

Раст и развој кај растенијата

ЏЕЈМС Д. МЕЦГЕР

Основни концепти на учење

По читањето на ова поглавје ќе можете:

- Да ја знаете разликата меѓу растот и развојот на растенијата и да ги разберете начините за мерење на овие процеси.
- Да ги разберете факторите што влијаат врз растот и развојот кај растенијата и ефектите од нивното влијание.
- Да разберете како тие фактори може да се манипулираат за да се контролира растителниот раст и развој.
- Да ги препознаете категориите на растителни хормони, да ја разберете нивната улога во растот и развојот кај растенијата и да знаете како тие се употребуваат за контролирање на растителниот раст и развој.

ДЕФИНИЦИИ И СИСТЕМ НА МЕРЕЊЕ

Што е тоа **раст на растенијата** и како се мери и се одредува? Нашето општо мислење е дека растот претставува иреверзибилно зголемување на волуменот или сувата тежина (биомаса). Зголемувањето на димензиите на едно дрво по неговото мокрење со вода не се смета за растење затоа што дрвото по исушувањето повторно ќе ја намали својата димензија. Растот може да биде измерен како зголемувања во однос на свежата или сувата тежина, или зголемувања на волуменот, должината, висината или надворешната површина. Со зголемувањето на вкупната големина, формата и обликот на растението се променуваат под контрола на генетските фактори и под влијание на надворешната средина. Растот на растението е производ на живите клетки и големиот број метаболички процеси кои се одвиваат во нив. Дефиницијата за растот на растенијата е следнава: зголемување на големината како последица на клеточна делба и зголемување на волуменот, вклучувајќи и синтеза на нов клеточен материјал и организација на супклеточните органели. **Развојот на растението** го претставува неговиот прогрес во текот на животниот циклус. На сликата 7-1 е прикажана разликата меѓу растот и развојот. Развојните фази ги опфаќаат 'ртењето на семето, растот на вегетативни органи и ткива, создавање и зреење на репродуктивни органи и ткива, оплодување, развој на ново семе и негово зреење, достигнување одредена возраст и умирање. Кај повеќегодишните растенија, некои од наведените процеси се повторуваат повеќепати во текот на нивниот животен циклус. Бесполовото размножување може да го замени сечењето на одреден дел од коренот заради размножување или некои други првични фази за 'ртење на семето.

КАКО РАСТАТ РАСТЕНИЈАТА

Значењето на меристемските ткива во процесот на растење на растението мора целосно да се разјасни и разбере. Кај дикотиледоните, вегетативните пупки на врвовите на изданоците (**апикални меристеми**) и во основата на листовите се способни да создаваат милиони клетки по должина на надолжната оска. Клеточната делба, заедно со издолжувањето и експанзијата на клетките предизвикува ластарите да растат. Точката на растење, која се наоѓа на врвот на терминалната пупка, заедно со нејзиниот меристемски регион, кој создава нови клетки, секоја година во период од многу години, може да се смета како причина за големата висина на секвојата, дагласовата ела и на други шумски дрвја. Слични меристемски клетки се присутни и во кореновиот врв, непосредно позади кореновата капа.

Зголемувањето на обемот на стеблото кај дрвјата што се дикотиледони е резултат на секундарниот раст поттикнат од еден друг меристемски регион именуван како





Слика 7-1

Расшението божикна ѕвезда, кое се наоѓа на десната страна, има висок степен на раст, а расшението што се наоѓа на левата страна е поразвиено. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.

васкуларен камбиум. Тој претставува клеточен слој, кој се наоѓа меѓу ксилемот и флоемот и ги опкружува дрвјата, од корењата, па сè до врвот на изданокот. Клетките на овој васкуларен камбиум, исто така, се способни да се делат, со што ги создаваат перманентните дрвенести ткива кон внатрешноста на растението, со што на дрвјата дајат цврстина и механичка сила, а истовремено ги создаваат и површните флоемски клетки кон надворешноста на растението. Надворешната површина на овој васкуларен камбиум е поврзана со уште еден слој на меристемско ткиво наречен плутест камбиум, кој создава плута во регионот на кората.

Кај возрасните растенија, вегетативните апикални меристеми може да се претворат во репродуктивни меристеми и да ги создадат деловите на цветот што се потребни за формирање ново семе.

Фактори што влијаат врз растот и развојот кај растенијата

Растот и развојот на растенијата се под заемно влијание врз генетските фактори и факторите од животната средина. Во понатмошниот дел од текстот следат некои од најважните начини на кои овие фактори влијаат врз растот и развојот на растенијата.

Генетски фактори Едно од чудата на биологијата е начинот на кој младите растенија и животни наликуваат на своите родители, а, сепак, се разликуваат од нив. Праска, а не цреша, расте од изртената семка од праска. Во поле посадено со семе од пченица ќе се развијат растенија на пченица, а не растенија на овес или јачмен. Организмот што се развива од оплодената јајце клетка – зигот, со делба на клетките и нивна елонгација е под генетска контрола на наследените гени од родителите, во моментот на оплодувањето.

Во текот на зголемувањето на димензиите на растението, кое се појавува од оплодената јајце клетка или со зголемувањето на зиготот до достигнување на неговата возрасна големина,

се одвиваат голем број развојни процеси. Гените ја регулираат синтезата на протеините, кои може да бидат ензими, структурни протеини, како што е делбеното вретено што се образува во текот на митозата или специјални протеини наречени **транскрипциски фактори**, кои ја регулираат активноста на структурните гени и другите регулаторни гени. Во кое било време, одредени гени кај еден организам се транскрипциски активни, додека други не се. Контролата на генската активност зависи од типот на клетката, условите на животната средина или од фазата на развојот. Со продолжувањето на развојот, гените се активираат и се деактивираат, во зависност од сигналите што се примени во нуклеусите. Контролата на развојот, преку селективната активација и деактивација на гени, е под влијание (но, не целосно) на дејството на факторите на транскрипција што ги вклучуваат или ги исклучуваат гените.

Кои се сигналите што го поттикнуваат дејството на регулаторните гени? Иако ова прашање не е целосно разјаснето, се смета дека биолошките сигнали ги опфаќаат растителните хормони, одредени неоргански јони, коензими и други метаболити. Класите хормони, кои имаат најголемо влијание врз растот и развојот кај растенијата, се ауксин, гиберелин, цитокинин и етилен. Целосен опис на биолошките функции на овие и на другите хормони и нивните примени како хемиски регулатори на растот на растенијата е даден на крајот на ова поглавје. Факторите од животната средина, како што е температурата или светлината, исто така може да функционираат како сигнали во одредени фази од развојот. На тој начин, специфичната комбинација на гени ја одредува формата и големината на секое растение, а оваа комбинација може да се промени од страна на влијанија од животната средина, кои може да бидат позитивни или негативни. Голем дел од мерките што ги користиме за контрола на растот и развојот на растенијата, во крајна мера функционираат преку активирање или деактивирање на генската транскрипција.

Фактори од животната средина/еколошки фактори

Овие фактори се разгледани во другите поглавја на оваа книга, но за да го освежиме своето знаење и во контекст на нивните влијанија врз растителниот раст и развој, тие ќе бидат разгледани овде.

Светлина Сонцето е главен извор на енергија потребна за процесот на фотосинтеза (создавање јаглехидрати), но значително количество сончева радијација се губи како последица на нејзината апсорпција и рефракција кога поминува низ атмосферата. Самата атмосфера не апсорбира голем процент од сончевата радијација со бранова должина од 400 до 700 нанометри, што е многу важно, затоа што овој појас на сончевата радијација, обично именуван како **видлива светлина** или **фотосинтетски активна радијација (ФАР)**, е најважна за животот на планетата. Растенијата имаат многу механизми за апсорбирање светлина, која е неопходна за процесот на фотосинтеза. Овие механизми честопати вклучуваат и одредени промени во однос на начинот на кој растенијата растат и се развиваат.

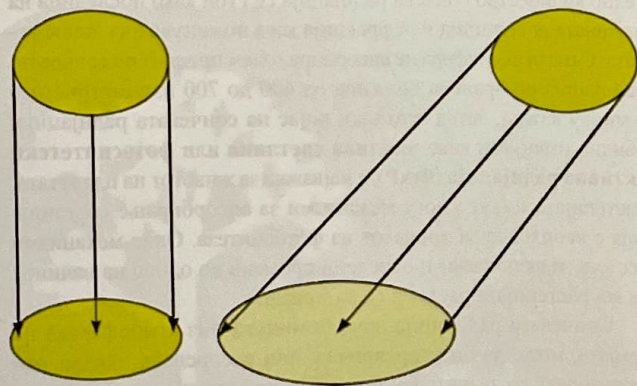
Сончевата радијација, која поминува низ атмосферата на Земјата, може да биде прекршена или распрсната, појави кои резултираат со значителен степен на рефлексија на светлината назад во космосот и со тоа намалување на количеството светлина што е потребно за процесот на фотосинтеза. Покрај апсорпцијата и распрснувањето, количеството светлина што стигнува до површината на земјата зависи и од **аголот на инциденца** на



сончевата светлина, т.е. од аголот меѓу зракот сончева светлина и земјината површина. Подрачјата кај кои аголот на паѓање на сончевите зраци изнесува 90° имаат максимална искористеност на светлината затоа што таа покрива максимална површина почва. Со намалувањето на аголот на инциденца под оваа вредност, поголем степен од светлината е рефлектирана, што објаснува зошто количеството рефлектирана светлина за време на излегувањето или заоѓањето на сонцето е многу поголема од количеството рефлектирана светлина во 12 часот на пладне. Аголот на инциденца од 90° овозможува светлината да може да се рашири и да опфати поголема површина почва (слика 7-2). Аголот на инциденца на сончевата светлина има две главни влијанија врз растот на земјоделските култури. Како прво, интензитетот на светлината е директно поврзан со стапките на фотосинтеза кај растенијата. Со изгревањето на сонцето, аголот на инциденца се зголемува, со што се зголемува интензитетот на светлина, а последователно на тоа се зголемува и стапката на фотосинтетската активност, сè до целосното заситување со потребната енергија. Потоа степенот на фотосинтетска активност постепено опаѓа, паралелно со приближувањето на зајдисонцето.

Аголот на инциденца, покрај тоа што влијае врз интензитетот на светлина, влијае и врз количеството светлина што ќе навлезе во листот и ќе биде достапно да биде апсорбирано од хлорофилот. Светлината што паѓа на одредена рамна површина може да: навлезе во површината каде што ќе биде апсорбирана, да биде пренесена преку материјалот или може да биде рефлектирана. Степенот на апсорпција од страна на површината или трансмисија преку (или степенот на рефлексија од) површината на количеството светлина, кое стигнало до самата површина, директно зависи од аголот на инциденца.

Светлината што е рефлектирана од површината на листот не може да биде искористена за фотосинтеза. Одредени растенија, како што е сојата на пример, намалениот интензитет на сончева светлина и нејзината зголемена рефлексија, при мали агли на инциденца го компензираат преку т.н. **хелиотропски движења**, појава при која лисните агли се приспособени на тој начин што, аголот на паѓање на сончевите зраци во поголемиот дел од денот е нормален, т.е. вертикален. Хелиотропските движења се применуваат и за намалување на количеството светлина, која се апсорбира преку намалување на аголот на инциденца на сончевата светлина



Слика 7-2

Влијание на аголот на инциденца врз количеството светлина што паѓа на одредена површина. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.

на површината на листот, во случаи кога може да дојде до прегревање на самиот лист. Листовите не се единствените растителни органи што се движат, во зависност од движењето на сонцето. Веројатно, најдобар пример за хелиотропизмот е растението *Helianthus annuus* (сончоглед), кое своето научно и општо прифатено име го добило поради својата способност неговите цветови да го следат правецот на движење на сонцето во текот на денот.

Друга карактеристика на светлината што е важна за процесите што се одвиваат во растенијата е нејзиниот квалитет. Поимот **квалитет на светлината** не се однесува на степенот на нејзина корисност за растението, туку на релативното количество индивидуални зраци со одредена бранова должина во спектарот на светлината, која стигнала до површината на земјата. Подобри термини за детерминирање на поимот квалитет на светлината се **спектрална композиција** или **спектрална дистрибуција**, но треба да се напомене дека наведените термини сè уште не се широко прифатени од научната заедница. Појасот на бранови должини, кој влијае врз процесите кај растенијата, го опфаќа делот од спектарот што се протега на бранова должина од 300 до 800 nm, но одделни процеси, како што е фотосинтезата, може да бараат присуство на зраци, кои се најефикасни, со специфична бранова должина. На пример, сината и црвената светлина со бранова должина од 440 nm и 650 nm, се многу поефикасни во процесот на фотосинтеза отколку што тоа е зелената светлина. Одвивањето на другите процеси кои се под соодветна контрола, т.е. влијание на светлината, е возможно во услови на присуство на зраци со поинакви бранови должини.

Светлината влијае врз растот и развојот на растенијата и преку развоен процес наречен **фотоморфогенеза**. Поимот **фотоморфогенеза** опишува вистинито високо заемно дејствувачки процеси, кои се регулирани за да ја создадат формата или обликот на растението, а покрај другите не ги опфаќаат и процесите на ртење на семето кај фотосензитивните растенија, деетиолација (зазеленувањето на младите нивкуци кога излегуваат над површината на почвата) и растот на стеблата кај растенијата, кои се во соодветен натпревар за искористување на достапната сончева светлина. Една карактеристика што ги разликува повеќето фотоморфогенични реакции од реакциите на фотосинтеза е релативниот степен на нечувствителност на интензитетот на светлина. Повеќето фотоморфогенични реакции, фактички, се целосно предизвикани од интензитети на светлината, кои се многу пониски од интензитетите на светлина неопходни за процесот на фотосинтеза. Освен тоа, одвивањето на фотоморфогеничните процеси условува присуство на поинакви зраци со специфични бранови должини во спектарот на светлината што пристигнала до површината на земјата.

Повеќето морфогенични реакции се регулирани од системот на пигментот фитохром. Фитохромот е пигмент, кој има две форми: форма што апсорбира црвена светлина и форма што ја апсорбира екстремно црвената светлина. Екстремно црвената светлина е дел од видливиот спектар, кој се протега во регионот меѓу 700 и 800 nm, но спектарот на зраци што ги апсорбира фитохромот се движи од 720 до 740 nm. Како што може да се види на сликата 7-3, молекулата на фитохром, која ја апсорбира црвената светлина, по зрачењето со црвена светлина се претвора во форма на фитохром, која апсорбира екстремно црвена светлина. За молекулот на фитохром повторно да почне да апсорбира црвена светлина, тој треба да биде подложен на озрачување со екстремно црвена светлина. Како последица на тоа, релативните количества форми што апсорбираат екстремно црвена светлина и форми што апсор-



Слика 7-3

Како црвената и екстремно црвената светлина влијаат врз фитохромот. Фитохромот_{црвен} може да апсорбира само црвена светлина, а фитохромот_{екстр-црвен} може да апсорбира само екстремно црвена светлина. Брановата должина на светлината, која е најфикасно апсорбирана од страна на молекулиите на фитохромот, е означена со λ_{max} . Брановите должини што се незначително подолги или пократки, истако се апсорбираат, но со помал степен на ефикасност.

бираат црвена светлина се пропорционални со соодносот на црвената и екстремно црвената светлина (Ц : ЕЦ) во природата. Во поголемиот дел од денот, овој сооднос изнесува 1,2:1, така што може да се каже дека две третини од присутните нивоа на фитохром се присутни во форма што ја апсорбира екстремно црвената светлина. Ова е важно затоа што ваквата форма, која е резултат на озрачувањето со црвена светлина, доведува до развој на поинакви биолошки реакции во споредба со биолошките реакции кај формите на овој пигмент што апсорбираат црвена светлина. Целокупниот претходно наведен материјал ни укажува на фактот дека растенијата имаат високо чувствителен систем, кој ги регистрира промените во однос на условите со светлината во животната средина, кој се манифестира со постојаното одредување на соодносот Ц:ЕЦ. Овој сооднос драматично се намалува со навлегувањето на светлината во просторот на лисниот свод затоа што црвената светлина, во голема мера, е ефикасно апсорбирана од страна на хлорофилот, а екстремно црвената светлина е пренесена или рефлектирана (слика 7-4). Во одредени случаи, кога постои густ свод, овој сооднос може да изнесува 0,05. Висината на наведениов сооднос, кој влијае врз растот и развојот



Слика 7-4

Дијаграм што се однесува на начинот на селективна апсорпција на светлината од страна на листот, која е неопходна за процесот на фотосинтеза. Темноцрвената линија во крајниот десен дел ја претставува екстремно црвената светлина, која не е вклучена во процесот на фотосинтеза, но има други важни влијанија кај растенијата. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.

на одредено индивидуално растение, зависи од близината и од големината на соседните растенија. Генетската информација, која е кодирана во секое растение и која се однесува на правилниот сооднос на црвена и на екстремно црвена светлина им овозможува на растенијата да развијат одредени начини за одредување на близината на соседните растенија, а со самото тоа и да можат, т.н. да се борат за искористување на достапните животни ресурси (реакција на избегнување сенка/засенување).

Растенијата си конкурираат едни на други во однос на достапната светлина преку пренасочување на нивниот раст и развој во насока на создавање листови, кои се лоцирани на поголема висина во споредба со листовите на соседните растенија. Фактот дека структурата на растението, во голема мера, зависи од соодносот меѓу црвената и екстремно црвената светлина, кој е присутен во текот на растот и развојот. Растенијата што се одгледани во услови каде што соодносот црвена светлина - екстремно црвена светлина е висок (на пример, површини каде што интензитетот на сончево зрачење е висок), обично се компактни со темнозелените листови и со многу гранки и ластари. Во случаите кога овој сооднос опаѓа, растенијата реагираат со намалување на својот раст, намалено разгранување и со намален волумен на стеблото (слика 7-5). Во случаите кога соодносот меѓу црвената и екстремно црвената светлина е низок, се намалува и синтезата на хлорофил, така што без разлика на плодноста на почвата, растението изгледа како да му недостига хлорофил. Ваквите промени во структурата на растението резултираат со развој на тесни и високи растенија, кои во обични услови се поподложни на полегнување и кои полесно се оштетуваат во текот на транспортот. Ваквите растенија се поподложни на заболувања и влијанија од животната средина. Условите што предизвикуваат намалено создавање гранки и ластари предизвикуваат добивање пониски приноси. Последицата од неможност за густо одгледување на земјоделски култури е дека на одредена површина може да се одгледа максимален број култури, а секое надминување на овој број резултира со намалени приноси или со намален квалитет.

Освен хлорофилот, друг пигмент што игра важна улога во одвивањето на фотоморфогеничните реакции е **криптохромот**. Во споредба со хлорофилот, овој пигмент е фоторецептор на сината светлина. Криптохромите се фамилија молекули, кои се вклучени во фотоморфогеничните реакции, како и во деноноќниот ритам. Кај растенијата е присутен и еден друг рецептор на сината светлина, наречен **фототрофин**, кој е одговорен за процесот на **фототропизам** (движење поттикнато од движењето на светлината) (хелиотропизмот е тип фототропизам) и кој може да влијае и врз отворањето на стомите. За најголемиот дел од растителните органи, како што се надземните органи стебло, лист и цвет, може да се каже дека се растенија што манифестираат позитивен фототропски ефект. Ова се должи на нивното растење и развивање, во однос на аголот на сончевото зрачење. Адаптацијата на растенијата, како резултат на позитивните фототропски реакции, е последица на зголемениот клеточен раст на страната што се наоѓа спротивно од изворот на светлина. Се претпоставува дека растителниот хормон ауксин се акумулира на засенчената страна од растението и поттикнува ширење на клетките. Кај одредени видови, корењата манифестираат негативна фототропичка реакција, т.е. растат во спротивна насока од изворот на светлина. Криптохромот и фототропинот ги комплетираат функциите на хлорофилот, кои се насочени кон обезбедување покомплетна информација за растението за светлосните услови во средината во која самото растение расте.



Слика 7-5

Десно: Расцветувањето е одгледувано во присуство на специјален филтер, кој ја блокирал екстремно црвената, но не и црвената светлина (висок сооднос R:FR). Средина: Расцветувањето е одгледувано во услови на нормална сончева светлина. Лево: Расцветувањето е одгледувано во присуство на специјален филтер, кој ја блокирал црвената, но не и екстремно црвената светлина. (низок сооднос R:FR). Интензивноста на фотосинтетски активна светлина беше иста за сите три растенија. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.

Друга карактеристика на светлината, која има влијание врз растот на растенијата, е нејзиното времетраење. **Фотопериодизмот** претставува фотоморфогенична реакција во однос на должината на денот. Голем број процеси се контролирани од фотопериодизмот, вклучително и процесите на цветање (кои подетално ќе бидат објаснети во понатамошниот дел од поглавјето), поттикнување неактивна состојба кај пупките на дрвенестите видови растенија и формирањето вегетативни изданоци од типот на луковици, кртоли, гругчести луковици и ползавци (столони).

Според процесите што се контролирани од фотопериодизмот, растенијата може да се класифицираат во три основни типови растенија: **растенија на долг ден (РДД)**, **растенија на краток ден** и **растенија што се неутрални во поглед на должината на денот, т.е. неутрални растенија** (овие категории на растенија ги опфаќаат повеќето растителни видови, иако постојат и други видови што реагираат многу поинтензивно на времетраењето на сончевата светлина. Одредувањето дали некое растение е растение на долг или на краток ден, не зависи од должината на денот, туку повеќе зависи од фактот дали одреден процес што зависи од фотопериодизмот се одвива во текот на времетраењето на деновите, кое е подолго или пократко од специфицираната должина на денот за одвивање на наведените процеси, наречена **критична должина на денот (КДД)**. Едно растение кај кое може да се забележи процес контролиран од фотопериодизмот, кој се активира единствено кога деновите се *подолги* од критичната должина на денот за самото растение, се смета за растение на долг ден за тој процес. Терминот РКД (растение на краток ден) се однесува на спротивната ситуација, т.е. процесот се одвива единствено ако должината на денот е пократка од критичната должина на денот. Многу е важно да се сфати фактот дека не постои директна поврзаност меѓу начинот на реагирање и апсолутната должина на критичната должина на денот. Како пример можеме да го земеме формирањето цветови, како ре-

акција на типични растенија на краток и типични растенија на долг ден. Црвената детелина претставува растение на долг ден, со критична должина на денот од 12 часа, што значи дека ова растение нема да расцвета ако должината на денот не е подолга од 12 часа. Спротивно на тоа, критичната должина на денот кај хризантемите, кои се одгледуваат во повисока зона на растење, кое е растение на краток ден, изнесува 15 часа, што е значително подолго отколку кај црвената детелина, која е наречена растение на долг ден. Генерално гледано, дали некое растение е растение на долг или на краток ден е одредено од фактот кога е поттикнат процесот на цветање во однос на летната рамноденица. Или со други зборови, реакциите на цветање кај растенијата на долг ден почнуваат да се одвиваат порано од настапувањето на најдолгот ден во годината, а реакциите кај растенијата на краток ден почнуваат во деновите кога должината на деновите почнува да се намалува, така што колку е пократка критичната должина на денот, толку подоцна почнува одредениот процес на цветање во текот на пролетта или раната есен.

Покрај цветањето, кај голем број дрвенести растенија, најочигледен видлив симптом за фотопериодичен процес е збирниот есенски синдром опишува серија процеси што се случуваат кон крајот на летото кај растенијата што живеат во умерените климатски зони, како подготовка за настапување на зимата. Овие процеси опфаќаат стекнување толеранција кон ниски температури, стапување на пупките во неактивна состојба или т.н. состојба на мирување и кај листопадните дрвја опаѓање на лисјата. Состојбата на неактивност претставува привремено прекинување на процесот на раст придружено од формирање модифицирани цветни листови, кои ги заштитуваат врвните пупки од оштетување во текот на зимските месеци.

Состојба на неактивност се појавува кај неколку вида растенија, вклучувајќи ги црвениот јавор (*Acer rubrum*), *Cercis*



canadensis, американскиот брест (*Ulmus americana*), *Tsuga canadensis* и *Weigela florida*. Сепак, постојат одредени исклучоци кај кои процесите на неактивност и другите аспекти на есенскиот синдром не се контролирани од фотопериодизмот. Некои од типовите растенија кај кои се сретнува оваа појава ги вклучуваат јасенот (*Fraxinus spp.*), планинскиот јасен (*Sorbus spp.*) и некои од вообичаените овошни дрвја, како што се јаболката (*Malus*) и крушата (*Pyrus*).

Критичната должина на денот потребна за активирање на состојбата на неактивност може да варира кај членовите на одреден вид во износ од неколку часа, особено ако се споредуваат примероци од ист вид што виреат на различни географски широчини. Ваквата варијација го максимизира бројот на географски површини, кој одреден вид може да ги колонизира. На табелата 7-1 е претставена споредба на приближните критични должини на денот неопходни за поттикнување неактивна состојба кај вегетативните пупки кај различни дрвенести растенија што живеат на три различни географски широчини. Вообичаено, колку што е повисока географската широчина, подолга е критичната должина на денот, која е неопходна за поттикнување неактивна состојба кај растенијата (исто така е пократок и периодот на реакциите што се одвиваат кај растенијата на краток ден). Зголемената должина на критичната должина на денот во областите што се наоѓаат на поголема географска широчина резултира со порано стапување на пупките во неактивна состојба, а самиот процес е директно поврзан со раниот почеток на зимата.

Освен процесот на формирање цветови и процесот на стапување на пупките во неактивна состојба, фотопериодизмот контролира и други развојни процеси. Голем број од овие процеси се поврзани со начините на преживување во неповолни услови за живот, како што се ниските температури во текот на зимата или сувите, топли услови што владеат во текот на летните месеци. Голем број тревести повеќегодишни растенија ја преживуваат зимата формирајќи кртоли, кои се заштитени од самиот факт што се формираат под површината на почвата. Како примери за одредени растенија, кај кои формирањето кртоли е под контрола на фотопериодизмот, може да се наведат компирите, растението далија, членовите на родот *Dioscorea*, ерусалимската артичока (*Heliborus tuberosus*) или туберозните бегонии. Кај сите овие случаи, формирањето кртоли е процес на краток ден, кој почнува со завршувањето на летото. Формирањето вегетативни розети во основата на одредени тревести повеќегодишни растенија и адвентивна круна или

кореновите пупки, многу често се процеси што се поттикнути од кратката должина на денот, кои се специјализирани процеси кои растенијата ги развиле со цел да ги преживеат зимските месеци.

Спротивно на тоа, процесите што се поврзани со вегетативната репродукција, честопати се поттикнути да се активираат во текот на последните пролетни месеци и раните летни месеци, кои се одликуваат со долго времетраење на денот, а сè со цел максимално да се искористи претстојната вегетативна сезона. Примери за ова се формирањето и развојот на ластарите кај јагодите и формирањето луковици кај кромидот, лукот и сличните растенија. (Треба да се земе предвид дека формирањето луковици и грутчести луковици кај украсните видови растенија што цветаат, како што се лалето, зумбулот и качунката не се под влијание на фотопериодизмот). Во случаите на комерцијално производство на кромид, многу е важно да се погодуваат критичната должина на сортата што сакаме да ја посадиме со географската широчина на која сакаме да ја посадиме. Во табелата 7-2 се споредени различни сорти кромид според својата потреба од критична должина на денот за формирање луковица. Очигледно е дека некои од овие сорти (на пример, Yellow Zittau) ќе манифестира послабо формирање луковици ако се одгледува во Орландо, Флорида (28°N), област каде што должината на најдолгиот ден во годината изнесува 14 часа.

Температура Сезонската варијација на интензитетот на светлината е причина за температурните разлики што се забележуваат во однос на зимските и летните месеци во различните климатски зони. За успешно земјоделско производство, земјоделците се зависни од податоците за климатските услови во областите каде што тие произведуваат, а сè со цел да ги предвидат појавите на последни мразови во пролетта и да ги пресметаат потребните денови за раст и развој на растенијата неопходни да се развијат пред појавата на првите есенски мразови. Со оддалечувањето од екваторот се намалува и бројот на денови потребни за созревање на растенијата. Во денешно време постои можност за одгледување домати, кои претставуваат фотосензитивна култура, на Алјаска или во Северна Европа, но ова производство условува примена на заштитни мерки насочени кон заштита на никулецот од влијанијата на можните појави на мразови во раната пролет. Со пристигнувањето на летото, на овие географски широчини се

Табела 7-1

Приближна критична должина на денот и денот од годината со таква должина што е потребна за поттикнување неактивна состојба кај пупките на различни дрвенести растенија собрани на различни географски широчини во Скандинавија

56°N Гео. шир.		63°N Гео. шир.		70°N Гео. шир.	
КДД	Датум	КДД	Датум	КДД	Датум
14 часа	1 септември	16 часа	16 август	20 часа	5 август

Извор на информации: Адаптирано од А. Хабјорг, Хортикултурна наука 23, бр. 3 (1988): 539. Американско здружение за хортикултурна наука, Александрија, Вирџинија.

Табела 7-2

Влијание на должината на денот на формирањето луковици кај различни сорти кромид*

Сорта	Приближна критична должина на денот за формирање луковици
Yellow Bermuda	12 часови
California Early Red	13 часови
Ohio Yellow Globe	13.5 часови
Italia Red	14 часови
Sweet Spanish	15 часови
Yellow Zittau	16 часови

*Сортите што се создадени за одгледување помали географски широчини имаат пократка критична должина на денот затоа што максималната должина на денот во текот на летото е помала во споредба со должината на денот на повисоки географски широчини

Извор на информации: Р. Магрудер и Х. А. Алард, *Journal of Agricultural Research*; (1937); Служба за земјоделско истражување при Министерството за земјоделство на САД.



зголемува должината на деновите и температурите се доволни високи, што овозможува брз раст на растенијата, кои бргу формираат цветови и плодови. Сезоната на растење може да биде многу кратка, но растенијата, сепак, се развиваат многу бргу.

Сите растенија имаат своја оптимална температура, при која манифестираат максимален вегетативен раст и максимален степен на формирање цветови. Повеќето растенија што живеат во умерените климатски подрачја растат и се развиваат во температурни услови што се движат меѓу 4°C и 50°C , но овие температури обично се гранични температури на растителниот раст. Високите температури ја уништуваат протоплазмата на повеќето клетки, но, сепак, постојат одредени спори и семиња, кои се способни да издржат температури на кои водата врие. Во случаите кога владееат ниски температури, повеќето растенија не растат како последица на отсуството на клеточна активност. Сепак, треба да се напомене дека постојат одредени арктички видови на растенија што живеат на температури кои се блиску до точката на смрзување, но ваквите растенија се ретки исклучоци.

Органите и ткивата на растенијата се оштетуваат од влијанието на високите температури, дури и ако изложеноста на високи температури е многу кратка. Во услови на висок интензитет на светлина, листовите може да бидат соларизирани или изгорени од сонцето. Во самиот лист, светлосната енергија се претвора во топлинска енергија, која ги уништува клетките. Младите дрвја во расадниците се подложни на повреди од смрзување на кората по појавата на високи температури во текот на зимата што предизвикуваат уништување на слојот од камбиум, кој се наоѓа под тенката кора на стеблото и гранките. Ваквите оштетувања може да бидат спречени со апликација на смеса од варовник и вода со цел рефлексија на топлината. Понекогаш растенијата доживуваат топлотно оштетување кога релативната влажност ненадејно ќе опадне, како последица на појавата на жешки, суви ветрови, кои предизвикуваат намалување на влагата во почвата. Оштетувањата кај растенијата во расадниците, терените за голф и атлетските терени може да се спречат ако релативната влажност се зголеми со прскање вода во непосредна близина на присутните растенија.

Повредите од ниските температури се највидливи кај растенијата утрото по појавата на првите ниски есенски мразови. Во зависност од точката на росење, растенијата може да бидат прекриени со слоеви мраз, но кратко време по достигнувањето на сончевата светлина до листовите, оштетувањата на растенијата се забележуваат како поцрнети листови. Содржината на клетките е нарушена и оштетена од формирањето ледени кристали, кои ги пробиваат клеточните мембрани и клеточните сидови, со што овозможуваат водата да истече од протоплазмата и клетките да се исушат. Повредите кај растенијата што се предизвикани од ниските температури и кои се должат на губењето на топлината во текот на нокните часови преку процесот на радијација може да се избегне до одреден степен доколку се примени мерка на изолирање на растението од надворешната средина во текот на ноктите, во кои преовладуваат мирни услови. Изолирањето на растението го спречува трансферот на топлина од листовите во ладната околина. Одгледувачите на винова лоза и агруми понекогаш користат кумбини што користат нафта за да создадат топлина што се емитува кон стеблата на растенијата што ги одгледуваат. Во областите каде што постојат температурни инверзии во просторот над растенијата (делумно повисоки температури во одреден слој кој се наоѓа на одредена оддалеченост од површината на почвата), употребата на вентилатори може да се покаже како корисна мерка. Перките на вентилаторите го мешаат топлиот воздух што се наоѓа над растенијата со ладниот воздух, кој како потешок се наоѓа во

долниот дел на самите растенија, со што се спречува појавата на повреди предизвикани од ниски температури.

Голем број дрвенести повеќегодишни растенија што растат во областите каде што владееат сурови зими, стапуваат во период на мирување предизвикан од намалувањето на должината на деновите во текот на есента и стануваат отпорни на ниските зимски температури. Присутниот слој од снег или распаднати лисја или слојот од опаднат растителен материјал им помага на растенијата да ги издржат ниските температури во текот на зимата, со тоа што дејствува како добар изолатор во условите кога доминираат ниски температури.

Одредени растенија што потекнуваат од тропските региони може да претрпат оштетувања при температурните услови што се над точката на замрзување на растенијата, при што кај некои растенија температурата при која настануваат оштетувања и повреди изнесува 13°C . Повредите што настануваат кај растенијата при вакви температури се нарекуваат повреди од измрзување. Ваквите услови може да предизвикаат венеење на листовите и неможност за развој на плодови, а примери за растенија што се подложни на вакви влијанија се авокадото, бананата, мангото, бамјата и домотот. Зелените домати, кои манифестираат одредена розова нијанса, се оштетени и не можат да го продолжат процесот на созревање ако се стават во фрижидер на температура од 4°C или пониска. Голем број украсни растенија што се одгледуваат поради убавината на нивните листови се подложни на повреди од страна на ниски температури. Овие растенија бараат одреден степен на заштита кога се преместуваат од топли места, како што е Флорида, во ладни подрачја. Исто така, ако ваквите растенија се чуваат во домовите и во канцелариите, тие не треба да бидат сместени на места каде што владееат ниски температури.

Иако преовладува општото мислење дека ниските температури ги оштетуваат или негативно влијаат врз растенијата, ниските температури што не предизвикуваат измрзување, понекогаш се искористени од растенијата заради координирање на растот и развојот во однос на временските сезони што се менуваат константно. Температурите што се неопходни за одвивање на овие процеси што се индуцирани од ниски температури се движат од 0°C до 10°C . Како примери, покрај другите, за процеси што се поттикнати од ниски температури може да се наведат:

1. *Рѓвење на семејно*. Семето на одредени растенија бара одреден временски период (обично неколку недели), во кој семињата апсорбираат вода и хранливи материи и се неактивни (таканаречен период на стратификација) пред да може да бидат способни да 'рѓат. Во текот на овој период, семињата мора да се одржуваат влажни затоа што сувите семиња не се чувствителни на ниски температури.
2. *Формирање цветови*. Поттикнувањето на формирање цветови под влијание на ниски температури, именувано како *јаровизација*, ќе биде разгледано во понатамошниот дел на ова поглавје.
3. *Престанување на процесот на неактивност*. Со приближувањето на пролетта, дормантноста на пупките и другите процеси (како што е процесот на толеранција на измрзување, кој кај повеќето дрвенести растенија почнува во текот на есента) постепено опаѓа, па овие делови од растенијата повторно се здобиваат со својата способност за растење. Како еколошки фактор кој ги поттикнува ваквите процеси може да се наведат ниските температури. Времето што е потребно за целосно надминување на дормантноста е именувано како потреба од ладење. Должината на овој

период варира во зависност од видот, па дури и од сортата на растенијата.

4. *Стекнување толеранција кон ниски и температурни илто предизвикуваат измрзување.* Кај голем број тревести повеќегодишни растенија, ниските температури што не предизвикуваат измрзување (0°C до 10°C) и кои се честа појава во текот на ноќните часови во есенските месеци поттикнуваат физиолошки процеси, кои се одговорни за способноста растенијата да ги преживеат зимските температури што предизвикуваат измрзување. Толеранцијата на измрзување што се стекнува наесен, многу бргу се губи со покачувањето на температурите следната пролет. За разлика од првите три процеси што се поттикнуваат од ниските температури и кај кои е потребно таквите температури да траат неколку недели, времетраењето на студениот период што е потребен за поттикнување и стекнување максимална толеранција на измрзување е релативно кратко, обично изнесува 1-2 недели.

Вода Водата е многу важна за растот и развојот на растенијата. Како што можевте да видите или ќе може да видите во оваа книга, водата е потребна за: одвивање на биолошките процеси, како дел од растителната структура, транспорт на хранливи материи и метаболити и за контрола на температурата во растението. Во случаите кога количеството достапна вода е лимитирано, претходно наведените процеси може да бидат нарушени, што влијае врз начинот на кој растението може да расте и да се развива. Водата има и директно влијание врз начинот на растење на растенијата. Кога водата е присутна во обилни количества, растенијата стануваат посочни во споредба со начинот на растење во услови на дефицит на вода. Поголемиот дел од ваквата разлика во начинот на растење е последица на тоа како се засегнати клетките што се зголемуваат. Во случаите кога водата е присутна во обилни количества, клетките се набаврени (исполнети со вода). Плазмалемата врши притисок на клеточниот сид, кој се наоѓа во фаза на развој. Во вакви услови, клеточниот сид се издолжува лонгитудинално и не е толку дебел како кога плазмалемата не врши притисок врз него. Во случаите кога количествата достапна вода се лимитирани, клетката може да претрпи плазмолиза затоа што не е целосно исполнета со вода. Во случаите на плазмолиза, плазмалемата се оддалечува од клеточниот сид. Во вакви услови, сè додека плазмалемата не стане толку сериозна и не предизвика сушење и умирање на клетката, клеточниот сид што се развива, станува поздебел и не се издолжува толку многу. Ваквите клетки обично се пократки и поцврсти од клетките што се развиле во услови на изобилство на вода, што резултира со развој на пократки и поцврсти стебла. Како стратегија за намерно одржување на нискиот раст на растенијата може да се наведе внимателното лишување од вода на растенијата во периодот на клеточна елонгација во стеблата. Ова се вика потсушување. Треба да се напомене дека при примената на ваквата практика, земјоделците мора да бидат многу внимателни, затоа што периодот меѓу потсушувањето и сушењето (целосно исушување) е многу краток, а целосното исушување не е добро за квалитетот на растенијата.

Гасови Двата гаса што се најважни за растот на зелените растенија се јаглерод диоксидот (CO_2) и кислородот (O_2). Според процентуалниот состав, јаглерод диоксидот е трет гас во атмосферата, по азотот (N_2) и кислородот. Иако се користи во големи количества за одвивање на процесот на фотосинтеза, релативните количества јаглерод диоксид во атмосферата се ниски. Од вкупниот процент на гасови што се присутни во атмосферата, азотот

зафаќа околу 78 проценти (приближно 780.000 ppm), кислородот околу 21 процент (приближно 210.000 ppm), а процентуалниот износ на присутното количество атмосферски јаглерод диоксид изнесува околу 0,035 проценти (приближно 350 ppm). Отворањето и затворањето на стомите е делумно контролирано и од нивото на јаглерод диоксид во листот, кое е под силно влијание на фотосинтезата. Кога концентрацијата на јаглерод диоксид во листните клетки што се наоѓаат позади стомите достигне ниво што е пониско од нивото на јаглерод диоксидот во атмосферата, стомите се отвораат. Апсорпцијата на овој гас со цел одвивање на процесот на фотосинтеза ја одржува концентрацијата на јаглерод диоксид на пониско ниво, во споредба со атмосферската концентрација, и доколку условите се повољни (ова особено се однесува на количеството достапна вода), стомите остануваат отворени. Во услови кога не постојат доволно високи количества достапна вода, стомите се затвораат, со што навлегувањето на јаглерод диоксидот во листот се блокира и доаѓа до драстично намалување на интензитетот на фотосинтезата, што може да има негативно влијание врз растот на растението.

Кислородот е важен гас, кој учествува во респирацијата на сите растителни делови. Самиот процес на респирација претставува ослободување на апсорбираната енергија складирана во шеќерите (јаглехидрати), а самите јаглехидрати се синтетизираат во текот на фотосинтезата. Ослободената енергија се користи за поттикнување и за придвижување сложени биохемиски реакции што се потребни за растот и развојот, не само на растенијата, туку и на сите живи организми. Иако ниската концентрација на кислород многу ретко се јавува како проблем за надземниот дел на растението, во зоната на корењата може да се јават ниски концентрации на овој гас, како последица на компактната на почвата или нејзиното поплавување. Ваквата состојба има негативно влијание врз вкупниот раст на растението.

ФАЗИ НА РАСТ И РАЗВОЈ

'Ртење и ран раст на никулец

Генерално, 'ртењето на семето се одвива во три фази: имбибиција (примање вода), (2) зголемување на биолошката активност и (3) појава на радикула (коренче) и стебленце (слика 7-6). Голем број фактори го регулираат почнувањето на 'ртењето, а како примери за некои од овие фактори се присуство на доволни количества достапна вода, соодветни температури, присуство или отсуство на светлина. Потребните специфични фактори, во голема мера, варираат меѓу видовите, па дури и меѓу различните сорти од еден ист вид. Сепак, кога ќе се исполнат сите потребни услови, почнува процесот на 'ртење. 'Ртењето почнува со акумулација на вода во семето. Ова предизвикува набаврување на клетките, со што се зголемуваат димензиите на семето. Се интензивираат и процесите на респирација и други биолошки активности, како на пример нивото на ензимска активност и степенот на синтеза, со што се намалуваат резервите на енергија што се присутни во форма на шеќери и липиди. Клетките се издолжуваат и почнуваат да се делат и да се диференцираат. Се појавуваат ембрионското коренче (радикула) и стебленце (плумула). Коренчето набргу станува целосно функционален корен. Листовите што се развиваат од стебленцето почнуваат со својата фотосинтетска активност и новото растение станува зависно од резервите на енергија во семето. Голем број од техниките што се употребуваат во текот на одгледувањето на растенијата се дизајнирани во насока на поттикнување на 'ртењето на семето и развојот на никулеот.



Слика 7-6

Семејство на левата страна не почнало да 'рѓи, семејство во центарот е набрлено од апсорбираната вода, кај семејство на десната страна се забележува појавата на степенце и коренче. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.

Вегетативен раст и развој

Изданоци и коренови системи Кај живите растенија првенствено го забележуваме стеблениот систем со сите негови

различни модели на појавување, од мовови до прекрасни високи дрвја, како секвоја, даб и бор. Во случаите кога станува збор за земјоделски култури што се одгледуваат за сточна храна – луперка, пченка за силажа и пасишни треви – се собира целиот надземен дел. Прекрасните тревници што се забележуваат се резултат на растот на стеблата и листовите на милиони мали тревести растенија. Дрвените трупци што се сечат за производство на градежни материјали од дрво се производ на повеќегодишно растење на надземниот дел на дрвјата. Убавите саксиски лисни растенија, на кои им се восхитуваме во нашите домови, претставуваат стеблени и лисни системи на одредени видови растенија, кои се подложени на процес на култивација многу одамна по нивното откривање од страна на истражувачите на растителни видови во тропските региони.

Во текот на одгледувањето на повеќето растенија – со исклучок на бонсаи растенијата и украсните растенија што се одгледуваат во саксии – нас не интересира најбргу да добиеме интензивен **вегетативен раст** (слика 7-7). Вегетативниот раст ги опфаќа корената, стеблата и ластарите и листовите, но не и репродуктивните структури. Меѓутоа, во повеќето случаи, поимот вегетативен раст се однесува на воздушните, непродуктивни делови на растението. Во однос на тоа, раниот и интензивен вегетативен раст е многу важен за одгледувачите на растителни видови затоа што тој значи дека поголем дел од надземниот дел на растението ќе може да се собере или ожнеи и да се искористи (сено, силжања и одредени зеленчуци, како зелената салата и целерот) или ќе се формира до висок степен на лисна површина, која овозможува правилна и одредена исхрана на корената, кртолите, цветовите, плодовите и семењата, при што овие делови ги претставуваат растителните делови што може да се искористат или да се соберат.



Слика 7-7

Производителите на бонсаи (лево) и саксиски цветни растенија (десно) обично настојуваат да го прекинаат вегетативниот раст за да создадат своевиден ефект или да го интензивираат естетскиот изглед. За разлика од нив, производителите на други земјоделски култури преферираат првичниот вегетативен раст да биде мошне интензивен. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.



Корен Корењата на растенијата, во најголем број случаи, не се гледаат и може дури и да се игнорираат, но кај трахеофитите тие се есенцијални за растот. Основните четири функции на корењата кај васкуларните растенија се:

1. Прицврстување на растенијата за почвата
2. Апсорпција на вода и минерални елементи
3. Спроведување на водата и растворените минерали, како и органските материи, до другите делови на растението
4. Складирање хранливи материи како кај растенијата од типот на благ компир, шеќерна репа и морковите

Корењата на одредени растенија може да учествуваат во вегетативното размножување, а пример за ова е размножувањето со ластари.

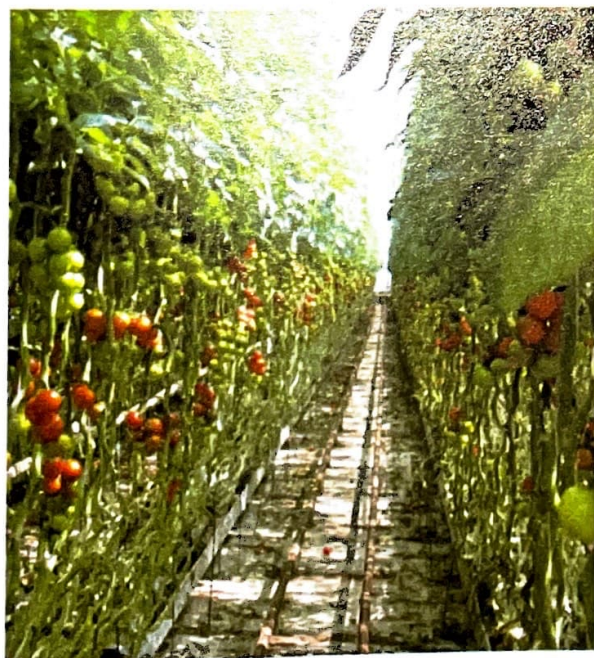
Модели на коренов раст По излегувањето на коренчето и неговото навлегување во почвата, вертикалниот раст на коренот во почвата му овозможува да дојде во контакт со водата и со хранливите материи. Кореновите влакна, кои претставуваат израсотици на епидермалните клетки на младите корења, се местото каде што постои највисок степен на апсорпција на вода и хранливи елементи. Овие влакна се нежни и постојано мора да бидат заменуваани со коренови влакна од нови клетки. Ова е причина зошто за правилен растителен раст и развој е неопходно присуство на активно растечки корења.

Кореновиот систем и стеблото одржуваат рамнотежа. Со константното зголемување на растителниот дел, се зголемува вкупното количество лисна маса, што резултира со зголемено губење вода преку процесот на транспирација. Зголениот губење вода се компензира со зголемена апсорпција на вода од страна на кореновиот систем, кој постојано се развива. Кореновите и стеблените

системи, кои се зголемуваат за својот раст, исто така имаат потреба од поголеми количества вода и хранливи растенија.

Различни студии насочени кон проучување модели на коренов раст придонесоа за формирање општ заклучок дека корењата на возрасните листопадни дрвенести повеќегодишни растенија почнуваат да растат напролет пред отворањето на пупките. Кај некои растенија коренот прекинува да расте во одредени периоди во текот на летото, но кај други корењата продолжуваат да растат, сè додека лисјата целосно не опаднат во текот на есента. Највисок степен на растење се забележува напролет и во доцно лето или во рана есен. Корењата на некои видови растенија продолжуваат да растат и во текот на зимските месеци ако температурата и влажноста на почвата се поволни. Сите корења на едно растение не растат истовремено. Некои може активно да растат, а некои може да бидат неактивни. Пролетното интензивирање на кореновиот раст е последица на акумулираните хранливи материи, кои биле складираани во дрвото претходната година. Кога овој извор ќе се исцрпи, растот на коренот се намалува, но по постепената акумулација на шеќери, како резултат на фотосинтетската активност во текот на летото, интензитетот на растење на коренот повторно се зголемува во есента. Се чини дека точките на раст на корењата не се под иста контрола како и стеблените пупки, кои кај повеќето дрвенести повеќегодишни растенија навлегуваат во период на мирување во текот на последните летни периоди и кои за да се реактивираат бараат присуство на ниски температури во текот на зимата.

Изданоци Растот на растителните изданоци може да класифицираме како **детерминиран** или **недетерминиран** (слика 7-8). Во случаите на детерминиран раст, по одреден период на вегетативен раст, групи од цветни пупки почнуваат да се формираат на крајните делови на изданокот, со што прекинува издолжувањето на повеќето делови на изданокот. Голем број видови и сорти зеленчуци растат на ваков начин, со што остануваат да бидат мали грмушести растенија. Пример за ваков тип изданоци може да бидат грмушестите (цустести) видови борани. Растенијата со недетерминиран раст ги формираат групите цветови латерално, по должината на стеблото, во основата на лисјата, така



Слика 7-8

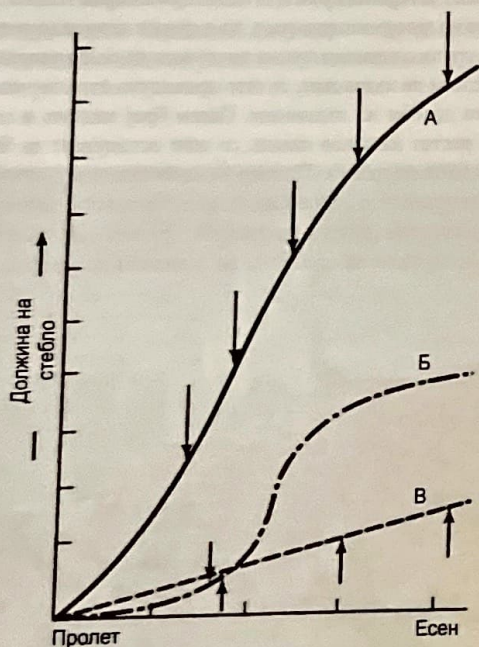
Домашните шшо се на левата страна од сликата имаат недетерминиран модел на распење, а божикните шшо се на десната страна од сликата имаат детерминиран модел на распење. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.



што терминалните пупки остануваат вегетативни и изданокот продолжува да расте, сè додека процесот на неговото растење не е стопиран од стареењето или од одреден фактор од животната средина. Примери за растенија со недетерминиран раст се многуцветниот грав, виновите лози и шумските дрвја. Цбувестите растенија со детерминиран раст имаат многу помал степен на вегетативен раст.

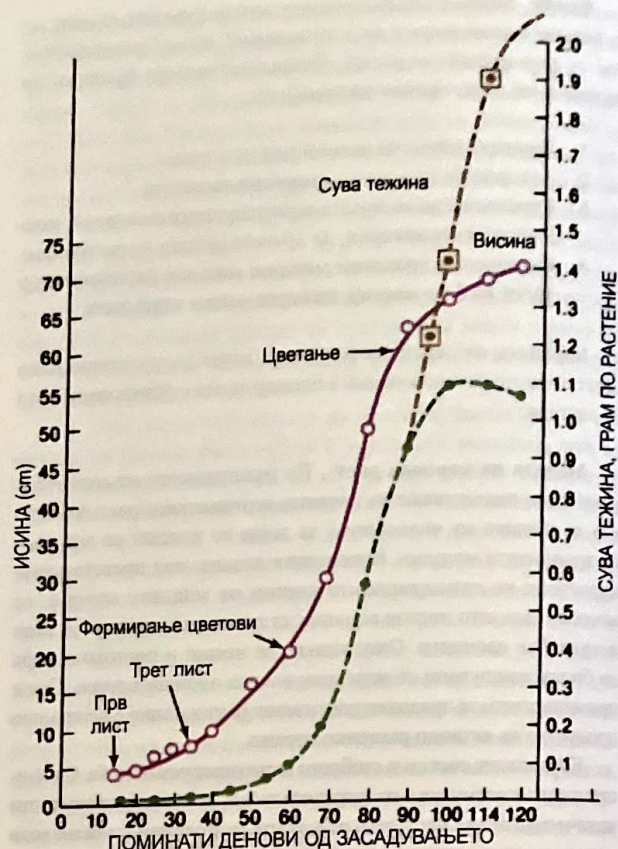
Модели на растење на изданокот: едногодишни, двегодишни и повеќегодишни растенија Едногодишните растенија се тревести (не се дрвенести) растенија, кои го комплетираат животниот циклус (од семе до семе) во текот на една вегетациона сезона. Растот на изданокот почнува неколку дена по 'ртењето на семето и продолжува во релативно униформен модел, под услов да не постојат еколошки влијанија кои би го ограничиле, сè додека не биде прекинат од појавата на мраз или од некој друг фактор што предизвикува стареење. Цветањето, по кое следи формирањето плодови и создавањето семе, се случува во одредени интервали во текот на вегетативната сезона. Општите криви на растење што се однесуваат на едногодишните растенија се претставени на слика 7-9, а детална крива на растење за јачменот, кој претставува тревесто едногодишно растение е претставена на слика 7-10.

На слика 7-11 се прикажани различни настани во животниот циклус на типично скриеносемено едногодишно растение. Сите овие настани се случуваат во текот на една летна сезона на растење.



Слика 7-9

Модели на вегетативниот раст кај едногодишни растенија. (А) Растенија ползавци, кои имаат недетерминиран раст. (Б) Цбувестите растенија, кои имаат детерминиран раст. (В) Растенија што формираат цветови на крајните делови од надземниот изданок, како житните култури и шревите. Сирелките укажуваат на времињата кога почнува формирањето цветови. Извор на информации: Адаптирано од Л. Рапалорт и Р. М. Сачс, Физиологија на култивирани растенија (Дејвис, Калифорнија: Универзитет Калифорнија во Дејвис, 1976).

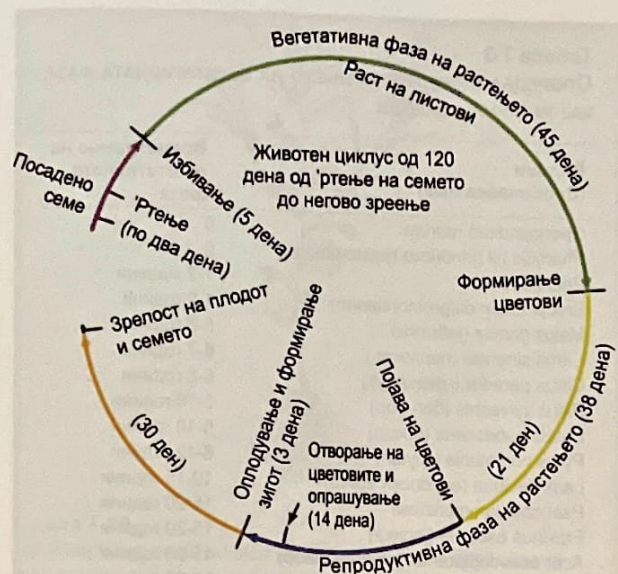


Слика 7-10

Крива на растот за растение јачмен одгледуван во полски услови, од појавата на првите листови, па сè до зреењето на културата. ○=висина на растението. ●=сува тежина на растението минус тежината на создадениите зрна. ■=сува тежина плус тежината на создадениите зрна. Извор на информации: Адаптирано од Г. Р. Нолт и Г. Ј. Фриц, Вовед во растителна физиологија (Енглвуд Клифс, Њу Џерси: Прентис Хол 1976).

Двегодишните растенија, кои се тревести растенија, имаат потреба од две вегетациони сезони (не мора да значи дека овој временски период изнесува 2 години) за да го комплетираат својот животен циклус (од семе до семе). Како што може да се забележи на сликите 7-12 и 7-13 растот на стеблото е ограничен во текот на првата вегетациона сезона. Растенијата се живи во текот на зимата, но се во состојба на неактивност. Изложеноста на многу ниски температури поттикнува хормонални промени, кои резултираат со издолжување на стеблото, цветање, формирање плодови и семе во текот на втората вегетациона година. Краток период по ова растението старее и умира. Примери за тревести двегодишни растенија се целерот, блитвата, репите и културите од фам. Brassicaceae, како зелката и прокелјот.

Повеќето едногодишни и двегодишни растенија цветаат и формираат плодови само еднаш пред да умрат. Формирањето цветови и плодови или, можеби, самиот стимул за цветање, очигледно предизвикува растенијата да стареат и да умрат. Кај таквите растенија, континуираното отстранување на цветовите и пловите многу често го одложува стареењето.



Слика 7-11

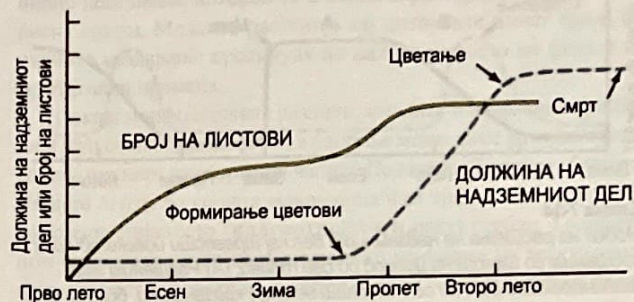
Процеси што се одвиваат во животниот циклус на типично едногодишно растение, од садење на семејо до зреење на семејо, кои се комбибираат за четири месеци. Извор на информации: Адаптирано од Г. Р. Нот и Г. Ј. Фриц, Вовед во растителна физиологија (Енглвуд Клифс, Њу Џерси: Прентис Хол 1976).

Повеќегодишните растенија може да бидат тревести или дрвенести. Кај тревестите повеќегодишни растенија, корената и изданоците може да останат живи неодреден временски период, а надземниот дел може да биде умртвен од страна на мразовите во студените региони или од страна на одредени фактори што предизвикуваат стареење. Растот на изданоците продолжува секоја наредна пролет од латентните или адвентивни пупки, кои се лоцирани блиску до круната на растението. На слика 7-14 се претставени типичните модели на растење на два типа тревести повеќегодишни растенија. Голем број тропски, суптропски и



Слика 7-13

Растенијата од родот *Alcea* се двегодишни растенија. Растението на десната страна е старо две години и формира цветови што цвеќаат. Растението на левата страна е наоѓа во првата сезона од својот раст и ќе остане вегетативно. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.



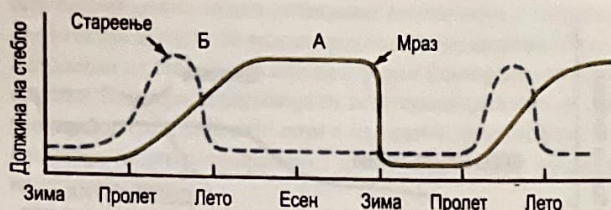
Слика 7-12

Кривите на растење кај двегодишни растенија во шекош на првата сезона на растење (само вегетативен раст), употребниот период на зимски ниски шемперишури и втората сезона на растење (формирање цвеќови, плодови и семиња). Извор на информации: Адаптирано од Л. Рапапорт и Р. М. Сачс, Физиологија на култивирани растенија (Дејвис, Калифорнија: Универзитет Калифорнија во Дејвис, 1976).

тревести повеќегодишни украсни растенија, кои поднесуваат умерено топла клима (на пример пеларгониумите/мушкатлите), се одгледуваат како едногодишни во областите во кои зимите се многу студени, како на пример во регионот на средниот запад на САД. Кога се одгледуваат во области што се карактеризираат со умерено студени зими, како што се одредени западни и јужни делови на САД, овие растенија ги манифестираат нивните повеќегодишни карактеристики.

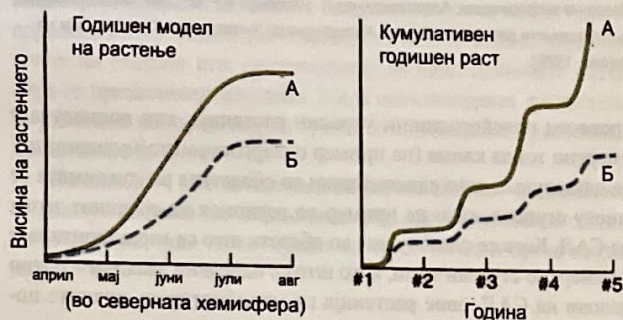
Кај дрвенестите повеќегодишни растенија, изданоците и кореновиот систем остануваат живи неодреден временски период, при што секој од наведените системи расте до достигнување на крајната големина карактеристична за секое растение посебно, информација која е кодирана во растителниот генетски материјал и е последица на приспособувањето на растението на условите на животната средина во кое тоа расте. Растот на надземниот дел на умерените растителни видови се одвива секоја година во текот





Слика 7-14

Модел на растење на надземниот дел кај шревесити повеќегодишни растенија во шекој на период од две години. (А) Растенија како градинарски (кои се одгледуваат надвор) хризантеми, божури и растенијата од родот Флокс, чиј раст е стимулиран од ладното време во шекој на есен. (Б) Луковичести растенија, како палињаша, нарциси и зумбулци, чиј раст прекинува во формирањето цевчици на пролет. Извор на информации: Адаптирано од Рапапорт, Л., и Р. М. Сачс, 1976. Физиологија на култивирани растенија. Дејвис, Калифорнија: Книжарница во склоп на Универзитетот Калифорнија во Дејвис.



Слика 7-15

(Лево) Модели на растење за умерените дрвенести повеќегодишни растенија одгледувани во северната хемисфера, во шекој на една вегетациона сезона, и (Десно) во период од неколку години. (А) Крива на растење за брзо растечки видови, како што е шиполаша. (Б) Крива на растење за бавнорастечки видови, како што е дабој. Извор на информации: Адаптирано од Л. Рапапорт и Р. М. Сачс, Физиологија на култивирани растенија (Дејвис, Калифорнија: Универзитет Калифорнија во Дејвис, 1976).

на вегетационата сезона, како што може да се забележи на слика 7-15, со што се надоврзува на растот што се случил претходните вегетациони сезони. Магнитудата на растење може да варира значително од сезона во сезона, како последица на влијанието на неколку фактори од животната средина. Кај некои тропски дрвја и кај сите дрвја од умерените климатски подрачја, растењето се одвива периодично, т.е. во ненадејни периоди на многу интензивен раст во текот на вегетационата сезона. Во текот на вегетационата сезона може да има еден или повеќе вакви периоди на многу интензивен раст, што зависи од генетските карактеристики на видовите и од условите на животната средина, како на пример времетраењето на дождливите и сушните периоди.

Промена на растителните фази: младост, созревање и стареење

Изрстениот никулец од кое било растение во текот на својот живот поминува низ неколку развојни фази, кои фактички се исти со животните фази кај животните. Тој ќе помине преку фазата на ембрионален раст, ќе навлезе во фазата на нецелосна зрелост,

Табела 7-3

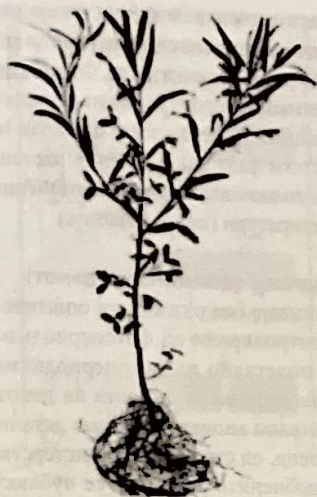
СПОРЕДБА НА ВРЕМЕТРАЕЊЕТО НА ВЕГЕТАТИВНАТА ФАЗА КАЈ РАЗЛИЧНИ ВИДОВИ

Видови (Вообичаено име)	Времетраење на вегетативната фаза
<i>Chenopodium rubrum</i>	0
<i>Pharbitis nil</i> (јапонско грамофонче)	0
<i>Pterilla crisp</i>	1-2 месеци
<i>Bryophyllum daigremontianum</i>	1-2 години
<i>Malus gomila</i> (јаболка)	6-8 години
<i>Citrus sinensis</i> (портокал)	6-7 години
<i>Citrus peradisi</i> (грејпфрут)	6-8 години
<i>Pinus sylvestris</i> (бел бор)	5-10 години
<i>Betula pubescens</i> (бреза)	5-10 години
<i>Pyrus communis</i> (круша)	8-12 години
<i>Larix decidua</i> (европски ариш)	10-15 години
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	15-20 години
<i>Fraxinus excelsia</i> (јасика)	15-20 години
<i>Acer pseudoplatanus</i> (обичен јавор)	15-20 години
<i>Picea abies</i> (норвешка смрека)	20-25 години
<i>Abies alba</i> (бела елка)	25-30 години
<i>Quercus robur</i> (англиски даб)	25-30 години
<i>Fagus sylvatica</i> (европска бука)	30-40 години

Извор на информации: Ј. Д. Мејгер, 'Хормони во репродуктивниот развој'. Во книгата на П. Ј. Дејвис (уредник) *Растителни хормони*, второ издание (Берлин: Шпрингер Верлаг, 1995 година). Употребени со дозвола од Springer Science and Business Media.

предна фаза, која кај растенијата се нарекува фаза на вегетативна промена, по која следува фазата на целосна зрелост или **возрасна фаза** од својот живот, проследена со фазата на старост и на крајот неговиот живот завршува. **Фазата на вегетативен развој** се карактеризира со неможност за полово размножување. Кај скриеносемените растенијата во оваа фаза не формираат цветови, дури и ако условите се поволни. Процесот на формирање цветови се одвива единствено кај тие растенија што ја достигнале фазата на целосна зрелост, која следи по фазата на вегетативна промена. Возрасните растенија што не успеале да формираат цветови, како последица на несоодветните услови, се сметаат за зрели растенија за цветање. Времетраењето на фазата на нецелосна зрелост варира и се движи од една или две недели, па сè до триесет или четириесет години кај некои дрвенести видови. Треба да се напомене дека растенијата не го мерат времето според поминувањето на календарските денови, туку според некој фактор што е поврзан со зголемувањето на големината на самото растение, најверојатно бројот на создадени нодуси (листови). Од практична гледна точка, овој период е сериозна пречка во програмите за размножување на растенијата насочени кон производство на економски важни овошни и шумски дрвја. Во табела 7-3 е претставена споредба на времетраењето на фазата на нецелосна зрелост кај различни растителни видови.

Морфологијата на младите и зрелите растенија многу често се разликува. На пример, листовите кај младиот багрем се перести, а кај возрасните растенија нивниот изглед е линеарен (слика 7-16). Младите еукалиптуси имаат спротивно поставени листови, кои се широки и немаат лисна дршка. Листовите кај возрасните еукалиптуси се поинаку поставени: тие се наизме-



Слика 7-16

Никулецош на расшението австралисско црно дрво, *Acacia melaleucum*, кај кое се забележува промена на фазата на развој од вегетативна во зрела форма. Во долниот дел на расшението, младите листови имаат сложена двојнопереста структура. Горните зрели листови, фактички, претставуваат експандирани лисни дршки (филодија). Фазите на транзиција се забележуваат во делот од расшението што се наоѓа меѓу овие две фази. Извор на информации: Д. Е. Кестер и Х. Т. Хадсон, Размножување кај растенијата: Принципи и практики, 4-то издание 1983. Адаптирано со одобрение од Пиерсон Едукејшн, Инк, Алер Садл Ривер, Њу Џерси.

нично поставени, потесни се и имаат карактеристично видлива лисна дршка. Младите растенија кај цитрусите имаат трња, но нивното создавање прекинува по надминувањето на фазата на вегетативна промена.

Покрај морфолошките разлики, младите и возрасните растенија што се наоѓаат во фаза на растење може да се разликуваат и според нивниот надворешен изглед. Познатиот англиски бршлен (*Hedera helix*), во својата млада фаза има три до пет листови и влакнесто лијанесто (плагиотропичен раст) стебло. Гранките што се формираат по надминувањето на фазата на вегетативна промена растат повеќе во нагорен правец (ортотропичен раст) и немаат влакна. Кај нив лисјата се спротивно поставени и се безаголно овални. Во сите овие случаи, возрасното растение е фактички химера, организам составен од клетки од различни зиготи (види Поглавје 9 за повеќе информации околу ваквите организми), со тоа што возрасниот дел од растението се наоѓа над младиот дел, а младиот дел се сретнува во основата и кај најстариот дел од растението. Во табела 7-4 се претставени споредби во однос на морфолошките разлики на младите и возрасните растенија кај различни видови. Способноста за формирање корења и вкоренување на младите ластари е една од карактеристиките, која има значително економско значење. Луѓето што се занимаваат со расадничко производство би сакале да го одржат времетраењето на оваа млада фаза кај садниците сè додека е возможно, а сè со цел ластарите што се земени од нив да можат да развијат правилни корења и зголемување на процентот на вкоренети нови садници.

Табела 7-4

СПОРЕДБА НА МОРФОЛОШКИТЕ КАРАКТЕРИСТИКИ ПОВРЗАНИ СО ВЕГЕТАТИВНИТЕ И ВОЗРАСНИТЕ ФАЗИ КАЈ РАЗЛИЧНИ ВИДОВИ

Карактеристика	Видови	Вегетативна форма	Возрасна/зрела форма
Начин на растење	<i>Hedera helix</i> <i>Ficus punula</i> <i>Euonymus radicans</i>	Плагиотропичен Плагиотропичен Плагиотропичен	Ортотропичен Ортотропичен Ортотропичен
Облик на лист	<i>Cupressus</i> spp. <i>Acacia</i> spp. <i>Eucalyptus</i> spp. <i>Pinus</i> spp. <i>Hedera helix</i>	Ацикуларен Перест Кружен, сесилен рамен, зеленкасто син Дланкест	Скалест Филоиден Копјести со лисни дршки Скалест и листовиден Овален, целосен
Распореденост на листовите на стеблото	<i>Eucalyptus</i> spp. <i>Hedera Helix</i>	Спротивно поставени Наизменично поставени	Наизменично поставени Спирално поставени
Присуство на антоцијанин во листовите	<i>Malus pumila</i> <i>Carya illinoensis</i> <i>Acer rubrum</i> <i>Hedera helix</i>	Присутен Присутен Присутен Присутен	Отсутен Отсутен Отсутен Отсутен
Присуство на трња	<i>Robinia pseudoacacia</i> <i>Citrus</i> spp.	Трња Трња	Нема трња Нема трња
Опаѓање на листовите кај листопадните дрво во есента	<i>Fagus sylvatica</i> <i>Quercus</i> spp. <i>Robinia pseudoacacia</i> <i>Carpinus</i> spp.	Ги сочувува листовите Ги сочувува листовите Ги сочувува листовите Ги сочувува листовите	Опаѓаат Опаѓаат Опаѓаат Опаѓаат
Способност за развој на корења кај резници	<i>Hedera helix</i> <i>Quercus</i> spp. <i>Fagus sylvatica</i> <i>Pinus</i> spp. <i>Pyrus malus</i>	Ги сочувува листовите Ќе се вкорени Ќе се вкорени Ќе се вкорени Ќе се вкорени	Нема да се вкорени Нема да се вкорени Нема да се вкорени Нема да се вкорени Нема да се вкорени



РЕПРОДУКТИВЕН РАСТ И РАЗВОЈ

Формирањето плодови и семиња вклучува неколку фази:

1. Поттикнување на развојот и формирање цветови
2. Диференцијација и развој на цветовите
3. Опрашување
4. Оплодување
5. Формирање плодови и семиња
6. Раст и зреење на плодовите и семињата
7. Стареење на плодовите

Поттикнување на развојот и формирање цветови

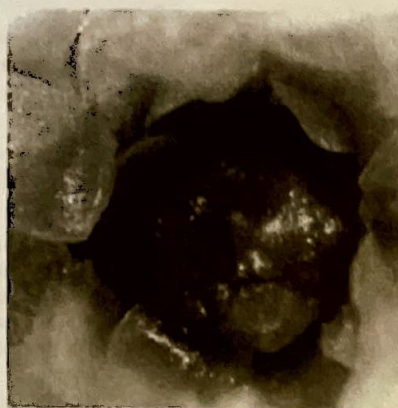
Кај едно зрело и возрасно растение може да се случи одредена промена во апикалниот меристем, која предизвикува тој да не биде вегетативен (кој создава гранки и листови), туку да се промени и да стане репродуктивен (да формира цветови) (слика 7-17). Одредени едногодишни растенија достигнуваат зрелост и може да формираат цветови и да цветаат само неколку дена или недели по никнувањето на семето, а кај некои шумски и овошни дрвја потребно е да поминат неколку години пред тие да процветаат. Кога ќе достигнат зрела возраст, растенијата може да се поттикнуат да формираат цветови, со тоа што ќе се предизвика да бидат чувствителни на условите од нивната животна средина. Се поставува прашањето што е тоа што доведува до формирање цветови? Поголемиот дел од земјоделските растенија сами формираат цветови, без да им биде потребен дополнителен поттик, т.е. тие формираат цветови во моментот кога ќе достигнат одредена морфолошка зрелост, која многу често е определена од количеството топлина што растението ја апсорбирало (акумулирана топлина). Повеќето овошни дрвја, грмушки, дрвенести растенија, повеќегодишни растенија наменети за одгледување во градини и зеленчуци (грабови, грашоци, домати, пиперки, краставици) се растенија кои сами формираат цветови. Сумата на активни температури е начин за мерење на количеството акумулирана топлина. За повеќето растенија, овој износ е познат во однос на формирањето цветови или зреењето на семето и може да се искористи за предвидување или за контролирање на точното време на цветање или собирање на плодовите. Растението *Lilium*

longiflorum и благата пченка се две растенија каде што сумата на активни температури има големо значење за одредување време за садење и прибирање на плодовите. Фенологијата претставува наука што се занимава со проучување на реакциите на животниот циклус кон годишните и сезонските промени на температурата и другите климатски фактори. Кај други растенија, цветањето е контролирано од должината на денот (фотопериодичен ефект) и/или ниските температури (вернализација).

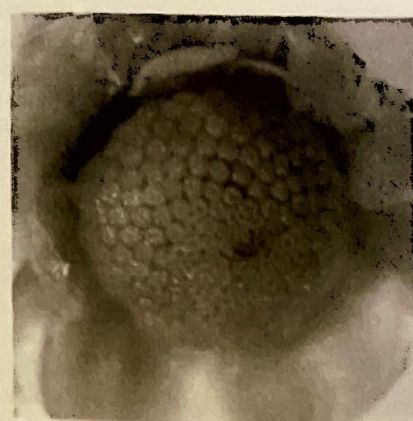
Фотопериодизам (должина на денот) Во претходните делови од ова поглавје беа разгледани општите карактеристики на процесите контролирани од фотопериодизмот. Во овој дел ќе се осврнеме подетално на фотопериодичната контрола на цветањето. Влијанието на должината на денот врз цветањето на неколку растителни видови, за првпат детално е проучено во Белтсвил, Мериленд, од страна на Министерството за земјоделство на САД, а добиените резултати се публикувани од страна на В. В. Гарнер и Х. А. Ардел во 1920 година. Тие одгледувале растенија во саксини, кои можеле да бидат преместени во темни простории кон крајот на денот и кои можеле повторно да бидат вратени на сонце наредното утро. Откриле дека сортата тутун мериленд мамут и одредени сорти соја имаат потреба од пократки денови за да почнат да формираат цветови. За комплетирање на диференцијацијата (промена од вегетативни во репродуктивни точки на раст или терминали на изданоци) бил потребен одреден период од последователно кратки денови. Ваквите растенија, како јагодата, божикната звезда и сојата, биле именувани како растенија на краток ден. Подоцнежните испитувања извршени од голем број други научни работници открија дека кај некои видови, како спанакот, шеќерната репа, зимскиот јачмен и каранфилиите, е потребен одреден период на долги денови за да тие можат да расцветаат. Ваквите растенија беа класифицирани како растенија на долг ден. Беше откриено и дека постои и трета група растенија, како што е домотот, пченката, овошните дрвја и краставицата, кај кои должината на денот нема никакво влијание и тие беа именувани како растенија, кои се неутрални во однос на должината на денот. Овој претходно наведен феномен, во кој должината на денот контролира одредени процеси кај растенијата, беше именуван како фотопериодизам. Подоцнежните истражувања утврдија дека овој феномен е многу покомплициран отколку што се сметаше дека е, како и дека голем број растенија



А



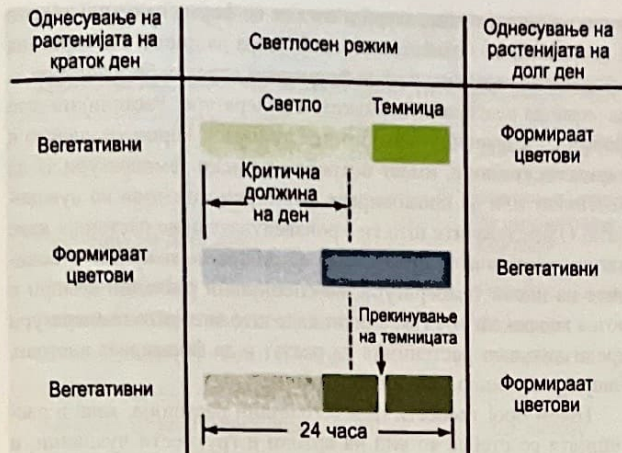
Б



В

Слика 7-17

Промена на апикалниот меристем кај хризантемата од (А) вегетативен (забележеше ја мазната, заоблена површина на меристемот), до (Б) почело да се развива на цевката; до (В) целосно развиена цевка на фам. *Asteraceae*, па така имаат повеќе цевки на цевката глава или кайшопумот. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.



Слика 7-18

Влијание на прекинувањето на темниот период со примена на силна светлина врз формирањето цветови кај растенијата на краток и растенијата на долг ден. Извор на информации: А. В. Галстон и П. Џ. Дејвис, Контролни механизми на растителен развој, прво издание 1970. Повторно отпечатено со дозвола од Пеарсон Едукејшн, инк, Алер Садел Ривер, Њу Џерси.

не спаѓаат целосно во овие три категории поради заемниот однос меѓу должината на денот и висината на температурите.

На слика 7-18 е прикажано како ненадејната и краткотрајна изложеност на силна светлина (ноќен одмор), која има одреден доволен интензитет или доволно времетраење, го инхибира формирањето цветови и цветањето кај растенијата на краток ден (растенија на долга ноќ), но може да ги поттикне ваквите процеси кај растенијата на долг ден. Оваа информација најмногу е искористена од комерцијалните одгледувачи на хризантеми, кои ги одгледуваат плански овие растенија на краток ден секоја година. Кога сакаат младите растенија да ја достигнат возраста што е адекватна за формирање цветови, тие на полноќ, секоја ноќ, во период од еден до четири часа, во зависност од годишното време и од географската широчина, користат електрични лампи со варено влакно или флуоресцентни лампи, кои ги поставуваат над растенијата. Овој т.н. ноќен одмор го инхибира формирањето светови, сè додека растението не ја достигне посакуваната висина. Спротивно на тоа, кога времетраењето на природната дневна светлина во текот на летото е премногу долго за да може хризантемите да формираат цветови, одгледувачите ги покриваат растенијата, кои ја достигнале посакуваната големина, со црна ткаенина или со пластична обвивка секоја вечер околу 18 часот и повторно ги откриваат растенијата следното утро околу 8 часот. Ваквата постапка го намалува количеството дневна светлина што ја примаат растенијата (го зголемува периодот на темница) доволно долго за да се поттикне целосен развој на цветови. Наведените манипулации им помагаат на одгледувачите да имаат расцветани хризантеми секој ден во годината (слика 7-19). Растението божикна звезда формира цветови на ист начин и може да се произведуваат во текот на целата година. Сепак, поради поврзаноста на името на ова растение со празникот Божик, поголемиот дел од луѓето би го купувале единствено во периодот околу наведениот празник.

Дополнителните проучувања покажаа дека постои дневна флукуација во однос на чувствителноста на светлина, и тоа таква што, во зависност од периодот од денот, светлината го спречува или го поттикнува формирањето цветови. Овој циклус на чувст-



Слика 7-19

Три хризантеми одгледани во шекош на лејшо и се йошшикнаш да формираат униформни цветови со нивно покривање со темно плашно секоја вечер во период од 18 часот до 8 часот. Во услови на нормална должина на денот, овие растенија нема да процветаат сè до доцна есен. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.

вителност на светлина е само еден од многуте циркадијални (биолошки) ритми што ги манифестираат растенијата и животните. Циркадијалните ритми претставуваат биолошки ритми, кои комплетираат еден циклус за период од приближно 24 часа. Тие се поттикнати, или одредени, од промената на светлината и од темнината (денот и ноќта), како што се случува во утринските часови. (Одредени биолошки ритми се поттикнати од промените на температурата во текот на денот и ноќта). Биолошките ритми во однос на чувствителноста на светлина кај растенијата на краток и растенијата на долг ден се квалитативно идентични, а се разликуваат во однос на периодот од денот кога поттикнувачките и инхибиторните фази се максимално изразени.

Сигнал што го поттикнува формирањето цветови

Исто како кај другите процеси регулирани од должината на денот, пигментниот систем што е одговорен за „чувствувањето“ на светлината е фитохромот. Фитохромниот систем е лоциран во листот, а, сепак, апикалниот меристем е ткивото што мора да претрпи промена за да може, наместо листови, да почне да создава цветни органи. Поради тоа, позитивните и негативните сигнали се транспортирани преку флоемот од листовите, кои се изложени на сончевата светлина кон апикалниот меристем, при што времето на почнување на пренесувањето сигнали е одредено од типот на реакција и количеството време што поминало од почетокот на денот. Поголемиот дел од вниманието е посветено на позитивниот сигнал, кој поттикнува фотопериодично формирање цветови. Овој сигнал понекогаш е именуван и како флориген или флорален стимул. Неговото постоење е откриено со делумно отстранување на листовите, кога растенијата биле поставени во услови на поттикнат контролиран фотопериодизам заради формирање цветови, а кон потоа не формирале цветови. Растенијата од родот *Xanthium*, кои се растенија на краток ден



Табела 7-5

ДЕЛУМНА ЛИСТА НА РАСТЕНИЈА НА КРАТОК ДЕН, РАСТЕНИЈА НА ДОЛГ ДЕН И НЕУТРАЛНИ РАСТЕНИЈА

Растенија на долг ден	Должина на периодот на дневна светлина неопходен за формирање цветови	Растенија на краток ден	Должина на периодот на дневна светлина неопходен за формирање цветови
Сириски хибискус (<i>Hibiscus syriacus</i>)	Повеќе од 12 часа	Бриофилум (<i>Bryophyllum pinnatum</i>)	Помалку од 12 часа
Гипсофила (<i>Gypsophila paniculata</i>)	16 часови	Хризантема (<i>Chrysanthemum morifolium</i>)	15 часови
Јачмен, зимски (<i>Hordeum vulgare</i>)	12 часови	(<i>Xanthium strumarium</i>)	15.6 часови
Агротис (<i>Agrostis palustris</i>)	16 часови	Космос (<i>Cosmos sulfureus</i>)	14 часови
Канарска трева (<i>Phalaris arundinacea</i>)	12.5 часови	Памук, Мексикански (<i>Gossypium hirsutum</i>)	14 часови
<i>Chrysanthemum frutescens</i>	12 часови	(<i>Kalanchoe blossfeldiana</i>)	12 часови
<i>Chrysanthemum maximum</i>	12 часови	Орхидеја (<i>Cattleya trianae</i>)	9 часови
Црвена детелина (<i>Trifolium pratense</i>)	12 часови	(<i>Perilla crispata</i>)	14 часови
Рудбекија (<i>Rudbeckia bicolor</i>)	10 часови	Божикна ѕвезда (<i>Euphorbia pulcherrima</i>)	12.5 часови
Копар (<i>Anethum graveolens</i>)	11 часови	Ориз, зимски (<i>Oryza sativa</i>)	12 часови
<i>Fuchsia hybrida</i>	12 часови	Соја (<i>Glycine max</i>)	12 часови
Буника (<i>Hyoscyamus niger</i>)	10 часови	Јагода (<i>Fragaria x Ananassa</i>)	10 часови
Овес (Авена сатива) (<i>Dactylis glomerata</i>)	9 часови	Тутун, сорта Мериленд Мамут (<i>Nicotiana tabacum</i>)	14 часови
Рајграс, рано повеќегодишно (<i>Lolium perenne</i>)	9 часови	Темјанушка (<i>Viola papilionacea</i>)	11 часови
Италијански рајграс (<i>Lolium italicum</i>)	11 часови		
Рајграс, доцно повеќегодишно (<i>Lolium perenne</i>)	13 часови		
(<i>Sedum spectabile</i>)	13 часови		
Спанак (<i>Spinacia oleracea</i>)	13 часови		
Мачкина опашка, сено (<i>Phleum pratensis</i>)	12 часови		
Мачкина опашка, на пасиште (<i>Phleum nodosum</i>)	14.5 часови		
Зимска пченица (<i>Triticum aestivum</i>)	12 часови		
Агропирон (<i>Agropyron smithii</i>)	10 часови		
Неутрални растенија			
(<i>Impatiens balsamina</i>)			
(<i>Poa annua</i>)			
Хелда (<i>Fagopyrum tataricum</i>)			
Јасмин (<i>Gardenia jasminoides</i>)			
Пченка (<i>Zea mays</i>)			
Краставица (<i>Cucumis sativus</i>)			
(<i>Ilex aquifolium</i>)			
<i>Euphorbia</i> (<i>Euphorbia peplus</i>)			
Овошни и коскести дрвенести видови			
Топчест амарант (<i>Gomphrena globosa</i>)			
Грозје (<i>Vitis</i> spp.)			
(<i>Lunaria annua</i>)			
Грав кој има бубрежест облик (<i>Phaseolus vulgaris</i>)			
Грашок (<i>Pisum sativum</i>)			
Скрофулариа (<i>Scrophularia peregrina</i>)			
(<i>Senecio vulgaris</i>)			
Јагода, (<i>Fragaria x Ananassa</i>)			
Домат (<i>Lycopersicon lycopersicum</i>)			
Вибурнум (<i>Viburnum</i> spp.)			



Бројот на денови од почнувањето на формирањето цветови, до нивното отворање, зависи од видот и од сортата. Генерално, времето се зголемува ако температурите се ниски и се намалува ако температурите се високи (ниски и високи се однесуваат на температурните потреби на растението). Екстремните температурни промени може да предизвикаат отфрлање или деформирање на цветовите.

Опашување

Во производството на повеќето цветни култури и цветни грмушки, на пример каранфили, петунии, хризантеми, рози и камелии, посакуваниот производ е цветот. Интересот за плодовите и семињата е многу мал, освен кај одгледувачите на растенија што работат со вакви видови. Во реалноста, произведувачите на цвеќе честопати користат техники за спречување на опашувањето со цел да го забават стареењето на цветовите. Кога станува збор за земјоделските култури што се одгледуваат за производство на храна, во кои спаѓаат житарките, овошјата и голем број видови зеленчуци, структурите што се појавуваат по цветањето се производите што се посакуваат. Кај ваквите култури се собираат плодовите, зрната и семињата.

Самниот процес на формирање плодови, зрна и семиња почнува со **опашувањето**, т.е. со паѓањето на поленот од прашницата на жигот или устенцето на плодникот кај скриеносеменниците. Прашницата и устенцето може да бидат присутни кај еден ист цвет (самоопашување), кај различни цветови на едно исто растение (самоопашување), кај различни цветови на различни растенија од еден ист клон (самоопашување) или кај различни цветови на растенија од различни сорти (вкрстено опашување).

Поленовите зрна имаат различен облик и големина, и иако се есенцијални за половото размножување кај растенијата, тие може да дејствуваат како алергени кај луѓето и да предизвикаат одредени здравствени проблеми (Види слика 7-21).

На слика 7-22 се претставени различните делови на еден прост цвет, кој за да може да формира плод, зависи од процесот на опашување.

Доколку едно растение е способно за **самооплодување**, тоа создава плодови и семиња со помош на својот полен, без притоа да постои трансфер на полен од друго растение. Други растенија се **странооплодни**, не можат да создадат плод и семе со сопствениот полен и имаат потреба од полен од друго растение, најчесто од различен клон. Ова честопати се должи на некомпатибилноста, при која поленовите зрна на едно растение не можат да растат преку столпчето на толчникот во неговата ембрионална кеса (слики 7-22 и 7-23). Понекогаш и вкрстеното опашување меѓу две карактеристични сорти не е ефикасно, како последица на **некомпатибилноста**, за која се верува дека се должи на влијанието на одредени фактори што го инхибираат 'ртењето или елонгацијата на поленовата цевка.

Трансферот на полен од прашниците на жигот на плодникот првенствено се одвива со помош на:

1. Инсекти (види слика 7-24). Опашувањето со помош на инсекти е честа и вообичаена појава меѓу сортите што имаат бели или живописно обоени цветни делови и атрактивен нектар. Повеќето овошни земјоделски култури, голем број зеленчуци и легуминозните култури се опашуваат со помош на инсектите.



Слика 7-21

Слика на поленови зрна во машката шишарка на црвениот бор (*Pinus resinosa*) направена со помош на електронска микроскопија. Извор на информации: Министерство за земјоделство на САД.

Правилното опашување е толку значајно за одредени земјоделски култури, што производителите преземаат одредени мерки насочени кон помагање на пчелите во текот на нивното пренесување на поленот. Како примери за вакви мерки може да се посочат поставувањето на кошниците со пчели во или близу полињата со култури што треба да се опашат или оставање на полен во посебни садови пред влезот на кошницата, така што пчелите при своето влегување или излегување се прекриени со полен.

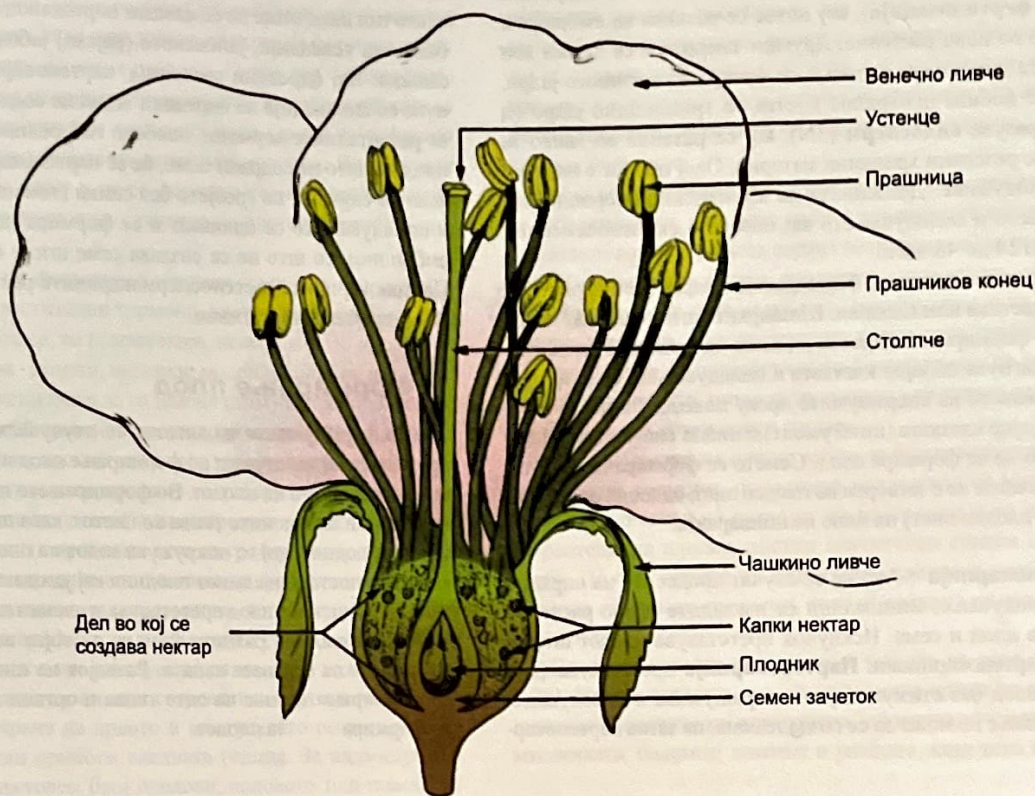
2. Ветер. Опашувањето со помош на ветерот се забележува кај растенијата што имаат невпечатливи цветови, т.е. тревите, житните култури и шумските дрвенести видови, како и кај некои овошни и јаткасти култури, како маслиновото дрво, оревот, фстаците и пеканот.

Како други начини на опашување може да се наведат опашувањата со помош на вода, обични и голи полжави, птици и лилјаци.

На слика 7-23 е прикажан надолжен пресек на толчник во опашувањето. Може да се забележи присуство на издолжена поленова цевка. Поленовото зрно што про'ртело на лепливата површина на устенцето успеало да помине преку столпчето и да ги пренесе машките гамети во ембрионалната кеса на плодникот.

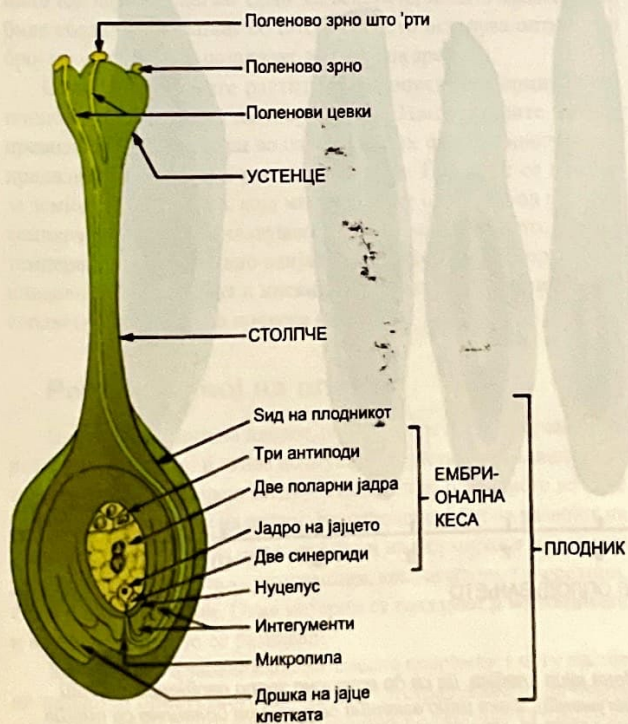
Оплодување

Кај скриеносеменниците, поленовата цевка расте преку микропиларното отворче на плодникот и навлегува во ембрионалната кеса, каде што нејзиниот врв се распакува и се излеваат две спермални јадра (1N секое). Еден спермниум се движи кон јајце



Слика 7-22

Надолжен пресек на цвеш кај цреша на кој се претставени структурите што се вклучени во преносот на поленот од прашниците (антиериите) до устенцето (опрашување). Извор на информации: Министерство за земјоделство на САД.



Слика 7-23

Надолжен пресек преку плодниот лист на цвешот до опрашувањето и пред оплодувањето.



Слика 7-24

Пчелиите што го собираат нектарот од цвештаа предизвикуваат и опрашување, со што што го пренесуваат поленот од прашниците до устенцето. Тие се многу важни организми, кои поради нивното опрашување, се високо ценети во одгледувањето на голем број култури. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.



клетката (1N), ја оплодува и се добива диплоидна клетка наречена зигот (2N, **фертилизација**), кој потоа се развива во ембрион и евентуално во ново растение. Другиот спермиум се движи кон централната диплоидна клетка и се фузира со нејзиното јадро, при што се добива централна клетка со триплоидно јадро од која се образува **ендосперм** (3N), кој се развива во ткиво за складирање резервни хранливи материи. Овој процес е наречен двојно оплодување. Должината на временскиот период меѓу опрашувањето и оплодувањето кај повеќето скренокосеменици изнесува од 24 до 48 часа.

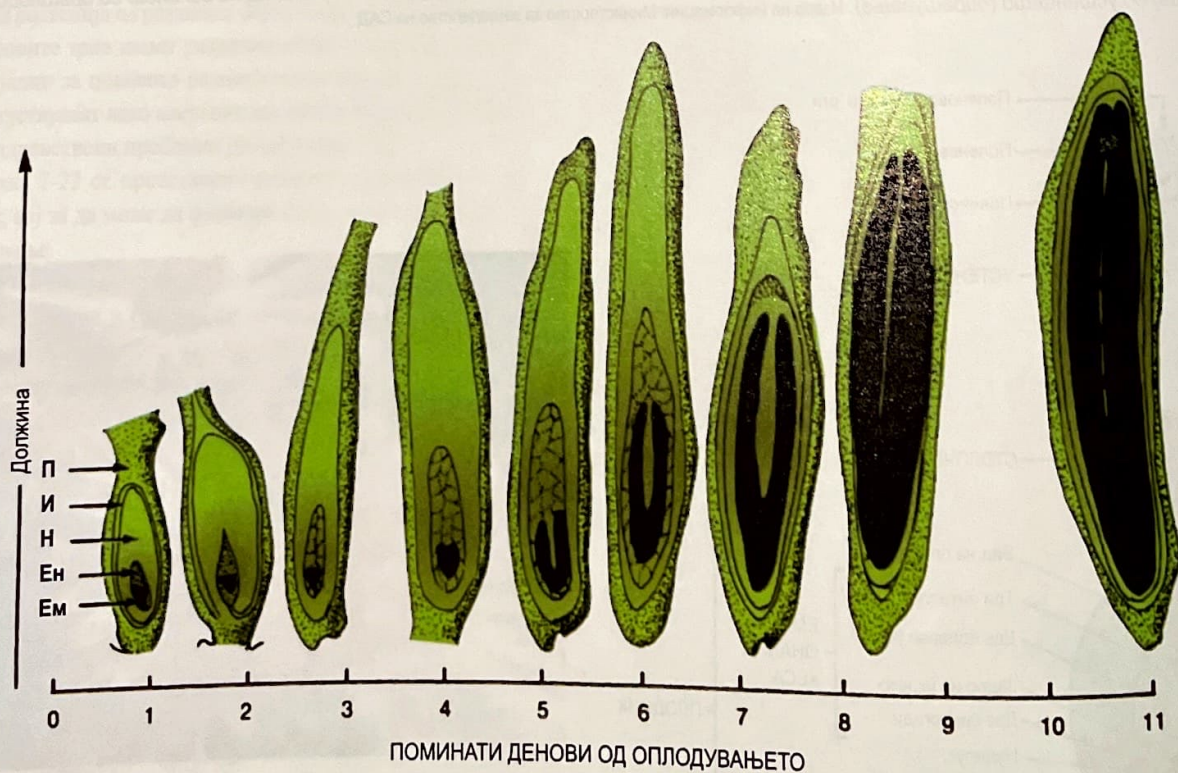
Кај голосемениците што формираат шишарки (четинари) не се создаваат цветови или плодови. Шишарките што создаваат полен (машки) се формираат на дрвото одделно од женските шишарки. Поленот стигнува до јајце клетката и оплодувањето се извршува по поминувањето на спермиумите преку поленовата цевка и обвивката на јајце клетката (интегумент) и нивно спојување со јајце клетката, но не се формира плод. Семето се формира „голо“ (т.е. семениот зачеток не е затворен во плоден лист, односно се развива на отворен плоден лист) на ниво на шишарката.

Партенокарпија Ако не се случат процесите на опрашување и оплодување, минимални се изгледите некое растение да формира плод и семе. Исклучок претставува плодот што се формира партенокарписки. **Партенокарпија** претставува формирањето плод без стимулација на опрашување и оплодување. Без оплодување не може да се создаде семе, па затоа партенокар-

пните плодови се бесемени. Како примери, покрај другите, за ваков тип плод може да се наведат портокалот, вашингтон нејвел, бананата кевендиш, јапонското (рајско) јаболко и многу сорти смокви. Кај одредени растенија, партенокарпијата се поттикнува со апликација на одредени хемиски соединенија, како што се растителните хормони, особено гиберелини и ауксини. Сите плодови што не содржат семе, не се партенокарпни. Понекогаш, како во случајот на грозјето без семки (томсон), опрашувањето и оплодувањето се одвиваат и се формира плод, но се отфрла ембрионот, со што не се создава семе што е способно да 'рти. Партенокарпните и стеноспермокарпните растенија мора да се размножуваат вегетативно.

Формирање плод

По формирањето на зиготот се случуваат повеќе значајни промени, кои доведуваат до формирање плод и (обично) семиња во внатрешноста на плодот. Во формирањето на плодот често се вклучени и помошните ткива во цветот, како што е зголемиот меснат плодник, кој го опкружува сидот на плодникот кај јагодата. Ботанички гледано, вистинскиот плод претставува зголемен плодник. На слика 7-25 се прикажани разните фази во развојот на различни ткива кај плодот на зелената салата. Развојот на плодот претставува координирано зреење на сите ткива и органи што се вклучени во формирањето на плодот.



Слика 7-25

Развојен модел на ткива кај плодот на салатата од фаза на оплодена јајце клетка, па сè до возрастно зрело растение. Сидот на плодникот (перикарп) е цврсто поврзан со семената обвивка (интегумент), така што ваквата структура правилно се смеша за плод, а не за семе. П = перикарп; И = интегумент; Н = нуцелус; Ен = ендосперм; Ем = ембрион. Извор на информации: Адаптирано од Х. Т. Хартман и Д. Е. Кестер, Размножување кај растенијата, 4-то издание (Инглвуд Клифс, Њу Џерси: Прентис Хол, 1983. Од книгата на Х. А. Џонс „Проучување на опрашувањето и животниот циклус на зелената салата (Lactuca sativa)“ Хилгардија 2 (1927); 425-479)

Кај голем број растенија, само мал дел од цветовите се развиваат во плодови. Ова е особено забележливо кај овошните земјоделски култури, каде што дрвото не може да формира толку зрели плодови колку што има цветови. Голем дел од цветовите паѓаат без да биде извршено оплодување на јајце клетката, а голем број од цветовите со оплодена јајце клетка го отфрлаат семениот зачеток во фазата на зигот или подоцна. Во случаите кога не се развива зигот и не се формира семе, незрелиот плод обично паѓа, со исклучок на случаите на партенокарпија и стеноспермокарпија.

Во процесот на формирање и развој на плодовите се вклучени и одредени растителни хормони, вистинските физиолошки механизми сè уште се, во голема мера, непознати. Во плодовите на некои растенија - домати, пиперки, модри патлици и смокви, аплицираниот ауксин може да го замени стимулот за опрашување и/или оплодување. Формирањето плодови може да се предизвика и кај виновата лоза, коскестите овошја, на пример кај кајсијата и јаболките и крушите со прскање со гиберелин. Кај виновата лоза, формирањето плодови е стимулирано и од цитокинините.

Еден од главните проблеми што се сретнуваат во производството на плодови е оптималното ниво на формирани плодови. Ако се формирани многу малку плодови, тогаш производството е минимално и непрофитабилно. Од друга страна, преголемиот број формирани плодови доведува до развој на непожелно мали, слабо квалитетни плодови, кои созреваат подоцна и ги исцрпуваат резервите храна на дрвото и многу често резултираат со мали или никакви приноси следната година. За надминување на појавата на преголем број плодови, половина или повеќе од плодовите се отстрануваат во раната фаза на нивниот развој, со рачно отстранување, тресење на стеблото со помош на машини или со прскање со хемиски материи. Интересно е да се напомене дека плодовите на одредени видови (на пример портокалот во Вашингтон нејасно се одвојуваат сами. Повеќето од малите плодови што биле создадени, одоѓаат со што на дрвото останува оптимален број плодови кои се развиваат до целосна зрелост.

Слично на другите растителни процеси на формирањето плодови силно влијае температурата. Температурите што се превиоки или прениски во овој критичен период, многу често предизвикуваат пропаѓање на реколтата. Праските се пример за земјоделска култура, која многу често е оштетена од ниските температури што се појавуваат во текот на цветањето. Покрај температурата, негативно влијание врз процесот на формирање плодови може да имаат и нискиот интензитет на светлина и несоодветниот степен на почвена влага.

Раст и развој на плодот

По формирањето на плодот, вистинскиот плод и, понекогаш, различните поврзани ткива почнуваат да растат. Хранливите материи се транспортираат од другите места во растението во овие ткива, кои се во фаза на развој. Во одредени фази на развојот на плодот, слично како во одредени фази на формирање на плодот, учествуваат и хормонски супстанции, како ауксини, гиберелини, етилен и цитокинини. Овие материи се создаваат и во семињата и во плодовите што се развиваат.

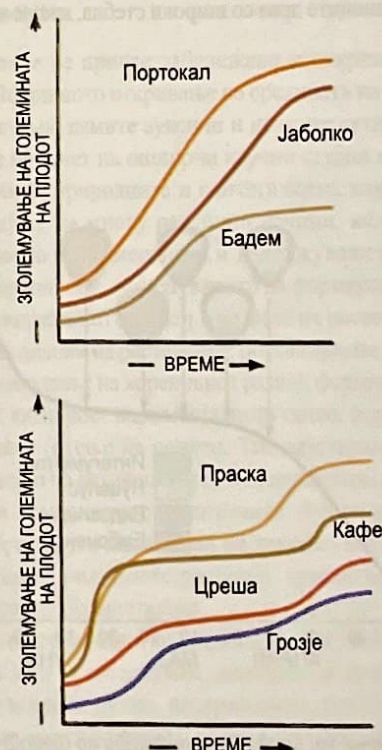
Кај јагодите е забележана интересна поврзаност меѓу растот на плодот и присуството на ауксин. Отстранувањето на некои ахени (плодови кои обично погрешно се сметаат за семе) од површината на јагодата (ботанички плодник) во раната фаза на развојот предизвикува јагодата да биде нерамномерно развиена,

т.е. едната страна е поразвиена од другата. Ова се должи на неможноста јагодата да се развие под делот каде што се отстранети ахените. Стимулаторниот ефект на одреден мобилен материјал, кој се создава во ахените, се губи. Се претпоставува дека овој материјал е ауксинот затоа што по апликацијата на ауксин паста на површината, каде што се отстранети ахените, јагодата се развива нормално.

Докази за учеството на гиберелините во растењето на плодот се забележани кај виновата лоза. Апликацијата на гиберелин на плодовите на бессиената сорта грозје томсон, во време на рана фаза на развојот на зрната, предизвика значително зголемување на конечната големина на плодот. Зголемувањето на големината е толку изразено, што во денешно време сите трпезни грозја од оваа сорта што се одгледуваат во Калифорнија се третираат со гиберелин. Ова влијание врз големината на зрната се забележува и кај одредени други сорти грозје.

Иако во растот на плодот може да бидат вклучени различни растителни хормони, основните механизми сè уште се слабо познати. Во текот на развојот на цветовите и во раните фази на растење на плодот, постои значителен степен на клеточна делба. По овој период на интензивна клеточна делба, повеќето плодови стануваат поголеми, како последица на зголемувањето на клетките.

Плодовите имаат два основни модела на раст (види слика 7-26). Едниот модел е проста сигмоидна крива на растење, типична за плодовите кај портокалот, јаболката, крушата, ананасот, маслинката, бадемот, домотот и јагодата, каде што периодот на



Слика 7-26

Криви на растење на репрезентативни видови овошја, кои манифестираат два карактеристични типови. Горно: Сигмоидна крива на растење. Долу: Двојна сигмоидна крива на растење. Извор на информации: Д. Е. Кестер и Х. Т. Хадсон, Размножување кај растенијата: Принципи и практики, 4-то издание 1983. Адаптирано со одобрение од Пиерсон Едукејшн, Инк, Алер Сајд Ривер, Њу Џерси.

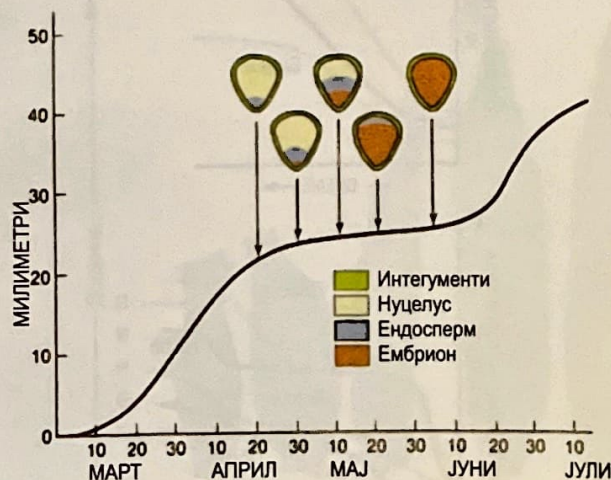


бавен почеток на растењето е проследен со период на брзо зголемување на големината и намалување на стапката на растење во близина на фазата на целосна зрелост. Вториот модел е двојна сигмоидна крива на растење, кај која се повторува одделната сигмоидна крива на растење. Коскестите плодови, како праската, кајсијата, сливата и црешата, заедно со виновата лоза и смоквата манифестираат двоен сигмоиден модел на растење. Кај одредени коскести плодови (праска, слива, нектарина), кои имаат цврст ендокарп или коска, ендокарпот се зацврстува во текот на втората фаза од развојот на плодот. Освен тоа, во зацврснатиот ендокарп се одвиваат одредени промени во развојот на семето (слика 7-27).

Некои плодови во текот на созревањето манифестираат знаци за интензивна респирација и ослободуваат високи нивоа на етилен. Ваквите плодови се наречени климактерични. Како примери за климактерични плодови може да се наведат јаболката, кајсиите, бананите и доматиите. Зреењето на голем број вакви плодови може да се забрза со нивно третирање со етилен, пред или по нивното берење. Ако овие плодови се складираат и се чуваат заедно со плодови или со растенија што се чувствителни на етилен, самиот етилен кој тие го создаваат и може да ги оштети чувствителните растенија и плодови.

Зреење и стареење

Должината на животниот век кај различни видови растенија е различен и може да изнесува од неколку месеци, па сè до илјадници години. Некои од зимзелените четинари се едни од најстарите организми што живеат на планетата. За одредени дрвја од типот секвоја (*Sequoia sempervirens*) се знае дека се постари од 3.000 години. Маслиновите дрва со широки стебла, кои се забележуваат



Слика 7-27

Крива на растањето кај плодот на кајсијата во шекош на вегетационата сезона. За време на втората вегетациона сезона, ендокарпот се зацврстува, а семејто што е присутно во него се развива независно од хранливото ткиво (нуцелус и ендосперм) и на крајот целосно се состои од ембрион. Извор на информации: Адаптирано од Џ. Ц. Крејн и П. Пунсри „Компаративен раст на ендоспермот и ембрионот кај непрсканите и прсканите со 2,4,5-трихлорофеноксиетна киселина сорти на кајсија Ројал и Тилтон“, Записници на американското здружение на хортикултурни научници 68 (1956) 96-104.

во источниот дел на Медитеранот, се верува дека се постари од 2.000 години (слика 7-28).

Старењето се смета за крајна, иреверзибилна промена кај живите организми, која има негативен ефект врз нив и која доведува до разложување на ткивата и на клетките и до смрт. Претставува впечатлив период на физичко опаѓање, особено забележливо кон крајот на животниот циклус на едногодишните растенија (старење на популацијата) или на одделни растенија (старење на целото растение), но овој процес може да се случи и во листовите, семињата, цветовите и во плодовите (старење на органи). Старењето се манифестира кај растенијата на различен начин. Кај едногодишните растенија, на крајот на вегетационата сезона умира целото растение по формирањето на плодовите и семињата, што најверојатно е и причина за ова. Кај тревестите повеќегодишни растенија умира надземниот дел на крајот на вегетационата сезона, ова може да се случи и како последица на мразовите, но овој дел повторно израснува следната пролет, а корењата на ваквите растенија може да живеат долги временски периоди. Кај листопадните дрвенести повеќегодишни растенија, секоја година лисјата стареат, умираат и опаѓаат, но стеблените и кореновите системи остануваат живи, честопати многу години. Вегетативно размножените клонови може да го продолжат „животот“ на растението за период, кој теоретски може да биде бесконечен. Пример за ова е јаболкото од сортата зимски пирмин, кое се одгледува во Англија, а се одгледувало во Англија и во 1200-та година. Сортата грозје црн коринт е клон, кој во Грција се одгледувал со илјадници години. Современите растенија, кои се претставници на овие клонови, реално претставуваат гранки од основното растение.

Старењето, обично, се смета дека е последица на својствени физиолошки промени кај растението, но може да биде предизвикано и од активноста на одредени патогени организми или од стрес од животната средина. На пример, со зголемувањето на возраста на индивидуалните дрвја, тие стануваат поподложни на напади од страна на габи, бактерии и вируси, кои може да резултираат со нивно умирање. Повеќегодишните дрвја, кои беа



Слика 7-28

Старо маслиново дрво (Олеа еуропа) што расте во Маслиновата џупанина во Ерусалим. За овие видови е познато дека дрејата живеат неколку илјади години. За да може да создаде маслинки, ова дрво, секоја година мора да ѝ помине одреден период со ниски зимски температури.



споменати претходно во текстот, се карактеризираат со многу отпорна срцевина, која содржи високи нивоа на смоли и фенолни соединенија, кои се издржливи на процесот на распаѓање.

Старењето кај растенијата е предмет на опширни и темелни проучувања, а ова особено се однесува на стареењето на листовите и нивното опаѓање. Во текот на стареењето на лисјата се намалуваат нивоата, понекогаш драстично, на ДНК, РНК, протеини, хлорофил, фотосинтеза, скроб, ауксини и гиберелини. Треба да се напомене и дека стареењето секогаш не е процес на целосна деградација. Одредени митохондријални РНК и протеини се создаваат единствено во ткивата што стареат.

По цветањето на голем број едногодишни растенија, како што се житарките, се намалува нивото на фотосинтеза, што многу бргу доведува до нивно стареење и умирање. Стареењето на растенијата е забрзано и од трансферот на складираните хранливи материи во репродуктивните делови, цветови, плодови и семиња, во текот на нивниот развој и зреење, а сето тоа на сметка на кореновите и стеблените системи. Познавањето на оваа информација овозможува стареењето да може да се одложи, со тоа што ќе се отстранат цветовите пред да почне формирањето на семињата. Опрашувањето и оплодувањето може да предизвика стареење на цветовите и престанување на процесот на формирање цветови кај некои видови. Отстранувањето на цветовите кај растението *Lathyrus odolatus*, непосредно по почнувањето на процесот на нивно венење и пред да се формираат семињата, го пролонгира периодот на цветање. Растителните хормони, покрај своето влијание врз голем број функции кај растенијата, влијаат и врз процесот на стареење. На пример, етиленот има главна улога во созревањето и влошувањето на својствата на плодовите по нивното борење, а овој хормон има големо влијание и врз другите процеси на стареење.

РЕГУЛАТОРИ НА РАСТОТ НА РАСТЕНИЕТО

Како што можевте да видите во претходните делови на ова поглавје, **растителните хормони** неколкупати беа спомнати како фактори или сигнали што се вклучени во растот и развојот на растенијата. Како последица на нивното значење, за растот и развојот на растенијата во овој дел се разгледани природните и синтетичките растителни хормони, како и одредени хемиски регулатори на растот на растението кои влијаат врз хормоните.

Кај растенијата, како и кај животните, голем број модели на растење и однесување и бројни биолошки функции се контролирани од страна на хормоните. Самите хормони се создаваат во многу мали количества, во еден дел од растението и потоа се пренесуваат до други делови на растението каде што може да го променат растот и развојот на тој дел. Во основа, тие претставуваат хемиски пораки што влијаат врз многу аспекти од растителниот развој.

Меѓу термините *распијителен хормон* и *регулатор на растот* на растението мора да се направи разлика. Растителниот хормон претставува природна супстанца (создадена од самото растение), чија основна цел на дејствување е контрола на растителните активности. Хемиски синтетизирани растителни хормони може да поттикнат одредени реакции кај растението слични на реакци-

ите што ги поттикнуваат природните хормони. **Регулаторите на растот на растението**, од друга страна, ги опфаќаат растителните хормони, природни и синтетички, како и другите хемиски соединенија, кои не се природна појава кај растенијата, но кои кога ќе се аплицираат на растенијата, влијаат врз нивниот раст и развој.

Постојат пет традиционално признати групи на природни растителни хормони: **ауксини, гиберелини, цитокинини, етилен и апсцисинска киселина** (слика 7-29). Во поново време се идентификувани и други хормони или хормонски класи, во кои спаѓаат и брасинолидите, салицилната киселина и јасмонатите. Откривањето и последователното проучување на растителните хормони е едно од највозбудливите и најфасцинантни поглавја во историјата на физиологијата на растенијата, делумно затоа што нивното откривање доведе до создавање голем број нови методи за регулирање на растителниот раст и развој. Без разлика на интензивниот број студии поврзани со растителните хормони, механизмот на нивните дејства во растението сè уште не е целосно разјаснет.

Како дополнение на природните хормони се развиени и синтетички регулатори на растот, кои им овозможуваат на производителите да манипулираат со растот и развојот кај растенијата што ги одгледуваат. Синтетичките регулатори на растот се користат за поттикнување на вкоренувањето, намалување на издолжувањето на стеблото, помагање на разгранувањето, регулирање на формирањето цветови и за влијаење врз другите аспекти на растот и развојот.

Ауксини

Ауксините се првите забележани и откриени растителни хормони. По нивното откривање во средината на 30-тите години од минатиот век, самите ауксини и нивните активности кај растенијата се предмет на опширни научни студии во целиот свет.

Ауксините, природните и синтетичките, влијаат врз растот на растенијата на многу различни начини, вклучително и на зголемувањето на димензиите и издолжувањето на клетките, фото и геотропизмот, потиснувањето на формирањето латерални пупки кај надземниот дел, кој е во фаза на растење, отпаѓањето на одредени делови од растението, поттикнување и развој на цветови, поттикнување на кореновиот развој, формирање плодови и нивен раст, активност на камбијалното ткиво, формирање кротли и луковици и 'ртење на семето. Тие дејствуваат на клеточно ниво, влијаејќи на активностите, како циклозата (цитоплазматско струење) и активностите на ензимите. Ауксините се поврзани со голем број други механизми на хемиска контрола и бргу се транспортираат низ целото растение, првенствено во нагорно-надолан правец (базипетално).

Природните ауксини се создаваат во меристемите и во другите ткива што се зголемуваат, како што се активно растечките латерални и врвни пупки, интернодиите, кои се издолжуваат и ембрионите, кои се во фаза на развој во семето. Ауксините се создаваат во релативно големи количества во врвот на изданокот или во крајната точка на растење на растението и се движат надолу во растението преку спроводните ткива, предизвикувајќи феномен познат како **апикална доминација** (блокирање на растот на латералните пупки со присуство на терминални/врвни/апикални пупки). Високите нивоа на ауксин во пределот од стеблото, кој се наоѓа над латералните пупки, го блокира нивниот раст. Ако



ПРИРОДНИ	АУКСИН	ГИБЕРЕЛИН*	ЦИТОКИНИН	ЕТИЛЕН	АБСЦИСИНСКА КИСЕЛИНА
СИНТЕТИЧКИ	 Индолоцетна киселина (IAA)	 GA ₃ (Гиберелинска киселина)	 Зеатин	 Етилен	 Абсцисинска киселина
	 Индолбутирична киселина (IBA)	* Постојат преку 120 форми на гиберелин, кои се разликуваат многу малку во структурата од GA₃ прикажана тука.			
	 α-Нафталеноцетна киселина (NAA)		 6-фурфуриламино Пурин (кинетин)		
	 2,4-Дихлорфеноксицетна киселина (2,4-D)		 6-Бензиламино Пурин (BA)		

Слика 7-29
Синтетички формули на некои природни и синтетички регулатори на растот кај расшенијата



врвот на изданокот, кој е главен извор на ауксинот, бидејќи скриен или отстранет, нивото на ауксин во пределот зад латералните пупки се намалува и тие почнуваат да растат. Ова е дел од причината, зашто кога ќе се отстранат врвот на изданокот, голем број нови изданокци почнуваат да се појавуваат од други пупки, кои се наоѓаат подолу од *shoot tip*.

Како еден од најчесто сретнуваните природни ауксини кај растенијата може да се наведе индол-3-оцетната киселина (IAA) (слика 7-29). Освен оваа киселина, откриени се и неколку други природни ауксини, а постојат и ауксини чија хемиска структура сè уште е неопределена. Голем број од синтетичките ауксини ги предизвикуваат истите ефекти како природните. Како примери за синтетички ауксини може да се наведат индол-3-бутерната киселина (IBA), 1-нафталеноцетната киселина (NAA) и 2,4 дихлорофеноксиоцетната киселина (2,4-D). (Види слика 7-29).

Комерцијалните начини на употреба на ваквите синтетички ауксини опфаќаат:

1. *Поттикнување развој на адвентивни корења.* Како една од првите реакции што е пропишана на дејството на ауксините кај растенијата е стимулирањето на формирањето корења кај резниците. Во денешно време, за третирање на основите на резниците со цел стимулирање на развојот на адвентивни корења, широка комерцијална искористеност имаат индол-3-бутерната киселина и 1-нафталеноцетната киселина.
2. *Контрола на плевели.* Синтетичкиот ауксин, 2,4 дихлорофеноксиоцетната киселина има широка комерцијална примена како селективен хербицид, кои ги елиминира широколисните плевели кај тревестите или кај житните земјоделски култури.
3. *Спречување на 'рѓењето на стеблото.* Голем дел украсни дрвја создаваат голем број нукулци, кои интензивно се развиваат во основата на стеблото, така што ако не се отстранат, ќе го трансформираат дрвото во грмушка. Научните истражувања покажаа дека спречувањето на ваквата појава може да се изведе со третирање на стеблата со синтетичкиот ауксин 1-нафталеноцетна киселина во концентрација од околу 10.000 ppm (1%).
4. *Култура на икиво.* Поттикнувањето на формирањето корења и надземни делови кај мали делови од растително ткиво, култивирано во асептички услови, е стандардна метода за микроразмножување кај некои видови. За да почнат да се развиваат корења, многу често во култура на ткиво се додаваат и индол-3-оцетната киселина или 2,4 дихлорофеноксиоцетната киселина.

Гиберелини (ГА хормони)

Гиберелините претставуваат група природни хормони, кои имаат многу моќни регулаторни функции. Нивна најочигледна функција е драматичното зголемување на димензиите на стеблото, а ваквото нивно дејство е многу поинтензивно од дејството на ауксините. Овие хормони може да го стимулираат делењето на клетките, нивната елонгација, или и двете заедно, и може да го контролираат излучувањето на ензимите.

Кај одредени растенија, гиберелените се вклучени во поттикнувањето на формирањето цветови и нивната диференцијација (т.е. формирањето машки или женски делови на цветот).

Формирањето и бројот на формирани плодови, како и растот на плодите, нивното зреење и созревање се претпоставува дека кај некои видови е под контрола на гиберелините. Стареењето на растителните делови, особено листовите, е контролирано од гиберелините. Одредени цуцести сорти на грашокот и пченката, ако се третираат со гиберелини, достигнуваат нормална висина, што укажува на фактот дека кај цуцестите растенија недостасаваат нормални нивоа на гиберелини (слика 7-30).

Гиберелините имаат улога и во надминувањето на состојбите на мирување кај семињата и пупките. Улогата на овие хормони во 'ртењето на јачменовото семе е предмет на интензивни проучувања (слика 7-31). По навлажувањето и складирањето на семето јачмен на собна температура, природниот гиберелин, кој се создава во ембрионот, се преместува во алеуронскиот слој, кој го опкружува ендоспермот. Поттикнувањето од гиберелините, клетките на алеуронскиот слој синтетизираат ензими од типот на амилази, протеази и липази. Овие ензими се распространуваат во ендоспермот и ги хидролизираат молекулите на скроб и протеините до шеќери и аминокиселини, кои стануваат достапни за ембрионот за да може да почне да расте и да се развива.

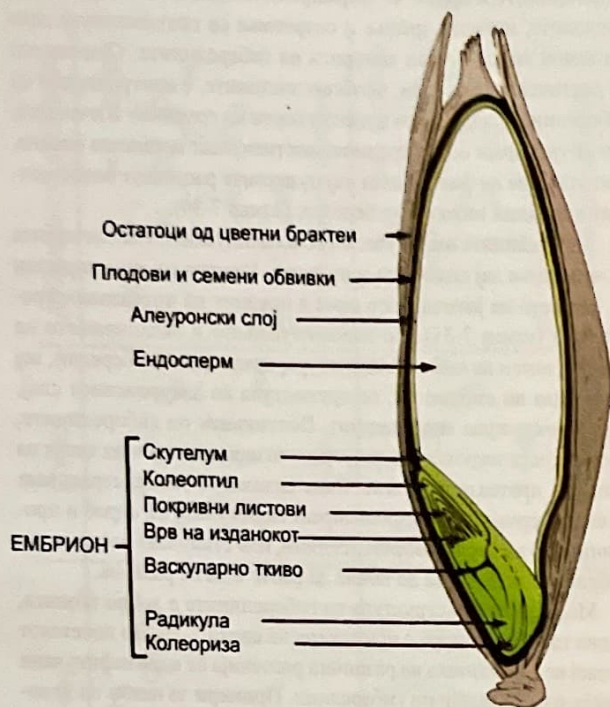
Молекуларната структура на гиберелините е добро позната, а една таква структура е прикажана на слика 7-29. До почетокот на овој век, во ткивата на различни растенија се идентификувани повеќе од 100 различни гиберелини. Примери за некои од новооткриените гиберелини се GA₁, GA₃ (гиберелинска киселина), GA₄ и GA₇.

Гиберелините се хормони, кои за првпат се откриени во 1926 година од страна на истражувачи од Јапонија, кои ја проучувале болеста кај оризот предизвикана од габата *Gibberella fujikuroi*. Растенијата што биле инфицирани со габата растеле интензивно и абнормално. До 1939 година, активната состојка беше екстра-



Слика 7-30

Надминување на цуцестиот расј кај пченката со ирскање со гиберелин. Лево: Нештретиран генетски цуцест расшенија на пченка. Средина: Пченка што не е цуцеста и што е штретирана со гиберелин. Десно: Генетски цуцеста пченка ирскана со гиберелин. Фотографиите се снимени шест недели по штретирањето со овој хормон. Извор на информации: Од книгата Супстанции што го поттикнуваат растот на земјоделските растенија напишана од Роберт Џ. Вивер, В. Х. Фриман и другите. Copyright 1972.



Слика 7-31

Надолжен пресек на семе од јачмен. Извор на информации: Од цртежот направен од страна на Питер Џ. Дејвис во книгата на А. В. Галстон, П. Џ. Дејвис и Р. Л. Сатер Животот на зеленото растение, 3-то издание (Ингевуд Клифс, Њу Џерси: Прентис Хол, 1980)

хирана од габата, кристализирана и наречена гибберелин. Овие рани проучувања на гибберелинот во Јапонија останаа незабележани од западниот свет, сè до раните 50-ти години на минатиот век, кога почна обемно проучување на гибберелинот, особено во САД и во Англија. Ваквите проучувања доведоа до изолирање на многу различни форми на гибберелини, кои беа екстрахирани од габата *Gibberella* или од васкуларните видови на растенија, т.е. од трахеофитите.

Гибберелините се синтетизираат во врвот на изданокот на растението, особено во новите лисни зачетоци. Овие хормони се среќнуваат и во ембрионите и во котиледоните на незрелите ембриони и во ткивата на плодовите. Покрај тоа, кореновиот систем синтетизира големи количества гибберелин, кои ги пренесува во горните делови на растението. За разлика од ауксинот, кој се пренесува во нагорно-надолна насока, гибберелинот се пренесува многу лесно низ растението.

Фармацевтските компании произведуваат кристална форма на GA_3 во вид на калиумова киселина со цел задоволување на одредени истражувачки потреби и комерцијални потреби. Ваквите препарати се добиваат со лабораториски раст на габата *Gibberella*, во процес сличен на процесот што се применува при производството на антибиотици.

Иако гибберелините претставуваат силна група хормони, кои се вклучени во растителни функции, нивната примена во земјоделството е многу мала. Некои од процесите во кои се вклучени гибберелините ги опфаќаат и процесите на:

1. **Зголемување на големината на плодовиите кај бесемениите сорти грозје.** Ова претставува основна комерцијална примена на гибберелините. Фактички, сите виновни лози од сортата трпезно томсон бесемено грозје во Калифорнија се третираат со гибберелин секоја година. Зголемувањето на зрната грозје кај другите сорти, како што е црн коринт е прикажано на слика-7-32.
2. **Појттикнување на 'рѓењето на семејто и расклоп на никулето.** Во научните кругови се забележани неколку случаи каде што потопувањето на семејтата во раствор од гибберелинска киселина пред 'рѓењето го стимулира самото 'рѓење и растот на семето. Вакви резултати се добиени кај јачменот, оризот, грашоците, гравовите, авокадото, портокалот, виновата лоза, растенијата од родот *Camellia*, јаголкот, праската и црешата. На слика 7-33 е прикажана стимулацијата што се појавува кај расадите од винова лоза при нивното третирање со гибберелин.
3. **Појттикнување развој на машки цветови кај краставици.** Во случаите кога е потребен полен за производство на хибридно семе, единечен третман со GA_3 на листовите стимулира создавање машки гамети кај краставицата. Ваквото откритие се покажа како многу важно за производителите на хибридни форми на краставици.
4. **Промена на побрзањето за сподени периоди кај одредени растенија.** На растението азалеја му се потребни шест недели временски период на ниски температури ($8^{\circ}C$) за да почне да формира цветни пупки. Неколкукратните апликации на гибберелин во концентрација од 1000 ppm



Слика 7-32

Ефекти од прскањето со гибберелин на расклоп на сортиста грозје Црн Коринт. (А) Непретирирана контрола. (Б) СЕМ во концентрација од 5 ppm, во шекој на ранише развојни фази. (Д) Со концентрација од 20 ppm. Сликите се направени 59 дена по прскањето. Извор на информации: Од книгата Супстанции што го поттикнуваат растот на земјоделските растенија напишана од Роберт Џ. Вивер, В. Х. Фриман и останатите. Copyright 1972.

**Слика 7-33**

Влијание на гиберелиној врз 'ршењето и растот на семињата на соршата грозје Шокај. Семињата се поштовени (пред саднењето) во раствор на калиум гиберелат со концентрации од 0, 100, 1000 или 8000 ppm во период од 20 часа. Извор на информации: Од книгата Супстанции што го поттикнуваат растот на земјоделските растенија напишана од Роберт Џ. Вивер, В. Х. Фриман и другите. Copyright 1972.

се покажаа како целосна или делумна замена за потребата од ниски температури за развој на цветни пупки. Експерименталните проучувања на гиберелиној докажаа дека овие хормони, ако се аплицираат кај двегодишни растенија кај кои е потребен одреден период на ниски температури за да формираат цветови, тие цветаат порано. Сепак, треба да се напомене дека ваквите третмани имаат ограничено комерцијално значење.

5. Поттикнување на издолжувањето/елонгацијата на стеблото. Одредени украсни растенија, како на при-

мер млечките и сарделите може да се одгледуваат како дрвенести растенија (слика 7-34) со палицирање на гиберелини, кои предизвикуваат издолжување на стеблото. Во текот на растењето на стеблото, страничните гранки се отстрануваат во текот на одреден временски период. Потоа, на стеблото му се дозволува да се развијат сè додека не формира неколку интерниции. Врвниот меристем се пинцира за да се оневозможи апикална доминација и да се овозможи формирање латерални гранки. На растението му се овозможува ја прекини апикалната доминација и да формира латерални гранки, како и да расте и да формира цветови. Во случајот на божикината звезда, растението мора да се одгледува во фотопериод, кој поттикнува развој на цветови.

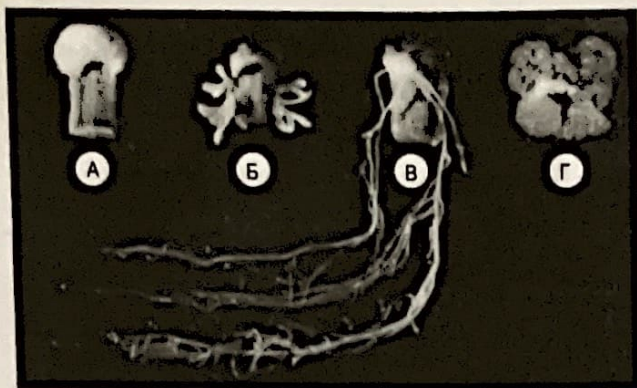
Цитокинини

Групата растителни хормони што се опфатени во оваа група на хормони ја поттикнуваат клеточната делба, но тие учествуваат и во многу аспекти од растителниот раст и развој, како што е зголемувањето на клеточните димензии, диференцијацијата на ткивата, состојбата на неактивност, различните фази на формирањето цветови плодови, како и во намалувањето на степенот на стареење на листовите.

Цитокинините засмтно дејствуваат и со ауксините, во насока на диференцијација на ткивата. Како што може да се види на слика 7-35, аплицираниот цитокинин го стимулира создавањето пупки во одредени сегменти кај стеблото на тутунот; самиот аплициран ауксин предизвикува развој на коренот, но кога истовремено се аплицираат ауксин и цитокинин, се забележува спротивен ефект, т.е. се формираат маси на недиференцирано калусно ткиво.

**Слика 7-34**

Примероци на божикина звезда, кои се одгледувани како дрвја. Лево: Пред почнењето на крајните денови и формирањето цветови. Десно: По завршувањето на формирањето цветови. За издолжување на стеблото се употребуваат гиберелини. Од долниот дел на стеблото се отстранети латералните гранки. Извор на информации: Маргарет Мекмахон, Државен универзитет Охајо.



Слика 7-35

Влијанија на цитокининот и ауксинот врз расстој и формирањето органи кај сегменти од сибело на шун. (А) Контрола, нема шрејшман. (Б) Цитокинин-формирање љука, но не и корен. (В) Ауксин-формирање корен со спречување на расстој на љука. (Г) Цитокинин и ауксин-стимулирање на расстој на калусно ткиво, но и ошсуство на формирање органи. Извор на информации: Д. Е. Кестер и Х. Т. Хадсон, Размножување кај растенијата: Принципи и практики, 4-то издание 1983. Адаптирано со одобрение од Пиерсон Едукејшн, Инк, Алер Сајл Ривер, Њу Џерси.

Кај растенијата се присутни два вида цитокинини, природни како хормонот зеатин, и синтетички, како што се хормоните кенатин и бензиладенин (БА) (слика 7-29). Во денешно време се познати преку 100 природни и синтетички цитокинини. Цитокинините се присутни во многу растителни ткива како слободен хормонален материјал и како компонента на трансферот на РНК. Нивното присуство е особено интензивно кај ембрионите и семињата што 'ртат, како и кај младите плодови што сè уште се развиваат, т.е. во сите ткива во кои се забележува значителен степен на клеточна делба. Преку корењата, цитокинините се транспортираат во надземните делови на растенијата.

Механизмот на дејствување на цитокинините во растенијата сè уште не е разјаснет. Тие индиректно ја зголемуваат ензимската активност и го зголемуваат нивото на ДНК, која се создава во одредени ткива. Се претпоставува дека нивните регулаторни ефекти се резултат на интеракциите со другите хормони во растенијата.

Цитокинините се откриени во 1955 година, кога научниците од универзитетот „Висконсин“ употребија синтетички материјал кинетин, подоцна именуван како цитокинин за да предизвикаат клеточна делба на срцевината на стеблото на тутунот. Откако беше утврдено дека кинетинот има голем број интересни физиолошки активности, голем број растенија беа проучени за да се открие постоењето на слични природни материи. Во 1964 година, научниците од Нов Зеланд успеаја да изолираат таква материја во семињата на млада пченка и ја нарекоа зеатин. Активниот промотор на клеточна делба, за кој се знаеше дека постои во кокосовото млеко, беше утврдено дека е зеатин-рибозид.

Иако цитокинините се активно вклучени во регулацијата на растот кај растенијата, нивната употреба во земјоделството е мала. Сепак, во медиум за развој на култура на ткиво, обично мора да се додаде цитокинин за поттикнување на развојот на

изданокот. Аплицирањето цитокинини на зелени ткива се покажа дека го забавува стареењето. Овие материи се користени и во експерименти и во ограничени комерцијални апликации, во стаклениците се користени врз рози и саксински хризантеми за стимулирање на растот на латералните пупки преку спречување на дејството на природните инхибитори.

Етилен

Многу години е познато дека гасот етилен (слика 7-39) предизвикува многу различни реакции кај растенијата. Уште во 1924 година беше откриено дека етиленот може да предизвика созревање на плодовите; во 1925 година беше утврдено дека етиленот може да ја прекине состојбата на неактивност на пупките во кртолите на компирите; во 1931 година е откриено дека може да предизвика опаѓање на листовите; во 1932 година беше утврдено дека може да предизвика формирање цветови кај растенијата ананаси; во 1933 година е откриено дека може да поттикне формирање корења кај резниците. Веќе во средината на 30-тите години на минатиот век беше утврдено дека етиленот е растителен продукт што поттикна голем научни дебати дали етиленот, кој е гас, може да се смета за растителен хормон.

Сè до 60-тите години на минатиот век, кога беа развиени техниките на гасната хроматографија, кои овозможуваа детекција на етиленот во концентрации од еден дел на милијарда, неговата можна улога како природен регулатор на растот беше слабо проучувана. Обемните истражувања во 60-тите и во 70-тите години на минатиот век помогнаа да се утврди дека етиленот е растителен хормон.

Самиот етилен е мала молекула ($\text{CH}_2 = \text{CH}_2$), во споредба со другите растителни хормони. Патекаата за биосинтеза на етиленот во растенијата е релативно добро позната. Гасот етилен се распространува лесно во растенијата, се движи слично како јаглерод диоксидот, и може да го манифестира своето дејство дури и во минимални количества. Неговата способност да се раствора во водата му помага полесно да се движи во растенијата. Кутикуларните обвивки на надворешните површини на клетките го спречуваат губењето на разни материи од растенијата. Етиленот очигледно се создава во активно растечките меристеми на растенијата, во плодовите што зреат и стареат, во цветовите што стареат, во семињата што 'ртат, како и во одредени растителни ткива, како реакција на превиткување, повредување или набивање на растенијата. Синтетичкиот етилен, кој се добива од етефонот, аплициран на растителни ткива, може да предизвика интензивно создавање природен етилен-автокаталитички ефект.

Исто како и со другите растителни хормони, механизмот на дејствување на етиленот сè уште не е целосно разјаснет. Една од теориите е дека етиленот регулира одредени аспекти на транскрипцијата на ДНК и транслацијата на РНК, со што ја променува синтезата на протеини насочена од РНК и последователно на тоа ги менува и ензимските модели. Сепак, треба да се напомене дека во овој процес, најверојатно, учествуваат и бројни други механизми.

Можностите за комерцијална употреба на етиленот драстично се зголемија во 60-тите години на минатиот век, со развојот на соединенија што ослободуваат етилен, како што е етефонот (2-хлоретил) фосфонска киселина. Ова соединение, кога е



аплицирано како земјоделски спреј, постепено ослободува етилен во растителните ткива. Во споредба со некои од растителните хормони, етиленот и хемиските соединенија што ослободуваат етилен имаат неколку важни комерцијални апликации:

1. **Зреене на плодови.** Гасот етилен, инјектиран во просторите за чување, кои имаат контролирана атмосфера, се користи комерцијално за да предизвика созревање на банани, дини и домати. Етефонот, исто така, предизвикува зрење на домати што се зелени, но хортикултурно гледано се возрасни. За машинско бериње на домати што се користат во конзервната индустрија, при кое целокупната земјоделска култура се собира наеднаш, многу е важно плодовите да бидат зрели и целосно обоени во времето на берињето. Прскањето на полето со хемиска материја, која ослободува етилен пред берињето, поттикнува зелените плодови да станат униформно црвено обоени. Етефонот се користи како спреј што се употребува пред бериње за да промовира униформно зрење на јабоците, црешите, смоквите, боровинките, кафето и ананасот.
2. **Поттикнување на формирање цветови.** Гасот етилен, ослободен од етефонот, поттикнува формирање цветови кај неколку украсни видови од *fam. Bromeliaceae*, како што се *Ananas spp.*, *Aechmea fasciata*, *Neoregelia spp.*, *Billbergia csp.*, и *Vriesia splendens*. Етефонот е широко користен за поттикнување униформно формирање цветови кај култивирани банани.
3. **Промена на создавањето машки или женски органи.** Апликацијата на етилен кај одредени растенија, како што се краставиците и тиквите, може драматично да го зголеми создавањето женски цветови. Одредени сорти краставици на едно исто растение создаваат женски цветови и машки цветови, кои не формираат плодови. Нивното прскање со етафон предизвикува развој единствено на женски цветови, кои се развиваат во плодови и со тоа го зголемуваат приносот. Ваквата практика дава слични резултати како резултатите добиени од претходните проучувања во кои се користеа ауксини.
4. **Оштетување на зелената боја кај џирџокали, лимони и грејфрути.** Кората на портокалите и грејфрутите што созреваат понекогаш останува зелено обоена, како последица на високите нивоа на хлорофил, иако нивниот прехранбен квалитет, количеството сок и соодносот на растворени цврсти материи и киселини се доволно високи за да ги задоволат потребните стандарди за бериње. Луѓето што се занимаваат со пакување на цитрусните плодови може да ги прскаат ваквите зелено обоени плодови со етилен во период од 12 до 72 часа и концентрација од 20 ppm. Ваквата постапка предизвикува разложување на хлорофилот и овозможува да дојдат до израз портокаловите и жолтите каротеноидни пигменти.
5. **Помош при берињето.** Одредени овошни и јаткасти култури, како што се вишните и оревите, се берат со посебни машини, кои вршат механичко тресење на дрвјата, сè додека плодовите не паднат во поставените специјални подлоги или не паднат на земја и потоа се собираат. Многу

често, ваквата практика не е целосно успешна затоа што плодовите или оревите се толку цврсто прицврстени за дрвото што механичкото тресење не предизвикува тие да паднат. Сепак, со прскање на дрвјата со некое соединение што ослободува етилен, на пример етафон, една недела пред берињето резултира со многу повисок процент на обрани плодови, што се должи на ефектите на етиленот, кои индуцираат опаѓање на плодовите. Возрасните растенија на памукот се прскаат со етефон за да се предизвика стареење и паѓање на лисјата, со што механичката бериба на памукот се извршува многу полесно.

6. **Регулација на растот.** Еден од физиолошките ефекти на апликацијата на етилен кај растенијата е намалувањето на растот на стеблата и листовите. Ваквиот факт е искористен од индустријата за оранжериско производство за контрола на преинтензивниот раст на цветните култури. Флорел® претставува специјална формулација на етефон, која се користи за оваа намена. При користењето на етиленот како регулатор на растот треба посебно да се внимава затоа што високите концентрации на овој хормон може да предизвикаат опаѓање на лисјата и други штетни ефекти.

Етиленот може и да ги оштети растенијата. Може да предизвика несакано опаѓање на лисјата и кај повеќето цвеќиња може да го забрза процесот на стареење. Одредени плодови во текот на созревањето ослободуваат етилен. Етиленот може да ги оштети продуктите што се чувствителни на неговото дејство, како на пример цвеќињата, кои се складираат на исто место со ваквите плодови. Испуштањето етилен во концентрации од неколку делови наспрета милијарда во околниот воздух предизвикува затворање на цветовите кај каранфилот, предвремено ширење на пупките кај ружите, а кај орхидеите предизвикува чашкините и венечните ливчиња да имаат изглед како да се намокрен со вода. Опрашувањето на цветот кај орхидеите може да предизвика создавање доволно етилен, кој ги оштетува другите делови на цветот. Етиленот може да предизвика отфрлање на цветните пупки на луковичите во текот на транспортот. Неколку заболени луковичи на лалиња ослободуваат доволно етилен во кутијата или сандакот каде што се спакувани, кој го сопира развојот на цветни пупки во луковичите. Грелките на гас или нафта, кои се сместени во внатрешноста на стаклениците, може да генерираат токсични нивоа на етилен ако не работат правилно (нецелосно согорување) и ако внатрешните простории не се проветруваат адекватно. Некомплетното согорување предизвикува појава и на други штетни гасови, како што е јаглерод монооксидот. Кај некои цвеќиња што се одгледуваат комерцијално, на пример каранфили и гераниуми, штетното дејство на етиленот може да се блокира со апликација на метилциклопропен (МЦП). Ова соединение е ефикасно и во забавувањето на зрењето на климактеричните плодови.

Абсцисинска киселина (АВА)

Абсцисинската киселина прво беше идентификувана како компонента на комплекс инхибиторни супстанции поврзани со неактивните пупки кај јасеновите дрвја и со супстанциите што



се акумулираат во листовите што опаѓаат. Фактички, првичните импиа за АВА беа *дормин* и *абсцисин II* затоа што истражувачите веруваа дека во овие два процеса постои примарна функција на оваа киселина. Подоцна беше откриена хемиската структура (види слика 7-29) и се виде дека дорминот и абсцисинот II се идентични соединенија, па затоа беше усвоен називот абсцисинска киселина. Понатамошните проучувања покажаа дека во споредба со другите растителни хормони, АВА има помало влијание врз неактивноста и опаѓањето на листовите. Во денешно време, се знае дека АВА има две главни улоги во животот на растенијата. Првата е регулација на процесите на развој на семето, вклучувајќи акумулација на протени во семето и превенција на предвремено 'ртење на семето, т.е. спречување на негово 'ртење кога е сè уште присутно на растението мајка. Втората улога на АВА е како стрес хормон, во која дејството на оваа киселина ги поттикнува реакциите кај растенијата на стрес предизвикан од студ или од вода. Една од најважните стрес реакции што е регулирана од страна на АВА е затворањето на стомите кога губењето на вода од растението достигнува критична вредност. Кога ќе се достигне оваа критична вредност, растителните клетки почнуваат да синтетизираат големи количества на овој хормон, кој се пренесува до клетките чувари, каде што сигнализира да ја намалат отвореноста на стомите, со што се намалува дополнителното губење вода преку процесот на транспирација.

Абсцисинската киселина се синтетизира во листовите и во корењата. Ваквата карактеристика му обезбедува на растението механизам за прилагодување на количеството вода, кое се губи преку транспирацијата, како реакција на статусот на водата, не само во листовите, туку и во корењата и во околната почва. На пример, во текот на еден топол сончев ден, лисјата може да почнат да венеат, без разлика на доволното количество влага во почвата затоа што губат многу повеќе вода отколку што примаат преку ксилемскиот транспортен систем. Намаленото количество вода во листот резултира со создавање на АВА од страна на клетките на мезофилот и овој хормон испраќа сигнали до клетките чувари да ги затворат стомите, сè додека повторно не се воспостави состојбата на тургор кај листот. Од друга страна, со постепено исцрпување на резервите почвена вода преку директно испарување во атмосферата и транспирација, сразмерно опаѓа и количеството вода во корењата. Кога ќе се достигне одреден праг на губење вода, клетките на коренот создаваат АВА, која преку ксилемот се транспортира во листовите и сигнализира за затворање на стомите. Со тоа растенијата имаат многу ефикасен и елегантен систем за прилагодување на отвореноста на стомите, во зависност од содржината на влага во почвата.

Во денешно време, во земјоделското производство не постои комерцијална употреба на овој хормон, иако се прават напори за да се види дали може да биде искористен како антитранспират за да го минимизира шокот од постапката на трансплантација. Најголема пречка за ваквото користење, покрај финансискиот трошок, е фактот дека растението бргу ја деактивира АВА, така што секое влијание за намалување на транспирацијата е минливо.

Други хормони и хормонски класи

Изминативе години беа откриени четири нови хормони или хормонски класи, што укажува на фактот дека постојат и други

растителни хормони кои допрва треба да бидат откриени. **Брасинолидите** се стеронди, според структурата блиску поврзани со животинските стерондни хормони, како естрогенот и тестостеронот. Кај растенијата брасинолидите учествуваат во регулацијата на клеточната делба и елонгација. Растенијата што не содржат брасинолиди се цуцести и имаат слаб раст.

Како втор новооткриен хормон може да се наведе **салицилната киселина**, која коницидентно е биолошки активна компонента на аспирирот. Овој хормон е важен дел од реакцијата на растенијата кон напади од патогени организми. Служи како сигнал за активирање на гените, кои се вклучени во механизмот на одбрана од напади на патогени организми. Со многу мала хемиска модификација на оваа киселина, која е забележана кај растителните организми, самите растенија користат дериват на салицилната киселина, како форма на комуникација меѓу растенијата во случаите на рано предупредување дека некое растение што се наоѓа во непосредна близина е нападнато од одреден патоген. Оваа модифицирана верзија е метил естер на салицилната киселина, т.е. метил саликат, кој е наречен масло на зимзелените растенија. Метил саликатот испарува многу побргу од салицилната киселина, така што многу лесно излегува од листовите. Испарените/вапоризирани молекули се шират во атмосферата и може да бидат апсорбирани од листовите на соседните растенија. Кога ќе навлезе во живите клетки, метил саликатот многу лесно се хидролизира и поттарно се создава салицилна киселина, која потоа ја поттикнува активацијата на одбранбените механизми на растението, кое во тој момент не е воопшто инфицирано.

Иако салицилната киселина има голема улога во одбраната од патогени организми, **јасмонатите** претставуваат група соединенија, кои се вклучени во системите што го одбрануваат растението од тревопасните животни. Јасмонатите се деривати на масните киселини и нивната структура е слична со структурата на класата животински хормони наречени простагландини. Јасмонатите, исто така, се лесно испарливи и претставуваат една од главните компоненти на мирисот поврзан со чајот од јасмин и растенијата од родот гарденија. Испарливата природа на јасмонатите овозможува механизам сличен на механизмот на метил салицилатот за меѓусебно предупредување на растенијата за напади од хербиворни организми, како што се некои инсекти.

Четвртиот новооткриен хормон, исто така, е вклучен во одбраната од хербиворни организми. **Системинот** претставува уникатен растителен хормон затоа што тој е единствениот хормон за кој се знае дека е пептид (познати се неколку животински пептидни хормони-познат пример е инсулинот) изграден од 18 аминокиселини. Се создава во ткивата што се повредени од хербиворите и се пренесува во оддалечените ткива и органи каде што предизвикува активација на одбранбените гени.

Синтетички регулатори на растот кај растенијата

Една група регулатори на растот кај растенијата, која е развиена околу 1950 година, има неколку важни комерцијални употреби во однос на украсните растенија, првенствено во добивањето компактни цуцести растенија. Овие материи првенствено дејствуваат преку намалување, но не и прекинување, на клеточната делба и елонгација во субапикалните меристеми, обично без да



предизвикаат деформации на стеблото или лисјата. Примарниот ефект на овие соединенија е спротивен на ефектот на гиберелинот, честопати претворајќи едно растение што расте високо во розета. Најголемиот дел од овие соединенија дејствуваат со тоа што ја блокираат синтезата на гиберелин. Растенијата што се третирани со овие регулатори на растот имаат компактен, намален изглед, кој многу често е поатрактивен од изгледот на високите, нетретирани растенија што имаат слободен и отворен раст. Третираниите растенија, исто така, често имаат поатрактивни, потемно обоени листови и повеќе цветови отколку нетретираниите растенија (слика 7-36). Овие хемикалии ја блокираат единствено синтезата на гиберелин, не ја стопираат неговата активност или чувствителноста на растенијата кон овој хормон. Ефектите од дејството на применетите регулатори на раст делумно може да се надминат со апликација на гиберелин.

Како примери за подобро познатите синтетички регулатори на раст може да се наведат:

Даминозид (сукцисинска киселина-2, 2-диметил хидразид; *Алар*, *Б-Девеј*). Изведените тестови покажаа дека даминозидот ефикасно го регулира растот и го стимулира формирањето цветови кај неколку тревести и дрвенести украсни растенија и ги зголемува обемот и интензитетот на бојата кај неколку овошни видови. Како растенијата што реагираат добро на неговото дејство, покрај другите, може да се наведат хризантемите (види слика 7-36), различните цветни садници (во концентрации од 2.500-5000 ppm) и азалите (во концентрации од 2500 ppm). За одржување на посакуваната цуцеста форма, понекогаш може да бидат потребни две аплицирања секоја втора или трета недела.

Хлормеквал [(2-хлороетил) пириметилламиниум хлорид; *Цикозел*, *ССЦ*]. Хлормеквалот е ефикасен во регулирањето на висината кај одредени украсни растенија. Висината на растението божикна звезда може да се контролира со апликација на хлормеквал, како раствор во почвата или со негово прскање на стеблата и лисјата.

Анцимидол (α-циклопропил (11-метоксибензил)-5-пиримидин-метанол; *A-rest*). Овој регулатор на растот е многу ефикасен



Слика 7-36

Решардација на раскош кај хризантеми од видот Chrysanthemum morifolium шредирани со регулатор на раскош, „Циркус“ раскошенија прскани со даминозид (Б-Девеј) за да се инхибира раскошењето на надземниот дел. Лево: контрола, нема даминозид. Центар: 2500 ppm. Десно: 2500 ppm. Прскањата се изведени на 14 и на 21 август.

за редуцирање на висината кај одредени луковичести и други саксински украсни култури.

Паклобутиразол [2PC, 3PC]-1-[4-хлорофенил] 4-4-диметил-2-1, 4-пириазол-ил-пентан-3-ол; *Bonzi*[®]. Паклобутиразолот и хемиски блискиот униконазол (*Sumagic*[®]) се многу моќни хемиски регулатори на растот, кои остваруваат ефикасна контрола на висината кај голем број тревести и дрвенести украсни растенија. Во споредба со другите регулатори на растот, стапките на употреба на овие хемикалии се многу пониски.

Тринексайк-етил [4-(циклопропил-α-хидрокси-метил)-3,5 диоксоциклохексанкарбоксилна киселина етил естер *Primo*[®]]. Ова соединение е релативно нов регулатор на растот регистриран за употреба кај тревните површини. Тоа претставува релативно специфично соединение наменето за употреба кај моноцитиледоните.

РЕГИСТРИРАЊЕ НА ХЕМИСКИТЕ СОЕДИНЕНИЈА И НИВНАТА ПРИМЕНА КАЈ РАСТЕНИЈАТА



Во САД, апликацијата на хемиски соединенија кај растенијата е стриктно контролирана од Агенцијата за заштита на животната средина (ЕРА) и од нејзините регулативи. Пред да може да се почне со легално користење на хемиските соединенија, за секоја култура мора да се добие регистрација од страна на ЕРА, во која е назначена големината на дозволената доза и периодот од годината кога апликацијата на хемиското соединение е дозволена. Апликациите за регистрација на хемиското соединение обично се поднесува од страна на хемиската компанија, која го произведува истото по патентирањето на неговото производство. Регулативите што се однесуваат на

добивањето дозвола за употреба на хемиски соединенија кај култури што се користат за производство на храна се многу строги од регулативите што важат за украсните растенија. Повеќето хемиски регулатори на растот се законски забранети за користење кај растенијата што се користат за производство на храна за луѓето. Употребата на какви било хемикалии кај растенијата мора да биде во согласност со донесените закони. Пред користењето на кое било хемиско соединение, проверете ја декларацијата за да бидете сигурни дека применувате правилно дозирање кај соодветната култура и за да се осигурите дека ја користите за пропишаната намера.



КУС ПРЕГЛЕД НА РАЗГЛЕДАНИТЕ ТЕМИ ВО ПОГЛАВЈЕТО

Растот претставува зголемување на големината на растението преку делба на клетките и зголемување на нивните димензии. Развојот на растенијата е процес што се одвива во текот на фазите од животниот циклус на растението. Растењето на растенијата е резултат на клеточната делба во меристемските ткива и последователното издолжување и експанзија на клетките. Растот на надземниот дел може да биде одреден (престанува со формирањето репродуктивни структури) и неодреден (формирање групни цветови и плодови на стеблото).

Растот и развојот кај растенијата е одреден од генетски фактори и од фактори од животната средина. Во генетските фактори спаѓаат вкупниот генетски (ДНК) состав на растението и активната или неактивната состојба на гените во кое било одредено време.

Како фактори од животната средина може да се наведат светлината, топлината, водата и атмосферските гасови. Сончевата светлина ја обезбедува потребната енергија за процесот на фотосинтеза и акумулацијата на јаглехидрати што се неопходни за процесот на растење. Промените во квалитетот на светлината или нејзиното времетраење ја одредуваат формата на растението што расте (фотоморфогенеза), вклучително и формирањето цветови кај фотопериодичните растенија. Овие растенија формираат цветови, како реакција на промените во должината на денот. Голем број фотогенични реакции се посредени од фитохромниот систем, кој ги регистрира промените во однос на нивоата на црвена и екстремно црвена светлина што пристигнуваат до растението.

Топлината ја определува брзината на растот и развојот кај повеќето растенија. Поголемиот број растенија имаат одредена оптимална температура за растење. Температурите што се многу повисоки или пониски од оптималните температури ја намалуваат стапката на растење и може да имаат штетни или смртоносни последици. Меѓутоа, ниските температури може да послужат сигнали за синхронизирање на растот со промената на годишните времиња. Ниските температури се вклучени во стратификацијата на семето, процесот на јаровизација, прекинувањето на латентната состојба кај пупките и развојот на толеранција на ниски и смрзнувачки температури.

Водата индиректно може да влијае врз растот кај растенијата поради нејзината вклученост во голем број процеси што се одвиваат во растенијата. Присуството или отсуството на индуцираниот притисок од водата на плазмалемата врз клеточните сидови на клетките што се во фаза на експанзија ја одредува формата и цврстината на клеточниот сид, а последователно на тоа и големината и обликот на растението.

Најважни атмосферски гасови за растенијата се CO_2 (потребен за процесот на фотосинтеза) и O_2 (неопходен за процесот на дишење). Концентрациите на јаглерод диоксид во листот влијаат врз отворањето и затворањето на стомите, при што ако внатрешните нивоа на јаглерод диоксид се ниски, стомите се отворени. Потребата растението да сочува вода (стомите се затвораат) и потребата за апсорпција на јаглерод диоксид за процесот на фотосинтеза (стомите се отвораат) може да бидат во конфликт. Исто така, корењата може да бидат т.н. удавени во поплавената почва, како последица на истиснувањето на кислородот од корењата, неопходен за процесот на респирација кај коренот, од страна на водата.

Процесот на растење почнува со 'ртење на семето (негово набабрување по што следи појава на радикала и плумула) и ран раст на изртеното семе. По ова следи развој на кореновниот систем и надземниот дел. Според начинот и моделот на растење, растенијата се поделени на едногодишни (целокупниот животен циклус завршува за една вегетациона сезона), двегодишни (животниот циклус опфаќа две вегетативни сезони) и повеќегодишни (животниот циклус трае многу години). Во текот на својот развој, растенијата поминуваат низ фази на младост и зрелост. Во текот на вегетативната фаза, растението не може да стане репродуктивно, дури и во случаите кога постојат соодветни услови за формирање репродуктивни органи. Во текот на зрелоста, репродуктивниот раст почнува кога условите се поволни за таквиот процес. Кога едно растение ќе стане репродуктивно, некои или сите меристемски ткива почнуваат да ги создаваат деловите на листовите. Кај растенијата со детерминиран раст, создавањето листови и ластари завршува кога почнува репродуктивната фаза од развојот.

Кога цветот ќе созрее (почнува да создава полен, јајце клетки или и двете истовремено) се случуваат процесите на опрашување и оплодување. Процесот на опрашување кај растенијата може да биде самоопрашување или вкрстено опрашување, во зависност од тоа дали растенијата се самооплодни или странооплодни. Партенокарпија претставува процес на создавање плод без опрашување и оплодување. Коскестото овошје и одредени други овошја, како грозјето и смоквата, имаат двоен зигмоиден модел, во кој постојат периоди на брзо растење.

Достигнувањето целосна зрелост и стареењето се последни фази од животниот циклус на сите растенија. Стареењето е последен процес во животниот циклус, кој е карактеризиран со иреверзибилно влошување на животната состојба на растенијата, што доведува до нивно умирање. Обично, овој процес е предизвикан од природни процеси во растението, како што се на пример преместувањето на метаболитите од листовите во цветовите и плодовите што се развиваат, но, исто така, може да биде предизвикан и од напади од страна на патогени организми или од некој стрес од животната средина. Отстранувањето на цветовите и незрелите плодови може да го одложи процесот на стареење кај лисјата на одредени растенија и да го продолжи процесот на формирање цветови кај други видови растенија. За умерените двегодишни и повеќегодишни растенија, процесот на стареење се одвива во некои, но не и во сите ткива и органи на крајот на секоја вегетациона сезона.

Постојат пет традиционално признати класи на растителни хормони: ауксини, гиберелини (GA хормони), цитокинини, етилен и абсцинска киселина (ABA). Ауксините влијаат врз зголемувањето на димензиите на клетката, фото и геотропизмот, доминацијата на централното стебло и други процеси поврзани со растењето. Гиберелините може да го поттикнуваат формирањето цветови и издолжувањето на стеблото и може да ја прекинат состојбата на неактивност кај семињата и пупките. Цитокинините ја поттикнуваат клеточната делба и го забавуваат процесот на стареење кај лисјата, а влијаат и повеќе други физиолошки процеси. Етиленот го поттикнува стареењето и зреењето на плодовите кај многу видови. Ненамерното изложување на етилен може да предизвика сериозни оштетувања кај растенијата.



Абсцисинската киселина е вклучена во развојот на семето и во затворањето на стомите кога растенијата се наоѓаат во состојба на стрес, како последица на ниското ниво на достапна вода. Кај некои растенија, овој хормон го поттикнува отфрлањето на листовите и/или нивната неактивна состојба. Во последните години се откриени уште четири класи на хормони, а веројатно ќе бидат откриени уште повеќе растителни хормони.

Хемиските регулатори на растот обично го поттикнуваат или го инхибираат дејството на хормоните. Повеќето синтетички хормони дејствуваат со тоа што ја блокираат синтезата на гибберелините.



ПРОВЕРКА НА ЗНАЕЊЕТО

1. Која е разликата меѓу растењето и развојот на растенијата?
2. Како се мери растот на едно растение?
3. Која е разликата меѓу детерминиран и недетерминиран раст?
4. Што се тоа меристемски ткива?
5. Зошто велите дека голем дел од методите што ги користиме за манипулирање на растителниот раст и развој дејствуваат преку активирање и деактивирање на гени?
6. Што се подразбира под поимот хелиотропно движење?
7. Што е тоа фотоморфогенеза?
8. Кој растителен пигмент ги контролира повеќето фотоморфогенични реакции? Кои региони од спектарот на светлината апсорбира овој пигмент?
9. Накусо опишете како фитохромот реагира на црвената и на екстремно црвената светлина?
10. Како реакцијата на избегнување сенка објаснува зошто растенијата што растат слободно се разликуваат од истите видови растенија што растат блиску едно до друго?
11. Што е тоа криптохром, а што е фототропин?
12. Што претставуваат поимите: фотопериодизам, растенија на краток ден, растенија на долг ден и неутрални растенија?
13. Како е можно растение на краток ден да има критична должина на денот од 14 часа, а растение на долг ден да има критична должина на денот од 11 часа?
14. Покрај формирањето на цветовите, кои други два процеса кај растенијата може да бидат контролирани од должината на денот?
15. Што се случува кога еден лист е изложен на соларизација?
16. Што претставува поимот повреда од ниски температури и на која температура вакви повреди може да се појават кај некои тропски растенија?
17. Опишете ги поимите стратификација, јаровизација и потреба за ладење?
18. Како задржувањето на водата помага во зацврстувањето на стеблата и нивно одржување во ниска форма?
19. Кои се трите главни фази на растењето на семето?
20. Кои се четирите главни функции на коренот?
21. Зошто е важно да постои баланс меѓу растот на коренот и растот на надземниот дел од растението?
22. Која е разликата меѓу детерминиран и недетерминиран раст на стеблото?
23. Опишете го животниот циклус на едногодишно, двегодишно и на повеќегодишно растение?
24. Зошто голем број повеќегодишни растенија се одгледуваат како едногодишни во областите со студени зими?
25. Што одредува дали едно растение е во вегетативна фаза од својот развој или во фаза на целосна зрелост?
26. Опишете како производителите манипулираат со должината на денот за да произведат хризантеми, растенија на краток ден, во текот на целата година?
27. Што е тоа циркадијален ритам?
28. Што претставуваат поимите јаровизација, присилување?
29. Опишете ги поимите опрашување, самооплоден организам, странооплоден организам.
30. Што се подразбира под поимот партенокарпија?
31. Ботанички гледано, што претставува плодот?
32. Зошто производителите на овошни и зеленчукови плодови отстрануваат речиси половина од плодовите што се развиваат на растенијата што ги одгледуваат?
33. Опишете го растот на овој плод користејќи ја зигмоидната крива.
34. Што претставува процесот на стареење кај растенијата?
35. Која е разликата меѓу стареењето на едногодишните и стареењето на повеќегодишните растенија?
36. Наведете ја природната функција или комерцијална употреба на: ауксините, гибберелините, абсцидиската киселина, цитокинините и етиленот.
37. Која хемиска карактеристика го прави етиленот поинаков од другите традиционални хормони?
38. Кој е хормонот врз кого дејствуваат речиси сите хемиски регулатори на растот? На кој начин тие влијаат врз овој хормон?

ТЕМИ ЗА РАЗМИСЛУВАЊЕ

1. Претпоставете дека одгледувате растенија од родот *Zinnias* зиниа, со цел да ги продадете во пролетниот дел од годината. Тие формираат цветови во услови на релативно високи температури. Вие сакате растенијата да имаат цветови кога ќе треба да се продадат, но во исто време сакате да ги зачувате да не пораснат премногу големи и да не може да се спакуваат во кутиите за транспорт. Кој метод би го употребиле за да го забавите растот, ниски температури или хемиски регулатор на растот? Објаснете ја вашата одлука.
2. Сојата е растение на краток ден, а развиени се и сорти што се наменети за одгледување различни географски ширини. Замислете дека сте производител на соја од јужна Индијана и дека веднаш по посадувањето, вашето поле каде што е засеана културата што ја одгледувате е поплавено. Сортата што обично ја користите е распродадена. На интернет наоѓате сорта што ја продава фармер од Минесота, на кого по садењето му останале одредено количество растенија и се договарате со фармерот за цената. Објаснете зошто би ја купиле или зошто не би ја купиле оваа сорта.



3. Претпоставете дека сте аматерски производител на расад и дека неколку години по ред сте земале резници од растение што ви се допаднало и што расте осамено. Оваа година забележувате дека новиот раст има различна форма на листовите и поинаков тип на растење. Растението изгледа здраво, па затоа земате резници и од стариот и од новиот тип на раст. Резниците од стариот тип се вкоренуваат лесно, а резниците од новиот тип не успеваат да се вкоренат. Како ќе го објасните тоа?
4. Вие сте продукт менаџер во една продавница за прехранбени артикли. Зошто би требало да знаете кои од растенијата со кои работите се чувствителни на етилен, а кои се климактерични?

ДОПОЛНИТЕЛНА ЛИТЕРАТУРА

BASRA, A.S. 2004. *Plant growth regulators in agriculture and horticulture*. Florence, KY: Taylor and Francis.
 CAPON, B. 2004. *Botany for gardeners*, 2nd ed. Portland, OR: Timber Press.

TAIZ, L., and E. ZEIGER, 2006. *Plant physiology*, 4th ed. Sunderland, MA: Sinauer.

