белег, често с модификационен характер под влияние на околната среда
    - Дланести и перести
    - Степени на наделяне: наделен, разделен, разсечен (врязан, нарязан, наделен)
    - примери: дланесто наделен, пересто разсечен ...
  - **Ръб на листната петура**
    - Целокраен
    - Фестониран.
    - Остро фестониран
    - Назъбен
    - Остроназъбен
    - Двойноназъбен
    - Напилен
    - Двойнонапилен
- **Жилкуване**
  - Едножилкови листа: с една неразклонена жилка
  - Повече от една жилка или с разклонена жилка
    - пересто: главната жилка преминава през средата на листната петура - на различна височина се образуват страничните жилки.
    - длановидно: главната жилка се разклонява още в основата на петурата, образува няколко двойки длановидно разположени странични жилки от втори разред, които се наричат основни
    - дихотомно: при някои папрати
    - ветриловидно: голосеменното растение гинкго (*Ginkgo biloba*)
    - успоредно и ветриловидно: в листната петура навлизат

- повече от една еднакво развити жилки
  - успоредно: при житни, острицови, дзуки, перуники
  - дъговидно: при живовлек, момина сълза, чемерика
- крайно и успоредно
- **Обагряне на листа под влияние на гени и комбинацията от пигменти**
- **Сложни листа**
  - Съставени от няколко листни петурки
  - В зависимост от разположението на петурките:
    - Сложни двойни: *Zygophyllum*
    - Сложни тройни: *Trifolium*, *Oxalis*
    - Длановидно сложни - отделните листенца са прикрепени на върха на една обща дръжка
    - Перести сложни листа - листенцата са разположени по цялата дължина на листната дръжка.
  - В зависимост от броя петурки:
    - чифтоперести: *Vicia*, *Tribulus*
    - нечифтоперести (текоперести): *Robinia*, *Fraxinus*
  - двойноперести: с разклонена листна дръжка - *Mimosa*, *Gleditschia*, *Albizzia* ...
  - прекъснатоперести: между големите листенца има по-малки примери: картоф (*Solanum tuberosum*), камшик (*Agrimonia eupatoria*), динка (*Sanguisorba* sp.)

### **Анизофилия. Хетерофилия**

- **Хетерофилия** - разнолистие при вегетативни листа в границите на вида
  - водни видове – водно лютиче (*Ranunculus aquaticus*); стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*);
  - сухоземни видове - черница (*Morus alba*); бръшлян (*Hedera helix*)
- **Анизофилия** – различни по форма, големина и ориентация листа в един и същи възел: бронец (*Selaginella helvetica*)

### **Размери на листа. Листни серии**

- Едрolistни: при висока влажност (тропичните гори); водни, плаващи листа (амазонска виктория), хигрофитни видове (чобанка и др.)
- Дребнолистни: ксерофитни, пустинни видове
- Листни серии: формации листа при тревисти видове – долни (катафилни); средни (вегетативни); горни (гипсофилни)

### **Трайност на листата**

- Старееене на листа:

- генетично обусловено, зависи от климатични фактори (напр. 2-5 г. трайност на листа при лимон, портокал и др.; 2-15 г. - иглолисти; джелолистен дъб (*Quercus ilex*); 100 г. – велвичия (*Welwitschia mirabilis*), палми ...
- Физиологични процеси: снижаване на хлорофила, деградация на клетъчни органели
- При тревисти видове: стареене по време на образуване (първи най-долните листа)
- При дървесни видове: едновременно стареене
- Листопад
- висока метаболитна активност – бързо стареене
- отделителен слой в основата на листа
- заздравителна тъкан от перидермата

**Въпрос:**

1. Направете колекция от листа. Групирайте ги по морфологични белези.

## Метаморфози на листа

Засягат целия лист или част от него

### Мустачки

- Прикрепват към други растения или предмети.
- От цели листа или техни части
  - от цели листа: при сем тиквови (*Cucurbitaceae*)
  - от горните части на листа: сем. бобови (*Fabaceae*)
  - от листни дръжки: *Tropaeolum* (латинка), *Clematis vitalba* (повет)

### Бодли

- Защитна функция: предпазват листа главно от изяждане от животните.
- От различни части на листа:
  - от краища на листа: *Carduus* (магарешки бодил), *Cirsium* (паламида), *Carlina* (решетка), *Quercus coccifera* (пърнар), *Eryngium maritimum* (ветрогон) ...
  - от цели листа:
    - 3-7 делни петури при *Berberis vulgaris* (кисел трън)
    - при много Кактусови (*Cactaceae*).
  - от прилистници: *Robinia pseudoacacia* (бял салкъм)

### Люспи (сухи и месести)

- сухи люспи: ципестите и кожести люспи на лука, люспите на коренищата и грудките на много растения, покривните люспи на

пъпките.

- месести люспи: натрупват резервни хранителни вещества

### **Сукулентни листа**

- Запазена фотосинтезираща функция, със силно развита водоносна паренхима - месести и сочни.
- Задържат голямо количество вода - позволяват преживяване при постоянен недостиг на влага.
- примери: *Aloe vera* (столетник), *Sedum* (тлъстига), *Sempervivum* (дебелец)

### **Филодии**

- Листните петури се редуцират, дръжките се превръщат в плоски листовидни образувания
- В райони със засушавания - средство срещу прекомерната суша
- примери: някои австралийски акации (*Acacia*), при житоллистното секирче (*Lathyrus nissolia*) ...

### **Улавящи устройства при насекомоядни растения**

- Причини: недостиг на минерални вещества и особено на азотни и фосфорни соли .
- *Drosera rotundifolia* (росянка): тентакли с протеолитични ензими
- *Dionaea muscipula* (венерина мухоловка): дълги зъбци по края на петурата, чувствителни емергенции по средата на полупетурата. Полупетурките се затварят за 10-30 s, смилането продължава 8-12 дни
- Висока специализация при тропичния род *Nepenthes*:
  - Листа с дълги дръжки, с основа превърната в широк и плосък филодий, средна част видоизменена в завито мустаче, върхна превърната в каничка дълга 5-25 см., над която е разположена листната петура, наклонена над отвора на каничката като капаче.
  - По ръба на каничката и от долната страна на капачето листни нектарни жлези отделят сладка течност, привличаща насекоми.
  - Гладка зона по ръба, покрита с восък, за подхлъзване на жертвата
  - На дъното на каничката специализирани жлези отделят смилателна течност.

### **Прицветници (брактей)**

- Видоизменени листа при цветовете, подпомагащи функцията им
- Ярко оцветени прицветници: сем. *Bromeliaceae*; *Euphorbiaceae*;



*Araceae; Zingiberaceae, Nyctaginaceae (Bougainvillea) и др.*

### **Листа със спорангии**

единствено при папратообразни, без еволюционна връзка с листата на семенните растения

#### **Въпрос:**

1. *Посочете ваши примери за листни метаморфози.*

## **Анатомично устройство на листа**

### **Анатомична структура на листа**

- Определя се от функциите, които изпълнява - асимилация, газообмен и транспирация.
- Голяма повърхност
- Силно развит асимилационен паренхим
- Добре развита система от междуклетъчни пространства, осигуряващи по-добро осветяване на хлоропластите и по-добър газо- и водообмен.
- Малко механични и резервни тъкани.

### **Хистологичен състав**

- Епидермис: основни клетки, устица, образувания (власинки, кутикула, восъци)
- Мезофил: асимилационен паренхим
- Проводящи тъкани
- Механични тъкани: коленхим и склеренхим
- Отделителни тъкани

### **Разположение на устицата по повърхностите на листа**

- **Хипостоматичен** – разположение по долната повърхност (при дорзовентрален тип, повечето двуседелни)
- **Амфистоматичен** – по двете повърхности на епидермата
- **Епистоматичен** – по горната повърхност
- **Астоматичен** – без устица (водни растения)

### **Дорзовентрално (гръбнокоремно) устройство**

- Характерно за двуседелните растения
- Епидермалните клетки плътно разположени:
  - Клетките на горната епидерма по-големи и с по-дебел слой кутикула
  - Клетките на долната епидерма по-дребни, с по-тънък слой кутикула, с повече устица; често хипостоматични листа.

- Мезофил: палисаден (стълбчест) и гъбчест (спонгиозен) паренхим
- Жилки: няколко или едно проводящи снопчета
  - затворени колатерални снопчета
  - преминават от стъблото – лико към горен епидермис; дървесина – към горен
- Механични тъкани - склеренхимни влакна, коленхим и опорни клетки
- Отделителни тъкани - жлезисти власинки, хидатоди, секреторни клетки, секреторни вместилища, млечни цеви

### **Изолатерално (еднакволицево) устройство**

- При едноседелни растения
- Епидерма еднаква за двете страни на петурата
- Еднороден мезофил
- Подреждане на проводящите снопчета
- При плоска петура, проводящите снопчета наредени в два реда (ликото към епидермата, дървесината към вътрешността)
- При цилиндрична петура жилките са в кръг (напр. *Allium cepa*)

### **Листа на житни**

- Епидерма:
  - дълги и къси основни клетки;
  - външните стени на епидермата надебелени и инкрустирани с кремъчно вещество, често с восъчен налеп - придава гълабовосив цвят
  - моторни (мехурести) клетки: натрупват водни запаси
- Мезофил: еднороден
- Затворени колатерални проводящи снопчета в паренхимно влагалище (ендодерма)
- Механични тъкани: склеренхимни влакна, разположени около проводящите снопчета и по хрущялния ръб на някои видове

### **Листа на голосеменни (иглолистни)**

- Епидерма: мъртви дебелостенни клетки, с кутикула и восъчен налеп
- Устица: разположени в крипти
- Хиподерма: 1-3 реда склеренхимни клетки под епидермата
- Мезофил: еднороден, стените на клетките с гънки насочени навътре
- Смолести канали, със склеренхим
- Централни тъкани:
  - ендодерма

- две проводящи колатерални снопчета, свързани с механична тъкан
- проводящ паренхим - трансфузионна тъкан (живи и мъртви клетки)

**Въпроси:**

1. Направете схема на пререз на лист и поставете означения

## Размножаване на растенията

### Типове размножаване

- **Безполово:** един родител; новите растения генетично идентични с майчиното растение
  - Формирането на новия организъм е от клетки на един родител. Характерно е за растенията
  - **Вегетативно:**
    - При едноклетъчни – чрез разделяне
    - При талусни многоклетъчни растения – чрез фрагментация
    - При кормусни растения
      - По-слабо специализираните (пропагули)
      - Покритосеменните най-голямо разнообразие, осъществява се чрез: луковици, грудки, коренища, столони, издънки ...
  - **Апомиксис**
  - семенно размножаване, без оплождане - получават се апомиктни растения
    - **Апогамия** – от синергида или антипод
    - **Апоспория** – от диплоидна клетка на нуцелуса
    - **Партенокарпия:** образуване на плодове от неоплодена яйцеклетка
      - естествена: мутации, вегетативно размножаване
      - индуцирана: безсеменни плодове в практиката като грозде, диня, банани и др.
      - стойност за производството: запазване на ценни качества
- **Полово (дигенно):** комбинация на генетичен материал от два родителя и потомството носи наследствена информация от двата родителя
  - **Агаметогамия** - сравнително рядко, при низшите растения и протистите: хологамия и конюгация.
  - **Гаметогамия:** с участие на полови клетки (гамети)
  - **Изогамия:** подвижни изогамети (еднакви по форма и големина)

- **Хетерогамия** (анизогамия) - различни по големина подвижни гамети (женски по-големи мъжки по-дребни)
- **Оогамия**: неподвижна яйцеклетка в едноклетъчни полови органи - оогонии, малки подвижни сперматозоиди (при оомицети и харови)
- **Сифоногамия**: неподвижни гамети, оплождането е с помощта на прашецова тръбица

### Редуване на поколенията

- **Спорофит** – безполово поколение: диплоидното растително тяло ( $2n$ ), формирано чрез митотични деления на зиготата (образува хаплоидни спори чрез мейоза) .
- **Гаметофит** – полово поколение: хаплоидно растение ( $n$ ) от разделянето на спората: образува хаплоидни гамети (мъжки и женски)
- **Зигота**: диплоидна клетка ( $2n$ ), образува се след сливане на мъжката и женска гамета; образува диплоиден спорофит чрез митотични деления

### Особености при редуването на поколенията

- Мъхообразни: половото поколение гаметофит преобладава, спорофитът живее кратко върху гаметофита.
- Папратообразни, плаунообразни и хвощообразни: половото поколение е протал, по-просто устроен от спорофита
- Семенни: половото поколение е силно редуцирано и не напуска тялото на спорофита

#### **Въпрос:**

1. Представете схематично съотношенията спорофит/гаметофит в жизнените цикли на мъхообразни, папрати и семенни

## Цвят (flos). Устройство

### Обща характеристика

- Силно скъсена и силно ограничена в своето развитие спороносна клонка
- Мегаспорофилите срастват и се трансформират в плодолисти. За разлика, при голосеменните мегаспорофилите не срастват

### Функции

- образуване на спори и гамети
- полов процес
- образуване на семе и плод

- носи половите органи на растенията

## Произход и еволюция

- **Фолиарна хипотеза**
  - вегетативна клонка от видоизменени листа
  - липсва доказана връзка с листата
  - несъстоятелна
- **Стробиларна хипотеза**
  - силно скъсена и силно ограничена в своето развитие спороносна клонка, в която мегаспорофилите (за разлика - приголосеменните) се трансформират в плодолисти
  - проантостробил: спороносни клонки при първите сухоземни растения
  - приема се за достоверна

## Устройство

### Общо устройство

- Цветна клонка (pedunculus)
- Цветно легло (receptaculum): форма (плоско, вдлъбнато, изпъкнало); хипантий
- Кръгове видоизменени листа: стерилни (околоцветник) и фертилни (тичинков и плодников апарат)
  - **Околоцветник**: прост или двоен
    - **Двоен околоцветник** (perianthium)
      - Чашка (Calyx) [Ca] - предпазва цвета
      - Чашелистчета**
        - ◆ образуват чашката; свободни или сраснали
        - ◆ Обикновено опадват след цъфтеж, но могат и да се запазят при плода
        - ◆ Консистенция: обикновено листоподобни, но могат да приличат на венчелистчетата и да се интегрират с тях
        - ◆ Функция: предпазват частите на цвета преди цъфтежа
        - ◆ Брой: често равен на броя на венчелистчетата
      - венче (Corolla) [Co] - привлича опрашители
      - Венчелистчета**
        - ◆ Образуват венчето
        - ◆ Често едри и открояващи се.
        - ◆ Функция: привличат опрашители
        - ◆ Свободни или сраснали.
        - ◆ Различават се по цвят и аромат.
        - ◆ Определят по форма и разположение симетрията

- на цвета
  - Брой на венчелистчетата
    - ◆ Специфичен за видове и надвидови групи
    - ◆ Често кореспондира с броя на другите цветни части
  - **Прост околоцветник** - (perigonium) [P]
    - еднакви перигонни листчета, обикновено венчевидни , по-рядко чашевидни
- **Тичинков апарат** (Androeceum) [A]: съвкупност от тичинките на цвета
  - тичинки** (stamina) [s]
    - Образуват тичинковия апарат (androeceum)
    - Строеж:
      - тичинкова дръжка (filamentum)
      - прашник (anthera) съставен от: две прашникови торбички, всяка с по две прашникови гнезда (микроспорангии)
    - Функция: мейоза и образуване на микроспорите
    - Броят и подреждането: варира при различните видове и надвидови групи
    - свободни или сраснали (с дръжките, с прашниците или изцяло)
  - **Плодников апарат** (Gynaecium) [G]: един или няколко плодника
    - строеж на плодник
      - завръз (ovarium; яйчник) със семепъпки
      - стълбче (stylodium)
      - близалце (stigma)
    - видове плодници
      - прост (един плодолист)
      - сборен (много несрастнали плодолисти)
      - сложен (два или повече срастнали плодолиста)
    - вариации в плодника
      - Брой на плодниците
      - Степен на срастване
        - ◆ **Апокарпни** (прости или сборни): от един видоизменен лист (плодолист)
        - ◆ **Ценокарпни** (сложни) от срастване на няколко плодолиста (няколко апокарпни плодника): синкарпни, паракарпни, лизикарпни
      - Позиция на плодника в цвета
        - ◆ горен
        - ◆ полудолен
        - ◆ долен

- Прикрепване на семепъпките в завръза: централно, странично, ъглово  
при едноседелните броят на цветните части във всеки кръг е кратен на три

### Симетрии

- **Актиноморфни**: радиално симетрични или полисиметрични; отбелязват се с "\*"
- **Зигоморфни** (бисиметрични): отбелязват се с "↑" или с ".|."
- **Асиметрични** (неправилни): отбелязват се с несиметричен знак, напр. "@", "%o"

### Вариране в цветовете

- Пълни цветове
- Непълни  
липсва една или повече цветни части
  - без венчелистчета
  - без чашелистчета
  - голи цветове – без чашелистчета и венчелистчета
- Кичести
  - Венчелистчетата повече от обичайното за даден вид
  - Могат да се получат от трансформирането на тичинките
  - Примери: роза, карамфил, божур ...
- Двуполови (хермафродитни): с тичинки и плодник, напр.: *Rosa*, *Hyacinthus*, *Passiflora*...
- Еднополови (плодникови и тичинкови): само тичинки или само плодник: коноп, топола, царевица, дъб, бук, кестен, киселец, орех и др.; Двудомни или едnodомни растения
- С двоен околоцветник
- С прост околоцветник

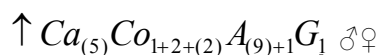
### Полови форми

- едnodомност
- двудомност
- полигамия

### Цветни формули

Означава се симетрията на цвета. Последователно се означават цветните кръгове от вън навътре. Всеки кръг се описва с буква, с индекс се означават цветните части. Срастването се отбелязва като се агради индекса в скоби. Горният и долният завръз се отбелязват с позиция на цветното легло

**Fabaceae** (Бобови):



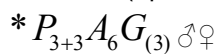
Цветът е двуполов, зигоморфен. чашката е сраснала, пет делна. венчето петделно, от флагче, 2 крилца и 2 сраснали в ладийка. завръзът е горен

**Cucurbitaceae** (Тиквови):



Цветът е еднополов, чашката и венчето и тичинките са сраснали. Завръзът е от 3 сраснали плодолиста, долен

**Liliaceae** (Кремове):



Броят на цветните части във всеки кръг е кратен на три. Цветът е двуполов, околоцветникът е прост (венчевиден), тичинките - 6 свободни, завръзът - от 3 сраснали плодолиста, горен

### Еволюционни тенденции

- Олигомеризация – от много към малко на брой цветни части, полимеризация, напр. *Cactaceae*, *Aizoaceae*
- От спирално (ациклично) през хемициклично, към циклично разположение на цветните части
- От свободни към сраснали цветни части
- От актиноморфни към зигоморфни цветове – най-вече във връзка с опрашването в процеса на специализация
- От горен към долен яйчник (завръз)
- От недиференциран периант към диференциран на чашка и венче околоцветник
- От много към малко семена
- От ентомофилия към анемофилия

**Въпрос:**

1. Направете цветните формули на растения по ваш избор.

### Съцветия (inflorescences) – характеристика, класификация

#### Обща характеристика

- Специализирани клонки с групи от повече или по-малко цветове.
- Функция: увеличават ефективността и възможностите за опрашване.
- Еволюционна посока: увеличаване броя цветове и намаляване



на размерите.

- Компактните съцветия се възприемат като единичен цвят и се считат за еволюционно най-напреднали.

### Съставни части

- Главна ос и странични оси (параклади)
- Според прицветниците:
  - фрондозни (асимилиращи листа)
  - брактеозни (видоизменени брактеи)
  - ебрактеозни (без прицветници)
- Според нарастването на върха:
  - отворени
  - затворени

### Класификация

Различни класификационни схеми. Най-популярна по Федоров и Артюшенко (1979)

- Прости
  - **с удължена ос**
    - грозд (racemus, botrys)
      - главна ос с цветове на дръжки;
      - отворен или затворен
      - едностранен или извит изправен или наведен
      - примери: момина сълза, овчарска торбичка ....
    - клас (spica):
      - главна ос с цветове без дръжки
      - примери: живовляк, синя китка, лъвска муцунка...
    - реса (amentum)
      - еднополови цветове
      - разновидност на класа
      - примери: леска, орех, бреза ....
    - кочан (spadix): разновидност на класа, с месеста ос – папур, змиярник
  - **със скъсена ос**
    - сенник (umbella): цветове на дръжки върху силно скъсена ос – череша, вишня
    - щит (щитовиден сенник)
      - цветове с нееднакво дълги дръжки, подредени на еднаква височина
      - примери: *Malus* (ябълка), *Cornus* (дрял) ...
    - главица (capitulum) – цветове без дръжки върху скъсена ос (детелина)
    - кошничка (corbula)
      - вариант на главицата

- максимална компактизация
  - съцветно легло (receptaculum) и съцветна обвивка (involucrum)
  - примери: невен, маргаритка, слънчоглед, равнец, лайка ....
- **Сложни**
  - **Цимозидни** (симподиални) съцветия  
разклоняване на съцветието без различима главна ос;  
съставени от цимози (повтарящи се части)
    - **Тирс** (thyrsus)
      - метлицоподобни съцветия
      - страничните оси носят цимозни съцветия
      - размерите им намаляват от основата към върха
      - най-често с пирамидално – конусовидна форма
      - примери: конски кестен, смрадлика ...
    - **Цимозид** (cymoidium)  
закрит тирс – главната ос редуцирана
      - **Монохазий**
        - ◆ скорпионовиден (сем. Грапаволистни)
        - ◆ вълновиден (фрезия, гладиола...)
      - **Дихазий** (липа, карамфил...)
      - **Плейохазий** (мушкато, картоф...)
    - **Циатий** (cyathium)
      - еднополови цветове
      - в средата 1 плодников цвят, около него няколко тичинкови цвята
      - обвивка от покривните листа на редуцираните странични съцветия
      - примери: млечки, коледна звезда....
    - **Ценозома** (coenosoma)
      - съцветие с еднополови цветове
      - страничните оси сраснали с главната
      - центробежно отваряне на цветовете
      - примери: черница, маклура, книжно дърво, коприва ...
    - **Рацемозидни** (моноподиални) съцветия
      - **Сложен грозд** (racema composita): цветове върху разклонения на главната ос (бобови)
      - **Метлица** (panicula): прилича на тирс, но с моноподиални странични разклонения (люляк, лапад...)
      - **Сложен клас** (spica composita): разклонения със скъсени оси (класчета) приседнали цветове (житни)
      - **Щит** (scymbus): разполагане на цветовете в една

- равнина (калина, делянка...)
  - **Антела** (anthella): разклоненията надрастват главната ос (орехче, дзука...)
  - **Сложен сенник** (umbella composita): при *Apiaceae* (Сенникоцветни)
- **Агрегатни** (съставни) съцветия  
главна и странични оси с разнотипни съцветия:
  - сенник от класове - трескот
  - метлица от класове - овес, власатка....
  - щит от кошнички - равнец
  - грозд от сенници - бръшлян
  - метлица от кошнички - пелин, коница...

**Въпрос:**

1. Направете схема на всеки тип съцветие и обяснете как определя механизма на опрашване.

## Развитие на мъжкия гаметофит Микроспорогенеза и развитие на мъжки гаметофит

Най-силна редукция при цветните растения

### Устройство на андроцея

#### Тичинки (stamina)

- Високоспециализирани микроспорофили, които се отличават по външно и по вътрешно устройство от вегетативните листа.
- Едно проводящо снопче: преминава през тичинковата дръжка и завършва в основата на прашника, или продължава в свързката.
- Силно редуцирана стерилна тъкан – дръжка, свързка (конектив) и микроспорангии, разположени на върха на дръжката.
- Устройство
  - **Прашник** (anthera)
    - две **прашникови торбички**
    - две гнезда в прашникова торбичка – общо 4 гнезда в прашник
    - тъкани в прашника: епидерма, паренхима и спорогенна тъкан
    - **конектив**: връзка между прашниковите торбички
    - анатомично устройство:
      - **Епидерма** от леко удължени по оста на тичинката кутинизирани клетки, често с власинки и постоянно отворени устица.
      - **Паренхимна** тъкан от вакуолизирани тънкостенни

клетки с междуклетъчни постранища.

- **Микроспорангии** под епидермата
  - ◆ Стени на микроспорангия
    - ◇ **Ендотеций**: под епидермата, от един ред клетки с характерно надебеляване, които помагат за отваряне на прашника
    - ◇ **Междиен слой**: под ендотеция, от няколко реда клетки, които се разтварят и служат за изхранване на ендотеция и тапетума.
    - ◇ **Тапетум**: най-вътрешен слой, до спорогенните клетки.
      - един ред клетки, всяка с по едно или няколко ядра, съдържат хранителни вещества и ензими.
      - навлиза с клетките си в микроспорангия и обхваща микроспоровите майчини клетки
  - ◆ **микроспороцити**: микроспоровите майчини клетки, отделени една от друга с калоза

### **Микроспорогенеза**

- микроспороцити (микроспоровите майчини клетки): отделени една от друга с калоза.
- всеки микроспороцит се дели мейотично и образува тетрада от хаплоидни клетки - микроспори.
- всяка спора се обвива с калоза и тетрадата се разпада.
- полинии при орхидеите: прашецови зърна, свързани в обща маса

### **Развитие на мъжки гаметофит**

- С нарастването на микроспората се образува централна вакуола и ядрото се измества в единия край
- Ядрото на микроспората се дели митотично
- След първото митотично делене се образуват две клетки и се получава двуклетъчен прашец или двуклетъчен мъжки гаметофит

### **Устройство на полена (мъжки гаметофит)**

- Вегетативна клетка: образува поленовата тръбичка
- Генеративна клетка: дели се митотично и образува двата спермия

### **Форма и орнаментация на полена, свързани с механизма на опрашване:**

- лепкави или грапави поленови зърна: при опрашване от

- насекоми
- леки и гладки поленови зърна при опрашване от вятъра

**Въпрос:**

1. Сравнете мъжкия гаметофит при цветните растения с тези при еволюционно по-старите групи.

## Развитие на женски гаметофит

### Мегаспорогенеза и развитие на женски гаметофит

най-силна редукция при цветните растения (развитие в цветната пъпка)

#### Семепъпка

- В плодника може да има една или много семепъпки
- Строеж на семепъпката:
  - обвивка (интегументи)
  - нуцелус (тъканта която я изпълва и съответства на мегаспорангий)
- Ембриосак (зародишна торбичка): развива се в нуцелуса на семепъпката

#### Мегаспорогенеза

- протича в нуцелуса на семепъпката
- при залагане на интегументите, се очертават няколко археспорови клетки: мегаспороцити, с по-големи ядра и гъста цитоплазма
- само един мегаспороцит се дели мейотично - образува тетрада от хаплоидни клетки.
- три клетки от тетрадата дегенерират, остава само една – функционална мегаспора

#### Развитие на женския гаметофит

Три митотични деления на мегаспората

- първо делене на мегаспората: получават се две клетки
- второто митотично делене: от двете клетки се получават общо четири клетки
- трето митотично делене: четирите клетки дават още по две - общо осем клетки

#### Устройство на женски гаметофит (зародишна торбичка, ембриосак)

- Към микропилния край: една яйцеклетка и две синергиди
  - Средната **яйцеклетка** (n): обърната със стеснения край към

- микропила
- Две **синергиди** ( $n$ ): тях ядрата с по-голямата част от цитоплазмата са разположени в стеснения им микропилен край, вакуолите заемат разширената халазна част на клетките
- Към халазата: три **антиподи** ( $n$ ) – обикновено еднакви по форма и големина и бързо дегенерират
- Централно вторично ядро ( $2n$ ) - **диплоидна клетка** (ядро на ендосперма), образувано от сливане на две хаплоидни клетки

**Въпрос:**

1. Сравнете женския гаметофит при покритосеменните растения с женските гаметофити при еволюционно по-старите групи.

## Опрашване на растенията

### Опрашване

пренасяне на полена (цветен прашец) от тичинките до близалцето

- **Самоопрашване:** в същия цвят – ечемик, грах, фий, фъстък
  - **Кръстосано опрашване:** два различни цвята от две различни растения
- посредници при опрашването: насекоми; вятър; животни; вода

### Значение

- Повишава генетичното разнообразие
- Необходимо за естествената селекция
- Висока степен на хетерозиготност при кръстосано опрашване
- Оптимално съчетание - самоопрашване и кръстосано опрашване

### Самоопрашване (автогамия)

характерно за едногодишни и при крайни условия на съществуване.

- Типично (автогамия): възможно само при хермафродитни цветове. Прашецът от прашниците на един цвят попада върху близалцето на същият цвят (житни и бобови).
- Съседно (гейтоногамия): между два цвята на едно и също растение
- Клейстогамия: опрашване в рамките на цвета, преди да се отвори - фъстък

### Кръстосано опрашване (ксеногамия)

- Пренасянето на прашец от цвета на едно растение върху близалцето на друго растение, осигурява по-голяма пластичност
- Еволюционни приспособления за кръстосано опрашване:

- **Двудомност, едnodомност**
  - Вторично развит, успешен механизъм за кръстосано опрашване
  - При растения с функционално мъжки и функционално женски цветове, разположени на различни индивиди
  - По-често се среща при ветроопрашващи се - топола, върба, ясен, орех, бреза, киселец ...
- **Дихогамия**  
Плодници и тичинки не съзряват едновременно
  - Протандрия – първи съзряват тичинките (Сложноцветни, Сенникоцветни).
  - Протогиния – първи съзряват плодниците (Кръстоцветни, Розови, Житни)
- **Херкогамия**
  - Приспособление за кръстосано опрашване - пространствена изолация между тичинките и плодниците
  - Опрашването е възможно само с помощта на животни
  - примери: *Orchidaceae* (Салепови) *Lamiaceae* (Устноцветни)
- **Самонесъвместимост**  
невъзможност на прашеца да прораствне върху собственото близалце – генетични механизми
  - Функционална (хормонална - хомоморфна): без морфологични прояви, в зависимост от ензимите, които активизират прорастването на полена
  - Морфологична (хетероморфна-хетеростилия)

## Механизми на опрашване

- **Анемофилно: с вятър**
  - Цветовете много и дребни, без едри венчелистчета, аромат и нектар; често без околоцветник
  - Едри близалца
  - Тичинки с дълги, тънки дръжки и много голямо количество лек полен
  - При тревисти (Житни) и дървесни видове (дъб, бреза, орех) и голосеменни
- **Хидрофилно: с вода**
  - Плаващ прашец: *Najas*, *Ceratophyllum* ...
  - *Vallisneria spiralis* – двудомно водно растение
    - мъжките цветове се откъсват и плават свободно
    - женските цветове са на дълги спирални дръжки, с близалца на повърхността
    - след опрашване дръжката издърпва цвета на дъното
- **Зоофилно: с животни**

- **Ентомофилно: с насекоми**
  - Насекомите опрашват обикновено цветове със сини и жълти венчелистчета (виждат отразена UV светлина)
  - Приспособления за привличане на опрашители
    - Ярки и едри венчелистчета
    - Аромат
    - Храна (нектар и полен)
    - Насочване към нектарниците
    - Мимикрия: цветове на орхидеи наподобяват насекоми, специални приспособления - полинарии
  - Причини за опрашване от насекоми
    - Нектар (воден р-р на захари и слюзести в-ва) – основен източник на енергия
    - Полен (стерилни зърна) – източник на протеини
  - Групи насекоми – опрашители:
    - Пчели
      - ◆ едни от най-важните опрашители
      - ◆ хранят с нектар и полен
      - ◆ ориентират се чрез аромат и цвят
      - ◆ виждат отразени UV лъчи - привличат ги сини и жълти цветове (не червени)
    - Пеперуди (дневни и нощни)
      - ◆ Дневни пеперуди:
        - ◇ опрашват ярко оцветени (червени) цветове, без аромат
        - ◇ цветовете обикновено са събрани в съцветия; осигурява се достатъчно място за кацане
      - ◆ Нощни пеперуди: с добро обоняние цветовете обикновено са светли (бели), със силен, сладникав аромат, отварят се през нощта
    - Мухи
      - ◆ привличат се миризмата на гниещо месо
      - ◆ цветовете не са ярки или са чернокафяви и обикновено имат силен аромат на мърша
    - Бръмбари: свръхпроизводство на прашец
    - Други насекоми
- **Орнитофилно: с птици**
  - Обикновено с червени, оранжеви или жълти цветове - птиците виждат добре в този спектър на светлината
  - Цветовете без аромат - птиците нямат добре развито обоняние
  - Предимно в тропиците
- **Хироптерофилно: с прилепи**
  - Обикновено тропични растения, цветовете цъфтят през



- нощта, когато се хранят прилепите
- Имат белезникави венчелистчета и силен аромат обикновено на ферментирани плодове
- **Териофилно: с други бозайници**
  - Обикновено в Австралия, Мадагаскар и др. тропични райони
  - най-често лемури са опрашители на видове палми, които отделят голямо количество воднист нектар
  - *Tarsipes rostratus* (меден опосум): дребно торбесто в Австралия, храни се с нектар

### Коеволюция

- Двустранен и продължителен процес на взаимно влияние върху развитието на два организма – напр. растенията и насекомите-опрашители
- Разцвет на насекомите, свързан с появата на покритосеменните (ранна креда)
- Фосилни доказателства
- Растенията дават индикация на насекомите за храна чрез цвят, мирис, полен, нектар ...

#### Въпроси:

1. Какъв е биологичният смисъл на самоопрашването?
2. Еволюционно стар или еволюционно млад процес е хидрофилното опрашване?
3. Кои ще са най-честите насекоми опрашители, ако цветът е зигоморфен със сраснал околоцветник, и кои – ако цветът е актиноморфен с несраснал околоцветник?

## Оплождане при растенията

### Оплождане

- попадане на поленови зърна върху близалцето
- прорастване на полена – образуване на поленова тръбичка
- нарастване на поленовата през тъканта на стълбчето и навлизане в плодника
- достигане на върха на поленовата тръбичка до семеопка
- двата спермия се придвижват надолу и се изсипват в зародишната торбичка

### Оплождане при голосеменни

- липсва зародишна торбичка
- липсва диплоидна централна клетка
- яйцеклетките са в архегонии

- оплождането е единично (без образуване на ендосперм)

### **Двойно оплождане при покритосеменни**

- Единият спермий опложда яйцеклетката (образува се 2n зародиш), другият се слива с централното ядро (образува се 3n ендосперм)
- От оплодената яйцеклетка се развива семе, от триплоиния ендосперм - хранителната тъкан необходима за изхранване при формиране на зародиша и по-късно за поникването му, а от стените на завръза се образуват стените на плода

### **Развитие на зародиша**

- Зиготата се удължава и с напречна преграда се разделя на две клетки: апикална (връхна) и базална (долна)
- **Апикална клетка**: по-малка и богата на цитоплазма. Отначало се дели напречно, рядко надлъжно, а след това във всички направления и формира предзародиш (проембрио).
- **Базална клетка**: по-голяма и бедна на цитоплазма. Дели се напречно и образува суспензор, който придвижва зародиша навътре в зародишната торбичка, за да се изхранва по-добре от хранителните вещества на ендосперма
- При двусемеделни:
  - на върха на предзародиша се образуват две подутини, при което той придобива сърцевидна форма
  - подутините се превръщат в два семедела
  - между семеделите се залага връхната зародишна пъпка със зачатъци на стъбло и листа
- При едносемеделни: на глобулата се образува само една подутина, от която се формира един семедел

#### **Въпрос:**

1. Каква е разликата в оплождането при голосеменни и покритосеменни?

## **Морфологично и анатомично устройство на семето**

### **Произход**

- най-сложно устроени и успешни структури за безполово размножаване на висшите растения
- Първи доказателства: от края на девон
- най-вероятен предшественик: семенни папрати (Lyginopteridopsida) - вкаменелости на семена

## **Тенденции в еволюцията от спора към семе**

- Еволюция на мегаспорангий с една функционален мегаспора
- Развитие на интегумент (обвивка)
- Независимост на оплождането от водата

## **Семенни растения**

- хетероспорови
- хетероморфна смяна на поколенията, с преобладаване на спорофита и редукция на гаметофита
- семе, развива се в семепъпка (видоизменен мегаспорангий)
- силна редукция на гаметофита
- оплождане без вода
- над 220 000 вида, приспособени към разнообразни условия
- съвременни групи:
  - Цикасови (Cycadophyta)
  - Гинкгови (Ginkgophyta)
  - Иглолистни (Pinophyta)
  - Гнетови (Gnetophyta)
  - Покритосеменни (Magnolophyta)

## **Образуване и развитие на семето**

от семепъпката след двойно оплождане (при цветните растения) или в резултат на апомиксис

## **Развитие на семената при покритосеменните**

- Двойно оплождане
- Делене на оплодената яйцеклетка - образуване на диплоиден зародиш
- Делене на 3-плоидната клетка – образуване на триплоидна резервна тъкан
- Образуване на теста (семенна обвивка)

## **Устройство на семето**

- **Семенна обвивка** (теста, спермодерма): външен слой, който предпазва семето.
  - образува се от интегументите и се формира в процеса на зреене на семената.
  - при незрелите семена - от тънкостенни клетки.
  - в процеса на зреене клетките се видоизменят, дори се разрушават.
  - обикновено клетките на епидермата на външния интегумент стават склереиди с дебела кутикула, восъчен налеп, власинки ...

- Хилум: мястото към което семепъпката е била свързана със завръза
- Микропил: поленовата тръбичка навлиза в семепъпката; прораства зародишния корен
- **Резервна хранителна тъкан** (ендосперм или перисперм) - изхранва зародиша в началните му степени на развитие.
  - **Ендосперм:**
    - триплоидна хранителна тъкан
    - междуклетъчни пространства
    - тънки целулозни клетъчни стени
    - ядрата безформени и дегенерират
    - хранителни вещества  
брашнест, твърд, мек, слизест, маслен, месест, рогов, сладък ..
  - **Перисперм:**
    - хранителна тъкан, формирана от остатъци на нуцелуса или част от интегументите
    - един или повече редове клетки около зародиша и ендосперма.
  - Основните резервни хранителни вещества в семената: въглехидрати, белтъци и липиди
- **Зародиш:** начало на ново растение
  - изграден от меристемна тъкан, по форма линеен или извит
  - големина: еволюционно старите растения имат по-малки зародиши; при по-напредналите изпълва изцяло семето и запасните вещества се отлагат в семеделите
  - части на зародиша
    - зародишен корен
    - зародишно стъбло
    - зародишна пъпка
    - семедели (котиледони)
    - първи същински листа
  - части на зародиша при едноседелни
    - Щит
    - Епипласт
    - Абсорбиращ слой
    - Колеоптил
    - Колеориза
    - Зародишно коренче
    - Листни зачатъци

### **Покълване на семената**

- Сложен физиологичен процес

- Период на латентност: зависи изключително от влагата; решаващи са генетична природа и влиянието на околната среда
- Има сезонен или годишен характер
- Растителни хормони, влияещи положително върху покълването: ауксин, цитокинин, гибберелин, етилен ...

### Сравнителна морфология

- Срастване с плодната обвивка
- Ахена (семка) – Сложноцветни (*Asteraceae*) ...
- Зърно (кариопсис) – Житни (*Poaceae*) ...
- Сочни – нар (*Punica granatum*)
- Влакнести – памук (*Gossypium hirsutum*)...
- Елайозома – теменуга (*Viola*), рицин (*Ricinus communis*)...
- Восъчни покрития

### Характеристики

- Размери
  - Най-дребни при *Orchidaceae* (Салепови)
  - Най-големи при *Arecaceae* (Палмови)
- тип на зародиша
- форма
- семенна обвивка
  - орнаментация
  - оцветяване
  - консистенция
- резервна тъкан
- наличие на придатъци (хвърчилки – сложноцветни; устрелови и др.; ребра – сенникоцветни и др.)

### Видове семена според произхода на резервната

#### тъкан

- С ендосперм
  - резервните вещества се отлагат в ендосперма
  - зародишът заема малка част от семето.
  - примери: сем. *Poaceae*, *Solanaceae*, *Apiaceae*, *Liliaceae*, *Scrophulariaceae*
- С перисперм
  - Хранителна тъкан: извън зародишната торбичка (в нуцелуса на семепъпката).
  - сем. *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*
- с ендосперм и перисперм: *Nelumbo nucifera*
- без ендосперм и перисперм
  - резервните вещества са в семеделите на зародиша.

- примери: сем. *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Cucurbitaceae*, *Brassicaceae*, *Asteraceae*
- без хранителна тъкан
  - развитието им е свързано с ендотрофна микориза
  - видове от сем. *Orchidaceae* ...

### Поникване

- Хипогейно: едноседелни растения
- Епигейно: едноседелни растения

#### Въпроси:

1. Направете схема на последователността на епигейното и хипогейното поникване.
2. Семената на голосеменните имат ли ендосперм?  
Обосновете отговора си.

## Плод – строеж и класификация

напълно развити и зрели завръзи с едно или повече семена

### Морфогенетична класификация

- **Апокарпни плодове**
  - от цвят с един апокарпен плодник или много апокарпни плодници (прост или сборен плодник)
    - със сух перикарп: мехунка, сборна мехунка, боб, орехче, сборно орехче, ягодовидно многоорехче, цинародий
      - Мехунка: многосеменен плод отварящ се по шева на срастване (*Consolida* - ралица, *Asclepidaceae* – сем. Устрелови)
      - Сборна мехунка: съставена от множество мехунки (магнолия, кукуряк)
      - Боб: многосеменен плод, отварящ се по двата шева (фасул, грах)
      - Орехче: неотварящ се едносеменен плод с кожест или вдървенен околоплодник
      - Сборно орехче: състои се от множество неотварящи се едносеменни плодчета: *Ranunculus*, *Agrimonia*, *Geum* ...
      - Ягодовидно многоорехче: *Fragaria* (ягода)
      - Цинародий: месест делвовиден хипантий: *Rosa* (шипка)
    - със сочен перикарп: костилка, сборна костилка, сочен членест боб
      - Костилка: трислоен перикарп - ципест екзокарп, сочен мезокарп, твърд ендокарп
      - Сборна костилка: множества костилки (малина, къпина)
- **Ценокарпни плодове**

- според строежа на плодника: синкарпни, паракарпни, лизикарпни
  - **Синкарпни**
    - сраснали затворени плодолисти
    - семената захванати към центъра
    - многокамерен плод
  - **Паракарпни**
    - сраснали незатворени плодолисти
    - плод с една семенна камера
    - семената захванати към периферията
  - **Лизикарпни**
    - разкъсани стени на срасналите плодолисти
    - плод с една семенна камера
    - семената захванати към колонка в средата
- Според консистенцията на перикарпа
  - със сух перикарп
    - Зърно: едносеменен плод, перикарпът е сраснал със семенната обвивка (царевица, пшеница)
    - Семка (ахена): едносеменен плод с кожест перикарп; семето се прикрепва към перикарпа в една точка
    - Орех: плод с твърда обвивка - липа
    - Жълтъд: орех с купула – леска, дъб, бук, кестен
    - Крилатка и двойна крилатка: орех снабден с крилатка – ясен, явор
    - Шушулка, шушулчица: съставена от два плодолиста, отваря се отдолу нагоре – при *Brassicaceae* (Кръстоцветни - зеле, ряпа, овчарска торбичка ...)
    - Кутийка: отваря се чрез зъбчета в горната част (иглика), с капаче (огнивче, карамфилови, блян), надлъжно по средната жилка (теменуга, върба), с дупчици под капачето (мак)
    - Ценобий: съставен от 2 сраснали плодолиста, при зреенето се разпада на 4 орехчета; примери: *Lamiaceae* (Ус тоцветни) и *Boraginaceae* (грапаволистни)
    - Двойна семка (двузърновка) разпада се на два мерикарпа – при *Apiaceae* (Сенникоцветни) и *Araliaceae* (Бръшлянови)
  - със сочен перикарп
    - Ягода: многосеменен плод с тънък екзокарп и сочен мезо- и ендокарп - грозде, боровинка, домати, картофи, банан ...
    - Ценокарпна костилка: костилка от два плодолиста – *Olea europaea* (маслина), *Juglans regia* (орех)

- Лимоновидна ягода (хесперида) – сочен ендокарп, гъбест мезокарп, ароматен екзокарп (лимон, портокал, понцирус, грейпфрут, седефче ...)
- Тиквовидна ягода: многосеменен плод с долен завръз, твърд екзокарп и сочен мезокарп (тиква, диня и др.); мезокарп под налягане при *Ecballium elaterium* (луда краставица)
- Ябълковиден плод: външната част е образувана с участието на всички цветни части - цветната тръбичка и на цветното легло; примери: ябълка, круша, дюля, глог, мушмула ....
- **Съставни плодове (съплодия)**
  - сраснали цветове в съцветието
  - сочни (смокиня, маклура, ананас)
  - вдървенели (елша, ликвидамбар ...)
  - Синкони при смокинята (*Ficus carica*):
    - **Синконий:** видоизменена клонка с несраснали цветове
    - **Еуфилия:** пълна зависимост между растение и опрашител (*Bastophaga psenes*)
    - **Каприфиги:** специализирани синкони за поколението на опрашителя - неядливи
    - **Фиги:** специализирани синкони за поколението на смокинята - ядливи

**Въпрос:**

1. Изберете примери за ценокарпни плодове и ги разделете като синкарпни, паракарпни и лизикарпни

## Разпространение на плодовете и семената

Разнообразни механизми изградени в процеса на еволюция, осигуряващи най-широкото разпространение на цветните растения на земята

### Анемохория: чрез вятъра

- дребни семена: *Brassicaceae* (Кръстоцветни), *Orobanchaceae* (Сини китки), *Papaveraceae* (Макови) ...
- крилатки или хвърчилки: *Acer* (явор), *Fraxinus* (ясен) ...; *Taraxacum* (глухарче), *Lactuca* (маруля) ...

### Хидрохория: чрез водата

- Въздушни тъкани или израстване на чашката: *Cocos nucifera* (кокосова палма), *Trapa natans* (дяволски орех), *Nuphar lutea* (бърдуче) ...



## Зоохория

от животни - бозайници, птици, влечуги, мравки

- **Екзозоохория**  
приспособления за прикрепване към животните – кукички, власинки ...
- **Ендозоохория**
  - вкусни плодове, които животните ядат
  - твърди плодове, които животните съхраняват
- **Мирмекохория** - разпространение чрез мравки  
Семена богати на мазнини: с елейозоми, арилуси ...
- **Орнитохория** - чрез птици. Ярко оцветени плодове, обикновено с твърда семенна обвивка

## Барохория

самостоятелно разсейване (автохория)

- Гравитационно: зрелите семена се изсипват
- Балистично: приспособления, които експлодират и могат да изхвърлят семената на известно разстояние – *Ecballium elaterium* (луда крас тавица), *Impatiens* (слабонога), *Geranium* (здравец) ...

## Антропохория

чрез човешка дейност

- Съзнателно: културни, декоративни и др.
- Несъзнателно: напр. антропогенни космополити (щир, татул, живовлек, лобода ....)
- Интродуцирани и инвазивни видове

### Въпрос:

1. Посочете повече примери за всеки тип хория

## Раздел IV

### Влияние на екологичните фактори

- **Екологична група**: съвкупност от растения с еднакви изисквания към определени фактори на средата
- **Жизнена форма**: съвкупност от общите приспособителни черти в хабитуса на растенията в съответствие с екологичната група
- **Метаморфози**: наследствени видоизменения на органите в зависимост от екологичните фактори, водещи до нови функции

## Изменения на вегетативните органи във връзка с водата

### Мезофити

- в условия на достатъчно количество вода в почвата
- преобладават в умерените пояси
- листопадни дървета и храсти, много тревисти видове
- изходни за сравняването с другите групи

### Ксерофити

- приспособени към значителен недостиг на вода в почвата и въздуха
- ксероморфна структура: приспособления за поддържане на водния баланс
- дълбоко проникващи коренови системи
- **ограничаване на транспирацията**
  - дебела кутикула, восъчен налеп
  - устица под нивото на основните клетки, понякога в крипти
  - трихомна плъст: *Leontopodium alpinum* (еделвайс), *Espeletia*
  - моторни клетки в епидермата за свиване на листата при воден недостиг: *Stipa*, *Festuca*, *Dactylis*
  - склерификация: листа с няколко реда склеренхим, гъсто жилкуване
  - дребни листа
  - тръни (видоизменени клонки) и бодли (видоизменени листа)
  - промени в ориентацията на листата: *Lactuca serriola*
  - свиваши се листа: *Ceterach officinarum* (златиста папрат)
  - недоразвити или рано опадващи листа: *Spartium*, *Ephedra*, *Calligonum*
  - асимилиращи стъбла
    - филокладии: *Asparagus*, *Ruscus*
    - кладодии: *Muhlenbeckia*, *Colletia*
- **Пойкилоксерофити**
  - преживяват продължителен период на покой без вода
  - понижават интензивността на метаболизма и клетките равномерно се свиват
  - голямо разнообразие при гъби и водорасли
  - ограничен брой висши растения: *Haberlea rhodopensis* (родопски силивряк), *Ramonda serbica* (сръбска рамонда), *Mirothamnus*
- **Сукуленти**
  - силно развит водоносен паренхим
  - плитка коренова система

- според разположението на водоносния паренхим:
  - **листни:** *Sedum, Sempervivum, Aloe*
    - *Crassula*: мехуровидни израстъци на епидермиса, пълни с вода - създават пространство с понижена транспирация и действат като топлинен филтър
    - *Lithops*: растения-камъни; листни прозорци - водоносен паренхим под епидермиса, без хлоропласти, за отслабване на директната светлина
  - **стъблени:** *Cactaceae, Euphorbiaceae*
  - **коренови:** *Acanthoriza*

### Хидрофити

- Според степента на потапяне:
  - напълно потопени: *Vallisneria, Ceratophyllum*
  - с плаващи листа: *Nymphaea, Nuphar, Victoria, Nymphoides, Hydrochari, Lemna, Marsillea*
  - с по-голямата част над водата: *Alisma, Butomus*
  - земноводни - с водна и сухоземна форма: *Persicaria amphibia*
- приемат вода от всички органи
  - изгубват водоприемачката функция на корена
  - редуция на кутикулата, епидермата и ксилема
- недостиг на светлина: увеличаване на повърхността и начленяване на потопените органи
- видоизменени корени:
  - пневматофори (дихателни корени) - при мангровите дървета
  - асимилиращи корени
- хидроморфни листа: без склеренхим, редуцирани проводящи сночета, тънка епидерма, мезофил с големи празнини

### Хигрофити

- Обитават влажни екваториални и сенчести гори
- Условно се включват и сенколюбивите видове от умерените ширини: *Corydalis, Arum, Dracunculus*
- Тропофити: хигрофити в зони с променлива влажност
- Висока кутикулна транспирация
  - Широко отворени устица по двете листни повърхности
  - Хидатоди - за гутация при обилна влажност
- Листа с хигроморфна структура; тънка кутикула, слабо развит палисиден мезофил, по-слабо развити механични тъкани

#### **Въпрос:**

1. Посочете ваши примери за ксерофити, мезофити, хигрофити и хидрофити

## Изменения на вегетативните органи във връзка със светлината

### Хелиофити (светлолюбиви растения)

- Обитават открити пространства, понасят постоянно пълно слънчево осветление: в степи, пустини, високопланински области
- Дървесни видове: ниски, с рехави, силно разклонени широки корони
- Листа с ясно диференциран, често доминиращ палисаден паренхим
- Високопланински тревисти видове: често с розетка (*Gentiana verna*, *Taraxacum* ...)
- Ксероморфна структура – обилието на светлина винаги е съчетано с недостиг на вода.

### Сциофити (сенколюбиви растения)

- В долните етажи на широколистните гори, не понасят силно осветление
- Листа:
  - Голяма листна петура, малка гъстота на жилкуване
  - Хигроморфна листна структура
- Стъбла: лежащи или пълзящи, срещат се катерливи и увивни стъбла
- **Особени групи сциофити:**
  - **Лиани**
    - Достигат до светлината като използват за опора други растения или твърди предмети
    - Значителна дължина на стъблото:  
*Calamus rotang*: 300 m дължина и 3 cm дебелина
    - Листата и цветовете се образуват на връхните части
    - **Катерливи лиани:** кукести трихоми, емергенции, прикрепителни корени и мустачки (от листа, прилистници, стъбла)
    - **Увивни лиани:**
      - тигмотропизъм (чувствителност на допир): *Humulus lupulus*
      - запазване на снопчестото устройство (междуснопчестият камбий не образува проводящи тъкани)
      - широки проводящи съдове
  - **Епифити**
    - Живеят върху стволите и клоните на дърветата, без да

- паразитират
- Във влажните тропични гори
- Най-често тревисти, рядко дървесни
- Главно папратовидни, бромелиеви и орхидеи
- Приспособления:
  - Ксероморфна структура
  - Набавяне на вода от въздушната среда:
    - ◆ Въздушни корени с веламен
    - ◆ Всмукващи трихоми при *Bromeliaceae*: *Tillandsia usneoides*
    - ◆ Метаморфози на листата: листни кани при *Dischidia*; водозадържащи люспи при *Platyserium*
  - Водоносен паренхим в грудковидни подутини по стъблото или в основите на листните дръжки

**Въпрос:**

1. Посочете познати растения от групите на хелиофитите и сциофитите

## **Изменения на вегетативните органи във връзка с температурата**

Стъблени и коренови метаморфози

### **Коренище (rhizoma)**

- Стъблолистен орган, с елементи, характерни за корена: ендодерма, по-добре развита кора с резервен паренхим
- Люсповидни листа (или следи)
- Стъблени пъпки
- Добавъчни корени и надземни разклонения
- Разклоняване:
  - Моноподиално: *Oxalis*, *Paris quadrifolia*, *Iris pseudacorus* ...
  - Симподиално: *Polygonatum*, *Acorus calamus* ...
- Функции:
  - за разселване – дълги и тънки: *Cynodon dactylon*, *Carex* ...
  - с резервна функция – къси и дебели: *Iris*, *Primula* ...
- Формиране:
  - епигенно: надземни стъбла се придърпват с добавъчни корени в почвата: *Asarum*, *Geum*
  - хипогенно: от подземни пъпки: *Convallaria* ...

### **Луковица (bulbus)**

- Стъблолистен орган, разположен обикновено под земята
- Дънце – скъсена и уплътнена стъблена ос, с възли и

- междувъзлия
- Люспи – видоизменени листа
- Хоморизна коренова система
- Върхна и странични пъпки (дават понякога дъщерни луковички или коренище)
- Едногодишни (*Tulipa*, *Allium*), или многогодишни (*Narcissus*)
- Ефемероиди: надземната част живее кратко, подземната се запазва за преживяване на сушите – Liliaceae,

### Грудколуковица (bulbotuber)

- Резервните вещества се отлагат в разрасналото се дънце – сходна с грудката
- Сухи люсповидни листа
- Примери: *Gladiolus*, *Crocus*, *Colchicum*

### Грудка (tuber)

- Стъблени: от силно надебелени крайни междувъзлия Недоразвити листа и пазвени пъпки (очички)
- Коренови: от странични и добавъчни корени: Различно разрастване на паренхима:
  - С разрастване на първичната кора: *Ficaria verna*
  - С разрастване на кората и вътрешния цилиндър: *Asphodelus*
  - Разрастване на проводящия паренхим: *Dahlia variabilis*
  - Участие на целия добавъчен корен (*Orchis*) или отделни негови части (*Asparagus*)

### "Кореноплод"

Формира се с участие на корена и стъблото - *Raphanus*, *Daucus*, *Beta*

#### Въпрос:

1. Направете анатомично сравнение на посочените метаморфози

## Изменения на вегетативните органи под влияние на почвени (едафични) фактори

### Почвени фактори:

- Голяма плътност
- Понижена аерация
- Почти постоянна температура
- Различна киселинност – кисели в студените области, слабо алкални в сухите и горещите зони

### Категории

- Растения, привързани към определен тип почви
  - Халофити
  - Псамофити
- Растения, предпочитащи даден тип почва
- Растения, безразлични към типа на почвата

### Халофити

- Обитават силно засолен почви
- Имат белези на ксерофити, преобладават сукуленти
- Често с богат на трихоми индументум: *Artemisia maritima*
- Според характера на приспособленията:
  - **еухалофити**: соленатрупващи, ксероморфни, често сукуленти, с висока солеустойчивост на цитоплазмата – *Salicornia europaea*, *Salsola soda*
  - **кринохалофити**: солеотделящи, отделят чрез солни жлези, мезоморфна структура
  - **глюкохалофити** (соленепропускащи): върху слабо засолен почви, имат ксероморфна структура

### Нитрофилни растения

- Предпочитат среда, богата на азот – *Urtica*, *Hyosciamus*

### Псамофити

- Обитават подвижни и постоянни пясъци
- Приспособления за задържане при ветрове, за запазване жизнеността на кореновата система, бързо нарастване през пясъците.
- Бързо растящи коренища, дълги междувъзлия
- Многобройни добавъчни корени и адвентивни пъпки
- Запазване на части на листата във вид на люспи
- Приспособления за анемофилия и анемохория
- Пустинни видове: ксероморфна структура или ефемери
- Дървесни псамофити:
  - Силно редуцирани или липсващи листа
  - Усилена транспирация: *Haloxylon* (саксаул)
  - Мощна коренова система – до 20 m (*Calligonum caput-medusae*)

### Според съдържанието на калций в почвата:

- Калцифили (предимно по варовици)
  - *Leontopodium alpinum* (еделвайс)
  - *Pinus heldreichii* (черна мура)
  - *Ceterach officinarum* (златиста папрат)

- Калцифоби
  - *Aesculus hippocastanum* (конски кестен)
  - *Vaccinium myrtillus* (обикновена боровинка)
  - *Nardus stricta* (картъл)

**Въпрос:**

1. Коя от трите групи халофити е с най-силно изразена ксероморфна структура?

## Изменения на вегетативните органи във връзка с преминаването към хетеротрофно хранене

### Категории

- **Автотрофи:** изходният тип хранене на растенията чрез фотосинтеза
- **Миксотрофи:** растения със смесено (полуавтотрофно) хранене
- **Хетеротрофи:** растения с несамостоятелно хранене
  - паразити
  - биотрофи: в симбиоза с гъби (микотрофи) или бактерии (бактериотрофи)
  - хищници

### Бактериотрофия (бактериориза)

- Бактериална симбиоза с корените
- Симбиоза при Fabaceae (бобови) с грудковите бактерии *Rhizobium* в страничните корени – бактериални грудки
- Бактериални грудки:
  - бактериоидна тъкан – паренхимни клетки с бактерии в цитоплазмата
  - тънка перидерма
- Азотфиксация от атмосферния азот

### Микотрофия (микориза)

- Симбиоза на гъби с корените – при 90% от растенията
- Редукция на кореновите власинки и кореновата гугла
- Два основни начина на съжителство:
  - Ектотрофна микориза: на повърхността на корена – *Betula*
  - Ендотрофна (арбускуларна) микориза: в тъканта на корена – *Deschampsia*; *Monotropa*
- Задължителна микориза при покълването на семената при *Orchidaceae* (салепови)



## Паразитни растения

- Развиват се върху растения-гостоприемници
- Промени в организацията
  - редуцирана коренова система
  - слабо развито стъбло
  - загуба на функциите на листата
  - многобройни цветове
  - голям брой семена
- Хаустории: органи за проникване в паренхима, достигане до проводящите тъкани и всмукване на хранителни вещества
- В зависимост от степента на навлизане:
  - **Ектопаразити:**
    - Полифаги и монофаги
    - Коренови (*Orobanche*, *Phelipanche*, *Lathraea*) и стъблени (*Cuscuta*)
    - Големи съцветия с голям брой цветове
    - Семена: леки и дребни, многобройни
  - **Ектопаразити:** *Cissus*, *Rafflesia*
    - развитието протича в тъканите на гостоприемника, навън се показват само репродуктивните органи
    - *Rafflesia arnoldii* – с най-големи цветове
    - защитни приспособления на гостоприемника:
      - дебела кутикула, восъци, трихоми
      - защитни вещества: етерични масла, смоли, соли

## Полупаразити

- Запазват способностите за фотосинтеза
- Приемат вода и соли от гостоприемника с помощта на хаустории, които проникват в ксилема

## Растения-хищници

400 вида, от 16 рода и 7 семейства. В България: *Pinguicula*, *Drosera*, *Utricularia*

- Набавяне на азотна храна
- Приспособления за улавяне на жертвата
  - пасивни:
    - жлези с лепкав секрет по листата: *Pinguicula*, *Drosophyllum*
    - листа тристранно метаморфозирани в каничка с капаче: *Nepenthes*
      - дръжка:
        - ◆ в долната част метаморфозирала във филодий – широка, пластинчата, фотосинтезираща

- ♦ в средната част видоизменена в мустаче
  - ♦ в горната част образува каничка
  - петура: видоизменена в капаче за каничката
- активни:
  - чувствителни трихоми, моторни реакции и създаване на вакуум
  - *Dionaea muscipula* (венерина мухоловка): петура –капан с два сегмента, всеки с по 3 чувствителни емергенции, предизвикващи бързо затваряне.
  - *Drosera rotundifolia* (росянка): жлезисти трихоми със слезест секрет, залепеното насекомо предизвиква дразнене с което се плилепват повече жлези
  - *Utricularia vulgaris* (мехурка): мехуровидни капанчета с чувствителни трихоми,които създават вакуум
- Структури във връзка със смилането и всмукването
- Секрети:
  - протеолитични ензими
  - мравчена и бензоена киселина – за убиване на жертвата и създаване на смилателна среда

**Въпрос:**

1. Коя група хетеротрофни растения не са в симбиотични отношения с организма от който се изхранват?

## Сезонни изменения. Фенология. Жизнени форми на растенията

### Фенология

- Периодични сезонни изменения в живота на растенията, в зависимост от сезонните изменения на средата
- Фенофази: основни етапи на сезонното развитие
  - набъбване и развитие на пъпките
  - начало и край на цъфтежа
  - пълно съзряване на плодовете
  - есенен листопад
  - зимен покой
- Динамика на сезонните изменения: Отразява се във фенологични карти и фенологични спектри

### Развитие през пролетта

- Мобилизиране на резервните хранителни вещества от паренхимните тъкани (пролетно сокодвигане)
- Активиране на меристемите

- Набъбване на пъпките
- Раздвижване на люспите
- Формиране на нови клонки (летораси)
- Възобновяване на дейността на камбия

### **Сезонни промени през есента в умерените ширини**

- Подготовка за относителен покой през зимата
- Спиране на дейността на камбия
- Затваряне на лещанките
- Есенен листопад
  - Образуване на отделителен слой в основата на листата
  - Хистологични промени
  - Мацерация на клетките в отделителния слой
  - Образуване на заздравителен корк
  - функция: освобождаване от излишни повърхности и отделяне на непотребни вещества

### **Продължителност на съхранение на зелените листа**

- Вечнозелени: листа с голяма продължителност на живота и без синхрон при опадването: *Pinaceae, Hedera, Vaccinium, Buxus*
- Лятнозелени:
  - цялата стъбλοлистна част умира преди зимата: *Dianthus, Petroselinum ...*
  - листопадни: *Syringa, Fagus, Quercus, ...*
- Лятно-зимнозелени: кратко живеещи листа, но видими през цялата година: *Fragaria, Oxalis ...*

### **Феноритмотипи**

фенологични типове в зависимост от продължителността на активните фази и фазите на покой

- Дълговегетиращи
- Късовегетиращи
- Ефемери

### **Периоди на цъфтеж**

- **Раннооцъфтящи**: цъфтят преди разлистването
  - дървесни, обикновено каулифлорни: *Forsythia, Cercis, Cornus, Alnus, Populus*
  - тревисти (ефемери и ефемероиди): *Pulmonaria, Primula, Corydalis, Galanthus, Tulipa, Crocus ...*
- **Късноцъфтящи** (есенно цъфтящи): *Colchicum autumnale, Sternberghia ...*

## Жизнени форми (по Raunkier)

групи растения със сходни приспособителни структури, въз основа на начина на презимуване на пъпките

- **Терофити:** едногодишни треви, които презимуват във вид на семена – *Triticum*, *Secale*, *Veronica*
- **Криптофити:** многогодишни треви с пъпки, скрити в почвата (геофити) или водата (хидрофити) – коренища, луковици, грудки, добавъчни пъпки
- **Хемикриптофити:** многогодишни треви с пъпки защитени от опаднали листа или листни розетки: *Bellis perennis*, *Glechoma hederacea*
- **Хамефити:** предимно полухрасти, с пъпки близо до почвата (до 25 cm), често с полегнали стъбла: *Bruckenthalia spiculifolia*, *Astragalus* ...
- **Фанерофити:** дървета и храсти с високо разположени пъпки – *Fagus*, *Quercus*

### Въпроси:

1. Посочете познати растения като примери за ранноцъфтящи, късноцъфтящи и ефемери
2. Посочете познати растения като примери за различните жизнени форми
3. Изберете един познат вид и опишете неговите фенологични промени по месеци

## Изменения на растенията под влияние на фактори с антропогенен произход. Димоустойчивост

### Особености

- Антропогенни фактори: с бързо променящи се средни стойности, водят до замърсявания на въздуха, почвата и водата, до нарушаване на екологичното равновесие
- Периоди в историята на Земята:
  - абиогенен (геохимичен)
  - биогенен (биохимичен)
  - антропогенен – от средата на XIX век
- Антропогенен стрес: възниква в резултат от бързо променящите се условия в следствие на човешката дейност

### Устойчивост на растенията към антропогенен стрес

- В зависимост от степента на устойчивост:
  - Неустойчиви (с 50-100% поражения): *Abies alba*, *Acer*

- *pseudoplatanus ...*
- Средноустойчиви (с 21-50% поражения): *Betula pendula*, *Salix babylonica*, *Crataegus monogyna ...*
- Устойчиви: *Carpinus orientalis*, *Tamarix*, *Elaeagnus angustifolia ...*
- В зависимост от характера на приспособителните промени:
  - анатомо-морфологична
  - физиологична
  - биохимична
  - регенерационна
  - анабиотична
  - популационна
  - фитоценотична

### **Анатомо-морфологична димоустойчивост**

- Особенности в строежа, които намаляват скоростта на постъпване на газове
- Корелация с ксероморфни белези
- Защита на епидермиса: дебела кутикула, дребни устица в крипти
- Паренхим: най-уязвими са въздухоносните стаички на устицата
- **Цитологични промени**
  - пластиден апарат: гранулация в стромата, раздуване на тилакоидите и целите хлоропласти
  - митохондрии: раздуване
  - протопласт: гранулация на цитоплазмата, вакуолизация, поява на липидни капки
  - силни увреждания: струпване на всички органели като плътна маса, разрушаване на тонопласта
- **Хистологични промени:**
  - Деформация на клетките
  - Увеличаване на броя увредени клетки в долната епидерма и гъбчестия паренхим
  - Разпространение на уврежданията към палисадния паренхим и горната епидерма
- **Морфологични промени**
  - **Хлорози:** петна по листата с друго оцветяване, дължащо се на разрушен фотосинтетичен апарат
  - **Некрози:** мъртви участъци в листата
  - **Дефолиация** (опадване на листата)

### **Степенуване на пораженията**

- остри: с необратими промени в паренхимната тъкан
- хронични: от периодични или системни действия с неголеми

дозы газове или аерозоли – дребни и разредени листа, частична дефолиация, понякога нежизнени семена

- скрити: намалена жизнениост, деструктивни промени в клетките, видими под електронен микроскоп

### **Мониторинг**

- система от наблюдения, оценки и прогнози за състоянието на околната среда
- пасивен: изследване на слабите отклонения от нормата
- активен: изпитване на въздействията върху тестови растения
- растения биоиндикатори

### **Въпроси:**

1. *Каква е причината за увреждане на фотосинтетичния апарат при антропогенен стрес?*
2. *Защо димоустойчивите растения имат ксероморфни белези?*

## **Литература**

1. Терзийски Д., М.Попова & Ил.Чешмеджиев. 1998. Анатомия и морфология на растенията – ВСИ, Пловдив.
2. Попова М., Ил.Чешмеджиев & Г.Стойчев. 1992 (1999). Ръководство за учебна практика по Ботаника - ВСИ, Пловдив.
3. Стойчев Г., К.Кожухарова & Хр.Анастасов. 2006. Ръководство за упражнения по Ботаника – АУ, Пловдив.
4. Георгиев, Г. & Чакалова Е. 1986. Анатомия и морфология на растенията - СУ, София, 448 с.
5. Димитров, Ст., Д.Делипавлов, М.Попова, Ив. Ковачев, Д.Терзийски, Ил.Чешмеджиев. 1988. Ботаника, Земиздат, София. 1988.
6. Нинова, Д. & Воденичаров Д. 1976. Ръководство за самостоятелна подготовка по анатомия и морфология на растенията - Наука и изкуство, София.
7. Нинова, Д. 1995. Анатомия и морфология на растенията - 320 с.
8. Воденичаров, Д. 1969. Размножаване на растенията - С.,217 с.
9. Ролан, Ж.К. 1978. Атлас биологии клетки, М., 119 с.
10. Живкова, Т. 2001. Анатомия и морфология на растенията. I част: Растителна цитология и хистология. Pensoft, София-Москва. 2001.