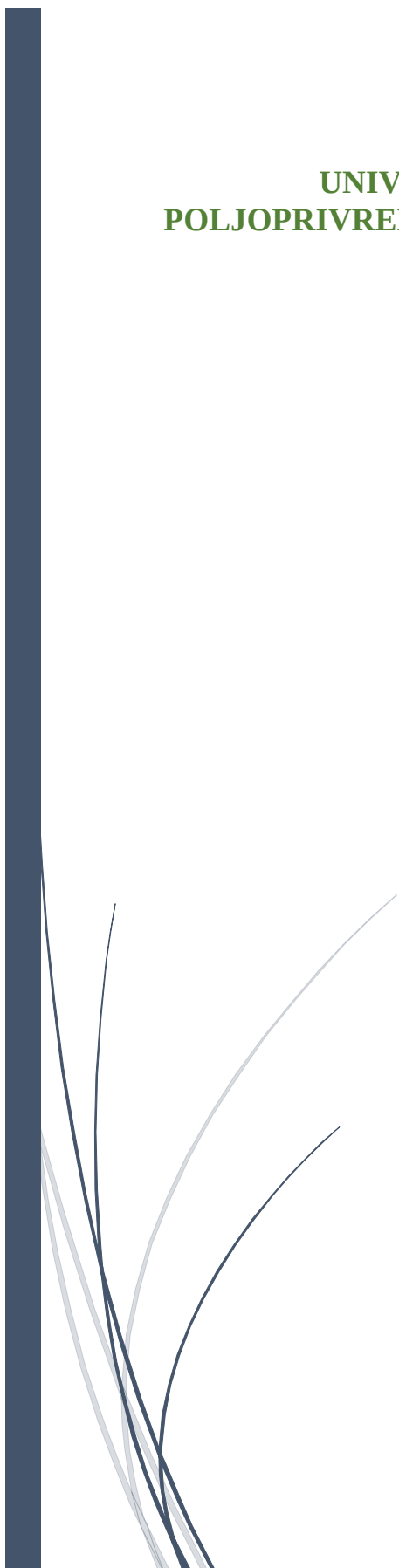


**UNIVERZITET U SARAJEVU
POLJOPRIVREDNO-PREHRAMBENI FAKULTET**

Poljoprivredna botanika

Doc. dr. Senad Murtić

Sarajevo, 2022. godina



**UNIVERZITET U SARAJEVU
POLJOPRIVREDNO-PREHRAMBENI FAKULTET**

POLJOPRIVREDNA BOTANIKA

Doc. dr. Senad Murtić

Sarajevo, 2022. godina

Udžbenik: Poljoprivredna botanika

Izdavač: Univerzitet u Sarajevu - Poljoprivredno-prehrambeni fakultet

Autor:

Doc. dr. Senad Murtić

Recenzenti:

Prof. dr. Mihaela Britvec, redoviti profesor Agronomskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu

Prof. dr. Valerija Dunkić, redoviti profesor Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Splitu

Grafička priprema:

Emir Šahinović, bakalaureat/bachelor poljoprivrede

Štampa:

OR PRINT STUDIO STUDENT LINE

Tiraž:

50 primjeraka

ISBN 978-9958-597-81-7

PREDGOVOR

Dobro poznavanje poljoprivrednih biljaka, njihovih morfoloških osobina i uzajamnih odnosa je s jedne strane dobra osnova za razumijevanje poljoprivredne proizvodnje, a s druge i dobra podloga za njeno unaprjeđenje.

Udžbenik 'Poljoprivredna botanika' je namijenjen studentima Poljoprivredno-prehrambenog fakulteta Univerziteta u Sarajevu s namjerom da im se olakša usvajanje općepoznatih činjenica iz oblasti morfologije, anatomije, fiziologije i sistematike biljaka. Ostvarenjem navedenog, studenti će biti u mogućnosti lakše pratiti i razumijeti gradivo stručnih predmeta iz oblasti biljne proizvodnje, što sve zajedno stvara dobre predispozicije za razvoj poljoprivrede u cjelini.

Udžbenik je podijeljen na šest poglavlja (uvod, evolucijski razvoj biljnog organizma, citologija, histologija, građa biljnih organa i sistematika biljaka), a osmišljen je i pisan na način da se studentima pruži dovoljno informacija o građi i funkciji biljke kako na nivou cijelog organizma, tako i na nivou njenih stanica, tkiva i organa.

Posebna pozornost tokom pisanja ovog udžbenika je posvećena sistematici poljoprivrednih biljaka. U sklopu proučavanja i prezentiranja ove tematike, poljoprivredne biljke su razvrstavane prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, no pri tome su predmet obrade bili samo oni redovi, porodice i biljne vrste koje su od većeg značaja za poljoprivrednu proizvodnju.

Autor ove knjige se nada da će napisani udžbenik biti od koristi studentima pri savladavanju gradiva iz predmeta 'Poljoprivredna botanika', ali i svima ostalima koji žele steći ili proširiti svoje znanje o poljoprivrednim biljkama.

Na kraju ovog predgovora autor udžbenika koristi priliku da se zahvali recenzentima prof. dr. Mihaeli Britvec i prof. dr. Valeriji Dunkić na volji da budu recenzenti ovog rukopisa, na trudu uloženom u pregledu rukopisa, te na svim danim sugestijama koje su prihvaćene i implementirane pri konačnoj pripremi rukopisa za objavljivanje.

Posveta

U svijetu ispraznih riječi i proračunatih postupaka jedini stvarni kriterij vrjednovanja čovjeka je način njegova življenja. Ova knjiga je pisana sa željom da bude dostojna načina življenja prof. dr. Ljubomira Mišića. Njegovom liku i djelu je ova knjiga i posvećena.

Autor

SADRŽAJ

1. Uvod	1
2. Evolucijski razvoj oblika biljnog organizma	6
2.1. Tok evolucijskog razvoja oblika biljnog organizma.....	6
2.1.1. Osnovni koncepti u izgradnji oblika biljnog tijela	18
2.2. Podjela biljnih organizama prema stupnju evolucijskog razvoja	19
2.2.1. Osnovne karakteristike prokariotskih organizama	19
2.2.2. Osnovne karakteristike eukariotskih organizama.....	23
2.2.3. Osnovne karakteristike virusa.....	24
3. Citologija	26
3.1. Hemijski sastav biljne stanice	30
3.1.1. Voda	30
3.1.2. Organske supstance	36
3.1.2.1. Nukleinske kiseline	37
3.1.2.2. Proteini	39
3.1.2.3. Lipidi	46
3.1.2.4. Ugljikohidrati	53
3.1.2.5. Sekundarni metaboliti	65
3.1.3. Neorganske supstance	71
3.2. Građa i uloga staničnih organela	77
3.2.1. Jedro	81
3.2.1.1. Stanične diobe	86
3.2.2. Mitohondriji	93
3.2.2.1. Aerobno disanje	94
3.2.3. Plastidi	101
3.2.3.1. Hromoplasti	102
3.2.3.2. Leukoplasti	104
3.2.3.3. Hloroplasti	106
3.2.3.3.1. Fotosinteza	110
3.2.4. Endoplazmatski retikulum	119
3.2.5. Golgijev kompleks (Goldžijev aparat)	120
3.2.6. Lizosomi	121
3.2.7. Citoskelet	122
3.2.8. Citosomi (mikrotjelešca)	124
3.2.9. Sferosomi	124
3.2.10. Ribosomi	125
3.2.11. Stanične membrane	127
3.3. Produkti životne aktivnosti protoplasta biljne stanice	133
3.3.1. Stanična stijenka	133
3.3.1.1. Sekundarne promjene stanične stijenke	136
3.3.2. Fiziološki aktivne materije	139
3.3.2.1. Enzimi	139
3.3.2.2. Fitohormoni	140
3.3.2.3. Vitamini	148
3.3.2.4. Antibiotici	152
3.3.2.5. Fitoncidi	153

3.3.3. Kristali kalcijeva oksalata	153
3.3.4. Vakuola i stanični sok	154
4. Histologija	157
4.1. Tvorna tkiva (meristemi)	161
4.1.1. Primarni meristemi	163
4.1.1.1. Vegetativna kupa izdanka	163
4.1.1.2. Vegetativna kupa korijena.....	165
4.1.1.3. Cvjetna kupa	166
4.1.1.4. Fascikularni kambij	166
4.1.1.5. Zona meristemskih stanica u periciklu korijena	167
4.1.1.6. Interkalarni meristem.....	168
4.1.2. Sekundarni meristemi	168
4.1.2.1. Felogen (plutni kambij).....	168
4.1.2.2. Interfascikularni kambij	170
4.1.2.3. Perikambij korijena	170
4.1.2.4. Traumatični meristem.....	171
4.1.3. Meristemoidi	171
4.2. Trajna tkiva.....	172
4.2.1. Osnovna ili parenhimska tkiva	172
4.2.1.1. Parenhim za fotosintezu	172
4.2.1.2. Parenhim za skladištenje.....	174
4.2.1.3. Parenhim za provođenje.....	176
4.2.2. Kožna tkiva	177
4.2.2.1. Epidermis.....	177
4.2.2.2. Peridermis (pluto) i mrtva kora	180
4.2.3. Mehanička tkiva	182
4.2.3.1. Kolenhim	183
4.2.3.2. Sklerenhim.....	184
4.2.3.3. Raspored mehaničkih tkiva	185
4.2.4. Provodna tkiva	186
4.2.4.1. Ksilem.....	187
4.2.4.2. Floem.....	189
4.2.4.3. Provodni snopići.....	190
4.2.5. Apsorpcijska tkiva	194
4.2.5.1. Tkiva za apsorpciju vode i mineralnih supstanci	194
4.2.5.2. Tkiva za apsorpciju vode i organskih supstanci	196
4.2.6. Tkiva za izlučivanje (sekretorna tkiva)	196
4.2.6.1. Endogena sekretorna tkiva	197
4.2.6.2. Egzogena sekretorna tkiva (žljezdana tkiva)	199
5. Građa biljnih organa	205
5.1. Vegetativni biljni organi	213
5.1.1. Korijen	213
5.1.1.1. Primarna građa korijena	218
5.1.1.2. Sekundarna građa korijena	221
5.1.1.3. Metamorfoze korijena.....	222
5.1.1.4. Simbioze korijena s mikroorganizmima	227
5.1.2. Stabljika	229
5.1.2.1. Morfološka građa stabljike	229

5.1.2.2. Anatomska građa stabljike	237
5.1.2.2.1. Primarna građa stabljike monokotiledona i dikotiledona ..	237
5.1.2.2.2. Sekundarna građa stabljike dikotiledona	242
5.1.2.2.3. Anatomska građa stabljike vodenih biljaka	246
5.1.2.3. Metamorfoze stabljike	247
5.1.3. List	252
5.1.3.1. Kategorije listova	252
5.1.3.2. Morfološka građa lista	256
5.1.3.3. Anatomska građa lista.....	266
5.1.3.3.1. Anatomska građa lista dikotiledona	267
5.1.3.3.2. Anatomska građa lista monokotiledona	269
5.1.3.3.3. Anatomska građa lista vodenih biljaka	272
5.1.3.4. Metamorfoze lista.....	273
5.2. Generativni biljni organi	277
5.2.1. Cvijet	277
5.2.1.1. Građa cvijeta	278
5.2.1.1.1. Cvjetna loža	278
5.2.1.1.2. Cvjetni omotač (perijant).....	279
5.2.1.1.3. Andrecej	282
5.2.1.1.4. Ginecej	287
5.2.1.1.5. Osnovne razlike u građi između cvjetova	292
5.2.1.2. Cvjetne formule i dijagrami	297
5.2.1.3. Cvati i njihova klasifikacija.....	300
5.2.1.3.1. Monopodijalne cvati	300
5.2.1.3.2. Simpodijalne cvati	302
5.2.2. Oprašivanje	303
5.2.3. Oplodnja	307
5.2.4. Sjeme	310
5.2.4.1. Embrij.....	310
5.2.4.2. Endosperm	313
5.2.4.3. Sjemena ljuska	315
5.2.4.4. Morfološke i fiziološke karakteristike sjemena	316
5.2.5. Plodovi i njihova klasifikacija	318
5.2.5.1. Jednostavni (monantokarpni) plodovi.....	318
5.2.5.1.1. Pojedinačni (posebni) plodovi	318
5.2.5.1.2. Zbirni plodovi	322
5.2.5.2. Složeni (poliantokarpni) cvjetovi	322
6. Sistematika biljaka.....	324
6.1. Razred Magnoliatae (dikotiledone biljke)	331
6.1.1. Podrazred Magnoliidae	332
6.1.1.1. Red Magnoliales.....	333
6.1.1.2. Red Laurales	335
6.1.1.3. Red Piperales.....	336
6.1.1.4. Red Aristolochiales	337
6.1.1.5. Red Ranunculales	339
6.1.1.6. Red Papaverales	342
6.1.2. Podrazred Hamamelidae	344
6.1.2.1. Red Fagales.....	345

6.1.2.2. Red Juglandales.....	347
6.1.2.3. Red Urticales.....	348
6.1.3. Podrazred Caryophyllidae	352
6.1.3.1. Red Caryophyllales.....	352
6.1.3.2. Red Plumbaginales	358
6.1.3.3. Red Polygonales.....	359
6.1.4. Podrazred Dilleniidae.....	361
6.1.4.1. Red Capparales.....	362
6.1.4.2. Red Malvales.....	365
6.1.4.3. Red Primulales	367
6.1.4.4. Red Violales.....	368
6.1.5. Podrazred Rosidae	371
6.1.5.1. Red Rosales.....	372
6.1.5.2. Red Fabales.....	380
6.1.5.3. Red Apiales.....	385
6.1.5.4. Red Euphorbiales	388
6.1.5.5. Red Geraniales	391
6.1.6. Podrazred Asteridae.....	393
6.1.6.1. Red Asterales.....	394
6.1.6.2. Red Dipsacales.....	401
6.1.6.3. Red Lamiales.....	405
6.1.6.4. Red Scrophulariales.....	410
6.1.6.5. Red Solanales.....	415
6.2. Razred Liliatae (monokotiledone biljke)	420
6.2.1. Podrazred Liliidae	420
6.2.1.1. Red Liliales.....	421
6.2.1.2. Red Orchidales.....	427
6.2.2. Podrazred Commelinidae	433
6.2.2.1. Red Cyperales	433
6.2.2.1.1. Porodica Cyperaceae.....	433
6.2.2.1.2. Porodica Poaceae	437
Pregled obrađenih taksona kritosjemenjača.....	461
Literatura.....	469

1. Uvod

Naučni pristup upoznavanju biljaka i težnja da se biljke na određen način opišu i klasificiraju usko je vezana uz potrebu čovjeka da upozna biljni svijet oko sebe. Prepoznavanje biljaka, bilo kao potencijalni izvor hrane ili lijek za neke bolesti, često je predstavljalo ključni faktor opstanka čovjeka u određenom vremenu i prostoru. Štoviše, biljke su neotuđivi dio evolucije čovjeka, a biološki promatrano i osnovni preduvjet za njegov postanak i življenje.

Od brojnih uloga biljaka za postanak, življenje i opstanak čovjeka na planeti Zemlji, neke su od posebne važnosti:

- Provođenjem fotosinteze biljke stvaraju kisik potreban za disanje čovjeka, ali i za stvaranje ozona kojim se površina Zemlje, a samim time i čovjek štiti od negativnog djelovanja Sunčevog zračenja.
- Biljke procesom fotosinteze stvaraju složene organske spojeve (šećere) koji su osnova prehrambenih lanaca većine organizama na Zemlji, uključujući i čovjeka.
- Biljke su sastavni dio gotovo svih ekosustava na Zemlji, te uveliko utječu na klimu, sastav tla, te kruženje biogenih elemenata u biosferi.
- Biljke služe čovjeku kao izvor hrane ili kao sirovina u prehrambenoj, ali i u drugim granama industrije.
- Biljke svojim metabolizmom stvaraju različite metabolite koji u velikoj mjeri utječu na održavanje zdravlja čovjeka ili pak potpomažu liječenje nastalih oboljenja.

Prvi zapisi u kojima se opisuju biljke te navode njihova ljekovita svojstva vezuju se uz vrijeme prije nove ere, a napisali su ih Kinezi, Asirci, Babilonci, Egipćani, Grci i Rimljani. Smatra se da je prva knjiga o biljkama djelo kineskog cara Shen Nonga napisana oko 3700. godine prije nove ere (pr. n. e.), a svoj doprinos razvoju botanike u to doba dali su i Asirci i Babilonci koji su podatke o biljkama zapisivali klinopisom na pločicama. Drevni Egipćani su pak podatke o biljkama zapisivali na papirusima koji su se izrađivali iz srčike trske (*Cyperus papyrus* L). Najznačajniji papirus iz tog doba, a da u sebi sadrži povezanost sa biljkama tj. uz njihov značaj u medicini, je Ebersov papirus nastao oko 1550. godine pr. n. e.

Pravi procvat u sferi proučavanja biljaka zabilježen je u antičkoj kulturi. Veliki grčki naučnik toga vremena Hipokrat (460 - 377 godine pr. n. e.) opisao je oko dvije stotine ljekovitih biljaka, dok je Teofrast (371 - 286 pr. n. e.) u svom djelu '*Historia plantarum*' taj broj povećao na pet stotina. Navedene biljke je klasificirao u zeljaste biljke, grmove i drveće, a unutar toga na kultivirane, vodene, zimzelene i listopadne. Iako je nastala davno, ova klasifikacija se smatra prvom pravom klasifikacijom biljaka, te se čak i danas koristi kod izučavanja klasifikacije/sistematike biljaka. Izuzev djela '*Historia plantarum*', Teofrast je i autor djela '*De causis plantarum*' u kojem je iznio svoje viđenje uzroka rasta i razmnožavanja biljaka, ali i utjecaja okolišnih faktora na njihov razvoj. U

navedenom djelu Teofrast je pisao i o bolestima koje mogu ugroziti biljni svijet, te o okusima, mirisima i specifičnim svojstvima određenih biljnih vrsta.

Uz Teofrasta, veliki doprinos proučavanju biljaka u antičko vrijeme dao je i grčki naučnik Pedanius Dioskorides koji je u svom djelu '*Materia medica*' opisao oko šest stotina biljaka s akcentom na njihova ljekovita svojstva. Biljke su u knjizi bile poredane abecednim redom s tim da je za svaku biljnu vrstu uz grčko ime postojalo i niz sinonima iz drugih jezika koji su se koristili za imenovanje opisane biljne vrste. Djela Teofrasta i Dioskoridesa su bila osnova za daljnje proćuvanje biljaka tj. razvoja botanike kao posebne naućne oblasti, te se stoga navedeni naućnici s pravom smatraju zaćetnicima botanike kao fundamentalne nauke.

U tzv. rimskoj kulturi koja je postepeno nasljećivala grćku, veliki doprinos razvoju botanike su dali Gaj Plinije Sekund poznatiji kao Plinije Stariji, Marko Porćije Katon te Lucije Junije Moderat Kolumela. Plinije stariji (23-79 g. n. e.) je napisao kapitalno djelo '*Naturalis historia*', koje je sadržavalo ćak trideset i sedam svezaka. On opisuje preko hiljadu biljaka, a nazivi za pojedine biljke koji su navedeni u djelu zadrćali su se i do današnjih dana (Fagus, Quercus, Castanea, Corylus, Alnus, Ulmus, Pinus). Za razliku od Plinija Starijeg, Katon i Kolumela su fokus svog istraćivanja usmjerili na one biljke koje se koriste u ishrani ljudi, ćto je u konaćnici rezultiralo izdvajanjem poljoprivrede, a samim time i poljoprivredne botanike kao posebne naućne discipline.

Od tzv. rimskog razdoblja pa sve do 17. stoljeća na polju proućavanja biljaka nije doćšlo do znaćajnijeg progresa, ćto je u prvom redu bila posljedica negativnog utjecaja tadašnjih teoloćkih ućčenja u Evropi na razvoj svih prirodnih nauka. Postepeno slabljenje utjecaja teoloćkih ućčenja tog doba na drućstveni ćivot u Evropi, ali i otkriće 'Novog svijeta' koje je sa sobom donijelo i upoznavanje sa velikim brojem novih biljnih vrsta, povećalo je interes drućstva za proućavanjem biljaka. Dodatni vjetar u leća proućavanju biljaka tj. razvoju botanike u tom dobu dao je napredak tehnike i tehnologije, ćto je za posljedicu imalo otkriće razlićitih urećdaja koji su omogućili da se bolje upozna biljni svijet. Svakako revolucionarno otkriće u tom pogledu je bilo otkriće mikroskopa, urećdaja koji omogućava da se vide i promatraju dijelovi biljke koji nisu vidljivi golim okom. Otkriće mikroskopa pripisuje se naućniku Antoni van Leeuwenhoeu, iako je i ranije bilo uspješnih pokućaja da se uveća slika predmeta kojega se gleda, ali ne u vidu statićnog urećdaja. Antoni van Leeuwenhoek je sredinom 17. stoljeća uspio konstruirati optićki urećdaj sa jednom lećom pomoću koje se proizvodila uvećana slika promatranog objekta. Ovaj urećdaj je u svom prvobitnom izdanju bio u mogućnosti da poveća sliku promatranog objekta ćak i do 270 puta, ćto je za ono vrijeme bilo od epohalnog znaćaja za proućavanje morfologije i anatomije biljaka. Upravo zahvaljujući otkriću mikroskopa i njegovom korićenju doćšlo je do spoznaje da se svaki biljni organizam, odnosno dio biljke, sastoji od stanica. Autor te spoznaje je engleski istraćivać Robert Hooock koji je u svojoj studiji iz 1665. godine iznio tezu da se biljno tkivo sastoji iz mnogo manjih, osnovnih

jedinica međusobno povezanih u jedinstvenu cjelinu. Do tih je zaključaka došao promatrajući pluto pod mikroskopom i uočavajući veliki broj komorica, koje izvana podsjećaju na pčelinje saće. Komorice je nazvao cells (stanice), a taj naziv se zadržao i do danas.

Potvrdu teze da se svaki biljni organizam sastoji od stanica iznio je u svojoj studiji iz 1838. godine i njemački botaničar Matthias J. Schleiden, da bi godinu dana kasnije njemački zoolog Theodor Schwann to isto utvrdio i za životinjske organizme. Ova dva naučnika su na temelju svojih istraživanja predložili i usvajanje tzv. stanične teorije koja je uskoro postala i općeprihvaćena. Prema toj teoriji, stanica je osnovna građevna i funkcionalna jedinica svakoga živog bića, a svaki organizam građen je od jedne ili više stanica. Njemački naučnik Rudolf L. K. Virchow je proširio ovu teoriju utvrdivši da stanice mogu nastati samo iz već postojećih živućih stanica. Iz tog vremena potječe i njegova poznata latinska izreka 'Omnis cellula e cellula' što u prevodu znači 'Sve stanice nastaju iz stanica'.

U 18. i 19. stoljeću botanika je dobila epitet fundamentalne nauke, a zasluge za to u prvom redu pripadaju naučnicima Carl fon Linneu i Charlesu Darwinu. Carl fon Linne (1707 - 1778) je u imenovanju biljnih vrsta uveo binarnu nomenklaturu koja se koristi i danas, te se stoga smatra začetnikom sistematike biljaka kao posebne naučne discipline unutar botanike. Osim toga jasno je definirao pojam biljne vrste kao osnovne sistematske jedinice u sistematici biljaka, a također je definirao niže i više sistematske jedinice u odnosu na biljnu vrstu. Charles Darwin (1809 - 1882) je u svojim naučnim studijama, posebno u svom djelu 'Postanak vrsta na temelju prirodne selekcije' iz 1859. godine ukazao na porijeklo biljaka i njihovu međusobnu srodnost i odstupanja u skladu sa historijom razvitka biljnog svijeta. Nadalje, postavio je temelje moderne teorije evolucije prema kojoj se svi životni oblici pojavljuju i razvijaju kao rezultat prirodne selekcije.

U 19. stoljeću, razvoju botanike, te biologije u cjelini, značajno je doprinio i naučnik Gregor Mendel (1822 - 1884). On je radeći na ukrštavanju biljaka ustanovio osnovne principe nasljeđivanja (poznate pod nazivima Prvi i Drugi Mendelov zakon) te je tako otvorio put razvoju nove naučne biološke discipline - genetike.

20. stoljeće se može smatrati stoljećem ekspanzije kada je proučavanje biljaka u pitanju. Razvoj tehnike i tehnologije, posebno na polju usavršavanja mikroskopa te kreiranja uređaja sposobnih da identificiraju i kvantificiraju metabolite biljke, omogućio je bolji uvid u samu građu stanice, ali i u fiziološke procese koji se odvijaju u njima. Takav progres na polju proučavanja biljaka stvorio je preduvjete za podjelu botanike na niz naučnih disciplina koje se zbog svoje obimnosti mogu posmatrati zasebno, premda su međusobno poprilično povezane i isprepletene.

Značajnije naučne discipline koje se danas izučavaju u okviru botanike su **morfologija, anatomija, fiziologija, sistematika i geobotanika biljaka.**

Morfologija biljaka u užem kontekstu proučava oblik i vanjsku građu biljnih organa te biljnog organizma u cjelini, a što je u direktnoj uzročno-posljedičnoj vezi sa svim funkcijama biljnog organizma. Na osnovu oblika kojeg biljka stvara i same njene vanjske građe vrlo lako se može utvrditi međusobna srodnost između pojedinih biljnih vrsta, ali i ustanoviti stupanj njihovog evolucijskog razvoja. U širem kontekstu morfologija biljaka predstavlja multidisciplinarno područje koje koristi saznanja iz ostalih botaničkih disciplina sa nakanom da objasni način postanka pojedinih oblika biljnih organizama, te njihove pretvorbe i prilagodbe različitim okolišnim uvjetima.

Anatomija biljaka predstavlja jednu od temeljnih naučnih disciplina unutar botanike, a svrha joj je izučavanje unutrašnje građe biljnog organizma, kako na razini stanica, tako i na razini tkiva i organa. U skladu s tim anatomija biljaka se dijeli na citologiju, histologiju i organografiju. Promatrano s obzirom na cilj istraživanja, anatomija biljaka se dodatno može podijeliti na opisnu, fiziološku, sistematsku, ekološku, patološku i eksperimentalnu anatomiju.

Opisna anatomija se bavi opisom same unutrašnje građe biljke, ne stavljajući u fokus značaj te građe za funkcioniranje biljke, dok fiziološka anatomija daje pažnju na funkciju istraživanih dijelova biljke, ali pri tome pravi poveznicu sa opisanom građom. Sistematska anatomija proučava unutrašnju građu biljke sa nakanom utvrđivanja srodnosti ili različitosti između istraživanih biljaka, ekološka anatomija istražuje promjene u unutrašnjoj građi biljke ovisno o ekološkim uvjetima u kojima biljke egzistiraju, a patološka anatomija izučava promjene u unutrašnjoj građi biljke nastale usljed napada određenih patogena ili pak poremećaja u ishrani same biljke. Sve one zajedno imaju svrhu da dovedu do novih spoznaja u anatomiji biljaka ili da objasne postojeće.

Fiziologija biljaka je naučna disciplina koja se bavi proučavanjem svih životno važnih procesa u biljci, te funkcija njenih sastavnih dijelova, kako na razini stanica, tako i na razini tkiva i organa.

Sistematika biljaka je botanička disciplina koja ima zadatak da komparativnim istraživanjem morfoloških i anatomske karakteristike pojedinih biljaka ustanovi njihovo uzajamno srodstvo, te da ih na osnovu toga odredi i svrsta u prirodni sustav. Svrha sistematike je da omogući neophodan pregled velikog broja biljaka, te da prikaže njihovu međusobnu srodnost i odstupanja u skladu sa historijom biljnog svijeta - filogenijom.

Geobotanika biljaka izučava zakonitosti rasprostriranja biljnih vrsta i biljnih zajednica na Zemlji.

U širem kontekstu botanika uključuje i **ekologiju**; naučnu disciplinu koja proučava odnos biljke prema okolišu, **fitocenologiju**; naučnu disciplinu koja proučava biljne zajednice, te **fitopaleontologiju ili paleobotaniku**; naučnu disciplinu koja proučava pojavljivanje, razvoj i izumiranje biljnih vrsta u prošlosti. Postoje i botaničke discipline koje se bave proučavanjem samo određenih biljnih vrsta kao što su: **briologija** (naučna disciplina koja proučava

mahovine), **dendrologija** (naučna disciplina koja proučava drvenaste biljke) i slično. Kako se botanika bude razvijala zasigurno će unutar nje doći do izdvajanja ili stvaranja novih naučnih disciplina, a svrha navedenog je omogućavanje lakšeg snalaženja u ogromnoj količini naučnih podataka o biljkama koje su nam danas dostupne.

Nadalje, u okviru botanike su se razvile i formirale primijenjene botaničke discipline kod kojih se spoznaje o biljkama kombiniraju s drugim naučnim područjima. U takve primijenjene discipline spadaju šumarstvo, poljoprivredna botanika, fitofarmacija, te u novije vrijeme ekonomska botanika.

Za studente koji izučavaju poljoprivredu od iznimne važnosti je proučavanje poljoprivredne botanike te će stoga fokus ove knjige biti usmjeren upravo na ovu primijenjenu botaničku naučnu disciplinu. Shodno navedenom, osnovni cilj ove knjige je olakšati studentima poljoprivrednih i srodnih nauka razumijevanje temeljnih spoznaja o građi i funkciji biljaka s posebnim naglaskom na biljne vrste značajne za poljoprivrednu djelatnost.

2. Evolucijski razvoj oblika biljnog organizma

Od antičkih vremena pa sve do druge polovine 20. stoljeća živi se svijet dijelio na dva velika carstva: biljno (Plantae) i životinjsko (Animalia). U okviru biljnog carstva ubrajali su se svi organizmi koji su imali sposobnost obavljanja fotosinteze, te čije su stanice bile obložene celuloznom staničnom stijenkom. Naspram tome, životinjsko carstvo su sačinjavali organizmi koji nisu imali sposobnost obavljanja fotosinteze niti su bili građeni od stanica obloženih celuloznom staničnom stijenkom, ali su bili sposobni da se kreću i prilagođavaju okolinskim uvjetima, te da se hrane drugim organizmima ili njihovim ostacima.

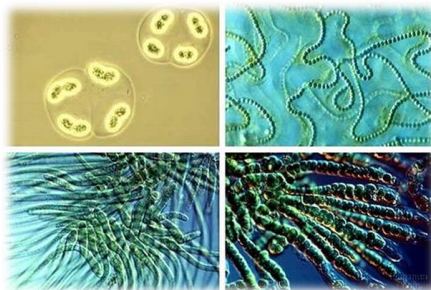
Kako je spoznaja o živom svijetu rasla, posebno na području građe i funkcije stanica, došlo je do određenih izmjena u klasifikaciji živog svijeta. Prva izmjena u tom kontekstu se odnosila na izdvajanje bakterija i modrozelenih algi (organizmi bez pravog jedra) iz biljnog carstva u posebno carstvo (Monera), a koje je opet svrstano u posebno nadcarstvo prokariota (Procaryota). Svi ostali organizmi svrstani su u nadcarstvo eukariota (Eucariota) s tim da je u okviru već suženog carstva biljki (Plantae) došlo do novog raščlanjivanja na tri posebna carstva: protiste (Protista), gljive (Fungi) i biljke (Plantae).

S gledišta pripadnosti pojedinih organizama novoformiranom carstvu Plantae postoje oprečna mišljenja među botaničarima i biolozima u cjelini. Neki naučnici zastupaju tezu da se u carstvo Plantae ubrajaju samo mahovine (Bryophyta), papratnjače (Pteridophyta) i cvjetnjače ili sjemenjače (Anthophyta ili Spermatophyta) tj. više biljke po prijašnjoj klasifikaciji, dok neki naučnici zastupaju tezu da uz navedene organizme carstvu Plantae pripadaju gljive (Mycophyta) te zelene (Chlorophyta), smeđe (Phaeophyta) i crvene alge (Rhodophyta), odnosno dio nižih biljaka po prijašnjoj klasifikaciji. U svakom slučaju sadašnje općeprihvaćeno biljno carstvo je u odnosu na prijašnje klasifikacije biljaka znatno suženo.

2.1. Tok evolucijskog razvoja oblika biljnog organizma

Ako se promatra tok evolucijskog razvoja oblika biljnog organizma neupitno je da je isti započeo od prokariota, te da se idući od prokariota do viših biljaka mijenjao i usložnjavao. Smatra se da su prvi organizmi (prokarioti) bili loptastog oblika, malih dimenzija i jednostavne građe te da su nastanjivali vodenu sredinu. Shodno pronađenim fosilima njihovo formiranje na planeti Zemlji se vezuje za razdoblje od prije 3.7 milijardi godina, premda postoje teorije koje tvrde da je do navedenog došlo i ranije. Neovisno o vremenu pojave prvih organizama na Zemlji, ono što se sa sigurnošću može tvrditi je činjenica da je u vrijeme nastajanja prvih organizama količina kisika u atmosferi bila vrlo mala, što je za posljedicu imalo mogućnost razvitka samo onih prokariota kojima kisik nije bio nužan za razvoj, štoviše kisik je za njih bio toksičan. U takvim uvjetima življenja mijenjao se oblik prokariota, od loptaste forme, preko končaste, štapičaste, pločaste... ovisno prvenstveno o njihovom načinu hranjenja u vodi.

Među tim prvotnim organizmima nalazile su se i cijanobakterije koje su u tim uvjetima življenja stekle sposobnost provođenja fotosinteze, a upravo ta činjenica je utrla put ka nastajanju složenijih oblika stanice, ali i ono što je mnogo važnije za evoluciju biljnih organizama, omogućila je postepeno prelažanje života iz vodene sredine na kopno. Naime, cijanobakterije su provođenjem fotosinteze sebi stvarale hranu neophodnu za život, ali istodobno i kisik koji se oslobađao u atmosferu (slika 1.).



Slika 1. Oblici cijanobakterija
(slika preuzeta sa: <https://microbewiki.kenyon.edu>)

S obzirom da su cijanobakterije bile dominantan oblik života kako u periodu nastanka prvih organizama tako i u narednim periodima, sadržaj kisika u atmosferi se značajno mijenjao, a samim time mijenjali su se i uvjeti okoline za življenje. Preciznije rečeno, sadržaj kisika u atmosferi se povećao do te mjere da su organizmi koji na njega nisu bili prilagođeni iščezavali, dok su organizmi kojima kisik nije smetao za razvoj zauzimali njihovo mjesto. Postepena promjena sastava atmosfere je stvorila i preduvjete za stvaranje kompleksnijih tipova stanica (eukariotske stanice), a zatim i njihovog udruživanja.

Odgovor na pitanje kako je nastala prva eukariotska stanica je od ključnog značaja kako s gledišta razumijevanja evolucije biljne stanice tako i s gledišta razumijevanja razloga udruživanja eukariotskih stanica u šire zajednice tj. nastanka prvih višestaničnih organizama.

Postoji teorija da je prva eukariotska stanica nastala endosimbiozom između tipične anaerobne prokariotske stanice koja je predstavljala domaćina i prokariotske stanice sposobne da obavlja fotosintezu (preteča kloroplasta). Prema istom principu novoformirana stanica je u bliskoj budućnosti 'usvojila' u svoj citosol i prokariotsku stanicu koja je producirala energiju uz pomoć kisika (preteča mitohondrija) što je stvorilo preduvjete za formiranje tipične eukariotske stanice. Ova teorija je poznata pod nazivom endosimbotska teorija, a prva verzija te teorije je obznanjena 1905. godine od strane botaničara Konstantina Mereschkowskog. Osnova njegovog poimanja nastanka eukariotske stanice je sljedeća: kloroplasti u eukariotskoj stanici su u suštini reducirane cijanobakterije koje su ušle u simbiozu sa heterotrofnim domaćinom, pri čemu je

i sami domaćin također rezultat ranije simbioze između heterotrofne ameboidne stanice i manjeg 'mikrokokalnog' endosimbionta iz kojeg je nastalo jedro/jezgra.

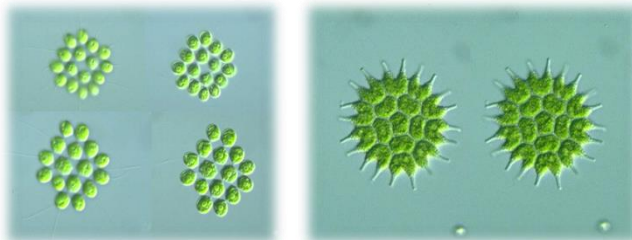
Nedostatak navedene teorije je što u njoj ne postoji objašnjenje za porijeklo mitohondrija te je istu francuski biolog Paul Portier 1918. godine nadogradio i to na način da je iznio hipotezu da su mitohondriji također prokariotskog porijekla kao i hloroplasti, te da su ušli u sastav eukariotske stanice kao rezultat endosimbioze sa stanicom domaćina. Slična zapažanja iznio je i naučnik Ivan Wallin 1927. godine. Sva njihova razmišljanja je 1967. godine Lynn Sagan (kasnije Margulis) sublimirala u jednu cjelinu uz jasno naglašavanje sljedećih postulata: organeli mitohondriji i hloroplasti u eukariotskoj stanici su prokariotskog porijekla, ali potječu od različitih endosimbionata. Bič prisutan kod pojedinih eukariotskih stanica je također prokariotskog porijekla (spiroheta), a njegova prisutnost je isto rezultat endosimbioze.

Poslije Sagan razvija se mnoštvo sličnih hipoteza vezanih uz nastajanje prve eukariotske stanice, a razlike među njima se najvećim dijelom odnose na razmimoilaženja oko toga da li je evolucija eukariotske stanice išla prije ili usporedno sa evolucijom mitohondrija. Neovisno o tome, svi pobornici endosimbiotske teorije se slažu u tezi da je simbioza cijanobakterija sa prokariotom domaćinom bila preteča stvaranja ne samo eukariotske biljne stanice, već eukariotskih organizama u cjelini.

Prvi eukariotski organizmi koji su se pojavili na Zemlji bile su alge. Premda je njihov princip nastajanja poprilično jasan, on u svojoj osnovi nije bio uvijek isti jer nisu uvijek iste cijanobakterije i isti prokarioti endosimbiozom stvarali odgovarajuću zajednicu. Shodno tome, prvi eukariotski jednostanični organizmi tj. alge su se međusobno značajno razlikovale (zelene alge, smeđe alge, alge kremenjašice, itd.), a najstariji njihov pronađeni fosilni nalaz pripada algi *Grypania spiralis* i smatra se da je star 2.2 milijarde godina.

Ono što je za evoluciju biljaka bilo presudno je činjenica da je nastajanje, a zatim i širenje algi, značajno obogaćivalo atmosferu kisikom, što je ne samo davalo prednost eukariotskim organizmima u odnosu na prokariotske, već je utjecalo i na postepen prijelaz života iz vodene sredine na kopno. Naravno taj put nije bio vremenski kratak niti jednoobrazan, no ono što mu je prethodilo je bilo neupitno, a to je udruživanje stanica u odgovarajuće oblike višestaničnih eukariotskih zajednica. Takve zajednice su imale niz prednosti u odnosu na jednostanične. Međusobnim udruživanjem stanica stvarala se veća aktivna površina, a samim time i veća mogućnost iskorištavanja odgovarajućih resursa iz okoline potrebnih za rast i razvoj stanica. Nadalje, periferne stanice u tim zajednicama prirodom položaja su štatile unutrašnje stanice, što je podrazumijevalo i veće šanse za njihovo preživljavanje. Naspram tome, kod jednostaničnih organizama mogućnost preživljavanja usljed povreda su bile znatno manje, što je predstavljalo osnovni problem u njihovom egzistiranju, ali i razlog zbog čega je tokom evolucije došlo do udruživanja stanica.

Prva etapa u razvoju višestaničnih oblika algi iz jednostaničnih je bila stvaranje kolonija tj. nakupina stanica. Smatra se da su prve kolonije nastale ili kao rezultat spajanja slobodnih stanica ili kao rezultat njihovog neodvajanja nakon dijeljenja. U tim prvotnim kolonijama stanice su međusobno bile vrlo labavo povezane, a pretpostavka je da su sve stanice unutar takvih kolonija bile iste kako s gledišta građe tako i s gledišta funkcije. Zbog navedenoga, takve kolonije su nazvane monomornim kolonijama. Unutar stanica koje su gradile monomorfne kolonije je postepeno dolazilo do morfo-funkcionalne diferenciranosti, tj. do podjele rada između njih, a što je uvjetovalo formiranje novih oblika kolonija tzv. polimornih kolonija (slika 2.). Podjela rada je uvjetovala i promjenu oblika pojedinih stanica, što je u konačnici rezultiralo i različitošću oblika formiranih kolonija. Interesantan podatak vezan uz polimorfne kolonije je taj da je između stanica koje su ih gradile postojala međusobna ovisnost, tako da jedne nisu mogle živjeti bez prisutnosti drugih.



Slika 2. Prikaz monomornih (*Gonium pectorale*) i polimornih (*Pediastrum boryanum*) kolonija algi (slika preuzeta sa: <http://protist.i.hosei.ac.jp/>)

Vrlo važnu ulogu u evoluciji eukariotskih biljnih organizama, idući od polimornih kolonija prema složenim višestaničnim organizmima, imale su pojave grananja, izduživanja i spljoštavanja. Navedene pojave su nastale kao rezultat adaptacije biljnog tijela na uvjete okoline, a s ciljem što boljeg iskorištavanja njenih resursa. Usljed djelovanja navedenih pojava došlo je do uvećavanja relativne površine biljnog tijela, pri čemu su polimorfne kolonije poprimala različiti izgled: pločasti, trakasti, zvjezdasti, loptasti, lepezasti.... Stanice u takvim kolonijama su u pravilu međusobno bile povezane zajedničkim sluznim omotačem, sluznim drškama, sluznim cijevima ili odgovarajućim izraslinama stanice.

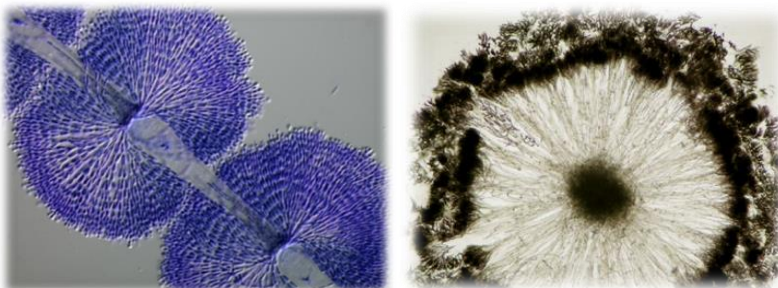
U daljnjem toku evolucije došlo je do diferenciranja i raščlanjivanja pojedinih grupa stanica unutar tijela (talusa) algi, a što je rezultiralo izdvajanjem tri osnovna oblika tijela/talusa višestaničnih algi: trihalnog (končastog), prividnoparenhimskog i parenhimskog oblika.

Trihalni (končasti) oblik tijela algi (slika 3.) se sastoji od niza stanica koje mogu formirati jednu ili više niti sa sposobnošću grananja u različitim pravcima pa se shodno tome mijenja i oblik alge. Unutar svake niti u pravilu se razlikuje trihom tj. nakupina vegetativnih stanica u nizu, te filament trihoma obavijen sarom tj. sluznim omotačem.



Slika 3. Trihalni oblik tijela (talusa) algi
(slika preuzeta sa: <https://bio.bg.ac.rs/>)

Prividnoparenhimski oblik talusa algi vodi porijeklo iz trihalnog oblika i to na način da je nastao srastanjem i preplitanjem trihoma. S obzirom na način njihovog srastanja i preplitanja mogu se razlikovati jednostavni oblici u kojima su trihomi međusobno isprepleteni u sluzi te složeni oblici u kojima trihome formiraju posebne osovine pa se razlikuju jednoosovinski ili višeosovinski tipovi prividnoparenhimskog oblika talusa algi. Unutar svake te osovine trihomi su na posebne načine razgranati i/li isprepleteni što definira i njihov izgled (slika 4.).



Slika 4. Jednoosovinski i višeosovinski prividnoparenhimski oblik tijela (talusa) algi
(slika preuzeta sa: <https://bio.bg.ac.rs/>)

Parenhimski oblik talusa višestaničnih algi je karakterističan za najsloženije građene višestanične alge (mrke i zelene alge).

Osnovne odlike ovih algi su sljedeće: vidljive su golim okom, neograničeno rastu, a stanice unutar njihovog talusa su izodijametrične, no funkcionalno jasno odijeljene. Rast takvog talusa se ostvaruje ili dijeljenjem svih stanica ili dijeljenjem lokaliziranih tvornih stanica koje mogu zauzimati apikalni, bazalni ili umetnuti položaj na talusu. Kod pojedinih vrsta algi parenhimskog oblika diferencijacija talusa je rezultirala kormoidnim oblikom talusa u kojem se jasno mogu razlikovati dijelovi koji podsjećaju na list, stabljiku i korijen (filoid, kauloid i rizoid) (slika 5.), što je otvorilo put ka formiranju najsloženijeg oblika biljnog tijela - kormusa.



Slika 5. Kormoidni oblik talusa alge (*Fucus distichus* L.)
(slika preuzeta sa: <https://www.ucg.ac.me/>)

Smatra se da su prvi biljni organizmi čiji je oblik tijela bio obilježen kormusom (kormofitske biljke tj. stablašice) nastanili kopno prije 450 milijuna godina i da su se razvili iz zelenih algi. Taj evolucijski tok od talofita ka kormofitima je bio složen i dugotrajan, a nastao je iz potrebe da se biljke što bolje adaptiraju životu na kopnu u smislu zaštite od prekomjernog zagrijavanja, gubitka vode, bržeg i lakšeg snabdijevanja vodom i hranjivima, održavanja u uspravnom položaju, te zaštite od različitih predatora.

U kontekstu postizanja navedenih ciljeva kod kormofita je došlo do značajnog mijenjanja površine i oblika samog tijela biljke, ali i formiranja posebnih organa: vegetativnih (čija je svrha služiti ishrani biljke) i generativnih (čija je svrha služiti razmnožavanju biljke, a s ciljem održavanja i širenja biljne vrste na odgovarajućem staništu).

Sublimirano, evolucijski razvoj biljaka uvjetovan prelaskom života iz vodene sredine na kopno bio je praćen mijenjanjem oblika i diferencijacijom unutar samog tijela biljke, što je za posljedicu imalo nastajanje posebnih sistematskih jedinica unutar kormofita: mahovina, paprati, golosjemenjaka i skrivenosjemenjaka.

Mahovine (Bryophyta) su među navedenim sistematskim jedinicama na najnižem stupnju razvoja. Ima ih oko 23 000 vrsta, jednostavne su građe, a tijelo im je ovisno o vrsti ili zadržalo oblik talusa ili poprimilo oblik u kojem je došlo do diferencijacije tijela na funkcionalno zasebne dijelove: rizoide (primitivno korijenje), stabalce i listiće. Prvi su kopneni biljni organizmi, žive na najrazličitijim, pretežno vlažnim staništima, premda postoje i oblici mahovina prilagođeni životu u slatkim vodama (*Riccia fluitans* L., *Fontinalis antipyretica* Hedw.).

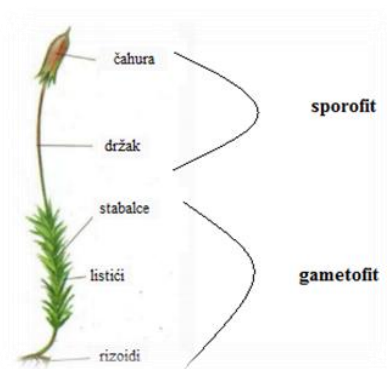
Mnoge vrste mahovina su epifiti, tj. žive pričvršćene za drugu biljku ili na deblima i granama drveća (slika 6.) ili na lišću biljaka (u tropskim kišnim šumama).



Slika 6. Epifitski način življenja mahovine
(slika preuzeta sa: <https://pixnio.com/hr/>)

Osnovna morfološka karakteristika mahovina je da su izuzetno niske rastom (visine su od 1 do 10 cm), te da nemaju diferenciran provodni sustav što znači da vodu i hranjive materije upijaju cijelom svojom površinom. Zbog nerazvijenosti provodnog sustava ubrajaju se u skupinu nevaskularnih biljaka.

Za razliku od nižih biljaka (talofita), mahovine se odlikuju jedinstvenim životnim ciklusom koji je obilježen heterofaznom izmjenom haploidne spolne (gametofit) i diploidne nespolne (sporofit) generacije. Zeleno tijelo mahovine predstavlja gametofit (spolnu generaciju) i isti je dominantan u odnosu na čahuru koja predstavlja sporofit (nespolnu generaciju) (slika 7.). Gametofit producira muške spolne organe (anteridije) u kojima se razvijaju spermatozoidi i ženske spolne organe (arhegonije) u kojima se razvijaju jajne stanice. Anteridiji i arhegonije, ovisno o vrsti mahovine, mogu biti zajedno na istoj biljci (jednodomne mahovine) ili odvojeno na zasebnim muškim i ženskim biljkama (dvodomne mahovine).



Slika 7. Tipična građa mahovine
(slika preuzeta sa: <https://edutorij.e-skole.hr/>)

Neovisno da li je riječ o jednodomnim ili dvodomnim mahovinama, spermatozoidi će se u vlažnim uvjetima (kada je kiša ili rosa) kretati pomoću vlastitih bičeva iz anteridija do jajne stanice u arhegoniju. Oplodnjom jajne stanice prvo nastaje diploidna zigota, te daljnjim mitotičkim diobama embrij iz

kojeg potom izraste sporofit sastavljen iz dva osnovna dijela: noge (haustorija) i čahure (sporangija), dok treći dio (držak) može, ali i ne mora biti prisutan. Uloga noge je pričvršćivanje sporofita za gametofit, ali i omogućavanje sporofitu da prima hranjiva preko gametofita, dok je uloga sporangija stvaranje haploidnih spora. Kada spore sazriju, dolazi do pucanja čahure te otpuštanja haploidnih spora koje u slučaju pada na vlažno tlo prokliju u posebne zelene nitaste strukture tzv. prokličnice ili protoneme. Na njima se stvaraju pupovi iz kojih se potom mitotičkim diobama razviju nova zelena tijela mahovina (gametofit), što stvara preduvjete za ponovnu izmjenu generacija.

Premda nema sigurnih fosilnih dokaza o precima mahovina, pretpostavka je da su to bile zelene alge iz razloga što su one posjedovale određene komponente koje su omogućavale život na kopnu: spermatozoide s bičevima, te pigment hlorofil potreban za provođenje fotosinteze i stvaranje kisika neophodnog za život na kopnu. Život na novom staništu uvjetovao je mijenjanje oblika pojedinih algi, ali i diferencijaciju unutar njihovog tijela, a što je u konačnici dovelo do nastanka mahovina.

Papрати (Pteridophyta) su prvi organizmi na kopnu s razvijenim provodnim sustavom, a pojavile su se na prijelazu iz silura u devon, prije 416 milijuna godina. U razdobljima paleozoika koja su uslijedila nakon devona, papрати, osobito drvenaste, su bile najzastupljenije biljke u kopnenoj vegetaciji Zemlje.

Za papрати je, kao i za mahovine, karakteristična heterofazna izmjena haploidne spolne (gametofit) i diploidne nespolne (sporofit) generacije, ali je bitna razlika između njih u tome što je kod papрати sporofit uvijek razvijeniji od gametofita. Ono što papрати dodatno razlikuje od mahovina jeste da papрати imaju pravi korijen, stablo i listove, ali ne sjemenku i cvijet što je odlika sjemenjača.

Prema klasifikaciji biljaka, papрати pripadaju odjeljku Pteridophyta koji se dalje dijeli u četiri razreda: (1) prapapрати (Psilophytatae), (2) crvotočine (Lycopodiatae), (3) preslice (Equisetatae) i (4) prave papрати (Filicatae).

Prapapрати (Psilophytatae) su prve papрати koje su se pojavile na planeti Zemlji, a obitavale su na prijelazu između silura i devona. To su istodobno bile i najstarije kopnene biljke s provodnim sustavom. Izumrle su u paleozoiku, a njihovi sačuvani ostaci su najčešće petrificirani ili karbonizirani.

Crvotočine (Lycopodiatae) su papрати čija se pojava na Zemlji vezuje za razdoblje prije otprilike 300 milijuna godina. Riječ je o zeljastim, zimzelenim biljnim vrstama s račvasto razgranatom stabljikom koja na sebi nose ogranke do 10 cm visine. Stabljika crvotočina je gusto obrasla listovima čija je građa vrlo jednostavna (imaju jednu provodnu žilu, dužine su do 2 cm i cjelovitog su ruba). Na stabljici su raspoređeni spiralno ili nasuprotno, s tim da neki listovi ostaju priljubljeni uz os ogranka ili stabljike, dok neki strše. Listovi crvotočina se bitno razlikuju po funkciji koju obavljaju. Postoje listovi čija je primarna uloga vezana uz provođenje fotosinteze (trofofili), a postoje i listovi koji nose sporangije

(sporofili). Na samoj stabljici mogu se izmjenjivati zone trofofila i sporofila (jedni iznad/ispod drugih), no kod većine crvotočina sporofili na smješteni na vrhovima ogranaka gdje grade strobilus, tvorevinu klasasto-češerolikog izgleda (slika 8.).



Slika 8. Crvotočina (*Lycopodium clavatum* L.)
(slika preuzeta sa: <https://belko.forumcroatian.com/>)

Kod velikog broja crvotočina (red Lycopodiales) svi su sporangiji unutar strobilusa međusobno jednaki i u njima nastaju jednake spore (izospore). Za razliku od njih, postoje i crvotočine (red Selaginellales) gdje je odvojen razvoj muškog i ženskog gametofita. Kod navedenih paprati sporangiji nisu identični već se razlikuju manji mikrosporangiji (gdje se obrazuje mnoštvo muških mikrospora) i veći makrosporangiji ili megasporangiji (gdje se obrazuju četiri ženske makrospore).

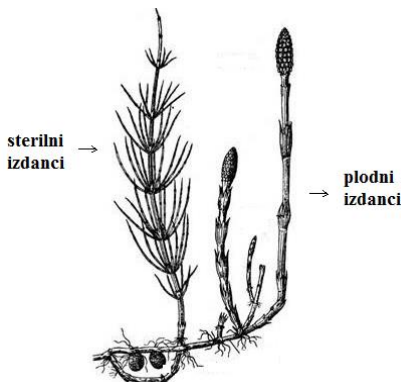
Neovisno o kojim crvotočinama je riječ, kada spore sazriju (nakon mejoze), dolazi do ispadanja spora na tlo te njihovog klijanja u odgovarajuću višu ili manje zelenkastu tvorevinu, ovisno da li rastu na zemlji ili pod zemljom (protalij). Na protaliju se s vremenom formiraju mala udubljenja (anteridiji i arhegoniji) gdje se stvaraju muške i ženske spolne stanice. Oplođnja je moguća samo pomoću vode (tj. kad se protalij smoči), a interesantan je podatak da može proći mnogo godina dok se ne steknu uvjeti za stapanje muške i ženske spolne stanice. No, onog trenutka kada se to desi kreće brzo propadanje protalija koji nakon oplođnje egzistira svega nekoliko sedmica. Za to vrijeme, a i poslije, zigota nastala stapanjem muške i ženske spolne stanice se mitotskim dijeljenjem i diferencijacijom pretvara u sporofit, odnosno novu jedinku, čime se završava jedan životni ciklus i stvara pretpostavka za početak novog.

Preslice (Equisetatae) su paprati čije se nastanak i razvoj vezuje uz geološku eru paleozoik. Konkretnije, preslicama pripadaju fosilni sfenofiti (zeljaste biljke iz reda Sphenophyllales koje su živjele od gornjega devona do perma), kalamiti (drvenaste paprati iz doba karbona i perma) te današnje zeljaste preslice koje su zastupljene samo rodom Equisetum. Interesantan je podatak da su kalamiti bili važni članovi tadašnjih šuma, iz kojih je nastao paleozojski kameni ugljen.

Paprati iz roda *Equisetum* se pojavljuju u kredi, a od živućih biljaka ovom rodu pripada oko tridesetak vrsta. Najpoznatija i najrasprostranjenija paprat iz roda *Equisetum* je poljska preslica (*Equisetum arvense* L.), a uz nju visoku rasprostranjenost imaju močvarna preslica (*Equisetum palustre* L.) i velika preslica (*Equisetum telmateia* Ehrh.) koje obitavaju u močvarama i vlažnim šumama.

Građa svih paprati iz roda *Equisetum* je u osnovi slična. Riječ je o zeljastim trajnicama s puzavim podankom i nadzemnom člankovitom, jednostavnom ili pršljenasto razgranjenom stabljikom. Listovi su im sitni, a raspored na stabljici im je pršljenast. Na vrhu stabljike, a često i na vrhu ogranaka, nalazi se skupina štitastih plodnih listova udruženih u tvorevinu klasasto-češerolikog izgleda (strobilus). Plodni listići s donje strane nose sporangije u kojima se stvaraju spore.

Pojedine preslice iz roda *Equisetum* imaju dvovrsne izdanke; sterilne koje služe za provođenje fotosinteze i plodne sa sporangijima u kojima se stvaraju spore (slika 9.). Nakon sazrijevanja, spore padaju na tlo i kliju u neugledan, do 1 cm dug, najčešće jednospolni protalij u kojem se zasebno formiraju anteridiji (mjesto stvaranja muških spora) i arhegoniji (mjesto stvaranja ženskih spora). Nakon oplodnje razvija se sporofit (nespolna generacija), odnosno nova jedinka, čime se završava jedan životni ciklus i stvara pretpostavka za početak novog.



Slika 9. Prikaz građe preslice (*Equisetum arvense* L.)
(slika preuzeta sa: <https://www.biologydiscussion.com/>)

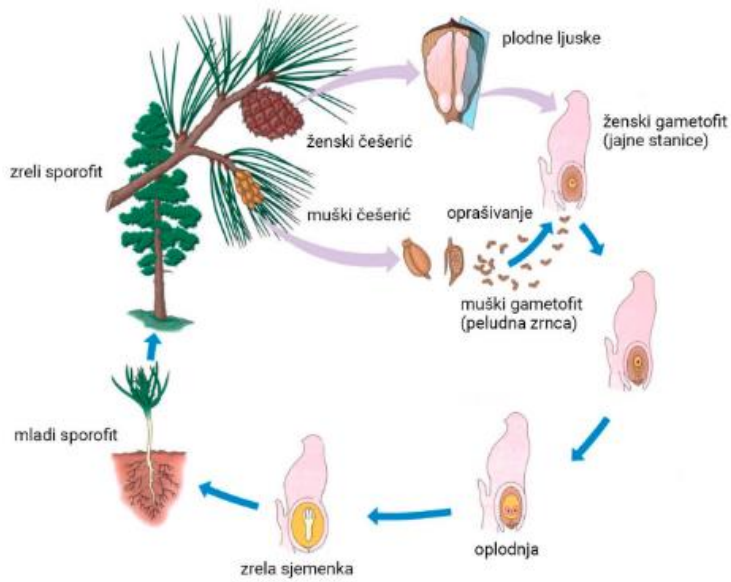
Prave paprati (Filicatae) najveća su skupina sadašnjih paprati koje uključuju približno 10 000 biljnih vrsta. To su uglavnom zeljaste trajnice, a samo neki tropski predstavnici (paprati iz roda *Cyathea* i *Dicksonia*) drvolike su paprati. U pravilu nastanjuju kopno, premda postoje i prave paprati koje nastanjuju vodene sredine (*Salvinia natans* (L.) All., *Marsilea quadrifolia* L.) Od kopnenih pravih paprati najrasprostranjenija je orlova paprat (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), slatka paprat (*Polypodium vulgare* L.) i obična paprat (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott).

Ono što odlikuje sve prave paprati je dobro razvijen provodni sustav putem kojeg se provodi voda s otopljenim mineralnim materijama od korijena do listova. Korijenje paprati je adventivno, a razvija se iz pupova smještenih na donjoj strani nodija podzemne stabljike paprati (stabljika pravih paprati je gotovo uvijek metamorfozirana u rizome, tj. podzemne stabljike). Listovi papratnjača su vrlo krupni, razvijaju se nad zemljom i to iz pupova rizoma, a ovisno o vrsti paprati mogu biti perasto urezani, perasto dijeljeni ili cijeli. Na naličju listova, i to ne nužno svih, nalaze se nakupine sporangija (sorusi) u kojima se stvaraju spore (slika 10.). Papratnjače su većinom izosporne, tj. razvijaju jednake spore dok je pojava heterosporije (stvaranje morfološki i fiziološki različitih spora) kod papratnjača vrlo rijetka. Iz spora koje nakon pucanja sporangija padnu na tlo razvijaju se protaliji - sroliki organi koji na sebi nose rasplodne organe (anteridije i arhegonije). U njima se zasebno stvaraju muške pokretne spolne stanice (spermatozoidi) i ženske spolne stanice (jajne stanice). Stapanjem muške i ženske spolne stanice paprati (za što je neophodna voda) nastaje zigota iz koje će se potom diobom i diferencijacijom stanica razviti sporofit, odnosno nova jedinka.

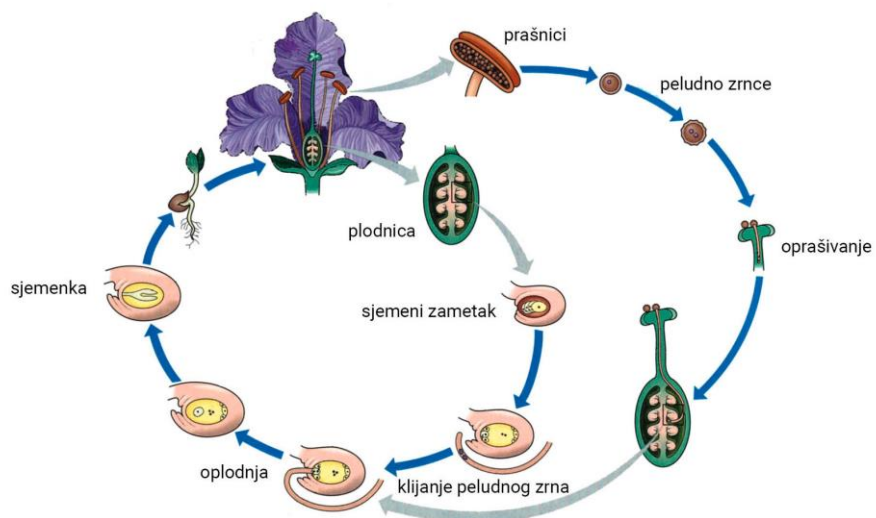


Slika 10. Izgled paprati
(slika preuzeta sa: <https://edutorij.e-skole.hr/>)

Sjemenjače predstavljaju najbrojniju skupinu unutar carstva biljaka (Plantae). Ima ih oko 230 000 vrsta, a osim što su najbrojnija skupina, oni su istodobno i na najvišem stupnju evolucijskog razvoja. Izmjena spolne i nespolne generacije kod sjemenjača je skrivena, a u odnosu na papratnjače spolna generacija je i značajno reducirana. Nadalje, za razliku od papratnjača, sjemenjače imaju razvijen cvijet te sposobnost stvaranja sjemena, te otuda i naziv za njih. S obzirom na reproduktivni ciklus i položaj sjemenih zametaka unutar sjemenjača se razlikuju golosjemenjače i skrivenosjemenjače (kritosjemenjače). Kod golosjemenjača sjemeni zamci su 'goli' tj. stoje otvoreno na plodnim listovima, dok su kod kritosjemenjača sjemeni zamci zatvoreni u plodniku (slika 11.). S fitocenološkog gledišta, kritosjemenjače imaju dominantno mjesto u izgradnji današnjega biljnoga pokrova Zemlje.



golosjemenjače



kritosjemenjače

Slika 11. Životni ciklus golosjemenjača i kritosjemenjača
(slika preuzeta sa: <https://edutorij.e-skole.hr/>)

2.1.1. Osnovni koncepti u izgradnji oblika biljnog tijela

Tri osnovna koncepta koja su uvjetovala različitost oblika biljnih organizama na planeti Zemlji tokom njihove evolucije su sljedeći:

- koncept obrazovanja što veće vanjske površine,
- koncept fiziološke podjele funkcija,
- koncept ekonomije.

Koncept obrazovanja što veće vanjske površine je zasigurno osnovni koncept koji je uvjetovao promjene oblika biljnih organizama.

U cilju adaptacije biljnog tijela (talusa) na uvjete okoline posebno u etapi promjene anaerobnih uvjeta okoline u aerobne došlo je do značajnog širenja i mijenjanja oblika prvostvorenih organizama. Naime, prvostvoreni organizmi su imali loptasti oblik koji nije bio optimalan s gledišta iskorištavanja resursa okoline (pri istom volumenu lopta predstavlja oblik koji ima najmanju površinu), pa je stoga postepeno dolazilo do promjene loptastog oblika u druge oblike (nitasti, štapičasti, elipsoidni i slično), a u kojima je biljno tijelo usljed veće površine lakše dolazilo do resursa neophodnih za egzistiranje na odgovarajućem staništu.

Kod biljnih organizama na višem stupnju evolucijskog razvoja se oblik tijela mijenjao na način da se usložnjavao procesima grananja, izduživanja i spljoštavanja. Spomenuto usložnjavanje je dovelo do mnogostrukog povećanja biljne površine, te kreiranja uvjeta u kojima će biljni organizam optimalnije iskorištavati okolišne faktore za svoj razvoj. Proces grananja, izduživanja i spljoštavanja su istodobno utrli put ka fiziološkoj podjeli funkcija između dijelova koje grade biljni organizam te u konačnici i ka diferenciranju biljnog tijela.

Koncept fiziološke podjele funkcija je koncept koji je bio neophodan za održavanje organizama s velikom površinom na životu, prvenstveno iz razloga jer svaka stanica unutar takvih organizama nije mogla funkcionirati samostalno.

Zbog navedenog, tokom evolucije došlo je do morfološke i funkcionalne diferenciranosti između dijelova koje grade biljni organizam, tj. do podjele rada između njih. Tako su na primjer:

(1) periferne stanice preuzele funkciju zaštite biljnog organizma, a što je bilo uvjetovano promjenama u hemijskom sastavu njihovih staničnih stijenki (lignifikacija, oplutnjavanje);

(2) stanice u središnjem dijelu biljnog tijela su preuzele ulogu provođenja vode i mineralnih tvari potrebnih biljci za odvijanje fotosinteze i to zahvaljujući njihovom izduženju;

(3) pojedine stanice su se diferencirale na način da potpomognu širenje vrste, a što je također bilo praćeno promjenom njihovog oblika.

Koncept ekonomije je imao za svrhu omogućiti biljnim organizmima da na odgovarajućem staništu sa što manje ulaganja ostvare što veću korist. Ovaj koncept je većinom uočen kod organizama na višem evolucijskom stupnju razvoja.

Primjer koncepta ekonomije u izgradnji oblika biljnog tijela je raspored mehaničkih tkiva u biljnim organima u vidu nosača, a što s aspekta učvršćenja biljke ima sličan učinak kao i kada bi ova tkiva imala kontinuirani raspored, no u toj varijanti bi se za izgradnju mehaničkih tkiva moralo utrošiti znatno više materijala i energije.

2.2. Podjela biljnih organizama prema stupnju evolucijskog razvoja

U svim sustavima klasifikacije živog svijeta do 20. stoljeća pod pojmom biljke su se u pravilu podrazumijevali svi sesilni organizmi (organizmi prirasli za podlogu) koji su posjedovali sposobnost obavljanja fotosinteze. Nagli razvitak nauke početkom 20. stoljeća, posebno u domeni upoznavanja građe i funkcije stanica, je doveo do novih spoznaja o načinu odvijanja života u biljkama, a koje su između ostalog rezultirale i određenim izmjenama u klasifikaciji biljnog svijeta. Iz dotadašnjeg važećeg biljnog svijeta su izuzeti organizmi bez pravog jedra (bakterije i modrozelenne alge) te alge i gljive. Neovisno o navedenom, zbog filogeneze, odnosno srodničkih odnosa između bakterija, algi i viših biljaka, vrlo često se kod tumačenja evolucijskog razvoja biljaka, posebno s gledišta složenosti građe, svi prethodno navedeni organizmi u širem kontekstu riječi smatraju biljkama.

S obzirom na složenost građe i stupanj razvoja, biljni organizmi mogu pripadati prokariotima i eukariotima. Prokarioti predstavljaju organizme na najnižem stupnju razvoja. Jednostanični su i unutar njih se svrstavaju bakterije, modrozelenne alge i mikoplazme. Eukarioti u odnosu na prokariote imaju znatno složeniju građu i unutar njih se svrstavaju određeni jednostanični organizmi (zelene alge) i svi višestanični organizmi.

Postoje i virusi tj. posebna grupa organizama koji ne pripadaju ni prokariotima ni eukariotima. Oni nemaju staničnu strukturu (posjeduju samo molekulu nukleinske kiseline okruženu proteinskim omotačem), sitnih su dimenzija tako da se mogu uočiti samo promatranjem pod elektronskim mikroskopom, a živi su isključivo ako se nađu unutar žive stanice.

2.2.1. Osnovne karakteristike prokariotskih organizama

Prokarioti su jednostanični organizmi koji imaju staničnu strukturu, ali bez pravog jedra/jezgre. Sam naziv prokariot dolazi od grčkih riječi 'pro' i 'karyon', što u prevodu znači prvo (primitivno) jдро. Premda nemaju jasno formirano jдро, prokariotske stanice posjeduju genetski nasljedni materijal i to u vidu nukleoida unutar kojeg se nalazi DNK molekula (deoksiribonukleinska kiselina).

Uz nukleoid, prokariotska stanica može sadržavati i male kružne DNK molekule, tzv. plazmide. Plazmidi se repliciraju neovisno o DNK molekuli u nukleoidu, a njihov značaj se očituje u upravljanju sintezom proteina koji imaju prvenstveno odbrambenu ulogu u organizmu. Osim nukleoida, plazmida i ribosoma, neke prokariotske stanice unutar citoplazme sadržavaju i pigmente koji omogućavaju provođenje fotosinteze (slika 12.).



Slika 12. Šematski prikaz građe prokariotske stanice
(slika preuzeta sa: <https://www.ktf.unist.hr>)

Prvi biljni organizmi na Zemlji bili su isključivo prokarioti. Smatra se da su se pojavili još prije 3.5 milijarde godina, a od tada pa sve do danas prilagođavali su se različitim uvjetima životne sredine, usljed čega su razvili veliku brojnost i raznovrsnost. Pojedini od tih organizama su bili ključni faktor u stvaranju ozonskog omotača u atmosferi, što je dovelo do stvaranja uvjeta za život ostalih organizama na kopnu. Danas prokariotski organizmi imaju nezamjenjivu ulogu u svim ekosustavima kao sudionici u ciklusima kruženja hemijskih elemenata između živih organizama i nežive prirode.

Oblik prokariotskih organizama je najčešće loptast ili izdužen, a njihova veličina (promjer/prečnik) varira između 0.2 i 700 μm. Vanjski dio prokariotske stanice odnosi se na staničnu membranu i stijenk. Stanična membrana je lipoproteinske prirode, a osnovna uloga joj je regulacija ulaska i izlaska materija/tvari iz stanice. Stanična stijenka se naslanja na staničnu membranu i okružuje prokariotsku stanicu, te kao takva predstavlja granicu između stanice i njene okoline. Građa stanične stijenke kod prokariotskih stanica je vrlo specifična i znatno se razlikuje ovisno o vrsti prokariotske stanice. Tako na primjer pojedini prokariotski organizmi (bakterije) imaju staničnu stijenk izgrađenu iz debelog sloja molekula peptidoglikana (mureina) unutar kojeg su inkorporirani drugi spojevi (teihoiniska kiselina). Karakteristika ovih bakterija je da se postupkom po Gramu boje u ljubičasto, te se stoga nazivaju Gram pozitivne bakterije. Nasuprot tome, pojedine bakterije imaju staničnu stijenk izgrađenu iz tankog sloja molekula peptidoglikana (mureina), ali bez inkorporiranja teihoiniske kiseline. Postupkom po Gramu ove bakterije se ne boje u ljubičasto, već u crveno, te se nazivaju Gram negativne bakterije.

Bakterije su općenito promatrano najbrojnija skupina prokariotskih organizama. Nalaze se na svim mjestima na Zemlji; na dnu dubokih oceana, na vrhovima planina, u termalnim vrelinama, na ledenjacima, a sastavni su dio i fiziološke flore životinja i čovjeka.

Uzrok njihovoj širokoj rasprostranjenosti je činjenica da ovi organizmi mogu egzistirati, odnosno stvarati energiju neophodnu za održavanje života, u različitim uvjetima življenja. Neke bakterije stvaraju energiju isključivo u aerobnim uvjetima, neke imaju sposobnost stvaranja energije i bez prisutnosti kisika, a neke za stvaranje energije preferiraju kisik, ali mogu i bez njega. U skladu s tim, unutar bakterija se razlikuju aerobni, anaerobni i fakultativno anaerobni organizmi.

Unutar bakterija postoji značajna razlika i s gledišta načina stvaranja hrane. Pojedine bakterije mogu same sebi procesom fotosinteze (ili hemosinteze) stvoriti hranu neophodnu za dobivanje energije (autotrofi), dok pojedine bakterije iz prirode uzimaju gotove organske materije i njihovom razgradnjom sebi obezbjeđuju potrebnu energiju (heterotrofi). Hrana heterotrofa direktno ili indirektno potječe od autotrofa, preciznije iz organskih materija nastalih fotosintezom.

Bakterije, što je karakteristika i svih ostalih prokariotskih organizama, se razmnožavaju isključivo nespolnim putem. Najveći broj bakterijskih vrsta se razmnožava dijeljenjem na način da se DNK molekula prvo replicira, a zatim se izvrši dijeljenje jedra/stanice na dva dijela, pri čemu svaki dio sadrži vlastitu DNK molekulu.

Postoje i drugi oblici razmnožavanja bakterija kao što su pupanje, fragmentacija i sporulacija. Pupanje je oblik nespolnoga razmnožavanja kod kojega roditeljski organizam stvara izrasline ili pupove iz kojih se potom razvijaju novi organizmi, fragmentacija predstavlja prosto dijeljenje bakterije na više fragmenta od kojih će se svaki zasebno razviti u novu bakteriju, dok je sporulacija specifičan proces koji se javlja u životu bakterije, a odnosi se na obrazovanje spora pri nepovoljnim uvjetima življenja. U takvom obliku bakterije su u stanju preživjeti vrlo nepovoljne životne prilike, što im dodatno osigurava opstojnost, a također i rasprostriranje na nova, udaljena mjesta.

Modrozeleni alge ili cijanobakterije su najsloženiji prokariotski organizmi (slika 13.), posebno s gledišta građe njihovog fotosintetskog aparata. Osim hlorofila mogu sadržavati i pigmente fikocijanine (modre boje) i fikoeritrine (crvene boje), što im omogućava apsorpciju i onih dijelova svjetlosti koje većina drugih biljnih organizama ne mogu apsorbirati.



Slika 13. Izgled modrozelenih algi
(slika preuzeta sa: <https://repozitorij.biologija.unios.hr/>)

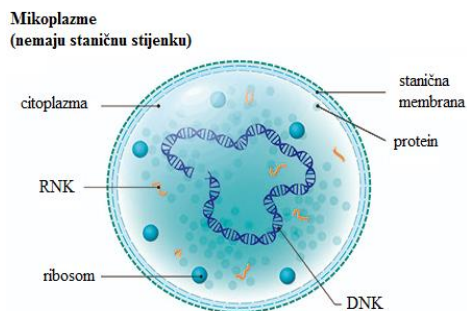
Modrozeleni alge je moguće naći u gotovo svim ekosustavima, s tim da su najviše zastupljeni u slatkim vodama i morima. Nekad njihov broj može biti toliko velik da stvore debeli sloj na površini mora ili jezera.

Oblik modrozelenih algi je različit, većinom okruglast ili nitast. U prirodi se ne nalaze pojedinačno već u vidu kolonija. Premda je svaka stanica unutar te kolonije samostalna, kolonijski način života im daje prednost u odnosu na slobodnu jednostaničnu strukturu, prvenstveno s gledišta veće zaštite, te boljeg iskorištavanja okolišnih faktora. Veličina (promjer/prečnik) modrozelenih algi je između 0.6 i 0.30 μm kada je riječ o okruglastim oblicima, dok nitaste modrozeleni alge mogu biti i veće, do 0.45 μm dužine. Budući da su sitnih dimenzija, prostom oku nisu vidljive, pa je za njihovu pojedinačnu determinaciju neophodan mikroskop.

Način ishrane i stvaranja energije kod modrozelenih algi je u osnovi sličan bakterijama. Shodno tome, modrozeleni alge je kao i bakterije moguće pronaći na mjestima koja su krajnje nepovoljna za razvoj drugih fototrofnih organizama (termalni izvori, ledenjaci).

Mikoplazme su najmanji prokariotski organizmi koji mogu egzistirati samostalno. Svojom građom dosta podsjećaju na bakterije, ali za razliku od njih nemaju staničnu stijenku. Sadrže obje nukleinske kiseline (DNK i RNK), a mogu se uzgajati na umjetnim hranjivim podlogama čij je sastav prilagođen njihovim potrebama (slika 14.).

U morfološkom smislu specifičnosti mikoplazma koje ih izdvajaju od ostalih prokariotskih organizama su sljedeće: (1) jako variraju u veličini i obliku pa je tako moguće pronaći mikoplazme sferičnog oblika promjera do 100 nm, ali i izduženog oblika čiji je promjer mnogostruko veći, (2) njihova DNK za razliku od bakterijske sadrži mali broj dušičnih baza gvanina i citozina i (3) obavijeni su jako elastičnom membranom koja im omogućuje raznolikost s gledišta njihovog oblika.



Slika 14. Šematski prikaz građe mikoplazme
(slika preuzeta sa: <https://www.itwreagents.com/>)

Neki pripadnici ove grupe organizama su uzročnici raznih zaraznih bolesti kod ljudi i životinja (*Mycoplasma pneumoniae*, *Mycoplasma hominis*, *Mycoplasma genitalium* i *Ureaplasma urealyticum*). Navedene mikoplazme napadaju ili epitelne stanice respiratornih organa ili organa urogenitalnog trakta.

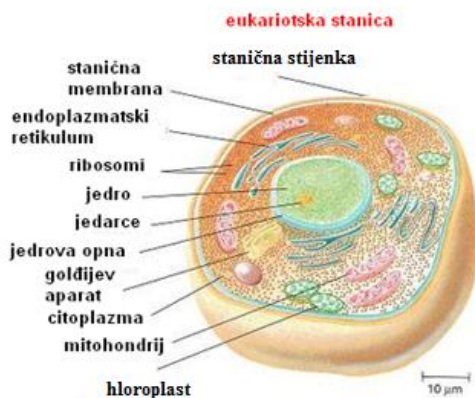
Interesantan podatak je da je i kod biljaka uočeno da su uzročnici određenih bolesti mikroorganizmi koji svojim oblikom i građom dosta podsjećaju na mikoplazme. Neke od tih bolesti su: atrofija ploda jabuke, gumolikost drveta, patuljavost dudu, stolbur paradajza, vještica metla krompira te zakržljalog kukuruza. Kod liječenja bolesti uzrokovanih mikoplazmama i to neovisno da li je domaćin bolesti čovjek, životinja ili biljka, koriste se najčešće antibiotici iz skupine makrolida ili tetraciklina.

2.2.2. Osnovne karakteristike eukariotskih organizama

Glavno obilježje eukariota je da su to organizmi koji imaju diferenciranu staničnu strukturu s jasno formiranim jedrom. Mogu biti jednostanični i višestanični, uz napomenu da je pojava prvih jednostaničnih eukariotskih organizama predstavljala ključni trenutak u evoluciji života jer je utrla put ka nastajanju svih višestaničnih organizama, pa tako i biljaka.

Sam naziv eukarioti potječe od grčkih riječi 'eu' i 'karyon' što u prevodu znači organizmi sa pravim jedrom/jezgrom. Oblik jedra u eukariotskim biljnim stanicama je većinom kuglast, rjeđe ovalan ili jajast, dok veličina varira od 5 do 50 μm , ovisno o funkciji stanice.

Uz jedro, eukariotski organizmi u svojim stanicama također imaju i jasno izraženu morfološko-fiziološku diferencijaciju svih ostalih staničnih organela; mitohondrija, ribosoma, staničnih membrana, Goldžijevog aparata, endoplazmatskog retikuluma, lizosoma, sferosoma, citoskeleta... (slika 15.).

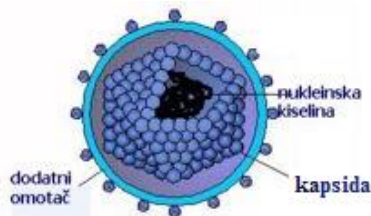


Slika 15. Šematski prikaz građe eukariotske biljne stanice
(slika preuzeta sa: <http://www.biologia.edu.ar/>)

Prema trenutnoj važećoj klasifikaciji živog svijeta eukarioti predstavljaju nadcarstvo kojeg sačinjavaju sljedeća carstva: protisti (Protista), gljive (Fungi), biljke (Plantae) i životinje (Animalia). Protisti predstavljaju jednostanične eukariotske organizme (alge), dok sva ostala carstva obuhvaćaju višestanične eukariotske organizme.

2.2.3. Osnovne karakteristike virusa

Virusi su izgrađeni od samo dvije komponente: jednu komponentu predstavlja nukleinska kiselina (DNK ili RNK), a drugu omotač proteinske prirode koji se naziva kapsida. Oko ovog omotača pojedine vrste virusa mogu imati i dodatni omotač izgrađen od različitih komponenti: lipida, proteina i ugljikohidrata (slika 16.).



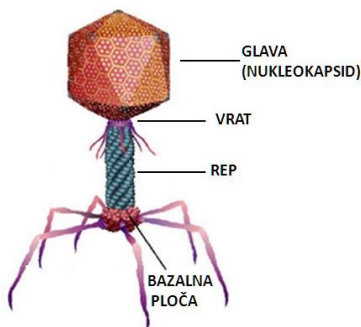
Slika 16. Šematski prikaz građe virusa
(slika preuzeta sa: <https://edutorij.e-skole.hr/>)

U odnosu na bakterije, dimenzije virusa su jako male, od 15 do 450 nm, te ih se jedino može uočiti promatranjem pod elektronskim mikroskopom. Nemaju diferencirane organele, a time ni samostalnu sposobnost razvoja te se shodno navedenome ne mogu ni svrstati u živa bića. Međutim, ukoliko se nađu u živoj stanici, zahvaljujući svom genetskom materijalu imaju sposobnost razmnožavanja. Preciznije, virusi ulaskom u živu stanicu preuzimaju kontrolu

nad staničnim molekularnim aparatom i koriste ga za vlastito razmnožavanje. To u domaćinu dovodi do patološkog stanja koje vrlo često rezultira i smrću same stanice.

Sam život virusa može se podijeliti u pet faza. Prva faza predstavlja adsorpciju tj. vezanje virusa za stanicu domaćina, a ostvaruje se zahvaljujući podudaranju specifičnih mjesta na membrani stanica domaćina (tzv. receptorima) sa specifičnim mjestima na kapsidi ili omotaču virusa (tzv. antireceptorima). Nakon toga slijedi penetracija tj. prodiranje virusa ili preciznije njegovog genoma (DNK/RNK molekule) u stanicu domaćina. Treća faza je multiplikacija tj. umnožavanje virusa, a što podrazumijeva stvaranje novih virusnih DNK/RNK molekula, ali i stvaranje novih proteinskih dijelova virusa. Ti proteini jednim dijelom služe za zaustavljanje metabolizma stanice domaćina (rani proteini), a drugim dijelom za izgradnju kapside. Upravo ta izgradnja kapside i virusa u cjelini predstavlja maturaciju, četvrtu fazu u životu virusa. Peta faza je liberacija tj. oslobađanje virusa u vanjsku sredinu čime se stvaraju uvjeti za infekciju novih stanica, a time i nastavka životnog ciklusa virusa.

S obzirom na stanice koje napadaju, virusi se dijele na biljne, animalne (humane) i bakterijske (bakteriofagi). Bakteriofagi se od ostalih virusa principom građe znatno ne razlikuju, ali im je oblik bitno drugačiji. Građeni su od 3 dijela: glave, vrata i repa. Glava se sastoji od proteinskog omotača unutar kojeg se nalazi nukleinska kiselina, vrat sadrži kontraktilne filamente koji sudjeluju u ubacivanju nukleinske kiseline u bakterijsku stanicu, a na repu se nalazi bazalna ploča sa 'nožicama' koje služe za pričvršćivanje virusa za stanicu domaćina (slika 17.).



Slika 17. Šematski prikaz građe bakteriofaga
(slika preuzeta sa: <http://svet-biologije.com>)

3. Citologija

Citologija je naučna disciplina unutar anatomije biljaka čiji je osnovni cilj proučavanje biljne stanice kao osnovne građevne, funkcionalne i reproduksijske jedinice života.

Početak razvoja citologije kao zasebne naučne discipline se vezuje uz 16. stoljeće, preciznije uz otkriće mikroskopa. Njegovim otkrićem, a posebno usavršavanjem, dotadašnje naučne spoznaje o unutrašnjoj građi biljaka su znatno unaprijeđene i proširene. Današnja sofisticirana tehnologija na polju mikroskopije je značajno unaprijedila citologiju jer je omogućila i upoznavanje submikroskopskih staničnih struktura (manjih od $0.5\ \mu\text{m}$) poput citoplazmatskih membranskih sustava i ribosoma. Veliki doprinos upoznavanju unutrašnje građe stanice dala je i primjena znanja i dostignuća iz drugih naučnih i tehničkih disciplina, poput primjene radionuklida ili metoda staničnog frakcioniranja tj. izdvajanja pojedinih organela. Navedene tehnike i metode omogućile su upoznavanje sa strukturom gradivnih komponenti svake organele, ali i praćenje kretanja određenih metabolita u stanici, što je stvorilo temelje za snažniji razvoj molekularne biologije, biljne fiziologije i biohemije.

Sam naziv biljna stanica prvi put je spomenut još davne 1665. godine od strane engleskog istraživača Roberta Hooooka. On je promatrajući koru hrasta plutnjaka pod mikroskopom vlastite izrade, uočio da se navedeno tkivo sastoji iz mnogo manjih, osnovnih jedinica međusobno povezanih u jedinstvenu cjelinu. Tim jedinicima je dao naziv stanica/ćelija (engleski 'cell'), a sam naziv vuče porijeklo iz latinske riječi 'cellula' što znači manja prostorija/ćelija. Nakon otkrića stanice, došlo je postepeno i do otkrivanja pojedinih organela unutar nje. Prvo veće okriće u tom smislu odnosilo se na otkriće jedra/jezgre od strane Roberta Browna 1831. godine. Nedugo zatim, otkrivene su i druge organele u stanici.

Premda postoji niz teorija koje definiraju i opisuju stanice, jedna konstatacija je zajednička za sve postojeće teorije, a to je da je stanica najniža organizacijska jedinica svakog živog sustava, te da su svi živi organizmi građeni od jedne ili više stanica. Te stanice nisu iste, međusobno se znatno razlikuju po obliku, veličini i građi, no za sve njih vrijede isti postulati:

- svaka stanica posjeduje vlastitu DNK molekulu u kojoj je sadržana kompletna genetska informacija;
- centralna dogma molekularne biologije koja se sastoji u tome da se informacije sadržane u DNK posredstvom RNK prenose u strukturu proteina vrijedi za sve stanice;
- kao izvor energije sve stanice koriste ATP (adenozin trifosfat);
- živa granična pregrada između stanice i njene okoline je membrana;
- sve stanice su izgrađene iz istih tipova organskih molekula: nukleinskih kiselina, proteina, ugljikohidrata i lipida;
- sve stanice su nastale iz već postojećih stanica.

Prema složenosti građe razlikuju se dva osnovna tipa stanica: prokariotski i eukariotski tip stanice.

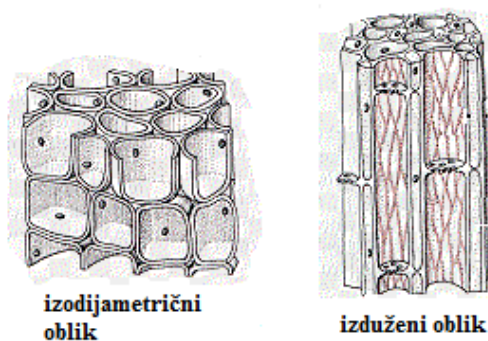
Prokariotske stanice su jednostavnije građe u odnosu na eukariotske, a njihova osnovna karakteristika je da im unutrašnjost nije raščlanjena na reakcijske prostore, tj. da ne sadrže organele.

Eukariotske stanice su po svojoj građi dosta složenije u odnosu na prokariotske te se smatra da su iz njih evolucijskim razvojem i nastale. Jedna od teorija nastanka eukariotske biljne stanice koja je najviše prihvaćena među naučnicima je tzv. endosimbiotska teorija. Prema toj teoriji mitohondriji i hloroplasti kao specifične organele unutar eukariotske stanice su nastali iz bakterija koje su ušle u simbiozu sa stanicom domaćinom. Pri tome mitohondriji vode porijeklo iz aerobnih bakterija, a hloroplasti iz cijanobakterija koje imaju sposobnost provođenja fotosinteze. U prilog ovoj teoriji idu dokazane činjenice da mitohondriji i hloroplasti posjeduju vlastitu DNK molekulu koja je kružnoga oblika kao kod prokariota, te da se dijele neovisno o diobi stanice. Poslije je tokom evolucije došlo do daljnjeg raščlanjivanja funkcija unutar eukariotske stanice, a što je za posljedicu imalo i formiranje novih organela.

Budući da prema najnovijoj klasifikaciji, sve biljke pripadaju isključivo eukariotima, u narednom tekstu će se detaljno opisati osnovne karakteristike eukariotske biljne stanice s naglaskom na njihov oblik, građu i funkciju.

Oblik i veličina biljne stanice

Oblik biljne stanice je različit ovisno o njenoj funkciji i prilagođenosti. Jednostanični organizmi imaju najčešće kuglast ili vretenast oblik stanice, ali mogu biti i ovalnog, zvjezdastog, cilindričnog i poligonalnog oblika. Za višestanične biljne organizme karakteristična su dva oblika stanica: izodijametrični (parenhimski) i izduženi (prozenhimski) oblik (slika 18.).



Slika 18. Osnovni oblici biljnih stanica
(slika preuzeta sa: <http://www.biology-PlantTissues.html>)

Izodijametrični oblik stanice je okarakteriziran formom gdje su sve prostorne dimenzije stanice približno jednake. Ovakav oblik stanice je karakterističan za stanice koje grade osnovna (parenhimska) tkiva, pa se često izodijametrični oblik stanica naziva i parenhimski. Nasuprot tome, kod izduženih (prozenhimskih) oblika jedna dimenzija stanice značajno prevladava u odnosu na druge. Primjer izduženih stanica su stanice koje grade provodna tkiva biljaka.

Veličina biljne stanice može biti vrlo različita. Stanice biljaka obično imaju dužinu od 10 do 100 μm , stanice algi od 20 do 80 μm , a bakterijske stanice od 0.8 do 8 μm . Izuzetak od ovog pravila se odnosi na stanice provodnih tkiva konoplje i lana, čija dužina može dosegnuti i veličinu do 5 cm.

Osnovne karakteristike biljne stanice

Postoje brojne definicije biljne stanice, a jedna od najjednostavnijih je ta da je biljna stanica osnovna gradivna i funkcionalna jedinica svakog biljnog organizma. Ista definicija se može dati i za animalne stanice, s tim da one izgrađuju animalni organizam. Neovisno o sličnosti u građi između biljne i animalne stanice, među njima postoje i značajne razlike. Ono što je zajedničko biljnoj i animalnoj stanici je da obje posjeduju jedro, ribosome, mitohondrije, endoplazmatski retikulum, Goldžijev aparat, peroksisome, lizosome i staničnu membranu. Biljne stanice dodatno još posjeduju staničnu stijenu, vakuolu trajnog karaktera, te plastide; kloroplaste, kromoplaste i leukoplaste, što nije obilježje animalnih stanica.

Izuzev navedenih postoje i brojne druge razlike između biljnih i animalnih stanica, ali se one ne odnose na građu stanice, već na vrstu i način odvijanja određenih fizioloških i hemijskih procesa. Tako na primjer jedino biljna stanica ima sposobnost provođenja fotosinteze, kvantitativno i kvalitativno najvažnijeg procesa na Zemlji, a također i sposobnost sinteze svih aminokiselina što nije odlika animalnih stanica. Animalne stanice mogu da sintetiziraju samo neke aminokiseline, dok ostale moraju unositi hranom. Te aminokiseline se nazivaju esencijalnim, a u njih se ubrajaju valin, leucin, izoleucin, metionin, fenilalanin, treonin, tirozin, triptofan, lizin, arginin i histidin. Biljke također posjeduju i moć sinteze vitamina, dok ih životinje i čovjek uglavnom moraju unositi u organizam.

Osim razlika na staničnoj razini, između biljaka i životinja postoje razlike i na razini cjelokupnog organizma. Biljni organizmi za razliku od životinjskih nemaju sposobnost kretanja već su čvrsto pričvršćeni za podlogu, nemaju ni živčani sustav već se koordinacija između stanica obavlja fitohormonima, a također nemaju ni kostur već se mehanička potpora biljnog organizma ostvaruje uz pomoć posebnih mehaničkih tkiva.

Razlike između biljaka i životinja postoje i u dužini rasta, načinu reagiranja na podražaje, te u načinu odvijanja disanja. Promatrano s histološkog aspekta rast biljaka je neograničen, biljke vrlo sporo reagiraju na podražaje, a izmjenu

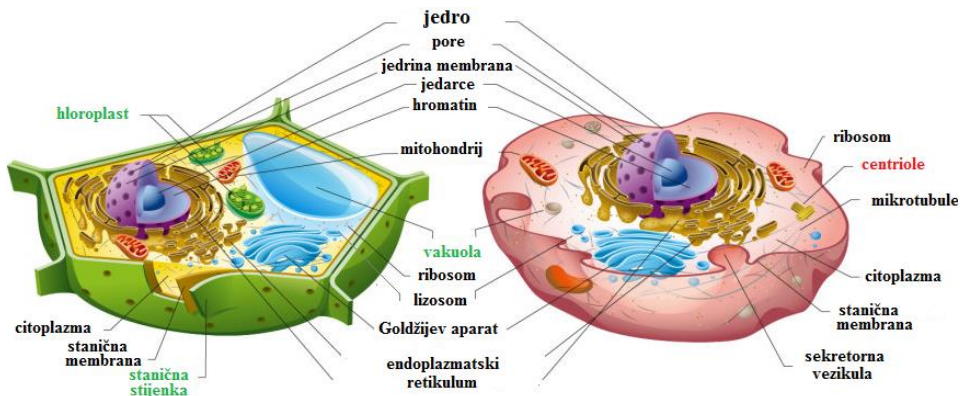
plinova tokom disanja ne obavljaju kroz posebne organe već kroz specifične otvore na epidermisu lista tzv. puči/stome.

Sveobuhvatno promatrano, što je stupanj organizacije biljnog i životinjskog organizma veći, veće su i razlike između biljne i animalne stanice, a kako se ide prema nižim organizacijskim stupnjevima, razlike među biljnim i animalnim stanicama bivaju sve manje. Smatra se da su strukturne razlike između biljne i animalne stanice proizašle iz drugačijeg načina življenja biljnih i životinjskih organizama, u prvom redu s gledišta kretanja i načina pribavljanja hrane potrebne za dobivanje energije.

Radi preglednosti, neke od strukturnih razlika između biljnih i životinjskih stanica su prikazane na slici 19.

Zelenom bojom su prikazane organele koje su odlike isključivo biljne stanice (stanična stijenka, vakuola trajnog karaktera i plastidi, a crvenom organele koje su odlike isključivo životinjske stanice (centriole)).

Centriole imaju izgled cilindra, a smješteni su u dijelu citoplazme koji je označen kao centrosom. U suštini centrosom grade dvije centriole raspoređene okomito jedna na drugu (ortogonalan raspored). U izgradnji centriola sudjeluju mikrotubule koje predstavljaju važne komponente u diobi animalnih stanica. Najvažnija uloga centriola je upravljanje diobenim vretenom za vrijeme diobe stanice. U biljnim stanicama postoji ekvivalent centrosomu u vidu mikrofilamenata, ali on ne sadrži centriole.



Slika 19. Osnovne razlike između biljnih i animalnih stanica
(slika preuzeta sa: <https://science.howstuffworks.com/>)

3.1. Hemijski sastav biljne stanice

S obzirom na hemijski sastav, biljna stanica predstavlja vrlo složen koloidni sustav sastavljen od različitih suspcstanci. Najveći dio sadržaja biljne stanice otpada na vodu, u pravilu od 70 do 95 %, ovisno o tipu stanice i okolišnim uvjetima u kojima se stanica nalazi. Izuzetak su stanice sjemena gdje je zastupljenost vode znatno manja, do 15 %. Ostali sadržaj biljne stanice se odnosi većim dijelom na organske, a manjim dijelom na anorganske supstance.

Najvažniji organski konstituenti biljne stanice su: **lipidi, proteini, nukleinske kiseline i ugljikohidrati**, a pored navedenih u sastav biljne stanice ulaze i mnoge druge organske supstance: **poliketidi, fenolni spojevi, izoprenoidi i alkaloidi**. Od anorganskih supstanci u sastav biljne stanice ulaze najvećim dijelom **anorganske soli i oksidi**.

3.1.1. Voda

Velika potreba biljaka za vodom i ključna uloga vode u fiziološkim procesima čine vodu nezamjenjivom komponentom u biljnoj stanici. Između ostalog, voda predstavlja medij u kojem se odvija transport metabolita u stanici i kroz biljku u cjelini, neposredni je sudionik u mnogim hemijskim reakcijama, univerzalno je otapalo, štiti biljku od prekomjernog zagrijavanja, te omogućava održavanje strukturnog jedinstva biljne stanice.

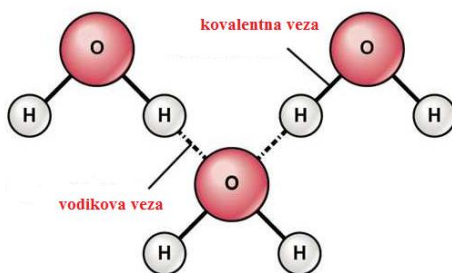
Struktura vode

Molekula vode (H_2O) sastoji se od jednog atoma kisika kovalentno vezanog s dva atoma vodika. Kovalentna veza između atoma kisika i vodika nastaje stvaranjem zajedničkog elektronskog para pri čemu svaki atom u toj vezi daje po jedan elektron koji pripada i jednom i drugom atomu.

Do stvaranja zajedničkog elektronskog para, odnosno do međusobnog povezivanja atoma vodika i kisika dolazi zbog težnje tih atoma da u prostoru u kojem se nalaze zauzmu energetski najpovoljnije stanje, a za to im je potrebna stabilna elektronska konfiguracija. Za većinu atoma, pa tako i za kisik, to stanje je okarakterizirano prisutnošću osam elektrona u vanjskoj ljusci (oktet), dok je za vodik to stanje okarakterizirano prisutnošću dva elektrona u vanjskoj ljusci (dublet). Uzevši u obzir podatak da kisik u svojoj vanjskoj elektronskoj ljusci posjeduje šest elektrona te da mu za postizanje okteta nedostaju dva elektrona, kao i podatak da vodik posjeduje jedan elektron u svojoj valentnoj ljusci te da mu za postizanje dubleta nedostaje jedan elektron, atom kisika stupa u kovalentnu vezu s dva atoma vodika (dvije jednostruke kovalentne veze), usljed čega nastaje molekula vode.

Za razumijevanje strukture vode, a time i njenih svojstava, važno je napomenuti da kisik i vodik nemaju jednaki afinitet prema elektronima u zajedničkom elektronskom paru. Atom kisika je elektronegativniji, što znači da

jače privlači elektrone iz zajedničkog elektronskog para u odnosu na vodik. Shodno tome, dio molekule vode oko kisika ima negativan, a dio molekule vode oko vodika pozitivan naboj (elektronegativnost je mjera jakosti kojom atomi nekog elementa privlače elektrone; jače privlačenje podrazumijeva veću elektronegativnost i obrnuto). Zbog razlika u elektronegativnosti, molekula vode je dipolnog karaktera, što omogućuje snažno međusobno povezivanje molekula vode. Naime, pozitivan naboj na vodikovom atomu jedne molekule vode privlači se s negativnim nabojem kisika susjedne molekule vode te se stvara vodikova veza, a ona u suštini predstavlja vezu elektrostatske prirode između dipolnih molekula (slika 20.). Osim sa kisikom, vodik ovu vezu može ostvariti i s atomima dušika i ugljika (NH_3 , CH_4).



Slika 20. Struktura vode (slika preuzeta sa: <https://hr.sawakinome.com/>)

Svojstva vode

Zahvaljujući vodikovim vezama koje se uspostavljaju među molekulama vode, voda ima fizičke konstante koje su sasvim neočekivane i koje joj daju specifična svojstva. Pri normalnom atmosferskom tlaku (≈ 1 bar) tačka zamrzavanja vode iznosi $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, a tačka ključanja $100\text{ }^{\circ}\text{C}$, što su poprilično visoke vrijednosti u odnosu na vrijednosti navedenih parametara kod drugih tekućina. Razlog tome je što je pri topljenju i isparavanju vode potrebno uložiti veliku energiju da bi se mogle raskinuti mnogobrojne vodikove veze koje su uspostavljene između molekula vode. Upravo ova osobina čini vodu termički izuzetno stabilnom, što je s gledišta očuvanja živog svijeta na Zemlji veoma važno svojstvo jer su organizmi zahvaljujući vodikovim vezama među molekulama vode zaštićeni od prekomjernog zagrijavanja i naglih promjena u temperaturi. U protivnom voda bi vrlo brzo isparila iz organizma ili se smrznula, što bi u oba slučaja dovelo do onemogućavanja egzistencije organizma.

Vodikova veza ima također izuzetnu važnost u omogućavanju aktivnosti biološki važnih molekula. Na primjer dva polinukleotidna lanca u DNK molekuli su povezani vodikovim vezama koje se uspostavljaju između odgovarajućih parova dušičnih/azotnih baza. U slučaju prekida samo jedne vodikove veze može doći do promjene u strukturi DNK molekule, a posljedično i do mijenjanja njene biološke aktivnosti.

Ovisno o okolišnim uvjetima, vodikove veze među molekulama vode su jače ili slabije, pa su shodno tome rastojanja između molekula vode manja ili veća. Kao rezultat navedenog voda može biti u tekućem, krutom i plinovitom agregatnom stanju. U tekućem stanju voda je prisutna u jezerima, morima, rijekama i oceanima; u čvrstom ili krutom stanju javlja se u vidu leda, snijega i tuče; a u plinovitom stanju se javlja kao magla, vodena para i u vidu oblaka. Interesantan je podatak da je voda jedina supstanca koja se u čistom stanju bez primjese može nalaziti u prirodi u sva tri agregatna stanja: tekućem, čvrstom i plinovitom.

Druga svojstva koja vodu čine izuzetno neobičnom materijom su da se pri smrzavanju voda širi, da je kruti oblik vode lakši u odnosu na tekući (led pliva po vodi) te da se pri standardnom ambijentalnom tlaku i temperaturi (1000 hPa i 25 °C) voda nalazi u vidu tekućine, premda su mnoge teže molekule kao na primjer kisik (O₂) ili ugljik-dioksid (CO₂) u istim uvjetima u plinovitom stanju.

Sve prethodno navedene posebnosti vode proizlaze iz njene strukture obilježene postojanjem vodikovih veza. Kao rezultat te strukture voda se odlikuje specifičnim svojstvima: visokim specifičnim toplinskim kapacitetom, visokom toplinom isparavanja, visokim stupnjem kohezije i adhezije, visokim stupnjem kapilarnosti te visokim površinskim naponom.

Toplinski kapacitet (C) je fizikalna veličina koja se definira kao omjer količine topline i promjene temperature koja zbog toga nastaje, a pokazuje sposobnost tijela da apsorbira toplinu. Ukoliko je izražen po jedinici mase pri stalnom tlaku i volumenu naziva se specifični toplinski kapacitet. Jednostavnija definicija za specifični toplinski kapacitet je da je to količina topline koju gram neke tvari treba primiti da bi mu se temperatura povećala za 1 °C. Kod vode je ta vrijednost visoka (4187 J/kgK) zbog mogućnosti širenja velikog broja vodikovih veza koje međusobno povezuju molekule vode, a što za posljedicu ima sporije odvajanje jedne molekule vode od druge. U prevodu to znači da voda može apsorbirati veliku količinu topline, a da pri tome ne dođe do velike promjene njene temperature. Zahvaljujući tome, voda je idealni termoregulator u biljci jer omogućava opstanak biljaka u nepovoljnim uvjetima vanjske sredine tj. kada su prisutne velike oscilacije u temperaturi.

Toplina isparavanja je količina topline potrebna da se tekućina na temperaturi svoga vrelišta pretvori u paru. Može se izražavati po jedinici mase (J/kg) ili količine tvari (J/mol), pa se shodno tome razlikuje specifična i molarna toplina isparavanja. Kod vode je vrijednost specifične topline isparavanja vrlo visoka ($22.6 \cdot 10^5$ J/kg) jer se prilikom isparavanja moraju razbiti vodikove veze koje međusobno povezuju molekule vode. Ovo svojstvo štiti biljku od pretjeranog zagrijavanja i dodatno doprinosi svojstvu vode da bude izvrstan termoregulator u organizmu.

Voda također posjeduje visok stupanj **kohezije** i **adhezije**. **Kohezija** predstavlja privlačnu silu između istih molekula, a kod vode se ostvaruje

zahvaljujući njenom dipolnom karakteru i posljedičnom uspostavljanju vodikovih veza između molekula vode. **Adhezija** predstavlja privlačnu silu između različitih molekula, a između vode i nekih drugih tvari se ostvaruje također zahvaljujući dipolnom karakteru vode, odnosno sposobnosti vode da se vodikovim vezama veže s dijelovima drugih molekula koje posjeduju naboj. Budući da ova sila djeluje na vrlo malim udaljenostima, do pojave adhezije može doći samo ako se materije nalaze u direktnom kontaktu. Primjer adhezije je prijanjanje vode za celulozni papir ukoliko dođe u kontakt s njim ili prijanjanje vode za stijenke provodnih elementa u biljci.

Značaj kohezije i adhezije u životu biljke ogleda se kod transporta vode iz korijena u nadzemne dijelove biljke. Iako kohezijske i adhezijske sile nisu uzrok navedenom transportu, djelovanje ovih sila znatno doprinosi uspješnom kretanju vode kroz biljku. Ovaj učinak se postiže zbog toga što se molekule vode zbog kohezijskih sila drže na okupu, dok pak adhezijske sile omogućavaju prijanjanje vode za stijenke provodnih elemenata. Kao rezultat toga, vodeni stupac se tokom transporta vode iz korijena prema nadzemnim dijelovima biljke u pravilu nikad ne prekida.

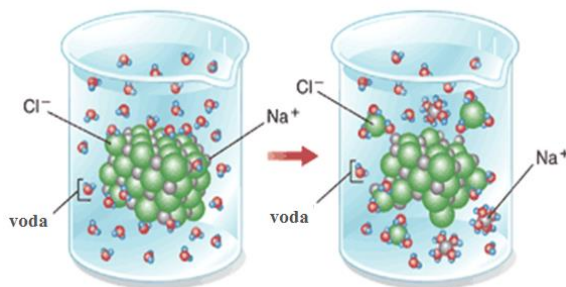
Kapilarnost je također specifično svojstvo vode, a predstavlja kretanje vode u uskom prostoru nasuprot djelovanju gravitacijske sile. Posljedica je odnosa između sila adhezije i kohezije u nekom sustavu pa tako ako su adhezijske sile između vode i stijenke (ruba) neke posude veće od kohezijskih sila između molekula vode tada se voda penje uz te stijenke i obrnuto ako su manje tada se voda spušta niz stijenke. Upravo zahvaljujući kapilarnosti, voda se uspinje iz donjih slojeva zemljišta (podzemnih voda) prema gornjim slojevima u kojima se nalazi korijenje biljaka. U protivnom, da nema kapilarnosti razvoj biljaka bi s gledišta usvajanja vode i hranjiva bio doveden u pitanje.

Površinski napon je pojava koja se javlja na dodirnoj površini tekućine i neke druge faze, a manifestira se u vidu skupljanja površinskog sloja tekućine. Uzrok visokog površinskog napona vode je razlika između međumolekularnih sila koje povezuju molekule u unutrašnjem dijelu tekućine i međumolekularnih sila koje se uspostavljaju na graničnoj površini tekućine (vode) i neke druge faze (zraka). U unutrašnjem dijelu, svaka molekula vode je na jednak način privučena od strane susjednih molekula vode, usljed čega je rezultanta djelovanja svih sila u tom dijelu jednaka nuli. Međutim, na graničnoj površini su molekule vode jačim intenzitetom privučene od strane molekula vode smještenih u unutrašnjosti tekućine u odnosu na intenzitet vezanja molekula vode s molekulama druge faze (zrakom). Shodno tome molekule vode u graničnom sloju okrenute prema zraku su slabije vezane, pa posljedično imaju veću energiju, odnosno nalaze se na višem energetskeg nivou. Kako bi tekućina smanjila svoje energetske stanje, nužno je da smanji prostor molekula koje su slabije vezane, te stoga nastoji svoju graničnu površinu svesti na najmanju moguću mjeru. Po tom principu i kapi kiše koje padaju na zemlju zauzimaju sferičan oblik jer im isti omogućuje najmanju dodirnu površinu sa okolinom.

Značaj vode za život biljke

Život biljke je nezamisliv bez vode, a uloga vode u razvoju biljke ogleda se kroz više faktora.

- Voda je osnovna komponenta svake biljke, prožima sve stanične strukture i čini od 70 do 95 % metabolički aktivnog biljnog tkiva. Već i mali nedostatak vode u biljci može prouzročiti privremeno ili trajno uvenuće biljke, što prvenstveno ovisi o uvjetima u kojima se biljka nalazi, te genetskoj konstituciji biljke. Higrofitne biljke nisu u stanju preživjeti ni vrlo mali gubitak vode, čak i manji od 5 % u odnosu na stanje pune zasićenosti, dok nasuprot tome kserofitne biljke mogu podnijeti gubitak vode i veći od 30 %. Neovisno o potrebama biljke za vodom, nedostatak vode će inhibirati osnovne metaboličke procese u biljci, u prvom redu fotosintezu i disanje, a to će se posljedično odraziti i na onemogućavanje razvoja biljke.
- Zbog svoje polarnosti (neravnomjerne raspodjele naboja) voda je izvrsno otapalo. Voda vrlo lako otapa/rastvara polarne čestice jer uspostavlja vodikove veze s njima, smanjujući ukupnu energiju sustava i interakciju između iona. Na primjer, kada se u vodu stavi sol (NaCl), negativno nabijeni dijelovi vode (kisik) privlače pozitivno nabijene dijelove soli (ione natrija - Na^+), a pozitivno nabijeni dijelovi vode (vodik) privlače negativno nabijene dijelove soli (ione hlora Cl^-). Oko iona se stvaraju vodeni plaševi koji smanjuju interakciju između Na i Cl, a što za posljedicu ima razdvajanje iona Na i Cl tj. otapanje soli u vodi (slika 21.).



Slika 21. Otapanje NaCl u vodi
(slika preuzeta sa: <http://www.chemistry.wustl.edu/>)

- Voda je medij koji omogućava kretanje i transport materija/tvari. Osim toga voda utječe i na strukturu i stabilnost tih materija, u prvom redu proteina i nukleinskih kiselina. Ovaj učinak voda također postiže zahvaljujući svom dipolnom karakteru tj. sposobnosti vezivanja za pozitivno ili negativno nabijeni kraj različitih biogenih makromolekula. Na primjer, molekule proteina zbog svoje veličine i prostorne strukture posjeduju polarne grupe (pozitivno ili negativno naelektrizirane) na koje se može vezati voda, a što čini te molekule stabilnijim. U protivnom, u slučaju nedostatka vode, došlo bi do koagulacije, a time i do denaturacije proteina. Voda, odnosno vodni omotač, nije samo od značaja za makromolekule, već i za stanične strukture u

cjelini. Stanične membrane svoju funkciju selektivne propustljivosti ne bi mogle obavljati da na svojim hidrofilnim površinama nisu obložene slojem vode jer samo u takvoj sredini one zadržavaju svoju karakterističnu građu koja im omogućava obavljanje navedene funkcije.

- Većina biokemijskih reakcija odvija se u vodi jer voda omogućava kontakt enzima i supstrata. Vodni omotač oko enzima čine taj enzim reaktivnim, u suprotnom bez tog omotača enzim gubi svoju aktivnost jer se narušava struktura proteina od kojih je enzim građen.
- U najvažnijim metaboličkim procesima u biljci voda predstavlja ili input (ulaznu materiju) ili output (izlaznu materiju) reakcije. Primjer metaboličkog procesa u kojem je voda ulazna materija je svijetla faza fotosinteze, a primjer procesa u kojem je voda izlazna materija je disanje.
- Rast biljke, kao i njen habitus su u direktnoj korelaciji sa sadržajem vode. U slučaju nedostatka vode doći će do pada turgora (pritiska protoplazme na staničnu stijenku) u biljnoj stanici, a što za posljedicu ima smanjenje i usporavanje njenog rasta.
- Zahvaljujući visokom specifičnom toplinskom kapacitetu i visokoj toplini isparavanja, voda ima ulogu termoregulatora u biljci. To znači da biljke mogu primiti ili gubiti toplinu uz minimalne promjene temperature. U protivnom voda bi vrlo brzo isparila ili bi se vrlo brzo smrzla, ovisno o temperaturnim promjenama u vanjskoj sredini, a što bi u jednom i drugom slučaju onemogućilo razvoj biljke, a samim time i njeno egzistiranje.

Oblici vode u biljci

Voda je u biljci prisutna u tri oblika: slobodna ili transpiracijska voda, imbibicijska voda i vezana voda.

Slobodna ili tzv. transpiracijska voda se odnosi na vodu koja struji od korijena, preko stabljike, do lišća gdje potom isparava. Njena uloga je prvenstveno vezana za održavanje turgora, translokaciju materija iz korijena u nadzemne organe biljke, te za termoregulaciju biljke.

Imbibicijska voda je voda koja ispunjava kapilarne prostore staničnih stijenki i drugih organela. Ova voda je odgovorna za bubrenje sjemena i za stvaranje kontakta između enzima i supstrata.

Vezana voda se odnosi na vodu čvrsto vezanu za različite spojeve u protoplazmi i ona u pravilu čini od 4 do 7 % ukupne vode u biljci. U taj oblik vode spada osmotski vezana, koloidno vezana i higroskopski vezana voda. Osmotski vezana voda predstavlja vodu vezanu za ione i male molekule, koloidno vezana voda predstavlja vodu vezanu za koloidne micle, a higroskopski vezana voda predstavlja čvrsto vezanu vodu za određene kompartimente unutar biljnih stanica i takva voda je biljkama potpuno nedostupna.

3.1.2. Organske supstance

Ukoliko se izuzme voda, biljna stanica i biljka u cjelini je najvećim dijelom izgrađena iz organskih supstanci/spojeva. Osnovna karakteristika ovih spojeva je da u svom sastavu sadrže barem jedan atom ugljika, a naziv organski su dobili po tome što se dugo vremena u naučnim krugovima smatralo da ovi spojevi mogu nastati isključivo kao produkt djelovanja živog organizma. Shodno tome, svi drugi spojevi koji nisu nastali kao produkt živog organizma, već su izvorno mineralnog porijekla svrstavani su u anorganske spojeve. Tako su se u anorganske spojeve ubrojili i ugljikovi oksidi, ugljična kiselina i njene soli, neovisno o tome što sadrže ugljik u svom sastavu.

Navedenu tezu prema kojoj organski spojevi mogu nastati isključivo kao produkt djelovanja živog organizma prvi je opovrgnuo 1928. godine njemački hemičar Friedrich Wohler, uspjevši da u laboratoriju iz anorganskog spoja (amonij-cijanata) bez djelovanja 'žive sile' proizvede organski spoj (ureu). Nakon njega i brojni drugi hemičari su uspjeli iz anorganskih spojeva dobiti organski spoj, ali se podjela na organske i anorganske spojeve iz praktičnih razloga zadržala i do danas.

Gotovo svi organski spojevi, u svom sastavu uz ugljik sadrže i vodik, a vrlo često i druge elemente; fosfor, sumpor i kisik. Ono što ugljik izdvaja od ostalih elemenata je činjenica da su atomi ugljika četverovalentni, te da kao takvi imaju sposobnost da se lako povezuju u duge lance ili prstenove ili međusobno ili sa atomima drugih elemenata. Zahvaljujući tome, ugljik sudjeluje u izgradnji brojnih spojeva, od vrlo jednostavnih poput metana koji sadrži samo jedan atom ugljika u svom sastavu do vrlo kompleksnih kao što je DNK molekula s preko milijardu atoma ugljika. Zajednička osobina svih organskih spojeva je da se njihovom razgradnjom oslobađa određena količina energije, što nije slučaj s anorganskim spojevima. Nadalje, u organskim spojevima je dominantno zastupljena kovalentna veza, dok u anorganskim prevladava ionska.

Organske supstance koje izgrađuju biljni svijet podijeljene su u četiri velike grupe: **nukleinske kiseline, proteini, lipidi i ugljikohidrati**. Sve navedene supstance su produkti primarnoga metabolizma biljke i nužni su za njen rast, razvoj i razmnožavanje.

Izuzev nukleinskih kiselina, proteina, lipida i ugljikohidrata, biljka producira i niz drugih organskih supstanci koje nisu direktno uključeni u razvoj biljke, ali je njihova uloga vrlo važna u adaptaciji biljke na različite uvjete življenja te u samoj interekaciji biljke sa okolinom. Takve supstance predstavljaju sekundarne metabolite biljke, a u okviru njih se ubrajaju: **fenolni spojevi, alkaloidi, poliketidi i izoprenoidi**.

Zajedničke karakteristike svih sekundarnih metabolita su sljedeće: (1) niske su molekulske mase, (2) stvaraju se u specijaliziranim stanicama iz prekursora

nastalih primarnim metabolizmom, (3) pokazuju biološku i farmakološku aktivnost i (4) vrlo su raznovrsni s obzirom na hemijski sastav.

Određeni sekundarni metaboliti su često obilježje samo pojedinih biljnih vrsta, tako da dokazivanje njihove prisutnosti u biljci može služiti i u taksonomske svrhe (hemotaksonomija). U biljci se mogu nalaziti u slobodnom obliku ili vezani s drugim gradivnim komponentama unutar stanice, najčešće šećerima.

3.1.2.1. Nukleinske kiseline

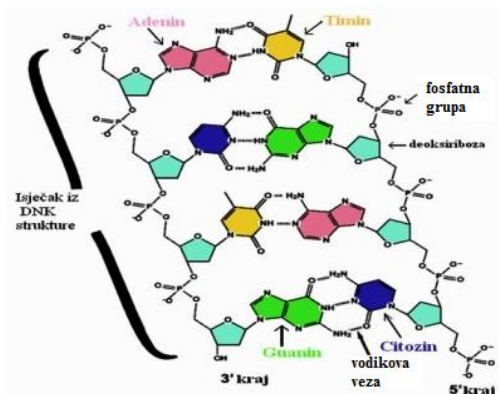
Nukleinske kiseline su organske makromolekule koje sudjeluju u pohranjivanju, prijenosu i ekspresiji nasljednih informacija zapisanih u genetski predodređenom slijedu nukleotida od kojih se nukleinske kiseline i sastoje. Naziv su dobile prema jedru (nucleus) u kojem su najviše zastupljene, premda ih ima i u citoplazmi.

Iako su otkrivene 1869. godine od strane švicarskog fiziologa Friedricha Mieschera, uloga nukleinskih kiselina u prenošenju nasljednih informacija je dokazana tek 1928. godine. Naime, te godine je bakteriolog Frederick Griffith uspio utvrditi da se bakterija *Streptococcus pneumoniae* može transformirati iz jedne vrste u drugu zahvaljujući jednom transformirajućem faktoru koji je naknadno identificiran kao DNK (deoksiribonukleinska kiselina). Njegovo otkriće se smatra prvim otkrićem koje je ukazalo na centralnu ulogu nukleinskih kiselina u prenošenju nasljednih informacija.

U biljnim stanicama i općenito u prirodi, postoje dvije vrste nukleinskih kiselina: deoksiribonukleinska kiselina (DNK) i ribonukleinska kiselina (RNK). Obje su zastupljene u svim organizmima i veoma su značajne za održavanje života i evoluciju živog svijeta.

Grada DNK molekule. DNK molekula je izgrađena iz dva polinukleotidna lanca koji su međusobno povezani vodikovim vezama i uvijeni oko zajedničke vertikalne osi. Svaki polinukleotidni lanac zasebno predstavlja linearni polimer čija je osnovna građevna jedinica nukleotid. Strukturu svakog nukleotida čine jedna dušična/azotna baza, jedna molekula šećera (deoksiriboza) i jedna molekula fosfatne kiseline. Postoje dvije vrste dušičnih baza koje mogu biti sastavne komponente DNK nukleotida: purinske (adenin, gvanin) i pirimidinske (citozin, timin). Vezanje nukleotida u polinukleotidni lanac se ostvaruje uspostavljanjem fosfodieterskih veza između 5'-fosfata jednog nukleotida (fosfatna grupa smještena na 5' ugljikovom atomu jednog šećera) i 3'-hidroksila drugog nukleotida (hidroksilna grupa smještena na 3' ugljikovom atomu drugog šećera). Kraj polinukleotidnog lanca na kojem je na 5-C atomu slobodna fosfatna grupa označava se kao 5' kraj, a suprotni kao 3' kraj. Unutar dvostruke zavojnice navedeni lanci su antiparalelni, odnosno pružaju se u suprotnim smjerovima, što znači da se nasuprot 5' kraja jednog lanca uvijek nalazi 3' kraj

drugog lanca i obrnuto. Samo povezivanje dva nukleotidna lanca u spiralnu formu DNK molekule ostvaruje se uspostavljanjem vodikovih veza između purinskih baza jednog lanca i pirimidinskih baza drugog lanca. Pri tome se adenin uvijek veže sa timinom, a gvanin sa citozinom, ukoliko je riječ o DNK molekuli. Samim time očito je da redoslijed baza u jednom lancu u potpunosti određuje redoslijed baza u drugom komplementarnom lancu. Ovo pravilo, koje se označava kao komplementarnost baza, od velikog je značaja prilikom stanične diobe jer omogućuje identično prenošenje nasljednog materijala iz stanice 'majke' u stanice 'kćeri' (slika 22.).



Slika 22. Šematski prikaz građe DNK molekule
(slika preuzeta sa: <https://jedrobiologija.weebly.com/dnk.html>)

Građa RNK molekule. Molekula RNK služi kao posrednik u prenošenju genetske informacije s DNK molekule do ribosoma gdje se u konačnici odvija sinteza proteina. U hemijskom pogledu građa RNK molekule je vrlo slična građi DNK molekule, što znači da je isto građena od nukleotida, ali za razliku od DNK molekule, RNK molekula je jednolančana. Strukturu svakog nukleotida koji ulazi u sastav RNK molekule također čine jedna dušična/azotna baza, jedna molekula šećera (riboza) i jedna molekula fosfatne kiseline, s tim da od purinskih baza u sastav RNK nukleotida ulaze adenin i gvanin, a od pirimidinskih citozin i uracil. U usporedbi s DNK nukleotidom, dušična baza timin biva zamijenjena uracilom, a šećerna komponenta deoksiriboza ribozom.

S obzirom na zadaću koju obavljaju u sintezi proteina razlikuju se tri vrste RNK molekula: ribosomska RNK (rRNK), informacijska RNK (iRNK) i transportna RNK (tRNK). Sve navedene molekule nastaju u jedru transkripcijom, tj. prijepisom dijela DNK molekule. Od svih nastalih RNK molekula u jedru, čak 80 % se odnosi na ribosomsku RNK (rRNK). Njena uloga je da zajedno sa proteinima izgrađuje ribosom. Uloga iRNK je da prenosi genetsku informaciju sadržanu u DNK molekuli iz jedra do ribosoma tj. da služi kao kalup na osnovu kojeg se aminokiseline povezuju u polipeptidni lanac. Transportna RNK veže na sebe aminokiselinu u citoplazmi gradeći aktiviranu aminoacil-tRNK koja se potom prenosi do iRNK na ribosomima. Slijed

nukleotida u molekuli iRNK određuje slijed kojim se vežu molekule aminoacil-tRNK, odnosno slijed kojim se aminokiseline povezuju u polipeptidni lanac.

Osim po funkciji molekule RNK se razlikuju i po svojoj veličini. Najmanje među njima su molekule tRNK koje sadrže od 60 do 80 nukleotida. Ribosomske RNK molekule sadrže znatno veći broj nukleotida u svom sastavu, u pravilu od 3000 do 5000, dok se iRNK molekule međusobno značajno razlikuju po svojoj veličini, s tim da broj nukleotida u njima rijetko prelazi 1500.

3.1.2.2. Proteini

Proteini predstavljaju složene makromolekule nastale međusobnim spajanjem aminokiselina u polipeptidni lanac po tačno utvrđenom rasporedu, a informacija o načinu njihove sinteze sadržana je u genima tj. određenim odsječcima DNK molekule. Kako su proteini osnovna građevna komponenta svake organele, a i enzimi su po svom sastavu najvećim dijelom proteini, jasno je da će od vrste sintetiziranog proteina ovisiti kako će novonastali organizam izgledati, odnosno kako će se i na koji način određeni procesi unutar stanice odvijati. Iz ove činjenice, može se izvući zaključak da je sinteza proteina proces u uskoj korelativnoj vezi sa nasljeđivanjem, tj. s građom DNK molekule, pa se stoga DNK molekula vrlo često definira i kao nositelj svih nasljednih osobina.

Sinteza proteina

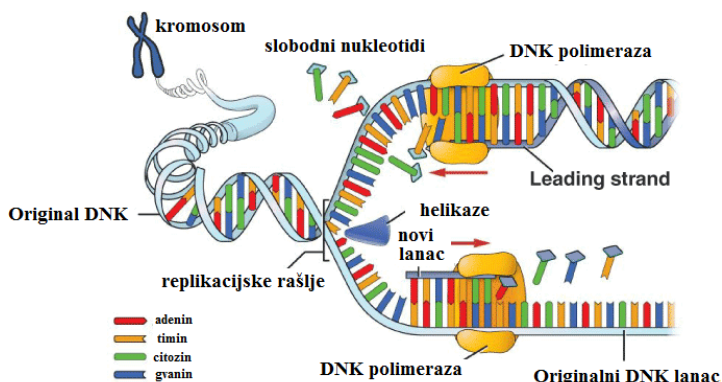
Sinteza proteina, a samim time i veza između DNK molekule i prenošenja nasljednih osobina objašnjena je tzv. centralnom dogmom molekularne biologije. Osnova navedene dogme je da se informacije sadržane u DNK (genima) preslikaju posredstvom RNK u strukturu proteina, pri čemu svaki gen predstavlja tačno određeni odsječak DNK molekule koji ima svoj početak i kraj i u kojem se krije informacija za sintezu tačno određenog proteina. Gen obično sadrži od 600 do 1800 nukleotida, odnosno od 200 do 600 tripleta baza, a o njihovom rasporedu ovisit će koji će protein biti sintetiziran, jer je svaki triplet baza kod za tačno određenu aminokiselinu. Međutim da bi do sinteze proteina moglo doći, mora postojati način da se navedena informacija na DNK molekuli pročitati i prevede u strukturno i sintetsko djelovanje, a to se postiže na način da se redoslijed nukleotida s dvolančane DNK molekule prepíše na jednolančanu RNK molekulu koja je u stanju izaći iz jedra i prenijeti tu informaciju do ribosoma, mjesta sinteze proteina.

Faze koje se zbivaju za vrijeme sinteze proteina su sljedeće: **replikacija, transkripcija i translacija.**

Replikacija je udvostručavanje DNK molekule. Sposobnost DNK da se udvostruči od osnovne je važnosti u sintezi proteina i općenito u nasljeđivanju zbog očuvanja nasljednog materijala. Temeljni mehanizam replikacije zasniva se na komplementarnosti baza, odnosno na sposobnosti svakog polinukleotidnog lanca da nakon odmotavanja DNK molekule postane kalup za stvaranje

identične molekule jer će na sebe vezati baze komplementarne redoslijedu baza u svom matičnom lancu.

Prvi korak u replikaciji je odmotavanje DNK molekule u dva pojedinačna lanca za što je potrebna energija. U laboratorijskim uvjetima 'in vitro' razdvajanje DNK može se ostvariti uz povišenje temperature iznad 90 °C, no ova temperatura je štetna za stanicu, te se odmotavanje DNK unutar nje ostvaruje na drugi način tj. uz djelovanje enzima helicaze. Helikaze su enzimi koji imaju ključnu ulogu u odmotavanju DNK molekule i njenom razdvajanju u dva polinukleotidna lanca. Ovi enzimi imaju na sebi ATP-vezujuće mjesto i u sposobnosti su energiju oslobođenu hidrolizom ATP-a koristiti za promjenu svoje konformacije. To im omogućava da se vežu na jedan polinukleotidni lanac i klize unutar DNK molekule postepeno razdvajajući vodikove veze između dva polinukleotidna lanca. Ponovno povezivanje lanaca sprječavaju single strand DNA binding proteini (SSB proteini). Oni u pravilu prate helicazu i čim helicaza izvrši razdvajanje DNK molekule, SSB proteini se vežu za novonastale lance onemogućavajući tako ponovno uspostavljanje vodikovih veza između dva razdvojena lanca. U konačnici, prva faza replikacije koja je obilježena djelovanjem enzima helicaze i SSB proteina, završava stvaranjem tzv. replikacijskih rašlji, strukturne forme u kojoj se dvostruka spirala DNK molekule postupno razdvaja u dva polinukleotidna lanca (slika 23.).



Slika 23. Šematski prikaz replikacije (slika preuzeta sa: <https://byjus.com>)

Sljedeći korak u replikaciji DNK molekule je komplementarno sparivanje baza na razdvojenim pojedinačnim polinukleotidnim lancima i polimerizacija nukleotida. Ova faza replikacije ostvaruje se uz učešće mnogih enzima od kojih je najvažnije djelovanje enzima DNK polimeraze. U eukariotskim stanicama otkriveno je preko petnaestak DNK polimeraza, a za sve njih je karakteristična ista katalitička aktivnost u povezivanju nukleotida. Naime, sve otkrivene DNK-polimeraze pokazuju polimeraznu aktivnost u smjeru 5' - 3', odnosno imaju sposobnost dodavanja nukleotida samo na 3' - OH krajeve lanaca. Izuzev ove aktivnosti, DNK-polimeraze mogu svojim egzonukleaznim djelovanjem ukloniti pojedine nukleotide, što im omogućava ispravljanje eventualnih greški nastalih

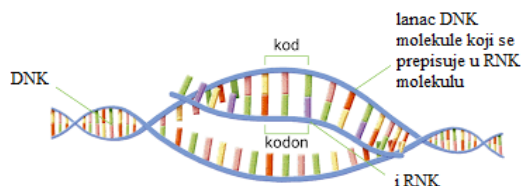
za vrijeme sparivanja nukleotida. Na primjer, ako se ugradi pogrešan nukleotid u novi sintetizirani lanac DNK molekule daljnja replikacija se automatski zaustavlja jer DNK polimeraza nije više u stanju naći prajmer (pravilno sparen 3' - OH kraj lanca), a to je osnovni uvjet za nastavak replikacije. Preciznije rečeno, ako je došlo do ugradnje nekomplementarnog nukleotida, DNK polimeraza svojom egzonukleaznom aktivnošću uklanja pogrešno spareni nukleotid, a zatim se djelovanjem DNK ligaze ugradi ispravi odsječak DNK molekule. Tako spareni nukleotid zauzima geometrijski položaj kojeg DNK polimeraza može prepoznati čime su stvoreni uvjeti da se proces polimerizacije nukleotida može nastaviti. Navedeni mehanizam uklanjanja pogrešno sparenog nukleotida i ugradnja ispravnog u stručnoj literaturi poznat je pod nazivom korekcijski mehanizam (proofreading).

S gledišta preciznosti može se konstatirati da je replikacija vrlo pouzdan proces što je i razumljivo jer bi se eventualne greške nastale u ovom dijelu nasljeđivanja prenosile dalje na potomstvo. Za razumijevanje procesa replikacije vrlo je važno znati i da enzim DNK polimeraza nije jedini koji određuje kojim će se redoslijedom ugrađivati određeni nukleotid u polinukleotidni lanac. Vrlo važna je i tzv. kinetička selekcija koja je bazirana na brzini uspostavljanja fosfodieterskih veza između nukleotida, a ona je uvjetovana geometrijom novonastalog nukleotida. Naime, enzim DNK polimeraza ne razlikuje pojedinačno nukleotide, već samo njihov položaj, preciznije geometriju određenog nukleotida. Ako je izvršeno pravilno komplementiranje baza, odnosno ako su uspostavljene vodikove veze između komplementarnih baza, DNK polimeraza će prepoznati geometriju takvog nukleotida, smjestit će ga u katalitički centar i ubrzati građenje fosfodieterske veze između nukleotida. Ako se pokuša vezati nukleotid koji ne gradi komplementaran par sa nukleotidom u matrici, DNK polimeraza neće prepoznati njegovu geometriju, što znači da će se u tom slučaju znatno brže odvijati disocijacija nukleotida u odnosu na uspostavljanje fosfodieterske veze između nukleotida. Prema tome, osnova polimerizacije je brzina uspostavljanja fosfodieterskih veza između nukleotida koja je pak uvjetovana geometrijskim položajem nukleotida u prostoru.

Za proces replikacije važno je još napomenuti da je ona semikonzervativna i dvodirektna. Za pojam semikonzervativna vrlo često se upotrebljava izraz poluočuvana jer je u novonastaloj molekuli DNK, jedan lanac preuzet iz ishodišne DNK, a drugi je naknadno proizveden sparivanjem komplementarnih baza, pri čemu matični polinukleotidni lanac DNK predstavlja matricu za novi, komplementarni lanac. Nadalje, dvodirektna je jer se od mjesta gdje počinje odmotavanje DNK molekule (replikacijske rašlje), udvostručenje DNK molekule odvija u dva pravca. Jedan lanac DNK gdje je smjer sinteze istovjetan smjeru odmatanja uzvojnice sintetizira se kontinuirano (vodeći lanac), dok se drugi lanac gdje je smjer sinteze suprotan smjeru odmatanja uzvojnice sintetizira nekontinuirano.

Transkripcija predstavlja drugu fazu u sintezi proteina, a odnosi se na kopiju dijela jednog lanca DNK molekule (gena). Razlog zašto mora doći do kopiranja tj. transkripcije DNK je vrlo jednostavan; DNK molekula je građena od dva polinukleotidna lanca u obliku uzvojnice i kao takva preširoka je da prođe kroz pore jedrove opne i prenese direktno genetsku informaciju o sintezi proteina do ribosoma. Dakle, molekula RNK kao jednolančana molekula je uža i u stanju je napustiti jedro pa stoga služi kao posrednik u prenošenju genetske informacije s DNK molekule do ribosoma.

Sam proces transkripcije započinje vezanjem proteinskog aktivatora za tačno određenu sekvencu DNK molekule. Vezanje aktivator proteina dovodi na tom mjestu do dekondezancije, odnosno do odmotavanja DNK molekule od histonskih proteina smještenih unutar uzvojnice. Navedene promjene predstavljaju određenu vrstu signala za aktiviranje RNK polimeraze koja počinje obavljati transkripciju gena na način da povezuje nukleotide poredane duž kopiranog DNK lanca. Naravno i ovdje je, kao i kod replikacije DNK, komplementarnost baza presudna za sparivanje nukleotida, što znači da će se uvijek nasuprot adenina na DNK u novi nastajući lanac RNK molekule ugraditi uracil, a nasuprot gvanina citozin. RNK polimeraza će obavljati povezivanje nukleotida sve dok se na njegovoj matrici ne pojavi terminalni nukleotidni kod za završetak transkripcije. Ovaj kod sam enzim RNK polimeraza ne može prepoznati, ali ga prepoznaju faktori cijepanja (regulatorni proteini) koji su udruženi sa RNK polimerazom u jedinstvenu cjelinu (holoenzim). U trenutku pojavljivanja terminalnog koda faktori cijepanja se odvajaju od RNK polimeraze, vežu se na prepisanu terminalnu sekvencu i time onemogućavaju daljnju polimerizaciju nukleotida. Na tom mjestu se novonastala molekula RNK oslobađa od matrice (slika 24.).



Slika 24. Šematski prikaz transkripcije (slika preuzeta sa: <https://edutorij.e-skole.hr/>)

Opisani proces transkripcije se odvija u jedru i pri tome nastaju tri vrste RNK molekula: informacijska (iRNK), ribosomska (rRNK) i transportna RNK (tRNK). Informacijska RNK napušta jedro kroz komplekse pora jedrove opne i odlazi u citoplazmu gdje se veže za ribosome i kodira proteinsku sintezu. Ribosomska RNK se još u jedru veže za odgovarajuće proteine u ribonukleoproteine iz kojih potom nastaju dvije podjedinice ribosoma. Nakon formiranja, svaka podjedinica zasebno napušta jedro i odlazi u citoplazmu gdje se zatim udružuju u ribosom. Transportna RNK ima ulogu da veže odgovarajuću aminokiselinu i prenese je do iRNK smještene na ribosomu.

U fazi inicijacije se iRNK veže za ribosom, a zatim se ostvaruje kontakt između koda na iRNK i antikoda na tRNK pri čemu se na prvi triplet iRNK (kod) uvijek veže tRNK koja nosi aminokiselinu metionin. Mjesto do kojeg je došlo do kontakta između iRNK i tRNK se naziva P (peptidil) mjesto. Razlog zašto sinteza svakog polipeptidnog lanca započinje sa aminokiselinom metionin leži u činjenici što početnom kodu na svakoj iRNK jedino odgovara antikod tRNK koji nosi aminokiselinu metionin. Osim P mjesta na ribosomu postoji i tzv. A (aminoacil) mjesto na koje dolazi druga t-RNK sa novom aminokiselinom, a čiji antikod (triplet baza) je komplementaran narednom kodu (tripletu baza) na iRNK (slika 25.).

Slika 25. Šematski prikaz translacije
(slika preuzeta sa: <https://zdravlje.eu/2012/02/14/translacija-proteina/>)

U trenutku kada su P i A mjesto popunjeni tRNK molekulama koje nose odgovarajuće aminokiseline, dolazi do povezivanja aminokiselina i to na način da se ostvaruje peptidna veza između karboksilne skupine novopridošle aminokiseline i aminoskupine prethodne aminokiseline, a navedenu reakciju katalizira enzim peptidil transferaza. Prva tRNK potom napušta ribosom, a druga po redu tRNK prelazi sa A na P mjesto čime se ribosom pomjera za jedan kod duž iRNK (ribosom se pomjera u 5' - 3' pravcu). Sada se na P mjestu nalazi tRNK za koju su vezane dvije aminokiseline, a A mjesto ostaje slobodno za vezanje nove tRNK. Proces sinteze se istim principom nastavlja dalje pri čemu se stalno traži podudarni kod iRNK sa antikodom tRNK. U momentu njihovog prepoznavanja stvaraju se uvjeti za vezanje još jedne aminokiseline u polipeptidni lanac. Ova faza u sintezi proteina naziva se faza elongacije.

I na kraju, kao što postoji kod za početak sinteze proteina na iRNK, istovjetno postoji i kod za završetak sinteze. Kada se na iRNK dođe do koda (tripleta baza) koji određuje završetak sinteze, nastali polipeptid će se uz pomoć posebnih regulatornih proteina odvojiti od iRNK. Ova faza translacije naziva se faza terminacije, a predstavlja završnu fazu u sintezi proteina.

Sveobuhvatno promatrano, kod sinteze proteina redoslijed nukleotida na ishodišnoj DNK molekuli uvjetuje redoslijed nukleotida na iRNK, a posljedično i redoslijed aminokiselina u novonastalom proteinskom lancu, što znači da svaki organizam nasljeđuje isključivo onu strukturu proteina koja mu je zapisana u ishodišnoj DNK molekuli tj. genima. Izuzeci su mogući, na primjer ukoliko zbog djelovanja nekog faktora dođe do promjena u redoslijedu baza u DNK molekuli. To će izazvati promjene u iRNK, a time i u redoslijedu aminokiselina u odgovarajućem proteinu. U velikom broju slučajeva aktivnost ovako nastalih proteina je znatno izmjenjena što može i u pravilu dovodi do neželjenih posljedica za organizam.

Klasifikacija proteina

Postoje brojne klasifikacije proteina, no one koje su najčešće u upotrebi su sljedeće: klasifikacija prema složenosti građe, klasifikacija prema funkciji i klasifikacija prema udjelu u staničnim organelama.

Prema složenosti građe proteini se dijele na jednostavne i složene. Jednostavni proteini izgrađeni su samo od aminokiselina, dok složeni u svom sastavu uz aminokiseline sadrže atome metala ili neke druge materije neproteinske prirode. Unutar jednostavnih proteina postoji i podjela s obzirom na njihovu topljivost, te se shodno tome jednostavni proteini dijele u četiri skupine: albumine, globuline, gluteine i prolamine. Albumini su topljivi u destiliranoj vodi slabo kisele ili neutralne reakcije, a osobina im je da zagrijavanjem lako koaguliraju. U biljkama se nalaze u količini od 0.6 do 2.0 % i to manje u zelenim dijelovima, a više u zrnu (leukozin u pšenici i legumelin u grašku). Globulini nisu topljivi u vodi, ali jesu u razblaženim otopinama soli. Za razliku od albumina zagrijavanjem teško koaguliraju. Globulini zastupljeni u

većoj mjeri u biljkama su legumin u grašku, fazeolin u grahu, glicinin u soji i konglutin u lupini. Gluteini nisu topljivi niti u vodi niti u otopinama soli već samo u jakim kiselinama i bazama. Primjeri gluteina u biljnom svijetu su orizenin u riži, vicilin u grašku te glutenin u pšenici i kukuruzu. Zadnja skupina jednostavnih proteina su prolamini, a njihova osobina je da nisu topljivi u vodi, ali jesu u 90 % etanolu. Prisutni su većinom u ratarskim kulturama i to kao avein u zobi, hordenin u ječmu te gliadin u pšenici.

Složeni proteini pored proteinskog dijela sadrže i neproteinski dio koji je kao prostetska skupina vezan za proteinski dio molekule i to obično kovalentnim ili heteropolarnim (ionskim) vezama. Prostetska skupina može biti nukleinska kiselina, ugljikohidrat, lipid, metal ili neka druga komponenta pa se shodno hemijskom sastavu te komponente složeni proteini dijele na nukleoproteine, glikoproteine, lipoproteine, metaloproteine...

Nukleoproteini sadrže nukleinsku kiselinu kao neproteinsku komponentu, a smješteni su u jedru (hromosomima), mitohondriju i ribosomima. Sastoje se iz baznog dijela proteina (histona) koji u svojoj strukturi sadrže više stotina aminokiselinskih ostataka (najčešće od 100 do 250). U jedru djeluju kao navoj oko kojeg se namotava DNK, a bez njih DNK u hromosomima bi bila veoma dugačka te se uopće ne bi mogla ni smjestiti, a samim time ni egzistirati u jedru.

Lipoproteini kao prostetsku skupinu sadrže lipide i to najčešće lecitin i kefalin. Većinom su smješteni u staničnim membranama, kao i membranama organela gdje im je uloga usko vezana uz regulaciju protoka materija kroz membranu.

Glikoproteini sadrže kao prostetsku skupinu različite ugljikohidrate, u pravilu oligosaharide koji su bočno vezani za polipeptidni lanac. Integralni su dio staničnih membrana te kao takvi služe za prenošenje materija u stanicu ili iz nje.

Metaloproteini su proteini koji u svom sastavu uz protein sadrže i neki metal. Mnogi antioksidativni enzimi (peroksidaze, superoksid dismutaze) koji imaju važnu ulogu u odbrambenim mehanizmima biljke na stres su po svojoj građi metaloproteini. Citokrom *c* koji sudjeluje u prijenosu elektrona u respiratornom lancu, kao i plastocijanin koji sudjeluje u prijenosu elektrona u tilakoidnoj membrani su također po svojoj građi metaloproteini. S gledišta značaja u poljoprivredi vrlo interesantan metaloenzim je i nitrogenaza koja je prisutna u bakterijama roda *Rhizobium*. Ovaj enzim u sebi sadrži Mo, Fe i S, a u stanju je obaviti fiksaciju atmosferskog dušika te tako doprinijeti boljoj opskrbi biljke ovim makroelementom, naravno pod uvjetom da bakterije iz roda *Rhizobium* prethodno stvore simbiotsku zajednicu s korijenom biljaka.

Izuzev podjele prema složenosti građe, proteini se mogu podijeliti shodno svojoj subcelularnoj lokaciji, tj. udjelu u staničnim organelama te shodno svojoj biološkoj funkciji. U biljnoj stanici proteini su najvećim dijelom smješteni u plastidima (40 - 60 %), u mitohondrijama (35 - 40 %) i u jedru (1 - 2 %).

Prema biološkoj funkciji proteini se dijele na: enzime (katalizatore biohemijskih procesa u stanici), rezervne proteine (proteini smješteni u leukoplastima), metaboličke proteine (proteini smješteni u citoplazmi), te membranske proteine (proteini smješteni u membranama kao njihov periferni ili integralni dio).

Značaj proteina za život biljke

Značaj proteina za život biljke je mnogostruk, štoviše bez njih niti bi postojale biljke niti život na Zemlji. Koliki je značaj proteina za život svih organizama najbolje ilustrira podatak da i sam naziv protein vodi porijeklo iz grčke riječi 'proteios' što znači prvi (životno najvažniji).

Kod svih živih organizama, pa tako i kod biljaka proteini imaju dvije ključne uloge: (1) predstavljaju osnovni gradivni materijal za svaku stanicu, (2) katalizatori su brojnih fizioloških i biohemijskih procesa (enzimi su po svom hemijskom sastavu proteini). Ostale uloge proteina ili u užem smislu riječi aminokiselina bitnih za život biljke su sljedeće:

- Proteini kao gradivne komponente staničnih membrana reguliraju ulazak i izlazak materija iz stanice, primaju signale iz vanjske okoline, omogućavaju međusobno povezivanje stanica u veće formacije, te sudjeluju u održavanju određene gustoće i električnog potencijala unutrašnjeg sadržaja stanice.
- Mnoge aminokiseline (triptofan, metionin, ornitin, lizin...) su preteče stvaranja biljnih hormona (auksina, etilena, putrescina, kadaverina....) tj. supstanci koje reguliraju određene fiziološke procese u biljci. Osim toga, neki polipeptidi, kao sistemin i sulfokin, su po svom djelovanju fitohormoni.
- Određene aminokiseline (prolin, betain) u biljnoj stanici djeluju kao osmoliti, što znači da doprinose homeostazi tj. održavanju stabilnih fizioloških uvjeta u stanici. To postižu na način da svojom prisutnošću povećavaju osmotski pritisak u stanici, čime doprinose održavanju turgora, a time i održavanju svih metaboličkih procesa ovisnih o turgoru. Sposobnost biljke da akumulira i sintetizira aminokiseline prolin i betain te druge osmolite u svojim stanicama smatra se važnim segmentom odbrambenog mehanizma biljke u uvjetima stresa.
- Određene aminokiseline (aspartat, alanin) mogu poslužiti kao input za stvaranje glukoze (glukoneogeneza) čime se proteinima pripisuje i energetski značaj.

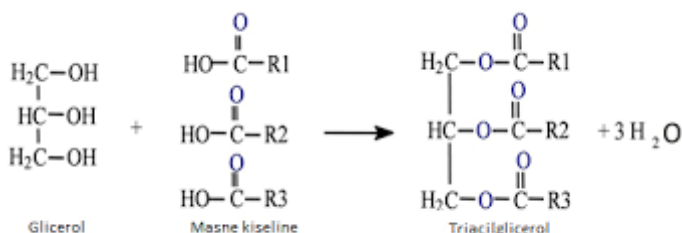
3.1.2.3. Lipidi

Lipidi su široka skupina spojeva kojima je zajednička osobina topljivost u organskim otapalima (hloroformu, eteru i benzenu), a netopljivost u vodi. Postoje brojne podjele lipida: prema porijeklu, hemijskoj strukturi, složenosti građe, ulozi u organizmu..., no podjela koja je u naučnim krugovima najviše u upotrebi je podjela koja kao glavni kriterij uzima njihov hemijski sastav, a na

osnovu navedenog lipidi se dijele na: **triacilglicerole ili trigliceride (masti i ulja)**, **fosfolipide**, **glikolipide**, **steroidne**, **te voskove**. Kada je riječ o lipidima u biljnom svijetu, onda tu treba svrstati i **kutine** i **suberine** kao posebnu grupu lipida specifičnog sastava i funkcije u biljnom organizmu.

Masti i ulja u pravilu predstavljaju energetske rezervne materije u biljci, dok fosfolipidi i glikolipidi velikim dijelom izgrađuju stanične membrane te kao takvi imaju važnu ulogu u regulaciji protoka materija. Steroidi također mogu biti sastavni dijelovi membrana, no neki od njih imaju važnu ulogu u regulaciji biljnog rasta i razvoja te u odgovoru biljke na okolišni stres (brasinosteroidi). Voskovi se najčešće nalaze u vidu tankog filma na površini biljnih organa; stabla, grana, listova, cvjetova ili plodova, a uloga im je da navedenim organima daju odgovarajuću zaštitu, te da smanje isparavanje vode s površine biljke u vanjsku atmosferu. Sličnu poziciju u biljnom organizmu zauzimaju kutin i suberin, s tim da se suberin i kutin odlikuju specifičnom hemijskom strukturom. Specifičnost njihove strukture je u tome da su izgrađeni od masnih kiselina dugog lanca na način da međusobno povezani stvaraju krutu trodimenzionalnu mrežu.

Trigliceridi (masti i ulja). Shodno hemijskom sastavu masti i ulja predstavljaju estere alkohola glicerola i viših masnih kiselina (slika 26.).



Slika 26. Nastajanje triacilglicerola (slika preuzeta sa: <https://repozitorij.ptfos.hr/>)

Reaktivni dio molekule predstavljaju masne kiseline koje u velikoj mjeri utječu na hemijska i fizikalna svojstva triacilglicerola (triglicerida). One se međusobno razlikuju prema broju ugljikovih atoma u molekuli te prema stupnju zasićenosti, odnosno broju dvostrukih veza u strukturi.

S obzirom na broj ugljikovih atoma u strukturi razlikuju se masne kiseline kratkog lanca (broj ugljikovih atoma do 8), srednjeg lanca (broj ugljikovih atoma od 8 do 12) te dugog lanca (broj ugljikovih atoma iznad 12). Primjer masne kiseline kratkog lanca je maslačna (butanska) kiselina, srednjeg lanca laurinska kiselina, a dugog lanca palmitinska i stearinska. Povećanjem broja ugljikovih atoma u lancu masne kiseline raste i njihova temperatura topljenja.

Prema stupnju zasićenosti razlikuju se zasićene i nezasićene masne kiseline.

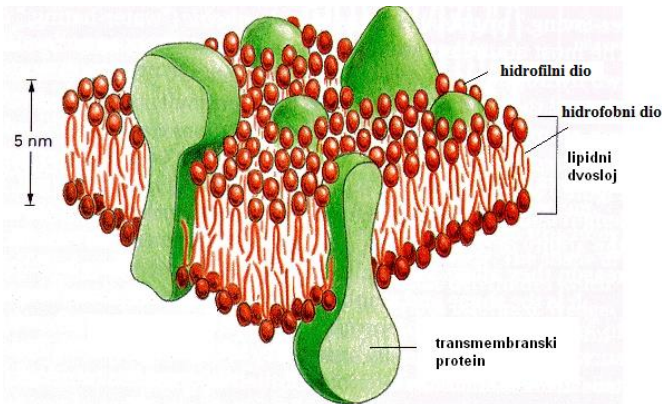
Zasićene masne kiseline su masne kiseline gdje su svi ugljikovi atomi u lancu zasićeni atomima vodika što znači da između atoma ugljika u lancu nema

dvostrukih veza. Ove kiseline su slabo reaktivne i prevladavaju u trigliceridima koji su na sobnoj temperaturi u čvrstom stanju (masti). Jedne od najviše prisutnih zasićenih masnih kiselina u biljnim mastima su palmitinska i stearinska.

Za razliku od zasićenih, nezasićene masne kiseline imaju jednu ili više dvostrukih veza između atoma ugljika u lancu. Ovisno o broju dvostrukih veza u lancu, razlikuju se mononezasićene (imaju jednu dvostruku vezu u lancu) i polinezasićene masne kiseline (imaju dvije ili više dvostrukih veza u lancu). Zbog dvostrukih veza u lancu, ove kiseline su znatno reaktivnije u odnosu na zasićene i prevladavaju u trigliceridima koji su na sobnoj temperaturi u tekućem stanju (ulja). Naime, s povećanjem broja dvostrukih veza u lancu masne kiseline snižava se temperatura topljenja, što pak uvjetuje tekuću konzistenciju triglicerida. Jedna od najviše prisutnih mononezasićenih kiselina u biljnim uljima je oleinska, a od polinezasićenih linolna i linoleinska. Zbog manjeg broja dvostrukih veza u lancu oleinska je u odnosu na linolnu i linoleinsku manje podložna oksidaciji tj. kvarenju. Oleinska kiselina je značajno prisutna u ulju masline, linolna prevladava u uljima kukuruza, sezama, pamuka i suncokreta, dok je linolenska glavna kiselinska komponenta u lanenom ulju i ulju divljeg sezama (perilla ulju). Linolna i linoleinska kiselina su ujedno esencijalne masne kiseline, što znači da ih organizam čovjeka nije u stanju sintetizirati te ih mora unijeti hranom.

Fosfolipidi. Građa fosfolipida je u osnovi slična građi triglicerida. U svom sastavu sadrže polihidrični alkohol i masne kiseline, ali također i fosfatnu skupinu (ostatak fosfatne kiseline) koja je dodatno esterificirana nekom nelipidnom komponentom (aminoalkohol, aminokiselina ili ciklički alkohol), što nije obilježje triglicerida. Ovisno o tome koji polihidrični alkohol ulazi u sastav fosfolipida, razlikuju se glicerofosfolipidi i fosfosfingolipidi. Glicerol je osnova za nastajanje glicerofosfolipida, a sfingozin za nastajanje fosfosfingolipida.

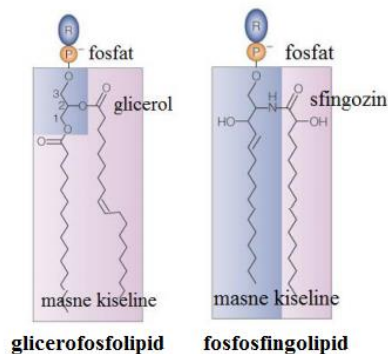
Fosfolipidi predstavljaju skupinu spojeva esencijalnih za život ljudi, a jedna od najvažnijih uloga fosfolipida je sudjelovanje u izgradnji staničnih membrana, a samim time i u regulaciji protoka materija kroz membranu. Ako se usporedi struktura fosfolipida sa strukturom masti ili ulja, jedna masna kiselina u fosfolipidima je zamijenjena polarnim, vrlo hidrofilnim fragmentom (fosfatna skupina na kojoj je vezana neka nelipidna komponenta) što uveliko mijenja njihova svojstva, a time i ponašanje u prostoru. Ukoliko se nalaze u vodi hidrofobni dijelovi molekule fosfolipida (uglikovodični lanci masnih kiselina) odbijaju se od molekula vode i spontano vežu s hidrofobnim dijelovima drugih molekula. Nasuprot tome hidrofilni dijelovi fosfolipida (polihidrični alkohol + fosfatni ostatak) se orijentiraju ka vodi, što pak sve zajedno uvjetuje da fosfolipidi u vodi stvaraju vrlo stabilni, ali istodobno i fluidni (pokretljivi) lipidni dvosloj u kojem su hidrofobni dijelovi fosfolipida usmjereni jedni prema drugima u unutrašnjosti, a hidrofilni dijelovi prema vanjskom dijelu dvosloja (slika 27.).



Slika 27. Fosfolipidni dvosloj (slika preuzeta sa: www.pmf.unizg.hr)

Tako formirani lipidni dvosloji zbog svojih hidrofилnih dijelova te fluidnosti omogućavaju proteinima da se vežu i kreću po lipidnom dvosloju, što u konačnici omogućava i kretanje iona i polarnih molekula kroz membranu. Upravo ovako izgrađen fosfolipidni dvosloj je osnova strukture svih bioloških membrana.

U sastav bioloških membrana ulaze većim dijelom glicerofosfolipidi, a manjim dijelom fosfosfingolipidi. Osim po alkoholu, fosfosfingolipidi se od glicerofosfolipida razlikuju i po vrsti masnih kiselina koje ulaze u njihov sastav. Kod fosfosfingolipida su obje masne kiseline vezane za alkohol sfingozin zasićene, pa je pakiranje fosfolipida gusto. Nasuprot tome kod glicerofosfolipida je jedna masna kiselina vezana na glicerol zasićena, dok druga nije (slika 28.).

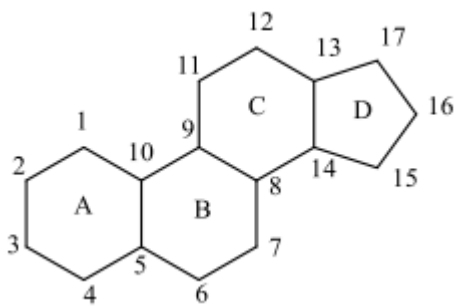


Slika 28. Razlike u strukturi glicerofosfolipida i fosfosfingolipida (slika preuzeta sa: <https://core.ac.uk>)

Spomenute razlike uveliko utječu na njihova svojstva u membrani. Naime, kod sfingolipida su svi ugljikovi atomi koji ulaze u sastav masnih kiselina povezani jednostrukim kovalentnim vezama što ograničava mogućnost širenja lipidnih repova, a samim time i fluidnost membrane. Kao rezultat navedenog,

sloj sfingolipida u membrani je dosta selektivniji kod propuštanja materija pa se njima više pripisuje zaštitna uloga. Smatra se također da sfingolipidi djeluju i kao signalne molekule tokom odvijanja određenih procesa kao što su apoptoza i proliferacija. Za razliku od sfingolipida, glicerofosfolipidi su zbog prisutnosti nezasićene masne kiseline u svom sastavu pokretljiviji, pa time i prihvatljiviji od strane proteina koji se veže za njih i omogućavaju protok odgovarajućih hidrofilnih materija kroz membranu. Dodatna uloga glicerofosfolipida u funkcioniranju stanice ovisi o vrsti nelipidne komponente koja je vezana za fosfatnu skupinu lipida (ukoliko je vezan kolin (kvaterni amin koji sadrži tri metilne skupine) riječ je o fosfatidil-kolinu, a ukoliko je vezan etanolamin riječ je o fosfatidil-etanolaminu). Fosfatidil-kolin kao donor metilnih skupina ima ključnu ulogu u sintezi različitih esencijalnih spojeva u biljnoj stanici poput S-adenozil metionina, a također je značajan i za funkcioniranje membrane jer je zbog svojih nabijenih bočnih ogranaka u stanju da stvara vodikove veze s različitim aninokiselinama te tako omogući njihovu integraciju u stanične membrane. Istu ulogu u funkcioniranju stanične membrane ima i fosfatidil-etanolamin. Dokazano je također da fosfatidil-etanolamin ima važnu ulogu u post-translacijskoj modifikaciji brojnih proteina, a smatra se i da je značajan za ostvarenje konformacijskih promjena potrebnih za funkcioniranje mnogih enzima.

Steroidi. Steroidi predstavljaju skupinu lipida čije su molekule izgrađene iz četiri međusobno povezana prstena ugljikovih atoma na koje mogu biti vezane različite funkcionalne grupe. Ovisno o razlikama između funkcionalnih grupa razlikuju se svojstva, a time i funkcije steroidnih spojeva. Osnovna forma steroida je tetraciklički prstenasti sustav sastavljen od tri šesteročlana i jednog peteročlanog prstena (slika 29.).



Slika 29. Tetraciklički prstenasti sustav steroida
(slika preuzeta sa: <http://pmf.unsa.ba/hemija/>)

Svojom strukturom i načinom nastajanja steroidi bitno odstupaju od ostalih lipida, no zbog svojstva topljivosti u nepolarnim otapalima svrstavaju se u lipide. Za razliku od triglicerida i fosfolipida u čijem nastajanju sudjeluju masne kiseline i polihidrični alkoholi, steroidi nastaju iz izoprenskih jedinica, te se shodno tome smatraju lipidima izoprenoidnog porijekla.

Proces sinteze steroida se u svojoj osnovi može podijeliti u tri faze:

- prva faza podrazumijeva nastajanje izoprenskih jedinica (IPP-a),
- druga faza podrazumijeva polimerizaciju šest IPP-a i nastajanje skvalena, glavnog prekursora kod sinteze steroida,
- a treća faza podrazumijeva ciklizaciju skvalena (zatvaranje prstena) te formiranje različitih steroida ovisno o reakcijama koje se zbivaju na bočnim ograncima prstena.

Steroidi su vrlo rasprostranjeni u prirodi i imaju jako važnu ulogu u životu biljaka, životinja i gljiva. U stanicama se mogu nalaziti slobodni ili u vidu glikozida, estera ili amida. Neki su prisutni isključivo u organizmu čovjeka ili biljaka, a neki se nalaze u svim organizmima. Njihove dvije osnovne uloge u organizmu su da djeluju kao signalne molekule, tj. da osiguravaju komunikaciju između stanica kako bi se uskladila njihova aktivnost, te da u velikoj mjeri utječu na fluidnost staničnih membrana, a samim time i na njihovu funkcionalnost. Osim navedenog, steroidi su prekursori u nastajanju različitih biološki aktivnih spojeva, a imaju također i energetski značaj.

S obzirom na njihovu raznovrsnost, ali također i na različitost u pogledu djelovanja, podjela steroida je vrlo kompleksna. U naučnoj literaturi često je u upotrebi podjela steroida na: steroidne alkohole, vitamin D, žučne kiseline, spolne hormone i hormone nadbubrežnih žlijezda, s tim da unutar steroidnih alkohola tj. sterola postoji dodatna podjela na životinjske (holesterol, holestanol, koprostanol) i biljne sterole (ergosterol i stigmasterol).

Voskovi. Po svom hemijskom sastavu, voskovi su vrlo slični mastima jer predstavljaju estere alkohola i viših masnih kiselina, no za razliku od masti alkoholna komponenta voska nije polihidrični alkohol već viši alifatski alkohol s 24 do 32 ugljikova atoma u svom sastavu, kao što je cetilni, cerilni ili miricilni alkohol. U voskove se ubrajaju i različite mješavine supstituiranih alifatskih ugljikovodika sa dugim ugljikovim lancima koji mogu sadržavati alkane, ketone i diketone, masne kiseline, primarne i sekundarne alkohole, primarne i sekundarne alkohole, aldehide, sterole i terpene.

Neovisno o sastavu, voskovi imaju strogo definirana fizička i mehanička svojstva koja su u suštini i glavni kriterij za svrstavanje određene materije u voskove. Shodno navedenome, svaka tvar ili mješavina manje ili više hidrofobnih organskih tvari koje su izgledom slabo prozirne, na 20 °C u pravilu mekane i gnjecave, po strukturi grube do finokristalične, te koje imaju sposobnost da se na temperaturama od 40 °C do 140 °C tope bez razgradnje, a da se potom ponovno stvrdnu bez promjene u sastavu, mogu se smatrati voskom.

Postoje različite podjele voskova, no ona koja je u praksi najviše u upotrebi je podjela voskova na prirodne i sintetske. Prirodni se dalje dijele na obnovljive i neobnovljive, a sintetski na homopolimere (sastoje se od samo jedne vrste monomera) i kopolimere (sastoje se od dva ili više različitih monomera). Obnovljivim prirodnim voskovima pripadaju biljni i životinjski voskovi, a

neobnovljivim prirodnim voskovima pripadaju fosilni voskovi. Od biljnih voskova najpoznatiji je karnaubin vosak tzv. karnauba, a od životinjskih pčelinji vosak. Primjer fosilnog voska je zemni vosak (ozokerit).

Kod biljaka, voskovi se nalaze u vidu filma na površini biljnih organa. Uloga im se prvenstveno vezuje uz zaštitu biljke od nepovoljnih utjecaja okolišnih faktora, s naglaskom na sprječavanje nekontroliranog isparavanja vode sa površine biljke. Određeni biljni voskovi, kao što je sojin i karnaubin vosak, imaju veliku primjenu u kozmetičkoj industriji te u proizvodnji svijeća.

Kutin i suberin. Kutin i suberin su polimeri izgrađeni u prvom redu od masnih kiselina dugog lanca na način da međusobno povezani stvaraju krutu trodimenzionalnu mrežu. Premda obje navedene komponente predstavljaju polimere masnih kiselina postoji bitna razlika u njihovoj građi. Za razliku od kutina koji je sastavljen od jedne komponente (hidroksi-masnih kiselina), u sastav suberina uz hidroksi-masne kiseline ulazi i značajna količina fenolnih spojeva među kojima se svojom zastupljenošću posebno izdvaja p-kumarinska kiselina.

Molekule kutina i suberina se uglavnom akumuliraju u sekundarnim lamelama staničnih stijenki na površinskim organima biljke, s tim da je kutin u pravilu zastupljen u stijenkama stanica epidermisa listova i stabljike, a suberin u stijenkama stanica koje grade peridermis korijena i stabljike. Uloga im je gotovo identična ulozi voskova u biljci, što znači da djelomično ili u potpunosti onemogućavaju kretanje vode kroz stijenke koje sadrže navedene komponente, te da doprinose zaštiti biljke od napada različitih patogena. Zbog slične uloge i položaja kojeg zauzimaju u biljnom organizmu, vrlo često se voskovi, suberin i kutin svrstavaju u posebnu grupu lipida, u tzv. površinske biljne prekrivače.

Značaj lipida za život biljke

Lipidi imaju višestruki značaj za život biljke, a on se ogleda u sljedećem:

- Lipidi (masti i ulja) čine važnu grupu spojeva u kojima organizam pohranjuje energiju. Interesantan podatak je da se razgradnjom lipida dobiva dva puta više energije u odnosu na razgradnju ugljikohidrata koji predstavljaju osnovni resurs u stvaranju energije (ATP-molekula).
- Lipidi (fosfolipidi) sudjeluju u izgradnji staničnih membrana, a samim time i u regulaciji protoka materija kroz membranu. Nadalje, određeni fosfolipidi (glicerofosfolipidi) su važne komponente fotorespiratornog sustava tilakoidnih membrana te transportnog sustava elektrona u unutrašnjoj strani membrana mitohondrija, što u velikoj mjeri doprinosi optimalnom odvijanju fotosinteze i disanja.
- Određene masne kiseline (linolna i linoleinska kiselina) sudjeluju u obnovi oštećenih tkiva i to tako što se nagomilavaju u stanicama koje okružuju oštećene dijelove biljke. Na taj način se stvaraju bolji uvjeti za obnovu oštećenog tkiva, ali se doprinosi i zaštiti tkiva koja se naslanjaju na oštećeno

tkivo, a koja bi potencijalno mogla biti oštećena. Dokazano je također da je linoleinska kiselina prekursor u nastajanju jasmonata, biljnih hormona koji imaju vrlo važnu ulogu u regulaciji određenih fizioloških procesa u biljci.

- Određeni lipidi (steroidi) djeluju kao signalne molekule te tako sudjeluju u komunikaciji između stanica. Steroidi su poznati i po tome što su prekursori u nastajanju različitih biološki aktivnih spojeva (giberelini), a imaju također i energetske značaj.
- Vosak, kutin i suberin sudjeluju u zaštiti površinskih dijelova biljke od mehaničkih povreda, ali i od djelovanja različitih patogena. Oni također sprječavaju nekontrolirano isparavanje vode sa površine biljke te tako doprinose održavanju ravnoteže vode u biljkama.
- Masti i ulja prisutni u biljkama su od velikog značaja i za zdravlje čovjeka jer se koriste kao hrana ili kao sirovina za proizvodnju hrane (ulje suncokreta, uljane repice i soje).
- Određeni biljni voskovi (sojin i karnaubin vosak) imaju veliku primjenu u farmaceutskoj i kozmetičkoj industriji.
- Biljni lipidi se u novije vrijeme koriste i kao resursi za dobivanje goriva.

3.1.2.4. Ugljikohidrati

Ugljikohidrati predstavljaju složene molekule sastavljene od atoma ugljika, vodika i kisika, pri čemu je odnos vodika i kisika u molekuli u pravilu 2 : 1, kao i u vodi. Postoje odstupanja od navedenog pravila, ali su ona vrlo rijetka. Primjer takvih molekula su deoksiriboza čija je molekulaska formula $C_5H_{10}O_4$, te ramnoza čija je formula $C_6H_{12}O_5$. Kao sinonimi za ugljikohidrate se vrlo često koriste termini šećeri ili saharidi.

Ugljikohidrati u biljnom organizmu nastaju kao produkt fotosinteze, a za život biljke su značajni iz više razloga: osnovni su resurs za dobijanje energije, sastavni su dio staničnih stijenki, često i staničnih membrana tako da imaju važnu ulogu u zaštiti biljne stanice te u regulaciji protoka materija kroz stanice, građevna su komponenta važnih makromolekula u stanici (nukleinskih kiselina), te sudjeluju u prijenosu informacija između stanica (u svojstvu receptora na membranama).

Nalaze se u svim dijelovima biljke, ponajviše u listovima u kojima se stvaraju te u spremišnim organima biljke (krtolama, korijenu) gdje se najvećim dijelom akumuliraju.

Premda im je struktura u osnovi slična, imaju često vrlo različita fizičko-hemijska svojstva. Tako su na primjer neki ugljikohidrati topljivi u vodi (glukoza), neki ne (celuloza), neki imaju kristalnu (glukoza) neki amorfnu strukturu (škrob), neki su podložni hidrolizi (polisaharidi) dok su neki znatno stabilniji (monosaharidi).

Shodno razlikama u građi te razlikama u fizičko-hemijskim svojstvima ugljikohidrati se dijele na: (1) **monosaharide**, (2) **disaharide i oligosaharide**, (3) **polisaharide**. Monosaharidi se zbog svoje manje molekulske mase često svrstavaju u jednostavne šećere za razliku od oligosaharida i polisaharida koji pripadaju složenim ugljikohidratima.

Monosaharidi

Monosaharidi su primarni produkti oksidacije polihidroksilnih alkohola gdje jedna njegova hidroksilna skupina prelazi ili u aldehidnu ili u keto- grupu. Shodno tome, monosaharidi se dijele na aldoze i ketoze.

Fizičko-hemijske karakteristike koje u pravilu obilježavaju sve monosaharide su sljedeće: ne mogu se razgraditi u jednostavnije ugljikohidrate tj. ne podliježu hidrolizi, topljivi su u vodi i imaju kristalnu strukturu.

Unutar monosaharida postoji podjela i s obzirom na broj ugljikovih atoma u strukturi u molekuli, a kojih može biti tri (trioze), četiri (tetroze), pet (pentoze), šest (heksoze), sedam (heptoze), osam (oktoze) i devet (nonoze). U biološke važne monosaharide se od trioza ubrajaju; gliceraldehid i dihidroksiaceton, od tetroza; eritroza, od pentoza; ribuloza i ksiluloza, od heksoza; glukoza, galaktoza, manoza i fruktoza, a od heptoza; sedoheptuloza.

Ako se promatra struktura monosaharida, najjednostavniji monosaharidi koji nastaju u biljci su **gliceraldehid** (aldotrioza) i **dihidroksiaceton** (ketotrioza). Navedene trioze, preciznije njihovi fosforilirani oblici (gliceraldehid-3-fosfat i dihidroksiaceton-fosfat) predstavljaju važne intermedijere u sintezi različitih biomolekula te u glikolizi. Gliceraldehid-3-fosfat se može izdvojiti i po tome što predstavlja prvi oblik šećera nastao tokom provođenja fotosinteze.

Eritroza je monosaharid s četiri ugljikova atoma, a u biljci nastaje kao produkt pentoza-fosfatnog ciklusa ili kao intermedijer u tamnoj fazi fotosinteze. U svom fosforiliranom obliku (eritroza-4-fosfat) sudjeluje u sintezi aromatskih kiselina, a samim time i u sintezi fenolnih spojeva.

Pentoze su s aspekta funkcioniranja biljke nezamjenjiva komponenta. U biljkama se od pentoza nalaze različite aldopentoze kao što su ksiloza, arabinoza i riboza, a od ketopentoza najzastupljenije su ribuloza i ksiluloza.

Ksiloza je prisutna u stijenkama biljnih stanica kao sastavni dio hemiceluloze te se vrlo često naziva drveni šećer. **Arabinoza** je također sastavni dio hemiceluloze, s tim da je njen udjel u sastavu hemiceluloze znatno manji u odnosu na ksilozu. Osim u hemicelulozi, arabinoza je manjim ili većim dijelom sastavni dio različitih glikozida, pentozana, biljnih sluzi, te smole. **Riboza** je univerzalna komponenta svake biljne stanice jer ulazi u sastav nukleotida ribonukleinskih kiselina, a njen značaj za funkcioniranje biljke se očituje i u tome što predstavlja koenzim različitih enzima (ATP, ADP, GTP, NAD, FAD i dr.) bez kojih odvijanje fizioloških procesa u biljci ne bi bilo moguće. Ribuloza i

ksiluloza, preciznije njihovi fosfatni esteri (ribuloza-5-fosfat, ribuloza-1,5-difosfat, ksiluloza-5-fosfat) imaju važnu ulogu kao intermedijeri u fotosintetičkim procesima biljaka.

Najrasprostranjeniji, a ujedno i najvažniji monosaharidi u biljnom svijetu, su **glukoza** i **fruktoza** koje pripadaju heksozama.

Važna uloga glukoze u biljci objašnjava se sljedećim činjenicama: ona je osnovni resurs za dobijanje energetski bogatih ATP-molekula, čini osnovu mnogih oligo- i polisaharida koji daju zaštitu biljnim stanicama, te sudjeluje u osmoregulaciji tj. doprinosi održavanju stabilnih fizioloških uvjeta unutar stanice. Glukoza je također prekursor u sintezi riboze, glukonske kiseline, te vitamina B₂ i B₁₅. U biljkama se može nalaziti u slobodnom obliku u biljnim sokovima ili vezana u vidu saharoze, maltoze, škroba, hemiceluloze i celuloze.

Fruktoza je heksoza slična glukози, no za razliku od nje umjesto aldehidne sadržava keto grupu. Može se nalaziti u voćnim sokovima u slobodnom obliku, ali i u vezanom, najčešće u vidu disaharida saharoze koji nastaje povezivanjem jedne molekule glukoze i fruktoze. Fruktoza je sastavni dio i određenih trisaharida (rafinoze), te polisaharida (inulina). Izuzetno je slatkog okusa te se stoga često naziva voćnim šećerom.

Heksoze koje su uz glukozu i fruktozu u većem obimu prisutne u biljnom svijetu su galaktoza i manozna. **Galaktoza** je značajna kao građevna jedinica određenih rezervnih i strukturnih ugljikohidrata (galaktana i heterogalaktana), a također ulazi i u sastav rafinoze, čitavog niza glikozida, nekih biljnih smola, te glikolipida i glikoproteina. Za razliku od glukoze i fruktoze, u biljci se ne nalazi u slobodnom obliku. **Manozna** je manje rasprostranjena heksoza u odnosu na galaktozu. Većinom se nalazi u vezanom obliku i to kao sastavni dio hemiceluloze u stijenkama biljnih stanica.

Od heptozna, najveći značaj za funkcioniranje biljke ima **sedoheptuloza** koja kao i fruktoza pripada ketozama. U svom fosforiliranom obliku sedoheptuloza je važan intermedijer u pentoza fosfatnom ciklusu te u Calvinovom ciklusu (kod regeneracije ribuloze-1,5-difosfat).

U monosaharide se također ubrajaju i derivati prethodno navedenih monosaharida koji su nastali iz njih redukcijom, oksidacijom, esterifikacijom ili nekom drugom hemijskom reakcijom. Takvi monosaharidi su: deoksišećeri (deoksiriboza), šećerni alkoholi (glicerol, sorbitol, manitol), šećerne kiseline (glukuronska i galakturonska kiselina), aminošećeri (glukozamin, galaktozamin, manozamin) te glikozidi (salicin i amigdalín).

Disaharidi i oligosaharidi

Disaharidi su ugljikohidrati sastavljeni od dva ista ili različita monosaharida međusobno povezanih glikozidnom vezom. Struktura oligosaharida je također sačinjena od monosaharidnih jedinica međusobno povezanih glikozidnom

vezom, no broj tih jedinica u njihovoj strukturi je veći, od 3 do 10. Sama glikozidna veza se uspostavlja između poluacetalne ili poluketalne skupine nekog šećera i -OR skupine drugog spoja koja i sama može biti izvedena iz šećera, što i jeste slučaj kod složenih ugljikohidrata. Glikozidne veze u strukturi složenih ugljikohidrata su vrlo podložne hidrolizi, usljed čega lako dolazi do njihove razgradnje na sastavne monosaharide.

Razlog zbog kojeg se monosaharidi lako povezuju glikozidnim vezama te zbog kojeg lako stupaju u reakcije s drugim spojevima je u tome što monosaharidi u svojoj strukturi imaju veliki broj slobodnih hidroksilnih skupina, pa su samim time i vrlo reaktivni.

Disaharidi

Najvažniji disaharidi u biljnom svijetu su saharoza i maltoza.

Saharoza je disaharid nastao spajanjem jedne molekule glukoze i fruktoze i to na način da se glikozidna veza uspostavlja između α C-1 ugljika glukoze i β C-2 ugljika fruktoze (1α - 2β tip glikozidne veze). Zahvaljujući tome što su u nastajanje glikozidne veze uključene i aldehidna skupina glukoze i keto skupina fruktoze, saharoza nema reducirajuća svojstva. Zastupljenost saharoze je najveća u fotosintetskim dijelovima biljke, ali i u sjemenima te skladišnim organima biljke. Konzumni šećer koji se kupuje u trgovinama je u suštini saharoza, a proizvodi se iz šećerne repe ili trske. Izuzev primjene u prehrambenoj industriji, saharoza se koristi i u proizvodnji deterdženata i emulgatora, te za industrijsko dobijanje fruktoze.

Maltoza je disaharid izgrađen iz dviju molekula glukoze međusobno povezanih α 1-4 glikozidnom vezom. S obzirom da u stvaranju ove veze ne sudjeluju obje poluacetalne skupine (poluacetalna (reducirajuća) skupina jedne molekule glukoze ostaje slobodna), maltoza se ubraja u reducirajuće šećere. Poput saharoze i maltoza ima visoku zastupljenost u biljnom svijetu. Nalazi se kao i saharoza u fotosintetskim dijelovima biljke, te u sjemenima ili skladišnim organima biljke i to u slobodnom obliku ili kao gradivna jedinica škroba. Maltoza se često naziva i ječmenim šećerom jer je u velikoj količini prisutna u sladu (proklijalom sjemenu ječma) i slanom ekstraktu.

Disaharidi koji su prisutni u biljnom svijetu, ali u odnosu na saharozu i maltozu imaju manju zastupljenost i fiziološki značaj, su **celobioza** i **gentiobioza**. Oba navedena disaharida su po svojoj strukturi vrlo slični maltozi jer su sastavljeni iz dvije molekule glukoze. Razlika je samo u tome što su molekule glukoze u strukturi celobioze povezane β 1-4, a u strukturi gentiobioze β 1-6 glikozidnim vezama. Celobioza se u biljkama ne nalazi slobodna, već kao sastavni dio celuloze ili nekih drugih glikozida, dok je gentiobioza u biljnom svijetu prisutna kao sastavni dio određenih glikozida (amigdalina, protokrocin) koji imaju snažan farmakološki učinak.

Oligosaharidi

Oligosaharidi su, kao što je već prethodno napisano, ugljikohidrati sastavljeni od 3 do 10 monosaharidnih jedinica. U naučnoj literaturi je čest slučaj da se i disaharidi ubrajaju u oligosaharide, a također i neki ugljikohidrati sastavljeni iz više od 10 monosaharidnih jedinica. Unutar oligosaharida se s obzirom na zastupljenost i značaj za razvoj biljke posebno izdvajaju trisaharidi i tetrasaharidi.

Trisaharidi. Trisaharidi su oligosaharidi izgrađeni iz tri iste ili različite monosaharidne jedinice međusobno povezane glikozidnim vezama. Biljke svojim metabolizmom stvaraju različite trisaharide (izomaltotrioza, nigerotrioza, maltotrioza, rafinoza...), no za funkcioniranje biljke su od posebnog značaja rafinoza i gentianoza.

Rafinoza je trisaharid nastao spajanjem galaktoze, glukoze i fruktoze i to na način da se između molekule galaktoze i glukoze uspostavlja α 1-6, a između glukoze i fruktoze 1α -2 β glikozidna veza. U tom povezivanju nijedna poluacetalna (reducirajuća) skupina sastavnih monosaharida ne ostaje slobodna, te se stoga rafinoza ubraja u nereducirajuće šećere.

Fiziološki značaj rafinoze je izuzetno velik: predstavlja važan transportni oblik ugljikohidrata u biljci, sudjeluje u sintezi nukleotidnih šećera, a dokazano je i da igra važnu ulogu u jačanju odbrambenog mehanizma na stres, u prvom redu zahvaljujući tome što djeluje kao osmolit. U biljnom svijetu je rafinoza najrasprostranjeniji oligosaharid. Prisutna je u znatnim količinama u korijenu šećerne repe te u sjemenu ječma i pamuka.

Gentianobioza je nereducirajući trisaharid u čiji sastav ulaze dvije molekule glukoze i jedna molekula fruktoze. Navedeni monosaharidi su međusobno povezani glikozidnim vezama na način da se između dvije molekule glukoze uspostavlja β 1-6, a između glukoze i fruktoze 1α -2 β glikozidna veza. Prisutnost ovog šećera u biljnom svijetu je prvo utvrđena u rizomima biljnih vrsta iz roda *Gentiana*, po čemu je ovaj šećer i dobio ime.

Tetrasaharidi. Tetrasaharidi su oligosaharidi izgrađeni iz četiri iste ili različite monosaharidne jedinice međusobno povezane glikozidnim vezama. Poznati tetrasaharidi u biljnom svijetu su: nistoza i stahioza.

Nistoza je fruktooligosaharid sastavljen iz dvije molekule fruktoze i jedne molekule saharoze. Izuzev toga što je rezervni ugljikohidrat kojega biljka koristi kao resurs za dobijanje energije, postoje brojna istraživanja u kojima je dokazana njena uloga u poboljšanju odbrambenih mehanizama biljke u uvjetima stresa. U višoj koncentraciji prisutna je u sjemenima biljnih vrsta iz roda *Lilium*, te korijenju biljnih vrsta iz roda *Asparagus*.

Stahioza je tetrasaharid sastavljen iz dvije molekule galaktoze, jedne molekule glukoze i jedne molekule fruktoze povezane glikozidnim vezama po sljedećem obrascu: galaktoza (α 1-6) galaktoza (α 1-6) glukoza (1α -2 β) fruktoza.

Naziv je dobila po biljci *Stachys tuberifera* Naudin ex Gard. jer je prvi put izolirana iz rizoma te biljke. Prateći je element šećera rafinoze, te se kao i ona većinom akumulira u sjemenima i skladišnim organima biljke, posebno u biljnim vrstama iz porodice Cucurbitaceae i Fabaceae. Funkcija stahioze u biljnom organizmu je u većem dijelu podudarna s funkcijom rafinoze.

Polisaharidi

Polisaharidi su složeni ugljikohidrati sastavljeni od velikoga broja jednostavnih šećera (monosaharida) ili njihovih derivata međusobno povezanih α - ili β -glikozidnom vezom. Premda su nastali spajanjem monosaharidnih jedinica, od njih se bitno razlikuju po fizičko-hemijskim svojstvima. Polisaharidi, za razliku od monosaharida, nemaju sladak okus i u pravilu nisu topljivi u vodi.

U biljnom svijetu imaju dvije važne uloge: (1) predstavljaju osnovni resurs za dobijanje energije neophodne za egzistiranje biljke, (2) osnovni su gradivni element staničnih stijenki čime biljnim stanicama daju zaštitu i čvrstoću.

Ako se promatraju razlike između polisaharida, onda se one ne očituju samo u vrsti i broju monosaharida koji ulaze u njihov sastav, već i u stupnju polimerizacije te prirodi veze između monosaharidnih jedinica.

Ovisno o vrsti monosaharida koje sadrže, polisaharidi se dijele na homopolisaharide i heteropolisaharide. Polimeri izgrađeni iz samo jednog tipa monosaharida predstavljaju homopolisaharide, dok heteropolisaharidi sadrže više različitih monosaharidnih jedinica.

Homopolisaharidi

Najvažniji i najviše rasprostranjeni homopolisaharidi (homomerni polisaharidi) u biljnom svijetu su škrob i celuloza. Uz njih važnu ulogu u funkcioniranju biljke imaju glukani, fruktani i kaloza.

Škrob je najvažniji rezervni polisaharid u biljkama, a sastoji se iz dvije komponente; amiloze i amilopektina. Amiloza je izgrađena iz molekula glukoze međusobno povezanih α 1-4 glikozidnim vezama, dok je amilopektin izgrađen iz dva lanca: osnovnog lanca gdje su molekule glukoze također povezane α 1-4 glikozidnim vezama i bočnog lanca gdje su molekule glukoze povezane α 1-6 glikozidnim vezama.

S obzirom da su molekule glukoze koje grade amilozu povezane isključivo jednim tipom veze, amiloza ima nerazgranatu strukturu, a njen udio u sastavu škroba u pravilu iznosi 15 - 25 %. Za razliku od amiloze, amilopektin ima razgranatu strukturu, a također i veći udio u sastavu škroba (75 % i više). Međutim neke biljne vrste imaju isključivo amilopektin u strukturi škroba (pojedine biljne vrste iz roda *Oryza*), a isto tako postoje i vrste kod kojih je udio amiloze u sastavu škroba iznad 50 % (pojedine biljne vrste iz roda *Zea* tzv.

amilo-kukuruz). Što se tiče strukture škroba ona također znatno varira ovisno o odnosu amiloze i amilopektina. Tamo gdje je udio amiloze manji, struktura škroba je amorfnu i suprotno tome, tamo gdje je udio amiloze veći struktura škroba je kristalna.

Škrob nastaje u zelenim dijelovima biljke (u hloroplastima) asimilacijom CO_2 u procesu fotosinteze. Tako stvoren škrob (primarni ili asimilacijski škrob) vrlo brzo ispunjava unutrašnjost hloroplasta, pa je stoga neophodno osigurati njegov transport iz hloroplasta tj. listova u druge dijelove biljke. To se ostvaruje na način da se škrob stvoren u hloroplastima pomoću odgovarajućih enzima razgradi u molekule glukoze koje potom difuzijski prelaze u druge dijelove biljke. Kada dođu u organe za skladištenje (krtole, plodovi, sjemenke) molekule glukoze se ponovo transformiraju u škrob u vidu škrobnih zrna (pričuvni ili rezervni škrob). Ovisno o biljoj vrsti u kojima se stvaraju, škrobna zrna mogu biti različitog oblika (ovalni, sferični, mnogokutni, loptasti, jajasti...) i različitih dimenzija (2 - 150 μm).

Tako su na primjer škrobna zrna krompira ovalno-jajastog ili loptastog oblika s ekscentrično postavljenim centrom formiranja. Najčešće se susreću zrna s jednim centrom formiranja (jednostavna ili prosta škrobna zrna krompira), ali postoje i složena i polusložena škrobna zrna (s više centara formiranja). Veličina im znatno varira, od 5 do 145 μm , s tim da su prosta škrobna zrna znatno većih dimenzija.

Škrobna zrna riže su sitnija i većinom se nalaze u agregatima; nakupinama većeg broja jednostavnih zrna mnogokutnog oblika. U vidnom polju mikroskopa, ovi agregati imaju izgled pčelinjih saća.

Škrobna zrna kukuruza imaju okruglast ili poligonalan oblik. U središtu svakog zrna se nalazi centar formiranja u obliku tačke ili pukotine koja ima izdužen ili zrakast oblik. Veličina škrobnih zrna kod kukuruza se kreće u rasponu od 2 do 30 μm .

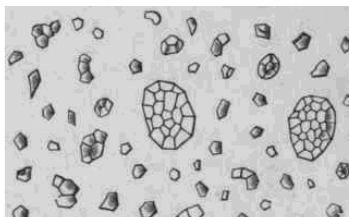
Škrobna zrna pšenice su okruglastog ili jajastog oblika. Unutar njih se mogu jasno razlikovati dvije grupe zrna: krupnija i sitnija. Krupnija zrna su veličine od 30 do 45 μm , a sitnija dosežu veličinu maksimalno do 10 μm . U središtu krupnijih zrna može se uočiti koncentrična slojevitost.

Škrobna zrna graha su ovalnog ili okruglastog oblika. U središtu svakog zrna se nalazi zvjezdasta pukotina koja ujedno predstavlja i centar formiranja škrobnog zrna. Oko pukotine se mogu uočiti naizmjenično postavljeni tamniji i svjetliji koncentrični slojevi. Veličina škrobnih zrna graha varira između 20 i 60 μm .

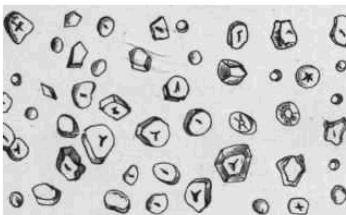
Oblici škrobnih zrna kod različitih biljnih vrsta su prikazani na slici 30.



Škrobna zrna krompira



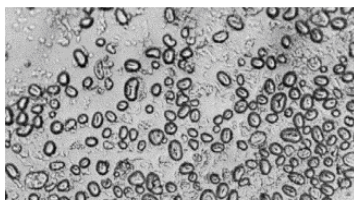
Škrobna zrna riže



Škrobna zrna kukuruza



Škrobna zrna pšenice



Škrobna zrna graha

Slika 30. Izgled škrobnih zrna kod različitih biljnih vrsta
(slika preuzeta sa: <http://chestofbooks.com>)

Celuloza je najrasprostranjeniji strukturni polisaharid u biljkama. Smatra se da se čak 50 % glukoze nastale procesom fotosinteze ugradi u sastav ovog polisaharida. Strukturno promatrano vrlo je slična škrobu jer predstavlja polimer glukoze, no bitna razlika između njih je ta da je celuloza sastavljena od molekula glukoze povezanih isključivo jednim tipom veze i to β 1-4 glikozidnom vezom. Preciznije, struktura celuloze je ekvivalentna strukturi amiloze, s tom razlikom da su kod amiloze molekule glukoze povezane α 1-4, a kod celuloze β 1-4 glikozidnim vezama. Za razumijevanje strukture, a samim time i uloge celuloze u funkcioniranju biljke, važno je napomenuti da su lanci molekula glukoze koji grade celulozu nerazgranati, gotovo ravni, te da se ti lanci u strukturi celuloze po dužini povezuju vodikovim vezama, što celulozu čini kohezivnom i čvrstom. Vodikove veze između lanaca celuloze su toliko jake da ih voda ne može prekinuti te je stoga celuloza, premda je polimer glukoze, netopljiva u vodi. Sve to zajedno čini celulozu idealnim materijalom za stvaranje čvrstih, a za vodu propusnih sustava kao što su biljne stanice.

Celuloza je najvećim dijelom zastupljena u staničnim stijenkama koje okružuju biljne stanice. Uz celulozu sastavni dio staničnih stijenki su pektin i hemiceluloza, s tim da u sastav staničnih stijenki mogu ulaziti i druge materije

koje protoplast/protoplasma biljne stanice proizvede kao što su suberin i lignin. S gledišta udjela celuloze u građi staničnih stijenki, interesantni podaci su da biljne vrste iz roda *Gossypium* (pamuk) u stijenkama svojih stanica sadrže isključivo celulozu. Biljne vrste koje također u stijenkama svojih stanica sadrže visok sadržaj celuloze su: industrijska konoplja (*Cannabis sativa* L.), juta (*Corchorus olitorius* L.) i kineska trava (*Boehmeria nivea* (L.) Gaudich.).

Zahvaljujući celulozi i drugim sastavnim komponentama, stanična stijenka u biljnom organizmu ima mnogostruku ulogu: daje stanicama čvrstoću te ih štiti od nepovoljnih utjecaja vanjskih faktora, predstavlja fizičku barijeru ulasku različitih patogenih organizama, te ovisno o stupnju svoje rastezljivosti određuje oblik biljne stanice.

Celuloza izdvojena iz biljki ima vrlo veliku upotrebu u raznim granama industrije. Koristi se kao sirovina za proizvodnju papira, maramica, salveta te celuloznih vlakana za tekstilnu industriju. Široku primjenu u industriji nalaze i njeni derivati (esteri i eteri) i to u proizvodnji lakova, eksploziva, celofana, ljepila, bioetanola i drugih proizvoda.

Glukani su polimeri glukoze slični amilozi i celulozi, ovisno o tome da li su molekule glukoze unutar njih povezani α ili β glikozidnim vezama. Najpoznatiji među njima su β -glukani gdje su glukozne jedinice povezane β 1-3 ili β 1-6 glikozidnim vezama. Prisutni su u staničnim stijenkama različitih mikroorganizama, a u manjem postotku ih se može naći i u stijenkama stanica nekih viših biljaka. U posljednje vrijeme istraživanja na području primjene glukana dobijaju sve veću pažnju javnosti jer je utvrđeno da mnogi glukani imaju snažna imunoaktivacijska svojstva.

Fruktani su definiraju kao ravnolančani ili razgranati polimeri fruktoze nastali njihovim međusobnim povezivanjem s β 2-1 ili β 2-6 glikozidnim vezama. U sastav fruktana ulazi i jedna molekula glukoze, tako da je preciznije reći da strukturu fruktana čini jedna molekula glukoze povezana s mnogo molekula fruktoze (do 200). Ubrajaju se u skupinu rezervnih polisaharida u biljkama, te su shodno tome najviše zastupljeni u skladišnim organima biljke. Biljne vrste iz porodice Liliaceae, Poaceae i Asteraceae sadrže fruktane kao rezervne polisaharide u većoj mjeri u svojim stanicama.

Kaloza je homomerni polisaharid sastavljen od molekula glukoze međusobno povezanih β 1-3 glikozidnim vezama. Zastupljenost kaloze u biljci nije velika, ali je izuzetno važna za njeno funkcioniranje, a što proizlazi iz uloge kaloze u regulaciji transporta materija kroz provodna tkiva. Naime, na kraju vegetacije biljka intenzivno producira kalozu i s njom zatvara floemske sitaste ploče te tako sprječava transport kako materija tako i infekcije kroz biljku za vrijeme zimskog mirovanja. Kaloza je također i komponenta membrana parenhimskih stanica u ksilemu, čime doprinosi zaštiti tih stanica od pritiska susjednih stanica koje sudjeluju u transportu materija kroz ksilem.

Heteropolisaharidi

Polisaharidi građeni od dvije ili više vrsta monosaharida nazivaju se heteropolisaharidi. Tipičan predstavnik ove grupe prirodnih polimera je hemiceluloza koja je ujedno i najzastupljeniji heteropolisaharid u biljnom svijetu. Ostali heteropolisaharidi u većoj mjeri prisutni u biljkama su pektini i biljne gume.

Hemiceluloza. Hemiceluloza je polimer sastavljen od različitih heksoza i pentoza međusobno povezanih glikozidnim vezama. Dugo se smatralo da je hemiceluloza preteča stvaranja celuloze, po čemu je ovaj polimer i dobio naziv, no danas je dokazano da se putevi njihove sinteze značajno razlikuju. Između hemiceluloze i celuloze postoje i značajne strukturne razlike: celuloza je sastavljena isključivo od molekula glukoze, dok u sastav hemiceluloze ulazi i niz drugih monosaharida: mannoza, galaktoza, ramnoza, fukoza, ksiloza, arabinoza te uronske kiseline. Uz navedeno, lanac iz kojeg je građena hemiceluloza je u pravilu razgranat i mnogo kraći u odnosu na celulozu.

Postoji više strukturnih oblika hemiceluloze, ovisno o broju i vrsti monosaharida od kojih se sastoje, te o načinu njihovog međusobnog povezivanja. Shodno tome, u okviru hemiceluloze se razlikuju ksilani, manani, galaktani i arabani.

Ksilani predstavljaju strukturni oblik hemiceluloze u kojem je glavni lanac molekule sastavljen iz molekula ksiloze međusobno povezanih β 1-4 glikozidnim vezama, a na kojeg mogu biti vezane momomerne jedinice glukuronske kiseline, arabinoze i/ili kratki oligosaharidi sastavljeni od više monosaharidnih jedinica. Karakteristika strukture ksilana je i ta da je veliki broj OH - grupa na C₂ i C₃ jedinicama ksiloze supstituiran acetilnim grupama. S obzirom na vrstu i način povezivanja monosaharidnih jedinica, unutar ksilana mogu se razlikovati: homoksilani, arabinoksilani, glukuronoksilani i složeni heterosksilani.

Homoksilani predstavljaju ravnolančane polimere sastavljene isključivo od molekula ksiloze međusobno povezanih β 1-4 glikozidnim vezama. Prisutni su u staničnim stijenkama algi, dok ih u strukturi stanica viših biljki nema.

Arabinoksilani su karakterizirani ksilanskim β 1-4 glavnim lancem na kojem se nalaze vezane molekule arabinoze. Ovaj tip ksilana dominantan je hemicelulozni polisaharid u sjemenima žitarica.

Glukuronoksilani su skupina ksilanskih polisaharida čija je osnovna strukturna karakteristika da na glavni ksilanski β 1-4 lanac imaju vezane molekule glukuronske kiseline. Često je glukuronska kiselina u strukturi glavnog lanca 4-O-metilirana, pa se takvi ksilani nazivaju 4-O-metil-glukuronoksilani. U većem obimu ovaj hemicelulozni polisaharid je prisutan u stijenkama stanica dikotiledonih biljaka, posebno drvenastih.

Složeni heteroksilani su podskupina ksilana kojima su bočni lanci sastavljeni od više različitih monosaharidnih i/li oligosaharidnih jedinica vezani na glavni ksilanski β 1-4 lanac.

Manani predstavljaju strukturni oblik hemiceluloze kojem okosnicu strukture čini lanac sastavljen od molekula manoze međusobno povezanih β 1-4 glikozidnim vezama, s tim da manjim dijelom sastavni dio tog lanca mogu biti i molekule glukoze i galaktoze. Shodno tom kriteriju, unutar manana se razlikuju gluko- i galaktomanani. U većem obimu manani su prisutni u stijenkama stanica žitarica te u sjemenu leguminoza.

Galaktani su strukturni oblik hemiceluloze koje unutar glavnog lanca sadrže molekule galaktoze međusobno povezane β 1-4 glikozidnim vezama. Ovaj tip hemiceluloze je zastupljen u stabljikama pojedinih žitarica.

Arabani su karakterizirani strukturom čiju okosnicu čine molekule arabinoze međusobno povezanih β 1-5 i β 1-3 glikozidnim vezama. Za razliku od arabana, okosnica ostalih podskupina hemiceluloze su monosaharidne jedinice povezane β 1-4 glikozidnom vezom, što i jeste glavno obilježje hemicelulozne strukture. Shodno navedenome, arabane i ne bi trebali klasificirati kao strukturni oblik hemiceluloze već više kao njen sastavni dio. Ipak, zbog toga što arabani predstavljaju dominantan oblik strukture pojedinih hemiceluloza izdvajaju se kao posebna podskupina. Posebno obilježje arabana je i to da upravo zahvaljujući različitosti veza unutar glavnog lanca imaju dosta razgranatiju strukturu u odnosu na ostale podskupine hemiceluloze.

Pektini. Pektini su naziv za skupinu vrlo kompleksnih heteropolisaharida u čijem sastavu se može naći i do 17 različitih monosaharidnih jedinica ili njihovih derivata, s tim da glavninu sastava čine molekule galakturonske kiseline. Zbog visoke zastupljenosti galakturonske kiseline u strukturi, čest je slučaj u naučnoj literaturi da se pektini definiraju kao polimeri galakturonske kiseline. Ipak, s hemijskog gledišta ova definicija se ne može smatrati zadovoljavajućom jer pektini imaju složeniju strukturu. Pektin u suštini predstavlja polimer sastavljen od više različitih podjedinica međusobno povezanih u jednu molekulu. Osnovne podjedinice (blokovi) koje mogu ulaziti u sastav pektina su homogalakturenan, ramnogalakturenan, ksilogalakturenan i arabinogalakturenan. U samom nazivu podjedinica se krije i njihov sastav, s tim da treba napomenuti da u strukturi pektina najveću zastupljenost imaju homogalakturenani i ramnogalakturenani.

U biljnoj stanici pektin je osnovni gradivni element središnjih lamela staničnih stijenki. Zajedno sa celulozom, ali u znatno manjem udjelu, gradi i primarnu staničnu stijenku te tako u velikoj mjeri doprinosi zaštiti biljnih stanica. Udjel pektina u građi primarne stanične stijenke u prvom redu ovisi o taksonomskoj pripadnosti neke biljne vrste pa tako u stanicama dikotiledonih biljaka pektin čini do 35 % primarne stanične stijenke, u stanicama trava svega 2 - 10 %, a u stanicama drvenastih biljaka maksimalno 5 %.

Izuzev svoje uloge u zaštiti biljnih stanica, dokazano je da pektinske tvari potpomažu kretanje iona iz jedne stanice u drugu (svojom kiselom prirodom pektini doprinose povećanju koncentracijskog gradijenta, a samim time i ubrzavanju kretanja iona kroz stanične stijenke), štite biljku od isušivanja jer vezuju vodu na sebe, a služe i kao neka vrsta konekcije između biljnih stanica. Interesantan je podatak da pektin u dodiru s vodom bubri te prelazi u gel stanje. Po tom svojstvu je pektin i dobio ime (na grčkom riječ pektos znači geliran).

Zastupljenost pektinskih tvari je izuzetno velika u plodovima gdje značajno utječu na njihove nutritivne i tehnološke osobine. Ovaj utjecaj je posebno izražen u fazi dozrijevanja plodova kada dolazi do postupene enzimatske razgradnje pektina, a što rezultira omekšavanjem strukture ploda. Poljoprivredne kulture koje u svojim konzumnim dijelovima akumuliraju velike količine pektina su limun, jabuka, šipak, mrkva i šećerna repa.

Pektin ekstrahiran iz biljnog materijala ima veliku primjenu u prehrambenoj industriji, u prvom redu kao sredstvo za želiranje i zgušnjavanje. Pektin se također može koristiti za stabilizaciju kiselih proteinskih napitaka (raznih vrsta mliječnih proizvoda), za stabilizaciju pulpe u voćnim sokovima, te kao zamjena za masnoću u pekarskim proizvodima.

Biljne gume. Biljne gume su heteropolisaharidi koji se u pravilu izlučuju iz biljke na mjestu povrede sa ciljem potpomaganja zatvaranja rane, te sprječavanja dehidracije i ulazjenja patogena u biljku.

U naučnoj literaturi biljne gume se dijele na prave gume i biljne sluzi. Najpoznatiji predstavnik pravih guma je arapska guma poznata pod nazivom guma arabika. Ona predstavlja izlučevinu drveta *Senegalia senegal* (L.) Britton, a po svojoj strukturi je polimer izgrađen od više različitih monosaharida, najvećim dijelom od različitih derivata šećera arabinoze. Arapska guma ima osobinu da s toplom vodom daje ljepljivu smjesu pa se stoga primjenjuje u industriji ili kao vrsta ljepila ili kao ugušćivač.

Biljne sluzi su skupina heteropolisaharida čija je osnovna fizička karakteristika da upijaju nekoliko puta više vode od vlastite mase, zbog čega u medicini imaju primjenu kao laksativi. Izuzev što sudjeluju u zaštiti, sluzi imaju i ulogu rezervnog polisaharida u biljci. Sukulentne biljke proizvode sluzi i u cilju jačeg zadržavanja vode u svojim stanicama.

Tipični predstavnik biljnih sluzi je tragakant, izlučevina biljne vrste *Astragalus gummifer* Labill. koja prirodno raste na prostorima Turske, Sirije i Irana. Strukturno promatrano, ova sluz predstavlja mješavinu različitih šećera: arabinoze, ksiloze, fukoze, galaktoze i galakturonske kiseline. Njena primjena je vrlo velika: koristi se u tekstilnoj industriji za apretiranje tkanina, u farmaceutskoj industriji za proizvodnju emulzija i dražeja, te u kozmetičkoj industriji kao dodatak kremama.

3.1.2.5. Sekundarni metaboliti

Sekundarni metaboliti su organski spojevi nastali iz primarnih metabolita reakcijama sekundarnog metabolizma, a u okviru njih veći značaj za život biljke imaju: **fenolni spojevi, izoprenoidi, alkaloidi i poliketidi**. Vrsta nastalih sekundarnih metabolita u biljci, kao i proces njihovog nastajanja se može dosta razlikovati od biljke do biljke, ovisno o vrsti biljke i okolišnim uvjetima u kojima ona egzistira.

Fenolni spojevi

Fenolni spojevi su najbrojnija skupina sekundarnih metabolita u biljnom svijetu, a njihova osnovna karakteristika je da u svojoj strukturi imaju barem jedan aromatski prsten na koji je vezana jedna ili više hidroksilnih skupina. U biljnim stanicama se rijetko nalaze slobodni, većinom su vezani sa šećerima u obliku glikozida ili u vidu kompleksnih, složenih spojeva s proteinima, alkaloidima i terpenoidima. Do danas je poznato preko 8 000 fenolnih spojeva koji se međusobno razlikuju po svojoj strukturi, ali i po hemijskim svojstvima.

Fenolni spojevi su prisutni u gotovo svim dijelovima biljke; sjemenkama, pokožici, mezokarpu voća i povrća, lišću i cvijeću. Dokazano je da boja, aroma i okus plodova značajno ovise o vrsti i količini pojedinih fenolnih supstanci. Od prisutnosti fenolnih supstanci u biljci ovisi i adaptacija biljne vrste na različite ekološke faktore, kao i druge odbrambene reakcije biljke; zaštita od patogenih mikroorganizama ili potencijalnih natjecatelja za isti životni prostor. U složeni kompleks polifenolnih sastojaka ubrajaju se i fitoaleksini; spojevi koji se pri uobičajenim okolnostima ne mogu naći u biljci ili su prisutni u vrlo maloj količini. Fitoaleksini se sintetiziraju i akumuliraju u biljnim stanicama kao odgovor na bakterijske i gljivične infekcije, a zbog svoje djelotvornosti smatraju se glavnim nositeljima mehanizma otpornosti na različite biljne bolesti.

Fenolni spojevi pokazuju veliki biološki učinak i na druge organizme, a neki od tih učinaka se manifestiraju u jačanju imunološkog sustava čovjeka. Svoju djelotvornost u odbrani organizma iskazuju na više načina, najčešće borbom protiv negativnog utjecaja slobodnih radikala. Pored antiradikalne i općenito antioksidacijske aktivnosti fenolnim spojevima se pripisuju i druga korisna djelovanja; antiupalna, antimikrobna, antimutagena i antikancerogena. Današnji trend u poljoprivredi je stoga i usmjeren ka proizvodnji funkcionalne hrane sa specijalnim zdravstvenim učincima, a pokušaji povećavanja i očuvanja fenolnih supstanci u hrani često su primarni cilj mnogih takvih aktivnosti.

U naučnoj literaturi se navode različite podjele fenolnih spojeva. Podjele se obično prave s obzirom na strukturu fenolnih spojeva, pa se u skladu s tim kriterijem razlikuju: **jednostavni fenoli, fenolne kiseline, flavonoidi, lignini i tanini**.

Jednostavni fenoli. U svojoj strukturi sadrže samo centralni aromatski prsten (benzen) na koji je izravno vezana jedna ili više hidroksilnih skupina. Ovisno o broju OH- grupa vezanih za benzen razlikuju se mono-, di-, i trihidroksilni fenoli.

Fenol (hidroksibenzen) je najpoznatiji predstavnik monohidroksilnih fenola po kojem je skupina fenolnih spojeva i dobila ime. Sastavni je dio katrana kamenog ugljena i iz njega se industrijski može izdvojiti.

Dihidroksi fenoli sadrže dvije hidroksilne skupine izravno vezane na benzensku jezgru. Te dvije hidroksilne grupe mogu međusobno zauzeti tri različita položaja (orto-, meta-, para-), pa se shodno tome mogu razlikovati sljedeći spojevi: katehol, rezorcinol i hidrokinon.

Dihidroksi fenoli se lako oksidiraju bilo s kisikom iz zraka ili nekim drugim oksidansom. Najlakše se oksidiraju orto- i para- izomeri dihidroksi fenola (katehol i hidrokinon), usljed čega nastaju kinoni. Oksidacijom se u potpunosti mijenja sistem konjugiranih veza i razara stabilna rezonantna benzenska struktura, što za posljedicu ima njihovo obojenje. Prirodni kinoni se u biljkama javljaju kao pigmenti u varijetetu boja od blijedo žute do skoro crne. Iako je dokazana njihova prisutnost u biljkama, doprinos kinona u stvaranju boje kod viših biljaka je relativno mali. Izuzetak je smeđa jesenja boja lišća kruške za koju se smatra da upravo potječe od kinona. Za razliku od viših biljaka, kinoni u bakterijama, algama i lišajevima imaju veći značaj u stvaranju boje.

Najpoznatiji predstavnici trihidroksi fenola su pirogalol (1,2,3-trihidroksibenzen), floroglucin (1,3,5-trihidroksibenzen) i oksihidrokinon (1,3,4-trihidroksibenzen). Ovi spojevi se u biljkama susreću jako rijetko. Izuzetak je pirogalol koji se u esterskoj formi nalazi u visoko polimeriziranim strukturama lignina. Zbog svoje sposobnosti brzog vezanja kisika, pirogalol (u kristalnoj formi, otopljen u 50 % KOH...) ima vrlo široku primjenu u laboratorijskim analizama i industriji. Može se koristiti za ispitivanje klijavosti sjemena, uklanjanje kisika iz smjese plinova i općenito u plinskoj analizi.

Fenolne kiseline. Prema hemijskoj strukturi fenolne kiseline se dijele na derivate cimetine i derivate benzojeve kiseline.

Osnovna karakteristika cimetine kiseline i njenih derivata je C_6-C_3 ugljični skelet. Cimetna kiselina nastaje deaminacijom fenilalanina, jednog od krajnjih produkata šikiminskog biosintetskog puta. Naknadnim reakcijama hidroksilacije i metilacije u kojima se vežu različiti supstituenti za benzenski prsten cimetine kiseline nastaju: kumarna, kavena, ferulična i sinapna kiselina. Derivati cimetine kiseline rijetko se pojavljuju u biljkama u slobodnom obliku, većinom se nalaze u vidu estera i amida ili su vezani sa šećerima u obliku glikozida.

Cimetna kiselina je i osnova za stvaranje benzojeve kiseline. Osnovna karakteristika benzojeve kiseline i njenih derivata je C_6-C_1 ugljični skelet, dakle

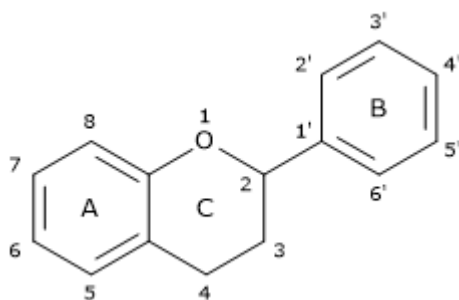
skraćen niz ugljikovih atoma u odnosu na derivate cimetne kiseline. Benzojeva kiselina, kao i njeni derivati, nastaju skraćivanjem postranog lanca određenog spoja nastalog iz cimetne kiseline, najčešće β -oksidacijom. Najpoznatiji derivati benzojeve kiseline su: galna, protokatehinska, vanilinska i siringinska kiselina.

Od fenolnih kiselina u poljoprivrednim biljkama, posebno u plodovima voćarskih kultura, visoku zastupljenost imaju kavena, kumarna, protokatehinska te hlorogenska kiselina.

Flavonoidi. Flavonoidi su najbrojnija skupina fenolnih spojeva. Do danas ih je identificirano preko 6000.

Flavonoidi imaju veliku ulogu u održavanju i zaštiti životnih funkcija biljke; djeluju antioksidacijski, antimikrobno, zatim kao fotoreceptori i agensi za privlačenje pozornosti, te kao zaštita od UV zračenja i napada nametnika. Flavonoidima se pripisuje pozitivno djelovanje i na zdravlje čovjeka. Dokazano je da konzumacija hrane biljnog porijekla koja u sebi sadrži izvjesne količine flavonoidnih spojeva smanjuje rizik od srčanih oboljenja i nekih oblika karcinoma.

Osnovnu strukturu svih flavonoida čini difenilpropan, odnosno 2-fenilbenzopiran, strukturna forma izgrađena od petnaest ugljikovih atoma. U najjednostavnijem obliku ova forma sadrži dva fenilna prstena (A- i B- prsteni) međusobno povezanih propanskim lancem koji ne mora, ali najčešće sa kisikom formira heterociklični C-prsten (slika 31.).



Slika 31. Osnovna struktura flavonoida
(slika preuzeta sa: <https://www.tuscany-diet.net/>)

Iz ove forme; određenim modifikacijama unutar C prstena izvodi se niz strukturno različitih podskupina flavonoida: antocijanidini, flavonoli, flavoni, flavanoni, flavanoli, biflavonoidi, izoflavonoidi.... Strukturne razlike između podskupina uglavnom su utemeljene na stupnju oksidacije C prstena, broju i položaju hidroksilnih grupa, te stupnju njihove alkilacije i/ili glikozidacije.

Antocijanidini su najpoznatija skupina flavonoidnih spojeva unutar koje spadaju pelargonidin, cijanidin, delfinidin, peonidin, petunidin, malvidin i neki drugi biljni pigmenti koji cvijeću, lišću i plodovima daju prelijepe nijanse

crvene, ljubičaste i plave boje. Smješteni su u vakuolama stanica, većinom u cvjetovima, ali i u listovima, stabljici, plodovima i korijenju. U plodovima se u pravilu nalaze u vanjskim dijelovima: egzokarpu i perifernim mezofilnim stanicama. Glavni izvori antocijanidina u prirodi su borovnice, trešnje i jagode.

Lignini. Po svojoj hemijskoj strukturi lignini su polimeri fenilpropanskih jedinica. Preciznije, lignini nastaju polimerizacijom triju fenilpropanskih alkohola - koniferila, kumarila i sinapila, koji se pak prethodno sintetiziraju iz fenilalanina preko derivata cimetine kiseline. U ligninu stanica golosjemenjača prevladava koniferilni alkohol, dok su u ligninu stanica dikotiledonih biljaka koniferilni i sinapilni alkohol zastupljeni u približno jednakim količinama, a kumarilni samo u tragovima. U ligninu stanica monokotiledonih biljaka u većoj je količini prisutan kumarilni alkohol.

Nakon celuloze, lignin predstavlja najzastupljeniju organsku tvar u biljkama. Uglavnom je smješten u zadebljanjima sekundarne stanične stijenke u stanicama provodnog i mehaničkog tkiva, premda može biti zastupljen i u primarnoj stijenci i središnjoj lameli, ali u manjem omjeru. S obzirom da je kovalentno vezan na celulozu i druge polisaharide stanične stijenke, vrlo ga je teško ekstrahirati iz biljnog materijala.

Povećanjem udjela lignina u građi stanične stijenke, mijenjaju se i svojstva same stijenke, te one postaju čvršće. Upravo zahvaljujući tome, moguć je transport vode i mineralnih tvari kroz ksilem pod negativnim tlakom, a da pritom ne dođe do oštećenja provodnog sustava.

Lignin biljci pruža i zaštitu od napada različitih predatora ili patogena, a što je u prvom redu rezultat njegove čvrstoće i neprobavljivosti. Povećana sinteza lignina i njegova ugradnja u strukturu stanične stijenke je stoga često primarni odgovor biljke u slučaju njenog oštećenja ili izloženosti nepovoljnim uvjetima življenja.

Tanini. Tanini su skupina fenolnih spojeva čija je glavna karakteristika vezanje i precipitacija proteina. To postižu zahvaljujući svojoj hemijskoj strukturi koja je obilježena velikim brojem hidroksilnih grupa, te shodno tome mogu s proteinima stvarati komplekse. Tanini mogu stvarati komplekse i sa škrobom, celulozom, alkaloidima, ali i sa solima teških metala. Prisutni su najvećim dijelom u plodovima biljke i odgovorni su za njihov karakterističan trpak okus, često i gorak.

Na osnovu svoje strukture i hemijskih svojstava tanini se dijele na: hidrolizirajuće tanine, kondenzirane tanine i kompleksne tanine.

Hidrolizirajući tanini predstavljaju estere fenolnih kiselina i šećera. Od fenolnih kiselina u izgradnji hidrolizirajućih tanina sudjeluju galna kiselina i njeni derivati, a od šećera najčešće glukoza, ali i neki specifični šećeri, na

primjer hamameloz. Poznati hidrolizirajući tanini u prirodi su geranin, eugenin i pentagaloilglukoza.

Fenolna komponenta hidrolizirajućih tanina odgovorna je za opor i gorak okus plodova. Prisutni u mladom voću oni su korisni i štite plod od nepoželjnih nametnika, no procesom zrenja dolazi do njihovog razlaganja, pa se oporost ploda gubi. Oslobođeni šećer doprinosi ukupnoj slasti zrelog voća, tako da se hidrolizirajući tanini smatraju jednim vidom deponije šećera.

Kondenzirajući tanini nastaju kondenzacijom nekoliko molekula flavan-3-ola ili rjeđe flavan-3,4-diola. Od flavan-3-ola u sastav kondenzirajućih tanina najčešće ulazi katehin (katehinski tanini), a od flavan-3,4-diola leukopelargonidin i leukocijanidin (proantocijanidini). Ovisno koliko je građevnih flavanolskih jedinica uključeno u stvaranje kondenzirajućih tanina razlikuju se taninski dimeri, oligomeri i polimeri. Polimeri koji sadrže preko pedeset flavanolskih jedinica (molekula flavan-3-ola ili flavan-3,4-diola) u svom sastavu nazivaju se flobafeni ili taninska crvenila. Za njih je karakteristično da su obojeni, u vodi netopljivi spojevi koji ne posjeduju osnovno svojstvo tanina; sposobnost vezanja i precipitacije proteina.

Kompleksni tanini predstavljaju smjesu dviju vrsta tanina; galotanina i katehinskih tanina, međusobno povezanih C-C ili esterskom vezom. U prijašnjoj terminologiji vrlo čest naziv za ovu grupu tanina bio je mješoviti tanini. Ovi tanini su karakteristični za biljke iz porodice Fagaceae, Polygonaceae i Myrtaceae.

Terpenoidi (izoprenoidi)

Terpenoidi ili izoprenoidi su velika i raznovrsna grupa prirodnih organskih spojeva čija je osnovna karakteristika da su nastali kondenzacijom tzv. izoprenskih jedinica (razgranatih peteročlanih ugljikovih jedinica). Sam naziv terpenoidi potječe od terpentina, ulja dobivenog iz smolaste izlučevine drveta bora odakle su izolirani prvi predstavnici ove grupe spojeva. Za njihovu izolaciju zaslužan je njemački naučnik Otto Wallach koji je istražujući sastavne komponente eteričnog ulja bora, a zatim i drugih biljaka, ustanovio da se mnoge izolirane komponente iz eteričnih ulja biljaka po svojoj strukturi međusobno bitno ne razlikuju i da su sastavljene od izoprenskih jedinica.

Navedenu strukturu izoprenskih jedinica, kao i način njihovog povezivanja, u potpunosti je objasnio naučnik Lavoslav Ružička, za što je 1936. godine bio nagrađen Nobelovom nagradom. Iako je utvrdio strukturu izoprenskih spojeva, Ružička u svom radu nije ulazio u problematiku na koji način izoprenske jedinice nastaju. Tek 1956. godine Wright i Skeggs ustanovljuju porijeklo nastajanja izoprenskih jedinica. U svom ogledu oni otkrivaju mevalonsku kiselinu i utvrđuju njenu sposobnost brzog prelaska u izopentenil-pirofosfat (izoprensku jedinicu) koja se ugrađuje u sve izoprenoidne (terpenoidne) spojeve. Naknadno je utvrđeno da mevalonska kiselina nije jedini prekursor u nastajanju

izoprenskih jedinica, tako da se općenito za put sinteze izoprenskih jedinica koristi naziv izopentenil-difosfatni biosintetski put, neovisno o prekursorima koji sudjeluju u njihovom stvaranju.

Zavisno od broja izoprenskih jedinica, odnosno broja ugljikovih atoma u molekuli, napravljena je i klasifikacija terpena ili izoprenoida. Spojevi koji sadrže jednu izoprensku jedinicu nazivaju se hemiterpeni (5 C-atoma), dvije monoterpeni (10 C-atoma), tri seskviterpeni (15 C-atoma), četiri diterpeni (20 C-atoma) i tako redom.

Do danas je poznato preko 30 000 izoprenoida, među kojima se nalaze i osnovne komponente različitih mirisnih ulja (kamfor, mentol) mnogi fitohormoni (giberelini, citokinini), ali i pigmenti (karoten, ksantofil, likopen).

Alkaloidi

Alkaloidi su prirodni organski spojevi za koje je karakteristično da imaju bazična svojstva, te izraziti farmakološki učinak. Neki djeluju kao analgetici i anestetici, dok neki djeluju kao sedativi, hipnotici i narkotici. Za neke alkaloida utvrđen je i citostatički učinak (sprječavaju diobu stanica) pa se to njihovo svojstvo koristi kod liječenja tumora.

Alkaloidi su sekundarni metaboliti koje biljka sintetizira u prvom redu u cilju bolje adaptacije na nepovoljne uvjete življenja. Naime, alkaloidi u pravilu imaju gorak okus te su biljke s većom količinom alkaloida u sebi nepoželjne za konzumaciju, a što indirektno osigurava biljci veće šanse za egzistencijom na određenom staništu.

Ako se promatra struktura i biosintetski put, može se konstatirati da su alkaloidi vrlo raznovrsna skupina sekundarnih metabolita, te ih je u skladu s tim moguće klasificirati na različite načine.

Jedna od podjela koja se u naučnoj literaturi najviše upotrebljava je podjela alkaloida prema biogenezi. Shodno navedenom alkaloidi se dijele na: (1) prave alkaloida (alkaloidi koji su nastali metabolizmom aminokiselina i čije je obilježje posjedovanje dušika u heterocikličnom prstenu), (2) protoalkaloide (alkaloidi koji su nastali metabolizmom aminokiselina i čije je obilježje posjedovanje dušika izvan heterocikličnog prstena), (3) pseudoalkaloide (alkaloidi koji nisu nastali metabolizmom aminokiselina, ali posjeduju svojstva karakteristična za alkaloida (bazična svojstva, te izraziti farmakološki učinak)).

Mnoge biljne vrste iz porodice Solanaceae, Papaveraceae i Ranunculaceae se odlikuju visokim sadržajem alkaloida. Postoje biljne vrste koje stvaraju i veći broj alkaloida u sebi. Tako na primjer u kori kininovca (*Cinchona succirubra* Pav. Ex Klotzsch) stvara se čak tridesetak različitih alkaloida među kojima je najpoznatiji kinin.

Primjena alkaloida izdvojenih iz biljaka je vrlo različita: pojedini se koriste kao analgetici, pojedini kod liječenja raznih oboljenja, a pojedini kao

psihoaktivne droge. Najpoznatiji alkaloid u širokoj primjeni je kofein izoliran iz biljke kafe (*Coffea arabica* L.), a među vrlo poznate alkaloide ubrajaju se morfin i kodein iz opijumskog maka (*Papaver somniferum* L.), ricinin iz sjemenki ricinusa (*Ricinus communis* L.), kokain iz lista koke (*Erythroxylum coca* Lam.), nikotin iz lišća duhana (*Nicotiana tabacum* L.), te atropin i skopolamin iz velebilja (*Atropa belladonna* L.)...

Poliketidi

Poliketidi su skupina sekundarnih metabolita s vrlo širokim spektrom biološke aktivnosti. Biosintetski put im u osnovi kreće reakcijama kondenzacije jednostavno građevnih acetatnih i malatnih jedinica, a što u konačnici rezultira stvaranjem ugljikovodičnog lanca određene duljine. Nakon toga, ravnolančani kondenzati podliježu ciklizaciji i post-kondenzacijskim izmjenama. Karakteristika stvorenih poliketidnih struktura je da ne sebi posjeduju brojne keto-skupine pa su shodno tome i dobili naziv.

U prirodi poliketide najvećim dijelom sintetiziraju mikroorganizmi (bakterije i kvasci), no i neke biljke. Gotovo svi poliketidi imaju jako izraženu biološku aktivnost, koja se kreću od antifungalne do antitumorske aktivnosti. Zahvaljujući navedenim svojstvima, poliketidi imaju vrlo široku primjenu u farmaciji gdje se koriste za proizvodnju antibiotika i specifičnih hemikalija. Na primjer poznati antibiotici eritromicin, tetramicin i azitromicin su po svojoj strukturi i načinu nastajanja poliketidi.

3.1.3. Neorganske supstance

Neorganske supstance se u biljnim stanicama obično nalaze u vidu mineralnih soli ili vezane s organskim spojevima u odgovarajuće organo-mineralne komplekse.

Mineralne soli koje unutar stanice disociraju na katione i anione imaju važnu ulogu u održavanju kiselinsko-bazne ravnoteže unutar stanice, ali i u reguliranju osmotskog pritiska u stanici. Pored mineralnih materija koje se javljaju u ioniziranoj formi, stanica sadrži mineralne materije u sastavu brojnih molekula od kojih neke, poput pigmenta hlorofila ili različitih metaloproteina, imaju presudan značaj za funkcioniranje biljke. Primjer takvih metaloproteina su feredoksin i plastocijanin koji sudjeluju u transportu elektrona tokom odvijanja fotosinteze, te različiti metaloenzimi (peroksidaze, superoksid dismutaze) koji omogućavaju biljci neutralizaciju slobodnih radikala čija je viša koncentracija izuzetno opasna za opstojnost biljke.

Količina ukupnih mineralnih materija u biljci nije velika (do 5 %), ali je izrazito heterogena jer gotovo da nema mineralnog elementa u staništu u kojem biljka obitava, a da nije sastavni dio biljke. Međutim, utvrđeno je da je samo njih

17 neophodno za život biljke, a riječ je o sljedećim elementima: C, O, H, N, P, K, Mg, Ca, S, Fe, B, Mn, Cu, Zn, Mo, Cl i Ni.

U okviru neophodnih (esencijalnih) elemenata postoji podjela na makro i mikroelemente pri čemu makroelementi predstavljaju elemente koji su biljci potrebni u velikim količinama (C, O, H, N, P, K, Mg, Ca, S i Fe), a mikroelementi elemente koji su biljci potrebni u malim količinama (B, Mn, Cu, Zn, Mo, Cl i Ni).

Mineralni elementi koji su sastavni dio ukupnog mineralnog sastava biljke, ali nisu neophodni za život biljke, nazivaju se korisnim mineralnim elementima. U te elemente spadaju Na, Ti, V, Co, Al, Si, Se, La i Ce. Njihova prisutnost u biljci djeluje stimulativno na određene fiziološke i/ili biokemijske procese u biljci, ali nisu neophodni za njihovo odvijanje.

S poljoprivrednog gledišta, važno je voditi računa o ishrani biljke N, P, K, S, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn, Ni, Mo i B, iz razloga jer njihov sadržaj u tlu obično nije dovoljan za optimalan rast i razvoj biljke.

Dušik/azot. Dušik (N) je konstitutivni element mnogih gradivnih i funkcionalnih organskih spojeva (proteini, nukleinske kiseline, enzimi, fotosintetski pigmenti, biljni hormoni...). U tlu se nalazi u relativno malim količinama, tako da ga je ukoliko se želi postići visok prinos uzgajanih poljoprivrednih kultura neophodno dodavati putem gnojidbe.

Biljci je dušik iz tla dostupan u vidu amonijevog (NH_4^+) i nitratnog iona (NO_3^-) s tim da kod viših pH vrijednosti tla (alkalna tla) biljke preferiraju amonijski oblik, a kod nižih pH vrijednosti (kisela tla) nitratni oblik dušika.

Nedostatak raspoloživog dušika u tlu ima vrlo negativne posljedice na biljku, a one se u prvom redu očituju na slabijem rastu te smanjenoj asimilacijskoj površini biljke. Listovi postaju uži i blijede, što je sve uvjetovano manjkom hlorofila čiji je dušik konstitutivni element. Pri izrazitijem nedostatku dušika u biljci, može doći do potpune hloroze i sušenja biljaka. Suvišak dušika je također štetan za biljku. U takvim okolnostima biljke intenzivno razvijaju lisnu masu što je praćeno slabijim razvojem korijena, pa takve biljke imaju smanjenu otpornost biljaka prema patogenima i suši, kasnije sazrijevaju, a i mogućnost polijeganja biljaka u takvim uvjetima značajno se povećava.

Fosfor. Fosfor (P) je makroelement koji je biljci potreban u velikim količinama. Riječ koja idealno opisuje ulogu fosfora u životu biljke je energija iz razloga što je fosfor kao sastavni dio ATP-a uključen u sve energetske procese u biljci. Fosfor je također i sastavni dio fosfolipida i nukleotida koji grade stanične membrane, odnosno nukleinske kiseline, pa je i s gledišta izgradnje biljke uloga fosfora nezamjenjiva.

Biljci je fosfor u tlu dostupan isključivo u anionskom obliku i to kao H_2PO_4^- i HPO_4^{2-} ion. Usvajanje fosfora iz otopine tla, pogotovo u vidu H_2PO_4^- iona, je vrlo brz proces, ali su njegove količine u tlu vrlo male, tako da ga je kod uzgoja

poljoprivrednih kultura neophodno dodavati u zemljište putem gnojidbe. Potrebe biljke za fosforom su najveće u fazi razvoja korijena te u fazi prelaska iz vegetativne u generativnu fazu tj. u fazama razvoja gdje postoji velika potreba biljke za energijom.

U nedostatku fosfora usporava se rast biljke što je povezano sa smanjenjem fotosinteze i drugih energetske procesa koji se odvijaju u biljci. Lišće biljke u takvim uvjetima postaje vrlo nježno te postepeno mijenja boju iz zelene u crvenkastu do crnosmeđu. Suvišak fosfora u biljci u prirodnim uvjetima je vrlo rijetka pojava, a simptomi navedenog očituju se u tamno mrkim pjegama na listu koje se šire idući od rubnih dijelova lista prema bazi.

Kalij. Kalij (K) je esencijalni element koji je biljkama potreban u velikim količinama te se stoga ubraja u makroelemente. Uloga kalija u životu biljke je višestruka: (1) aktivator je enzima čime potiče brojne fiziološke procese u biljci (2) važan je elektrolit u biljnoj stanici te kao takav regulira fizikalno-hemijska svojstva protoplazme (viskoznost, elastičnost, propustljivost), (3) sudjeluje u mehanizmu otvaranja i zatvaranja stoma/puči, a samim time i u regulaciji vodnog režima u biljci, (4) doprinosi aromi, mirisu i boji ploda, te povećava tolerantnost biljaka prema bolestima, suši i niskim temperaturama.

Ukupan sadržaj kalija u tlu je poprilično velik (od 0.2 do 3 %), no vrlo mali dio je dostupan biljci, te ga je stoga kod uzgoja poljoprivrednih kultura neophodno dodavati u tlo. Potrebe biljke za kalija su izuzetno visoke u fazi razvoja korijena, te u fazi dozrijevanja biljke.

Nedostatak kalija usporava ili u potpunosti zaustavlja rast biljke. Simptomi njegovog nedostatka se prvo očituju u vidu nekroza koji se najprije javljaju na rubovima lista i duž ivica, a zatim se šire na cijeli list. Nadalje, internodiji stabljike se sužavaju, površina lista poprima mlohav izgled, a i korijen biljke se slabije razvija; postaje kratak i usporava se razvijanje korijenovih dlačica.

Sumpor. Sumpor (S) sudjeluje u građi mnogih enzima (proteaza), vitamina (vitamin H i B₁) i aminokiselina (cistein, metionin), te je kao takav neophodan element za život biljke. Smatra se da sumpor ima važnu ulogu i u sintezi određenih fitohormona, pri formiranju endosperma žitarica, ali i u povećanju tolerantnosti biljaka na niske temperature i sušu. Poljoprivredne kulture koje za svoj razvoj zahtijevaju relativno visoke količine sumpora su kupus i luk.

Iz otopine tla biljke usvajaju sumpor pretežno u vidu SO₄²⁻ iona. Usvojeni SO₄²⁻ ioni se ne uključuju direktno u metabolizam biljke već se prethodno prije ugradnje u organsku tvar prevode u reducirani oblik.

Simptomi nedostatka sumpora u biljci slični su simptomima nedostatka dušika. Rast biljke je usporen, listovi blijede i poprimaju svijetlo zelenu boju, s tim da bljedilo listova istodobno zahvaća i starije i mlađe listove iz razloga što je sumpor slabo pokretan element u biljci.

Kalcij. Uloga kalcija (Ca) u razvoju biljke je izuzetno velika. Aktivator je mnogih enzima, povećava viskoznost protoplazme, gradivni je element membrana stanica te je generalno promatrano neophodan za pravilno formiranje i održavanje strukture stanica.

Simptomi nedostatka kalcija na listovima biljke se manifestiraju u vidu hloroze. Osim toga, ivice mladih listova ne formiraju se pravilno, usljed čega list bude iskrivljen (uvija se) i ne razvija se do svoje uobičajene veličine. Plodovi se također slabije razvijaju i često na svojoj površini imaju karakteristične fleke koje izvana izgledaju kao trulež (gorke pjege).

Magnezij. Magnezij (Mg) je sastavni dio hlorofila, pa je shodno tome neophodan za odvijanje fotosinteze. Osim toga, ulazi u sastav Mg-pektinata te u tom obliku doprinosi većoj čvrstoći staničnih stijenki. Magnezij također neutralizira višak organskih kiselina gradeći s njima oksalate, a uključen je i u metabolizam dušika, te u sintezu proteina i ugljikohidrata.

Biljka ga iz tla usvaja u vidu Mg^{2+} iona uz napomenu da je pristupačnost ovih iona u kiselim i pjeskovitim tlima iznimno mala.

Simptomi nedostatka magnezija u biljci se očituju u vidu tzv. interkostalne hloroze (mramorne vene sa svijetlo žutim međužilnim dijelovima kod dikotiledona, odnosno linijskim međužilnim dijelovima kod monokotiledona). Biljka se općenito slabije razvija, a plodovi ostaju sitni i slabo razvijeni.

Željezo. Željezo (Fe) je element koji ima višestruku ulogu u biljnom organizmu: (1) sastavni je dio citohroma i feredoksina te kao takav sudjeluje u transportu elektrona u fotosintetskom i respiratornom lancu, (2) sastavni je dio i mnogih oksidoreduktaza (peroksidaze) koje imaju veliki značaj u odbrambenim mehanizmima biljke na stresne uvjete, (3) neophodan je element za sintezu hlorofila, (4) asimilaciju atmosferskog dušika od strane kvržišnih bakterija i (5) za redukciju nitata i sulfata u biljci.

Iz otopine tla biljci je željezo pristupačno u vidu Fe^{2+} i Fe^{3+} iona te u helatnom obliku (helati su hemijski kompleksni spojevi u kojima je metalni atom (ili ion) koordinacijski povezan s dva ili više atoma iste molekule). Na usvajanje Fe iz tla negativno utječe veća prisutnost K, Ca i Mg (antagonisti) te visoka (> 7) i niska pH vrijednost tla (< 4).

Simptomi nedostatka željeza u biljci se očituju u vidu hloroze između lisnih žila. U slučaju daljnjeg nedostatka željeza, interžilna hloroza prelazi u interkostalnu nekrozu, te naposljetku list odumire. Suvišak željeza u biljci je vrlo rijetka pojava, a očituje se u vidu suženja listova koji poprimaju brončanu boju.

Mangan. Mangan (Mn) je neophodan element za mnoge fiziološke procese u biljci, a posebno je važan za proces fotosinteze gdje sudjeluje u fotolizi vode i transportu elektrona. Ima bitnu ulogu i u antioksidacijskom odbrambenom sustavu biljke gdje djeluje kao aktivator antioksidacijskih enzima.

U tlu se Mn može nalaziti u različitim oksidacijskim stanjima (od Mn^{+2} do Mn^{+7}), o čemu uveliko ovisi njegova dostupnost biljkama. Mn^{2+} je s gledišta dostupnosti biljci najpoželjniji oblik mangana u tlu. Kisela sredina pogoduje oslobađanju Mn^{2+} s adsorptivnog kompleksa tla, dok je u neutralnoj i alkalnoj sredini pristupačnost Mn^{2+} znatno smanjena zbog stvaranja teško topljivih hidroksida ($Mn(OH)_2$).

U slučaju nedostatka mangana u biljci, listovi postaju hlorotični i dobijaju sitno mrežasti, pjegavi izgled. Hlorotične pjege u odmakloj fazi prelaze u fleke stvarajući tzv. suhu pjegavost lista. Pri intenzivnijem nedostatku mangana u biljci, stanice počinju gubiti turgor, što u konačnici dovodi do venuća biljke. Višak mangana u biljkama je također nepoželjan, jer dovodi do smanjenja biomase i fotosinteze, te poremećaja u apsorpcije i translokaciji Ca, Mg, Fe i P.

Bakar. Uloga bakra (Cu) u životu biljke je vrlo značajna jer je on sastavni dio mnogih enzima koji sudjeluju u antioksidacijskom sustavu odbrane biljke. Bakar je i sastavni dio plastocijanina i citohrom oksidaze c koji sudjeluju u transportu elektrona tokom odvijanja fotosinteze, a također je dokazana i njegova nezamjenjiva uloga u metabolizmu nukleinskih kiselina i ugljikohidrata.

Biljke usvajaju Cu u vidu dvovalentnog iona (Cu^{2+}) kada je isti prisutan u otopini tla ili je helatno vezan sa organskim molekulama, a raspoloživost Cu raste s povećanjem kiselosti tla.

Nedostatak bakra u biljci dovodi do uvijanja i sušenja listova, ali i do usporenog razvoja apikalnih meristema, što za posljedicu ima slabiji rast vršnih grana te u konačnici njihovo odumiranje.

Cink. Fiziološka uloga cinka (Zn) u životu biljke je izuzetno velika. Cink je neophodan element za nesmetano odvijanje sinteze DNK i RNK molekula, sinteze proteina te sinteze fitohormona auksina. Sve te uloge ostvaruje na način da kao koenzim sudjeluje u izgradnji enzima neophodnih za provođenje prethodno navedenih biosintetskih procesa. Cink je i sastavni dio mnogih antioksidacijskih enzima te tako doprinosi jačem antioksidacijskom odbrambenom sustavu biljke.

Pokretljivost cinka u tlu, kao i njegova pristupačnost biljci je znatno veća u kiselim tlima. U neutralnim i alkalnim tlima, cink se veže sa hidroksilnim ionima i ionima alkalnih metala u različite hidrokside i soli, čime postaje nedostupan biljci. Na usvajanje cinka od strane biljke antagonistički utječu niske temperature, te povećan sadržaj fosfora.

U slučaju nedostatka cinka u biljci, dolazi do skraćivanja internodija biljke i drastičnog smanjenja površine lista usljed čega biljka poprima rozetast i patuljast izgled. Ovi simptomi često su praćeni s hlorozom lista. Listovi u internervalnom prostoru prvo počinju žutiti, a zatim se na tim mjestima formiraju nekrotične pjege. Ako nedostatak cinka u biljci potraje, te pjege se spajaju, list odumire i otpada.

Nikal. Nikal (Ni) je esencijalan element za biljku. Neophodan je za rad enzima ureaze, mnogih hidrogenaza potrebnih za redukciju sulfata, ali i određenih enzima potrebnih za nesmetano odvijanje fotosinteze.

Na usvajanje Ni od strane biljke najveći utjecaj ima hemijska reakcija tla. Povećanjem kiselosti (padom pH vrijednosti) usvajanje Ni od strane biljke raste. S gledišta uzgoja biljaka visoka koncentracija Ni u tlu nije poželjna jer može reducirati primanje većeg broja hranjiva, posebno Fe.

S obzirom da potrebe biljke za niklom nisu velike, rijetki su primjeri simptoma njegovog nedostatka na biljci. Međutim, ukoliko se biljke uzgajaju na tlima bogatim niklom, moguće je da dođe do visokog stupnja usvajanja tog elementa od strane biljke, a što može rezultirati i negativnim učincima na samu biljku. Simptomi suviška nikla u biljci se očituju međuzilnom hlorozom mladih listova, te usporenim razvojem korijena.

Molibden. Molibden (Mo) također spada u esencijalne elemente za biljku, a njegov značaj se ogleda u sljedećem: (1) sudjeluje u redukciji nitrata te na taj način doprinosi ugradnji dušika u organske spojeve, (2) stabilizira strukturu tilakoidnih membrana, (3) ima značajnu ulogu u fiksaciji atmosferskog dušika od strane kvržičnih bakterija.

Iz otopine tla biljka ga usvaja u vidu aniona (MoO_4^{2-}). Suprotno od većine drugih hranjivih elemenata, pristupačnost Mo je veća u alkalnim tlima.

Simptomi nedostatka molibdena u biljci se javljaju na listovima u vidu nekrotičnih pjega razasutih po cijelom listu. Nadalje, smanjen je rast biljke i oslabljen je njen energetski potencijal što se manifestira mlohavim izgledom cijele biljke. Uz ove simptome, nedostatak molibdena u biljci se može prepoznati i prema obliku lista; listovi se sužavaju i poprimaju duguljast, izduženi izgled. Usljed daljnjeg nedostatka, ti listovi otpadaju i biljka vene.

Bor. Bor (B) ima značajnu ulogu u procesu oplodnje u biljaka jer utječe na rast i stabilnost polenove cijevi, a samim time i na klijavost polena. Značajnu ulogu bor ima i u transportu ugljikohidrata u biljkama (sa ugljikohidratima gradi komplekse koji lakše prolaze kroz membranu), ali i u translokaciji kalcija kroz biljku.

Pri manjku bora u biljci dolazi do izumiranja apikalnih meristema; vršni izdanci se ne razvijaju i biljka poprima žbunast izgled. Nedostatak bora uzrokuje i raspadanje provodnog sistema biljke te određene deformacije u građi korijena. Smanjena je također i oplodnja plodova, a oni koji se formiraju zaostaju u rastu i poprimaju deformirani izgled. S obzirom da je translokacija Ca usko povezana sa prisutnošću B, često je nedostatak B praćen i simptomima nedostatka Ca. Od poljoprivrednih kultura veće potrebe za borom imaju šećerna repa, suncokret, lucerka, celer i jabuka.

3.2. Građa i uloga staničnih organela

Stanice su najmanje strukturne i funkcionalne jedinice svakog živog organizma. Unatoč velikom broju i raznovrsnosti, biljne stanice su sa stajališta građe međusobno vrlo slične.

U svojoj osnovi svaka biljna stanica se sastoji od protoplazme (protoplasta) i stanične stijenke koja izvana obavlja protoplazmu. Protoplasma predstavlja živi, a stanična stijenka neživi dio stanice. Stanična stijenka je u suštini produkt životne aktivnosti protoplazme.

Strukturno promatrano, protoplasma je visokoorganizirani koloidni sustav sastavljen iz citoplazme i jedra. Citoplazma ispunjava unutrašnjost stanice i podrazumijeva kompletan živi sadržaj stanice izvan jedra, a sačinjavaju je granične membrane (tonoplast i plazmalema), citosol (tekući dio citoplazme) te sve organele izuzev jedra. Jedro se zbog specifičnosti svog značaja za život i funkcioniranje stanice izdvaja kao posebni dio protoplazme, premda se i ono u strukturnom pogledu može smatrati dijelom citoplazme.

S gledišta fizičko-hemijskih karakteristika, citoplazma predstavlja bezbojnu i elastičnu tvorevinu žitke do guste konzistencije, ovisno o sadržaju vode u njoj. Ukoliko je sadržaj vode u citoplazmi veći, sile vezivanja između makromolekula su slabije te se citoplazma nalazi u žitkom, tekućem (sol) stanju. Gubljenjem vode, sile vezivanja između makromolekula unutar citoplazme bivaju jače, a što za posljedicu ima prelaženje citoplazme iz tekućeg u gušće tzv. gel stanje. Citoplazma može prelaziti iz tekućeg u gel stanje i obrnuto, ali samo ukoliko okolišni uvjeti u kojima stanice obitavaju to dozvoljavaju.

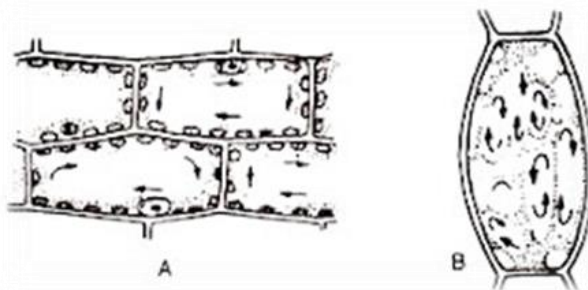
Kod živih stanica citoplazma je u stalnom gibanju, što je u prvom redu posljedica naboja kolodinih čestica koje zajedno s disperznom sredinom tj. vodom sačinjavaju citoplazmu. Pojava gibanja citoplazme je od presudnog značaja za egzistiranje stanica jer samo u takvim okolnostima moguće je očekivati nesmetano odvijanje metaboličkih procesa neophodnih za održavanje života. Pokreti citoplazme se pod mikroskopom mogu i posmatrati budući da koloidne čestice svojim gibanjem uvjetuju gibanje cijele citoplazme.

Gibanje citoplazme može biti primarnog i sekundarnog karaktera. Primarno gibanje podrazumijeva uobičajeno gibanje koje se ostvaruje u stanicama, dok sekundarno gibanje nastaje kao rezultat izloženosti stanica nepovoljnim vanjskim faktorima, najčešće naglim svjetlosnim ili temperaturnim promjenama. Neovisno da li je riječ o primarnom ili sekundarnom gibanju, mogu se razlikovati dva osnovna tipa tj. načina gibanja citoplazme: rotacijsko i cirkulacijsko gibanje (slika 32.).

Rotacijsko gibanje citoplazme je karakteristično za stanice kojima je citoplazma priljubljena uz staničnu stijenku, a središnji dio stanice zauzima velika vakuola. U tom slučaju gibanje citoplazme se odvija kružno, oko

centralne vakuole. Ovakav način gibanja citoplazme se može sresti u stanicama listova biljaka iz rodova *Elodea* i *Vallisneria*.

Cirkulacijsko gibanje citoplazme je karakteristično za stanice kojima je citoplazma jednim dijelom priljubljena uz staničnu stijenkku, a drugim dijelom prolazi kroz citoplazmatske niti koje presijecaju jednu ili više vakuola unutar stanice. Shodno tome, sadržaj citoplazme cirkulira oko vakuole i kroz citoplazmatske niti, uz napomenu da niti koje prolaze kroz vakuolu nisu stalna kategorija jer ih osnovni dio citoplazme često povlači ili obrazuje nove. Ovaj način gibanja je prisutan u stanicama filamenata prašnika biljne vrste *Tradescantia virginiana* L., ali i u korijenskim dlačicama vodenih biljaka iz roda *Hydrocharis* i *Trianea*.



Slika 32. Dva osnovna tipa gibanja citoplazme: A (rotacijsko) i B (cirkulacijsko)
(slika preuzeta sa: <https://digieduco.blogspot.com/>)

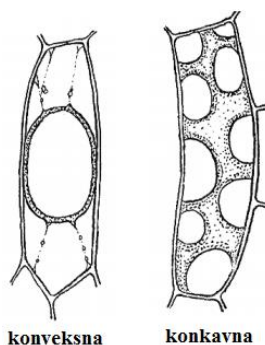
Uz rotacijsko i cirkulacijsko gibanje, postoje i drugi oblici gibanja citoplazme, ali su oni prisutni kod manjeg broja biljnih vrsta. Jedno od takvih gibanja je fluktuacijsko gibanje koje je obilježeno ritmičkim gibanjem kompletnog unutrašnjeg sadržaja stanice (prisutno kod tzv. nižih biljaka).

Neovisno o načinu gibanja citoplazme unutar stanice, svaka citoplazma posjeduje određenu viskoznost i elastičnost, što je uvjetovano različitim brzinom kretanja koloidnih čestica unutar citoplazme. Viskoznost protoplazme predstavlja međudodnose čestica u citoplazmi koji su određeni stupnjem sile trenja nastalog pri dodirivanju čestica, dok se elastičnost citoplazme ogleda u njenoj sposobnosti istezanja u dugačku nit bez prekidanja, ali i u njenoj sposobnosti da se nakon deformacije vrati u svoj prvobitni oblik.

U mladim stanicama citoplazma je manje viskozna jer je manji broj čestica koje producira stanica, no kako stanica stari citoplazma postaje viskoznija jer je veći broj čestica koje stanica producira, pa se samim time i intermolekularne sile između čestica umnožavaju i jačaju.

Citoplazma stanice može biti manje ili više elastična, a različiti stupnjevi elastičnosti citoplazme se vrlo lako mogu primijetiti ukoliko se biljna stanica stavi u hipertoničnu otopinu (otopina više koncentracije u odnosu na stanični

sok). U takvim uvjetima citoplazma (protoplazma) se počinje odvajati od stanične stijenke, a sama ta pojava naziva se plazmoliza. Ako je viskoznost mala, protoplazma se zbog djelovanja osmotskih sila vrlo lako odvaja od stanične stijenke i poprima zaobljen oblik (konveksna plazmoliza). Kod stanica sa većim stupnjem viskoznosti, protoplazma se teže odvaja te na nekoliko mjesta ostaje priljubljena uz staničnu stijenku usljed čega protoplazma poprima konkavan oblik (konkavna plazmoliza) (slika 33.).



Slika 33. Konveksni i konkavni oblik plazmolize
(preuzeto iz Škvorc i sar., 2013)

Izuzev gibanja citoplazme, još jedno vrlo važno svojstvo citoplazme, preciznije njenih graničnih membrana, je svojstvo selektivne propustljivosti. Stanične membrane su u stanju regulirati transport materija na način da u stanicu propuste samo ono što je za nju korisno, a da spriječe ulazak onih materija koje su stanici štetne. Ovo svojstvo selektivne propustljivosti, stanične membrane postižu zahvaljujući svojoj građi, odnosno zahvaljujući tome što se sastoje od hidrofilnih (proteini) i hidrofobnih dijelova (lipidi). Hidrofobne materije koje dolaze na membranu mogu proći kroz lipidni matriks membrane, dok hidrofilne prolaze također mogu proći kroz proteinske kanale ili nosače na membrani, ali samo pod uvjetom ako im navedeni proteinski dijelovi membrane to svojim oblikom i građom dozvole. Tokom evolucije biljka je u svoje stanične membrane ugradila samo one proteine koji dozvoljavaju prolaz korisnim hidrofilnim materijama, iz čega proizlazi da hidrofilne materije koje su štetne za stanicu ne mogu u normalnim fiziološkim uvjetima ući u stanicu.

Za razumijevanje uloge staničnih membrana u regulaciji protoka materija vrlo je važno znati da sposobnost membrane da blokira ulazak štetnih materija u stanicu nije trajna kategorija već da ona u velikoj mjeri ovisi o djelovanju okolišnih faktora. Tako na primjer povišena temperatura (iznad 50 °C) može u vrlo kratkoj jedinici vremena dovesti do koagulacije proteina membrane, usljed čega membrana propada i gubi svojstvo regulacije protoka materija. Ista stvar se može dogoditi ukoliko se stanične membrane izlože djelovanju nekih hemijskih reagensa (kiselina i baza) ili vrlo niskoj temperaturi.

U citoplazmi stanice su smještene brojne organele. Postoji različita klasifikacija organela; s obzirom na građu, na brojnost, na veličinu ili pak na funkciju koju obavljaju u biljnom organizmu, no u botanici se najčešće upotrebljava klasifikacija organela s obzirom na morfološku građu. U skladu s tim kriterijem, organele biljne stanice se razvrstavaju u tri skupine: dvomembranske, jednomembranske i nemebranske organele.

U dvomembranske organele spadaju jedro, mitohondriji i plastidi (hloroplasti, leukoplasti i hromoplasti); u jednomembranske endoplazmatski retikulum, Goldžijev aparat, lizosomi, mikrotjelešca (peroksisomi i glioksisomi) i sferosomi; a u nemembranske ribosomi i mikrocjevčice (mikrotubule).

U sastav citoplazme ulaze i membrane: plazmalema i tonoplast. Plazmalema je membrana koja obavija citoplazmu, smještena je neposredno uz staničnu stijenku, a primarna uloga joj je povezivanje unutrašnjeg dijela stanice s vanjskom okolinom. Tonoplast je membrana koja obavija vakuolu ili vakuole smještene u unutrašnjem dijelu stanice. Njena uloga je u uskoj vezi s ulogom vakuole, a to je omogućavanje skladištenja te po potrebi i korištenja različitih hranjivih ili fiziološki aktivnih materija pohranjenih u vakuoli. Sam naziv za membranu tonoplast potječe od latinske riječi tonus (napet), što aludira na stanje tonoplasta unutar citoplazme. Naime, zbog velike količine materija smještenih unutar vakuole te njihove težnje da prijeđu iz vakuole u citoplazmu, tonoplast je uvijek pod izuzetno velikim pritiskom. Dodatan pritisak na ovu membranu čine i materije koje nastoje iz citoplazme prijeći u vakuolu. Zbog navedenih pritisaka tonoplast je uvijek u tzv. napetom stanju.

Iako su smještene u različitim dijelovima citoplazme, uloge tonoplasta i plazmaleme su u suštini iste; obje reguliraju protok materija, s tim što plazmalema regulira kretanje materija iz okolne sredine u stanicu i obrnuto, a tonoplast iz citoplazme u vakuolu i obrnuto.

Kada se opisuje citoplazma, odnosno protoplazma u cjelini, onda se uz njih uvijek vezuju i produkti njihove životne aktivnosti. Vanjski produkt životne aktivnosti protoplazme biljne stanice je stanična stijenka, dok su unutrašnji produkti životne aktivnosti protoplazme fiziološki aktivne materije, rezervne materije, te stanični sok sastavljen od vode i u njoj otopljenih ili dispergiranih različitih supstanci, a koji je smješten u jednoj ili u više vakuola unutar stanice.

U fiziološki aktivne materije koje producira protoplazma spadaju **enzimi, vitamini, fitohormoni, fitoncidi i antibiotici**, a u rezervne materije ugljikohidrati, proteini, masti, ulja i sluzi. Veliki dio navedenih materija se privremeno ili trajno skladišti u vakuoli, tako da o sastavu i svojstvima vakuole uveliko ovisi život stanice. Shodno navedenom, mnogi naučnici vakuole izdvajaju kao posebne organele, premda one po svom nastajanju predstavljaju unutrašnji produkt životne aktivnosti protoplazme.

3.2.1. Jedro

Jedro/jezgra predstavlja glavnu organelu u biljnoj stanici jer se u njoj nalazi DNK molekula, osnovna molekula nasljeđivanja putem koje se ujedno kontroliraju i reguliraju svi životno važni procesi u stanici. Preciznije, DNK molekula je nositelj genetičke informacije koja se prenosi iz jedne generacije u drugu, ali istodobno i upravitelj nad svim životno važnim procesima u stanici, a što se ostvaruje na način da se informacije sadržane u DNK preslikaju posredstvom RNK u strukturu proteina. Kako su proteini osnovna građevna komponenta svake organele, a i enzimi o kojima ovisi metabolizam stanice su po svom sastavu proteini, jasno je da će od vrste sintetiziranih proteina ovisiti ne samo izgled organizma već i njegovo funkcioniranje.

Jedro je smješteno u citoplazmi i morfološki je diferencirano od nje. Biljne stanice sadrže gotovo isključivo jedno jedro, premda postoje stanice nekih algi (niže biljke) koje u citoplazmi svojih stanica sadrže više jedara. Vrlo su rijetki slučajevi da stanice viših biljaka u sebi posjeduju više jedara, a jedan takav primjer su mliječne cijevi pojedinih biljnih vrsta iz roda *Euphorbia* koje u svojim stanicama posjeduju mnogo jedara.

Oblik jedra u biljnoj stanici je većinom kuglast, ovalan ili jajast. Ako je jedro smješteno u uskom sloju citoplazme koji prijanja na staničnu stijenu, a što jeste slučaj kod stanica s izrazito velikom centralnom vakuolom, onda jedro poprima izdužen oblik. Jedro može imati i zvjezdast, režnjevito, pa čak i nitasto oblik, što uveliko ovisi o obliku stanice, ali i o njenoj funkciji. Čest je slučaj i da jedro mijenja svoj oblik i položaj tokom života stanice.

Veličina (promjer/prečnik) jedra značajno varira ovisno o starosti, veličini i funkciji stanice. Najčešći je slučaj da se veličina jedra kreće u rasponu od 5 do 50 μm , premda su zabilježeni slučajevi u kojima je veličina jedra značajno manja ili veća od prethodno navedenih vrijednosti. Tako na primjer prečnik jedra nižih biljaka (algi i gljiva) rijetko kada prelazi vrijednost 3 μm , dok nasuprot tome jaje stanice biljnih vrsta iz roda *Cycas* imaju veličinu jedra iznad 500 μm . Krupna jedra u pravilu imaju i stanice biljnih vrsta iz porodice *Ranunculaceae*, *Orchidaceae* i *Liliaceae*, kao i četinarske biljke.

Ako je riječ o istoj biljnoj vrsti, te o stanicama istog tipa, onda mlade stanice gotovo uvijek imaju veće jedro u odnosu na starije. Također i položaj jedra znatno varira u odnosu na starost stanica. U mladim tzv. embrionalnim stanicama jedro zauzima središnji dio stanice, no kako stanica stari ili se diferencira, mijenja se i položaj jedra unutar te stanice i to u pravilu tako da se jedro pomjera od središta stanice ka periferiji. Vrlo često pri tome jedro mijenja i svoj oblik, pa iz loptaste forme prelazi u više ili manje izduženu formu.

Vanjski uvjeti također mogu utjecati na promjenu oblika, veličine i položaja jedra unutar stanice. Tako je na primjer uočeno da se veličina jedra stanica korijena graška znatno smanjuje ukoliko se izloži višoj temperaturi, a što je i

vrlo logično ako se uzme u obzir da povećanje temperature dovodi do dehidracije, a samim time i do gubitka vode iz organela te iz biljke u cjelini.

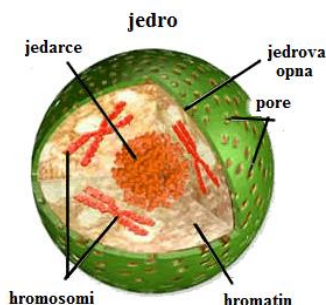
Veličina jedra značajno ovisi i o broju hromosoma u njoj. Stanice koje posjeduju više hromosoma, odnosno nasljednog materijala, su krupnije.

Fizičke osobine jedra se značajno razlikuju u odnosu na citoplazmu. Jedro ima gušću konzistenciju i veći stupanj viskoznosti, a što je zasigurno posljedica veće količine materija koje se sintetiziraju ili nalaze u jedru promatrano u odnosu na isti volumen kojeg zauzima citoplazma. Zbog navedenog razloga je i indeks prelamanja svjetlosti kod jedra više izražen u odnosu na citoplazmu iste stanice.

Hemijski sastav jedra je vrlo složen. Jedro u sebi sadrži velike količine nukleinskih kiselina i proteina, dok je sadržaj mineralnih soli u njemu nizak promatrano u odnosu na hemijski sastav većine drugih organela. Od nukleinskih kiselina u jedru su prisutne obje; DNK i RNK, s tim da DNK predstavlja osnovnu hemijsku komponentu jedra. Najveći dio proteina jedra se odnosi na histone koji s DNK čine hromatin, iz kojeg se u mitozu formiraju hromosomi. U hemijskom pogledu histoni predstavljaju bazične proteine jer u sebi sadrže mnogo aminokiselina s bazičnim bočnim ograncima (arginin, lizin, histidin). Jedro u sebi sadrži i veliki broj enzima čija je uloga uglavnom vezana ili uz transport nukleotida ili pak uz njihovo vezivanje u polinukleotidni lanac.

Građa jedra

Jedro se sastoji iz jedrove opne (karioteke) i nukleoplazme (karioplazme). Jedrova opna predstavlja vanjski, a nukleoplazma unutrašnji dio jedra. U nukleoplazmi se nalazi jedno ili više jedaraca, te hromosomi koji predstavljaju najvažnije komponente jedra jer su u njima smješteni geni putem kojih jedro upravlja metaboličkim i morfološkim procesima u stanici. Nukleoplazma sadrži i veliki broj enzima, te različitih materija koje se transportiraju iz jedra u citoplazmu i obrnuto (slika 34.).

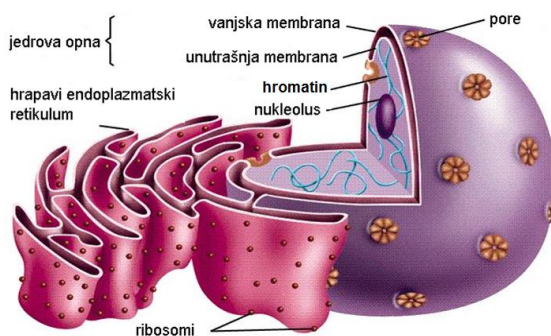


Slika 34. Jedro

(slika preuzeta sa: <http://www.biologija.rs/eukariote.html>)

Za razumijevanje građe, ali i funkcije jedra, vrlo je važno naglasiti da za vrijeme interfaze (period mirovanja stanice) hromosomi nisu formirani, već je nasljedni materijal predstavljen u vidu hromatina koji u suštini predstavljaju rastresiti nukleo-proteinski sadržaj hromosoma. Hromosomi se formiraju tek kada stanica uđe u diobu, a što je omogućeno prethodnom kondenzacijom hromatina tj. jačim pakiranjem molekule DNK sa proteinima. Jednostavnije rečeno, hromatin predstavlja preteču hromosoma ili posebno stanje hromosoma u kojem je smještena molekula DNK tj. nasljedni materijal.

Jedrova opna. Jedrova opna predstavlja dvoslojnu membranu koja odvaja nukleoplazmu od citoplazme. Po svojoj građi i hemijskom sastavu vrlo je slična membranama endoplazmatskog retikuluma te je neki naučnici i smatraju njegovim dijelom. U prilog toj tezi ide činjenica da se jedrova opna nastavlja na membrane endoplazmatskog retikuluma koje većim ili manjim dijelom prožimaju citoplazmu (slika 35.).



Slika 35. Građa jedra
(slika preuzeta sa: <https://e-skola.biol.pmf.unizg.hr>)

Osnovna odlika jedrove opne je poroznost. Broj pora na opni ovisi o vrsti biljke i metaboličkoj aktivnosti jedra. U pravilu na pore otpada od 10 do 50 % površine jedrove opne, dok im se vrijednost prečnika kreće između 20 i 30 nm.

Građa pora na jedrovoj opni je vrlo složena. U središtu pore smještena je centralna granula od koje radijalno odlaze niti ka obodnim granulama obrazujući tzv. dijafragmu pore. Periferija pore u suštini predstavlja rubne dijelove vanjske i unutrašnje membrane jedrove opne koji se praktički slijevaju u poru.

Osnovna uloga pora je omogućavanje izmjene materijala između nukleoplazme i citoplazme. Pore mogu biti shvaćene kao neki uski otvor koji omogućava transport materija iz nukleoplazme u citoplazmu i obrnuto. Iz citoplazme u jedro preko pora ulaze histoni, enzimi, ribosomski proteini i druge komponente bitne za replikaciju i transkripciju DNK molekule, dok s druge strane iz jedra u citoplazmu preko pora odlaze produkti jedra, među kojima su najvažnije RNK molekule.

Nukleoplazma (karioplazma, jedrov sok). Pod pojmom nukleoplazme podrazumijeva se unutrašnji sadržaj jedra u kojem se nalazi jedno ili više jedaraca i hromatin. Uz jedarce i hromatin, nukleoplazma sadrži i produkte njihove životne aktivnosti, ali također i materije koje se transportiraju iz citoplazme u jedro i obrnuto. Iz navedenog se može zaključiti da nukleoplazma predstavlja jednu dinamičnu sredinu u kojoj se odvijaju aktivnosti od iznimnog značaja za egzistiranje i funkcioniranje stanice. Tu se u prvom redu misli na aktivnosti vezane uz replikaciju DNK molekule, a odmah zatim i na aktivnosti vezane uz proces transkripcije tj. prepisivanja slijeda deoksiribonukleotida molekule DNK u slijed ribonukleotida molekule RNK.

S gledišta fizičko-hemijskih karakteristika, nukleoplazma je u žitkom stanju, a odlikuje je i visoki stupanj viskoznosti, značajno veći u odnosu na viskoznost citoplazme.

Nukleoplazma u sebi najčešće sadrži od jednog do tri jedarca, s tim da broj jedaraca unutar nukleoplazme može biti i veći. Takav slučaj je prisutan kod velikog broja zelenih algi. Jedarce u pravilu ima ovalan ili loptast izgled, nije membranom odvojeno od nukleoplazme, a promatranjem pod mikroskopom se vrlo lako uočava jer zbog svoje velike gustoće jače prelama svjetlosne zrake. Posljedica navedenog je da u vidnom polju mikroskopa jedarce ima tamniji izgled u odnosu na ostali dio nukleoplazme. Dokazano je da su jedarca bogata proteinima i RNK molekulama iz čega se može pretpostaviti da ova tjelešca imaju bitnu ulogu u transkripciji tj. u procesu sinteze RNK molekula. Interesantan je detalj da za vrijeme mitotske diobe stanice (u zadnjem stadiju profaze) jedarce nestaje, a zatim se opet obrazuje u telofazi. Smatra se da je to iščezavanje rezultat pridruživanja sadržaja dijela jedarca hromosomu u navedenoj fazi mitoze.

Hromatin je osnovna strukturno-funkcionalna komponenta nukleoplazme. Vrlo često se definira i kao hromosom u svom despiraliziranom obliku. Sam naziv kako hromatina tako i hromosoma potječe od grčke riječi 'chroma' što znači boja, a u vezi je s njihovom osobinom da se intenzivno boje bazičnim bojama.

Osnovu hromatina čine tanke fibrile (niti) uvijene u spiralu. U hemijskom pogledu unutrašnji dio fibrila je sastavljen većim dijelom od deoksiribonukleotida (90 %), a manjim dijelom od ribonukleoproteida (10 %), dok je površina fibrila pokrivena tankim slojem proteina čija je svrha stabilizirati nasljedni materijal unutar fibrile.

Hromatin je preteča stvaranja hromosoma, odnosno hromosom u drugom pojavnom obliku. Hemijski sastav hromatina i hromosoma je gotovo identičan, razlika između njih je samo u stupnju kondenzacije DNK molekula. U hromatinu su DNK molekule rastresite, no neposredno pred diobu stanice dolazi do njihovog kondenziranja (skupljanja) u gusto pakirane strukture koje se nazivaju hromosomi. Primarna uloga hromosoma je omogućavanje nasljednom

materijalu (DNK molekuli) lakši transport ali i pravilno raspoređivanje u nove stanice nastale kao rezultat diobe. Zahvaljujući njima osigurava se kontinuitet i opstojnost svih živih bića te se stoga s pravom hromosomi smatraju najvažnijom sastavnom komponentom jedra, a jedro najvažnijom organelom svake stanice.

Svaki hromosom se sastoji iz dva kraka (hromatide), a mjesto njihovog spajanja se naziva primarno suženje. U njemu je smještena centromera koja se smatra centrom za kretanje hromosoma jer se za nju za vrijeme diobe stanice pričvršćuju niti diobenog vretena čime se omogućava kretanje hromosoma, ali i njihovo razdvajanje između dvije nove stanice nastalih diobom.

Ovisno o položaju centromere unutar hromosoma razlikuju se tri oblika hromosoma: metacentrični, submetacentrični i akrocentrični. Kod metacentričnih hromosoma centromera zauzima središnji položaj usljed čega je hromosom razdvojen na dva kraka iste ili gotovo iste dužine, kod submetacentričnih centromera je nešto udaljenija od središta pa se shodno tome krakovi razlikuju po svojoj dužini, dok kod akrocentričnih hromosoma centromera zauzima periferni položaj što za posljedicu ima razdvajanje hromosoma na jedan izrazito dug krak i drugi jedva primjetan.

Oblik hromosoma, ali i njihov broj unutar jedra neke stanice podliježe konstantnosti, tako da se oni mogu smatrati i taksonomskom karakteristikom. Kada je riječ o broju hromosoma u stanicama biljnih organizama treba imati u vidu da vegetativne stanice (stanice koje izgrađuju organizam) imaju dvostruko veći broj hromosoma (diploidan broj) u odnosu na spolne stanice (haploidan broj).

Među višim biljkama, najmanji broj hromosoma u tjelesnim stanicama ima biljna vrsta zeleni dimak (*Crepis capillaris* (L.) Wallr.), svega 6. Nasuprot tome postoje biljne vrste gdje je broj hromosoma u tjelesnim stanicama iznad 50; lucerka (*Medicago sativa* L.) sadrži 64, a lipa (*Tilia tomentosa* Moench.) 82 hromosoma u svojim tjelesnim stanicama.

Većina poljoprivrednih kultura u svojim tjelesnim stanicama posjeduje od 14 do 48 hromosoma i to sljedećim redom: grašak (*Pisum sativum* L.) 14, krastavac (*Cucumis sativus* L.) 14, hmelj (*Humulus lupulus* L.) 16, breskva (*Prunus persica* (L.) Batsch.) 16, crveni luk (*Allium cepa* L.) 16, mrkva (*Daucus carota* L.) 18, kupus glavičar (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) 18, konoplja (*Cannabis sativa* L.) 20, kukuruz (*Zea mays* L.) 20, grah (*Phaseolus vulgaris* L.) 22, lubenica (*Citrullus vulgaris* Schrad.) 22, paprika (*Capsicum annuum* L.) 24, riža (*Oryza sativa* L.) 24, crvena djetelina (*Trifolium pratense* L.) 28, bijela djetelina (*Trifolium repens* L.) 32, višnja (*Prunus cerasus* L.) 32, dunja (*Cydonia oblonga* Mill.) 34, kruška (*Pyrus communis* L.) 34, jabuka (*Malus domestica* Borkh.) 34, sirak (*Sorghum halepense* (L.) Pers.) 40, tikva (*Cucurbita pepo* L.) 40, pšenica (*Triticum aestivum* L.) 42, šljiva (*Prunus domestica* L.) 48, duhan (*Nicotiana tabacum* L.) 48.

3.2.1.1. Stanične diobe

Razvoj živog bića uključuje procese rasta i diferencijacije. Pod pojmom rasta biljaka podrazumijevaju se kvantitativne promjene, odnosno svi procesi koji dovode do ireverzibilnog povećanja veličine ili mase čitave biljke ili nekog njenog organa, a pod pojmom diferencijacije podrazumijevaju se kvalitativne promjene u biljnom organizmu. Rast se manifestira na dva načina; rastom postojećih stanica ili povećanjem broja stanica, a što se ostvaruje umnožavanjem stanica tj. diobom. Osnova diobe stanice je dioba jedra. Ovisno o vrsti organizma i vrsti stanice razlikuju se tri osnovna načina diobe jedra: amitoza, mitozu i mejozu.

Amitoza

Amitoza je izravna dioba jedra. U određenoj fazi razvoja pojedinih stanica jedro se izduži, u sredini suzi, a zatim se putem konstrikcije podijeli na dvije nove, približno jednake cjeline. Ovaj način diobe nije praćen strukturnim promjenama u jedru i citoplazmi, što znači da se hromosomi tokom trajanja amitoze konstantno nalaze u svom rastresitom, despiraliziranom stanju.

Amitoza kao način diobe jedra se u pravilu javlja kod organizama na nižem stupnju razvoja, ali je uočen i kod viših biljaka, i to u tkivima privremenog karaktera; u endospermu sjemeni, u nucelus sjemenog zametka te u parenhimima za skladištenje.

Budući da je ovaj način diobe karakterističan za neke niže biljke, dugo se smatralo da je amitoza prvonastali način diobe jedra, te da je ona primitivniji način diobe jedra u odnosu na mitozu. Međutim, savremena istraživanja na polju citogenetike su pokazala da se mitozu kao način diobe stanice pojavljuje i kod najjednostavnijih organizama, štoviše, istraživanja su pokazala da je kod njih mitozu primarni oblik diobe jedra. Amitoza se shodno navedenom može shvatiti kao netipična dioba jedra i to neovisno da li je riječ o organizmu na nižem, odnosno višem stupnju razvoja.

Mitoza

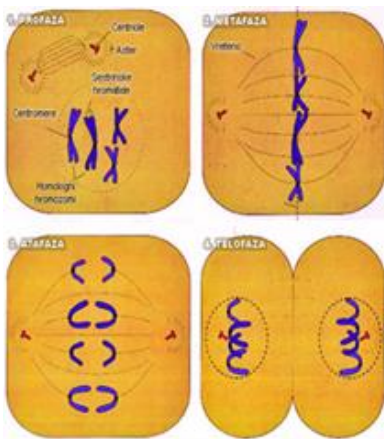
Mitoza je dioba jedra karakteristična za vegetativne (tjelesne) stanice. Ona je ujedno i najrasprostranjeniji način diobe stanica neovisno o nivou organizacije organizma.

Kao rezultat mitoze, od stanice majke (roditeljske stanice) nastaju dvije identične stanice kćeri, od kojih svaka ima istu količinu i isti tip DNK kao i stanica od koje su nastale. Novonastale stanice, pored ravnomjerno raspoređenog genetskog materijala, ravnomjerno dijele i sve ostale dijelove roditeljske stanice, a sve s ciljem da bi bile sposobne same otpočeti svoj stanični ciklus. Pod pojmom staničnog ciklusa podrazumijevaju se sve promjene koje nastaju u

stanici od trenutka nastanka stanice pa do njene diobe na dvije nove stanice, uključujući i samu diobu.

Stanični ciklus se sastoji od dvije faze: interfaze i mitoze. Interfaza je duži dio staničnog ciklusa (90 % staničnog ciklusa se odnosi na interfazu), a u svojoj osnovi se može shvatiti kao uvertira u mitozu jer se za vrijeme trajanja interfaze obavlja priprema stanice za diobu. Stanica u tom periodu intenzivno stvara proteine i općenito metabolite, producira više citoplazmatskih organela, te tako povećava svoju površinu. U interfazi se zbiva i replikacija, odnosno udvostručenje DNK molekule. Replikacija DNK molekule je osnova mitoze jer upravo zahvaljujući njoj moguća je kasnija podjela nasljednog materijala na dva jednaka dijela.

S gledišta sintetičke aktivnosti, trajanje interfaze se može podijeliti na tri perioda: presintetički period (G_1 -faza), sintetički period (S-faza) i postsintetički period (G_2 -faza). U presintetičkom periodu (G_1 -faza), događa se intenzivna sinteza RNK, proteina, lipida i ugljikohidrata, usljed čega se površina stanice intenzivno povećava. Vremenski promatrano, ovaj period je najduži i traje od 10 do 20 sati. Sintetički period (S-faza) je obilježen replikacijom DNK molekule i udvajanjem hromosoma. Ovaj period traje nešto kraće u odnosu na presintetički period, obično od 6 do 8 sati. Postsintetički period (S-faza) je okarakteriziran intenzivnom sintezom RNK molekula i proteina, posebno onih koji ulaze u sastav diobenog vretena. U okviru postsintetičkog perioda dolazi i do značajne sinteze ATP-a čime sebi stanica obezbjeđuje energiju neophodnu za odvijanje mitoze. Vremensko trajanje ovog perioda je značajno kraće u odnosu na presintetički i sintetički period i u pravilu traje od 1 do 4 sata. Toliko otprilike traje i mitozu tj. dioba stanice. Sam proces diobe stanice tj. mitoze je kontinuiran, ali se radi lakšeg razumijevanja može podijeliti u četiri faze: profaza, metafaza, anafaza i telofaza (slika 36.).



Slika 36. Šematski prikaz mitoze
(slika preuzeta sa: <https://ldap.zvu.hr/>)

U profazi se hromatinski materijal skraćuje, zadebljava te poprima kompaktniju strukturu, tj. dešava se transformacija hromatina u hromosome. Hromosomi sada imaju jasniju strukturu i promatranjem pod mikroskopom može se uočiti da se sastoje od dvije tijesno priljubljene hromatinske niti (hromatide) međusobno spojene centromerom (pričvrstnicom).

Paralelno s formiranjem hromosoma, dešava se i rekonstrukcija stanične strukture na način da se jedarce i jedrova opna postepeno razgrađuju, a u nukleoplazmi se počinje razvijati diobenno vreteno. Diobenno vreteno kod biljnih stanica formira se od strane proteinskih niti tzv. mikrocjevčica (mikrotubula). Pri tome dvije vrste niti sudjeluju u izgradnji dibenog vretena. Jedne niti povezuju jedan pol diobenog vretena s drugim (tzv. potporne niti), a druge niti povezuju hromosom s polovima diobenog vretena (tzv. kontraktilne niti).

Daljnji tok profaze je obilježen razilaženjem jednih hromosoma od drugih te njihovim postepenim kretanjem prema ekvatorijalnoj ravni diobenog vretena. Upravo ovo kretanje hromosoma prema ekvatorijalnoj ravni predstavlja trenutak završetka profaze te početka metafaze, druge faze u diobi stanice.

Glavno obilježje metafaze je smještanje hromosoma u tzv. ekvatorijalnoj ravni diobenog vretena. Iako su smješteni u ekvatorijalnoj ravni, hromosomi su istodobno povezani i sa polovima diobenog vretena i to preko tzv. kontraktilnih niti diobenog vretena. Iz centromere svakog hromosoma smještenog u ekvatorijalnoj ravni idu dva vlakna i to jedno prema jednom, a drugo prema drugom polu diobenog vretena.

Što se tiče strukture hromosoma, u metafazi se hromosomi razlikuju u odnosu na profazu. Dvije hromatide koje sačinjavaju svaki hromosom u metafazi više nisu tijesno priljubljene jedna uz drugu, već se između njih javlja uzdužna pukotina. Formiranje uzdužne pukotine u strukturi hromosoma predstavlja uvertiru u treću fazu mitoze, tzv. anafazu u kojoj dolazi do odvajanja jedne hromatide od druge, a odmah zatim i do njihovog razilaženja prema polovima diobenog vretena.

Prije samog odvajanja hromatida, važno je naglasiti da prethodno dolazi do diobe centromere, što stvara preduvjete da se svaka hromatida vlastitom centromerom pričvrsti za nit diobenog vretena, te otputuje prema polu. Koliki je značaj centromera za diobu stanice najbolje ilustrira podatak da pokreti hromatida od ekvatorijalne ravni prema polovima u slučaju razaranja centromere postaju potpuno dezorijentirani, a što za posljedicu ima nemogućnost odvijanja daljnjeg toka mitoze.

Na kraju anafaze, a kod nekih stanica i u telofazi, niti diobenog vretena se zbijaju i formiraju posebnu tvorevinu bačvastog oblika nazvanu fragmoplast. Ova tvorevina će kasnije imati bitnu ulogu u citokinezi, odnosno u stvaranju pregradne stijenke tokom diobe citoplazme.

Telofaza predstavlja završnu fazu mitoze, a obilježena je grupiranjem hromatida na suprotnim polovima diobenog vretena. S obzirom da svaka ta hromatida u osnovi predstavlja samostalni kromosom može se konstatirati da grupiranje hromatida na polovima diobenog vretena osigurava ravnomjernu raspodjelu nasljednog materijala na dva jednaka dijela.

Sljedeći segment telofaze se odnosi na formiranje jedra oko grupiranih hromosoma, a u okviru navedenog događaju se sljedeće promjene: hromosomi se despiraliziraju i vraćaju u formu koja je tipična za interfazu, formira se jedrova opna i jedno do više jedaraca ovisno o vrsti stanice, a počinje se postepeno javljati i jedrov sok, odnosno nukleoplazma. Navedene promjene se događaju istodobno u oba novoformirana jedra.

Završni segment telofaze se odnosi na citokinezu (diobu citoplazme), čime se u potpunosti osigurava dioba stanice. Kod pojedinih stanica citokineza prati proces formiranja jedra oko grupiranih hromosoma, dok kod drugih stanica su to vremenski promatrano potpuno odvojena procesa.

Kod većine stanica, početak citokineze se vezuje još uz anafazu, preciznije uz trenutak formiranja fragmoplasta, nastalog kao rezultat zbijanja niti diobenog vretena. Formiranje fragmoplasta predstavlja neku vrstu signala za djelovanje Goldžijevih aparata koje počinju taložiti pektin i drugi gradivni materijal na središnji dio fragmoplasta. Usljed navedenog fragmoplast se širi i to idući od sredine na sve strane prema periferiji. Kada fragmoplast dodirne rubove stanice stvara se pregrada između dvije novonastale stanice koje zasebno posjeduju vlastito jedro i vlastitu citoplazmu. Navedena pregrada je ništa drugo doli središnja lamela buduće stanične stijenke.

Sljedeća faza u citokinezi podrazumijeva obrazovanje plazmaleme koja se naslanja na središnju lamelu stanične stijenke, a smatra se da ona nastaje kao rezultat stapanja membrana vezikula u kojima se transportirao materijal za izgradnju središnje lamele.

Završna faza citokineze podrazumijeva diobu staničnih organela (mitohondrija i plastida) koja može, ali i ne mora biti sinhronizirana sa diobom citoplazme. To u praksi znači da dioba organela može nastupiti prije ili poslije citokineze, što je češće slučaj.

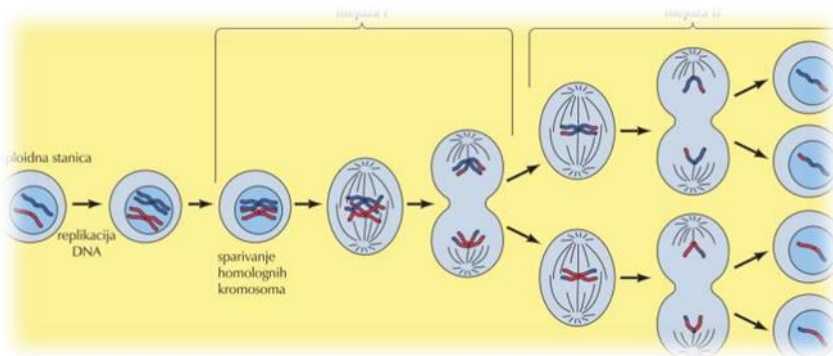
Mejoza

U svakom organizmu koji se spolno razmnožava razlikuju se tjelesne i spolne stanice, pri čemu tjelesne stanice imaju dvostruko veći broj hromosoma u odnosu na spolne stanice istog organizma. Da to nije tako, onda bi hipotetički promatrano oplodnjom tj. stapanjem muške i ženske spolne stanice došlo do udvostručenja broja hromosoma u odnosu na broj hromosoma tjelesnih stanica ishodišnog organizma, a svakom sljedećom generacijom broj hromosoma bi progresivno rastao. Jasno je da takvo nešto u praksi nije održivo, a niti moguće,

pa je stoga radi održavanja vrste nužno da dođe do smanjenja broja hromosoma u spolnim stanicama na pola u odnosu na tjelesne stanice istog organizma. Na taj način se osigurava kontinuitet vrste jer se budućim stapanjem muških i ženskih spolnih stanica s polovičnim (haploidnim) brojem hromosoma stvara zigota koja u sebi posjeduje isti broj hromosoma (diploidan broj) kao i tjelesne stanice ishodišnog organizma. Iz zigote se potom procesima mitotske diobe i procesima diferencijacije razvija odrasla biljka (sporofit).

Sam proces obrazovanja muških i ženskih spolnih stanica (gameta) naziva se mejoza, uz napomenu da su ti procesi prostorno, a ponekad i vremenski odvojeni. Muške gamete stvaraju se u polenovim (peludnim) kesicama u prašnicima cvijeta, a ženske gamete u plodniku tučka.

Promatrano u odnosu na mitozu, mejoza je dosta složenija dioba prvenstveno iz razloga jer se sastoji od dvije diobe. Prva dioba je tzv. redukcijska dioba (lat. reductio - smanjenje) gdje od jedne stanice majke nastaju dvije stanice kćeri sa polovičnim brojem hromosoma. Druga dioba je u osnovi mitotska, a u okviru nje se svaka novonastala stanica kćeri podijeli u dvije istovjetne stanice. Ako se sumiraju prva i druga mejotska dioba može se lako uočiti da mejozom iz jedne stanice majke nastaju četiri stanice kćeri s haploidnim ili polovičnim brojem hromosoma (gamete) u odnosu na stanicu majku (slika 37.).



Slika 37. Šematski prikaz mejoze
(slika preuzeta sa: <https://mef.sum.ba/biologija/>)

Faze mejotskih dioba, neovisno da li je riječ o prvoj ili drugoj diobi, istih su naziva kao i u mitozu (profaza, metafaza, anafaza i telofaza), ali s dodatkom rednoga broja koji se odnosi na prvu ili drugu diobu.

Mejoza I

Kao što je već prethodno napisano mejoza I se sastoji od profaze, metafaze, anafaze i telofaze.

Profaza prve diobe (profaza I) traje najduže i dijeli se na sljedeće podfaze: leptoten, zigoten, pahiten, diploten i diakinezu.

Na početku leptotena hromosomi se nalaze u formi dugih tankih vlakana, odvojeni jedni od drugih. Unutar stanice su razbacani bez reda, a njihov broj je jednak broju hromosoma tjelesnih stanica. Kako vrijeme odmiče, na hromosomima se počinju uočavati čvoraste tvorevine - hromomere (mjesto gdje je DNK nakupljena u većem obimu), a hromosomi pokazuju tendenciju paralelnog raspoređivanja u prostoru.

Zigoten je okarakteriziran udruživanjem hromosoma u parove i to na način da jedan hromosom vodi porijeklo od oca, a drugi od majke. Ovakav par hromosoma naziva se homologni hromosom ili bivalent, a samo pojava njihovog udruživanja naziva se konjugacija.

Pahiten je stadij u kojem dolazi do skraćivanja i debljanja hromosoma koji su obrazovali bivalente, a što je posljedica spiralizacije njihovih hromonema (hromoneme predstavljaju nukleoproteinske niti unutar hromatida). U pahitenu se također uočava da se svaki bivalent sastoji od četiri hromatide, pri čemu dvije hromatide pripadaju majčinskom, a druge dvije očinskom hromosomu. Vrlo važan detalj koji se zbiva za vrijeme pahitena je i taj da se na nekim mjestima hromatide i njihova DNK prekidaju. Pri 'popravljanju' lomova, hromatida očinskoga hromosoma spaja se s hromatidom majčinskoga hromosoma, čime dolazi do recipročne izmjene dijelova hromatida, a s njima i pripadajućih gena. Ova pojava se naziva crossing over i uzrok je genetičke rekombinacije (nove kombinacije gena). Na taj se način pri stvaranju spolnih stanica uvijek iznova kombiniraju osobine oba roditelja, a što za posljedicu ima stvaranje genetski različitih potomaka.

U diplotenu se hromosomi koji sačinjavaju hromosomski par počinju lagano odvajati jedan od drugog, a sjedinjeni ostaju jedino na mjestima gdje je vršen crossing over. Ta mjesta se nazivaju hijazme.

Dijakineza je završni stadij profaze I, a obilježen je jakim skraćivanjem hromosoma (što je opet rezultat spiralizacije njihovih hromonema), te njihovim raspoređivanjem u perifernim dijelovima jedra. Dijakineza je obilježna i strukturnim promjenama unutar jedra: jedarce ili jedarca iščezavaju, a postepeno dolazi i do razaranja jedrove opne.

Metafaza prve diobe (metafaza I) se nadovezuje na profazu I, a okarakterizirana je stvaranjem diobenog vretana i usmjeravanjem bivalenata (hromosomskih parova) prema ekvatorijalnoj ravni. Kada dođu do ekvatorijalne ravni, hromosomski parovi se orijentiraju tako da se centromera jednog hromosoma orijentira prema jednom polu, a centromera drugog hromosoma prema drugom polu diobenog vretana.

Anafaza prve diobe (anafaza I) je treći stadij mejoze I i unutar nje se zbivaju dva vrlo važna procesa. Razdvajaju se hromosomi koji čine bivalent tj. hromosomski par, a odmah zatim dolazi i do razilaženja hromosoma prema polovima diobenog vretana. Za razumijevanje mejoze je vrlo važno imati u vidu

da ovdje prema polovima putuju cijeli hromosomi, a ne hromatide, jer nije došlo do uzdužnog cijepanja hromosoma. U praksi to znači da na polove ide polovičan broj hromosoma u odnosu na broj hromosoma stanice majke na početku mejoze, što stvara pretpostavke da se na svakom polu jedra formira zasebno jedro, ali sa polovičnim brojem hromosoma u sebi. Upravo se to za vrijeme telofaze I i događa.

Telofaza prve diobe (telofaza I) započinje u trenutku kada hromosomi dođu na pol diobenog vretena, a obilježena je despiralizacijom hromosoma te obrazovanjem jedra oko hromosoma na svakom polu diobenog vretena. Ovako nastale stanice kćeri u sebi imaju polovičan broj hromosoma u odnosu na stanicu majke, ali i nešto izmijenjen genetski sadržaj, ovisno o stupnju crossing overa koji se dogodio tokom prve mejotične diobe (mejoze I).

Mejoza II

Mejoza II (druga mejotska dioba) u svojoj osnovi predstavlja mitozu; sestrinske se kromatide svakoga hromosoma razdvajaju, pa na kraju od svake stanice nastaju dvije s istim brojem hromosoma promatrano u odnosu na stanicu na ulasku u drugu mejotičnu diobu. Međutim, ako se promatra mejoza u cjelini, dakle uključujući prvu i drugu mejotsku diobu, onda se može konstatirati da kao rezultat mejoze od svake stanice majke nastaju četiri stanice kćeri s polovičnim (haploidnim) brojem hromosoma. Kada se mejoza, odnosno dioba spolnih stanica ne bi odvijala na ovakav način, hipotetički promatrano došlo bi do dupliranja hromosoma u svakoj narednoj generaciji. Dakle mejozom se sprječava 'dupliranje organizama', odnosno održava se stalan broj hromosoma iz generacije u generaciju.

Bitna razlika mejoze u odnosu na mitozu je i ta da su proizvodi mejoze genetski različiti (usljed crossing overa u profazi I), što nije slučaj kod mitoze gdje kao produkt nastaju genetski identične stanice. Navedena genetska različitost (varijabilnost) između novonastalih jedinki može biti od velike koristi za opstanak i produljenje životnog vijeka nekog organizma na određenom staništu. Osim toga, u nepredvidljivo promjenljivim uvjetima okoliša neki će genotipi (genska konstitucija nekog organizma) imati prednost nad drugima, što će kao posljedicu imati rasprostranjivanje jedinki s povoljnijom kombinacijom gena, te postepeno iščezavanje jedinki s lošijim genetskim materijalom. Kada je riječ o biljkama, to znači da će prirodna selekcija na određenom staništu favorizirati one jedinke koje posjeduju bolji genetski materijal, odnosno one jedinke kod kojih se diferencijalna aktivnost nekog gena odrazila pozitivno na rast i razvoj biljke. Pri tome treba imati u vidu da promjena genetskog materijala nastala ili kao rezultat rekombinacije gena ili kao rezultat mutacije nema nikakve veze sa prirodnom selekcijom. Dakle, prirodna selekcija nije generator ničega novog već samo daje prednost onim biljkama koje imaju bolji genetski materijal, a samim time i bolja adaptivna svojstva.

3.2.2. Mitochondriji

Mitochondriji su organele u kojima se odvija aerobno disanje, te posljedično stvara adenozin-trifosfat (ATP), univerzalni akumulator energije svakog živog organizma. Većinom su nitastog ili valjkastog oblika, dužine od 0.3 do 7 μm (slika 38.). Obavijeni su dvostrukom membranom, pri čemu im je vanjska membrana glatka i fleksibilna. Vanjska membrana sadrži manju količinu proteina u odnosu na unutrašnju membranu, a uloga joj je da odvoji mitochondrij od tekućeg dijela citoplazme. Vrlo je propustljiva, te gotovo ne predstavlja barijeru za protok materija.

Unutrašnja membrana obavija stromu, središnji prostor mitochondrija ispunjen sitnozrnatim matriksom. U matriksu, ali i na samoj unutrašnjoj membrani su smješteni brojni enzimi odgovorni za metaboličke procese što se zbivaju u mitochondrijima (Krebsov ciklus i oksidativna fosforilacija). Površina unutrašnje membrane često je naborana. Nabori čine izraštaje koji djelomično pregrađuju unutrašnji prostor mitochondrija. Kod biljne stanice ti izraštaji imaju oblik tubula, kod animalnih oblik 'krista' (latinski 'cristae' znači greben), a kod gljiva se u mitochondrijama obrazuju i kriste i tubule. Na vanjskoj strani krista ili tubula, okrenutoj prema stromi mitochondrije, smješteni su oksisomi, sitne subjediniice koje sudjeluju u transportu elektrona tokom aerobne oksidacije supstrata.

U matriksu mitochondrija se također nalazi kružna molekula DNK te mnogobrojni ribosomi. Mitochondrijska DNK sadrži gene koji kodiraju dio mitochondrijskih proteina, s tim da dio proteina mitochondriji dobivaju iz citoplazme pa su, unatoč vlastitim genima, ovisni o stanici.



Slika 38. Građa mitochondrija
(slika preuzeta sa: <http://drvo-zivota.blogspot.com/>)

Prostor između vanjske i unutarnje membrane naziva se perimitochondrijalni prostor. Ispunjen je tekućinom čija je funkcija pospješivanje aktivnosti enzima i održavanje funkcionalne veze između vanjske i unutrašnje membrane. Njegova širina ne prelazi 10 nm.

Mitochondriji se nalaze u svakoj eukariotskoj stanici. Njihov broj u biljnim stanicama je znatno manji u odnosu na animalne i varira od 20 do 1 000, ovisno o tipu stanice i njejoj metaboličkoj aktivnosti.

Hemijski sastav mitohondrija je vrlo složen. Sadrže 60 - 70 % proteina, 20 - 30 % lipida, a također i izvjesne količine RNK i DNK molekula, oko 0.5 %. Po rasporedu dušičnih baza mitohondrijska DNK se znatno razlikuje od DNK molekule u jedru.

Najznačajnija funkcija mitohondrija u životu svake eukariotske biljne stanice jeste stvaranje energije neophodne za odvijanje svih fizioloških procesa u stanici. Navedena energija dobiva se tokom staničnog aerobnog disanja, fiziološkog procesa u kojem se složeni, organski spojevi, nizom enzimski kataliziranih reakcija postupno razlažu u jednostavnije spojeve. Pri tome se stvaraju ATP molekule, akumulatori energije u svakom organizmu.

3.2.2.1. Aerobno disanje

Sam proces aerobnog disanja može se podijeliti u dvije faze; glikoliza i citratni (Krebsov) ciklus.

Glikoliza je početni, anaerobni dio staničnog disanja koji se odvija u tekućem dijelu citoplazme. Svrha glikolize je da se visokoenergetske molekule glukoze, nizom enzimski kataliziranih reakcija, razlažu do intermedijarnog produkta piruvata ($C_3H_4O_3$) sposobnog da u svom dekarboksiliranom obliku uđe u mitohondrij i postane supstrat za dobivanje ATP-molekula.

Sumarno se proces glikolize može prikazati na sljedeći način:



Sam proces razlaganja glukoze ($C_6H_{12}O_6$) u jednostavnije spojeve tj. u dvije molekule piruvata ($C_3H_4O_3$) je vrlo kompleksan i sastoji se od 10 enzimski kataliziranih reakcija (slika 39.).

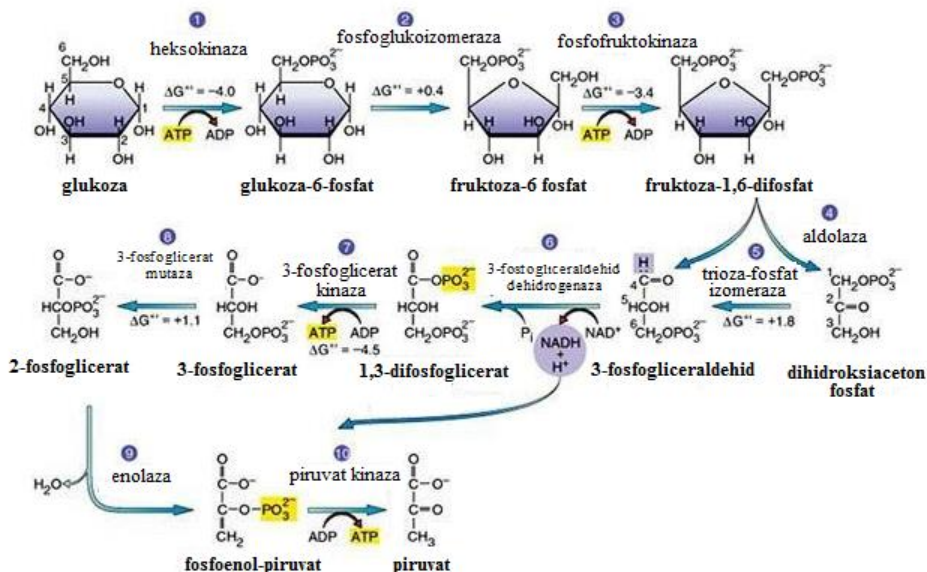
Prva faza glikolize započinje fosforilacijom glukoze, odnosno njenim prevođenjem u glukozu-6-fosfat. Reakciju katalizira enzim heksokinaza uz utrošak jedne molekule ATP-a. Heksokinaza je enzim koji ima visoki afinitet prema glukozu, znatno veći nego glukokinaza koja također može ubrzavati navedenu reakciju. Nastali spoj, glukozu-6-fosfat se može uključiti u više metaboličkih puteva; glikolizu, pentoza-fosfatni put glukoze... Da bi se glukozu-6-fosfat uključila u daljnji tok glikolize neophodno je djelovanje enzima fosfoheksizoizomeraze koji omogućava izomerizaciju glukoze-6-fosfat u fruktozu-6-fosfat. Fruktoza-6-fosfat se potom fosforilizira uz djelovanje enzima fosfofruktokinaze u fruktozu-1,6-difosfat. Pri tome se troši još jedna molekula ATP-a. Sljedeći korak u glikolizi je prevođenje fruktoze-1,6-difosfat u dvije molekule trioza fosfata. Ovu reakciju katalizira aldolaza čijim djelovanjem se fruktoza-1,6-difosfat cijepa na dvije trioze: dihidroksiaceton-fosfat i 3-fosfoglicerinaldehid. Ove dvije trioze mogu djelovanjem specifične fosfotriozozomeraze neprestano prelaziti iz jednog oblika u drugi, s tim da u daljnji tok glikolize ide isključivo 3-fosfoglicerinaldehid. U konačnici iz jedne molekule

glukoze u prvoj fazi glikolize nastaju dvije molekule 3-fosfogliceraldehida, a što je praćeno utroškom dviju molekula ATP-a.

Druga faza glikolize odnosi se na prevođenje 3-fosfogliceraldehida u piruvat. Prva reakcija u ovom dijelu glikolize je oksidacija 3-fosfogliceraldehida u 1,3-difosfoglicerat, a samu reakciju katalizira enzim 3-fosfogliceraldehid dehidrogenaza. Nastali spoj 1,3-difosfoglicerat se posredstvom enzima fosfoglicerat kinaze prevodi u 3-fosfoglicerat. Tokom ove reakcije stvara se jedna molekula ATP-a.

Sljedeća reakcija u ovoj fazi glikolize je konverzija 3-fosfoglicerata u 2-fosfoglicerat. Ovu reakciju katalizira enzim 3-fosfoglicerat mutaza. Nastali spoj 2-fosfoglicerat se potom djelovanjem enzima enolaze prevodi u fosfoenol piruvat (iz 2-fosfoglicerata se izdvaja jedna molekula vode). Fosfoenol piruvat predstavlja spoj izrazito bogat energijom, a izdvajanje energetski bogate fosfatne skupine iz njegove strukture se događa posredstvom enzima piruvat kinaze. Fosfatna skupina se prenosi na ADP i nastaje ATP, a fosfoenol piruvat se prevodi u piruvat, koji je ujedno i konačni produkt glikolize.

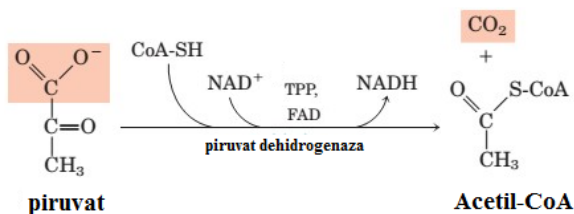
Energetski promatrano, tokom prevođenja jedne molekule glukoze u dvije molekule piruvata nastaju četiri molekule ATP-a, ali kada se uračuna gubitak jedne molekule ATP potrebne za fosforilaciju glukoze, te jedne molekule ATP-a potrebne za fosforilaciju fruktoze-6-fosfat konačni energetski bilans glikolize je stvaranje dviju molekula ATP-a.



Slika 39. Šematski prikaz glikolize
(slika preuzeta sa: <https://www.biosciencenotes.com>)

Konačni produkt glikolize (piruvat) u svom dekarboksiliranom obliku u aerobnim uvjetima ulazi u mitohondrij, gdje se u tzv. citratnom ciklusu u potpunosti razlaže do CO₂ i vode, a što je praćeno stvaranjem velikog broja ATP-molekula. Reakcije citratnog ciklusa je detaljno objasnio i opisao naučnik Krebs, pa se po njemu navedeni ciklus naziva i Krebsovim.

Prva reakcija koja obilježava Krebsov ciklus je oksidativna dekarboksilacija piruvata. Ova reakcija se smatra ključnom reakcijom u aerobnom disanju jer povezuje metabolički put glikolize s Krebsovim ciklusom. Početak oksidativne fosforilacije piruvata se odnosi na njegovo spajanje s molekulom CoA koja je sastavni dio enzimskog sustava mitohondrijske membrane. Pri tome nastaje acetil CoA, te se oslobađa jedna molekula CO₂ i jedna molekula NADH, koja se reducira iz NAD⁺ (slika 40.). Samu reakciju prevođenja piruvata u acetil CoA katalizira enzim piruvat dehidrogenaza koji u suštini predstavlja kompleks triju enzima; piruvat dehidrogenaze, dihidrolipoil transacetilaze i dihidrolipoil dehidrogenaze. Piruvat-dehidrogenaza katalizira dekarboksilaciju piruvata, dihidrolipoil-transacetilaza oksidaciju nastale C-2 jedinice i njen prijenos na CoA, a dihidrolipoil-dehidrogenaza omogućava obnavljanje oksidiranog oblika lipoamida, što stvara preduvjete za primanje nove molekule piruvata.



Slika 40. Oksidativna dekarboksilacija piruvata
(slika preuzeta sa: <https://www.biosciencenotes.com>)

Ključni produkt oksidativne fosforilacije (acetil CoA) je u stanju proći kroz proteinsku komponentu mitohondrijske membrane te se uključiti u daljnji metabolički tok Krebsova ciklusa.

Prva reakcija nakon ulaska acetil-CoA u mitohondrij je njegova reakcija sa oksalacetatom pri čemu nastaje citrat (odatle i dodatni naziv citratni ciklus za ovaj dio staničnog disanja).

Sljedeća reakcija u Krebsovom ciklusu je dehidratacija citrata u cis-akonitat (gubljenje molekule vode) koji se potom hidratizira (prima molekulu vode), te prelazi u svoj izomer - izocitrat.

Nastali izocitrat potom, uz katalitičko djelovanje izocitrat-dehidrogenaze, prelazi u α-keto-glutarat. Ova reakcija predstavlja prvu od dvije reakcije oksidativne dekarboksilacije u Krebsovom ciklusu. Kao intermedijarni oblik u ovoj reakciji nastaje oksalsukcinat koji nakon dekarboksilacije daje α-ketoglutarat.

Reakcija prevođenja izocitrata u oksalsukcinat je vrlo važna s gledišta razumijevanja stvaranja energije u mitohondriju. Naime, da bi izocitrat prešao u oksalsukcinat on se mora dehidrogenirati, odnosno osloboditi vodika. Primatelj vodika (jednog elektrona i jednog protona) je enzim NAD-izocitrat dehidrogenaza i ukoliko njega nema Krebsov ciklus se ne može dalje odvijati. Da bi se ovaj enzim mogao regenerirati, on nužno mora nekome predati primljene elektrone i protone. Taj konačni primatelj elektrona i protona je kisik i upravo zahvaljujući njemu Krebsov ciklus se nikad ne prekida. Dakle, uloga kisika u Krebsovom ciklusu jeste indirektna, ali je neophodna za regeneraciju NAD-dehidrogenaze. Da nema regeneracije (obnavljanja) NAD-dehidrogenaze, izocitrat ne bi mogao prijeći u oksal-sukcinat što znači da bi proces razgradnje glukoze tj. hrane stao, neovisno koliko je organizam stvorio ili unio u sebe.

Nadalje, a ne manje važno, prijenosom elektrona i protona od NAD-izocitrat dehidrogenaze do kisika, usljed čega se kisik postupno reducira do vode, stvaraju se uvjeti za formiranje energetski bogatih spojeva ATP-molekula (oksidativna fosforilacija). Bez regeneracije NAD-dehidrogenaze bi i taj proces stvaranja ATP-a automatski stao, što bi u praksi značilo i smrt stanice.

Nakon prelaska izocitrata u α -keto-glutarat slijedi oksidativna dekarboksilacija α -keto-glutarata usljed čega nastaje sukcinil-S-CoA, uz katalitičko djelovanje enzima α -ketoglutarat-dehidrogenaze.

U sljedećoj fazi Krebsovog ciklusa sukcinil-S-CoA se, uz katalitičko djelovanje enzima sukcinat- tiokinaze, prevodi u sukcinat i CoA-SH (hidroliza). Ova reakcija ne predstavlja jednostavnu hidrolizu zbog toga što tokom hidrolize sukcinil-CoA istovremeno dolazi i do prijenosa energije tioesterske veze na GDP, koji sadrži fosfoestersku vezu veoma bogatu energijom (stvora se GTP).

Nakon toga slijedi dehidrogenacija sukcinata i njegovo prevođenje u fumarat. Katalizator ove reakcije je enzim sukcinat-dehidrogenaza čiji koenzim FAD (flavin adenin dinukleotid) se usljed primanja elektrona i protona reducira u FADH_2 . Prilmljene elektrone i protone enzim FAD-sukcinat dehidrogenaza prenosi do kisika gotovo po istom principu kao i enzim NAD-izocitrat dehidrogenaza. Na nastali fumarat, uz djelovanje enzima fumaraze, adira molekula vode, pri čemu nastaje malat.

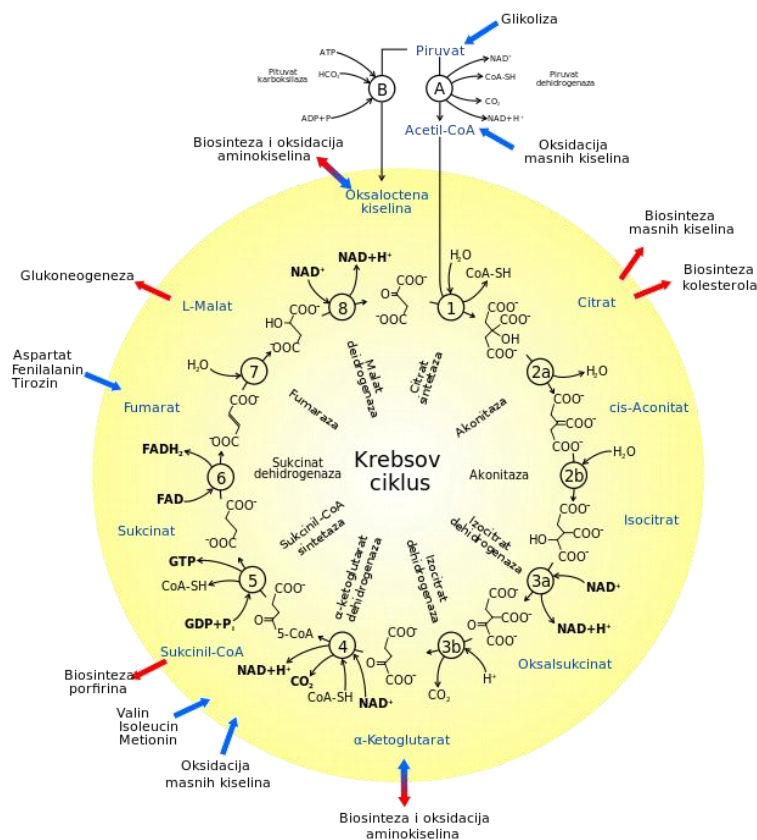
Zadnja reakcija u Krebsovom ciklusu se odnosi na oksidaciju malata u oksal-acetat, što je omogućeno djelovanjem enzima NAD-malat dehidrogenaze. Prilmljene elektrone NAD-malat dehidrogenaza isto prenosi do kisika, a nastali oksal-acetat ima mogućnost da primi novu molekulu acetil-CoA u ciklus. Acetil-CoA uključen u Krebsov ciklus ne mora nužno da potječe iz ugljikohidrata, već može predstavljati produkt metabolizma aminokiselina ili masti (slika 41.).

Nastajanjem oksal-acetata se omogućava obnavljanje Krebsovog ciklusa, odnosno pokretanje još jednog lanca reakcija u Krebsovom ciklusu po već opisanom redoslijedu.



Slika 41. Primarni metaboliti uključeni u proces disanja
(slika preuzeta sa: https://hr.wikipedia.org/wiki/Krebsov_ciklus)

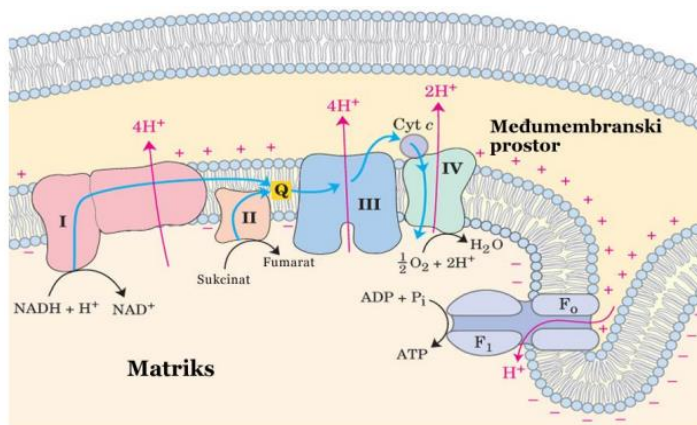
Sam slijed reakcija u Krebsovom ciklusu prikazan je na slici 42.



Slika 42. Šematski prikaz Krebsovog ciklusa
(slika preuzeta sa: https://hr.wikipedia.org/wiki/Krebsov_ciklus)

S gledišta stvaranja energije, što je i osnova disanja, ključni dio Krebsovog ciklusa je transport elektrona i protona koji se odvija od njihovih primatelja (NAD i FAD dehidrogenaze) do krajnjeg akceptora (kisika). Ovaj dio Krebsovog ciklusa koji je obilježen nastajanjem velikog broja ATP molekula se naziva oksidativna fosforilacija, a isti se zbog svog značaja često promatra i kao posebna faza staničnog disanja.

Sam transport protona i elektrona od enzima Krebsovog ciklusa (NADH i FADH_2 dehidrogenaze) do kisika je vrlo kompleksan i odvija se kroz četiri proteinska kompleksa, smještena u unutrašnjem dijelu mitohondrijske membrane (slika 43.).



Slika 43. Transport elektrona u mitohondrijskoj membrani
(prilagođeno prema: Nelson i Cox, 2005)

Elektroni sa NADH se prvo prenose na proteinski kompleks I (NADH dehidrogenazu) koji kao prostetsku skupinu sadrži flavin-mononukleotid (FMN) i nekoliko Fe-S proteina. Ovaj proteinski kompleks je smješten u unutrašnjem dijelu mitohondrijske membrane na način da veći dio kompleksa strši u međumembranskom prostoru, a manji dio, gdje se i odvija prijenos elektrona je uronjen u matriks mitohondrija. Dok elektroni prolaze kroz ovaj kompleks, istovremeno se upumpavaju protoni iz matriksa mitohondrija u međumembranski prostor. Smatra se da je navedeno upumpavanje protona rezultat konformacijskih promjena u kompleksu I koje uzrokuju da odgovarajući protein kompleksa I veže protone na strani membrane okrenutoj prema matriksu i oslobađa ih na strani membrane okrenutoj prema međumembranskom prostoru.

Sa NADH kompleksa elektroni se dalje, preko Fe-S proteina, prenose na ubikvinon. Ovaj spoj nije vezan za membranu, topljiv je u mastima, te vrlo lako i brzo difundira u lipidnom sloju unutrašnje membrane. Zahvaljući tim osobinama, ubikvinon služi kao mobilni transporter, odnosno nosač koji prenosi elektrone od kompleksa I na citokrom b-c1 kompleks (kompleks III). Ovaj proteinski kompleks u sebi sadrži citokrom c1 i citokrom b, te Fe-S proteine. S

kompleksa III se elektroni preko citokroma c prosljeđuju na kompleks IV (citokrom oksidaza kompleks), a od njega dalje na kisik čime se omogućuje prvo nastajanje slobodnog radikala kisika (O_2^-) a odmah zatim i njegovo vezanje s okolnim protonima u molekulu vode. Zahvaljujući asimetričnoj orijentaciji nosača elektrona koji su sastavni dio kompleksa III i IV, istovremeno s transportom elektrona odvija se i aktivni transport protona iz matriksa prema međumembranskom prostoru što povećava koncentraciju protona u međumembranskom prostoru.

Put elektrona od $FADH_2$ do kisika je u osnovi sličan putu elektrona od NADH do kisika uz bitnu razliku da prijenos elektrona s $FADH_2$ počinje od kompleksa II, sukcinat dehidrogenaze. Naziv ovog kompleksa potječe od enzima sukcinat dehidrogenaze koji je sastavni dio ovog kompleksa. Interesantan detalj je da je ovaj enzim istovremeno i sastavni dio Krebsovog ciklusa što dovoljno govori o vrlo uskoj povezanosti između reakcija Krebsovog ciklusa i oksidativne fosforilacije. Sastavni dio kompleksa II uz enzim sukcinat dehidrogenazu su i četiri proteinske podjedinice, kofaktor flavin adenin dinukleotid (FAD), te Fe-S proteini. Osnovna uloga ovog kompleksa je omogućavanje oksidacije sukinata u fumarat, pri čemu otpuštene elektrone preuzima kofaktor enzima sukcinat dehidrogenaze (FAD) te ih prenosi do ubikvinona, a on dalje na kompleks III otkuda se put elektrona dalje do kisika nastavlja kao i prijenos elektrona s NADH.

Za razumijevanje oksidativne fosforilacije, a posebno njenog najvažnijeg dijela - sinteze ATP-a, vrlo je važno znati da svaki kompleks u sustavu transporta elektrona se prvo reducira primajući elektrone, a odmah zatim oksidira predavajući elektrone sljedećem kompleksu. Pojedini kompleksi koji sudjeluju u navedenom transportu elektrona uz primanje elektrona obavljaju i primanje protona, dok pri oksidaciji obavljaju prenošenje elektrona i dijela protona, dok dio protona zaostaje u međumembranskom prostoru. Ovakav slijed događanja dovodi do porasta koncentracije protona u međumembranskom prostoru u odnosu na matriks, odnosno do stvaranja protonskog gradijenta uvjetovanog velikim razlikama u pH vrijednostima unutar i izvan matriksa. Dodatnom povećanju koncentracije protona u međumembranskom prostoru značajno doprinose prethodno opisana 'pumpanja' protona iz matriksa u međumembranski prostor, a što je uvjetovano određenim konformacijskim promjenama u proteinskim kompleksima koji sudjeluju u transportu elektrona.

Stvoreni protonski gradijent je osnova za stvaranje ATP-a, tačnije pokretač je njihove sinteze. Protoni koncentrirani u međumembranskom prostoru teže se kretati prema matriksu, odnosno s područja više u područje niže koncentracije. Mitohondrijska membrana je vrlo specifične građe i jedino mjesto kroz koje protoni mogu proći kroz membranu je enzim ATP-sintaza, proteinski kompleks vrlo specifičnog položaja u mitohondrijskoj membrani. Prolaskom protona kroz proteinski kanal enzima ATP-sintaze dolazi do njegove konformacije, odnosno do promjene položaja određenih podjedinica koje sačinjavaju ovaj enzim.

Posljedica navedenog je da ADP i P_1 (anorganski fosfor) dolaze u položaj čvrstog vezivanja gdje je moguće njihovo spajanje tj. sinteza ATP-a. Nakon obavljene sinteze, ATP napušta kompleks, a na tom mjestu se oslobađa prostor potreban za vezivanje sljedećeg para ADP i P_1 .

Navedeni ciklus, odnosno stvaranje ATP-a, se na identičan način ponavlja sve dok postoji protonski gradijent, a isti će postojati sve dok se reakcije u Krebsovom ciklusu ne budu prekidale.

Do prekida reakcija u Krebsovom ciklusu može doći ako se u organizam ne unosi hrana, odnosno supstrat neophodan za stvaranje energije ili ako nema kisika. Naime, kisik je potreban kako bi se omogućila regeneracija primatelja elektrona NAD i FAD-a koji omogućavaju nastavak ciklusa, a time i potpunu razgradnju hrane do CO_2 i H_2O . Regeneracija NAD i FAD-a je moguća samo ako oni prenesu svoje elektrone na kisik, putem transportnog lanca elektrona koji je prethodno opisan. Dakle, uloga kisika u Krebsovom ciklusu nije direktna, ali je neophodna za njegovo odvijanje.

3.2.3. Plastidi

Plastidi su organele karakteristične za biljne stanice, nema ih u animalnim stanicama niti u stanicama gljiva i prokariotskih organizama. U skupinu plastida ubrajaju se hromoplasti, hloroplasti i leukoplasti, a razlika između njih se prvenstveno vezuje uz posjedovanje odnosno neposjedovanje određenih pigmenta (bojanih materija). Hloroplasti su zelene boje jer u sebi u većoj količini posjeduju pigmente zelene boje (hlorofil *a* i hlorofil *b*), hromoplasti su narančastocrvene ili žute boje zbog veće prisutnosti pigmenta karotena i ksantofila, dok su leukoplasti bezbojni jer u sebi ne sadrže pigmente.

Osim što pigmenti diktiraju boju plastidima, oni im ujedno određuju i funkciju. Hloroplasti su zbog prisutnosti pigmenta hlorofila zaduženi za provođenje fotosinteze, hromoplasti usljed posjedovanja žutih i crvenih pigmenta daju dekorativan izgled listovima i cvjetovima biljke, pa shodno tome imaju važnu generativnu funkciju, dok leukoplasti služe kao skladišni plastidi.

Svi plastidi nastaju iz proplastida (inicijala) koji se uočavaju već u embrionalnim stanicama. U početku se inicijale plastida u embrionalnim stanicama ne razlikuju bitno od inicijala mitohondrija, no s vremenom dolazi do promjena u strukturi unutrašnje membrane, pa tako kod inicijala iz kojih će nastati plastidi dolazi do odvajanja dijelova unutrašnje membrane u formu paralelno postavljenih membrana smještenih u unutrašnjosti inicijale (tilakoide grane), a kod inicijala mitohondrija unutrašnja membrana čini nabore koji prožimaju središnji dio inicijale ali su i dalje sastavni dio unutrašnje membrane.

Sličnost plastida i mitohondrija se očituje i u tome da obje organele sadrže vlastiti genetski materijal te da se razmnožavaju vlastitim dijeljenjem i to na

način da se pojedini plastid, odnosno mitohondrij, izduži, u sredini stegne, a zatim podijeli na dva relativno jednaka dijela.

Interesantan detalj vezan uz plastide je taj da pojedini plastidi mogu prelaziti iz jednog oblika u drugi, naročito ako je riječ o plastidu u ranijem stadiju razvoja. Tako na primjer leukoplasti usljed izloženosti svjetlu mogu prijeći u hloroplaste, a hloroplasti usljed oštećenja ili razgradnje hlorofila u hromoplaste. Primjer prelaska leukoplasta u hloroplast je vidljiv ukoliko se krtola (gomolj) krompira izloži jakom intenzitetu svjetlosti (krtola počinje poprimati zelenu boju), a primjer prelaska hloroplasta u hromoplast se lako uočava tokom sazrijevanja plodova paradajza i mnogih drugih poljoprivrednih kultura (plod iz zelene boje prelazi u crvenu ili žutu, ovisno o biljnoj vrsti).

3.2.3.1. Hromoplasti

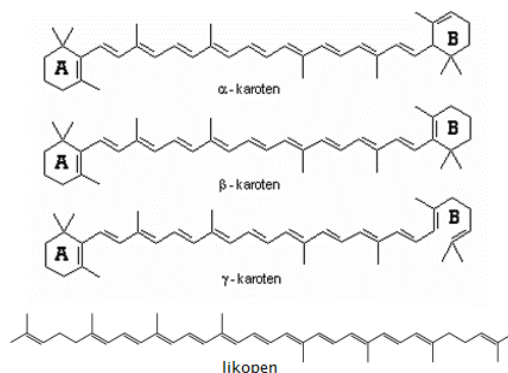
Hromoplasti su plastidi koji u sebi sadrže karotenoidne pigmente. Prisutni su u gotovo svim dijelovima biljke, s tim da ih najviše ima u cvjetovima i plodovima biljke. Budući da daju obojenje cvjetovima, uloga hromoplasta se najviše vezuje uz generativno razmnožavanje biljaka (cvjetovi obojani jarkim bojama bolje privlače kukce oprašivače, što doprinosi kvalitetnijem oprašivanju, a samim time i uspješnijem razmnožavanju biljaka).

Karotenoidi prisutni u hromoplastima mogu biti žute, narančaste ili crvene boje. Poznato ih je preko šest stotina vrsta, a naziv su dobili po karotenu, pigmentu izoliranom iz korijena mrkve još davne 1831. godine. Svi karotenoidi su lipofilne prirode i po strukturi su vrlo bliski; sastoje se od više izoprenskih jedinica koje su karakteristične za prirodne spojeve poznate pod nazivom terpeni (izoprenoidi). Većina karotenoida spada u tzv. tetraterpene koji sadrže osam izoprenskih jedinica ($(C_5H_8)_8$).

Ovisno o obliku i načinu nagomilavanja karotenoida, hromoplasti se mogu podijeliti u tri grupe: globularni, fibrilarni i kristalni hromoplasti. Globularni hromoplasti su najrašireniji, a njihova karakteristika je da su im karotenoidi smješteni u tzv. plastoglobulama (nakupinama lipida unutar kojih su karotenoidi otopljeni). Fibrilarni hromoplasti sadrže karotenoide u vidu plastoglobula i tankih niti, dok kristalni hromoplasti sadrže karotenoide u vidu kristala. Takvi hromoplasti su prisutni u plodu lubenice i korijenu mrkve.

Dvije osnovne skupine karotenoida prisutne u hromoplastima su karoteni i ksantofili. Karoteni su odgovorni za crvenu ili narančastu boju hromoplasta, a ksantofili za žutu. Uz navedene, hromoplasti u svom sastavu sadrže i druge karotenoide, ali u manjem omjeru.

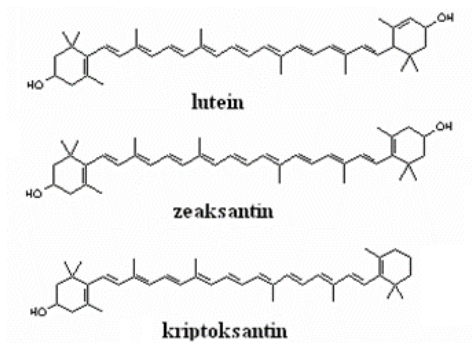
Karoteni su skupina karotenoida koji imaju samo ugljik i vodik u svom sastavu. Najpoznatiji od njih je β -karoten i najviše ga ima u korijenu mrkve. Pored β -karotena ovoj skupini karotenoida pripadaju likopen (crveni pigment paradajza), α -karoten i γ -karoten (slika 44.).



Slika 44. Struktura nekih karotena
(slika preuzeta sa: [preuzeto sa: https://www.sciencedirect.com/](https://www.sciencedirect.com/))

Ksantofili su skupina karotenoida koji u svom sastavu uz ugljik i vodik imaju kisik i to najčešće u keto ili hidroksi formi. Zajedno s karotenima ovi su pigmenti uzrok jesenskoj boji lišća jer se zadržavaju nakon razgradnje hlorofila i tada dolaze do izražaja. Isto kao što nije konstantan odnos između hlorofila i karotenoida u biljnoj stanici, tako nije konstantan odnos ni unutar samih karotenoida. Odnos između karotena i ksantofila u biljnoj stanici ovisi u prvom redu o aktivnosti prisutnih oksidaza. Ksantofili su manje stabilni prema oksidaciji nego karoteni.

Iz skupine ksantofila najpoznatiji su spojevi lutein, zeaksantin i kriptoksantin (slika 45.). Lutein je dihidroksi derivat β -karotena i u većoj mjeri je prisutan u žutim listovima i laticama cvijeća, te u lisnatom povrću, posebno špinatu. Zeaksantin je osnovni pigment zrna kukuruza, a po svojoj hemijskoj strukturi predstavlja također dihidroksi derivat β -karotena. Kriptoksantin je monohidroksi derivat β -karotena. U većoj mjeri je prisutan u kukuruзу i paprici, te u tropskom voću; papaji, naranči i mandarinama.



Slika 45. Struktura nekih ksantofila
(preuzeto sa: <https://www.sciencedirect.com/>)

Izuzev uloge vezane uz razmnožavanje biljaka, hromoplasti utječu i na tok odvijanja fotosinteze. Naime, u određenim laboratorijskim eksperimentima utvrđeno je da kada se iz hloroplasta odstrane karotenoidi, broj hlorofila naglo pada iz čega se izvukao zaključak da karotenoidi imaju bitnu ulogu u zaštiti hlorofila od jakog intenziteta svjetlosti (vjerojatno sprječavanjem njihove oksidativne razgradnje).

Značaj karotenoida je velik i s gledišta zaštite zdravlja čovjeka, posebno kada je riječ o α i β -karotenu koji se u ljudskom organizmu prevode u neke od oblika vitamina A. Uloga vitamina A u zaštiti zdravlja čovjeka je višestruka; potrebni su za regulaciju vida, za rast i diferencijaciju stanica, za održavanje odgovarajućeg stanja kože, te općenito za jačanje imunološkog sustava čovjeka. Svi karotenoidi iskazuju i izraženu antioksidacijsku aktivnost koja se u pravilu ostvaruje neutralizacijom negativnog djelovanja slobodnih radikala.

3.2.3.2. Leukoplasti

Leukoplasti su skladišni plastidi. Bezbojni su i većinom se nalaze u tkivima podzemnih dijelova biljke, premda su obilno prisutni i u endospermu sjemena, stanicama srčike, epidermisu listova, primarnoj kori stabljike dikotiledone biljke te dlakama nekih taksona. Zbog odsutnosti pigmenata fotosintetski su neaktivni.

Leukoplasti su obavijeni dvoslojnom membranom. Unutrašnja građa im je vrlo slična hloroplastima uz napomenu da je količina tilakoidnih membrana unutar leukoplasta znatno manja i vrlo rijetko su odvojene od unutrašnje membrane.

Oblik leukoplasta je različit: najčešće loptast, vretenast ili izdužen. Izduženija forma je obično prisutna u leukoplastima u kojima se skladišti škrob.

Leukoplasti su sitni, no vidljivi su pod svjetlosnim mikroskopom, najvećim dijelom zbog toga jer jače prelamaju svjetlost u odnosu na citoplazmu.

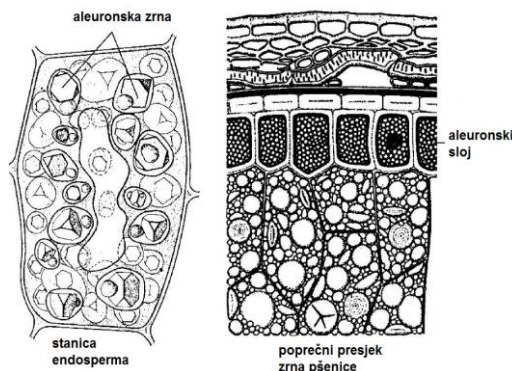
Ovisno o materiji koja se u njima skladišti razlikuju se: amiloplasti, proteinoplasti i elajoplasti. U amiloplastima se skladište šećeri, u proteinoplastima proteini, a u elajoplastima masti.

U amiloplastima škrob se obično nalazi u vidu škrobnih zrna čiji oblik može znatno varirati, ovisno o biljnoj vrsti. Tako su na primjer škrobna zrna kod krompira ovalno-jajastog ili loptastog oblika s ekscentrično postavljenim centrom formiranja, dok škrobna zrna kukuruza imaju poligonalan oblik. Veličina škrobnih zrna također značajno varira. Neka su sitna, veličine do 30 μm (škrobna zrna riže i kukuruza), dok neka imaju veličinu i preko 150 μm (škrobna zrna krompira).

Proteinoplasti su plastidi u kojima se skladište proteini kao rezervne hranjive materije. Za razliku od gradivnih proteina (proteini koji ulaze u građu stanice), rezervni proteini su znatno jednostavnije građe i sadrže manji broj aminokiselina

u svom sastavu. U biljnoj stanici se nalaze pojedinačno ili u sklopu aleuronskih zrna, tzv. aleurona. Zbog toga se često proteinoplasti nazivaju i aleuroplastima.

Prisutnost aleuronskih zrna je osobito izražena u sjemenima žitarica i leguminoznih biljaka (slika 46.).



Slika 46. Šematski prikaz stanice endosperma i poprečnog presjeka zrna pšenice (slika preuzeta sa: <https://www.enciklopedija.hr/>)

Svako aleuronsko zrno je građeno iz tri osnovna dijela: osnovne proteinske mase, kristaloida i globoida. Osnovna proteinska masa je sastavljena od proteina amorfnih oblika koji ispunjavaju najveći dio unutrašnjosti aleuronskog zrna, kristaloid predstavlja nakupinu proteina u kristalnom obliku i smješten je u pravilu u centralnom dijelu aleuronskog zrna, dok globoid predstavlja neproteinski dio aleuronskog zrna, preciznije njegovu mineralnu komponentu (soli Ca, Mg ili P). Globoid najčešće ima okruglast oblik, a u jednom aleuronskom zrnu se mogu nalaziti jedan ili dva, rjeđe više globoida.

Aleuronska zrna mogu biti smještena u različitim dijelovima nekog tkiva. Kada je riječ o sjemenu pšenice, aleuronski sloj je smješten u vanjskom sloju endosperma, što je ključni razlog zbog čega je crno brašno hranjivije, odnosno zbog čega ima veću nutritivnu vrijednost u odnosu na bijelo brašno, u kojem je taj sloj uklonjen mljevenjem.

Elajoplasti su plastidi koji su uključeni u skladištenje masti i ulja. Njihova akumulacija ima izuzetan značaj za održavanje života stanice prvenstveno iz razloga što se razgradnjom masti i ulja producira znatno veći broj ATP molekula u odnosu na razgradnju drugih rezervnih hranjivih materija. Neovisno o tome, svaka stanica će kao prvi resurs za dobivanje energije koristiti šećere jer je njihova razgradnja znatno brža u odnosu na razgradnju masti i ulja.

Biljne vrste koje u svojim tkivima za skladištenje sadrže veliki broj elajoplasta su orah, kikiriki, ricinus i maslina, s tim su kod masline elajoplasti prisutni u perikarpu ploda, a kod ostalih navedenih biljaka u sjemenu biljke.

3.2.3.3. Hloroplasti

Hloroplasti su organele u kojima se odvija proces fotosinteze. Nalaze se u svim zelenim dijelovima biljke, ponajviše u listovima, a razlikuju se po obliku, veličini i broju, kao i po vrsti pigmenata koje sadrže. Kod viših biljaka hloroplasti su najčešće elipsoidnog oblika, dužine 3-10 μm i širine 1-3 μm (slika 47.). Kod nižih biljaka, oblik i veličina hloroplasta mogu jako varirati i stoga ti parametri služe kao jedni od taksonomskih pokazatelja.



Slika 47. Građa hloroplasta
(slika preuzeta sa: <https://tr.depositphotos.com/>)

Broj hloroplasta u biljnoj stanici varira ovisno o vrsti biljke i tkiva u kojem se nalaze. Najveća prisutnost hloroplasta uočena je u stanicama palisadnog parenhima mezofila lista, od 20 pa čak i do 200 po stanici. Nešto manja prisutnost uočena je u stanicama spužvastog parenhima, dok je najmanja količina hloroplasta vezana za ostale zelene dijelove biljke.

Građa hloroplasta je vrlo specifična. Obavijeni su dvoslojnom membranom, a unutrašnjost im je ispunjena sitnozrnatim matriksom koji se naziva stroma hloroplasta. Unutar strome nalazi se veći broj tilakoida, membranskih tvorevina raspoređenih paralelno sa dužom osi organele. Postoje tilakoide grane i tilakoide strome. Tilakoide grane su uže i formiraju posebne paketiće, membranske diskove poredane jedne iznad drugih, dok se tilakoide strome pružaju uzdužno, od jednog prema drugom dijelu hloroplasta.

Građa tilakoidne membrane je u osnovi slična klasičnom modelu građe staničnih membrana okarakterizirane lipoproteinskom strukturom. Međutim, u funkcionalnom pogledu tilakoidnoj membrani pripada posebno mjesto jer sadrži pigmente odgovorne za apsorpciju svjetlosti.

U hloroplastima se u pravilu nalaze tri grupe pigmenata koje sudjeluju u apsorpciji svjetlosti, a samim time i u procesu fotosinteze: hlorofili, feofitini i karotenoidi.

Hlorofili. Hlorofili čine glavninu masu pigmenata hloroplasta, ima ih desetak vrsta i najznačajniji su za provođenje fotosinteze, posebno hlorofil *a*. Reflektiraju zeleni dio spektra vidljive svjetlosti što određuje njihovu boju, a samim time i boju listova.

Za proces fotosinteze, od sposobnosti refleksije dijela svjetlosti mnogo važnija je sposobnost apsorpcije određenih talasnih dužina vidljive svjetlosti. Ta sposobnost i pokreće svjetlosnu fazu fotosinteze, odnosno čini fotosintezu mogućom.

Prva saznanja o postojanju i ulozi hlorofila u procesu fotosinteze sežu još u 18. stoljeće. Naučnici Gregor Mendel, Jan Ingen-Housz i Jean Senebier su u svojim istraživanjima uočili da biljke za stvaranje hrane koriste Sunčevu energiju, a to je podrazumijevalo da unutar lista postoji nekakva materija koja apsorbira svjetlost i pokreće proces fotosinteze tj. stvaranja hrane. Ta materija je kasnije nazvana hlorofil (od grčke riječi chloros - zelen i phyllon - list). U naučnim krugovima dugo se smatralo da je hlorofil jedinstven spoj, no istraživanja Stoksa objavljena 1864. godine su pokazala da postoji više vrsta hlorofila. 1913. godine njemački hemičar Richard Willstätter je u svojoj studiji to i potvrdio. Uspio je izolirati pojedine hlorofile, opisati njihovu hemijsku strukturu, te općenito objasniti ulogu hlorofila u procesu fotosinteze.

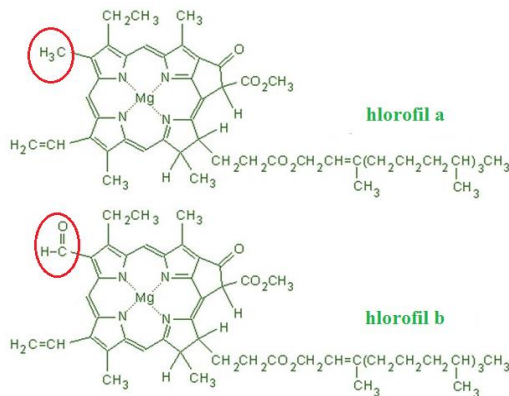
Po hemijskoj strukturi hlorofili se ubrajaju u porfirine, heterocikličke spojeve u čijoj strukturi se nalaze četiri pirola prstena međusobno povezana metilenskim mostovima. Biosinteza hlorofila je analogna biosintezi svih porfirinskih spojeva, a može se podijeliti u nekoliko faza: (1) biosinteza 5-aminolevulonske kiseline - prekursora svih porfirina; (2) procesi koji vode od 5-aminolevulonske kiseline do sinteze protoporfirina IX (također identično kod svih porfirina); (3) procesi koji vode od protoporfirina IX do strukture određenog porfirina (za svaki porfirinski spoj ovi procesi su specifični).

U slučaju hlorofila unutar porfirinske strukture dolazi do koordinacije (vezanja) iona Mg sa atomima dušika na pirolnim prstenovima. Zanimljivost vezana uz strukturu hlorofila je sličnost sa strukturom hema, pigmentom koji daje krvnim zrnima crvenu boju. Kada je naučnik Fišer odvojio hem od molekule proteina za koju je bio vezan, ustanovio je da je razlika između hema i hlorofila bila jedino u unutrašnjoj strukturi porfirinskog prstena. Umjesto magnezija, porfirinski prsten hema sadržavao je željezo.

Strukturna karakteristika hlorofila je i da u porfirinskoj strukturi sadrže laktonski peti prsten, te alkohol fitol koji je esterski vezan za karboksilnu grupu smještenu na četvrtom pirolnom prstenu. Porfirinski prsten je hidrofilan, a fitolni rep, bogat CH₃-skupinama, hidrofoban. Preko 'fitolnog repa' molekula hlorofila je pričvršćena za tilakoidnu membranu hloroplasta.

Postoji više vrsta hlorofila. U listovima viših biljaka hlorofili se najčešće javljaju u dva hemijski srodna oblika: hlorofil *a* i hlorofil *b*. Njihov je

kvantitativni odnos u listovima većine biljnih vrsta otprilike 3:1. Hlorofil *b* se razlikuje od hlorofila *a* samo po tome što na drugom pirollovom prstenu umjesto metilne grupe ima aldehidnu grupu (slika 48.).



Slika 48. Struktura hlorofila *a* i hlorofila *b*
(slika preuzeta sa: <https://www.ysi.com/>)

Iako naizgled sasvim mala, ova razlika je dovoljna da se oni znatno razlikuju po boji i apsorpcijskom spektru. Hlorofil *a* je svijetlo zeleni pigment čiji je maksimum apsorpcije pri talasnoj dužini 662 nm, dok je klorofil *b* zelenoplavi pigment čiji je maksimum apsorpcije svjetlosti pri talasnoj dužini 644 nm.

Ovdje je vrlo važno naglasiti da to nisu isključivo zrake te talasne dužine, već širi dio spektra oko navedenih zraka. Naime, u složenoj elektronskoj konfiguraciji molekule hlorofila, elektroni mogu poći sa različitih nivoa osnovnog stanja u različite nivoe pobuđenog stanja. Tako se na primjer može dogoditi da pod utjecajem fotona svjetlosti jedan elektron pređe sa najnižeg nivoa osnovnog stanja u najviši nivo pobuđenog stanja. Taj elektron svladava i najveću moguću energetska razliku tako da je za taj prijelaz potrebna i veća energija (foton manje talasne dužine). Ili obrnuto, elektron može poći sa najvišeg nivoa osnovnog stanja u najniži nivo pobuđenog stanja. Za to kretanje su dovoljni fotoni svjetlosti niže energije (veće talasne dužine).

Za apsorpciju svjetlosti je najznačajniji hlorofil *a* i to posebno dva oblika: P₇₀₀ i P₆₈₀ (apsorbiraju talasne dužine vidljive svjetlosti 700 i 680 nm). Ove molekule predstavljaju pokretače svjetlosne faze fotosinteze i djeluju kao reakcijski centri. To znači da samo te molekule hlorofila mogu pokrenuti svjetlosne reakcije fotosinteze i to tako da svoj pobuđeni elektron predaju odgovarajućem akceptoru elektrona.

Ostale molekule hlorofila *a*, kao i molekule hlorofila *b* smještene uz reakcijski centar, imaju funkciju pomoćnih pigmenata. U pomoćne pigmente također se ubrajaju pigmenti hlorofil *c* (molekula hlorofila *a* bez fitolnog

ostatka) i klorofil *d* (formilna skupina umjesto vinilne u prstenu A hlorofila *a*). Oni apsorbiraju fotone svjetlosti kraćih talasnih dužina, a oslobođenu energiju prenose do reakcijskog centra povećavajući time njegovu sposobnost za pokretanje fotosinteze.

Feofitini. Feofitini su biljni pigmenti koji su po svojoj strukturi vrlo slični hlorofilima. Od njih se razlikuju samo po tome što u svojoj porfirinskoj jezgri umjesto atoma Mg sadrže dva atoma vodika. Navedene promjene mogu se desiti tokom acidifikacije hlorofila, odnosno u okolnostima u kojima je hlorofil izložen djelovanju kiselog medija. Tada dolazi do istiskivanja magnezija iz porfirinske jezgre i njegove zamjene s dva atoma vodika. Tako na primjer izdvajanjem atoma Mg iz porfirinske jezgre hlorofila *a* nastaje feofitin *a*, dok izdvajanjem atoma Mg iz porfirinske jezgre hlorofila *b* nastaje feofitin *b*. Mijenjanjem strukture mijenja se i apsorpcijski spektar novonastalih molekula, usljed čega je feofitin *a* odgovoran za sivozelenu boju listova, a feofitin *b* za maslinasto zelenu.

Sličnost strukture navedenih pigmenata navele su mnoge istraživače na zaključak da feofitini po svom nastajanju predstavljaju nusprodukte razgradnje hlorofila i da kao takvi nemaju veliki značaj u fotosintezi. Međutim, istraživajući ulogu feofitina u fotosintezi, naučnici Karapetyan i Klimov su 1973. godine nepobitno dokazali da je feofitin prisutan i vrlo značajan u početnoj fazi fotosinteze (svjetlosna faza), u kojoj razgradnja hlorofila nije mogla ni nastupiti u nekom većem obimu. Oni su u svojim eksperimentima dokazali da je feofitin *a* intermedijarni prenositelj elektrona između pobuđene molekule hlorofila P_{680} i akceptora plastokinona. Od plastokinona (Q) pobuđeni elektron preko redoks sustava citokroma prelazi na plastocijanin i dalje na fotosustav P_{700}^{+} vraćajući ga u energetski stabilno stanje.

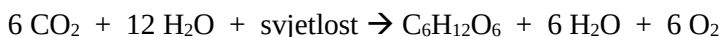
Karotenoidi. Karotenoidi se međusobno znatno razlikuju s gledišta apsorpcije svjetlosti. Smatra se da karotenoidi imaju najveću apsorpciju svjetlosti u rasponu od 400 do 550 nm (ljubičasti i plavi dio spektra), za β -karoten su to na primjer talasne dužine od 460 i 480 nm. Neovisno o kojem karotenoidu je riječ svi oni apsorbiraju fotone svjetlosti kraćih talasnih dužina (jače energije) u odnosu na hlorofil, a energiju oslobođenu apsorpcijom fotona svjetlosti prenose do reakcijskih centara fotosustava I i II (molekule hlorofila P_{700} i P_{680}), povećavajući time njihovu sposobnost za pokretanje svjetlosne faze fotosinteze.

Karotenoidi prisutni u hloroplastima imaju također veliku ulogu u zaštiti fotosintetskog aparata jer svojim antioksidativnim djelovanjem sprječavaju fotooksidaciju hlorofila u reakcijskim centrima. Na taj način omogućavaju njegovu dugotrajniju aktivnost s gledišta apsorpcije djelotvornog dijela spektra za fotosintezu.

3.2.3.3.1. Fotosinteza

Život je proces za koji je nužna energija, a na Zemlji je moguć zahvaljujući Sunčevoj energiji i aktivnosti biljnog svijeta. Biljke su jedini organizmi sposobni da apsorbiraju Sunčevu energiju i pretvore je u oblik koji je za život neophodan. Taj proces u kojem se Sunčeva energija pretvara u hemijsku i koristi za sintezu organskih energetski bogatih spojeva iz ugljik dioksida i vode naziva se fotosinteza. Energija pohranjena u tim spojevima se procesom disanja oslobađa i koristi za održavanje i funkcioniranje svih životnih procesa u biljci, ali i služi za opstanak svih drugih organizama. Kao nusprodukt fotosinteze nastaje i kisik koji je također uvjet opstanka gotovo svih živih bića.

Fotosinteza se vrlo često definira i kao nastajanje ugljikohidrata iz ugljik dioksida i vode uz pomoć Sunčeve svjetlosti. Jednadžbom se proces fotosinteze može prikazati na sljedeći način:



Iako je tačna, sumarna jednadžba fotosinteze nikako se ne smije shvatiti bukvalno kao prosta sinteza šećera iz ugljik dioksida i vode. Fotosinteza je puno složenija, unutar nje odvijaju se brojni procesi koji su isprepleteni i međusobno ovisni jedni o drugima. Pri tome se jasno razlikuju procesi ovisni o apsorpciji svjetlosne energije i procesi u kojima se ta energija koristi, ali samo izvođenje tih reakcija nije direktno ovisno o svjetlosti. Na toj osnovi fotosinteza je raščlanjena na svjetlosnu (svijetlu) i tamnu fazu.

Svijetla faza fotosinteze

Osnova svijetle faze fotosinteze je transformacija svjetlosne energije u hemijsku koja se potom koristi za cijepanje vode i stvaranje ATP-a i NADPH₂, spojeva neophodnih za redukciju ugljik dioksida (CO₂) u šećere.

Gotovo sve fotosintetski aktivne biljke reduciraju CO₂ u šećere istim osnovnim mehanizmom, tzv. C₃ fotosintetskim ciklusom asimilacije ugljika. Naziv C₃ potječe od 3-fosfoglicer aldehida, prvog produkta fotosinteze iz kojeg može nastati glukoza, a iz nje škrob i drugi ugljikohidrati u biljci.

Ostali putevi redukcije CO₂ u šećere, kao što su C₁, C₄ i CAM fotosintetski ciklus, su povezani s osnovnim C₃ fotosintetskim ciklusom, a razlike između pojedinih puteva uvjetovane su razlikama u količini pristupačnog CO₂ za biljku.

Sumarno, procesi koji se odvijaju u svijetloj fazi fotosinteze su: (1) apsorpcija svjetlosti od strane pigmenta; (2) fotoliza (cijepanje) vode i (3) sinteza ATP-a (ciklična i neciklična fotofosforilacija).

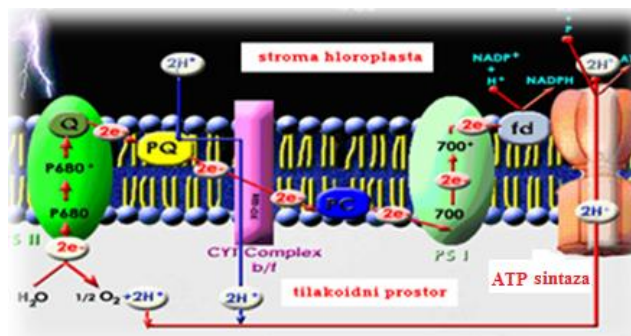
Apsorpcija svjetlosti od strane pigmenta hlorofila smatra se pokretačem fotosinteze, a mjesto njenog odvijanja je tilakoidna membrana hloroplasta u kojoj su smješteni fotosintetski pigmenti.

Svjetlost je uski dio elektromagnetskog zračenja koje sa Sunca dolazi na Zemlju, a obuhvaća područje talasnih dužina između 360 i 760 nm. Ostali dijelovi Sunčevog zračenja (toplinsko, ultraljubičasto, radiotalasi) ljudskom oku nisu vidljivi i tijelo čovjeka ih registrira na drugačiji način iako se oni izuzev talasne dužine i frekvencije po ničemu drugom ne razlikuju od zračenja vidljive svjetlosti. Elektromagnetsko zračenje Sunca, neovisno da li je riječ o svjetlosti ili nekom drugom dijelu spektra, na Zemlju dolazi u vidu fotona. Fotoni predstavljaju najmanje čestice elektromagnetskog zračenja određene frekvencije. Intenzitet zračenja ovisan je o količini pristiglih fotona, dok je količina energije pojedinog fotona ovisna o njegovoj talasnoj dužini. Fotoni svjetlosti (vidljivog dijela spektra) koji dolaze sa Sunca na Zemlju su najbrojniji. Zahvaljujući njima, kao i fotosintetskim pigmentima sposobnim da apsorbiraju te fotone moguće je odvijanje fotosinteze, a samim time i održavanje prirodnog okoliša.

Fotoni svjetlosti padajući na list se ili apsorbiraju ili propuštaju ili reflektiraju, ovisno o pigmentima koji se nalaze u hloroplastima. Najznačajniji pigment u apsorpciji fotosintetski djelotvornog dijela spektra je hlorofil *a*, a uz njega apsorpciji svjetlosti u tilakoidnim membranama hloroplasta doprinosi i hlorofil *b*, te karotenoidi u manjem obimu.

Apsorpciju svjetlosti u tilakoidnoj membrani hloroplasta ne obavljaju sve molekule hlorofila *a* identično. Jedna molekula hlorofila *a* razlikuje se od drugih jer apsorbira foton svjetlosti talasne dužine 700 nm. Kao posljedica toga dolazi do pobuđivanja elektrona i pokretanja fotohemijских reakcija, te se stoga ova molekula hlorofila *a* označava kao reakcijski centar (fotosustav I, P₇₀₀).

U tilakoidnoj membrani smješten je još jedan fotosustav (fotosustav II, P₆₈₀) neophodan za provođenje fotosinteze. Reakcijski centar ovog sustava predstavlja također molekula hlorofila *a*, ali ona koja je sposobna apsorbirati foton svjetlosti talasne dužine 680 nm. Oba ova fotosustava (fotosustav I i II) su smještena u tilakoidnoj membrani, no fizički i hemijski su potpuno odvojeni. Svaki od njih ima svoje vlastite antenske pigmente i reakcijski centar, a međusobno su povezani jedino transportnim lancem elektrona (slika 49.).



Slika 49. Svijetla faza fotosinteze
(slika preuzeta sa: <http://ibbiologyhelp.com/Photosynthesis>)

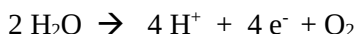
Prvi fotohemijski događaj koji se dešava u fotosintezi je apsorpcija svjetlosti od strane molekule hlorofila P_{700} . ApSORPCIJOM fotona svjetlosti pobuđuje se samo jedan elektron molekule hlorofila P_{700} , koji prelazi na viši energetski nivo i time dovodi molekulu hlorofila u pobuđeno stanje. U tom stanju elektron ne može dugo ostati jer je to za molekulu hlorofila (P_{700}) nestabilno stanje.

Postoje dva moguća nastavka puta pobuđenog elektrona: ili će njega prihvatiti određeni akceptor ili će se on putem redoks sustava vratiti u osnovno, početno stanje. Na osnovu toga razlikuje se neciklični i ciklični tok elektrona.

Ako je u biljnoj stanici prisutna dovoljna količina akceptora elektrona ($NADP^+$) odvija se neciklični tok elektrona. U tom slučaju slijed kretanja pobuđenog elektrona je sljedeći: elektron izlazi iz fotosustava P_{700} i putuje preko primarnih akceptora feredoksina (x) i mobilnog feredoksina do konačnog akceptora $NADP^+$ koji se primanjem elektrona i uzimanjem protona reducira u $NADPH_2$. Za stvaranje $NADPH_2$ potrebna su dva elektrona (djelovanjem dva fotona svjetlosti na fotosustav P_{700}), ali i dva protona (H^+) koja se uzimaju iz strome hloroplasta. Kada je redukcija $NADP^+$ izvršena, fotosustav P_{700} ostaje bez elektrona koje nekako radi svoje elektronske stabilnosti mora nadoknaditi. To postiže preko fotosustava P_{680} koji apsorpcijom fotona svjetlosti talasne dužine 680 nm prelazi u pobuđeno stanje i izbacuje elektron. Fotosustav P_{680} u suštini predstavlja molekulu hlorofila u tilakoidnoj membrani koja je sposobna apsorbirati foton svjetlosti talasne dužine 680 nm. Pobuđeni elektron u fotosustavu P_{680} potom putuje do primarnog akceptora plastokinona (Q), a zatim preko redoks sustava citokroma na plastocijanin i dalje na fotosustav P_{700}^+ vraćajući ga u energetski stabilno stanje.

Fotosustav P_{680} koji je predao svoj elektron fotosustavu P_{700} , izgubljeni elektron nadoknađuje iz elektrona nastalih fotolizom vode. Time se lanac necikličnog transporta elektrona u potpunosti zatvara uz pretpostavku da je prethodno došlo do fotolize vode.

Za fotolizu, odnosno cijepanje vode, biljke koriste talasne dužine koje nisu štetne za biljku (crvena svjetlost). Produkti fotolize vode su: protoni (H^+), elektroni i kisik (O_2). Jednadžbom se to može prikazati na sljedeći način:



Protoni (H^+) doprinose stvaranju protonskog gradijenta neophodnog za sintezu ATP-a, elektroni služe za nadoknađivanje gubitka elektrona u fotosustavu P_{680} , a kisik se ispušta u atmosferu. Za biljku je mnogo važniji nastanak protona i elektrona u fazi cijepanja vode, dok je oslobađanje kisika u stvari nusprodukt za biljku.

Osim necikličnog, u tilakoidnoj membrani se može odvijati i ciklični transport elektrona. Koji će se od ova dva transporta elektrona odvijati ovisi prvenstveno o omjeru $NADPH_2/NADP^+$ -a u biljnoj stanici. Kada je visok omjer

NADPH₂/NADP⁺-a, odnosno kada je manjak NADP⁺ u biljnoj stanici, fotosustav P₇₀₀ nema kome predati svoj pobuđeni elektron, pa se on preko topljiva feredoksina, citokroma *b*₆, citokroma *f* i plastocijanina, vraća natrag na P₇₀₀. Pri takvom kružnom putovanju elektrona sa viših energetske nivoa na niže stvaraju se također uvjeti za stvaranje ATP (ciklična fosforilacija). Dakle, ciklični i neciklični transport elektrona ne razlikuju se samo po prenositeljima i primateljima koji sudjeluju u transportu elektrona, već i po krajnjim produktima. U necikličnom se proizvode NADPH₂ i ATP, a u cikličnom transportu elektrona samo ATP.

Tamna faza fotosinteze

Pod pojmom tamne faze fotosinteze podrazumijeva se niz međusobno povezanih reakcija čiji je konačni rezultat redukcija CO₂ u ugljikohidrat, odnosno stvaranje šećera. Ovaj proces je što se tiče izvora energije neovisan o svjetlosti i može se odvijati u tami, premda se u normalnim uvjetima odvija na svjetlosti, usporedno s primarnim, svjetlosnim reakcijama. Štoviše, svjetlost te reakcije potiče i bez utjecaja svjetlosti smjer kretanja reakcija u tamnoj fazi nakon izvjesnog vremena išao bi u sasvim drugom pravcu. Naime, sve dok traje sinteza ATP-a i NADPH₂, koji su rezultat svijetle faze fotosinteze, do tada je i redukcija CO₂ u ugljikohidrat primarni proces koji se odvija u stromi hloroplasta. Kada svjetlosti nema, prestaje i sinteza ATP-a i NADPH₂, te se u stromi hloroplasta počinju odvijati reakcije sasvim drugog karaktera. Te reakcije rezultiraju razgradnjom ugljikohidrata, odnosno promjenama sličnim onima u oksidativnom pentoza-fosfatnom ciklusu. Da li će se u stromi hloroplasta odvijati procesi koji će dovesti do stvaranja ugljikohidrata ili pak procesi koji će dovesti do njihove razgradnje ovisi o djelovanju niza faktora, no svi ti faktori su pod direktnom ili indirektnom kontrolom svjetlosti.

Postoji više načina putem kojih svjetlost upravlja procesima u tamnoj fazi fotosinteze koja se odvija u stromi hloroplasta. Svjetlost utječe na sintezu ribuloze-1,5-bifosfat karboksilaze (Rubisco enzim), ključnog enzima u procesu usvajanja CO₂. Istovremeno, svjetlost utječe i na njegovu aktivnost jer pod utjecajem svjetlosti protoni prelaze iz strome u tilakoidni prostor, što povećava bazičnost u stromi, a to izrazito pogoduje aktivaciji Rubisco enzima. Svjetlost na specifičan način djeluje i na aktivnost niza drugih enzima, kao i različitih aktivatora i inhibitora, neophodnih za provođenje određenih reakcija u tamnoj fazi fotosinteze.

Tamna faza fotosinteze može se podijeliti u tri segmenta:

- (1) usvajanje CO₂,
- (2) redukcija 3-fosfoglicerata u 3-fosfogliceraldehid,
- (3) regeneracija ribuloze-1,5-bifosfat (akceptora CO₂).

Reakcije je utvrdio i objasnio M. Calvin, te je po njemu cijeli ciklus redukcije ugljik-dioksida u ugljikohidrat dobio naziv Kalvinov ciklus.

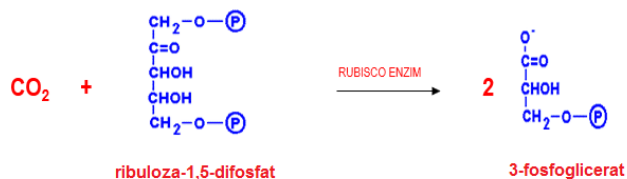
Usvajanje CO₂. Prva faza Calvinovog ciklusa je usvajanje CO₂. Kao akceptor za vezanje CO₂ u stromi hloroplasta služi ribuloza-1,5-bisfosfat koja nastaje iz ribuloze-5-fosfata i ATP-a uz pomoć kinaze. Samu ugradnju CO₂ na akceptor ribulozu-1,5-bisfosfat katalizira Rubisco enzim (ribuloza-1,5-bisfosfat karboksilaza), najvažniji enzim reduktivnog ciklusa. Osim što je najvažniji, Rubisco enzim je i najobilniji, te se smatra da oko 40 % svih topljivih proteina u listu upravo otpada na ovaj enzim.

Rubisco enzim je smješten na površini tilakoidne membrane okrenute prema stromi hloroplasta i sastoji se od osam velikih i osam malih podjedinica. Velike podjedinice su katalitički aktivne i bez malih podjedinica, a smatra se da je uloga manjih podjedinica uglavnom regulacijska. Između dviju velikih podjedinica smješteno je aktivno mjesto Rubisco enzima. Kada se na njega vežu CO₂ i Mg²⁺, enzim prelazi u aktivno stanje i stječe sposobnost kataliziranja karboksilacije, odnosno usvajanja CO₂. Ovdje je važno napomenuti da navedena molekula CO₂ ne podrazumijeva supstratni CO₂ koji se usvaja. Ako prethodno nije došlo do vezanja CO₂ i Mg²⁺ enzim je neaktivan i podložan je za vezanje različitih inhibitora koji mogu u znatnoj mjeri promijeniti aktivnost i ulogu ovog enzima. Tako na primjer, na aktivno mjesto Rubisco enzima mogu se vezati različiti šećeri prisutni u stromi hloroplasta te na taj način uzrokovati inaktivaciju i nemogućnost vezanja enzima sa njegovim aktivatorima.

Osim karboksilacije, Rubisco enzim katalizira i oksigenaciju (vezanje O₂) i to čak na istom aktivnom mjestu. Zajedničko karboksilaciji i oksigenaciji je i to da se obje reakcije odvijaju na svjetlosti, samo što karboksilacijom Rubisco enzima slijede reakcije koje vode ka stvaranju ugljikohidrata, a oksigenacijom reakcije koje vode ka fotorespiraciji. Naziv fotorespiracija dat je zbog površne sličnosti ovog procesa s izmjenom plinova tokom disanja, jer je input kisik, a jedan od outputa ugljik-dioksid. U biohemijskom pogledu ovaj naziv je pogrešan jer ne postoji nikakva veza između fotorespiracije koja se odvija u hloroplastima i procesa disanja (respiracije) koji se odvija u mitohondrijima.

Da li će na aktivno mjesto Rubisco enzima doći do vezanja CO₂ ili O₂ zavisi prvenstveno od omjera CO₂ i O₂ u hloroplastu, ali i od afiniteta enzima prema supstratima. Ako se usporede utvrđeni podaci da je brzina fiksacije CO₂ na Rubisco enzimu osamdeset puta brža od oksigenacije (u uvjetima in vitro pri identičnoj koncentraciji CO₂ i O₂), s podatkom da je koncentracija ugljik-dioksida u listu oko dvadeset pet puta manja od koncentracije kisika, dolazi se do zaključka da je odnos tih dvaju procesa otprilike 3:1 u korist vezanja CO₂. Prema tome, karboksilacija u odnosu na oksigenaciju ribuloze-1,5-difosfat ima prednost, ali budući da u hloroplastu kao produkt razgradnje vode uvijek nastaju nove količine kisika jasno je da je fotorespiracija neizbježan proces i da ona u stopu prati fotosintezu. Nju je jedino jako teško mjeriti jer je maskirana fotosintezom.

Ako je riječ o karboksilaciji, kao rezultat vezanja CO₂ na aktivni oblik Rubisco enzima prvo nastaje nestabilni intermedijer sa šest ugljikovih atoma (2-karboksi-3-keto-D-arabinito-1,5-bifosfat) koji se vrlo brzo raspada u dvije molekule 3-fosfoglicerata (slika 50.).

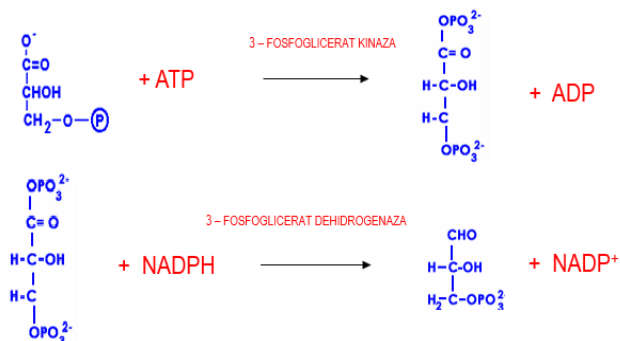


Slika 50. Usvajanje CO₂ (slika preuzeta sa: <http://www.biology.arizona.edu/>)

Redukcija 3-fosfoglicerata u 3-fosfogliceraldehid. Za proces stvaranja glukoze, odnosno šećera, bilo bi idealno kada bi kondenzacijom dviju molekula 3-fosfoglicerata (nastalih kao rezultat karboksilacije ribuloze-1,5-difosfat) mogla nastati glukoza, a iz nje ostali šećeri. Međutim, ova reakcija u hloroplastu nije moguća jer ne postoje enzimi koji bi omogućili navedenu reakciju, tako da je u nastavku ciklusa neophodno da se 3-fosfoglicerat reducira u spoj iz kojeg mogu nastati šećeri, a taj spoj je 3-fosfogliceraldehid (gliceraldehid-3-fosfat).

Za redukcija 3-fosfoglicerata u 3-fosfogliceraldehid je uloga NADPH₂ i ATP-a (spojeva nastalih u svijetloj fazi fotosinteze) presudna jer upravo oni omogućuju nesmetano stvaranje 3-fosfogliceraldehida koji potom može ići u sintezu glukoze, a posljedično i u sintezu drugih ugljikohidrata.

Redukcija 3-fosfoglicerata u 3-fosfogliceraldehid se ne odvija direktno već postepeno. Prvo se 3-fosfoglicerat uz pomoć ATP-a i enzima 3PG-kinaze fosforilizira u 1,3-difosfoglicerat, a zatim se djelovanjem enzima 3-fosfoglicerat dehidrogenaze (čiji je koenzim NADPH₂) nastali spoj reducira tj. prevodi u 3-fosfogliceraldehid (slika 51.). Donor elektrona potrebnih za redukciju 3-fosfoglicerata je NADPH₂ nastao u svijetloj fazi fotosinteze.



Slika 51. Redukcija 3-fosfoglicerata u 3-fosfogliceraldehid (slika preuzeta sa: <http://www.biology.arizona.edu/>)

Dakle, da nema produkata svjetle faze (ATP-a i NADPH₂) ova redukcija se ne bi mogla dogoditi, što dovoljno ukazuje na značaj svjetle faze fotosinteze za stvaranje šećera u biljci, ali i na povezanost svjetle i tamne faze fotosinteze.

Nastajanje 3-fosfogliceraldehida predstavlja ključni dio Kalvinovog ciklusa (tamne faze fotosinteze) jer je iz CO₂, zahvaljujući svim prethodnim reakcijama, nastao spoj iz kojeg mogu nastati šećeri. Međutim, ne idu sve molekule 3-fosfogliceraldehida u stvaranje šećera već samo manji dio (jedna od šest molekula). Razlog navedenome je taj što je za pokretanje novog Kalvinovog ciklusa nužno osigurati novi broj molekula ribuloze-1,5-difosfata koje služe kao akceptori CO₂. Čak pet od šest novonastalih molekula 3-fosfogliceraldehida se troše za regeneraciju ribuloze-1,5-difosfat, a sve sa ciljem omogućavanja nastavka usvajanja CO₂ i obnavljanja Kalvinovog ciklusa (slika 52.).

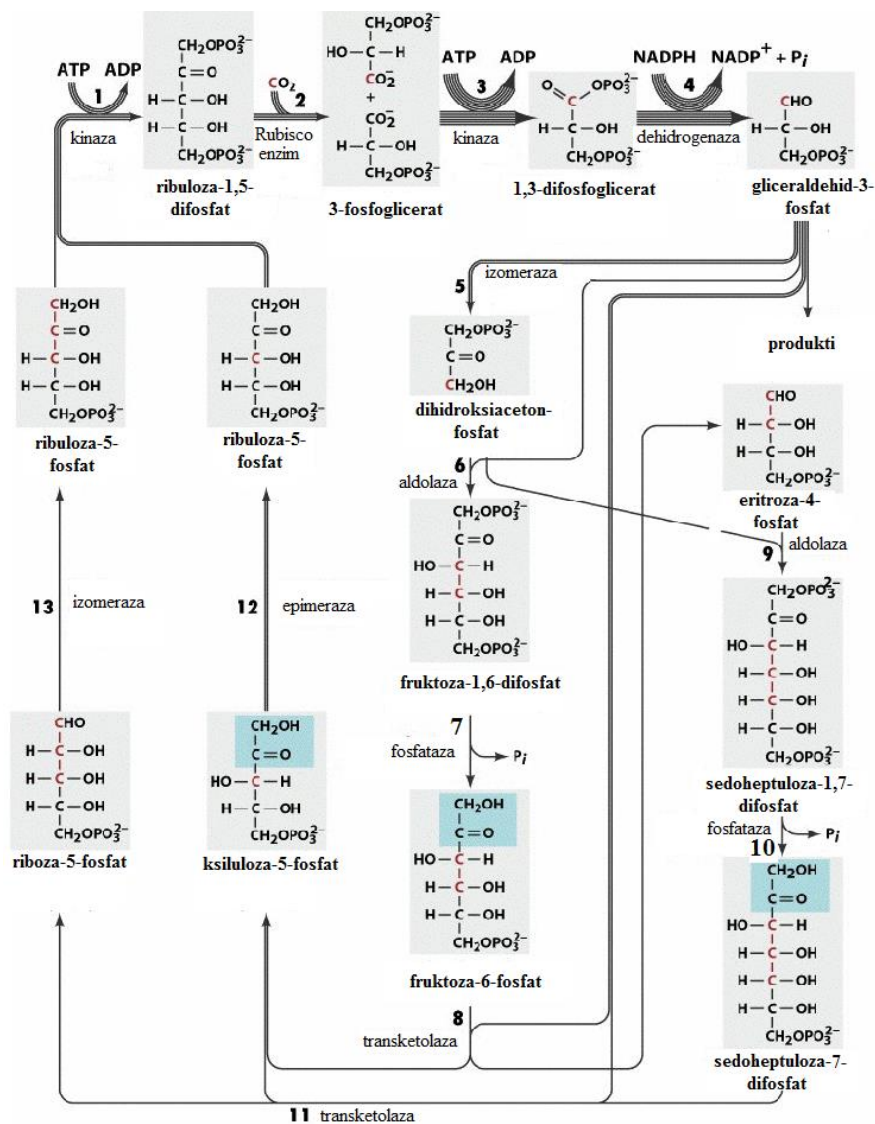
Regeneracija ribuloze-1,5-bifosfat (akceptora CO₂). Prvi korak u regeneraciji ribuloze-1,5-bifosfat je transformacija jednog dijela molekula gliceraldehid-3-fosfata (GAP) u dihidroksiaceton-fosfat (DHAP) djelovanjem trioza fosfatne izomeraze.

Sljedeća reakcija u regeneraciji ribuloze-1,5-difosfat je kondenzacija molekule GAP i DHAP u fruktozu-1,6-difosfat. Katalizator ove reakcije je aldolaza. Nastala molekula fruktoze-1,6-difosfat se djelovanjem enzima fruktoza 1,6-difosfat fosfataze defosforilira u fruktozu-6-fosfat na koju potom djeluje transketolaza, enzim čiji je koenzim tiaminpirofosfat (TPP). Ovaj enzim katalizira odvajanje dvouglijčnog fragmenta (aktivni glikoaldehid) sa molekule fruktoze-6-fosfat koji potom prelazi na slobodnu molekulu GAP-a usljed čega nastaje šećer s pet ugljikovih atoma (ksiluloza-5-fosfat). Nastali spoj se djelovanjem odgovarajuće epimeraze prevodi u ribulozu-5-fosfat iz koje potom fosforilacijom nastaje ribuloza-1,5-difosfat. Na taj način je regenerirana prva molekula ribuloze-1,5-difosfat.

Druga molekula ribuloze-1,5-difosfat će se regenerirati iz eritroze-4-fosfat (šećer koji je ostao nakon odvajanja dvouglijčnog fragmenta iz molekule fruktoze-6-fosfat), a slijed reakcija koji vodi ka regeneraciji je sljedeći. Eritroza-4-fosfat prvo stupa u reakciju sa molekulom DHAP-a, pri čemu nastaje šećer sa sedam atoma ugljika (sedoheptuloza-1,7-difosfat) koji se potom djelovanjem odgovarajuće fosfataze defosforilira u sedoheptulozu-7-fosfat. Pod utjecajem odgovarajuće transketolaze sedoheptuloza-7-fosfat se zatim cijepa na dvouglijčni fragment (aktivni glikoaldehid) i ribozu-5-fosfat.

Sa dvouglijčnim fragmentom nastalim cijepanjem sedoheptuloze-7-fosfat se događa isto što i sa dvouglijčnim fragmentom nastalim cijepanjem fruktoze-6-fosfat, a to znači da on prelazi na novu slobodnu molekulu GAP-a pri čemu nastaje ksiluloza-5-fosfat. Ovaj spoj se djelovanjem odgovarajuće epimeraze prevodi u ribulozu-5-fosfat iz koje potom fosforilacijom nastaje ribuloza-1,5-difosfat. Na taj način je regenerirana druga molekula ribuloze-1,5-difosfat.

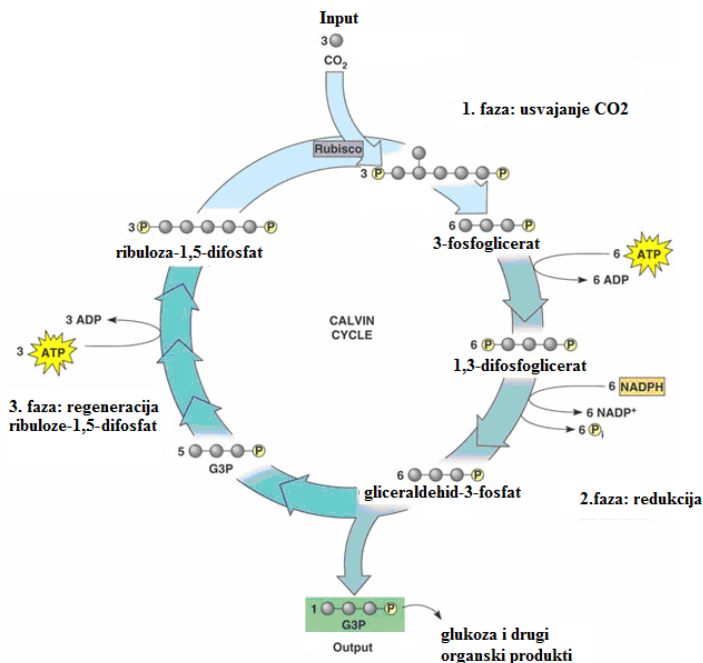
Riboza-5-fosfat (tj. ono što je preostalo od sedoheptuloze-7-fosfat nakon izdvajanja dvouglijčnog fragmenta) djelovanjem odgovarajuće izomeraze prelazi u ribulozu-5-fosfat iz koje potom djelovanjem ribuloza-5-fosfatne kinaze nastaje ribuloza-1,5-difosfat. Na taj način je regenerirana treća molekula ribuloze-1,5-difosfat, što predstavlja i završetak regeneracije ribuloze-1,5-difosfat u sklopu odvijanja jednog Calvinovog ciklusa. Stvorene molekule ribuloze-1,5-difosfat omogućit će usvajanje novih molekula CO_2 , a samim time i obnavljanje Calvinovog ciklusa.



Slika 52. Regeneracija ribuloze-1,5-difosfat
(slika preuzeta sa: <http://www.biology.arizona.edu/>)

Stehiometrijski prikaz Calvinovog ciklusa (tamne faze fotosinteze)

Sumarno gledano, ako je Calvinov ciklus započeo s tri molekule CO_2 , (potrebne tri molekule ribuloze-1,5-difosfat) nastaje šest molekula gliceraldehid-3-fosfata. Jedna od njih može napustiti ciklus i služiti na primjer za sintezu glukoze, ali ostalih se pet molekula gliceraldehid-3-fosfata mora koristiti za regeneraciju tri molekule ribuloze-1,5-difosfata, a sve s ciljem omogućavanja daljnjeg odvijanja Calvinovog ciklusa (slika 53.).



Slika 53. Šematski prikaz Calvinovog ciklusa
(slika preuzeta sa: <http://instrukcije-kemija.blogspot.com/>)

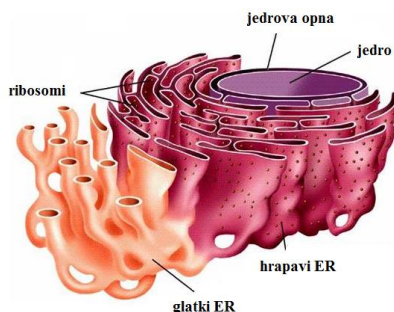
Iz prethodno napisanog proizlazi da je za sintezu jedne aktivne molekule gliceraldehid-3-fosfata potrebno usvajanje tri molekule CO_2 . Ako se zna da se za sintezu jedne molekule glukoze troše dvije molekule gliceraldehid-3-fosfata, slijedi zaključak da je za sintezu jedne molekule glukoze potrebno usvajanje šest molekula CO_2 . Tokom svakog usvajanja molekule CO_2 i njegove ugradnje u organski spoj poznato je da se utroši 2 molekule NADPH_2 i 3 molekule ATP-a, što znači da se za sintezu jedne molekule glukoze utroši 12 molekula NADPH_2 i 18 molekula ATP-a. Jednadžbom se to može prikazati na sljedeći način:



ADP i NADP^+ koji pri tome nastaju, vraćaju se u svjetlosne reakcije gdje ponovno sudjeluju u procesu fotosinteze.

3.2.4. Endoplazmatski retikulum

Endoplazmatski retikulum (ER) predstavlja neprekidnu mrežu međusobno povezanih unutarstaničnih membrana koje se nadovezuju na jedrinu opnu i prožimaju čitav tekući dio citoplazme (citosol) stvarajući na taj način vrlo bliske veze s drugim organelama (slika 54.).



Slika 54. Endoplazmatski retikulum
(slika preuzeta sa: <http://www.biologija.rs/>)

Membrane koje grade ER se mogu nalaziti u formi cisterni, vezikula ili tubula. Cisterne svojim izgledom podsjećaju na spljoštene kanaliće ili izdužene kesice, a u stanicama s visokom metaboličkom aktivnošću su raspoređene paralelno, često jedna iznad druge. Vezikule u pravilu predstavljaju proširene membranske kesice, dok tubule obično imaju izgled razgranatih cjevčica. Svi spomenuti elementi ER-a mogu se nalaziti u istoj stanici, s tim da je njihova količina, neovisno o kojem elementu ER-a je riječ, izražajnija u razvijenijim i fiziološki aktivnijim stanicama.

Shodno svojoj membranskoj strukturi i položaju unutar stanice proizlazi i osnovna funkcija ER-a, a to je povezivanje i komunikacija između organela u stanici. Dodatna, ali ne manje važna funkcija ER-a, je da djeluje kao sustav za sintezu i transport proteina i lipida, ali i nekih drugih metabolita unutar stanice.

Razlikuju se dva tipa ER-a: hrapavi i glatki. Hrapavi ER (granularni) na sebi sadrži ribosome, a također posjeduje i znatno više membrana u vidu cisterni promatrano u odnosu na glatki. Suprotno tome, glatki ER (agranularni) ne posjeduje ribosome i izgrađen je većinom od membrana tubularnih struktura. Premda se razlikuju s obzirom na građu i jedan i drugi ER sudjeluju u izvršenju prethodno navedenih funkcija, s tim da hrapavi ER ima veću ulogu u sintezi i transportu proteina, dok glatki više participira u sintezi i transportu drugih metabolita u stanici.

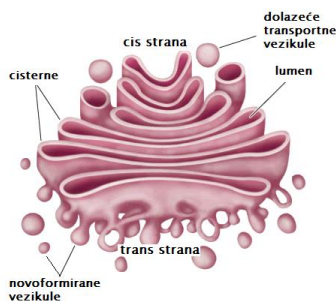
Za razumijevanje funkcije ER-a je vrlo važno naglasiti da funkcija ER-a prosto proizlazi iz njegove strukture i položaja unutar stanice. Naime, da bi se neka gradivna ili funkcionalna materija proizvedena metabolizmom stanice ugradila u neku organelu ili se pak uskladištila u vakuolu neophodno je da se

obavije membranom lipoproteinske strukture koja je po svom sastavu slična strukturi vanjske membrane organela. U protivnom, vanskja membrana organele neće dopustiti ulazak te materije u organelu jer u pravilu ne posjeduje receptor za njeno primanje. S obzirom da su membrane ER-a po svom sastavu jednake sastavu membrana koje okružuju organele, prolazak produkta metabolita stanice kroz ER omogućuje i njegovu ugradnju u odgovarajuću organelu. Detaljnije, metabolit stanice će na svom putu prema nekoj organeli proći kroz membrane ER-a i posljedično na sebe navući dio membrana ER-a (poput prolaženja kroz paučinu), a što će za posljedicu imati formiranje lipoproteinskog ovoja oko metabolita (nastaje vezikula). Vezikula će se zatim kretati kroz citoplazmu i u trenutku dodira s nekom organelom, lipoproteinski ovoj vezikule će se stopiti s membranom organele, a unutrašnji sadržaj vezikule tj. metabolit će ući u organelu i postati njen sastavni dio. Jasno je da bi to bilo nemoguće da metabolit stanice prethodno nije prošao kroz membrane ER-a.

3.2.5. Golgijev kompleks (Goldžijev aparat)

Golgijev kompleks predstavlja kompleks intracelularnih membrana koje su u vidu 'cisterni' gusto naslagane jedna iznad druge. Na periferiji membrana Golgijevog kompleksa nalaze se vezikule putem kojih se produkti nastali u Golgijevom kompleksu distribuiraju u druge dijelove stanice (slika 55.).

Golgijev kompleks je obično smješten u blizini jedra ili u vršnom dijelu citoplazme iznad jedra uz napomenu da njegova veličina varira ovisno o tipu stanice i stupnju stanične aktivnosti: stanice u poodmakloj fazi razvoja i s izraženim metabolizmom imaju veći Golgijev kompleks i obrnuto.



Slika 55. Golgijev kompleks/Goldžijev aparat
(slika preuzeta sa: <http://www.biologija.rs/>)

S obzirom na svoju građu, Golgijev kompleks je vrlo sličan ER, te se pretpostavlja da iz njega i nastaje i to jednostavnim odvajanjem od glatkog ER. U suštini ER i Golgijev kompleks zajedno čine osnovnu funkcionalnu jedinicu u sustavu sinteze i transporta metabolita unutar stanice. Štoviše, oni imaju sinhronizirano djelovanje u navedenom sustavu.

Premda postoje sličnosti, postoje i određene razlike između građe Golgijeva kompleksa i ER. Membrane koje grade Golgijev kompleks su gotovo uvijek u formi cisterni, a također i njihov raspored unutar organele je dosta gušći promatrano u odnosu na ER. Osim toga, sve membrane Golgijeva kompleksa su u izvesnoj mjeri lučno savijene i na njima se jasno može razlikovati konveksna (ulazna 'cis' strana), i konkavna strana (izlazna 'trans' strana). Ove naizgled male razlike u građi ER-a i Golgijeva kompleksa, dosta utječu i na razlike u njihovim ulogama unutar stanice. Dok ER u pravilu sudjeluje u sintezi i transportu materija male molekulske mase, Golgijev kompleks uz navedeno ima bitnu ulogu u sintezi i transportu materija velike molekulske mase poput složenih ugljikohidrata (pektina, hemiceluloze), neophodnih za izgradnju stanične stijenke. Osim u izgradnji stanične stijenke, Golgijev kompleks ima bitnu ulogu i u izgradnji staničnih membrana, budući da sudjeluje u izgradnji glikoproteina i proteinoglikana, spojeva koji ulaze u građu membrane.

Svoju ulogu u sintezi i transportu različitih komponenti koje grade stanične stijenke i membrane, Golgijev kompleks u osnovi ostvaruje na sljedeći način. Materije velike molekulske mase uključujući i transportne vezikule proizašle iz ER-a će usljed svog kretanja kroz citoplazmu u jednom trenutku doći u dodir sa cis stranom membrana (cisterni) koje grade Golgijev kompleks. Ulaskom u Golgijev kompleks te materije odnosno vezikule se obavijaju lipoproteinskim ovojem, a što za posljedicu ima stvaranje proširene forme vezikule. Novoformirane vezikule će kroz trans stranu cisterni napustiti Golgijev kompleks i tokom vremena će se ugraditi ili u staničnu membranu ili u staničnu stijenku ovisno o sadržaju materije unutar vezikule. Bez tog dodatnog ovoja koji je nastao usljed prolaska materije kroz tzv. membranski sustav Golgijeva kompleksa, materije unutar vezikula se ne bi mogle ugraditi u staničnu membranu, odnosno stijenku.

Ponekad se dogodi i da se sadržaj vezikule koji je iz ER-a ušao u membranski sustav Golgijevog kompleksa značajno promijeni, a upravo takav slučaj se zbiva u sintezi i transportu glikoproteina i proteinoglikana. Put njihove sinteze i transporta se u osnovi odvija na sljedeći način. Proteini sintetizirani na hrapavom ER-u prelaze u glatki ER, a zatim i u membranski sustav Golgijevog kompleksa gdje se za njih kovalentnom vezom vežu polisaharidi koji su prethodno ušli u Golgijev kompleks. Kao rezultat njihovog udruživanja nastaju glikoproteini i proteinoglikani koji se potom putem vezikula izlučuju iz Golgijeva kompleksa i putuju do staničnih membrana gdje se i ugrade.

3.2.6. Lizosomi

Lizosomi su jednomembranske organele čiji se izgled i veličina u pojedinim stanicama poprilično razlikuje. U pravilu imaju oblik okruglastih ili ovalnih malih kesica, veličine 0.2 - 0.5 μm , u kojima se nalaze brojni hidrolitički enzimi. Utvrđeno je da se u lizosomima može nalaziti čak preko 40 različitih

hidrolitičkih enzima (proteaze, lipaze, nukleaze...), a koji enzimi će se nalaziti u pojedinom lizosomu ovisi o tipu stanice te o njenoj metaboličkoj aktivnosti.

Shodno svom sastavu proizlazi i glavna uloga lizosoma, a to je razgradnja svih materija koje su nekorisne biljnoj stanici ili koje slučajem okolnosti uđu u lizosom. Da se to može i ostvariti zaslužna je specifična građa membrane lizosoma s jako izraženom otpornošću prema djelovanju vlastitih enzima. Smatra se da je razlog ovako velike otpornosti membrane lizosoma gusto isprepleteni lanac ugljikohidrata smješten s unutrašnje strane membrane okrenute prema unutrašnjosti lizosoma. U protivnom, kada membrana ne bi imala takvu građu enzimi bi je razorili, što bi dovelo do izljevanja hidrolitičkih enzima iz lizosoma u citoplazmu, a posljedično i do razgrađivanja sadržaja citoplazme. Uz navedeni, postoji još jedan razlog koji sprječava razgradnju citoplazme čak i u uvjetima kada bi membrana popustila i dio enzima se izlio u citoplazmu. Naime, medij u unutrašnjosti lizosoma je kiseo (pH vrijednost je oko 5.5) što je idealni medij za djelovanje hidrolitičkih enzima. Nasuprot tome, medij u citoplazmi je neutralan (pH vrijednost je oko 7), što je nepovoljan medij za djelovanje hidrolitičkih enzima, neovisno koliko ih ima u citoplazmi.

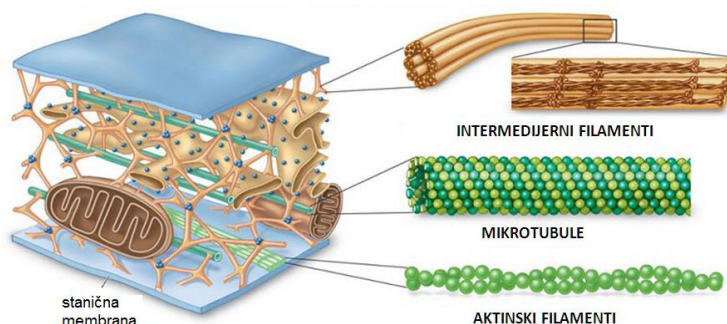
Sam način nastajanja lizosoma još nije do kraja razjašnjen, ali se pretpostavlja da nastaju iz vezikula Golgijeva kompleksa. U prvonastaloj formi lizosom nije aktivan jer u njemu nema supstrata na koji bi enzimi djelovali. On postaje aktivan tek kada u njega uđe supstrat koji treba da se razgradi.

Ulazak supstrata u lizosom se može obavljati ili preko pinocitotičkih vezikula ili preko fagosoma. Pinocitotička vezikula predstavlja vezikulu obrazovanu oko materije koja je procesom pinocitoze ušla u stanicu, a fagosom vezikulu obrazovanu oko materije unutar citoplazme. Princip stvaranja pinocitotičkih vezikula i fagosoma, kao i njihovo stapanje sa lizosomom je u pravilu identično. I u jednom i drugom slučaju oko materije koja treba da se razgradi obrazuje se vezikula koja se preko membrana spaja s lizosomom u jedinstvenu cjelinu. Na taj način supstrat biva unešen u lizosom i postaje dostupan djelovanju hidrolitičkih enzima. Spojevi nastali razgradnjom supstrata se potom putem jednostavne ili olakšane difuzije transportiraju u citoplazmu, gdje se zatim koriste za potrebe staničnog metabolizma.

3.2.7. Citoskelet

Citoskelet predstavlja trodimenzionalnu mrežu proteinskih filamenata koji prožimaju cijelu citoplazmu. Imaju važnu ulogu u kariokinezi i citokinezi, te u kretanju organela i strujanju citoplazme. Mnogi citoskelet nazivaju i skeletom stanice.

Proteinski filamenti koji sačinjavaju citoskelet su: mikrotubule (mikrocjevčice), aktinski filamenti (mikrofilamenti) i intermedijerni filamenti (slika 56.).



Slika 56. Citoskelet
(slika preuzeta sa: <http://svet-biologije.rs/>)

Mikrotubule imaju oblik tankih, izduženih šupljih cjevčica koje su smještene najvećim dijelom na periferiji citoplazme, u blizini stanične stijenke. Dužina mikrotubula iznosi 20-25 μm , promjer 20-25 nm, dok je njihova stijenka debljine 5-7 nm. Izgrađene su od proteina tubulina, te se njegovim dodavanjem ili uklanjanjem mogu produžavati, odnosno skraćivati.

Unutar citoplazme, mikrotubule mogu biti u pojedinačnoj formi, paralelno raspoređene jedne iznad drugih, te nepravilno raspoređene. Interesantan detalj vezan uz njih je taj da se tokom života stanice više puta izgrađuju, razgrađuju i ponovno sastavljaju.

Osnovna uloga mikrotubula u stanici je da sudjeluju u unutarstaničnom transportu i morfogenezi stanice. Naime, zahvaljujući svojoj dinamičkoj strukturi tj. mogućnosti lakog sastavljanja i rastavljanja, u stanju su da formiraju diobeno vreteno i fragmoplast čime su direktno involvirani u proces diobe jedra i citoplazme.

Osim sudjelovanja u kariokinezi i citokinezi, mikrotubule reguliraju i kretanje nekih organela ili njihovih komponenti. Dokazano je da mikrotubule reguliraju kretanje Golgijevih vezikula koje sadrže materijal neophodan za izgradnju stanične stijenke. Bez mikrotubula taj transport bi bio onemogućen ili u blažoj varijanti znatno usporen.

Aktinski filamenti ili mikrofilamenti izgledaju poput vlakana isprepleteni jedni oko drugih. Osnovna komponenta iz koje je izgrađen mikrofilament je aktin, protein loptastog oblika čije molekule međusobno povezane daju mikrofilamentu perlastu strukturu. Mikrofilamenti imaju važnu ulogu u kretanju citoplazme i organela, u komunikaciji između stanica kroz plazmodezmije, te u reakcijama stanica na mehaničke podražaje.

Intermedijerni filamenti su dugački, nerazgranati filamenti izgrađeni od vlaknastih polipeptidnih subjedinica. Najstabilniji su elementi citoskeleta, te kao takvu daju potporu stanici i štite je od prekomjernog istezanja.

3.2.8. Citosomi (mikrotjelešca)

Citosomi su okruglaste do sferične organele obavijene jednoslojnom membranom lipoproteinske prirode. Sitnih su dimenzija, veličina im se obično kreće između 0.5 i 1.5 μm , a u citoplazmi se nalaze pričvršćene za endoplazmatski retikulum. Upravo po tom svojstvu se jasno razlikuju od lizosoma i oleosoma koji su građom vrlo slični, ali se nalaze slobodno raspoređeni u tekućem dijelu citoplazme.

U savremenoj citologiji se pod pojmom citosoma podrazumijevaju peroksisomi i glioksisomi. Ono što im je zajedničko je da se u njima stvara vodik peroksid kojega putem svojih enzima (katalaza) razlažu na vodik i kisik. S obzirom da je vodik peroksid spoj koji potiče obrazovanje vrlo opasnih hidroksil radikala, citosomi se smatraju i nekom vrstom odbrambenih organela u stanicama.

Bitna razlika između peroksisoma i glioksisoma se odnosi na metaboličke procese koji se u njima zbivaju. U peroksisomima se odvija oksidacija glikolata u glioksilat što predstavlja važan segment fotorespiratornog oksidacijskog ciklusa ugljika tj. fotorespiracije. Kao nusprodukt te reakcije nastaje vodik peroksid koji se u peroksisomu razgradi na vodik i kisik zahvaljujući djelovanju vlastitih enzima. Ovdje je važno imati na umu da je fotorespiracija proces u čijoj realizaciji sudjeluju čak tri različite organele: kloroplasti, peroksisomi i mitohondriji, tako da ne čudi podatak da su u stanicama navedene organele vrlo blizu jedne drugima, te da je broj peroksisoma u fotosintetski aktivnim stanicama lista iznimno velik.

Glioksisomi su organele otkrivene u endospermu i kotiledonima sjemena biljaka. Dokazano je da tokom klijanja sjemena, glioksisomi sudjeluju u procesu transformacije masnih kiselina u glukozu. Ovaj metabolički put je poznat pod nazivom glioksalatni ciklus, a svrha mu je obezbjeđivanje sjemena dodatnom količinom ATP-molekula tj. energijom. Bez djelovanja glioksisoma, mladi klijanac bi vrlo brzo ostao bez energije jer u početnoj fazi svog razvoja nije fotosintetski aktivan, što znači da nije u stanju u tom periodu sintetizirati šećer kao osnovni resurs za dobivanje energije. Kako bi kompenzirao taj nedostatak, klijanac koristi šećere iz glioksisoma za dobivanje energije i to sve do momenta dok sam procesom fotosinteze ne počne proizvoditi šećer.

Zanimljivost vezana uz glioksisome je ta da oni pod utjecajem svjetlosti mogu prijeći u peroksisome, što se u pravilu i događa kada klijanac izraste. Pri tome se mijenja i funkcija glioksisoma, te oni umjesto sudjelovanja u glioksalatnom ciklusu, sudjeluju u provođenju fotorespiracije.

3.2.9. Sferosomi

Sferosomi su organele bogate lipidima. Obavijeni su jednoslojnom membranom, a unutrašnjost im je ispunjena lipidima (80 - 98 % sadržaja

sferosoma) i granuliranim proteinima. Oblik sferosoma je najčešće sferičan ili okruglast, a veličina im se kreće u rasponu između 0.3 i 4 μm . U svom sastavu sferosomi sadrže i enzime lipaze i fosfataze čija aktivnost dolazi do izražaja kod sinteze masti. Pored navedenih, sferosomi sadrže i enzime druge prirode - proteaze, esteraze, ribonukleaze i deoksiribonukleaze. Premda je neupitno da sferosomi sudjeluju u metabolizmu lipida, do danas nema u potpunosti argumentiranog odgovora na pitanje da li se lipidi sintetiziraju u sferosomima ili oni samo služe za njihovo skladištenje i transport.

Sferosomi se u starijoj naučnoj literaturi vrlo često poistovjećuju sa lipidnim kapljicama prisutnim u citoplazmi, no novija istraživanja su ukazala da je navedena konstatacija pogrešna iz razloga što se njihova unutrašnja građa bitno razlikuje. Naime, sferosom u svojoj unutrašnjosti sadrži veliki udio proteina, te određeni broj enzima neophodnih za metabolizam lipida, što nije slučaj s lipidnim kapljicama. Osim toga i njihov način nastajanja se bitno razlikuje. Lipidne kapljice nastaju na način što određeni protein (oleozin) obavije određenu masnu kapljicu u citoplazmi obrazujući graničnu površinu. Za razliku od lipidnih kapljica, sferosomi nastaju od membrana endoplazmatskog retikuluma. Ono što je ipak zajedno sferosomima i lipidnim kapljicama je činjenica da u sebi sadrže iznimno velike količine lipida.

3.2.10. Ribosomi

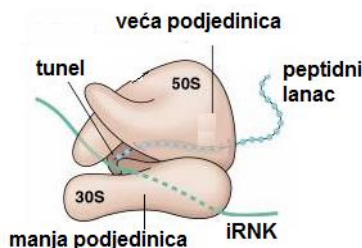
Ribosomi su hidratizirane, nemembranske organele čija je uloga u stanici usko vezana uz sintezu proteina. Većinom su kuglastog ili sferičnog oblika, promjera 15 - 30 nm. Oko 60 % hemijskog sastava ribosoma čini ribosomska RNK, dok se ostatak odnosi na proteine. Broj ribosoma u stanici nasljedno je određen dok je njihov raspored ovisan o vrsti stanice, te fazi njenog razvoja.

Veličina ribosoma izražava se koeficijentom sedimentacije ili Svedbergovim koeficijentom koji predstavlja mjeru za veličinu čestice dobivenoj na osnovu brzine taloženja pri centrifugiranju. Brzina taloženja ne ovisi samo o masi čestice, već i o njenom obliku. Vrijednosti brzine sedimentacije za ribosome iznose od 1 do 200×10^{13} s. Zbog jednostavnijeg prikaza, vrijednosti veličine ribosoma se iskazuju u Svedbergovim jedinicama (1 - 200 S) pri čemu jedna Svedbergova jedinica iznosi 1×10^{13} s.

Iako je princip građe sličan, ribosomi se u prokariotskoj i eukariotskoj stanici znatno razlikuju. Prokariotski ribosomi su lakši, njihov sedimentacijski koeficijent iznosi 70 S i razbacani su po cijeloj protoplazmi. Sedimentacijski koeficijent eukariotskih ribosoma je nešto veći i iznosi 80 S. U eukariotskoj stanici ribosomi su najvećim dijelom smješteni u citoplazmi, gdje mogu biti slobodni ili vezani za endoplazmatski retikulum. Nalaze se i u jedru, plastidima i mitohondrijima. Ribosomi smješteni u plastidima i mitohondrijima svojim izgledom i veličinom više podsjećaju na prokariotske ribosome.

Svaki ribosom sastavljen je iz dvije podjedinice, od kojih je jedna znatno veća u odnosu na drugu. Manja podjedinica je oblikom spljoštena, izdužena i udubljenjem je podijeljena na 'glavu' i 'tijelo'. Veća podjedinica ima loptasti oblik na kojemu se mogu jasno razlikovati tri ispupčenja ili produžetka. Podjedinice se povezuju u jednu cjelinu na način da se ostvaruje kontakt između udubljenja na maloj i centralnog ispupčenja na velikoj podjedinici. Preciznije rečeno, na mjestu kontakta velike i male podjedinice se baze ribosomske RNK sadržane u obe podjedinice povezuju vodikovim vezama te tako tvore jedinstvenu formu ribosoma.

U novonastaloj formi položaj podjedinica unutar ribosoma je uvijek stalan; manja podjedinica zauzima unutrašnji dio, dok velika poput kape djelomično obavija manju podjedinicu. Ovakvom formacijom se između manje i veće podjedinice ribosoma stvara slobodan prostor u vidu tunela kroz koji ulazi informacijska RNK (iRNK). Upravo ulazak iRNK te posljedično njeno vezanje za ribosom predstavlja uvertiru u sintezu proteina (slika 57.). Ukoliko obje podjedinice ribosoma nisu spojene i istovremeno ujedinjene s iRNK, sinteza proteina nije moguća.



Slika 57. Ribosom (slika preuzeta sa: <https://alevelbiology.co.uk/>)

Samo vezanje ribosoma sa iRNK obavlja se preko manje podjedinice ribosoma i to tako što se stvara veza između fosfatnih grupa iRNK i amino-ostataka dušičnih baza manje podjedinice ribosoma. Po istom principu može se na određenim razmacima unutar jedne molekule iRNK vezati više ribosoma tako da cijela novonastala struktura poprima izgled niske bisera. Na taj način se obrazuju poliribosomi, visoko organizirane strukture u kojima je prostoran raspored vezanih podjedinica ribosoma za svaku iRNK precizan i stalan.

U suštini, sposobnost sinteze proteina posjeduju uglavnom poliribosomi koji se nalaze ili slobodni u citoplazmi ili vezani za endoplazmatski retikulum. Koliko je potrebno ribosoma biti vezano za iRNK da bi određeni poliribosom obavio sintezu proteina ovisi prvenstveno o prirodi proteina koji se sintetizira, odnosno o broju aminokiselina koje taj protein posjeduje. Nakon što je sinteza proteina obavljena, poliribosomi se raspadaju na pojedinačne ribosome ili čak na podjedinice, tako da je u citoplazmi uvijek prisutan određeni broj pojedinačnih ribosoma nastalih raspadanjem poliribosoma.

3.2.11. Stanične membrane

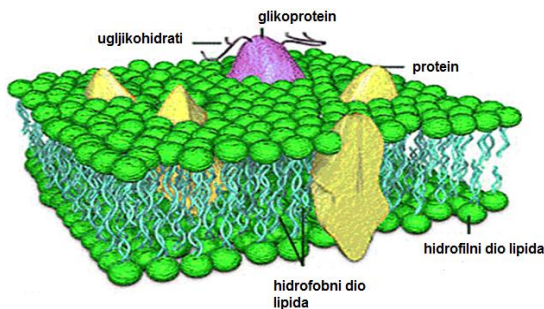
Stanične membrane imaju centralnu ulogu u regulaciji transporta materija, te općenito u održavanju života svake stanice. One reguliraju ulazak i izlazak materija iz stanice, primaju signale iz vanjske okoline, sprječavaju slobodnu difuziju supstrata i enzima u unutrašnjost stanice, omogućavaju međusobno povezivanje stanica u veće formacije, te sudjeluju u održavanju određene gustoće i osmotskog potencijala unutrašnjeg sadržaja stanice.

Stanične membrane koje su po obimu najveće u stanici su plazmalema i tonoplast. Plazmalema je membrana koja obavija hijaloplazmu i smještena je tik uz staničnu stijenku, dok je tonoplast membrana koja obavija centralnu vakuolu. Premda su obje membrane zadužene za regulaciju protoka materija, one se po svojoj fiziološkoj aktivnosti znatno razlikuju. Svojstvo selektivne propustljivosti u kontekstu blokiranja kretanja materija je kod tonoplasta znatno jače izraženo, što znači da neke materije koje je plazmalema propustila, tonoplast neće propustiti. Te razlike u selektivnoj propustljivosti između plazmaleme i tonoplasta su uvjetovane različitim oblikom i građom membrana, kao i različitim prijenosnim sustavima smještenim na površini membrana.

U biljnoj stanici su također prisutne i druge membrane; membrane koje obavijaju organele i membrane unutar organela (mitohondrijske membrane i tilakoidne membrane). Njihova građa je slična građi plazmaleme i tonoplasta, no što se tiče funkcije, mitohondrijsku membranu te tilakoidne membrane u kloroplastu treba posebno izdvojiti iz razloga što one uz samu funkciju regulacije protoka materija, sudjeluju u odvijanju aerobnog disanja, odnosno fotosinteze.

Građa membrana (plazmaleme)

Sve membrane su u svojoj osnovi lipoproteinske prirode tj. građene su od lipidnog matriksa u kojeg su s vanjske ili unutrašnje strane uronjene molekule proteina. Na vanjskoj strani plazmaleme mogu se nalaziti i ugljikohidrati koji su u pravilu vezani za proteinski dio membrane (slika 58.).



Slika 58. Plazmalema (slika preuzeta sa: <https://micro.magnet.fsu.edu/>)

Lipidni matriks plazmaleme. Lipidni matriks plazmaleme je tekuće konzistencije što proizlazi iz hemijske strukture fosfolipida koji grade matriks. Naime, navedeni fosfolipidi u sebi sadrže jednu ili više nezasićenih masnih kiselina, što plazmalemu posljedično čini manje ili više tekućom. Tekuće stanje lipidnog matriksa plazmaleme je od presudnog značaja za život svake stanice, prvenstveno iz razloga jer u takvoj strukturi plazmaleme, proteini imaju mogućnost lateralnog kretanja usljed čega mogu iskazati svoju ulogu u regulaciji protoka materija kroz membranu.

U građi matriksa plazmaleme fosfolipidi čine dvoslojnu cjelinu. U oba sloja, fosfolipidne molekule su orijentirane tako da su njihovi hidrofilni krajevi (glicerol + fosfat) okrenuti prema vanjskom dijelu membrane, a hidrofobni krajevi molekula lipida ('rep masne kiseline') prema unutrašnjosti. Ovakav položaj fosfolipida u matriksu plazmaleme uvjetovan je amfifilnošću lipida, odnosno njihovim svojstvom da zbog posjedovanja hidrofilnih i hidrofobnih dijelova djeluju i hidrofilno i hidrofobno. Kao rezultat navedenog, hidrofilni dijelovi lipida se uvijek kreću ka vodi pa zauzimaju periferne dijelove membrane, dok hidrofobni dijelovi lipida bježe od vode, pa posljedično zauzimaju unutrašnji dio membrane. Zahvaljujući ovakvom rasporedu fosfolipida unutar matriksa plazmaleme, hidrofobni krajevi jednog sloja lipida uvijek dolaze u dodir s hidrofobnim krajevima drugog sloja lipida, što za posljedicu ima njihovo povezivanje različitim nekovalentnim interakcijama. Upravo ovo povezivanje čini membranu stabilnom, a time i sposobnom da obavlja regulaciju protoka materija.

Opisana trilamelarna građa plazmaleme vrlo lako je uočljiva pri promatranju plazmaleme pod elektronskim mikroskopom. S obzirom da hidrofilni i hidrofobni dijelovi lipidnog matriksa plazmaleme predstavljaju sredine različite optičke gustoće, plazmalema će se pod mikroskopom vidjeti kao dvije tamne pruge između kojih je svijetla zona. Tamne pruge potječu od nemogućnosti prolaska 'elektronskih zraka' kroz hidrofilne dijelove plazmaleme (proteini, hidrofilni dijelovi lipida i ugljikohidrati prisutni u vanjskom sloju plazmaleme), dok s druge strane, elektronske zrake lako prolaze kroz hidrofobne dijelove plazmaleme, što se promatranjem pod elektronskim mikroskopom manifestira kao svjetlija zona.

Značaj lipidnog matriksa za funkcioniranje plazmaleme je mnogostruk; sudjeluje u osiguravanju integriteta i kontinuiteta plazmaleme, omogućava tekuću konzistenciju i viskoznost plazmaleme, doprinosi stvaranju dinamične i viskozne sredine u kojoj je jedino moguć transport materija unutar i van stanice, te obavlja zatvaranje sitnih deformiteta na membrani (na mjestu deformiteta molekule lipida se skupljaju kako bi zatvorili taj prostor).

Proteini plazmaleme. Proteini, uz lipide, predstavljaju osnovne gradivne elemente svake stanične membrane. U proteine plazmaleme ubrajaju se jednostavni proteini (sastavljeni isključivo od aminokiselina) i glikoproteini

(složeni proteini koji uz proteinsku komponentu sadrže kovalentno vezane razgranate oligosaharidne lance).

Raspored molekula proteina unutar plazmaleme je asimetričan. Na površini i unutar lipidnog matriksa neravnomjerno su raspoređeni u vidu pojedinačnih molekula raznog oblika i veličine. Zahvaljujući tekućoj konzistenciji matriksa plazmaleme, proteini nisu organizirani u posebnim subjedinicama, već imaju sposobnost lateralnog kretanja unutar lipidnog matriksa. Upravo ta sposobnost proteinima omogućuje sudjelovanje u regulaciji protoka materija kroz membranu.

Prema položaju kojeg zauzimaju, kao i prema određenim morfološkim karakteristikama, proteini plazmaleme se dijele na integrirane i periferne.

Integrirani proteini su čvrsto vezani za lipidni sloj plazmaleme. Teže se izdvajaju jer prodiru duboko u lipidni sloj, a na nekim mjestima i presijecaju membranu. U okviru integriranih proteina razlikuju se: (1) transmembranski proteini, (2) proteini s ekspozicijom prema vanstaničnom prostoru i (3) proteini s ekspozicijom prema citoplazmi.

Transmembranski proteini u potpunosti presijecaju lipidni sloj plazmaleme. Pri tome je hidrofobni dio proteina (kratki ugljikovodični dio molekule) okrenut prema unutrašnjosti lipidnog matriksa, dok su hidrofilni dijelovi molekule proteina (amino i karboksilna grupa) okrenuti prema vanjskim dijelovima plazmaleme (vanstanični prostor i citoplazma). Na taj način se u plazmali stvaraju proteinski kanali kroz koje je moguć protok hidrofilnih molekula.

Proteini s ekspozicijom prema vanstaničnom prostoru su u plazmali smješteni na način da njihovi hidrofilni dijelovi strše na strani plazmaleme okrenutoj prema vanstaničnom prostoru, dok hidrofobni dio ostaje savijen u sredini i okrenut je prema lipidnom matriksu plazmaleme.

Proteini s ekspozicijom prema citoplazmi su unutar plazmaleme smješteni na gotovo identičan način. Razlika je samo u tome što njihovi hidrofilni dijelovi na vanjskoj strani plazmaleme strše u pravcu citoplazme.

Periferni proteini su proteini koji se nalaze na periferiji membrane, a s lipidnim matriksom ili integriranim proteinima plazmaleme su vezani hidrofobnim, elektrostatičkim ili nekim drugim nekovalentnim interakcijama. Premda je njihov udio u građi plazmaleme izuzetno nizak, imaju bitnu ulogu u regulaciji protoka materija i to većinom u svojstvu protein nosača kod transporta određenih iona kroz membranu.

Ugljikohidrati plazmaleme. U strukturu plazmaleme ugljikohidrati ne ulaze pojedinačno već kao sastavni dijelovi složenih organskih molekula. Većinom su vezani za proteine smještene na vanjskoj strani plazmaleme i s njima grade složene spojeve; glikoproteine i proteoglikane. Zastupljenost ugljikohidrata kod glikoproteina je znatno manja nego kod proteoglikana. Glikoproteini sadrže maksimalno do 60 % ugljikohidrata, manje su molekulske mase u odnosu na

proteoglikane, a u njihov sastav većinom ulaze razgranati oligosaharidni lanci. Proteoglikani su veće molekulske mase, sadrže do 90 % ugljikohidrata u svom sastavu i to većinom nerazgranatih polisaharidnih lanaca. Proteinska osnova proteoglikana može biti i glikoprotein.

Ugljikohidrati se vežu za proteine ili lipide plazmaleme kovalentnim vezama i to samo s onim molekulama koje se nalaze na vanjskoj površini plazmaleme. Pri tome nisu uronjeni u lipidni matriks već se nalaze na površinskom sloju membrane. Prisutnost ugljikohidrata kod plazmalema nekih stanica može biti toliko velika da se na površini formira sloj isključivo građen od ugljikohidrata.

Vežanje ugljikohidrata za lipide plazmaleme je znatno rjeđe. Tu sposobnost unutar ugljikohidrata imaju samo oligosaharidi, a spojevi nastali navedenim vezivanjem nazivaju se glikolipidi.

Transport materija kroz membranu

Osnovna funkcija svih staničnih membrana je regulacija ulaska i izlaska materija iz stanice, a ona je u prvom redu uvjetovana građom samih membrana. Da bi se u potpunosti shvatio transport vode i rastvorenih materija kroz staničnu membranu, osim njene građe, neophodno je poznavati i određene fizičko-hemijske pojave od kojih su za prijelaz tvari kroz staničnu membranu najznačajnije difuzija i osmoza.

Difuzija je spontano miješanje dviju ili više tvari kroz njihovu dodirnu površinu ili propusnu membranu, pri čemu se čestice (atomi, molekule, ioni) kreću iz područja više u područje niže koncentracije. Ovaj proces je pasivan i ne zahtijeva energiju. Difuzija se najbrže odvija u plinovima, sporije u tekućinama, a najsporije u čvrstim tijelima. Veća viskoznost smanjuje brzinu difuzije, dok porast temperature utječe na njeno povećanje.

Osmoza je proces prelaska otapala/rastvarača kroz selektivno propusnu membranu iz područja niže u područje više koncentracije, a ostvaruje se u uvjetima kada nije moguća difuzija, odnosno u uvjetima kada membrana propušta samo molekule otapala, ali ne i otopljene tvari. Ovaj proces je također pasivan i ne zahtijeva energiju.

U skladu s građom membrane i navedenim fizičko-hemijskim pojavama definirano je nekoliko načina transporta materija kroz staničnu membranu: jednostavna difuzija, olakšana difuzija, osmoza i aktivni transport. Jednostavna difuzija, olakšana difuzija i osmoza predstavljaju pasivne načine transporta i odvijaju se bez učešća energije, dok se aktivni transport odvija uz učešće energije koja se u stanicama dobija razgradnjom ATP-molekula.

Jednostavna difuzija. Jednostavna difuzija podrazumijeva pasivno kretanje materije kroz plazmalemu iz područja više u područje niže koncentracije sve dok se koncentracija otopine s obje strane plazmaleme ne izjednači. Kada je riječ o transportu materija kroz plazmalemu jednostavna difuzija se jedino može

ostvariti pri prolasku materija kroz lipidni matriks plazmaleme. Međutim, sposobnost difundiranja kroz lipidni matriks plazmaleme nemaju sve molekule već samo neke: O_2 , N_2 , etanol te lipofilne molekule, pri čemu brzina njihovog difundiranja ovisi o veličini molekule i topljivosti u mastima. Što su molekule manje veličine i veće topljivosti, brzina difuzije je veća i obrnuto. Ovdje je važno napomenuti da kroz lipidnu komponentu membrane ne mogu proći hidrofilne i električki nabijene čestice ma koliko one sitne bile.

Olakšana difuzija. Olakšana difuzija predstavlja poseban oblik difuzije kroz plazmalemu, a odnosi se na transport hidrofilnih materija/tvari kroz proteinski dio plazmaleme. Naime, molekule topljive u vodi (hidrofilne molekule) ne mogu prolaziti kroz sloj lipida, ali mogu uz pomoć tzv. proteinskih transportera (prijenosnih sustava) proći kroz plazmalemu, također u pravcu gradijenta koncentracije i bez učešća energije. Proteinski transporteri koji sudjeluju u olakšanoj difuziji kroz plazmalemu mogu imati formu kanala ili nosača.

Proteinski transporteri u formi kanala građeni su najčešće iz jedne proteinske molekule koja u potpunosti presijeca plazmalemu, a unutar lipidnog matriksa plazmaleme je smještena na način da se spriječi kontakt hidrofilnih molekula sa hidrofobnim krajevima lipidnog matriksa. Ovo je ostvareno time što su hidrofilni dijelovi proteinskog kanala okrenuti prema vanjskim dijelovima plazmaleme (vanstanični prostor i citoplazma), a hidrofobni prema lipidnom matriksu plazmaleme. Na taj način se stvaraju prolazi kroz koji je moguć protok hidrofilnih molekula.

Proteinski transporteri u formi nosača također u potpunosti presijecaju plazmalemu. Njihova unutrašnja građa je vrlo specifična jer u sebi sadrže posebna vezna mjesta koja su svojim oblikom strogo specijalizirana za prihvatanje određene hidrofilne molekule ili iona. Nakon pričvršćenja za ta mjesta, unesena materija putuje na suprotni kraj proteina nosača, gdje se zatim odvaja. Zbog amfifilnog karaktera protein nosača, unesena materija tokom cijelog svog transporta ne dolazi u dodir sa lipidnim matriksom plazmaleme. Samo vezanje unesene materije na jedan kraj protein nosača, a zatim i njeno odvajanje s drugog kraja nosača ostvaruje se prvenstveno zahvaljujući konformaciji protein nosača tj. prostornom rasporedu atoma u molekuli proteina. Pri tome protein nosač ne napušta membranu već služi isključivo kao prijenosni sustav koji omogućuje kretanje i transport navedene materije kroz plazmalemu.

Osmoza. Osmoza predstavlja način prelaska molekula otapala/rastvarača kroz plazmalemu i to iz područja niže u područje više koncentracije otopine, a ostvaruje se u uvjetima kada difuzija otopljene materije kroz plazmalemu nije moguća iz razloga što je plazmalema za tu materiju nepropusna. Primjeri osmoze u biljnom svijetu su mnogi: ulaženje vode iz otopine zemljišta u korijen biljke, prelazak vode iz ksilema korijena u list biljke i suzenje.

Aktivni transport materija. Aktivni transport materija kroz plazmalemu podrazumijeva transport koji se odvija uz učešće energije, a u pravilu se odvija

iz područja niže u područje više koncentracije. Energija potrebna za navedeni prijenos se osigurava razgradnjom ATP-molekula.

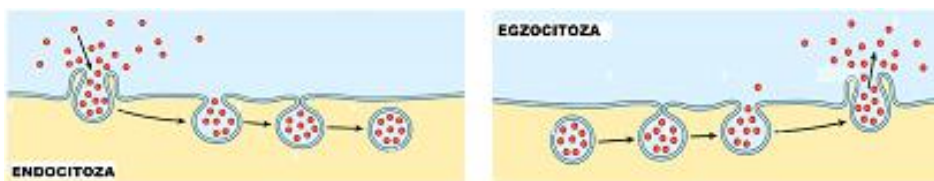
Osnovna teorija aktivnog transporta materija kroz plazmalemu i općenito membrane se zasniva na tzv. teoriji transportera/prenositelja. Plazmalema sadrži više takvih transportera (prijenosnih sustava) koji su uglavnom proteinske prirode. Osim o vrsti transportera, transport materija kroz plazmalemu aktivnim putem ovisi i o koncentraciji prenošene materije, raspoloživoj energiji, te prirodi enzima koji omogućuje vezanje određene materije na prijenosni sustav.

U funkcionalnom smislu transporteri koji sudjeluju u aktivnom transportu materija kroz plazmalemu mogu biti u formi nosača ili pumpe.

Transporteri u formi nosača mogu sudjelovati u pasivnom i u aktivnom transportu materija. Način vezanja određene materije za proteinski nosač je identičan bez obzira da li se radi o pasivnom ili aktivnom transportu, samo što je kod aktivnog transporta za konformaciju proteinskog nosača neophodne za primanje određene materije i njen prijenos nasuprot gradijenta koncentracije neophodna energija. Tek transporter obogaćen energijom postaje sposoban prenijeti materiju nasuprot njegovog gradijenta koncentracije.

Transporteri u formi pumpi/crpki sudjeluju u transportu pojedinih iona kroz plazmalemu. Prema novijim istraživanjima, teorija aktivnog transporta pomoću ionskih pumpi sve više dobiva na značaju posebno ako se uzme u obzir da je dokazano da se većina transporta K^+ , Na^+ i $H_2PO_4^-$ iona upravo odvija na ovaj način. Osnova aktivnog transporta materija kroz plazmalemu putem ionskih pumpi temelji se na postojanju posebnih proteina u strukturi plazmaleme (ionskih pumpi) koji omogućavaju upumpavanje odnosno ispumpavanje iona kroz plazmalemu nasuprot njihovom gradijentu koncentracije. Da bi to ionske pumpe mogle ostvariti neophodno im je prethodno osigurati energiju, a što stanica ostvaruje zahvaljujući produkciji ATP molekula.

Endocitoza i egzocitoza također predstavljaju oblike transporta materija kroz plazmalemu. Endocitoza je proces unošenja veće količine tvari u stanicu uvrtaњem stanične membrane i posljedičnim stvaranjem citoplazmatskog mjehurića s unesenim sadržajem, dok egzocitoza predstavlja proces izbacivanja veće količine tvari iz stanice stapanjem citoplazmatskih mjehurića sa staničnom membranom i praњnjenjem njihova sadržaja u okolinu (slika 59.).



Slika 59. Endocitoza i egzocitoza
(slika preuzeta sa: <https://ck12.org/c/biology/exocytosis-and-endocytosis/>)

3.3. Produkti životne aktivnosti protoplasta biljne stanice

Aktivnošću protoplasta (protoplazme) biljnih stanica obrazuju se različiti produkti. Vanjski produkt protoplasta biljne stanice je stanična stijenka, dok su unutrašnji produkti fiziološki aktivne materije, rezervne hranjive materije, kristali kalcijevog oksalata, te stanični sok sastavljen od vode i u njoj otopljenih ili dispergiranih različitih supstanci, a koji je smješten u jednoj ili u više vakuola unutar stanice. U fiziološki aktivne materije koje producira protoplast biljne stanice spadaju enzimi, vitamini, fitohormoni, fitoncidi, antibiotici i fitoncidi, a u rezervne hranjive materije ugljikohidrati, proteini, masti, ulja i sluzi.

3.3.1. Stanična stijenka

Stanična stijenka/ćelijski zid je jedini vanjski produkt protoplasta i isključivo je obilježje biljne stanice. Neživi je dio stanice, naslanja se na plazmalemu, a osnovna uloga joj je da stanici daje određen oblik i čvrstoću, te da je istovremeno štiti od mehaničkih oštećenja, napada patogena i drugih negativnih utjecaja vanjske okoline. Izuzev navedenog, stanična stijenka ograničava veličinu stanice te do određene mjere sprječava njeno pucanje u slučaju ulaska vode u stanicu.

Uloga stanične stijenke ogleda se i u povezivanju stanica u višestanične funkcionalne tvorevine. Ovu ulogu stanična stijenka ostvaruje zahvaljujući tome što je prožeta brojnim porama kroz koje prolaze citoplazmatske niti (plazmodezmije) putem kojih biljne stanice međusobno komuniciraju i stvaraju jedinstvenu živu cjelinu tj. simplast. Sve ono što je izvan simplasta, a to je kontinuirani sustav međusobno povezanih prostora staničnih stijenki čini neživu cjelinu unutar biljnog organizma tj. apoplast.

Stanična stijenka se sastoji od središnje lamele, primarne i sekundarne stijenke. Samo nastajanje stanične stijenke započinje još za vrijeme diobe stanice, preciznije, na kraju anafaze, a kod nekih stanica i u telofazi, niti diobenog vretena se na mjestu ekvatorijalne ravni zbijaju i formiraju posebnu tvorevinu bačvastog oblika nazvanu fragmoplast. Na taj fragmoplast se vezuju vezikule Golgijevih kompleksa (kapljice ispunjene pektinom) a što kao posljedicu ima značajno širenje i uvećavanje fragmoplasta. Postepenim povećavanjem broja kapljica te njihovim stapanjem s fragmoplastom formira se tzv. stanična ploča koja predstavlja začetak buduće stanične stijenke.

Daljnijim umetanjem vezikula u staničnu ploču nastaje središnja lamela stanične stijenke koja se širi prema rubovima i stvara pregradni sloj između buduće dvije stanice. Središnja lamela je većinom izgrađena iz pektina, a može se shvatiti kao pregrada koja istovremeno spaja i razdvaja dvije novonastajuće stanice. Uloga pektina u izgradnji stanične stijenke je od presudne važnosti jer on zbog svoje želatinozne strukture (ljepljivosti) i izrazito hidrofilnog karaktera omogućuje središnjoj lameli da na sebe lako veže različite komponente, u prvom

redu ugljikohidrate, ali i da ima visok stupanj istezljivosti, što su sve preduvjeti da bi stanična stijenka mogla nastati i opstati.

Sljedeća faza u izgradnji stanične stijenke je formiranje tzv. primarne stijenke. Ona nastaje na način da protoplasti novonastajućih stanica, svaki sa svoje strane, prvo sintetiziraju, a zatim talože različite ugljikohidrate na postojeću središnju lamelu. Novoformirani sloj stanične stijenke se značajno razlikuje od središnje lamele kako po hemijskom sastavu, tako i po porijeklu nastajanja. Za razliku od središnje lamele koja je uglavnom izgrađena od pektina, primarna stijenka u sebi sadrži različite ugljikohidrate: celulozu, hemicelulozu, pektine i glikoproteine. Druga bitna razlika je u tome što je primarna stijenka nastala isključivo kao produkt protoplasta novonastale stanice, dok je središnja lamela stanične stijenke zajednički produkt oba protoplasta dok još stanice nisu bile odijeljene.

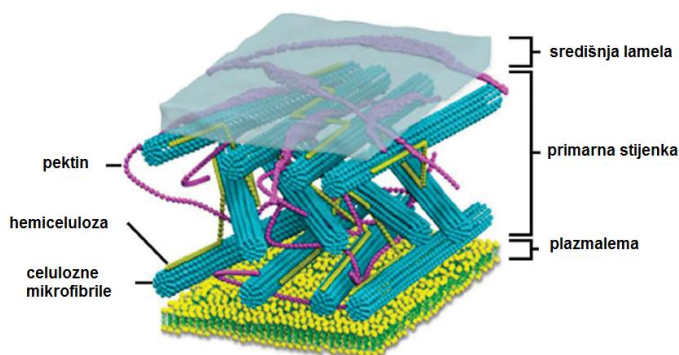
Interesantan detalj uz građu primarne stijenke je taj što su u njoj celulozne fibrile vrlo pravilno raspoređene, gotovo okomito jedne na drugu, što stijenci daje posebnu čvrstoću. Celulozne fibrile koje grade primarnu stijenku su prethodno nastale ispreplitanjem celuloznih mikrofibrila koje su pak prethodno nastale međusobnim povezivanjem velikog broja molekula glukoze β 1-4 glikozidnim vezama.

Hemiceluloza također ulazi u građu primarne stanične stijenke. Po svojoj strukturi je vrlo slična celulozi, no ona osim molekula glukoze međusobno povezanih β 1-4 glikozidnim vezama sadrži i niz kratkih bočnih lanaca u čiji sastav ulaze različiti monosaharidi, među kojima u većem udjelu ksiloza, galaktoza i fukoza. Upravo ti bočni lanci su odgovorni za mrežastu strukturu hemiceluloze, što posljedično molekulama hemiceluloze omogućuje ispreplitanje s molekulama celuloze u jednu jedinstvenu čvrstu tvorevinu koja gradi strukturu primarne stijenke.

Sastavni dio primarne stijenke je i pektin, ali u znatno manjem udjelu u odnosu na celulozu i hemicelulozu. Udio pektina u građi primarne stijenke u prvom redu ovisi o taksonomskoj pripadnosti neke biljke pa tako u stanicama dikotiledonih biljaka pektin čini do 35 % primarne stanične stijenke, u stanicama trava svega 2-10 %, a u stanicama drvenastih biljaka do maksimalno 5 %.

Osim polisaharida, u strukturu primarne stanične stijenke ulaze i glikoproteini. Glikoproteini su složeni proteini koji kao prostetsku skupinu sadrže različite ugljikohidrate, u pravilu oligosaharide koji su bočno vezani za polipeptidni lanac. Njihov udio u strukturi primarne stijenke je vrlo malen, a funkcija im se obično vezuje uz transport specifičnih materija iz jedne stanice u drugu.

Izgled tipične građe primarne stanične stijenke je prikazan na slici 60.



Slika 60. Građa primarne stanične stijenke
(preuzeto iz Lončarević i Poljak, 2019)

Završna faza u formiranju stanične stijenke je obrazovanje sekundarne stijenke. Sekundarna stijenka je najdeblji sloj stanične stijenke, a nastaje tek kada je stanica u potpunosti razvijena. Položaj joj je takav da se s jedne strane naslanja na primarnu stijenku, a s druge na plazmalemu.

Princip nastajanja sekundarne stijenke je identičan nastajanju primarne stijenke, što znači da nastaje kao produkt taloženja ugljikohidrata protoplasta na postojeći dio stanične stijenke. Razlika je samo u tome što u sastav sekundarne stijenke ulaze gotovo isključivo celulozne fibrile, dok je udio drugih ugljikohidrata u sastavu sekundarne stijenke minoran. Zbog navedenog, sekundarna stijenka nije elastična već čvrsta i rigidna.

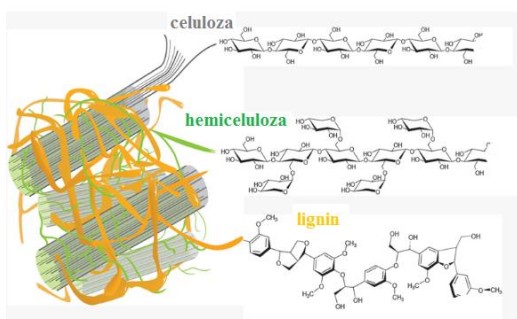
Nadalje, tokom formiranja sekundarne stijenke ne postoji kontinuitet u taloženju celuloze na postojeću primarnu stijenku, već neka mjesta budu jače zadebljana, a druga manje ili nikako. Upravo na tim mjestima gdje nije došlo da taloženja celuloznih molekula stvaraju se jamice (pore) u staničnoj stijenci. Pore u stijenama dviju susjednih stanica se u pravilu poklapaju, pa se formiraju pore kroz koje prolaze tanke citoplazmatske niti, tzv. plazmodezmije. Zahvaljujući njima, stanice su, iako omeđene staničnim stijenama, međusobno povezane u jedinstvenu cjelinu.

Za razumijevanje građe i funkcije stanične stijenke važno je naglasiti da se građa i funkcija stanične stijenke znatno mijenja tokom razvoja biljne stanice. U mladim stanicama, staničnu stijenku gradi samo središnja lamela i primarna stanična stijenka, koje su razmjerno savitljive što omogućuje lako širenje stanice. Kada rast stanica prestane, formira se deblja i čvršća sekundarna stanična stijenka. Često tada sekundarna stijenka doživi i odgovarajuće sekundarne promjene koje su praćene ugradnjom različitih materija (lignina, kutina, suberina) u njen sastav, a čija je svrha osigurati još veću zaštitu i/li funkcionalnost biljnoj stanici.

3.3.1.1. Sekundarne promjene stanične stijenke

Najznačajnije sekundarne promjene stanične stijenke su: odrvenjavanje (lignifikacija), oplutnjavanje (suberinizacija), kutinizacija, mineralizacija i osluznjavanje.

Lignifikacija. Lignifikacija predstavlja sekundarnu promjenu stanične stijenke u kojoj dolazi do inkrustracije tj. umetanja molekula lignina među celulozne molekule stanične stijenke (slika 61.). Kao rezultat toga stanična stijenka prelazi iz elastične u odrvenjelu formu, tako da se često proces lignifikacije naziva i odrvenjavanje. Udio lignina u strukturi stijenci pojedinih biljnih stanica može iznositi i do 50 %.



Slika 61. Lignifikacija (slika preuzeta sa: <https://pubs.rsc.org/>)

Procesu lignifikacije podliježu stijenke mnogih stanica, s tim da je ova pojava najizraženija kod stijenki stanica provodnih (traheje i traheide) i mehaničkih tkiva (sklereide, libriform vlakna). Glavno obilježje lignificiranih biljnih elemenata je da su izrazito čvrsti, te da upravo zahvaljujući tome provodna i mehanička tkiva mogu obavljati svoju ulogu u biljnom organizmu. Bez lignifikacije, stanične stijenke traheja i traheida ne bi mogle izdržati pritisak okolnih stanica, ali ni pritisak kojeg čini voda s materijama prilikom transporta iz ksilema korijena u list. Uz navedeno, lignin biljnim stanicama pruža i zaštitu od napada različitih predatora ili patogena, što sve zajedno ukazuje na značaj lignifikacije za funkcioniranje biljke.

Lignifikacija ne utječe samo na funkciju pojedinih stanica, već i na njihov metabolizam. Protoplasma stanica s lignificiranim stijenkama vrlo brzo odumire, jer lignin predstavlja nepremostivu prepreku za kretanje nekih materija koje su od vitalnog značaja za metabolizam tih stanica. No i pored toga te stanice funkcioniraju, štoviše, bez lignificiranih stanica funkcioniranje višegodišnjih biljnih organizama ne bi bilo ni moguće.

Lignifikacija uveliko određuje i oblik stanica. Naime, lignificirane stijenke nisu rastezljive i nemaju mogućnost širenja, iz čega proizlazi da nakon lignifikacije stanice poprimaju svoj konačan oblik.

Suberinizacija. Suberinizacija predstavlja sekundarnu promjenu stanične stijenke obilježenu taloženjem suberina (pluta) u vidu posebnog sloja na postojeću staničnu stijenku. Procesu suberinizacije ne podliježu stijenke svih stanica, već uglavnom samo onih koje su smještene na periferiji biljke. U naučnoj literaturi se vrlo često kao sinonim za suberinizaciju koristi termin oplutnjavanje iz razloga što je suberin sastavni dio pluta koji gradi periferiju stabla mnogih višegodišnjih biljnih vrsta. Primjer biljne vrste gdje je stvaranje pluta osobito izraženo je hrast plutnjak (*Quercus suber* L.).

Osnovno obilježje suberiniziranih staničnih stijenki je da su nepropusne za vodu i zrak, pa se shodno tome može zaključiti da je osnovna uloga suberinizacije štititi biljku od isušivanja. Ova uloga proizlazi iz hemijske strukture suberina koji ima lipofilnu prirodu te posljedično hidrofobni karakter. U hemijskom pogledu suberin je složeni polimer u čiji sastav ulazi niz dugolančanih hidroksi-masnih kiselina i značajna količina fenolnih spojeva koji dodatno doprinose hidrofobnosti suberina, ali i njegovoj čvrstoći. Stoga se vrlo često kao dodatna funkcija suberina u biljci navodi i zaštita biljnih stanica.

Suberinizacija je karakteristična za stijenke stanica pluta koje grade peridermis stabljike i korijena. Suberin je također sastavni dio i stijenki stanica koje grade Casparijeve pruge (tačke) u endodermisu korijena, a čija svrha je onemogućiti vraćanje vode iz ksilema korijena u zemljište. U protivnom, voda bi usljed djelovanja sile gravitacije napuštala korijen, a time i biljku.

Kutinizacija. Kutinizacija je proces impregniranja stanične stijenke s kutinom, lipofilnom materijom sličnog hemijskog sastava kao i suberin. Ova sekundarna promjena stanične stijenke javlja se kod stanica epidermisa lista i stabla, a prvenstvena joj je svrha zaštititi biljke od pretjerane transpiracije tj. gubitka vode.

U strukturi stanične stijenke, kutin može biti ukomponiran s celulozom, hemicelulozom i pektinom u jedinstvenu cjelinu, no vrlo česta je pojava da se na površini stanične stijenke dodatno formira poseban sloj bogat kutinom tzv. kutikula. Razvoj kutikule je posebno izražen kod biljaka sušnijih predjela, gdje njihovi listovi usljed stvaranja debelog sloja kutikule poprimaju poseban sjaj.

Strukturno gledano, kutikula je sačinjena iz kutina (polimer C_{16} i C_{18} hidroksimasnih kiselina) i kutikularnog voska (esteri C_{22} - C_{34} masnih kiselina i viših alifatskih alkohola) koji može formirati i poseban sloj na graničnoj površini stijenki stanica epidermisa listova.

Osnovno obilježje kutikule i općenito kutiniziranih staničnih stijenki je nepropusnost za zrak i vodu, a što proistječe iz hidrofobnog karaktera kutina. Kao rezultat toga kutikula znatno ograničava izlazak vode iz biljke, ali i ulazak vode i otopljenih tvari iz atmosfere u list. Stoga se gotovo sav transport vode iz lista u atmosferu, kao i razmjena plinova između listova i atmosfere, obavlja kroz posebne otvore na epidermisu listova tzv. stome ili puči.

Izuzev sprječavanja nekontroliranog izlaska vode iz biljke u atmosferu, kutikula ima još jednu značajnu funkciju za biljni organizam, a to je da zbog svoje glatkoće otežava zadržavanje različitim patogenima na površini lista čime se daje veliki doprinos zaštiti same biljke.

Mineralizacija. Mineralizacija je proces ugradnje mineralnih tvari u staničnu stijenku, najčešće u obliku silicij dioksida i kalcijevih soli.

Ugradnja silicija u stanične stijenke je karakteristična za biljke iz porodice Cyperaceae. Stijenke njihovih epidermskih stanica su usljed impregnacije silicijem izrazito tvrde. Zahvaljujući tome, te biljke nisu ukusne, nemaju hranidbenu vrijednost, pa ih životinje i drugi predatori izbjegavaju kao hranu. Silicij se taloži i u stijenkama stanica koje grade žarne dlake koprive (rod *Urtica*) pa se one i na najmanji dodir lome.

U sastav stanične stijenke mogu ulaziti i ioni Ca^{2+} , posebno kada je riječ o starijim stanicama ili stanicama na periferiji biljnog organizma. Njihova uloga u funkcioniranju stanične stijenke, ali i stanice u cjelini je izuzetno velika jer doprinose kompaktnosti i jačanju strukture stanične stijenke, a što kao rezultat ima jačanje strukture biljne stanice. U staničnoj stijenci kalcij je obično prisutan u vidu Ca-pektinata i to najvećim dijelom u središnjoj lameli stanične stijenke.

Pojava ugradnje silicija i/li kalcija u stanične stijenke se javlja i kod mnogih biljnih vrsta iz porodice Equisetaceae i Poaceae koje su česti dio flore livada i pašnjaka. Upravo zbog navedenog preporučuje se livade s takvim botaničkim sastavom kositi prije nego što procvjetaju jer kasnije te biljke zbog jake mineralizacije ogrube, što umanjuje kvalitetu sijena.

Osluznjavanje. Osluznjavanje (gelifikacija) je sekundarna promjena stanične stijenke pri kojoj dolazi do njenog potpunog ili djelomičnog preobraćanja u sluz. S obzirom na hemijski sastav, sluzi pripadaju heteropolisaharidima u čiji sastav mogu ulaziti različiti ugljikohidrati, no prevladavaju pentozani i heksozani. Osnovna karakteristika sluzi je da upijaju višestruko više puta vode u odnosu na svoju masu, što u velikoj mjeri diktira i njihovu funkciju u organizmu.

U biljnom svijetu osluznjavanje se može javljati kao prirodan i patološki proces. Primjer prirodnog procesa je nakupljanje sluzi u stijenkama sjemena različitih biljnih vrsta poput lana, krastavca i bokvice. Svrha osluznjavanja njihovih stijenki s jedne strane može biti upijanje vode čime se sjeme štiti od isušivanja, a s druge strane sluzi mogu poslužiti i kao supstrat za dobivanje energije što proklizalom sjemenu omogućuje neko vrijeme razvoj (kod sjemena rogača). Interesantno je i da su stanice korijenove kape u pravilu obložene sluzi, a uloga tog tipa osluznjavanja je ublažiti dodir korijenove kape s česticama tla, čime se korijenu omogućava lakše prodiranje u dubinu. Bez sluzi, vršni dijelovi korijena bi se vrlo brzo oštetili, što bi se posljedično negativno odrazilo na razvoj cijele biljke te vrlo vjerovatno dovelo u pitanje i egzistenciju biljke na određenom staništu.

Osluznjavanje se javlja i kod stabala mnogih voćnih vrsta (trešnje i šljive), a manifestira se tzv. gumozisom, ljepljivom masom koja prekriva dio grane ili debla koje je oštećeno. S obzirom da je inicijator stvaranja gumozisa ozljeda uzrokovana napadom nekog patogena ili negativnim utjecajem određenog vanjskog faktora, ovaj tip osluznjavanja se smatra patološkim procesom.

3.3.2. Fiziološki aktivne materije

Fiziološki aktivne materije/tvari u biljnim stanicama su sve one tvari koje je protoplast biljne stanice proizveo, a koje u određenim uvjetima stimulatивно ili inhibitorno djeluju na fiziološko-biokemijske procese u biljci. Njihovo djelovanje rezultira prvo metaboličkim promjenama unutar biljke, a zatim i morfološkim.

U fiziološki aktivne tvari koje producira protoplast (protoplasma) biljne stanice spadaju enzimi, fitohormoni, vitamini, antibiotici i fitoncidi.

3.3.2.1. Enzimi

Enzimi/fermenti su specifični organski spojevi koji nastaju u stanicama s ciljem ubrzavanja hemijskih reakcija u organizmu. Zbog navedenog se vrlo često nazivaju i biokatalizatorima.

Koliki je značaj enzima za funkcioniranje organizma najbolje govori podatak da su reakcije katalizirane enzimima u pravilu barem hiljadu puta brže od nekataliziranih reakcija ili reakcija koje su katalizirane hemijskim katalizatorima. Osim toga, enzimi svoje djelovanje iskazuju u postojećim fiziološkim uvjetima u biljnim stanicama, dok je za djelovanje hemijskih katalizatora neophodno obezbijediti posebne uvjete koji su često neostvarivi u organizmu. Enzimi također za razliku od hemijskih katalizatora pokazuju visoku specifičnost prema supstratima na koje djeluju, a to omogućuje da se važni biološki procesi, poput sinteze proteina ili nukleinskih kiselina, odvijaju gotovo bez pogreške.

Prema hemijskom sastavu enzimi su proteini, a većina ih djeluje tek uz prisutnost tzv. kofaktora. Obično ulogu kofaktora imaju ioni metala ili neke organske molekule (koenzimi), uz napomenu da se neki koenzimi samo privremeno vežu na enzim, dok se drugi, koji se nazivaju prostetičkim grupama, vežu trajno. Ako enzim sadrži kofaktor, njegov proteinski dio naziva se apoenzimom, iz čega proizlazi da apoenzim i kofaktor zajedno čine holoenzim tj. potpuni, aktivni enzim.

Ime enzima oblikuje se prema reakciji koju ubrzava uz dodatak sufiksa -aza. Na primjer; amilaza katalizira razgradnju amiloze, lipaza razgradnju lipida, peroksidaza razgradnju vodik peroksida.... i tako redom.

Prema međunarodnoj klasifikaciji enzimi se dijele u šest osnovnih grupa: oksidoreduktaze, transferaze, hidrolaze, liaze, izomeraze i ligaze, a podjela je napravljena upravo prema vrsti reakcije koju određeni enzim ubrzava. Tako oksidoreduktaze ubrzavaju redoks reakcije (oksidaze, dehidrogenaze), transferaze prijenos funkcionalnih grupa (aminotransferaze), hidrolaze razgradnju različitih spojeva (proteaze, celulaže, pektinaze), liaze kidanje kovalentnih veza (aldolaze, dekarboksilaze), izomeraze izomerizaciju, a ligaze stvaranje kovalentne veze (C–O, C–S, C–N ili C–C) što je praćeno hidrolizom pirofosfatne veze u adenosin-trifosfatu ili sličnom nukleotidu (karboksilaze, sintetaze).

Enzimi su vrlo efikasni. Za ubrzanje reakcije potrebna je vrlo mala količina enzima, a njegova katalitička sposobnost izražava se brojem izmjene tj. brojem molekula supstrata koje enzim obradi u jedinici vremena. Za većinu enzima to je nekoliko desetaka hiljada u minuti. Ukoliko su pH i temperatura medija u kojem se enzim nalazi optimalni za njegovo djelovanje, efikasnost enzima će biti veća.

Enzimi su također i vrlo specifični jer djeluju uglavnom samo na jedan supstrat pri čemu dolazi samo do jedne reakcije, dakle, nema sporednih reakcija. Dio enzima odgovoran za reakciju naziva se aktivni centar, a njegov oblik prilagođen je supstratu na koji enzim djeluje, nešto slično sistemu 'ključ-brava'. Vezujući se za supstrat enzimi snižavaju energiju aktivacije pojedine reakcije, te na taj način ubrzavaju prelazak supstrata u odgovarajući produkt. Pri tome enzimi iz reakcije izlaze nepromijenjeni, što im omogućava da se odmah nakon završetka jedne reakcije, uključe u drugu. Ovdje je isto važno napomenuti da enzimi ne mijenjaju relativne energije reaktanata i produkata, već mijenjaju energiju aktivacije koja utječe na brzinu reakcije. Enzimi ne mijenjaju niti ravnotežu reakcije, što znači da enzim koji ubrzava reakciju u smjeru supstrat → produkt, može ubrzavati i reakciju u obrnutom smjeru tj. u smjeru produkt → supstrat. U kojem smjeru će reakcija ići ne ovisi o enzimu, već o razlici u energijama između osnovnih stanja supstrata i produkata. Ako je razlika negativna, ravnoteža je usmjerena u pravcu nastajanja produkata i obrnuto.

Većina enzima djeluje unutar stanice u kojoj se stvara (unutarstanični enzimi), ubrzavajući u njoj odgovarajuće metaboličke procese. Neki se pak enzimi stvaraju unutar stanice, a zatim izlučuju izvan stanice (izvanstanični enzimi), gdje iskazuju svoje djelovanje (celulaze i određene oksidaze).

3.3.2.2. Fitohormoni

Pod pojmom fitohormona podrazumijevaju se fiziološki aktivne materije male molekulske mase koje se sintetiziraju unutar biljke, a za cilj imaju da stimuliraju, inhibiraju ili na neki drugi način mijenjaju tok fizioloških procesa u biljci. Zajednička osobina svih fitohormona je da djeluju u vrlo niskim koncentracijama i to gotovo uvijek izvan mjesta nastajanja. Iako je pojam hormon preuzet iz animalne fiziologije, fitohormone ne treba poistovjećivati sa

animalnim hormonima. Za razliku od njih, fitohormoni se ne stvaraju u posebnim žlijezdama, nisu specifični u pogledu stanica na koje djeluju, a ni njihov transport i mehanizam djelovanja nije uvijek jasno determiniran. Ipak, s obzirom da fiziološki aktivne materije stvorene u biljci uglavnom djeluju izvan mjesta nastanka i to tako da utječu na fiziološke procese u biljci, za opis navedenih materija opravdan je naziv hormoni. Inače, sama riječ hormoni vuče porijeklo iz grčkog jezika, gdje riječ 'hormain' znači potaknuti ili stimulirati. Za uvođenje ovog termina u biljnu fiziologiju zaslužan je naučnik Fitting koji je 1907. godine, na osnovu prethodnih istraživanja, supstance odgovorne za stimulaciju fizioloških procesa u biljci nazvao fitohormonima.

Fitohormoni imaju mnogostruku ulogu u biljnom organizmu. Osnovni procesi koji čine razvoj neke biljke (dioba stanica, produženi rast, diferencijacija i morfogeneza) su direktno regulirani hormonima. Osim što su regulatori razvoja biljaka, fitohormoni su i elementi signalnog sustava pomoću kojeg biljke primaju, prenose i obrađuju podražaje iz okoliša. Sposobnost prepoznavanja signala iz okoline, te prilagođavanje rasta i razvoja biljke ekološkim faktorima jedan je od ključnih preduvjeta opstanka biljaka, a ono se ostvaruje upravo zahvaljujući postojanju i djelovanju biljnih hormona. Fitohormoni imaju i ulogu koordinacije između stanica, tkiva i organa, tako da se za njih često koristi naziv i hemijski glasnici.

Biljni hormoni obuhvaćaju nekoliko grupa ili vrsta spojeva koji se međusobno razlikuju, kako po hemijskim svojstvima, tako i po fiziološkom djelovanju. Postoje tri grupe biljnih hormona koje uglavnom stimulativno utječu na fiziološke procese u biljci, a to su auksini, citokinini i giberelini. Veliki utjecaj na fiziološke procese tokom razvoja biljke imaju i etilen i abscizinska kiselina, no ove dvije vrste hormona iskazuju uglavnom inhibitorno djelovanje na fiziološke procese u biljci. Fitohormonima pripadaju i druge grupe spojeva: brasinosteroidi, jasmonati, oligosaharini, signalni peptidi, salicilna kiselina i poliamini, ali je njihov značaj i sadržaj u biljci dosta manji u odnosu na prvih pet navedenih biljnih hormona.

Auksini. Auksini se definiraju kao organski spojevi male molekulske mase koji nastaju u vršnim dijelovima izdanka, a imaju sposobnost da u vrlo malim količinama, izvan mjesta nastajanja, stimuliraju fiziološke procese koji dovode do rasta stanice i biljke u cjelini.

Auksini su prvi otkriveni biljni hormoni, pa samim time i najpoznatiji naučnoj i široj javnosti. Ekstrakciju auksina iz biljnog materijala, a zatim i njegov učinak na poticanje rasta biljke utvrdio je Went 1928. godine preko tzv. Avena testa (slika 62.). Avena test se sastojao u tome da su se odrezani vršni dijelovi koleoptile zobi stavljali na agar podlogu, a zatim su se na odsječeni dio koleoptile vraćali komadići agar podloge u kojima su prethodno bili vršni dijelovi koleoptile. Rezultati Avena testa su bili sljedeći: (1) savijanje koleoptile se događalo samo ako se na mjesto reza stavljala agar podloga u kojoj je

prethodno bio vrh koleoptile (što dokazuje postojanje i difuzijsko kretanje supstance odgovorne za rast), (2) savijanje koleoptile uvjetovano rastom stanice je bilo intenzivnije na strani suprotnoj od izvora svjetlosti gdje je prijenos auksina odnosno supstance odgovorne za rast ostvaren (što dokazuje da je upravo auksin odgovoran za rast), (3) kut savijanja proporcionalan je koncentraciji auksina u agar podlozi (što dokazuje da se njegov utjecaj na dužinski rast biljke može i mjeriti).



Slika 62. Avena test (slika preuzeta sa: [https://www.brainkart.com/article/Auxins---Natural-Plant-Growth-Regulators-\(PGRs\)_33136/](https://www.brainkart.com/article/Auxins---Natural-Plant-Growth-Regulators-(PGRs)_33136/))

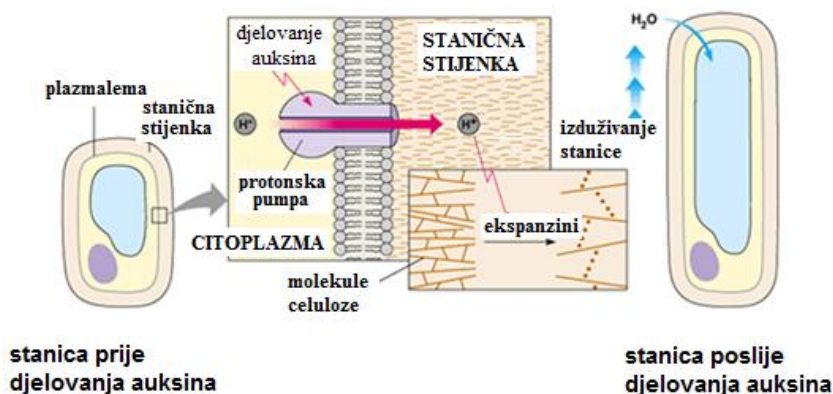
Ubrzo poslije Wentova Avena testa, uslijedili su brojni eksperimenti na drugim biljkama koji su također pokazali da i kod njih postoje supstance istog djelovanja. Napretkom tehnike i usavršavanjem metodologija za izoliranje hormona sredinom 30-tih godina 20. stoljeća je utvrđeno da je taj hormon (nazvan auksin) po svojoj hemijskoj strukturi indol octena kiselina (indol sirćetna kiselina) te da u biljci nastaje kao produkt metabolizma aminokiseline triptofan. Poslije su u biljkama otkriveni i drugi prirodni auksini (4-hlorindol-3-octena kiselina, feniloctena kiselina ...).

Danas se proizvode i brojni sintetski auksini koji imaju široku primjenu u poljoprivredi. Takvi auksini su na primjer indol-3-propionska kiselina, indol-3-maslačna kiselina i indol-3-piruvatna kiselina. Njihovim egzogenim dodavanjem biljci, moguće je mijenjati tok fizioloških procesa u biljci, a biljka ih, u odnosu na prirodne hormone, svojim enzimima ne mogu razgraditi. Stoga, sintetski proizvedeni auksini, imaju vrlo praktičnu primjenu u poljoprivredi, posebno u stimuliranju rasta adventivnog korijenja (rizogeneze), gdje učinak njihove primjene može vrlo brzo doći do izražaja.

Nakon otkrića i utvrđivanja hemijske strukture hormona auksina, a zatim i njihove sintetske proizvodnje, naučnici su objasnili i mehanizam njihovog djelovanja na rast stanice, a on se u osnovi očituje u sljedećem:

- Iz vršnih dijelova biljke (mjesta stvaranja) ili iz mjesta tretiranja, molekule auksina (indol octena kiselina (IAA)) se kreću difuzijski iz jedne stanice u drugu i to u ionskoj formi (IAA^-) ili u protoniziranom obliku, tj. u obliku koji na sebe veže vodikov ion (IAAH) što je češći slučaj.

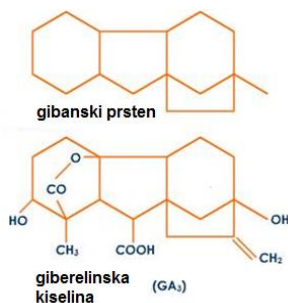
- Ulaskom u sljedeću stanicu, protonizirane forme IAA (IAAH) disociraju na IAA^- i H^+ , što postepeno dovodi do povećanja koncentracije H^+ u stanici.
- Kako svaka supstanca teži da se kreće iz područja više u područje niže koncentracije, tako i vodikovi ioni (protoni) preko proteinskog dijela membrane izlaze iz unutrašnjosti stanice u vanstanični prostor, tj. u prostor stanične stijenke (aktivira se protonska pumpa).
- Usljed navedenog, pH vrijednost u staničnoj stijenci naglo pada (pH 5.5), što stvara povoljnu sredinu za rad ekspanzina i enzima iz grupe celulaza koji počinju postepeno da razaraju strukturu stanične stijenke.
- Posljedica slabljenja veza unutar matriksa stanične stijenke je naglo ulaženje vode iz okolne sredine u stanicu, što stanicu dovodi u veliku opasnost jer od siline vode koja ulazi u stanicu može doći do njenog puknuća.
- Navedena dešavanja predstavljaju signal za aktivaciju odbrambenog mehanizma biljne stanice koji se zasniva na tome da se na DNK molekuli aktiviraju geni čijom ekspresijom će nastati proteini koji ulaze u sastav enzima neophodnih za sintezu pektina i drugih ugljikohidrata.
- Stvoreni pektini i ugljikohidrati iz mjesta sinteze (Golgijev kompleks) putem vezikula i mikrotubula putuju do stanične stijenke gdje se ugrađuju u 'rupe' nastale usljed razarajućeg djelovanja ekspanzina i celulaza na strukturu stanične stijenke, a sve sa ciljem da joj se što prije vrati stabilnost čime se ujedno osigurava strukturno jedinstvo biljne stanice. Kao rezultat svega navedenog dolazi do povećanja biljne stanice, a istoj nije narušen integritet.
- Međutim, ako je koncentracija stvorenog ili primijenjenog hormona isuviše visoka, razaranje stanične stijenke će biti znatno brže od kapaciteta stanice da je svojim odbrambenim mehanizmom stabilizira što će kao posljedicu imati puknuće stanice. Dakle, isti hormon u različitoj koncentraciji može iskazati i pozitivan i negativan učinak na biljku, što u velikoj mjeri ovisi o vrsti biljke i fazi razvoja u kojoj se biljka nalazi (slika 63.).



Slika 63. Mehanizam djelovanja auksina na rast stanice
(slika preuzeta sa: <http://biology4alevel.blogspot.com/>)

Giberelini. Giberelini su biljni hormoni koji na fiziološke reakcije u biljci iskazuju većinom stimulativni karakter. Naziv su dobili po gljivi *Gibberella fujikuroi* (Sawada) Wollenw. u kojoj su najprije otkrivene supstance s karakterističnim giberelinskim djelovanjem (izduživanje stanica). U gibereline se ubraja preko stotinu različitih spojeva, a osnovni kriterij za svrstavanje nekog spoja u gibereline, uz fiziološko djelovanje, jeste njegova hemijska struktura. Giberelini pripadaju širokoj grupi izoprenoidnih/terpenoidnih spojeva čija je osnovna karakteristika da sadrže izoprenske jedinice sastavljene iz pet ugljikovih atoma $(C_5H_8)_n$. Prema broju izoprenskih jedinica u molekuli, giberelini se ubrajaju u diterpenoide, što znači da su izgrađeni iz četiri izoprenske jedinice $((C_5H_8)_4)$ u vidu karakteristične giberelinske (gibanske) strukture sastavljene iz dva šesteročlana i dva peteročlana prstena (slika 64.). Međusobne razlike između pojedinih giberelina uvjetovane su stupnjem nezasićenosti, te brojem i položajem hidroksilnih i karboksilnih grupa unutar navedene strukture.

S obzirom na prisutnost karboksilnih grupa u sastavu, giberelini se mogu definirati i kao giberelinske kiseline koje se prema međunarodnim propisima označavaju kao GA_n , gdje n predstavlja redni broj dotičnog giberelina. Kako se koji giberelin otkrije tako mu se doda sljedeći broj, shodno redu otkrića.



Slika 64. Struktura giberelina
(slika preuzeta sa: <https://www.znanje.org/>)

Giberelini, kao i ostali biljni hormoni, imaju mnogostruko djelovanje. Proces u kojima je najviše izučavano fiziološko djelovanje giberelina odnose se na izduživanje internodija stabljike i pospješivanje klijanja sjemena.

U izduživanju internodija stabljike biljaka djelovanje giberelina se zasniva na poticanju transkripcije onih gena odgovornih za stvaranje strukturnih proteina koji pak uvjetuju produženi rast biljnih stanica, a posljedično i cijele stabljike. Tamo gdje giberelini nisu prisutni, ili ne postoje receptori za prihvaćanje giberelina i prenošenje signala do genoma, ti geni se ne uključuju, te reakcije stvaranja dodatnih strukturnih proteina ni ne započinju.

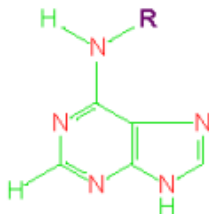
Drugo karakteristično fiziološko djelovanje giberelina je njegova sposobnost pospješivanja klijanja sjemena. Da bi sjeme moglo klijati nužno je da klica (embrij) primi dovoljno hranjivih supstanci. Hranjiva potrebna za početni razvoj

biljke, embrij u početnoj fazi svog razvoja dobiva iz hranjivog tkiva endosperma na način da se djelovanjem hidrolitičkih enzima to tkivo razgradi čime produkti njegove razgradnje postaju dostupni embriju. Sintezu hidrolitičkih enzima odgovornih za razgradnju endosperma (α -amilaza) upravo potiču giberelini i to na način da se stvaraju unutar embrija, a zatim difuzijski prenose do endosperma gdje pokreću lanac reakcija koji će dovesti do sinteze enzima potrebnih za razgradnju škroba. Konkretno, ulazanje giberelina u stanice endosperma je signal za aktivaciju gena u DNK molekuli odgovornog za stvaranje proteina koji ulazi u sastav enzima α -amilaze. U slučaju da se u embriju ne stvaraju giberelini, ne može doći ni do sinteze α -amilaze, a posljedično ni do razgradnje endosperma i klijanja sjemena.

Mnogi giberelini se danas sintetski proizvode, što omogućuje njihovu široku primjenu u poljoprivredi i prehrambenoj industriji. Prva značajnija primjena sintetskih giberelina ostvarena je u pivarskoj industriji, odmah po otkriću da giberelini stimuliraju sintezu hidrolitičkih enzima neophodnih za razgradnju škroba u endospermu sjemena. Utvrđeno je da dodatak giberelina omogućava brže i ujednačenije klijanje zrna pivskog ječma kod pripreme slada, što je znatno doprinijelo poboljšanju i pojeftinjenju proizvodnje piva.

Egzogeno dodani giberelini mogu također inhibirati rast korijena, potaknuti partenokarpiju (kod paradajza i krastavca), stimulirati bolji i krupniji razvoj plodova (kod vinove loze), potaknuti prijevremeno cvjetanje, prekinuti dormantnost sjemenki i omogućiti njihovo klijanje, te stimulirati rejuvenilizaciju, odnosno prijelaz biljke iz zrele faze u juvenilnu (kod bršljana).

Citokinini. Citokinini su biljni hormoni koji potiču diobu stanica (citokinezu), te im odatle i naziv. Osim diobe stanica, važni fiziološki učinci citokinina su usporavanje starenja biljke, kontrola morfogeneze, te poticanje rasta adventivnih pupova. U biljci nastaju na više mjesta: u vršnim dijelovima korijena, u embriju i plodu. Po svom hemijskom sastavu svi prirodni citokinini su N^6 -supstituirani derivati adenina (zeatin, izopentenil adenin), iz čega proizlazi da nastaju kondenzacijom adenina s odgovarajućim davateljem N^6 -supstituenta (obično je to neki izoprenoidni spoj) (slika 65.).



Slika 65. Struktura citokinina
(slika preuzeta sa: <https://www.znanje.org/>)

U biljnim stanicama se citokinini mogu nalaziti ili u vidu slobodnih baza ili vezani sa šećerima u odgovarajuće ribozide, ribotide ili glikozide. Specifičnost njihove hemijske strukture je u tome što imaju gotovo identičnu strukturu kao i nukleotidi koji grade nukleinske kiseline. Štoviše, dokazano je da se određeni citokininski aktivni ribonukleozidi javljaju kao komponente nekih vrsta tRNK molekula.

Danas se proizvode i sintetski spojevi koji pokazuju citokininsku aktivnost. Većina njih su također N⁶-supstituirani derivati adenina (benzil adenin, tetrahidropirani benzil adenin), premda postoje i iznimke kao što je spoj difenilurea koji ne predstavlja modifikaciju adenina, ali pokazuje određenu razinu citokininske aktivnosti.

Najbolje proučen učinak citokinina je njihov utjecaj na diobu stanica. Ovaj učinak je od presudnog značaja za opstanak biljaka u uvjetima kada one dožive neku povredu te upravo zahvaljujući citokininima biljka ima sposobnost da sama zatvori ranu i time spriječi ulazak različitih patogena u biljku. Sam mehanizam djelovanja citokinina na zatvaranje rane se odvija na sljedeći način:

- Na mjesto povrede biljka šalje citokinine iz mjesta stvaranja (najčešće korijena), a transport se u tom slučaju odvija preko ksilema.
- Ulazak citokinina u stanice oko mjesta ozljede, predstavlja signal da se u tim stanicama aktiviraju određeni geni na DNK molekuli čija će ekspresija dovesti do stvaranja proteina koji ulaze u sastav enzima potrebnih za replikaciju DNK molekule. Replikacija DNK molekule je uvertira u diobu stanica i ako do nje ne dođe nema ni diobe, a samim time ni stvaranja kalusa i zatvaranja rane.
- Ovdje treba napomenuti da biljka ne može istovremeno zatvoriti više rana na biljci jer nema toliko veliku količinu citokinina u sebi.

Primjena sintetski proizvedenih citokinina je u određenim granama poljoprivrede vrlo raširena. Vrlo važnu primjenu citokinini imaju u kulturi *in vitro* tj. u laboratorijskom uzgoju stanica, tkiva, organa i kompletnih organizama na umjetnim hranjivim podlogama. Takav proces bi bio nemoguć bez dodatka citokinina. Sintetski proizvedeni citokinini kao sastavni dio različitih preparata mogu poslužiti i za zatvaranje rana na biljkama nastalim usljed rezidbe ili iz nekog drugog razloga.

Etilen. Etilen je biljni hormon koji regulira završene stadije u razvoju biljke, a po svom hemijskom sastavu je nezasićeni ugljikovodik (alken). U biljci se nalazi u plinovitom stanju i jedini je biljni hormon koji je u stanju napustiti jednu i prijeći u drugu biljku. Etilen se najviše sintetizira u meristemskim tkivima, listovima i plodovima, premda se može stvarati i u drugim dijelovima biljke. Njegovu sintezu dodatno potiču različiti stresni uvjeti (suša, poplava, temperatura, ozljeđivanje biljke).

Tipični učinak etilena tokom razvoja biljaka je pospješivanje procesa dozrijevanja biljke, a sam mehanizam djelovanja se odvija na sljedeći način:

- U kasnijim fazama razvoja biljke dolazi do povišene koncentracije etilena u stanici.
- Povišena koncentracija etilena u stanici je signal za aktivaciju gena u DNK molekuli odgovornih za stvaranje proteina koji ulaze u sastav hidrolitičkih enzima.
- Ti enzimi razgrađuju gradivne komponente u stanici, što se u konačnici manifestira naglim dozrijevanjem tj. truljenjem ploda ili nekog drugog dijela biljke. Bez prisutnosti etilena, ti geni se ne uključuju, te reakcije razgradnje gradivnih komponenti niti ne započinju.

Spoznaja da etilen ubrzava dozrijevanje plodova je dovela do njegove velike komercijalne primjene. U poljoprivredi se sintetski proizveden etilen najviše koristi za ubrzavanje dozrijevanja plodova nakon berbe. Ova radnja ima smisla kod uzgoja voća koje se iz raznoraznih razloga mora ubrati prije optimalnog termina predviđenog za berbu. Takav slučaj je kod uzgoja banana koje se radi transporta moraju brati ranije ili kod poljoprivrednih kultura čija se berba plodova također mora obaviti ranije zbog potencijalno nepovoljnih vremenskih prilika. Sintetski proizveden etilen se može koristiti i za druge svrhe. Tako na primjer tretiranje voćnjaka sintetski proizvedenim etilenom može ubrzati opadanje listova, a što je korisno kod voćnjaka gdje se primjenjuje mehanizirana berba voća jer listovi mogu biti smetnja radu uređaja za berbu plodova.

Ponekad se u tehnologijama čuvanja plodova koriste i preparati koji blokiraju sintezu ili transport etilena pa se tako omogućuje dulje čuvanje plodova. Takvi preparati su aminoetoksivinihglicin (AVG) i 1-metil ciklopropan (MCP).

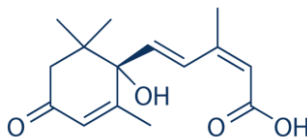
Apscizinska kiselina. Apscizinska kiselina kao hormon rasta otkriven je 1964. godine u Sjedinjenim Američkim Državama od strane Wareinga i sar. koji su uspjeli iz ekstrakta listova breze i javora izolirati aktivni spoj odgovoran za usporavanje, pa čak i zaustavljanje rasta pupoljaka. Tom spoju Wareing i sar. su dali naziv dormin. Gotovo u isto vrijeme Addicott i sar. su u Velikoj Britaniji uspjeli iz plodova pamuka izolirati materiju za koju su smatrali da je odgovorna za stimulaciju apscisije ili prijevremenog opadanja plodova, a navedenoj materiji dali su naziv apscisin. Hemijskom analizom tih dvaju spojeva (dormina i apscisina) utvrđeno je da se radilo o istoj materiji kojoj je potom dat službeni naziv apscizinska kiselina (ABA).

Po hemijskoj strukturi ABA je izoprenoidni spoj sastavljen iz tri izoprenske jedinice, odnosno 15 ugljikovih atoma (slika 66.).

Tipični učinak ABA-e tokom razvoja biljke je zatvaranje stoma pri visokim temperaturama. U slučaju da su stome pri visokim temperaturama otvorene, biljka bi izgubila veliku količinu vode transpiracijom te ih stoga u takvim uvjetima mora neko vrijeme zatvoriti. Sam mehanizam zatvaranja je uvjetovan

visokim nakupljanjem ABA-e u stanicama zatvaračicama koje okružuju stomin otvor. Porijeklo ABA-e u stanicama zatvaračicama je djelomično rezultat intenzivne sinteze ABA-e u hloroplastima stanica zatvaračica, a djelomično rezultat dotoka ABA-e iz korijena gdje se ovaj hormon u uvjetima suše intenzivno stvara. Kao rezultat povišene koncentracije ABA-e u citosolu stanica zatvaračica dolazi do otvaranja ionskih kanala na membranama stanica zatvaračica okrenutim prema susjednim stanicama. Kroz te kanale K^+ ioni zajedno s vodom napuštaju stanice zatvaračice što dovodi do splašnjavanja stanica zatvaračica, a samim time i do zatvaranja stoma.

Izuzev uloge u regulaciji vodnog režima u biljci, ABA potiče i održava dormantnost sjemenki i pupova, te utječe na brojne druge procese u biljkama djelujući najčešće kao antagonist giberelinima. Utvrđeno je također da se ABA značajnije nakuplja u završnim stadijima razvoja biljke (starenje, otpadanje listova, venuće cvjetova, dozrijevanje plodova), no njena uloga u navedenim procesima nije dokazana.



Slika 66. Struktura apscizinske kiseline
(slika preuzeta sa: <https://www.selleckchem.com/>)

3.3.2.3. Vitamini

Vitamini su organski spojevi male molekulske mase i raznovrsne strukture, a osnovna im je biološka karakteristika da su neophodni za pravilno funkcioniranje organizma. U ljudskom organizmu vitamini se ne mogu sintetizirati ili je razina njihove sinteze neadekvatna potrebama organizma, te ih je stoga potrebno unijeti ishranom. Izuzetak su samo vitamin K i B_7 (biotin) koji se sintetiziraju u crijevima organizma čovjeka zahvaljujući postojećoj mikroflori, te provitamin D (početni oblik vitamina D) koji se stvara u koži pod djelovanjem Sunčevih ultravioletnih (UV) zraka. Ljudski organizam također ima sposobnost stvaranja nekih vitamina iz prekursora tih vitamina, na primjer, vitamin A stvara se iz β -karotena, a vitamin B_3 (niacin) iz aminokiseline triptofan. Svi ostali vitamini se moraju unijeti ishranom, a oni se uglavnom sintetiziraju u biljkama, premda i hrana životinjskog porijekla sadrži neke vitamine.

Termin vitamin prvi put se spominje 1910. godine kada je Casimir Funk iz ljuski riže izdvojio spoj aminske strukture, za kojeg je potom utvrđen pozitivan učinak na liječenje bolesti živčanog sustava poznate pod nazivom 'beri beri'. Navedenom spoju dato je ime vitamin (lat. vita - život, amin - vrsta spoja). Nedugo potom u biljkama su identificirani i drugi spojevi koji iskazuju visoku

biološku aktivnost i pozitivan učinak na zdravlje čovjeka. Zbog specifičnog djelovanja isti su svrstavani u vitamine, iako mnogi od njih po svojoj hemijskoj strukturi ne pripadaju aminima.

Vitamini su se po redu otkrića označavali slovima (A, B, C, D...), a otkrivanjem novih strukturno srodnih spojeva s vitaminskim djelovanjem, slovima su se dodavali brojevi (npr. B₁, B₂, D₃). Takav se način označavanja vitamina upotrebljava i danas, ali uz slovne oznake često se koriste i nazivi koji upućuju ili na njihovu hemijsku strukturu (na primjer piridoksin, derivat piridina), ili na funkciju koju imaju u organizmu (na primjer vitamin C liječi skorbut pa se naziva i askorbinska kiselina).

Vitamini se dijele u dvije osnovne skupine: vitamine topljive u vodi (vitamini skupine B i vitamin C) i vitamine topljive u mastima (vitamin A, D, E i K).

Vitamini skupine B. U vitamine skupine B se ubrajaju: vitamin B₁ (tiamin), vitamin B₂ (riboflavin), vitamin B₃ (niacin), vitamin B₅ (pantotenska kiselina), vitamin B₆ (piridoksin), vitamin B₇ (biotin), vitamin B₉ (folna kiselina) i vitamin B₁₂ (cijanokobalamin). Većina vitamina skupine B su kofaktori različitih enzima koji sudjeluju u metabolizmu ugljikohidrata, masti, proteina i nukleinskih kiselina. Shodno navedenome i mali nedostatak ovih vitamina ima vrlo negativan učinak na metaboličke reakcije, a što se u organizmu čovjeka manifestira različitim oboljenjima (bolest 'beri beri' u slučaju nedostatka vitamina B₁, anemija u slučaju nedostatka vitamina B₉ i/li B₁₂ i tako redom). Čovjek vitamine skupine B nije u stanju sintetizirati, te ih stoga mora svakodnevno unositi u organizam. Najbolji prirodni izvori vitamina B kompleksa su pekarski kvasac, cjelovite žitarice, orašasti plodovi, mlijeko, jaja, meso, riba, voće i lisnato povrće.

Vitamin C. Otkriće vitamina C usko je vezano uz period traženja mogućnosti liječenja skorbuta, bolesti čiji je uzrok nedostatak ovog vitamina. Tačnije, uzrok ove bolesti je nemogućnost sinteze proteina kolagena za čiju je sintezu neophodan vitamin C. Nedostatak kolagena dovodi do nemogućnosti zarastanja rana, pucanja malih krvnih žila smještenih neposredno ispod površine kože, krvarenja desni, a u slučaju kroničnog nedostatka nastupa i smrt organizma. 1747. godine u pokušaju liječenja ove bolesti, James Lind je postigao uspjeh unošenjem plodova limuna u ishranu oboljelih. Oboljeli su naglo ozdravili, iako se konkretno nije znalo koja je supstanca odgovorna za navedeni učinak. Poslije je ustanovljeno da se isti učinak postiže korištenjem kupusa i plodova šipka u prehrani oboljelih. Međutim, tek 1928. godine je Szent-Györgyi uspio izolirati vitamin C iz listova kupusa, a ubrzo zatim vitamin C je izoliran i iz drugih namirnica biljnog porijekla. Namirnice bogate vitaminom C su plodovi šipka, paprike, crne ribizle, naranče, limuna, zatim listovi peršuna, kupusa, kelja, te većine ostalih kupusnjača. Zanimljivost vezana za sadržaj vitamina C u biljnim namirnicama je podatak da šipak ima oko 1 g vitamina C u 100 g ploda, što je

izuzetno visoka koncentracija ukoliko se napravi usporedba sa sadržajem vitamina C u drugim namirnicama. Prema podacima većine istraživača, najbližu vrijednost plodovima šipka imaju plodovi paprike i listovi peršuna gdje je sadržaj vitamina C u prosjeku oko 150 mg u 100 g namirnica.

Izuzev što je vitamin C bitan za sintezu kolagena i sprječavanje tzv. 'beri beri' oboljenja, on ima i vrlo važnu antioksidacijsku ulogu kako u biljnom organizmu tako i u organizmu čovjeka. Antioksidacijsku aktivnost u biljnom organizmu vitamin C ostvaruje na više načina: (1) reducira slobodne radikale, prvenstveno superoksidni i hidroksilni radikal na način da im preda nedostajući elektron, pri čemu se sam oksidira u dehidroaskorbinsku kiselinu; (2) koenzim je askorbat peroksidaze, enzima odgovornog za neutralizaciju H_2O_2 koji je preteča stvaranja izuzetno opasnih hidroksil radikala; i (3) sudjeluje u regeneraciji drugih neenzimskih antioksidansa; vitamina E, glutationa i β -karotena.

Vitamin A. Vitamin A je prvi otkriveni vitamin topljiv u mastima. Najčešći oblik vitamina A je retinol (vitamin A u užem smislu), premda se u organizmu mogu pojaviti i drugi oblici vitamina A kao što je retinal ili retinoična kiselina, no dosta rjeđe. Zajednička osobina svih navedenih oblika vitamina A je da pripadaju retinoidima tj. derivatima retinoične kiseline i da se u pravilu nalaze u hrani animalnog porijekla. U vitamin A se ubrajaju i različiti karotenoidi koji se stvaraju u biljkama, ali imaju sposobnost da se u organizmu čovjeka djelovanjem odgovarajućih enzima transformiraju u retinol (vitamin A). Najpoznatiji takav karotenoid je β -karoten, koji se često naziva i provitamin A.

Značaj vitamina A u organizmu čovjeka je izuzetno velik. Neophodan je za zdravlje očiju jer sudjeluje u stvaranju pigmenta rodopsina koji ima ključnu ulogu u prilagođavanju oka na svjetlost, a važan je i za kontrolu rasta i razvoja epitelnog tkiva čime značajno doprinosi imunitetu čovjeka jer dobro razvijeno epitelno tkivo predstavlja prvu učinkovitu barijeru protiv različitih patogena. Nadalje, vitamin A u organizmu čovjeka potiče diferencijaciju i proliferaciju T limfocita koji pomažu u zaštiti od virusnih infekcija, a dokazan je i pozitivan utjecaj vitamina A u zaštiti stanica od oštećenja nastalih usljed štetnog djelovanja slobodnih radikala.

Najznačajniji izvor vitamina A iz hrane animalnog porijekla su jaja, mlijeko i mliječni proizvodi, dok neke namirnice biljnog porijekla poput mrkve osiguravaju velike količine β -karotena iz kojeg u organizmu nastaje vitamin A.

Vitamin D. Vitamin D ima steroidnu strukturu, te se shodno njoj i načinu djelovanja opravdano može ubrojiti i u hormone. Glavni oblici vitamina D u organizmu čovjeka su vitamin D_2 (ergokalciferol) i vitamin D_3 (kolekalciferol).

Vitamin D_3 (kolekalciferol) je animalnog porijekla, a sintetizira se iz 7-dehidroholesterola (provitamina D_3) koji se pod djelovanjem ultraljubičastog zračenja prvo pretvara u provitamin D_3 , a koji potom spontanom izomerizacijom prelazi u vitamin D_3 . Namirnice bogate vitaminom D_3 su ribe (tuna, srdela,

skuša, bakalar, haringa, losos), rakovi i različiti plodovi mora, zatim goveđa jetra i žumanjak jajeta. Vitamin D₂ (ergokalciferol) je biljnog porijekla, a u većoj količini je prisutan u gljivama koje ga sintetiziraju iz ergosterola (provitamina D₂) i to također pod djelovanjem ultraljubičastog (ultravioletnog) zračenja.

Osnovna uloga vitamina D u organizmu čovjeka je pospješivanje iskorištavanja kalcija i fosfora iz probavnog sustava, što je neophodno za normalan rast kostiju. U slučaju njegovog nedostatka kod djece se javlja rahitis, dok se kod odraslih, taj nedostatak očituje lomljivijom i krhkom strukturom kostiju. Uočeno je također da pacijenti koji boluju od ulkusa želuca ili duodenuma imaju snižene vrijednosti vitamina D u krvi, iz čega se može zaključiti da vitamin D ima značajnu ulogu u održavanju zdravlja gastroenteralnog sustava. Nadalje, postoje istraživanja koja ukazuju na povezanost između sadržaja vitamina D u organizmu čovjeka i pojave neurodegenerativnih poremećaja, poput Parkinsonove bolesti, no ta povezanost još u dovoljnoj mjeri nije istražena, a samim time ni dokazana.

Vitamin E. Vitamin E je naziv za skupinu tokoferola i tokotrienola topljivih u mastima, a čija je zajednička osobina da pripadaju spojevima fenolne prirode te da imaju sličnu biološku aktivnost. Među njima, najveću zastupljenost i biološku aktivnost pokazuje spoj α -tokoferol te se isti stoga smatra sinonimom za E vitamin.

Biološka aktivnost vitamina E se manifestira u izraženom antioksidacijskom djelovanju. On sprječava oksidaciju masti i polinezasićenih masnih kiselina u staničnim membranama, te tako doprinosi jačanju imunološkog sustava svake stanice i organizma u cjelini. Ovaj vitamin je od iznimne važnosti i za normalnu funkciju spolnih žlijezda te integritet središnjeg živčanog sustava, pa se često naziva i vitaminom mladosti. Dokazano je također da je vitamin E nužan za pravilan razvoj mrežnice oka, te da štiti oko od katarakte. Široko je rasprostranjen u prirodi, a najviše ga ima u biljnim uljima, orašastim plodovima, sjemenkama, žumanjku jajeta, mlijeku i mliječnim proizvodima, te lisnatom povrću.

Vitamin K. Vitamin K predstavlja skupinu nekoliko spojeva neophodnih za sintezu proteina koji sudjeluju u koagulaciji (zgrušnjavaju) krvi. Dokazano je također da je vitamin K nužan za pravilan razvoj kostiju.

Po svojoj hemijskoj strukturi svi spojevi iz skupine vitamina K (K₁-K₇) pripadaju naftokinonima (nezasićenim cikličnim diketonima (C₁₀H₆O₂) izvedenim iz naftalena), uz napomenu da najveći značaj za metabolizam čovjeka imaju vitamin K₁ (fitomenadion) i vitamin K₂ (menakinon).

Namirnice bogate vitaminom K su grah, kupus, grašak, šparoga, krompir, mlijeko i kukuruzno ulje. Interesantan detalj je i da crijeva flora čovjeka može sintetizirati vitamin K, tako da je njegov nedostatak u organizmu vrlo rijedak.

3.3.2.4. Antibiotici

Antibiotici su produkti životne aktivnosti protoplasta biljnih stanica, a biljka ih stvara kako bi ojačala svoj odbrambeni sustav protiv bakterija, čime sebi osigurava veće šanse za opstanak na određenom staništu. Njihova produkcija je većinom svojstvena nižim biljkama (gljivama), no dokazano je da i više biljke produciraju različite supstance koje se po svom djelovanju na bakterije mogu svrstati u antibiotike.

Osnovno svojstvo antibiotika je da imaju moć zaustaviti (bakteriostatsko djelovanje) ili u potpunosti uništiti određene patogene bakterije (baktericidno djelovanje), a da pri tome ne štete u velikoj mjeri organizmu u kojem se nalaze. Ovo svojstvo je vrlo brzo iskorišteno u medicini, pa su se tako na primjer neke izuzetno opasne zarazne bolesti, kao na primjer tuberkuloza, zaustavile upravo zahvaljujući tretmanu zaraženih ljudi antibioticima. Osim u liječenju ljudi, antibiotici se često koriste kao konzervansi u prehrambenoj industriji ili kao dodatak stočnoj hrani, što je s jedne strane dobra stvar jer je znatno manja opasnost da se konzumenti takve hrane zaraze određenim patogenim bakterijama, no s druge strane pretjerana upotreba antibiotika dovodi do širenja antibiotske rezistencije među patogenim bakterijama te stvaranja otpornijih sojeva. Pojava otpornijih sojeva patogenih bakterija na antibiotike se sprječava propisnim doziranjem i izborom antibiotika, s tim da se usporedno radi i na proizvodnji novih antibiotika koji bi suzbili novonastale rezistentnije sojeve bakterija.

Prvi prirodni antibiotik je otkriven još davne 1928. godine i to zahvaljujući naučniku Flemingu koji je uspio izolirati penicilin iz gljive *Penicillium chrysogenum* Thom., a potom i dokazati njegovu učinkovitost u uništavanju određenih patogenih bakterija uzgojenih u odgovarajućoj hranjivoj podlozi. Poslije otkrića penicilina, otkriveno je niz drugih antibiotika koji se produciraju u biljkama poput streptomcina i eritromicina. Neki djeluju na specifičan soj bakterija, a neki poput hloramfenikola imaju vrlo širok spektar djelovanja, tj. uništavaju veliki broj različitih bakterija.

Mehanizam djelovanja putem kojeg određeni antibiotik može sprječiti ili zaustaviti rast bakterije je vrlo različit. Pojedini antibiotici to čine tako da onemogućavaju bakterijama sintezu stanične stijenke (penicilini, cefalosporini), pojedini inhibiraju DNK-girazu koja je neophodna za proces replikacije DNK molekule u stanicama bakterija (novobiocin i ciprofloksacin), a pojedini onemogućavaju biosintezu proteina u bakterijama (eritromicin i azitromicin).

Paralelno s otkrivanjem i upoznavanjem načina djelovanja određenog antibiotika, napredovala je i tehnologija uzgoja mikroorganizama što je stvorilo preduvjete za proizvodnju velike količine antibiotika u relativno kratkoj jedinici vremena. Razvoj tehnologije doveo je također i do stvaranja različitih sintetskih antibiotika, no njihova primjena u liječenju ljudi je u pravilu manje učinkovita u odnosu na prirodne antibiotike.

3.3.2.5. Fitoncidi

Fitoncidi su aktivne, uglavnom hlapljive materije koje izlučuju više biljke, a njihovo osnovno svojstvo je da djeluju nepovoljno na razvoj mikroorganizama, osobito bakterija. Stvaranjem i izlučivanjem fitoncida biljka nastoji ojačati svoj odbrambeni sustav protiv različitih oboljenja koje sa sobom nosi zaraza određenim patogenim bakterijama. Fitoncidi djeluju tako da zaustavljaju rast bakterija ili ih u potpunosti uništavaju, pa se stoga u naučnoj literaturi često nazivaju i antibioticima viših biljaka.

Produkcija fitoncida je karakteristična za brojne biljne vrste. Poznati fitoncidi u biljnom svijetu su alicin kojeg proizvodi bijeli luk (*Allium sativum* L.) α -pinen i mircen kojeg proizvode različite vrste borova (rod *Pinus*), te soforaflavanon kojeg proizvodi grmolika sofora (*Sophora flavescens* Ait.).

Veliki broj fitoncida koje biljka stvara se izlučuje putem lista u atmosferu, no neki fitoncidi se izlučuju i putem korijena. Interesantan detalj je da mnogi fitoncidi koji se izlučuju putem korijena negativno utječu na klijanje sjemenki koje se nalaze u blizini te biljke.

Dokazano je također da se stvaranje i izlučivanje fitoncida posebno intenzivira kada je biljka ozlijeđena, a razlog tome je nastojanje biljke da izlučivanjem fitoncida smanji mogućnost nakupljanja biljnih patogena u svojoj okolini, posebno oko mjesta ozljede. Koliki je utjecaj fitoncida na zaštitu okoliša najbolje govori podatak da na primjer jedan hektar borove šume može u jednom danu izlučiti u atmosferu približno 5 kg hlapljivih fitoncida, što gotovo sterilizira atmosferu u tom dijelu šume. Upravo to je jedan od osnovnih razloga zbog kojeg se ljudima, a posebno pacijentima oboljelim od napada patogenih bakterija, preporučuje odmaranje i boravak u crnogoričnoj šumi.

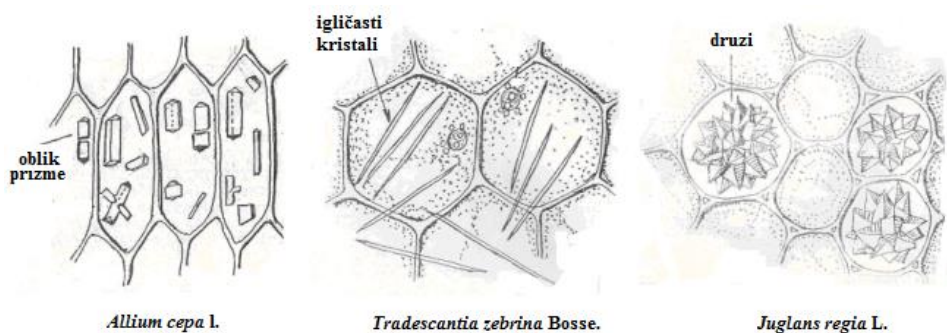
3.3.3. Kristali kalcijeva oksalata

Kristali kalcijeva oksalata su unutrašnji produkti životne aktivnosti protoplasta biljnih stanica, a u životu biljke imaju vrlo važnu ulogu i to prvenstveno u održavanju homeostaze kalcija u biljci. Naime, kalcij je esencijalan element za biljku i kao takvog biljka ga u većim ili manjim količinama, zavisno od tla u kojem se nalazi, usvaja putem korijena. Međutim, ukoliko koncentracije kalcija u biljnim stanicama dosegnu vrijednosti veće od 10^{-6} - 10^{-8} mol/l, tada kalcij za većinu stanica postaje toksičan i otežava uobičajeni tok odvijanja fizioloških procesa. U takvim situacijama biljka nastoji akumulirati višak aktivnog kalcija u stanicama, a to čini na način da formira kristale kalcijevih oksalata raznih oblika i veličina. Ti kristali ne ometaju fiziološke procese u biljci, a za nju samu su bezopasni.

Kristali kalcijeva oksalata imaju i niz drugih pozitivnih uloga u životu biljke: sudjeluju u detoksifikaciji teških metala (vežu na sebe toksične teške metale čineći ih neaktivnim), pružaju zaštitu od biljojeda (zbog oštine kristala biljojedi

se izlažu opasnosti da usljed konzumacije lišća biljke u kojima se nalaze kristali oštete dijelove svoga probavnog sustava), te učvršćuju tkivo (tkiva bez kalcija se meka i vrlo podložna propadanju).

U biljnim stanicama kristali kalcijeva oksalata se mogu javljati pojedinačno ili u nakupinama. Pojedinačni kristali kalcijeva oksalata imaju najčešće oblik prizme i tetraedra (listovi lukovice), oktaedra (listovi begonije), kocke (subepidermalne stanice krtole krompira) i igle (parenhimske stanice lista sobne lozice). U nakupinama se javljaju u vidu tzv. kristalnih druzi, okruglastih tvorevina nastalih udruživanjem većeg broja pojedinačnih kristala (parenhimske stanice peteljke oraha). Kod nekih biljnih vrsta (duhan, velebilje) se u pojedinim stanicama nakupljaju kristali kalcijevog oksalata u vidu velikog broja sitnih zrnaca (kristalni pijesak). Takve stanice se dosta razlikuju u odnosu na ostale, u prvom redu po zatvorenijoj boji. Šematski prikaz različitih oblika kristala kalcijeva oksalata u biljnim stanicama prikazan je na slici 67.



Slika 67. Različiti oblici kristala kalcijevog oksalata
(ilustracija - Prof. dr. Ljubomir Mišić)

3.3.4. Vakuola

Unutar biljne stanice se tokom njenog rasta i razvoja formiraju posebne tvorevine - vakuole. U mladim stanicama one su manjih dimenzija i ima ih više, no kako biljna stanica raste vakuole se povećavaju i stapaju jedna u drugu, pa se u starijih stanica u pravilu javlja samo jedna velika vakuola smještena u unutrašnjem dijelu stanice. Vrlo čest slučaj je da vakuola u kasnijim fazama razvoja biljne stanice zauzima i preko 90 % volumena stanice.

Postoje oprečna mišljenja oko toga kako vakuole nastaju. Pojedini naučnici smatraju da vakuole nastaju širenjem cisterni endoplazmatskog retikuluma, dok drugi smatraju da su začeci nastanka vakuole vezikule Golgijeva kompleksa. Postoje i mišljenja da cisterne endoplazmatskog retikuluma zajedno s različitim vezikulama sudjeluju u formiranju vakuole. Ono što je neosporno je da ih u meristemskim stanicama nema, te da se formiraju nakon prestanka diobe stanica, tj. tokom njihovog diferenciranja i rasta.

U svojoj osnovi vakuola predstavlja manji ili veći prostor u biljnoj stanici unutar kojeg se nalazi voda i u njoj otopljeni ili dispergirani različiti produkti metabolizma stanice. Ta tekućina unutar vakuole se naziva stanični sok.

Premda je smještena u unutrašnjosti stanice, vakuola je od citoplazme jasno odijeljena tonoplastom. Tonoplast je membrana koja istovremeno razdvaja i spaja citoplazmu i vakuolu, a to postiže zahvaljujući selektivnoj propustljivosti, odnosno zahvaljujući svojoj sposobnosti regulacije kretanja materija i iona iz citoplazme u vakuolu i obrnuto. Interesantno je da je svojstvo selektivne propustljivosti kod tonoplasta jače izraženo u odnosu na plazmalemu, što znači da nešto što je plazmalema propustila ili što može proći kroz plazmalemu, ne mora proći kroz tonoplast. U procesu kretanja materija kroz tonoplast, vakuole često služe kao krajnje mjesto deponiranja određenih metabolita proizvedenih u citoplazmi stanice. Stoga se vakuola naziva skladišnom organelom stanice.

Hemijski sastav staničnog soka unutar vakuole je vrlo različit, čak i unutar stanica istog tkiva. Tako na primjer u specijaliziranim stanicama pojedinih tkiva se intenzivno akumulira samo jedan metabolit protoplasta biljne stanice (taninske vakuole, uljne vakuole...), premda većina biljnih stanica sadrži vakuole unutar kojih se nakuplja iznimno velik broj različitih metabolita. Neki od značajnijih metabolita koji se akumuliraju u staničnom soku su glikozidi, alkaloidi, tanini, organske kiseline i različite mineralne soli. Sve te navedene metabolite je protoplast biljne stanice u ranijoj ili kasnijoj fazi svog života proizveo te iz različitih razloga privremeno ili trajno uskladištio u vakuoli.

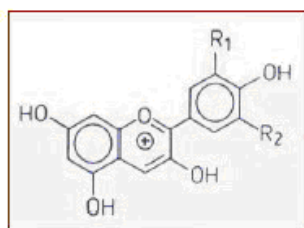
Kod pojedinih biljnih vrsta stanični sok unutar vakuole sadrži i određene pigmente poput antocijana, antohloro i antofeina.

Antocijan je pigment koji je zastupljen u vakuolama stanica kod različitih dijelova biljke: cvjetova, listova, stabljike, plodova i korijenja. Strukturno promatrano, antocijan je glikozid aglikona antocijanidina i određene šećerne komponente. Utvrđeno je da čak pet šećera mogu biti u sastavu antocijana: glukoza, ramnoza, ksiloza, galaktoza i arabinoza. Najpoznatiji antocijani u prirodi su glikozidi sljedećih antocijanidina: pelargonidina, cijanidina, delfinidina, peonidina i malvidina.

Značajna karakteristika antocijana je da im se boja mijenja ovisno o pH vrijednosti staničnog soka. U kiselom su ambijentu obično crveni, dok su u alkalnom plavi. Očito je da promjena pH vrijednosti narušava strukturu antocijanidina, usljed čega se mijenjaju apsorpcijski i emisijski spektri novonastalih spojeva, o čemu u suštini i ovisi boja objekta na koji svjetlost pada.

Boja antocijana zavisi i od broja hidroksilnih grupa u strukturi (slika 68.). Plavo obojenje je intenzivnije što je prisutno više OH grupa u strukturi. Tako na primjer osnovni pigment jagode (pelargonidin) ima samo jednu hidroksilnu grupu vezanu na treći prsten i narančastocrvene je boje, cijanidin (pigment kupine) ima dvije hidroksilne grupe i zatvoreno plave je boje, dok delfinidin

(pigment borovnice i ljubičice) ima čak tri hidroksilne grupe vezane na prsten i intenzivno plave je boje. Naime, više hidroksilnih grupa omogućava i veću mogućnost stvaranja metaloantocijana, kompleksnih spojeva antocijana s metalnim ionima (Fe^{3+} , Al^{3+}). Ovi spojevi reflektiraju plavi dio vidljivog dijela spektra. Posljedica toga je plava boja nastalih spojeva, a s tim u vezi i boja latica odnosno onih biljnih organa gdje se ti antocijani nalaze. Ukoliko su hidroksilne grupe u prstenu određenog antocijana metilizirane ($\text{O}-\text{CH}_3$) kao što je slučaj u molekuli malvidina i peonidina (pigmenata grožđa) javlja se intenzivnije ljubičasto obojenje.



Antocijanidini	R ₁	R ₂
pelargonidin	H	H
cijanidin	OH	H
delfindin	OH	OH
peonidin	OCH ₃	H
malvidin	OCH ₃	OCH ₃

Slika 68. Antocijanidini (slika preuzeta sa: <https://repozitorij.mefst.unist.hr/>)

Antohlor je skupni naziv za pigmente žute boje koji su po strukturi vrlo slični antocijanima, no u odnosu na njih manje su rašireni u biljnom svijetu. Poznati antohlorni pigmenti su izolikviritigenin, butein, robtein, okanin i sulfuretin. Većinom su prisutni u laticama različitih biljnih vrsta, premda mogu biti zastupljeni i u drugim dijelovima biljke. Žuta boja korijena sladića (*Glycyrrhiza glabra* L.), te žuta boja kore limuna (*Citrus limon* (L.) Burm.) upravo potječe od antohlornih pigmenata. Osim što daju žutu boju različitim dijelovima biljke, antohlorni pigmenti u velikoj mjeri doprinose imunološkom sustavu biljaka, prvenstveno iz razloga jer djeluju kao antioksidansi.

Antofein je pigment tamno mrke boje, no u biljnom svijetu je znatno manje prisutan promatrano u odnosu na antocijane i antohlorne pigmente. Mrke linije ili mrlje na cvjetnim dijelovima pojedinih biljnih vrsta potječu od prisutnosti antofeina.

Uz pigmente i sve prethodno nabrojane sastavne dijelove staničnog soka, vakuola u sebi može sadržavati i različite rezervne hranjive materije (ugljikohidrate, proteine i masti), koje se po potrebi mogu uključiti u metabolizam biljke i iskoristiti za dobivanje energije.

Značaj vakuole, odnosno staničnog soka, za biljnu stanicu je višestruk. U njoj se skladište različiti korisni produkti metabolizma stanice, ali također i otpadne toksične tvari koje uskladištene u vakuoli ne mogu nauditi metabolizmu stanice. Shodno tome, vakuola ne samo da je značajna kao deponija korisnih metabolita, već je značajna i s gledišta zaštite stanice.

4. Histologija

Tokom svog povijesnog razvoja, biljke su prošle dug put; od nekadašnjih prokariotskih i jednostavnih eukariotskih oblika života do današnjih složenih visokodiferenciranih sustava. Visokom stupnju diferencijacije biljnog tijela najviše je doprinio prijelaz biljaka iz vode na kopno tj. iz relativno jednoobraznih uvjeta življenja u vodenoj sredini u vrlo složene uvjete življenja na kopnu, a na koje se trebalo aklimatizirati i adaptirati. Kod nekih biljaka su te promjene bile manje izražene, a kod nekih više, no neupitno je da je svaka takva promjena nastala radi prilagodbe biljke novim uvjetima staništa. Tamo gdje su uvjeti življenja bili složeniji dostignut je viši stupanj morfološke diferenciranosti biljnog tijela, a shodno dostignutome morfološkom stupnju organiziranosti, biljni organizmi se dijele na protofite, talofite i kormofite.

Protofiti su grupa biljaka najnižeg stupnja morfološke organizacije. U protofite spadaju jednostanični biljni organizmi te stanični sklopovi izgrađeni od vrlo labavo povezanih stanica (cenobije i plazmodije).

Jednostanični biljni organizmi su, kako im i sam naziv kaže, organizmi koji sadrže samo jednu stanicu. Neki predstavnici ove grupe imaju vrlo jednostavnu građu stanice bez posjedovanja čvrste stanične stijenke (Euglena) dok neki imaju složeniju građu stanice (zelene alge iz roda *Chlorococcus*, *Chlamydomonas*...).

Cenobije predstavljaju labilni kompleks manjeg ili većeg broja stanica koje su u morfološkom i fiziološkom pogledu potpuno samostalne, tako da ih u organizacijskom smislu ne treba posebno izdvajati od jednostaničnih organizama. Nastaju na način da prilikom diobe stanica (jednostaničnih organizama) dolazi do stvaranja više zasebnih stanica koje su potpuno samostalne, ali su međusobno ostale povezane ili određenim izlučevinama protoplazme ili prvobitnom staničnom stijenkom. Cenobije se javljaju kod modrozelenih algi iz roda *Gleocapsa* i *Nostoc*, te kod nekih algi kremenjašica.

Plazmodije predstavljaju sluzave protoplazmatične mase koje u sebi sadrže više jezgri/jedara, a javljaju se kod tzv. gljiva sluzavki (*Myxomycetes*). Veličina plazmodija može biti izuzetno mala (mikroskopskih dimenzija), ali i poprilično krupna (veličine većeg tanjira). Također i njihova boja znatno varira; od providnih do izrazito jarkih boja. Zahvaljujući sluzavosti plazmodije su u stanju pokretati se, te tako sebi prikupljati hranu. Osim u potrazi za hranom kretanje plazmodija se ostvaruje i u vrijeme spolne zrelosti gljiva. Nasuprot tome, u određenim životnim situacijama (prilikom prelaska na suha staništa) plazmodije se pretvaraju u spore i u tom obliku se zadržavaju sve dok se ne stvore povoljniji uvjeti življenja.

Talofiti (steljnače) su skupina biljnih organizama na višem stupnju organizacije u odnosu na protofite. Osnovna zajednička karakteristika svih talofita je da su to višestanični biljni organizmi čije tijelo (talus ili steljka) nije raščlanjeno na tkiva i organe već je homogeno po svom izgledu iz čega proizlazi

da talofiti imaju vrlo nizak stupanj morfološke diferenciranosti. Ipak, s obzirom da su stanice u sklopu talusa čvrsto povezane i da među njima u pravilu postoji određena podjela rada smatraju se naprednijim oblikom organizacije u odnosu na cenobije te protofite općenito.

U talofite spadaju višestanične alge, gljive i lišajevi, premda ovu klasifikaciju kao i samu definiciju talofita treba shvatiti uvjetno. Naime, u starijim, danas nevažećim sustavima biljnog svijeta, u okviru tzv. nižih biljaka ubrajao se širok raspon organizama; od jednostaničnih bakterija do različitih višestaničnih skupina biljaka (algi, gljiva i lišajeva). Prema sadašnjoj važećoj klasifikaciji, iz biljnog svijeta su izuzeti organizmi bez pravog jedra (bakterije i modrozeleni alge) te alge i gljive, pa se shodno tome talofiti ni ne mogu smatrati posebnom kategorijom biljaka. Neovisno o navedenom, zbog filogeneze, odnosno proučavanja srodničkih odnosa između bakterija, algi i viših biljaka, talofiti se vrlo često kod tumačenja evolucijskog razvoja biljaka, posebno s gledišta morfološke diferenciranosti biljnog tijela, opisuju kao posebna skupina biljnih organizama.

Sam oblik tijela koji odlikuje talofite nastao je na dva načina: stapanjem ranije slobodnih pojedinačnih stanica (agregacijski skupovi stanica) te nepotpunim odvajanjem stanica ćerki od stanice majke poslije stanične diobe (pravi višestanični talus).

Agregacijski skupovi stanica u suštini predstavljaju organiziranu nakupinu stanica koje su prethodno obitavale zajedno. Premda se radi o višestaničnom organizmu u kojem su stanice međusobno povezane citoplazmatskim nitima u jednu cjelinu (što nije slučaj sa cenobijama) ovaj oblik organizacije biljnog tijela nije mnogo napredniji u odnosu na cenobije iz razloga što među stanicama koje grade agregacijske skupove nije došlo do podjele rada. Agregacijski skupovi kao oblik biljnog tijela je karakterističan za zelene alge iz roda *Pediastrum*. Savršeniji oblik organiziranog nakupljanja stanica u odnosu na agregacijske skupove su tzv. stanične kolonije. Njihova glavna odlika je da postoji podjela rada među stanicama koje grade kolonije, tako da jedne služe za ishranu kolonije, a druge za razmnožavanje. Ovakav oblik organizacije biljnog tijela je prisutan kod algi iz roda *Volvox*.

Talusi višeg organizacijskog stupnja u odnosu na agregacijske sklopove i višestanične kolonije su pravi višestanični talusi u okviru kojih se mogu razlikovati talusi nitaste građe i talusi izgrađeni iz prividnih tkiva. Nitasti talusi su građeni od stanica nastalih uzastopnim transverzalnim diobama pri čemu iste formiraju niti koje mogu biti i razgranate. Ovakav oblik organizacije biljnog tijela je prisutan kod nekih zelenih (*Chlorophyta*), crvenih (*Rodophyta*) i smeđih algi (*Phaeophyta*). Talusi izgrađeni iz prividnih tkiva se smatraju najdiferenciranijim tipom građe talofita. Naime kod ovih talusa došlo je do diferenciranja posebnih kompleksa stanica koje obavljaju određenu fiziološku funkciju, a što u suštini i jeste po svojoj definiciji tkivo. Tako se na primjer kod

nekih mrkih (smeđih) i crvenih algi od stanica smještenih u perifernim dijelovima talusa stvaraju kompleksi stanica koji imaju isključivo zaštitnu ulogu, dok se od stanica smještenih u unutrašnjosti talusa formiraju kompleksi stanica koji obavljaju mehaničku, provodnu ili skladišnu funkciju. Ipak, i pored takve građe, ovakav oblik organizacije biljnog tijela nije toliko histološki diferenciran da bi se mogao ubrojiti u kormofite, već sve ostaje na razini talofitske organizacije, preciznije na razini pseudotkiva.

Kormofiti (stablašice) imaju najviši stupanj organizacije biljnog tijela. Kod njih je biljno tijelo jasno raščlanjeno na vegetativne i generativne organe koji su izgrađeni od pravih tj. potpuno diferenciranih tkiva. U kormofite spadaju mahovine, paprati i sjemenjače (golosjemenjače i skrivenosjemenjače). Među njima, mahovine (Bryophyta) su na najnižem stupnju razvoja iz razloga jer njihovo tijelo nije diferencirano na pravi izdanak i korijen što je osnovno obilježje kormofita. Umjesto korijena mahovine imaju tzv. rizoide koji im služe za pričvršćenje za podlogu i upijanje vode i mineralnih tvari. Također, posjeduju stabalce i listiće, ali bez formiranih provodnih tkiva u njima.

Najstariji kormofiti koji su posjedovali razvijen provodni sustav, te pravi korijen i izdanak bile su papratnjače (Pteridophyta). Premda imaju složeniju građu u odnosu na mahovine, papratnjače su na dosta nižoj razini morfološke diferenciranosti u odnosu na sjemenjače iz razloga što nemaju mogućnost stvaranja sjemena, već se razmnožavaju sporama, a to je odlika i mahovina.

S obzirom na složenost svoje građe sjemenjače (Spermatophyta) se nalaze na najvišem stupnju evolucijskog razvoja biljaka. Za razliku od papratnjača, sjemenjače imaju razvijen cvijet te sposobnost stvaranja sjemena kao organa za razmnožavanje, a ovisno o položaju sjemenog zametka razlikuju se golosjemenjače i skrivenosjemenjače. Sjemeni zameci kod golosjemenjača stoje otvoreno na plodnim listovima (češeri), dok su kod kritosjemenjača sjemeni zameci zatvoreni u plodniku tučka cvijeta.

Sjemenjače su najbrojnija skupina unutar biljaka i s fitocenološkog gledišta imaju dominantno mjesto u izgradnji današnje vegetacije jer na njih otpada oko 98 % biljnog pokrova na planeti Zemlji.

Zajednička odlika kormofita, neovisno o njihovom načinu razmnožavanja, je da im je tijelo izgrađeno od pravih tkiva koja se s obzirom na oblik i diferencijaciju stanica mogu podijeliti na monomorfna i polimorfna tkiva. Monomorfna tkiva su uglavnom izgrađena od stanica koja se po svom obliku nikako ili vrlo malo razlikuju, a primjer takvih tkiva su mehanička tkiva (kolenhim i sklerenhim) te većina parenhimskih ili osnovnih tkiva. Ukoliko se unutar takvih tkiva pojave neke stanice koje se svojim oblikom, veličinom ili hemijskim sastavom značajno razlikuju od ostalih stanica, onda se one nazivaju idioblastima. Primjer idioblasta su sklerenhimske stanice smještene u parenhimskim tkivima plodova nekih voćnih vrsta ili stanice koje u sebi sadrže

tanine, sluzi ili eterična ulja, a koje su smještene najčešće u parenhimskim tkivima listova biljaka.

Za razliku od monomorfnih, polimorfna tkiva podrazumijevaju tkiva koja se sastoje od više različitih elemenata, odnosno stanica. Tipična polimorfna tkiva su provodna tkiva (ksilem i floem). Sastavni dijelovi ksilema; traheje, traheide, parenhim ksilema te kod pojedinih biljnih vrsta libriform vlakna, se međusobno po svojoj morfološkoj građi značajno razlikuju, no neovisno o tome njihova uloga je usmjerena ka istom cilju, a to je osigurati nesmetan protok vode i mineralnih tvari od korijena ka listu. Isti slučaj je i s floemom. On je također izgrađen od različitih dijelova: sitastih cijevi, sitastih ploča, parenhima floema, te likinih vlakana kod pojedinih biljnih vrsta, ali svi zajedno imaju isti cilj, a to je osigurati protok asimilata od lista ka spremišnim organima biljke.

Premda su stanice koje grade tkiva, bez obzira da li je riječ o monomorfnom ili polimorfnom tkivu, izgrađene i diferencirane na način da doprinesu obavljanju specifične funkcije tog tkiva, one mogu sudjelovati i u obavljanju nekih drugih funkcija unutar biljke. Tako na primjer, stanice koje grade kolenhim zbog zadebljanih staničnih stijenki obavljaju prvenstveno zaštitnu ulogu, ali zbog hloroplasta koje sadrže u sebi mogu obavljati i fotosintezu te tako doprinijeti stvaranju asimilata, što nije primarna funkcija mehaničkog tkiva. Sličan primjer su i libriform vlakna. Njihova prvenstvena uloga je zaštita protoka materija kroz ksilem, no u stanicama koje grade ta vlakna često se nalaze škrobna zrna iz čega se može zaključiti da libriform vlakna imaju i spremišnu ulogu.

Neovisno što mogu obavljati više funkcija, građu stanica koje ulaze u sastav tkiva je uvijek prilagođena obavljanju primarne funkcije koju to tkivo ima. Zbog navedenog, stanice koje grade pojedina tkiva nisu doživjele značajnije morfološke ni anatomske promjene premda ponekad obavljaju neke funkcije koja nisu striktno vezane uz primarnu funkciju tog tkiva.

Podjela biljnih tkiva

Tkivo po svojoj definiciji predstavlja skup čvrsto povezanih stanica istog porijekla, oblika, građe i funkcije, a naučna disciplina koja se bavi njihovim proučavanjem naziva se histologija. Postoje brojne podjele biljnih tkiva što u prvom redu ovisi o kriterijima koji se uzimaju pri podjeli.

Prve podjele/klasifikacije biljnih tkiva se vezuju za početak 19. stoljeća, preciznije za 1807. godinu, kada je naučnik Link sve stanice, a samim time i tkiva, prema svom obliku podijelio na prozenhimska (izdužena) i parenhimska (izodijametrična) tkiva. Sljedeća klasifikacija biljnih tkiva je djelo Philippe van Tieghema (1839 - 1914) koji je sva tkiva podijelio na živa i mrtva, neovisno o obliku i funkciji stanica koje grade ta tkiva.

Osnovni nedostatak prethodno navedenih klasifikacija je bio taj da pri njihovoj izradi nije razmatran kriterij funkcije tih tkiva. Prva klasifikacija biljnih tkiva koja je kao osnovni kriterij pri klasifikaciji uzimala upravo funkciju tkiva se vezuje uz Julius von Sachs (1832 - 1897). On je tkiva podijelio u tri skupine: pokrovna, provodna i osnovna, a navedena klasifikacija je često i danas u upotrebi. Pokrovna tkiva je definirao kao tkiva koja sudjeluju u zaštiti organa biljke, provodna kao tkiva koja sudjeluju u transportu materija, a osnovna kao tkiva koja izgrađuju glavnu masu biljnih organa. Nakon navedene, uslijedile su brojne druge podjele/klasifikacije tkiva koje su, izuzev funkcije, kao kriterij za klasifikaciju biljnih tkiva uzimali porijeklo tkiva, njihovu topografiju (smještaj unutar biljke) te srodnost stanica koje grade pojedino tkivo. Sveobuhvatnim pregledom naučne literature može se konstatirati da danas ne postoji opće usvojena podjela biljnih tkiva, no u naučnim krugovima se najpotpunijom smatra ona koja kao kriterij za klasifikaciju tkiva uzima porijeklo tkiva, te građu i funkciju stanica koje grade tkivo. Najjednostavnija podjela koja uzima u obzir prethodno navedene kriterije je podjela tkiva na tvorna i trajna tkiva. Tvorna tkiva su izgrađena iz stanica koje imaju sposobnost da se dijele i daju nove stanice iz kojih će se formirati sva ostala tkiva, dok su trajna tkiva izgrađena iz potpuno diferenciranih stanica koje su trajno ili privremeno izgubile sposobnost diobe, a građom i oblikom su prilagođena za obavljanje određene funkcije.

Svaka od navedenih skupina tkiva se može zasebno podijeliti na više načina, ovisno o kriteriju koji se uzima kod podjele. Ako je kriterij porijeklo stanica, onda se tvorna tkiva (meristemi) mogu podijeliti na primarne (vode porijeklo direktno iz embrija) i sekundarne meristeme (ne vode porijeklo direktno iz embrija), a ako je kriterij položaj tkiva unutar biljke onda se tvorna tkiva mogu podijeliti na apikalne ili vršne meristeme (smješteni su u vršnim dijelovima izdanka i korijena), lateralne ili bočne meristeme (smješteni su u bočnim dijelovima biljke), interkalarne (umetnute) meristeme i traumatične meristeme. Postoje i posebna tvorna tkiva - meristemoidi koji po svom porijeklu mogu pripadati i primarnim i sekundarnim meristemima, a njihovo osnovno obilježje je da sudjeluju pri nastanku posebnih biljnih dijelova, kao što su začeci listova, puči (stome) ili korijenske dlake.

Kod podjele trajnih tkiva kao osnovni kriterij se uzima funkcija koju to tkivo obavlja, a shodno navedenome trajna tkiva se mogu podijeliti na osnovna (parenhimska) tkiva, apsorpcijska tkiva, kožna tkiva, mehanička tkiva, provodna tkiva te tkiva za lučenje.

4.1. Tvorna tkiva (meristemi)

Osnovna odlika tvornih tkiva je da se sastoje od stanica koje imaju sposobnost dijeljenja te odatle i potječe naziv meristemi za njih (od grčke riječi meristos što znači dijeliti se). Stanice koje grade tvorna tkiva su po svom obliku izodijametrične, rijetko izdužene, veličina im je u pravilu manja u odnosu na stanice trajnog tkiva, a također imaju i slabije izraženu diferencijaciju organela.

Kriterij koji se najčešće koristi kod podjele tvornih tkiva je njihovo porijeklo i u skladu s tim razlikuju se primarna i sekundarna tvorna tkiva (primarni i sekundarni meristemi).

Primarna tvorna tkiva vode porijeklo direktno iz sjemena, preciznije iz embrija (klice). Embrij je najvažniji dio sjemena budući da su u njemu smještene meristemske stanice iz kojih će se razviti cijela biljka. Preciznije, embrij u sebi sadrži plumulu i radikulu iz kojih će se razviti prvo primarni meristemi (vegetativna kupa izdanka i korijena), a zatim iz njih i svi ostali dijelovi biljke. Taj proces uključuje diobu stanica primarnih meristema, a zatim diferencijaciju novonastalih stanica u odgovarajuća trajna tkiva. Neke stanice vegetativne kupe izdanka i korijena nikada ne gube sposobnost dijeljenja te se do kraja života biljke zadržavaju u vršnim dijelovima izdanka i korijena. Tkiva sastavljena iz takvih stanica se svrstavaju u vršne ili apikalne meristeme.

U vršne meristeme se izuzev vegetativne kupe izdanka i korijena ubrajaju i cvjetne kupe tj. reproduktivni meristemi. Po svojoj građi i položaju cvjetna kupa je gotovo identična vegetativnoj kupi izdanka uz jednu bitnu razliku, a ta je da se iz dijelova cvjetne kupe razvija cvijet ili cvat, a ne stabljika i listovi. U suštini cvijet i nije ništa drugo nego metamorfozirani izdanak čiji su listovi preobraženi u svrhu omogućavanja generativnog razmnožavanja biljke.

Osim vegetativne kupe izdanka i korijena, te cvjetne kupe, u primarne meristeme se svrstavaju i zaostali ili rezidualni meristemi. Ovi meristemi svoje porijeklo vode iz vršnih meristema tj. iz vegetativne kupe izdanka i korijena, a nastaju tako što se pojedine meristemske stanice unutar određenog trajnog tkiva ne diferenciraju, već zaostaju u tom tkivu kao zone meristemskih stanica.

U zaostale meristeme se ubrajaju žilni ili fascikularni kambij, zona meristemskih stanica u periciklu korijena i interkalarni (umetnuti) meristem. Žilni ili fascikularni kambij je smješten u otvorenim provodnim snopićima dikotiledonih biljaka i ima vrlo važnu ulogu kod sekundarne građe stabljike tj. kod njenog rasta u debljinu. Zona meristemskih stanica u periciklu korijena je zaostali dio meristenskog tkiva i njegova aktivnost je vrlo važna kod rasta i formiranja bočnog korijenja. Interkalarni meristem se nalazi umetnut između trajnih tkiva kao posebna zona u stabljici nekih trava (u pravilu su smješteni iznad čvora (nodija) na stabljici). Njegovom aktivnošću se internodiji stabljike izdužuju, a što omogućuje ispravljanje stabljike u slučaju njenog polegnuća zbog djelovanja nekog vanjskog faktora.

Sekundarna tvorna tkiva nastaju naknadno dediferenciranjem živih stanica trajnih tkiva, najčešće parenhimskih, koje ponovo stiču sposobnost za diobu. U sekundarna meristemska tkiva spadaju felogen (plutni kambij), interfascikularni (međužilni) kambij, perikambij korijena i traumatični meristem. Aktivnošću felogena i interfascikularnog kambija omogućuje se rast stabljike u debljinu, a aktivnošću perikambija rast korijena u debljinu. Traumatični meristem nastaje na mjestu ozljede na biljci, a njegovom aktivnošću se stvara kalus kojim se prekriva

rana, te se na taj način sprječava sušenje ili prodor patogenih organizama u biljku. Svi prethodno navedeni meristemi; felogen, interfascikularni i fascikularni kambij, te perikambij korijena se s obzirom na položaj unutar biljke svrstavaju u bočne ili lateralne meristeme. U bočne meristeme bi se slijedom logike mogao ubrojiti i traumatični meristem, ali se on zbog svog specifikuma nastajanja te različitosti položaja na biljci (ovisno o mjestu ozljede) promatra kao posebna skupina tvornih tkiva.

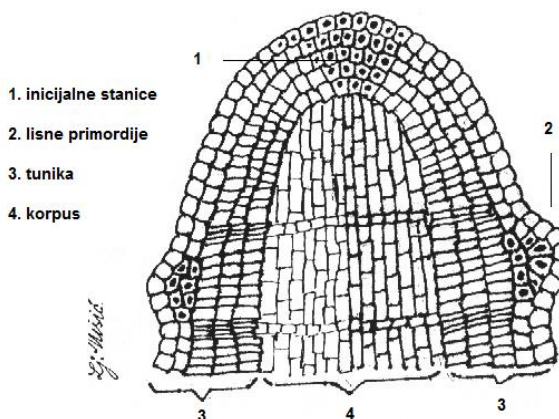
U okviru tvornih tkiva ubrajaju se i **meristemoidi**. U suštini meristemoidi predstavljaju jednu ili više stanica koje nisu meristemske po svojoj primarnoj ulozi, ali se u određenom trenutku razvoja biljke aktiviraju te dovode do stvaranja određenih biljnih dijelova izuzetno važnih za život biljke, kao što su na primjer stome tj. puči.

4.1.1. Primarni meristemi

Primarnim meristemima pripadaju: vegetativne kupe izdanka i korijena, cvjetne kupe, te zaostali meristemi u koje spadaju žilni ili fascikularni kambij, zona meristemskih stanica u periciklu korijena i interkalarni meristem.

4.1.1.1. Vegetativna kupa izdanka

U pupovima na vrhu svakog stabla, ali također i na mjestima gdje će se razviti nove grane, smještene su vegetativne kupe izdanka. One su konusnog oblika, a visina im je od 0.9 do 3.5 cm (slika 69.).



Slika 69. Šematski prikaz građe vegetativne kupe izdanka vodene biljke borak (*Hippuris vulgaris* L.): ilustracija - Prof. dr. Ljubomir Mišić

Svaka vegetativna kupa je nastala diobom jedne ili više inicijalnih stanica koje svoje porijeklo vode direktno iz embrija. Papratnjače i veći broj golosjemenjača sadrži samo jednu inicijalnu stanicu unutar vegetativne kupe, tako da su sve ostale stanice koje grade njihove vegetativne kupe u suštini produkt diobe te jedne inicijalne stanice. Kod visoko razvijenih golosjemenjača,

kao i kod svih skrivenosjemenjača, inicijalne stanice su smještene u vrhu vegetativne kupe izdanka u više etaža. Inicijalne stanice smještene u unutrašnjosti etaža se mogu dijeliti paralelno sa površinom meristema (periklinim putem) ili okomito na nju (antiklinim putem), a kao rezultat tih dioba nastaje korpus, osnovna masa vegetativne kupe izdanka. Inicijalne stanice smještene na periferiji etaža se dijele isključivo antiklinim putem, pri čemu nastaje tunika koja poput plašta obavija korpus. Kod monokotiledonih biljaka tunika je jednoslojna, a kod dikotiledonih je u pravilu dvoslojna, premda može biti i višeslojna. Višeslojnu tuniku sastavljenu iz četiri ili pet slojeva imaju pojedine biljne vrste iz porodice Rosaceae, Asteraceae i Papaveraceae.

Izuzev tunike i korpusa, na bočnim stranama prvonastalog oblika vegetativne kupe izdanka mogu se uočiti i posebne nakupine stanica tzv. lisne primordije iz kojih će se razviti listovi. Što su udaljenije od vrha, lisne primordije su sve krupnije. U pazuhu krupnijih lisnih primordija će se naknadno formirati posebne nakupine stanica tzv. začeci bočnih vegetativnih kupa izdanaka iz kojih će se razviti bočni izdanci. Sve te stanice koje grade lisne primordije i začetak bočnih vegetativnih kupa izdanaka su rezultat diferencijacije određenih stanica nastalih diobom inicijalnih stanica.

Daljnjim diobama stanica tunike i korpusa, vegetativna kupa se pomjera sve dalje i dalje od svoje osnove što dovodi do povećanja vegetativne kupe izdanka, a posljedično i do rasta izdanka u visinu. Veći dio stanica tunike i korpusa s vremenom gubi sposobnost dijeljenja, no dio stanica u vršnim dijelovima vegetativne kupe izdanka (inicijalne stanice) nikada ne prestaju da se dijele. Zahvaljujući njima vrh vegetativne kupe izdanka se stalno obnavlja.

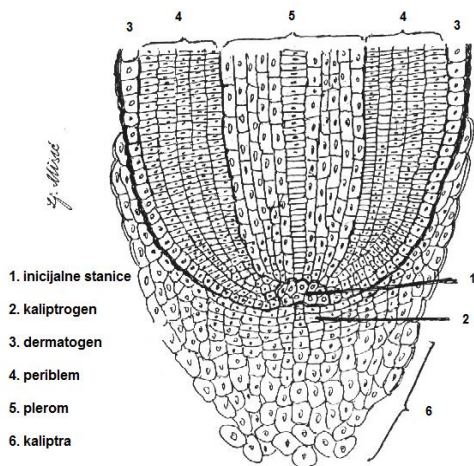
Stanice koje grade tuniku i korpus se na izvjesnoj udaljenosti od inicijalnih stanica postepeno diferenciraju u tzv. osnovni meristem (prameristem ili protomeristem) na kojem se mogu uočiti tri sloja: protoderm, prokambij i centralni dio osnovnog meristema. Protoderm predstavlja vanjski dio osnovnog meristema, a građen je od gusto poredanih stanica između kojih nema intercelulara. Dijeljenjem stanica protoderma, a zatim njihovim diferenciranjem nastaje kožno tkivo - epidermis. Prokambij i centralni dio osnovnog meristema su smješteni u unutrašnjem dijelu. Centralni dio osnovnog meristema zauzima najveći dio osnovnog meristema, a sastavljen je od relativno krupnih stanica između kojih se nalaze vrlo mali intercelulari. Prokambij gradi posebne vrpce (prokambijalne vrpce) koje se protežu duž osnovnog meristema, a stanice koje ga sačinjavaju su dosta izduženijeg oblika u odnosu na stanice centralnog dijela osnovnog meristema. Dijeljenjem i diferenciranjem stanica prokambija nastat će provodna i mehanička tkiva, dok će dijeljenjem i diferenciranjem stanica centralnog dijela osnovnog meristema nastati parenhimska tkiva. Stanice koje grade prokambij mogu se u potpunosti diferencirati u provodna i mehanička tkiva (trajna tkiva) i takav slučaj jeste prisutan kod monokotiledonih biljaka, dok kod dikotiledonih biljaka dio stanica prokambija se ne diferencira, već zaostaje kao zona meristemskih stanica unutar provodnih snopića. Te stanice su preteča

formiranja fascikularnog kambija, a zahvaljujući njemu dikotiledone biljke u stabljici imaju mogućnost formiranja kambijalnog prstena koji je osnovni uvjet za prelazak stabljike iz primarne u sekundarnu građu tj. za rast stabljike u širinu.

4.1.1.2. Vegetativna kupa korijena

Vegetativna kupa korijena, kao i vegetativna kupa izdanka, nastaje dijeljenjem inicijalnih stanica koje svoje porijeklo vode direktno iz embrija. Kod papratnjača vegetativna kupa korijena sadrži samo jednu inicijalnu stanicu, dok su kod golosjemenjača inicijalne stanice raspoređene u dvije etaže: unutrašnju i vanjsku. Skrivenosjemenjače u svojoj vegetativnoj kupi korijena sadrže više skupina inicijalnih stanica.

Dijeljenjem inicijalnih stanica, neovisno o njihovom broju, nastaje vegetativna kupa korijena na kojoj se mogu jasno uočiti tri histogene, odnosno tri začetka budućih tkiva: dermatogen, periblem i plerom. Oni se međusobno razlikuju kako po obliku stanica, tako i po tkivima koji će nastati njihovim dijeljenjem i diferenciranjem. Na vrhu vegetativne kupe korijena, uz dermatogen, periblem i plerom, se obrazuje i korijenova kapa ili kaliptra čija uloga je da štiti meristemske stanice prilikom njihovog prodiranja u dubinu. Kod monokotiledonih biljaka kaliptra se obrazuje na račun posebnog tkiva kaliptrogena koje je također nastalo dijeljenjem inicijalnih stanica, dok se kod dikotiledonih biljaka tkivo korijenove kape obrazuje aktivnošću dermatogena. Šematski prikaz građe vegetativne kupe korijena prikazan je na slici 70.



Slika 70. Šematski prikaz građe vegetativne kupe korijena kukuruza (*Zea mays* L.):
ilustracija - Prof. dr. Ljubomir Mišić

Dermatogen je vanjski sloj vegetativne kupe korijena i izgrađen je od samo jednog sloja stanica. Diferenciranjem stanica dermatogena nastaje tkivo rizodermis pomoću kojeg korijen usvaja vodu i hranjive materije. Periblem i plerom predstavljaju unutrašnje dijelove vegetativne kupe korijena i izgrađeni su

iz više slojeva stanica. Stanice koje grade periblem su izodijametričnog oblika, dok su stanice koje grade plerom izdužene i to u smjeru uzdužne osovine korijena. Diferenciranjem stanica periblema nastaju tkiva primarne kore korijena, a diferenciranjem stanica pleroma nastaju tkiva centralnog cilindra korijena.

Da bi se bolje razumio rast korijena, treba imati u vidu činjenicu da se dijeljenjem inicijalnih stanica smještenih u vršnim dijelovima vegetativne kupe korijena, nastali produkti dijeljenja (dermatogen, periblem i plerom) sve više udaljuju od osvoje osnove, što za posljedicu ima prodiranje korijena u dubinu zemljišta. Na izvjesnoj udaljenosti od inicijalnih stanica, stanice dermatogena, periblema i pleroma se nakon dijeljenja postepeno diferenciraju u odgovarajuća trajna tkiva korijena, što neće biti slučaj s inicijalnim stanicama koje do kraja života korijena neće prestati s dijeljenjem. Upravo njihovim dijeljenjem se omogućava obnavljanje vrha vegetativne kupe korijena te njegov neprekidan rast.

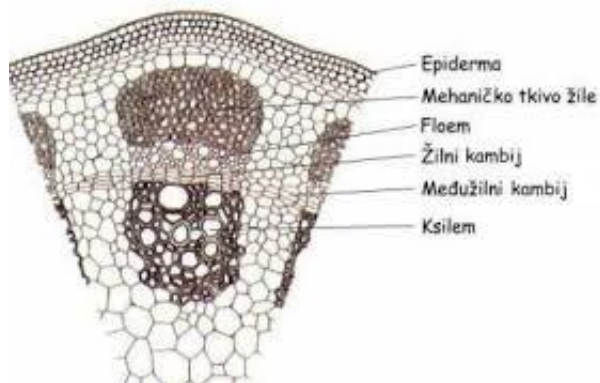
4.1.1.3. Cvjetna kupa

Cvjetne kupe se formiraju na vrhovima pojedinih izdanaka i one se po svojoj građi bitno ne razlikuju od građe vegetativnih kupa izdanaka. Jedina razlika je u tome što će diferencijacijom dijelova cvjetne kupe nastati cvjetovi, a ne novi izdanci. U suštini cvijet i jeste izdanak, ali takav čija je stabljika skraćena, a listovi preobraženi u funkciju obrazovanja cvijeta, odnosno omogućavanja generativnog razmnožavanja biljke.

4.1.1.4. Fascikularni kambij

Fascikularni (žilni) kambij predstavlja zaostali meristem smješten unutar provodnih snopića u stabljikama golosjemenjača i dikotiledonih biljaka. Nastao je tako što se određeni broj stanica prokambija vegetativne kupe izdanka nije izdiferencirao u provodna ili mehanička tkiva, već su ostale u svom prvobitnom obliku, tj. zadržale su sposobnost dijeljenja. Stanice koje grade fascikularni kambij imaju oblik izdužene prizme, dok im je stanična stijenka tanka, elastična i izgrađena najvećim dijelom od celuloze.

U stabljikama bez razdvojenih provodnih snopića (golosjemenjače) fascikularni kambiji se spajaju u jedinstven kambijalni prsten (kambij) koji ima oblik cilindričnog prstena. U stabljikama s razdvojenim provodnim snopićima (stabljike većine dikotiledonih biljaka) u izgradnji kambijalnog prstena sudjeluju zajedno fascikularni (žilni, vaskularni) i interfascikularni (međužilni, ekstravaskularni) kambij. Fascikularni kambij je primarni meristem jer svoje porijeklo vodi iz prokambija vegetativne kupe izdanka, dok je interfascikularni (međužilni) kambij sekundarni meristem jer je nastao dediferenciranjem stanica paranhimskog (trajnog) tkiva koje su smještene između provodnih snopića (slika 71.).



Slika 71. Prikaz građe fascikularnog i interfascikularnog kambija u stabljici dikotiledonih biljaka (slika preuzeta sa: <https://pbf.hr/>)

Stanice koje grade kambijalni prsten, neovisno da li je nastao isključivo od fascikularnog kambija ili kao rezultat spajanja fascikularnog i interfascikularnog kambija, dijele se samo u tangencijalnom (plošnom) smjeru, a što za posljedicu ima stvaranje radijalnih nizova stanica. Pri tome se prema vani obrazuju novi elementi floema, a prema unutra novi elementi ksilema.

4.1.1.5. Zona meristemskih stanica u periciklu korijena

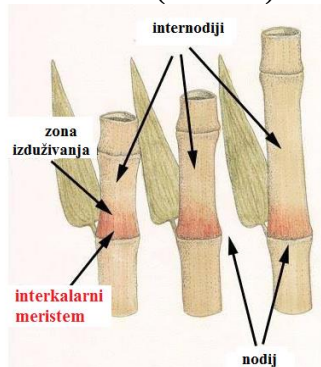
Zone meristemskih stanica u periciklu korijena predstavljaju začetak novih vegetativnih kupa korijena, a ubrajaju se u primarne meristeme jer svoje porijeklo vode direktno iz vegetativne kupe korijena tj. iz pleroma. Preciznije, tokom diferenciranja stanica pleroma u tkiva centralnog cilindra korijena, jedan dio stanica se ne izdiferencira, već zaostaje u svom prvobitnom obliku, što znači da te stanice imaju meristemski karakter, tj. zadržavaju sposobnost dijeljenja.

Aktivnošću, odnosno diobom tih stanica dolazi svake godine do stvaranja novih ogranaka korijena. Ti novi ogranci korijena imaju primarnu građu, što nije slučaj s ostalim dijelovima korijena koji na kraju vegetacijske sezone prelaze u sekundarnu građu. Da nema naknadne diferencijacije meristemskih stanica smještenih u periciklu korijena u nove vegetativne kupe korijena, tj. u novo korijenje koje ima primarnu građu, život korijena, a time i biljke bi bio prekinut iz razloga što samo korijen u primarnoj građi posjeduje sposobnost usvajanja vode i u njoj otopljenih mineralnih tvari iz uzgojnog medija. Korijen u sekundarnoj građi takvu sposobnost nema jer ne posjeduje rizodermis koji je isključivo obilježje korijena primarne građe (prilikom prelaska korijena iz primarne u sekundarnu građu rizodermis nestaje tj. odbacuje se).

Sve gore navedeno upućuje na zaključak da zaostale meristemske stanice u periciklu korijena imaju izuzetnu važnost u životu biljke jer predstavljaju osnovu za njenu ishranu, a samim time i za život.

4.1.1.6. Interkalarni meristem

Interkalarni meristemi predstavljaju zaostale stanice prameristema u bazalnim dijelovima čvorova/nodija stabljiki monokotiledonih biljaka. S obzirom da im je položaj unutar stabljike takav da izgledaju kao da su umetnuti iznad nodija na stabljici nazivaju se i umetnuti meristemi (slika 72.).



Slika 72. Interkalarni meristem (slika preuzeta sa: <https://socratic.org>)

Aktivnost interkalarnog meristema posebno dolazi do izražaja u slučaju polijeganja stabljike usljed eventualnog gaženja stabljike ili djelovanja nekog drugog vanjskog faktora. Zahvaljujući njegovoj aktivnosti, odnosno dijeljenju, a potom i izduživanju stanica interkalarnog meristema, stabljika trave je u mogućnosti da se ispravi i nastavi svoj rast. U stabljikama dikotiledonih biljaka interkalarni meristem nije prisutan.

4.1.2. Sekundarni meristemi

Osnovno obilježje sekundarnih meristema je da su to tkiva koja svoje porijeklo ne vode direktno iz inicijalnih stanica embrija, već nastaju naknadno, dediferenciranjem pojedinih stanica trajnih tkiva koja ponovno stiču sposobnost za diobu. U suštini, sekundarni meristemi predstavljaju posrednike tokom promjene funkcije određenog tkiva, a koja se dešava zbog potrebe biljke da se adaptira ili aklimatizira na određene uvjete življenja.

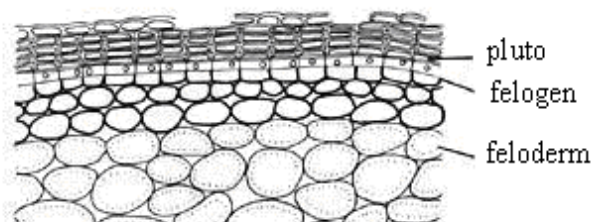
U sekundarna meristemska tkiva spadaju felogen (plutni kambij), interfascikularni (međužilni) kambij, perikambij korijena i traumatični meristem.

4.1.2.1. Felogen (plutni kambij)

Felogen ili plutni kambij se javlja u pravilu kod višegodišnjih biljnih vrsta, a nastaje dediferencijacijom stanica subepidermskog tkiva, rjeđe epidermisa ako je riječ o stabljici, odnosno dediferenciranjem stanica endodermisa primarne kore ili perickla centralnog cilindra ako je riječ o korijenu. Svrha stvaranja felogena kod stabljike je ojačati periferiju stabljike jer primarno kožno tkivo epidemis nije u stanju izdržati pritisak unutrašnjih organa koji rastu te je u cilju opstanka

višegodišnjih biljaka nužno da isto bude zamijenjeno čvršćim i jačim tkivom, tzv. plutom. Osim toga, takva tkiva su nepropusna za vodu, pa doprinose i smanjivanju transpiracije, a također su i otpornija na negativne utjecaje različitih vanjskih faktora. Aktivnost felogena u korijenu isto dovodi do stvaranja pluta, što doprinosi povećanju mase i volumena korijena, a s prvenstvenim ciljem njegovog jačeg učvršćenja za podlogu u kojoj se nalazi.

Na stabljikama se felogen formira potkraj vegetacijske sezone, u pravilu prije početka sekundarnoga rasta stabljike u debljinu i to tako da stanice neposredno ispod epidermisa, a često i samog epidermisa dobiju sposobnost dijeljenja. Daljnjom diobom novonostalih stanica, prema vani se stvaraju stanice koje formiraju pluto, a prema unutra stanice koje formiraju feloderm, tj. tkivo slično osnovnom tkivu primarne kore, koje se obično proteže ispod feloderma prema unutrašnjosti biljnih organa. Stanice pluta zbog svoje nepropusnosti za vodu, a što je uvjetovano inkorporiranjem suberina u stijenke stanica, vrlo brzo ugibaju, što nije slučaj sa stanicama feloderma. Za razliku od stanica pluta, stanice feloderma imaju tanke celulozne stijenke, pa čak i kloroplaste, tako da je njihova funkcija bliža funkciji stanica osnovnih, a ne kožnih tkiva. Pluto, felogen i feloderm, tj. felogen i njegovi produkti, zovu se zajedničkim imenom peridermis (slika 73.).



Slika 73. Šematski prikaz građe peridermisa stabljike zove
(slika preuzeta sa: <http://www.apsnet.org>)

U korijenu se felogen formira također potkraj vegetacijske sezone i to dediferenciranjem stanica endodermisa primarne kore korijena ili dediferenciranjem stanica pericikla korijena. Ako je endodermis primarne kore korijena u celuloznoj fazi onda se stvara od njega, a ako je u suberinskoj onda se stvara od pericikla. Felogen u korijenu ima samo jedan inicijalni sloj i njegovim radom prema vani se producira pluto. Kako je pluto nepropusno za vodu, sva tkivo izvan njega, okrenuta prema vanjskoj sredini (rizodermis, egzodermis, mezodermis, endodermis) postepeno otpadaju. Da bi korijen ipak mogao obavljati funkciju apsorpcije vode i hranjivih tvari iz tla dio inicijalnih stanica u periciklu centralnog cilindra korijena (zaostale zone meristemskih stanica) će formirati nove vegetativne kupe korijena te tako omogućiti stvaranje novih ogranaka korijena s primarnom građom, a time i rizodermisom.

4.1.2.2. Interfascikularni kambij

Interfascikularni (međužilni) kambij je sastavni dio kambijalnog prstena stabljika dikotiledonih biljaka kod kojih su provodni snopići razdvojeni. Da bi se formirao kambijalni prsten neophodan za rast stabljike u širinu potrebno je da se dio stanica parenhimskog tkiva smještenih u prostoru između provodnih snopića dediferencira u tvorno tkivo i spoji s fascikularnim kambijem unutar provodnih snopića u kontinuirani kambijalni prsten.

Premda fascikularni i interfascikularni kambij tvore kontinuirani kambijalni prsten, između njih postoje bitne razlike. Fascikularni kambij je primarni meristem smješten unutar provodnih snopića, dok je interfascikularni kambij sekundarni meristem smješten izvan provodnih snopića.

Diobom i diferencijacijom stanica kambijalnog prstena obrazuju se prema vani elementi floema, a prema unutra elementi ksilema, a što za posljedicu ima širenje stabljike, odnosno njen prelazak iz primarne u sekundarnu građu. Kod pojedinih dikotiledonih biljaka produkti nastali aktivnošću fascikularnog i interfascikularnog kambija su gotovo identični (*Aristolochia* tip sekundarne građe stabljike), no kod nekih su produkti nastali aktivnošću fascikularnog kambija znatno veći u odnosu na produkte interfascikularnog kambija (*Helianthus* tip sekundarne građe stabljike).

4.1.2.3. Perikambij korijena

Perikambij korijena je u naučnoj literaturi najčešće naziv za kambijalni prsten koji se formira u korijenu višegodišnjih biljaka s ciljem omogućavanja njegovog prelaska iz primarne u sekundarnu građu. Na taj način se korijen širi u debljinu. U određenoj naučnoj literaturi je perikambij sinonim za pericikl ili čak za zaostale zone meristemskih stanica u periciklu, no ove pojmove, premda su oni u osnovi međusobno povezani, treba jasno razlikovati ukoliko se želi razumjeti građa korijena.

Pericikl je periferni sloj centralnog cilindra korijena smješten odmah ispod endodermisa primarne kore korijena i najvećim dijelom njegovom dediferencijacijom nastaje perikambij. Osim što je važan za stvaranje perikambija tj. za sekundarni rast korijena u debljinu, perikambij je važan i za razvoj postranoga (bočnog) korijenja, jer u sebi sadrži zaostale zone meristemskih stanica iz kojih će se razviti novo bočno korijenje.

Po svom postanku perikambij korijena je u potpunosti sekundarni meristem. Nastaje pri kraju vegetacije višegodišnjih biljaka i to spajanjem kambija nastalog dediferenciranjem pojedinih stanica pericikla i kambija nastalog dediferenciranjem stanica floemskog dijela složenog provodnog snopića smještenog u centralnom cilindru korijena.

Neprestanim diobama perikambij korijena (kambijalni prsten korijena), jednako kao i kambijalni prsten stabljike višegodišnjih biljaka, stvara prema

unutra elemente ksilema (drvo), a prema vani elemente floema (koru), što dovodi do širenja tj. debljanja korijena i stabljike. Dodatnom rastu korijena u širinu u velikoj mjeri doprinosi i felogen koji se formira ili od stanica endodermisa ili od stanica pericikla. Njegovom aktivnošću na periferiji starijeg korijena se stvara pluto.

4.1.2.4. Traumatični meristem

Traumatični meristemi nastaju na mjestima ozljede biljke i to na način da stanice u blizini ozljede dobiju sposobnost dijeljenja, a što za posljedicu ima obrazovanje posebnog tkiva (kalusa) te zatvaranje ozljede. Na taj način biljka sprječava ulazak različitih patogenih organizama preko ozljede u biljku, ali i potencijalno sušenje biljke.

Obrazovanje traumatičnog meristema u biljci se ostvaruje zahvaljujući aktiviranju i djelovanju hormona citokinina. Naime, u slučaju ozljede, biljka šalje citokinine iz mjesta stvaranja (najčešće iz korijena) u stanice oko mjesta ozljede. Ulaskom u stanice oko ozljede, citokinini potiču aktivaciju određenih gena na DNK molekuli čijom ekspresijom nastaju proteini koji ulaze u sastav enzima potrebnih za replikaciju DNK molekule. Replikacija DNK molekule je uvertira u diobu stanica i ako do nje ne dođe neće doći ni do stvaranja traumatičnog meristema i zarastanja rane (stvaranje kalusa). Bez citokinina proces obrazovanja traumatičnog meristema, a posljedično i kalusa, ne bi bio ostvariv.

Nakon formiranja kalusa dolazi do diferenciranja stanica unutar kalusa i to tako da se vanjske stanice kalusa diferenciraju u kožno tkivo, a unutrašnje najčešće u parenhimska tkiva. Ovdje treba napomenuti da biljka ne može istovremeno zatvoriti više rana na biljci jer nema toliko veliku količinu citokinina u sebi, što znači da je mogućnost biljke da stvori traumatični meristem u uskoj korelacijskoj vezi s količinom citokinina koje posjeduje u sebi.

4.1.3. Meristemoidi

Meristemoidi predstavljaju male nakupine stanica ili čak pojedinačne stanice koje su zadržale sposobnost dijeljenja ili su naknadno dobile tu sposobnost, a mogu biti smještene u različitim organima biljke.

Stanice koje grade meristemoide nisu meristemske po svojoj primarnoj ulozi, ali se u određenom trenutku razvoja biljke aktiviraju te dovode do stvaranja produkata izuzetno bitnih za život biljke, posebno s gledišta njene adaptacije na različite uvjete življenja. Njihova aktivnost dolazi do izražaja pri stvaranju stoma/puči u epidermisu listova, pri nastanku listova iz lisnih primordija ili pri stvaranju korijenskih dlačica u rizodermisu korijena.

4.2. Trajna tkiva

Trajna tkiva se sastoje iz potpuno diferenciranih stanica koja u pravilu nemaju sposobnost dijeljenja, a nastaju nakon diferencijacije stanica tvornih tkiva. Stanice trajnih tkiva su u odnosu na stanice tvornih tkiva (meristeme) veće, imaju vakuole koje se sa starenjem stanica povećavaju, tako da ih protoplasti ne ispunjavaju u potpunosti. Postoje razne podjele trajnih tkiva ovisno o kriterijima uzetim za podjelu, no u naučnim krugovima je najviše u upotrebi podjela trajnih tkiva s obzirom na njihovu funkciju, a u skladu s tim trajna tkiva se dijele na: osnovna ili parenhimska tkiva, kožna tkiva, mehanička tkiva, provodna tkiva, apsorpcijska tkiva i tkiva za izlučivanje.

4.2.1. Osnovna ili parenhimska tkiva

Ova tkiva čine osnovnu masu organa viših biljaka te odatle i naziv za njih. Najveći dio unutrašnjosti listova, stabljike, mladih korijenova, sjemena i ploda izgrađen je upravo iz osnovnih ili parenhimskih tkiva. Stanice koje grade parenhimska tkiva su u pravilu izodijametričnog (parenhimskog) oblika. Po svojoj unutrašnjoj građi vrlo su slične meristemskim stanicama, što znači između ostalog da im je unutrašnjost gusto ispunjena protoplazmatskim sadržajem i da su obavijeni tankom i eleastičnom staničnom stijenkama izgrađenom najvećim dijelom od celuloze. U skladu s tim može se zaključiti da su u okviru trajnih tkiva parenhimska tkiva najmanje diferencirana. Uzevši u obzir činjenicu da su biljke nižeg stupnja organizacije gotovo u potpunosti izgrađene od parenhimskih tkiva može se dodatno zaključiti i da su parenhimska tkiva ne samo najmanje diferencirana tkiva već i da su se prva pojavila tokom evolucije biljaka. Sva ostala trajna tkiva su se diferencirala naknadno iz potrebe biljke da se bolje adaptira i aklimatizira na uvjete staništa u kojima se našla.

Unutar parenhimskih tkiva se s obzirom na funkciju koju obavljaju razlikuju: parenhim za fotosintezu, parenhim za skladištenje, parenhim za provođenje i parenhim za prozračivanje.

4.2.1.1. Parenhim za fotosintezu

Parenhim za fotosintezu je građen od stanica koje sadrže kloroplaste, te se stoga naziva i klorohim. Osim navedenog, vrlo čest naziv za parenhim za fotosintezu je mezofil lista iz razloga što ovaj parenhim gotovo u potpunosti izgrađuje unutrašnjost lista. Osim u listovima, ovo tkivo se može nalaziti i u stabljikama, plodovima i sjemenima, ali u manjem obujmu. Interesantno je da neke biljke iz porodice Orchidaceae, posjeduju parenhim za fotosintezu u zračnom korijenju.

Neovisno u kojem dijelu biljke se nalazi, parenhim za fotosintezu će uvijek zauzimati dijelove bliže periferiji biljke kako bi do njega lakše dopirala svjetlost neophodna za pokretanje fotosinteze. Izuzetak je moguć ukoliko se na periferiji

biljke nalaze neka čvršća tkiva (kolenhim), što je najčešće slučaj sa stabljikom, pa se parenhim za fotosintezu u takvim okolnostima više orijentira prema unutrašnjosti stabljike, ali odmah ispod periferno pozicioniranih kožnih i mehaničkih tkiva.

Kod listova dikotiledonih biljaka (razred Magnoliopsida) parenhim za fotosintezu je raščlanjen na palisadni i spužvasti parenhim. Palisadni parenhim zauzima najveći dio unutrašnjosti lista, a smješten je između gornjeg epidermisa i spužvastog parenhima koji u pravilu zauzima donju trećinu unutrašnjosti lista. Stanice koje grade palisadni parenhim imaju oblik palisada (stupova), a njihova osnovna karakteristika je da su bogate hloroplastima te da se u njima odvija proces fotosinteze. Dužina stanica palisadnog parenhima je desetak puta veća od njihove širine, a položaj hloroplasta u njima je najvećim dijelom uz rubove staničnih stijenki. Između stanica koje grade palisadni parenhim su smješteni manji ili veći intercelulari kako bi CO₂ lakše dolazio do hloroplasta. Palisadni parenhim se vrlo često naziva i asimilacijski parenhim upravo iz razloga jer se u njemu asimilira, odnosno stvara šećer.

Spužvasti parenhim je građen od stanica nepravilnog oblika između kojih se nalaze krupni intercelulari, a smješten je između palisadnog parenhima i donjeg epidermisa. Intercelulari unutar spužvastog parenhima tvore sustav kanala koji su povezani sa stomama, a sa svrhom brze izmjene plinova između lista i okoline. S obzirom da ovakav izgled parenhima dosta podsjeća na spužvu, navedeni parenhim je nazvan spužvasti.

Kod listova većine monokotiledonih biljaka (razred Liliopsida) te pojedinih dikotiledonih biljaka parenhim za fotosintezu (mezofil) nije raščlanjen na palisadni i spužvasti parenhim već je jedinstvenog izgleda, odnosno sastavljen je od stanica izodijametričnog oblika između kojih se nalaze intercelulari i kao takav ispunjava cijelu unutrašnjost lista.

Listovi četinara (razred Pinopsida) se s obzirom na građu parenhima za fotosintezu značajno razlikuju. Kod većine biljnih vrsta iz ovog razreda parenhim za fotosintezu je slične građe kao i kod tipičnih listova monokotiledonih biljaka što znači da im parenhim nije raščlanjen na palisadni i spužvasti. Međutim, listovi bora, jele i smreke imaju nešto drugačiju građu parenhima za fotosintezu u unutrašnjosti svojih listova. Njihov parenhim je sastavljen od stanica u čiju unutrašnjost ulaze nabori staničnih stijenki, pa stanice poprimaju naboran izgled. Ovi nabori nemaju svrhu da razdjeljuju unutrašnjost stanice parenhima, već da uvećaju njihovu površinu za smještaj većeg broja hloroplasta, a čime se omogućuje veći intenzitet provođenja fotosinteze. Međutim, proces fotosinteze ne mora biti vezan isključivo za parenhimska tkiva. Kod pojedinih biljnih vrsta, na primjer kod skiofita (biljke sjene) te kod submerznih biljaka (hidrofiti) epidermis listova sadrži hloroplaste te kao takav preuzima funkciju provođenja fotosinteze.

4.2.1.2. Parenhim za skladištenje

Metabolizam biljnih stanica producira različite metabolite koji se do trenutka korištenja moraju negdje skladištiti. Iz navedene potrebe, biljke su tokom svoje evolucije razvile posebna tkiva koja služe za skladištenje proizvedenih metabolita, u prvom redu škroba, proteina i lipida.

Osim tkiva za skladištenje hranjivih tvari, pojedine biljke su zbog specifičnosti uvjeta življenja razvile i posebna tkiva koja služe za skladištenje vode ili zraka, ovisno o prostoru u kojem su obitavale. Tako su na primjer biljke u tropskim područjima (sukulentne biljke) razvile parenhim za skladištenje vode, a biljke koje su obitavale u prostorima s nedovoljnom količinom kisika tkiva za skladištenje zraka.

Na osnovu tvari koja se u njima skladišti, napravljena je i podjela među parenhimskim tkivima za skladištenje, pa se shodno tome razlikuju: parenhim za skladištenje hranjivih tvari, parenhim za skladištenje vode, te parenhim za skladištenje zraka.

Parenhim za skladištenje hranjivih tvari. Funkcija ovog parenhima je skladištenje metabolita koje biljka u većoj mjeri producira i koje po potrebi koristi za svoju ishranu, odnosno za stvaranje energije, ali i za izgradnju dijelova stanice. U te metabolite se prvenstveno ubrajaju škrob, proteini i lipidi. Stanice koje grade parenhim za skladištenje hranjivih tvari su izrazito krupne i ispunjene brojnim skladišnim plastidima - leukoplastima. Ovaj parenhim je najvećim dijelom zastupljen u podzemnim organima, ali se može naći i u drugim dijelovima biljke: primarnoj kori stabljike, plodovima i sjemenima. Izgled parenhima za skladištenje škroba u krtoli krompira prikazan je na slici 74.



Slika 74. Parenhim za skladištenje škroba u krtoli krompira
(slika preuzeta sa: <http://polj.uns.ac.rs/>)

Unutar stanica koje grade parenhim za skladištenje, hranjive tvari mogu biti u čvrstom, polučvrstom i otopljenom obliku. Tako su na primjer u parenhimu korijena šećerne repe hranjive tvari uskladištene u otopljenom obliku, u parenhimu krtole krompira djelomično u čvrstom, a djelomično u otopljenom obliku, a u parenhimu kotiledona sjemena biljaka iz porodice Fabaceae te u endospermu sjemena iz porodice Poaceae u čvrstom obliku.

Samo skladištenje hranjivih tvari unutar stanica parenhima se može obavljati ili isključivo u unutrašnjem dijelu stanica ili u cijeloj stanici (u unutrašnjosti i u stijenkama stanice). Ako se skladištenje obavlja isključivo u unutrašnjosti stanice, onda takve stanice imaju vrlo tanke stanične stijenke te vrlo mali broj jamica koje povezuju stanice parenhima u jedinstvenu cjelinu. Hranjiva tvar koja se skladišti unutar takvih stanica može biti različita. Nasuprot tome, tamo gdje se skladištenje obavlja i u unutrašnjim i vanjskim dijelovima stanica mijenjat će se i oblik samih stanica u smislu zadebljalosti staničnih stijenki, ali i formiranja većeg broja jamica i plazmodezmalnih kanala u njima. Hranjive tvari koje se na takav način skladište u stijenkama stanica su uvijek neki ugljikohidrati, što ne mora biti slučaj s unutrašnjosti stanice. Interesantan primjer je parenhim za skladištenje u plodovima voćaka koji u svojim stanicama uz škrob skladišti i druge materije: vodu, organske kiseline, te veliki broj sekundarnih metabolita čija uloga je prvenstveno vezana uz stvaranje arome i okusa ploda. Pojedine voćne vrste, kao što je maslina, u parenhimskom tkivu ploda sadrži velike količine ulja.

Parenhim za skladištenje vode. Kod pojedinih biljnih vrsta, u prvom redu onih koje obitavaju u toplijim područjima, došlo je tokom evolucije do razvijanja parenhima za skladištenje vode. Njegova uloga je omogućiti racionalnu potrošnju vode, odnosno uskladiti je sa stvarnim potrebama biljke. Naime, kod biljaka koje nemaju ovaj parenhim, preko 99 % usvojene vode se gubi transpiracijom, a manje od 1 % se iskoristi za odvijanje fotosinteze i drugih fizioloških procesa nužnih za opstanak biljke. Takav gubitak vode bi za biljke u toplijim područjima bio nenadoknadiv, odnosno prevelik da bi biljka mogla egzistirati. Shodno navedenom, samo one biljke koje su našle mehanizam da se adaptiraju u takvim uvjetima življenja su mogle osigurati svoj opstanak. Jedan od takvih mehanizama adaptacije je svakako razvijanje parenhima za skladištenje vode.

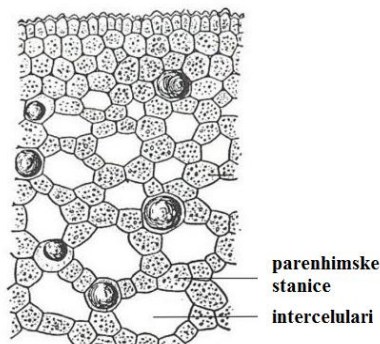
Osnovna karakteristika parenhima za skladištenje vode je ta da im stanice imaju veliku moć širenja, a samim time i akumuliranja veće količine vode. Ovaj učinak je postignut zahvaljujući specifičnosti građe stanične stijenke koja je izgrađena iz tankih celuloznih staničnih stijenki, te su kao takve vrlo elastične i adaptivne na širenje.

Parenhim za skladištenje vode, koji se često naziva i hidrenhim, može biti smješten u različitim dijelovima biljke. Kod kaktusa tj. kod biljnih vrsta iz porodice Cactaceae je smješten unutar stabljike uslijed čega ista poprima zadebljali izgled, dok je kod većine biljnih vrsta iz roda Agave, Aloe i Sempervivum parenhim za skladištenje vode smješten u listovima biljke. Interesantno je da čak korijenje pojedinih biljaka posjeduje parenhim za skladištenje vode. Takav slučaj je kod korijenja mnogih biljnih vrsta iz porodice Orchidaceae. Uloga ovog parenhima je istovjetna ostalim parenhimima za skladištenje vode, a to je doprinijeti preživljavanju biljke tokom sušnih razdoblja.

Parenhim za skladištenje zraka. Parenhim za skladištenje zraka se često naziva aerenhim, a uloga mu je obezbijediti biljci kisik neophodan za disanje u uvjetima kada je njegova dostupnost biljci manja. Do njegovog razvoja došlo je kod biljaka koji žive u mulju ili u sličnim staništima u kojima je pristup zraka u određenim razdobljima življenja ograničen.

Osnovna karakteristika parenhima za skladištenje zraka je da se između stanica koje grade ovaj parenhim nalaze krupni intercelulari ispunjeni zrakom. Ti intercelulari mogu nastati kao rezultat lizije pojedinih stanica tj. njihove razgradnje ili kao rezultat odvajanja jedne stanice od druge. U skladu s tim razlikuje se lizogeni i šizogeni aerenhim. Neovisno o kojem je tipu aerenhima riječ, on je uglavnom smješten u korijenu i stabljikama močvarnih biljnih vrsta.

Primjer izgleda aerenhima u rizomu idiota (*Acorus calamus* L.) prikazan je na slici 75.

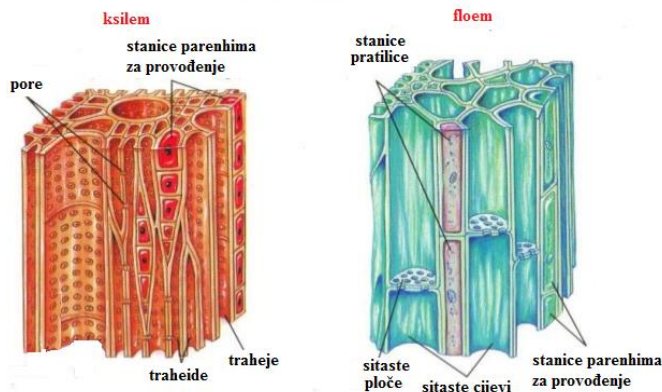


Slika 75. Aerenhim u rizomu idiota
(slika preuzeta sa: <http://polj.uns.ac.rs/>)

4.2.1.3. Parenhim za provođenje

Parenhim za provođenje prati elemente koji izgrađuju provodna tkiva. Njegova osnovna uloga je privremeno skladištenje vode ili hranjivih tvari koje se tim provodnim elementima provode, a koje su iz bilo kojeg razloga iz njih privremeno izašle. Dodatna uloga je da omogućava i transport navedenih tvari u pravcu provođenja, ali je on znatno sporiji u odnosu na transport koji se postiže u provodnim elementima. Razlog navedenome su ograničenja u građi samih stanica jer su one, premda su izdužene, dosta manje u odnosu na provodne elemente, a također i membrane koje se nalaze između njih su selektivnije prema propuštanju hranjivih materija, što znatno ograničava ili usporava transport.

Položaj stanica parenhima za provođenje u provodnim tkivima je takav da se naslanjaju na histološke elemente od kojih je tkivo građeno. Primjer izgleda parenhima za provođenje u okviru provodnih tkiva prikazan je na slici 76.



Slika 76. Položaj parenhima za provođenje unutar provodnih tkiva
(slika preuzeta sa: <https://www.sOtnielVictoryFA/floem>)

4.2.2. Kožna tkiva

Kožna tkiva su trajna tkiva koja zauzimaju vanjsku površinu tj. periferiju biljnog tijela. Osnovna uloga im je zaštita unutrašnjeg dijela biljke od nepovoljnih utjecaja vanjske sredine i zahvaljujući njima biljke su u velikoj mjeri zaštićene od mehaničkih povreda, naglih temperaturnih promjena, gubitka velikih količina vode, te ulaska različitih parazita u biljku. Ova zaštita se u prvom redu odnosi na nadzemne biljne organe, dok kod korijena, odnosno podzemnih organa biljke, sustav kožnih tkiva u pravilu nije razvijen zbog specifičnih uvjeta življenja u kojima se korijen nalazi. Kožno tkivo nije razvijeno ni kod vodenih (submerznih) biljaka iz istovjetnih razloga, neovisno da li je riječ o korijenu, stabljici, listovima ili reproduktivnim organima biljke.

S obzirom na svoj nastanak i porijeklo kožna tkiva se dijele na: primarna kožna tkiva (jednoslojni i višeslojni epidermis) i sekundarna (peridermis i mrtva kora).

Epidermis je primarno kožno tkivo jer svoje porijeklo vodi direktno iz protoderma osnovnog meristema, dok peridermis i mrtva kora predstavljaju produkte aktivnosti sekundarnog meristema felogena (nastalog dediferencijacijom stanica trajnog tkiva) te se shodno tome ubrajaju u sekundarna kožna tkiva.

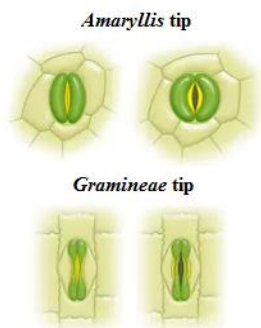
4.2.2.1. Epidermis

Ovo tkivo je zastupljeno na vanjskoj površini listova, zeljastih stabala i cvjetnih dijelova. Epidermis je najčešće izgrađen iz jednog sloja stanica, premda može biti i višeslojan, no takva forma epidermisa se rjeđe javlja. Pojedine biljne vrste iz porodice Moraceae, Malvaceae i Piperaceae imaju višeslojan epidermis.

Stanice koje grade epidermis su poligonalnog oblika, često valovitih obrisa, bez intercelulara. Zahvaljujući valovitim obrisima, odnosno zadebljanjima na stijenkama, stanice epidermisa su međusobno čvrsto spojene što omogućava ovom tkivu lako odvajanje s biljnih organa na kojima se nalazi. Navedena zadebljanja svakako doprinose i povećanju čvrstoće samih stanica koje grade epidermis, a samim time i zaštiti unutarnjih dijelova biljke smještenih ispod epidermisa.

Fiziološki promatrano, stanice epidermisa su žive, sadrže veliku vakuolu i citoplazmu zbijenu uz staničnu stijenku s vrlo malim brojem plastida, od kojih najviše ima leukoplasta. Građa stijenki stanica epidermisa je vrlo specifična i u uskoj vezi je sa smanjenjem transpiracije, tj. sa smanjenjem odavanja vode iz biljke, što predstavlja primarnu funkciju epidermisa. Naime, stijenke stanica epidermisa su obložene kutinom, polimerom hidroksimasnih kiselina koji je gotovo nepropustan za vodu, što sprječava nekontrolirani izlazak vode iz biljke. Pojedine biljne vrste na vanjskoj površini stijenki stanica epidermisa, uz kutin tj. kutikulu sadrže i vosak, čime se dodatno osiguravaju od gubitka vode. Ipak, da bi se razmjena vode i plinova u sustavu 'tlo - biljka - atmosfera' mogla nesmetano odvijati, tokom evolucije je kod biljaka došlo do razvijanja posebnih otvora među stanicama epidermisa. Ti otvori se nazivaju stome ili puči. Zahvaljujući njima odvija se nesmetano kruženje vode u sustavu 'tlo - biljka - atmosfera', ali i razmjena plinova CO_2 i O_2 u procesima fotosinteze i disanja.

Izgled stoma je vrlo specifičan i različit, no u osnovi kod biljaka prevladavaju dva osnovna tipa stoma: Amaryllis tip (karakterističan za dikotiledone biljke) i Gramineae tip (prisutan u listu trava i drugih monokotiledonih biljaka). Stome Amaryllis tipa imaju bubrežasti oblik, dok su stome Gramineae tipa u obliku tikve (slika 77.).



Slika 77. Amaryllis i Gramineae tip stoma
(slika preuzeta sa: <https://www.shutterstock.com/>)

Pored ovih osnovnih tipova stoma, postoje i ostali tipovi stoma kao što su Mnium tip i Helleborus tip, ali su oni manje zastupljeni u listovima biljaka.

Izuzev stoma epidermis na sebi može sadržavati i druge tvorevine poput dlaka i emergenci koji predstavljaju posebne izraštaje stanica epidermisa. Vrlo čest je slučaj da su oblik i broj dlaka ili emergenci tj. izraslina epidermisa jedan od osnovnih elemenata za determinaciju biljne vrste.

Dlake (trihome) su izraštaji stanica epidermisa koje nastaju aktivnošću posebnih meristemskih stanica tzv. meristemoida. Prema svom obliku i funkciji koju obavljaju dlake mogu biti raznovrsne. Negdje imaju oblik kupastih, kratkih ispupčenja, a negdje mogu biti izdužene i razgranate.

Primjer dlaka u vidu kratkih ispupčenja (grudvica) su papile koje se javljaju na epidermisu listova kristalne kamilice (*Mesembryanthemum crystallinum* L.). Po njima je navedena biljka i dobila naziv budući da navedene papile zbog soka kojeg sadrže u sebi sjaje na suncu poput kristala leda. Papile se mogu javiti i na žigovima tučka kod cvjetova pojedinih biljaka, a njihova svrha je povećati aktivnu površinu žiga tučka čime se povećava i njegova mogućnost prihvatanja i zadržavanja polena/peluda.

Primjer izduženih i razgranatih dlaka su dlake na listovima i stabljici lavande i mnogih biljnih vrsta iz toplijih podneblja, a njihova uloga je zadržavanja vlage na površini biljke čime se smanjuje transpiracija tj. odavanje vode iz biljke. Kod pojedinih biljnih vrsta iz roda *Leontopodium* i *Verbascum*, dlake na listovima mogu biti ispunjene zrakom usljed čega poprimaju bijelu boju. Ova pojava je također u funkciji umanjenja transpiracije jer bijela boja reflektira svjetlost.

Dlake na epidermisu listova mogu imati i druge uloge unutar biljnog organizma. Tako na primjer, pojedine biljne vrste na svom epidermisu posjeduju kratke i oštre dlake impregnirane silicijem koje zbog svoje čvrstoće znatno doprinose zaštiti biljke od napada različitih predatora. Interesantan detalj je da su kod većine biljnih vrsta iz porodice *Poaceae* (trave) stijenke stanica epidermisa u potpunosti obložene silicij dioksidom ili kalcij karbonatom, te je stoga periferija tih biljaka izuzetno tvrda i neukusna.

Kod pojedinih biljnih vrsta (puzavica) dlake mogu imati oblik kuke, što omogućava takvim biljkama pričvršćenje za različite predmete, čime sebi osiguravaju bolje iskorištavanje okolišnih faktora. Pojedininim sukulenitnim biljkama dlake na epidermisu listova služe za dodatno skladištenje vode, dok nekim insektivornim biljkama dlake služe kao signal za podražaj.

Brojne biljne vrste na svojim epidermisima listova i stabljika razvijaju tzv. žljezdane dlake koja služe za akumulaciju i/li izlučivanje različitih sekreta. Ono što je za ove dlake karakteristično je da istiskuju sekret na površinu biljke te da se sastoje iz višestanične drške i jedne terminalne, krupnije žljezdane stanice. Prisutnost ovih dlaka je osobito izražena kod mirisnih biljnih vrsta iz porodice *Lamiaceae*.

Posebna vrsta dlaka je prisutna kod biljnih vrsta iz roda *Urtica* tj. kod kopriva. Njihove dlake se nazivaju žare, a po svojoj građi su vrlo specifične.

Gornji dio dlake je impregniran silicijem i na dodir se lako lomi što omogućava biljci da sadržaj dlake izlije u vanjski prostor, tj. na onoga ko dodiruje biljku. S obzirom da se u tom sadržaju nalaze određene supstance (acetil-holin, histamin) koji izazivaju žarenje, uloga tih dlaka je usko vezana uz zaštitu same biljke.

Izuzev na listovima i stabljikama, dlake se mogu razviti i na korijenu biljaka. Tako na primjer na rizodermisu korijena se razvijaju brojne dlake čija je uloga omogućavanje usvajanje vode i hranjiva iz tla.

Emergence su izraštaji epidermisa čija je funkcija u mnogim slučajevima istovjetna dlakama. Osnovna razlika između dlaka i emergenci, nije dakle u funkciji koju obavljaju, već u načinu nastajanja. Dok u nastajanju dlaka sudjeluju samo stanice koje su sastavni dio epidermisa, u nastajanju emergenci uz stanice epidermisa, sudjeluju i stanice tkiva smještenog ispod epidermisa (subepidermalno tkivo). Primjer emergenci su trnovi ruže i kupine, a njihova uloga je prvenstveno zaštitna. Pojedine insektivorne biljke (biljne vrste iz roda *Drosera*) razvijaju žljezdane emergence čija funkcija je izlučivanje sekreta koji potpomažu razgradnju uhvaćenog insekta.

4.2.2.2. Peridermis (pluto) i mrtva kora

Kod zeljastih biljaka epidermis trajno prekriva listove i stabljiku, no kod drvenastih epidermis na stabljici se zamjenjuje sekundarnim kožnim tkivima u koje spadaju pluto i mrtva kora. Razlog njihovog stvaranja je taj što primarno kožno tkivo (epidermis) nije u stanju izdržati pritisak unutrašnjih organa koji rastu i nužno je u cilju opstanka višegodišnjih biljaka da isto bude zamijenjeno čvršćim i jačim tkivom.

Peridermis (pluto). Pluto nastaje diobom stanica felogena (plutnog kambija), a uloga mu je zaštita stabljike od negativnih utjecaja vanjske sredine, temperaturnih promjena, transpiracije i mehaničkih povreda. Sam felogen prethodno nastaje dediferenciranjem stanica smještenih ispod samog epidermisa. Za razumijevanje nastajanja pluta vrlo važno je napomenuti da produkt aktivnosti felogena nije samo pluto (pluto je produkt felogena orijentiran ka vanjskoj površini biljke), već i feloderm (feloderm je produkt felogena orijentiran ka unutrašnjosti biljke). Svi oni zajedno (pluto, felogen i feloderm) čine peridermis, te je taj naziv s anatomskog gledišta prikladniji za naziv ovog sekundarnog kožnog tkiva. Ipak, zbog presudnog značaja pluta u zaštiti biljke, u naučnoj literaturi se vrlo često kao sinonim za peridermis koristi naziv pluto.

Stanice pluta su po svojoj građi vrlo specifične. Njihove stijenke su obložene suberinom, materijom koja je potpuno nepropusna za vodu i plinove. Uloga suberina je prvenstveno da spriječi nekontrolirani gubitak vode iz biljke, ali i da samoj stabljici da čvrstoću i veću otpornost na pritisak. No, da bi se razmjena vode i plinova između vanjske okoline i stabljike mogla odvijati, u plutu se razvijaju i posebni otvori tzv. lenticеле koje omogućuju razmjenu prethodno navedenih materija.

Smatra se da nastajanje lenticela započinje prije početka stvaranja felogena i to na način da se pojedine stanice primarne kore smještene ispod stoma u epidermisu stabljike dijele i potom diferenciraju u posebne stanice loptastog oblika. Novoformirane stanice vrše pritisak na epidermis koji se u tom dijelu izdiže te puca čime lenticela izlazi na vanjsku površinu stabljike. Za razliku od stanica pluta, stanice koje grade lenticelu nisu usko povezane, već među njima postoje veliki intercelulari, preko kojih se i obavlja razmjena plinova između vanjske okoline i stabljike. Pred kraj vegetacije, stanice smještene oko intercelulara se počinju intenzivnije dijeliti, što kao posljedicu ima smanjenje intercelulara, te njihovo potpuno nestajanje. U idućoj vegetacijskoj sezoni, se obnavlja proces kako nastajanja lenticela, tako i njihovog nestajanja.

Osim što su sastavni dio pluta, lenticule su mogu formirati i na epidermisu stanica plodova pojedinih biljnih vrsta (jabuka i kruška). Njihova uloga je da doprinesu razmjeni plinova između plodova i okoline, no negativna strana njihovog formiranja je da takvi otvori predstavljaju zone plodova izuzetno osjetljive na napad različitih patogena.

Debljina pluta se razlikuje među biljnim vrstama. Kod nekih biljaka pluto sadrži dva do tri sloja stanica, no kod većine drvenastih biljnih vrsta broj slojeva stanica koje grade pluto je višestruko veći. Najveću količinu pluta formira hrast plutnjak (*Quercus suber* L.) koji je upravo po navedenom i dobio naziv.

Izuzev na stabljici, pluto se razvija i na korijenu višegodišnjih biljnih vrsta. I ovdje pluto nastaje dijeljenjem stanica felogena, no taj felogen u slučaju korijena nastaje ili dediferenciranjem stanica endodermisa primarne kore ili dediferenciranjem stanica pericikla korijena. Uloga pluta kod korijena je doprinijeti samom učvršćenju biljke, ali i zaštititi korijena od napada različitih patogena te mehaničkih povreda.

Mrtva kora. Kod većine drvenastih kultura nakon izvjesnog vremena pluto na stabljici se zamjenjuje kompleksom tkiva koji čine mrtvu koru. Tkiva mrtve kore u odnosu na pluto su još čvršća i otpornija, posebno na mehaničke povrede.

Samo nastajanje mrtve kore je rezultat prestanka aktivnosti prethodno formiranih felogena. Naime, u unutrašnjosti stabljike drvenastih biljnih vrsta svake godine započinje proces obrazovanja novih felogena, pri čemu prethodno aktivni felogeni prestaju funkcionirati te oni i produkti njihove aktivnosti (pluto) smješteni na periferiji stabljike prelaze u trajno stanje tj. formiraju mrtvu koru.

Mrtva kora se ne stvara kod svih drvenastih biljnih vrsta u isto vrijeme. Negdje taj proces biva vidljiv već u drugoj godini života (kod vinove loze), negdje nakon osam do deset godina (vrba i bijeli bor), a negdje tek poslije dvadeset i pet godina (hrast, jela). Premda je produkt sekundarne grade stabljike, mrtva kora ne prati proces ravnomjernog širenja stabljike, već se isteže, puca i na određenim mjestima odbacuje. Formirane pukotine nastale na

mjestima pucanja mrtve kore imaju i svoju fiziološku svrhu jer služe za razmjenu plinova između stabljike i okoline.

Način pucanja, odnosno formiranja pukotina u mrtvoj kori u najvećoj mjeri ovisi o načinu formiranja i rada felogena u unutrašnjosti stabljike. Tamo gdje se felogen formira u obliku koncentričnih krugova formirat će se prstenasta mrtva kora koja je okarakterizirana pucanjem i odbacivanjem mrtve kore u vidu prstenova ili vlakana (višnja, trešnja), dok tamo gdje se felogen formira u obliku lučnih ploča koje se svojim krajevima dodiruju, formirat će se ljuskasta mrtva kora. Većina drvenastih kultura ima takav izgled mrtve kore.

Izgled mrtve kore ovisi i o ekološkim uvjetima u kojima se biljka nalazi. Veća izloženost biljke nepovoljnim uvjetima (jakom suncu i vjetru) dovodi do većeg stupnja hrapavosti, tj. odbacivanja dijelova mrtve kore, neovisno o genetskoj predispoziciji biljke da stvara glatku ili hrapavu mrtvu koru.

Boja mrtve kore se također razlikuje među drvenastim biljnim vrstama. Većina drvenastih biljnih vrsta posjeduje mrku boju mrtve kore, što je u prvom redu posljedica veće prisutnosti tanina u stanicama koje grade to tkivo. Nasuprot tome, neke biljne vrste (breza) imaju bijelu boju mrtve kore, neke zelenosivu (jasen), a neke sivu boju (mlada stabla ariša, bukve i jele).

Mrtva kora ima izuzetnu važnost za egzistenciju drvenastih kultura. Ona stabljici pruža zaštitu od naglih temperaturnih promjena, te je štiti od gubitka vode transpiracijom. Osim toga, stabla koja posjeduju jaku mrtvu koru su otpornija na mehaničke povrede, a i manje stradaju u požarima u odnosu na drveća sa slabijom, odnosno tanjom mrtvom korom.

Mrtva kora ima svoju primjenu i u industriji. Mrtva kora lipe se koristi za dobivanje vlakana koji služe za izradu pletenih predmeta, mrtva kora hrasta za dobivanje materijala za izolaciju, a mrtva kora smrče za ekstrakciju tanina čija je primjena vrlo široka, kako u prehrambenoj industriji u svojstvu aditiva, tako i u medicini u svojstvu proizvodnje različitih lijekova.

4.2.3. Mehanička tkiva

Mehanička ili potporna tkiva su trajna tkiva koja biljnim organima daju odgovarajuću čvrstoću i/li elastičnost. Bez njih, održavanje stabilnosti i funkcionalnosti biljnih organa te organizma u cjelini ne bi bilo moguće, neovisno da li je riječ o zeljastim ili drvenastim biljnim vrstama.

Mehanička tkiva se vrlo često definiraju i skeletom biljke, a njihova sposobnost da daju čvrstoću biljnim organima se temelji na specifičnosti grade stijenki stanica koje sačinjavaju ta tkiva. Naime, stijenke stanica mehaničkih tkiva su u manjoj ili većoj mjeri impregnirane odgovarajućim materijama (lignin, pektin) koje povećavaju otpornost tih stanica na okolne pritiske. Ako se takve stanice naslanjaju ili okružuju biljne organe ili dijelove biljke jasno je da

će i ti organi, odnosno dijelovi biljke biti bolje zaštićeni. Upravo se to u biljnom svijetu i događa.

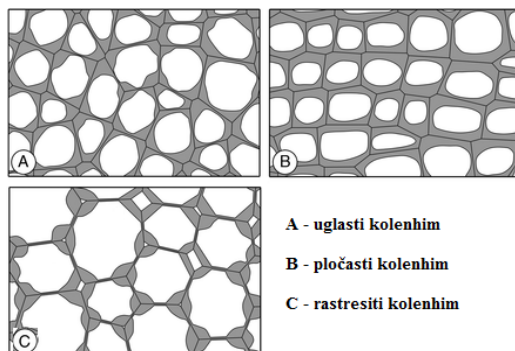
Mehanička tkiva koja sudjeluju u izgradnji biljnog organizma su podijeljena u dvije osnovne skupine: kolenhim i sklerenhim.

4.2.3.1. Kolenhim

Kolenhim je živo mehaničko tkivo, a javlja se u regijama novog rasta tj. u mladim organima ili dijelovima biljke koji intenzivno rastu. Ovo tkivo se obrazuje samo u organima koji imaju primarnu građu (listovi i stabljike zeljastih biljaka), a njegov položaj unutar organa je uvijek takav da je bliži periferiji nego središtu organa (u stabljikama se javlja odmah ispod epidermisa).

Stanice koje izgrađuju kolenhim su uvijek žive, većinom su izduženog oblika, veličine 1 - 2 mm i sa stijenkama koje u sebi sadrže veće ili manje naslage celuloze, hemiceluloze ili pektina. Zahvaljujući tako građenim stijenkama, ove stanice su u stanju pružiti odgovarajuću zaštitu stanicama koje rastu, naravno pod uvjetom da se nalaze u njihovoj neposrednoj blizini. Osim što posjeduju odgovarajuću čvrstoću, stijenke kolenhimskih stanica posjeduju i visok stupanj elastičnosti, što dodatno doprinosi omogućavanju rasta stanica na koje se kolenhim naslanja ili ih okružuje.

Ovisno o načinu zadebljanja staničnih stijenki razlikuju se tri osnovna tipa kolenhima: kutni (uglasti), pločasti i rastresiti tip (slika 78.).



Slika 78. Šematski prikaz građe različitih tipova kolenhima
(slika preuzeta sa: <http://www.apsnet.org>)

Kod uglastog kolenhima zadebljanja su prisutna na uglovima gdje se susjedne stanice dodiruju, kod rastresitog zadebljanja se nalaze na dijelovima stijenki okrenutim prema intercelularima, a kod pločastog (tangencijalnog) zadebljanja su usmjerena duž plohe, pri čemu poprečni dijelovi stijenke ostaju tanki. Biljne vrste iz roda Cucurbita imaju uglasti tip, dok na primjer biljne vrste iz rada Sambucus imaju pločasti tip građe kolenhima. Rastresiti tip građe kolenhima u biljnom svijetu je dosta rijedak (prisutan je kod salate).

4.2.3.2. Sklerenhim

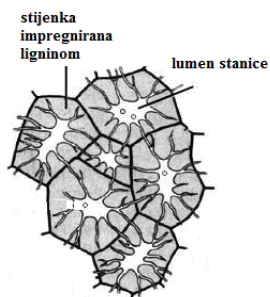
Sklerenhim je neživo mehaničko tkivo i u odnosu na kolenhim je znatno rasprostranjenije. Stanice koje izgrađuju sklerenimska tkiva su zbijene jedne uz drugu, s ravnomjerno zadebljalim staničnim stijenkama, često impregniranih ligninom. Kod pojedinih stanica zadebljanja mogu biti takva da gotovo u potpunosti ispunjavaju stanični lumen. Ono što sklerenhimske stanice dodatno razlikuje u odnosu na stanice kolenhima je sljedeće: (1) sklerenhimske stanice su mrtve stanice, (2) njihov stupanj elastičnosti je značajno manji i (3) većinom su prisutne u organima, odnosno dijelovima biljke koji su prestali s rastom.

U sklerenhim, odnosno sklerenhimska tkiva, se ubrajaju: sklerenhimske stanice i sklerenhimska vlakna.

Sklerenhimske stanice. Sklerenhimske stanice (sklereidi) su uglavnom izodijametričnog oblika, s jako zadebljalim, gotovo odvrenjelim staničnim stijenkama, a što je posljedica intenzivnog nakupljanja lignina u njima. Unutar stijenki sklerenhimskih stanica prisutne su brojne jamice koje zbog velikih naslaga lignina poprimaju oblik kanalića. Velike naslage lignina u stijenkama sklereida, preciznije nepropusnost lignina za vodu, je uzrok što su te stanice mrtve, tj. što u njima nema fiziološke aktivnosti. Unutar biljnih organa, sklerenhimske stanice se mogu javiti pojedinačno (u formi idioblasta) ili u odgovarajućim nakupinama.

Postoji više vrsta sklereida; brahisklereidi, makrosklereidi, osteosklereidi i asterosklereidi, a osnovna razlika između njih je u obliku tih stanica.

Brahisklereidi su sklerenhimske stanice izodijametričnog oblika koje se u organima biljke većinom nalaze u nakupinama. Prisutni su u plodovima kruške i jabuke, kori jele i bora, te u sjemenu višnje ili trešnje (slika 79.). Makrosklereidi su cilindričnog oblika i u biljnom svijetu su manje zastupljeni u odnosu na brahisklereide. Njihova prisutnost uočena je u ovojnici sjemena graha, te u perikarpu ploda konoplje. Osteosklereidi imaju oblik butne kosti, pa su po tome dobile i naziv. U biljci se ovakav oblik sklerenhimskih stanica javlja isključivo u formi idioblasta tj. pojedinačnih stanica. Asterosklereidi imaju oblik zvijezde, a njihova prisutnost je uočena u listovima masline te u kori jele i ariša.



Slika 79. Šematski prikaz izgleda brahisklereida (ilustracija - Prof. dr. Ljubomir Mišić)

Sklerenhimska vlakna. Sklerenhimska vlakna su izdužene stanice s fino ušiljenim krajevima i s rijetkim jamicama koje su koso postavljene uz uzdužnu osovinu stanice. Prosječna dužina im je između 1 - 2 cm, s tim da kod nekih biljnih vrsta iz porodice Urticaceae dosežu dužinu i do 55 cm.

Premda sva sklerenhimska vlakna nastaju na isti način, diobom i diferencijacijom stanica prokambija ili kambijalnog prstena, između njih postoje značajne razlike, ovisno o dijelu biljke gdje se nalaze.

Sklerenhimska vlakna smještena u kori i floemskom dijelu provodnih snopića su jako izdužena sa stijenkama koje su blago lignificirane (odrvenjele) ili su u potpunosti celulozne. Takva vlakna nazivaju se likina vlakna. Unutar likinih vlakana razlikuju se primarna i sekundarna likina vlakna, a razlika između njih je upravo u stupnju lignificiranosti njihovih staničnih stijenki. Primarna likina vlakna su nikako ili malo lignificirana, pa su više elastična u odnosu na sekundarna likina vlakna gdje je stupanj lignificiranosti stijenki jače izražen. Primarna likina vlakna su prisutna u provodnim tkivima stabljike i listova monokotiledonih biljaka, dok su sekundarna likina vlakna u pravilu zastupljena u provodnim tkivima stabljika biljaka koje imaju mogućnost prelaska iz primarne u sekundarnu građu.

Sklerenhimska vlakna smještena u drvu i ksilemskom dijelu provodnih snopića su manje izdužena u odnosu na likina vlakna, a stijenke su im u potpunosti lignificirane. Takva vlakna se nazivaju drvena ili libriform vlakna.

Neovisno da li je riječ o likinim ili libriform vlaknima, njihova uloga je ista, a to je učvrstiti dijelove biljke na koje se naslanjaju ili koje okružuju.

4.2.3.3. Raspored mehaničkih tkiva

Čvrstoća, a time i otpornost biljnih organa, ne ovise samo od vrste mehaničkih tkiva koju neki organ posjeduje, već i od rasporeda mehaničkih tkiva unutar organa. U biljnim organizmima raspored mehaničkih tkiva je uvijek takav da se pri njihovoj minimalnoj količini postigne maksimalna čvrstoća organa. Vrlo važan faktor kod raspoređivanja mehaničkih tkiva je i izloženost pojedinog organa istezanju, pritisku ili savijanju.

Kada je riječ o stabljikama, one su tokom cijelog svog života u manjoj ili većoj mjeri izložene savijanju (usljed izlaganja vjetru), što je uvjetovalo veću zastupljenost mehaničkog tkiva na periferiji stabljike u odnosu na njenu unutrašnjost, prosto iz razloga jer je periferija stabljike prva na udaru. Kod većine biljnih vrsta raspored mehaničkih tkiva na periferiji stabljike je gotovo uvijek u vidu kontinuiranog prstena jer se tako stabljika najbolje štiti, no i tu postoje određene iznimke. Kod biljnih vrsta iz porodice Lamiaceae koje imaju četverobridnu stabljiku, mehanička tkiva ne rade kontinuirani prsten na periferiji stabljike, već su smještena također na periferiji stabljike, ali isključivo na uglovima stabljike. Ovakav način rasporeda mehaničkih tkiva daje dovoljnu

čvrstoću stabljici jer se uglovi stabljike ponašaju kao nosači, a pri tome se utroši manje materijala u izgradnji stabljike.

U unutrašnjosti stabljike mehanička tkiva nisu u većoj mjeri zastupljena. Izuzetak su samo provodni snopići smješteni u unutrašnjosti stabljike gdje mehanička tkiva oko floema i ksilema grade kontinuirani prsten. Ovakav raspored mehaničkih tkiva je vrlo logičan jer je biljci u cilju njene egzistencije neophodno osigurati nesmetani protok vode i mineralnih tvari iz korijena preko ksilema u list, ali i protok asimilata iz lista preko floema u ostale dijelove biljke. Prekid protoka u provodnim snopićima, što je lakše ostvarivo ukoliko snopići nisu okruženi mehaničkim tkivom, bi znatno otežalo funkcioniranje biljke, a vjerovatno dovelo i do njenog uvenuća, neovisno o staništu u kojem biljka obitava.

Raspored tkiva u korijenu je potpuno drugačiji u odnosu na stabljiku, a što je uvjetovano činjenicom da je korijen više izložen kidanju i istezanju, nego savijanju. Jača tkiva sa čvršćim stanicama su gusto koncentrirana u centru korijena, a manje ili gotovo nikako na periferiji iz razloga što takav raspored omogućuje korijenu najjači otpor ka istezanju i kidanju. U protivnom kada bi čvršća tkiva bila razbacana širom površine korijena ili više locirana na njegovoj periferiji, korijen ne bi mogao dati veliki otpor istezanju kojem je izložen usljed rasta nadzemnog dijela biljke, te bi shodno tome lako došlo do njegovog pucanja.

4.2.4. Provodna tkiva

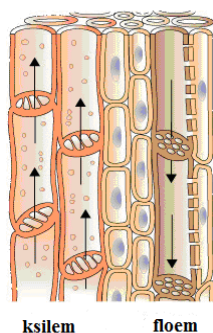
Provodna tkiva su trajna tkiva čija je funkcija usko vezana uz transport materija kroz biljku. Vrlo su složene građe jer u sebi sadrže žive i mrtve elemente i to kako u vidu pojedinačnih stanica tako i u vidu produkata staničnih fuzija.

Provodna tkiva su obilježje isključivo vaskularnih biljaka (odjeljak Pteridophyta i Spermatophyta), a smatra se da su nastala kao oblik prilagodbe biljki tokom njihovog prelaska življenja iz vode na kopno. Pri tome su određene biljke postigle veći, a neke manji stupanj razvijenosti provodnih tkiva, što je prvenstveno ovisilo o ekološkim faktorima kojima je biljka tokom nastanjivanja kopna bila izložena. Biljke suhih staništa (kserofiti) su razvile izrazito kompleksna i sofisticirana provodna tkiva, što nije slučaj kod hidrofita (biljke vlažnih staništa) gdje je stupanj razvijenosti provodnih tkiva vrlo nizak. Neke hidrofitne biljke uopće nemaju provodna tkiva već vodu i hranjiva iz okoline uzimaju cijelom svojom površinom.

Prethodno navedene konstatacije jasno idu u prilog tezi da je uzrok stvaranja provodnih tkiva, kao i stupanj njihovog razvitka, usko vezan uz potrebu biljke da se prilagodi životu na kopnu. Ovaj razvoj nije bio jednoobrazan, već vrlo složen i dugotrajan, pa u skladu s tim postoje brojne razlike kako u građi tako i u

funkciji histoloških elemenata koji ulaze u sastav provodnih tkiva. Te razlike se ne očituju samo kod biljaka koje pripadaju različitim ekološkim grupacijama, već i unutar biljaka koje su obitavale ili obitavaju u istim ekološkim uvjetima. Ipak, nešto je zajedničko svim elementima koji ulaze u građu provodnih tkiva, a to je da imaju izduženi oblik i da su formirani na način da prave što manju smetnju kretanju materija.

Kod vaskularnih biljaka postoje dva osnovna tipa provodnih tkiva putem kojih se provode materije. To su ksilem koji služi za provođenje vode i mineralnih materija iz korijena u list, te floem koji služi za provođenje asimilata iz lista u ostale dijelove biljke (slika 80.). I ksilem i floem mogu nastati na dva načina: diobom i diferenciranjem stanica prokambija osnovnog meristema (tako nastaje primarni ksilem i floem) ili diobom i diferencijacijom kambijalnog prstena koji se naknadno formira u stabljici i korijenju (tako nastaje sekundarni ksilem i floem). Shodno tome, primarni ksilem i floem je sastavni dio građe listova te primarne građe stabljike i korijena, dok je sekundarni floem i ksilem sastavni dio stabljike i korijena u njihovoj sekundarnoj građi.



Slika 80. Ksilem i floem

(slika preuzeta sa: <http://fenbilgisifen.wordpress.com>)

4.2.4.1. Ksilem

Ksilem je provodno tkivo čija je funkcija provođenje vode s otopljenim mineralnim tvarima uzlaznim putem, od korijena ka listu. Ksilem ima i druge uloge u biljnom organizmu, ali su one od manjeg značaja za funkcioniranje biljke. Kroz ksilem se u rano proljeće može odvijati i transport građivnih tvari iz spremišnih organa biljke do stanica koje rastu, a ksilem također doprinosi u velikoj mjeri i čvrstoći same stabljike.

Ksilem je izgrađen iz različitih histoloških elemenata među kojima se po svom značaju za transport tvari izdvajaju traheje i traheide.

Traheje su mrtve, dugačke cjevaste tvorevine nastale fuzijom stanica, što znači da su stijenke tih stanica na mjestu dodirivanja djelomično ili u potpunosti razgrađene. Osim toga, stijenke stanica koje ulaze u sastav traheja su cijelom

svojom dužinom lignificirane, usljed čega traheje imaju veliku otpornost na eventualni pritisak okolnih tkiva. Lignificiranost stijenki traheja ujedno sprječava i sužavanje tj. stiskanje lumena traheja kada u doba pojačane transpiracije nastane podtlak, tzv. transpiracijski sisak. Zbog navedene građe, transport vode i mineralnih tvari kroz traheje je izuzetno brz i siguran, naravno pod uvjetom da postoji odgovarajuća sila transpiracije koja pokreće uzlazno kretanje vode i u njoj otopljenih tvari iz korijena ka listu.

Dužina traheje znatno varira. Kod većine biljnih vrsta traheja ima dužinu oko 10 cm, premda postoje biljne vrste kao što su bagrem, hrast i različite povijuše gdje je dužina traheje iznad 1 m.

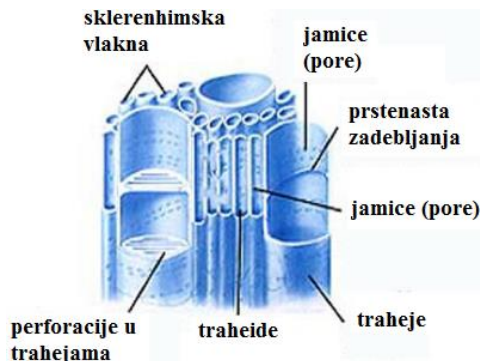
Traheide su mrtve stanice, izduženog oblika, s ušiljenim vrhovima i lokalno zadebljalim, lignificiranim stijenkama u kojima se nalaze brojne jamice. Ove jamice tj. šupljine omogućavaju protok materija iz jedne traheide u drugu, no taj protok je nešto sporiji u odnosu na traheje gdje ne postoji nikakva smetnja protoku materija. Upravo zbog navedenog, kod skrivenosjemenjača višeg rasta, gdje je vodu potrebno dostaviti na veću udaljenost, evolucija provodnih tkiva je uglavnom išla u pravcu izgradnje ksilema s većom zastupljenošću traheja, što nije bio slučaj sa skrivenosjemenjačama nižeg rasta. Kod njih udaljenost listova od korijena nije velika, pa je u njihovom ksilemu moguće uočiti i veliki udjel traheida. Interesantan detalj je da golosjemenjače i paprati u svom ksilemu nemaju traheje, što upućuje na zaključak da su traheje u odnosu na traheide na višem stupnju evolucijskog razvoja.

Kad je riječ o prostornim dimenzijama, dužina traheida je znatno manja u odnosu na traheje i obično se kreće u vrijednostima između 1 i 4 mm, premda i ovdje postoje iznimke. Tako na primjer traheide u ksilemu biljnih vrsta iz roda *Canna* i *Musa* imaju dužinu oko 10 mm.

Osim traheja i traheida u sastav ksilema ulazi parenhim ksilema, libriform vlakna, te razni prijelazni oblici između traheja i traheida ili traheida i mehaničkih stanica. Primjer prijelaznih oblika između traheja i traheida su tzv. vaskularne i vazicentrične traheide koje dužinom i oblikom podsjećaju na traheju, no posjeduju pregrade i jamice na određenim mjestima što je pak obilježje traheide.

Stanice koje grade parenhim ksilema potpomažu protoku materija, ali doprinose i povećanju dodirne površine između ksilema i ostalih dijelova biljke. Smatra se da stanice parenhima ksilema imaju važnu ulogu i kod blokiranja aktivnosti traheja u periodu mirovanja pojedinih višegodišnjih biljnih vrsta. Naime, nakon završetka vegetacije, traheje i traheide prestaju s aktivnim radom, a to se ostvaruje na način da se ispune zrakom ili što je češći slučaj, posebno kod traheja, da se ispune tilama. Tile su mjehuraste tvorevine nastale rastom stanica parenhima ksilema koje se naslanjaju na traheje. One, usljed povećanja svog rasta, ulaze u lumen traheje, ispunjavaju ga i u jednom trenutku potpuno blokiraju traheju.

Sastavni dijelovi ksilema kod velikog broja biljnih vrsta su i sklerenhimska (libriform) vlakna. Njihova uloga je dodatno učvrstiti ksilem, a posljedično i samu biljku. Šematski prikaz izgleda ksilema prikazan je na slici 81.



Slika 81. Šematski prikaz izgleda ksilema (slika preuzeta sa: <http://vladimirrandjelovic.com/pdf/Botanika/03-Biljna%20tkiva.pdf>)

4.2.4.2. Floem

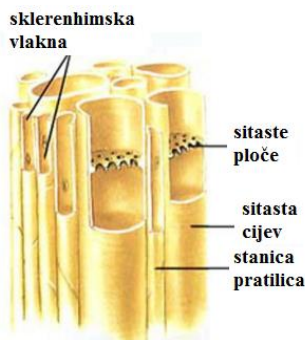
Floem je provodno tkivo čija je funkcija provođenje organskih materija (produkata fotosinteze) silaznim putem, od lista prema korijenu. Histološki elementi floema koji mogu sudjelovati u provođenju navedenih materija su sljedeće: sitaste cijevi, stanice pratilice i parenhim floema. Veliki broj biljnih vrsta kao sastavni dio floema posjeduje i likina vlakna, no njihova uloga se ne očituje u provođenju materija već u učvršćenju floema i biljke u cjelini. Neovisno o ulozi koju imaju unutar floema, svi elementi koji grade floem imaju nešto zajedničko, a to je da su izgrađeni od stanica čije stijenke nisu odrvenjele (lignificirane).

Sitaste cijevi su dugački nizovi sitastih stanica koje su međusobno povezane preko sitastih ploča, odnosno pregradnih zidova sa manjim ili većim perforacijama. Kroz te perforacije (otvori poput sita) prolaze plazmodezmije putem kojih se asimilati prenose iz jedne sitaste stanice u drugu. Sitaste cijevi mogu funkcionirati sve dok listovi provode fotosintezu, odnosno dok stvaraju šećer. U jesen ili u nekom drugom periodu kada se provođenje fotosinteze prekine ili značajno smanji, sitaste ploče se prekriju polisaharidom kalozom. Usljed naslaga kaloze na sitastoj ploči, sitaste stanice, a time i sitaste cijevi, gube svoju fiziološku aktivnost, te postepeno propadaju. Ukoliko se desi da se kaloza razgradi, moguće je da se ponovno uspostavi tok asimilata kroz iste sitaste cijevi, no takva pojava je jako rijetka. Obično se u idućoj vegetacijskoj sezoni kod višegodišnjih biljnih vrsta protok asimilata uspostavlja kroz novoizgrađene elemente floema (sekundarni floem).

Stanice pratilice su kod skrivenosjemenjača također sastavni dio floema. Uz jednu sitastu cijev u pravilu naliježu tri do četiri stanice pratilice čija je funkcija, ali i porijeklo nastajanja identično stanicama koje grade sitastu cijev. Životni vijek stanica pratilica je istovjetan vijeku življenja sitastih cijevi, što znači da nakon prestanka funkcioniranja sitastih cijevi prestaje i rad stanica pratilica. Razlika između sitastih stanica i stanica pratilica je samo u tome što su prostorne dimenzije stanica pratilica dosta manje u odnosu na sitaste stanice. Za razliku od skrivenosjemenjača, paprati i golosjemenjače ne posjeduju stanice pratilice u floemu, već umjesto njih sadrže posebne stanice ispunjene proteinima.

Parenhim floema je smješten na periferiji floema. Stanice koje grade parenhim floema su blago izdužene, a uloga im je da sudjeluju u privremenoj akumulaciji razgrađenih organskih materija koje iz lista idu u spremišne organe biljke. Ponekad te stanice u sebi sadrže i određenu količinu kloroplasta što im u takvim okolnostima omogućava da budu i mjesto stvaranja organske materije.

Šematski prikaz izgleda floema prikazan je na slici 82.



Slika 82. Šematski prikaz izgleda floema (slika preuzeta sa: <http://vladimirandjelovic.com/pdf/Botanika/03-Biljna%20tkiva.pdf>)

4.2.4.3. Provodni snopići

Histološki elementi za provođenje mineralnih i organskih supstanci se u biljnom organizmu vrlo rijetko sreću pojedinačno, već uglavnom grade jedinstvene provodne snopiće koji se protežu duž cijele biljke. Ukoliko sadrže i ksilem i floem, odnosno histološke elemente za provođenje i mineralnih i organskih supstanci, onda se takvi snopići nazivaju **potpuni ili složeni provodni snopići**. U njima su ksilem i floem raspoređeni neposredno jedan do drugog, s tim da se supstance kreću u suprotnim smjerovima; voda i mineralne materije se kreću uzlaznim putem kroz ksilem, a produkti fotosinteze tj. organske supstance se kreću silaznim putem kroz floem. Vrlo su rijetki slučajevi da su provodni snopići nepotpuni, odnosno da sadrže samo elemente ksilema ili samo elemente floema. Takvi provodni snopići se nazivaju **prosti ili nepotpuni provodni snopići**, a javljaju se u sekundarnim trajnim tkivima.

Sastavni dio provodnih snopića su i mehanička tkiva koja doprinose povećanju čvrstoće provodnih snopića. Mehanička tkiva koja sudjeluju u izgradnji ksilema nazivaju se libriform vlakna, a ona koja sudjeluju u izgradnji floema, likina vlakna. Libriform vlakna su dosta čvršća u odnosu na likina vlakna, što je posljedica taloženja lignina u stijenkama stanica koje grade libriform vlakna. Dodatni segment koji izgrađuje provodne snopice je tzv. sara, parenhimsko tkivo čiji je prvenstveni zadatak usmjeravanje toka provođenja materija u određenom pravcu te sprječavanje odvođenja materija izvan provodnog snopića.

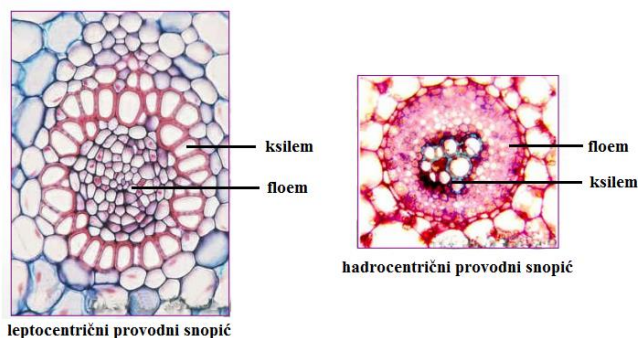
Elementi koji grade provodne snopice nastaju radom prokambija osnovnog meristema tj. prokambijskog meristemskog tkiva. Ovdje treba imati u vidu da se obrazovanje ksilemskih i floemskih elemenata ne odvija istovremeno, već postepeno, što za posljedicu ima različitost oblika i grade među nastalim produktima. Prvi produkti nastali radom prokambija obrazuju protoksilem i protofloem, a oni kasnije obrazovani formiraju metaksilem, odnosno metafloem.

Obilježje elemenata koji grade protoksilem je da su uskog lumena te da imaju spiralna ili prstenasta zadebljanja na stijenkama. Često se dogodi da zbog brzog rasta dolazi do pucanja elemenata protoksilema, usljed čega se stvara intercelular. Elementi metaksilema su traheje i traheide; dosta su krupniji u odnosu na elemente protoksilema, a na stijenkama imaju uglavnom mrežasta zadebljanja. Između protofloema i metafloema također postoje razlike. Sitaste cijevi kod protofloema su dosta užeg lumena i manje dužine u odnosu na sitaste cijevi metafloema. Nadalje, stanice pratilice su uglavnom obilježje metafloema, dok su u protofloemu rijetko prisutne.

U slučaju da se tokom formiranja provodnih snopića kompletan prokambij izdiferencira u elemente provodnog tkiva, takvi provodni snopici se nazivaju zatvorenim jer u sebi ne sadrže nikakve zaostatke meristemskih stanica. Posljedica navedenog je da biljke s takvim provodnim snopićima nemaju mogućnost sekundarnog rasta, odnosno širenja, već cijelog života ostaju u primarnoj građi. Zatvoreni provodni snopici su karakteristični za listove, te za stabljike monokotiledonih biljaka. Kod stabljika golosjemenjača i dikotiledonih biljaka, prokambij se ne izdiferencira u potpunosti u floem i ksilem već dio prokambija zaostane kao posebna meristemska zona. Takvi provodni snopici se nazivaju otvorenim provodnim snopićima, a biljke koje posjeduju takve snopice imaju mogućnost uspostave kambijalnog prstena, a samim time i sekundarnog rasta.

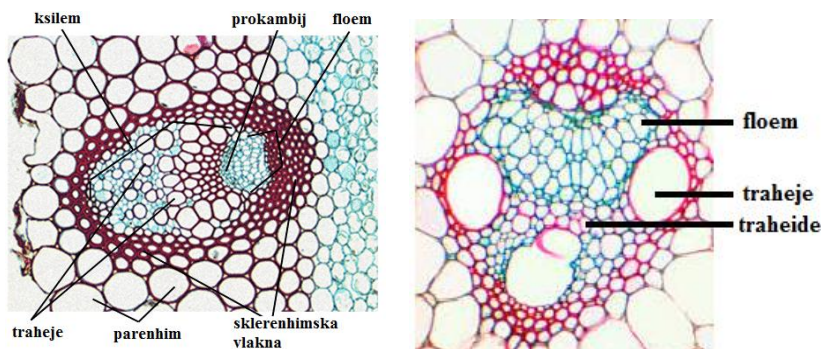
Osim podjele provodnih snopića na potpune i nepotpune, te na otvorene i zatvorene, u naučnoj literaturi postoji i podjela provodnih snopića na osnovu unutrašnjeg rasporeda floema i ksilema. Ova podjela se odnosi samo na potpune (složene) provodne snopice, budući da jedino oni imaju oba provodna tkiva (ksilem i floem) u svom sastavu. U skladu s tim kriterijem, razlikuju se koncentrični, kolateralni, bikolateralni, prijelazni i radijalni provodni snopici.

Koncentrični provodni snopići. Raspored ksilema i floema unutar koncentričnih provodnih snopića je takav da je ksilem u sredini, a floem ga okružuje ili obrnuto; da je floem u sredini, a ksilem oko njega. Ukoliko je ksilem u sredini onda se takav snopić naziva hadrocentrični (amfikribalni) provodni snopić, a ukoliko je floem u sredini onda je riječ o leptocentričnom (amfivazalnom) provodnom snopiću (slika 83.). Zajednička osobina ovih snopića je da su na poprečnom presjeku kružnog ili eliptičnog oblika i da su oba zatvorena, tj. da u sebi ne sadrže zaostale meristeme. Koncentrični provodni snopići se rijetko sreću u biljnom svijetu. Izuzetak su paprati koje u sebi sadrže hadrocentrične provodne snopiće, te nadzemni izdanci i rizomi pojedinih monokotiledonih biljaka koji posjeduju leptocentrične provodne snopiće.



Slika 83. Koncentrični provodni snopići (slika preuzeta sa: <http://vladimirrandjelovic.com/pdf/Botanika/03-Biljna%20tkiva.pdf>)

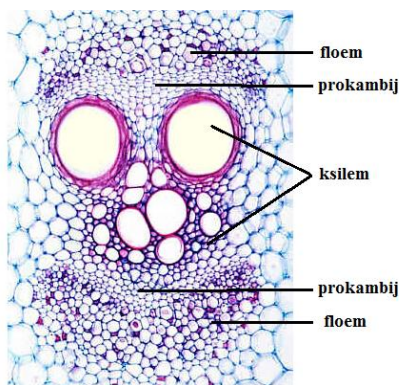
Kolateralni provodni snopići. U kolateralnom provodnom snopiću se floem i ksilem nalaze na istom radijusu, jedan pored drugog, te se tangencijalno (bočno) dodiruju. Unutar takvog snopića ksilem je uvijek orijentiran prema središtu, a floem prema periferiji. Kolateralni provodni snopić može biti otvorenog i zatvorenog tipa, što znači da posjeduje ili ne posjeduje neizdiferencirane meristemske zone prokambija (slika 84.).



Slika 84. Otvoreni i zatvoreni kolateralni provodni snopići (slika preuzeta sa: <http://www.botanic.hr/>)

Otvoreni kolateralni provodni snopić (u sebi sadrže zaostale meristemske zone prokambija) se mogu sresti u stabljici golosjemenjača i dikotiledonih biljaka, a zatvoreni provodni snopići (u sebi ne sadrže zaostale meristemske zone prokambija) se nalaze u stabljici monokotiledonih biljaka.

Bikolateralni provodni snopići. Bikolateralni provodni snopići predstavljaju varijantu kolateralnog provodnog snopića koja je obilježena postojanjem dvaju floema unutar snopića. Jedan floem je smješten pored ksilema s njegove vanjske strane (okrenut prema periferiji snopića), a drugi se nalazi također pored ksilema, ali s njegove unutrašnje strane (okrenut prema unutrašnjosti snopića). Ovaj snopić je otvorenog tipa, što znači da u sebi sadrži zaostatke prokambija i to u vidu tankog sloja između ksilema i floema. Pojedini predstavnici porodice Cucurbitaceae i Solanaceae u građi svoje stabljike sadrže bikolateralne provodne snopice (slika 85.).

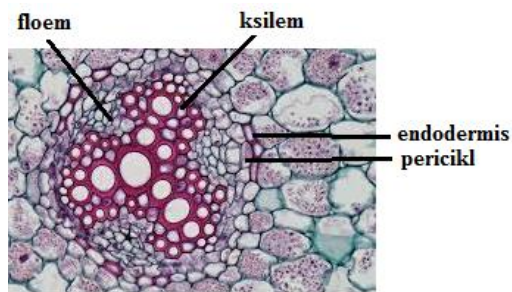


Slika 85. Bikolateralni provodni snopić
(slika preuzeta sa: <http://www1.biologie.uni-hamburg.de/>)

Prijelazni provodni snopići. Prema rasporedu floema i ksilema, prijelazni provodni snopići predstavljaju tip snopića koji u sebi sadrži obilježja i koncentričnog i kolateralnog provodnog snopića. Naime, kod ovog tipa snopića ksilem ne obavija u potpunosti floem (što jeste obilježje koncentričnih provodnih snopića), već samo negdje oko $\frac{3}{4}$ floema. $\frac{1}{4}$ ksilema je položena neposredno uz floem, u jednom radijusu i bočno se dodiruju (što jeste obilježje kolateralnog provodnog snopića). Interesantno je da biljka đurđevak (*Convallaria majalis* L.) u centralnom dijelu svog rizoma sadrži koncentrični (leptocentrični) provodni snopić, a uz endodermis prijelazni tip provodnog snopića.

Radijalni provodni snopići. Raspored floema i ksilema unutar radijalnog provodnog snopića je naizmjeničan, što znači da svaki ksilem i floem zauzima poseban radijus. Ksilemi i floemi u ovom snopiću obično imaju izgled tzv. ploča, s tim da se ksilemske ploče u centru provodnog snopića često spajaju usljed čega poprimaju zvjezdastu formu (slika 86.). Broj ksilemskih ploča unutar

provodnog snopića je uvijek istovjetan floemskim, ali se sam broj ploča razlikuje ovisno o biljnoj vrsti. U skladu s tim radijalni provodni snopići mogu biti monoarhni (sadrže jedan ksilem i jedan floem) diarhni (sadrže dva floema i dva ksilema), triarhni i višearhni. Ovaj tip snopića je karakterističan za korijenje biljaka te za stabljike nekih paprati.



Slika 86. Radijalni provodni snopić
(slika preuzeta sa: <https://www.flickr.com/>)

4.2.5. Apsorpcijska tkiva

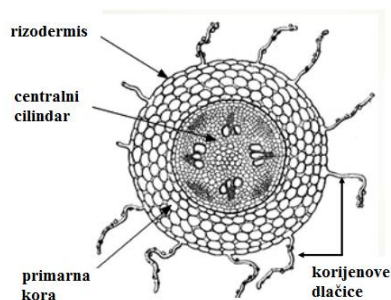
Dvije osnovne funkcije svakog živog organizma, pa tako i biljke, su ishrana i razmnožavanje. Ishrana biljke podrazumijeva uzimanje vode i mineralnih, a ponekad i organskih supstanci iz vanjske sredine. Da bi to bilo ostvarivo, nužno je da biljka posjeduje posebna tkiva koja su prilagođena toj funkciji. Takva tkiva se nazivaju apsorpcijska tkiva, a unutar biljnog organizma mogu postojati tkiva za apsorpciju vode i mineralnih supstanci, što je češći slučaj, te tkiva za apsorpciju vode i organskih supstanci, što je rjeđi slučaj.

Stanice koje grade apsorpcijska tkiva su svojom građom i oblikom prilagođeni funkciji ishrane, te u skladu s tim imaju izduženi oblik i vrlo tanke stanične stijenke. Tako oblikovane stanice imaju veliku dodirnu površinu s vanjskom sredinom i ne predstavljaju veliku barijeru ulasku materija u biljku.

4.2.5.1. Tkiva za apsorpciju vode i mineralnih supstanci

U tkiva za apsorpciju vode i mineralnih supstanci se ubrajaju rizodermis, rizoidi, apsorpcijske dlake, hidropote, velamen radicum i haustorije.

Rizodermis. Rizodermis je najvažnije i narasprostranjenije apsorpcijsko tkivo kod biljaka. Po svom nastajanju bi se mogao svrstati u kožna tkiva jer se nalazi na periferiji biljke, preciznije korijena, ali po svojoj građi i funkciji rizodermis je apsorpcijsko tkivo specijalizirano za primanje vode i u njoj otopljenih mineralnih supstanci. Izgrađen je iz jednog sloja stanica izduženog oblika sa stijenkama koje su vrlo tanke i nisu prekrivene kutikulom (slika 87.).



Slika 87. Rizodermis
(slika preuzeta sa: <http://botanica-1.yolasite.com/>)

Većina stanica rizodermisa ima na strani okrenutoj prema vanjskoj površini obrazovane korijenove dlačice koje povećavaju apsorpcijsku površinu korijena. Smatra se da korijenove dlačice nastaju od posebnih stanica tzv. trihoblasta koje u odnosu na ostale stanice rizodermisa imaju gušću citoplazmu i veći broj jedara. Dužina korijenovih dlačica je između 0.1 do 8 mm, a prečnik (promjer) im je vrlo mal, do 20 μm . Oblik im je promjenjiv, ovisno o staništu u kojem se nalaze. Ako se korijen razvija u vodi, oblik korijenovih dlačica je cilindričan i nerazgranat, dok u tlu korijenove dlačice poprimaju spljošten i često razgranat oblik. Broj korijenovih dlačica po jedinici površine rizodermisa također znatno varira. Negdje ta vrijednost može iznositi iznad 400 (kukuruz), no obično se kreće u vrijednostima između 200 i 400 na 1 mm^2 površine (jabuka, grašak...).

Osim što služe za primanje vode i mineralnih supstanci, korijenove dlačice doprinose i pričvršćivanju biljke jer njihove stijenke sadrže pektin koji se lijepi za čestice tla čime se omogućava jači kontakt sa tlom, ali i bolje usvajanje vode i mineralnih supstanci iz tla.

Rizoidi. Rizoidi su nitaste tvorevine izgrađene iz jedne ili više stanica i isključivo su obilježje tzv. nižih biljaka (mahovine, lišajevi) kod kojih nije razvijen korijen. Evulucijski gledano, rizoid se može smatrati prvim stupnjom razvoja korijena pri prelasku biljaka iz vodene sredine na kopno.

Svojim oblikom rizoidi dosta podsjećaju na korijenove dlačice, a funkcija im je gotovo identična. Služe nižim biljkama da se pričvrste za supstrat te da iz njega izvuču vodu i mineralne supstance. Kod mahovina na višem stupnju evolucijskog razvoja rizoidi mogu imati poprilično razgranatu formu, što ih čini sličnim pravom korijenu, ali u nekoj minijaturnoj varijanti.

Apsorpcijske dlake. Pojedini epifiti (biljke koje su pričvršćene ili rastu na drugog živog biljci) imaju na svojoj gornjoj površini lista posebno razvijene dlake koje služe za usvajanje vode. Ove dlake su obično blago uvučene u tkivo lista ili je epidermis specifično oblikovan na način da između svojih pojedinih stanica ima smještene ove dlake.

Hidropote. Hidropote predstavljaju žljezdastu diferencijaciju pojedinih stanica epidermisa namijenjenu apsorpciji iona iz vode u hidrofita. Hidrofiti su vodene biljke i u okviru njih se ubrajaju gotovo sve alge, neke vrste mahovina, vodene paprati te vodene skrivenosjemenjače, dok među golosjemenjačama nema hidrofita. Osim što služe za apsorpciju iona, hidropote služe i za održavanje vodnog režima u biljci, tako da se kroz njih prima i odaje voda, ovisno o odnosu vlažnosti između biljke i sredine u kojoj se nalazi.

Velamen radicum. Određene epifitske biljke iz porodice Orchidaceae i Araceae na zračnom korijenju umjesto jednoslojnog rizodermisa imaju razvijeno posebno tkivo tzv. velamen radicum čija je uloga upijanje vode iz atmosfere. Struktura ovog tkiva je vrlo složena; riječ je o višeslojnom ovoju oko zračnog korijenja koji vizualno dosta podsjeća na spužvu jer se između stanica nalaze velike pore. Kapilarnim silama voda kroz te pore postupno dolazi do egzodermisa korijena, a zatim i u njegovu samu unutrašnjost. Stanice koje grade velamen radicum imaju dosta zadebljale stijenke, što im osigurava čvrstoću budući da su kao epifiti izloženi različitim atmosferskim prilikama. Interesantan detalj je da stanice ovog tkiva prije upijanja vode imaju bijelosivu boju (ispunjene su zrakom), a nakon primanja vode poprimaju zelenkastu boju (boja unutrašnjeg tkiva kore).

Haustorije. Haustorije su posebni organi parazitskih i poluparazitskih biljaka cvjetnica. Imaju izgled pipaka, a služe za urastanje u tijelo domaćina iz kojeg se poslije crpi voda i hranjive tvari, uključujući mineralne i organske. Biljne vrste koje se hrane putem takvih haustorija su vilina kosica (*Cuscuta epithymum* (L.) L.), bijela imela (*Viscum album* L.), europski ljepak (*Loranthus europaeus* Jacq.) i imelica (*Arceuthobium oxycedri* (DC.) M. Bieb.).

4.2.5.2. Tkiva za apsorpciju vode i organskih supstanci

Tkiva za apsorpciju vode i organskih supstanci su vrlo rijetka pojava u biljnom svijetu prosto iz razloga jer biljka sama stvara organske supstance procesom fotosinteze. Ipak, neke biljke posjeduju takva tkiva, a riječ je o pojedinim parazitskim i insektivornim biljkama. Parazitske biljke posjeduju haustorije koje jednako služe u opskrbi mineralnih i organskih supstanci, dok pojedine insektivorne biljke posjeduju posebne dlake koje služe za izvlačenje organskih supstanci iz tijela insekta.

4.2.6. Tkiva za izlučivanje (sekretorna tkiva)

Tkiva za izlučivanje ili sekretorna tkiva su trajna tkiva čija je uloga izlučivanje različitih produkata metabolizma stanice unutar biljke ili izvan nje. Svi ti produkti izlučivanja se jednim imenom nazivaju sekreti, premda se međusobno mogu značajno razlikovati, kako po strukturi, tako i po ulozi u organizmu. Neki od sekreta koje pojedine biljke intenzivno stvaraju su sluzi, gume, tanini, eterična ulja, nektar, glikozidi, alkaloidi... Svrha izlučivanja

sekreta u biljci ili izvan nje može biti različita: reguliranje određenih fizioloških procesa, zaštita biljke od različitih predatora ili prekrivanje ozljede i sprječavanje ulaska neželjenih patogena u biljku. Osim navedenog, svrha izlučivanja može biti privlačenje potencijalnih oprašivača te sudjelovanje u probavi uhvaćenih insekata ukoliko je riječ o insektivornim biljkama.

Postoje brojne podjele sekretornih tkiva, a jedna od njih je i podjela na endogena i egzogena sekretorna tkiva. Kod endogenih sekretornih tkiva produkti izlučivanja ostaju u stanici, odnosno tkivu koje ih je proizvelo, dok kod egzogenih sekretornih tkiva produkti izlučivanja napuštaju stanicu, odnosno tkivo koje ih je proizvelo (sekreti se izlučuju ili u posebne intercelulare ili na površinu biljnog tijela). Često se egzogena sekretorna tkiva nazivaju i žljezdana tkiva budući da se proizvedeni sekreti u pravilu izlučuju pomoću žlijezda.

4.2.6.1. Endogena sekretorna tkiva

Endogena sekretorna tkiva se mogu nalaziti na raznim mjestima unutar biljke i to u formi jedne stanice ili nakupine više njih. Ukoliko je sekrecija prisutna unutar pojedinačnih stanica koje se svojim oblikom i funkcijom izdvajaju od okolnih stanica onda je prikladniji termin za njih sekretorne stanice (idioblasti).

Neovisno da li je riječ o endogenim sekretornim stanicama ili tkivima, svi produkti koje oni izlučuju ostaju unutar njih samih. Ti produkti su najčešće različite sluzi, gume, smole, eterična ulja, glikozidi, alkaloidi, terpeni te kristali kalcijevog oksalata. U grupu endogenih sekretornih stanica i tkiva spadaju uljanice, mliječne cijevi te idioblasti s kristalima kalcijevog oksalata.

Uljanice. Uljanice predstavljaju pojedinačne stanice u kojima se stvara i akumulira eterično ulje. Preciznije, eterično ulje se stvara u citosolu tih stanica, a zatim se izlučuje u vakuolu gdje se to ulje skladišti. Uljanice se mogu nalaziti na različitim mjestima unutar biljke: u srži stabljike, u korijenu, u mezofilu lista ili u kori. U velikom broju su prisutne u podanku idirota (*Acorus calamus* L.), u podanku đumbira (*Zingiber officinale* Rosc.) te u kori cimeta (*Cinnamomum cassia* (L.) J. Presl.). Ponekad uljanice mogu stvarati i slojeve unutar tkiva. Takav slučaj je kod korijena odoljena (*Valeriana officinalis* L.) gdje uljanice formiraju poseban sloj smješten u primarnoj kori korijena. Brojne biljne vrste iz porodice Piperaceae, Magnoliaceae i Araceae u svojim tkivima također posjeduju ovaj vid sekretornih stanica.

Mliječne cijevi. Mliječne cijevi su posebna vrsta sekretornih stanica ili cjevastih tvorevina nastalih fuzijom stanica, a čije je osnovno obilježje da u sebi sadrže mliječni sok. Mliječni sok u suštini predstavlja stanični sok koji je najčešće bijele boje, no može biti žut ili narančast. Prisutnost mliječnih cijevi je značajno izražena u biljnim vrstama iz porodice Euphorbiaceae, ali i mnoge biljne vrste iz porodice Papaveraceae, Moraceae i Asteraceae također posjeduju mliječne cijevi.

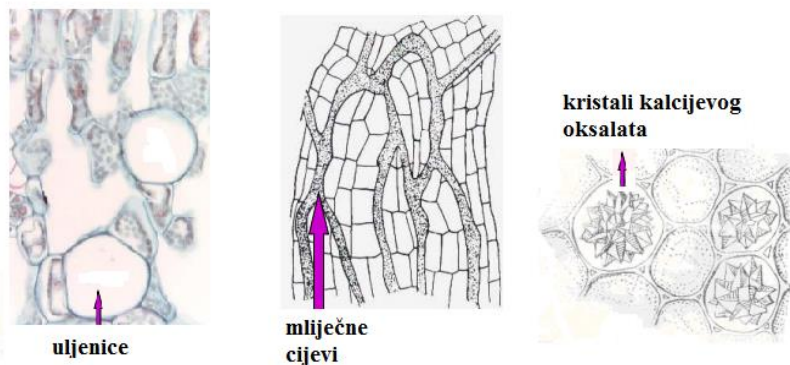
Mliječne cijevi u pravilu nastaju iz meristemskih stanica i rastu usporedno s dužinskim osima organa. Imaju vrlo visok stupanj razgranjivanja tako da ih je moguće pronaći u gotovo svim biljnim organima. Interesantan je podatak da mogu postići dužinu od nekoliko metara, a da nemaju unutar sebe nikakvih poprečnih stijenki.

Prema načinu nastajanja mliječne cijevi se dijele na člankovite i nečlankovite. Osnovna razlika između njih je ta što nečlankovite mliječne cijevi nastaju iz jedne meristemske stanice, dok člankovite nastaju fuzijom većeg broja stanica što je uvjetovano prethodnom razgradnjom poprečnih stijenki između njih.

Uloga mliječnih cijevi u životu biljaka je višestruka. Smatra se da im je primarna uloga skladištenje i transport različitih produkata metabolizma biljke, no mnogi im pripisuju i zaštitnu ulogu jer se u sastavu mliječnog soka često nalaze alkaloidi koji pogubno djeluju na konzumente te biljke. Uočeno je također da kod ozljeđivanja biljke, a samim time i mliječnih cijevi, mliječni sok na mjestu ozljede vrlo brzo stvrdne, te tako zatvara ranu što sprječava ulazak različitih patogena u biljku.

Idioblasti s kristalima kalcijevog oksalata. Idioblasti s kristalima kalcijevog oksalata su pojedinačne stanice koje se svojim oblikom i funkcijom značajno razlikuju od okolnih stanica, a razlog za navedeno je upravo akumuliranje kristala kalcij oksalata u tim stanicama. U većim količinama takvi idioblasti su prisutni u listovima luka, begonije i sobne lozice, u peteljci oraha, te u krtoli krompira. Kristali kalcijevog oksalata su obično smješteni u vakuolama tih stanica, premda ima slučajeva kada kristali u potpunosti ispunjavaju lumen stanice. Takav slučaj je uočen u listovima velebilja. Uloga kristala kalcijevog oksalata u životu biljke je prvenstveno zaštitna jer sudjeluju u detoksifikaciji teških metala, pružaju zaštitu od biljojeda, te učvršćuju tkivo.

Izgled endogenih sekretornih stanica prikazan je na slici 88.



Slika 88. Uljenice, mliječne cijevi i idioblasti s kristalima kalcijevog karbonata (slika preuzeta sa: <https://www.ucg.ac.me/>)

4.2.6.2. Egzogeni sekretorni tkiva (žljezdana tkiva)

Osnovna karakteristika egzogenih sekretornih tkiva tj. žljezdanih tkiva je da sekrete izlučuju izvan sebe i to ili u posebne intercelulare ili na površinu biljnog tijela. Kao i kod endogenih, tako i kod egzogenih sekretornih tkiva izlučivanje mogu obavljati pojedinačne stanice ili nakupine više njih, pa se u skladu s tim razlikuju žljezdane stanice i žljezdana tkiva.

U zavisnosti od onoga što izlučuju žljezdana tkiva se dijele na: tkiva za izlučivanje vode, tkiva za izlučivanje nektara, tkiva za izlučivanje probavnih sokova, te tkiva za izlučivanje eteričnih ulja, smola i sluzi.

Tkiva za izlučivanje vode. Da bi se održalo kruženje vode u prirodi te neprekidan tok vode kroz biljku neophodno je da se višak vode izluči iz biljke. Najveći dio vode biljka iz sebe izlučuje kroz stome procesom transpiracije i pri tome voda u vidu vodene pare ide iz područja više (nadzemni dio biljke) u područje niže koncentracije (atmosfera). Međutim, u vrijeme visoke relativne vlage zraka, kada su uvjeti za primanje vode iz tla optimalni, a za izlučivanje vode putem transpiracije minimalni, ne postoji mogućnost da voda izađe iz biljke kroz stome. U takvim okolnostima, višak vode iz biljke se u vidu kapljica izlučuje posebnim žljezdastim tvorevinama koje se nazivaju hidatode, a sam proces izlučivanja se naziva gutacija. Fiziološki promatrano, uloga hidatoda je održati ravnotežu vodnog režima i neprekidan protok vode kroz biljku u uvjetima kada to transpiracijom nije moguće postići.

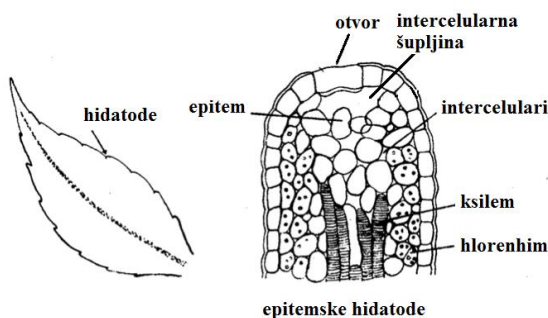
Hidatode su smještene na vrhu ili na rubovima listova, a anatomska građa im je vrlo specifična. U skladu s navedenim, postoje epidermske, trihomske i epitemske hidatode.

Epidermske hidatode predstavljaju posebnu nakupinu metamorfoziranih stanica epidermisa čiji su građa i oblik prilagođeni izlučivanju vode. U odnosu na ostale stanice epidermisa, stanice koje grade epidermske hidatode imaju tanje i propusnije stanične stijenke. Epidermske hidatode posjeduju listovi vranjemila (*Plumbago auriculata* Lam.) i listovi slatke paprati (*Polypodium vulgare* L.).

Trihomske hidatode također predstavljaju metamorfozu pojedinih stanica epidermisa, ali na način da takve stanice grade posebnu tvorevinu koja svojim oblikom podsjeća na dlake (trihome). Uloga im je ista kao i kod ostalih hidatoda, a to je izlučiti višak vode iz biljke u vidu kapljica. Trihomske hidatode su prisutne u listovima graha (*Phaseolus vulgaris* L.).

Epitemske hidatode imaju dosta složeniju građu u odnosu na epidermske i trihomske hidatode. Bitna razlika između njih je i ta da se epitemske hidatode direktno naslanjaju na provodne elemente biljke, što nije slučaj kod epidermskih i trihomskih hidatoda. Otvor epitemskih hidatoda svojim oblikom dosta podsjeća na stome, pa se u literaturi ove hidatode često nazivaju vodenim stomama. Otvor epitemskih hidatoda je okružen dvjema stanicama čiji unutrašnji sadržaj vrlo brzo izumire, a što za posljedicu ima stalnu otvorenost epitemskih hidatoda.

Ispod samog otvora nalazi se velika šupljina, a ispod nje epitem, odnosno tkivo sastavljeno od niza parenhimskih stanica između kojih se nalaze brojni intercelulari. To tkivo je specifično i po tome što se u njega smještaju i krajnji ogranci traheida, tako da su intercelulari stalno ispunjeni vodom (slika 89.). Kako ne postoji prepreka gibanju vode, voda preko tih intercelulara lako dolazi do otvora epitemske hidatode, te se izlučuje vani u vidu kapljica. Količina vode koja se može izlučiti preko epitemskih hidatoda je izuzetno velika. Tako na primjer samo jedan list tropske biljke *Colocasia nymphaeifolia* (Vent.) Kunth može preko noći izlučiti oko 100 ml vode. Epitemske hidatode su obilježje i brojnih halofitnih biljaka (biljke prilagođene životu na staništu bogatom lako topljivim solima). Njima epitemske hidatode služe da se oslobode viška slane vode, što sprječava negativno djelovanje usvojene soli na metabolizam stanica tih biljaka.



Slika 89. Šematski prikaz epitemske hidatode
(slika preuzeta sa: <https://www.easybiologyclass.com/>)

Tkiva za izlučivanje nektara. Tkiva za izlučivanje nektara ili nektariji su žljezdaste tvorevine koje izlučuju nektar (slatki sok bogat šećerima). Nektariji su zelene do žučkastozelene boje, a smješteni su obično u cvjetovima ili u njihovoj blizini. Shodno tome nektariji se dijele na cvjetne (floralne) i izvancvjetne (ekstrafloralne) nektarije (slika 90.). Cvjetni nektariji su smješteni na cvjetnoj loži ili pri osnovi plodnika ili prašničkog konca, dok se izvancvjetni nektariji nalaze na lisnim drškama ili na dijelu lista između žila, no ponekad i na stabljici.



Slika 90. Cvjetni i izvancvjetni nektariji
(slika preuzeta sa: <http://www.naturefoundationsxm.org>)

Neovisno da li je riječ o cvjetnim ili izvancvjetnim nektarijima, oni svojim oblikom dosta podsjećaju na epidermske ili trihomske hidatode. Također i obrazac nastajanja im je isti, što znači da nastaju metamorfozom određenih stanica epidermisa. Premda se kroz nektarije izlučuje vrlo mala količina slatkog soka (nektara), njihova uloga u životu biljke je izuzetno velika iz razloga što taj nektar privlači pčele koje doprinose oprašivanju, a samim time i generativnom razmnožavanju biljke.

Tkiva za izlučivanje probavnih sokova. Tkiva za izlučivanje probavnih sokova ili probavne žlijezde su karakteristične za biljke mesožderke. Ove žlijezde najčešće imaju oblik dlaka i smještene su uglavnom u središtu lista u kojem se hvata plijen. Pomoću njih biljka izlučuje razne enzime koji služe za razgradnju uhvaćenog plijena (insekta).

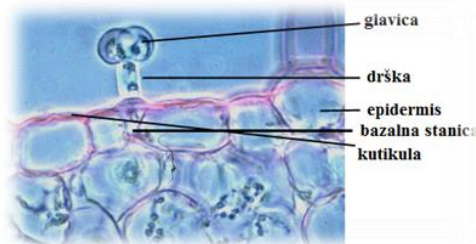
U širem kontekstu, stanice koje grade aleuronski sloj embrija se također mogu uvrstiti u tkiva za izlučivanje probavnih sokova. Naime, da bi došlo do klijanja sjemena, nužno je da se razgradi škrob u endospermu koji okružuje ili se naslanja na embrij. U cilju ostvarenja navedenog, u stanicama aleuronskog sloja embrija se stvaraju giberelini koji se potom izlučuju u endosperm gdje dovode do stvaranje enzima potrebnih za razgradnju škroba. Bez tih enzima, odnosno aktivnosti stanica aleuronskog sloja, klijanje sjemena ne bi bilo moguće.

Tkiva za izlučivanje eteričnih ulja, smola i sluzi. U okviru ovih tkiva se svrstavaju žljezdane mrlje, žljezdane dlake, žljezdane kvržice, te žljezdane šupljine i kanali. S funkcionalnog gledišta, kao i s gledišta pozicioniranja na biljci, žljezdane mrlje, žljezdane dlake, žljezdane ljuske i žljezdane kvržice predstavljaju periferne (vanjske) žlijezde biljke, dok žljezdane šupljine i kanali predstavljaju unutrašnje žlijezde biljke. Ono što im je svima zajednička osobina je da služe za izlučivanje eteričnih ulja, smola, sluzi i njima sličnih izlučevina.

Žljezdane mrlje, žljezdane dlake, žljezdane ljuske i žljezdane kvržice. Ove vrste žlijezda se nalaze na periferiji biljke, a među njima najjednostavniju građu imaju žljezdane mrlje.

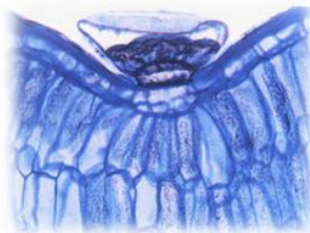
Žljezdane mrlje predstavljaju skupinu metamorfoziranih stanica epidermisa koje su malo uzdignute u odnosu na ostali dio epidermisa. Posjeduju ih mnoge aromatične biljne vrste kao na primjer đurđevak (*Convallaria majalis* L.), a obično su smještene na rubovima listova ili latica biljaka.

Žljezdane dlake imaju nešto složeniju građu u odnosu na žljezdane mrlje. Sastoje se od bazalne stanice smještene u epidermisu, jednoređne drške sastavljene od jedne ili više stanica te vršnog dijela tj. glavice (slika 91.). Ulogu sekrecije ima isključivo glavica dlake. Tipične žljezdane dlake su prisutne na listovima muškatle (*Pelargonium zonale* (L.) L'Hér.) i kineskog jaglaca (*Primula sinensis* Sabine ex Lindl.). Interesantan detalj je da stanice koje grade dršku žljezdanih dlaka u pravilu u sebi sadrže hloroplaste što znači da ove dlake jednim dijelom sudjeluju i u provođenju fotosinteze.



Slika 91. Žljezdana dlaka vrste *Digitalis purpurea* L.
(slika preuzeta sa: http://www.botanic.hr/praktikum/Digital_pur8.htm)

Žljezdane ljuske su svojom građom vrlo slične žljezdanim dlakama tako da ih neki više smatraju posebnim oblikom žljezdanih dlaka nego zasebnom kategorijom. Osnovna razlika između njih i tipičnih glavičastih dlaka je u tome što su stanice koje grade glavicu žljezdanih ljuski rozetasto raspoređene i prekrivene jedinstvenom kutikulom, što znatno definira i njihov izgled (slika 92.). Broj stanica koje grade glavicu žljezdane ljuske može biti različit (od 4 do 12) no stalan je za svaku biljnu vrstu koja ih posjeduje, tako da građa žljezdanih ljuski može poslužiti i kao taksonomski karakter. Žljezdane ljuske su u velikom broju prisutne kod listova usnatica tj. biljnih vrsta iz porodice Lamiaceae, te kod biljnih vrsta iz porodice Asteraceae.



Slika 92. Izgled žljezdane ljuske
(slika preuzeta sa: <https://www.ucg.ac.me>)

Žljezdane kvrčice su specifični oblik žljezdanih dlaka čija je posebnost u tome što nemaju jednorednu dršku već dršku sastavljenu iz više nizova stanica. Također i glavica im je višestanična. Žljezdane kvrčice se i funkcionalno znatno razlikuju od ostalih žljezdanih dlaka i to po tome što sve stanice koje grade žljezdanu kvrčicu obavljaju sekreciju.

Biljne vrste koje posjeduju žljezdane kvrčice su breza (*Betula pendula* Roth.) i divlji kesten (*Aesculus hippocastanum* L.), s tim da su kod breze kvrčice pozicionirane na mladim listovima, a kod divljeg kestena na pupoljcima biljke.

Žljezdane šupljine i kanali. Kod žljezdanih šupljina i kanala, supstance koje se izlučuju ne ostaju u stanicama, niti se izlučuju van biljke, već se izlučuju u intercelulare koji usljed navedenog mogu poprimiti formu šupljine ili kanala. Te

šupljine i kanali su obavijeni jednoslojnim ili u rjeđim slučajevima višeslojnim žljezdanim epitelom koji izlučuje određenu supstancu u prethodno stvorene intercelulare. Višeslojni žljezdani epitel je karakterističan za biljne vrste iz roda *Hedera* i *Philodendron*.

S gledišta supstance koja se izlučuje u te šupljine i kanale razlikuju se uljni kanali, smolni kanali i slično, a s gledišta obrazovanja tih šupljina i kanala razlikuju se šizogeni, lizogeni i šizo-lizogeni načini obrazovanja intercelulara.

Kod obrazovanja šizogenih žljezdanih kanala i šupljina ne dolazi do razgradnje staničnih stijenki između stanica u kojima se producira određena izlučevina (ulje, smola...) već se samo višak nje izlučuje iz stanica, dok kod lizogenog obrazovanja kanala i šupljina dolazi do razgradnje stijenki između spomenutih stanica. Šizo-lizogeni način obrazovanja šupljina i kanala podrazumijeva da na pojedinim mjestima dolazi do razgradnje poprečnih stijenki između stanica koje produciraju određeni metabolit (ulje, smola), a na pojedinim ne.

Uljne šupljine šizogenog porijekla su prisutne kod biljaka iz porodice *Hypericaceae* i *Myrtaceae*, dok su uljni kanali šizogenog porijekla karakteristični za biljne vrste iz porodice *Apiaceae*. Kada je riječ o uljnim šupljinama lizogenog porijekla (slika 93.) one su prisutne u perikarpu ploda limuna (*Citrus limon* (L) Osbeck) i naranče (*Citrus sinensis* (L) Osbeck), a uljne šupljine šizo-lizogenog porijekla u listovima rute (*Ruta graveolens* L.).



Slika 93. Uljne šupljine u perikarpu ploda limuna
(slika preuzeta sa: <https://www.ucg.ac.me>)

Kod biljnih vrsta iz porodice *Pinaceae* (četinari) postoje smolni kanali koji formiraju vrlo složen sustav unutar biljke. Ti kanali su obloženi žljezdanim epitelom koji u potpunosti prati tok kretanja smolnog kanala (slika 94.).

Specifičnost stanica koji ulaze u sastav ovog epitela je da su obavijeni zadebljalom staničnom stijenkom, a svrha navedenog je bolja zaštita tzv. smolnih hodnika u kojima se izlučuje smola. Interesantno je da svi smolni kanali imaju slijepi završetak, te da smola u normalnim okolnostima ne dolazi u dodir s zrakom, već samo u slučaju povrede biljke.



Slika 94. Smolni kanal u iglici bora
(slika preuzeta sa: <https://www.ucg.ac.me>)

Značaj smole za život četinarskih biljnih vrsta je izuzetno velik. Smola štiti stabla od različitih povreda, ali i od napada parazitskih insekata. Ako insekt ipak uđe pod koru drveta, smola koja se izlučuje će ubrzo ispuniti prostor smolnog hodnika u kojem se nalazi insekt, što će onemogućiti disanje insektu, a samim time i njegovo egzistiranje. Kod starijih četinarskih biljnih vrsta mogućnost produciranja i izlučivanja smole je manja, pa su posljedično takva stabla manje otporna na napade različitih insekata. Dokazano je također da je smola značajna i kao gradivna komponenta drva jer impregnira i čvršće povezuje njegove ligninske, celulozne i druge sastavne dijelove.

Eterična ulja također imaju višestruku ulogu u životu biljaka. Zbog svoje isparljivosti stvaraju oko biljnih organa posebne mikoklimatske prilike koje se očituju u tome da je zrak u neposrednom kontaktu s biljkom manje propustan za toplinske zrake, što znači da će se i manje vode izlučivati iz biljke. Nadalje, eterična ulja izlučena u blizini cvjetnih dijelova svojim mirisom privlače insekte oprašivače, što je u direktnoj vezi s višim stupnjem oprašivanja i zemetanja plodova. Smatra se također da eterična ulja svojim mirisom odbijaju biljojede, tako da i s gledišta zaštite imaju važnu ulogu u životu biljke.

Uz hidatode, nektarije, tkiva za izlučivanje probavnih sokova, te tkiva za izlučivanje eteričnih ulja, smola i sluzi postoje i druge vrste tkiva unutar biljke koji vrše neki oblik sekrecije. Tako na primjer rizodermis (apsorpcijsko tkivo korijena) kod pojedinih biljnih vrsta izlučuje različite tvari koje pospješuju vezanje korijena za čestice tla što doprinosi boljoj apsorpciji hranjiva. Primjer posebnih vrsta stanica za izlučivanje su i žarne dlake kod koprive.

Generalno promatrano, sva ta tkiva koja služe za izlučivanje sekreta se međusobno znatno razlikuju ili po svom postanku ili po građi i položaju unutar biljke, što znatno otežava svrstavanje ovih tkiva u jednu skupinu. Neka tkiva za izlučivanje bi se po svom postanku ili poziciji u biljci mogli svrstati u kožna tkiva, a neka na primjer u osnovna ili parenhimska tkiva. Ipak, zbog funkcije koju obavljaju, postoji opravdana potreba da se tkiva za izlučivanje promatraju izdvojeno, što i jeste čest slučaj u naučnoj literaturi.

5. Građa biljnih organa

U životnom ciklusu svakog biljnog organizma dvije su osnovne funkcije: ishrana i razmnožavanje. Kod nižih biljaka cijelo tijelo sudjeluje u obavljanju ovih funkcija, dok kod viših biljaka postoje posebni organi koji su svojom građom i oblikom prilagođeni obavljanju ili ishrane ili razmnožavanja. Organi biljke koji sudjeluju u ishrani nazivaju se vegetativni, a oni koji sudjeluju u razmnožavanju nazivaju se generativni. U vegetativne organe spadaju korijen, stabljika i list, a u generativne cvijet, plod i sjeme. Stabljika i listovi čine nadzemni dio biljke koji se naziva izdanak, dok korijen predstavlja podzemni dio biljke. Generativni biljni organi su u suštini preobraženi oblici vegetativnih organa biljke, a sa svrhom omogućavanja razmnožavanja biljke. Botanička disciplina koja proučava oblik i građu biljnih organa naziva se organografija.

Biljne vrste, koje su se prve pojavile na prelasku života iz vode na kopno, nisu imale odmah razvijene niti vegetativne niti generativne organe. Njihova adaptacija i aklimatizacija na nove životne uvjete išla je postepeno što je utjecalo na postupno mijenjanje habitusa biljke te na obrazovanje organa. Smatra se da su prvi biljni organizmi nastanili kopno prije 450 milijuna godina te da su se razvili iz zelenih algi. Te prve kopnene biljne vrste su pripadale rodovima *Cooksonia*, *Rhynia* i *Aglaophyton*, a odlike su im bile izuzetno niski rast (visina do 10 cm), neposjedovanje provodnog sustava (ksilema i floema), te habitus u kojem su se jasno mogli razlikovati dijelovi koji vanjskim izgledom podsjećaju na list, stabljiku i korijen (filoid, kauloid i rizoid). Egzistencijalna potreba da se što bolje iskoriste okolišni uvjeti na kopnu je dovela do potrebe rašlanjivanja funkcija unutar biljke, a što je za posljedicu imalo obrazovanje zasebnih vegetativnih i zasebnih generativnih organa.

Odlika svakog biljnog organa, neovisno da li je riječ o vegetativnom ili generativnom organu, je da se sastoji od više tkiva. Što je biljka na višem stupnju razvoja, broj tkiva koji sačinjavaju određeni organ je veći. Pri tome, sva tkiva unutar organa imaju svoje karakteristične funkcije, no sve te funkcije su na direktan ili indirektan način vezane uz osnovnu funkciju organa. Vrlo čest slučaj kod biljaka je da pojedini organ uz svoju osnovnu, obavlja i dodatne funkcije, a u određenim životnim okolnostima se može dogoditi da te uvjetno rečeno dodatne funkcije postanu od primarnog značaja za egzistiranje biljke na određenom staništu.

Svaki organ biljke svoj začetak u pravilu ima u embriju tj. klici. Embrij predstavlja začetak nove biljke, a sastoji se od kotiledona (supki, embrijskih listića), pupa ili plumule, te korjenčića ili radikule. Uloga kotiledona je da služe kao izvor hrane za embrij do pojave pravih asimilacijskih listova, a njihov broj unutar embrija može varirati. Kod golosjemenjača je u embriju prisutan veliki broj kotiledona (od dva do petnaest), dok skrivenosjemenjače uglavnom imaju jednu ili dvije kotiledone unutar embrija. Pup ili plumula je dio embrija iz kojeg će se razviti svi nadzemni organi biljke (stabljika i listovi), dok radikula tj.

korjenčić predstavlja dio embrija iz kojeg će se razviti korijen, odnosno podzemni dio biljke.

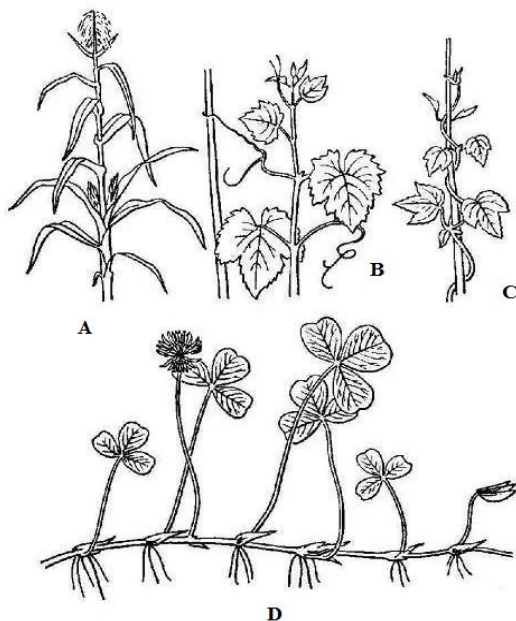
Interesantan detalj u životu biljke je da njen razvoj u pravilu započinje i završava sa embrijem, odnosno sjemenom. Kod nekih biljnih vrsta ovaj ciklus se odvija samo jednom u životu, što znači da biljke nakon produciranja sjemena uvenu (monokarpne biljne vrste), dok pojedine biljne vrste više puta tokom svog životnog ciklusa produciraju sjeme (polikarpne biljne vrste).

Biljni organi koji ne nastaju iz sjemena (embrija), već iz drugog dijela biljke, nazivaju se adventivni organi. Oni se u odnosu na prave organe razlikuju po porijeklu nastajanja, ali ne i po funkciji koju obavljaju. Stvaranje adventivnih organa zasniva se na regeneraciji, tj. na sposobnosti biljke da obnovi izgubljene organe ili da formira novu individuu iz pojedinih dijelova svog organizma. Zahvaljujući regeneraciji, biljke imaju sposobnost vegetativnog razmnožavanja, što se u poljoprivrednoj proizvodnji obilato koristi.

Organi koji imaju zajedničko porijeklo, premda svojim oblikom, građom i funkcijom koju obavljaju ne moraju biti slični, nazivaju se homologni organi. Tako se na primjer listovi, pojedini trnovi, latice i lapovi međusobno značajno razlikuju po svojoj građi i funkciji unutar biljnog tijela, no svima je zajedničko da svoje porijeklo vode iz začetaka listova. Ako biljni organi obavljaju istu funkciju, premda nemaju isto porijeklo onda je riječ o analognim organima. Analogni organi su na primjer stablovne (prisutne kod krompira) i korijenske krtole (prisutne kod zlatice), a primjer analognih organa su i trnovi kod trnjine i bagrema jer trn kod trnjine vodi porijeklo iz stabljike, a trn kod bagrema iz lista.

U odnosu na usmjerenje u prostoru, biljni organi mogu biti ortotropni i plagiotropni. Ortotropni organi su oni organi koji rastu usporedno s pravcem Zemljine teže (korijen i glavna osovina izdanka), dok su plagiotropni oni organi koji rastu koso ili okomito na pravac Zemljine teže (adventivno korijenje, bočni izdanci, listovi). U procesu razvoja biljke moguće je da pojedini organ, na primjer izdanak, prijeđe iz plagiotrofnog u ortotropni oblik rasta, a moguće je i da cijeli životni vijek izdanak zadrži svoj plagiotropni rast (tzv. puzajući izdanci).

Smatra se da je usmjerenje biljke u prostoru u prvom redu vezano uz stupanj razvoja mehaničkih tkiva unutar biljke. Teoretski promatrano, ukoliko biljka ne sadrži razvijena mehanička tkiva u izduženim izbojcima, njen ortotropni rast tj. rast u visinu nije moguć. Međutim, pojedine biljke usprkos tome što nemaju dovoljno razvijena mehanička tkiva u izdanku i dalje rastu u visinu. Neke biljke to čine tako što se svojim izdankom omotavaju oko neke čvrste potpore (kovrčavi izdanci), neke tako što se penju uz neku podlogu uz pomoć različitih vitica, a neke tako što se određenim tvorevinama pričvrste za odgovarajuću podlogu (prianjujući izdanci) (slika 95.).



Slika 95. Šematski prikaz različitog načina rasta izdanka: A - ortotropni rast, B - prijanjajući rast, C - kovrčav rast, D - puzajući rast
(slika preuzeta sa: <https://optolov.ru/>)

Osnovne zakonitosti u obrazovanju biljnih organa

Osnovne zakonitosti u obrazovanju biljnog tijela ili pojedinih njenih organa su polarnost, simetričnost, neograničeni rast i totipotentnost.

Polarnost. Polarnost predstavlja specifičnu morfološku i fiziološku orijentaciju biljke u prostoru bez koje bi ona bila bezlična masa stanica, a ostvaruje se prostornom orijentacijom organa, tj. izduživanjem i diferenciranjem stanica u određenom pravcu. Smatra se da je polarnost određena različitom raspodjelom auksina i drugih fizioloških tvari unutar stanice. Posljedica navedenog je i različita raspodjela produkata metabolizma u stanici u odnosu na os stanice. Polarnost je u uskoj vezi i s diferencijacijom stanica koja uvjetuje stvaranje određenog oblika organa biljke, a također i s vanjskim okolišnim faktorima koji preko indukcije polarnosti utječu na razvitak biljaka.

Tipičan primjer polarnosti pokazuju reznice koje iz svog donjeg dijela razvijaju korijen, a iz gornjeg nadzemni dio biljke. Ukoliko se reznica postavi u vlažnu atmosferu u obrnutom položaju, opet će se korijen razviti iz prvotno donjeg, a nadzemni dio biljke iz prvotno gornjeg dijela reznice. Međutim, dužim držanjem reznica u obrnutom položaju može su uspostaviti nova polarnost, ali se ona pokazuje samo kod novoformiranih stanica.

Simetričnost. Simetričnost predstavlja ravnomjeran odnos dijelova neke cjeline. Ako je riječ o biljnim organizmima, simetričan je onaj organ kroz koji se

može povući jedna ili više linija koja dijeli taj organ na dva jednaka dijela. Postoje tri osnovna tipa simetričnosti koji su mogu naći u obrazovanju biljnih organa: polisimetričnost, bilateralna simetričnost i monosimetričnost.

Polisimetričnost podrazumijeva da se kroz određeni biljni organ mogu povući tri ili više linija simetrije. Mnogi biljni organi posjeduju polisimetričnu građu. Primjer su loptasta ili cilindrična forma stabljike mnogih kaktusa, anatomska građa korijena i stabljike kod velikog broja biljnih vrsta, te brojni cvjetovi. Cvjetovi koji imaju polisimetričnu građu nazivaju se aktinomorfni.

Bilateralna simetričnost podrazumijeva da se kroz određeni biljni organ mogu povući dvije linije koje taj organ sijeku na dva simetrična (jednaka) dijela. Plod oraha te cvijet biljaka iz porodice Brassicaceae imaju bilateralnu građu.

Ako se kroz biljni organ može povući samo jedna linija simetrije onda takav organ ima monosimetričnu građu. Monosimetričnost je karakteristična za cvjetove biljnih vrsta iz porodice Lamiaceae. Termin koji se često koristi za opis cvjetova monosimetrične građe je zigomorfni cvijet. Veliki broj listova je također monosimetrično građen.

Biljni organi koji su građeni tako da se kroz njihovu uzdužnu osovinu ne može povući nijedna linija simetrije pripadaju asimetričnim organima. Cvijet kane (*Canna indica* L.), cvijet odoljena (*Valeriana officinalis* L.) te listovi biljnih vrsta iz roda Begonia i Ulmus posjeduju asimetričnu građu.

Neograničeni rast. Jedna od veoma važnih osobina biljaka koja ih u osnovi razlikuje od ostalih eukariotskih organizama jeste da su one organizmi koji rastu cijeloga života. Naime, u vršnim dijelovima izdanka i korijena se uvijek zadržava dio meristemskih stanica koje nikada ne prestaju s diobom. Zahvaljujući njima, vršni dijelovi izdanka i korijena se stalno obnavljaju iz čega proizlazi da biljka s histološkog gledišta posjeduje kapacitet za neograničeni rast, a samim time i za neograničeni životni vijek. Ipak, u praksi se to ne događa iz razloga što životni uvjeti u kojima biljka egzistira ne omogućavaju ostvarenje navedenog kapaciteta. Vrlo često je dovoljna samo promjena jednog okolišnog faktora, na primjer otežana opskrba hranjivima, da dođe do posljedica koje dovode biljku u fazu starenja i uvenuća. Prema tome, starenje i uvenuće biljke ne nastupa usljed prestanka rasta biljnih organa, već zbog toga što kompeticijski odnosi koji vladaju između biljaka na određenom staništu ili između pojedinih organa unutar biljnog organizma ne dozvoljavaju ostvarivanje maksimalnog životnog potencijala biljke.

Totipotentnost. Totipotentnost predstavlja sposobnost biljnih stanica da regeneriraju kompletnu biljku tj. da iz jedne diferencirane biljne stanice nastane cijela biljka. Iz navedenog se može zaključiti da svaka diferencirana biljna stanica posjeduje genetski potencijal za restituciju kompletnog organizma. Da bi to bilo ostvarivo, nužno je da se takvim stanicama obezbijedi adekvatna količina hranjivih tvari, odgovarajuća temperatura, svjetlost te svi ostali faktori potrebni

za njihov optimalan razvoj. Ovo svojstvo biljnih stanica se obilato koristi u kulturi tkiva, tj. u laboratorijskom uzgoju stanica, tkiva, organa i kompletnih organizama na umjetnim hranidbenim podlogama.

Izuzev totipotentnosti, biljka posjeduje i sposobnost dediferencijacije, što znači da je u stanju iz svojih meristemskih tkiva razviti organe koji joj nedostaju, naravno pod uvjetom da se nalazi u optimalnim ekološkim uvjetima potrebnim za navedena dešavanja. Na tom principu se iz reznica razvija korijen ili iz adventivnih pupova na stabljici jagode novi izdanak i novo korijenje. Zahvaljujući sposobnosti dediferencijacije, veliki broj biljnih vrsta se vrlo lako vegetativno razmnožava, pri čemu novonastale individue predstavljaju klonove majčinske biljke.

Specifične morfolološke pojave u obrazovanju biljnih organa

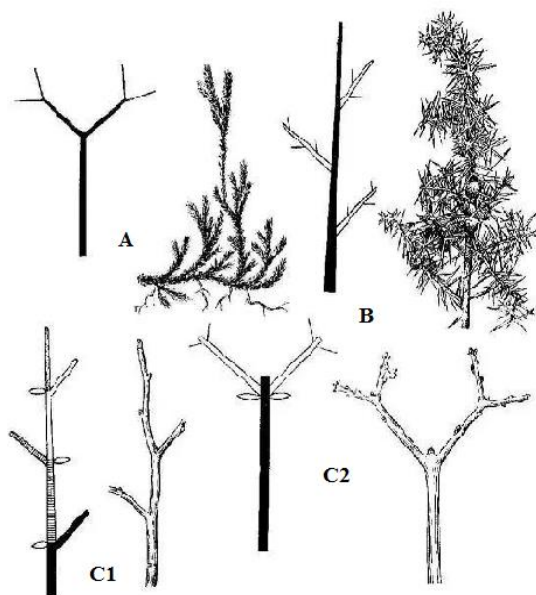
Za razumijevanje građe biljnih organa, posebno kada je riječ o njihovoj morfološkoj građi, važno je poznavati značenje određenih morfoloških pojava kao što su grananje, metamorfoza, konvergencija, redukcija, abortiranje, atavizam i korelacija. Sve te pojave su nastale kao rezultat prilagodbe biljke na uvjete sredine u kojima su se kroz vjekove razvijale, a svrha im je bila da biljci omoguće veće šanse za opstanak na određenom području.

Grananje. Grananje je pojava gdje biljka odgovarajućim rasporedom svojih organa u prostoru nastoji što optimalnije iskoristiti utjecaj okolišnih faktora za svoj rast i razvoj. Sposobnost grananja imaju izdanak i korijen, a tri osnovna tipa grananja karakteristična za biljku su dihotomno, monopodijalno i simpodijalno grananje (slika 96.).

Dihotomno grananje podrazumijeva grananje gdje se glavna osovina viličasto račva na dvije nove grane podjednako razvijene, a zatim se i one mogu dalje račvati po istom principu. Ovaj tip grananja je prisutan kod nižih biljaka, većinom algi, a u svijetu viših biljaka je vrlo rijedak.

Monopodijalno grananje je tip grananja u kojem je glavna osovina jače razvijena i stalno raste vrhom, dok se iz bočnih pupoljaka razvijaju slabije razvijene grane koje su koso ili okomito postavljene u odnosu na glavnu osovinu. Gotovo sve četinarske biljne vrste, ali i veliki broj zeljastih cvjetnica, se odlikuju upravo ovim tipom grananja izdanka.

Kod simpodijalnog grananja je prisutan jači razvoj bočnih grana u odnosu na glavnu osovinu, a ostvaruje se tako da se bočne osovine (jedna ili više njih) obrazuju odmah ispod vrha glavne osovine te se razvijaju jače u odnosu na nju. Isti obrazac grananja se ponavlja i s ograncima bočnih osovina, što se u konačnici manifestira s vrlo razgranatim habitusom biljke. Simpodijalno grananje može biti izvedeno iz monopodijalnog i dihotomnog tipa i vrlo je raširen način grananja kod skrivenosjemenjača (cvjetnica).



Slika 96. Šematski prikaz različitih tipova grananja izdanka: A - dihotomno, B - monopodijalno, C1- simpodijalno grananje izvedeno iz monopodijalnog tipa, C2 - simpodijalno grananje izvedeno iz dihotomnog tipa grananja
(slika preuzeta sa: <https://optolov.ru/>)

Metamorfoze. Metamorfoze prodrumijevaju značajna odstupanja u građi organa od njihove osnovne forme, a nastale su kao rezultat potrebe određenih organa da obavljaju neku novu funkciju. Ova pojava može zahvatiti bilo koji organ biljke, a neki primjeri metamorfoza su: metamorfoza listova u trnove (kod žutike i bagrema), metamorfoza stabljike u krtolu (kod krompira), te metamorfoza korijena u tzv. repastu metamorfozu (kod mrkve i peršuna).

Konvergencija. Konvergencija predstavlja pojavu podudarnosti u izgledu i funkciji pojedinih organa kod biljnih vrsta koje obitavaju u sličnim ekološkim uvjetima, premda te biljne vrste ne moraju biti međusobno srodne. Tako su na primjer mnoge biljne vrste koje žive u toplim područjima (kaktusi, pojedine mlječike...) tokom evolucije razvile tzv. sukulentne (zadebljale) stabljike čija je svrha uskladištiti vodu u uvjetima kada za to postoji mogućnost. Iako postoji podudarnost u izgledu stabljike, a samim time i u habitusu biljke, između kaktusa i mlječika ne postoji nikakva sličnost u pogledu anatomske građe cvjetova i plodova ili izgleda listova, što znači da te biljne vrste nisu međusobno srodne. Iz navedenog proizlazi da je podudarnost u izgledu i funkciji stabljike kod pojedinih biljnih vrsta iz porodice Cactaceae (kaktusi) i Euphorbiaceae (mlječike) isključivo rezultat njihove adaptacije na slične uvjete življenja. Pojava konvergencije u biljnom svijetu se može uočiti i kod vodenih biljaka.

Redukcija biljnih organa. Redukcija u biljnom svijetu je pojava zakržljavanja pojedinog organa zbog toga što taj organ u uvjetima sredine u kojoj se nalazi ne obavlja svoju funkciju. Takvi organi nikada ne dovrše svoj razvojni ciklus već se zadrže u nekoj od razvojnih faza. Redukcija može zahvatiti bilo koji biljni organ, a stupanj redukcije znatno varira ovisno o biljnoj vrsti kod koje se redukcija pojedinog organa javlja te ovisno o uvjetima sredine u kojima takva biljka egzistira. Tamo gdje ne postoji nikakva potreba za korištenjem pojedinog organa stupanj redukcije je veći i obrnuto. Tako na primjer parazitske i saprofitske biljke nemaju potrebe da produciraju hranu procesom fotosinteze, pa stoga nemaju ni potrebe da imaju razvijene listove, što je s vremenom dovelo do redukcije njihovih listova do forme sitnih žučkastih ljuski. Isto tako biljne vrste koje obitavaju u vodenim sredinama nemaju potrebu da imaju razgranat korijenov sustav, što je pak s vremenom dovelo do njegove redukcije. Redukcija biljnog organa može se javiti i iz razloga što prisutnost pojedinih dijelova unutar organa otežava provođenje određene faze u životnom ciklusu biljke. Takav slučaj je prisutan kod cvjetova jasena, vrbe i breze koji ne posjeduju lapove i laticice u svojim cvjetovima iz razloga jer njihova prisutnost otežava anemofiliju, tj. oprašivanje cvjetova putem vjetra.

Abortiranje. Abortiranje je pojava potpunog iščezavanja pojedinog organa, a javlja se zbog toga što taj organ ne obavlja svoju funkciju. Abortiranje se može definirati i kao završna faza redukcije biljnog organa. Primjer abortiranja biljnih organa je gubitak listova kod pojedinih parazitskih i sukulenih biljaka. Prve navedene biljke su izgubile listove iz razloga što im oni ne trebaju za produciranje hrane, a druge iz razloga što im listovi predstavljaju opasnost za egzistenciju u sušnim uvjetima jer se preko njih transpiracijom gubi velika količina vode.

Atavizam. Atavizam je pojava neočekivanog javljanja nekih osobina dalekih predaka na potomku, čiji ih izravni preci nisu imali ili se na njima nisu vidjele. U biljnom svijetu ova pojava je relativno česta u zoni cvjetova. Tako je na primjer uočeno da pojedine biljne vrste s jednospolnim cvjetovima posjeduju na istoj individui i poneki dvospolni cvijet, što ukazuje na činjenicu da su daleki preci te biljne vrste sadržavali dvospolne cvjetove. Primjer atavizma je i broj prašnika u cvjetovima jaglaca. Naime, jaglac u pojedinim svojim cvjetovima posjeduje deset prašnika umjesto pet što je taksonomsko obilježje te biljne vrste, a iz čega proizlazi da su neki daleki preci jaglaca imali upravo deset prašnika u svojim cvjetovima.

Korelacija. Uzajamni odnosi koji se uspostavljaju između pojedinih organa za vrijeme procesa rasta biljke nazivaju se korelacijama. Vizualno vrlo lako uočljiv primjer korelacije je rast suncokreta. U slučaju kada vršni dio nije odrezan, stabljika suncokreta se ne grana iako su na njoj začeti bočni pupoljci, no u slučaju odstranjenja vrha biljke, bočni pupoljci se razvijaju te formiraju izdanke s cvjetovima i plodovima. Primjer korelacije je i progresivni rast korijena praćen slabijim rastom izdanaka ili obrnuto.

Korelacije mogu biti potaknute različitim faktorima. U skladu s tim kriterijem, korelacije se dijele na fiziološke i genetske.

Fiziološke korelacije su korelacije nastale kao rezultat određenih fizioloških promjena unutar biljke, a što je uvjetovano okolišnim uvjetima u kojima biljka egzistira. Na primjer, u standardnim uvjetima življenja nadzemni dio biljke tokom vegetacije u pravilu raste brže u odnosu na podzemni, no ukoliko u tlu u tom periodu ne postoji dovoljno vode i hranjiva, rast podzemnog dijela biljke tj. korijena biva brži u odnosu na nadzemni dio.

Osim nedovoljnom ishranom, korelacija može biti potaknuta i svjetlošću, preciznije njenim smanjenim intenzitetom. Naime, u slučaju da biljka nije dovoljno osvijetljena, njen izdanak se izvija i raste u pravcu izvora svjetlosti, dok korijen zaostaje u razvoju. Suprotno tome, u slučaju dovoljne osvijetljenosti biljke, odnos rasta između nadzemnog i podzemnog dijela biljke je mnogo ravnomjerniji, a samim time i usklađeniji.

U fiziološke korelacije se svrstavaju i tzv. konkurentske korelacije. Ovaj tip korelacije se odnosi na pojavu konkurencije između pojedinih organa tokom rasta biljke, a što za posljedicu ima slabiji ili jači rast jednog organa biljke u odnosu na drugi. Tako na primjer manji broj oplođenih cvjetova na biljci rezultira snažnijim razvojem onih plodova koji su zametnuti i obrnuto, veći broj oplođenih cvjetova ima kao reperkusiju slabiji razvoj zametnutih plodova na istoj toj biljci.

U biljnom svijetu je moguća čak i pojava da se zaustavi formiranje novih cvjetova ukoliko je biljka u uvjetima u kojima se nalazi postigla maksimalni kapacitet za ishranu već zametnutih plodova. Takav slučaj je uočen kod biljnih vrsta iz porodice Cucurbitaceae. Generalno promatrano kada je riječ o fiziološkim korelacijama može se konstatirati da specifični uvjeti življenja utječu na fiziološke procese unutar biljke, a što u velikoj mjeri određuje uzajamne odnose između organa u biljci.

Korelacije koji se uspostavljaju između pojedinih organa za vrijeme procesa rasta biljke mogu biti i rezultat genetske predispozicije biljke. Takve korelacije se nazivaju genetske korelacije, a mogu se uočiti u pojedinim biljnim vrstama gdje su određene morfološke osobine visoko genetski povezane. Ovaj fenomen prvi je primijetio genetičar Gregor Mendel uočivši da je boja cvijeta (bijela ili ljubičasta) kod graška uvijek povezana s bojom pazušca (kut između lista i stabljike) i sjemena. Smatra se da je primarni izvor genetskih korelacija plejotropija, odnosno svojstvo jednog gena da kontrolira više morfoloških osobina. Dakle, razlike u aktivnosti gena koji kontroliraju više morfoloških osobina uvjetovat će i razlike u fenotipu tih biljaka, neovisno što je riječ o individuama unutar iste biljne vrste. U slučaju graška to znači da će individue s određenom bojom cvijeta imati uvijek i određenu boju pazušca i sjemena.

5.1. Vegetativni biljni organi

U botanici, organ je dio biljnog organizma koji ima jedinstvenu građu te jednu ili više funkcija. Svaki biljni organ se sastoji od mnogo stanica i barem dvije vrste tkiva, a svi organi zajedno sačinjavaju biljni organizam. Pri tome se unutar biljnog organizma razlikuju vegetativni biljni organi koji služe održanju (ishrani) individue, te generativni biljni organi koji služe održanju biljne vrste.

U vegetativne biljne organe spadaju korijen, stabljika i list. Osnovna funkcija korijena je pričvršćivanje biljke te apsorpcija vode i hranjivih materija iz tla, osnovna funkcija stabljike je povezivanje korijena i listova u jedinstvenu cjelinu te omogućavanje uzlaznog i silaznog kretanja materija kroz biljku, dok je osnovna funkcija lista provođenje fotosinteze i transpiracije, tj. proizvodnja hrane i održavanje vodnog režima unutar biljke. U rijetkim slučajevima vegetativni biljni organi su preobraženi, na primjer u vitice, trnove, krtole, pa umjesto prethodno navedenih preuzimaju neke druge funkcije.

Kada je riječ o građi biljnih organa, morfologiju i anatomiju organa je gotovo nemoguće pratiti odvojeno jer se promjene na staničnoj ili tkivnoj razini u pravilu uvijek odraze na promjenu oblika organa, ali i biljke u cjelini. Iz tih razloga je puno svrsishodnije anatomske i morfološke građe organa promatrati kao jednu cjelinu, što uglavnom i jeste slučaj u naučnoj literaturi koja se bavi proučavanjem građe biljnih organa.

5.1.1. Korijen

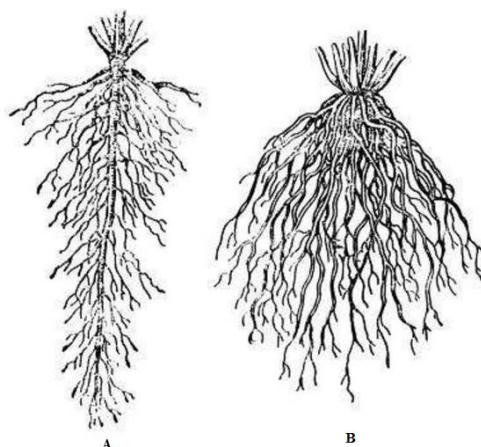
Korijen je vegetativni organ viših biljaka koji se evolucijski promatrano u biljnom organizmu pojavio s prijelazom biljaka iz života u vodi na kopneni način života, a iz potrebe da se dotadašnje biljke adaptiraju i aklimatiziraju na nove uvjete življenja. Jasno je da te prve biljke koje su nastanjivale kopno nisu mogle imati odmah razvijen korijen ni ostale organe, već je proces obrazovanja organa išao postepeno i to kroz duga vremenska razdoblja. U početku, biljke su nastanjivale samo dijelove kopna zasićene vodom, no htijenje biljaka da nastane i dijelove kopna manje bogata vodom je utrlo put ka formiranju, a zatim i ka razvoju korijena. Na tom putu od vlažnijih ka sušnijim staništima, korijen je biljkama nužno trebao radi boljeg učvršćenja u podlogu, ali i da sa što većeg područja prikupe vodu i njoj otopljene hranjive tvari. Tamo gdje je vlažnost staništa bila veća, razvoj korijena je bio slabiji i obrnuto. One biljke koje su više evoluirale, odnosno koje su stvorile razvijeniji korijen bile su u mogućnosti i nastaniti veća područja kopna (preci današnjih papratnjača i sjemenjača), dok su se biljke s niskim stupnjem razvoja korijena zadržale isključivo na vlažnim staništima (današnje mahovine).

Ako se promatra položaj i funkcija korijena, onda se može konstatirati da je korijen podzemni organ biljke i da su njegove dvije osnovne funkcije: učvršćenje biljke za podlogu, te upijanje vode i mineralnih tvari iz tla. Kod

pojedinih biljnih vrsta korijen služi i za skladištenje rezervnih hranjivih tvari ili kao materijal za vegetativno razmnožavanje (reznice korijena).

Korijen je radialne simetrije, uglavnom cilindričnog oblika te neograničenog rasta usmjerenog u pravcu Zemljine teže. Ono što ga morfološki bitno razlikuje od izdanka je da ne posjeduje listove.

Korijen može nastati direktno iz embrija (preciznije iz radikule), ali i iz nekih drugih dijelova biljke. Korijen nastao iz embrija formira osovinski korijenski sustav gdje se sa svojom veličinom i debljinom u centralnom dijelu jasno izdvaja glavni korijen, dok korijen nastao iz drugih dijelova biljke formira žiličasti ili adventivni korijenski sustav (slika 97.). Kod dikotiledonih biljaka nastalih iz embrija, iz radikule se uvijek razvija osovinski korijenski sustav, no kod monokotiledonih biljaka nastalih iz embrija, glavni korijen je slab (s vremenom zakržlja) i ne ističe se, ali se zato razvija mnoštvo adventivnog korijenja. Dakle, kod adventivnog korijenskog sustava ne postoji tipični glavni korijen, već se formira brojno adventivno korijenje približno podjednake veličine, koje zajedno zauzima veliki volumen tla.



Slika 97. A - osovinski i B - adventivni korijenski sustav
(slika preuzeta sa: <http://science.howstuffworks.com>)

Prema položaju u tlu i dubini prodiranja korijenski sustavi se dijele na dubinske i površinske.

Odlika dubinskih korijenskih sustava, kao što i to sam naziv kaže, je izraženo prodiranje u dubinu tj. u dublje slojeve tla i uglavnom je ova pojava karakteristična za osovinske korijenske sustave. Tako na primjer korijen lucerke (*Medicago sativa* L.) može ići u dubinu i do 5 m, a korijen biljnih vrsta iz roda *Tamarix* čak i do 30 m. Korijenski sustavi koštićavih voćnih vrsta (jabuka, kruška, dunja) također prodiru vrlo duboko u tlo, otprilike do 4 m dubine. Dubina prodiranja korijena dosta zavisi i od fizičkih karakteristika tla, tako da

kod iste biljne vrste korijen ide više u dubinu ukoliko se uzgaja na pjeskovitim tlim u odnosu na ilovasta te posebno glinasta tla.

Površinski korijenski sustavi se zadržavaju u površinskim slojevima tla pri čemu često zauzimaju znatnu površinu tla. Tipičan primjer takvog korijenskog sustava je prisutan kod kaktusa koji razvijaju korijenje u pravilu do dubine 3 cm, ali zato širina istog tog korijenskog sustava može iznositi i nekoliko metara. Ovakvim razvojem korijenskog sustava kaktus je u stanju uzeti vodu s vrlo velike površine i to čak u uvjetima gdje se voda ne zadržava dugo u tlu.

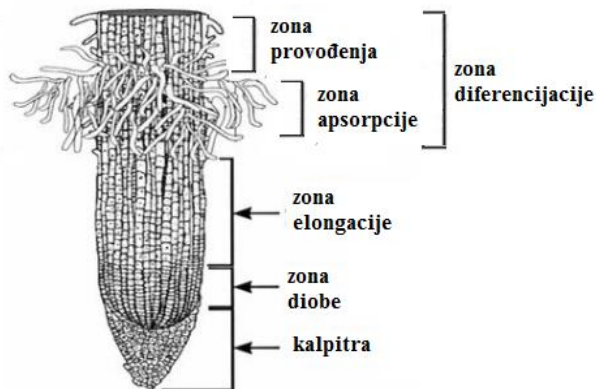
S obzirom na razgranatost, korijenski sustavi mogu biti intenzivni i ekstenzivni. Intenzivni korijenski sustav podrazumijeva veliku razgranatost korijena, tj. visoku gustoću korijena u relativno malom volumenu tla, dok ekstenzivni korijenski sustav podrazumijeva malu gustoću korijenja u relativno velikom volumenu tla. Intenzivni korijenski sustav je obično karakterističan za biljne vrste koje posjeduju adventivno korijenje, dok je ekstenzivni korijenski sustav karakterističan za biljke vrste s osovinskim korijenskim sustavom.

Dužina svih dijelova korijena jedne biljke može biti izuzetna velika, posebno kod biljnih vrsta s adventivnim korijenskim sustavom. Tako na primjer dužina kompletnog korijenskog sustava tikve može dosežati vrijednost iznad 25 km, a ozime raži uzgajane u toplim lejama čak 11 000 km. Nasuprot tome, postoje biljne vrste koje uoče nemaju korijen ili im je on u velikoj mjeri reduciran. Ova pojava je karakteristična uglavnom za vodene biljke, te za velik broj parazitskih i saprofitskih biljnih vrsta. Tako na primjer biljna vrsta tvrđi rogolist (*Ceratophyllum demersum* L.) koja egzistira ispod površine vode uopće ne razvija korijenski sustav već vodu i potrebne hranjiva iz nje uzima cijelom svojom površinom. Biljna vrsta bez razvijenog korijenskog sustava je i muholovka (*Utricularia vulgaris* L.), poznata vodena biljka stajaćih voda koja se hrani ličinkama kukaca, vodenbuha pa čak i mladih riba. Slabo razvijen korijenski sustav imaju i brojne epifitske biljke. Jedna od takvih biljnih vrsta je ehmeja (*Aechmea fasciata* (Lindl.) Baker), ali i brojne druge biljke iz porodice Bromeliaceae.

Kod velikog broja biljaka odnos površine podzemnog i nadzemnog dijela je ujednačen, no postoje brojne biljne vrste gdje površina podzemnog dijela biljke mnogostruko nadmašuje nadzemni dio biljke. Ovakav odnos je osobito izražen kod drvenastih kultura i to posebno u njihovoj ranoj fazi razvoja.

Interesantan detalj kod razvoja korijena je da je njegov rast neograničen tj. da raste tokom cijelog života biljke. Neograničenost rasta korijena je rezultat djelovanja meristemskih stanica vegetativnih kupa korijena smještenih u vršnim dijelovima korijena. Diobom ovih stanica koje svoje porijeklo vode iz radikule embrija obrazuju se prvo tri histogene unutar vegetativne kupe korijena (dermatogen, periblem i plerom), a zatim od njih i sva ostala tkiva korijena: rizodermis, tkiva primarne kore te tkiva centralnog cilindra korijena.

Anatomski i morfološki promatrano korijen nije isti čitavom dužinom. Ako se promatra uzdužni presjek korijena, neovisno da li se radi o osovinskom ili adventivnom korijenskom sustavu, onda se može konstatirati da se u vršnom dijelu korijena nalazi meristemska zona obavijena korijenovom kapom (zona diobe), te da se idući od vrha prema bazi korijena nastavljaju zona elongacije (izduživanje stanica), a zatim i zona diferencijacije (slika 98.). Pri tome se stanice bitno razlikuju i po svojoj starosti, što su udaljenije od vršnog dijela korijena to su i starije.

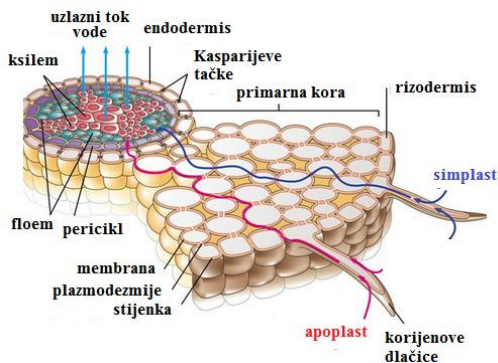


Slika 98. Uzdužni presjek korijena
(slika preuzeta sa: <http://biosphereexperiment.weebly.com/>)

Korijenova kapa ili kaliptra prekriva vršne dijelove korijena, te na taj način štiti meristemsku zonu korijena koja se nalazi iznad nje. Zona elongacije obuhvaća stanice koje su nastale diobom meristemskih stanica. Ove stanice se više ne dijele, već rastu intenzivno u dužinu stvarajući tako masu koja potpomaže prodiranje korijena kroz tlo. U vršnom dijelu zone elongacije, okrenutom suprotno od vrha korijena, jedan dio stanica se čak i prije prestanka izduživanja počinje diferencirati u različite stanice trajnih tkiva. Na taj način se formira zona diferencijacije unutar koje se razlikuju zona apsorpcije i zona provedenja, ovisno o vrsti i funkciji novostvorenih tkiva.

Zona apsorpcije zauzima vanjski površinski sloj korijena koji je okarakteriziran velikim brojem korijenovih dlačica. Korijenove dlačice predstavljaju izrasline stanica rizodermissa (epidermisa korijena) koje povećavaju površinu korijena, a samim time i njegovu apsorpcijsku moć. Vijek življenja korijenovih dlačica nije velik, svega nekoliko dana, no zato se konstantno na periferiji korijena obrazuju nove dlačice, što zoni apsorpcije omogućava konstantnost u djelovanju. Uloga zone apsorpcije se svodi na ulogu korijenovih dlačica, što znači da ona služi za upijanje vode i u njoj otopljenih mineralnih tvari iz tla, odnosno podloge u kojoj se korijen nalazi.

Zona provođenja je smještena u unutrašnjem dijelu korijena i pruža se poprečno, promatrano od rizodermisa pa sve do centralnog cilindra korijena, a uzdužno promatrano od početka ksilema korijena pa sve do korijenovog vrata tj. dijela korijena smještenog na prijelazu korijena u stabljiku. Uloga zone provođenja je da vodu i mineralne tvari koje su usvojene korijenovim dlačicama dostavi do ksilema centralnog cilindra korijena, odakle će voda i u njoj otopljene mineralne tvari djelovanjem transpiracijske sile nastaviti svoj put prema listovima. Dva su puta kojima se voda kreće od zone apsorpcije do centralnog cilindra korijena. To su (1) apoplastni put i (2) simplastni put (slika 99.).



Slika 99. Apoplastni i simplastni put
(slika preuzeta sa: www.scholr.com/)

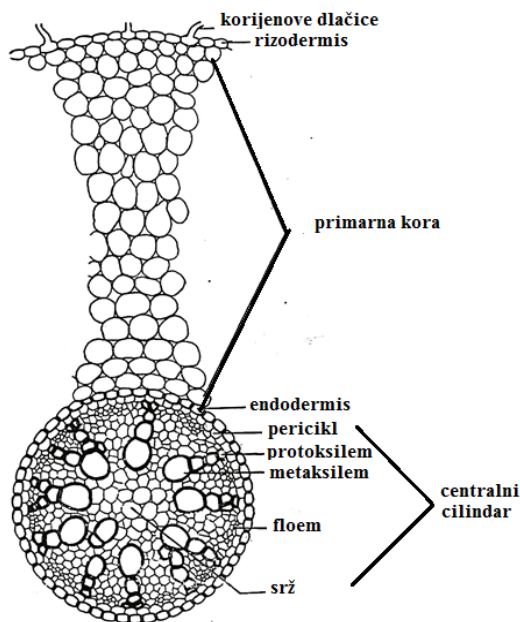
Apoplastni put podrazumijeva kretanje vode kroz intercelulare i međusobno povezane prostore staničnih stijenki gdje praktički ne postoji otpor kretanju vode, dok simplastni put predstavlja kretanje vode kroz protoplaste tj. kroz unutrašnjost stanica. Kretanje vode u simplastnom putu iz jedne stanice u drugu može se odvijati preko plazmodezmija ili preko plazmatskih membrana (osmotskim putem). Jasno je da je simplastni put zbog savladavanja brojnih membranskih prepreka dosta sporiji u odnosu na apoplastni tako da se glavina kretanja vode kroz zonu provođenja odvija upravo apoplastnim putem. Međutim, ni apoplastni put nije u cijelosti bez prepreka. Kasparijeve tačke (naslage suberina) smještene u stijenkama stanica endodermisa korijena onemogućuju daljnje kretanje vode apoplastom, odnosno prelazak vode iz endodermisa u centralni cilindar korijena tj. u ksilem. Daljnje kretanje vode od endodermisa do ksilema će se odvijati transmembranskim putem, što znači da će voda na tom dijelu puta morati proći kroz membrane stanica, a osnovna pokretačka sila za navedeno kretanje vode je osmotska sila. Kada voda dođe u ksilem, njeno ascendentno kretanje prema listovima je moguće zahvaljujući prvenstveno transpiracijskoj sili koja nastaje kao rezultat isparavanja vode iz listova u atmosferu. Uzlaznom kretanju vode znatno doprinosi i specifična uska građa ksilemskih elemenata koji su izgrađeni tako da prave što manju smetnju protoku vode i u njoj otopljenih tvari.

Korijen može imati primarnu i sekundarnu građu. Primarna građa korijena podrazumijeva da je korijen u cijelosti izgrađen iz tkiva nastalih diferencijacijom meristemskih stanica vegetativne kupe korijena. Gotovo sve monokotiledone biljke i neke dikotiledone, imaju isključivo primarnu građu. Kod sekundarne građe korijena dolazi do debljanja korijena usljed djelovanja kambijalnog prstena koji po svom postanku predstavlja sekundarno tvorno tkivo. Sekundarna građa korijena javlja se kod svih golosjemenjača i velikog dijela sjemenjača (kod većine dikotiledonih biljaka).

5.1.1.1. Primarna građa korijena

Mladi korijenovi biljaka, neovisno o kojoj biljnoj vrsti je riječ, izgrađeni su iz tkiva koji svoje porijeklo vode neposredno iz primarnih meristema, tačnije iz vegetativne kupe korijena. Ovakav tip građe korijena se naziva primarnom građom i on je prisutan tokom cijelog života kod monokotiledonih biljaka, dok kod višegodišnjih biljaka (većine dikotiledonih biljaka i golosjemenjača) postoji i sekundarna građa korijena, tj. rast korijena u debljinu.

Primarna građa korijena je vrlo lako uočljiva pri promatranju poprečnog presjeka korijena monokotiledonske biljke pod mikroskopom. U navedenom presjeku, idući od periferije prema centru, na korijenu se jasno mogu razlikovati sljedeći dijelovi korijena: rizodermis, primarna kora i unutrašnji tzv. centralni cilindar korijena (slika 100.).



Slika 100. Šematski prikaz primarne građe korijena
(slika preuzeta sa: <https://www.biologydiscussion.com/root/monocot-root/>)

Periferni dio primarne građe korijena odnosi se na rizodermis koji je sastavljen od jednog sloja stanica obloženih tankim staničnim stijenkama. Čest je slučaj da stanice rizodermisa na strani okrenutoj prema vanjskoj površini obrazuju korijenove dlačice putem kojih korijen apsorbira vodu i mineralne tvari iz tla. Zahvaljujući navedenom, rizodermis se svrstava u apsorpcijska tkiva, premda bi se po svom načinu nastajanja (nastaje od dermatogena vegetativne kupe korijena) kao i položaju kojeg zauzima na korijenu (periferni položaj) mogao svrstati i u pokrovna tkiva. U naučnoj literaturi se ovakva klasifikacija izbjegava upravo radi značaja funkcije koju ovo tkivo obavlja.

Prostor između rizodermisa i centralnog cilindra koji se nalazi u samom središtu korijena naziva se primarna kora. Sastavljen je iz tri dijela; egzodermisa, mezodermisa i endodermisa, a nastao je diferencijacijom periblema, dijela vegetativne kupe korijena smještenog između dermatogena i pleroma.

Egzodermis je vanjski sloj primarne kore, smješten tik uz rizodermis. Može biti jednoslojan ili rjeđe višeslojan, a izgrađen je iz krupnih stanica koje su vrlo gusto raspoređene, tako da je broj intercelulara između stanica koje grade egzodermis izuzetno nizak. U uvjetima odumiranja rizodermisa egzodermis može preuzeti zaštitnu ulogu korijena. U takvim slučajevima stanice egzodermisa oplutnjavaju i vrše funkciju ekvivalentnu epidermisu stabljike. Moguća je čak i pojava da stanice egzodermisa obrazuju sekundarne korijenove dlačice, no ta pojava je dosta rijetka.

Mezodermis je središnji i ujedno najveći dio primarne kore korijena. Vrlo često se ovaj dio korijena naziva parenhimom primarne kore, a primarna uloga mu je skladištenje rezervnih hranjivih tvari unutar korijena biljke. Mezodermis može čak u sebi sadržavati hloroplaste, a takva pojava je uočena kod zračnog korijenja pojedinih epifitskih biljaka. U odnosu na egzodermis, stanice koje grade mezodermis, posebno njegov središnji dio, nisu priljubljene jedne uz drugu, što znači da između njih postoje veći ili manji intercelulari. Ovi intercelulari su osobito dobro razvijeni kod vodenih biljaka, kao i kod biljaka koje nastanjuju zabarena i močvarna staništa.

Dio primarne kore koji se naslanja na centralni cilindar korijena naziva se endodermis. Ovaj dio primarne kore korijena izgrađen je iz jednog sloja stanica čvrsto priljubljenih jedne uz druge. U početnoj fazi razvoja, stanice endodermisa su žive, no s vremenom prolaze kroz nekoliko faza diferenciranja koje u konačnici rezultiraju zadebljanjima staničnih stijenki. Ta zadebljanja se nazivaju Kasparijeve tačke ili pruge, a osnovna materija sadržana u tim zadebljanjima je suberin. Primarna funkcija Kasparijevih zadebljanja je sprječavanje nekontroliranog prijelaza vode iz endodermisa u centralni cilindar, ali i sprječavanje povratka vode iz ksilema natrag u primarnu koru korijena. Interesan detalj je da proces diferencijacije, odnosno zadebljavanja staničnih stijenki ne mora zahvatiti sve stanice endodermisa. U pojedinim korijenovima neke stanice endodermisa nisu podložne zadebljavanju tako da one tokom

cijelog života ostaju žive, a samim time i propusne. Takve stanice se nazivaju stanice propusnice. Njihova uloga je propustiti dio vode iz primarne kore u ksilem korijena te tako doprinijeti regulaciji protoka vode i mineralnih tvari kroz korijen.

Centralni dio korijena se naziva centralni cilindar, a sastavljen je iz pericikla i složenog provodnog snopića. Pericikl predstavlja vanjski dio centralnog cilindra korijena koji se naslanja na endodermis. U većini slučajeva je jednoslojan, premda postoje biljne vrste čiji je pericikl dvoslojan ili višeslojan. Stanice koje grade pericikl zadržavaju meristemski karakter, odakle i proizlazi višestruka uloga pericikla u životu biljke. Pericikl je zaslužan za formiranje kambijalnog prstena koji je osnova za sekundarnu građu korijena, a može sudjelovati i u formiranju plutnog kambija koji doprinosi dodatnoj zaštiti korijena. Ne manje važno, dio stanica pericikla služi i za obrazovanje novih vegetativnih kupa korijena, a zahvaljujući njihovoj aktivnosti svake godine dolazi do stvaranja novih ogranaka korijena. Ti novi ogranci korijena imaju primarnu građu, što nije slučaj s ostalim dijelovima korijena koji na kraju vegetacijske sezone prelaze u sekundarnu građu. Da nema naknadne diferencijacije meristemskih stanica smještenih u pericklu korijena u nove vegetativne kupe korijena, život korijena, a samim time i biljke bi bio prekinut iz razloga što samo korijen u primarnoj građi posjeduje rizodermis. Korijen u sekundarnoj građi ne posjeduje rizodermis, što znači da ne posjeduje ni sposobnost usvajanja vode i mineralnih tvari iz tla.

Provodni snopić u primarnoj građi korijena je radijalnog tipa. Sastavljen je od elemenata ksilema i floema poredanih naizmjenično tako da svaki ksilem i floem zauzima poseban radijus u vidu tzv. ploča. Ovisno o broju ksilemskih i floemskih ploča u jednom snopiću razlikuje se monoarhni (jedan floem i jedan ksilem), diarhni (dva floema i dva ksilema), triarhni (tri floema i tri ksilema) i višearhni provodni snopić (više od tri floema i više od tri ksilema). Dikotiledone biljke u pravilu imaju manji broj ksilemskih i floemskih ploča unutar jednog snopića u odnosu na monokotiledone biljke.

Kad je riječ o ksilemskim pločama unutar jednog snopića onda se promatranjem poprečnog presjeka korijena u primarnoj građi pod mikroskopom može uočiti da se one među sobom znatno razlikuju. Prve obrazovane ksilemske ploče (protoksilem) su uskog lumena te sadrže traheide sa spiralnim ili prstenastim zadebljanjima na stijenkama, dok su kasnije obrazovane ksilemske ploče (metaksilem) dosta šire te posjeduju traheide s uglavnom mrežastim zadebljanjima. Kod dikotiledonih biljaka se često ksilemske ploče u samom središtu centralnog cilindra korijena spajaju, dok kod monokotiledonih biljaka središte centralnog cilindra korijena uglavnom ispunjavaju parenhimske stanice koje su po svom položaju i funkciji ekvivalentni srži. Kod pojedinih biljnih vrsta uočeno je da središte centralnog cilindra može biti ispunjeno i mehaničkim tkivom koje daje dodatnu čvrstoću korijenu.

5.1.1.2. Sekundarna građa korijena

Sekundarna građa korijena tj. rast korijena u širinu je obilježje većine dikotiledonih biljaka kao i svih golosjemenjača, dok kod većine monokotiledonih biljaka korijen nikada ne prelazi u sekundarnu građu.

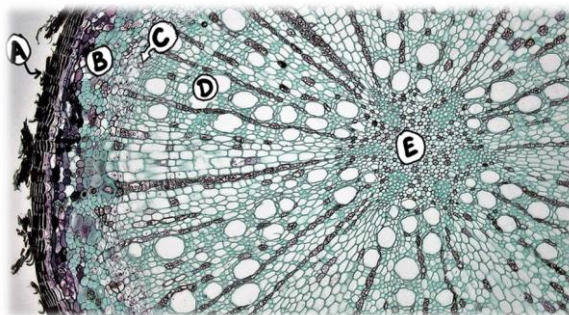
Da bi moglo doći do širenja korijena, neophodno je prethodno da se formiraju kambijalni prsten i felogen koji po svom postanku predstavljaju sekundarna tvorna tkiva. Kambijalni prsten (perikambij) nastaje spajanjem kambija nastalog dediferenciranjem stanica floemskog dijela složenog provodnog snopića te kambija nastalog dediferenciranjem pojedinih stanica pericikla. U početku stvaranja kambijalni prsten ima valovit oblik, no s vremenom poprima kružnu konturu. Kada je u potpunosti formiran, stanice kambijalnog prstena se počinju dijeliti pri čemu vanjski sloj novonastalih stanica stvara sekundarni floem tj. sekundarnu koru, a unutrašnji sloj novonastalih stanica sekundarni ksilem tj. sekundarno drvo.

Ovakav princip diobe kambijalnog prstena korijena je u osnovi identičan diobi kambijalnog prstena stabljike, no neovisno o tome, između sekundarnog rasta korijena i stabljike postoje bitne razlike. Kod sekundarne građe korijena novonastali elementi ksilema su slabije razvijeni pa je samim time i prirast drva u korijenu dosta niži u odnosu na stabljiku. Nadalje, novonastali elementi sekundarnog drva kod korijena sadrže vrlo malo libriform vlakana, a relativno veliku količinu parenhimskih stanica, što nije slučaj sa sekundarnim prirastom stabljike.

Felogen (plutni kambij) je drugi važan faktor koji sudjeluje u sekundarnom širenju korijena. On također nastaje aktivnošću pericikla, premda je moguće da nastane i aktivnošću endodermisa primarne kore korijena. U suštini, ako je endodermis u celuloznoj fazi (stijenke stanica endodermisa nisu suberinizirane) onda se stvara od njega, a ako je u suberinskoj fazi onda se stvara od pericikla. Felogen u korijenu ima samo jedan inicijalni sloj i njegovim radom prema vani se producira peridermis (pluto). Pod pritiskom stanica pluta, parenhimske stanice primarne kore korijena se tangencijalno šire što dovodi prvo do njihovog pucanja, a zatim i odbacivanja. Dodatni element koji utječe na odbacivanje stanica primarne kore korijena, a posljedično i rizodermisa je nepropusnost pluta za vodu. Usljed navedenog, nije moguća razmjena tvari između centralnog cilindra i vanjskih slojeva korijena, a što za posljedicu ima da sva tkiva izvan pluta (rizodermis, egzodermis, mezodermis) propadaju te posljedično otpadaju (slika 101.).

Sveobuhvatno promatrano, prednost sekundarne građe korijena je ta što omogućuje korijenu jače učvršćenje biljke za tlo, no negativna strana je ta što taj dio korijena nije u stanju apsorbirati vodu i mineralne materije iz tla. Iz tih razloga se usporedno s formiranjem sekundarnih tkiva neophodnim za širenje korijena, formiraju i posebne meristemske zone unutar pericikla iz kojih će nastati nove vegetativne kupe korijena, a iz njih novi ogranci korijena s

primarnom građom. Na taj način korijen i nakon prelaska u sekundarnu građu zadržava sposobnost obavljanja svoje primarne funkcije, a to je apsorpcija vode i mineralnih tvari iz tla. Svake godine se prethodno opisani prelazak korijena iz primarne građe u sekundarnu obnavlja, što znači da se svake godine tokom života biljke korijen dodatno širi, ali i grana, tj. formira nove bočne ogranke.



Slika 101. Sekundarna građa korijena: A - pluto, B - sekundarni floem, C - perikambij, D - sekundarni ksilem, E - primarni ksilem
(slika preuzeta sa: <https://bio.libretexts.org/>)

5.1.1.3. Metamorfoze korijena

U životu pojedinih biljnih vrsta može doći do određenih metamorfoza korijena, odnosno odstupanja građe korijena od njegove osnovne forme. Metamorfoze korijena se uglavnom javljaju zbog potrebe korijena da uz svoje osnovne funkcije (apsorpcija vode i mineralnih tvari iz tla te učvršćenje biljke u tlo) obavlja i neku drugu funkciju (skladištenje hranjivih tvari, vode i zraka, zaštitna uloga korijena i slično). Pri tome korijen doživljava i morfološke i anatomske promjene.

Ovisno o novoj funkciji koju korijen obavlja definirane su sljedeće metamorfoze korijena: (1) repasta i krtolasta metamorfoza (2) ventilacijsko korijenje, (3) korijenje za pričvršćivanje, (4) asimilacijsko korijenje, (5) kontraktilno korijenje, (6) korijenje za podupiranje i (7) metamorfoza korijena u trn.

Repasta i krtolasta metamorfoza. Repasta i krtolasta metamorfoza su najčešći oblici metamorfoze korijena, a javljaju se u biljnim vrstama kod kojih korijen preuzima glavnu ulogu u skladištenju rezervnih hranjivih tvari. Usljed navedenog, dijelovi korijena postaju znatno veći te poprimaju ili oblik repe ili krtole. Ukoliko se rezervne hranjive tvari skladište u glavnom (osovinskom) dijelu korijena riječ je o repastoj metamorfozi, a ukoliko se skladište u bočnom ili adventivnom korijenju riječ je o krtolastoj metamorfozi. Tipični primjer repaste metamorfoze korijena je prisutan kod mrkve (*Daucus carota* L.), a krtolaste kod biljne vrste zlatice (*Ranunculus ficaria* L.) (slika 102.).



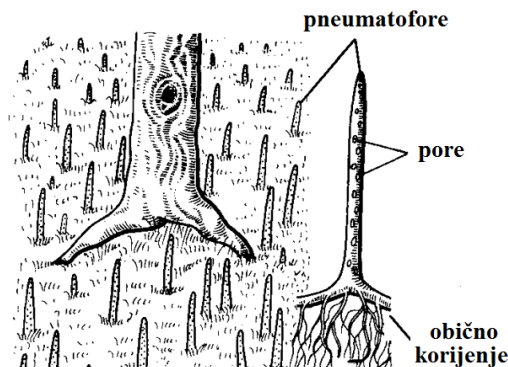
Slika 102. Šematski prikaz različitih metamorfoza korijena
ilustracija - Prof. dr. Ljubomir Mišić

Izuzev kod mrkve, repasta metamorfoza korijena prisutna je i kod nekih drugih poljoprivrednih kultura, kao što su peršun, stočna repa, šećerna repa i cvekla. Međutim, način nastajanja repaste metamorfoze korijena nije isti kod svih navedenih kultura. Kod mrkve i peršuna isključivo glavni korijen doživljava metamorfozu, dok kod šećerne repe, stočne repe i cvekle uz glavni korijen i dio stabljike sudjeluje u formiranju repaste metamorfoze. Interesantan detalj je da kod cvekle otprilike 2/3 repaste metamorfoze podzemnog dijela biljke vodi svoje porijeklo iz stabljike, a samo 1/3 iz glavnog korijena.

Krtolasta metamorfoza korijena također ima svoje specifičnosti, a jedna od najvažnijih je da ona služi i kao način vegetativnog razmnožavanja kod većine biljnih vrsta koje takvu metamorfozu korijena posjeduju. Druga važna specifičnost je da krtolaste metamorfoze korijena svojim izgledom dosta podsjećaju na stablovne krtole, no za razliku od njih ne posjeduju pupove iz kojih će izrasti novi izdanci, što jeste obilježje stablovnih krtola. Dakle, obje krtole služe za stvaranje nove individue, no kod biljaka s krtolastom metamorfozom korijena, iz krtole se razvija samo korijenje, a nadzemni dio razvija se iz pupova smještenih na dijelu koji krtolu povezuje sa starom biljkom.

Poznate biljne vrste koje posjeduju krtolastu metamorfozu korijena, uz već spomenutu zlaticu (*Ranunculus ficaria* L.), su slatki krompir (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.), dalija (*Dahlia pinnata* Cav.) i kasava (*Manihot esculenta* Crantz.).

Ventilacijsko korijenje. Ovaj oblik metamorfoze korijena je prisutan kod pojedinih biljnih vrsta koje rastu u tlima zasićenim vodom, a glavna osobitost mu je negativno geotropan rast, odnosno rast iznad površine vode tj. tla (slika 103.). U naučnoj literaturi se vrlo često za definiranje ovog oblika metamorfoze korijena koristi izraz pneumatofore.

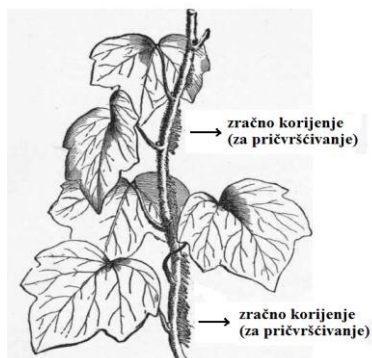


Slika 103. Ventilacijsko korijenje (slika preuzeta sa:
<https://www.entrancei.com/chapter-morphology-of-angiosperm/root>)

Anatomska građa ventilacijskog korijenja je vrlo specifična; izgrađeno je iz spužvastih tkiva s brojnim porama putem kojih je korijen u direktnom kontaktu s atmosferom. Svrha ovakve građe je akumulirati što više kisika iz atmosfere te ga dostaviti onim dijelovima korijenja koji su ispod površine tla, tj. pod vodom.

Poznate biljne vrste koje posjeduju ventilacijsko korijenje (pneumatofore) su: mangrova jabuka (*Sonneratia alba* J. Smith), crna mangrova (*Avicennia germinans* L.) i ćelavi čempres (*Taxodium distichum* (L.) Rich.).

Korijenje za pričvršćivanje. Specifičnost korijenja za pričvršćivanje je da se razvija na zraku pa se vrlo često nazivaju zračnim korijenjem. Svrha ovakve metamorfoze korijenja je omogućiti biljci pričvršćivanje za podlogu, a sposobnost stvaranja takvog korijenja ima vrlo mali broj biljaka. Neke od njih su vanilija (*Vanilla planifolia* Jacks.) i bršljan (*Hedera helix* L.) (slika 104.).



Slika 104. Korijeni za pričvršćivanje kod bršljana
 (slika preuzeta sa: <https://www.chestofbooks.com/>)

Uz to što razvijaju korijenje za pričvršćivanje, vanilija i bršljan razvijaju i klasično korijenje u tlu. Njihovo podzemno korijenje u tlu obavlja funkciju pričvršćivanja biljke za tlo te apsorpciju vode i mineralnih tvari iz tla, dok im

nadzemno korijenje služi samo za pričvršćivanje biljke za odgovarajuću podlogu. Dakle, korijenje za pričvršćivanje nije u stanju da vrši bilo kakvu apsorpciju i javlja se isključivo na onoj strani stabljike koja je okrenuta podlozi.

Asimilacijsko korijenje. Asimilacijsko korijenje je također metamorfoza korijena koja se razvija na zraku, no ima sasvim drugu funkciju u odnosu na korijenje za pričvršćivanje. Funkcija asimilacijskog korijenja je provođenje fotosinteze, a ovaj oblik metamorfoze korijena je karakterističan za određenu skupinu epifitnih orhideja. Kod njih su listovi reducirani u cilju smanjenja transpiracije tako da korijen preuzima ulogu i pričvršćenja biljke za podlogu (donji dio korijena), ali i ulogu provođenja fotosinteze (gornji dio korijena).

Kontraktilno korijenje. Kontraktilno korijenje predstavlja metamorfozu korijena u vidu njegovog skraćivanja, čime se dijelovi biljke iznad korijena povlače u dublje slojeve tla. Na ovaj način korijen štiti metamorfozirani podzemni izdanak, ali dijelom i nadzemne dijelove biljke od nepovoljnih vanjskih faktora. U protivnom, da nema djelovanja kontraktilnog korijenja, stabljika bi svojim rastom dovela do povlačenja rizoma i lukovica ka površini, a time bi te dijelove biljke izložila znatno nepovoljnim uvjetima u odnosu na one koji vladaju u nešto dubljim slojevima tla. Postoji veliki broj biljnih vrsta koje posjeduju ovakvu metamorfozu korijena. Nek od njih su jaglac, ljiljan, mrazovac i šafran.

Korijenje za podupiranje. Ovaj oblik metamorfoze korijena se manifestira u vidu široko rasprostranjenog korijenja koje viri iznad zemlje i koje poput dasaka naslaganih jedna na drugu obavijaju plitko ukorijenjeno stablo. Iz navedenog razloga korijenje za podupiranje se često naziva daskastim korijenjem (slika 105.).



Slika 105. Daskasto korijenje

(slika preuzeta sa: <https://www.healthbenefitstimes.com/glossary/buttreass/>)

Osnovna svrha korijena za podupiranje je omogućiti veću potporu onim biljnim vrstama kojima je u specifičnim uvjetima življenja potrebna veća potpora. Takav slučaj je prisutan kod drvenastih kultura iz roda *Sterculia* i *Ficus* koje obitavaju u plitskim i hranjivima siromašnim tropskim šumskim tlima. Zahvaljujući formiranju potpornog korijenja, manja je mogućnost obaranja njihovih stabala, a istovremeno je i veća moć apsorpiranja hranjiva iz tla.

Korijenje za podupiranje je i karakteristika pojedinih biljnih vrsta iz vegetacije mangrova koje žive u uvjetima čestih izmjena plime i oseke (močvarna i muljevita staništa). Naime, u takvim uvjetima življenja nužno je da korijen biljke ima veću stabilnost, ali istodobno i veću moć apsorbiranja zraka. Upravo stvaranjem daskastog korijenja koje je dosta izdignuto iznad površine zemlje, navedene biljne vrste imaju veću sposobnost da u uvjetima plime uzimaju kisik iz atmosfere, ali također i da u uvjetima oseke imaju veću otpornost na obaranje.

Metamorfoza korijena u trn. Ovaj oblik metamorfoze korijena je vrlo rijedak i javlja se isključivo kod pojedinih palmi. Jedna od takvih palmi je *Acrocomia aculeata* (Jacq) Lodd.

Specifičnost ove metamorfoze je da se trnovi porijeklom iz korijena javljaju na stabljici palme, a da bi se razumio način stvaranja trnova nužno je poznavati anatomiju palmi, preciznije način formiranja njenog debla. Naime, palme su monokotiledone biljke i one nemaju mogućnost formiranja kambijalnog prstena, a samim time ni mogućnost stvaranja pravog drveta. Rast palme u debljinu je moguć jedino diobama stanica tzv. kružnoga meristemskog plašta smještenog ispod mladih lisnih zametaka, a čije dijeljenje postepeno dovodi do širenja stabljike. Paralelno s tim, na bazi listova se svake godine formiraju pupovi iz kojeg izrastu novi listovi, ali i korijenje. Kod većine palmi to korijenje je slabo razvijeno i ima oblik niti, no kod pojedinih palmi te niti mogu metamorfozirati u trnove, pa čak i u neki oblik potpornog korijenja, što jeste slučaj kod palme *Cryosophila williamsii* P. H. Allen (slika 106.).



Slika 106. Metamorfoza korijena palme u trn i u potporno korijenje
(slika preuzeta sa: <https://en.wikipedia.org/wiki/>)

Daljnji tok razvoja palme podrazumijeva odumiranje starih listova te formiranje novih, usljed čega palma postepeno raste u visinu. Međutim, korijenje kod spomenutih palmi ne odumire već zadržava svoju metamorfoziranu formu. Funkcija trnova kod palme *Acrocomia aculeata* (Jacq) Lodd. je u prvom redu zaštitna, a odnosi se na zaštitu palme od napada različitih biljojeda ili drugih predatora.

5.1.1.4. Simbioze korijena s mikroorganizmima

Simbioza označava blisku zajednicu dvaju ili više organizama od kojih svi pripadnici zajednice uglavnom imaju korist. Takvi odnosi su vrlo česti u prirodi, od bakterija i gljiva koje ulaze u simbiozu sa korijenjem biljaka, do mnogih primjera simbiotskih zajednica u životinjskom svijetu poput simbioze raka i moruzgve. Postoje i simbiotske zajednice između životinja i biljaka, a jedna od takvih je simbioza između hidre i zelenih algi. Hidra opskrbljuje zelene alge sa ugljikovim dioksidom i nutrijentima, dok alge opskrbljuju hidru produktima fotosinteze koje potom ona koristi za dobivanje energije.

Evolucijski promatrano simbioza je izuzetno stara pojava. Smatra se da je i prva eukariotska stanica nastala kao rezultat simbioze između tipične anaerobne prokariotske stanice i prokariotske stanice sposobne da provodi fotosintezu. Prema istom principu novoformirana stanica je u bliskoj budućnosti stvorila simbiozu s prokariotskom stanicom sposobnom da stvara energiju (preteča mitohondrija) što je sve zajedno stvorilo preduvjete za formiranje tipične eukariotske stanice.

Simbiotske zajednice su također bile važne tokom nastanjivanja kopna biljkama, odnosno tokom prelaska biljnih organizama iz vode na kopno. Stvaranje simbiotskih zajednica između biljaka i mikoriznih gljiva olakšalo je biljkama usvajanje određenih biogenih elemenata iz tla, a samim time i preživljavanje u novom okolišu.

Najvažnije dvije vrste simbioze u kojima participira korijenje biljaka su simbioze s gljivama i bakterijama.

Simbioza između korijena biljke i gljiva naziva se mikoriza, a ovisno o odnosu hifa gljive i stanica korijena domaćina razlikuju se dva osnovna oblika mikorize: ektomikoriza i endomikoriza.

Ektomikoriza predstavlja oblik mikorize u kojoj hife gljive ne ulaze u stanicu biljke, dok kod endomikorize to jeste slučaj. Endomikoriza se češće javlja u prirodi, a neki od primjera endomikorize su simbiotski odnos u izrazito kiselim tlima između korijenja biljnih vrsta iz roda *Calluna*, *Vaccinium* i *Rhododendrum* te mikoriznih gljiva iz razreda *Ascomycetes*, te simbiotski odnos biljnih vrsta iz roda *Arbutus* i određenih mikoriznih gljiva.

Neovisno da li je riječ o endomikorizi ili ektomikorizi, i biljke i gljive iz tih mikoriznih zajednica imaju korist. Korist biljke je u tome što će miceliji gljive nastanjeni na korijenju ili u korijenju biljaka povećati apsorpcijsku površinu korijena, a samim time i ulazak vode i mineralnih tvari u biljku, dok je korist gljive u tome što će produkte fotosinteze koji iz lista dolaze u korijen biljke iskoristiti za dobivanje energije neophodne za egzistiranje.

Interesantan primjer simbioze korijena i gljiva je simbioza koja se javlja između korijenja nekih drvenastih kultura (topole, hrasta) i gljiva tartufa. U

takvoj životnoj zajednici hife gljiva obavijaju vrhove bočnih korijenja i poboljšavaju njegovu moć apsorbiranja hranjiva iz tla, dok korijen biljke zauzvrat opskrbljuje gljive organskim supstancama.

Simbioze korijena biljke s bakterijama su također vrlo česte u prirodi. Najpoznatiji i najrasprostranjeniji oblik takve simbioze je simbioza korijena pojedinih biljnih vrsta iz porodice Fabaceae (lucerka, grahorica) i bakterija sposobnih da apsorbiraju atmosferski dušik (bakterije iz roda *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* i *Azorhizobium*).

Pri infekciji korijena ovim bakterijama, razvijaju se noduli, specifični organi u kojima vladaju uvjeti niskog parcijalnog tlaka kisika, a što je neophodno za usvajanje atmosferskog dušika od strane bakterija. Kako su ti noduli spojeni s provodnim tkivom biljke stvaraju se i preduvjeti da usvojeni dušik bude i biljci na dispoziciji. Zauzvrat, biljka opskrbljuje bakterije produktima fotosinteze iz kojih će one dobiti energiju potrebnu za svoj razvoj.

Simbiotske zajednice između korijena biljki i mikroorganizama se izuzetno značajne i za okoliš u cjelini. Naime, takve simbioze doprinose boljoj strukturi tla, ali i većoj pristupačnosti osnovnih biogenih elemenata u tlu, što u značajnoj mjeri pospješuje razvoj i onih biljaka koje ne sudjeluju u tim simbiozama, ali rastu u njihovoj blizini. Dokazano je također i da biljke koje stvaraju simbiotske odnose s mikroorganizmima posjeduju i veću tolerantnost na stresne uvjete življenja.

Iz svih tih razloga se u poljoprivrednoj proizvodnji sve veći značaj daje unosu (inokulaciji) korisnih mikroorganizama u tlo. Njihovom unosom u tlo ne samo da se smanjuje potreba za gnojidbom biljaka, već se u značajnoj mjeri utječe na obnovu prirodne mikroflore tla koja je neophodna za biogeohemijski ciklus kruženja materija na Zemlji.

Osim toga, poznato je da pojedine bakterije kao što su *Microbacterium* sp. QH-2 i *Bacillus subtilis* imaju sposobnost prevođenja toksičnog šesterovalentnog hroma u manje toksičan trovalentan oblik, što uzročno-posljedičnom vezom znači da se unosom korisnih mikroorganizama u tlo daje i veliki doprinos ekološkoj remedijaciji tla onečišćenim ovim elementom.

Shodno svemu navedenome, za očekivati je u budućnosti sve veću primjenu korisnih mikroorganizama u poljoprivrednoj proizvodnji ili u vidu gnojiva ili inokulata. Štoviše, uzevši u obzir sve negativne posljedice koje sa sobom nosi konvencionalna poljoprivredna proizvodnja obilježena nekontroliranom upotrebom pesticida i mineralnih gnojiva, s pravom se može konstatirati da se održiva poljoprivredna proizvodnja u budućnosti neće moći ostvariti bez obogaćivanja tla korisnim mikroorganizmima, a što bi trebalo biti praćeno i značajnim smanjivanjem primjene mineralnih gnojiva i pesticida u tlo.

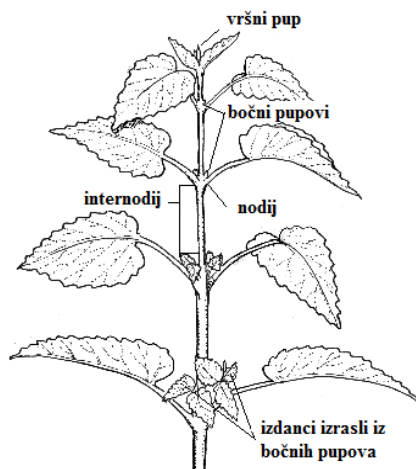
5.1.2. Stabljika

Stabljika je vegetativni organ biljke koji funkcionalno povezuje korijen s listovima biljke. Uglavnom je radialne simetrije i negativno geotropnog rasta, što znači da raste nasuprot smjeru djelovanja Zemljine teže. Kod većine biljnih vrsta razvija se iznad zemlje, no pojedine biljne vrste stabljiku ili veći dio nje razvijaju pod zemljom (sve biljne vrste čija je stabljika preobražena u krtolu, lukovicu ili rizom).

Osnovna funkcija svake stabljike je ista, neovisno da li se razvija nad ili pod zemljom, a to je provođenje vode i hranjivih tvari kroz biljku. Stabljika također određuje izgled ili habitus biljke, nosi listove, cvjetove i plodove, a u nekim slučajevima može služiti i kao skladište za vodu i hranjive tvari, te kao biljni materijal za vegetativno razmnožavanje.

5.1.2.1. Morfološka građa stabljike

Stabljika je organ biljke na kojem se obrazuju listovi i u njihovim pazušcima pupovi (slika 107.). Ako je veći broj pupova smješten u pazuhu listova onda oni mogu biti raspoređeni jedan iznad drugog ili jedan do drugog. U prvom slučaju je riječ o serijalnom, a u drugom o kolateralnom rasporedu pupova. Iz tih tzv. pazušnih pupova razvijaju se bočni izdanci.



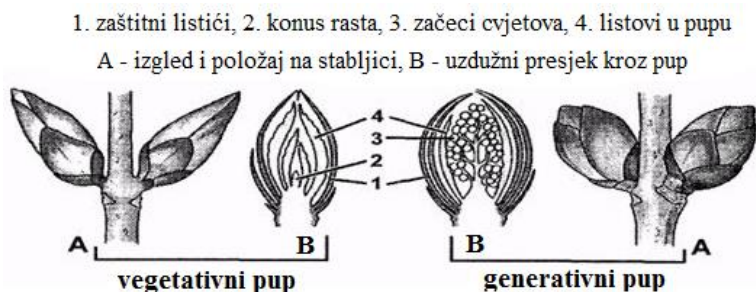
Slika 107. Šematski prikaz izgleda tipične stabljike s pupovima i listovima
(slika preuzeta sa: <https://garden.org/>)

Razvoj bočnih izdanaka može nastupiti u istoj godini kad su začeti (kod zeljastih biljaka) ili tek u idućoj godini (kod većine drvenastih biljaka). Pupovi koji se ne razvijaju tokom iste godine kada su začeti nazivaju se mirujućim ili zimskim pupovima. Stabljika posjeduje i vršni (terminalni) pup čije stanice nikada ne prestaju s dijeljenjem iz čega proizlazi da je stabljika neograničenog rasta. Taj

vršni pup svoje porijeklo vodi direktno iz embrija pa se često naziva embrionalnim pupom, a izdanak koji nosi taj pup izdankom prvog reda. Svi ostali izdanci razvijeni iz bočnih pupova se nazivaju izdancima drugog, trećeg ili ostalog reda, ovisno o vremenu njihovog nastajanja.

Budući da se bočni pupovi obrazuju u pazušcima listova jasno je da će raspored listova na stabljici diktirati i raspored pupova na njoj. Svi pupovi, neovisno na kojem dijelu stabljike se nalaze, su u pravilu prekriveni malim ljuskastim listićima čija uloga je štititi unutrašnje dijelove pupa od mehaničkih oštećenja i isušivanja. Postoje izuzeci, poput bokvice, čiji pupovi nisu prekriveni zaštitnim ljuskastim listićima.

Kad je riječ o skrivenosjemenjačama, pupovi na stabljici mogu biti vegetativni i generativni. Vegetativni su oni iz kojih će se razviti novi izdanak tj. nova stabljika i listovi, a generativni oni iz kojih će se razviti cvijet ili cvat (slika 108.).



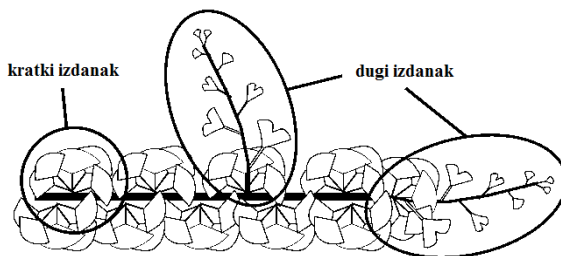
Slika 108. Šematski prikaz građe vegetativnog i generativnog pupa
(slika preuzeta sa: <https://garden.org/>)

Obično su generativni pupovi, koji se često nazivaju i cvjetni pupovi, nešto zaobljeniji i veći od vegetativnih. Postoje i mješoviti pupovi, odnosno pupovi iz kojih se prvo razvija izdanak s listovima, a nešto kasnije na tom istom izdanku i cvat. Takvu vrstu pupova posjeduje divlji kesten.

Na stabljici se mogu obrazovati i tzv. spavajući pupovi ili okca. Ti pupovi mogu mirovati veći broj godina, no u specifičnim uvjetima mogu krenuti u svoj razvoj, na primjer usljed odstranjivanja velikog broja izdanaka, pretjerane gnojidbe ili slično. Spavajući pupovi uglavnom su karakteristični za skrivenosjemenjače, i to ne samo za drveće i grmlje, već i za višegodišnje trave, posebno one sklone bokorenju.

Stabljika također može posjedovati i tzv. adventivne ili sekundarne pupove iz kojih se razvijaju izdanci koji ponekad produciraju listove nešto drugačijeg oblika u odnosu na tipičan oblik lista kojeg ta biljka posjeduje. Obično su takvi pupovi smješteni u donjem dijelu stabljike u blizini korijenskog sustava, pa se smatra da je upravo utjecaj korijenskog sustava biljke razlog nešto drugačijeg morfološkog izgleda listova na novoizraslim stabljikama.

Mjesto na stabljici s kojeg polazi list naziva se nodij (čvor), a dio stabljike između dva nodija internodij (članak). Ako su sve internodije, odnosno razmaci između nodija na stabljici mali, riječ je o kratkim izdancima, a ako su ti razmaci veliki riječ je o dugim izdancima (slika 109.).



Slika 109. Kratki i dugi izdanci na biljci *Ginkgo biloba* L.
(slika preuzeta sa: <https://www.semanticscholar.org/>)

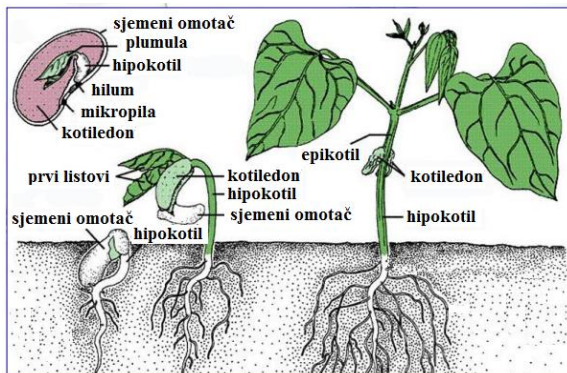
Kratki izdanci imaju na svojim stabljikama gusto raspoređene listove i u pravilu nemaju sposobnost grananja. Tipičan primjer izrazito kratkog izdanka su izdanci lisnatih povrtnih kultura čiji listovi upravo radi malih razlika između nodija obrazuju tzv. lisnu rozetu, gdje su listovi naslagani jedni na druge. Veliki broj voćnih kultura (jabuka, kruška, trešnja, višnja), uz duge izdanke koji nose listove, također posjeduju i kratke izdanke, no kod njih oni nose cvjetove i plodove. Svrha orezivanja spomenutih voćnih vrsta je upravo potaknuti razvoj kratkih izdanaka, ali istodobno i prilagoditi oblik krošnje voćke optimalnom iskorištavanju okolišnih faktora. Kod pojedinih biljnih vrsta kratki izdanci se mogu preobraziti u trnove. Takav slučaj je kod gloja i trnjine.

Dugi izdanci odlikuju se vrlo dugim internodijima na osovina stabljike, što znači da su listovi na stabljikama takvih izdanaka poprilično udaljeni jedni od drugih. Tipičan primjer dugih izdanaka su tzv. šibe vodopije koje izbijaju iz debla voćaka, zasjenjujući krošnju i odnoseći mnogo vode i hranjiva. Zbog navedenog, ali i zbog toga što šibe vodopije na sebi ne nose generativne pupove već isključivo vegetativne, voćari ih obavezno uklanjaju.

Interesantan podatak vezan uz ovu tematiku je da se na istoj stabljici mogu javiti i kratki i dugi internodiji. Takav slučaj je na primjer kod lukovica, gdje se na glavnoj osovini stabljike poslije niza kratkih internodija pojavljuje jedan ili više dugih internodija iznad kojih se obično nalazi cvijet, a poslije i plod. Postoje i biljne vrste kod kojih je raspored nodija i internodija na stabljici obrnut, odnosno gdje se na dnu stabljike pojavljuju dugi internodiji, a pri vrhu kratki, što znači da su im listovi gusto raspoređeni u vršnom dijelu biljke. Biljne vrste iz porodice Cyperaceae imaju upravo takav tip izdanka.

U pojedinim slučajevima se na istoj stabljici može pri dnu pojaviti nekoliko kratkih internodija, zatim nekoliko dugih, a na vrhu opet nekoliko kratkih internodija. Takav slučaj je prisutan u godišnjih izdancima (izbojima) mnogih žbunastih biljnih vrsta.

Što se tiče porijekla nastajanja, stabljika se može razviti direktno iz embrija sjemena, ali i iz nekih drugih dijelova biljke ako je riječ o vegetativnom razmnožavanju. Ukoliko je riječ o nastajanju stabljike iz embrija, dio embrija iz kojeg se formira izdanak (stabljika i listovi) naziva se plumula. Diobom meristemskih stanica plumule formira se prvo vegetativna kupa izdanka, a potom iz nje svi ostali dijelovi izdanka (stabljika i listovi) (slika 110.).



Slika 110. Šematski prikaz razvoja stabljike iz sjemena
(slika preuzeta sa: <http://vladimirrandjelovic.com/pdf/Botanika/>)

Stabljika, odnosno cijela biljka, može nastati i vegetativnim načinom razmnožavanja. Vegetativno razmnožavanje biljke se temelji na totipotentnosti diferenciranih biljnih stanica, odnosno na njihovoj sposobnosti da regeneriraju kompletnu biljku, što znači da svaka takva stanica posjeduje genetski potencijal da iz nje nastane odrasla biljka. Neki od vegetativnih načina razmnožavanja biljke su: razmnožavanje putem stolona, reznica, krtola, lukovica, rizoma, položenica te razmnožavanje kalemljenjem.

Stabljike se svojim vanjskim izgledom i načinom rasta međusobno mogu značajno razlikovati. U skladu s tim postoje različiti morfološki tipovi stabljike: tipične uspravne stabljike, reducirane stabljike, puzajuće stabljike, stabljike povijuše (prianjajuće stabljike), stabljike s trnjem, te zadebljale stabljike.

Najveći broj biljnih vrsta posjeduje tipičnu uspravnu stabljiku čije su glavne odlike radijalna simetrija i negativno geotropni rast. Reducirana stabljika je obilježje salate i velikog broj lisnatih povrtnih kultura, puzajuća stabljika je karakteristična za jagodu, a prijanjajuća stabljika za bršljan te biljne vrste iz roda *Humulus*, *Convolvulus* i *Clematis*. Stabljike s trnjem su relativno rijetke u biljnom svijetu, a posjeduju ih pojedine biljne vrste iz porodice *Rosaceae* (potporodica *Rosoideae*), dok su zadebljale stabljike karakteristične za određene sukulente biljke (kaktusi).

S obzirom na način grananja stabljike mogu biti nerazgranate i razgranate. Nerazgranate stabljike su karakteristične za palme i veliki broj monokotiledonih biljaka, dok većina dikotiledonih biljaka ima razgranatu stabljiku. Razgranate

stabljike se opet po načinu grananja međusobno razlikuju, pa postoje stabljike sa dihotomnim, monopodijalnim i simpodijalnim grananjem.

Ako se pogleda poprečni presjek stabljike, onda se biljke i po tom kriteriju značajno razlikuju. Većina biljnih vrsta posjeduje cilindričnu (okruglastu) stabljiku, premda postoje i biljne vrste kod kojih su stabljike trobridne, četverobridne ili mnogobridne. Trobridne stabljike su karakteristične za biljne vrste iz porodice Cyperaceae (šiše), četverobridne za biljne vrste iz porodice Lamiaceae (usnate), a mnogobridne za biljne vrste iz porodice Cactaceae (kaktusi). Razlozi zbog kojih je kod šiša i usnata došlo do odstupanja od tipične cilindrične forme stabljike u trobridnu, odnosno četverobridnu formu su usko vezani uz drugačiju raspodjelu mehaničkih tkiva unutar njihove stabljike, a s ciljem osiguravanja veće stabilnosti biljaka u prostoru na kojem obitavaju. Kada je riječ o kaktusima, mnogobridna forma stabljike je najpoželjnija s gledišta povećanja skladišne moći vode, pa je to zasigurno razlog zbog čega je kod kaktusa evolucija išla u pravcu stvaranja takve forme stabljike. Postoje također stabljike koje su na poprečnom presjeku spljoštene ili krilaste. Spljoštenu formu stabljike ima kaktus opuncija (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.), a krilastu slatki grašak (*Lathyrus odoratus* L.).

Klasifikacija biljaka s obzirom na čvrstoću stabljike

S obzirom na čvrstoću stabljike, biljke se dijele na drvenaste i zeljaste. Drvenaste biljke imaju čvrstu, visoku i zadebljalu stabljiku (deblo) s dosta mehaničkog tkiva, dok zeljaste biljke imaju sočnu i meku stabljiku s manjim udjelom mehaničkih tkiva.

Drvenaste biljke. U skladu s načinom grananja, drvenaste biljke se dijele na drveće, žbunove i polužbunove.

Drveće se odlikuje jako razvijenim deblom i grananjem koje nastupa tek na izvjesnoj visini od površine tla, a prema načinu nastajanja razlikuju se dva osnovna tipa drveća: tip palmi i tip četinara i lišćara.

Drveća tipa palme su tzv. lažna drveća jer su nastala bez sekundarnog rasta stabljike. Razlog navedenome je taj što su palme monokotiledone biljke i nemaju mogućnost formiranja kambijalnog prstena, a samim time ni mogućnost stvaranja pravog drveta. Rast palme u debljinu je moguć jedino diobama stanica tzv. kružnoga meristemskog plašta smještenog ispod mladih lisnih zametaka. Takav meristem je ograničenog rasta što znači da palme kad jednom postignu maksimalnu debljinu, one takve i ostaju neovisno o njihovoj starosti. No, zato palme mogu kontinuirano rasti u visinu, što se ostvaruje obnavljanjem lisne mase, tj. otpadanjem starih i formiranjem novih listova koji poput lepeze stvaraju krunu u vršnom dijelu palme.

Drveće tipa četinara i lišćara su prava drveća jer je kod njih prisutan sekundarni rast stabljike, usljed čega se ona svake godine šire. Razlike između

drveća lišćara i četinarara ipak postoje, a one su uvjetovane jednim dijelom razlikama u anatomske građi stabljike, a drugim dijelom u načinu grananja. Kod četinarskih biljnih vrsta je uglavnom prisutno monopodijalno grananje gdje je glavna osovina jače razvijena i stalno raste vrhom, dok su bočne grane slabije razvijene i koso ili okomito postavljene u odnosu na glavnu osovinu. Kod drveća lišćara ne postoji uniformni tip sekundarne građe stabljike, ali ni uniformni način grananja.

Žbunovi u odnosu na drveće imaju slabije razvijenu glavnu osovinu ili se ona uopće ne izdvaja, a grananje im započinje od same površine tla. Njihova visina je uglavnom do četiri metra, a zbog obilnog grananja imaju vrlo dekorativan izgled. Žbunastom formom stabljike se odlikuju biljne vrste iz roda *Rosa*, *Ribes*, *Grossularia* i *Berberis*.

Polužbunovi se razlikuju od žbunova po tome što u donjem dijelu imaju višegodišnje izdanke koji se granaju od površine tla i iz kojih svake godine u proljeće izbijaju jednogodišnji izdanci koji pred zimu izumiru. Poznate biljne vrste s polužbunastom formom stabljike su borovnica, kadulja, pelin i kantarion.

Zeljaste biljke. Zeljaste biljke imaju meku, sočnu stabljiku, uglavnom zelene boje. Struktura stabljike im je meka jer nemaju sposobnost obrazovanja sekundarnih tvornih tkiva (kambij i felogen), pa samim time nemaju ni sposobnost stvaranja drvenaste strukture. Ono što još uveliko karakterizira zeljaste biljke je činjenica da im nakon sazrijevanja sjemenki, ukoliko je riječ o sjemenjačama, odnosno nakon sazrijevanja spora ukoliko je riječ o mahovinama i papratima, vegetativni organi izumiru (monokarpne biljke). Kod određenog broja zeljastih biljnih vrsta, pojedini vegetativni organi i prežive, ali tada je riječ o njihovim metamorfozama, nastalih zbog potrebe preživljavanja biljke na određenom prostoru. Čest je slučaj da takve biljke cvjetaju i donose plod više godina (polikarpne biljke).

S obzirom na dužinu trajanja života zeljaste biljke se dijele na jednogodišnje, dvogodišnje i višegodišnje.

Jednogodišnje zeljaste biljke žive samo jednu godinu tokom koje rastu cvjetaju, sazrijevaju tj. donose plod i sjemenke, te potom odumiru. Pšenica, raž, kukuruz, grašak, grah, soja, lubenica i kamilica su neke od biljnih vrsta koje pripadaju navedenoj grupaciji. Interesantno je da pojedine biljne vrste, poput mišjakinje (*Stellaria media* (L.) Cirillo.), u toku samo jedne godine prođu više prethodno opisanih životnih ciklusa.

Dvogodišnje zeljaste biljke u prvoj godini života razvijaju vegetativne organe (korijen, stabljiku i listove), a u drugoj cvjetaju, donose plod i sjemenke te potom odumiru. Neke od poljoprivrednih kultura koje imaju takav životni ciklus su mrkva, peršun, šećerna repa, cvekla, celer, kupus i kelj.

Višegodišnje zeljaste biljke su zeljaste biljke koje žive više godina, a po načinu odvijanja svog životnog ciklusa mogu biti monokarpne i polikarpne.

Monokarpne višegodišnje zeljaste biljke donose plod i sjeme samo jednom tokom svog života, no do tog momenta prođe dosta godina, nekada i preko stotinu. Agava (*Agave americana* L.) je primjer jedne takve biljne vrste.

Polikarpne višegodišnje zeljaste biljke imaju moć stvaranja sjemena više puta tokom svog života, što je i osobina drvenastih biljnih vrsta, no za razliku od njih prezimljuju uglavnom pod zemljom u vidu metamorfoziranih izdanaka (gomolja, lukovica, rizoma) iz kojih se svake godine razvijaju novi nadzemni jednogodišnji izdanci. Perunika (*Iris germanica* L.), jaglac (*Primula officinalis* (L.) Hill.), krompir (*Solanum tuberosum* L.), čičoka (*Helianthus tuberosus* L.), crveni luk (*Allium cepa* L.), bijeli luk (*Allium sativum* L.) i lucerka (*Medicago sativa* L.) su samo neke od biljnih vrsta koje egzistiraju na prethodno opisan način.

Klasifikacija biljaka s obzirom na visinu stabljike

Visina biljke se u suštini povezuje s visinom stabljike, a u skladu s tim kriterijom biljke se bitno razlikuju. Neke biljne vrste imaju vrlo nisku stabljiku, svega nekoliko milimetara (*Wolffia arrhiza* (L.) Wimm.), dok naspram tome neke imaju visinu i preko 150 metara (*Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J. Buchholz.).

Interesantno je da se biljke značajno razlikuju i po brzini kojom dolaze do svoje visine. Tako na primjer paulovnja (*Paulownia tomentosa* (Thunb.) Sieb. & Zucc. ex Steud.) doseže visinu od 6 m već u toku svoje prve vegetacijske sezone, no u pravilu ne raste iznad 20 m, dok australijski eukaliptus (*Eucalyptus amygdalina* Labill.) ima nešto usporeniji rast (oko 3 m na godišnjem nivou), ali zato može doseći znatno veću visinu u odnosu na paulovnju. Dužinom svoje stabljike se posebno ističu biljke povijuše (lijane) i to prvenstveno one u tropskim šumama, gdje je moguće da se jedna povijuša obavi oko velikog broja stabala. Tako na primjer dužina povijuše *Calamus rotang* L. koja obitava u šumama Indije i Mijanmara može iznositi i preko 300 m. Unatoč velikoj dužini, stabljika ove povijuše je dosta tanka, maksimalnog promjera do 7 cm i gotovo jednake debljine na cijeloj svojoj dužini.

Kada je riječ o biljkama niske visine, one većinom pripadaju algama ili tzv. nižim biljkama. Međutim i pojedine cvjetnice su okarakterizirane iznimno niskom visinom stabljike. Jedna od takvih biljnih vrsta je australijska orhideja (*Bulbophyllum minutissimum* F. Muell.) čija visina ne prelazi par milimetara.

Klasifikacija biljaka s obzirom na životni vijek stabljike

Životni vijek biljke se u pravilu podudara sa životnim vijekom stabljike, a prema tom kriteriju biljke se također značajno razlikuju. Pojedine biljne vrste imaju vrlo kratak životni vijek, svega nekoliko sedmica ili par mjeseci, dok neke mogu doseći starost i do nekoliko hiljada godina. Primjer biljnih vrsta s vrlo kratkim životnim ciklusom su gladiuš ranocvjetni (*Erophila verna* (L.) Chevall.),

trolisna čestoslavica (*Veronica triphyllos* L.) i svinuti rožac (*Cerastium semidecandrium* L.) kod kojih period od klijanja sjemena do sazrijevanja novog traje svega par mjeseci.

Duži životni vijek je karakterističan za drvenaste biljke, među kojima se svojom dugovječnošću posebno izdvajaju afrički baobab (*Adansonia digitata* L.) čiji je životni vijek do 5000 godina, te libanonski cedar (*Cedrus libani* A. Rich) čiji pojedini primjerci dožive starost od približno 2500 godina. U flori Bosne i Hercegovine najduži životni vijek imaju tisa (*Taxus baccata* L.), pitomi kesten (*Castanea sativa* Mill.) i maslina (*Olea europaea* L.). Njihov životni vijek može biti i iznad 1000 godina.

Interesantan podatak vezan uz životni vijek biljaka je taj da one s histološkog gledišta mogu neograničeno živjeti. Naime, sve biljke u svojim vršnim dijelovima stabljike i korijena posjeduju meristemske stanice koje se neprestano dijele i nikada ne prestaju s rastom. Uzimajući u obzir samo navedeno, nema razloga da biljka ne živi vječno, posebno ukoliko živi u uvjetima pogodnim za njen razvoj. Razlog zašto biljka kao organizam ima ograničeni vijek življenja je vjerovatno u nemogućnosti optimiziranja svih uvjeta o kojima ovisi razvoj biljke, ali i u kompeticijskim odnosima koji se javljaju između pojedinih organa unutar organizma ili između biljaka na određenom staništu. Vrlo često je dovoljna samo promjena jednog od faktora o kojem ovisi razvoj biljke, na primjer otežana opskrba mineralnim tvarima ili vodom, pa da dođe do posljedica koje će usmjeriti biljku ka fazi starenja i uginuća.

Iz navedenog se može izvući zaključak da starenje i uginuće ne nastupa usljed starenja meristema, već okolišni faktori, te kompeticijski odnosi koji vladaju između biljaka na određenom staništu ili kompeticijski odnosi između pojedinih organa unutar organizma ne dozvoljavaju ostvarivanje maksimalnog životnog potencijala biljke. Samo one biljke koje se svojim unutrašnjim mehanizmom uspiju prilagoditi određenom staništu ostvaruju i mogućnost opstanka na tom prostoru. Neke će to učiniti produkcijom velike količine sjemena što jeste slučaj kod zeljastih biljaka, a neke jačanjem mehaničke strukture same biljke, što jeste osobina drvenastih biljnih vrsta.

Dakle, razvoj biljaka, a samim time i njihov životni vijek, može značajno varirati između biljnih vrsta, što ovisi prvenstveno od genoma određene biljke, ali i utjecaja različitih vanjskih i unutrašnjih faktora na taj genom. Na određenom staništu prirodna selekcija favorizirat će samo one jedinke koje posjeduju bolji genetski materijal, odnosno one jedinke kod kojih se diferencijalna aktivnost nekog gena odrazila pozitivno na rast i razvoj biljke. Pri tome treba imati u vidu da eventualna promjena genetskog materijala nastala iz bilo kojeg razloga nema nikakve veze sa prirodnom selekcijom. Prirodna selekcija nije generator ničega novog već samo daje prednost onim biljkama koje imaju bolja adaptivna svojstva.

5.1.2.2. Anatomska građa stabljike

Osim po morfološkim karakteristikama, stabljike se značajno razlikuju i u pogledu anatomske građe. Najjednostavniju anatomsku građu stabljike posjeduju mahovine (Bryophyta), nešto složeniju papratnjače (Pteridophyta), te najsloženiju skrivenosjemenjače (Spermatophyta). Biljke koje pripadaju odjeljku Spermatophyta se dalje na osnovu svojih anatomskih i morfoloških svojstava razvrstavaju u tri pododjeljka: Coniferofitina (igličaste golosjemenjače), Cycadophytina (perasto lisnate golosjemenjače) i Magnoliophytina (kritosjemenjače), a među njima najsloženiju anatomsku građu stabljike imaju biljne vrste iz pododjeljka Magnoliophytina. Biljne iz tog pododjeljka se također dalje po istom principu dijele na dva razreda (klase): Magnoliopsida (dikotiledone biljke) i Liliopsida (monokotiledone biljke), među kojima s gledišta anatomske građe stabljike postoje određene sličnosti, ali i razlike.

Budući da gotovo sve poljoprivredne kulture pripadaju ili razredu Magnoliopsida ili razredu Liliopsida, u sklopu ovog poglavlja obrađena je isključivo anatomska građa predstavnika ovih dvaju razreda biljaka.

Stabljike biljnih vrsta iz razreda Magnoliopsida (dikotiledone biljke) imaju primarnu i sekundarnu građu, dok biljne vrste iz razreda Liliopsida (monokotiledone biljke) imaju isključivo primarnu građu stabljike.

Primarna građa stabljike podrazumijeva da su svi dijelovi stabljike nastali iz primarnih meristema, preciznije iz vegetativne kupe izdanka, dok sekundarna građa podrazumijeva dodatni rast stabljike u širinu, a to se ostvaruje aktivnošću sekundarnih meristema (kambija i felogena).

Primarna građa stabljike je karakteristična za početne faze razvoja svih monokotiledonih i dikotiledonih biljaka. Kod monokotiledonih biljaka se takva građa stabljike zadržava tokom čitavog života biljke, međutim kod dikotiledonih biljaka dolazi s vremenom do značajnih promjena u anatomskoj građi stabljike i to na način da se primarna građa stabljike smjenjuje sa sekundarnom.

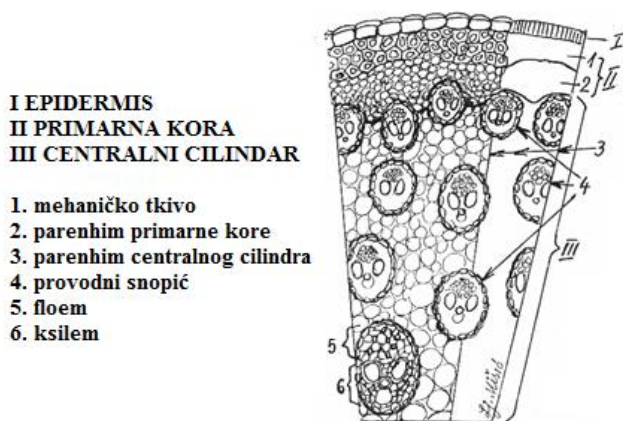
5.1.2.2.1. Primarna građa stabljike monokotiledona i dikotiledona

Tri osnovne histološke zone koje karakteriziraju primarnu građu stabljike su: epidermis, primarna kora i centralni cilindar. Međutim, ovaj tip građe stabljike nije uniforman i značajno se razlikuje između monokotiledonih i dikotiledonih biljaka. Osnovne razlike su sljedeće: (1) histološke zone u stabljici monokotiledonih biljaka nisu jasno izdvojene, dok kod dikotiledonih jesu, (2) raspored provodnih snopića u stabljici monokotiledonih biljaka nije pravilan, dok kod dikotiledonih jeste, (3) provodni snopići u stabljici monokotiledonih biljaka su zatvorenog tipa, dok su kod dikotiledonih otvorenog, što znači da provodni snopići u stabljici dikotiledonih biljaka imaju mogućnost uspostave kambijalnog prstena, a samim time i sekundarnog rasta.

Primarna građa stabljike monokotiledone biljke

Stabljika svih monokotiledonih biljaka, osim par iznimaka, tokom cijelog života ima isključivo primarnu građu, iz čega proizlazi da je izgrađena isključivo iz tkiva koji svoje porijeklo vode neposredno iz primarnog meristema (vegetativne kupe izdanka).

Primarna građa stabljike monokotiledone biljke u sklopu ovog poglavlja je predstavljena opisom unutrašnje građe stabljike kukuruza (*Zea mays* L.). Na poprečnom presjeku stabljike kukuruza, idući od periferije ka centru stabljike, mogu se uočiti tri histološke zone (epidermis, primarna kora i centralni cilindar) koje među sobom nisu jasno odijeljene (slika 111.).



Slika 111. Anatomska građa stabljike kukuruza
ilustracija - Prof. dr. Ljubomir Mišić

Epidermis je primarno kožno tkivo koje obavija stabljiku, a nastalo je diobom i diferenciranjem stanica protoderma (protoderm je vanjski dio vegetativne kupe izdanka). Kod stabljike monokotiledone biljke epidermis je u pravilu jednoslojan, tj. izgrađen je iz jednog sloja stanica među kojima nema intercelulara. Na vanjskoj površini stanica epidermisa se nalazi slabije ili jače razvijena kutikula, a broj stoma u epidermisu stabljike je znatno manji u odnosu na broj stoma u epidermisu listova. Funkcija epidermisa je vezana uz zaštitu biljke, reguliranje vodnog režima biljke, te uz omogućavanje izmjene plinova tokom odvijanja disanja.

Primarna kora stabljike je smještena ispod epidermisa, sastavljena je iz parenhimskog i mehaničkog tkiva i nije jasno odvojena od centralnog cilindra. Sva tkiva primarne kore nastala su diobom i diferenciranjem stanica prokambija i centralnog dijela vegetativne kupe izdanka pri čemu su diobom i diferenciranjem stanica prokambija nastala provodna i mehanička tkiva, a diobom i diferenciranjem stanica centralnog dijela vegetativne kupe izdanka parenhimska tkiva.

Od mehaničkih tkiva u građi primarne kore sudjeluje uglavnom sklerenhim, vrlo rijetko kolenhim, a njihov položaj u primarnoj kori je subepidermalan. Ovakav položaj mehaničkog tkiva bliži periferiji biljke čini stabljiku otpornijom prema savijanju.

Ispod mehaničkog tkiva primarne kore smješteno je parenhimsko tkivo (parenhim). Stanice parenhima bliže epidermisu sadrže kloroplaste, dok ih stanice u dubljim slojevima primarne kore ne sadrže. Uloga parenhima primarne kore je samim time i definirana, a vezuje se uz proces fotosinteze te skladištenje hranjivih tvari nastalih tim procesom.

Centralni cilindar zauzima središnji, unutrašnji dio stabljike. Nije jasno odvojen od primarne kore, a sastoji se iz parenhimskog tkiva unutar kojeg se nalaze provodni snopići raspoređeni bez nekog pravilnog reda. Provodni snopići su zatvorenog tipa, što znači da u sebi ne sadrže ostatke meristemskih stanica prokambija iz kojih su nastali. Upravo činjenica da provodni snopići u sebi ne sadrže meristemske stanice je osnovni razlog zbog kojeg stabljika monokotiledonih biljki nije u stanju obrazovati kambijalni prsten, a samim time ni omogućiti sebi rast u širinu.

Ako se gleda raspored floema i ksilema unutar provodnih snopića onda se može konstatirati da su provodni snopići u stabljici monokotiledone biljke uglavnom kolateralni. U kolateralnom provodnom snopiću se floem i ksilem nalaze na istom radijusu, jedan pored drugog, s tim da je ksilem uvijek orijentiran prema središtu, a floem prema periferiji stabljike. Kod pojedinih stabljika monokotiledonih biljaka provodni snopići mogu biti i koncentrični i to leptocentričnog tipa, a u njima je raspored ksilema i floema takav da je floem u sredini snopića, a ksilem ga okružuje. Ovakvu građu provodnih snopića posjeduju uglavnom rizomi monokotiledonih biljaka.

Neovisno da li su provodni snopići unutar stabljike monokotiledone biljke kolateralni ili koncentrični, oni su uvijek obavijeni stanicama mehaničkog tkiva na način da se oko njih obrazuje prsten. Obrazovanje prstena oko provodnih snopića znatno doprinosi njihovoj mehaničkoj zaštiti, čime se ujedno i osigurava nesmetani uzlazni i silazni tok materija kroz biljku.

Unutrašnjost stabljike monokotiledone biljke je često šuplja što je uvjetovano pucanjem parenhimskih stanica smještenih u centralnom cilindru stabljike. Navedene stanice pucaju usljed velike brzine rasta te nepostajanja mehaničkog tkiva u središtu stabljike koje bi zaustavilo nekontrolirano širenje stanica. Šuplja stabljika je karakteristična za mnoge biljne vrste iz porodice Poaceae.

Stabljika monokotiledone biljke gotovo nikad ne prelazi u sekundarnu građu, a i u pojedinim slučajevima gdje se to i događa (kod biljnih vrsta iz roda Yucca, Agave, Aloe, Dracaena), elementi sekundarne građe nemaju značajnu funkciju, barem ne one koju imaju u građi stabljike dikotiledonih biljaka.

Nadalje, i sam način sekundarnog rasta navedenih monokotiledonih biljaka se značajno razlikuje u odnosu na sekundarni rast stabljika dikotiledonih biljaka. Naime, kod njih, kambijalni prsten potreban za sekundarni rast stabljike se ne stvara iz meristemskih stanica zaostalih u provodnim snopićima, što jeste slučaj kod dikotiledonih biljaka, već ili iz zaostataka primarnih meristema ili iz pojedinih parenhimskih stanica primarne kore stabljike koje se naknadno dediferenciraju u meristemske stanice. Njihovim dijeljenjem prema periferiji stabljike obrazuju se stanice koje grade koru, a prema unutrašnjosti stanice koje grade dodatno parenhimsko tkivo te provodne snopiće leptocentričnog tipa. Na ovaj način pojedine monokotiledone biljke mogu dosta rasti u širinu, a jedan pomalo ekstreman primjer rasta monokotiledone biljke u širinu je utvrđen na Kanarskim otocima gdje je oluja iz tla iščupala biljku zmajevo drvo (*Dracaena draco* (L.) L.) čija je visina stabljike bila 22 m, a širina 15 m. Interesantno je također da je starost navedene biljke iznosila čak 6 000 godina.

Primarna građa stabljike dikotiledone biljke

Primarna građa stabljike dikotiledone biljke je u osnovi slična primarnoj građi stabljike monokotiledone biljke, budući da se i kod nje idući od periferije ka centru stabljike mogu uočiti tri iste histološke zone: epidermis, primarna kora i centralni cilindar. Međutim, kod stabljike dikotiledone biljke su te tri prethodno navedene zone lako uočljive najviše iz razloga jer između primarne kore i centralnog cilindra postoji sloj škrobne sare koji jasno razdvaja jednu zonu od druge. Još jedna bitna razlika između primarne građe stabljike monokotiledone i dikotiledone biljke je ta što se u centralnom cilindru stabljike dikotiledone biljke nalaze otvoreni kolateralni provodni snopići pravilno raspoređeni u vidu kruga, što nije slučaj kod stabljike monokotiledonih biljaka gdje su provodni snopići zatvorenog tipa i nepravilno razbacani unutar centralnog cilindra stabljike.

Primarna građa stabljike dikotiledone biljke u ovoj knjizi je predstavljena opisom unutrašnje građe stabljike vučje stope (*Aristolochia clematitis* L.) (slika 112.).

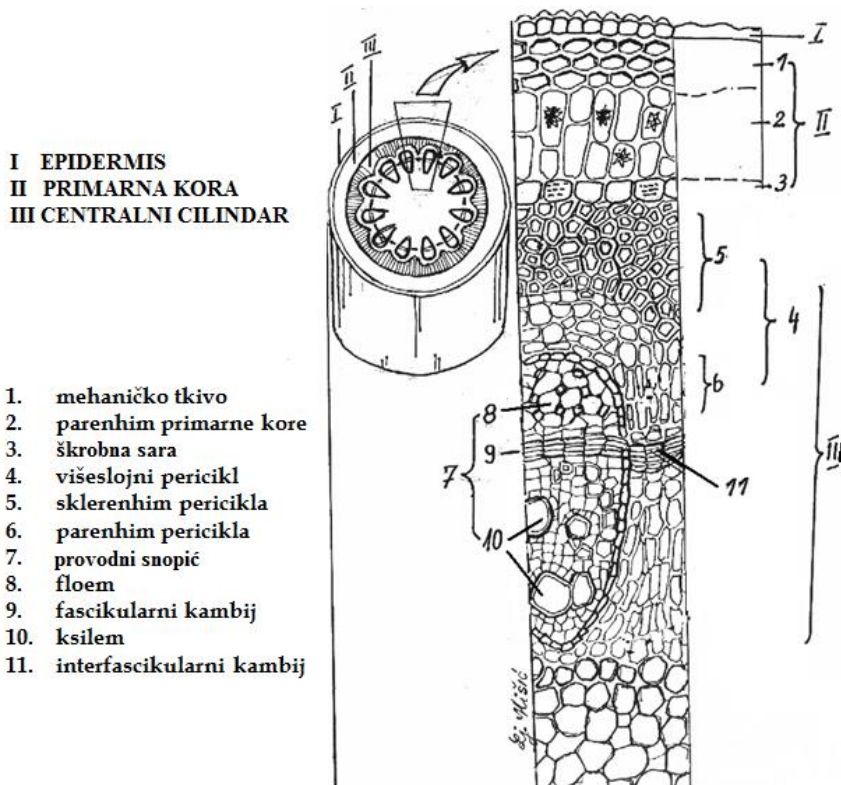
Epidermis stabljike vučje stope je smješten na periferiji stabljike i izgrađen je iz jednog sloja stanica. Stanice koje grade ovaj epidermis imaju izduženi oblik, s vanjske strane su obložene kutinom, a sadrže i određen broj stoma.

Primarna kora stabljike se naslanja na epidermis. Sastavljena je od parenhima kore i mehaničkog tkiva, s tim da je mehaničko tkivo (sklerenhim) smješteno između epidermisa i parenhima kore. Stanice koje grade parenhim primarne kore posjeduju izvjestan broj hloroplasta, uz napomenu da je broj hloroplasta u parenhimskim stanicama bližim periferiji nešto veći pa shodno tome te stanice imaju i veću moć provođenja fotosinteze u odnosu na unutrašnje parenhimske stanice bliže centralnom cilindru. Specifičnost stabljika dikotiledonih biljaka je upravo ta da se produkti fotosinteze nastali u hloroplastima stanica parenhima talože u posebnom sloju stanica koji jasno

odvaja primarnu koru od centralnog cilindra. Taj sloj primarne kore se naziva škrobna sara.

Centralni cilindar zauzima središnji dio stabljike, a sastoji se od pericikla i provodnih snopića. Pericikl je vanjski sloj centralnog cilindra i može biti jednoslojan ili višeslojan. Ako je višeslojan postoje tri tipa pericikla: (1) Ranunculus tip gdje su svi slojevi izgrađeni iz parenhimskog tkiva, (2) Aristolochia tip gdje pericikl grade slojevi parenhima i sklerenhima s tim da su ti slojevi poredani jedan iznad drugog i (3) Helianthus tip gdje su slojevi parenhima i sklerenhima ispresijecani međusobno. Građa pericikla stabljike vučje stope pripada Aristolochia tipu.

Ispod pericikla u unutrašnjem dijelu centralnog cilindra stabljike smještena su provodna tkiva i to tako da obrazuju prsten oko srži stabljike. Provodni snopići su otvorenog tipa, što znači da između dijelova floema i ksilema postoje ostaci neizdiferenciranog tvornog tkiva. Te stanice sudjeluju u izgradnji kambijalnog prstena koji je osnova za prelazak primarne građe stabljike u sekundarnu.



Slika. 112. Šematski prikaz primarne građe stabljike vučje stope (*Aristolochia clematitis* L.) - ilustracija Prof. dr. Ljubomir Mišić

5.1.2.2.2. Sekundarna građa stabljike dikotiledonih biljaka

Sekundarna građa stabljike podrazumijeva debljanje stabljike, odnosno njen rast u širinu, a da bi do toga došlo nužno je u prvom redu da dođe do formiranja i djelovanja kambijalnog prstena.

Kambijalni prsten u stabljici može da se obrazuje na četiri različita načina, pa se shodno tome razlikuju i četiri različita tipa sekundarne građe stabljike: Tilia tip, Aristolochia tip, Ricinus tip i Helianthus tip. Tilia tip i Aristolochia tip predstavljaju osnovne tipove sekundarne građe stabljike dikotiledone biljke, dok su Ricinus tip i Helianthus tip tzv. prijelazni tipovi.

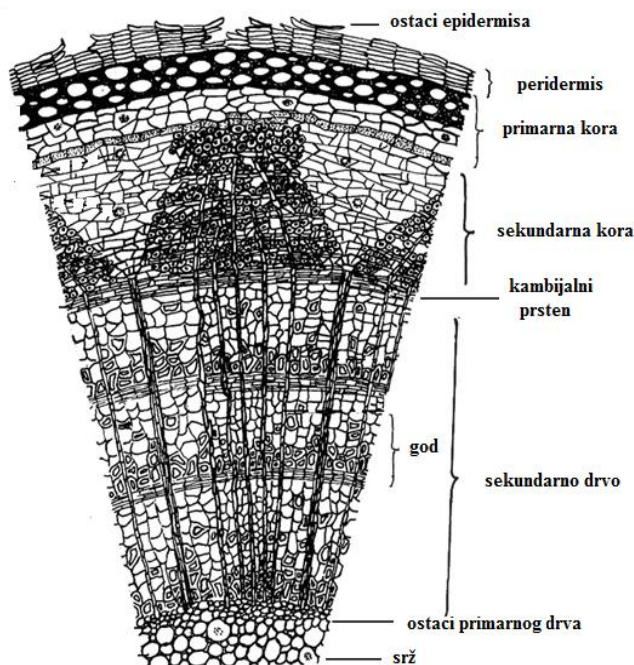
Neovisno o kojem se tipu sekundarne građe stabljike radi, dijeljenjem stanica kambijalnog prstena ka periferiji stabljike uvijek se diferenciraju elementi sekundarne kore (sekundarnog floema), a prema unutrašnjosti elementi sekundarnog drva (sekundarnog ksilema). Primarna uloga sekundarne kore je provođenje i skladištenje organskih supstanci, a sekundarnog drva osiguravanje nesmetanog toka vode i mineralnih tvari iz korijena u listove biljke.

Kod pojedinih dikotiledonih biljaka, uglavnom drvenastih biljnih vrsta, sekundarna građa biljke podrazumijeva i stvaranje sekundarnog meristema felogena. Felogen nastaje dediferencijacijom stanica smještenih ispod epidermisa stabljike, a ponekad i samog epidermisa. Diobom i diferencijacijom stanica felogena se na periferiji stabljike obrazuje peridermis (pluto), a od njega s vremenom mrtva kora. Osnovni razlog obrazovanja pluta i mrtve kore u stabljikama drvenastih biljnih vrsta je taj što njihov epidermis nije u stanju izdržati pritisak unutrašnjih organa koji rastu te je stoga nužno da isto bude zamijenjeno čvršćim i jačim tkivom. Osim toga, stabljike obložene plutom i mrtvom korom su otpornije na napade raznih predatora, ali i na negativna djelovanja različitih okolišnih faktora.

Tilia tip sekundarne građe stabljike

Tilia tip građe stabljike je karakterističan za stabla bez razdvojenih provodnih snopića (hrast, lipa) i kod njih kambijalni prsten neophodan za širenje stabljike nastaje iz zaostalih stanica prokambija vegetativne kupe izdanka. Diobom i diferenciranjem stanica kambijalnog prstena prema vani obrazuju se elementi sekundarne kore, a prema unutra elementi sekundarnog drva. Kasnije počinje da funkcioniše i sekundarni meristem felogen koji prema vani stvara pluto. Kod većine drvenastih kultura nakon izvjesnog vremena pluto biva zamijenjeno kompleksom mrtvih tkiva koji čine tzv. mrtvu koru.

Na poprečnom presjeku kroz stablo lipa (*Tilia sp.*) mogu se idući od periferije ka centru uočiti sljedeće histološke zone: ostaci epidermisa, peridermis (pluto), primarna kora, sekundarna kora, kambijalni prsten, sekundarno drvo, primarno drvo i srž (slika 113.). Od svih navedenih histoloških zona, sekundarno drvo je najrazvijenije i zauzima najveću površinu u unutrašnjosti stabljike.



Slika 113. Šematski prikaz građe stabljike lipe (*Tilia sp.*)
(slika preuzeta sa: <http://biodidac.bio.uottawa.ca>)

Kao što se iz slike može vidjeti na vanjskoj površini stabljike nalaze se ostaci jednoslojnog epidermisa kojeg postepeno zamjenjuje sekundarno kožno tkivo peridermis sastavljeno od pluta, felogena i feloderma.

Ispod peridermisa smještena je primarna kora stabljike koju sačinjavaju kolenhim, parenhim primarne kore i škrobna sara. Kolehnim pločastog tipa je smješten u vršnom dijelu primarne kore, parenhim je izgrađen iz izodijametričnih stanica i obuhvaća središnji dio primarne kore, dok jednoslojna škrobna sara zauzima donji dio primarne kore stabljike.

Na škrobnu sara naslanja se sekundarna kora (sekundarni floem) sastavljena iz više trapezolikih površina, u kojima se grupe sitastih cijevi, stanica pratilica i parenhima floema naimjениčno smjenjuju sa likinim vlaknima, mehaničkim elementima u sastavu sekundarnog floema. Između ovih trapezolikih površina smješteni su korini zraci sastavljeni iz živih parenhimskih stanica. Svi elementi sekundarne kore su vanjski produkt kambijalnog prstena koji je po porijeklu primarni meristem jer je nastao iz prokambija vegetativne kupe izdanka.

Prema centru stabljike kambijalni prsten obrazuje i elemente sekundarnog drva (sekundarnog ksilema) koji predstavlja najrazvijeniju histološku zonu unutar stabljike lipe. Njegova bolja razvijenost u odnosu na sekundarnu koru proizlazi iz činjenice što je godišnji priraštaj sekundarnog drva otprilike četiri puta veći u odnosu na sekundarnu koru. Sekundarno drvo nastalo radom

kambijalnog prstena je sastavljeno iz traheja, traheida i libriform vlakana koji daju čvrstoću elementima ksilema. Usljed sezonskih razlika u radu kambijalnog prstena, u sekundarnom drvu se jasno uočavaju svjetliji i tamniji dijelovi. Svjetliji dijelovi predstavljaju histološke elemente nastale u proljeću (proljetno drvo), a tamniji histološke elemente nastale u jeseni (jesensko drvo). Proljetno i jesensko drvo zajedno čine prirast drva u toku jedne godine, a označava se kao godišnji prsten ili jednostavnije god. Na osnovu broja godova, koji se vrlo jasno uočavaju u sekundarnom drvu, moguće je odrediti starost biljke.

Sekundarno drvo sadrži i tzv. drvene zrake sastavljene iz parenhimskih stanica. Vrlo su uskog izgleda i unutar drva se pružaju u radijalnom pravcu i to tako da su u gornjem dijelu povezani s korinim zrakama, a u donjem dijelu s parenhimskim zrakama srčike.

Ispod sekundarnog drva, u samom središtu stabljike, smješteni su ostaci primarnog drva koje je izgubilo provodnu funkciju, a odmah ispod njega i sama srž stabljike. Nju grade krupne parenhimske stanice koje su često ispunjene zrakom ili zrnatim sadržajem (škrobom ili kristalima kalcij oksalata). Srž sadrži i parenhimske zrake koje se preko sekundarnog drva (drvene zrake) i sekundarne kore (korine zrake) pružaju duž cijele stabljike. Ove parenhimske zrake se u zajedničkoj formi vrlo često nazivaju sržinim parenhimskim zrakama.

Aristolochia tip sekundarne građe stabljike

Aristolochia tip sekundarne građe stabljike je karakterističan za biljne vrste koje u svojim stabljikama imaju razdvojene provodne snopiće (*Aristolochia clematitis* L., *Clematis vitalba* L.). Kod ovog tipa sekundarne građe stabljike se kambijalni prsten neophodan za širenje stabljike obrazuje djelomično iz fascikularnog, a djelomično iz interfascikularnog kambija. Fascikularni kambij je primarni meristem, nalazi se unutar provodnih snopića i svoje porijeklo vodi iz prokambija vegetativne kupe izdanka, dok je interfascikularni kambij sekundarni meristem, nalazi se između provodnih snopića, a nastao je dediferencijacijom parenhimskih stanica sržinih zraka smještenih u nivou fascikularnog kambija.

Diobom stanica fascikularnog kambija obrazuju se elementi sekundarnog floema i ksilema te mehaničkog tkiva, dok se diobom stanica interfascikularnog kambija obrazuje isključivo parenhimsko tkivo. Elementi sekundarnog floema (sitaste cijevi i stanice pratilice), zajedno s mehaničkim elementima (likina vlakna) i parenhimskim tkivom čine sekundarnu koru, dok elementi sekundarnog ksilema zajedno s mehaničkim elementima i parenhimskim tkivom čine sekundarno drvo. Sastavni dio sekundarne kore su ponekad i tkiva za lučenje što u prvom redu ovisi o vrsti biljke te staništu na kojem biljka obitava.

Sitaste cijevi i stanice pratilice predstavljaju najvažnije elemente sekundarne kore jer služe za prijenos asimilata kroz biljku. Njihov vijek trajanja nije dug, obično jednu vegetacijsku sezonu, nakon čega se prvo spljošte, a zatim nestanu

ili se resorbiraju od strane okolnih tkiva. Uloga likinih vlakana u sekundarnoj kori je da ojačaju provodne elemente, ali i stabljiku u cjelini, dok stanice parenhima sekundarne kore služe za skladištenje škroba čijom razgradnjom u rano proljeće se osigurava energija neophodna za početni rast pupova.

Najvažniji elementi sekundarnog drva su traheje i traheide, a uloga im je omogućavanje prijenosa vode i hranjivih tvari iz korijena ka listovima. Mehanička tkiva u sekundarnom drvu su libriform vlakna, dok parenhimska tkiva uključuju parenhim za skladištenje i drvene zrake. Drvene zrake su u odnosu na korine zrake dosta uže, dok im je visina približno ista.

Tkiva za lučenje također mogu biti sastavni dio sekundarnog drva. Takav slučaj je prisutan kod biljnih vrsta iz porodice Caricaceae koje u sekundarnom drvu posjeduju mliječne cijevi čiji je sadržaj povezan sa sadržajem stanica drvnog parenhima. Smatra se da mliječne cijevi imaju provodnu ulogu u biljnom organizmu jer omogućavaju skladištenje i transport različitih produkata metabolizma biljke, no često se u sadržaju mliječnih cijevi nalaze i određeni alkaloidi koji smrtonosno djeluju na konzumente biljke. Mliječne cijevi služe i za zatvaranje rane na biljci što se ostvaruje na način da se sadržaj mliječnih cijevi na mjestu ozljede u kontaktu s zrakom stvrdne, pa se shodno tome mliječnim cijevima pripisuje i zaštitna uloga.

Prethodno opisana građa i uloga novonastalih elemenata sekundarne kore i drva je u osnovi ista kod svih tipova sekundarne građe stabljike, no postoje značajne razlike u porijeklu i načinu obrazovanja tih elemenata. Upravo te razlike su i razlog dodatnog izdvajanja Ricinus i Helianthus tipa kao posebnih tipova sekundarne građe stabljike.

Ricinus tip sekundarne građe stabljike

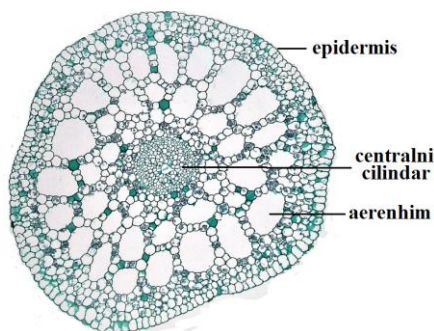
Ricinus tip predstavlja prijelazni oblik sekundarne građe stabljike dikotiledone biljke. Kod ovog tipa kambijalni prsten nastaje po Aristolochia tipu, ali rad nastavlja po Tilia tipu. U prevodu to znači da se kambijalni prsten obrazuje dijelom od fascikularnog, a dijelom od interfascikularnog kambija što je karakteristika Aristolochia tipa, no diobom stanica bilo kojeg dijela kambija nastaju provodni elementi, što nije odlika Aristolochia već Tilia tipa.

Helianthus tip sekundarne građe stabljike

Helianthus tip je, kao i Ricinus tip, prijelazni oblik sekundarne građe stabljike dikotiledone biljke u kojem se nastajanje kambijalnog prstena odvija po principu Aristolochia tipa (spajanjem fascikularnog i interfascikularnog kambija), a djelovanje po principu Tilia tipa, ali uz jednu bitnu specifičnost. Kod Helianthus tipa provodni elementi nastali radom interfascikularnog kambija su manji u odnosu na provodne elemente nastale radom fascikularnog kambija, dok kod Ricinus tipa ne postoje drastične razlike između veličine provodnih elemenata, neovisno koji ih dio kambija producira.

5.1.2.2.3. Anatomska građa stabljike vodenih biljaka

Kod vodenih biljaka anatomska građa stabljike je prilagođena uvjetima u kojima biljka obitava, a odlikuje se između ostalog velikim udjelom zračnog parenhima (aerenhim) u primarnoj kori, slabo razvijenim epidermisom koji često u svojim stanicama sadrži i izvjestan broj hloroplasta te centralnim cilindrom u kojem se perickl rijetko obrazuje, a srž je slabo razvijena ili je uopće nema. Izgled anatomske građe stabljike biljne vrste vodene kuge (*Elodea canadensis* Michx.) prikazan je na slici 114. Naziv vodena kuga je ova biljka dobila zbog svoje sposobnosti da vrlo brzo raste i zagušuje vodene površine usljed čega se smanjuje kako pokretljivost riba tako i bioraznolikost flore u vodi.



Slika 114. Građa stabljike vodene biljke *Elodea canadensis* Michx.
(slika preuzeta sa: <https://www.flickr.com/>)

Iz priložene slike se može vidjeti da se najveći dio građe stabljike vodene kuge odnosi na aerenhim, a njegova osnovna karakteristika je da se između stanica koje ga grade nalaze krupni intercelulari ispunjeni zrakom. Uloga aerenhima je uskladištiti zrak (kisik) u uvjetima kada je to moguće, te ga učiniti dostupnim svim dijelovima biljke. Na taj način su sve stanice unutar biljke obezbijeđene kisikom potrebnim za disanje premda žive u vodi gdje je prisutnost kisika vrlo minimalna.

Aerenhim, odnosno primarna kora u cjelini, je upravo radi velikih intercelulara lako prepoznatljiva, a također i jasno odijeljena od centralnog cilindra i od epidermisa. Centralni cilindar je vrlo jednostavno građen, od primarne kore odijeljen je jednoslojnom histogenom zonom, a u samom središtu centralnog cilindra smješten je ksilemski provodni snopić koji povezuje provodni sustav stabljike s provodnim sustavom korijena i listova. Epidermis stabljike vodene kuge je također jednostavno građen, sadrži izvjestan broj hloroplasta, ali ne i stome (puči), što znači da aerenhim stabljike nije bitan samo s gledišta provođenja disanja već i s gledišta provođenja fotosinteze. Mehaničkog tkiva u stabljici gotovo i da nema, izuzetak je samo već spomenuta jednoslojna zona stanica koja odvaja centralni cilindar od primarne kore, a čije stijenke su većim dijelom lignificirane.

5.1.2.3. Metamorfoze stabljike

Usljed obitavanja u specifičnim ekološkim uvjetima, stabljike (u širem kontekstu izdanci) pojedinih biljnih vrsta su uz svoju osnovnu funkciju počele obavljati i neke dodatne funkcije, a što je postupno dovelo do odstupanja takvih stabljika od njihove osnovne forme. Navedena odstupanja nazivaju se jednim imenom metamorfoze ili preobražaji, a ovisno o tome da li je do metamorfoze došlo u dijelu stabljike koji obitava pod ili nad zemljom razlikuju se podzemne i nadzemne metamorfoze. U podzemne metamorfoze se svrstavaju rizomi, lukovice i krtole (gomolji), a u nadzemne stolone (vriježe), vitice i trnovi. Osim ovih postoje i druge nadzemne metamorfoze stabljike kao što su: filokladije (metamorfoza stabljike u lisnatu formu) i kladodije (metamorfoza stabljike u zadebljalo stablo).

Podzemne metamorfoze stabljike

Rizomi. Rizomi su izdanci neograničenog rasta koji rastu ispod zemlje, uglavnom horizontalno ili koso u odnosu na površinu zemlje. Izvana promatrano dosta podsjećaju na korijen, no za razliku od njega rizomi na mjestu nodija posjeduju listiće (u zakržljaloj formi) te pupove iz kojih s gornje strane izbijaju novi izdanci, a s donje adventivno korijenje. Nadalje, u rizomima se u velikoj mjeri skladište hranjive tvari neophodne za početni rast pupova usljed čega rizomi mogu poprimiti i voluminozan izgled, a što sve zajedno ima za cilj omogućiti sigurno kretanje pupova i razvoj novih izdanaka u narednoj vegetacijskoj sezoni (slika 115.).

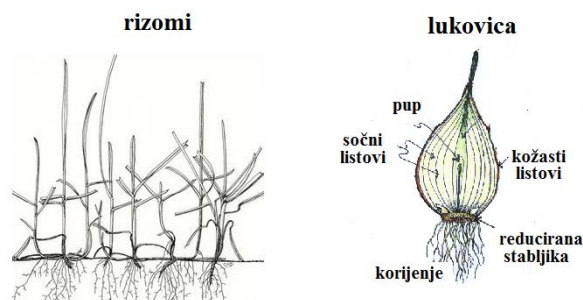
Osnovna prednost rizoma kao forme egzistiranja stabljike u odnosu na nadzemni uspravni oblik stabljike je što su pupovi kod rizoma pod zemljom, pa su time bolje zaštićeni od izmrzavanja. Upravo zahvaljujući tome, mnoge su zeljaste biljne vrste sebi osigurale egzistenciju duži niz godina na istom staništu.

S gledišta položaja kojeg rizom zauzima u zemlji razlikuju se biljke s horizontalno postavljenim rizomima, što je češći slučaj (podbjel, pirevina, barska trska, divlji sirak) te biljke s uspravno postavljenim rizomima, što je rjeđi slučaj (proljetni jaglac, bokvica).

Također i grananje, odnosno način rasta rizoma se može znatno razlikovati, ovisno o biljnoj vrsti. Kod većine biljaka s rizomima prisutno je monopodijalno grananje gdje stabljika stalno raste vrhom i uvijek je pod zemljom, a samo bočni izdanci imaju moć izbijanja iznad površine zemlje (pirevina, divlji sirak). Nasuprot tome, postoje biljne vrste čiji rizomi jedno vrijeme rastu pod zemljom, a onda se ispravljaju i rastu kao nadzemni izdanci. U tim slučajevima, vođenje vrha preuzima jedan od bočnih pupoljaka (perunika, zaliz, berberina).

Lukovice. Lukovice predstavljaju podzemnu metamorfozu izdanaka sa skraćenom, reduciranom stabljikom te sočnim listovima u čijim pazušcima se nalaze pupovi. Pojedine lukovice posjeduju na svojoj periferiji posebne kožaste

listove čija uloga je isključivo zaštitna. Biljci lukovice služe za prezimljavanje, odnosno preživljavanje klimatski nepovoljnih razdoblja, a ovaj vid metamorfoze je karakterističan za crveni luk, bijeli luk, šafran i zumbul (slika 115.).



Slika 115. Šematski prikaz izgleda rizoma i lukovice
(slika preuzeta sa: <https://www.flickr.com/>)

Po strukturi građe, lukovice mogu biti jednostavne i složene. Jednostavne lukovice su lukovice koje se ne dijele, dok su složene lukovice sastavljene od više pojedinačnih lukovica. Crveni luk posjeduje jednostavnu lukovicu, a bijeli složenu. Na osnovu vanjskog izgleda razlikuju se tunikatne i crijepaste lukovice. Tunikatne lukovice sadrže vanjske zaštitne kožaste listove koji poput tunike obavijaju unutrašnji dio lukovice, dok crijepaste nemaju zaštitne listove na periferiji, ali su im zato sočni listovi poredani poput crijepova što unutrašnjem dijelu lukovice, odnosno pupu daje sasvim zadovoljavajuću zaštitu. Crijepaste lukovice su karakteristične za biljne vrste iz roda *Lilum* (ljiljani), a tunikatne za biljne vrste iz roda *Allium* (lukovi).

Kod pojedinih biljaka, lukovice mogu imati i nadzemni položaj. Takav slučaj je prisutan kod biljne vrste *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz., gdje se pupovi u pazušcima listova umjesto u izdanke preobrazuju u lukovice.

Krtole. Krtole ili gomolji u pravilu predstavljaju podzemnu metamorfozu stabljike cilindričnog i zadebljalog oblika, a što je uvjetovano nagomilavanjem hranjivih tvari u njima (slika 116.).



Slika 116. Šematski prikaz izgleda krtole kod krompira
(slika preuzeta sa: <https://optolov.ru/>)

Osim što su skladište hrane, krtole služe za prezimljavanje, te za vegetativno razmnožavanje jer na sebi nose vegetativne pupove iz kojih u adekvatnim klimatskim prilikama izbijaju nove individue. Poznate biljne vrste koje imaju sposobnost preobražaja podzemnog dijela stabljike u krtolu su krompir (*Solanum tuberosum* L.) i čičoka (*Helianthus tuberosus* L.). Interesantno je da se krtole mogu obrazovati i u nadzemnom dijelu stabljike, a takav slučaj je prisutan kod kolerabe (*Brassica oleracea* var. *gongylodes* L.) i nekih orhideja. Kod pojedinih biljnih vrsta se dio korijena može preobraziti u krtolu (slatki krompir (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) i dalija (*Dahlia pinnata* Cav.)), a kod pojedinih u izgradnji krtole može sudjelovati i stabljika i korijen (*Beta vulgaris* L. var. *altissima* (šećerna repa) i *Beta vulgaris* L. var. *rubra* (cvekla)).

Nadzemne metamorfoze stabljike

Stolone (vriježe). Stolone su puzajući nadzemni izdanci izduženih internodija i reduciranih listova. Služe za vegetativno razmnožavanje biljaka, a to se ostvaruje na način da se s donje strane nodija stolona obrazuje adventivno korijenje, a s gornje vertikalni olistali izdanci (slika 117.). Internodiji između nodija na stolonama kasnije odumiru čime novonastala biljka gubi vezu sa matičnom biljkom. Razmnožavanje stolonama karakteristično je za jagodu (*Fragaria vesca* L.) i puzavu ivicu (*Ajuga reptans* L.).



Slika 117. Šematski prikaz izgleda stolone kod jagode
(slika preuzeta sa: <https://optolov.ru/>)

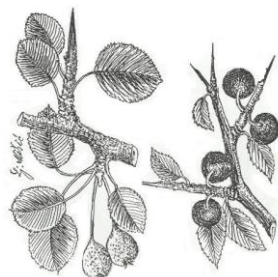
Vitice (rašljike). Vitice predstavljaju metamorfozu dijela stabljike u viticu koja ima ulogu prihvaćanja za druge predmete (slika 118.). Ova pojava se javlja kod biljnih vrsta koje ne mogu vlastitom snagom da se održavaju uspravno, a što je uglavnom posljedica nedostatka mehaničkog tkiva u stabljici.



Slika 118. Šematski prikaz izgleda vitice kod vinove loze
(slika preuzeta sa: <https://optolov.ru/>)

Vitice mogu biti u razgranatoj formi što je slučaj na primjer kod vinove loze (*Vitis vinifera* L.) ili u nerazgranatoj što je slučaj kod biljne vrste Isusov vijenac (*Passiflora caerulea* L.). Postoje i biljne vrste koje u vršnim dijelovima vitice posjeduju žlijezde putem kojih izlučuju ljepljivu supstancu u vanjski prostor, a s namjerom da zalijepe viticu za podlogu. Takva biljna vrsta je trolisna lozica (*Parthenocissus tricuspidata* (Sieb. & Zucc.) Planch.). Neovisno o kakvom tipu vitice se radi, one sve starenjem postepeno odrvenjavaju čime gube na elastičnosti, a time i na funkciji, no istovremeno se na mlađim dijelovima biljke formiraju nove vitice sposobne da pričvrste novoizrasle dijelove biljke za podlogu.

Trn. Trn predstavlja metamorfozu kratkog izdanka u odgovarajuću šiljastu razgranjenu ili nerazgranjenu formu (slika 119.). Njihova uloga je zaštita biljaka od napada biljojeda, premda postoje biljne vrste kojima trnovi služe i za provođenje fotosinteze. Takav slučaj je prisutan kod biljne vrste *Colletia spinosa* Lam.. Poznate biljne vrste koje obitavaju na prostorima Bosne i Hercegovine, a imaju na sebi trnje nastalo metamorfozom stabljike su trnjina (*Prunus spinosa* L.), zečji trn (*Ononis spinosa* L.) i pasji trn (*Hippophae rhamnoides* L.).



Slika. 119. Metamorfoza stabljike u trn - ilustracija Prof. dr. Ljubomir Mišić

Kladodije. Kladodije predstavljaju pojavu kada stabljike poprimaju vrlo voluminozan tzv. sukulentan izgled, a javljaju se iz potrebe biljke da u svojoj unutrašnjosti akumuliraju velike količine vode (slika 120.).



Slika 120. Šematski prikaz izgleda kladodije kod kaktusa (slika preuzeta sa: <https://optolov.ru/>)

Metamorfoza stabljike u kladodije je vrlo česta kod sukulentnih biljaka iz porodice Cactaceae i Euphorbiaceae koje žive u toplim područjima gdje ne postoji adekvatna opskrbljenost biljke vodom.

Kladodije imaju najčešće loptastu ili jajoliku formu, a ponegdje i rebrastu. Loptaste forme uvećavaju volumen stabljike, dok rebraste uvećavaju njenu površinu, što u jednom i u drugom slučaju doprinosi akumulaciji vode. Kladodije na sebi posjeduju i listove, no oni su uglavnom preobraženi u trnove kako bi štitili biljku, ali istodobno i umanjili neželjeno odavanje vode iz biljke putem transpiracije. Specifičnost sukulentnih biljaka kojima su listovi preobraženi u trnove je ta da kladodije služe i za obavljanje fotosinteze jer listovi u formi trnova nisu u stanju to činiti.

Filokladije. Filokladije su po funkciji vrlo slične kladodijama jer je riječ o metamorfozi stabljike sa svrhom akumuliranja vode, no postoji bitna razlika u izgledu tih metamorfoza. Kladodije predstavljaju okruglastu ili jajoliku formu stabljike s listovima preobraženim u trnove, dok filokladije predstavljaju listoliku zadebljalu formu stabljike s reduciranim listovima u čijim pazušcima se nalaze pupovi iz kojih će se razviti cvjetovi i plodovi. Bitna razlika je i ta da kod kladodija metamorfoza stabljike uvijek zahvaća centralnu osovinu stabljike, dok filokladije predstavljaju metamorfozu bočnih izdanaka (slika 121.).

Premda podsjećaju na zadebljale listove, filokladije morfološki ni anatomski nemaju veze s njima, što potvrđuje niz činjenica: (1) položaj filokladija je ortotropan (uspravan) u odnosu na glavnu stabljiku, što nije slučaj s listovima (2) filokladije ne opadaju poput listova i (3) filokladije manje transpiriraju i imaju čvršću građu u odnosu na listove.

Poznata biljna vrsta kod koje je prisutna metamorfoza bočnih izdanaka u filokladije je širokolisna veprina (*Ruscus hypoglossum* L.).



Slika 121. Šematski prikaz metamorfoze stabljike u filokladije
(slika preuzeta sa: <https://optolov.ru/>)

5.1.3. List

List je vegetativni biljni organ koji se razvija iz lisnih zametaka vegetativne kupe izdanka, tzv. lisnih primordija. Preciznije rečeno, u bazi lisnih primordija nalaze se stanice meristemskog tkiva čijom diobom i diferencijacijom nastaje list.

List je ograničenog rasta, u početku raste ravnomjerno, a poslije intenzivnije vrhom. Nakon nekog vremena vrh prestaje sa rastom, odmah potom gasi se i rast u središnjim dijelovima lista, a zatim i na osnovi te list poprima konačan oblik. Ovakav bazipetalan način rasta lista je karakterističan za većinu biljnih vrsta premda postoje i biljne vrste čiji listovi rastu akropetalno (paprati, te pojedine vodene i insektivorne biljke). Kod njih, svoj rast prvo završava baza lista, pa tek onda vršni dijelovi.

Postoje i biljne vrste čiji rast listova nije ograničen. Jedna od takvih biljnih vrsta je *Welwitschia Mirabilis* Hook. F. koja nastanjuje pustinjske predjele zapadne Afrike. Njena osnovna karakteristika je da posjeduje samo dva lista koja rastu tokom cijelog života biljke i to tako da rastu iz baze (osnove), dok im vrhovi listova odumiru i otpadaju.

Listovi zajedno sa stabljikom čine izdanak, te se često zajedno promatraju kao jedinstven organ. U prilog toj tezi ide i činjenica da je anatomska struktura lista i stabljike u osnovi slična, no zbog specifičnosti funkcije koju obavljaju, listovi se posmatraju kao zasebni vegetativni biljni organi.

Osnovna funkcija lista je provođenje fotosinteze, odnosno stvaranje organske hrane neophodne biljci za egzistiranje. Dodatna funkcija lista, premda životno ne manje važna, je razmjena plinova između biljke i okoline, što s jedne strane omogućuje nesmetano odvijanje procesa disanja i fotosinteze, a s druge održava vodni režim u biljci tj. protok vode kroz nju.

5.1.3.1. Kategorije listova

S obzirom na funkciju koju obavljaju, kao i prema samom položaju na biljci postoje različite kategorije listova: kotiledone (supke), prvoformirani ili prijelazni listovi (profili), donji ili pridankovi listovi, gornji ili pricvjetni listovi (brakteje) i pravi (srednji) listovi.

Kotiledone (supke). Kotiledone su klicini ili embrijski listići. Kratkog su životnog vijeka, a funkcija im je vezana uz ishranu embrija sve dok se iz njega ne razviju organi sposobni da upijaju vodu i obavljaju fotosintezu. Onog trenutka kada se to ostvari kotiledone se smežuraju i otpadnu. Anatomski promatrano, kotiledone predstavljaju spremište hranjivih tvari i jedini su listići koji se ne razvijaju iz lisnih primordija. Bitna razlika između kotiledona i ostalih kategorija listova je i ta da su kotiledone većinom izgrađene od spremišnog parenhima, što nije obilježje pravih listova.

Broj kotiledona je sistematska kategorija biljaka. Po toj osnovi razlikuju se monokotiledone (biljke posjeduju embrij s jednom kotiledonom) i dikotiledone biljke (posjeduju embrij s dvije kotiledone). Postoje i biljne vrste čiji embriji posjeduju više kotiledona (polikotiledone biljke), ali taj slučaj je vrlo rijedak, na primjer kod smreke (od 4 do 15).

Razvoj kotiledona je moguć pod i nad zemljom, pa se u skladu razlikuje hipogejski i epigejski rast kotiledona. Neke biljne vrste kod kojih je prisutan hipogejski rast kotiledona su hrast, badem, grašak, pitomi kesten i orah. Nasuprot tome, postoje biljne vrste gdje kotiledone rastu nad zemljom, pa čak imaju i sposobnost obavljanja fotosinteze neko vrijeme. Takve biljne vrste su lipa, bukva, grab i gorušica. Zanimljivo je da pojedine biljne vrste iz roda *Streptocarpus* osim dviju kotiledona nemaju drugih listova na sebi. Jedna od tih kotiledona se razvija u poseban oblik lista koji preuzima sve funkcije karakteristične za pravi list.

Kotiledone unutar sjemena mogu biti manjih ili većih dimenzija. Kod sjemena monokotiledonih biljaka kotiledone su manjih dimenzija, a hranjiva su većinom smještena u endospermu. Svrha tih kotiledona je isisavanje hrane iz endosperma i njeno dostavljanje embriju kako bi on mogao započeti svoj razvoj.

Prvoformirani ili prijelazni listovi (profili). Pojedine biljne vrste kao što su grah, bagrem, jagoda i djetelina razvijaju jedan ili više listova koji su jednostavnije građe i drugačijeg oblika u odnosu na prave listove. Ti listovi su smješteni iznad kotiledona, a ispod pravih listova koji se razvijaju naknadno.

Donji ili pridankovi listovi. Ovi listovi mogu biti smješteni na podzemnim izdancima, u donjem dijelu nadzemnih izdanaka ili u zoni pupova, a svrha im je zaštititi pupove biljke koje okružuju. Često se nazivaju i ljuskasti ili reducirani listovi jer im je razvijena samo lisna osnova. Rudimentarni listovi parazitskih biljnih vrsta također pripadaju ovoj kategoriji listova.

Gornji ili pricvjetni listovi (brakteje ili priperci). Ovi listovi su smješteni u zoni cvjetova i cvati, a prvenstvena im je uloga zaštita cvjetnog pupa. Morfološki promatrano, baza im je jače razvijena u odnosu na druge dijelove koji ponekad mogu biti i reducirani. Brakteje su uglavnom zelene boje, premda mogu biti i obojane (kod biljnih vrsta iz roda *Salvia* i *Bougainvillea*). U obojanoj formi znatno doprinose većem privlačenju kukaca tj. oprašivanju. Veličina brakteja također znatno varira, u pravilu su sitnije i jednostavnije građe u odnosu na prave listove, no kod pojedinih biljnih vrsta mogu biti iznimno velikih dimenzija. Brakteje većih dimenzija često vrše funkciju cvjetnog omotača (božićna zvijezda).

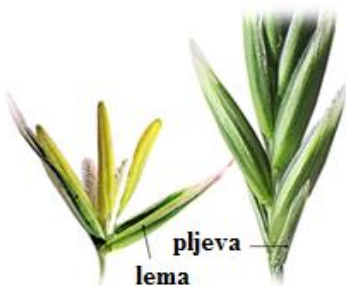
Ponekad brakteje mogu pri osnovi cvati graditi specifičan omotač u vidu prstena, što je česta pojava kod biljnih vrsta iz porodice *Apiaceae* i *Asteraceae*.

Ukoliko se takve prstenaste strukture brakteja javljaju pri osnovi složene štitaste cvati (kod pojedinih biljnih vrsta iz porodice *Apiaceae*) ili pri osnovi

glavice (kod biljnih vrsta iz porodice Asteraceae) riječ je o involukrumu, a ukoliko se javljaju pri osnovi proste štitaste cvati (kod biljnih vrsta iz porodice Apiaceae) riječ je o involucelumu.

Zanimljiv podatak je da se termin involukrum koristi i za pricvjetne listiće u cvjetovima graba i lijeske (lješnjaka) koji nakon oplodnje ne otpadaju već ostaju pri osnovi ploda te ga u manjoj ili većoj mjeri obuhvaćaju. Uloga tih brakteja je da štite plod tokom njegovog razvoja. U određenoj naučnoj literaturi se takva vrsta involukruma naziva kupola.

Biljne vrste iz porodice trava (Poaceae) pri osnovi svojih cvjetova i cvati također imaju vrlo specifične brakteje (slika 122.). Brakteje iz čijih pazušaca polazi cvijet se nazivaju obuvenci ili leme, dok se brakteje iz čijih pazušaca polazi klasno vreteno tj. osovina cvati nazivaju pljeve ili glume.



Slika 122. Brakteje u cvjetovima i cvatima trava
(slika preuzeta sa: <http://www1.biologie.uni-hamburg.de/>)

U biljnom svijetu postoje i brakteje koje u potpunosti obavijaju cvat te kao takve preuzimaju funkciju krunice. S obzirom da su te brakteje karakteristične za biljne vrste iz porodice kozlaca (Araceae) čiji je cvat klip (spadix), ove brakteje su nazvane spatula. Anturijum ili flamingov cvijet je jedna od biljnih vrsta kod kojih je spatula iznimno razvijena.

Kod pojedinih biljnih vrsta se izuzev brakteja na cvjetnim drškama razvijaju još sitniji pricvjetni listići. S obzirom da su znatno manjih dimenzija u odnosu na brakteje dat im je naziv brakteole ili braktejice.

Pravi (srednji) listovi. Ovi listovi su u pravilu najbrojniji listovi na biljci i kada se u tekstu ne precizira kategorija lista, misli se upravo na ove listove. Često se za njih koristi i termin fotosintetski listovi budući da se fotosinteza najvećim dijelom odvija u njima.

Kada je riječ o biljkama s pravim listovima, one se s obzirom na trajnost (životni vijek) dijele na vazdazelene, zimzelene i listopadne biljke. Postoji i posebna kategorija biljaka s tzv. ranootpadajućim listovima.

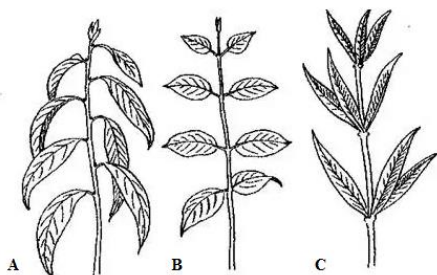
Vazdazelene biljke nikada ne gube u potpunosti listove, kod njih listovi otpadaju tek nakon nekoliko vegetacijskih perioda (najmanje dva) i pri tome svi listovi ne otpadaju s biljke istovremeno, već postepeno.

Zimzelene biljke također nikada u potpunosti ne ostaju bez listova, no kod njih listovi imaju kraću trajnost u odnosu na vazdazelene, u pravilu otpadaju na početku drugog vegetacijskog perioda, paralelno s razvojem novih listova.

Listopadne biljke na kraju svakog vegetacijskog perioda, preciznije u jesen, ostaju bez listova, tako da su njihovi izboji od jeseni pa sve do proljeća odnosno do početka novog vegetacijskog perioda goli (bez listova).

Biljne vrste koje gube listove čak i za vrijeme trajanja vegetacijskog perioda svrstavaju se u posebnu kategoriju biljaka (biljke s ranootpadajućim listovima) i kod njih je životni vijek listova najkraći.

Raspored pravih listova na stabljici može biti naizmjeničan (spiralan) i pršljenast (cikličan) (slika 123.).



Slika 123. A - naizmjeničan raspored, B - pršljenast nasuprotan, C - trostruko pršljenast (slika preuzeta sa: <https://cmg.extension.colostate.edu>)

Raspored je naizmjeničan (spiralan) u slučajevima kada sa svakog nodija polazi samo jedan list i ovakav raspored listova je karakterističan za brojne biljne vrste. Ukoliko je gornji list na stabljici suprotno pozicioniran u odnosu na donji (kut između njih je 180°) i polazi s druge visine riječ je o jednostavnom spiralnom rasporedu listova. Ovakav način rasporeda listova je prisutan kod biljnih vrsta iz porodice Poaceae. Postoje i drugi načini spiralnog rasporeda listova na stabljici, što je u prvom redu uvjetovano kutom kojeg između sebe zatvaraju dva susjedna lista (kut divergencije). Što je kut između susjednih listova na stablu manji više će listova biti uključeno unutar jednog obilaženja stabljike i obrnuto, no pri tome uvijek svaki list polazi sa različitog nodija. Tako na primjer kod biljnih vrsta iz roda Carex tri lista na stabljici dijele isti opseg stabljike (kut između susjednih listova je 120°) a kod biljnih vrsta iz porodice Rosaceae (rod Prunus) pet listova dijele dva kruga (opsega) oko stabljike (kut između susjednih listova je 144°).

Interesantan oblik spiralnog rasporeda listova na stabljici je rozeta gdje su internodiji na stabljici jako skraćeni pa listovi tvore poseban krug koji je izvana

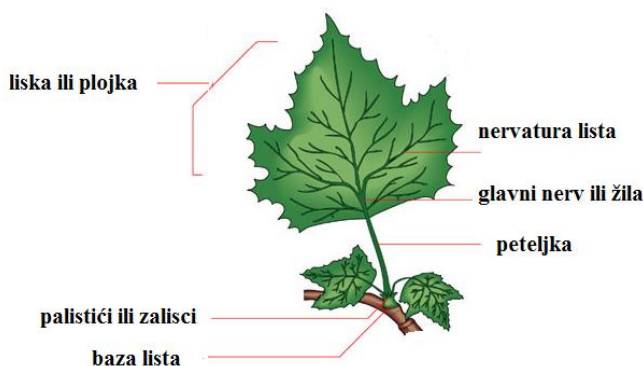
gledano na istoj visini. Ova pojava se javlja obično u bazalnom dijelu stabljike i karakteristična je za pojedine biljne vrste iz porodice Primulaceae, Scrophulariaceae i Asteraceae.

Pršljenast raspored listova na stabljici podrazumijeva da s istog nodija polazi dva ili više listova. Unutar pršljenastog rasporeda najčešći je nasuprotni raspored listova (dvostruki pršljen) gdje s istog nodija polaze dva lista pri čemu je jedan list nasuprotno pozicioniran u odnosu na drugi, odnosno nalaze se na suprotnim stranama stabljike. Kod nasuprotnog rasporeda listova na stabljici, ponekad je jedan par listova pomaknut za 90° u odnosu na susjedni gornji ili donji par i to pravilo se ponavlja uzduž cijele stabljike (unakrsno nasuprotni raspored). Ovakav raspored listova na stabljici je karakterističan za biljne vrste iz porodice Lamiaceae i Caryophyllaceae.

Pojava kada s istog nodija polazi tri (trostruki pršljen), četiri (četverostruki pršljen) ili više listova je dosta rjeđa u biljnom svijetu, no postoje biljne vrste kod kojih je prisutan i takav raspored listova na stabljici. Oleander (*Nerium oleander* L.) i metljika (*Lysimachia vulgaris* L.) su primjeri biljnih vrsta za koje je karakteristično da im s istog nodija na stabljici polaze tri lista, dok je broćac (*Galium cruciata* Scop.) primjer biljne vrste gdje s istog nodija na stabljici polaze četiri lista.

5.1.3.2. Morfološka građa lista

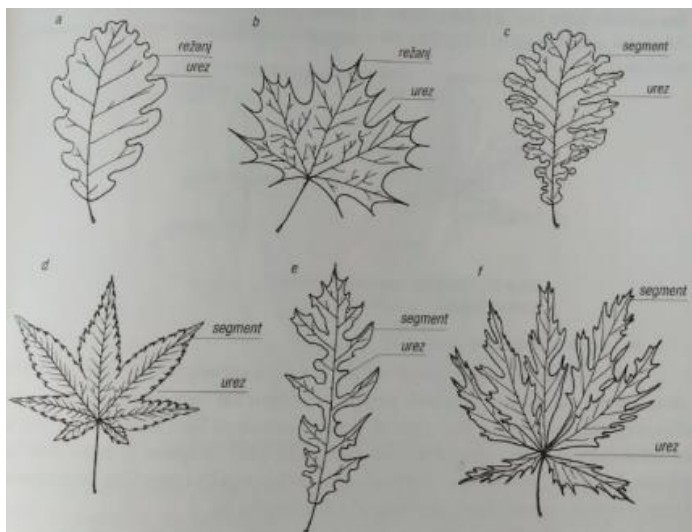
Sastavni dijelovi pravog lista su: lisna osnova ili baza lista, lisna drška ili peteljka lista te liska ili plojka. Listovi koji nemaju peteljku nazivaju se sjedeći listovi i takvi listovi su prisutni uglavnom kod monokotiledonih biljaka. Dikotiledone biljke često na bazama svojih listova, preciznije na prijelazu baze u lisnu dršku, sadrže dva nasuprotno pozicionirana palistića (zaliska); jedan je smješten s lijeve, a drugi s desne strane lisne drške (slika 124.).



Slika 124. Dijelovi lista
(slika preuzeta sa: <http://www.botanic.hr/>)

Većina biljnih vrsta posjeduje listove sa samo jednom liskom (jednostavni listovi), no postoje i biljne vrste čiji listovi imaju više liski na zajedničkom vretenu ili lisnoj osi (sastavljeni listovi).

Jednostavni listovi mogu biti cjeloviti i urezani. Jednostavni cjeloviti list podrazumijeva da liska na sebi nema nikakvih ureza ili ako ih ima da su oni plitko urezani, dok jednostavni urezani list podrazumijeva da liska na sebi ima ureze, a s obzirom na njihovu dubinu razlikuju se režnjasti, razdijeljeni i rascijepani listovi (slika 125.).



Slika 125. Urezani jednostavni listovi: (a) perasto režnjasti, (b) dlanasto režnjasti, (c) perasto razdijeljeni, (d) dlanasto razdijeljeni, (e) perasto rascijepani, (f) dlanasto rascijepani (slika preuzeta sa: <https://repozitorij.unizg.hr/>)

Režnjasti listovi su listovi gdje urezi ne prelaze polovinu širine liske. Razlikuju se dva tipa režnjastih listova: perasto režnjasti listovi i dlanasto režnjasti listovi. Razlika između njih je u tome što perasto režnjasti listovi imaju pliće ureze, te su im režnjevi (dio liske između dva ureza) perasto raspoređeni. Kod dlanasto režnjastih listova, urezi su dublji, a režnjevi su dlanasto raspoređeni. Također postoji razlika i u nervaturi. Kod perasto režnjastih listova nervatura je perasto mrežasta, a kod dlanasto režnjastih listova nervatura je dlanasto mrežasta.

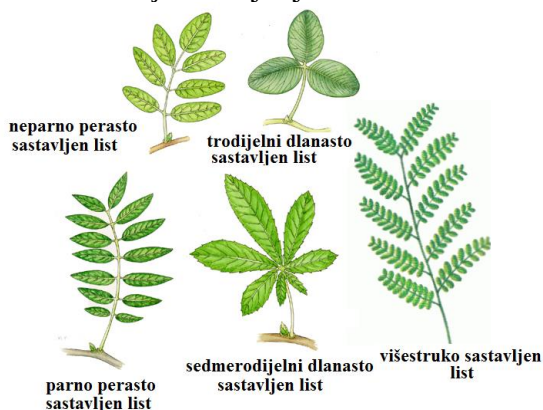
Razdijeljeni listovi su listovi kod kojih su urezi vrlo duboki i prelaze širinu polovice liske, ali ne dopiru do srednjeg nerva ako je riječ o perasto razdijeljenim listovima, odnosno ne dopiru do osnove liske, ako je riječ o dlanasto razdijeljenim listovima. Između njih postoji razlika i u rasporedu segmenata liske (segment liske je dio liske između dva ureza kod razdijeljenih listova). Kod perasto razdijeljenih listova liska je urezana tako da su segmenti perasto raspoređeni tj. usmjereni su prema srednjem nervu, dok je kod dlanasto

razdijeljenih listova liska urezana na način da su segmenti dlanasto raspoređeni tj. usmjereni su prema osnovi liske. Postoji razlika i u nervaturi, kod perasto razdijeljenih listova ona je perasto mrežasta, a kod dlanasto razdijeljenih listova ona je dlanasto mrežasta.

Rascijepani listovi su listovi kod kojih su urezi izrazito duboki i dopiru gotovo do srednjeg nerva ukoliko je riječ o perasto rascijepanim listovima, odnosno dopiru gotovo do osnove liske ukoliko je riječ o dlanasto rascijepanim listovima. Osim toga urezi su oštri, gotovo pravocrtni, a segmenti između njih vrlo nježni. Kod rascijepanih listova također postoje razlike s gledišta rasporeda segmenata i nervature. U perasto rascijepanim listovima segmenti su usmjereni ka srednjem nervu kojeg gotovo dodiruju, dok su u dlanasto rascijepanim listovima segmenti usmjereni ka osnovi liske koju gotovo dodiruju. Također i u rascijepanim listovima nervatura prati isti obrazac ponašanja kao i kod režnjastih i razdijeljenih listova, što znači da je kod perasto rascijepanih listova nervatura perasto mrežasta, odnosno da je kod dlanasto rascijepanih listova nervatura dlanasto mrežasta.

Sastavljeni listovi mogu biti perasto sastavljeni, dlanasto sastavljeni i dvostruko ili višestruko sastavljeni (slika 126.).

Kod perasto sastavljenih listova, liske su bočno poredane na zajedničkoj lisnoj osi ili lisnom vretenu kako s lijeve tako i s desne strane. Ukoliko je njihov broj paran, odnosno ukoliko list ne posjeduje vršnu lisku, riječ je o parno perasto sastavljenom listu, a ukoliko posjeduje, riječ je o neparno perasto sastavljenom listu. Dlanasto sastavljeni listovi su listovi kod kojih liske polaze iz vrha zajedničke peteljke, odnosno zrakasto se šire. Ovisno koliko liski polazi s navedenog mjesta razlikuju se trodijelni, peterodijelni ili sedmerodijelni dlanasto sastavljeni listovi. Dvostruko ili višestruko sastavljeni listovi su listovi kod kojih se lisna os grana pri čemu svaki ogranak predstavlja zaseban sastavljen list. Ako list sadrži samo dva takva zasebna sastavljena lista riječ je o dvostruko sastavljenom listu, a ukoliko ih je više riječ je o višestruko sastavljenom listu.



Slika 126. Izgled sastavljenih listova (slika preuzeta sa: <https://en.differbetween.com>)

Lisna osnova

Lisna osnova ili baza lista je dio kojim je list pričvršćen za stabljiku. Može biti u obliku lisnog zgloba ili lisnog rukavca, a može nositi i palistiće (zaliske). Palistići su izrasline lisne baze koje se javljaju kod dikotiledonih biljnih vrsta, dok je kod monokotiledona ova pojava vrlo rijetka (izuzetak su monokotiledonske biljne vrste iz roda *Tamus* i *Hydrocharis*). Različite su veličine, u pravilu su mali i sitni, ali mogu biti i veliki, kao kod graška (*Pisum sativum* L.). Kod biljne vrste bezlisna grahorica (*Lathyrus aphaca* L.) cijeli list je preobražen u viticu, pa palistići preuzimaju funkciju provođenja fotosinteze u cijelosti. Pojedine biljne vrste imaju reducirane palistiće koji odmah nakon razvijanja lista otpadnu, dok kod bagrema palistići metamorfoziraju u trnove.

Kod trava tj. biljnih vrsta iz porodice Poaceae lisna osnova se uglavnom javlja u vidu rukavca (lisne sare) koji obavija cijelu internodiju. Interesantno je da pojedine trave uopće ne razvijaju lisku, već samo rukavac. Osnova rukavca je kod najvećeg broja predstavnika više ili manje zadebljala, dok donji dijelovi internodija naslonjeni na rukavac često u sebi sadrže interkalni meristem čijim djelovanjem se stabljika uspravlja ukoliko nego ugazi na nju. Shodno tome rukavac uveliko doprinosi zaštiti interkalarnog meristema, a samim time i zaštiti stabljike. Vrlo česta je pojava kod trava da im se na prijelazu rukavca u lisku razvijaju posebni izraštaji koji se nazivaju jezičci ili ligule. Smatra se da su ligule nastale srastanjem dvaju palistića, što je realna hipoteza ukoliko se uzme u obzir činjenica da monokotiledone biljke u pravilu nemaju palistiće. Uloga ligule je spriječiti prodiranje vode između rukavca i stabljike, te tako umanjiti mogućnost truljenja ili zadržavanja neželjenih patogena na stabljici.

Lisna drška ili peteljka

Lisna drška je dio lista koji nosi lisku. U pravilu nastavlja se na lisnu bazu, može biti manje ili veće dužine, ali je uvijek oštro odvojena od liske. Prisutna je kod većine dikotiledonih biljaka, dok je kod monokotiledonih rijetka. Listovi koji nemaju lisnu dršku nazivaju se sjedeći listovi i kod njih je liska direktno pričvršćena za bazu lista. S obzirom na oblik, lisna drška može biti valjkasta, plosnata, spljoštena, bridasta, žljebasta i okriljena, dok se prema kriteriju debljine lisne drške razlikuju tanke i debele lisne drške. Tanke lisne drške imaju najmanje deset puta manji prečnik u odnosu na njenu dužinu, što nije slučaj kod debelih lisnih drški gdje je prečnik uvijek veći od desetine dužine lisne drške.

Osnovna uloga lisne drške je da elastičnim savijanjem omogući dovodjenje lista u najpovoljniji položaj prema svjetlosti, te da štiti lisku od negativnog djelovanja okolišnih faktora. Kod pojedinih vodenih biljnih vrsta, lisna drška je mjehurasto napuhana pa služi kao organ za održavanje lista na površini vode. Neke biljne vrste imaju list s proširenom i plosnatom lisnom drškom koja je preuzela funkciju liske, dok lisku uopće nemaju.

Položaj lisne drške u odnosu na stabljiku može biti različit: (1) priljubljen uz stabljiku, (2) uspravan tj. pod kutom manjim od 45° prema stabljici, (3) odmaknut tj. pod kutom od približno 45° prema stabljici te (4) ispružen tj. pod kutom od 90° prema stabljici.

U odnosu na svoju os, neovisno o njenom položaju u odnosu na stabljiku, lisna drška može biti: ravna, savijena i zavojita (više puta ovijena oko svoje osi).

Unutrašnja građa lisne drške je podudarna s građom stabljike i u značajnoj mjeri odstupa od građe liske koja je funkcionalno najvažniji dio lista.

Liska (plojka)

Liska je gornji, a ujedno najveći i najvažniji dio lista iz razloga što se u njoj ili preko nje odvija proces fotosinteze i transpiracije, ali i izmjena plinova tokom odvijanja procesa disanja. Može biti različite veličine, različitih rubova, različite konzistencije i boje, no za svaku biljnu vrstu su ta obilježja liske jedinstvena.

Vanjski izgled liske. Čest slučaj kod listova je da se gornja strana liske značajno razlikuje u odnosu na donju. Takvi listovi se nazivaju dorziventralni ili bifacijalni listovi. Gornja strana liske (lice) kod njih je zatvorenije zelene boje u odnosu na donju stranu (naličje) koje je bljeđe i hrapavije, s izrazito uočljivim nervima u vidu ispupčenja. Zelenija boja lica u odnosu na naličje je posljedica veće prisutnosti hloroplasta u gornjem dijelu liske. Interesantno je da kod dorziventralnih listova nije identičan ni raspored stoma, pa tako donja strana liske koja je manje izložena svjetlosti, sadrži veći broj stoma i obrnuto.

Kod pojedinih biljnih vrsta se lice liske ne razlikuje u odnosu na naličje. Takvi listovi se nazivaju ekvifacijalni ili monofacijalni, a unutar njih mogu se razlikovati koncentrični listovi (imaju izgled iglice, prisutni kod biljnih vrsta iz roda *Pinus* i općenito četinjača) i izolateralni listovi (prisutni kod trava).

Postoje i tzv. unifacijalni listovi čija građa liske je vrlo specifična. Kod njih je razvijena samo donja strana lista, dok je gornja reducirana. Unifacijalni listovi su obično u svom bazalnom dijelu bifacijalno građeni, ali je čak i tu gornja površina manja i udubljena. Kako se tokom razvoja unifacijalnog lista razvija isključivo donja strana liske dolazi prvo do uvijanja, a potom i srastanja rubova donje liske usljed čega cijeli list poprima sabljast ili cilindričan (okruglast) izgled. Sabljast izgled listova je karakterističan za biljne vrste iz roda *Iris*, a cilindričan za biljne vrste iz roda *Allium*.

Nervatura liske. U sklopu liske nalaze se lisni nervi (žile) koji čine nervaturu lista. U suštini lisni nervi predstavljaju provodne snopice obložene mehaničkim tkivom, pa je shodno tome funkcija nervature lista provođenje asimilata i vode s mineralnim materijama, te povećanje čvrstoće liske. Nervatura liske je najčešće paralelna ili mrežasta, premda može biti lučna, dihotoma i zvjezdasta.

Paralelna nervatura lista se odlikuje jače razvijenim centralnim nervom i slabije razvijenim bočnim nervima koji polaze iz istog mjesta (baza liske) i završavaju na istom mjestu (vrh liske) i pri tome se pružaju paralelno s obodom linearno izdužene liske. Svi nervi su međusobno povezani anastomozama tj. spletom tokova koji se razgranavaju i ponovno spajaju. Paralelna nervatura lista je karakteristična za biljne vrste iz porodice Poaceae.

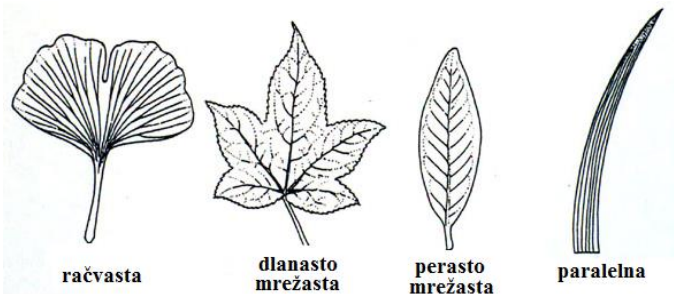
Mrežasta nervatura liske je obilježena različitim grananjem sporednih nerava u odnosu na glavni nerv ili nerve (dikotiledone biljke). Unutar mrežaste nervature razlikuje se perasto mrežasta i dlanasto mrežasta nervatura. Perasto mrežasta nervatura se odlikuje jednim glavnim nervom od kojeg se granaju sporedni nervi, dok kod dlanasto mrežaste nervature postoji više glavnih nerava od kojih se u različitim pravcima granaju sporedni nervi. Perasto mrežasta nervatura je karakteristična za velik broj voćnih vrsta (jabuka, kruška, breskva, šljiva, orah, dud), dok je dlanasto mrežasta nervatura karakteristična za javor, vinovu lozu i sljez.

Lučna nervatura se odlikuje nešto izražajnijim središnjim linerarno usmjerenim glavnim nervom i lučno povijenim bočnim nervima koji prate rub liske, ali ne dodiruju glavni nerv. Ovakav vid nervature lista je karakterističan za biljne vrste iz roda Plantago.

Viličasta (dihotoma) ili račvasta nervatura listova se pojavljuje kod biljaka na nižem evolucijskom stupnju razvoja, a obilježje ove nervature je da ne postoji centralni nerv, već se svaki nerv tj. žila koja uđe u lisku grana na dva nova nerva i takav način grananja se zadržava do vrha liske. Pojedine paprati iz roda *Adiantum* i stari tipovi golosjemenjača (*Ginkgo biloba* L.) imaju viličastu nervaturu u listovima.

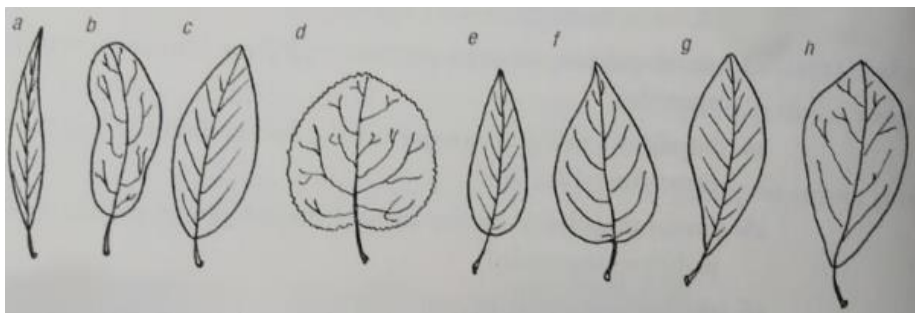
Zvjezdasta nervatura se odnosi na listove kod kojih je lisna drška pričvršćena na sredini liske. Pri tome svi nervi koji iz baze lista izlaze u lisku se raspoređuju zrakasto ili radijalno po liski. Biljne vrste dragoljub (*Tropaeolum majus* L.) i ricinus (*Ricinus communis* L.) posjeduju ovakav vid nervature liske.

Neki od osnovnih tipova nervature liske su prikazani na slici 127.



Slika 127. Osnovni tipovi nervature lista
(slika preuzeta sa: <https://cmg.extension.colostate.edu>)

Oblik liske. Prema obliku liske, listovi golosjemenjača i kritosjemenjača se značajno razlikuju. Kod golosjemenjača prevladava igličasti oblik liske, no kada je riječ o kritosjemenjačama u koje se svrstavaju gotovo sve poljoprivredne kulture, listovi se s obzirom na oblik liske mogu značajno razlikovati, pa u skladu s tim kriterijem mogu biti: duguljasti, eliptični ili ovalni, jajasti, obrnuto jajasti i posebno oblikovani listovi (slika 128.).



Slika 128. Tipični oblici listova: (a) linearni, (b) duguljasti, (c) eliptični, (d) okrugli, (e) lancelasti, (f) jajasti, (g) obrnuto lancelasti, (h) obrnuto jajasti
(slika preuzeta sa: <https://repozitorij.unizg.hr/>)

Duguljasti listovi su listovi kod kojih su vrh i osnova liske zaobljeni, a rubovi liske idu manje ili više usporedno. Unutar duguljastih listova se s obzirom na omjer širine i dužine liske razlikuju: linerani (omjer širine i dužine liske je 1:12 ili više, rubovi liske su usporedni), trakasti (omjer širine i dužine liske je od 1:6 do 1:8, vrh je zaobljen, osnova liske nije sužena), usko duguljasti (omjer širine i dužine liske je 1:3, rubovi liske su najvećim dijelom usporedni), duguljasti (omjer širine i dužine liske je 1:2, rubovi liske su usporedni), široko duguljasti (omjer širine i dužine liske je 2:3, rubovi su približno usporedni) i jako široko duguljasti listovi (omjer širine i dužine liske je 5:6, vrh i osnova liske su zaobljeni).

Eliptični listovi su listovi kod kojih su vrh i osnova liske šiljasti, a širina najveća u sredini liske. Unutar eliptičnih listova se s obzirom na omjer širine i dužine liske razlikuju: vrlo usko eliptični (omjer širine i dužine liske je 1:6), usko eliptični (omjer širine i dužine liske je 1:3), eliptični (omjer širine i dužine liske je 1:2), široko eliptični (omjer širine i dužine liske je 2:3), okruglasti (omjer širine i dužine liske je 5:6), okrugli (omjer širine i dužine liske je 1:1) i sferoidni listovi (omjer širine i dužine liske je 4:3).

Jajasti listovi su listovi koji su najširi u donjoj polovini liske, s tim da im je osnova liske zaobljena, a vrh uglavnom šiljast. S obzirom na omjer širine i dužine liske, unutar jajastih listova se razlikuju: usko lancelasti (omjer širine i dužine liske je 1:6), lancelasti (omjer širine i dužine liske je 1:3), usko jajasti (omjer širine i dužine liske je 1:2), jajasti (omjer širine i dužine liske je 2:3),

široko jajasti (omjer širine i dužine liske je 5:6) i jako široko jajasti (omjer širine i dužine liske je 1:1).

Obrnuto jajasti listovi su listovi koji su najširi u gornjoj polovini liske, s tim da im je vrh liske zaobljen, a osnova sužena. S obzirom na omjer širine i dužine liske, unutar obrnuto jajastih listova se razlikuju: usko obrnuto lancelasti (omjer širine i dužine liske je 1:6), obrnuto lancelasti (omjer širine i dužine liske je 1:3), usko obrnuto jajasti (omjer širine i dužine liske je 1:2), obrnuto jajasti (omjer širine i dužine liske je 2:3), široko obrnuto jajasti (omjer širine i dužine liske je 5:6) i jako široko obrnuto jajasti listovi (omjer širine i dužine liske je 1:1).

Posebno oblikovani listovi su listovi čija je liska specifičnog oblika i ne može se svrstati u nijednu od prethodno navedenih skupina. U posebno oblikovane listove spadaju: srcasti, lopatasti, srpasti, bubrežasti, romboidni i deltasti listovi. Sam naziv listova ukazuje i na oblik liske (slika 129.).

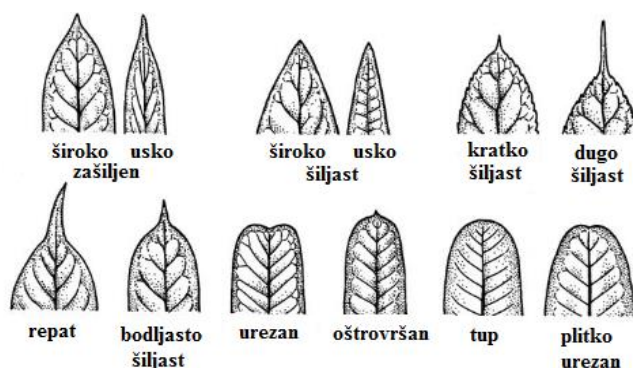


Slika 129. Posebni oblici listova: (a) srcasti, (b) lopatasti, (c) srpasti, (d) bubrežasti, (e) romboidni, (f) deltasti (slika preuzeta sa: <https://repozitorij.unizg.hr/>)

Vrh i baza liske. Vrh liske se odnosi na najgornji dio lista omeđenog s 5 do 10 % ruba u odnosu na ukupnu dužinu ruba liske, dok je baza liske najdonji dio liske omeđenog također s 5 do 10 % ruba u odnosu na ukupnu dužinu ruba liske.

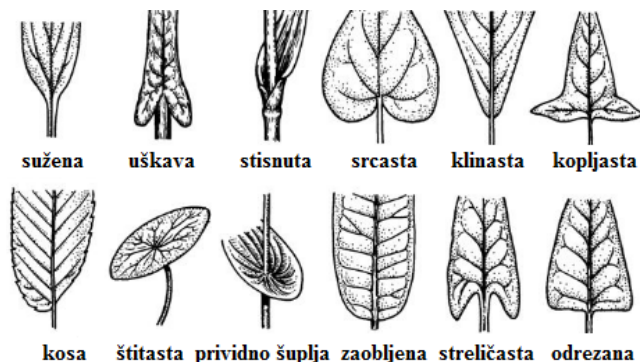
Vrh liske može biti: (1) zašiljen (rubovi na vrhu tvore kut koji je manji od 45°), šiljast (oba ruba se sastaju na vrhu i tvore kut 45 - 90°), (2) kratko šiljast (vrh liske završava finim kratkim šiljkom), (3) dugo šiljast (vrh liske završava dugim šiljkom), repat (vrh je zašiljen, ali su rubovi konkavni, podsjeća na rep), (4) bodljasto šiljast (vrh liske šiljast i krut, podsjeća na bodlju), (5) urezan (vrh liske je urezan, rubovi blago konveksni), (6) oštrovršan (samo vrh liske je oštar), (7) tup (rubovi lista ravni ili blago konveksni), (8) plitko urezan (vrh liske je plitko urezan, rubovi blago konveksni), (9) odrezan (vrh liske izgleda kao ravno odrezan pri čemu se oba ruba sastaju gotovo pod pravim kutom), (10) zaobljen (rubovi lista se u vrlo blagom luku sastaju na vrhu), (11) bodljasto zašiljen (vrh liske zašiljen, ali krut), (12) obrnuto srcast (vrh liske je duboko urezan, poprma izgled obrnuto položenog srca)...

Izgled vrha liske kod pojedinih listova prikazan je na slici 130.



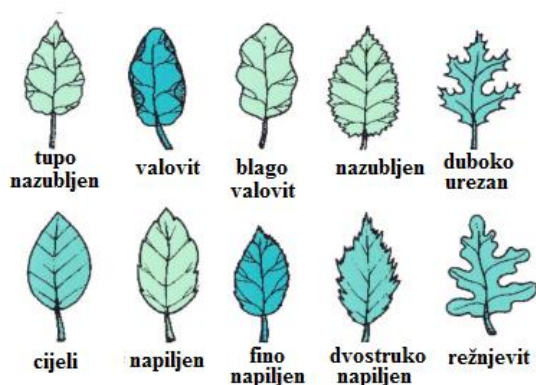
Slika 130. Vrh liske kod pojedinih listova
(slika preuzeta sa: <https://www.semanticscholar.org/>)

Izuzev razlika koje postoje u izgledu vrha liske između pojedinih listova, postoje razlike i u izgledu baze liske (osnove plojke). Baze liske mogu biti: (1) sužene (baza liske široko do usko sužena), (2) uškave (baze kod obje polovice liske su dugačko izvučene i postrano otklonjene, poput uški), (3) stisnute (baza liske obavija stabljiku), (4) srcaste (rubovi baza obju polovica liski u vidu polukruga između kojih je srcasti urez iz kojeg polazi peteljka), (5) klinaste (rubovi baza obju polovica liski ravni, sužavaju se od sredine do osnove), (6) kopljaste (osnova baze je trokutasto udubljena s dva izbočena šiljasta režnja prema van), (7) tupe (rubovi baza obju polovica liski sastaju se pod tupim kutem), (8) streličaste (obje polovice baze liske su dugačko izvučene, šiljaste i prema dolje usmjerene), (9) asimetrične (jedna polovica liske se svojom veličinom razlikuje od druge), (10) kose (jedna polovica baze liske je više spuštena u odnosu na drugu), (11) štitaste (baza lista ima oblik štita), (12) prividno šuplje (baza lista u jednoj ravnini okružuje čvor tako da se doima kao da stabljika prolazi kroz bazu), (13) odrezane (donji dio liske je ravan, kao da je odrezan).... Izgled baze liske kod pojedinih listova prikazan je na slici 131.



Slika 131. Baza liske kod pojedinih listova
(slika preuzeta sa: <https://www.semanticscholar.org/>)

Rub liske. Rub liske kod jednostavnih cjelovitih listova može biti bez ureza (cijeli) ili s plitkim urezima. Ukoliko su urezi veći tada nije riječ o jednostavnim cjelovitim listovima, već o jednostavnim razdijeljenim ili rascijepanim listovima. Rubovi liske kod takvih listova su ili duboko urezani ili režnjeviti. Kod jednostavnih cjelovitih listova rubovi liske mogu biti: (1) cijeli (rub liske na sebi nema nikakvih ureza niti zubaca (zubac je dio ruba liske između dva ureza)), (2) valovit (urezi i zupci na rubu liske su postavljeni tako da rub liske poprima manje ili više valovitu liniju), (3) nazubljen (zupci su šiljasti i usmjereni okomito od vrha liske, a osnova ureza je zaobljena) i (4) napiljen ili pilast (zupci i urezi su šiljasti, s tim da su zupci savijeni i usmjereni prema vrhu liske). U okviru valovitih, nazubljenih i pilastih rubova liske postoje mnoge podkategorije, ovisno o odnosu ureza i zubaca, pa tako na primjer unutar napiljenog ruba liske postoji fino napiljen rub, tipično napiljen rub, urezano napiljen rub i dvostruko ili višestruko napiljen rub liske. Izgled ruba liske kod pojedinih listova prikazan je na slici 132.



Slika 132. Rub liske kod pojedinih listova
(slika preuzeta sa: <https://cmg.extension.colostate.edu/>)

Specifične morfološke pojave vezane uz listove

Kod određenih biljnih vrsta događaju se specifične pojave vezane uz izgled i veličinu listova na biljci. Takve pojave su anizofilija, heterofilija i gamofilija.

Anizofilija je pojavljivanje različitih listova po veličini na istoj biljci i to jednih pored drugih, u istoj zoni stabljike. Primjer biljne vrste za koju je karakteristična anizofilija je velebilje (*Atropa belladonna* L.). Kod nje iz istog nodija na stabljici polaze dva lista i u momentu potpunog formiranja listova jedan je mnogo krupniji od drugog.

Heterofilija je pojavljivanje različitih listova po obliku na istoj biljci i to najčešće u različitim zonama stabljike. Pojava heterofilije je osobito izražena kod vodenih biljnih vrsta, kao na primjer kod barskog ljutića (*Ranunculus aquatilis* L.) gdje su podvodni listovi filiformni (nitasti), a oni na površini vode

dosta širi, u pravilu okruglastog ili bubrežastog oblika. Heterofilija je karakteristična i za veliki broj kopnenih biljaka. Tako na primjer bršljan (*Hedera helix* L.) na plagiotrofnim izdancima koji rastu u sjeni razvija režnjevite, a tamo gdje je osvijetljen (na cvjetnim izdancima) cjelovite listove, dok hrast crnika (*Quercus ilex* L.) na donjim svojim granama posjeduje bodljaste listove (služe mu kao zaštita od biljojeda), a na gornjim razvija listove bez bodlji. Pojava heterofilije se može uočiti i kod dudu (*Morus alba* L.) kojemu su listovi na donjim granama većim dijelom režnjeviti, a na gornjim cjeloviti.

Gamofilija je pojava srastanja pršljenato raspoređenih listova i javlja se kod pojedinih biljnih vrsta iz porodice Caprifoliaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae i Rubiaceae. Ova pojava može zahvatiti prave listove, ali i one u bazi cvjetova ili cvati, što je češća pojava. Tipičan primjer gamofilije može se vidjeti kod biljne vrste orlovi nokti (*Lonicera caprifolium* L.) gdje su sjedeći listovi u zoni cvijeta potpuno srasli i uveliko se razlikuju od donjih listova na stabljici koji su eliptični i na dugačkim peteljka.

Pojava gamofilije se može uočiti i kod preslica. Naime, kod njih su na pojedinim nodijima listovi reducirani i srasli u vidu prstena čineći ovoj oko zone nodija na stabljici. Pri tome je srastanje išlo od baze ka vrhovima lista i to tako da gornji reducirani dijelovi lista nisu u potpunosti srasli pa podsjećaju na zubiće. Pretpostavka je da ovaj način formiranja lisnatog ovoja na stabljikama preslica predstavlja neki vid zaštite biljke jer su ti dijelovi manje izloženi nepovoljnom djelovanju okolišnih faktora.

5.1.3.3. Anatomska građa lista

List je biljni organ ograničenog rasta koji nastaje iz lisne primordije vegetativne kupe izdanka i u pravilu nikad ne prelazi u sekundarnu građu, iz čega proizlazi da su sva tkiva koja grade unutrašnjost lista nastala djelovanjem primarnih meristema. Osim nasljedne osnove, na unutrašnju građu lista utječu u velikoj mjeri i faktori vanjske sredine tako da među listovima postoji značajna razlika u pogledu njihove anatomske građe.

Ipak, za sve listove, neovisno kojoj biljnoj vrsti pripadali, vrijede isti aksiomi, a to je da unutrašnjost lista sačinjavaju: (1) primarno kožno tkivo epidermis, (2) parenhim za fotosintezu, te (3) mehanička i provodna tkiva. Epidermis je smješten s gornje i donje strane lista, parenhim za fotosintezu ispunjava najveći dio unutrašnjosti lista, dok provodna i mehanička tkiva u formi zatvorenih kolateralnih provodnih snopića čine glavni dio nervature lista.

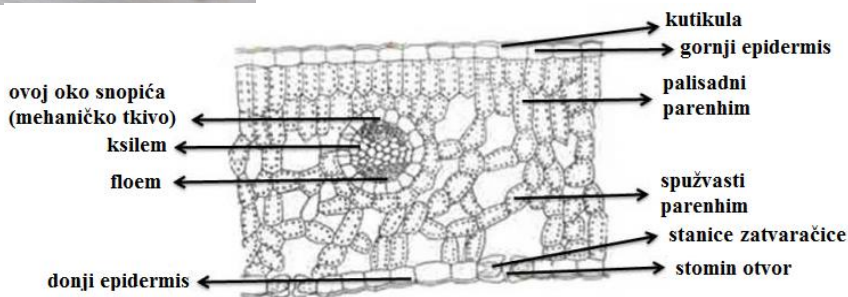
Premda je u osnovi unutrašnja građa kod svih listova ista, postoje bitne razlike u pogledu nje između biljnih vrsta, a posebno između sistematskih kategorija biljaka. S tim u vezi najizraženije su razlike između listova monokotiledonih i dikotiledonih biljaka.

5.1.3.3.1. Anatomska građa lista dikotiledona

Dikotiledone biljke uglavnom imaju dorziventralnu građu lista u kojoj se jasno razlikuje lice i naličje lista (dorziventralni ili bifacijalni listovi). Lice predstavlja gornju ili ventralnu stranu lista okrenutu prema stabljici, a naličje predstavlja donju ili dorzalnu stranu lista okrenutu od stabljike. Lice uvijek ima glađu površinu i zatvoreniju boju u odnosu na donju stranu lista, a što je posljedica razlika u unutrašnjoj građi gornjeg i donjeg dijela lista. Na slici 133. je prikazan vanjski izgled i unutrašnja građa tipičnog dorziventralnog lista.



Vanjski izgled i unutrašnja građa dorziventralnog lista



Slika 133. Šematski prikaz unutrašnje građe dorziventralnog lista (slika preuzeta sa: <http://www.tutorvista.com/biology/internal-parts-of-the-leaves>)

Obje strane lista prekrivene su epidermisom koji je najčešće jednoslojan, rijetko višeslojan (kod kserofitnih biljnih vrsta). Epidermis je izgrađen od gusto zbijenih stanica poligonalnog oblika čije su stijenke obložene kutikulom tj. kutinom (polimer interesterificiranih C_{16} i C_{18} hidroksimasnih kiselina). Uloga kutikule, a samim time i epidermisa, je onemogućavanje nekontroliranog izlaženja vode iz biljke procesom transpiracije. Pojedine biljne vrste na vanjskoj površini stijenki stanica epidermisa, uz kutin sadrže i vosak, čime se dodatno osiguravaju od gubitka vode. Obloženost stijenki kutikulom i voskom je posebno izražena na gornjoj strani epidermisa, tako da je ta strana lista glađa u odnosu na donju gdje je sloj kutikule tanji. Upravo radi slabije propusnosti gornjeg epidermisa, stome, neophodne za izdvajanje vode i izmjenu plinova tokom fotosinteze i disanja, se većim dijelom nalaze u donjem epidermisu. Ukoliko se stome nalaze isključivo u donjem epidermisu tj. u epidermisu naličja, takvi listovi se nazivaju hipostomatični listovi. Nasuprot tome, listovi koji sadrže dio stoma i u gornjem epidermisu tj. u epidermisu lica nazivaju se amfistomatični listovi (listovi monokotiledonih biljaka). Postoje i listovi gdje se stome nalaze isključivo u gornjem epidermisu, no to su izuzeci i riječ je uglavnom o listovima pojedinih vodenih biljaka koje obitavaju na površini vode.

Između gornjeg i donjeg epidermisa smješten je mezofil, središnji dio lista kojeg sačinjavaju hlorenhim i provodni snopići. Hlorenhim predstavlja parenhimsko fotosintetsko tkivo i kod listova dikotiledonih biljaka on nije jedinstven po svojoj površini, već je raščlanjen na palisadni i spužvasti (sunderasti) parenhim. Palisadni parenhim zauzima gornji dio hlorenhima, dakle pozicioniran je prema licu lista, dok spužvasti zauzima donji dio hlorenhima i orijentiran je prema naličju lista.

Stanice koje grade palisadni parenhim su zbijene jedna uz drugu poput palisada (stubova), te odatle i naziv za ovaj dio hlorenhima. Palisadni parenhim je obično sačinjen iz jednog niza takvih stanica, no pojedine biljne vrste poput oleandra imaju više nizova stanica u svom palisadnom parenhimu. Osnovno obilježje stanica koje grade palisadni parenhim je da u sebi sadrže brojne hloroplaste u kojima se odvija proces fotosinteze. Budući da je konačni produkt fotosinteze asimilacijski škrob, često se za imenovanje palisadnog parenhima koristi i termin asimilacijski parenhim.

Spužvasti parenhim je izgrađen od stanica koje nisu priljubljene jedna uz drugu, štoviše, između stanica koje grade spužvasti parenhim nalaze se veliki intercelulari. Intercelulari spužvastog parenhima međusobno su povezani i tvore jedan jedinstveni sustav koji je u izravnom doticaju sa stomama smještenim u donjem epidermisu, iz čega proizlazi ključna uloga spužvastog parenhima, a to je omogućavanje transpiracije, ali i izmjene plinova (O_2 i CO_2) tokom provođenja fotosinteze i disanja. U stanicama spužvastoga parenhima je mnogo manje hloroplasta, pa je to ključni razlog zbog čega je donja strana dorziventralnih listova bljeđa u odnosu na gornju.

Provodni snopići lista predstavljaju glavni dio nerava lista, smješteni su u mezofilu, a njihov broj i raspored unutar mezofila varira ovisno o biljnoj vrsti. Svaki provodni snopić u sebi sadrži elemente ksilema i floema, te elemente mehaničkog tkiva. Najčešće mehaničko tkivo u provodnim snopićima je sklerenhim, koji može biti pozicioniran uz ksilem i floem u vidu vrpce ili može u potpunosti obavijati provodni snopić, što je vrlo česta pojava. Mehaničko tkivo u listu dikotiledonih biljaka se može nalaziti i izvan provodnih snopića no tada je riječ o pojedinačnim mehaničkim stanicama. Njihov položaj unutar mezofila je većinom na periferiji lista te su upravo one uzrok zbog čega se pojedini listovi lako cijepaju na dodir. Uz ksilem, floem i mehaničko tkivo, sastavni dio građe provodnih snopića može biti i parenhimska sara, tj. tkivo izgrađeno od parenhimskih stanica koje su među sobom tijesno povezane i izdužene u pravcu u kojem su i nervi izduženi. Uloga parenhimske sara je usmjeriti tok provođenja materija u određenom pravcu te spriječiti odvođenje materija izvan provodnog snopića.

Provodni snopići u mezofilu lista dikotiledonih biljaka su gotovo uvijek kolateralni, što znači da se u njima floem i ksilem nalaze u istom radijusu, jedan pored drugog, s tim da je ksilem uvijek orijentiran prema središtu, a floem prema

periferiji provodnog snopića. Osim toga, zatvorenog su tipa tj. u sebi ne sadrže nikakve neizdiferencirane meristemske zone. Upravo zbog navedenog, list ima isključivo primarnu građu i nema mogućnost širenja, tj. prelaska u sekundarnu građu.

Interesantan detalj vezan uz građu provodnih snopića u mezofilu lista je taj da oni nisu isto građeni u svim nervima. Prethodno opisana građa provodnih snopića se odnosi samo na one snopiće smještene u glavnim nervima, međutim kako se nervi unutar mezofila lista granaju u sitnije i tanje ogranke, tako se i građa provodnih snopića u njima mijenja tj. pojednostavljuje. U provodnim snopićima u sitnijim nervima prvo dolazi do redukcije mehaničkih elemenata, a zatim daljnjim razgranjenjem, odnosno usitnjavanjem nerava i do redukcije floema, pa tako krajnji ogranci nerava sadrže u sebi samo provodnike za vodu.

Mnogi listovi uz lisku sadrže i lisnu dršku čija građa nije podudarna prethodno opisanoj građi lista. Unutrašnja građa lisne drške je mnogo sličnija unutrašnjoj građi stabljike, što znači da lisna drška ne sadrži hlorenhim, ali se zato ističe velikim udjelom mehaničkog tkiva u sebi kako unutar tako i izvan provodnih snopića. Bitna razlika između unutrašnje građe liske i lisne drške je i ta što provodni snopići u unutrašnjosti lisne drške mogu biti kolateralni, bikolateralni i koncentrični, što nije slučaj s liskom gdje su provodni snopići gotovo uvijek kolateralni i zatvorenog tipa. Poneke lisne drške kao sastavni dio svoje građe posjeduju pulvine tj. posebna jastučasta zadebljanja izgrađena od fleksibilnog tkiva koje svojim savijanjem potpomažu pokrete listova. Pulvina je uobičajena u peteljka listova biljnih vrsta iz porodice Fabaceae i Marantaceae. Kod pojedinih vodenih biljnih vrsta lisna drška u svojoj unutrašnjosti sadrži velike intercelulare usljed čega je mjehurasto napuhana, pa kao takva omogućava listu da se održi na površini vode. U svakom slučaju, uloga lisne drške je sasvim drugačija od uloge liske, a što proizlazi iz razlika u njihovoj unutrašnjoj građi.

5.1.3.3.2. Anatomska građa lista monokotiledona

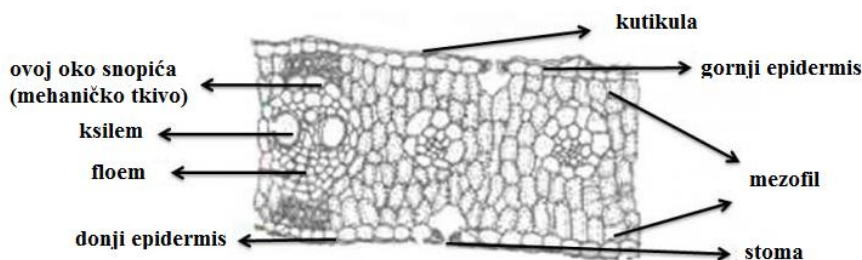
S gledišta građe, listovi monokotiledonih biljaka najvećim dijelom pripadaju ili unifacijalnom ili ekvifacijalnom (izolateralnom) tipu listova. Ono što je zajedničko i jednom i drugom tipu listova je da im se lice lista ne može razlikovati od naličja, te da im hlorenhim nije raščlanjen na palisadni i spužvasti parenhim. To su ujedno i osnovne razlike listova monokotiledona u odnosu na listove dikotiledona.

Kada je riječ o razlikama između unifacijalnog i izolateralnog lista onda se one prvo očituju u načinu razvoja samih listova. Kod unifacijalnih listova gornja strana lista je reducirana, te se posljedično razvija samo donja strana lista, koja se usljed rasta uvija i srašćuje u jednu cjelinu, pa ta donja strana lica u suštini predstavlja i lice i naličje lista. Takvi listovi su prisutni kod monokotiledona iz roda *Allium*, *Juncus* i *Iris*.

Kod ekvifacijalnog (izolateralnog) tipa lista, unutrašnja građa gornje i donje strane lista je vrlo slična, što se reflektira i na njihov vanjski izgled, pa se ni kod ovog tipa lista ne može jasno razlikovati lice od naličja. Ovaj tip lista je najprisutniji kod monokotiledona, osobito kod trava (Poaceae, Graminae), zbog čega se ovaj list često naziva graminejski list. Na slici 134. je prikazan vanjski izgled i unutrašnja građa tipičnog izolateralnog lista (list kukuruza).



Vanjski izgled i unutrašnja građa izolateralnog lista



Slika 134. Šematski prikaz unutrašnje građe izolateralnog lista (slika preuzeta sa: <http://www.tutorvista.com/biology/internal-parts-of-the-leaves>)

Na periferiji gornje strane izolateralnog lista (kukuruz) smješten je epidermis, primarno kožno tkivo sastavljeno od jednog sloja stanica čije su stijenke obložene kutikulom. Sastavni dio gornjeg epidermisa su i stome te posebne mjehuraste stanice često grupirane u vidu vrpce, što nije obilježje lista dikotiledona. Uloga mjehurastih stanica je da svojim povećanjem i smanjenjem, ovisno o turgoru u tim stanicama, utječu na uvijanje, ali i na odmotavanje liske. Kada je vani vrlo visoka temperatura, liska se uvija i time štiti list od gubitka vode, a kada nije liska se odmotava.

Na periferiji donje strane izolateralnog lista se također nalazi jednoslojni epidermis, no njegove stanice su obložene nešto tanjim slojem kutikule. Donji epidermis uz svoje tipične stanice sadrži i veliki broj stoma koje omogućavaju odavanje viška vode iz lista u atmosferu, ali i razmjenu plinova tokom disanja i fotosinteze.

Između gornjeg i donjeg epidermisa smješten je mezofil, središnji dio lista kojeg sačinjavaju hllorenhim i provodni snopići. Međutim, hllorenhim lista kukuruza i općenito listova monokotiledonih biljaka nije raščlanjen na palisadni i spužvasti parenhim već je uniforman po cijeloj svojoj površini, što predstavlja ključnu razliku između listova monokotiledona i dikotiledona. Stanice koje grade hllorenhim lista kukuruza su bogate hloroplastima, ali nisu zbijene, već između njih postoje brojni intercelulari pomoću kojih su stanice hllorenhima povezane sa stomama smještenim u gornjem i donjem epidermisu. U mezofilu

liske kukuruza uočavaju se također kolateralni provodni snopići zatvorenog tipa koji prate oblik liske, što znači da su dužinom liske lučno ili linearno raspoređeni, a na vrhu liske zbliženi. Susjedni provodni snopići su povezani anastomozama, tj. spletom tankih provodnih niti koje povezuju sve provodne snopice lista u jedan zajednički provodni sustav.

Sastavni dijelovi provodnih snopića u listu kukuruza su provodna tkiva ksilem i floem te mehaničko tkivo. Od mehaničkih tkiva u građi provodnih snopića sudjeluje isključivo sklerenhim koji u vidu sare obavlja provodni snopić. Položaj floema i ksilema unutar provodnih snopića u listu kukuruza je uvijek takav da je floem orijentiran prema periferiji, a ksilem prema unutrašnjosti provodnog snopića.

Interesantan detalj vezan uz provodne snopice u listu kukuruza je taj da se ispod i iznad većih provodnih snopića, nalaze grupirane mehaničke stanice koje dodatno potpomažu proces uvijanja lista u uvjetima visokih temperatura, ali i proces odmotavanja liske kada vanjske temperature nisu visoke. Ovakva mogućnost orijentiranja liske u prostoru omogućava kukuruзу veću tolerantnost na sušu, što se može smatrati važnim mehanizmom prilagodbe življenju biljke u sušnijim predjelima.

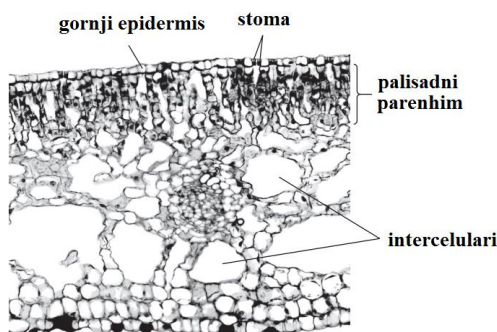
Još jedan važan mehanizam prilagodbe kukuruza suši se odnosi na način odvijanja fotosinteze, a što je također u uskoj vezi s anatomijom, odnosno unutrašnjom građom lista. Naime, za listove kukuruza i općenito za listove biljnih vrsta prilagođenih življenju u sušnijim predjelima je karakteristično da se oko provodnih snopića nalaze posebne stanice koje se po svojoj građi i funkciji bitno razlikuju u odnosu na tipične mezofilne stanice lista (Kranzova anatomija lista). Zahvaljujući tim stanicama grupiranim oko provodnih snopića, kukuruz ima mogućnost provođenja fotosinteze i u uvjetima kada stome zbog visokih vanjskih temperatura moraju većim dijelom dana biti zatvorene.

Izuzev unifacijalnih i izolateralnih listova postoje i koncentrični listovi kod kojih se također ne može razlikovati lice od naličja lista, no ti listovi nisu obilježje monokotiledonih biljaka već uglavnom golosjemenjača i to posebno onih koji obitavaju u toplim predjelima. Zbog izloženosti velikoj toplini, vanjska (transpiracijska) površina koncentričnih listova je maksimalno smanjena, te usljed toga poprimaju igličast izgled. Da bi se fotosinteza ipak odvijala, asimilacijski parenhim u koncentričnim listovima je razvijen prema središtu gdje je više zaštićen, a ne prema periferiji lista. Specifičnost ovog asimilacijskog parenhima je i ta da je sastavljen od stanica koje imaju jako valovite stanične stijenke, pa se često ovaj parenhim naziva naborani parenhim. U samom središtu koncentričnog lista smješten je jedan nerv u čiji sastav može ulaziti jedan ili više provodnih snopića. Ksilem u tim provodnim snopićima je okrenut prema gornjoj strani lista i čine ga isključivo traheide, dok je floem okrenut prema donjoj strani lista i grade ga isključivo sitataste cijevi.

5.1.3.3. Anatomska građa lista vodenih biljaka

Kod vodenih biljaka anatomska (unutrašnja) građa lista je prilagođena uvjetima u kojima biljka obitava i značajno se razlikuje od anatomske građe lista kopnenih biljaka, prvenstveno po postojanju aerenhima koji ispunjava najveći dio unutrašnjosti lista. Interesantno je da se čak unutar iste vodene biljke listovi po svojoj anatomskoj građi mogu bitno razlikovati, ovisno da li su pozicionirani na površini vode ili u samoj vodi. Listovi u samoj vodi obično na svojoj vanjskoj površini nemaju stome, a i mezofil lista im je slabije razvijen promatrano u odnosu na listove na površini vode. Primjer jedne vodene biljne vrste s različitim listovima unutar iste individue je žuti lokvanj (*Nuphar lutea* (L.) Sibth. & Sm.).

Anatomska građa lista žutog lokvanja pozicioniranog na površini vode prikazana je na slici 135.



Slika 135. Šematski presjek građe lista vodene biljke *Nuphar lutea* (L.) Sibth. & Sm. (slika preuzeta sa: <https://www.smarteduhub.com>)

Na periferiji prikazanog lista s gornje i donje strane smješten je jednoslojni epidermis. Njegove stanice su obložene kutikulom, a kontinuitet kutikule duž vanjske površine lista prekidaju stome anomocitnog tipa. Takve stome se sastoje od stominog otvora okruženog stanicama zatvaračicama čiji je oblik vrlo sličan stanicama epidermisa. Specifičnost ovih stoma je ta da se ispod njih nalaze krupni intercelulari koji predstavljaju neki vid spremišta za plinove koji ulaze ili izlaze iz lista.

Između gornjeg i donjeg epidermisa smješten je mezofil lista. Raščlanjen je na palisadni parenhim bogat hloroplastima (uži dio) te na spužvasti parenhim bogat intercelularima (širi dio). Navedeni intercelulari su pregrađeni dijafragmama tj. posebnim slojevima stanica koje propuštaju zrak, ali ne i vodu, pa su na taj način intercelulari zaštićeni od nekontroliranog ulaska vode. Zahvaljujući tome što su intercelulari ispunjeni zrakom, ne samo da se osigurava siguran tok kisika u sve stanice biljke, nego se i biljke usljed manje mase lakše povijaju i mijenjaju svoj položaj u vodi, što može biti od presudnog značaja za njihovu egzistenciju u slučaju izlaganja nekom vanjskom mehaničkom pritisku.

Uz palisadni i spužvasti parenhim, mezofil lista vodenih biljaka sadrži i kolateralne provodne snopiće zatvorenog tipa, s tim da su provodni elementi floema u tim snopićima znatno razvijeniji u odnosu na ksilemske.

U listovima žutog lokvanja (*Nuphar lutea* (L.) Sibth. & Sm.), ali i u listovima mnogih drugih vodenih biljaka, se unutar mezofila lista na površinama intercelulara nalaze lignificirani i kristalima CaCO_3 bogati rogoliki izraštaji koji jednim dijelom prodiru i u sam intercelular. Ova pojava je posebno izražena u anatomskoj građi peteljke lista. Postoje hipoteze da navedeni izraštaji imaju ulogu u zaštiti biljke, no njihova uloga još nije u potpunosti razjašnjena.

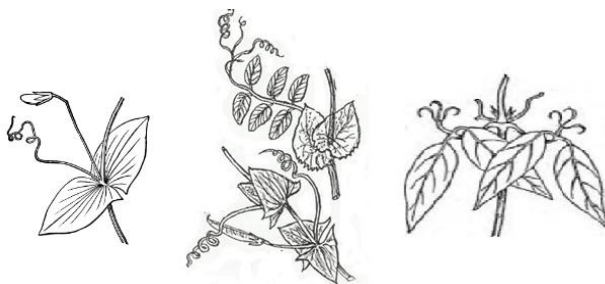
Kod žutog lokvanja postoje i listovi koji cijeli svoj životni vijek egzistiraju pod vodom. Mnoge vodene biljke u svom sastavu imaju isključivo te listove. Specifičnost listova pod vodom je ta da im je epidermis sastavljen iz stanica čije stijenke nisu obložene kutikulom i koje ne sadrže stome. Neposjedovanje stoma stvara takvim listovima veliki problem u apsorpciji CO_2 potrebnog za provođenje fotosinteze, tako da je kod njih tokom evolucije došlo do razvoja hidropota, posebnih izraslina na epidermisu listova čija uloga je usvajanje iona iz vode, a među njima i HCO_3^- . Usvajanjem HCO_3^- iz vode, a zatim i njegovom razgradnjom stvara se CO_2 koji se u stanicama mezofila lista uključuje u Calvinov ciklus, tj. u standardni C_3 tip odvijanja fotosinteze. Bez hidropota odvijanje fotosinteze u listovima u vodi ne bi bilo moguće.

5.1.3.4. Metamorfoze lista

Dvije osnovne funkcije listova su provođenje fotosinteze i transpiracije. Izuzev ovih funkcija, list u specifičnim uvjetima življenja može preuzeti i neke druge funkcije, no u takvim slučajevima obično dolazi do njegove metamorfoze, odnosno preobrazbe. Te preobrazbe su često radikalne, pa list gotovo uvijek gubi svoj karakterističan izgled, a vrlo često i sposobnost obavljanja svojih osnovnih funkcija. Najčešće metamorfoze listova su metamorfoza lista u viticu i trn, no postoji i metamorfoza listova u zadebljalu sočnu formu (kod sukulentnih biljaka), te metamorfoza listova u organe prilagođene hvatanju insekata (kod mesožderkih biljaka).

Metamorfoza lista u viticu (rašljiku). Metamorfoza listova u vitice je vrlo ograničena pojava u biljnom svijetu i javlja se isključivo kod biljaka koje zbog nedovoljne razvijenosti ili prisutnosti mehaničkog tkiva u sebi, nisu u stanju održavati svoju stabljiku uspravnom. Pri ovoj metamorfozi dolazi do preobrazbe lista u nitastu, končastu tvorevinu na način da se liska ne razvija, pa se posljedično glavni nerv pretvara u viticu. Te vitice su osjetljive na dodir, usljed čega se uvijaju oko različitih predmeta ili podloga, doprinoseći tako stabilnosti biljke. U mladosti je sposobnost uvijanja vitica veća, no starenjem ona biva manja zbog gubitka elastičnosti vitice.

Vrlo veliki broj biljnih vrsta kod kojih se javlja metamorfoza lista u nitastu tvorevinu pripadaju porodici Fabaceae. Pri tome je moguće da samo dio listova bude preobražen u vitice kao što je slučaj kod graška (*Pisum sativum* L.), a ponekad je moguće da se svi listovi preobraze u vitice, pa funkciju fotosinteze preuzimaju palistići koji svojim izgledom podsjećaju na prave listove. Takav slučaj je prisutan kod bezlisnog grahora (*Lathyrus aphaca* L.) Primjeri metamorfoze lista u viticu prikazani su na slici 136.



Slika 136. Metamorfoze lista u viticu - ilustracija Prof. dr. Ljubomir Mišić

Vitice ne moraju uvijek biti u formi nitastih tvorevina. Ponekad su one razgranate pri čemu na svojim vršnim dijelovima mogu sadržavati i žlijezde putem kojih se izlučuju određene materije koje potpomažu učvršćivanje vitice, a time i biljke za podlogu. Mnoge biljne vrste iz porodice Bignoniaceae posjeduju ovaj tip vitica.

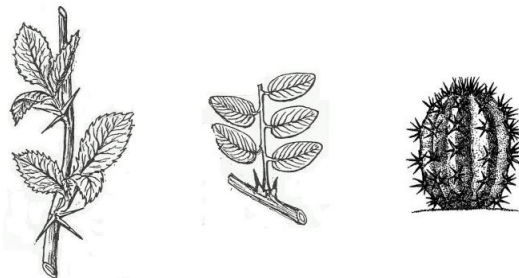
Kod pojedinih biljnih vrsta se lisne drške svojim izduživanjem pretvaraju u vitice, dok sama liska ostaje u svojoj standardnoj formi. Ovaj tip metamorfoze je prisutan kod biljnih vrsta iz roda *Clematis*.

Sumarno, vitica nastala preobrazbom lista može imati različitu formu, kao i način nastajanja, no svrha njenog pojavljivanja je uvijek ista, a to je učvrstiti biljku za određenu podlogu.

Metamorfoza lista u trn. Metamorfoza lista u trn je dosta češća pojava u biljnom svijetu promatrano u odnosu na metamorfozu lista u viticu. Ponekad se u trn preobrazi cijeli list, što je slučaj kod žutike (*Berberis vulgaris* L.), a ponekad samo dio njega, na primjer kod bagrema (*Robinia pseudoacacia* L.) gdje dolazi do metamorfoze palistića u trn, dok same liske ne doživljavaju metamorfozu. Kod biljnih vrsta iz roda *Cirsium* i *Ilex* se u trnove preobraćaju samo završeci lisnih nerava usljed čega rubovi lista poprimaju bodljikavu formu. Svrha svih prethodno navedenih metamorfoza je doprinijeti odbrani biljke od različitih predatora čije su namjere konzumacija i/ili oštećivanje biljke.

U biljnom svijetu postoje i primjeri gdje metamorfoza lista u trn ima i dodatnu ulogu, a to je umanjiti transpiracijsku površinu biljke i tako doprinijeti regulaciji vodnog režima u samoj biljci. Ovaj vid metamorfoze prisutan je kod

kaktusa, odnosno biljnih vrsta koje egzistiraju u iznimno toplim predjelima. Primjeri metamorfoze lista u trn prikazani su na slici 137.



Slika 137. Metamorfoze lista u trn - ilustracija Prof. dr. Ljubomir Mišić

Metamorfoza lista u organe za skladištenje vode. Kod pojedinih sukulentnih biljaka (biljne vrste iz roda Agave, Aloe, Sedum...) listovi poprimaju jako zadebljalu formu. Svrha ovakvog preobražaja lista je akumulirati što veću količinu vode u uvjetima kada za to postoji mogućnost i čuvati je što duže u sebi, čime biljka zadržava sposobnost obavljanja fotosinteze i pri ekstremno suhim i vrućim klimatskim prilikama. Zadebljala tzv. sukulentna forma listova se pojavljuje i kod pojedinih halofitnih biljaka (biljne vrste iz roda Suadea), a svrha ovog preobražaja je stvoriti prostor i uvjete za razrijeđivanje usvojene otopine iz zemljišta u slučaju da je ona hipertonična, tj. preslana.

Metamorfoza lisne drške u filodije. Filodije predstavljaju metamorfozu lisne drške u listoliku formu sposobnu da obavlja fotosintezu, dok je sama liska djelomično ili u potpunosti reducirana. Svrha ovakve preobrazbe listova je smanjiti transpiracijsku površinu biljke, a pri tome ne ugroziti odvijanje fotosinteze u samoj biljci. Opisani oblik metamorfoze je karakterističan za pojedine biljke suhih staništa, a jedne od takvih su biljne vrste iz roda Acacia.

Metamorfoza listova u organe prilagođene hvatanju insekata. Pojedine biljne vrste imaju sposobnost uhvatiti insekta, razgraditi ga uz pomoć odgovarajućih enzima, a potom njegove razložene komponente koristiti za svoj metabolizam. Takve biljke se nazivaju insektivorne ili mesožderne biljke, a većinom su svrstane unutar porodica Droseraceae, Utriculariaceae, Sarraceniaceae, Nepenthaceae i Saxifragaceae. Ovdje je vrlo važno napomenuti da sve insektivorne biljke mogu živjeti bez konzumacije insekata, ali im je razvoj mnogo brži ukoliko uz vlastite asimilate u svoj metabolizam uključe i produkte razgradnje uhvaćenih insekata.

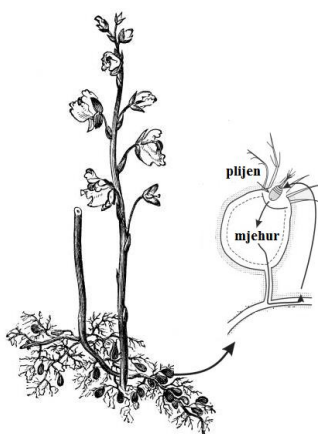
Hvatanje insekata i drugih sitnih životinja, kao i njihova razgradnja, uvijek je vezana uz određenu metamorfozu listova, a shodno tipu metamorfoze lista razlikuje se i sam način ostvarenja prethodno spomenutih radnji. Neke biljne vrste to čine na način da uz pomoć posebnih izlučevina žlijezdi smještenih na listovima biljke priljepljuju insekte (insektivorne biljne vrste iz roda Drosera), neke na način da pokretanjem listova hvataju plijen (insektivorne biljne vrste iz

roda *Dionaea*), dok neke to čine obrazujući posebne lisnate tvorevine nalik na mjehur ili pehar, a koje služe kao klopke za hvatanje insekata (biljne vrste iz roda *Utricularia*).

Pojava insektivornih biljaka je vrlo rijetka u flori Bosne i Hercegovine. Izuzetak su dvije biljne vrste: rosika (*Drosera rotundifolia* L.) koju je moguće naći na tresetištima, te obična mješinka (*Utricularia vulgaris* L.) koja se često sreće u stajaćim vodama.

Rosika je biljka izuzetno niskog rasta (maksimalno do 20 cm visine), no na svojim listovima posjeduje mnogobrojne crvenkaste žljezdane dlake čijom aktivnošću dolazi do hvatanja insekta. Preciznije, insekt u dodiru sa sekretom žljezdanih dlaka biva sljepljen, a pokušavajući da se oslobodi nadražuje dlake što za posljedicu ima njihovo uvijanje oko insekta. Nakon toga biljka uz pomoć vlastitih hidrolitičkih enzima razgradi uhvaćenog insekta, a kada se to ostvari žljezdane dlake se ponovno uspravljaju i vrebaju novi plijen.

Obična mješinka je vodena biljka čiji su pojedini podvodni listovi preobraženi u mjehuraste lovke putem kojih biljka hvata insekta, račića ili neku drugu sitnu životinju u vodi (slika 138.).



Slika 138. Metamorfoza lista u mjehurastu klopku
(slika preuzeta sa: <https://www.istockphoto.com>)

Sam mehanizam hvatanja insekta se zasniva na otvaranju mjehura ukoliko insekt ili neka druga životinja dodirne zalisak (poklopac) smješten s njegove gornje strane. U takvim okolnostima, mjehur se otvara, insekt upada u klopku, a zalisak se vraća u svoj prvobitni položaj zatvarajući uhvaćeni plijen. Nakon toga slijedi enzimatska razgradnja insekta uz pomoć enzima u probavnom soku kojeg luče žlijezde smještene s unutrašnje strane mjehura, a potom i uključivanje produkata razgradnje insekta u metabolizam biljke. Svaki put kada novi insekt dodirne zalisak tj. upadne u klopku obnavlja se prethodno opisani put hvatanja i razgradnje insekta.

5.2. Generativni biljni organi

Generativni organi biljke su organi koji omogućavaju spolno razmnožavanje (reprodukciju) biljaka, a samim time i njihov biološki opstanak. U generativne organe biljke se svrstavaju cvijet, plod i sjeme.

5.2.1. Cvijet

Cvijet je metamorfozirani izdanak ograničenog rasta čiji preobraženi listovi imaju funkciju omogućavanja spolnog razmnožavanja biljke. Prisutan je samo kod sjemenjača (Spermatophyta), dok ga ostale biljne vrste nemaju. Premda su obilježje svih sjemenjača, cvjetovi golosjemenjača su dosta primitivnije građeni u odnosu na cvjetove kritosjemenjača.

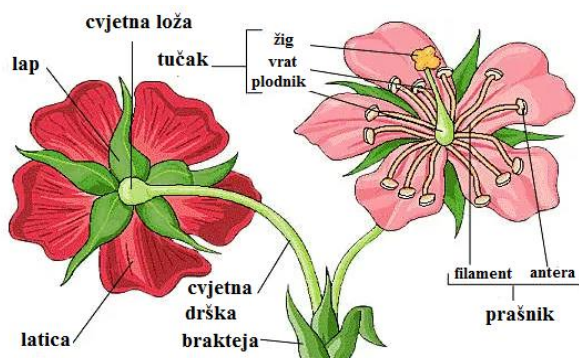
Osnovna obilježja cvjetova golosjemenjača je da su jednospolni, pretežno sitni i bez cvjetnog omotača. Nikada se na biljci ne nalaze pojedinačno već uvijek u grupama, pri čemu muški cvjetovi formiraju rese, a ženski češere (cvati stožastog oblika). Muški cvjetovi se sastoje od prašničkih listova koji na donjoj strani nose polenove kesice, dok su ženski cvjetovi sastavljeni od ljuskastih ili štitastih plodnih listova, od kojih svaki na sebi nosi dva sjemena zametka. Sjemeni zameci pri tome leže direktno na otvorenim plodnim listovima, pa odatle i potječe naziv golosjemenjače za navedenu skupinu biljaka. Zbog ovakve građe cvjetova golosjemenjače se gotovo isključivo oprašuju uz pomoć vjetra pri čemu polenova zrna padaju izravno na mikropile sjemenih zametaka.

Cvjetovi kritosjemenjača su znatno složenije građe. Mogu biti jednospolni (sadrže samo muške ili samo ženske reproduktivne organe) ili dvospolni (sadrže u sebi i muške i ženske reproduktivne organe). Smatra se da su jednospolni cvjetovi nastali iz dvospolnih, a u prilog tome ide činjenica da pojedini jednospolni cvjetovi u sebi sadrže reducirane oblike reproduktivnih organa suprotnog spola, što je prisutno u cvjetovima nekih dudova, kopriiva i oraha. Glavni biološki razlozi prijelaza dvospolnih cvjetova u jednospolne su vezani uz osiguravanje pouzdanijeg unakrsnog oprašivanja, a samim time ni uz omogućavanje bolje rekombinacije gena nakon stapanja muške i ženske spolne gamete. Neovisno o tome, biljne vrste koje imaju jednospolne cvjetove su dosta rjeđe u biljnom svijetu. Unutar biljnih vrsta čije su obilježje jednospolni cvjetovi postoje jednodomne i dvodomne biljke, pri čemu jednodomne biljke na istoj individui nose i muške i ženske cvjetove, dok dvodomne biljke na jednoj individui nose isključivo muške, a na drugoj isključivo ženske cvjetove. Primjer jednodomnih biljnih vrsta su kukuruz, orah, lijeska, krastavac i bundeva, dok su kivi, rogač, velika kopriiva, hmelj i špinat predstavnici dvodomnih biljnih vrsta. Interesantan detalj vezan uz raspodjelu cvjetova na stabljici je da postoje biljne vrste koje na istoj individui imaju i dvospolne i jednospolne cvjetove. Takve biljke se nazivaju višedomne, a neke od njih su jagoda kitnjača (*Fragaria moschata* Duch.), divlji kesten (*Aesculus hippocastanum* L.) i bijeli jasen (*Fraxinus excelsior* L.).

Ukoliko ih cvijet posjeduje, svi muški reproduktivni organi u cvijetu (prašnici) čine zasebni fertilni dio cvijeta koji se naziva andrecej, dok svi ženski reproduktivni organi u cvijetu (tučak ili tučkovi) čine ginecej. Izuzev reproduktivnih organa sastavni dio cvijeta je i cvjetna loža, a ako je riječ o potpunom cvijetu i cvjetni omotač. Cvijet može sadržavati i cvjetnu dršku koja polazi s donje strane cvjetne lože i pruža se do brakteja. Brakteje su pricvjetni listići u čijim pazušcima se razvija cvijet, a uloga im je zaštita cvjetnog pupa, premda mogu imati i druge funkcije poput privlačenja insekata, odnosno potpomaganja oprašivanja. U tom slučaju su brakteje obojane i obično većih dimenzija. Ponekad cvijet sadrži i manje pricvjetne listiće u odnosu na brakteje tzv. brakteole. Prisutnost ili odsutnost brakteola često služi kao taksonomski karakter pri identifikaciji i klasifikaciji određene biljne vrste.

5.2.1.1. Građa cvijeta

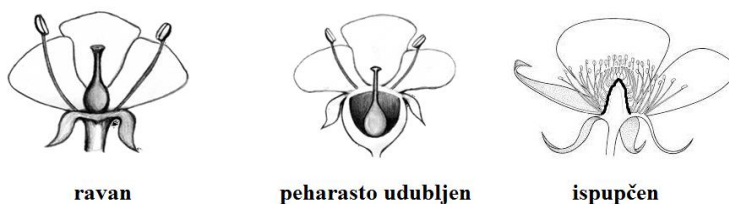
Osnovni dijelovi tipičnog (potpunog) cvijeta su: cvjetna loža, perijant (lapovi + latice), andrecej (skup svih prašnika) i ginecej (skup svih tučkova) (slika 139.).



Slika 139. Dijelovi cvijeta (slika preuzeta sa: <https://www.britannica.com/>)

5.2.1.1.1. Cvjetna loža

Cvjetna loža ili cvjetno područje predstavlja bazu cvijeta s koje polaze svi ostali dijelovi cvijeta. Oblik cvjetne lože može biti ispupčen (jagoda, malina), peharasto udubljen (trešnja, jabuka) i ravan (tulipan) (slika 140.). Kod cvjetova s cvjetnom drškom, cvjetna loža predstavlja gornji, prošireni dio cvjetne drške.



Slika 140. Oblici cvjetne lože (slika preuzeta sa: <https://bio.libretexts.org>)

5.2.1.1.2. Cvjetni omotač (perijant)

Listovi koji opkoljavaju reproduktivne dijelove cvijeta čine zaseban sterilni dio cvijeta koji se naziva cvjetni omotač, ocvijeće ili perijant. Sam položaj perijanta u cvijetu automatski objašnjava i njegovu primarnu ulogu, a to je zaštita reproduktivnih organa cvijeta, posebno dok je cvijet još u pupu. Perijant, ukoliko su mu svi ili dio listića obojani, ima i dodatnu ulogu, a ona se odnosi na privlačenje insekata koji vrše oprašivanje cvjetova.

Neovisno o značaju perijanta za biljku, cvjetovi pojedinih biljnih vrsta, kao što su na primjer vrba, lijeska i orah, nemaju cvjetni omotač. Zbog odsutnosti perijanta takvi cvjetovi se nazivaju goli ili ahlamidni cvjetovi. Smatra se da su i goli cvjetovi nekada imali perijant, ali da je on nestao ili se reducirao zbog prilagodbe biljke prilikama na određenom staništu. Naime, postojanje perijanta otežava anemofiliju, tj. prenošenje polena s jednog cvijeta na drugi putem vjetrova, što je s gledišta oplodnje nepoželjna pojava. Pretpostavka je da je na takvim staništima tokom evolucije došlo do reduciranja perijanta u cvjetovima pojedinih biljaka, pa čak i do potpunog iščezavanja perijanta, a iz razloga što je prednost njegovog nepostojanja bila veća od koristi njegovog postojanja. Ako se gleda biljni svijet u cjelini, obrazovanje cvjetova bez cvjetnog omotača je vrlo rijetka pojava i većinom je vezana za biljne vrste kod kojih je anemofilija primarni, a često i jedini način oprašivanja.

Kod većine biljnih vrsta perijant je sastavni dio cvjetova i obično je sačinjen iz listića poredanih u dva kruga koji svojim oblikom, bojom i veličinom mogu biti jednaki i različiti. Ukoliko su svi listići perijanta jednaki po boji, obliku i veličini, takav perijant se naziva perigon ili homohlamidni perijant, a ukoliko nisu, tj. ukoliko se jedan krug listića po obliku, boji i veličini značajno razlikuje od drugog, takav perijant se naziva heterohlamidni.

Homohlamidni perijant (perigon) s obzirom na izgled i boju listića koji ga čine može biti čašicolik i krunicolik. Čašicolik perigon podrazumijeva da svi listići koji grade perigon podsjećaju na listiće čašice (lapove), odnosno da su sitni, zelenkaste boje i neuglednog izgleda. Suprotno tome, krunicolik perigon podrazumijeva da su svi listići perigona jarko obojani i da svojim oblikom podsjećaju na listiće krunice (latice). Čašicolik perigon je karakterističan za mnoge biljne vrste iz porodice Urticaceae, Chenopodiaceae i Polygonaceae, dok je krunicolik perigon obilježje cvjetova monokotiledonih biljaka.

Heterohlamidni perijant je raščlanjen na dva dijela koja se po obliku, boji i veličini pripadajućih listova bitno razlikuju. Ta dva dijela nazivaju se čašica i krunica, s tim da čašica predstavlja vanjski, a krunica unutrašnji dio perijanta.

Čašica (čaška) je građena od tzv. lapova, sitnih listića koji su u pravilu zelene boje, rijetko obojeni (kukurijek). Da je riječ o modificiranim listovima vrlo lako se može ustanoviti promatranjem anatomske građe lapova gdje je vidljivo da oni s gornje i donje strane posjeduju epidermis te da je između njih

smješten mezofil lista koji nije diferenciran na palisadni i spužvasti parenhim i unutar kojeg su smješteni kolateralni provodni snopići zatvorenog tipa. Sve navedeno je u potpunosti podudarno s anatomskom građom pravih listova, a što potvrđuje prethodno navedenu tezu o porijeklu lapova.

Lapovi unutar čašice mogu biti slobodni (korisepalna čašica), djelomično srasli (gamosepalna čašica) i potpuno srasli (sinsepalna čašica) i poredani su tako da čine jedan krug, rijetko dva (jagoda, ruža). Glavna, a u većini slučajeva i jedina funkcija listića čašice (lapova) je zaštita ostalih dijelova cvijeta, posebno dok je cvijet još u pupu. Većina biljnih vrsta posjeduje cvjetove kod kojih se nakon formiranja ploda listići čašice sasuše i zajedno s listićima krunice otpadnu. Kod biljnih vrsta iz roda *Papaver*, listići čašice otpadnu odmah po otvaranju cvijeta, dok kod biljnih vrsta iz potporodice *Maloideae* (jabuka, kruška, dunja) listići čašice ostaju na plodu. Listići čašice mogu doživjeti i određene preobrazbe koje uvijek imaju za cilj doprinijeti razmnožavanju biljke pa tako na primjer kod pojedinih biljnih vrsta iz porodice *Polygonaceae* dva listića čašice su preobraženi u obojana krila (alae) koja dosta podsjećaju na latice pa kao takve privlače kukce oprašivače. Specifičan primjer preobrazbe listića čašice se javlja u cvjetovima biljnih vrsta iz porodice *Asteraceae*. Kod njih su listići čašice preobraženi u papus, posebnu tvorevinu u obliku jednostavnih ili rasperanih dlaka, bodlji ili čekinja, a koja nakon cvatnje ostaje na plodu i omogućuje lakše rasprostiranje sjemenki tih biljaka. Ako je papus u vidu jednostavnih ili rasperanih dlaka onda će on doprinijeti lakšem rasprostiranju sjemenki putem vjetra, a ako je u vidu bodlji ili čekinja onda će se takvi plodovi lakše prihvatiti za krzno životinje koje će potom svojim kretanjem omogućiti lakše rasprostiranje sjemenki. Interesantno je da biljne vrste iz porodice *Asteraceae* za koje je karakteristično stvaranje papusa, u svojim cvjetovima, preciznije glavičastim cvatima, imaju lisnu tvorevinu nalik na čašicu, no njeno stvaranje nema nikakve veze s listićima čašice. Kod njih se ispod cvati formira specifičan lisni omotač u vidu prstena no njega ne grade listići čašice već pricvjetni listići (brakteje). U stručnoj literaturi se takav omotač naziva involukrum. Ovakav način obrazovanja čašice je prisutan i u štitastim cvatima kod biljnih vrsta iz porodice *Apiaceae*.

Krunica (vjenčić) je građena od latica, živo obojanih listića koji omeđuju reproduktivne organe biljke i koji su uglavnom većih dimenzija u odnosu na lapove.

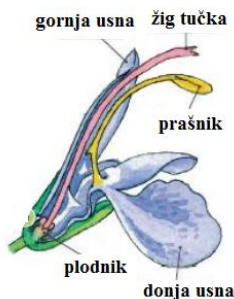
Uloga krunice cvijeta u životu biljke je dvojaka: zaštita reproduktivnih organa cvijeta što je rezultat samog položaja krunice unutar cvijeta, te podsticanje oprašivanja, što je rezultat privlačenja kukaca oprašivača usljed obojanosti latica. Obojanost latica potječe od pigmenata koji su prisutni ili u staničnom soku ili u hromoplastima stanica latica. Tako na primjer pigmenti antocijanidini daju laticama različite nijanse crvene, ljubičaste i plave boje, pigmenti antoksantini žuto obojenje, dok je bijela boja latica rezultat prisutnosti

leukoantocijanidina (bezbojnih formi antocijanidina), te odsutnosti obojanih pigmenata.

Latice koje grade krunicu mogu biti slobodne ili međusobno srasle. Ako su latice slobodne onda je takva krunica koripetalna, ako su djelomično srasle onda je krunica gamopetalna, a ako su u potpunosti srasle onda je krunica simpetalna. Postoje i cvjetovi bez latica, takvi cvjetovi se nazivaju apetalni.

Kod latica koje su slobodne može se razlikovati donji suženi dio koji se naziva nokatac i gornji dio koji predstavlja lisku. Ukoliko su latice srasle onda se na takvoj krunici mogu razlikovati dva dijela: donji uski dio u vidu cijevi i gornji prošireni dio koji najčešće poprima formu ljevka. Oblik takvih krunica može biti vrlo različit ovisno o vanjskom obodu kojeg stvaraju latice, no najčešće je cjevast, zvonast ili leptirast. Postoje krunice kod kojih se na laticama obrazuju posebni izraštaji u vidu repa koji takvim krunicama i posljedično cvjetovima daju vrlo atraktivan izgled.

Kod biljnih vrsta iz porodice Lamiaceae listići krunice su srasli u tvorevinu nalik usnama (slika 141.). Krunica je najčešće dvousnata, iako ima biljnih vrsta iz ove porodice gdje je gornja usna u cvijetu zakržljala, pa njihova krunica poprima jednousnatu formu. Donja usna služi za sletanje insekata oprašivača, dok obje usne bojom svojih latica nastoje te insekte i privući. Zbog usnate forme krunice, biljne vrste iz porodice Lamiaceae se nazivaju usnatice.



Slika 141. Izgled cvijeta kod usnatice
(slika preuzeta sa: <https://husovic.files.wordpress.com>)

Pojedine biljne vrste iz porodice Asteraceae (potporodica Asteroideae) u svojim cvatima posjeduju cvjetove nejednolike po obliku svojih krunica. Njihova cvat (glavica) u središnjem dijelu sadrži cvjetove čija je krunica srasla u cijev (cjevasti cvjetovi), a na periferiji cvjetove čija je krunica u gornjem dijelu jezičasta (jezičasti cvjetovi). Listići krunice jezičastih cvjetova su upadljivo obojani pa je njihova uloga usko vezana uz privlačenje insekata, dok je uloga listića krunice cjevastih cvjetova zaštita reproduktivnih organa.

Kod biljnih vrsta koje se oprašuju vjetrom česta je pojava da su listići krunice tj. latice zakržljale, odnosno da ih nema. Ova pojava se može smatrati prilagodbom biljke na staništa gdje je vjetar važan, a često i presudan faktor u

oprašivanju biljaka. Nasuprot tome, postoje i biljne vrste gdje je broj latica iznimno velik, kao što je na primjer u cvjetovima ruža, makova ili pojedinih karanfila, no dio latica u toj krunici nisu dio izvorne krunice već predstavljaju preobražene prašnike ili u rjeđim slučajevima preobražene plodničke listiće. Ponekad je moguće da čak i same latice dožive preobrazbu, najčešće u nektarije, pa luče slatki sok (nektar) kojim također nastoje privući insekte oprašivače. Takav slučaj je prisutan kod biljnih vrsta iz roda *Helleborus*.

Interesantno je da sve te promjene s laticama; njihovo reduciranje, preobrazba ili značajno mijenjanje izgleda i oblika uvijek imaju isti krajnji cilj, a to je doprinijeti boljem oprašivanju biljke na određenom staništu. Jasno je da će uvjeti okoliša u kojem se biljka nalazi diktirati i pravac u kojem će ići evolucija tih biljaka kada je u pitanju izgled i funkcija latica tj. krunice.

Ako se promatra anatomska građa latica onda se može konstatirati da su latice, isto kao i lapovi, ništa drugo doli modificirani listovi. S gornje i donje strane latica nalazi se epidermis između kojih je smješten mezofil lista. Epidermis lica latice je vrlo specifično građen, posebno s gledišta građe stijenki stanica. One su nejednako zadebljale po svojoj površini, usljed čega stanice epidermisa poprimaju valovit oblik. Epidermis latica sadrži i određeni broj stoma, no taj broj je znatno manji u odnosu na epidermis pravih listova.

Pojedine biljne vrste na epidermisu latica formiraju posebne izraštaje koje svojim izgledom dosta podsjećaju na latice, pa se doima kao da cvijet ima dvije krunice. Takav slučaj je prisutan kod biljnih vrsta iz roda *Narcissus*. Ponekad ti izraštaji na epidermisu latica mogu biti iznimno veliki i potpuno drugačijeg oblika u odnosu na latice. *Trichosacme lanata* Zucc. je biljna vrsta koja posjeduje upravo takvu krunicu u svojim cvjetovima.

Između gornjeg i donjeg epidermisa latica smješten je mezofil koji nije raščlanjen na palisadni i spužasti parenhim. Broj kloroplasta u parenhimskim stanicama mezofila latica je kudikamo manji u odnosu na stanice mezofila pravih listova, a što posljedično utječe i na razlike u bojama između njih. Uz parenhimske stanice, mezofil latica sadrži i kolateralne provodne snopice zatvorenog tipa u kojima uglavnom dominiraju elementi floema.

5.2.1.1.3. Andrecej

Andrecej (androceum) je skupni naziv za sve prašnike, odnosno muške reproduktivne organe u cvijetu. Svaki prašnik promatran zasebno je preobraženi list s funkcijom spolnog razmnožavanja, a da je riječ o listu između ostalog potvrđuje njegova anatomska građa, ali i činjenica da nastaje iz lisnih primordija smještenih u kupi cvjetnih izdanaka.

Broj prašnika u cvijetu varira ovisno o biljnoj vrsti. Pojedine biljne vrste imaju samo jedan prašnik u svojim cvjetovima, pojedine imaju 100, pa i više, ali je za svaku biljnu vrstu taj broj stalan. Upravo zbog navedenog, broj prašnika u

cvijetu se uzima kao važan taksonomski karakter kod identifikacije i klasifikacije određene biljne vrste.

Osim što se razlikuju po broju, prašnici se razlikuju i po obliku, no pri tome svi cvjetovi iste biljne vrste imaju isti oblik prašnika, pa se tako i sam oblik (izgled) prašnika može koristiti kao taksonomski karakter. Na primjer, biljne vrste iz porodice Lamiaceae imaju četiri prašnika od kojih su dva duža, a dva kraća, biljne vrste iz porodice Brassicaceae imaju šest prašnika od kojih su dva oblikom drugačija od ostalih, dok biljne vrste iz porodice Asteraceae imaju pet prašnika u svojim cvjetovima pri čemu su im gornji dijelovi prašnika (prašnice, antere) srasli, dok su donji dijelovi prašnika (prašničke niti) slobodni, ali zakrivljenog oblika.

Premda postoje razlike u obliku prašnika između biljnih vrsta, gotovo svi prašnici su u osnovi građeni na identičan način, odnosno sastoje se od prašničke niti (filamenta) i prašnice (antere). Prašničke niti po obliku mogu biti ravne, zakrivljene, cilindrične, spljoštene ili stožaste, a po prirodi površine; gole, dlakave ili prekrivene žlijezdama. Pri tome prašničke niti mogu biti različite duljine i širine, a moguće je i da prašnik uopće ne sadrži prašničku nit. Takvi prašnici se nazivaju sjedeći. Kada je riječ o prašnici (anteri), ona je obično podijeljena na dvije poluprašnice (poluantere ili teke) između kojih se nalazi nastavak filamenta (konektiv) čija uloga je da povezuje te dvije poluantere u jednu cjelinu. Svaka poluantera pojedinačno sadrži dvije polenove kesice u kojima se obrazuje polen (pelud) tj. muške spolne gamete. Uzevši u obzir da svaka antera sadrži dvije poluantere, te da svaka poluantera sadrži dvije polenove kesice, lako se može zaključiti da tipični prašnik sadrži četiri polenove kesice. Postoje izuzeci od ovakve građe, kao što je slučaj kod biljnih vrsta iz porodice Brassicaceae gdje se pojedini prašnici cijepaju pa novonastali prašnici imaju samo dvije polenove kesice. U biljnom svijetu ima i slučajeva da se dvije poluantere spajaju i grade tzv. jednooku anteru, pa i slučajeva da se unutar polenovih kesica obrazuju posebne pregrade usljed čega se broj polenovih kesica povećava shodno broju novonastalih pregrada.

S gledišta pozicioniranja unutar cvijeta, prašnici mogu biti slobodni, međusobno srasli ili srasli s drugim dijelovima cvijeta. Primjer srastanja prašnika s drugim dijelovima cvijeta je uočen kod biljnih vrsta iz porodice Orchidaceae gdje dolazi do stapanja prašnika s vratom tučka u tvorevinu nalik stupu (ginostemij). Moguće su i pojave da filamenti prašnika srastu, ali ne i antere (kod biljnih vrsta iz porodice Malvaceae) ili suprotno tome da dođe do srastanja antera dok filamenti ostaju slobodni (kod biljnih vrsta iz porodice Asteraceae).

Ako se promatra raspored prašnika unutar cvijeta onda njihov raspored može biti cikličan (kružan) ili spiralan. U cikličnom rasporedu svi prašnici polaze s iste ravnine čineći krug, dok u spiralnom svaki prašnik ima svoju tačku polazjenja koja nije u ravnini s tačkom polazjenja ostalih prašnika. Kod većine

kritosjemenjača prašnici su u cvijetu raspoređeni ciklično i to u jednom ili dva kruga. Ukoliko prašnici čine jedan krug, takav andrecej se naziva haplostemon (kod biljnih vrsta iz porodice Asteraceae, Solanaceae), a ukoliko čine dva onda se naziva diplostemon (kod biljnih vrsta iz porodice Liliaceae, Ericaceae, Primulaceae). Ukoliko su prašnici dijelovi istog ciklusa, najčešće imaju istu dužinu, no i tu postoje izuzeci kao na primjer kod biljnih vrsta iz porodice Lamiaceae gdje su u cvjetovima dva prašnika duža u odnosu na ostala dva. Navedena pojava se naziva didinamija.

Interesantan slučaj vezan uz raspored prašnika u cvijetu je vezan za pojedine biljne vrste iz porodice Primulaceae. Kod njih su u pojedinim cvjetovima prašnici pozicionirani znatno iznad visine žiga tučka, dok su u drugim cvjetovima pozicionirani znatno niže u odnosu na žig tučka. Ova pojava se naziva dimorfna heterostilija, a svrha joj je spriječiti samooprašivanje budući da ono sužava mogućnost dobijanja kvalitetnijih potomaka, što posljedično dovodi do smanjenja biljne raznolikosti.

Obrazovanje polena (muških spolnih gameta)

Glavna funkcija prašnika je obrazovanje polena, odnosno muških spolnih gameta. To su mikroskopski sitna zrnca koja po svom filogenetskom porijeklu odgovaraju mikrosporama papratnjača, dok je sama polenova kesica homolog mikrosporangiju tih biljaka.

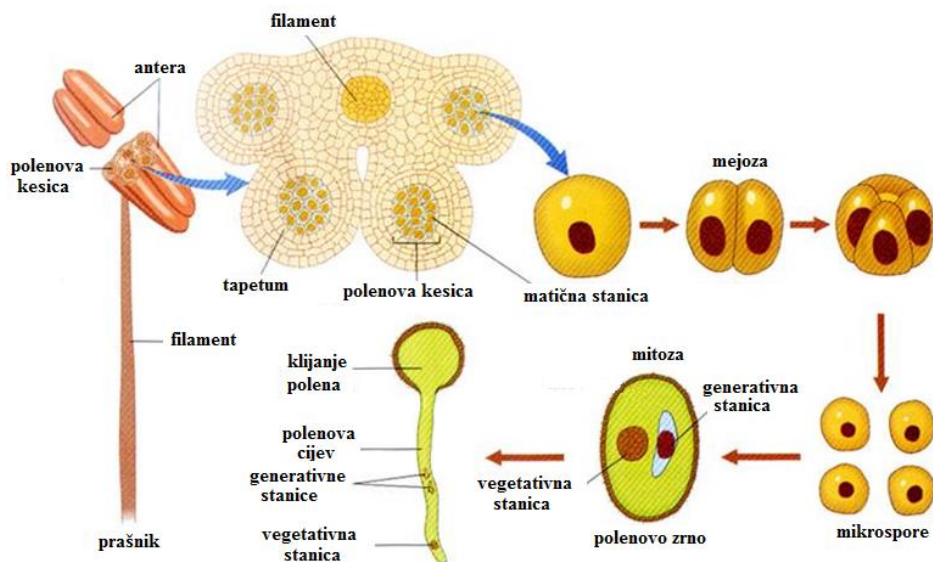
Polenova zrnca se znatno razlikuju po obliku i veličini, ovisno o biljnoj vrsti kojoj pripadaju. Najčešće su kuglastog ili ovalnog oblika, dok im veličina (promjer) varira od 0.008 mm do 0.2 mm. Boja polenovih zrnaca također značajno varira ovisno o biljnoj vrsti, pa tako kajsija i kesten produciraju polen tamno crvene boje, malina bijele boje, maslačak i kruška crvenožute boje, dok najveći broj vrsta producira polen u različitim nijansama žute boje (jabuka, lješnjak, šipak, suncokret, uljana repica).

Specifičnost polenovog zrna je i ta da se oko njega nalaze dvije opne: unutrašnja (intina) koja je vrlo tanka i nježna zbog svoje uglavnom celulozne građe, te vanjska (egzina) koja je izrazito krute strukture. Kruta struktura egzine potječe od sporopolenina, biološkog polimera sastavljenog od niza različitih fenolnih spojeva, a koji u velikom udjelu čini sastav egzine. Egzina također na svojoj vanjskoj površini sadrži nabore ili izraštaje vrlo različitih oblika, no pri tome je njihov oblik jedinstven za svaku pojedinu biljnu vrstu. To u praksi znači da je moguće samo na osnovu izgleda egzine znati o kojoj je biljnoj vrsti riječ, što se na primjer uveliko koristi kod provjeravanja porijekla meda te utvrđivanja stupnja njegove kvalitete. Osim izraštaja, egzina sadrži i pore kroz koje izlazi unutrašnji sadržaj polenovog zrna tokom njegovog klijanja.

Unutrašnji sadržaj polenovog zrna čine jedna vegetativna stanica i u pravilu dvije generativne stanice. Kod pojedinih biljnih vrsta (Orchidaceae) unutar polenovog zrna može biti samo jedna generativna stanica, ali se ona nakon

napuštanja polena naknadno raspodijeli na dvije, tako da je polenovo zrno s gledišta funkcije uvijek trostanično. Zanimljivost vezana uz generativne stanice polena je i ta da one mogu izlaziti iz polena u vidu prašine (kod biljnih vrsta koje se oprašuju vjetrom) ili sljepljene što je slučaj kod biljnih vrsta koje se oprašuju kukcima. Očito je da je prilagodba biljaka na određene uvjete staništa dovela do razlika u građi samog polena, pa samim time i u načinu njegovog rasprostiranja.

Sam način obrazovanja polena, odnosno muškog gametofita kod kritosjemenjača, prikazan je na slici 142.



Slika 142. Nastajanje polena
(slika preuzeta sa: <https://www.bionet-skola.com/w/Polen>)

Polenova zrnca nastaju u polenovim kesicama prašnika, a sam proces nastajanja odvija se kroz procese mikrosporogeneze i mikrogametogeneze.

Mikrosporogeneza je proces obrazovanja mikrospora, a one se obrazuju mejotičnom diobom matičnih stanica polena smještenih unutar polenovih kesica. Iz svake takve stanice mejozom nastaju četiri stanice (mikrospore) s polovičnim brojem kromosoma. Mikrospore u sebi sadrže jedno jedro i kao takve nisu sposobne oploditi jajnu stanicu.

Da bi došlo do formiranja zrelog polenovog zrna, neophodno je da unutar mikrospore dođe do diobe jedra. Ova faza u obrazovanju polena naziva se mikrogametogeneza, a odvija se na sljedeći način: prvo se unutar mikrospore, jedro mitotski podijeli, pa nastaje polenovo zrnce sa dva jedra (stanice) od kojih je jedno generativno, a drugo vegetativno. Vegetativna stanica se dalje ne dijeli, a generativna dijeli, nekad u samom polenu, a nekad izvan njega, tako da u konačnici zrelo polenovo zrnce (gametofit) sadrži jednu vegetativnu stanicu i

dvije generativne stanice (gamete). Vegetativna stanica je odgovorna za rast polenove cijevi, a gamete za tzv. dvostruku oplodnju. Prva gameta spaja se s jajnom stanicom obrazujući zigotu (klicu), dok se druga spaja s dva centralna jedra ženskog gametofita obrazujući endosperm tj. hranjivo tkivo sjemena.

Produkcija polena po jednoj biljci je iznimno velika, posebno ako je riječ o biljci prilagođenoj anemofilnom oprašivanju. Na primjer topole (biljne vrste iz roda *Populus*) proizvedu čak šest milijuna peludnih zrnaca po cvati (resi), dok je kod trava (biljne vrste iz porodice *Poaceae*) taj broj niži, ali i dalje iznimno velik, od petnaest hiljada do šesto hiljada peludnih zrnaca po cvatu.

Izuzev po produkciji polena, biljne vrste se značajno razlikuju i po dužini vijeka polena kojeg produciraju. Kod većine biljnih vrsta polen može živjeti par sati, kod trava taj vremenski period može biti od 3 do 5 dana, kod ruža od 25 do 30 dana, a kod biljnih vrsta iz roda *Allium* (lukovi) i do 70 dana.

Premda je osnovna funkcija prašnika produkcija polena, u biljnom svijetu postoje primjeri gdje dio ili cijela garnitura prašnika u cvijetu obavlja i određene dodatne funkcije. Tako na primjer, kod pojedinih biljnih vrsta iz porodice karanfila (*Caryophyllaceae*) i božura (*Paeoniaceae*) te potporodice *Rosoideae* (rod *Rosa*) dolazi do preobrazbe prašnika u listiće krunice (latice) usljed čega cvjetovi postaju mnogolatični i poprimaju vrlo osebujan izgled. Krunica nastala preobrazbom prašnika u latice naziva se andropetalna krunica.

Interesantan primjer preobrazbe prašnika u latice prisutan je kod biljnih vrsta iz porodice *Cannaceae* gdje prašnici u potpunosti preuzimaju funkciju krunice. Pripadnici te porodice imaju cvjetove u kojima su listići čašice i krunice vrlo sitni i neugledni, dok su prašnici preobraženi u krupne latice vrlo atraktivnog izgleda.

Kod pojedinih biljnih vrsta iz porodice *Myrtaceae* dolazi do intenzivnog obojenja prašničkih niti. Takav slučaj je prisutan kod kalistemona (*Callistemon citrinus* (Curtis) Skeels) gdje su mnogobrojne prašničke nite u cvijetu slobodne i crveno obojane te kod svilenolisnog krvnog cvijeta (*Calothamnus sanguineus* Labill.) gdje su prašničke niti također crveno obojane, no nisu slobodne već su srasle u duguljastu tvorevinu cjevastog oblika.

Sve navedene preobrazbe prašnika ili promjene njegove boje, imaju uvijek isti cilj, a to je doprinijeti oprašivanju biljke, a samim time i obrazovanju sjemena te širenju vrste. Iz navedenog proizlazi da prašnici uvijek na direktan ili indirektan način doprinose spolnom razmnožavanju biljke.

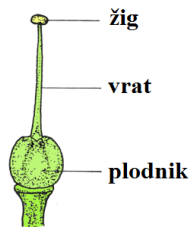
U biljnom svijetu postoje i primjeri gdje dio prašnika u cvijetu, a ponekad i cijela garnitura prašnika nema sposobnost obrazovanja polena ili ako to čine obrazuju sterilna polenova zrna. Takvi prašnici se nazivaju sterilni prašnici ili staminodiji.

5.2.1.1.4. Ginecej

Ginecej (gineceum) je fertilni dio cvijeta, a predstavlja skup svih tučkova, odnosno ženskih reproduktivnih organa u cvijetu. Svaki tučak zasebno predstavlja mjesto gdje se obrazuje jajna stanica, a nakon njene oplodnje, sjeme i plod. Cvijet može sadržavati jedan ili više tučkova, a svaki tučak može biti izgrađen iz jednog ili više plodničkih listića (karpela). Skodno navedenome, ginecej se može definirati i kao skup svih plodničkih listića u cvijetu.

Ovisno o broju plodničkih listića koji sudjeluju u izgradnji gineceja razlikuje se monokarpan i polikarpan ginecej. Ako se u cvijetu nalazi samo jedan tučak izgrađen isključivo iz jednog plodničkog listića, onda se takav ginecej naziva monokarpan (u cvjetovima biljnih vrsta iz porodice Fabaceae). Suprotno tome, polikarpan ginecej podrazumijeva da se u cvijetu nalazi ili više tučkova ili jedan tučak, ali izgrađen iz više plodničkih listića. U skladu s tim, unutar polikarpnog gineceja se razlikuje apokarpan i sinkarpan ginecej. Apokarpan ginecej, gdje svaki plodnički listić gradi jedan tučak, je karakterističan za biljne vrste iz potporodice Rosoideae, a sinkarpan ginecej, gdje više plodničkih listića gradi jedan tučak, je karakterističan za biljne vrste iz potporodice Maloideae.

Tučak je najčešće građen na način da se na njemu jasno mogu razlikovati tri dijela: žig (njuška), vrat (stubić) i plodnik (plodnica) tučka (slika 143.).



Slika 143. Građa tučka (slika preuzeta sa:

<https://husovic.files.wordpress.com/2020/05/skrivenosjemenjac48ce-online-nastava.pdf>)

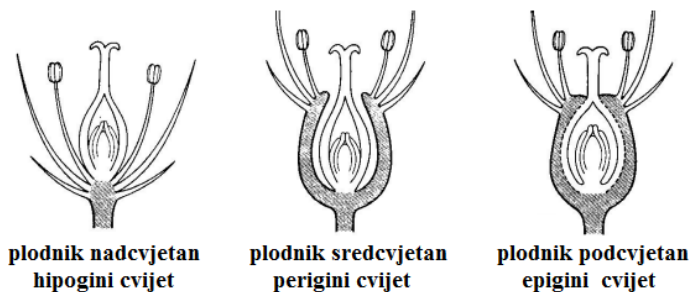
Žig je vršni, sterilni dio tučka koji služi za prihvaćanje polena. Građa i oblik žiga tučka može značajno varirati između biljnih vrsta, što je prvenstveno rezultat prilagodbe biljke određenim uvjetima staništa, a svrha svih tih varijacija je omogućiti polenu što duže zadržavanje na površini žiga tučka. Biljne vrste iz roda *Lilium* i *Brassica* to čine na način da na vanjskoj površini žiga tučka obrazuju mnoštvo dlaka, dok biljne vrste iz porodice *Apiaceae*, *Berberidaceae* i *Polygonaceae* to čine na način da luče ljepljive materije na vanjsku površinu žiga tučka. Kada polen padne na žig tučka koji je obrastao sitnim dlakama ili je ljepljiv vrlo su male šanse da taj prostor napusti, a što stvara preduvjete za klijanje polena te oplodnje jajne stanice koja je smještena u plodniku tučka. Poseban oblik žiga tučka je prisutan kod biljnih vrsta iz roda *Sarracenia*, gdje on ima oblik lijevka, ali s vanjskim ivicama u vidu malih lopatica pomoću kojih se skida polen s rilca insekata.

Ispod žiga, u pravcu plodnika, smješten je vrat ili stubić tučka koji je ujedno i najduži dio tučka. Njegova uloga je izdignuti žig tučka iznad listića cvjetnog omotača, budući da oni svojom veličinom mogu ometati proces oprašivanja. Kod pojedinih biljnih vrsta, vrat tučka može biti iznimno dug, čak i do 50 cm. Takav je slučaj na primjer s vratom tučka u cvjetovima kukuruza. Suprotno tome, pojedine biljke (rod *Papaver*) u svojim cvjetovima uopće nemaju vrat kao sastavni dio tučka (tzv. sjedeći tučkovi).

Nakon dospijevanja polena na žig tučka dolazi do njegovog klijanja te postepenog prodiranja kroz vrat tučka do plodnika, koji ujedno predstavlja i krajnje odredište muških spolnih stanica iz polena. Interesantno je da nakon obavljene polinacije vrlo brzo dolazi do smežuranja žiga i vrata tučka, a često i do njihovog propadanja. Kod pojedinih biljnih vrsta ovaj proces nastupa par sati nakon polinacije, dok je kod nekih za navedeno potrebno da prođe i nekoliko sedmica.

Plodnik je fertilni, a samim time i najvažniji dio tučka. Može biti izgrađen iz jednog ili više plodničkih listića, a svaki taj listić u sebi može sadržavati jedan ili više sjemenih zametaka u kojima se obrazuje sjeme.

Položaj plodnika u cvijetu može biti nadcvjetan, sredcvjetan i podcvjetan (slika 144.).



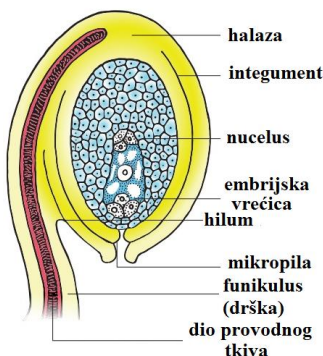
Slika 144. (slika preuzeta sa: <http://hirc.botanic.hr/sist-bot/Documents/Sistematska%20botanika-10-Angiospermae%20II.pdf>)

U cvjetovima s nadcvjetnim položajem plodnika, cvjetna loža je ispupčena i u svom donjem dijelu nosi listiće čašice i krunice, u srednjem dijelu prašnike, a na vrhu plodnik. Iz navedenog proizlazi da je mjesto polaganja listića perijanta s cvjetne lože ispod mjesta polaganja plodnika tučka, pa se stoga takvi cvjetovi nazivaju hipogini. Ovakva građa cvijeta je karakteristična za biljne vrste iz porodice Ranunculaceae, Magnoliaceae, Brassicaceae i Lamiaceae.

U cvjetovima sa sredcvjetnim položajem plodnika, cvjetna loža je peharasto udubljena i opkoljava plodnik, ali nije srasla s njim. U takvoj građi cvijeta, plodnik tučka je u ravni s cvjetnom ložom, pa se shodno tome ovakvi cvjetovi nazivaju perigini. Biljne vrste iz porodice Rosaceae (potporodica Prunoideae) se odlikuju periginim cvjetovima.

U cvjetovima s podcvjetnim položajem plodnika, cvjetna loža je također peharasto udubljena i opkoljava plodnik, no pri tome je i srasla s njim. Kao rezultat srastanja plodnika i cvjetne lože, listići perijanta, kao i prašnici polaze samo s viših dijelova cvjetne lože (iznad razine plodnika tučka), pa se stoga ovakvi cvjetovi nazivaju epigini. Navedena građa cvijeta je karakteristična za biljne vrste iz porodice Apiaceae, Asteraceae i Cucurbitaceae.

Najvažniji dio tučka je plodnik budući da su u njegovoj unutrašnjosti smješteni sjemeni zameci iz kojih nakon stapanja muške i ženske spolne stanice nastaje sjeme. Sjemeni zameci se obrazuju u vidu malih kvržica na vanjskim rubovima plodničkih listića još u ranoj fazi razvoja cvijeta, a mjesto na plodničkom listiću za koje je vezan sjemeni zametak naziva se placenta. Uloga placentе je opskrbljivanje mladog sjemenog zametka hranjivim materijama potrebnim za njegov razvoj. Diobom i diferenciranjem stanica vršnog dijela kvržice (začetka sjemenog zametka) nastaje nucelus sjemenog zametka, dok diobom i diferenciranjem bazalnog dijela kvržice nastaje drška ili funikulus putem kojeg je sjemeni zametak povezan s placentom. Mjesto gdje se funikulus spaja sa sjemenim zametkom naziva se hilum (slika 145.).



Slika 145. Građa sjemenog zametka (slika preuzeta sa:
https://www.brainkart.com/article/L-S-of-an-Angiospermic-ovule_38330/)

Sljedeća faza u razvoju sjemenog zametka je obrazovanje malih kvržica pri osnovi nucelusa, a iz njihovih stanica će naknadnom diobom i diferencijacijom nastati integumenti tj. omotači sjemenog zametka (osnova nucelusa odakle polaze integumenti naziva se halaza). Sjemeni zameci kritosjemenjača obično imaju dva integumenta, jedan vanjski i jedan unutrašnji, no postoje i biljne vrste čiji sjemeni zameci imaju samo jedan integument ili uopće nemaju integumente (biljne vrste iz roda Sandalaceae). Interesantno je da integumenti ne obavijaju u potpunosti nucelus sjemenog zametka, već između njih na vršnom dijelu nucelusa ostaje otvor koji se naziva mikropila. Uloga mikropile je osigurati slobodan put polenovoj cijevi do nucelusa sjemenog zametka, a s ciljem omogućavanja stapanja muške i ženske spolne gamete.

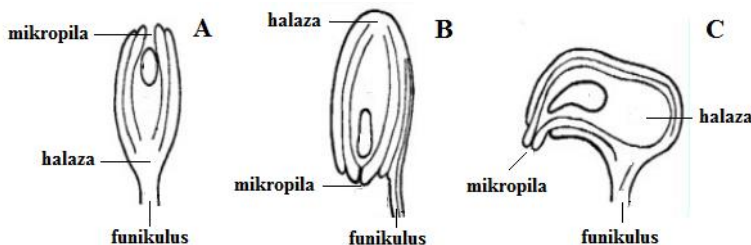
Broj sjemenih zametaka u plodniku tučka značajno varira ovisno o biljnoj vrsti. Pojedine biljne vrste u plodniku svojih tučkova imaju samo jedan sjemeni zametak (ječam, pšenica), dok suprotno tome postoje biljne vrste koje imaju iznimno velik broj sjemenih zametaka u plodniku svojih tučkova (biljne vrste iz porodice Caryophyllaceae i Cucurbitaceae).

Osim razlika u broju sjemenih zametaka, biljne vrste se razlikuju i po pitanju položaja sjemenih zametaka te njihovog rasporeda unutar plodnika.

Sjemeni zametak u kojem je nucelus uspravno pozicioniran i to kao direktan nastavak funikulusa označava se kao ortotropan (mikropila i halaza su u istoj ravnini). Biljne vrste iz porodice Polygonaceae i Urticaceae imaju ortotropan položaj sjemenog zametka.

Većina biljnih vrsta ima u potpunosti prevrnut sjemeni zametak (okrenut za 180°). Takav položaj zametka se naziva anatropan, a nastaje kao posljedica nemogućnosti funikulusa da u uspravnoj formi drži sjemeni zametak. Kod anatropnih sjemenih zametaka integument cijelom svojom vanjskom površinom naliježe na funikulus i sraštava s njim. Zajednička osobina anatropnog i ortotropnog sjemenog zametka je da su im mikropila i halaza u istoj ravnini, samo što je kod anatropnog mikropila pozicionirana ispod halaze. Anatropan sjemeni zametak je karakterističan za biljne vrste iz porodice Liliaceae, Asteraceae, Ranunculaceae te mnogih drugih.

Postoje i iskrivljeni (kampilotropni) sjemeni zameci u kojima ne dolazi do potpunog već samo do djelomičnog savijanja nucelusa, pa on zauzima lučni položaj. Kod savijenog sjemenog zametka mikropila i halaza nisu u istoj ravnini već su koso usmjereni jedan prema drugome. Ovaj tip sjemenog zametka je obilježje biljnih vrsta iz porodice Caryophyllaceae i Brassicaceae (slika 146.).



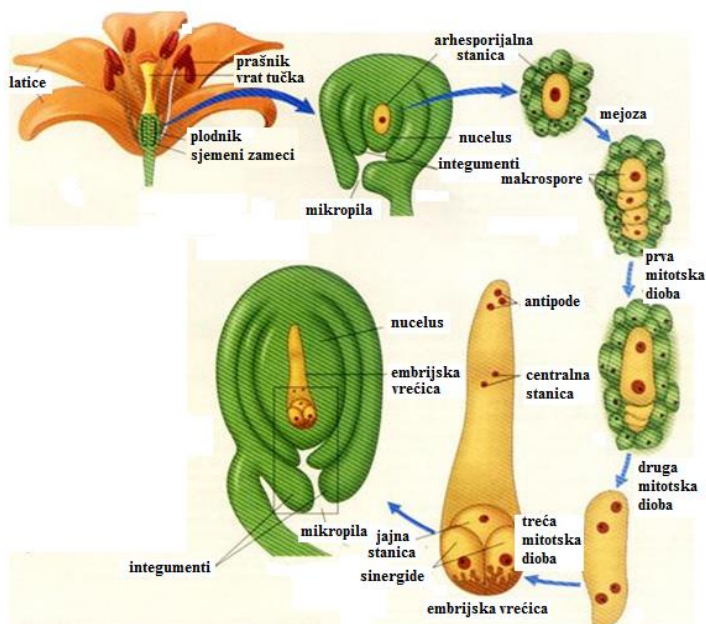
Slika 146. Položaj sjemenih zametaka u plodniku A - ortotropan, B - anatropan, C - kampilotropan (slika preuzeta iz Petković i sar., 2005)

Raspored sjemenih zametaka unutar plodnika označava se kao placentacija, a dva osnovna tipa placentacije su marginalna (zidna) i laminalna (centralna). Kod marginalnog tipa placentacije sjemeni zameci su raspoređeni na vanjskim rubovima unutrašnjosti plodnika, a kod laminalne u centralnom dijelu unutrašnjosti plodnika.

Obrazovanje ženskog gametofita

U plodniku tučka, preciznije u nucelusu sjemenog zametka, odvija se proces obrazovanja ženskog gametofita. Po svom filogenetskom porijeklu nucelusi sjemenih zametaka su homolozi makrosporangijama papratnjača, dok su ženski gametofiti (embrijske vrećice) homolozi makrosporama tih biljaka.

Samo stvaranje ženskog gametofita i u njima ženskih spolnih gameta (makrogameta) odvija se kroz procese makrosporogeneze i makrogametogeneze (slika 147.). Makrosporogeneza predstavlja obrazovanje makrospore, dok makrogametogeneza predstavlja proces obrazovanja ženskih spolnih gameta.



Slika 147. Obrazovanje ženskih spolnih gameta (slika preuzeta sa: <https://labs.plb.ucdavis.edu/courses/bis/1c/text/Chapter13nf.pdf>)

Proces makrosporogeneze počinje na način da se iz stanica subepidermalnog sloja nucelusa sjemenog zametka izdvaja jedna arhesporijalna stanica koja se mejotički dijeli, te iz nje nastanu četiri haploidne makrospore. U pravilu najniža makrospora raste i razvija se, a ostale tri izumiru.

Makrospora (jednojedarna embrijska vrećica) potom ulazi u proces makrogametogeneze i to na način da se jedro unutar nje mitotski dijeli na dva jedra koja putuju ka različitim polovima embrijske vrećice. Ova dva jedra se na polovima još dva puta mitotski dijele, pa kao rezultat toga nastaje osmojedarni ženski gametofit (osmojedarna embrijska vrećica) u kojem su četiri jedra pozicionirana na jednom, a druga četiri na drugom polu embrijske vrećice. Sa svakog pola potom putuje jedno jedro ka sredini embrijske vrećice gdje dolazi

do njihovog stapanja i obrazovanja sekundarnog jedra embrijske vrećice koje je diploidno. Nakon toga oko sekundarnog jedra se stvara sloj citoplazme te ono prelazi u formu stanice (centralna stanica embrijske vrećice).

Također i jedra na polovima doživljavaju promjene i to takve da se oko jedara obrazuje gusta citoplazma, pa posljedično i ona prelaze u formu stanica. Pri tome stanice na mikropilarnom polu embrijske vrećice predstavljaju jajni aparat, dok stanice na halaznom polu embrijske vrećice predstavljaju antipode.

Jajni aparat je sačinjen iz jedne jajne stanice i dvije sinergide. Jajna stanica je krupnija i zauzima središnji položaj u jajnom aparatu, dok su sinergide sitnije i nalaze se s bočne strane jajne stanice. Glavna uloga sinergida je usmjeriti kretanje polenove cijevi ka jajnoj stanici, a potom djelovati na razgradnju polenove cijevi kako bi se muškim spolnim gametama omogućio izlazak iz polenove cijevi te posljedično oplodnja jajne stanice.

Antipode u ženskom gametofitu nisu dio jajnog aparata, a smatra se da je njihova primarna uloga sudjelovanje u ishrani ženskog gametofita.

Opisani način stvaranje ženskog gametofita je najčešći u cvjetovima biljaka, no nije i jedini. Do sada je utvrđeno šesnaest različitih načina obrazovanja ženskog gametofita, a razlike među njima se uglavnom svode na broj makrospora koje ulaze u makrogametogenezu, na broj nastalih stanica unutar ženskog gametofita, te na opće stanje i izgled nastalih ženskih gameta.

5.2.1.1.5. Osnovne razlike u građi cvjetova

Postoje brojne razlike u građi cvjetova između različitih sistematskih kategorija biljaka, a neke od osnovnih se odnose na spolnost cvijeta, simetriju cvijeta te na specifičnost njegove građe, što je posebno izraženo ukoliko se posmatraju razlike između cvjetova monokotiledonih i dikotiledonih biljaka.

Razlike u spolnosti cvjetova

S obzirom na spol cvjetovi mogu biti jednospolni i dvospolni. Kod većine kritosjemenjača cvijet je dvospolan (hermafroditan), tj. sadržava i muške (prašnici) i ženske reproduktivne organe (tučak ili tučkovi). Nasuprot tome, pojedine kritosjemenjače imaju samo jednospolne cvjetove i to muške ukoliko sadrže samo prašnike, odnosno ženske ukoliko sadrže samo tučkove.

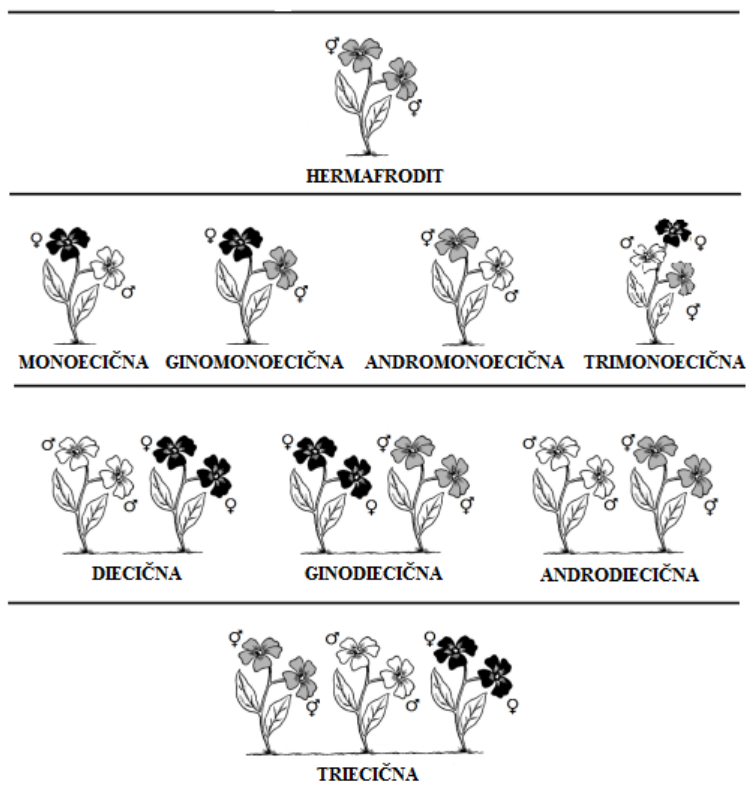
Biljke s jednospolnim cvjetovima mogu biti monoecične (jednodomne) i diecične (dvodomne). Monoecične biljke su u osnovi one biljke kod kojih su na istoj individui smješteni i muški i ženski cvjetovi (orah, lijeska, kukuruz), a diecične su one kod kojih se na jednim individuama razvijaju samo muški, a na drugim samo ženski cvjetovi (konoplja, špinat, dud, kivi, dvodomna pušina).

Unutar monoecičnih, postoje biljne vrste koje na istoj individui posjeduju hermafroditne cvjetove i muške ili ženske cvjetove. Ako posjeduju

hermafroditne i ženske cvjetove na istoj individui nazivaju se ginomonoecične biljke (pojedine biljne vrste iz roda *Silene*), a ako posjeduju hermafroditne i muške cvjetove na istoj individui nazivaju se andromonoecične (pojedine biljne vrste iz porodice *Panicoideae*). Postoje i trimonoecične biljne vrste koje na istoj individui razvijaju zasebno muške, ženske i hermafroditne cvjetove (javor).

Unutar diecičnih postoje biljne vrste koje na jednoj individui razvijaju samo ženske cvjetove, a na drugoj samo hermafroditne cvjetove (ginodiecične vrste), ali postoje i biljne vrste koje na jednoj individui razvijaju samo muške, a na drugoj samo hermafroditne cvjetove (androdiecične vrste). Primjer ginodiecične biljne vrste je puzava kositrenica (*Ephedra foeminea* Forssk.), a androdiecične bijela čemerika (*Veratrum album* L.)

Postoje i trodomne (triecične) biljne vrste. Njihova karakteristika je da na pojedinim individuama razvijaju samo muške, na pojedinim samo ženske, a na pojedinim samo hermafroditne cvjetove (slika 148.). Primjer triecične vrste u biljnom svijetu je obični jasen (*Fraxinus excelsior* L.).



Slika 148. Podjela biljnih vrsta s obzirom na spolnost cvjetova (slika preuzeta sa https://etc.usf.edu/clipart/63300/63334/63334_flower.htm)

Razlike u simetriji cvjetova

Cvjetna simetrija je morfološki pokazatelj koji pokazuje da li se cvijet s obzirom na izgled i oblik listića cvjetnog omotača može podijeliti na više identičnih dijelova. Određivanje simetrije cvijeta doprinosi boljem upoznavanju građe cvijeta, ali je istodobno i važan parametar pri razvrstavanju biljnih vrsta u određene sistematske kategorije.

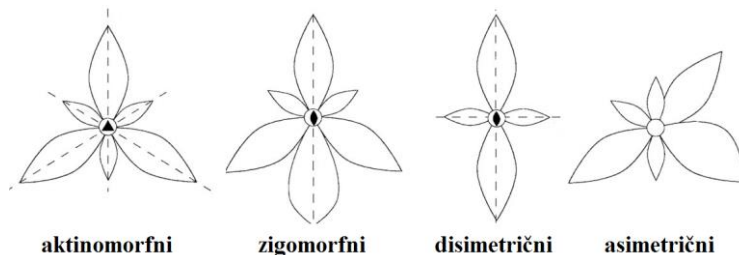
Ovisno o tome koliko se ravnina simetrije može povući kroz cvijet razlikuju se aktinomorfni, zigomorfni, disimetrični i asimetrični cvjetovi (slika 149.).

Aktinomorfni cvjetovi su cvjetovi kroz koje se može povući tri ili više ravnina simetrije. Često se aktinomorfni cvjetovi nazivaju polisimetrični ili radijalno simetrični cvjetovi. Većina kritosjemenjača (Rosaceae, Asteraceae...) posjeduje upravo ovakav tip cvjetova.

Zigomorfni cvjetovi su cvjetovi kroz koje je moguće povući samo jednu ravninu simetrije. Takvi cvjetovi se često nazivaju i monosimetrični. Biljne vrste iz porodice Fabaceae i Lamiaceae imaju zigomorfne cvjetove.

Disimetrični cvjetovi su cvjetovi kroz koje je moguće provući isključivo dvije ravnine simetrije. Ovaj tip cvjetova je rjeđi u biljnom svijetu, a primjer biljne vrste s takvim cvjetovima je mindušica (*Dicentra spectabilis* (L.) Lem.).

Asimetrični cvjetovi su cvjetovi kroz koje nije moguće provući nikakvu ravninu simetrije. Biljne vrste s takvim cvjetovima su dosta rijetke, a jedna od njih je kana (*Cana indica* L.).



Slika 149. Simetrija cvjetova

(slika preuzeta sa: <https://www.researchgate.net/publication/11161303>)

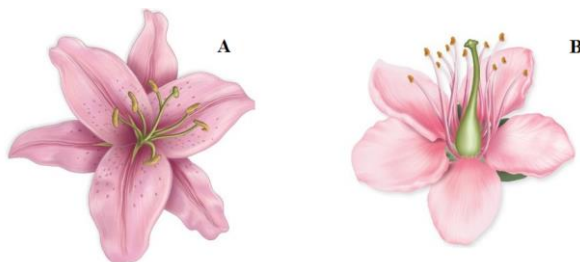
Razlike u građi cvijeta između monokotiledonih i dikotiledonih biljaka

Između monokotiledonih i dikotiledonih biljaka postoje značajne razlike s obzirom na građu cvijeta.

Vizualno prva uočljiva razlika između cvjetova monokotiledonih i dikotiledonih biljaka se odnosi na izgled cvjetnog omotača (perijanta). Kod tipičnog cvijeta dikotiledone biljke cvjetni omotač je jasno raščlanjen na čašicu i krunicu koji se po boji i obliku pripadajućih listova razlikuju (heterohlamidni perijant), što nije slučaj kod cvjetova monokotiledonih biljaka gdje su svi listići

koji čine cvjetni omotač jednaki po boji i obliku (perigon ili homohlamidan perijant). Nadalje, cvjetovi kod dikotiledonih biljaka su peteročlani ili rjeđe četveročlani (časića i krunica sastavljena od pet ili četiri listića), a kod monokotiledonih tročlani, četveročlani ili rjeđe dvočlani, ali nikad peteročlani (slika 150).

Postoji bitna razlika i u građi gineceja i andreceja. Monokotiledone biljke imaju u cvijetu najčešće šest prašnika, postavljenih u dva kruga po tri, dok im je ginecej sinkarpan, sastavljen iz tri plodnička listića. Dikotiledone biljke imaju različiti broj prašnika u cvijetu, ali je za svaku biljnu vrstu taj broj stalan, dok im ginecej može biti monokarpan, sinkarpan ili apokarpan.



Slika 150. Šematski prikaz građe cvijeta monokotiledone (A) i dikotiledone biljke (B) (slika preuzeta sa: <https://www.linkedin.com/pulse/monocot-vs-dicot-plants-dr-tohid-nooralvandi>)

Specifične morfološke pojave vezane uz građu cvjetova

Specifične morfološke pojave koje se vezuju uz građu cvjetova su: kleistogamija, pelorija, kauliflorija, heterostilija i pseudantij.

Kleistogamija je pojava obrazovanja zatvorenih cvjetova usporedno s otvorenim cvjetovima na biljci. Kleistogamni cvjetovi su sitni, neugledni i obično su smješteni u donjem dijelu stabljike. Budući da se nikada ne otvaraju, oprašuju se autogamno, te kao rezultat navedenog stvaraju plod i sjeme. Primjer biljnih vrsta koje uz otvorene cvjetove obrazuju i klesitogamne zatvorene cvjetove su: dlakava ljubičica (*Viola hirta* L.) i kikiriki (*Arachis hypogaea* L.).

Pelorija je pojava promjene građe pojedinog cvijeta na biljci u odnosu na ostale, odnosno odstupanje građe nekog cvijeta od tipične građe cvijeta za tu biljku. Takav cvijet se naziva peloričan, a smatra se da njegovo obrazovanje ima genetičku osnovu, no da je potaknuto faktorima iz okoline, što znači da biljke mogu, ali i ne moraju stvarati pelorične cvjetove. Pojava pelorije je čest slučaj kod pojedinih biljnih vrsta iz porodice Lamiaceae i Scrophulariaceae. Konkretno, livadna kadulja (*Salvia pratensis* L.) ima sposobnost da uz svoje zigomorfne cvjetove stvara u vršnom dijelu stabljike aktinomorfni cvijet. Također, i biljna vrsta crveni naprstak (*Digitalis purpurea* L.) može u svom vršnom dijelu stvoriti pelorični cvijet koji se u velikoj mjeri razlikuje u odnosu na ostale cvjetove te biljke (slika 151.). Pretpostavka je da takvi cvjetovi zbog

veće otvorenosti i u pravilu ljepšeg izgleda bolje privlače kukce oprašivače, pa se pojava pelorije može smatrati i određenim oblikom prilagodbe biljke na specifične uvjete staništa u kojima obitava.

Kauliflorija je pojava razvijanja cvjetova iz pupova pozicioniranih na deblu i starijim granama, a karakteristična je uglavnom za neka tropska drveća kao što su kakaovac (*Theobroma cacao* L.) ili judino drvo (*Cercis siliquastrum* L.) (slika 152.). Razlozi zbog čega dolazi do kauliflorije još nisu u potpunosti razjašnjeni; neki smatraju da je to znak nedovoljne razvijenosti biljke jer su fotosintetski listovi jako udaljeni od reproduktivnih organa što je osobina primitivnih biljaka, dok neki smatraju da je kauliflorija jedan vid adaptacije biljke na specifične uvjete življenja, a s ciljem omogućavanja boljeg oprašivanja te širenja biljne vrste.



Slika 151. Pelorija (crveni naprstak)

Slika 152. Kauliflorija (judino drvo)

(slika 151. preuzeta sa https://bs.wikipedia.org/wiki/Cvjetna_simetrija, slika 152. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xmofo>)

Heterostilija je pojava kada se na različitim individuama iste biljne vrste nalaze različiti tipovi cvjetova s obzirom na odnos visine prašnika i žiga tučka. Pojedine individue iste biljne vrste imaju u svojim cvjetovima visoko izdignuti žig tučka i niske prašnike, a pojedine obrnuto (nisko postavljen žig tučka i visoko postavljene prašnike). U oba navedena slučaja mogućnost samooprašivanja je svedena na minimum, pa se stoga heterostilija može smatrati važnim mehanizmom kojim biljke sebi osiguravaju alogamiju (unakrsnu oplodnju) što posljedično povećava i mogućnost stvaranja novih kombinacija nasljednih svojstava. Heterostilija je karakteristična za jagorčevinu (*Primula veris* L.) i heljdu (*Fagopyrum esculentum* Moench.), premda se javlja i kod nekih biljnih vrsta iz porodice Boraginaceae, Linaceae, Menyanthaceae, Oleaceae, Polygonaceae i Santalaceae.

Pseudantij je pojava kada čitava cvat izgleda kao jedan cvijet, a sam naziv pseudantij dolazi od grčke riječ pseudos (lažan) i anthos (cvijet). Primjer pseudantija su glavičaste cvati kod biljnih vrsta iz potporodice Asteroideae, gdje periferni cvjetovi glavice podsjećaju na latice, a središnji cvjetovi u cvati na prašnike.

5.2.1.2. Cvjetne formule i dijagrami

Cvjetne formule

Cvjetne formule predstavljaju prikaz strukture cvijeta korištenjem niza definiranih simbola, slova i brojeva, a imaju za cilj na jednostavan način predočiti osnovne karakteristike cvijeta. Na osnovu ispravnog čitanja cvjetne formule, moguće se je na vrlo brz način upoznati s karakteristikama cvijeta te biljke, ali često i porodice kojoj ta biljka pripada. U skladu s tim, cvjetne formule imaju veliku taksonomsku važnost te su stoga često u upotrebi u naučnoj literaturi, posebno među botaničarima.

Prikaz strukture cvijeta cvjetnim formulama započeo je još u 19. stoljeću, a prvi autori koji su ih uveli bili su Cassel 1820. i Marcijev 1828. godine. S boljim upoznavanjem građe cvijeta, nadopunjavale su se i cvjetne formule, ali na način da se nisu mijenjale niti značenja do tada korištenih simbola ili slova u formuli, niti njihov redoslijed unutar formule. Poznatiji kreatori nadopuna u pisanju cvjetnih formula su naučnici Prenner, Sattler, Judd, Subrahmanyam i Rosypal.

Prvo pravilo kod pisanja cvjetnih formula je da se na početku navodi oznaka za simetriju cvijeta koja je za zigomorfni cvijet $\uparrow$, za aktinomorfni $*$, a za disimetrični $\leftrightarrow$. Zavisno od autora, koriste se i drugačije oznake za navedene pojmove pa je tako moguće naići na cvjetne formule u kojima se zigomorfni cvijet označava sa $\cdot$, aktinomorfni sa $\oplus$, a disimetrični sa $+$.

Nakon oznake za simetriju cvijeta slijede velika slova u formuli, a njihova uloga je da prikažu strukturu osnovnih dijelova cvijeta. Pri tome se iza svakog slova obavezno stavlja broj koji označava iz koliko se članova pripadajući strukturni dio cvijeta sastoji.

Slova korištena u formuli i njihova značenja su sljedeća:

- P - perigon (homohlamidni perijant),
- K - calix (čашica, čашka),
- C - corolla (krunica, vjenčić),
- A - androeceum (andrecej),
- G - gynoeceum (ginecej).

Ukoliko članovi nekog strukturnog dijela cvijeta čine više krugova, onda se njihov broj predstavlja u vidu sabiraka (na primjer ako je broj prašnika koji čine andrecej 10 i pri tome su prašnici poredani u dva kruga s pet prašnika, onda iza slova A neće ići broj 10 već oznaka 5+5). U slučaju da je broj članova koji grade određeni strukturni dio cvijeta iznad 10 onda se umjesto broja navodi oznaka ∞ (beskonačno), a u slučaju da je taj broj promjenjiv, onda se iza slova navodi raspon između mogućih broja članova (na primjer 1-5). Ako su članovi određenog strukturnog dijela biljke reducirani, tj. nema ih, onda se iza slova koji označava taj strukturni dio stavlja broj 0.

U formuli se mogu nalaziti i posebne oznake koje ukazuju na neke specifičnosti u građi cvijeta. Tako na primjer oznaka (...) znači da su članovi nekog strukturnog dijela cvijeta srasli, a oznaka [...] znači da je srastanje ostvareno između članova različitih strukturnih dijelova cvijeta. Položaj plodnika u cvijetu također ima specifično obilježavanje pa se tako oznakom $\underline{G}$ označava nadcvjetan plodnik, oznakom -G- sredcvjetan plodnik i oznakom $\bar{G}$ podcvjetan plodnik.

Seksualnost cvjetova se označava sljedećim oznakama: oznaka ♀ ukazuje na dvospolni (hermafroditan) cvijet, oznaka ♂ na muški cvijet, a oznaka ♀ na ženski cvijet. Oznake seksualnosti se obično postavljaju na početku formule, nakon ili prije oznake za simetriju cvijeta, s tim da se često oznaka za hermafroditni cvijet ne navodi, već se to podrazumijeva ukoliko nije navedena oznaka za jednospolni cvijet u formuli.

Primjeri cvjetnih formula za pojedine biljne vrste su prikazani u tabeli 1.

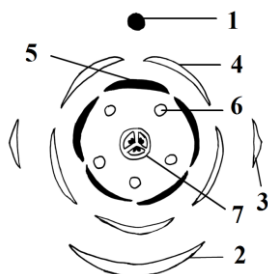
Tabela 1. Prikaz cvjetnih formula za određene biljne vrste i njihovo značenje

Biljna vrsta	Cvjetna formula	Značenje
<i>Centaurea montana</i> L. (Asteraceae)	* $K_{(5)}[C_{(5)}A_5]G_{(2)}$	aktinomorfn, pentamerni cvijet, lapovi srasli, latice srasle, srasli su i prašnici s laticama, ginecej sinkarpan iz dvije karpale, plodnik nadcvjetan
<i>Robinia pseudoacacia</i> L. (Fabaceae)	$\uparrow K_{(5)}C_5A_{(9)+1}G_1$	zigomorfni cvijet, čašicu čini 5 sraslih lapova, krunicu 5 latica, broj prašnika u cvijetu je 10 (9 sraslo, 1 slobodan), ginecej monokarpan
<i>Prunus domestica</i> L. (Rosaceae)	* $K_5C_5A_{\infty}G_{-1}$	aktinomorfn cvijet, pentamerni cvijet, listići čašice i krunice slobodni, broj prašnika iznad 10, ginecej monokarpan, plodnik sredcvjetan
<i>Laurus nobilis</i> L. (Lauraceae)	* $P_{(4)}A_{8-12}$	aktinomorfn cvijet, homohlamidni perijant sastavljen iz 4 srasla listića, muški jednospolni cvijet, broj prašnika u cvijetu od 8 do 12
<i>Lamium maculatum</i> L. (Lamiaceae)	$\uparrow K_{(5)}[C_{(5)}A_4]G_{(2)}$	zigomorfni cvijet, čašicu čini 5 sraslih lapova, a krunicu 5 sraslih latica, broj prašnika u cvijetu 4, prašnici srasli s laticama, ginecej sinkarpan izgrađen iz dvije karpale
<i>Ranunculus acris</i> L. (Ranunculaceae)	* $K_5C_5A_{\infty}G_{\underline{\infty}}$	aktinomorfn, pentamerni cvijet, listići čašice i krunice slobodni, broj prašnika u cvijetu iznad 10, ginecej izgrađen iz više od 10 karpala, plodnik nadcvjetan

Cvjetni dijagrami

Cvjetni dijagrami predstavljaju grafički prikaz strukture cvijeta gdje svaki korišteni simbol ima tačno određeno značenje. Vrlo često se cvjetni dijagram definira i kao projekcija cvijeta okomito na njegovu osovinu. U naučnoj literaturi se cvjetni dijagrami pojavljuju nešto kasnije u odnosu na cvjetne fomule (krajem 19. stoljeća), a smatra se da je prvi autor cvjetnih dijagrama njemački botaničar August Wilhelm Eichler.

Značenje pojedinih simbola u cvjetnim dijagramima prikazano je na slici 153.



Slika 153. Cvjetni dijagram: (1) oznaka položaja cvijeta, (2) brakteja, (3) brakteola, (4) lapovi, (5) latice, (6) prašnici, (7) ginecej (slika preuzeta sa: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bl%C3%BCtendiagramm_Beiispiel.png)

Kao što je iz priložene slike vidljivo, listići čašice se unutar cvjetnog dijagrama označavaju lukovima, kao i krunični, ali su oni nešto uži i obavezno su tamno obojani. Prašnici se predstavljaju kao presjek neotvorene antere, a ginecej kao presjek plodnika jednog ili svih tučkova u cvijetu. Ako se u cvijetu nalaze prašnici koji nemaju sposobnost stvaranja polena (staminodije) prikazuju se tačkama u krugu prašnika. Nadalje, ako su cvjetni dijelovi međusobno srasli, onda se njihovi simboli na cvjetnom dijagramu povezuju tankim linijama. Na vrhu dijagrama se crta obojeni kružić ukoliko je riječ o bočno postavljenom cvijetu o odnosu na stabljiku, a u slučaju da je cvijet terminalan, kružić se ne stavlja. Postoji i niz drugih simbola koji imaju svoja značenja u cvjetnom dijagramu: tako se na primjer izgubljeni fertilni dijelovi predstavljaju oznakom (...), a izgubljeni dijelovi perijanta isprekidanom linijom. Moguće je prikazati i smjer monosimetrije velikom strelicom.

Cvjetni dijagram ima istu ulogu kao i cvjetna formula, a to je na jednostavan način predočiti osnovne karakteristike cvijeta. Prednost cvjetnog dijagrama u odnosu na cvjetnu formulu je u tome što cvjetni dijagram omogućava pregled rasporeda cvjetnih dijelova unutar cvijeta, a nedostatak je što kod cvjetnog dijagrama njegovo razumijevanje uveliko ovisi o crtačkim sposobnostima autora dijagrama, posebno kada je riječ o prikazu andreceja i gineceja.

5.2.1.3. Cvati i njihova klasifikacija

Cvjetovi se na biljci mogu nalaziti pojedinačno ili u skupinama. Ukoliko se nalaze u skupinama, onda se takva tvorevina naziva cvat ili cvast. Morfološki gledano, cvat je dio izdanka biljke koji na svojim ograncima nosi cvjetove, a ističe se kao posebna cjelina na biljci. Na cvatima listova u pravilu nema, a ako ih i ima riječ je o pricvjetnim listićima.

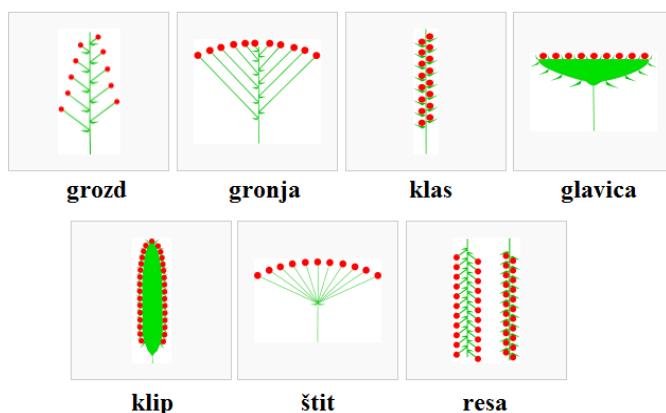
S obzirom na način granjanja cvjetne osovine, cvati se dijele na monopodijalne i simpodijalne. Monopodijalne (racemozne) cvati imaju glavnu osovinu cvati koja jeste ili nije razgranata, no uvijek je duža i jače razvijena u odnosu na bočne ogranke. Simpodijalne (cimozne, račvaste) cvati su okarakterizirane jačim razvojem bočnih ogranaka u odnosu na glavnu (ishodišnu) osovinu cvati koja rano prekida sa rastom.

5.2.1.3.1. Monopodijalne cvati

Unutar monopodijalnih cvati postoje jednostavne i složene monopodijalne cvati, a razlika između njih je vezana uz stupanj grananja glavne osovine cvati. Kod jednostavnih monopodijalnih cvati nije prisutno grananje glavne osovine cvati, dok kod složenih jeste. Neovisno da li je riječ o jednostavnim ili složenim monopodijalnim cvatima, cvjetovi koji se nalaze na njima mogu, ali i ne moraju imati cvjetnu dršku. Oni koji nemaju nazivaju se sjedećim cvjetovima.

Jednostavne monopodijalne cvati

Jednostavnim monopodijalnim cvatima pripadaju: grozd, gronja, klas, klip, resa, štit i glavica (slika 154.).



Slika 154. Šematski prikaz izgleda jednostavnih monopodijalnih cvati (slika preuzeta sa <http://sl.wikipedia.org/wiki/Socvetje>)

Grozd. Osnovna karakteristika ove vrste cvati je da joj je osovina cvati izdužena i da se na njoj nalaze naizmjenično poredani cvjetovi s cvjetnim

drškama koje su približno iste dužine. Grozd je cvat karakteristična za većinu biljnih vrsta iz porodice Fabaceae i Brassicaceae.

Gronja. Ova vrsta cvati je po rasporedu cvjetova vrlo slična grozdu. Razlika je samo u tome što se cvjetovi na osovini cvati nalaze na cvjetnim drškama različitih dužina. Gornji cvjetovi na osovini imaju kraće cvjetne drške, za razliku od donjih cvjetova s dužim cvjetnim drškama. Mnoge biljne vrste iz porodice Rosaceae imaju cvat gronju (jabuka, kruška, trešnja, višnja).

Klas. Klas je cvat s izduženom osovinom na kojoj se nalaze sjedeći cvjetovi (cvjetovi bez cvjetnih drški). Ova vrsta cvati je karakteristična za većinu biljaka iz porodice Plantaginaceae, Orchidaceae i Cyperaceae.

Klip. Po rasporedu cvjetova na osovini, klip je cvat vrlo slična klasu. Cvjetovi su također bez cvjetnih drški, ali je osovina cvati izrazito zadebljala. Cvat u vidu klipa prisutna je kod kukuruza.

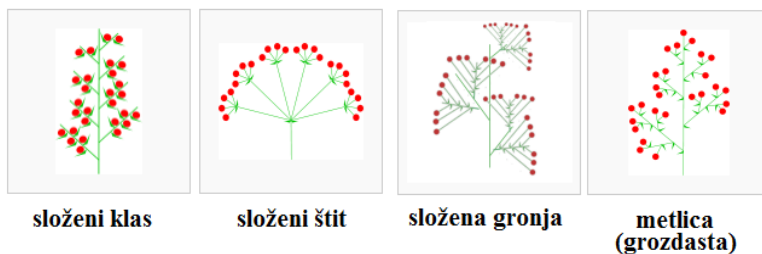
Resa. Resa je cvat s visećom (padajućom) osovinom cvati. Ova vrsta cvati je karakteristična za biljne vrste lijesku, orah i brezu.

Štit. Osovina ove vrste cvati je jako skraćena i s njenog vrha polaze cvjetovi s cvjetnim drškama približno iste dužine. Štit je cvat karakteristična za jaglac, te neke biljne vrste iz porodice Liliaceae (bijeli luk, crveni luk).

Glavica. Glavica ima skraćenu i zadebljalu osovinu cvati na kojoj se nalaze sjedeći cvjetovi. Osovina može biti eliptično ispupčena (bijela i crvena djetelina) ili tanjirasta (kod biljnih vrsta iz porodice Asteraceae).

Složene monopodijalne cvati

Složene monopodijalne cvati imaju razgranatu glavnu osovinu cvati i u pravilu su sastavljene od više jednostavnih cvati. U složene monopodijalne cvati spadaju: složeni klas, složeni štit, složena gronja i metlica (slika 155.).



Slika 155. Šematski prikaz izgleda složenih monopodijalnih cvati
(slika preuzeta sa: <http://sl.wikipedia.org/wiki/Socvetje>)

Složeni klas. Složeni klas je cvat sastavljena od više jednostavnih klasova koji polaze s glavne osovine cvati. Ova cvat je karakteristična za pšenicu, raž, ječam te za mnoge druge pripadnike porodice Poaceae.

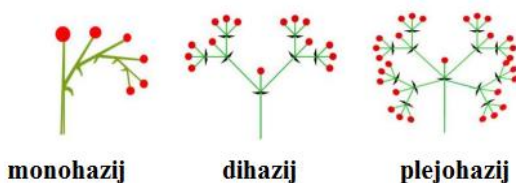
Složeni štit. Ova cvat je sastavljena od više jednostavnih štitova koji polaze s glavne osovine cvati. Mrkva, peršun, celer i mnoge druge biljke iz porodice Apiaceae imaju cvjetove sakupljene u cvat složeni štit.

Složena gronja. Složena cvat je cvat kod koje glavna osovina cvasti nosi spiralno raspoređene gronje. Složena gronja karakteristična je cvat kod gloga.

Metlica. Metlica je cvat s karakterističnom dužom osovinom cvati i kraćim bočnim osovinama na kojima se nalaze ili klasovi (klasasta metlica) ili grozdovi (grozdasta metlica). Klasasta metlica je prisutna kod biljnih vrsta iz roda Avena, Poa, Oryza, a grozdasta kod jorgovana i vinove loze.

5.2.1.3.2. Simpodijalne cvati

Simpodijalne (cimozne, račvaste) cvati imaju jače razvijene bočne osovine cvati u odnosu na glavnu, ishodišnu osovinu cvati. Kod simpodijalnih cvati glavna os vrlo rano završava rast donošenjem cvijeta, a zatim se ispod tog cvijeta razvija jedan ili više bočnih ogranaka (krakova) koji također nose cvijet ili cvjetove. Ovisno o tome koliko se bočnih ogranaka razvija ispod ishodišne osovine razlikuje se: jednokraki cvat (monohazij), dvokraki cvat (dihazij) i višekraki cvat (plejohazij) (slika 156.).



Slika 156. Šematski prikaz izgleda simpodijalnih cvati
(slika preuzeta sa: <http://sl.wikipedia.org/wiki/Socvetje>)

Monohazij. Kod ove vrste simpodijalne cvati glavnu os cvati vrlo rano završava rast donošenjem cvijeta, a zatim se ispod tog cvijeta razvija jedan bočni ogranak koji je jače razvijen u odnosu na glavnu os i koji također donosi cvijet. Bočni ogranak se dalje može nastaviti razgranjivati po istom principu, tako da u konačnici ova vrsta cvati može sadržavati mnogo cvjetova. Monohazij je cvat karakteristična za neke biljne vrste iz porodice Boraginaceae (*Symphytum officinale* L., *Myosotis arvensis* (L.) Hill.).

Dihazij. Dihazij je cvat kod koje se ispod cvijeta na glavnoj osovini razvijaju dva bočna ogranka koji donose cvijet ili cvjetove. Ova cvat je prisutna kod nekih biljnih vrsta iz porodice Caryophyllaceae i Lamiaceae.

Plejohazij. Plejohazij (polihazij) je cvat kod koje se ispod cvijeta na glavnoj osovini razvija više od dva bočna ogranka koji donose cvijet ili cvjetove. Ova cvat je karakteristična za mnoge biljne vrste iz porodice Euphorbiaceae.

5.2.2. Oprašivanje

Oprašivanje je proces koji prethodi oplodnji i stvaranju sjemena, a odnosi se na prenošenje polena (muških spolnih gameta) s jednog cvijeta na žig tučka istog ili drugog cvijeta ako je riječ o kritosjemenjačama, odnosno direktno na sjemene zametke ako je riječ o golosjemenjačama.

Dva osnovna načina oprašivanja su samooprašivanje (autogamija) i stranooprašivanje (alogamija).

Samooprašivanje

Samooprašivanje predstavlja proces prenošenja polena s jednog cvijeta na žig tučka istog cvijeta. Ovaj tip oprašivanja nije poželjan, jer ga prati samooplođenje (autogamija) gdje je manja mogućnost izmjene genetskog materijala, a što za posljedicu ima stvaranje potomstva slabije nasljedne osnove. Iz tih razloga su mnoge biljne vrste tokom svoje evolucije razvile različite mehanizme pomoću kojih sprječavaju ili značajno umanjuju mogućnost samooprašivanja. Takvi mehanizmi su: heterostilija, dihogamija, herkogamija i autosterilnost ili samoinkompatibilnost.

Heterostilija je oblik dimorfizma gdje se cvjetovi unutar iste biljne vrste značajno razlikuju s obzirom na odnos visine prašnika i žiga tučka. U pojedinim cvjetovima je žig tučka visoko uzdignut u odnosu na prašnike, dok je u drugim žig tučka iznimno nisko pozicioniran u odnosu na visinu prašnika. U jednom i drugom slučaju učinak heterostilije je isti, a to je smanjivanje mogućnosti da polen cvijeta dođe na žig tučka istog cvijeta.

Dihogamija je također mehanizam koji uveliko onemogućuje samooplodnju, a zasniva se na vremenski nepodudarnom sazrijevanju muških i ženskih reproduktivnih organa unutar istog cvijeta. Pojava kada prašnici, preciznije muške spolne gamete, sazrijevaju ranije u odnosu na jajnu stanicu ženskog gametofita naziva se protoandrija, dok se pojava kada jajne stanice ili u širem kontekstu tučkovi ranije sazrijevaju u odnosu na prašnike naziva protoginija. Protoandrija je karakteristična za mnoge biljne vrste iz porodice Apiaceae, Asteraceae i Campanulaceae, dok je protoginija karakteristična za biljne vrste iz porodice Araceae i Plantaginaceae.

Herkogamija predstavlja značajno prostorno razdvajanje muških i ženskih reproduktivnih organa unutar istog cvijeta, a s ciljem da se oprašivaču kukcu onemogući da bude istovremeno u kontaktu s prašnicima i tučkom. To razdvajanje može biti manifestirano razlikama u visinama spolnih organa (na primjer kod jaglaca) ili razlikama u njihovoj fizičkoj udaljenosti unutar istog cvijeta (na primjer kod perunike). Iz navedenog proizlazi da je dihogamija oblik herkogamije, ali se ona zbog učestalosti pojavljivanja u biljnom svijetu izdvaja kao poseban mehanizam kojim biljka umanjuje mogućnost samooprašivanja.

Mehanizam autosterilnosti je također važan mehanizam kojeg koriste pojedine cvjetajuće biljke kako bi isključile ili barem umanjile mogućnost samooplodnje. Određena genetička istraživanja su otkrila da je autosterilnost kod cvjetajućih biljaka kontrolirana najčešće jednim genskim lokusom multialelnog tipa nazvanim S-lokus. U slučaju da muške spolne gamete (polen) nose isti S-lokus kao i žig tučka, polenova cijev se neće razviti, te shodno tome neće ni doći do samooplodnje.

U biljnom svijetu postoje i biljke gdje samooprašivanje te posljedično samooplodnja prevladava kao oblik spolnog razmnožavanja biljaka. Takav slučaj je prisutan kod kikirikija (*Arachys hypogaea* L.) i dlakave ljubičice (*Viola hirta* L.) gdje se uz otvorene cvjetove javljaju i zatvoreni (kleistogamni) cvjetovi u kojima je samoprašivanje jedini mogući način oprašivanja. Neovisno o navedenim primjerima, samooprašivanje kod cvjetnica je vrlo rijetka pojava, a ako se i dogodi novonastale sjemenke su slabo klijave i s malom mogućnosti adaptacije i aklimatizacije.

Stranooprašivanje

Stranooprašivanje tj. prenošenje polena (muških spolnih gameta) s jednog cvijeta na žig tučka drugog cvijeta je mnogo češći način oprašivanja u biljnom svijetu, a kod jednospolnih cvjetova je jedino i moguće. Ako se oprašivanje obavlja između različitih cvjetova iste individue onda se takvo oprašivanje naziva susjedsko oprašivanje ili geitonogamija, a ako se obavlja između cvjetova različitih biljnih jedinki iste vrste onda se radi o ksenogamiji.

Stranooprašivanje se prema činiocima koji sudjeluju u prenošenju polena s jednog cvijeta na žig tučka drugog cvijeta može razvrstati na nekoliko tipova: anemofilija, zoofilija, hidrofilija i umjetno oprašivanje.

Anemofilija podrazumijeva oprašivanje cvjetova uz pomoć vjetra, a biljke koje se tako oprašuju nazivaju se anemofilne.

Osnovne karakteristike anemofilnih biljaka (orah, lijeska, breza...) su da stvaraju velike količine polena, da taj polen nije ljepljiv već brašnaste konzistencije gdje su polenova zrna slobodna i jasno odvojena jedna od drugih, da su im prašničke niti u cvijetu vrlo gibljive i osjetljive na svako potresanje, te da su im polenova zrna vrlo lagana kako bi ih vjetar mogao odnijeti na što veću udaljenost.

Anemofilne biljke također imaju i specifičnu građu cvijeta koja se manifestira razmjerno velikom površinom žiga tučka koji je često i ljepljiv kako bi na sebe mogao prihvatiti polen, te izostankom ili slabijim razvojem cvjetnog omotača kako bi se što manje ometao put polena do žiga tučka. Vrlo čest slučaj je da anemofilne biljke cvjetaju prije prolistavanja, što je također u službi omogućavanja lakšeg pristupa polenu do žiga tučka drugog cvijeta.

Zoofilija je tip stranooprašivanja koje se obavlja uz pomoć životinja, a biljke čiji se cvjetovi na taj način oprašuju nazivaju se zoofilne. U okviru zoofilije se razlikuje entomofilija (uz pomoć insekata), malakofilija (uz pomoć puževa) i ornitofilija (uz pomoć ptica).

U umjerenim klimatskim područjima prijenosnik polena s jednog cvijeta na drugi je u pravilu neki insekt (kukac) pa se sve biljke koje imaju takav način oprašivanja nazivaju entomofilne biljke.

Osnovne karakteristike entomofilnih biljaka je da su njihovi cvjetovi građeni na način da privuče kukca, što podrazumijeva da su atraktivnog izgleda (jarkih boja latica, privlačnog oblika ili specifičnog mirisa) i da kukcima nude izvor hrane (nektar). Nektar je slatki sok bogat šećerima, a izlučuje se putem posebnih žlijezda, tzv. nektarija koje mogu biti smještene na različitim mjestima u cvijetu, ali i izvan njega. Ponekad i pojedini dijelovi cvijeta (prašnici ili laticice) mogu biti preobraženi u nektarije.

Postoji i niz drugih načina putem kojih su entomofilne biljke stvorile uvjete za privlačenje i zadržavanje kukaca na svojim cvjetovima. Tako na primjer biljne vrste iz porodice Lamiaceae (usnjače) imaju specifičnu dvousnatu građu krunice, gdje donja usna sastavljena od dvije laticice predstavlja 'sletnu stazu' za kukce, dok biljne vrste iz porodice Araceae (kobljaci) imaju cvjetove preobražene u lovke putem kojih neko vrijeme zadržavaju kukce, a sve s ciljem da se polen 'zakači' za njihovu površinu. Kada se kukci oslobode, oni posjećuju druge cvjetove, no pri tome na svojoj površini nose polen iz prethodnog cvijeta što stvara idealne preduvjete za ostvarenje oplodnje.

Definitivno najinteresantniji primjer entomofilije se događa kod smokve gdje se muški i ženski cvjetovi nalaze unutar zatvorenog razraslog cvjetnog izdanka, pa te cvjetove budući da cvjetaju iznutra ne može oprašiti vjetar, ali niti kukci izuzev smokvine ose. Smokva ne može svoje cvjetove oprašiti bez tih osa, dok osa te cvjetove koristi za odlaganje svojih jajašaca, pa se može konstatirati da smokva i osa žive u nekoj vrsti simbioze.

Za oprašivanje i oplodnju entomofilnih biljaka od velike je važnosti da njihov polen obiluje ljepljivim tvarima, što omogućuje da se polenova zrna drže zajedno i da se u razmjerno velikoj količini prenose insektima. Često polenova zrna na svojoj vanjskoj ovojnici imaju i različite izrasline koje olakšavaju prihvaćanje polena za tijelo insekta. Dakle, građa i konzistencija polenovih zrna znatno varira od jedne biljne vrste do druge, a što je prvenstveno u vezi s načinom oprašivanja tih biljaka.

Kod entomofilnih biljaka cvjetovi često izlučuju i različite mirisne tvari kojim privlače kukce. Ponekad ti mirisi ne moraju biti privlačni čovjeku, što je slučaj kod kozličina (biljne vrste iz roda *Arisarum*) gdje cvjetovi jako zaudaraju i smrde. Navedena prilagodba je nastala tokom evolucije zbog težnje biljke da joj čovjek kao biće koje ne vrši oprašivanje ne prilazi.

Malakofilija je tip oprašivanja koji je vrlo rijedak u biljnom svijetu, a podrazumijeva oprašivanje cvjetova uz pomoć puževa. Sve biljne vrste koje se oprašuju na taj način imaju nizak habitus s cvjetovima smještenim na maloj visini od površine zemlje. Puževi kad prelaze preko cvjetova, lijepe polen na sebe te ga svojom kretnjom prenose na druge cvjetove. Jedna od biljnih vrsta čiji se cvjetovi oprašuju uz pomoć puževa je kopitnjak (*Asarum europaeum* L.).

U tropskim i suptropskim krajevima vektori, odnosno prijenosnici polena s jednog cvijeta na žig tučka drugog cvijeta su često ptice, a biljke čiji se cvjetovi oprašuju uz pomoć njih nazivaju se ornitofilne. Cvjetovi ornitofilnih biljaka razlikuju se u velikoj mjeri od entomofilnih. Ornitofilni cvjetovi nemaju nikakve mirise, ali su im zato krunice vrlo živih i blještavih boja, a u sebi sadrže i obilje nektara kako bi privukli ptice.

Hidrofilija je prenošenje polena s jednog cvijeta na žig tučka drugog cvijeta uz pomoć strujanja vode, a ovaj vid oprašivanja je karakterističan za vodene biljke. U okviru hidrofilije razlikuje se površinska i dubinska hidrofilija; površinska podrazumijeva da se polen distribuira na površinu vode kojeg potom pasivno strujanje vode odvodi do cvijeta druge biljke, dok dubinska hidrofilija podrazumijeva da se cjelokupan tok oprašivanja odvija pod vodom. Površinska hidrofilija je dosta češća pojava i karakteristična je za biljne vrste iz roda *Hydrilla*, *Callitriche*, *Ruppia*, *Elodea* i *Vallisneria*, dok je dubinska hidrofilija karakteristična za biljne vrste iz roda *Najas*. Kod navedenih biljnih vrsta polenova zrnca imaju veću gustoću u odnosu na gustoću tekućine u kojoj se nalaze pa kao takva tonu, no prilikom tonjenja postoji mogućnost da dođe do oprašivanja drugih cvjetova iste ili različite biljke.

Umjetno oprašivanje predstavlja prijenos polena s prašnika jednog cvijeta na žig tučka drugog cvijeta posredstvom čovjeka.

Ovaj način oprašivanja je sastavni dio različitih tehnika u oplemenjivanju bilja i izuzetno je važan za poljoprivredu i društvo u cjelini jer se zahvaljujući njemu dobijaju novi kultivari ili hibridi poljoprivrednih kultura s boljim kvalitativnim i kvantitativnim osobinama. Koliki je značaj umjetnog oprašivanja, odnosno oplemenjivanja bilja u poljoprivredi, najbolje pokazuje podatak da je prije stotinjak godina prinos pšenice u prosjeku iznosio oko 1 t/ha, a da je danas taj prinos otprilike pet puta veći. Vrlo slična je situacija i s prinosom ostalih žitarica. Zahvaljujući umjetnom oprašivanju, odnosno oplemenjivačima bilja i kvalitet biljaka je izuzetno poboljšan, pa tako danas postoje kultivari šećerne repe koji u svojim podzemnim dijelovima sadrže preko 20 % šećera, dok je prije par desetljeća taj postotak bio oko 10 %.

Uzevši u obzir sve navedeno s pravom se može reći da je umjetno oprašivanje utkalo put savremenoj poljoprivrednoj proizvodnji, ali i olakšalo prehranu kompletnog čovječanstva.

5.2.3. Oplodnja

Proces oplodnje podrazumijeva stapanje muške i ženske spolne gamete s ciljem stvaranja sjemena, tj. omogućavanja daljnjeg širenja vrste.

Nakon dolaska polenovog zrna na žig tučka cvjetova kritosjemenjača, odnosno na mikropilu sjemenog zametka cvjetova golosjemenjača slijedi klijanje polenovog zrna što se smatra prvim korakom u oplodnji. Klijanje polena se odvija na način da vegetativna stanica unutar polenovog zrna krene naglo rasti usljed čega dolazi do pucanja vanjske ovojnice polena (egzine) na tačno određenom mjestu. Kroz taj otvor unutrašnji sadržaj polenovog zrna izlazi prema vani te se obrazuje polenova cijev. Stvaranje polenove cijevi od presudnog je značaja za oplodnju cvjetova sjemenjača jer upravo njeno formiranje i prodiranje do sjemenog zametka omogućuje kontakt između muških spolnih gameta i stanica ženskog gametofita, odnosno oplodnju. Za ostvarenje ovog čina nije potrebna voda, što predstavlja ključnu razliku u oplodnji između sjemenjača i papratnjača kojima je voda neophodna u procesu stapanja muške i ženske spolne stanice.

Sljedeći korak u oplodnji se odnosi na prodiranje polenove cijevi direktno u nucelus sjemenog zametka ako je riječ o cvjetovima golosjemenjača, odnosno prodiranje polenove cijevi kroz vrat tučka do sjemenog zametka ako je riječ o cvjetovima kritosjemenjača.

Daljnji tok oplodnje u cvjetovima golosjemenjača se odvija na sljedeći način: (1) u dodiru polenove cijevi s opnom ženskog gametofita dolazi do pucanja polenove cijevi te izlivanja sadržaja polena u ženski gametofit; (2) prva muška spolna stanica oplodi jajnu stanicu, dok druga obično propada; (3) iz oplodene jajne stanice razvija se embrij buduće biljke, a iz čitavog sjemenog zametka sjeme, koje leži otvoreno na plodnom listu.

Oplodnja u cvjetovima kritosjemenjača je u osnovi slična, a sam tok odvijanja je sljedeći: (1) proključala polenova cijev koja nosi dvoje muške spolne stanice (gamete) ulazi u sjemeni zametak ili kroz mikropilu (porogamija) ili kroz neki drugi dio sjemenog zametka, najčešće kroz halazu (aporogamija); (3) kada polenova cijev proдре u sjemeni zametak, a naknadno i u ženski gametofit, dolazi do njenog pucanja te posljedičnog ispuštanja dviju muških spolnih stanica; (4) prva muška spolna stanica (gameta) oplodi jajnu stanicu što dovodi do stvaranja embrija, a druga oplodi sekundarnu stanicu ženskog gametofita što dovodi do obrazovanja endosperma sjemena; (5) na taj način iz sjemenog zametka smještenog u plodniku tučka nastaje embrij i endosperm koji zajedno sa sjemenom ljuskom (nastala iz ovoja sjemenog zametka) čine sjeme biljke, dok iz ostalih dijelova plodnika nastaje perikarp (omotač ploda).

Iz priloženog opisa se može vidjeti da je za kritosjemenjače karakteristična dvostruka oplodnja, te da sjeme ostaje zatvoreno u plodniku, što nije slučaj s golosjemenjačama.

Načini oplodnje s obzirom na oblik i pokretljivost gameta

Ovisno o obliku gameta i njihovoj pokretljivosti razlikuje se više načina načina oplodnje: hologamija, izogamija i anizogamija.

Hologamija je način oplodnje koji je karakterističan samo za neke jednostanične alge, a podrazumijeva spajanje dviju jednostaničnih algi. Osnovna karakteristika hologamije je da ulogu gameta i gametangija vrši cijeli organizam.

Izogamija predstavlja oplodnju pri kojoj se spajaju morfološki jednake, ali fiziološki (seksualno) različite gamete. Ovaj način oplodnje je karakterističan za primitivnije organizme (niže alge i gljive).

Anizogamija predstavlja oplodnju pri kojoj se spajaju morfološki i fiziološki različite gamete. Postoji nekoliko tipova anizogamije, ovisno o pokretljivosti i morfološkim razlikama između muških i ženskih spolnih gameta. Tako na primjer kod pojedinih zelenih algi je prisutan tip anizogamije u kojem dolazi do stapanja muških i ženskih gameta koje se ne razlikuju po pokretljivosti (i muške i ženske gamete su pokretne) ali se razlikuju po veličini (muške su u pravilu desetak puta manje), dok je kod pojedinih crvenih algi prisutan tip anizogamije gdje su muške i ženske gamete nepokretne, ali su muške također dosta manje u odnosu na ženske gamete. Poseban oblik anizogamije je oogamija u kojoj se ženska velika nepokretna gameta oplođuje pomoću male pokretne muške gamete. U biljnom svijetu oogamija se javlja kod određenih algi (Ochrophyta, Charophyta), te kod mahovina i paprati. Sjemenjače (cvjetnice) imaju poseban oblik oogamije gdje su gamete nepokretne unutar gametofita, ali se pokretljivost muških spolnih gameta ostvaruje zahvaljujući obrazovanju polenove cijevi koja sa sobom nosi muške gamete (manje veličine) i doprema ih do ženskih spolnih gameta (veće veličine) smještenih u sjemenom zametku.

Specifične pojave vezane uz oplodnju

Kod cvjetnica ponekad dolazi do odstupanja od klasičnog modela oplodnje čije je osnovno obilježje da se u sjemenom zametku kao rezultat oplodnje stvara sjeme koje unutar sebe sadrži jedan embrij. U specifične pojave koje odstupaju od opisanog modela spadaju poliembrionija, apomiksis i partenokarpija.

Poliembrionija. U biljnom svijetu se ponekad pojavljuju slučajevi da u jednom sjemenu ima više razvijenih embrija. Navedena pojava se naziva poliembrionija, a do nje može doći spolnim i nespornim putem. Sporno uzrokovana poliembrionija nastaje u uvjetima kada se u jednom sjemenom zametku razvije više ženskih gametofita (embrijskih vrećica) ili kada se u jednom ženskom gametofitu oplode dvije jajne stanice. Nespornim putem uzrokovana poliembrionija podrazumijeva da je više embrija u jednom sjemenu nastalo ili iz sinergida i antipoda ženskog gametofita ili iz nekih drugih stanica sjemenog zametka bez prethodnog oplođenja.

Apomiksis. Apomiksis je skupni naziv za sve vidove obrazovanja embrija bez oplodnje. Ovisno iz kojeg dijela sjemenog zametka se takav embrij zametne, razlikuje se više tipova apomiksisa: partenogeneza, apogamija, aposporija i adventivna embrionija.

Partenogeneza predstavlja obrazovanje embrija iz neoplođene jajne stanice. Embriji koji se obrazuju partenogenetski, mogu imati haploidni ili diploidni broj hromosoma, ovisno o tome da li je neoplođena jajna stanica iz koje je nastao embrij prethodno doživjela redukcijsku diobu ili ne. U skladu s tim razlikuje se haploidna i diploidna partenogeneza. Haploidna partenogeneza je uočena kod duhana, tatule, maslačka, oraha te kod biljnih vrsta iz roda *Hieracium* i *Alchemilla*, dok je diploidna partenogeneza dosta rjeđa pojava, a uočena je kod biljne vrste *Ficus hirta* Vahl. Zanimljivost vezana uz partenogenezu je da su partenogenetski obrazovani embriji klijavi i da se iz sjemena s takvim embrijima obrazuju jedinke istovjetne svojstvima biljke od koje je sjeme uzeto.

Apogamija podrazumijeva obrazovanje embrija iz sinergida, antipoda ili nekih drugih stanica ženskog gametofita, ali nikada iz jajne stanice. Ovakav razvoj embrija je uočen kod uskolisne bokvice (*Plantago lanceolata* L.) i slatkog luka (*Allium odorum* L.).

Aposporija predstavlja obrazovanje embrija iz stanica sjemenog zametka izvan ženskog gametofita (embrijske vrećice). Kod aposporije se embrij obrazuje ili iz stanica nucelusa sjemenog zametka koje nisu preobražene u embrijsku vrećicu ili iz stanica ovoja (integumenata) sjemenog zametka.

Adventivna embrionija podrazumijeva obrazovanje embrija iz stanica sjemenog zametka u kojem uopće nije došlo do razvoja i formiranja ženskog gametofita (embrijske vrećice).

Partenokarpija. Partenokarpija predstavlja proces obrazovanja plodova bez oplodnje. Plodovi obrazovani partenokarpno su vrlo lako prepoznatljivi jer kada se otvore u njima u pravilu ne postoje sjemenke. Kod velikog broja poljoprivrednih kultura partenokarpija je prirodna pojava kao na primjer kod različitih kultivara paradajza, krastavaca, ananasa te agruma. Takav oblik partenokarpije se naziva vegetativna partenokarpija.

Izuzev vegetativne, postoji stimulativna i lažna partenokarpija. Stimulativna partenokarpija podrazumijeva da je za obrazovanje partenokarpnih plodova neophodan neki stimulator, na primjer tretman cvjetova nekim hormonom rasta ili slično. Lažna partenokarpija je oblik obrazovanja plodova koji u sebi sadrži sjemenke, ali su one zakržljale jer su u ranoj fazi svog razvoja abortirale. Ovaj oblik partenokarpije se genetski promatrano ne može ni smatrati partenokarpijom jer je u njima došlo do oplodnje, pa se iz tih razloga i naziva lažna partenokarpija ili stenospermokarpija.

5.2.4. Sjeme

Sjeme je reproduktivni biljni organ prisutan samo kod sjemenjača, a nastaje iz sjemenog zametka, poslije oplodjenja. U golosjemenjača, sjemeni zameci i razvijene sjemenke se nalaze na otvorenom plodnom listu, dok su u kritosjemenjača zatvorene plodničkim listovima, tj. smješteni su u unutrašnjem dijelu ploda. Svrha stvaranja sjemena je omogućiti stvaranje novih jedinki, odnosno rasprostiranje biljne vrste.

Osnovni dijelovi sjemena su embrij ili klica, hranjivo tkivo ili endosperm i sjemena ljuska ili sjemenjača. Embrij nastaje mitotskim dijeljenjem zigote koja je prethodno nastala kao rezultat spajanja prve gamete muškog gametofita i jajne stanice ženskog gametofita, dok endosperm uglavnom nastaje kao rezultat spajanja druge gamete muškog gametofita i sekundarne stanice ženskog gametofita. U sjemenima pojedinih biljaka (biljne vrste iz porodice Fabaceae) hranjive tvari prelaze u kotiledone embrija, pa endosperma u takvim sjemenima praktički nema. Sjemena ljuska je periferni dio sjemena, razvija se iz integumenata nucelusa sjemenog zametka (ovoj oko nucelusa), a primarna zadaća joj je zaštita sjemena od nepovoljnih vanjskih utjecaja.

Ponekad sjeme može sadržavati i posebne dodatke koji nisu tipični dijelovi sjemena, a svrha im je da olakšaju rasprostiranje sjemena u prirodi. Tako na primjer sjemena pojedinih biljaka (biljne vrste iz roda *Asclepias*, *Salix* i *Epilobium*) imaju na svojoj periferiji dlake koje doprinose lakšem raznošenju sjemenki vjetrom, a neke (biljne vrste iz roda *Pinus* i *Zanonia*) imaju posebna krilca koja služe istoj svrsi. Kod biljnih vrsta iz roda *Taxus* i *Euonymus* sjemena su obavijena posebnim sočnim ovojem kako bi se privukle životinje, dok neke imaju na svojim sjemenkama posebne hranjive privjeske koji mravima služe kao hrana pa ih skupljaju i tako raznose. Vodene biljke često kao dio sjemena imaju dodatak u vidu mjehura koji im olakšava kretanje vodom (lopoč), dok biljne vrste iz roda *Orchis*, *Orobanche* i *Pyrola* imaju izuzetno lagane sjemenke kako bi se lakše rasprostirale vjetrom.

5.2.4.1. Embrij

Embrij predstavlja začetak nove biljke, odnosno biljku u stadiju mirovanja. Sastoji se od kotiledona (embrijskih listića ili supki), pupa ili plumule, te korjenčića ili radikule. Donji dio embrija, od kotiledone do vrha radikule, naziva se hipokotil, dok se gornji dio embrija, od kotiledone do vrha plumule, naziva epikotil.

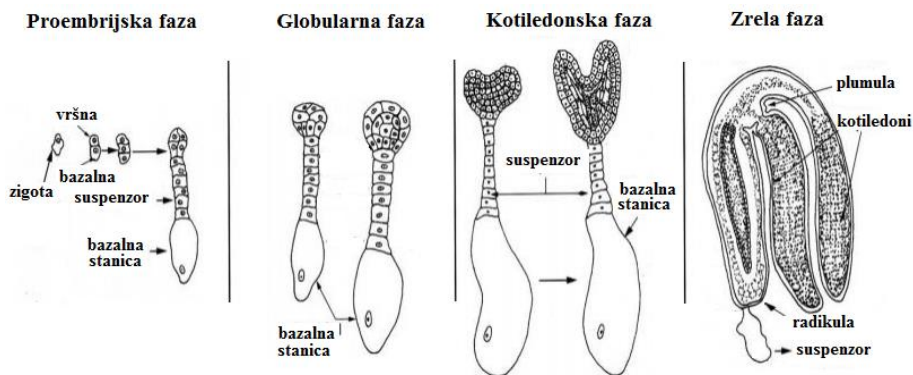
Plumula je smještena na vršnom dijelu epikotila, a predstavlja nakupinu meristemskih stanica čijom se diobom i diferenciranjem razvija kompletan izdanak, odnosno nadzemni dio biljke. Na nasuprotnom kraju embrija, preciznije na vršnom dijelu hipotila nalazi se radikula koja također predstavlja nakupinu meristemskih stanica, ali njihovom diobom i diferenciranjem nastaje korijen biljke. Kotiledoni su embrijski listići i zauzimaju najveću površinu biljnog

embrija. Uloga im je da iz endosperma crpe hranu za razvoj embrija sve do momenta dok biljka ne razvije prave listove, no u slučajevima kada sjeme nema endosperma, onda kotiledoni i sami služe kao izvor hrane. Embrij može sadržavati jednu ili više kotiledona, što predstavlja važan taksonomski karakter kod razlikovanja kritosjemenjača.

Embrij nastaje iz oplodene jajne stanice (zigote ili oospore). Vrijeme potrebno za obrazovanje embrija iz zigote (oplodene jajne stanice) se znatno razlikuje među biljnim vrstama. Kod pšenice na primjer dioba jajne stanice nastupa tri dana poslije oplodnje, dok kod mrazovca početak diobe jajne stanice nastupa tek četiri do pet mjeseci nakon njenog oplodjenja. Interesantno je da se kod većine biljaka prije počne dijeliti oplodena sekundarna stanica ženskog gametofita iz koje će nastati endosperm nego zigota iz koje će nastati embrij. Postoje biljke (Orchidaceae) kod kojih uopće ne dolazi do formiranja endosperma i kod njih embrij ispunjava čitavu unutrašnjost sjemena.

Obrazovanje embrija dikotiledonih biljaka. Obrazovanje embrija dikotiledonih biljaka započinje diobom oplodene jajne stanice pri čemu nastaje jedna veća i jedna manja stanica (slika 157.). Veća stanica je orijetirana prema mikropili sjemenog zametka i naziva se vršna, a manja je orijentirana prema halazi sjemenog zametka i naziva se bazalnom stanicom (proembrijska faza).

Nakon toga slijedi nekoliko uzastopnih dioba bazalne stanice što za posljedicu ima formiranje višestanične embrijske drške (suspensora) u kojoj je najdonje pozicionirana stanica najveća. Dok traje formiranje suspensora počinje se dijeliti i vršna stanica i to tri puta, pa u konačnici od nje nastaje osam stanica tj. osmostanični stadij embrija (globularna faza).



Slika 157. Šematski prikaz obrazovanja embrija dikotila
(slika preuzeta sa: https://ccelms.ap.gov.in/adminassets/docs/23042020082414-Know_More_Embryology-converted)

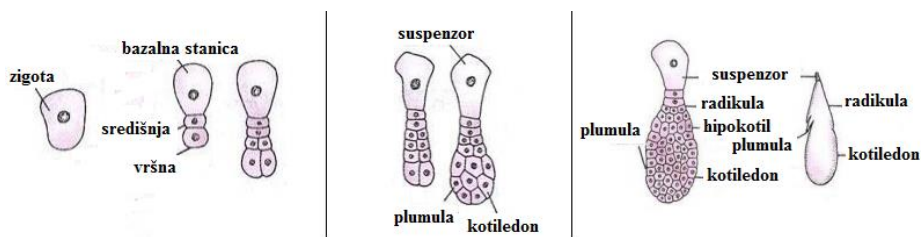
Uzastopnim diobama četiriju gornjih stanica embrija nastaju kotiledoni i epikotil uključujući i plumulu, a diobom donjih četiri stanice nastaje hipokotil, ali ne i radikula (kotiledonska faza). Tokom ove faze razvoja embrija dolazi i do

izduživanja stanica suspenzora što za posljedicu ima guranje embrija u unutrašnjost endosperma. Stanica suspenzora naslonjena na embrij se potom dijeli na dvije stanice i to gornju stanicu hipofizu koja se pridružuje embriju i donju stanicu koja se pridružuje suspenzoru. Trostrukom diobom stanice hipofize nastaje osam stanica od kojih donje četiri predstavljaju ishodište za nastajanje radikule, a gornje četiri uglavnom služe kao ishodište za stvaranje buduće kaliptre (korijenove kape).

Tijelo ovako formiranog embrija je u početku loptasto no postepeno izduživanjem stanica prelazi u izduženiji oblik na kojem se mogu jasno razlikovati plumula i kotiledoni u gornjem dijelu embrija, odnosno radikula u donjem dijelu embrija (zrela faza).

Opisani model obrazovanja embrija je najčešći način obrazovanja embrija kod dikotiledonih biljaka, ali nije i jedini. Tako na primjer kod biljnih vrsta iz porodice Nymphaeaceae uopće nema razvoja suspenzora tj. embrijske drške, dok je kod biljnih vrsta iz porodice Rubiaceae i Fabaceae suspensor poprilično dugačak.

Obrazovanje embrija monokotiledonih biljaka. Obrazovanje embrija monokotiledonih biljaka također započinje diobom oplodene jajne stanice pri čemu prvo nastaje dvostanična, a zatim i trostanična končasta tvorevina (proembrij) na kojoj se jasno razlikuju tri stanice: izrazito krupna bazalna stanica, te središnja i vršna stanica. Bazalna stanica se dalje ne dijeli već svojim izduživanjem formira veći dio embrijske drške (suspenzora), dok se ostale dvije dijele i to tako da uzastopnim diobama vršne stanice nastaje kotiledon, a diobom središnje stanice plumula, epikotil, hipokotil, radikula i ostatak suspenzora. Radi ovakvog načina diobe i obrazovanja dijelova embrija, plumula u embriju monokotiledonih biljaka nije postavljena vršno kao kod embrija dikotiledonih biljaka već lateralno (slika 158.).



Slika 158. Šematski prikaz obrazovanja embrija monokotila
(slika preuzeta sa: https://ccelms.ap.gov.in/adminassets/docs/23042020082414-Know_More_Embryology-converted)

Prethodno opisani model obrazovanja embrija je prisutan je kod biljne vrste *Sagittaria sagittifolia* L., ali i velikog broja ostalih monokotiledonih biljaka. Međutim, pojedine monokotiledone biljke imaju nešto drugačiji način obrazovanja embrija, pa se tako na primjer kod pripadnika porodice Araceae

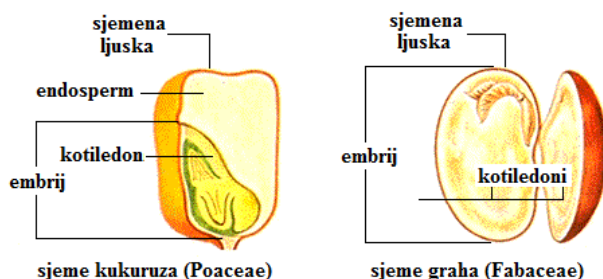
uopće ne razvija suspenzor, dok suprotno tome biljne vrste iz porodice Orchidaceae imaju znatno jače razvijen suspenzor u odnosu na regije embrija.

Ako se pogledaju razlike u načinu obrazovanja i građi embrija između monokotiledonih i dikotiledonih biljaka, onda se može konstatirati da su ključne razlike sljedeće: (1) kod dikotiledonih biljaka embrijska drška (suspenzor) se formira višestrukom diobom bazalne stanice koja je prethodno nastala diobom zigote, dok kod monokotiledonih biljaka embrijska drška nastaje izduživanjem bazalne stanice, a ne njenom diobom, (2) kod dikotiledonih biljaka diobom vršne stanice koja je prethodno nastala diobom zigote nastaju svi dijelovi embrija, ali ne i radikula, dok kod monokotiledonih biljaka diobom vršne i središnje stanice koje su prethodno nastale diobom zigote nastaju svi dijelovi embrija, (3) embrij dikotiledone biljke sadrži u pravilu dva kotiledona, a embrij monokotiledone jedan kotiledon, što je jedan od ključnih taksonomskih karaktera kod razlikovanja kritosjemenjača.

5.2.4.2. Endosperm

Endosperm predstavlja hranjivo tkivo sjemena iz kojeg embrij crpi hranu potrebnu za svoje klijanje, ali i za početni razvoj mlade biljčice. U golosjemenjača endosperm nastaje prije oplodnje (haploidni endosperm), dok se u skrivenosjemenjača razvija nakon oplodnje uzastopnim diobama oplođene sekundarne stanice ženskog gametofita koja je triploidna iz razloga jer je nastala kao rezultat spajanja muške gamete i sekundarne stanice ženskog gametofita nastale stapanjem dviju ženskih gameta. Kod biljne vrste *Nuphar polysepala* Engelm. (lokvanj) prisutan je diploidni endosperm, a nastao je diobama primarne stanice endosperma koja je prethodno nastala kao rezultat spajanja muške spolne gamete iz polena i samo jedne gamete iz ženskog gametofita.

Endosperm može zauzimati veći dio sjemena, što je slučaj kod biljnih vrsta iz porodice Poaceae. Nasuprot tome, biljne vrste iz porodice Fabaceae i Brassicaceae u svojim sjemenima uopće nemaju obrazovan endosperm jer ga embrijski listići (kotiledoni) odmah na početku svog razvoja u cijelosti apsorbiraju (slika 159.).



Slika 159. Šematski prikaz sjemena s endospermom i bez njega
(slika preuzeta sa: <http://excitingscience5.wikispaces.com>)

Orhideje, odnosno biljne vrste iz porodice Orchidaceae, u svom sjemenu također nemaju endosperm, no kod njih je i kotiledon slabo razvijen, što su ključni razlozi slabe klijavosti njihovih sjemena.

Postoje i biljne vrste koje umjesto endosperma kao hranjivo tkivo u sjemenu imaju perisperm. Ovo hranjivo tkivo je vegetativnog porijekla i u suštini predstavlja neutrošene stanice nucelusa sjemenog zametka. Sjeme sa perispermom kao hranjivim tkivom je karakteristično za biljne vrste iz porodice Caryophyllaceae. Interesantan detalj vezan uz hranjivo tkivo sjemena je da pojedine biljne vrste u svom sjemenu mogu sadržavati endosperm i perisperm. Takve biljne vrste su crni biber (*Piper nigrum* L.) i đumbir (*Zingiber officinale* Roscoe).

Hemijski sastav endosperma može značajno varirati, a o tome uveliko ovisi sam izgled, ali i tekstura endosperma. Najveći udio u sastavu endosperma uglavnom otpada na škrob, no i mnoge druge hranjive tvari, kao što su proteini, masti, ulja, celuloza i hemiceluloza mogu biti sastavni dio endosperma. Ako u endospermu kao hranjiva tvar prevladava škrob, što je slučaj kod žitarica, onda je tekstura takvog endosperma brašnasta. Nasuprot tome, ukoliko u endospermu kao hranjiva tvar prevladava mast i ulje, što je slučaj kod sjemena ricinusa i kokosa, onda je tekstura takvog endosperma masna i ljepljiva. Postoje i biljne vrste (neke palme) koje u endospermu svog sjemena akumuliraju velike količine celuloze i hemiceluloze. Njihov endosperm je izrazito tvrd, gotovo da poprima okoštalu formu.

Izuzev što je endosperm bitan za klijanje sjemena i početni razvoj mlade biljke, on je ponekad i primarni razlog kultiviranja i uzgoja pojedinih biljki. Tako se na primjer većina žitarica uzgaja kako bi se iz endosperma njihovog sjemena dobilo brašno potrebno za proizvodnju kruha (hljeba) i drugih pekarskih proizvoda, dok se na primjer endosperm sjemena ječma koristi za proizvodnju slakovine iz koje se potom fermentacijom proizvodi pivo. Posebno široku primjenu ima endosperm sjemena kokosa kako u ishrani ljudi, tako i u prehrambenoj industriji, a poznato je i da se mnoge biljne vrste poput ricinusa ili chia biljke uzgajaju zbog masti i ulja sadržanih u endospermu njihovih sjemena.

Obrazovanje endosperma. Kod kritosjemenjača endosperm u pravilu nastaje uzastopnim mitotskim diobama oplođene sekundarne stanice ženskog gametofita koja je prethodno nastala stapanjem jedne muške i dvije ženske gamete (triploidni endosperm). Ovisno o tome da li je pri tim diobama usklađena brzina diobe jedara s brzinom stvaranja pregradnih stijenki između jedara razlikuje se više načina obrazovanja endosperma: jedarno obrazovanje, stanično ili celularno obrazovanje i intermedijerno ili helobijalno obrazovanje.

Jedarno obrazovanje endosperma podrazumijeva način obrazovanja u kojem je brzina diobe jedara puno veća od brzine stvaranja pregradnih stijenki, što za posljedicu ima stvaranje velikog broja jedara koji se raspoređuju uz rubni sloj sjemenog zametka. Tek nakon njihovog raspoređivanja slijedi stvaranje

pregradnih stijenki između jedara te obrazovanje stanica endosperma. Ovakav način obrazovanja endosperma je karakterističan za biljne vrste s krupnom i širokom embrijskom vrećicom u sjemenom zametku (biljke monokotiledone i općenito biljke čiji listići cvjetnog omotača nisu srasli).

Stanično obrazovanje endosperma je način obrazovanja u kojem brzina stvaranja pregradnih stijenki prati brzinu diobe jedara, pa se kao rezultat toga odmah nakon diobe jedara formiraju i stanice endosperma. Ovakav način obrazovanja endosperma je karakterističan za biljne vrste čija embrijska vrećica u sjemenom zametku ne zauzima veliki prostor (uglavnom biljke sa koripetalnom krunicom tj. sa sraslim laticama).

Helobijalno obrazovanje endosperma se javlja kod malog broja biljaka (biljne vrste iz reda Alismatales), a osnovna karakteristika mu je da je jedna polovina ovakvog endosperma nastala jedarnim, a druga polovina staničnim putem. Navedeno razdijeljivanje u načinu obrazovanja endosperma započinje odmah nakon mitotske diobe primarne (majčinske) stanice endosperma u dvije nove stanice, pri čemu prva novonastala stanica služi za obrazovanje endosperma jedarnim, a druga za obrazovanje endosperma staničnim putem.

5.2.4.3. Sjemeni ljuska

Sjemeni ljuska ili sjemenjača predstavlja ovoj oko jezgre sjemeni tj. oko embrija i endosperma. Može nastati iz integumenata nucelusa sjemenog zametka ili iz integumenta što je češći slučaj, a primarna uloga joj je zaštita jezgre sjemeni od nepovoljnih vanjskih utjecaja. Shodno toj ulozi, stanice koje grade sjemenjaču su u pravilu čvrste i elastične sa stijenkama koje su u većoj ili manjoj mjeri lignificirane ili suberinizirane. Čvrstoća sjemenjače je važna kako bi jezgra sjemeni bila zaštićena od ozljeda, a elastičnost kako pri rastu stanica embrija ne bi odmah došlo do pucanja sjemeni. Postoje izuzeci od navedenog pravila, a odnose se na sjemenke trajno obavijene perikarpom tj. omotačem ploda. Kod njih je sjemeni ljuska jako tanka, nije elastična i nema čvrstu strukturu, a biljne vrste koje posjeduju takve sjemenjače u svojim sjemenima su trave, žitarice, te neke voćarske kulture kao što su breskva, badem i šljiva.

Kod pojedinih biljnih vrsta sjemenjača može na sebi imati različite dodatke koji olakšavaju rasprostiranje sjemeni. Takav slučaj je prisutan kod biljnih vrsta iz porodice Orchidaceae čije sjemeni ljuske na sebi imaju tvorevine nalik zračnim mjehurima, a njihova svrha je da olakšaju rasprostiranje sjemeni putem vjetra. Slično tome, sjemeni pojedinih biljnih vrsta posjeduju sjemenjaču obraslu različitim dlakama, bodljama ili drugim sličnim tvorevinama. Takva sjemeni imaju veću moć prijanjanja za kožu životinja, a samim time i veću mogućnost rasprostiranja.

Kod pojedinih biljnih vrsta kao što su lan ili bokvica sjemenjača u dodiru s vodom vrlo brzo prelazi u sluz. Svrha ovakve preobrazbe sjemenjače je duže

zadržavanje vode u sjemenu što stvara dobre preduvjete za lakše klijanje embrija kada se za to steknu svi potrebni uvjeti.

Pojedine biljne vrste imaju vrlo atraktivno obojanu sjemenjaču što je također u službi lakšeg rasprostiranja sjemenki. Takva sjemenjača je prisutna u sjemenkama graha.

5.2.4.4. Morfološke i fiziološke karakteristike sjemena

Sjemena biljaka se među sobom značajno razlikuju, kako po veličini, tako po obliku, boji i masi, što u prvom redu ovisi o biljnoj vrsti kojoj sjeme pripada.

Veličina i masa sjemena. Većina biljnih vrsta posjeduje sjemena veličine od nekoliko milimetara do nekoliko centimetara, no postoje i biljne vrste kod kojih je veličina sjemena znatno manja ili znatno veća od navedenih vrijednosti. Tako na primjer biljne vrste iz porodice Orchidaceae imaju izuzetno sitna sjemena, što je slučaj i s biljnim vrstama iz roda *Centurium*, *Hypericum* i *Digitalis*. Nasuprot tome, postoje biljne vrste kod kojih je sjeme izuzetno velikih dimenzija, pa samim time i velike mase (iznad 15 kg). Gotovo sve biljne vrste iz roda *Cocos* (kokosi) imaju takva sjemena.

Tamo gdje su sjemena sitna i male mase, produkcija sjemena po biljci je izuzetno velika, što se može smatrati jednim od oblika adaptacije biljke na uvjete staništa u kojima se nalazi. Naime, biljke su tokom evolucije tražile različite načine opstanka na određenim staništima; neke su to činile na način da su razvijale velik i snažan habitus, pa su shodno tome duže egzistirale, a neke su to činile produkcijom velikih količina sjemena što je omogućilo brže širenje te biljne vrste, ali je životni vijek takvih biljaka u pravilu bio kratak. Evolucija biljaka je neupitno išla u različitim smjerovima zavisno od genoma biljke i utjecaja okoline na taj genom. Pri tome je prirodna selekcija dala prednost onim jedinkama koje su imale bolja adaptivna svojstva, odnosno veću mogućnost prilagodbe na uvjete staništa u kojima su se te jedinke nalazile.

Oblik sjemena. Oblik sjemena može biti loptast, elipsoidan, stožast, izdužen, valjkast, nitast..., ali je uvijek karakterističan za određenu biljnu vrstu.

Oblik sjemena u velikoj mjeri ovisi o načinu stvaranja samog sjemena unutar plodnika. Tamo gdje je u plodniku smješteno puno sjemenih zametaka stvarat će se i puno sjemena pa će oni tokom svog rasta dodirivati jedne druge i posljedično poprimati različite verzije spljoštenih oblika.

Sjemena tokom svog rasta mogu biti izložena i višestrukim pritiscima: jednim pritiskom od susjednih sjemena, a drugim od ruba plodnika, pa takva sjemena u pravilu s jedne strane imaju ovalan oblik, a s druge udubljen (sjemenke graha). Ukoliko sjemena tokom svog razvoja u plodniku nemaju nikakav pritisak, oblik takvih sjemena je u pravilu okruglast (sjeme graška).

Boja sjemena. Boja sjemena je također specifična osobina svake biljne vrste, a ponekad i nižih sistematskih jedinica; podvrste i varijeteta. Kada su poljoprivredne kulture u pitanju, boja sjemena može biti i specifičnost pojedine sorte ili hibrida. Kod određivanja boje sjemena treba imati u vidu da gotovo nikada nisu svi dijelovi sjemena jednako obojani, pa tako na primjer endosperm ima jednu boju, a sjemena ljuska potpuno drugu. Neovisno o kojem dijelu sjemena je riječ, boja tog dijela sjemena ovisi o njegovom hemijskom sastavu. Tako na primjer ukoliko je endosperm bijele boje pretpostavka je da je građen od ugljikohidrata, ukoliko je poluproziran pretpostavka je da proteini prevladavaju u endospermu, a ukoliko je blago žute ili zelene boje pretpostavka je da u endospermu prevladavaju masti i ulja. Hemijska struktura i boja endosperma jasno ukazuje i na njegovu konzistenciju pa su tako endospermi gdje prevladavaju ugljikohidrati brašnaste (bijeli endosperm), endospermi gdje prevladavaju proteini staklaste (poluprozirni endosperm), a endospermi gdje prevladavaju masti i ulja guste konzistencije (žuti ili zeleni endosperm). Boja sjemene ljuske također značajno varira od jedne biljne vrste do druge, što je neupitno rezultat specifičnosti njenog hemijskog sastava. Interesantno je da boja sjemene ljuske može znatno varirati i unutar jedne vrste. Primjer biljne vrste za koju je karakterističan izrazito izrazito veliki raspon boja sjemene ljuske je grah (*Phaseolus vulgaris* L.).

Fiziološke karakteristike sjemena. Fiziološke karakteristike sjemena odnose se u prvom redu na klijavost sjemena i energiju klijanja sjemena. Klijavost sjemena podrazumijeva procentualnu zastupljenost sjemenki koje su normalno isključale u propisanim laboratorijskim uvjetima i u propisanom vremenskom roku, a energija klijavosti podrazumijeva procentualnu zastupljenost sjemenki koje su isključale u kraćem roku od onoga koji je propisan za klijavost određene vrste. Veće vrijednosti navedenih parametara ukazuju na potencijalno veću sposobnost sjemena da nikne iz tla te da iz njega nastane odrasla individua, no to ne znači da će se navedeno i ostvariti ukoliko drugi uvjeti potrebni za početak klijanja i rast klijanaca nisu zadovoljeni (odgovarajuća svjetlost, temperatura, količina vode...).

Na kvalitet sjemene značajno utječu i drugi faktori: (1) zdravstveno stanje sjemena (prisutnost ili odsutnost štetoina poput insekata, nematoda, bakterija, gljivica i virusa), (2) čistoća sjemena (zastupljenost neželjenih tvari u sjemenu poput sjemena drugih usjeva ili korova ili raznih oblika prljavštine) i (3) stupanj oštećenosti sjemena (sjemena oštećena mehaničkim putem ili mrazom mogu značajno umanjiti klijavost i kvalitet sjemena).

Važan parametar u ocjenjivanju kvaliteta sjemena je njegov genetski kvalitet. Samo genetski kvalitetna sjemena mogu producirati individue s poželjnim proizvodnim osobinama zbog kojih se te biljke i uzgajaju i koje navedene osobine svojim daljnjim reproduciranjem mogu prenijeti na potomstvo.

5.2.5. Plodovi i njihova klasifikacija

Plod je reproduktivni biljni organ koji se poslije oplodjenja razvija iz plodnika i isključivo je obilježje kritosjemenjača. U širem kontekstu značenja, plod se može definirati i kao preobraženi plodnik koji u svojoj unutrašnjosti zatvara sjeme s namjerom da ga štiti, ali i da mu omogući rasprostiranje kada bude fiziološki zrelo.

Dijelovi ploda izvan sjemena predstavljaju plodov omotač ili perikarp. U izgradnji perikarpa sudjeluje plodnik, no ponekad u njegovoj izgradnji uz plodnik sudjeluju i drugi dijelovi cvijeta (cvjetna loža, cvjetni omotač). Dijelovi ploda koji nisu nastali iz plodnika se jednim imenom nazivaju akcesorije.

Među plodovima postoje velike razlike, a u skladu s tim i brojne klasifikacije. U botaničkoj klasifikaciji najčešće se primjenjuje klasifikacija plodova po Becku koja kao glavni parametar klasifikacije uzima mjesto i način nastajanja plodova. Po toj klasifikaciji, plodovi se dijele na jednostavne (monantokarpne) i složene (poliantokarpne) plodove. Jednostavni plodovi su nastali iz jednog cvijeta, a složeni iz cijele cvati.

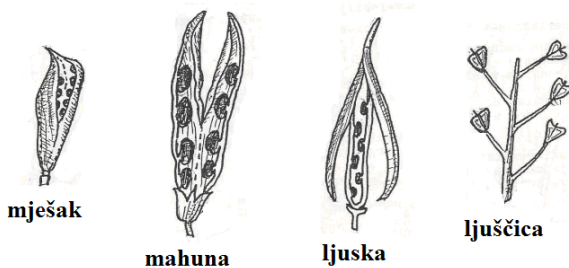
5.2.5.1. Jednostavni (monantokarpni) plodovi

U okviru jednostavnih (monantokarpnih) plodova razlikuju se pojedinačni (posebni) i zbirni plodovi. Pojedinačni (posebni) plodovi su plodovi nastali iz cvijeta u kojem se nalazi jedan tučak izgrađen iz jednog ili više plodničkih listića (monokarpan ili sinkarpan gineceji), a zbirni plodovi su plodovi nastali također iz jednog cvijeta, ali koji u sebi sadrži više tučaka (apokarpan gineceji).

5.2.5.1.1. Pojedinačni (posebni) plodovi

Pojedinačni plodovi se s obzirom na način oslobađanja sjemenke (sjemenki) dijele na pucajuće i nepucajuće.

Pucajući plodovi su plodovi sa sušnim, kožastim ili odrvenjelim perikarpom koji se u vrijeme sazrijevanja ploda otvara i oslobađa sjeme bez opadanja ploda sa biljke. U pucajuće plodove spadaju mješak, mahuna, čahura, ljuska i ljuščica (slika 160.).



Slika 160. Šematski prikaz pojedinačnih pucajućih plodova - ilustracija Prof. dr. Ljubomir Mišić

Nepucajući plodovi su plodovi s perikarpom koji se u vrijeme sazrijevanja ne otvara i ne oslobađa sjeme, već plod padne čitav s biljke. Prema konzistenciji perikarpa nepucajući plodovi se dijele na sušne i sočne. U sušne nepucajuće plodove se ubrajaju orašica, ahenija, pšeno, šizokarp i merikarp, a u sočne nepucajuće plodove se ubrajaju bobica i koštunica.

Pojedinačni pucajući plodovi

Mješak. Mješak ili folikulus je višesjemeni plod u čijoj izgradnji sudjeluje monokarpni ginecej. Nakon sazrijevanja sjemenki ovaj tip ploda se otvara i to jednim uzdužnim šavom. Mješak je plod karakterističan za neke biljne vrste iz porodice Ranunculaceae (kukurijek, jedić...).

Mahuna. Mahuna je, kao i mješak, višesjemeni plod u čijoj izgradnji sudjeluje monokarpni ginecej. Osnovna razlika u odnosu na mješak je ta što se mahuna za vrijeme sazrijevanja otvara s dva uzdušna šava. Postoje i iznimke; mahuna se kod kikirikija ne otvara, a kod esparzete je mahuna jednosjemena. Biljne vrste iz porodice Fabaceae se vrlo često nazivaju i mahunarke upravo iz razloga jer posjeduju plod mahunu.

Čahura (kapsula, tobolac). Čahura je plod u čijoj izgradnji sudjeluje sinkarpan ginecej. Način otvaranja čahure za vrijeme sazrijevanja nije jedinstven kod svih biljnih vrsta koje imaju ovaj tip ploda. Kod tatule čahura se otvara po uzdužnim šavovima, kod bokvice pomoću poklopca, kod maka porama, a kod jaglaca i kukolja zupcima.

Ljuska. Ljuska je poseban oblik čahure, što znači da i u njegovoj izgradnji sudjeluje sinkarpan ginecej, ali izgrađen isključivo iz dva plodnička listića. Specifičnost ljuske je u njenom obliku gdje je dužina ploda u pravilu dva do tri puta veća od širine. Ljuska je plod karakterističan za biljne vrste iz porodice Brassicaceae.

Ljuščica. Ljuščica je isto poseban oblik čahure, a po svojoj anatomskej građi je vrlo slična ljuski jer je ginecej iz kojeg nastaje ovaj plod također sinkarpan i izgrađen iz dva plodnička listića. Između ljuske i ljuščice postoji bitna razlika u vanjskom izgledu ploda. Kod ljuščice je dužina ploda približno istovjetna širini, što nije slučaj kod ljuske gdje je dužina ploda nekoliko puta veća od širine. Neke biljne vrste iz porodice Brassicaceae kao što su tarčuzak i hren imaju plod ljuščicu.

Pojedinačni nepucajući plodovi

Prema konzistenciji perikarpa pojedinačni nepucajući plodovi se dijele na sušne i sočne. U sušne nepucajuće plodove se ubrajaju orašica, ahenija, pšeno, šizokarp i merikarp, a u sočne nepucajuće plodove bobica i koštunica (slika 161.).

Sušni pojedinačni nepucajući plodovi

Orašica. Orašica je sušni nepucajući plod u čijoj izgradnji može sudjelovati monokarpan ili sinkarpan ginecej, pa se u skladu s tim razlikuje monokarpna i sinkarpna orašica. Monokarpna orašica je prisutna kod obične paviti (*Clematis vitalba* L.), a sinkarpna kod lijeske (*Corylus avellana* L.), kestena (*Castanea sativa* Mill.) i industrijske konoplje (*Cannabis sativa* L.). Neke orašice (kod biljke pavit) imaju na sebi dlačice koje im omogućavaju lakše rasprostiranje.

Ahenija. Ahenija je poseban oblik orašice čija je karakteristika da perikarp ploda nije srastao sa sjemenkom, te da na vanjskoj površini mogu imati papus; skupinu izraslina nastalih preobražajem listića čašice, a sa svrhom potpomaganja rasprostiranja (kod maslačka). Cvijet iz kojeg nastaje plod ahenija po svojoj građi je vrlo specifičan. Ginecej ovog cvijeta je sinkarpan, izrastao iz dva plodnička listića, a položaj plodnika je podcvjetan. Ahenija je plod karakterističan za biljne vrste iz porodice Asteraceae.

Pšeno (kariopsis, krupa). Pšeno je oblik orašice u čijoj izgradnji sudjeluje sinkarpan ginecej izgrađen iz dva plodnička listića što je karakteristično i za aheniju. Morfološka razlika pšena u odnosu na aheniju je ta da je kod pšena perikarp ploda srastao sa sjemenkom, te da je položaj plodnika tučka u cvijetu iz kojeg nastaje pšeno nadcvjetan. Pšeno je plod karakterističan za sve biljne vrste iz porodice Poaceae.

Šizokarp (šizokarpij, cijepavac). Šizokarp je plod u čijoj izgradnji sudjeluje sinkarpan ginecej izgrađen iz više plodničkih listića. Specifičnost šizokarpa je u tome što u fazi sazrijevanja sjemenki dolazi do razdvajanja ploda na nekoliko posebnih jednosjemenih plodića (orašica) pri čemu je broj novonastalih orašica istovjetan broju plodničkih listića koji sudjeluju u izgradnji tučka.

Na primjer ako se šizokarp sastoji od dvije jednosjemene orašice, cvijet iz kojeg je nastao navedeni plod je sadržavao jedan tučak izgrađen iz dva plodnička listića. Šizokarp je plod karakterističan za biljne vrste iz porodice Apiaceae.

Merikarp (merikarpij, kalavac). Merikarp je plod koji je po načinu obrazovanja vrlo sličan šizokarpu. Obje vrste ploda nastaju iz cvijeta koji sadrži sinkarpan ginecej izgrađen iz više plodničkih listića i kod oba ploda se u fazi sazrijevanja sjemenki plod raspada na nekoliko pojedinačnih plodića (orašica).

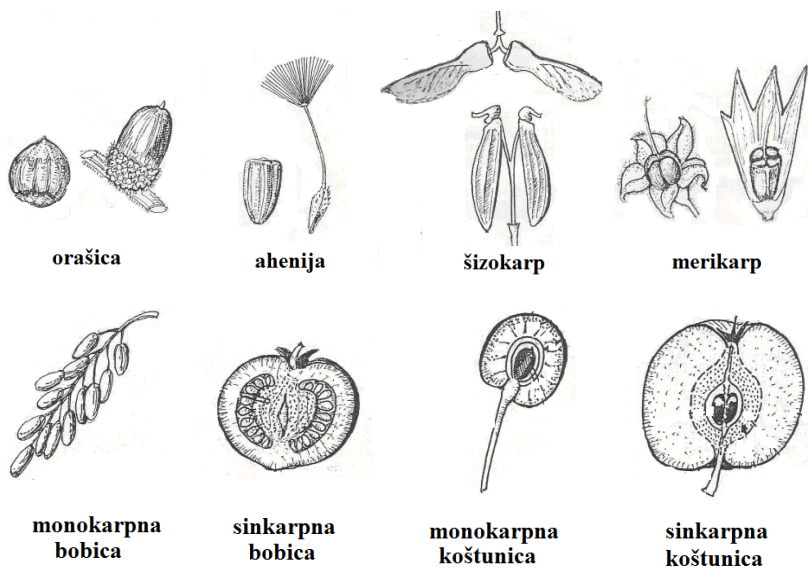
Ipak, kod merikarpa, za razliku od šizokarpa, broj novonastalih orašica nije istovjetan broju plodničkih listića iz kojih je izgrađen tučak, već je svaki novonastali plodić izgrađen iz jednog dijela plodničkog listića. Najčešće je slučaj da svaki plodnički listić daje po dvije orašice, iz čega proizlazi da će na primjer kod merikarpa nastalog iz plodnika izgrađenog iz dva plodnička listića, broj novonastalih orašica biti četiri. Ovakav slučaj obrazovanja merikarpa je prisutan kod biljnih vrsta iz porodice Lamiaceae.

Sočni pojedinačni nepucajući plodovi

Kod ovih vrsta plodova perikarp je sočan i diferenciran na tri sloja: egzokarp (vanjski), mezokarp (središnji) i endokarp (unutrašnji). U zavisnosti od građe perikarpa, pojedinačni sočni plodovi se dijele na bobice i koštunice.

Bobica. Bobica je vrsta ploda u kojem egzokarp predstavlja vanjski dio ploda (pokožicu), a mezokarp i endokarp unutrašnji dio ploda koji je sočan. Ginecej cvijeta iz kojeg nastaje plod bobica može biti monokarpan i sinkarpan, pa se shodno tome razlikuju monokarpne i sinkarpne bobice. Monokarpna bobica je karakteristična za biljnu vrstu žutiku (*Berberis vulgaris* L.), a sinkarpna bobica za mnoge biljne vrste iz porodice Vitaceae, Rutaceae, Solanaceae i Cucurbitaceae. Da se radi o sinkarpnoj bobici može se vidjeti i na samom poprečnom presjeku ploda paprike, paradajza ili limuna gdje je vrlo lako uočljiv veliki broj pregrada u unutrašnjem dijelu ploda. Broj pregrada je istovjetan broju plodničkih listića iz kojih je izgrađen ginecej cvijeta kod navedenih biljnih vrsta.

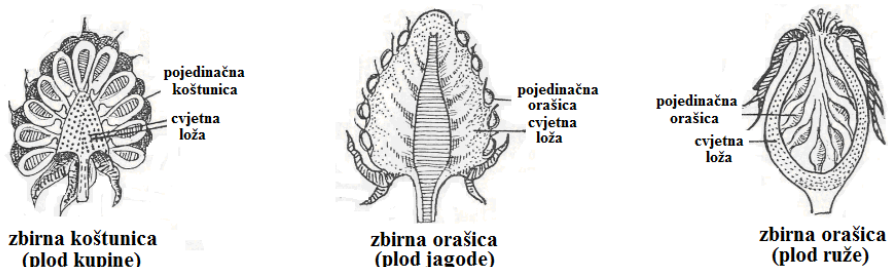
Koštunica. Koštunica je plod kod kojeg je perikarp jasno raščlanjen na tri dijela: vanjski sloj u vidu pokožice (egzokarp), središnji dio koji je jako sočan i snažno razvijen (mezokarp) i unutrašnji dio koji je odrvenio i unutar kojega se nalazi sjemenka (endokarp). Ginecej cvijeta iz kojeg nastaje koštunica može biti monokarpan i sinkarpan, pa se u skladu s tim razlikuju monokarpne i sinkarpne koštunice. Primjeri za monokarpnu koštunicu su plodovi biljnih vrsta iz porodice Rosaceae (potporodica Prunoideae), a za sinkarpnu koštunicu plodovi biljnih vrsta također iz porodice Rosaceae, ali iz potporodice Maloideae. Upravo građa cvijeta i ploda je i osnova podjele porodice Rosaceae na nekoliko potporodica.



Slika 161. Šematski prikaz pojedinačnih nepucajućih plodova
- ilustracija Prof. dr. Ljubomir Mišić

5.2.5.1.2. Zbirni plodovi

Zbirni plodovi su također nastali iz jednog cvijeta, ali u njihovoj izgradnji sudjeluje apokarpan ginecej (više tučaka u jednom cvijetu). Kod formiranja zbirnih plodova više pojedinačnih plodića zajedno s razraslom cvjetnom ložom čine jednu cjelinu. Ovisno o konzistenciji cvjetne lože zbirni plodovi se dijele na zbirne orašice i zbirne koštunice (slika 162.).



Slika 162. Šematski prikaz zbirnih plodova
- ilustracija Prof. dr. Ljubomir Mišić

Zbirna orašica. Zbirna orašica predstavlja plod koji se sastoji od više pojedinačnih monokarpnih orašica međusobno povezanih sočnom cvjetnom ložom. Ovaj tip ploda je prisutan kod jagode, šipurka i nekih drugih biljnih vrsta iz porodice Rosaceae (potporodica Rosoideae). Kod jagode je u sklopu zbirne orašice veći broj pojedinačnih plodića povezan sočnom razraslom cvjetnom ložom, a kod šipurka se više pojedinačnih orašica nalazi u peharasto udubljenoj cvjetnoj loži.

Zbirna koštunica. Zbirna koštunica predstavlja plod koji se sastoji od više pojedinačnih monokarpnih koštunica međusobno povezanih sušnom cvjetnom ložom. Ovaj tip ploda imaju kupina, malina i neke druge biljne vrste iz porodice Rosaceae (potporodica Rosoideae).

5.2.5.2. Složeni (poliantokarpni) plodovi

Složeni (poliantokarpni) plodovi su plodovi u čijoj građi sudjeluje više cvjetova. S obzirom na način formiranja dijele se na plodove nastale iz cijele cvati i na srasle plodove.

Plodovi nastali iz cijele cvati

Plodovi nastali iz cijele cvati mogu biti sušni ili sočni. Primjer sočnih takvih plodova su dud (plod biljnih vrsta iz roda *Morus*) i smokva (plod biljne vrste *Ficus carica* L.). Plodovi nastali iz cijele cvati mogu po svojoj konzistenciji biti i suhi. Takve plodove imaju biljne vrste iz roda *Arctium* i *Xanthium*.

Sočni plodovi nastali iz cijele cvati

Plod duda (dudinja). Plod duda se formira iz cijele cvati duda na način da su pojedinačni orašasti plodići (nastali zasebno iz pojedinačnih cvjetova), međusobno povezani razraslom cvatnom osovnom te zadebljalim listićima perijanta.

Plod smokve (smokva). Plod smokve također nastaje iz cijele cvati i to na način da razrasla osovina cvijeta u potpunosti opkoljava pojedinačne plodiće (orašice) koji se nalaze u unutrašnjem dijelu ploda.

Suhi plodovi nastali iz cijele cvati

Plodovi nastali iz cijele cvati, ali suhe konzistencije su karakteristični za biljne vrste iz roda *Arctium* i *Xanthium*. Kod njih su listići involukruma (specifičan lisni omotač u vidu prstena ispod cvatne glavice) preobraženi u ovoj koji u potpunosti obavija plod u kojem se nalazi veliki broj posebnih pojedinačnih plodića (ahenija). Ti listići na sebi imaju i posebne tvorevine (kukice) koje se lako prihvaćaju za odjeću ljudi ili krzno životinja usljed čega se plod kao cjelina odvaja od stabljike.

Srasli plodovi

Srasli plodovi su plodovi nastali srastanjem većeg broja pojedinačnih plodova. Primjer za srasle plodove su plodovi ananasa (*Ananas comosus* (L) Merr.) i crne lonicere (*Lonicera nigra* L.).

Plod ananasa je nastao srastanjem više pojedinačnih plodova (bobica) i razrasle cvatne osovine, dok je plod lonicere nastao srastanjem perikarpa dvaju pojedinačnih plodova, također bobica.

6. Sistematika biljaka

Sistematika biljaka je botanička disciplina čiji je primarni cilj da komparativnim istraživanjem morfoloških i anatomskih karakteristika pojedinih biljaka ustanovi njihovo uzajamno srodstvo i raznolikosti, te da ih na osnovu toga odredi i svrsta u odgovarajuće sistematske jedinice idući od najprimitivnijih ka najrazvijenijim.

U naučnoj literaturi, za označavanje sistematskih jedinica koristi se termin taksonomska kategorija (jedinica) ili skraćeno takson. U botanici, takson predstavlja grupu biljaka dovoljno različitu da može predstavljati zasebnu sistematsku jedinicu koje su određenim sustavima klasifikacije biljaka i precizirane. Skup pravila i preporuka za identifikaciju, imenovanje i sistematizaciju biljaka uređen je Međunarodnim kodeksom nomenklature za alge, gljive i biljke koji je u naučnim krugovima i općeprihvaćen (Internacionalni kod botaničke nomenklature, Melbourne Code, 2011).

Osnovna taksonomska kategorija u sistematici biljaka i općenito u biologiji je vrsta. U botanici vrsta predstavlja skup svih biljaka, odnosno jedinki koje zauzimaju određeni prostor i srodne su u većem broju bitnih anatomskih i morfoloških karakteristika. Biljne vrste koje imaju više zajedničkih karakteristika čine širu, a time i višu taksonomsku kategoriju - rod. Po istom principu rodovi se ubrajaju u porodice, porodice u redove, redovi u razrede, razredi u odjeljke, a odjeljci u carstva. Moguće je također da se više taksonomske kategorije dijele na više podkategorija pa tako unutar porodica postoje potporodice, unutar rodova podrodovi, a unutar razreda podrazredi. U izvjesnim slučajevima u sistematizaciji biljaka se koriste i međukategorije kao što je na primjer nadred.

Kao što postoje više taksonomske kategorije u odnosu na vrstu, postoje i niže, a u okviru njih se ubrajaju podvrsta, varijetet i forma.

Podvrsta predstavlja skup populacija koje se od populacija nomenklaturnog tipa vrste razlikuju u nekim morfološkim osobinama, a od istih su izolirani. Izolacija može biti geografska ili ekološka. Kada je riječ o populaciji, onda se ona u botanici definira kao skup individua koje predstavljaju smjesu genotipova, a nastanjuju jedno određeno područje, imaju zajedničko porijeklo i međusobno se rasploduju.

Varijetet je skup populacija koje se od populacija nomenklaturnog tipa vrste ili podvrste također razlikuju u nekim morfološkim osobinama, ali od istih nisu izolirani. To znači da u opsegu jednog areala rasprostiranja vrste može biti zastupljeno više varijeteta. Forma je skup populacija koje se od populacija nomenklaturnog tipa vrste ili podvrste razlikuju u samo jednoj specifičnoj morfološkoj ili fiziološkoj osobini, a od istih također nisu izolirani.

U poljoprivrednoj botanici se kod sistematizacije kultiviranih biljaka koriste posebne taksonomske kategorije koje nisu sastavni dio općeprihvaćenih taksonomskih kategorija, a odnose se na biljke nastale umjetnim putem (uz pomoć čovjeka). U takva taksonomske kategorije se ubrajaju klon, sorta (kultivar) i hibrid (križanac).

Klon predstavlja jedinke nastale bespolnim putem pri čemu su novonastale jedinke genetički potpuno identične izvornom organizmu, dok sorta predstavlja grupu kultiviranih biljaka u okviru vrste, a ponekad i varijeteta, koje se jasno razlikuju po nekoj osobini od jedinki nomenklaturnog tipa vrste i koje kada se generativno ili vegetativno razmnožavaju zadržavaju tu razlikovnu osobinu. Između klona i sorte ne postoji jasno precizirana razlika budući da svaka vegetativno razmnožena jedinka sorte ujedno predstavlja i klon. Hibridi u botanici predstavljaju potomke roditelja koji pripadaju istom rodu, a ponekad i istoj vrsti, a razlikuju se u jednoj nasljednoj osobini ili više njih u odnosu na roditelje. Ključna razlika između sorte i hibrida je u tome što hibridi generativnim razmnožavanjem mogu svoje razlikovne osobine izgubiti, tako da je sjeme hibrida potrebno svake godine obnavljati ukoliko se te razlikovne osobine žele zadržati.

Istraživanja u okviru sistematike biljaka podrazumijevaju: identifikaciju (raspoznavanje biljaka), nomenklaturu (imenovanje biljaka) i klasifikaciju biljaka (raspoređivanje biljaka u određene taksonomske kategorije/grupe).

Identifikacija biljaka podrazumijeva primjenu niza postupaka pomoću kojih se biljna vrsta određuje ili determinira (vlastito znanje, korištenje botaničkih atlasa ili odgovarajućih identifikacijskih botaničkih ključeva).

Nomenklatura biljaka podrazumijeva ispravno imenovanje biljaka pri čemu je nužno koristiti jedinstven imenik biljaka. Naime, istu biljku različiti istraživači mogu imenovati različitim imenom ili joj dodijeliti različitu kategorijsku pripadnost, ovisno o autoru koji je imenovao i klasificirao biljku. Da bi se takve situacije izbjegle, naučna imena biljaka se obavezno pišu latinskim imenom i to s dvije riječi. Prva riječ je ime roda kojemu biljka pripada, a druga riječ se odnosi na epitet tj. na neku specifičnu osobinu vezanu uz dotičnu biljnu vrstu (karakteristika biljke, narodno ime biljke, ime dato u čast neke osobe, stanište biljke i slično). Ako je epitet vrste sastavljen iz dvije riječi onda one obavezno moraju biti spojene crticom (*Capsella bursa-pastoris*). Pun naziv biljne vrste podrazumijeva i da se iza naziva biljne vrste stavlja cijelo ime ili skraćenica imena autora koji je prvi opisao vrstu ili joj dao naziv. Ponekad se iza naziva biljne vrste mogu pojaviti imena dva autora od kojih je ime prvog u zagradi, a drugo izvan nje, na primjer *Kickxia spuria* (Linnaeus) Dumortier. Takvo imenovanje u konkretnom slučaju znači da je biljnu vrstu prvi opisao Linnaeus te joj dao epitet *spuria*, da bi Dumortier kasnije iz određenih razloga dotičnu biljnu vrstu svrstao u rod *Kickxia*. Postoji još jedno pravilo vezano uz imenovanje biljaka, a to je da se naziv biljne vrste uvijek piše velikim početnim

slovom te u kurzivu (*italic*). Pisanje u kurzivu se ne odnosi na ime autora navedeno iza naziva biljne vrste.

Kada je riječ o unutarvršnim taksonima (podvrsta, varijetet, forma) iza imena vrste piše se skraćenica subsp. (*ssp.*), var. ili f. i ime unutarvršnog taksona, a zatim slijedi ime autora koji je prvi imenovao i opisao dotičnu biljku (*Brassica oleracea* var. *acephala* L.) Ako je u pitanju osnovni unutarvršni takson gdje je njegovo ime identično sa imenom vrste, prvo se piše ime vrste, zatim ime autora, a na kraju ime unutarvršnog taksona (*Allium cepa* L. var. *cepa*). Pri tome se imena unutarvršnih taksona također pišu u kurzivu (*italic*). Ovu prethodno opisanu binarnu nomenklaturu biljaka uveo je Carl Line još u 18. stoljeću i do danas ona u svojoj osnovi nije mijenjana.

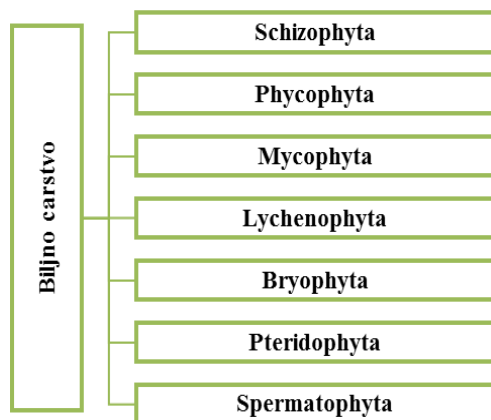
Klasifikacija biljaka predstavlja postupak raspoređivanja biljaka u određene taksonomske kategorije na osnovu njihovih anatomskih i morfoloških svojstva, te njihove međusobne srodnosti i odstupanja u skladu sa filogenijom tj. historijom razvitka biljnog svijeta. Taksonomske kategorije biljaka su u prethodnom tekstu već navedene, no dobro je znati i da svaka taksonomska kategorija ima svoje pravilo pisanja, odnosno odgovarajući nastavak (sufiks) po kojem se odmah može znati o kojoj je taksonomskoj kategoriji riječ. Tako je na primjer taj sufix za odjeljak -phyta, za pododjeljak -phytina, za razred -opsida ili -atae, za podrazred -idae, za red -ales, za porodicu -aceae, te za potporodicu -oideae. Nazivi za sve taksonomske kategorije više od vrste se ne moraju pisati u kurzivu, što nije slučaj za vrstu i niže taksonomske kategorije od vrste, gdje je pisanje u kurzivu obavezno.

Prvi poznati sustav klasifikacije biljnog svijeta se vezuje uz grčkog filozofa Teofrasta (371 - 286 pr. n. e.) koji je u svom djelu 'Historia plantarum' opisao oko pet stotina biljaka pri čemu ih je klasificirao u zeljaste biljke, grmove i drveće, a unutar toga na kultivirane, vodene, zimzelene i listopadne biljne vrste. Iako je nastala davno, ova klasifikacija se čak i danas koristi kod izučavanja biljaka. Uz Teofrasta, veliki doprinos proučavanju biljaka u antičko vrijeme dao je i naučnik Dioskorides koji je u svom djelu 'Materia medica' opisao oko šest stotina biljaka s posebnim naglaskom na njihova ljekovita svojstva. Biljke su u knjizi bile poredane abecednim redom s tim da je za svaku biljnu vrstu uz grčko ime postojalo i niz sinonima iz drugih jezika koji su se koristili za imenovanje opisane biljne vrste. Djela Teofrasta i Dioskoridesa su bila osnova za daljnje proučavanje biljaka tj. razvoja botanike kao posebne naučne oblasti, te se stoga navedeni naučnici s pravom smatraju začetnicima botanike kao fundamentalne nauke.

Od antičkih vremena, preko tzv. rimske kulture, pa sve do 18. stoljeća napisane su diljem svijeta brojne knjige o biljkama, no u svim tim knjigama pažnja je uglavnom dana opisu biljaka, a ne njihovoj sistematizaciji. Prva značajnija promjena na polju sistematike biljaka se vezuje uz 18. stoljeće, preciznije uz naučnika Carla von Linnéa (1707 - 1778) koji je definirao pojam

biljne vrste kao osnovne sistematske jedinice u sistematici biljaka, a također je naveo i definirao niže i više sistematske jedinice u odnosu na biljnu vrstu. Nadalje, u imenovanju biljnih vrsta je uveo binarnu nomenklaturu koja je i danas na snazi, tako da se Carl von Linné s pravom može smatrati začetnikom sistematike biljaka kao posebne naučne discipline unutar botanike.

U 20. stoljeću su od strane brojnih naučnika uvedeni različiti filogenetski sustavi klasifikacije biljnog svijeta. Kako su se usljed razvoja botanike dobijale nove spoznaje o biljkama, sve te klasifikacije s vremenom su doživljavale određene promjene, ali su se također i uvodile nove. U naučnim krugovima su u sadašnjem vremenu često u upotrebi dva filogenetska sustava klasifikacije biljaka: prvi od naučnika Adolfa Englera koji je čitav biljni svijet podijelio na 17 odjeljaka, a drugi od naučnika Mägdefrau i Ehrendorfera prema kojima je biljni svijet podijeljen na sedam odjeljaka i to sljedeća: Schizophyta (bakterije i modrozelenne alge), Phycophyta (alge), Mycophyta (gljive), Lichenophyta (lišaji), Bryophyta (mahovine), Pteridophyta (papratnjače) i Spermatophyta (sjemenjače) (slika 163.).



Slika 163. Podjela biljnog carstva na odjeljke prema Mägdefrau i Ehrendorferu

Odjeljak Spermatophyta (sjemenjače)

Odjeljak Spermatophyta obuhvaća biljke s najvišim stupnjem evolucijskog razvoja. Ono što biljke iz odjeljka Spermatophyta bitno razlikuje u odnosu na sve ostale je posjedovanje sjemenih zametaka u kojima se razvija sjeme iz kojeg potom nastaju nove individue. Ovisno o tome da li se sjemeni zamci nalaze otvoreno na plodnim listovima ili se razvijaju zatvoreni u plodniku razlikuju se dva kladusa (evolucijske grane): golosjemenjače (Gymnospermae) i kritosjemenjače (Angiospermae).

Golosjemenjače (Gymnospermae). Osnovna karakteristika svih golosjemenjača je da su im sjemeni zamci smješteni otvoreno na plodnim listovima ili na osi izdanka, usljed čega su direktno izloženi utjecaju okoliša.

Ostale važnije karakteristike golosjemenjača su sljedeće: riječ je o drvenastim biljnim vrstama čiji su provodni snopići građeni od traheida, cvjetovi su im jednospolni i uglavnom se nalaze na istoj biljci, a oprašivanje se u pravilu obavlja vjetrom.

Ova skupina biljaka je u razdoblju mezofitika (od sredine perma do donje krede) sačinjavala glavninu biljnog pokrova na planeti Zemlji, no u sadašnjem vremenu je njihov udio u pokrovu planete Zemlje uveliko manji. Smatra se da danas na Zemlji obitava oko osam stotina različitih golosjemenjača od kojih su neke vrlo raširene u flori Bosne i Hercegovine (jele, borovi i smreke).

Sve golosjemenjače su u većini sustava klasifikacije biljnog svijeta razdijeljene na dva zasebna pododjeljka: (1) igličaste golosjemenjače (Coniferophytina) kojem pripadaju dva razreda: Ginkgopsida (Ginkgoatae) i Pinopsida (Pinatae), te (2) perastolisnate golosjemenjače (Cycadophytina) s četiri razreda: Lyginopteridopsida (Lyginopteridatae), Cycadopsida (Cycadatae), Bennettitopsida (Bennettitatae) i Gnetopsida (Gnetatae). Prvi i treći navedeni razred unutar pododjeljka Cycadophytina predstavljaju izumrle skupine, dok su se u ostala dva razreda održali do danas malobrojni reliktni rodovi kao što je na primjer rod *Cycas*.

Najveća i ujedno najpoznatija skupina golosjemenjača se odnosi na razred Pinopsida (četinjače) unutar kojeg spadaju dva podrazreda Pinidae i Taxidae. Sveobuhvatno promatrano, četinjačama pripada oko šest stotina biljnih vrsta i one zajedno čine 75 % svih poznatih golosjemenjača na planeti Zemlji. Pojedine golosjemenjače imaju i velik zdravstveni značaj budući da se njihovi dijelovi ili ekstrakti primjenjuju u medicini ili farmaceutskoj industriji za dobivanje različitih ljekovitih pripravaka. Neke od takvih biljnih vrsta su *Ginkgo biloba* L. i *Picea abies* (L.) H. Karst.

Glavnina poljoprivrednih i korovskih vrsta, kao i biljnih vrsta koje se koriste u pejzažnoj arhitekturi, pripadaju pododjeljku Magnoliophytina (kritosjemenjače). Kritosjemenjače su ujedno i najbrojnija te najraznovrsnija skupina biljaka na planeti Zemlji. Smatra se da obuhvaćaju oko 270 000 biljnih vrsta razvrstanih u otprilike 13 500 rodova.

Kritosjemenjače (Angiospermae). Sve biljne vrste iz skupine kritosjemenjača pripadaju pododjeljku Magnoliophytina i ono što ih bitno razlikuje u odnosu na golosjemenjače (pododjeljak Cicadophytina i Coniferophytina) je činjenica da su im sjemeni zameci uvijek zatvoreni u plodniku izgrađenom iz jednog ili više plodničkih listića.

Ostale značajne razlikovne karakteristike kritosjemenjača su sljedeće: (1) imaju razvijen cvjetni omotač (grade potpuno cvijet), (2) cvjetovi su pretežito dvospolni i živo obojani, (3) oprašivanje se većinom obavlja uz pomoć insekata, a rjeđe pomoću vjetra (4) plodnik tučka im se sam ili zajedno s nekim od drugih dijelova cvijeta preobraća u plod, (5) polen se prenosi na žig tučka, a ne direktno

na sjemeni zametak, (6) prisutna je dvostruka oplodnja pri čemu jedna muška spolna stanica oplodi jajnu stanicu iz koje se razvije embrij, a druga muška spolna stanica oplodi sekundarnu žensku spolnu stanicu iz koje se razvije hranjivo tkivo endosperm, (7) posjeduju veću diferenciranost provodnog tkiva budući da se u sastavu ksilema pojavljuju traheje, a u sastavu floema stanice pratilice, (8) kritosjemenjače obuhvaćaju drvenaste i zeljaste jednogodišnje i višegodišnje biljke, dok golosjemenjače obuhvaćaju isključivo drvenaste biljne vrste.

Postoje brojne podjele kritosjemenjača, ovisno o autorima koji su ih kreirali. U naučnim krugovima je često u upotrebi podjela kritosjemenjača prema Takhtajanu, a unutar nje kritosjemenjače se dijele u dva razreda: Magnoliopsida/Magnoliatae (dikotiledone biljke) i Liliopsida/Liliatae (monokotiledone biljke). Razred Magnoliopsida se dalje dijeli u jedanaest podrazreda i to Magnoliidae, Nymphaeidae, Nelumbonidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Hamamelidae, Dilleniidae, Rosidae, Cornidae, Asteridae i Lamiidae, dok razred Liliopsida obuhvaća šest podrazreda i to Liliidae, Commelinidae, Arecidae, Alismatidae, Triurididae i Aridae.

Podjela kritosjemenjača (pododjeljak Magnoliophitina) prema naučnicima Mägdefrau i Ehrendorferu (Mägdefrau i Ehrendorfer, 1988) isto započinje podjelom na dva razreda: Magnoliatae (dikotiledone biljke) i Liliatae (monokotiledone biljke), no u daljnjoj sistematizaciji navedena podjela je nešto uža jer ona kod razreda Magnoliatae prepoznaje samo šest podrazreda (Magnoliidae, Hamamelidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae i Asteridae), a kod razreda Liliatae tri (Alismatidae, Liliidae i Arecidae). U naučnoj literaturi vrlo često je u upotrebi Cronquistov sustav klasifikacije biljaka koji je u pogledu podjele razreda Magnoliatae na podrazrede podudaran sustavu klasifikacije biljaka po Mägdefrau i Ehrendorferu, no u pogledu podjele razreda Liliatae na podrazrede nešto je prošireniji i uz spomenuta tri podrazreda (Alismatidae, Liliidae i Arecidae) uključuje još dva (Zingiberidae i Commelinidae).

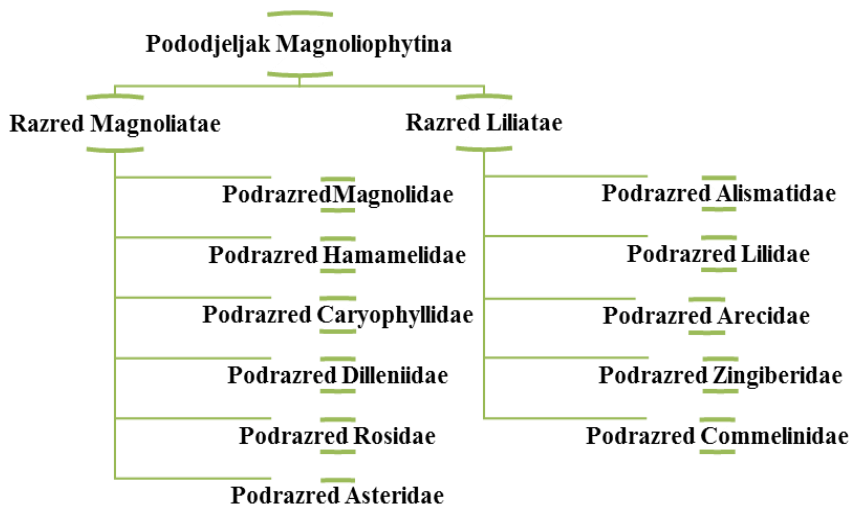
Za razumijevanje sistematike biljaka važno je imati na umu da postoji i niz drugih sustava klasifikacije biljaka, a jedan od takvih je i sustav klasifikacije biljaka po Benthamu i Hookeru koji se najviše primjenjuje među botaničarima u Velikoj Britaniji. Nadalje, danas postoji i niz neformalnih grupa za filogeniju kritosjemenjača koji su se okupili s ciljem uspostavljanja konsenzusa u taksonomiji kritosjemenjača (angiospermi) i kao rezultat njihovog rada nastale su četiri novije verzije sustava klasifikacije, a objavljene su 1998., 2003., 2009. i 2016. godine. Neovisno što postoji veliki broj sustava klasifikacije biljaka, osnovna podjela kritosjemenjača u dva razreda: Magnoliatae (dikotiledone biljke) i Lilitae (monokotiledone biljke) je u gotovo svim dosadašnjim sustavima klasifikacije biljaka identična.

Između biljnih vrsta koje pripadaju razredu Magnoliatae (dikotiledone biljke) i razredu Liliatae (monokotiledone biljke) postoje brojne razlike, a većina osnovnih razlika je predstavljena u tabeli 2.

Tabela 2. Osnovne razlike između monokotiledonih i dikotiledonih biljaka

Razred Magnoliatae (dikotiledone)	Razred Liliatae (monokotiledone)
zeljaste i drvenaste biljke	u pravilu zeljaste biljke
embrij (klica) sadrži dvije kotiledone	embrij (klica) sadrži jednu kotiledonu
korijenak klice se razvija u glavni korijen (osovinski korijenski sustav)	glavni korijen rano odumire i biva zamjenjen adventivnim korijenjem (žiličasti korijenski sustav)
listovi najčešće sa mrežastom nervaturom, obično s jasno izdvojenom liskom i lisnom drškom, rijetko s lisnim rukavcom	listovi najčešće s paralelnom nervaturom, obično nisu izdiferencirani na lisku i lisnu dršku, često s lisnim rukavcem
raspored listova je spiralan, nasuprotan ili pršljenast	raspored listova je spiralan
provodni sustav stabljike sastavljen od otvorenih kolateralnih ili bikolateralnih provodnih snopića poredanih u vidu prstena	provodni sustav stabljike sastavljen od zatvorenih kolateralnih provodnih snopića obično razbacanih bez ikakvog reda
primarna kora i centralni cilindar stabljike su jasno razgraničeni	primarna kora i centralni cilindar stabljike nisu jasno razgraničeni
stabljika prelazi u sekundarnu građu	stabljika u pravilu ne prelazi u sekundarnu građu
cvjetovi peteročlani ili rjeđe četveročlani	cvjetovi tročlani, četveročlani ili rjeđe dvočlani, ali nikad peteročlani
cvjetni omotač jasno razdijeljen na čašicu i krunicu	cvjetni omotač nije jasno razdijeljen na čašicu i krunicu, nego ga čine međusobno isti članovi
polenova zrna obično s tri brazde (trikolpatna)	polenova zrna obično s jednom brazdom (monokolpatna)

U ovoj knjizi, poljoprivredne biljke su opisivane i razvrstavane prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, no pri tome su predmet obrade bili samo oni redovi, porodice i biljne vrste koje su od većeg značaja za poljoprivrednu botaniku (slika 164.).



Slika 164. Podjela kritosjemenjača na razrede i podrazrede prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka

6.1. Razred Magnoliatae (dikotiledone biljke)

Osnovno obilježje po kojem su dikotiledone biljke dobile naziv su dvije kotiledone u njihovom sjemenu. Izuzev u građi sjemena, dikotiledone biljke imaju svoje specifičnosti i u građi drugih organa.

Korijen im se razvija iz korijenka embrija (radikule), osovinskog je tipa (sastavljen je iz glavnog i bočnog korijenja) i i kao takav raste u zemlju geotropno (u dubinu). Bočni ogranci korijena se razvijaju endogeno, iz pericikla, na način da su najmlađi i najkraći ogranci bliži korijenovom vrhu, a oni stariji bliži bazi korijena, odnosno površinskoj zoni tla. Ovakvim grananjem, tj. razvojem bočnih ogranaka, korijen se širi u svim smjerovima, što biljci daje veću stabilnost, ali i veću mogućnost usvajanja hranjiva iz tla. Uz sve navedeno korijen dikotiledonih biljaka ima sposobnost sekundarnog rasta u širinu, što za posljedicu ima s jedne strane debljanje glavnog, osovinskog dijela korijena, a s druge strane stvaranje novih ogranaka korijena.

Stabljika dikotiledonih biljaka također ima sposobnost sekundarnog rasta tj. sposobnost širenja, a što se ostvaruje obrazovanjem i djelovanjem kambijalnog prstena i/li felogena. Na poprečnom presjeku stabljike može se vidjeti i to da je primarna kora jasno odijeljena od centralnog cilindra te da su provodni snopići poredani u krug, u vidu prstena.

Listovi dikotiledonih biljaka uglavnom sadrže peteljku i lisku, a prema razdjeljenosti mogu biti jednostavni i sastavljeni. List je jednostavan ako peteljka (lisna drška) nosi samo jednu lisku (plojku) neovisno da li je cjelovita ili

razdijeljena, dok je list sastavljen ukoliko s iste osovine lista polazi više liski. Listovi dikotiledonih biljaka često imaju palistiće, a vrlo rijetko rukavce. Nervatura liske dikotiledonih biljaka je uglavnom mrežasta, što znači da se na liski jasno ističe tzv. središnje rebro (nerv) iz kojeg se zatim koso ili okomito granaju postrana (bočna) rebra.

S obzirom na vanjsku građu, listovi dikotiledonih biljaka su u pravilu dorziventralni, odnosno bifacijalni, što znači da se građa gornje i donje strane takvih listova značajno razlikuje. Gornja strana dorziventralnog lista izgrađena je od drukčijih tkiva nego donja, što se već i po boji može prepoznati. Naime, gornja strana dorziventralnog lista (strana okrenuta prema svjetlu) ima tamniju nijansu zelene boje u odnosu na donju stranu (strana okrenuta od svjetla) jer je bogatija hloroplastima. Osim toga, u listovima dorziventralnih listova provodni snopići su uvijek orijentirani tako da je ksilem okrenut prema gornjoj površini lista, a floem prema donjoj.

Cvjetovi dikotiledonih biljaka su također specifični po svojoj građi. Oni posjeduju cvjetni omotač u kojem se čašica i krunica uglavnom jasno razlikuju, kako po boji tako i po izgledu. S gledišta građe čašice i krunice cvjetovi dikotiledonih biljaka su peteročlani ili rijeđe četveročlani, tj. čašica i krunica im je sastavljena od pet odnosno četiri listića koji su u pravilu pršljenasto raspoređeni (svi polaze s iste visine, ali se šire u različitim pravcima). Postoje određene specifičnosti cvjetova dikotiledonih biljaka i kad je sami polen (pelud) u pitanju. Polen koji se stvara u prašnicima cvjetova dikotiledonih biljaka su obično trikolpatna (sadrže tri brazde) za razliku od cvjetova monokotiledonih biljaka gdje su polenova zrna monokolpatna tj. sadrže samo jednu brazdu.

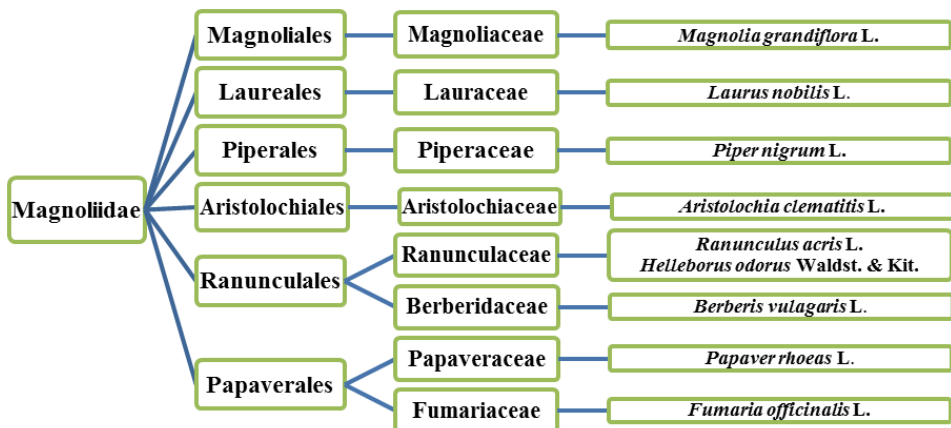
Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka sve biljne vrste koje pripadaju razredu Magnoliatae (dikotiledone biljke) su razvrstane u šest podrazreda: Magnoliidae, Hamamelidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae i Asteridae.

6.1.1. Podrazred Magnoliidae

Magnoliidae je podrazred dikotiledonih biljaka unutar kojeg su svrstane drvenaste i zeljaste biljne vrste čija je zajednička osobina da sadrže mnoštvo inicijalnih osobina dikotiledonih biljaka tako da se ovaj podrazred s pravom smatra naprimitivnijom skupinom dikotiledonih biljaka. Unutar ovog podrazreda je prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka svrstano osam redova (Aristolochiales, Illiciales, Laurales, Magnoliales, Nymphaeales, Papaverales, Piperales i Ranunculales) među kojima svi redovi izuzev redova Illicales i Nymphaeales imaju određen poljoprivredni značaj (slika 165.).

Za veliki broj biljnih vrsta iz redova Magnoliales, Piperales, Aristolochiales i Laureales karakteristično je neposjedovanje potpunih provodnih snopića, aciklični raspored cvjetnih dijelova, nerazdvajanje cvjetnog omotača na čašicu i

krunicu, nepotpuno diferenciranje generativnih organa u cvjetovima tako da tučak u pravilu nema izdiferenciran vrat, a prašnici nisu izdiferencirani na prašničku nit i anteru, što su sve primjeri nižeg stupnja evolucijskog razvoja biljke. U podrazred Magnoliidae svrstani su i redovi Ranunculales i Papaverales koji obuhvaćaju biljne vrste na nešto višem evolucijskom stupnju razvoja u odnosu na ostale redove. To se u prvom redu odnosi na posjedovanje pravog provodnog sustava koji uključuje i traheje, te na razdvajanje cvjetnog omotača na čašicu i krunicu. Također pojedine biljne vrste iz navedenih redova imaju i hemicikličan raspored cvjetnih dijelova (dijelom spiralan, a dijelom pršljenast).



Slika 165. Redovi i porodice (s barem jednom pripadajućom biljnom vrstom) značajni s gledišta poljoprivredne botanike unutar podrazreda Magnoliidae (Cronquistov sustav klasifikacije biljaka)

6.1.1.1. Red Magnoliales

Ovom redu pripada deset porodica: Annonaceae, Austrobaileyaceae, Cannelaceae, Degeneriaceae, Eupomatiaceae, Himantandraceae, Lactoridaceae, Magnoliaceae, Myristicaceae i Winteraceae u koje su svrstane drvenaste ili grmolike biljne vrste vrlo primitivnih karakteristika. Pri tome porodice Austrobaileyaceae, Lactoridaceae, Degeneriaceae, Eupomatiaceae i Himantandraceae obuhvaćaju svega nekoliko biljnih vrsta, što nije slučaj s ostalim porodicama gdje je pripadajući broj biljnih vrsta mnogostruko veći.

Zajedničke osobine svim biljnim vrstama koje pripadaju redu Magnoliales su sljedeće: (1) listovi su im jednostavni, naizmjenično raspoređeni, sa ili bez palistića, (2) liska im je cjelovita, rijetko izdijeljena na režnjeve, s mrežastom (perastom) nervaturom, (3) cvjetna os im je uglavnom izdužena i vretenasta, a cvjetna loža ispupčena, (3) cvjetni omotač im je u pravilu u vidu perigona (nije izdiferenciran na čašicu i krunicu), (4) prašnici su im mnogobrojni, ali s konstantnim brojem za svaku biljnu vrstu i (5) ginecej im je najčešće apokarpan (građen od većeg broja plodničkih listića koji nisu međusobno srasli).

S gledišta poljoprivredne botanike najvažnija porodica unutar reda Magnoliales je porodica Magnoliaceae.

Magnoliaceae

Ovo porodica obuhvaća oko 250 poznatih biljnih vrsta koje rastu ili kao stabla ili kao listopadni ili vazdazeleni, osrednje visoki i visoki grmovi. Unutar porodice postoji pet rodova: Kmeria, Liriodendron, Magnolia, Michelia i Taluma, s tim da je većina biljnih vrsta iz ove porodice svrstana u rod Magnolia. Karakteristike biljnih vrsta iz porodice Magnoliaceae je prvi opisao francuski botaničar Jussieu, a sam naziv porodici je dat u čast Pierrea Magnola, francuskog botaničara i upravitelja Botaničkoga vrta u Montpellieru.

Biljne vrste unutar porodice Magnoliaceae se smatraju najstarijim, a ujedno i najprimitivnijim kritosjemenjačama (cvjetnicama) iz razloga jer sadrže primitivno građene organe; produljenu cvjetnu os, spiralan raspored dijelova cvijeta, jednostavno građene provodne elemente..., što su sve dokazi filogenetske primitivnosti tj. starosti porodice. Većina biljnih vrsta iz porodice Magnoliaceae imaju veliki značaj u pejzažnoj arhitekturi, a jedna od najviše korištenih u te svrhe je velecvjetna magnolija (*Magnolia grandiflora* L.).

***Magnolia grandiflora* L.** (velecvjetna magnolija). Ova biljna vrsta se odlikuje jedonstavnim listovima široko eliptičnog oblika; 10 - 20 cm su dugački i 6-10 cm široki, kožasti su i tvrdi. Može rasti kao manje stablo oslonjeno na zid, ali na zaštićenim, toplim i osunčanim položajima i kao visoko stablo. Postojbina joj je jugoistočna obala Sjedinjenih Američkih Država, no danas je radi svog lijepog habitusa i krupnih cvjetova ugodog citrusnog mirisa raširena diljem svijeta (slika 166.). Cvjetovi su dvospolni, na stablu su raspoređeni pojedinačno i vršno, a cvjetni omotač im je građen od 9 do 15 listova, raspoređenih u krugovima po tri. Vanjska tri su manja, zelenkaste su boje i brzo opadaju, dok su unutrašnjih 6 - 12 listova veći i krem bijele boje. Andrecej im je sastavljen od mnogobrojnih prašnika, dok im je ginecej apokarpan. Magnolija cvate od aprila do juna, a cvjetovi se oprašuju entomofilno. Plodovi su duguljasto eliptičnog do duguljasto jajastog oblika, dužine 7 - 10 cm, dozrijevaju tokom jeseni i nalik su češeru.



Slika 166. *Magnolia grandiflora* L.
(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vmlfd>)

6.1.1.2. Red Laurales

Red Laurales obuhvaća veliki broj zim zelenih drvenastih i grmolikih biljnih vrsta koje obitavaju uglavnom u tropskim i subtropskim područjima, premda se neke od njih nesmetano razvijaju i u umjerenom klimatskom pojasu. Biljne vrste iz reda Laurales karakteriziraju trajno zeleni, kožasti listovi što je u prvom redu posljedica njihove prilagodbe kserofitskim uvjetima staništa. Gotovo sve biljne vrste iz reda Laurales su aromatične i u mnogim svojim dijelovima sadrži kanale s eteričnim uljima.

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka red Laurales čini osam porodica (Amborellaceae, Trimeniaceae, Monimeaceae, Gomortegaceae, Calycanthaceae, Idiospermaceae, Lauraceae i Hernandiaceae) od kojih veći značaj s gledišta poljoprivredne botanike ima porodica Lauraceae.

Lauraceae

Najbrojnija porodica unutar reda Laurales je porodica Lauraceae kojoj pripada oko 2500 biljnih vrsta, a najvažniji rod unutar ove porodice je rod *Laurus* po kojem je porodica, ali i cijeli red dobio ime. Neke od poznatih biljnih vrsta iz porodice Lauraceae su lovor (*Laurus nobilis* L.) i cimet (*Cinnamomum zeylanicum* Blume,) čija se kora koristi za izradu različitih prehrambenih i ljekovitih pripravaka.

***Laurus nobilis* L.** (lovor). Postojbina lovora je Mala Azija, odakle se zbog svoje primjene u kulinarstvu i medicini raširio diljem zemalja Sredozemnog mora, pa tako i na područje Bosne i Hercegovine, ali isključivo u njenim toplijim predjelima. Sam naziv biljke potječe od latinske riječi *laudare* (uzdizati) i latinske riječi *nobilis* (plemenit), što samo po sebi dovoljno govori o značaju koju je imala ova biljka u prošlosti. Od antičkih vremena pa sve do danas vijenac izgrađen od listova lovora se koristio kao simbol pobjede i veličanstva, te stoga ne treba čuditi podatak da je lovor svoje mjesto našao i u nacionalnom amblemu Grčke, pa čak i na zastavama nekih država (Peru, Dominikanska Republika).

Morfološki promatrano, lovor raste u vidu grma ili niskog stabla, a odlikuje se kožastim i vazdazelenim listovima koji su s gornje strane sjajniji i tamniji, a s donje bez sjaja i svjetliji. Osnovna odlika listova lovora je iznimna aromatičnost jer u sebi sadrže uljenice tj. stanice ispunjene eteričnim uljem. Lovor je dvodomna biljka, što znači da se muški i ženski cvjetovi lovora nalaze na različitim individuama. Cvate u proljeće, od marta do maja, a plodovi u vidu jednosjemene koštunice modre boje sazrijevaju u kasnu jesen (slika 167.).

***Cinnamomum zeylanicum* Blume** (cimet). Cimet je začinska biljna vrsta, no poznata je i po svojim ljekovitim svojstvima. Kao začim koristi se kora cimeta i to u pripremi aromatiziranih napitaka, ali i različitih slastica. Sam naziv biljke potječe od grčke riječi 'kinein' (u prevodu uvrnuti), a što asocira na uvrnutu koru

biljke po kojoj je cimet na tržištu lako prepoznatljiv, te od riječi 'zeylanicum' koja ukazuje na porijeklo ove biljke (Cejlon, nekadašnji naziv za Šri Lanku).

Cimet je zimzelena biljna vrsta koja može rasti u vidu drva ili grma. Kao drvo u optimalnim uvjetima izraste do 14 m visine, no kultivirani oblici koji se uglavnom uzgajaju zbog začina rastu grmoliko do visine 3 m. Kora cimeta koja se koristi kao začin je svijetlo smeđe boje, a na tržište dolazi ili u vidu rolnanih štapića ili kao mljeveni prah. Listovi cimeta se također koriste kao začin, ali u manjoj mjeri u odnosu na koru. Cvjetovi cimeta su žute boje, skupljeni su u metličastu cvat i iz njih se obrazuju plodovi koštunice tamno ljubičaste do crne boje (slika 168.).



Slika 167. *Laurus nobilis* L. Slika 168. *Cinnamomum zeylanicum* Blume
(slika 167. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-ifojo>, slika 168. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xwcyq>)

6.1.1.3. Red Piperales

Red Piperales obuhvaća oko 3300 tropskih zeljastih i drvenastih biljnih vrsta raspoređenih u tri različite porodice: Piperaceae, Chloranthaceae i Saururaceae. Najbrojnija, a s gledišta poljoprivredne botanike i najznačajnija porodica unutar ovog reda je porodica Piperaceae.

Piperaceae

Karakteristike biljnih vrsta iz porodice Piperaceae su da su im cvjetovi sitni i skupljeni u cvat nalik na klas, broj prašnika u njima je od 1 do 10, ali je konstantan za svaku biljnu vrstu, ginecej u cvijetu im je sinkarpan sastavljen iz 4 plodnička listića, dok je plod bobica, koštunica ili mješak.

Interesantan podatak je da se biljnim vrstama iz porodice Piperaceae na istoj individui mogu nalaziti i jednospolni i dvospolni cvjetovi, što ukazuje na filogenetsku starost ove porodice. Najveći broj biljnih vrsta iz reda Piperales (negdje oko 75 %) se ubraja upravo u ovu porodicu, a unutar nje najbrojniji rod je rod *Piper*, gdje je svrstan i papar (*Piper nigrum* L.) po kojem je cijela ova porodica, kao i red dobio ime. Drugi po brojnosti rod unutar porodice Piperaceae je rod *Peperomia* koji obuhvaća veliki broj vrsta s polegnutim stabljikama i jajolikim listovima atraktivnog izgleda. Zbog navedenog, ali i zbog malih

zahtjeva oko održavanja, biljne vrste iz ovog roda se uzgajaju kao sobne biljke, premda su im prirodna staništa tropski predjeli Srednje i Južne Amerike. Jedna od takvih biljnih vrsta je peperomija (*Peperomia obtusifolia* A. Dietr.).

***Piper nigrum* L.** (papar, biber). Papar je višegodišnja drvenasta biljna vrsta porijeklom iz Indije. S obzirom na način rasta svrstava se u povijuše, a odlikuje se drvenastom stabljikom na kojoj se razvija zračno korijenje pomoću kojeg se pričvršćuje za različite podloge, najčešće za stabla i to tako da oko njih čini guste grmove valjkastog oblika (slika 169.).

Listovi papra su kožasti, ovalnog oblika, s izraženom peteljkom, dok su cvjetovi na vršnim grančicama skupljeni u klasoliku cvat. Plod je jednosjemena koštunica, promjera oko 5 mm, koja dozrijevanjem mijenja boju od tamnozelene, preko narančaste i crvene do žutocrvene, dok sušeni plodovi imaju crnu boju. Plodovi papra se koriste kao začín u svježem i suhom stanju (u zrnju, zdrobljen ili mljeven), a njegov oštar okus potječe od alkaloida piperina. Zbog široke primjene u kulinarstvu, uzgoj papra nije raširen samo u Indiji već i u drugim tropskim predjelima Azije, posebno u Indoneziji i Vijetnamu. Statistički podaci kažu da je Vijetnam najveći proizvođač i izvoznik papra u svijetu, te da se otprilike oko 35 % svjetske proizvodnje papra upravo ostvaruje u ovoj zemlji.

***Peperomia obtusifolia* A. Dietr.** (peperomija). Ova biljna vrsta raste kao povijuša koja zajedno sa svojim mesnatim listovima tupog vrha i jajolikog oblika stvara vijugav habitus visine do 30 cm, vrlo atraktivnog izgleda. Uzgaja se kao sobna biljka (slika 170.).



Slika 169. *Piper nigrum* L. Slika 170. *Peperomia obtusifolia* A. Dietr.
(slika 169. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-ijowp>, slika 170. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vzivh>)

6.1.1.4. Red Aristolochiales

Unutar ovog reda su svrstane uglavnom višegodišnje zeljaste biljke, dok je prisutnost povijuša i drvenastih biljnih vrsta znatno rjeđa. Red Aristolochiales obuhvaća samo jednu porodicu (Aristolochiaceae) s četiri pripadajuća roda (*Asarum*, *Aristolochia*, *Saruma* i *Hexastylis*).

Određeni sustavi klasifikacije biljaka ne izdvajaju red Aristolochiales kao poseban red već njegovu pripadajuću porodicu Aristolochiaceae svrstavaju u red Piperales.

Aristolochiaceae

Zajedničke karakteristike biljnih vrsta iz porodice Aristolochiaceae su sljedeće: (1) listovi su im jednostavni, srcolikog oblika, naizmjeničnog rasporeda na stabljici i bez palistića, (2) cvjetovi su im dvospolni, (3) cvjetni omotač je u vidu perigona sastavljen iz tri srasla listića, (3) broj prašnika u cvijetu je od 6 do 12, a ginecej je sinkarpan sastavljen od 4 do 6 plodničkih listića, (4) plod im je čahura.

Dvije biljke iz ove porodice koje imaju veći poljoprivredni značaj su vučja stopa (*Aristolochia clematitis* L.) i kopitnjak (*Asarum europaeum* L.).

***Aristolochia clematitis* L.** (vučja stopa). Vučja stopa je višegodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne stabljike do 1 m visine, te krtolasto zadebljalog korijena. Listovi ove biljne vrste su srcoliki i velikih dimenzija, a cvjetovi su svijetlo žute boje, vrlo neugodnog mirisa (slika 171.). Otporna je biljna vrsta i često se javlja kao korov na oranicama i pašnjacima te kao dio vegetacije uz puteve i rubove šuma. Zbog sadržaja alkaloida u sebi i efekta kojeg izaziva na konzumente, vučja stopa spada u red otrovnih biljnih vrsta.

***Asarum europaeum* L.** (kopitnjak). Kopitnjak je zimzelena biljna vrsta puzajuće stabljike i iznimno niskog rasta, naraste svega do 10 cm visine. Listovi kopitnjaka su bubrežastog oblika širine od 3 do 10 cm, cjelovitog ruba i sjajnog lica, dok su cvjetovi neuglednog izgleda i pojedinačnog rasporeda na stabljici (slika 172.). Plod kopitnjaka je čahura koja u sebi sadrži brojne sjemenke. Interesantan detalj vezan uz sjemenke kopitnjaka je da one na sebi sadrže posebne masne izrasline nazvane elajosomima koje mravi koriste za svoju ishranu. U suštini mravi unose takve sjemenke u svoje nastambe, elajosome pojedu, ali ne i sjemenku koja u okolini nastambe proklja.



Slika 171. *Aristolochia clematitis* L. Slika 172. *Asarum europaeum* L.
(slika 171. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-inhjp>, slika 172. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-isvoz>)

6.1.1.5. Red Ranunculales

Unutar reda Ranunculales su svrstane pretežno zeljaste biljke i povijuše, dok su drvenaste biljne vrste rijetke. Zajednička karakteristika svim biljnim vrstama iz ovog reda je da sadrže velikih broj primitivnih osobina dikotiledonih biljaka, što je slučaj i s ostalim biljnim vrstama iz podrazreda Magnoliidae. Određeni specifikumi koji izdavaju biljne vrste iz reda Ranunculales od ostalih redova iz podrazreda Magnoliidae su vezani uz savršeniju građu provodnog sustava i generativnih organa, te uz veću zastupljenost zeljastih biljaka u odnosu na drvenaste.

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka unutar reda Ranunculales je svrstano 8 različitih porodica, među kojima su s gledišta poljoprivredne botanike najznačajnije porodice Berberidaceae i Ranunculaceae.

Berberidaceae

U okviru ove porodice je svrstano osam različitih rodova koji obuhvaćaju uglavnom listopadne, poluzimzelene ili vazdazelene grmolike biljne vrste. Neke od njih su specifične po tome što su im pojedini listovi metamorfozirani u oštre trokrake trnove. Cvjetovi biljnih vrsta iz porodice Berberidaceae su dvospolni, vrlo često skupljeni u štitastu, klasoliku ili grozdastu cvat, dok su listovi složeni naizmjeničnog ili naspramnog rasporeda na stabljici. Tipični predstavnik ove porodice je obična žutika (*Berberis vulgaris* L.) pa se često ova porodica naziva i porodicom žutika ili berberika. Poznata biljna vrsta iz ove porodice je i oštroлисna mahonija (*Mahonia aquifolium* (Pursh) Nuttall.).

***Berberis vulgaris* L.** (obična žutika). Obična žutika je listopadna grmolika biljna vrsta koja naraste do 3 m visine. Izdanci su joj uspravni, nisu previše nagnuti (podsjećaju na šibe), u mladosti su crvenkaste boje, poslije odrvene i poprimaju sivosmeđu boju. Listovi žutike su eliptičnog ili jajastog oblika, po rubu su nazubljeni, a u jesen pocrvene (slika 173.). Uz listove se obično nalaze trokraki oštri trnovi čija je uloga odbijanje različitih predatora. Cvjetovi žutike su mali, dvospolni i aktinomorfni, skupljeni su u grozdastu cvat, a cvjetni omotač (perijant) im je razdvojen na čašicu (sačinjenu iz šest lapova) i krunicu (sačinjenu iz šest latica žutonarančaste boje). Po boji cvjetova ova biljka je i dobila ime. Plod žutike je bobica crvenkaste boje koja sadrži od jedne do tri sjemenke.

***Mahonia aquifolium* (Pursh) Nuttall.** (mahonija, oštroლისna mahonija). Habitus ove biljne vrste je vrlo sličan žutiki, no za razliku od nje mahonija nema listove metamorfozirane u trnove, ali zato ima bodlje na perifernim dijelovima svojih liski čija je svrha isto odbijanje predatora. Cvjetovi mahonije su žute boje, skupljeni su u grozdastu cvat i ističu se lijepim izgledom i dugim periodom cvatnje. Zbog navedenog mahonija se često koristi i kao ukrasna biljna vrsta posebno kada je riječ o uređivanju živica. Plodovi mahonije su plave bobice koje u sebi sadrže od dvije do sedam sjemenki (slika 174.).



Slika 173. *Berberis vulgaris* L. Slika 174. *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nuttall.
(slika 173. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xvsln>, slika 174. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-sqqkc>)

Ranunculaceae

Ova porodica obuhvaća 14 rodova unutar kojih je svrstano preko 3000 zeljastih biljnih vrsta, dok je prisutnost povijuša, a posebno drvenastih biljnih vrsta unutar ovog reda rjeđa. Višegodišnje zeljaste biljne vrste iz porodice Ranunculaceae obično prezime u vidu rizoma.

S gledišta poljoprivredne botanike najvažniji rodovi unutar porodice Ranunculaceae su *Helleborus*, *Clematis*, *Aconitum* te *Ranunculus* koji je ujedno i rod s najvećim brojem pripadajućih biljnih vrsta. Karakteristike biljnih vrsta iz porodice Ranunculaceae su da u pravilu nastanjuju vlažna staništa (odatle i naziv žabnjaci za njih), da im listovi nemaju palistiće, te da im je simetrija cvjetova aktinomorfna, rjeđe zigomorfna. Perijant cvijeta može biti homohlamidan ili heterohlamidan, pa čak i reduciran kod pojedinih anemofilnih predstavnika. U flori Bosne i Hercegovine neke od najrasprostranjenijih biljnih vrsta iz porodice Ranunculaceae su žabnjak ljutić (*Ranunculus acris* L.), kukurijek (*Helleborus odoratus* Waldst. & Kit.) i obična pavit (*Clematis vitalba* L.).

***Ranunculus acris* L.** (žabnjak, ljutić). Stanište ove biljne vrste su vlažne livade i pašnjaci, a može se naći pojedinačno ili u skupinama u vegetacijama u blizini potoka ili kanala. Odlikuje se razgranatom stabljikom, te dvospolnim pojedinačnim cvjetovima jarko žute boje. Prizemni listovi su dlanasto razdijeljeni na 5 do 7 režnjeva i imaju peteljku, dok su listovi u gornjem dijelu stabljike bez peteljke i razdijeljeni skroz do baze lista. Ljutić u svojim vegetativnim dijelovima sadrži alkalioide čiji unos u organizam može biti jako opasan tako da se ova biljna vrsta svrstava u skupinu otrovnih biljaka. Plod ljutića je jednosjemena orašica spljoštenog oblika (slika 175.).

***Helleborus odoratus* Waldst. & Kit.** (kukurijek, mirisavi kukurijek). Kukurijek je višegodišnja zimzelena zeljasta biljka koja vrlo rano cvate (od februara do sredine maja) te se stoga naziva i vjesnikom proljeća. Sastavni je dio vegetacije krčevina i listopadnih svijetlih šuma, a može se naći i na ivicama šuma i livada idući od najnižih nadmorskih visina pa sve do predplaninskih područja. Odlikuje se golom uspravnom stabljikom visine do 60 cm koja je pri

vrhu blago razgranata. Prizemni listovi su dlanasto dijeljeni na 7 do 11 režnjeva koji su po rubovima testerasto usječeni, dok su listovi u gornjem dijelu stabljike slični prizemnim, samo s kraćim i užim režnjevima. Cvjetovi su dvospolni, promjera od 5 do 7 cm, ugodnog mirisa i specifične građe; latice cvjetnog omotača su preobražene u nektarije tako da funkciju latica preuzimaju zeleni do blijedo žuti lapovi koji su široko jajastog oblika (slika 176.). Prašnika u cvijetu je mnogo, a ginecej je apokarpan (broj tučkova u cvijetu je od 3 do 6). Plod kukurijeka je mješak.

Mirisavi kukurijek, kao i žabnjak ljutić se zbog velikog broja alkaloida koje stvara u sebi ubraja u otrovne biljne vrste, na što ukazuje i sam naziv biljke (na grčkom jeziku riječ 'helo' znači smrtonosan, a riječ 'bora' jelo).



Slika 175. *Ranunculus acris* L. Slika 176. *Helleborus odoratus* Waldst. & Kit.
(slika 175. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xbjgl>, slika 176. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-iqnfb>)

***Clematis vitalba* L.** (obična pavit). Obična pavit je listopadna biljna vrsta koja se s obzirom na način rasta ubraja u povijuše (penjačice). Vrlo brzo raste u širinu i visinu, posebno ukoliko raste na dobro osvijetljenim prostorima. Stabljika joj je četverobridna i uzdužno izbrazdana, dok su listovi složeni (sastavljeni od 5 do 7 liski srolikog do ovalnog oblika) i naizmjeničnog rasporeda na stabljici. Cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni i skupljeni u metličastu svat. Plod obične paviti je monokarpna orašica s dugačkim dlakavim izraslinama koje potpomažu njeno rasprostiranje (slika 177.).



Slika 177. *Clematis vitalba* L.
(slika 177. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-imioi>)

6.1.1.6. Red Papaverales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, red Papaverales uključuje porodicu Papaveraceae sa sedam i porodicu Fumariaceae s pet pripadajućih rodova. Biljne vrste iz reda Papaverales su u pogledu svojih morfoloških i anatomskih karakteristika veoma slične biljnim vrstama iz roda Ranunculales, što je bio ključni razlog zbog kojeg neki sustavi klasifikacije nisu označili Papaverales kao zaseban red već su njemu pripadajuće porodice svrstali u red Ranunculales (na primjer sustav klasifikacije biljaka po Benthamu i Hookeru). Ipak, zbog specifičnih osobina biljnih vrsta iz porodice Papaveraceae, poput stvaranja mliječnog soka u sekretornim tkivima, određeni sustavi klasifikacije biljaka, među kojima i Cronquistov sustav, porodicu Papaveraceae i njoj srodne porodice svrstavaju u zaseban red.

Papaveraceae

U ovu porodicu su svrstane uglavnom jednogodišnje i višegodišnje zeljaste biljke čije je osnovno obilježje posjedovanje člankovitih mliječnih cijevi u kojima se nalazi mliječni sok bijele, žute ili narančaste boje ovisno o metabolitima koji su u njemu. Smatra se da mliječni sok ima zaštitnu ulogu u biljci jer se u njemu nalaze mnogi alkaloidi koji pogubno djeluju na konzumente biljke. Dodatna zaštitna uloga mliječnog soka je vezana uz njegovu sposobnost da stvrdne na mjestu ozljede, što sprječava ulazak neželjenih patogena u biljku.

Ostala obilježja biljnih vrsta iz porodice Papaveraceae su sljedeća: (1) stabljika im je najčešće razgranata s naizmjenično raspoređenim listovima, (2) cvjetovi su krupni, dvospolni, uglavnom aktinomorfnj s jasno izdiferenciranom čašicom (2 lapa) i krunicom (4 latice), (3) broj prašnika u cvijetu se kreće od 16 do 60 ovisno o biljnoj vrsti, dok je ginecej sinkarpan sastavljen od dva ili više plodničkih listića, (4) plod biljnih vrsta iz porodice Papaveraceae je gotovo uvijek čahura.

Najpoznatiji rod unutar ove porodice je rod *Papaver* koji obuhvaća oko 80 biljnih vrsta, a među njima i nadaleko poznati crveni mak (*Papaver rhoeas* L.). U rod *Papaver* se svrstava i opijumski mak (*Papaver somniferum* L.) koji se od davnina uzgaja u Aziji, ali i u drugim područjima umjerenog i suptropskoga pojasa. U njegovim čahurama nalazi se mliječni sok koji se zbog visokog sadržaja određenih alkaloida u sebi (morfin, papaverin) koristi za dobivanje morfina i heroína. Poznata biljna vrsta iz ove porodice je i rosopas (*Chelidonium majus* L.) koja je široko rasprostranjena na području Bosne i Hercegovine.

***Papaver rhoeas* L.** (poljski mak, crveni mak). Crveni mak je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne ili slabo razgranate stabljike koja na svojim vršnim dijelovima nosi cvjetove crvene boje i aktinomorfnje simetrije. Javlja se kao korov u žitnim poljima ili uz puteve, a naraste obično do 100 cm visine (slika 178.). Cvjetovi maka imaju cvjetni omotač izdiferenciran na čašicu sastavljenu od dva lapa koja brzo otpadaju i krunicu sastavljenu od četiri slobodna listića

crvene boje. Plod maka je čahura unutar koje se nalaze brojna sjemenja. Ta sjemenja se često koriste u kulinarstvu za pripremu različitih kolača.



Slika 178. *Papaver rhoeas* L.

(slika 178. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vkbzw>)

***Papaver somniferum* L.** (opijumski mak). Opijumski mak je po svojim morfološkim karakteristikama vrlo sličan poljskom maku, no za razliku od njega u svojim plodovima, preciznije u mliječnom soku plodova, akumulira veliki broj alkaloida među kojima i morfij. Navedeni alkaloid premda djeluje kao analgetik, može biti izuzetno opasan jer izaziva ovisnost praćenu teškim duševnim rastrojstvom i fizičkim propadanjem. Opijumski mak se razlikuje od poljskog maka i po boji latica (kod opijumskog maka boja latica je bjelkasta do roza, s tim da su na bazi latica uvijek smještene tamnije mrlje).

***Chelidonium majus* L.** (rosopas). Rosopas je višegodišnja zeljasta biljna vrsta za koju je karakteristično izlučivanje narančastog soka na mjestima reza. Navedeni sok se koristi kod liječenja bradavica, no ne preporučuje se njegova oralna konzumacija zbog brojnih alkaloida koje u sebi sadrži, a od kojih neki negativno utječu na zdravlje čovjeka. Stabljika rosopasa je razgranata, naraste do 60 cm visine. Na stabljici se nalaze sastavljeni (neparno perasti) listovi te žuto obojani cvjetovi skupljeni u štitolike cvati (slika 179.). Rosopas cvate dugo, od početka aprila pa sve do kraja ljeta. U prirodi je široko rasprostranjen; nalazi se na livadama, uz rubove šuma te uz puteve. Plod rosopasa je čahura.



Slika 179. *Chelidonium majus* L.

(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xkpek>)

Fumariaceae

Biljne vrste iz porodice Fumaraceae su po svojoj građi gotovo identične biljnim vrstama iz porodice Papaveraceae, što je razlog da se u pojedinim sustavima klasifikacije biljaka pripadnici porodice Fumariaceae navode kao dio porodice Papaveraceae. Ipak, prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka porodica Fumariaceae je zasebna porodica i uključuje pet rodova, među kojima je najpoznatiji rod *Fumaria* po kojem je porodica i dobila ime. Najznačajniji predstavnik ove porodice je biljna vrsta dimnjača (*Fumaria officinalis* L.).

***Fumaria officinalis* L.** (dimnjača). Dimnjača je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne, tanke i razgranate stabljike koja naraste do 60 cm visine. Poznata je korovska vrsta premda istovremeno ima i medicinsku primjenu kao depurativno sredstvo. Samo ime ovoj biljci je dano na osnovu svojstva soka ove biljke da poput dima tjera suze na oči (fumare na latinskom znači dimiti se). Listovi dimnjače su dvostruko perasti s tim da su liske razdijeljene u režnjeve, dok su cvjetovi dimnjače ružičaste boje i više njih zajedno formira grozdoliku cvat (slika 180.). Plod dimnjače je mala orašica, spljoštena na vrhu.

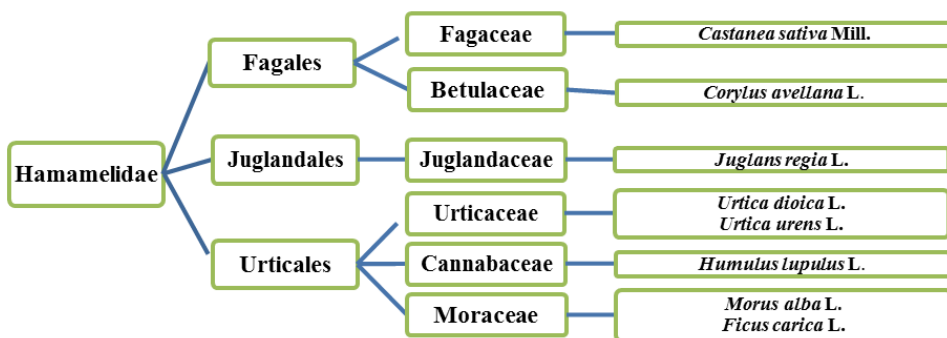


Slika 180. *Fumaria officinalis* L.
(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-oqelv>)

6.1.2. Podrazred Hamamelidae

Hamamelidae je podrazred koji obuhvaća u pravilu drvenaste i grmolike biljne vrste koje su svojim morfološkim karakteristikama prilagođene anemofiliji, odnosno oprašivanju vjetrom. To se u prvom redu odnosi na građu cvjetova koji su bez cvjetnog omotača i s uzdignutim položajem prašnika. Neke od ostalih zajedničkih karakteristika biljnih vrsta iz podrazreda Hamamelidae su: (1) da posjeduju pravi provodni sustav, (2) da su im cvjetovi uglavnom jednospolni pri čemu su muški cvjetovi skupljeni u cvat resu, a ženski pojedinačni ili skupljeni u cvat nalik na dihaj, (3) da im je ginecej sinkarpan, rijetko apokarpan, (4) te da im je plod uglavnom orašica.

Unutar ovog podrazreda je prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka svrstano jedanaest redova, među kojima su za poljoprivrednu botaniku od posebne važnosti redovi Fagales, Juglandales i Urticales (slika 181).



Slika 181. Redovi i porodice iz podrazreda Hamamelidales s većim poljoprivrednim značajem (Cronquistov sustav klasifikacije biljaka)

6.1.2.1. Red Fagales

Ovaj red obuhvaća poznate drvenaste i grmolike biljne vrste listopadnih šuma, poput bukve, hrasta i pitomog kestena. Zajedničke karakteristike biljnim vrstama iz reda Fagales su sljedeće: (1) listovi su spiralno raspoređeni na stabljici, (2) cvjetovi su sitni, jednospolni, bez ili sa slabo razvijenim cvjetnim omotačem, (3) muški cvjetovi su skupljeni u cvat resu, a ženski se razvijaju pojedinačno ili po 2 - 4 u skupinama (3) jednodomne su biljke što znači da su im muški i ženski cvjetovi zasebni ali se nalaze na istoj individui, (4) plod je sinkarpna ili monokarpna orašica.

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka u red Fagales se svrstavaju porodica Balanopaceae, Betulaceae i Fagaceae, s tim da je unutar porodice Balanopaceae svrstan samo jedan rod, dok su ostale dvije porodice mnogo brojnije kako po broju rodova, tako i po broju pripadajućih biljnih vrsta.

Fagaceae

U ovu porodicu svrstano je pet rodova: *Castanea*, *Fagus*, *Nothofagus*, *Trigonobalanus* i *Quercus*, od kojih je po brojnosti biljnih vrsta najznačajniji rod *Fagus* ili rod bukvi. S gledišta poljoprivredne botanike značajan rod unutar porodice Fagaceae je rod *Castanea* unutar kojeg je smještena i poznata poljoprivredna kultura pitomi kesten (*Castanea sativa* Mill.).

***Castanea sativa* Mill.** (pitomi kesten). Pitomi kesten je listopadno stablo koje naraste do 30 m visine. Razvija vrlo lijepu krošnju s velikim i grubo nazubljenim ovalnim listovima. Dok su stabla mlada, kora kestena je crvenkastosmeđe boje, no kasnije je boja kore sivosmeđa. Postojbina pitomog kestena je Mala Azija odakle se raširio na prostor Južne Evrope, a jedan od njegovih većih areala rasprostranjenosti je područje Cazinske krajine. Interesantan podatak vezan za ovu biljnu vrstu je da se cvjetovi oprašuju entomofilno, što nije tipično za biljne vrste iz porodice Fagaceae gdje se oprašivanje u pravilu obavlja vjetrom. Plod pitomog kestena je sinkarpna orašica (slika 182.).

Betulaceae

Unutar ove porodice su svrstane drvenaste ili grmolike biljne vrste koje su po svojim osnovnim morfološkim i anatomskim karakteristikama gotovo podudarne karakteristikama predstavnika porodice Fagaceae. U nekim sustavima klasifikacije biljaka, kao što je Takhtajanov, ovu porodicu ne svrstavaju u red Fagales već u zaseben istoimeni red (Betulales). Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije, u porodicu Betulaceae je svrstano šest rodova: *Betula*, *Alnus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Ostrya* i *Ostryopsis*, od kojih je po broju pripadajućih biljnih vrsta najveći rod *Betula*. Zajedničke karakteristike svim biljnim vrstama iz porodice Betulaceae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni s testerasto ili zupčasto nazubljenim rubovima, (2) cvjetovi su sitni i jednospolni pri čemu su muški cvjetovi skupljeni u cvat resu, a ženski u cvat nalik dihaziju, (3) muški i ženski cvjetovi se nalaze na istoj individui (jednodomne su biljke), (4) ginecej je sinkarpan sastavljen od dva, rijetko tri plodnička listića, (5) plod je orašica koja je kod nekih predstavnika s krilcima, a kod nekih zatvorena kupolom (plod obavijen braktejama koje su srasle).

S gledišta poljoprivredne botanike najznačajnija biljna vrsta unutar ove porodice je lijeska (*Corylus avellana* L.).

***Corylus avellana* L.** (lijeska, lješnjak). Raste u vidu grma ili nižeg stabla, a uzgaja se u prvom redu zbog plodova, premda su joj i drugi dijelovi iskoristivi (drvo lijeske je pogodno za različitu tehnološku obradu, mladi izboji su savitljivi i koriste se za izradu košara i slično, a od kore se mogu raditi oblozi za proširene vene). Sam naziv roda *Corylus* potječe od grčke riječe *korys* (kaciga), a što se dovodi u vezu s ovojem kojeg brakteje čine oko ploda, dok druga riječ u imenu biljke (*avellana*) ima poveznicu s talijanskim gradom Avelle i njemačkim botaničarom Leonhartom Fuchsom koji je plodove lijeske u tom gradu nazvao divljim orahom Avelle. Plodovi lijeske su vrlo ukusni i imaju visoku hranjivu vrijednost pa većinom služe za konzumaciju, no od njih se hladnim prešanjem može dobiti i ulje koje se koristi za izradu različitih kozmetičkih pripravaka (slika 183.).



Slika 182. *Castanea sativa* Mill.



Slika 183. *Corylus avellana* L.

(slika 182. je preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xbsrk>, slika 183. je preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-iqpd>)

6.1.2.2. Red Juglandales

Ovaj red obuhvaća drvenaste biljne vrste raspoređene u dvije porodice: Juglandaceae i Rhoipteleaceae. U pojedinim sustavima klasifikacije biljaka porodica Rhoipteleaceae koja sadrži samo jedan rod s jednom pripadajućom biljnom vrstom, se ne tretira kao zasebna porodica već se kao potporodica Rhoipteleoidae uvršava u porodicu Juglandaceae.

Juglandaceae

U okviru porodice Juglandaceae svrstane su listopadne drvenaste biljne vrste čije su specifične osobine sljedeće: (1) listovi su aromatični, neparno perasto složeni, sastavljeni od 5 do 9 liski eliptičnog oblika, (2) raspored listova na stabljici je naizmjeničan, (3) cvjetovi su jednospolni s neuglednim cvjetnim omotačem, (4) muški cvjetovi su skupljeni u cvat resu, a ženski su pojedinačni ili se nalaze u malim skupinama (dva do tri cvijeta), (5) plod je koštunica.

Porodici Juglandaceae pripada sedam rodova unutar kojih je svrstano oko pedesetak biljnih vrsta čiji je areal rasprostranjivanja najvećim dijelom vezan za područje Amerike i Azije. Ekonomski najvažniji rod među njima je rod *Juglans* kojem pripada i značajna poljoprivredna kultura orah (*Juglans regia* L.). U porodicu Juglandaceae spada i rod *Carya* koji obuhvaća poznate parkovske biljne vrste kao što su obična karija (*Carya ovata* Mill. K.Koch.), bijela karija (*Carya tomentosa* (Lam.) Nutt.) i gorka karija (*Carya cordiformis* (Wangenh.) K.Koch.).

***Juglans regia* L.** (obični ili pitomi orah). Orah je listopadno drvo sa slabo razgranatom, ali vrlo širokom krošnjom. Zbog lijepo razvijene krošnje, ali i činjenice da je otporan na razna onečišćenja, često se koristi u pejzažnoj arhitekturi za uređenje gradskih parkova. Orah također ima važnu ulogu u ishrani čovjeka jer su mu sjemenke bogat izvor hranjivih sastojaka, ali i u drvnoj industriji gdje se koristi za izgradnju namještaja. Postojbina oraha je Mala Azija, odakle se raširio diljem svijeta. Interesantni podaci vezani uz orah su da je tokom cvjetanja osjetljiv na niske temperature, te da luči alkaloid juglandin zbog kojeg biljke izbjegavaju rasti u njegovoj blizini (slika 184.).



Slika 184. *Juglans regia* L.
(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xblga>)

6.1.2.3. Red Urticales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije, redu Urticales pripadaju porodice Barbeyaceae, Ulmaceae, Cannabaceae, Moraceae, Cecropiaceae, Phyllanthaceae i Urticaceae unutar kojih je svrstano oko 700 različitih drvenastih te jednogodišnjih i višegodišnjih zeljastih biljnih vrsta. Novije klasifikacije biljaka (APG sustavi) red Urticales potpuno isključuju iz sustava klasifikacije biljaka, a njemu pripadajuće porodice uvrštavaju u red Rosales. Nasuprot tome, Takhtajan u svojoj klasifikaciji biljaka zadržava red Urticales, ali ga ne pridružuje podrazredu Hamamelidae već podrazredu Dilleniidae.

Zajedničke karakteristike biljnim vrstama iz reda Urticales su sljedeće: (1) listovi su im cjeloviti s nazubljenim rubom i palistićima koji rano otpadaju ili srastaju u ohreu (rukavac), (2) pojedini predstavnici ovog reda u stijenkama svojih stanica listova imaju centripetalna zadebljenja inkrustrirana kalcijevim karbonatom (Moraceae i Urticaceae), pojedini posjeduju nečlankovite mliječne cijevi (Moraceae), a pojedini žarne dlake (Urticaceae), (3) cvjetovi su im neupadljivi, pretežno jednospolni, skupljeni u cimozne (račvaste) cvati, (4) oprašivanje im je anemofilno ili entomofilno, (5) cvjetni omotač im je u vidu čašcolikog perigona sastavljenog od 4 do 6 listića, (6) gineceji im je sinkapran sastavljen iz dva plodnička listića, a plod im je orašica ili koštunica.

S gledišta poljoprivredne botanike najvažnije porodice iz reda Urticales su Urticaceae, Cannabaceae i Moraceae.

Urticaceae

Porodici Urticaceae pripada devet rodova (Elatostema, Pilea, Boehmeria, Urera, Laportea, Parietaria, Phenax, Urtica i Helxine) unutar kojih su smještene većinom zeljaste, rijetko drvenaste biljke. Posebne specifičnosti koje se vezuju uz pripadnike ove porodice je da nemaju mliječne cijevi, ali često posjeduju sluzne kanale, te da veći broj biljnih vrsta na svojim listovima imaju žarne dlake koje na dodir izazivaju peckanje.

S gledišta poljoprivredne botanike naznačajniji rod unutar porodice Urticaceae je rod Urtica. Naziv roda Urtica vodi porijeklo iz latinske riječi *urere* što znači žariti, a što se povezuje upravo s žarnim dlakama koje biljke ovog roda na svojim listovima posjeduju. Najpoznatije, a s gledišta flore Bosne i Hercegovine i najrasprostranjenije biljne vrste iz roda Urtica su kopriva (*Urtica dioica* L.) i mala kopriva (*Urtica urens* L.).

***Urtica dioica* L.** (kopriva). Kopriva je višegodišnja dvodomna, zeljasta biljka koja može narasti do 1.5 m visine. Stabljika joj je uspravna, četverobridna i nerazgranata, zelene, ponekad i ljubičaste boje i prekrivena je sitnim dlačicama. Listovi koprive su srcoliko jajastog oblika, rubovi liski su nazubljeni, a vrhovi ušiljeni. Raspored listova na stabljici je uglavnom nasuprotan. Specifičnost ove biljke je da su joj listovi obrasli žarnim dlakama koje izazivaju peckanje (slika

185.). Cvjetovi koprive su grupirani u grozdastu cvat, smješteni su u pazuščima gornjih listova stabljike, sitni su i neugledni. Cvjetni omotač je sastavljen od 4 laticice i 4 međusobno razdvojena lapa, zelenkasti su, s tim da muški cvjetovi kod nekih varijeteta mogu biti žute, a ženski ljubičaste boje. Kopriva cvate od maja pa sve do septembra, zavisno od uvjeta staništa u kojima se nalazi. Plod koprive je orašica plosnatog oblika i zelenkastosmeđe boje.

***Urtica urens* L.** (žareća ili mala kopriva). Mala kopriva je jednogodišnja zeljasta biljka koja naraste do 60 cm visine. Za razliku od koprive nižeg je rasta i jednodomna je, što znači da su joj muški i ženski cvjetovi smješteni na istoj individui. Građa lista i njihov raspored na stabljici, građa cvijeta i njihovo grupiranje, kao i vrijeme cvatnje se u osnovi ne razlikuje u odnosu na koprivu. Plod male koprive je također orašica (slika 186.).



Slika 185. *Urtica dioica* L.



Slika 186. *Urtica urens* L.

(slika 185. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vvbyu>, slika 186. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xgkty>)

Cannabaceae

Porodici Cannabaceae pripadaju dva roda; *Humulus* i *Cannabis* unutar kojih su svrstane dijelom povijuše, a dijelom zeljaste biljke. Cvjetovi su im jednospolni, no ovisno o biljnoj vrsti mogu se nalaziti na istim ili različitim individuama. Muški cvjetovi su skupljeni u metličaste cvati, a ženski u cvat dihajizij. S gledišta poljoprivredne botanike veći značaj uutar ove porodice imaju biljke hmelj (*Humulus lupulus* L.) i industrijska konoplja (*Cannabis sativa* L.).

***Humulus lupulus* L.** (hmelj). Hmelj je dvodomna višegodišnja povijuša s tankom i vrlo dugačkom stabljikom koja naraste do 10 m visine. Na stabljici se nalaze naizmjenično raspoređeni dlanasto razdijeljeni listovi, te brojne čekinjaste dlake koje biljci služe za pričvršćavanje na različite podloge. Muški cvjetovi hmelja su sitni, neugledni i skupljeni u metličaste cvati, dok su ženski skupljeni u vidu jajolikih šišarica koje se koriste u pivarskoj industriji za davanje arome pivu (slika 187.). Plod hmelja je orašica.

***Cannabis sativa* L.** (industrijska konoplja). Industrijska konoplja je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne nerazgranate stabljike koja može narasti i do 6 m visine. Listovi su joj dlanasto sastavljeni, na rubovima su nazubljeni i s obje strane dlakavi (slika 188.). Dvodomna je biljna vrsta, muški

cvjetovi su skupljeni u metličaste cvati na vrhu stabljike, dok se ženski cvjetovi nalaze u pazušcima pricvjetnih listića. Plod joj je orašica.

Industrijska konoplja se uzgaja prvenstveno radi vlakana koji se zbog svoje čvrstoće koriste u tekstilnoj industriji, no ponekad i radi sjemena koji imaju svoju primjenu u proizvodnji sapuna. Ovu biljku ne treba miješati s indijskom konopljom koja u sebi sadrži psihoaktivne supstance, premda između njih i nema velikih morfoloških razlika.



Slika 187. *Humulus lupulus* L.



Slika 188. *Cannabis sativa* L.

(slika 187. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xzyhn>, slika 188. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sdqqf>)

Moraceae

Porodica Moraceae obuhvaća šest rodova: *Fatoua*, *Maclura*, *Artocarpus*, *Dorstenia*, *Ficus* i *Morus* unutar kojih su svrstane uglavnom drvenaste biljke, rjeđe povijuše i zeljaste biljke.

Zajedničke karakteristike svih biljnih vrsta iz ove porodice su sljedeće: (1) listovi su jednostavni s palistićima koji nekad srastaju u ohreu (rukavac), (2) posjeduju mliječne cijevi u kojima se nalazi sok bjelkaste boje, (3) uglavnom su jednodomne biljke, premda su neke i dvodomne (biljne vrste iz roda *Morus*), (4) cvjetovi su jednospolni, aktinomorfni; muški cvjetovi su uglavnom grupirani u viseće, a ženski u okruglaste rese, s tim da su kod smokve cvjetovi skupljeni u specifičnu cvat nazvanu siconium, (5) oprašivanje je anemofilno ili entomofilno, (6) plod je orašica ili koštunica, a kod dudu i smokve je plod složen (nastao je iz cijele cvati).

S gledišta poljoprivredne botanike značajne biljne vrste iz ove porodice su bijeli i crni dud (*Morus alba* L.) i (*Morus nigra* L.) te smokva (*Ficus carica* L.), a s gledišta pejzažne arhitekture maklura (*Maclura pomifera* (Raf.) Schneid.). Ovoj porodici pripada i vrsta kruhovac (*Artocarpus altilis* (Parkinson) Fosberg) koja zbog široke primjene svojih plodova u ishrani ljudi postaje sve traženija diljem svijeta.

***Morus alba* L.** (bijeli dud). Bijeli dud je dvodomna listopadna drvenasta biljna vrsta. Naraste do 20 m visine i odlikuje se vrlo slatkim plodovima koji su nastali iz čitave cvati (tzv. plod dudinja). Postojbina dudu je Kina odakle se

raširio diljem svijeta. Prilagođen je življenju u toplijim predjelima, premda se uspješno razvija i u područjima umjerenog klimatskog pojasa. Interesantni podaci vezani uz bijeli dud je da se na njegovim stablima pojavljuju listovi potpuno različiti po obliku (anizofilija) te da se s listovima bijelog duda hrani leptir duduv svilac čije gusjenice tvore čahure iz čijih niti se dobija svila. Vrlo slična biljna vrsta bijelom dudu je crni dud koji se od bijelog duda razlikuje prvenstveno po boji plodova. Postoje i druge razlike, pa je tako u usporedbi s bijelim dudom, stablo crnog duda niže, s manjom i pravilnijom krošnjom. Osim toga, plodovi crnog duda sazrijevaju ranije, manji su, sočniji i ukusniji od plodova bijelog duda (slika 189.).



Slika 189. *Morus alba* L. i *Morus nigra* L.

(slika preuzeta sa: <https://www.myseeds.com/>)

***Ficus carica* L.** (smokva). Smokva je također drvenasta listopadna biljna vrsta koja za svoj razvoj preferira toplije krajeve. Listovi su joj dlanasto režnjeviti naizmjeničnog rasporeda na stabljici, dok su cvjetovi jednog polnog i smješteni na istoj individui, preciznije u tzv. kapsulama nastalim preoblikovanjem mladih izdanaka. Budući da su te kapsule zatvorene, cvjetanje smokve se praktički odvija iznutra. Specifičnost smokve je da se u tim kapsulama vrši oprašivanje i razvijanje mladih plodova, te da svi oni zajedno s kapsulom čine plod smokve koji se konzumira (slika 190.). Oprašivanje cvjetova smokve je posebno zanimljivo jer to čine smokvine ose i to tako da uđu u smokvu (kapsulu).



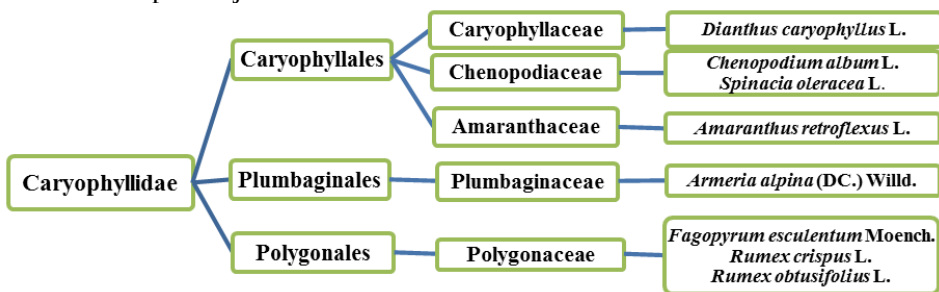
Slika 190. *Ficus carica* L.

(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-seyhf>)

6.1.3. Podrazred Caryophyllidae

Podrazred Caryophyllidae obuhvaća uglavnom višegodišnje zeljaste i polugrmolike biljne vrste koje su prema Cronquistovom sustavu klasifikacije svrstane u tri različita reda: Caryophyllales, Plumbaginales i Polygonales (slika 191.). Otprilike 90 % biljnih vrsta iz ovog podrazreda je svrstano u red Caryophyllales koji je i s gledišta poljoprivredne botanike najvažniji red unutar ovog podrazreda.

Karakteristike koje su većim dijelom svojstvene svim biljnim vrstama unutar podrazreda Caryophyllidae su sljedeće: (1) listovi su cjeloviti, (2) posjeduju potpune provodne snopiće, (3) cvjetovi su uglavnom dvospolni, (4) cvjetni omotač je jednostavan (perigon), rijetko izdiferenciran na čašicu i krunicu, (5) ginecej u cvijetu je sinkarpan, rijetko apokarpan, (6) plodovi su obično čahure ili bobice, rjeđe koštunice, (7) većinom su rasprostranjeni u umjerenom klimatskom pojasu, premda su mnogi pripadnici ovog reda prilagođeni življenju i u aridnim i semiaridnim područjima.



Slika 191. Redovi i porodice (s barem jednom pripadajućom biljnom vrstom) iz podrazreda Caryophyllidae s većim poljoprivrednim značajem (Cronquistov sustav klasifikacije biljaka)

6.1.3.1. Red Caryophyllales

Unutar reda Caryophyllales svrstano je dvanaest različitih porodica, među kojima se po svojoj brojnosti i poljoprivrednom značaju izdvajaju porodica Caryophyllaceae, Chenopodiaceae i Amaranthaceae. Ovom redu pripada i porodica Cactaceae koja obuhvaća kaktuse, biljke prilagođene življenju u sušnijim predjelima.

Caryophyllaceae

Porodica Caryophyllaceae obuhvaća devet rodova: Corrigiola, Dianthus, Gypsophyla, Arenaria, Cerastium, Saponaria, Sclearanthus, Stellaria i Silene, unutar kojih su svrstane većinom jednogodišnje i višegodišnje zeljaste biljne vrste. Premda ova porodica obuhvaća izuzetno veliki broj biljaka, pripadnici ove porodice su po određenim svojim morfološkim karakteristikama vrlo lako

prepoznatljiviji; listovi su im jednostavni i cjeloviti, uglavnom nasuprotno raspoređeni na stabljici, dok su im cvjetovi aktinomorfnji, u pravilu zrakasto simetrični i dvospolni. Cvjetovi mogu biti pojedinačni, obično su prisutni u vršnom dijelu stabljike, no mogu biti skupljeni i u različite oblike cimoznih cvati (najčešće dihajizij). Unutar ove porodice svrstan je i rod karanfila (*Dianthus*), pa se često ova porodica naziva i porodicom karanfila. Izuzev roda *Dianthus* veliki poljoprivredni značaj imaju i rodovi *Saponaria*, *Stellaria* i *Silene*. Poznate biljne vrste iz ove porodice su vrtni karanfil (*Dianthus caryophyllus* L.), ljekovita sapunika (*Saponaria officinalis* L.), obična mišjakinja (*Stellaria media* (L.) Vill.) i pucavac (*Silene vulgaris* (Moench.) Garcke.).

***Dianthus caryophyllus* L.** (vrtni karanfil). Vrtni karanfil je višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja izraste do visine 80 cm, premda je za većinu njenih kultivara uobičajeno da rastu do 40 cm. U tlu se vrlo brzo širi rizomima, pa se stoga može koristiti i kao pokrivač tla. Nadzemna stabljika vrtnog karanfila je uspravna, prvi vrhu se grana, dok su listovi tvrdi i uski, lanceolastog ili linearnog oblika, sivozelene do plavozelene boje. Listovi pri dnu stabljike tvore busen. Cvijet karanfila je građen od kratke cjevaste baze i jednostavnog cvjetnog omotača koji je sastavljen od 4 ili 5 jednako obojanih listića. Kod mnogih kultivara karanfila su prašnici modificirani u latice pa se doima kao da cvijet ima mnoštvo latica (slika 192.). Originalna boja cvijeta je svijetlo ružičasta, premda danas postoje kultivari različito obojanih cvjetova, od kojih su najviše rasprostranjeni kutivari s crvenom bojom cvjetova. Cvijet je vrlo mirišljiv i cvate od proljeća do jeseni, što zavisi od kultivara, ali i od uvjeta staništa u kojem se karanfili uzgajaju. Plod karanfila je čahura.

Karanfil se u svijetu intenzivno uzgaja kao biljka rezanog cvijeća, a u mnogim narodima ova biljka ima i određenu simboliku. Najčešće simbolizira sreću i ljubav, no u svijetu je najviše poznat kao simbol radničkog pokreta (crveni karanfil). Koliko je ovaj cvijet bio omiljen i u prošlosti potvrđuje prevod imena *Dianthus* (na grčkom jeziku *dios* znači bog, a *anthos* cvijet), iz čega proizlazi da se u antičko vrijeme karanfil smatrao cvijetom bogova.

***Saponaria officinalis* L.** (ljekovita sapunika). Ljekovita sapunika je višegodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne stabljike koja se na vrhu često grana. Naraste do 100 cm, s tim da joj se u vršnom dijelu nalazi metličasta cvat sastavljena od prelijepih cvjetova bijele do roze boje (slika 193.). Sami cvjetovi su peteročlani (pentamerni), odnosno imaju čašicu i krunicu izgrađenu iz pet listića, pri čemu su listići čašice srasli. Listovi su eliptičnog oblika, zašiljenog vrha i cjelovitog ruba, nemaju lisnu dršku, a na stabljici su nasuprotno raspoređeni. Ljekovita sapunika u tlu razvija jaki rizom valjkastog oblika koji je izvana crvenosmeđe, a iznutra žute boje. Rizom obiluje saponinima koji u kontaktu s vodom stvaraju pjenu poput sapuna, po čemu je ova biljka i dobila naziv. Vrlo je rasprostranjena diljem Evrope, a staništa su joj vlažne livade, te općenito vlažna i dobro drenirana staništa. Plod joj je čahura.



Slika 192. *Dianthus caryophyllus* L. Slika 193. *Saponaria officinalis* L.
(slika 192. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sbqhv>, slika 193. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-iomrr>)

***Stellaria media* (L.) Vill.** (obična mišjakinja). Obična mišjakinja je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta koja naraste do visine 40 cm, no stabljika joj je obično polegnuta. Cvjetovi su mali, s omotačem u vidu krunicolikog perigona sastavljenog od 10 slobodnih bijelih listića (2 kruga po 5) (slika 194.).

Premda je svi smatraju invazivnim korovom, ova biljka je izuzetno ljekovita i korisna, koristi se kao prirodni antiseptik i antireumatik, ali i u ishrani ljudi kao zamjena za mlado povrće.

***Silene vulgaris* (Moench.) Garcke.** (pucavac). Pucavac je višegodišnja zeljasta biljka koja naraste do 80 cm visine. Stabljika joj je uspravna, na vrhu često razgranata, a listovi su eliptičnog oblika i nasuprotnog rasporeda na stabljici; raspoređeni su u vidu tzv. dvostrukog pršljena. Donji listovi se nalaze na kratkim drškama, dok su gornji sjedeći.

Cvjetovi pucavca su dvospolni, cvjetni omotač čini napuhana čašica i krunica sastavljena od bijelih latica. Kada latice otpadnu, čašica i dalje ostaje napuhana, a na jači dodir puca, pa odatle i potječe naziv za ovu biljnu vrstu (slika 195.). Na biljci cvjetovi nisu raspoređeni pojedinačno već su grupirani u cvat dihajizij. Plod pucavca je čahura.



Slika 194. *Stellaria media* (L.) Vill. Slika 195. *Silene vulgaris* (Moench.) Garcke
(slika 194. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-ifmie>, slika 195. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-ijkbs>)

Chenopodiaceae

Ova porodica obuhvaća ukupno osamnaest rodova od kojih su četiri izuzetno značajna s gledišta poljoprivredne botanike (*Atriplex*, *Chenopodium*, *Spinacia* i *Beta*). U prva dva navedena roda su svrstane uglavnom korovske vrste među kojima su u flori Bosne i Hercegovine vrlo rasprostranjene obična pepeljuga (*Chenopodium album* L.) i obična loboda (*Atriplex patula* L.) dok su u zadnja dva navedena reda svrstane poznate povrtne kulture kao što je špinat (*Spinacia oleracea* L.), blitva (*Beta vulgaris* L. var. *cicla*) i šećerna repa (*Beta vulgaris* L. var. *altissima*).

Karakteristike koje pripadnike ove porodice bitno razlikuju u odnosu na biljne vrste iz porodice Caryophyllaceae su sljedeće: (1) listovi su naizmjenično raspoređeni na stabljici, (2) cvjetovi su sitni i neugledni i (3) plod je najčešće orašica. Kod biljnih vrsta iz porodice Caryophyllaceae listići imaju nasuprotan položaj na stabljici, cvjetovi su izuzetno lijepog izgleda, a plod je najčešće čahura. Ostale morfološke i anatomske karakteristike između pripadnika ovih dviju porodica su uglavnom podudarne.

***Chenopodium album* L.** (obična pepeljuga, bijela loboda). Stabljika joj je razgranata, naraste do 1 m visine, a listovi su jednostavni, ali raznolikog oblika, u donjem dijelovima stabljike su urezani, dok su u vršnom dijelu cjeloviti i duguljasti (slika 196.). Gornja strana listova je bjelkasta, izgleda kao da je posuta pepelom pa je po tome biljka i dobila naziv. Cvjetovi su dvospolni, zelenkaste boje, sitni i neugledni, na stabljici su grupirani u vidu grozdaste cvati. Producira jako puno sjemena koje dugo zadržava sposobnost klijanja, što pepeljugi omogućava brzo rasprostiranje. Invazivni je korov i može stvoriti probleme na kultiviranim površinama, te je stoga neželjena biljka s gledišta poljoprivrede.

***Atriplex patula* L.** (obična loboda). Svojim izgledom dosta podsjeća na običnu pepeljugu, no od nje se između ostalog razlikuje po obliku listova koji su kod lobode dosta širi, gotovo kopljasti (slika 197.). Loboda, kao i pepeljuga, predstavlja korovsku vrstu, premda se njeni listovi mogu koristiti u ishrani ljudi.



Slika 196. *Chenopodium album* L. Slika 197. *Atriplex patula* L.
(slika 196. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xnpgf>, slika 197. preuzeta sa: <https://alchetron.com/Atriplex-patula>)

Beta vulgaris* L. var. *cicla (blitva). Blitva je dvogodišnja zeljasta biljna vrsta koja u prvoj godini razvija lisnu rozetu, a u drugoj stabljiku s cvjetovima i plodovima. Listovi blitve sastoje se od zadebljanih i dugačkih lisnih peteljki i okruglasto-ovalnih krupnih liski koje su glatke ili mjehuraste površine (slika 198.). Zbog blagog okusa i velike nutritivne vrijednosti, listovi blitve se koriste u ishrani ljudi najčešće u vidu kuhanih jela, a u pojedinim zemljama poput Italije blitva je jedna od vodećih povrtnih kultura kako po zasađenim površinama tako i po potrošnji. Cvjetovi blitve su mali, neugledni, dvospolni i aktinomorfni s jednostavnim cvjetnim omotačem sastavljenim iz pet jednakih listića. Na stabljici se cvjetovi ne nalaze pojedinačno već su skupljeni u cimozne paštaste cvati (dihazij) koje su smještene u vršnim dijelovima stabljike. Interesantan detalj vezan uz cvjetove blitve je da im listići cvjetnog omotača nakon cvatnje ne otpadaju već zajedno s perikarpom i sjemenkama ploda formiraju blago odrvenjelu tvorevinu nalik klupku. U klupku se može nalaziti jedna ili više zasebnih orašica, zavisno koliko je cvjetova, odnosno oplođenih sjemenih zametaka sudjelovalo u izgradnji klupka.

Beta vulgaris* L. var. *altissima (šećerna repa). Šećerna repa je dvogodišnja zeljasta biljna vrsta koja se po načinu rasta i morfološkim karakteristikama bitno ne razlikuje u odnosu na blitvu izuzev u izgledu korijena koji je kod šećerne repe metamorfoziran u repastu tvorevinu. Zbog tog korijena, preciznije zbog obilne količine saharoze u njemu, šećerna repa predstavlja važnu industrijsku biljku za dobivanje konzumnog šećera (slika 199.).



Slika 198. *Beta vulgaris* L. var. *cicla* Slika. 199. *Beta vulgaris* L. var. *altissima*
(slika 198. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sbjkf>, slika 199. preuzeta
sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sfnat>)

Beta vulgaris* L. var. *rubra (cvekla, cikla). Kao i ostale povrtno kulture iz roda *Beta* tako i cvekla predstavlja dvogodišnju biljnu vrstu koja tokom prve godine razvija lisnu rozetu, a tokom druge visoku stabljiku s malim i sitnim cvjetovima. Cvjetovi cvekle su dvospolni, imaju homohlamidni perijant sastavljen iz pet listića. Broj prašnika u cvjetovima je također pet, dok je ginecejski sinkarpan izgrađen iz više plodničkih listića i s nadcvjetnim položajem tučka. Cvekla se uzgaja zbog korijena koji je zadebljao, sočan i crveno obojan usljed prisutnosti pigmenta antocijanidina u njemu (slika 200.).

***Spinacia oleracea* L.** (špinat). Špinat je dvogodišnja zeljasta biljka koja u prvog godini također stvara prizemnu rozetu s listovima, a u drugoj uspravnu stabljiku s cvjetovima i plodovima. Listovi u rozeti su duguljasti, tamno zeleni na dugačkim peteljka, jestivi su i često se koriste u ishrani ljudi; sirovi ili za pripravu različitih variva (slika 201.). Špinat je dvodomna biljka, premda postoje kultivari gdje se muški i ženski cvjetovi nalaze na istoj individui. Cvjetovi špinata su sitni i neugledni, muški su skupljeni u klasolike cvati, dok se ženski nalaze u pazušcima gornjih listova. Plod špinata je orašica.



Slika 200. *Beta vulgaris* L. var. *rubra* Slika 201. *Spinacia oleracea* L.
(slika 200. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-iwcka>, slika 201.
preuzeta sa: <https://hort.extension.wisc.edu>)

Amaranthaceae

Porodicu Amaranthaceae čini sedam rodova (*Gomphrena*, *Froelichia*, *Iresine*, *Alternanthera*, *Amaranthus*, *Celosia* i *Ptilotus*) unutar kojih su svrstane različite zeljaste biljke. Morfološke i anatomske karakteristike specifične za pripadnike ove porodice su sljedeće: (1) listovi su jednostavni i cjeloviti, s nasuprotnim ili naizmjeničnim rasporedom na stabljici, (2) cvjetovi na biljci nisu pojedinačni već su skupljeni u različite cvati, sitni su, aktinomorfni, jednospolni ili dvospolni s cvjetnim omotačem u vidu čašcolikog perigona, (3) prašnika je od 2 do 5 koliko je i listića cvjetnog omotača i (4) ginecej je sinkarpan, a plod je orašica ili čahura.

S gledišta poljoprivredne botanike najznačajniji rod unutar porodice Amaranthaceae je istoimeni rod *Amaranthus*. Tipični i najviše rasprostranjen predstavnik ovog roda je poznata invazivna korovska vrsta štir (*Amaranthus retroflexus* L.), premda ovaj rod obuhvaća i brojne vrste ukrasnog štira. Neke od njih su resasti štir (*Amaranthus caudatus* L.), ljubičasti štir (*Amaranthus cruentus* L.) i glatki štir (*Amaranthus hypochondriacus* L.).

***Amaranthus retroflexus* L.** (štir). Štir je jednogodišnja zeljasta biljka uspravne stabljike koja naraste do 100 cm visine. Listovi su raznolikog oblika, najčešće ovalni, cjelovitog ili valovitog ruba te zašiljenog vrha. Na stabljici su naizmjenično raspoređeni. Štir je jednodomna biljna vrsta, što znači da na istoj individui ima odvojene muške i ženske cvjetove. Svi cvjetovi su sitni i neugledni te grupirani u klasolike cvati među kojima je vršni cvat najduži (slika 202.). Plod

štira je orašica koja sadrži jednu sjemenku, a broj sjemenki koje jedna biljka proizvede je oko petsto. Ove sjemenke dugo zadržavaju klijavost, pa je to jedan od razloga njegovog invazivnog širenja. Štir se smatra jednim od najviše rasprostranjenih korova u flori Bosne i Hercegovine. Stvara veliki problem u poljoprivrednoj proizvodnji posebno kod uzgoja ratarskih kultura budući da svojim krupnim rastom zasjenjuje usjeve i onemogućava im rast. Negativna strana prisutnosti štira na poljoprivrednim poljima je i činjenica da je štir često domaćin za različite nematode, insekte i patogene koji mogu nanijeti veliku štetu usjevima.

***Amaranthus caudatus* L.** (resasti štir, amarant). Po svojim morfološkim karakteristikama resasti štir se bitno ne razlikuje u odnosu na štir izuzev u boji cvjetova i izgledu cvati. Kod resastog štira cvjetovi su crvenkasto obojani i skupljeni su u viseće rese (slika 203.). Premda je resasti štir izuzetno atraktivnog izgleda te se kao takav koristi u pejzažnoj arhitekturi za uređenje vrtova, on se uzgaja i radi sjemenki koje su bogati izvor proteina.



Slika 202. *Amaranthus retroflexus* L. Slika 203. *Amaranthus caudatus* L.
(slika 202. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-innby>, slika 203.
preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vxlvld>)

6.1.3.2. Red Plumbaginales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljake red Plumbaginales je zaseban red kojeg čini istoimena porodica Plumbaginaceae sačinjena iz šest različitih rodova: *Acantholimon*, *Armeria*, *Ceratostigma*, *Limonium* i *Plumbago*. U novijem APG IV sustavu klasifikacije biljaka (Angiosperm Phylogeny Group IV system), red Plumbaginales ne egzistira kao zaseban red već je porodica Plumbaginaceae pridružena redu Caryophyllales.

Pripadnici porodice Plumbaginaceae su uglavnom višegodišnje zeljaste biljne vrste, rjeđe polugrmovi, grmovi ili povijuše. Premda su rasprostranjeni diljem svijeta, pripadnici ove porodice su prilagođeni življenju u ekstremnim klimatskim uvjetima; u planinskim područjima, slanim tlima, te se na takvim staništima najvećim dijelom i nalaze.

Morfološke i anatomske karakteristike koje odlikuju biljne vrste iz porodice Plumbaginaceae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni većinom cjelovitog, rjeđe

valovitog ruba, (2) na stabljici su listovi raspoređeni naizmjenično ili u vidu rozete u prizemnom dijelu stabljike, (3) na listovima, a ponegdje i na stabljikama, kod nekih predstavnika su razvijene slane ili kredne žlijezde koje izlučuju vodu s kalcijevim solima, najčešće CaCO_3 , (4) cvjetovi su aktinomorfni, dvospolni, pentamerni (čашica je izgrađena od pet listića koji su najčešće kožasto opnasti, dok je kruničnih listića također pet; u donjem dijelu su srasli u cijev, a u gornjem su slobodni), (5) cvjetovi su grupirani u cimozne, rjeđe racemozne i glavičaste cvati, (6) plod je uglavnom orašica.

Biljne vrste iz porodice Plumbaginaceae nemaju poljoprivredni značaj, no neke od njih su dio autohtone planinske flore Bosne i Hercegovine poput alpske armerije (*Armeria alpina* (DC.) Willd.) i babosvilke (*Armeria canescens* (Host) Boiss.) te su s gledišta bogatstva flore izuzetno značajne.

6.1.3.3. Red Polygonales

Red Polygonales je predstavljen jednom istoimenom porodicom Polygonaceae koja obuhvaća uglavnom zeljaste biljke svrstane u pet različitih rodova, od kojih su tri od izuzetnog značaja za poljoprivredu. Riječ je o rodovima *Fagopyrum* gdje pripada poljoprivredna kultura heljda (*Fagopyrum esculentum* Moench.) te o rodovima *Polygonum* i *Rumex* koji obuhvaćaju veliki broj korovskih vrsta kao što su ptičji dvornik (*Polygonum aviculare* L.), obični štavlj (*Rumex crispus* L.) i tupolisni štavlj (*Rumex obtusifolius* L.).

Morfološke i anatomske karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz porodice Polygonaceae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni i cijeli s palistićima sraslim u ohreu, (2) na stabljici su listovi naizmjenično (spiralno) raspoređeni, (3) cvjetovi su sitni, aktinomorfni, jednospolni ili dvospolni, skupljeni u grozdaste cvati, (4) cvjetni omotač je u vidu čašicolikog ili krunicolikog perigona sastavljen od 3 do 6 slobodnih listića, vrlo rijetko je raščlanjen na čašicu i krunicu, (5) andrecej čini od 6 do 9 prašnika, a ginecej je sinkarpan sastavljen uglavnom iz tri karpele, (6) plod je orašica.

***Fagopyrum esculentum* Moench.** (heljda). Heljda je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne stabljike koja s vremenom pocrveni, a maksimalno naraste do 120 cm. Listovi heljde su naizmjenično raspoređeni na stabljici, pri bazi su srcoliki, a od sredine liske se naglo sužuju, dok su cvjetovi dvospolni s jednostavnim cvjetnim omotačem sastavljenim od pet listića bijele do roze boje (slika 204.). Plodovi su orašice zbog kojih se heljda intenzivno uzgaja. Svojim izgledom plodovi heljde podsjećaju na plod bukve pa odatle i naziv *Fagopyrum* za heljdu (latinski *Fagus* - bukva). Druga riječ u nazivu heljde (*esculentum*) ukazuje da se heljda koristi u ishrani ljudi (od zrna se proizvodi brašno pa se često heljda svrstava u žitarice iako to nema nikakvo botaničko uporište). Za uspješan razvoj, heljda preferira topla i vlažna podneblja, no dobro uspijeva i u umjerenom klimatskom pojasu.

***Polygonum aviculare* L.** (ptičji dvornik). Ptičji dvornik je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta koja se odlikuje jako razgranatom i polegnutom stabljikom iz čijih nodija mogu da izbijaju izdanci visine do 60 cm (slika 205.). Listovi ptičjeg dvornika su mali, ovalnog oblika i naizmjeničnog rasporeda na stabljici, dok su cvjetovi isto malih dimenzija, razvijaju se u pazušcima listova i obično su grupirani u grozdaste cvati. Plod ptičjeg dvornika je trobridna orašica tamno smeđe boje. Za svoj razvoj preferira suha staništa, no moguće ga je naći na različitim površinama, često na njivama i neobrađenim zemljištima, pa se svrstava u korove.



Slika 204. *Fagopyrum esculentum* Moench. Slika 205. *Polygonum aviculare* L.
(slika 204. preuzeta sa: <https://alchetron.com/Fagopyrum>, slika 205. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-inzee>)

***Rumex crispus* L.** (obični štavelj). Obični štavelj je višegodišnja zeljasta biljna vrsta vrlo jakog korijenskog sustava koji ima sposobnost brze regeneracije, te ga je stoga s obradivih površina teško ukloniti agrotehničkim mjerama. Razvija također i vrlo robusnu stabljiku koja izraste do 1 m visine. Listovi običnog štavelja su dugi i uski, donji su kopljastog oblika i imaju drške, dok su gornji manjih dimenzija i sjedeći. Cvjetovi običnog štavelja su dvospolni, sitni i neugledni i skupljeni su u metličaste cvati s jako razvijenom cvjetnom drškom (slika 206.). Plod je orašica.

S obzirom na način življenja obični štavelj pripada hemikriptofitima, što znači da mu nadzemni dijelovi tokom zime izumiru, ali se iz adventivnih pupova smještenih u površinskom dijelu korijena svake godine u proljeće razvijaju nove individue. Raste uglavnom na vlažnim livadama i pašnjacima, kraj puteva, ali i kao korov na poljoprivrednim površinama. Premda je korovska vrsta, obični štavelj se koristi i u ishrani ljudi i to isključivo mladi listovi. Kako biljka stari listovi poprimaju gorak okus, te shodno tome nisu podesni za konzumaciju.

***Rumex obtusifolius* L.** (tupolisni štavelj). Po morfološkim i anatomskim karakteristikama vrlo je sličan običnom štavlju, no između njih postoje i određene razlike, najviše s gledišta oblika listova koji su kod tupolisnog štavelja u donjem dijelu stabljike široko-kopljasti, valovitih rubova i zaobljenog vrha. Kako se ide prema vrhu listovi postaju manje široki i u vršnom dijelu manje zaobljeni (tupasti), ali nikada ne poprimaju formu listova običnog štavelja. Također i visina stabljike je nešto viša kod tupolisnog štavelja, pa ona izraste i

do 120 cm visine (slika 207.). Ostale morfološke karakteristike tupolisnog štaveljja, prvenstveno građa cvijet i ploda, kao i način njegovog preživljavanja u prirodi, te korištenja od strane čovjeka, su u osnovi podudarne običnom štaveljju.



Slika 206. *Rumex crispus* L. Slika 207. *Rumex obtusifolius* L.

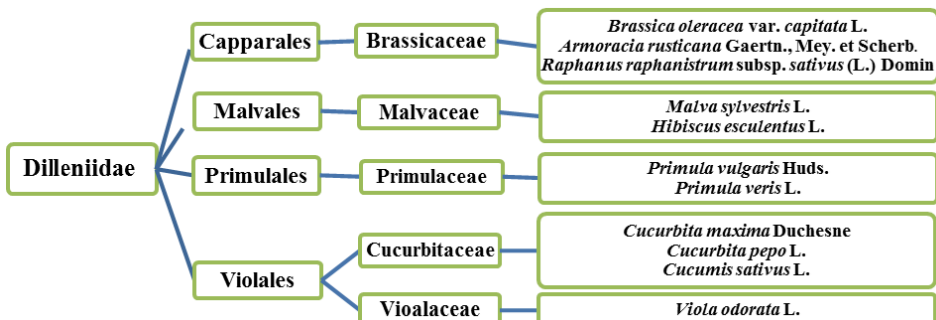
(slika 206. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-idojd>, slika 207. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-inpzi>)

6.1.4. Podrazred Dilleniidae

Dilleniidae je podrazred koji obuhvaća većinom drvenaste i grmolike biljne vrste, rijetko povijuše i zeljaste biljke. Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka ovaj podrazred uključuje 13 redova i 78 porodica unutar kojih je svrstano oko 25 000 biljnih vrsta. Najveći broj biljaka pripada redu Violales (5000), Capparales (4000) i Ericales (4000), a nešto manju brojnost imaju redovi Theales i Malvales (između 3500 i 4000 biljnih vrsta) te red Primulales (blizu 3000 biljnih vrsta). Ostali redovi (Batales, Diapensiales, Dileniales, Ebenales, Lecythidales, Nepenthales i Salicales) ne ističu se velikom brojnošću.

U Takhtajanovom sustavu klasifikacije biljaka podrazred Dilleniidae također egzistira kao zaseban podrazred, no to nije slučaj s novijim sustavima klasifikacije biljaka (APG sustavi). Prema mišljenju kreatora tih novijih sustava klasifikacije biljaka, među pripadnicima podrazreda Dilleniidae ne postoji jedinstvena historija porijekla, pa shodno tome oni ne razmatraju ovaj podrazred kao zasebnu monofiletsku skupinu. Neovisno o navedenom, pripadnici podrazreda Dilleniidae imaju niz sebi svojstvenih morfoloških i anatomskih karakteristika, a neke od njih su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, cijeli ili razdijeljeni, u pravilu bez palistića, (2) cvjetovi su uglavnom dvospolni, horipetalni i sinpetalni s cvjetnim omotačem izdiferenciranim na čašicu i krunicu, (3) andreceji su sastavljeni iz mnogo prašnika koji se razvijaju centrifugalno (onaj u centru je najstariji), (4) gineceji su sinkarpani, rjeđe apokarpani, sastavljeni od 1 do 20 karpela (plodničkih listića).

Redovi i porodice unutar podrazreda Dilleniidae koje imaju veći poljoprivredni značaj prikazani su na slici 208.



Slika 208. Redovi i porodice (s barem jednom pripadajućom biljnom vrstom) značajni s gledišta poljoprivredne botanike unutar podrazreda Dilleniidae (Cronquistov sustav klasifikacije biljaka)

6.1.4.1. Red Capparales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka unutar reda Capparales svrstano je pet različitih porodica, među kojima se po svojoj brojnosti i poljoprivrednom značaju izdvaja porodica Brassicaceae. Thornov sustav iz 1992. godine kao i noviji sustavi klasifikacije biljaka poput APG II sustava, ne označavaju red Capparales kao zaseban red, već sve porodice ovog reda uključuju u red Brassicales.

Redu Capparales pripadaju uglavnom zeljaste, rjeđe drvenaste biljke čije su zajedničke karakteristike sljedeće: (1) listovi su naizmjenično raspoređeni, nemaju palistiće, (2) cvjetovi su dvospolni, uglavnom aktinomorfni, (3) cvjetni omotač je heterohlamidan pri čemu čašicu čine 4 listića, a krunicu također 4, ali s unakrsno postavljenim listićima (laticama), (4) andrecej je sastavljen iz 4 prašnika od kojih su dva kraća, a dva duža, s tim da se duži cijepaju pa je broj prašnika u konačnici 6, (5) ginecej je sinkarpan izgrađen iz dva plodnička listića, (6) cvjetovi na stabljici su grupirani u grozdaste cvati i (7) plod je uglavnom ljuska ili ljuščica.

Brassicaceae

Porodicu Brassicaceae čini 21 rod unutar kojih su svrstane zeljaste biljke s vrlo širokim arealom rasprostiranja na planeti Zemlji (kozmpolitske biljke). Interesantan detalj vezan uz imenovanje porodice Brassicaceae je da je u starijim sustavima klasifikacije biljaka ova porodica nosila naziv Crucifereae (krstašice), a što se vezuje uz unakrsni raspored latica u cvjetovima pripadajućih biljnih vrsta.

S gledišta poljoprivredne botanike najvažniji rod unutar porodice Brassicaceae je istoimeni rod *Brassica* iz razloga jer ovaj rod obuhvaća veliki broj povrtnih kultura poput kupusa, kelja i brokule čiji je značaj u ishrani ljudi vrlo velik. Budući da su sve te kulture morfologijom i načinom rasta vrlo slične, čest je slučaj da se sve povrtne kulture iz roda *Brassica* nazivaju jednim imenom kupusnjače.

Tipični predstavnik roda *Brassica* je kupus (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) koji se intenzivno uzgaja diljem svijeta, a uz njega visoku zastupljenost u poljoprivrednoj proizvodnji imaju kelj (*Brassica oleracea* var. *sabauda* L.) i karfiol (*Brassica oleracea* var. *botrytis* L.). Od ostalih rodova unutar porodice Brassicaceae veći poljoprivredni značaj imaju rodovi *Raphanus* i *Armoracia* jer i oni obuhvaćaju određeni broj povrtnih kultura (hren, rotkvica, crna rotkva), dok su rodovi *Capsella*, *Lepidium* i *Draba* interesantni s gledišta korovske vegetacije.

***Brassica oleracea* var. *capitata* L.** (kupus). Kupus je nastao selekcijom iz divljeg kupusa (*Brassica oleracea* L.) čiji je prirodni areal rasprostranjenja obalno područje Mediterana i Zapadne Evrope. Riječ je o dvogodišnjoj zeljastoj biljnoj vrsti koja tokom prve godine razvija prizemno skraćeno stablo s vršnim pupom obavijenim gustom rozetom listova, a u drugoj stabljiku visine do 2 m koja na sebi nosi cvjetove i plodove. Cvjetovi su tetramerni: lapova i latica je 4, prašnika također 4, ali 2 se cijepaju pa ih je ukupno 6, dok je ginecej sinkarpan i izgrađen iz 2 plodnička listića u kojima je smješteno više sjemenih zametaka. Na stabljici se cvjetovi ne nalaze pojedinačno već su grupirani u vidu grozdastih cvati. Za konzumaciju se koristi isključivo glavičasta forma skraćenog izdanka nastala tokom prve godine uzgoja. U samoj glavici vanjski listovi su u pravilu plavozelene boje dok su unutrašnji bjelkaste boje i gustog rasporeda, praktički su priljubljeni jedan uz drugog.

Danas postoji vrlo veliki broj kultivara kultiviranog kupusa, s vrlo različitim veličinama glavica i bojom pripadajućih listova, no za sve njih je karakteristično da im je izvorni predak divlji kupus. Iz divljeg kupusa ne samo da se selekcijom i ukrštavanjem razvio kupus, već i niz drugih vrlo poznatih povrtnih kultura: kelj (*Brassica oleracea* var. *sabauda* L.), karfiol (*Brassica oleracea* var. *botrytis* L.), brokula (*Brassica oleracea* var. *italica* L.), prokulica (*Brassica oleracea* var. *gemmifera* L.) i keleraba (*Brassica oleracea* var. *gongylodes* L.).

Kelj je vrsta kupusnjače koja se odlikuje naboranim listovima (s lica su tamno zelene, a s naličja žućkastozelene boje), dok je specifičnost karfiola (cvjetače) bijela glavičasta cvat oko koje se nalaze listovi izduženo jajastog oblika. Odlika brokule je također da razvija glavičastu cvat, no kod nje je ona zelenkaste boje. Prokulica ili kelj pupčar je vrsta kupusnjače koja na svojoj stabljici razvija veliki broj malih glavičastih pupova po kojima je ovu biljku vrlo lako prepoznati, dok je keleraba prepoznatljiva po zadebljaloj stabljici kuglaste forme iz koje izbijaju listovi (slika 209.).



kupus



kelj



karfiol



brokula



prokulica



keleraba

Slika 209. Povrtne kulture iz roda *Brassica*
(slike preuzete sa: https://sh.wikipedia.org/wiki/Divlji_kupus)

***Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb.** (hren). Hren je višegodišnja zeljasta biljka uspravne stabljike, te zadebljalog i razgranatog korijena zbog kojeg se hren i uzgaja (slika 210.). Korijen ima oštar i ljut okus te se koristi uglavnom kao prilog jelima, no budući da je bogat brojnim ljekovitim supstancama koristi se i u farmaciji za dobivanje različitih ljekovitih pripravaka. Jestivi su i listovi, ali njihova upotreba u ishrani nije baš raširena.

Interesantan detalj vezan uz hren je da na svojoj stabljici razvija listove različitih oblika: pri samom dnu stabljike se nalaze duguljasti, oko 60 cm dugi listovi nazubljena i kovrčava ruba, u donjem dijelu i u sredini stabljike su smješteni perasto razdijeljeni listovi s kraćim peteljka, a u gornjem dijelu stabljike kopljasti listovi. U vršnim dijelovima stabljike se nalaze sitni bijeli cvjetovi skupljeni u grozdaste cvati. Plod hrena je ljuska kao i kod većine ostalih pripadnika porodice Brassicaceae. Premda se može razmnožavati i sjemenom osnovni način razmnožavanja hrena je putem korijenskih reznica.



Slika 210. *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb.
(slika preuzeta sa: <https://mygardenspaces.com/>)

Raphanus sativus* L. var. *radicula (rotkvica). Rotkvica je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta koja se uzgaja kao povrtna kultura zbog zadebljalog donjeg dijela stabljike koji je izvana crvenkaste boje, a iznutra bijele. Navedeni dio rotkvice se koristi u ishrani ljudi najčešće u vidu salata, ali se zbog ljekovitih sastojaka koje posjeduje koristi i u farmaceutskoj industriji. Rotkvica razvija nisku stabljiku s lišćem u rozeti i cvjetovima grupiranim u grozdaste cvati smještenim na vrhu stabljike. Plod rotkvice je ljuska. Osim rotkvice, unutar roda *Raphanus* svrstane su i neke druge povrtno kulture kao što su crna rotkva (*Raphanus sativus* L. var. *niger* J. Kern.) i daikon rotkva (*Raphanus sativus* L. var. *longipinnatus* Bailey), no njihova raširenost i upotreba je nešto manja u odnosu na rotkvicu (slika 211.).



rotkvica

crna rotkva

daikon rotkva

Slika 211. Povrtne kulture iz roda *Raphanus*
(slika preuzeta sa: <https://nixahardware.com/>)

6.1.4.2. Red Malvales

Redu Malvales pripada pet porodica (Bombacaceae, Elaeocarpaceae, Malvaceae, Sterculiaceae i Tiliaceae) unutar kojih su svrstane različite drvenaste, grmolike i zeljaste biljke. Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz reda Malvales su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, cijeli ili razdijeljeni s naizmjeničnim rasporedom na stabljici, (2) većina biljnih vrsta u svojim vegetativnim organima posjeduje sluzne kanale, dok su im listovi prekriveni zvjezdastim dlakama, (3) cvjetovi su u pravilu dvospolni, aktinomorfni, na stabljici se rijetko nalaze pojedinačno, većinom su skupljeni u različite cvati, uglavnom grozdaste, (4) čašica i krunica cvjetova izgrađena je iz 4 ili 5 slobodnih ili slabo sraslih listića, (5) andrezej je sastavljen iz velikog broja prašnika često sraslih u cjevastu formu, (6) plodnik je sinkarpan sastavljen od 2 do 5 plodničkih listića, (7) plodovi su čahure, bobice, orašice ili šizokarpiji. Veći poljoprivredni značaj unutar ovog reda ima porodica Malvaceae.

Malvaceae

Porodicu Malvaceae čini devet rodova (*Alcea*, *Gossypium*, *Abelmoshus*, *Abutilon*, *Althaea*, *Hibiscus*, *Sida*, *Pavonia* i *Malva*) unutar kojih su svrstane uglavnom zeljaste biljne vrste.

Specifičnosti biljnih vrsta iz porodice Malvaceae su sljedeće: (1) kozmopolitske su biljne vrste i raširene su diljem svijeta, ali najviše u toplijim predjelima, (2) cvjetovi su dvospolni s dvojnim cvjetnim omotačem; čašicu čini pet sraslih listića, no često imaju i dopunsku čašicu sastavljenu od pricvjetnih listića (brakteja), dok je krunica također pentamerna, no listići koji je grade su slobodni ili srasli samo u osnovi, (3) u cvijetu je prisutan veliki broj prašnika; raspoređeni su u dva kruga i obično su srasli filamentima, (4) ginecej je sinkarpan izgrađen iz pet plodničkih listića, dok je plod čahura ili šizokarpij. S gledišta poljoprivredne botanike značajni su rodovi *Malva* i *Hibiscus*. Rod *Malva* iz razloga jer su unutar njega svrstani sljezovi (*Malva sylvestris* L.) koji su sastavni dio flore na velikom prostoru Bosne i Hercegovine, a rod *Hibiscus* zbog toga jer obuhvaća biljne vrste koje imaju svoju primjenu ili u ishrani ljudi ili u pejzažnoj arhitekturi (*Hibiscus esculentus* L.).

***Malva sylvestris* L.** (crni sljez, crni šljez). Crni sljez je vrlo rasprostranjena biljna vrsta diljem svijeta, pa tako i u Bosni i Hercegovini gdje raste samoniklo po njivama, vrtovima i uz puteve. Razvija uspravnu, često razgranatu stabljiku koja izraste i preko 1 m visine, dok su listovi jednostavni, dlanasto režnjeviti. Cvjetovi se razvijaju iz pazuša listova i obično se nalaze u grupama od dva do četiri cvijeta. Čašica i krunica cvijeta je izgrađena iz pet listića koji su kod čašice srasli, a kod krunice nisu. Same laticice su ružičaste do blijedo ljubičaste boje, imaju srcolik izgled i prošarane su tamnijim prugama (slika 212.). Biljka je u cjelini promatrano vrlo osebujnog izgleda, a poznata je i po ljekovitim svojstvima tako da je ljudi uzgajaju i u svojim vrtovima. Plod sljeza je šizokarp.

***Hibiscus esculentus* L.** (bamija). Bamija je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta koja se prvenstveno uzgaja zbog plodova. Njeni plodovi (čahure) se koriste za ishranu ljudi, najčešće kao sastavni dio variva, dok se sjemenke plodova mogu i mljeti te koristiti kao dodatak brašnu, pa čak i kao dodatak kafi. Osim što je važna s gledišta ishrane ljudi, bamija ima svoje mjesto i u pejzažnoj arhitekturi. Naime, cvijet bamije, preciznije krunica cvijeta bamije je vrlo atraktivnog izgleda: zvonolikog je oblika i sastavljena je iz pet svijetložutih latica koje pri dnu imaju izražajne tamno crvenkaste mrlje. Relativno je velikih dimenzija, što dodatno doprinosi atraktivnom izgledu biljke (slika 213.).



Slika 212. *Malva sylvestris* L.



Slika 213. *Hibiscus esculentus* L.

(slike preuzete sa: <https://www.idizdravo.com/>)

6.1.4.3. Red Primulales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka red Primulales čine tri porodice Myrsinaceae, Primulaceae i Theophrastaceae, unutar kojih je svrstano 20 rodova s pripadajućim drvenastim ili zeljastim biljnim vrstama. Noviji sustavi klasifikacije biljaka ne označavaju red Primulales kao zaseban red, već sve pripadajuće biljne vrste ovog reda u okviru šire porodice Primulaceae uvrštavaju u red Ericales. Razlozi ovakvih velikih razlika između pojedinih sustava klasifikacije biljaka su vezani uz različiti pristup klasifikaciji biljaka. Relativno stariji sustavi klasifikacije biljaka, u koje se ubrajaju naširoko prihvaćeni Cronquistov te Takhtajanov sustav, su morfološke karakteristike i biohemijski sastav svake pojedine biljke uzimali kao osnovne kriterije klasifikacije biljaka, dok su noviji sustavi biljaka kao kriterij klasificiranja uz navedeno uzimali i genetičke dokaze dobijene putem filogenetičkih metoda. Ti noviji sustavi (APG sustavi) su samim time i vjerodostojniji, no nijedan od njih četiri koliko ih je do sada javno obznanjeno nije u širokoj upotrebi kao što je to slučaj s Cronquistovim sustavom klasifikacije biljaka. To je i ključni razlog zbog kojeg je u ovoj knjizi kod sistematizacije biljaka korišten Cronquistov sustav.

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz reda Primulales su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, uglavnom cjelovitog ruba, (2) raspored listova na stabljici je spiralan ili često u vidu prizemne rozete, (3) cvjetovi su uglavnom dvospolni, aktinomorfni, rijetko zigomorfni, a na stabljici su većinom skupljeni u štitaste ili grozdaste cvati, (4) perijant cvjetova je razdvojen na čašicu i krunicu pri čemu je čašica sastavljena od 4 do 9 lapova (najčešće 5) koji opstaju na cvijetu i nakon oplodnje, dok krunicu čini u pravilu 5 latica koje su slobodne ili srasle u vidu zvončića, (5) broj prašnika u cvijetu je uglavnom podudaran s brojem lapova ili latica, (6) ginecej je sinkarpan sastavljen uglavnom iz pet plodničkih listića, (7) plod može biti raznolik, najčešće je čahura.

Veći poljoprivredni značaj unutar reda Primulales ima porodica Primulaceae.

Primulaceae

Porodica Primulaceae obuhvaća 10 rodova (Coris, Androsace, Dodecatheon, Cyclamen, Glaux, Hottonia, Samolus, Primula, Pelletiera i Lysimachia) unutar kojih su svrstane različite zeljaste biljke, među kojima se neke poput jaglaca i ciklame smatraju vodećim cvjetnim kulturama s gledišta pejzažne arhitekture.

Biljne vrste koje pripadaju porodici Primulaceae dijele niz zajedničkih karakteristika, a neke od njih su sljedeće: (1) broj prašnika u cvjetovima odgovara broju latica i pozicionirani su nasuprotno njima, (2) prašnici grade haplostemon, što znači da su u cvijetu raspoređeni u jednom krugu, (3) ginecej je sinkarpan, (4) cvjetovi su radijalne simetrije.

***Primula vulgaris* Huds.** (rani jaglac). Ova biljka se smatra vjesnikom proljeća budući da vrlo rano kreće s cvatnjom. Listovi ranog jaglaca su prizemni i čine rozetu, cjeloviti su, ali naborani i s rubom liske uvijenom prema dole. Cvjetovi ranog jaglaca su atraktivnog izgleda s krunicom koju čini pet latica svijetlo žute boje, a nalaze se na dugačkim cvjetnim drškama koje izlaze iz sredine lisne rozete (slika 214.). Zbog vrlo osebujnog izgleda cvjetova, ljudi ga intenzivno beru, pa je sve manje prisutan u prirodi. Istoznačica, odnosno sinonim za biljku *Primula vulgaris* Huds. je *Primula acaulis* (L.) Hill.

***Primula veris* L.** (pravi jaglac, ljekoviti jaglac). Po svom habitusu je sličan ranom jaglacu, no između njih postoje i neke razlike po čemu ih je vrlo lako razlikovati. Pravi jaglac ima cvjetove skupljene u štitastu cvat koji je dosta više izdignut u odnosu na pripadajuću lisnu rozetu, a i korijen mu je jače razvijen u odnosu na rani jaglac. Osim toga, cvjetovi pravog jaglaca mirišu na med i posjeduju laticice intenzivno žute boje pa ga je i po tome moguće razlikovati od ranog jaglaca (slika 215.). Specifičnost pravog jaglaca je da mu korijen i cvjetovi sadrže brojne ljekovite supstance te se vrlo često kao sinonim za ovu biljku koristi i naziv *Primula officinalis* Hill.



Slika 214. *Primula vulgaris* Huds. Slika 215. *Primula veris* L.
(slike preuzete sa: <https://worldoffloweringplants.com>)

6.1.4.4. Red Violales

Red Violales obuhvaća čak 24 porodice unutar kojih je svrstan 81 rod s pripadajućim biljnim vrstama. Većina njih se ubraja u zeljaste biljne vrste, dok je znatno manji broj grmolikih i drvenastih biljnih vrsta. Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz ovog reda su sljedeće: (1) listovi su naizmjenično raspoređeni na stabljici, često sadrže i palistiće, (2) cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni ili zigomorfni, (3) kod zigomorfni cvjetova često je jedna latica izvučena i nosi tzv. ostrugu (izraštaj s nektarijama), (4) andrecej se sastoji od pet prašnika pri čemu su dva često preobražena u nektarij, (5) ginecej je sinkarpan izgrađen iz tri plodnička listića, (6) plod je čahura.

S gledišta poljoprivredne botanike veći značaj unutar reda Violales imaju porodice Violaceae i Cucurbitaceae.

Vioalaceae

Ova porodica se često naziva i porodicom ljubičica budući da obuhvaća rod ljubičica (*Viola*) po kojem je pripadajauća porodica, ali i red dobio ime.

Rod *Viola* obiluje različitim vrstama ljubičica, no u flori Bosne i Hercegovine su prisutne samo tri: mirisna ljubičica (*Viola odorata* L.), poljska ljubičica (*Viola arvensis* Murray) i trobojna ljubičica (*Viola tricolor* L.). Za sve njih je karakteristično da su niskog rasta (narastu do 20 cm visine), da su im listovi prizemni i da na cvjetnim drškama nose cvjetove vrlo lijepog izgleda i specifične građe. Cvjetovi su im dvospolni s cvjetnim omotačem građenim od pet lapova i pet nejednakih, većinom ljubičasto obojanih latica pri čemu je najdonja latica produžena prema natrag u šuplji izraštaj (ostrugu). Prva navedena ljubičica (*Viola odorata* L.) se osim zbog lijepog habitusa uzgaja i zbog eteričnih ulja koje stvara u svojim listovima, a koji imaju primjenu u proizvodnji parfema (slika 216.). Intenzivno se uzgaja i trobojna ljubičica (*Viola tricolor* L.) zbog šarolike krunice atraktivnog izgleda, dok je poljska ljubičica (*Viola arvensis* L.) većinom sastavni dio korovske flore mnogih livada i polja.



Slika 216. *Viola odorata* L. (slika preuzeta sa: <https://plants.ces.ncsu.edu/>)

Izuzev roda *Viola*, porodica Vioalceae obuhvaća i rodove Hybanthus, Rinorea i Leonia, no oni nemaju veći značaj za poljoprivredu i pejzažnu arhitekturu.

Porodica Cucurbitaceae

Porodica Cucurbitaceae obuhvaća veliki broj povrtnih kultura koje su svrstane u četiri različita roda (*Cucurbita*, *Cucumis*, *Cyclanthera* i *Citrullus*). Rod *Cucurbita* se često naziva i rodом bundeva, rod *Cucumis* rodом krastavaca, rod *Cyclanthera* rodом divljih krastavaca, a rod *Citrullus* rodом lubenica.

Za sve pripadnike porodice Cucurbitaceae je karakteristično da je riječ o jednogodišnjim zeljastim biljkama, da im je stabljika plegla ili se penje uz pomoć vitica nastalih preobrazbom listova, da su im cvjetovi uglavnom jednospolni, te da im je plod najčešće bobica. U muškim cvjetovima andrecej je sastavljen iz pet prašnika (po dva srasla i jedan slobodan, pa izgleda kao da je u cvijetu tri prašnika), dok je u ženskim cvjetovima ginecej sinkarpan tj. u cvijetu se nalazi jedan tučak izgrađen iz tri plodnička listića. Muški i ženski cvjetovi se kod većine pripadnika porodice Cucurbitaceae nalaze na istoj individui.

Neke od vrlo poznatih povrtnih kultura iz porodice Cucurbitaceae su: velika bundeva (*Cucurbita maxima* Duchesne), obična bundeva (*Cucurbita pepo* L.), krastavac (*Cucumis sativus* L.), divlji krastavac (*Cyclanthera pedata* (L.) Schrad.) i lubenica (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum.) (slika 217.).

***Cucurbita maxima* Duchesne** (velika bundeva). Ova biljka se odlikuje plodovima vrlo velikih dimenzija i izražene narančastocrvene boje. U Sjedinjenim Američkim Državama je proizvodnja velike bundeve jako raširena jednim dijelom zbog ukusnih plodova, a drugim dijelom zbog korištenja ove bundeve u dekorativne svrhe tokom održavanja manifestacije 'Noć Vještica'. Druge karakteristike svojstvene ovoj biljci su prekrivenost epidermisa listova mekanim dlačicama, posjedovanje cvjetova u vidu trube usljed srastanja donjih dijelova latica, te polegauta stabljika čija dužina doseže i preko 4 metra.

***Cucurbita pepo* L.** (obična bundeva). Od svih vrsta bundeva, uzgoj obične bundeve je najviše raširen u svijetu. Oblik ploda joj može biti raznolik, no značajno je manji u odnosu na veliku bundevu. Također i boja obične bundeve može znatno varirati, ovisno o kultivaru. Ostale morfološke karakteristike su u osnovi podudarne s morfološkim karakteristikama velike bundeve.

***Cucumis sativus* L.** (krastavac). Krastavac je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta čiji je uzgoj zbog sočnih plodova vrlo raširen u svijetu. Stabljika krastavca je polegauta i vrlo razgranata, dok se listovi nalaze na dugim peteljkaama i naizmjenično su raspoređeni na njoj. Cvjetovi su jednospolni, muški su grupirani u grozdaste cvati, a ženski su pojedinačni. U pravilu muški i ženski cvjetovi se nalaze na istoj individui, no postoje i kultivari gdje se muški i ženski cvjetovi nalaze na različitim individuama. Plod krastavca je duguljasta, često malo uvijena bobica, zelene vanjske površine i sočne bijele unutrašnjosti. Ovisno o kultivaru, izgled bobice krastavca može značajno varirati no u proizvodnji su najviše zastupljene dvije osnovne grupe kultivara krastavca. Prvu grupu sačinjavaju kultivari kornišoni čiji su plodovi manjih dimenzija i pogodni su za industrijsku preradu, a drugu saladni kultivari krastavca kojima su plodovi većih dimenzija i obično se koriste za pripremu salate tokom cijele godine.

***Cyclanthera pedata* (L.) Schrad.** (divlji krastavac). Divlji krastavac je biljka penjačica koja se prvenstveno uzgaja zbog malih sočnih plodova, premda su i drugi njeni dijelovi iskoristivi ili za ishranu ili za spravljanje različitih ljekovitih pripravaka. Porijeklom je iz Meksika, Perua i Bolivije, gdje se intenzivno uzgaja još od davnina. U Bosni i Hercegovini je gotovo nepoznata povrtna kultura, no svi su izgledi da će ova zahvalna povrtna kultura ubrzo naći svoje mjesto u asortimanu proizvoda poljoprivrednih proizvođača i na teritoriju naše domovine. Morfološke karakteristike biljke divljeg krastavca su dosta podudarne s izgledom običnog krastavca, s tim da su plodovi divljeg krastavca nešto manji. Osim što su manji, oni se dosta razlikuju i s gledišta unutrašnje građe. Plodovi divljeg krastavca vrlo brzo gube svoj unutrašnji dio koji se sasušuje, pa ih stoga treba konzumirati dok su svježiji i to u vidu salate ili kao varivo. Čak i listovi

divljeg krastavca se mogu koristiti u iste svrhe. Široku upotrebu imaju i sjemenke divljeg krastavca koje se koriste za izradu različitih ljekovitih pripravaka. Crne su boje, dosta tvrde i velike, što je sve u suprotnosti s izgledom sjemenki običnog krastavca.

***Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum.** (lubenica). Lubenica je također jednogodišnja zeljasta biljna vrsta koja se uzgaja zbog svojih velikih plodova, zelene ili prošarano zelene vanjske površine te sočne crvenkaste unutrašnjosti. Porijeklom je iz Zapadne Afrike, no danas je njen uzgoj raširen u mnogim zemljama suptropskog i umjerenog klimatskog pojasa. Lubenica se, kao i sve druge biljne vrste iz porodice Cucurbitaceae, odlikuje pognutom stabljikom, naizmjenično raspoređenim listovima, te odvojenim muškim i ženskim cvjetovima smještenim na istoj individui. Interesantan detalj vezan uz ovu biljnu vrstu je da jedan plod može imati masu i preko 20 kilograma premda je masa ploda lubenice obično od 5 do 10 kg. Za svoj uspješan uzgoj lubenica zahtjeva veliki prostor te adekvatnu količinu vode i hranjiva.



velika bundeva



obična bundeva



krastavac



divlji krastavac



lubenica

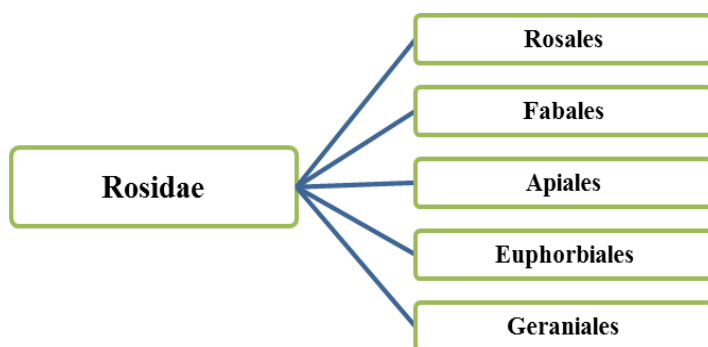
Slika 217. Povrtne kulture iz porodice Cucurbitaceae
(slika preuzeta sa <https://sr.wikipedia.org/wiki/Cucurbitaceae>)

6.1.5. Podrazred Rosidae

Podrazred Rosidae obuhvaća izuzetno veliki broj različitih drvenastih, grmolikih i zeljastih biljnih vrsta, prema nekim procjenama preko 60 000, koje su prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka svrstane u 18 različitih redova: Rosales, Fabales, Proteales, Podestemales, Haloragales, Myrtales, Rhyzophorales, Cornales, Santalales, Rafflesiales, Celastrales, Euphorbiales, Rhamnales, Linales, Polygales, Sapindales, Geraniales i Apiales.

Unutar ovih redova svrstano je čak 114 porodica s njihovim pripadajućim rodovima, što dovoljno govori o obimnosti podrazreda Rosidae kada je brojnost biljnih vrsta u pitanju. Ipak, određene morfološke karakteristike su svojstvene gotovo svim biljnim vrstama unutar ovog podrazreda, a neke od njih su sljedeće: (1) listovi su jednostavni ili perasto složeni, sa ili bez palistića, (2) provodni snopići su potpuni (sadrže floem i ksilem), (3) cvjetovi su uglavnom dvospolni, rijetko jednospolni, (4) cvjetni omotač je kod većine pripadnika razdvojen na čašicu i krunicu, (5) broj prašnika u cvijetu je vrlo velik, (6) ginecej je uglavnom sinkarpan, rijetko apokarpan ili monokarpan.

S gledišta poljoprivredne botanike, najznačajniji redovi unutar podrazreda Rosidae su Rosales, Fabales i Apiales, prvenstveno iz razloga što oni obuhvaćaju iznimno veliki broj poljoprivrednih kultura. Pripadnici redova Euphorbiales i Geraniales također imaju svoj značaj u poljoprivrednoj botanici, ali više kao dio korovske flore ili prirodne vegetacije različitih livada i pašnjaka, dok ostali redovi nemaju veći značaj (slika 218.).



Slika 218. Značajni redovi s gledišta poljoprivredne botanike unutar podrazreda Rosidae (Cronquistov sustav klasifikacije biljaka)

6.1.5.1. Red Rosales

Red Rosales obuhvaća 24 porodice među kojima se po svom poljoprivrednom značaju posebno izdvaja porodica Rosaceae. Neke od najpoznatijih voćarskih drvenastih biljnih vrsta na svijetu (jabuka, kruška, dunja, breskva, višnja, kajsija, breskva) su upravo dio ove porodice. Promatrano prema čvrstoći stabljike, pripadnici porodice Rosaceae većinom su drvenaste i grmolike biljne vrste (gotovo tri četvrtine) te u manjem broju zeljaste biljke.

Izuzev porodice Rosaceae, u red Rosales se ubrajaju sljedeće porodice: Alseuosmiaceae, Anisophylleaceae, Brunelliaceae, Bruniaceae, Byblidaceae, Cephalotaceae, Chrysobalanaceae, Columelliaceae, Connaraceae, Crassulaceae, Crossosomataceae, Cunoniaceae, Davidsoniaceae, Dialypetalanthaceae, Eucryphiaceae, Greyiaceae, Grossulariaceae, Hydrangeaceae, Neuradaceae,

Pittosporaceae, Rhabdodendraceae, Saxifragaceae i Surianaceae, no njihov značaj s gledišta poljoprivredne botanike nije velik.

Rosaceae

Sa stajališta filogenije porodica Rosaceae se smatra najprimitivnijom, ali istodobno i najširom porodicom unutar reda Rosales. Naime, porodica Rosaceae obuhvaća biljne vrste vrlo različite po svom stupnju evolucijskog razvoja; neke su vrlo primitivne, a neke su nešto složenije građe, no svima njima je zajedničko da pripadaju istoj grani filogenetskog stabla.

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz porodice Rosaceae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni ili složeni, često na bazi imaju palistiće i uglavnom su naizmjeničnog rasporeda na stabljici, (2) nervatura na listu je mrežasta, većinom perasta, rijetko dlanasta, (3) cvjetovi su aktinomorfni, u pravilu su dvospolni, rijetko jednospolni (samo kod anemofilnih rodova), (4) cvjetovi na stabljikama se pojavljuju pojedinačno ili u cvatima, najčešće u vidu grozda, gronje ili složenog štita, (5) cvjetni omotač je kod većine vrsta razdvojen na čašicu i krunicu; čašica je najčešće sastavljena iz pet lapova koji su zelene boje i čine jedan ciklus u cvijetu, dok je krunica također sastavljena iz pet listića (latica) većinom bijele ili roze boje, (6) prašnika je mnogo ili 10, u pravilu su raspoređeni u dva ili više krugova, (7) ginecej je sinkarpan, no može biti apokarpan i monokarpan, (8) plod je vrlo različit; mješak, orašica, monokarpna ili sinkarpna koštunica, ali može biti i zbirni u vidu zbirne orašice i koštunice.

Upravo ova različitost u plodovima, a koja je posljedica različitosti građe cvijeta je razlog podjele ove porodice u četiri potporodice: Spiroideae, Rosoideae, Maloideae i Prunoideae. U ranijim sustavima klasifikacije biljaka, broj potporodica koje čine porodicu Rosaceae je još i veći, na primjer u Takhtajanovom sustavu klasifikacije biljaka ih je deset.

Potporodica Spiroideae. U okviru potporodice Spiroideae uvrštene su grmolike biljne vrste, a poznatiji rodovi unutar nje su Spiraea, Sibirea i Aruncus.

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz potporodice Spiroideae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni s palistićima koji brzo otpadaju, na stabljici su listovi naizmjenično raspoređeni (spiralni raspored), (2) cvjetovi su sitni s laticama bijele boje, pentamerni, obično su na biljci grupirani u štitoliku ili klasoliku cvat, (3) prašnika je od 15 do 30 u cvijetu, ali je za svaku biljnu vrstu taj broj stalan, (5) ginecej je apokarpan i obično se u cvijetu nalazi 5 tučkova čiji je položaj nadcvjetan (cvjetna loža ispupčena) ili sredcvjetan (cvjetna loža ravna), (6) plod je u većini slučajeva mješak, rijetko su zbirni.

Rod Spirea uglavnom obuhvaća biljne vrste koje samoniklo nastanjuju šumska područja, a velik dio njih je zbog vrlo lijepog habitusa kultiviran i intenzivno se koristi u pejzažnoj arhitekturi. Poznatije biljne vrste koje su dio roda Spirea su: dugolisna suručica (*Spirea media* Schmidt.), japanska suručica

(*Spiraea bumalda* Burv.) i Thunbergova suručica (*Spiraea thunbergii* Siebold ex Blume.). Od svih navedenih vrsta i iz njih dobivenih kultivara najveću primjenu u pejzažnoj arhitekturi ima kultivar japanske suručice *Spiraea x bumalda* 'Anthony Waterer' (slika 219.).



Slika 219. *Spiraea x bumalda* 'Anthony Waterer'
(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-srvss>)

Rod Sibiraea obuhvaća nekoliko grmolikih biljnih vrsta čija je postojbina Sibir, pa je po tome rod i dobio ime. Jedna od njih, hrvatska sibireja (*Sibiraea laevigata* (L.) Maxim.) je dio flore Bosne i Hercegovine, a moguće ju je naći na prostorima planine Čvrsnice i Čabulje.

Rod Aruncus je rod zeljastih višegodišnjih biljaka čije je specifično obilježje da imaju cvjetove grupirane u piramidalne metličaste cvati nalik kozjoj bradi. Upravo to obilježje je i dalo ime kako rodu tako i pripadajućim biljnim vrstama (latinski aruncus znači kozja brada). Najpoznatija biljna vrsta iz roda Aruncus, a ujedno i najraširenija na području Bosne i Hercegovine, je šumska kozja brada (*Aruncus dioicus* (Walter) Fernald). Stabljika ove biljne vrste je uspravna i naraste do 2 m visine, dok su listovi složeni s jajolikim liskama. Cvjetovi šumske kozje brade su grupirani u metličaste cvati i izuzetno su atraktivnog izgleda zbog čega ova biljka ima svoju primjenu u pejzažnoj arhitekturi.

Potporodica Rosoideae. Ova potporodica obuhvaća grmolike, polugrmolike i rjeđe zeljaste biljke čije su zajedničke karakteristike sljedeće: (1) listovi su uglavnom sastavljeni i imaju palistiće, (2) cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni, većinom pentamerni, (3) broj prašnika u cvijetu je velik i ciklično su raspoređeni, (4) ginecej je apokarpan i smješten je kod roda Rosa u peharasto udubljenoj cvjetnoj loži, a kod roda Rubus i Fragaria na ispupčenoj cvjetnoj loži, (5) plodovi su najčešće zbirni (kod roda Rosa i Fragaria je to zbirna orašica, a kod roda Rubus zbirna koštunica).

Rodovi Rosa, Fragaria i Rubus su s gledišta poljoprivredne botanike i najvažniji rodovi potporodice Rosoideae.

Rod Rosa obuhvaća grmolike biljne vrste s trnjem na sebi. Listovi su im neparno perasto sastavljeni s palistićima, dok su im cvjetovi vrlo lijepog izgleda, što je ključni razlog njihove velike primjene u hortikulturi. Cvjetovi biljnih vrsta iz roda Rosa se odlikuju peharsto udubljenom cvjetnom ložom koja zajedno s plodničkim listićima i oplodnim sjemenim zamecima sudjeluje u izgradnji

ploda zbirna orašica. Najznačajniji predstavnik ovog roda je pasja ruža ili šipurak (*Rosa canina* L.), listopadni grm koji je često sastavni dio mnogih živica (slika 220.). Značaj pasje ruže je u tome što je ona predstavljala, a i danas predstavlja, glavno ishodište za stvaranje brojnih kultivara ruže.



Slika 220. *Rosa canina* L.

(slika preuzeta sa: http://www.valdaveto.net/documento_256.html)

Rod Rubus je rod listopadnih grmolikih biljnih vrsta među kojima su neke vrlo važne voćarske kulture poput obične kupine (*Rubus fruticosus* L.) i maline (*Rubus idaeus* L.) (slika 221. i 222.).

S morfološkog gledišta, između pripadnika roda Rubus i Rosa nema velikih razlika. Pripadnici oba roda imaju grmoliku formu, uglavnom trnolike izboje, sastavljene listove, dvospolne pentamerne cvjetove, ali ne i isti plod; kod pripadnika roda Rubus plod je zbirna koštunica, dok je kod pripadnika roda Rosa to u pravilu zbirna orašica.



Slika 221. *Rubus fruticosus* L. Slika 222. *Rubus idaeus* L.

(slike preuzete sa: http://www.orbus.be/zdravlje/ljekovito_bilje.htm)

Rod Fragaria je s poljoprivrednog gledišta izuzetno značajan rod. Predstavnik ovog roda je vrtna jagoda (*Fragaria x ananassa* Duchesne) (slika 223.) koja je nastala u Francuskoj (Bretagne) 1750. godine kao rezultat križanja između vrste *Fragaria virginiana* Duchesne iz Sjeverne Amerike i vrste *Fragaria chiloensis* (L.) Duchesne, koju je iz Čilea u Francusku donio Amédée-François Frézier 1714. godine.

Od tada pa do danas stvoreno je preko 2000 kultivara vrtna jagode koji se intenzivno uzgajaju diljem svijeta. Važan pripadnik ovog roda je i šumska jagoda (*Fragaria vesca* L.) (slika 224.), biljna vrsta koja je imala primat u uzgoju jagode sve do stvaranja vrtna jagode. Morfološke karakteristike šumske i

vrtnje jagode su gotovo podudarne. Obje vrste predstavljaju višegodišnje zeljaste biljke koje imaju puzajuće stabiljke (stolone), trodijelne sastavljene listove, dvospolne bijele aktinomorfne cvjetove, te plodove sačinjene iz više pojedinačnih orašica koje u jednu cjelinu povezuje razrasla cvjetna loža. Razlika je samo u tome što je plod kod vrtnje jagode dosta veći.



Slika 223. *Fragaria x ananassa* Duchesne Slika 224. *Fragaria vesca* L.
(slike preuzete sa: <https://www.rasadnik-milic.hr/>)

Izuzev ovih rodova, unutar potporodice Rosoideae nalazi se i niz drugih rodova (*Potentilla*, *Filipendula*, *Sanquisorba*, *Agrimonia*, *Geum*...), no njihov poljoprivredni značaj nije osobito velik.

Potporodica Prunoideae. Potporodica Prunoideae obuhvaća oko dvadeset drvenastih, rjeđe grmolikih biljnih vrsta među kojima se nalaze i neke poznate voćne vrste kao što su višnja (*Prunus cerasus* L.), trešnja (*Prunus avium* L.), šljiva (*Prunus domestica* L.), breskva (*Prunus persica* (L.) Batsch.), kajsija (*Prunus armeniaca* L.) i badem (*Prunus amygdalus* Batsch.) (slika 225.).



višnja



trešnja



šljiva



breskva



kajsija



badem

Slika 225. Poznate voćarske kulture iz potporodice Prunoideae
(slika preuzeta sa: <https://www.rasadnik-milic.hr/>)

Osnovno obilježje biljnih vrsta iz potporodice Prunoideae i ono što ih bitno razlikuje od ostalih pripadnika porodice Rosaceae je specifična građa gineceja. Kod njih je ginecej monokarpan, što znači da u cvijetu imaju jedan tučak izgrađen iz jednog plodničkog listića u kojem se obično nalaze dva sjemena zametka, ali se u pravilu samo jedan razvije u sjeme. Položaj plodnika tučka je podcvjetan, što znači da je smješten na dnu peharasto udubljene cvjetne lože, no s njom nije srastao. Kao rezultat takve građe i položaja tučka, biljne vrste iz potporodice Prunoideae obrazuju plod monokarpnu koštunicu koja je često jednosjemena, a vrlo rijetko dvosjemena. Specifičnost ovih plodova je da im je endokarp odrvenio, a mezokarp vrlo sočan i ukusan. Dodatno obilježje biljnih vrsta iz ove potporodice je da su im listovi uvijek jednostavni, te da su im cvjetovi ili pojedinačni ili skupljeni u cvat gronju (višnja, trešnja).

U okviru potporodice Prunoideae svrstana je i trnjina (*Prunus spinosa* L.) voćna vrsta čija je osnovna karakteristika da su joj grane obrasle trnjem nastalim metamorfozom stabljike. Zbog navedenog, ali i zbog činjenice da producira plodove kiselog i trpkog okusa, ova voćna vrsta nije udomaćena, već raste kao samonikla biljka na rubovima šuma ili na zapuštenim zemljištima.

Potporodica Maloideae. Potporodica Maloideae obuhvaća veliki broj rodova unutar kojih su svrstane različite listopadne drvenaste i grmolike biljke, među kojima su i neke vrlo poznate voćne kulture poput jabuke (*Malus domestica* Borkh.), kruške (*Pyrus communis* L.) i dunje (*Cydonia oblonga* Mill.) (slika 226).



Slika 226. Poznate voćarske kulture iz potporodice Maloideae
(slika preuzeta sa: <https://www.rasadnik-milic.hr/>)

Morfološke karakteristike svojstvene pripadnicima potporodice Maloideae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni ili sastavljeni, (2) cvjetovi su dvospolni i pentamerni, na stabljici se pojavljuju pojedinačno ili skupljeni u cvat gronju, (3) andrecej je izgrađen iz mnogo prašnika koji su ciklično raspoređeni unutar cvijeta, (4) ginecej je sinkarpan (u cvijetu jedan tučak izgrađen od 2 do 5 plodničkih listića), (5) plodnik tučka je podcvjetan, tj. smješten je na dnu peharasto udubljene cvjetne lože s kojom je i srastao, (6) plod je sinkarpna koštunica s vrlo sočnim perikarpom.

S gledišta poljoprivredne botanike najvažniji rodovi unutar potporodice Maloideae su *Malus*, *Pyrus*, *Cydonia*, *Sorbus*, *Mespilus* i *Crataegus* budući je unutar njih svrstan veliki broj voćarskih kultura.

Rod *Malus* ili rod jabuka obuhvaća veći broj drvenastih ili grmolikih biljnih vrsta među kojima je i nadaleko poznata domaća jabuka (*Malus domestica* Borkh.). Kolika je važnost ove voćarske kulture najbolje govori podatak da danas postoji preko 10 000 njenih kultivara čiji je uzgoj rasprostranjen diljem svijeta.

Osnovne morfološke karakteristike domaće jabuke su sljedeće: (1) listovi su jednostavni s cjelovitom liskom i kratkim lisnim drškama, (2) cvjetovi su dvospolni, pentamerni, s ružičastom bojom latica, (3) andrecej je sastavljen od 15 do 20 prašnika s cikličnim rasporedom u cvijetu, dok je ginecej sinkarpan, (4) plod je sinakrpna koštunica okruglastog oblika, vrlo sočnog i ukusnog mezokarpa te tankog egzokarpa (pokožice) čija boja varira od žute do zelene i crvene, ovisno o kultivaru.

Ostale vrste iz roda *Malus* pripadaju divljim jabukama među kojima najveću rasprostranjenost ima šumska jabuka (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) čiji su plodovi u odnosu na domaću jabuku manjih dimenzija i znatno kiselijeg okusa. Premda nije kultivirana, divlja jabuka ima izuzetno jak i otporan korijen te se stoga često koristi u oplemenjivačkim programima za dobijanje adekvatnih podloga za kalemljenje domaće jabuke.

Rod *Pyrus* ili rod krušaka obuhvaća oko 30 listopadnih drvenastih ili grmolikih biljnih vrsta, od kojih su na prostoru Bosne i Hercegovine najpoznatije domaća kruška (*Pyrus communis* L.) i divlja kruška (*Pyrus pyramidalis* (L.) Bursd.).

Sve vrste ovog roda imaju sljedeće morfološke karakteristike: (1) listovi su jednostavni i naizmjenično raspoređeni, (2) cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni i pomalo neugodnog mirisa, (3) cvjetni omotač je razdvojen na čašicu koju čini pet neuglednih lapova, te krunicu sastavljenu iz pet bijelih latica, (4) u cvijetu se nalazi od 15 do 30 prašnika čiji su filamenti bijele, a antere grimiznocrvene boje, (5) ginecej je sinkarpan, a jajne stanice unutar plodnika sazrijevaju prije polena čime se sprječava samooprašivanje (protoginija), (6) plod je sinkarpna koštunica koja u sebi sadrži vrlo tvrde mehaničke stanice (sklereide).

Domaća kruška (*Pyrus communis* L.) se danas uzgaja diljem svijeta, a na prostoru Bosne i Hercegovine su osobito rašireni njeni kultivari Vilijamovka, Junska ljepotica i Santa Maria. Za razliku od domaće kruške, divlja kruška (*Pyrus pyramidalis* (L.) Bursd.) raste samoniklo uglavnom na brežuljkastim i brdskim staništima listopadnih šuma. Plodovi su joj sitni i vrlo trpk, no razvija jak korijen i ima dug životni vijek pa se stoga koristi kao podloga za kalemljenje različitih kultivara domaće kruške.

Rod Cydonia je rod unutar kojeg je svrstana samo jedna biljna vrsta, dunja (*Cydonia oblonga* Mill.). Dunja je također kultivirana voćarska kultura, no manje raširena u uzgoju u odnosu na jabuku i krušku. Riječ je o niskom drvu specifične građe listova; kožasti su, jajolikog oblika i cjelovitog ruba, s naličja prekriveni dlačicama, a s lica glatki i dosta zatvorenije boje u odnosu na naličje. Cvjetovi dunje su dosta veliki, dvospolni, aktinomorfni s krunicom sastavljenom od 5 slobodnih latica blijedo ružičaste boje. Plodovi dunje su krupni, svijetlo žute boje i nepravilnog okruglastog oblika, blago kvrgavog po površini. Tip ploda kod dunje je sinkarpna koštunica.

Rod Mespilus je rod koji također uključuje samo jednu vrstu, u ovom slučaju mušmulu (*Mespilus germanica* L.) (slika 227.). Mušmula je listopadno drvo koje naraste do 8 m visine, listovi su joj naizmjenično raspoređeni, eliptičnog su oblika i cjelovitog ruba, s gornje strane su tamno zeleni, a s donje dlakavi i sivkastozeleni. Cvjetovi mušmule su dvospolni, aktinomorfni s čašicom čiji listovi nakon oplodnje ostaju na plodu, te krunicom sastavljenom iz 5 latica bjelkaste boje. Plod mušmule se svrstava u grupu sinkarpnih koštunica; u svježem stanju je vrlo trpkog okusa, ali stajanjem trpkost se gubi i povećava se količina šećera u njima, čime postaju jestivi.

Rod Crataegus obuhvaća veći broj niskih stablašica i grmolikih biljnih vrsta koji se svi zajedno zovu glogovi. Morfološke karakteristike svih biljnih vrsta koji se ubrajaju u rod glogova su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, obrnuto jajastog oblika, nejednoliko nazubljeni i na vrhu liske krpasto urezani, (2) ogranci stabljike često su preobraženi u trnove, u donjem dijelu biljke su ti trnovi dosta veći u odnosu na trnove gornjeg dijela biljke, (3) cvjetovi su bijele ili svijetlo ružičaste boje i skupljeni su u guste, uspravne gronje, (4) plod je sinkarpna koštunica crvene boje. Na prostoru Bosne i Hercegovine su rasprostranjeni bijeli glog (*Crataegus monogyna* Jacq.) (slika 228.), te u manjoj mjeri crveni glog (*Crataegus oxyacantha* L.). Obje vrste rastu samoniklo uz rubove šuma i puteve, a vrlo često se sade i kao živica. Osnovne razlike između njih se odnose na oblik listova i izgled cvjetova; kod bijelog gloga su listovi dublje urezani i cvjetovi su manji te bjelijih latica u odnosu na crveni glog.



Slika 227. *Mespilus germanica* L. Slika 228. *Crataegus monogyna* Jacq.
(slika 227. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xyeqz>, slika 228. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xadzxx>)

6.1.5.2. Red Fabales

Red Fabales prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka obuhvaća tri porodice: Cesalpiniaceae, Fabaceae i Mimosaceae unutar kojih su svrstane većinom zeljaste, rijetko drvenaste biljne vrste.

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz reda Fabales su sljedeće: (1) listovi su parno ili neparno perasto sastavljeni, rjeđe dlanoliko sastavljeni, no nikad jednostavni, (2) kod pojedinih biljnih vrsta listovi ili palistići su preobraženi u vitice, (3) cvjetovi su u pravilu dvospolni, aktinomorfni ili zigomorfni (monosimetrični) što je češći slučaj i grupirani su u grozdaste cvati, (4) cvjetni omotač je razdvojen na čašicu i krunicu, (6) broj prašnika u cvijetu je uglavnom deset, dok je ginecej monokarpan ili rjeđe sinkarpan, (7) plod je mahuna.

Porodica Mimosaceae obuhvaća devet rodova (*Albizia*, *Inga*, *Acacia*, *Mimosa*, *Calliandra*, *Pithecellobium*, *Parkia*, *Neptunia* i *Prosopis*) unutar kojih su svrstane drvenaste biljke široko rasprostranjene u tropskim i suptropskim područjima. Listovi su im perasto sastavljeni, a cvjetovi sitni, u pravilu aktinomorfni i grupirani u grozdaste cvati. Većina biljnih vrsta iz porodice Mimosaceae ima izuzetno velik značaj za pejzažnu arhitekturu, posebno u mediteranskim područjima koji klimatski pogoduju njihovom razvoju. Među njima se svojim lijepim habitusom posebno ističe mimoza (*Mimosa pudica* L.).

Porodica Caesalpiniaceae obuhvaća veliki broj rodova, no njihov značaj za poljoprivrednu botaniku nije velik. Izuzetak je rogač (*Ceratonia siliqua* L.), drvenasta zimzelena dvodomna biljna vrsta čiji plodovi imaju široku primjenu u prehrambenoj industriji.

S gledišta poljoprivredne botanike najvažnija porodica unutar reda Fabales je porodica Fabaceae po kojoj je ovaj red i dobio ime.

Fabaceae

Porodici Fabaceae pripada veliki broj rodova unutar kojih je svrstano preko 10 000 većinom zeljastih, rjeđe drvenastih biljnih vrsta. Veći dio njih ima svoju primjenu u ishrani ljudi kao na primjer grah (*Phaseolus vulgaris* L.), grašak (*Pisum sativum* L.), bob (*Vicia faba* L.), soja (*Glycine max* (L.) Merr.), slanetak (*Cicer arietinum* L.), leća (*Lens culinaris* Medik.) i kikiriki (*Arachis hypogaea* L.), neke od njih imaju primjenu u ishrani životinja poput crvene djeteline (*Trifolium pratense* L.), bijele djeteline (*Trifolium repens* L.) i lucerke (*Medicago sativa* L.), a neke su važne s gledišta pejzažne arhitekture (bagrem (*Robinia pseudoacacia* L.), japanska sofora (*Styphnolobium japonicum* (L.) Schott.) i glicinija (*Wisteria sinensis* (Sims) A.P. de Cand.).

Zajedničke karakteristike biljnih vrsta iz porodice Fabaceae su sljedeće: (1) kozmopolitska rasprostranjenost, (2) listovi su složeni, najčešće trodijelni, (3) kod biljnih vrsta s polegnutim stabljikama česta je metamorfoza listova u vitice,

(4) cvjetovi su dvospolni, zigomorfni, s cvjetnim omotačem razdvojenim na cjevastu čašicu sastavljenu od pet listića (lapova) i krunicu također sastavljenu od pet listića (latica) ali takvog rasporeda da zajedno daju leptirastu formu: donje dvije latice su srasle i čine tzv. lađicu, dvije su sa strane i čine tzv. krila, a jedna je na vrhu, obično je proširena i čini tzv. zastavicu, (5) prašnika je uglavnom 10, u pravilu devet ih je sraslo, a jedan je slobodan, (6) ginecej je monokarpan s više sjemenih zametaka, a položaj plodnika u cvijetu je nadcvjetan, (7) plod je mahuna, što je i osnovna razlikovna osobina biljnih vrsta iz porodice Fabaceae u odnosu na sve ostale biljne vrste, (8) korijenje mnogih biljnih vrsta iz porodice Fabaceae stvara simbiotske zajednice s nitrofiksirajućim bakterijama (*Azotobacter*, *Rhizobium*), čime se biljka, a i samo tlo prirodnim putem opskrbljuje dušikom, (9) većina biljnih vrsta iz porodice Fabaceae ima izuzetno veliku hranjivu vrijednost, pa se stoga koriste za ishranu ljudi i stoke.

S poljoprivrednog gledišta biljke iz porodice Fabaceae se mogu podijeliti u četiri grupe: povrtne, ratarske, krmne i ukrasne biljke. Povrtnim kulturama pripadaju grah, grašak, bob, leća, slanutak i kikiriki (slika 229.), ratarskim soja (slika 230.), krmnim crvena djetelina, bijela djetelina i lucerka (slika 231., 232. i 233.), a ukrasnim japanska sofora i glicinija (slika 234. i 235.).

***Phaseolus vulgaris* L.** (grah). Stabljika graha je obično polegnuta, listovi trodijelni, a cvjetovi leptirastog oblika skupljeni u grozdastu cvat. Intenzivno se uzgaja zbog jestivih mahuna i hranjivih sjemenki. Sjemenke graha mogu biti različite boje: bijele, sive, crvene, smeđe, crne i šarene, dok oblik isto varira od okruglog, ovalnog, eliptičnog do bubrežastog, ovisno o kultivaru.

***Pisum sativum* L.** (grašak). Stabljika graška može biti uspravna ili polegnuta, dok su listovi parno perasto složeni s viticama na vrhu putem kojih se biljka pričvršćuje za odgovarajuću podlogu. Cvjetovi su skupljeni u grozdoliku cvat, a plodovi su mahune. Intenzivno se uzgaja zbog jestivih sjemenki okruglastog oblika kojih je od 2 do 10 u jednoj mahuni.

***Vicia faba* L.** (bob). Bob je jednogodišnja povrtna kultura uspravne četverobridne stabljike s parno perasto sastavljenim listovima naizmjeničnog rasporeda na stabljici. Cvjetovi su tipične leptiraste građe s tim da su im latice prepoznatljive po crnoj mrlji u donjem dijelu latica. Plod ove povrtne kulture je mahuna koje sadrže od 3 do 5 spljoštenih i zadebljanih jestivih sjemenki.

***Lens culinaris* Medik.** (leća ili sočivo). Stabljika leće je razgranata, poliuspravna, često i polegnuta. Listovi su parno perasto složeni s viticama na vrhu, dok su cvjetovi leptiraste građe i skupljeni u cvat grozd. Plod leće je plosnata mahuna do 2 cm dužine unutar koje je smještena jedna ili dvije sjemenke, žute, crvenkaste ili smeđe boje, ovisno o kultivaru.

***Cicer arietinum* L.** (slanutak ili leblebija). Slanutak je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne razgranate stabljike koja naraste do visine 80 cm. Listovi su složeni, neparno perasto sastavljeni i naizmjeničnog rasporeda na stabljici.

Cvjetovi su sitni i leptiraste građe, andrecej je sastavljen od 10 prašnika pri čemu ih je 9 sraslo u cijev, dok je ginecej monokarpan s nadcvjetnim položajem tučka u cvijetu. Plod je sitna napuhana mahuna unutar koje se nalazi jedna do dvije blijedo žute sjemenke okruglastog oblika.

***Arachis hypogaea* L.** (kikiriki). Kikiriki je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta čija je specifičnost da plodove razvija pod zemljom. Interesantno je da pri tome razvija cvjetove nad zemljom, ali se oni zbog svoje mase te nemogućnosti stabljike da ih održi, savijaju i dolaze u zemlju gdje se potom iz njih razvijaju plodovi. Plodovi kikirikija su mahune koje izvana imaju izrezbarenu ljusku svijetlo smeđe boje, a u unutrašnjosti sadrže dvije do tri jestive sjemenke. Sjemenke kikirikija se koriste u ishrani ljudi na različite načine; u vidu direktne konzumacije ili kao prerađevine (u vidu maslaca ili brašna).



Slika 229. Poznate povrtne kulture iz porodice Fabaceae
(slika preuzeta sa <https://www.agroklub.com/sortna-lista/pretraga>)

***Glycine max* (L.) Merr.** (soja). Soja je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne i razgranate stabljike koja naraste do 2 m visine. Budući da se uzgaja na oranicama, a ne u vrtovima, ubraja se u ratarske kulture, premda se po morfološkim karakteristikama u osnovi ne razlikuje bitno od povrtnih kultura iz porodice Fabaceae. Plod soje je mahuna u kojoj je smješteno nekoliko sjemenki spljoštenog oblika. One imaju vrlo široku primjenu u prehrambenoj industriji: koriste se za dobivanje sojinog ulja, te specifičnih prehrambenih proizvoda kao što su sojino mlijeko, tofu, tempeh i miso. Sjemenke soje se koriste i u drugim granama industrije; u proizvodnji sapuna i drvnoprerađivačkoj industriji.

***Trifolium pratense* L.** (crvena djetelina). Stabljika crvene djeteline je uspravna, vrlo razgranata i naraste obično do 50 cm visine. Listovi su trodijelni, a cvjetovi leptirasti. Specifičnost crvene djeteline te općenito svih djetelina je da

su im cvjetovi skupljeni u glavičastu cvat. Cvat, preciznije krunica cvjetova koje grade cvat su crvenkaste boje. Plod crvene djeteline je mahuna u kojoj se nalazi jedna do dvije sitne sjemenke duguljasto jajastog oblika. Crvena djetelina je vrijedna krmna kultura koja se koristi za ishranu stoke, no može se koristiti i za ishranu ljudi jer su joj listovi prije cvatnje jestivi.



Slika 230. *Glycine max* (L.) Merr. Slika 231. *Trifolium pratense* L.
(slika 230. preuzeta sa: <https://www.vrtlarica.hr/sadnja-uzgoj-soje/>, slika 231. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-shtae>)

***Trifolium repens* L.** (bijela djetelina). Bijela djetelina je višegodišnja zeljasta biljka polegnute i jako razgranate stabljike koja se u dodiru sa zemljom zakorijenjuje na nodijima (čvorovima). To je čini otpornom na gaženje pa je stoga bijela djetelina gotovo uvijek sastavni dio ukrasnih travnjaka. Listovi bijele djeteline su trodijelni, dok su cvjetovi bijele boje, skupljeni u cvat glavicu. Plod je mahuna koja sadrži od 3 do 4 sjemenke ovalnog oblika. Primjena bijele djeteline je vrlo široka: visokovrijedna je krmna kultura, te se u pravilu koristi za ispašu stoke, premda se neki dijelovi biljke koriste za ishranu ljudi, ali i za liječenje različitih oboljenja jetre i krvotoka.

***Medicago sativa* L.** (lucerka). Lucerka je višegodišnja zeljasta biljka uspravne i vrlo razgranate stabljike čija visina obično ne prelazi 100 cm. Listovi su trodijelni, a cvjetovi su skupljeni u grozdastu cvat. Plod lucerke je također mahuna, koja je spiralno uvijena i u sebi sadrži od 5 do 10 sjemenki. Uglavnom se zbog visokog sadržaja proteina u sebi koristi kao krmna kultura, no poznata je njena upotreba i u liječenju kožnih bolesti i artritisa.



Slika 232. *Trifolium repens* L. Slika 233. *Medicago sativa* L.
(slike 232. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vxibt>, slika 233. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xigij>)

***Styphnolobium japonicum* (L.) Schott.** (japanska sofora). Japanska sofora je drvenasta biljna vrsta koja naraste do visine 20 m pri čemu stvara široku krošnju vrlo dekorativnog izgleda. Cvjetovi su mali, leptiraste građe, blago mirisni i skupljeni u viseće grozdaste cvati koji dodatno ukrašavaju ovu biljnu vrstu.

Prirodno je rasprostranjena na području Azije, posebno Kine i Japana, no zbog svog lijepog habitusa širi se i u druge dijelove svijeta gdje postaje vrlo čest i omiljen stanovnik različitih ukrasnih parkova i vrtova. Plod joj je viseća mahuna nalik na ogrlicu.



Slika 234. *Styphnolobium japonicum* (L.) Schott. (slika preuzeta sa: <https://www.biljke.hr/katalog-biljaka/sophora-japonica-japanska-sofora/>)

***Wisteria sinensis* (Sims) A.P. de Cand.** (glicinija). Glicinija je drvenasta penjačica koja može narasti do visine 20 m stvarajući pri tome jako razgranatu krošnju. Odlikuje se neparno perasto sastavljenim listovima te cvjetovima leptiraste građe s laticama ljubičaste, ljubičastoplave ili bijele boje s žutom mrljom. Cvjetovi su skupljeni u guste viseće grozdove koji biljci daju grandiozan izgled.

Raste samoniklo na području Dalekog Istoka, no zadnjih godina intenzivno se širi diljem svijeta. Zbog specifičnog načina rasta može se koristiti za prekrivanje neuglednih zidova, pokrivanje terasa, ali i kao ukrasno drvo, često u sklopu žive ograde ili drvoreda.



Slika 235. *Wisteria sinensis* (Sims) A.P. de Cand (slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vvahk>)

6.1.5.3. Red Apiales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, red Apiales pripada podrazredu Rosoideae, a čine ga dvije porodice: Apiaceae s 14 rodova i Araliaceae s 13 rodova. Mägdefrau i Ehrendorfer u svojoj klasifikaciji biljaka uopće ne navode red Apiales kao zaseban red već porodicu Apiaceae svrstavaju u red Araliales, dok Takhtajan navodi red Apiales, ali ne kao dio podrazreda Rosoideae već kao dio podrazreda Asteroideae. Noviji sustavi klasifikacije biljaka zasnovani na filogenetskim studijama (APG sustavi) također red Apiales svrstavaju u podrazred Asteroideae.

Apiaceae

Najznačajnija porodica unutar reda Apiales je porodica Apiaceae unutar koje su svrstane uglavnom zeljaste jednogodišnje i dvogodišnje biljne vrste, dok su drvenaste i grmolike dosta rjeđe. Biljne vrste iz ove porodice najviše nastanjuju livade i pašnjake, premda su mnoge i kultivirane zbog svog aromatičnog mirisa.

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz porodice Apiaceae su sljedeće: (1) listovi su naizmjenično raspoređeni i uglavnom se nalaze u donjem dijelu stabljike, (2) jednostavni su, najčešće perasto razdijeljeni i s palistićima koji su vrlo često srasli u rukavac, (3) stabljika je šuplja izuzev na nodijima koji se jasno uočavaju na stabljici, (4) cvjetovi su sitni, dvospolni i skupljeni u štitaste cvati zbog kojih često porodicu Apiaceae nazivaju i porodicom štitarki, (5) listići čašice većinom izostaju ili su sitni, dok krunicu čini pet latica većinom bijele boje, (6) pri osnovi štitastih cvati pricvjetni listići su preobraženi u posebnu prstenastu tvorevinu koja se naziva opća čašica ili involukrum, (7) broj prašnika u cvijetu je pet, dok je ginecej sinkarpan, izgrađen od 2 do 5 plodničkih listića, (8) cvjetovi su često spolno disfunkcionalni, prašnici ne proizvode funkcionalni polen i slično, a sve kako bi se smanjila autogamija tj. prenošenje polena na žig tučka istog cvijeta, (9) plod je šizokarp koji se u fazi sazrijevanja sjemenki razdvaja na nekoliko posebnih plodića (orašica) pri čemu je njihov broj istovjetan broju plodničkih listića koji sudjeluju u izgradnji tučka.

S gledišta poljoprivredne botanike značajni rodovi unutar porodice Apiaceae su *Daucus*, *Apium*, *Petroselinum*, *Carum* i *Foeniculum*.

Rod *Daucus*. Ovaj rod obuhvaća oko dvadeset vrsta, a dvije najrasprostranjenije vrste na prostoru Bosne i Hercegovine su divlja mrkva (*Daucus carota* L. ssp. *carota*) i jestiva mrkva (*Daucus carota* L. ssp. *sativa*) (slika 236. i 237.). Divlja mrkva je sastavni dio vegetacije mnogih livada, premda ju je moguće u velikom broju naći i na zapuštenim zemljištima, uz puteve i na rubovima šuma. Jestiva mrkva je kultivirana, a uzgaja se zbog svog narančastog zadebljalog korijena konusnog, ponekad i vretanastog oblika koji ima široku primjenu u ishrani ljudi. Korijen divlje mrkve je bjelkaste boje i također je zadebljao, no značajno manje u odnosu na jestivu mrkvu. Obje

podvrste mrkvi žive u pravilu dvije godine, s tim da u prvoj godini razvijaju nad zemljom listove, a pod zemljom zadebljao korijen, dok u drugoj cvatu i daju plodove. Listovi divlje i jestive mrkve su perasto razdijeljeni, a cvat im je u vidu složenog štita. Specifičnost cvata divlje mrkve je u tome što u sredini cvata ima ljubičasti cvijet, po čemu ju je lako i prepoznati.



Slika 236. *Daucus carota* L. ssp. *carota* Slika 237. *Daucus carota* L. ssp. *sativa*
(slika 236. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vrszk>, slika 237. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vlfsi>)

Rod *Apium*. Rod *Apium* ili rod celera obuhvaća oko dvadeset biljnih vrsta, među kojima je s gledišta poljoprivredne botanike najznačajnija vrsta celer (*Apium graveolens* L.). Riječ je o kultiviranoj, aromatičnoj dvogodišnjoj biljnoj vrsti koja u prvoj godini formira lisnu rozetu i korijen, a u drugoj cvate i daje plodove. Celer je kultiviran najviše radi listova i korijena koji se koriste kao začini, ali ponegdje i radi sjemenki od kojih se dobija eterično ulje s vrlo ljekovitim djelovanjem na određena oboljenja.

Unutar vrste *Apium graveolens* L. postoji više varijeteta: (1) *Apium graveolens* L. var. *rapaceum* (celer korjenaš) koji se uzgaja radi lista i zadebljalog korijena i najviše je rasprostranjen (slika 238.), (2) *Apium graveolens* L. var. *secalinum* (celer listaš) koji se uzgaja zbog listova i (3) *Apium graveolens* L. var. *dulce* (celer rebraš) koji se također uzgaja radi listova, no specifičnost njihova je da imaju izražene peteljke.



Slika 238. *Apium graveolens* L. var. *rapaceum*
(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vzxzh>)

Rod *Petroselinum*. Unutar ovog roda svrstane su dvije biljne vrste: peršin (*Petroselinum crispum* (Mill.) Nym.) čija je postojbina Mediteran i kukuruzni peršin (*Petroselinum segetum* (L.) Koch.) koja vuče porijeklo iz Zapadne Evrope, gdje je najvećim dijelom i kultivirana.

Obje biljne vrste spadaju u red dvogodišnjih zeljastih biljnih vrsta. Aromatične su i uzgajaju se u prvom redu radi listova koji se mogu koristiti za pripremu variva, supa, umaka i općenito kao sastojak začina. *Petroselinum crispum* (Mill.) Nym. (slika 239.). je mnogo više raširena vrsta i unutar nje postoje varijeteti s jače ili slabije razvijenim korijenom koji također ima svoju primjenu u kulinarstvu. Specifične morfološke karakteristike peršina su da ima bridastu stabljiku, perasto razdijeljene listove trokutastog oblika i žutozelenkaste cvjetove skupljene u štitastu cvat.



Slika 239. *Petroselinum crispum* (Mill.) Nym.
(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xdmjs>)

Rod *Carum*. Rod *Carum* obuhvaća 23 dvogodišnje zeljaste biljne vrste, od kojih je najpoznatiji kim (*Carum carvi* L.). U prvoj godini života kim razvija zadebljao korijen s prizemnim listovima, a u drugoj razgranatu uspravnu stabljiku visine do 1 m s cvjetovima i plodovima. Listovi kima su perasto razdijeljeni sa šiljastim odsječcima, cvjetovi su bijele boje i skupljeni su u cvat složeni štit, dok je plod šizokarp. Aromatična je biljna vrsta, okus mu je pikantan, a svoju primjenu u kulinarstvu imaju svi dijelovi kima: listovi, korijen, sjemenke, pa čak i cvatovi. Premda su mu livade i pašnjaci karakteristično stanište, kim je vrlo rijedak u prirodnoj vegetaciji Bosne i Hercegovine, no zato se može naći kao sastavni dio mnogih ukrasnih i aromatičnih vrtova (slika 240.).

Rod *Foeniculum*. Rodu *Foeniculum* pripada pet vrsta među kojima je s gledišta poljoprivredne botanike najznačajnija vrsta komorač (*Foeniculum vulgare* Mill.). Sam naziv roda potječe od latinske riječi foenum što znači sijeno, a povezuje se s rukavcima listova komorača koji podsjećaju na sijeno.

Foeniculum vulgare Mill. (komorač, koromač) je dvogodišnja biljna vrsta koja za svoj razvoj preferira topliju klimu. U prvoj godini razvija korijen s prizemnim listovima, a u drugoj više visokih, uspravnih i razgranatih stabljika modrozeleno boje (slika 241.). U vršnim dijelovima stabljike su

smješteni štitasti cvatovi s cvjetovima žućkaste boje iz kojih se razvijaju šizokarpni plodovi s malim i ovalnim sjemenkama. Listovi komorača su vrlo specifični, perasto su razdijeljeni s izraženim urezima koji segmentima listova daju igličastu formu. Svi dijelovi komorača su aromatični i koriste se u kulinarstvu kao začin, a zbog ljekovitih svojstava komorač ima primjenu i u farmaceutskoj industriji. Domovina komorača su zemlje Sredozemlja gdje se najviše i uzgaja.



Slika 240. *Carum carvi* L. Slika 241. *Foeniculum vulgare* Mill.
(slika 240. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vdqoz>,
slika 241. preuzeta sa: <https://www.wikiwand.com/hr/Komora%C4%8D>)

6.1.5.4. Red Euphorbiales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, red Euphorbiales čine porodice Buxaceae, Euphorbiaceae, Pandaceae i Simmondsiaceae unutar kojih su svrstane različite drvenaste, grmolike i zeljaste biljne vrste. U Takhtajanovom sustavu klasifikacije biljaka red Euphorbiales se svrstava u podrazred Dilleniidae, dok noviji sustavi klasifikacije biljaka (APG sustavi) uopće ne registriraju red Euphorbiales kao zaseban red već većinu pripadajućih vrsta pridružuju redu Malpighiales. Veći poljoprivredni značaj unutar reda Euphorbiales imaju porodice Euphorbiaceae i Buxaceae.

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz reda Euphorbiales su sljedeće: (1) listovi su jednostavni s naizmjeničnim, rjeđe nasuprotnim rasporedom na stabljici, (2) cvjetovi su uglavnom jednospolni, pentamerni i aktinomorfni, a na biljci se ne nalaze pojedinačno već su skupljeni u račvaste (cimozne) cvati, (3) cvjetni omotač je uglavnom homohlamidan (perigon) tj. nije razdvojen na čašicu i krunicu, a često je i reduciran, (4) broj prašnika u cvijetu je jedan, pet ili izrazito velik broj, (5) ginecej je sinkarpan obično sastavljen iz tri plodnička listića, (6) položaj plodnika tučka u cvijetu je nadcvjetan, (7) plod je uglavnom čahura.

Euphorbiaceae

Porodica Euphorbiaceae obuhvaća velik broj drvenastih i zeljastih biljnih vrsta svrstanih u dvanaest različitih rodova, među kojima su s gledišta poljoprivredne botanike najvažniji rodovi *Euphorbia* i *Ricinus*. Sve biljne

vrste iz porodice Euphorbiaceae su prilagođene življenju u toplim i/ili umjerenim klimatskim područjima, gdje su uglavnom i rasprostranjene. Morfološke karakteristike svojstvene većini biljnih vrsta iz porodice Euphorbiaceae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, uglavnom s palistićima, a kod pojedinih biljnih vrsta prisutna je i pojava preobrazbe listova u trnove ili filokladije, (2) cvjetovi su jednospolni, skupljeni su u račvaste (cimozne) cvati i mogu se nalaziti na istim ili različitim individuama, (3) ukoliko se muški i ženski cvjetovi nalaze na istoj individui čest je slučaj da muški cvjetovi okružuju centralni ženski cvijet (tzv. cvat cijatij), (4) veliki broj biljnih vrsta u sebi posjeduje mliječne cijevi s karakterističnim bijelim sokom, (5) plod je čahura.

Biljke iz porodice Euphorbiaceae s većim poljoprivrednim značajem su obična mlječika (*Euphorbia cyparissias* L.), mlječika suncogled (*Euphorbia helioscopia* L.) i ricinus (*Ricinus communis* L.). (slika 242., 243. i 244.).

***Euphorbia cyparissias* L.** (obična mlječika). Obična mlječika je višegodišnja zeljasta biljka uspravne, u gornjem dijelu razgranate stabljike koja naraste do visine 60 cm. Listovi su jednostavni, sjedeći, lanceolastog oblika i naizmjeničnog rasporeda na stabljici. Cvjetovi su jednospolni, vrlo sitni i s reduciranim perijantom, a grupirani su u tzv. cijacij gdje muški cvjetovi s jednim prašnikom okružuju ženski centralni cvijet. Čest je slučaj da se cvjetna osovina račva pa kompletnu cvat čini više tih cijacija zajedno (plejohazij). Plod obične mlječke je čahura. Na prostoru Bosne i Hercegovine vrlo je rasprostranjena, obično kao sastavni dio vegetacije livada te neobrađenih zemljišta. Otrovnost je biljna vrsta, a posebno je opasan njen mliječni sok koji u dodiru s kožom može izazvati plikove, pa čak i rane.

***Euphorbia helioscopia* L.** (mlječika suncogled). Za razliku od višegodišnje obične mlječke, mlječika suncogled je jednogodišnja biljna vrsta i dosta niže visine, naraste maksimalno do 40 cm. Izgled listova, građa cvjetova, kao i njihovo grupiranje u cvat, te izgled i tip ploda je u osnovi istovjetan običnoj mlječici. Mlječika suncogled također sadrži otrovni mliječni sok zbog čega se svrstava u red otrovnih biljaka.



Slika 242. *Euphorbia cyparissias* L. Slika 243. *Euphorbia helioscopia* L.
(slika 242. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-inhdr>, slika 243. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xpgoj>)

***Ricinus communis* L.** (ricinus). Ricinus je višegodišnja biljna vrsta čvrste i uspravne stabljike koja može doseći visinu i do 12 m, no obično je visine oko 2 m. Listovi su jednostavni, iznimno veliki, promjera do 50 cm, dlanasto razdjeljeni i uglavnom crveno do ljubičasto obojani. Cvjetovi su jednospolni; muški su smješteni u donjem dijelu stabljike i sadrže veliki broj prašnika, dok su ženski cvjetovi smješteni u gornjem dijelu i sadrže jedan tučak izgrađen iz tri plodnička listića. Plod ricinusa je bodljikava čahura koje u sebi sadrže tri spljoštene sjemenke. Specifičnost ricinusa je da su sjemenke iznimno bogate eteričnim uljem koje ima svoju primjenu u njezi kože. Sjemenke ricinusa mogu biti i izrazito štetne za organizam u slučaju njihove konzumacije, zbog čega se ricinus svrstava u red vrlo otrovnih biljki.



Slika 244. *Ricinus communis* L.



Slika 245. *Buxus sempervires* L.

(slika 244. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-szuat>, slika 245. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xukfa>)

Buxaceae

Porodica Buxaceae obuhvaća zimzelene višegodišnje zeljaste i grmolike biljne vrste svrstane u pet različitih rodova: *Buxus*, *Sarcococca*, *Styloceras*, *Notobuxus* i *Pachysandra*. Po broju pripadajućih biljnih vrsta najveći je rod *Buxus* unutar kojeg je svrstano oko 70 biljnih vrsta. Najrasprostranjenija biljna vrsta unutar roda *Buxus* je šimšir (*Buxus sempervires* L.) koji je često sastavni dio mnogih ukrasnih parkova ili živih ograda.

***Buxus sempervires* L.** (šimšir). Šimšir je zimzeleni grm ili niže stablo koje stvara vrlo gustu mrežu izdanaka. Vrlo dobro podnosi orezivanje, zbog čega se intenzivno koristi u pejzažnoj arhitekturi, najčešće za pravljenje živih ograda pravilnih geometrijskih formi ili za oblikovanje različitih biljnih skulptura (slika 245.). Šimšir je adaptivna biljna vrsta i vrlo lako i brzo se razmnožava stablovnim reznici, te je stoga omiljen kod proizvođača ukrasnog bilja. Listovi šimšira su jajastog oblika, dužine od 1 do 3 cm i nasuprotno su smješteni na stabljici. Jednodomna je biljna vrsta što znači da su cvjetovi šimšira jednospolni i smješteni na istoj individui, preciznije grupirani su u cvat cijacij u kojem nekoliko muških cvjetova okružuje centralni ženski cvijet. Plod šimšira je čahura.

6.1.5.5. Red Geraniales

Red Geraniales, prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, pripada podrazredu Rosideae, a obuhvaća pet porodica (Balsaminaceae, Geraniaceae, Limnanthaceae, Oxalidaceae i Tropaeolaceae) unutar kojih su svrstane većinom zeljaste, rjeđe drvenaste i grmolike biljne vrste. Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz reda Geraniales su sljedeće: listovi su jednostavni, rijetko složeni, s liskom koja je ili cjelovita ili duboko urezana, (2) cvjetovi su dvospolni, najčešće pentamerni (peteročlani), aktinomorfni ili zigomorfni, (3) na stabljici cvjetovi mogu biti raspoređeni pojedinačno ili skupno u vidu grozdastih ili račvastih cvati, (4) cvjetni omotač je heterohlamidan tj. razdvojen je na čašicu i krunicu čiji je izgled kod mnogih vrsta vrlo atraktivan, (5) prašnika u cvijetu je najmanje dva puta više nego listića krunice, dok je ginecej sinkarpan izgrađen iz tri do pet plodničkih listića, (6) plod je najčešće šizokarp.

Veći poljoprivredni značaj unutar reda Geraniales ima porodica Geraniaceae kojoj pripada veliki broj ukrasnih biljnih vrsta.

Geraniaceae

Ime porodice Geraniaceae kao i tipskog roda *Geranium* potječe od grčke riječi *geranos* što znači ždral (ptica), a što se povezuje s plodovima pripadajućih biljnih vrsta koji podsjećaju na glavu i kljun ždrala. Izuzev plodova, specifičnost biljnih vrsta iz porodice Geraniaceae je da su vrlo lijepog izgleda, da imaju razdijeljene listove s više ili manje nazubljenim rubom te da se ističu karakterističnim mirisom koji potječe od monoterpenskog alkohola *geraniola*. Ostale morfološke karakteristike biljnih vrsta iz porodice Geraniaceae, u prvom redu izgled i građa cvijeta te ploda, su u osnovi podudarne s tipičnim morfološkim karakteristikama kojima se odlikuju biljne vrste iz reda Geraniales.

Porodica Geraniaceae obuhvaća 11 rodova, a svojom brojnošću i rasprostranjenošću se posebno ističu rodovi *Geranium*, *Erodium* i *Pelargonium*.

Rod *Geranium*. Rod *Geranium* obuhvaća preko 400 biljnih vrsta, od kojih su na prostoru Bosne i Hercegovine u većem obimu prisutne: pastirska iglica (*Geranium robertianum* L.), smeđa iglica (*Geranium phaeum* L.) i zdravac (*Geranium macrorrhizum* L.) (slika 246.). Sve navedene biljne vrste su sastavni dio mnogih ukrasnih vrtova, a mogu se naći i kao dio vegetacije livada.

Rod *Erodium*. Rod *Erodium* obuhvaća uglavnom jednogodišnje i višegodišnje zeljaste biljne vrste s cijelim ili češće perasto radijeljenim listovima te pentamernim cvjetovima bijele, roze ili purpurne boje koji se u pravilu pojedinačno javljaju na stabljikama. Plod biljnih vrsta iz roda

Erodium je šizokarp koji podsjeća na kljun čaplje pa čemu je ovaj rod i dobio ime (na grčkom jeziku riječ *erodius* znači čaplja). Interesantno je da ovaj plod pri promjeni vremena pokazuje sposobnost higroskopskog gibanja što mu omogućuje lakše ulaženje u zemlju čme se stvaraju povoljniji uvjeti za rast sjemenki. Biljne vrste iz roda *Erodium* obitavaju većinom u toplijim predjelima, a jedna od takvih je i biljna vrsta kratkokljuni čapljan (*Erodium cicutarium* (L.) L'Hér) koja je sastavni dio flore Hercegovine. (slika 247.).



Slika 246. *Geranium macrorrhizum* L. Slika 247. *Erodium cicutarium* L. L'Her
(slika 246. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vaxwr>, slika 247.
preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-inzkb>)

Rod Pelargonium. Rod *Pelargonium* obuhvaća veliki broj zeljastih biljnih vrsta koji se odlikuju obilnom cvatnjom, prelijepim cvjetovima te specifičnim plodom koji liči na rodn kljun, odakle i potječe naziv za ovaj rod biljaka (grčki *pelargos* znači rodn). Postojbina biljnih vrsta iz roda *Pelargonium* je Južna Afrika, no danas su rasprostranjene diljem svijeta većinom kao sastavni dio ukrasnih vrtova. Osim što ukrašavaju prostor, ove biljne vrste se uzgajaju i radi dobijanja eteričnog ulja koje ima svoju primjenu u aromaterapiji i parfumerijskoj industriji.

Poznate i najviše raširene biljne vrste iz roda *Pelargonium* su: uspravna pelargonija (*Pelargonium zonale* (L.) L'Hér) i viseća pelargonija (*Pelargonium peltatum* (L.) L'Hér.) (slika 248.).



Slika 248. *Pelargonium peltatum* (L.) L'Hér.
(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xuhrs>)

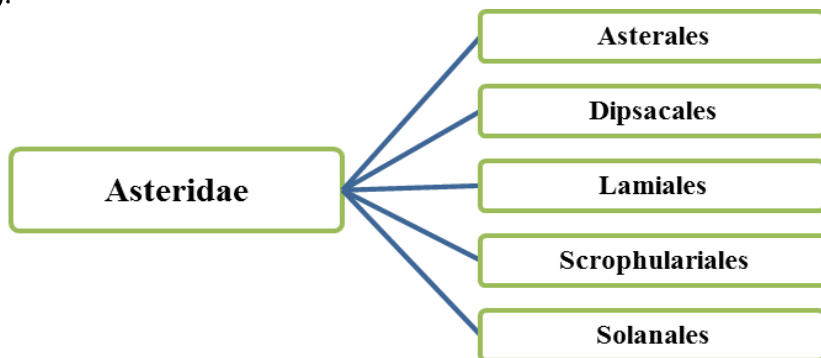
6.1.6. Podrazred Asterideae

Podrazred Asteridae obuhvaća veliki broj različitih drvenastih, grmolikih i zeljastih biljnih vrsta koje udružene zajedno s evolucijskog stajališta predstavljaju najnapredniju skupinu cvjetnica na planeti Zemlji. Razvijenost ovih biljaka se između ostalog manifestira visokim stupnjem histološke diferencijacije, smanjenjem broja prašnika u cvijetu, cikličnim rasporedom listića koji grade cvijet, te prilagođavanjem građe cvijeta entomofilnom načinu oprašivanja.

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka podrazred Asteridae čini 11 redova: Asterales, Callitrichales, Calycerales, Campanulales, Dipsacales, Gentianales, Lamiales, Plantaginales, Rubiales, Scrophulariales i Solanales unutar kojih je svrstano 49 porodica i oko 60 000 biljnih vrsta. Iz navedenog proizlazi da je podrazred Asterideae prema broju pripadajućih biljnih vrsta najveća skupina biljaka na planeti Zemlji.

Morfološke karakteristike svojstvene većini biljnih vrsta iz podrazreda Asteridae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, cjeloviti ili različito razdijeljeni, rjeđe sastavljeni, (2) cvjetovi su dvospolni i simpetalni tj. sa sraslim laticama, vrlo rijetko su jednospolni (3) simetrija cvijeta je radijalna ili zigomorfna, (4) elementi cvijeta su raspoređeni u 4 ciklusa (kruga), (5) andrecej čini najčešće 5 prašnika, no kod mnogih biljnih vrsta prisutna je i redukcija broja prašnika na 4 ili 2 prašnika u cvijetu, (6), ginecej je sinkarpan sastavljen iz najčešće 2 plodnička listića, ali nikad ih nema više od 5, (7) polen je trikolptan (ima tri ili više pora koje se nalaze u brazdi zvanoj kolpa), (8) sjemeni zamci su tenuinucelatni (reducirani), (9) cvjetovi su svojim izgledom i građom prilagođeni entomofiliji.

S gledišta poljoprivredne botanike značajniji redovi unutar podrazreda Asterideae su: Asterales, Dipsacales, Lamiales, Scrophulariales i Solanales (slika 249.).



Slika 249. Značajni redovi s gledišta poljoprivredne botanike unutar podrazreda Asteridae (Cronquistov sustav klasifikacije biljaka)

6.1.6.1. Red Asterales

Redu Asterales pripada samo jedna porodica (Asteraceae), no ona je izuzetno brojna i kozmopolitski rasprostranjena. Smatra se da oko trećina biljnih vrsta iz podrazreda Asteridae pripada upravo porodici Asteraceae.

Asteraceae

Porodica Asteraceae obuhvaća većinom zeljaste jednogodišnje i višegodišnje zeljaste biljne vrste, dok je prisutnost drvenastih i grmolikih biljnih vrsta unutar ove porodice rjeđa.

Morfološke karakteristike svojstvene pripadnicima ove porodice su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, cijeli ili razdijeljeni, vrlo rijetko sastavljeni, bez palistića i često s bodljikavim rubom, (2) raspored listova na stabljici je naizmjeničan, rijetko nasuprotan, a prizemni listovi u pravilu formiraju rozetu, (3) cvjetovi su uglavnom dvospolni, skupljeni su u cvat glavicu pa se često ova porodica naziva i porodicom glavočika, (4) ispod cvati glavice nalazi se opća čašica nastala od brakteja (tzv. involukrum), dok pojedinačni cvjetovi koji grade cvat nemaju čašicu ili je ona preobražena u papus (5) krunica je sastavljena od pet latica koje su srasle u cijev (cjevasti cvjetovi) ili u jezičastu tvorevinu (jezičasti cvjetovi), a različitost u cvjetovima unutar glavice je osnova za podjelu porodice Asteraceae na dvije potporodice; Asteroideae i Cichoroideae, (6) prašnika u cvjetovima je 5 i obično su anterama srasli u cijev, dok su filamenti slobodni, (7) ginecej je sinkarpan, sastavljen je iz dva plodnička listića, dok je položaj plodnika u cvijetu podcvjetan, (8) plod je ahenija (jednosjemena sinkarpna orašica), (9) sjeme u aheniji nije sraslo s perikarpom, (10) pojedini pripadnici porodice Asteraceae sadrže mliječne cijevi, pojedini ne, što je također kriterij za podjelu porodice na dvije potporodice.

Na osnovu građe cvati te prisutnosti mliječnih cijevi u biljkama, porodica Asteraceae se dijeli na dvije potporodice: Asteroideae i Cichoroideae. Potporodica Asteroideae obuhvaća biljne vrste čije su glavičaste cvati građene iz jezičastih i cjevastih cvjetova ili samo iz cjevastih, dok potporodica Cichoroideae obuhvaća biljne vrste čije glavičaste cvati su građene isključivo iz jezičastih cvjetova. Cjevasti i jezičasti cvjetovi se razlikuju po tome što su listići krunice kod cjevastih srasli u cijev aktinomorfne simetrije, dok su kod jezičastih cvjetova listići krunice samo donjim dijelom srasli u cijev, a gornjim grade formu nalik jezičcu. Usljed navedenog jezičasti cvjetovi s gledišta simetrije nisu aktinomorfni, već zigomorfni.

Izuzev po građi cvjetova, pripadnici potporodica Asteroideae i Cichoroideae se razlikuju i po prisutnosti mliječnih cijevi u sebi. Pripadnici potporodice Asteroideae nemaju mliječne cijevi u svojim vegetativnim organima, dok ih pripadnici potporodice Cichoroideae uglavnom posjeduju.

Potporodica Asteroideae

Unutar potporodice Asteroideae svrstani su rodovi čiji pripadnici imaju isključivo cjevaste cvjetove u svojim glavičastim cvatima (*Arctium*, *Cirsium*, *Carduus*, *Onopordum*, *Crupina*, *Centaurea*...), ali i rodovi čiji pripadnici imaju i cjevaste i jezičaste cvjetove u svojim glavičastim cvatima (*Aster*, *Antennaria*, *Inula*, *Bidens*, *Galinsoga*, *Centaurea*, *Dahlia*, *Cynara*, *Helianthus*, *Achillea*, *Tussilago*, *Leucathemum*, *Matricaria*, *Galinsoga*, *Tagetes*, *Chrysanthemum*, *Artemisia*). U cvatima gdje postoje cjevasti i jezičasti cvjetovi, raspored cvjetova je uvijek takav da se cjevasti cvjetovi nalaze u sredini cvati, a jezičasti po obodu, tj. na periferiji glavice.

Biljne vrste iz potporodice Asteroideae se uveliko razlikuju s obzirom na poljoprivredni značaj. Pojedine imaju ulogu u ishrani ljudi (suncokret (*Helianthus annuus* L.), artičoka (*Cynara scolymus* L.), pojedine su ukrasne vrste koje se intenzivno koriste u pejzažnoj arhitekturi (dalija (*Dahlia variabilis* (Willd.) Desf.), brdski zvjezdan (*Aster amellus* L.), tratinčica (*Bellis perennis* L.), krizantema (*Chrysanthemum parthenium* (L.) Bernh.), cinija (*Zinnia elegans* Jacq.), a pojedine su sastavni dio vegetacije livada i pašnjaka kojima daju osebujuć izgled, ali i određeni krmni kvalitet (biljne vrste iz roda *Matricaria*, *Artemisia*, *Senecio*, *Xanthium*, *Inula*, *Anthemis*, *Centaurea*, *Galinsoga* i *Bidens*).

Unutar potporodice Asteroideae su svrstane i biljne vrste koje iskazuju negativan utjecaj na poljoprivredu ili na zdravlje čovjeka. Jedna od naopasnijih takvih biljnih vrsta je ambrozija (*Ambrosia artemisiifolia* L.) čiji polen može dovesti do snažnih alergijskih reakcija kod velikog broja ljudi. Mnoge biljne vrste iz potporodice Asteroideae se svrstavaju u korove, premda treba imati u vidu da je svrstavanje određene biljke u skupinu korova vrlo nezahvalna radnja jer svaka biljka može biti korov, a da pri tome nijedna nije korov sama po sebi. Na primjer pelin (*Artemisia vulgaris* L.), hajdučka trava (*Achillea millefolium* L.) i kamilica (*Matricaria chamomilla* L.) su poznate ljekovite biljne vrste koje se čak i plantažno uzgajaju, ali istodobno mogu biti i korovi ukoliko na određenoj površini svojom prisutnošću ometaju gospodarenje ili su s čovjekova stajališta na toj površini nepoželjne.

***Helianthus annuus* L.** (suncokret). Suncokret je jednogodišnja zeljasta biljka porijeklom iz Meksika i Perua, a sam naziv joj potječe od grčke riječi *helios* (sunce) na što asocira cvat ove biljke (slika 250.). U početku vegetacije stabljika suncokreta je tanka i nježna, ali vremenom odveni. Visina joj varira, uz napomenu da može dosegnuti visinu i do 4 m. Listovi su srolikog oblika, dosta krupni, na vrhu zašiljeni. Cvjetovi su sakupljeni u cvat glavicu u kojoj se mogu razlikovati jezičasti cvjetovi na perifernom dijelu, te cjevasti koji se formiraju u središnjem dijelu cvati. Plod suncokreta je ahenija tj. orašica koja se sastoji od sjemena i omotača koji međusobno nisu srasli. Plodovi u sebi sadrže dosta jestivog ulja, zbog kojeg se suncokret intenzivno i uzgaja.

***Helianthus tuberosus* L.** (čičoka). Svojim habitusom dosta podsjeća na suncokret, no za razliku od njega stabljika čičoke nosi više cvjetnih glavica, ali manjeg promjera, od 4 do 7 cm (slika 251.). Zbog lijepog izgleda sastavni je dio ukrasnih vrtova, najčešće u svojstvu žive ograde. Specifičnost čičoke je da stvara mnogo korijenskih krtola po kojima je ova biljka i dobila ime (na latinskom *tuberosus* znači kvrgav, krtolast). Krtole su jestive, a sa zdravstvenog gledišta i mnogo korisne jer u sebi sadrže dosta inulina čijom razgradnjom ne dolazi do porasta razine šećera i inzulina u krvi, što čičoku čini odličnom namirnicom za dijabetičare.



Slika 250. *Helianthus annuus* L.



Slika 251. *Helianthus tuberosus* L.

(slika 250. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xvoo>, slika 251. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xqdbk>)

***Dahlia variabilis* (Willd.) Desf.** (dalijsa). Dalijsa je zeljasta višegodišnja biljna vrsta krhke stabljike, krtolastog korijena, jajolikih listova i prekrasnih cvatnih glavica čije boje kao i veličina variraju, ovisno o kojem kultivaru je riječ. Raznolikost boja i oblika cvatova, te različita visina rasta im omogućava i različite mogućnosti primjene u pejzažnoj arhitekturi, te stoga ne čudi podatak da su biljne vrste iz roda *Dahlia* gotovo nezaobilazni inventar ukrasnih parkova ili vrtova (slika 252.).

***Chrysanthemum parthenium* (L.) Bernh.** (krizantema, hrizantema). Krizantema je trajna, višegodišnja biljka, uspravne, skoro drvenaste, tanke i razgranate stabljike, visine od 40 do 120 cm. Listovi krizanteme su duboko urezani, jajolikog ili kopljastog oblika i nasuprotnog rasporeda na stabljici. Na uspravnoj stabljici nalazi se glavičasta cvat (pseudantij) veličine od 6 do 30 cm, a može biti različitih boja, bijele, žute, ružičaste, crvene i narandžaste boje, zavisno od sortimenta (slika 253.). Svoje porijeklo krizantema vodi iz Kine gdje se smatra simbolom sreće i dugog života. Iz Kine se prvo proširila na području Japana, a zatim i diljem svijeta. U Japanu je krizantema toliko omiljena da se smatra svojevrsnim simbolom te države. Za razliku od zemalja Dalekog istoka gdje krizanteme simboliziraju dugovječnost i sreću, u Evropi se pojam krizanteme vezuje uz smrt te se vrlo često ova cvjetna kultura koristi kao dekorativni element kod uređenja groblja, a sa svrhom davanja počasti preminulima. U Sjedinjenim Američkim Državama krizantema simbolizira bliskost i porodicu.



Slika 252. *Dahlia variabilis* (Willd.) Desf. Slika 253. *Chrysanthemum parthenium* (L.) Bernh.
(slika 252. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vpkfk>, slika 253. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-vzhzv>)

***Matricaria chamomilla* L.** (kamilica). Kamilica je jednogodišnja zeljasta biljka vrlo ugodnog i karakterističnog mirisa, a poznata su i njena ljekovita svojstva. Stabljika joj je uspravna i razgranata, naraste do visine 100 cm, dok su joj listovi perasto sastavljeni s gotovo igličastim liskama. Cvat kamilice čine središnji cjevasti žuti cvjetovi, te periferni bijeli jezičasti cvjetovi (slika 254.). Kamilica samoniklo raste na livadama, uz puteve, na zapuštenom zemljištu, ali se zbog ljekovitih svojstava često uzgaja u vrtovima, pa i plantažno.

***Achillea millefolium* L.** (hajdučka trava, stolisnik). Stolisnik je višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja se odlikuje podzemnom stabljikom (rizomom) iz čijih pupova prvo izbijaju listovi u rozeti, a zatim cvjetna stabljika, od 30 do 80 cm visine. Listovi stolisnika su sitni, višestruko perasto razdijeljeni i vrlo su brojni, pa odatle i naziv stolisnik za ovu biljnu vrstu. Cvjetovi stolisnika su uglavnom bijele do ružičastobijele boje; grupirani su u glavičaste cvati koje potom zajedno daju širu cvat štitolikog izgleda (slika 255.). Isto kao i kamilica tako i stolisnik, raste samoniklo na livadama, te na zapuštenom zemljištu, pa se shodno tom kriteriju svrstava u korove. Istodobno stolisnik je i ljekovita biljka na što upućuje i njen narodni naziv hajdučka trava. Naime, hajduci (ustanici s područja Balkana u osmanskom dobu) su sušeni prah ove biljke koristili za brže zaustavljanje krvarenja i zacijeljivanje rana. Danas su poznata i druga ljekovita djelovanja stolisnika, zbog čega se u nekim područjima ova biljka i plantažno uzgaja.



Slika 254. *Matricaria chamomilla* L. Slika 255. *Achillea millefolium* L.
(slika 254. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vdzwk>, slika 255. preuzeta
sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xadsg>)

***Artemisia vulgaris* L.** (obični pelin). Obični pelin je višegodišnja zeljasta biljka uspravne, uglaste, često crvenkaste i vrlo razgranate stabljike koja naraste i do 180 cm. Listovi pelina su razdijeljeni, dužine od 5 do 15 cm, na licu su tamno zeleni, a na naličju dosta svjetliji, gotovo bijeli. Cvat pelina je glavica specifične građe, unutrašnji cvjetovi u glavici su dvospolni, a periferni su ženski jednospolni, sadrže samo tučak. Glavice su na cvjetnim stabljikama raspoređene vrlo blizu jedne drugima tako da šira cvat pelina poprima klasolik izgled (slika 256.). Plod pelina je, kao i kod svih drugih glavočika, ahenija.

***Ambrosia artemisiifolia* L.** (ambrozija). Ambrozija je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne, četverobridne i u vršnom dijelu razgranate stabljike, visine do 1.5 m (slika 257.). Listovi su nasuprotno raspoređeni na stabljici, duboko su perasto razdijeljeni, na licu su plavozeleni, dok im je naličje dosta svjetlije. Cvjetovi su jednospolni; muški su skupljeni u glavičaste cvati koje zajedno grade širu cvat u vidu klasa, dok se ženske glavičaste cvati formiraju u pazuhu gornjih listova, ispod muških cvati. Ambrozija je izuzetno štetna biljna vrsta s gledišta ljudskog zdravlja. Polen ambrozije je alergogen i kod osjetljivih ljudi može izazvati velike zdravstvene probleme, posebno s disanjem. Štetnost ambrozije je i s poljoprivrednog gledišta izuzetno velika. Zahvaljujući svojoj bujnoj vegetativnoj masi iz zemljišta iznosi velike količine hranjivih materija čime utječe na osiromašenje zemljišta, a osim toga, vrlo je adaptivna i lako se širi sjemenom, što znatno smanjuje mogućnost razvoja drugih biljaka u njejoj blizini.



Slika 256. *Artemisia vulgaris* L. Slika 257. *Ambrosia artemisiifolia* L.
(slika 256. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xokgs>, slika 257. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-owzdt>)

Potporodica Cichoroideae

Potporodica Cichoroideae obuhvaća rodove čiji pripadnici imaju isključivo jezičaste cvjetove u svojim glavičastim cvatima. Značajniji rodovi unutar potporodice Cichoroideae s obzirom na brojnost ili rasprostranjenost pripadajućih biljnih vrsta su *Cichorium*, *Tragopogon*, *Leontodon*, *Sonchus*, *Hieracium*, *Lactuca* i *Taraxacum*. Uz specifičnu građu cvati, dodatno obilježje biljnih vrsta iz porodice Cichoroideae je i posjedovanje mliječnih cijevi u vegetativnim organima.

S poljoprivrednog gledišta značajniji predstavnici potporodice Cichoroideae su salata (*Lactuca sativa* L.), cikorija (*Cichorium intybus* L.), maslačak (*Taraxacum officinale* Web.), livadna kozja brada (*Tragopogon pratensis* L.) i dvogodišnji dimak (*Crepis biennis* L.).

***Lactuca sativa* L.** (salata). Salata je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta čiji je središnji dio korijena vretenstog oblika iz kojeg izbijaju sitnija bočna korijenja. Na stabljici salate internodiji su u vegetativnoj fazi jako skraćeni, usljed čega salata ima prizemni položaj, no u generativnoj fazi dolazi do naglog rasta i izduživanja stabljike (do 1.5 m visine). Listovi na početku vegetativne faze tvore rozetu, a po obliku mogu biti različiti; ovalni, okrugli, manje ili više nazubljeni, ovisno o kultivaru. Njeni listovi imaju veliku i široku primjenu u ishrani ljudi, te je stoga salata u mnogim državama jedna od najviše rasprostranjenih povrtlarskih kultura (slika 258.). Cvjetovi salate su dvospolni, čašica im je reducirana, dok je krunica srasla u jezičac, a zajedno na stabljici grade glavičaste cvati. Plod salate je ahenija, tj. jednosjemena sinkarpna orašica.



Slika 258. *Lactuca sativa* L.

(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-shkbs>)

***Cichorium intybus* L.** (cikorija, konjogiz). Cikorija je višegodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne, krute i u gornjem dijelu razgranate stabljike koja naraste do 1 m visine. U toku prve godine biljka razvija jak korijen i lisnu rozetu, dok u drugoj razvija stabljiku s cvjetovima i plodovima. Listovi su duboko urezani i dosta liče na listove maslačka, dok su cvjetovi jezičasti, plave boje i skupljeni u glavičaste cvati koje biljci daju osebujuć izgled (slika 259.). Plod cikorije je ahenija. Cikorija također posjeduje mliječne cijevi sa sokom izmimno gorkog okusa. Ova biljka se uglavnom tretira kao korov premda je vrlo ljekovita, a mnogi njeni dijelovi se mogu koristiti i u ishrani ljudi. Tako na primjer listovi cikorije dok su mladi mogu poslužiti za spravljanje salate, a usitnjeni i osušeni korijen kao sirovina za pripremu tzv. bijele kafe.

***Taraxacum officinale* Web.** (maslačak). Maslačak je višegodišnja zeljasta biljka koja na prostoru Bosne i Hercegovine samoniklo raste gotovo na svim livadama i pašnjacima. Biljka je prepoznatljiva po žutoj glavičastoj cvati (slika 260.) čiji cvjetovi nakon oplodnje čine kuglastu tvorevinu sastavljenu od tzv. malih padobrana, a koji ukoliko se puhne u njih lako napuštaju tvorevinu i šire se zrakom. Svaki opisani mali padobran je u suštini plod maslačka (ahenija s

papusom) i predstavlja prilagodbu biljke anemohoriji. Listovi maslačka su duboko urezani i smješteni su u donjem dijelu stabljike u vidu prizemne rozete, dok je stabljika uspravna i šuplja i naraste obično do 25 cm dužine. Gotovo svi dijelovi biljke su jestivi i ljekoviti, pa se stoga u nekim područjima maslačak i plantažno uzgaja.



Slika 259. *Cichorium intybus* L. Slika 260. *Taraxacum officinale* Web.
(slika 259. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sviws>, slika 260. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-xbvrz>)

***Tragopogon pratensis* L.** (livadna kozja brada). Riječ je o dvogodišnjoj biljnoj vrsti koja prve godine razvija korijen i listove u prizemnoj rozeti, a druge uspravnu stabljiku s cvjetovima i plodovima. Prizemni listovi su duguljasti, dok su gornji na bazi trbušasto prošireni, a na vrhu zašiljeni. Na vrhu stabljike nalaze se glavičaste cvati sastavljene od jezičastih žutih cvjetova (slika 261.). Plod joj je ahenija s papusom. Nastanjuje livade i to u pravilu na vlažnijim tlima.

***Crepis biennis* L.** (dvogodišnji dimak). Dvogodišnji dimak također u prvoj godini razvija korijen s lisnatom rozetom, a u drugoj uspravnu, u gornjem dijelu vrlo razgranatu stabljiku, visine do 120 cm. Listovi su duguljasti, perasto urezani i grubo dlakavi, s tim da su gornji listovi dosta manjih dimenzija u odnosu na donje prizemne listove. Cvjetovi ove biljke su dvospolni, jezičasti i žute boje koji udruženi zajedno čine glavičaste cvati (slika 262.). Plod je ahenija s bijelim papusom koji omogućava lakše rasprostiranje sjemenki vjetrom. Kao i livadna kozja brada, dvogodišnji dimak također nastanjuje livade na vlažnijim tlima.



Slika 261. *Tragopogon pratensis* L. Slika 262. *Crepis biennis* L.
(slika 261. preuzeta sa <https://www.pikist.com/free-photo-imfgv>, slika 262. je preuzeta
sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xgrlj>)

6.1.6.2. Red Dipsacales

Red Dipsacales se s obzirom na morfološke osobine smatra najprimitivnijim redom unutar podrazreda Asterideae, a obuhvaća četiri porodice (Adoxaceae, Caprifoliaceae, Dipsacaceae i Valerianaceae) unutar kojih je svrstano 22 roda s pripadajućim biljnim vrstama. Većina pripadnika reda Dipsacales ima grmoliku formu ili formu niskog drveta, dok je prisutnost zeljastih biljnih vrsta unutar ovog reda manje izražena.

Morfološke karakteristike svojstvene pripadnicima reda Dipsacales su sljedeće: (1) listovi su jednostavni ili perasto sastavljeni, bez palistića, rubovi liske su uglavnom nazubljeni, (2) na stabljici su listovi nasuprotno raspoređeni, naizmjenični raspored listova je vrlo rijedak, (3) cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni ili disimetrični i skupljeni su najčešće u različite cimozne (račvaste) cvati, (4) cvjetni omotač je dvostruk s tim da su krunični listići kojih je obično 4 ili 5 srasli, (5) prašnika u cvijetu je 4 ili 5 i u pravilu su srasli s kruničnim listićima, (6) ginecej je sinkarpan, sastavljen je od 2 do 8 plodničkih listića, (7) plodovi mogu biti raznoliki: bobica, orašica, koštunica ili čahura.

S gledišta poljoprivredne botanike ovaj red je od izuzetne važnosti jer veliki broj pripadnika ovog reda se svrstava u poznate ornamentalne biljne vrste (biljne vrste iz porodice Caprifoliaceae; rodovi *Viburnum*, *Lonicera*, *Symphoricarpos* i *Sambucus*) koje kao takve imaju veliki značaj u pejzažnoj arhitekturi. Nadalje, velik broj vrsta iz reda Dipsacales su sastavni dio flore i vegetacije brojnih livada i pašnjaka kojima daju osebujan izgled, ali i odgovarajući krmni kvalitet (biljne vrste iz porodice Dipsacaceae; rodovi *Knautia*, *Scabiosa* i *Succisa*).

Caprifoliaceae

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, porodica Caprifoliaceae obuhvaća 9 rodova (*Carlemannia*, *Abelia*, *Weigela*, *Viburnum*, *Sambucus*, *Lonicera*, *Silvianthus*, *Linnaea* i *Symphoricarpos*) unutar kojih su svrstane većinom grmolike biljne vrste vrlo dekorativnog izgleda. Specifične morfološke karakteristike biljnih vrsta iz porodice Caprifoliaceae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni ili perasto sastavljeni, a njihov raspored na stabljici je uglavnom nasuprotan, rijetko naizmjeničan, (2) cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni ili disimetrični, pentamerni, s tim da su listići krunice često srasli u cijev, (3) andrecej čini pet prašnika, dok je ginecej sinkarpan (4) plod može biti bobica, čahura ili koštunica.

S poljoprivrednog gledišta značajniji predstavnici ove porodice su: lemprika (*Viburnum tinus* L.), crna zova (*Sambucus nigra* L.), prava kozja krv (*Lonicera caprifolium* L.) i bijeli biserak (*Symphoricarpos albus* (L.) S. F. Blake).

***Viburnum tinus* L.** (lemprika, limena lovorika). Lemprika je grmolika zimzelena biljna vrsta ili niže drvo koja formira razgranate, guste i zaobljene piramidalne krošnje vrlo dekorativnog izgleda. Nije osjetljiva na orezivanje pa

se može koristiti i kao živa ograda. Listovi lemprike su jajastog oblika, sjajni, kožasti i nasuprotnog rasporeda na stabljici, dok su cvjetovi dvospolni, bijeli, izvana blago crvenkasti, vrlo mirisni i skupljeni u gronjaste cvati (slika 263.). Plod lemprike je koštunica jajolikog oblika u kojoj se nalazi jedna sjemenka tamno plave do gotovo crne boje. Postojbina lemprike je južna Evropa, no danas su njeni kultivari zbog primjene u pejzažnoj arhitekturi rašireni diljem svijeta.

***Sambucus nigra* L.** (zova, bazga). Zova je samonikla biljna vrsta koja raste kao grm, rjeđe kao drvo, najčešće na krčevinama, zapuštenim mjestima i u blizini naselja uz puteve. Doseže visinu od 3 do 10 metara, formira široku krošnju, a odlikuje se žućkastobijelim cvjetovima skupljenim u cvat plejohazij, iz kojih se poslije razvijaju plodovi u vidu bobica, u početku zelene, zatim crvenosmeđe i na kraju sjajno crne boje (slika 264.). Listovi zove su složeni, neparno perasto sastavljeni, s liskama eliptičnog oblika i pilastog ruba. Nije zahtjevnost s gledišta uzgoja, adaptivna je na različita staništa, s tim da preferira duboka i plodna zemljišta. Premda je samonikla biljka, zbog izrazite ljekovitosti i dekorativnog izgleda u pojedinim područjima se i komercijalno uzgaja.



Slika 263. *Viburnum tinus* L.

Slika 264. *Sambucus nigra* L.

(slika 263. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-ssic/>, slika 264. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xifga/>)

***Lonicera caprifolium* L.** (lonicera, prava kozja krv, orlovi nokti). Ova listopadna grmolika biljna vrsta spada u red povijuša izuzetno velike adaptivnosti i brzine rasta. Cvjetovi su joj uglavnom bijele boje koji grupirani zajedno podsjećaju na orlove kandže odakle i potječe narodni naziv za ovu biljnu vrstu. Listovi lonicere su jednostavni, široko eliptičnog oblika i cjelovitog ruba, a na stabljici su nasuprotno raspoređeni. U zoni cvjetova pricvjetni listovi su srasli (gamofilija). Cvjetovi lonicere su izrazito mirisni, vrlo dekorativni, pa se stoga ova biljna vrsta često koristi kao ukrasna biljka u parkovima (slika 265.). Cvate od maja do jula, a po završetku cvjetanja, iz cvjetova se obrazuju sitne, jajolike crvene bobice koje u sebi sadrže nekoliko žutosmeđih sjemenki.

***Symphoricarpos albus* (L.) S. F. Blake** (bijeli biserak). Bijeli biserak je grmolika listopadna biljna vrsta koja obično naraste do 1.5 m visine. Stabljika mu je jako tanka, ali izrazito žilava i otporna na kidanje. Listovi bijelog biserka su na licu tamno zeleni i goli, a na naličju svjetliji i dlakavi, dok su cvjetovi dvospolni, bijele do ružičastobijele boje, s listićima krunice sraslim u vidu

zvona. Plodovi bijelog biserka su bijele dvosjemene koštunice koje izvana nalikuju na bobicu, a zanimljivost vezana za njih je da ostaju na biljci i nakon opadanja listova (slika 266.). Zbog izrazite adaptivnosti i dekorativnog izgleda često se koristi za uređivanja parkova, uglavnom kao živa ograda.



Slika 265. *Lonicera caprifolium* L. Slika 266. *Symphoricarpos albus* (L.) S. F. Blake (slika 265. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-iosvu>, slika 266. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vevtw>)

Dipsacaceae

Porodica Dipsacaceae obuhvaća sedam rodova: *Dipsacus*, *Morina*, *Cephalaria*, *Knautia*, *Scabiosa* i *Succisa*, unutar kojih su svrstane uglavnom zeljaste biljne vrste. Morfološke karakteristike koje odlikuju biljne vrste iz ove porodice su sljedeće: (1) listovi su nasuprotno, rjeđe pršljenasto raspoređeni na stabljici, jednostavni su i bez palistića, s tim da prizemni listovi često čine rozetu, (2) cvjetovi su dvospolni, zigomorfni, četveročlani ili peteročlani, s čašicom koja je reducirana ili preobražena u neku vrstu papusa, te cjevastom krunicom, (3) cvjetovi su grupirani u glavičastu cvat koja ima involukrum, odnosno zajedničku opću čašicu nastalu preobražajem pricvjetnih listića, (4) prašnika je u pravilu četiri, a ginecej je sinkarpan sastavljen iz dva plodnička listića, (5) položaj plodnika u cvijetu je nadcvjetan, (6) plod je sinkarpna orašica.

Predstavnici porodice Dipsacaceae s većim poljoprivrednim značajem su piskavica (*Knautia arvensis* (L.) Coult.), udovičica (*Scabiosa atropurpurea* L.), preskočica (*Succisa pratensis* Moench.) i češljugovina (*Dipsacus fullonum* L.). Sve navedene biljne vrste često se nalaze na livadama i pašnjacima u mnogim područjima Bosne i Hercegovine, te shodno tome imaju veliku utjecaj kako na botanički sastav tih livada i pašnjaka, tako i na njihov krmni kvalitet.

***Knautia arvensis* (L.) Coult.** (piskavica ili poljska prženica). Piskavica je višegodišnja biljna vrsta uspravne i u gornjem dijelu razgranate stabljike koja naraste do visine 1 m. U donjem dijelu stabljike piskavica razvija rozetu sastavljenu od velikih perasto razdijeljenih listova, dok su listovi u gornjem dijelu stabljike rjeđi i manjih dimenzija. Cvjetovi piskavice su dvospolni i skupljeni su u ispučene glavičaste cvati ljubičasto plave boje (slika 267.). Plod piskavice je orašica koja na sebi često ima čekinjaste dlake kojima se lako pričvršćuje za kožu žiotinja, što posljedično doprinosi širenju sjemena biljke.

***Scabiosa atropurpurea* L.** (udovičica). Udovičica je zeljasta biljna vrsta koja također razvija prizemnu lisnu rozetu, ali i uspravnu stabljiku s prelijepim terminalnim glavičastim cvatima ljubičaste ili bordo boje. Listovi udovičice su u prizemnoj rozeti lancelastog oblika, dok su u gornjem dijelu stabljike perasto razdijeljeni. Donji dijelovi svakog cvijeta u cvati podsjećaju na jastučić za igle što cijeloj cvati daje prepoznatljiv izgled (slika 268.).



Slika 267. *Knautia arvensis* (L.) Coult. Slika 268. *Scabiosa atropurpurea* L.
(slika 267. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-ssccz> , slika 268. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vxdki>)

***Succisa pratensis* Moench.** (preskočica, livadni preskoč). Preskočica je višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja prve godine razvija jak korijen i prizemnu lisnatu rozetu, a idućih godina visoke i uspravne cvjetne stabljike s terminalnim glavičastim cvatima koje svojim izgledom dosta podsjećaju na cvati piskavice (slika 269.). Ipak, preskočica se od nje bitno razlikuje po tome što su joj listovi cijeli, odnosno nisu razdijeljeni. Plod preskočice je čekinjasta orašica.

***Dipsacus fullonum* L.** (češljugovina). Češljugovina je dvogodišnja ili rjeđe višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja prve godine razvija korijen i lisnu rozetu, a iduće uspravne, u gornjem dijelu razgranate cvjetne stabljike s terminalnim glavičastim cvatima (slika 270.). Specifičnost stabljike češljugovine je da je izrazito bodljikava, što predstavlja prilagodbu biljke u cilju zaštite od napada biljojeda. Osim stabljike i cvati su specifični po svom izgledu. Cvat češljugovine ima jajolik izgled i na sebi mnoštvo bodlji nastalih preobražajem listića čašice svakog cvijeta u sastavu cvati. Plod češljugovine je orašica.



Slika 269. *Succisa pratensis* Moench. Slika 270. *Dipsacus fullonum* L.
(slika 269. preuzetasa: <https://www.pikist.com/free-photo-snnrm>, slika 270. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xpiev>)

6.1.6.3. Red Lamiales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka red Lamiales obuhvaća četiri porodice: Boraginaceae, Lamiaceae, Lennoaceae i Verbenaceae unutar kojih je svrstano 48 rodova s pripadajućim biljnim vrstama. Većina pripadnika reda Lamiales su zeljaste biljne vrste, dok je prisutnost drvenastih i grmolikih formi biljaka znatno rjeđa. Samo ime reda Lamiales, ali i porodice Lamiaceae te roda *Lamium* potječe od grčke riječi 'lamos' (ždrijelo), a što se povezuje s izgledom krunice kod cvjetova pripadajućih biljnih vrsta.

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz reda Lamiales su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, bez palistića, s nasuprotnim rasporedom na stabljici, (2) cvjetovi su dvospolni, rjeđe jednospolni, zigomorfni, peteročlani ili četveročlani, (3) na stabljici se cvjetovi rijetko nalaze pojedinačno, većinom su skupljeni u različite cimozne (račvaste) cvati, (4) andrecej čini četiri prašnika, nekada samo dva ili jedan, a vrlo rijetko pet, (5) ginecej je sinkarpan, sastavljen iz dva plodnička listića, dok je položaj plodnika u cvijetu nadcvjetan, (6) plod je merikarp, rjeđe bobica ili čahura.

S gledišta poljoprivredne botanike, najvažnija porodica unutar reda Lamiales je istoimena porodica Lamiaceae prvenstveno iz razloga jer su unutar nje svrstane brojne aromatske biljne vrste, od kojih se neke i komercijalno uzgajaju. Određeni poljoprivredni značaj ima i porodica Borgainaceae.

Lamiaceae

Porodica Lamiaceae obuhvaća uglavnom zeljaste biljne vrste svrstane u 19 različitih rodova. Značajniji rodovi unutar ove porodice su rodovi *Lavandula*, *Salvia*, *Teucrium*, *Thymus* i *Mentha*. Morfološke karakteristike koje obilježavaju pripadnike ove porodice su sljedeće: (1) stabljika je četverobridna tj. kvadratnog presjeka s razvijenim uglastim potpornim tkivom (kolenhimom), (2) listovi su nasuprotno, rjeđe pršljenasto raspoređeni na stabljici i bez palistića, (3) cvjetovi su jednospolni ili dvospolni (ginodiecicnost je česta), zigomorfni, (4) čašicu gradi 5, rjeđe 2 - 4 listića koji zajedno čine cjevastu ili zvonoliku tvorevinu, (5) krunica je sastavljena iz pet sraslih listića koji donjim dijelom grade kruničnu cijev, a gornjim dvije usne (donju usnu čine tri listića, a gornju dva), (6) prašnika je u cvijetu četiri (dva duža, dva kraća), a ponekad ih je samo dva (*Salvia*, *Rosmarinus*), (7) ginecej je sinkarpan izgrađen iz dva plodnička listića, (8) položaj plodnika u cvijetu je nadcvjetan, (9) u cvijetu je prisutna heterostiiija (prašnici jako nadvisuju tučak ili obrnuto), a česta je i dihogamija (polen sazrijeva prije jajne stanice), (10) plod je merikarp koji se raspada na četiri jednosjemene orašice, (11) svi nadzemni dijelovi biljke su vrlo aromatični.

Gotovo sve biljne vrste iz porodice Lamiaceae imaju velik poljoprivredni značaj. Pojedine se koriste kao začini (bosiljak, origano), pojedine kao ljekovite i aromatične biljke (kadulja, ruzmarin, lavanda, majčina dušica, ljuta nana,

matičnjak), a pojedine pripadaju korovskim biljnim vrstama (puzava ivica, crvena mrtva koprija).

***Ocimum basilicum* L.** (bosiljak). Bosiljak je zeljasta jednogodišnja biljna vrsta uspravne stabljike koja doseže visinu i do 80 cm. Korižen je razgranat i duboko prodire u zemljište. Listovi su svijetlo zelene boje, ovalni, na vrhovima zašiljeni, vrlo intenzivnog mirisa. Nalaze se na dugim drškama, a na obodu su vrlo plitko nazubljeni. Veličina listova se povećava promatrano od vrha stabljike prema njenom dnu. Vrlo su aromatični i koriste se kao začim u svježem i suhom stanju. Cvjetovi bosiljka su u pravilu bijele boje i grupirani su u vršne dihazijske cvati (slika 271.). Bosiljak cvate od juna do augusta, a plod bosiljka je merikarpij koji se nakon dozrijevanja sjemenki raspada na četiri jednosjemene orašice tamno smeđe do crne boje.

***Origanum vulgare* L.** (origano). Origano je višegodišnja polugrmolika biljna vrsta uspravne, u nižem dijelu odrvenjele, a u gornjem dijelu razgranate stabljike koja obično naraste do visine 60 cm. Listovi su mu jednostavni, jajastog oblika, nasuprotno raspoređeni na stabljici i vrlo aromatičnog mirisa zbog kojeg se origano koristi kao začim u kulinarstvu, ali i u prehrambenoj industriji. Cvjetovi origana su isto aromatični, ružičaste do ljubičaste su boje i smješteni su u vršnim dijelovima stabljike u vidu metličasti cvati (slika 272.). Plod origana je merikarp crvenkastosmeđe boje, dug oko 1 mm.



Slika 271. *Ocimum basilicum* L. Slika 272. *Origanum vulgare* L.
(Slika 271. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-idsft>, slika 272. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-ixxff>)

***Salvia officinalis* L.** (kadulja). Kadulja je višegodišnja biljna vrsta. Habitus joj je u obliku polugrma visine od 50 do 80 cm, s korijenom koji je razgranat i dobro razvijen. Stabljike su u donjem dijelu drvenaste, na presjeku četverobridne, gotovo okrugle. Listovi su na biljci nasuprotno raspoređeni, sivkastozelene boje, donji su na drškama, a gornji sjedeći. Izduženo jajastog ili lancetastog su oblika, na vrhu su blago zašiljeni, obrasli su sitnim dlakama, a obod im je sitno testerast. Cvjetovi kadulje su skupljeni u cimosne cvati koje se nalaze na vrhovima stabljika. Boja cvjetova je bijela, roza ili ljubičasta u zavisnosti od kultivara, a period cvjetanja je od maja do jula mjeseca (slika 273.). Plod je merikarpij kojega čine 4 orašice. Orašice su tamno crne boje, okruglaste, glatke, malo izdužene, širine 2 mm i dužine od 2 do 2.5 mm.

***Rosmarinus officinalis* L.** (ruzmarin, ružmarin). Ruzmarin je zimzelena grmolika biljna vrsta čiji nadzemni dio čini više drvenastih uspravnih stabljika visine do 2 m od kojih nijedna nije dominantna. Listovi ruzmarina su kožasti, duguljasti i uski, na licu tamno zeleni i glatki, a na naličju sivkasti i dlakavi. Cvjetovi su sitni, zigomorfni, svijetlo plave do ljubičaste boje, a razvijaju se u pazušcima gornjih listova (slika 274.). Prašnika u cvijetu su dva i strše van cvjetnog omotača. Svi nadzemni dijelovi biljke su aromatični i bogati eteričnim uljem vrlo ljekovitog djelovanja pa se biljka koristi u medicinske svrhe, ali i kao začim, posebno u mediteranskoj kuhinji. Ruzmarin je i vrlo dekorativnog izgleda, pa svoje mjesto nalazi i kao ukrasni element parkova i vrtova posebno u toplijim klimatima koji pružaju idealne uvjete za razvoj ove biljke.



Slika 273. *Salvia officinalis* L.



Slika 274. *Rosmarinus officinalis* L.

slika 273. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vavmu>, slika 274. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-salsx>)

***Lavandula officinalis* L.** (lavanda). Lavanda je višegodišnja polugrmolika biljna vrsta visine 30 - 60 cm i širine 80 - 120 cm. Ima dobro razgranat korijenski sustav, a stabljike tj. izdanci su pri dnu odrvenjeli. Listovi lavande su uski i nasuprotno raspoređeni, dužine su od 3 do 5 cm, a širine do 0.5 cm. Sivozelene su boje, dlakavi su i cjelovitog ruba. Cvjetovi lavande su zigomorfni, sitni, svijetlo ljubičaste boje i skupljeni su u cvat dihajizij (slika 275.). Vrlo intenzivnog su mirisa, a period cvatnje lavande je od jula do augusta mjeseca. Plod lavande je merikarpij koji se sastoji od 4 jednosjemene orašice, od kojih su samo 1 ili 2 dobro razvijene. Sjeme lavande je jajastog oblika i tamne boje.

***Thymus sepyllum* L.** (majčina dušica). Majčina dušica je višegodišnji puzajući grm čiji uspravni ogranci dosežu visinu do 30 cm. Listovi majčine dušice su nasuprotno raspoređeni na stabljici, sitni su, dužine 4 - 6 mm, a širine 2 - 4 mm. Oblik listova jako varira, no najčešće su okruglasto jajoliki ili lancetasti s kratkim lisnim drškama. Cvjetovi su sitni i smješteni su u okruglastim cvatima (modificiranim dihajizijima) na vrhovima ogranaka (slika 276.). Svaki cvijet zasebno čini zvonasta čašica i dvousnata krunica, dok prašnici i žig tučka strše van cvjetnog omotača. Majčina dušica cvate od maja do sredine septembra, a plod joj je merikarp (kalavac) koji se nakon dozrijevanja sjemenki raspada na četiri okruglaste tamno smeđe orašice.



Slika 275. *Lavandula officinalis* L.

Slika 276. *Thymus serpyllum* L.

(slika 275. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sdztf>, slika 276. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-spzyq>)

***Mentha x piperita* L.** (ljuta nana, paprena metvica). Ova višegodišnja zeljasta biljna vrsta je nastala kao rezultat križanja vodene nane (*Mentha aquatica* L.) i klasaste nane (*Mentha spicata* L.). Odlikuje se uspravnom, četverobridnom i čvrstom stabljikom visine do 90 cm, te listovima jajastog oblika dužine od 4 do 9 cm, a širine od 1.5 do 4 cm (slika 277.). Vršni dio stabljike, a dijelom i listovi imaju više ili manje izraženu nijansu ljubičaste boje koja potječe od pigmenta antocijanina. Cvjetovi su sitni, zigomorfni, crvenkastoljubičaste su boje i intenzivnog mirisa (miris na mentol). Svi nadzemni dijelovi se koriste u prehrambenoj industriji, ali i u medicini jer je utvrđeno da eterično ulje ljute nane ima pozitivno djelovanje kod liječenja oboljenja probavnog sustava.

***Melissa officinalis* L.** (matičnjak, limun trava). Matičnjak je višegodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne, četverobridne i razgranate stabljike čiji listovi kada se protrljaju među prstima mirišu na limun, po čemu je ova biljka u narodu prozvana i kao limun trava. Listovi su jajolikog oblika, dužine 3 - 5 cm i širine od 2 do 3 cm i na stabljici su nasuprotno raspoređeni (slika 278.). Cvjetovi su zigomorfni, pršljenasto su grupirani na stabljici (razvijaju se u pazuškima listova), a boja im varira od žućkastobijele do svijetlo ružičaste. Vrlo je medonosna biljka i pčele je rado obilaze, odakle i potječe izvorni naziv ove biljne vrste (riječ melissa na grčkom znači pčela).



Slika 277. *Mentha x piperita* L.

Slika 278. *Melissa officinalis* L.

(slika 277. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vjdpr>, slika 278. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vdpau>)

***Ajuga reptans* L.** (puzava ivica). Ova biljna vrsta ima puzajuću stabljiku (stolona) iz čijih pupova na nodijima izbijaju s gornje strane izdanci, a s donje korijenje. Stabljike koje izbijaju iz nodija narastu do 40 cm visine i na sebi nose prizemne listove u rozeti, te nasuprotno raspoređene listove manjih dimenzija u gornjem dijelu stabljike. Cvjetovi su dvospolni i gusto su raspoređeni u vršnom dijelu stabljike pri čemu čine modificirani dihazijski cvat nalik na klas (slika 279.). Plod puzave ivice je merikarp koji se sastoji od četiri jednosjemene orašice. Puzava ivica je široko rasprostranjena na livadama i pašnjacima diljem Bosne i Hercegovine, a često se nalazi i na napuštenim zemljištima, te uz puteve i rubove šuma. Budući da se putem stolona lako razmnožava može napraviti velik problem ukoliko se nađe na uzgojnim površinama pa se stoga svrstava u korovske biljne vrste.

***Lamium purpureum* L.** (crvena mrtva kopriva). Riječ je o zeljastoj biljnoj vrsti koja se odlikuje uspravnom, četverobridnom i šupljom stabljikom visine do 30 cm. Listovi crvene mrtve koprive su jednostavni, nazubljenog su ruba i nasuprotnog rasporeda na stabljici. U donjem dijelu stabljike su okruglastog, a u gornjem srcolikog oblika. Cvjetovi su purpurno ljubičaste boje i pršljenasto su grupirani u pazušcima gornjih listova (slika 280.). Crvena mrtva kopriva uglavnom nastanjuje livade i pašnjake, no moguće ju je naći i uz puteve, na zapuštenim mjestima, te na oranicama i drugim uzgojnim površinama gdje može svojom prisutnošću u velikoj mjeri ugroziti razvoj kultiviranih biljaka. Stoga se, premda je jestiva (mladi listovi) i ljekovita, ubraja i u korovske biljne vrste.



Slika 279. *Ajuga reptans* L.



Slika 280. *Lamium maculatum* L.

(slika 279. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xuloa>, slika 280. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xhxlxv>)

Boraginaceae

Porodica Boraginaceae obuhvaća 13 rodova unutar kojih su svrstane uglavnom zeljaste biljke. Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz porodice Boraginaceae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, cjelovitog ruba, često dlakavi i s naizmjeničnim rasporedom na stabljici, (2) cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni, rijetko zigomorfni, peteročlani, a na stabljici se nalaze pojedinačno ili grupno u račvastim cvatima, (3) prašnika u cvijetu je pet i u pravilu su srasli s listićima krunice, (4) ginecej je sinkarpan, izgrađen je iz dva plodnička listića, (5) položaj plodnika je nadcvjetan, (6) plod je merikarp.

Veći poljoprivredni značaj unutar ove porodice imaju biljne vrste borožina (*Borago officinalis* L.) i gavez (*Symphytum officinale* L.) i to zbog svog ljekovitog djelovanja.

***Borago officinalis* L.** (borožina). Borožina je jednogodišnja biljna vrsta koja se odlikuje uspravnom, šupljom i razgranatom stabljikom visine do 80 cm te dlakavim listovima odakle i potječe naziv za ovu biljnu vrstu (*borra* na latinskom znači kruta brada). Mladi listovi ove biljke su jestivi i imaju okus na krastavac, dok su cvjetovi dvospolni, aktinomorfn i vrlo dekorativnog izgleda pa se stoga ova biljka često susreće u ukrasnim parkovima i vrtovima (slika 281.). Najljekovitiji dio ove biljke su sjemenke iz kojih se dobiva eterično ulje koje ima svoju primjenu u aromaterapiji.

***Symphytum officinale* L.** (gavez). Gavez je višegodišnja zeljasta biljka debelog i razgranatog korijena te uspravne stabljike gusto obrasle dlakama. Korijen sadrži puno sluzi te se koristi kod spravljanja krema za zacjeljivanje zglobova i zarastanje rana. Listovi gaveza su jednostavni, široko lanceolastog oblika i nasuprotnog rasporeda na stabljici, dok cvjetovi imaju zvonasti oblik i grupirani su u cvat monohazij u vršnom dijelu stabljike (slika 282.). Gavez je biljka kozmopolitskog rasprostranjenja, no najčešće se nalazi na livadama, zapuštenim zemljištima, oranicama ili uz puteve i rubove šuma.



Slika 281. *Borago officinalis* L. Slika 282. *Symphytum officinale* L.
(slika 281. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vdkgp>, slika 282. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xcxqp>)

6.1.6.4. Red Scrophulariales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, red Scrophulariales čini 12 porodica (Acanthaceae, Bignoniaceae, Buddlejaceae, Gesneriaceae, Globulariaceae, Lentibulariaceae, Mendonciaceae, Myoporaceae, Oleaceae, Pedaliaceae i Scrophulariaceae) unutar kojih su svrstane većinom zeljaste i grmolike, a rjeđe drvenaste biljke. Ovaj red je karakterističan je i po tome što su neki njegovi pripadnici parazitske ili poluparazitske biljke (rodovi Euphrasia, Lathraea, Orobanche), pa čak i mesožderne (porodica Lentibulariaceae). Noviji sustavi klasifikacije biljaka ne prepoznaju red Scrophulariales kao zaseban red

već pripadajuće biljne vrste, većinom u okviru istih porodica, svrstavaju pod red Lamiales.

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz reda Scrophulariales su sljedeće: (1) listovi su jednostavni, cjelovitog ruba ili razdijeljeni, bez palistića, (2) raspored listova na stabljici je naizmjeničan ili nasuprotan, (3) cvjetovi su dvospolni, zigomorfni ili aktinomorfni, četveročlani ili peteročlani, (4) cvjetni omotač je heterohlamidan; listići čašice mogu biti srasli ili slobodni, a kod pojedinih biljnih vrsta su i reducirani, dok su listići krunice srasli u različite zvonaste, cjevaste ili ljevkaste oblike, (5) prašnika je od 2 do 5 u cvijetu, no česta je staminodija, odnosno preobrazba pojedinih prašnika u latice usljed čega oni gube svoju reproduktivnu funkciju, (5) ginecej je sinkarpan izgrađen najčešće iz dva plodnička listića, (6) plod je čahura, rjeđe bobica.

S gledišta poljoprivredne botanike, vrlo značajne porodice unutar reda Scrophulariales su Scrophulariaceae i Oleaceae.

Scrophulariaceae

Porodica Scrophulariaceae je najbrojnija porodica unutar reda Scrophulariales, a čini je 20 rodova unutar kojih su svrstane različite zeljaste i grmoličke biljke, među kojima su neke i parazitske. Sve morfološke karakteristike koje su prethodno navedene za pripadnike reda Scrophulariales su i karakteristike pripadnika ove porodice. Biljne vrste iz ove porodice se često nazivaju zijevalice, a što se vezuje uz zvonastu građu krunice njihovih cvjetova.

Veći poljoprivredni značaj unutar porodice Scrophulariaceae imaju sljedeće biljne vrste: lanilist (*Linaria vulgaris* Mill.), perzijska čestoslavica (*Veronica persica* L.), crveni naprstak (*Digitalis purpurea* L.) i prašnjava divizma (*Verbascum pulverulentum* Vill.).

***Linaria vulgaris* L.** (lanilist). Lanilist je višegodišnja zeljasta biljna vrsta uspravne stabljike visine do 50 cm na kojoj se nalaze gusto poredani duguljasti i uski mali listovi koji podsjećaju na listove lana pa odatle i naziv za ovu biljnu vrstu. U vršnom dijelu stabljike nalazi se grozdasti cvat sastavljen od cvjetova žute boje (slika 283.). Cvjetovi lanilista su dvospolni, imaju heterohlamidni perijant s tim da su listići krunice (latice) srasli u cjevastu formaciju. Plod lanilista je čahura. Na prostoru Bosne i Hercegovine ova biljna vrsta je vrlo raširena i većinom se nalazi na zapuštenim zemljištima, livadama, ali i oranicama pa se ubraja u korovske biljne vrste. Istodobno je i vrlo ljekovita; čaj dobiven od osušenih listova i cvjetova lanilista je vrlo efikasno sredstvo za poticanje izlučivanja mokraćne, dok se sok dobijen ekstrakcijom nadzemnog dijela biljke koristi u kozmetičke svrhe, prvenstveno za čišćenje kože.

***Veronica persica* L.** (perzijska čestoslavica). Ova biljna vrsta spada u red jednogodišnjih zeljastih biljaka, a odlikuje se polegnutom ili blago dignutom stabljikom koja naraste do visine 50 cm, te malim plavim aktinomorfnim

cvjetovima pojedinačno raspoređenim na stabljici (slika 284.). Listovi su jednostavni, jajolikog oblika, na rubovima nazubljeni, a pri bazi plitko srčoliko usječeni. Plod perzijske čestoslavice je čahura.



Slika 283. *Linaria vulgaris* L.

Slika 284. *Veronica persica* L.

(slika 283. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vnklc>, slika 284. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-inzot>)

***Digitalis purpurea* L.** (crveni naprstak, pustikara). Riječ je o dvogodišnjoj biljnoj vrsti koja prve godine razvija jak korijen i prizemnu rozetu, a druge cvjetnu stabljiku visine do 2 m koja na sebi nosi veliki broj zvonastih ljubičastih cvjetova zigomorfne simetrije i izuzetno atraktivnog izgleda (slika 285.). Interesantno je da ova biljna vrsta u određenim uvjetima življenja na svom vršnom dijelu razvija cvijet dosta većih dimenzija u odnosu na ostale (pelorija). Zbog svog lijepog habitusa ima široku primjenu u pejzažnoj arhitekturi, no neki njeni dijelovi su otrovni, pa je ne treba konzumirati.

***Verbascum pulverulentum* Vill.** (prašjava divizma). Prašjava divizma također prve godine stvara jako korijen i lisnu rozetu, a druge cvjetnu stabljiku do 2 m visine koja na sebi nosi zlatno-žute cvjetove skupljene u metličaste cvati (slika 286.). Donji listovi su krupni, duguljasto eliptičnog oblika i s lisnim drškama, dok su listovi u gornjem dijelu stabljike sjedeći i manjih dimenzija. Listovi izgledaju kao da su posuti prašinom, odatle i potječe naziv za ovu biljnu vrstu. Za svoj uspješan razvoj prašjava divizma preferira suhe terene i često se može naći uz puteve, na rubovima šuma, ali i na livadama. Plod joj je čahura.



Slika 285. *Digitalis purpurea* L.

Slika 286. *Verbascum pulverulentum* Vill.

(slika 285. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-iaigj>, slika 286. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-ihfpi>)

Oleaceae

Porodicu Oleaceae čini jedanaest rodova (*Fraxinus*, *Forsythia*, *Forestiera*, *Jasminum*, *Chionanthus*, *Hesperelaea*, *Noronhia*, *Syringa*, *Olea*, *Ligustrum* i *Tessarandra*) unutar kojih su svrstane uglavnom drvenaste i grmolike biljne vrste.

Morfološke karakteristike koje odlikuju biljne vrste iz porodice Oleaceae su sljedeće: (1) listovi su jednostavni ili složeni, no uvijek su bez palistića i nasuprotnog rasporeda na stabljici, (2) cvjetovi su dvospolni i aktinomorfni, (3) cvjetni omotač je heterohlamidan pri čemu i čašicu i krunicu čine zasebno po četiri srasla listića, (4) andrecej je sastavljen iz dva prašnika koja su srasla s listićima krunice, (5) u cvijetu se nalazi jedan tučak sastavljen iz dva plodnička listića, (6) položaj plodnika u cvijetu je nadcvjetan, (7) cvjetovi se na stabljici ne pojavljuju pojedinačno već u vidu grozodastih, metličastih, a često i račvastih cvati, (8) plod je koštunica ili čahura.

Veći poljoprivredni značaj unutar ove porodice imaju jorgovan (*Syringa vulgaris* L.), evropska forzicija (*Forsythia europaea* Deg. & Bald.), maslina (*Olea europaea* L.) i kalina (*Ligustrum vulgare* L.).

***Syringa vulgaris* L.** (obični jorgovan). Jorgovan je listopadna grmolika biljna vrsta ili niže stablo koje se odlikuje razgranatom krošnjom visine od 2 do 10 m te ljubičastim, intenzivno mirisnim cvjetovima skupljenim u grozdaste cvati (slika 287.). Postojbina ove biljke je upravo Balkanski poluotok i rijetko je na tom prostoru naći ukrasni vrt, a da njegov sastavni dio nije jorgovan. Listovi jorgovana su nasuprotno raspoređeni na stabljici, na bazi su srolikog oblika, pri vrhu ušiljeni i nemaju palistiće. Cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni i četveročlani, dok je plod čahura. Osim što spada u red ukrasnih biljnih vrsta, jorgovan je i vrlo ljekovit, te se od pojedinih njegovih dijelova (usitnjene kore, listova, cvjetova) spravljaju različite kreme s ljekovitim djelovanjem. Cvjetovi jorgovana su vrlo aromatični tako da ova biljka ima svoju primjenu i u aromaterapiji te parfumerijskoj industriji.

***Forsythia europaea* Deg. & Bald.** (forzicija, evropska forzicija). Postojbina ove biljne vrste je prostor sjeverne Albanije pa se često evropska forzicija naziva balkanskom ili albanskom forzicijom. Forzicija je listopadna, grmolika biljna vrsta koja naraste obično do 3 m visine, a odlikuje se jarko žutim cvjetovima koji su pojedinačno ili u manjim skupinama (od 2 do 3 cvijeta) raspoređeni na stabljikama (slika 288.). Listovi su jajolikog oblika, s nasuprotnim rasporedom na stabljici. Cvate u maju i to prije listanja što cijeli habitus biljke čini posebno dekorativnim. Plod evropske forzicije je čahura koja u sebi sadrži mnogo okriljenih sjemenki. Osim evropske forzicije unutar roda *Forsythia* postoji još desetak drugih vrsta koje se također odlikuju lijepim cvjetovima i atraktivnim izgledom. Iz navedenih razloga sve forzicije se svrstavaju u ukrasne biljne vrste i imaju veliku primjenu u pejzažnoj arhitekturi.



Slika 287. *Syringa vulgaris* L. Slika 288. *Forsythia europaea* Deg. & Bald.
(slika 287. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xenkb>, slika 288. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-xvmkh>)

***Olea europaea* L.** (maslina). Maslina spada u red zimzelenih drvenastih biljnih vrsta s kvrgavim stablom i razgranatom krošnjom koja naraste do 10 m visine. Kultivirana je biljna vrsta, a uzgaja se u prvom redu radi ulja koje se dobija ekstrakcijom plodova. Italija i Hrvatska su svakako zemlje gdje maslina predstavlja jednu od najvažnijih poljoprivrednih kultura, no njen uzgoj je prisutan diljem Mediterana, pa i kod nas u Hercegovini. Listovi masline su kožasti, eliptičnog oblika i nasuprotnog rasporeda na stabljici. Cvjetovi masline su dvospolni, četveročlani, bijele su boje i skupljeni su u metličaste cvati. Plod je koštunica koja izvana podsjeća na bobicu (slika 289.). U početku je zelene boje, no s dozrijevanjem poprima smeđezelenu, a zatim različite nijanse crne i modre boje, ovisno o kultivaru. Ulje masline je izrazito ljekovito te je stoga sastavni dio prehrane ljudi, posebno na Mediteranu.

***Ligustrum vulgare* L.** (kalina). Kalina je listopadna grmolika biljna vrsta koja stvara brojne šibolike stabljike čija visina doseže do 3 m. Nije osjetljiva na rezanje pa se stoga često koristi za uređivanje živih ograda. Listovi kaline su mali, eliptičnog oblika i nasuprotnog rasporeda na stabljici, dok su cvjetovi dvospolni, četveročlani i skupljeni u metličaste cvati. Plod kaline je koštunica okruglastog oblika koja izvana podsjeća na bobicu (slika 290.).



Slika 289. *Olea europaea* L. Slika 290. *Ligustrum vulgare* L.
(slika 289. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-syoooh>, slika 290. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-vuguz>)

6.1.6.5. Red Solanales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, redu Solanales pripada osam porodica (Convolvulaceae, Cuscutaceae, Duckeodendraceae, Hydrophyllaceae, Menyanthaceae, Nolanaceae, Polemoniaceae i Solanaceae) s 49 rodova i preko 2000 pripadajućih biljnih vrsta. Ovaj red obuhvaća većinom zeljaste i grmolike biljne vrste, dok je prisustnost drvenastih dosta rjeđa.

Osnovne morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz reda Solanales su sljedeće: (1) listovi su jednostavni ili složeni (perasto sastavljeni), bez palistića, uglavnom su naizmjenično raspoređeni na stabljici (2) cvjetovi su dvospolni, u pravilu aktinomorfni, na stabljici se pojavljuju pojedinačno ili u različitim račvastim cvatima, (3) veliki broj biljnih vrsta iz reda Solanales producira različite alkaloidne, među kojima je i solanin po kojem je cijeli red dobio ime, (4) plod je najčešće čahura ili bobica.

S gledišta poljoprivredne botanike unutar reda Solanales najznačajnija je porodica Solanaceae budući da njoj pripadaju neke izuzetno važne i rasprostranjene poljoprivredne kulture (paradajz, paprika, patlidžan i duhan). Porodica Solanaceae obuhvaća i određen broj korova (tatula, pomoćnica), ali i otrovnih vrsta (bunika i velebilje). Neke biljne vrste iz porodice Solanaceae imaju dekorativan izgled (petunija, mjehurica) pa se kao takve ubrajaju u ukrasne biljke. Izuzev biljnih vrsta iz porodice Solanaceae, veći poljoprivredni značaj imaju i pripadnici porodice Convolvulaceae, što nije slučaj s pripadnicima ostalih porodica iz reda Solanales.

Solanaceae

Porodica Solanaceae obuhvaća 18 rodova unutar kojih su smještene uglavnom zeljaste biljne vrste. Veliki broj njih vodi svoje porijeklo iz tropskih i umjerenih područja Srednje i Južne Amerike, odakle su se raširile diljem planete Zemlje. Morfološke karakteristike biljnih vrsta iz porodice Solanaceae su u osnovi identične prethodno navedenim morfološkim karakteristikama pripadnika reda Solanales uz dodatak da su njihovi cvjetovi uglavnom peteročlani, da su listići krunice srasli, da je andrecej cvijeta sastavljen od pet prašnika i da je ginecej sinkarpan izgrađen iz dva plodnička listića. Posebnost biljnih vrsta iz porodice Solanaceae je i posjedovanje bikolateralnih provodnih snopića u provodnom sustavu, te produkcija alkaloida koji su iznimno opasni ukoliko se konzumiraju. Posebno opasne biljne vrste u tom pogledu su velebilje (*Atropa belladonna* L.) i crna bunika (*Hyoscyamus niger* L.).

Porodici Solanaceae pripadaju brojne kultivirane biljne vrste kao što su krompir (*Solanum tuberosum* L.), paradajz (*Lycopersicon esculentum* Mill.), patlidžan (*Solanum melongena* L.), paprika (*Capsicum annum* L.) i duhan (*Nicotiana tabacum* L.), te neke ukrasne vrste kao što su petunija (*Petunia x hybrida* (Hook.) Vilm.) i mjehurica (*Physalis alkekengi* L.). Navedene biljne vrste su s poljoprivrednog gledišta i najvažnije biljne vrste iz ove porodice.

***Solanum tuberosum* L.** (krompir, krumpir). Krompir je višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja spada u red najvažnijih povrtnih kultura. Stabljika krompira je uspravna, razgranata i dlakava, a naraste do visine 60 cm (slika 291.). Uzgaja se zbog krtola koje morfološki gledano predstavljaju podzemne metamorfoze stabljike. Listovi krompira su složeni, neparno perasti s jajolikim oblikom liski, dok su cvjetovi dvospolni, aktinomorfni i skupljeni u račvaste (cimozne) cvati. Perijant cvjetova krompira je heterohlamidan; razdvojen je na čašicu sastavljenu od pet malih lapova sa šiljatim vrhovima, te krunicu sastavljenu od pet sraslih latica bijele do bijeloljubičaste boje. Plod krompira je bobica.

***Lycopersicon esculentum* Mill.** (paradajz, rajčica) je višegodišnja zeljasta biljka koja se u pravilu uzgaja kao jednogodišnja i to zbog svojih sočnih i osvježavajućih plodova (slika 292.). Stabljika paradajza je razgranata i obrasla dlakama, visine je od 0.5 do 3 m, što zavisi od sortimenta, ali i načina uzgoja. Listovi paradajza su složeni, perasto sastavljeni i obrasli sitnim dlakama, dok su cvjetovi dvospolni i aktinomorfni, a na biljci se nalaze grupirani u grozdaste cvati. Cvjetni omotač je dvostruk; čašicu čini pet lapova, a krunicu pet žuto obojanih latica. Broj prašnika u cvijetu je pet ili šest, a ginecej je sinkarpan s nadcvjetnim plodnikom u kojem je smješten veliki broj sjemenih zametaka. Plodovi paradajza su bobice, najčešće crvenkaste boje, koje se mogu konzumirati sirove, ali i preradačene na različite načine. Poznat je veliki broj kultivara paradajza, a razlike među njima se uglavnom odnose na veličinu, boju ili okus ploda.



Slika 291. *Solanum tuberosum* L. Slika 292. *Lycopersicon esculentum* Mill.
(slika 291. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xform>, slika 292. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-viukc>)

***Solanum melongena* L.** (patlidžan). Patlidžan je, kao i paradajz, višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja se s poljoprivrednog gledišta smatra jednogodišnjom. Porijeklom je iz Indije, a uzgaja se diljem svijeta zbog jestivog ploda koji je ponekad gorkog okusa, pogotovo ako je prezreo (slika 293.). Patlidžan se odlikuje vretenastim i slabo razvijenim korijenom, te razgranatom stabljikom visine od 40 do 100 cm. Listovi patlidžana su ovalnog oblika i naizmjeničnog rasporeda na stabljici. Cvjetovi su dvospolni, aktinomorfni, peteročlani, a na stabljici su raspoređeni pojedinačno ili u malim skupinama od dva do tri cvijeta.

Cvjetni omotač im je dvostruk; čini ga čašica sastavljena od pet lapova i krunica sastavljena od pet latica svijetlo ljubičaste boje. Plod patlidžana je bobica čija je vanjska površina ljubičaste boje. Osim kao hranjiva povrtna kultura, patlidžan se sve više primjenjuje i u medicinske svrhe jer pokazuje pozitivno djelovanje kod liječenja gastritisa i kostobolje te kod saniranja opekline kože.

***Capsicum annuum* L.** (paprika). Paprika je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta koja se uzgaja zbog jestivih plodova crvene, žute, zelene ili ljubičaste boje, ovisno o kultivaru (slika 294.). Razvija uspravnu i u gornjem dijelu razgranatu stabljiku visine od 50 do 80 cm, dok su joj listovi jajolikog oblika, dužine do 10 cm. Cvjetovi paprike se na stabljici pojavljuju pojedinačno ili u manjim nakupinama. Cvjetni omotač je heterohlamidan; latice cvjetova su bijele boje, dok lapovi grade zvonoliku čašicu. Boj prašnika u cvijetu je pet, dok je ginecejsinkarpan s nadcvjetnim položajem plodnika tučka u cvijetu. Plod paprike je bobica, a njen oblik može biti zvonolik, okruglast ili duguljast, ovisno o sortimentu. Vanjska površina ploda je glatka i mesnata, a unutrašnjost šuplja i razdijeljena pregradama. U unutrašnjosti ploda, pa i na samim pregradama smješten je iznimno velik broj sitnih sjemenki koje su bubrežastog oblika, glatke površine i svijetlo žute boje. Plodovi paprike, osim što predstavljaju izvor brojnih hranjivih tvari, u sebi sadrže i supstance od iznimnog značaja za zdravlje čovjeka. Jedna od takvih supstanci je karotenoid zeaksantin koji ima veliku ulogu u održavanju zdravlja očiju.



Slika 293. *Solanum melongena* L.



Slika 294. *Capsicum annuum* L.

(slika 293. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-snfyl>, slika 294. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-supxj>)

***Nicotiana tabacum* L.** (duhan). Duhan je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta i jedna od najviše uzgajanih industrijskih biljaka u svijetu. Postojbina duhana je Amerika odakle se raširio diljem svijeta, pa tako i na područje Hercegovine gdje je uzgoj ove kulture prisutan već stotinama godina. Duhan se uzgaja zbog listova koji poslije sušenja i odgovarajuće obrade služe kao osnovna sirovina za izradu cigareta. Konzumacija cigareta ima specifično djelovanje na živčani sustav čovjeka koje konzumentima izrazito prija, a što je rezultat u prvom redu prisutnosti alkaloida nikotina u listovima duhana. Listovi duhana su iznimno dugi (oko 70 cm), a njihov raspored na stabljici je naizmjeničan. Duhan se odlikuje iznimno visokom stabljikom (visina može biti i iznad 3 m), dok su

cvjetovi dvospolni, bijele do ružičaste boje i skupljeni su u vršnom dijelu stabljike u vidu štitastog cvata. Plod duhana je čahura u kojoj je smješten izrazito veliki broj sitnih sjemenki (slika 295.).



Slika 295. *Nicotiana tabacum* L.

(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xjomb>)

***Atropa belladonna* L.** (velebilje). Velebilje je višegodišnja biljna vrsta uspravne i na vrhu razgranate stabljike koja naraste do visine 1.5 m. Listovi velebilja su duguljasti, jajolikog oblika i nasuprotnog rasporeda na stabljici (slika 296.). Za ovu biljku je karakteristična pojava anizofilije koja se ogleda u tome da s istog nodija na stabljici polaze dva lista od kojih je jedan znatno krupniji u odnosu na drugi. Cvjetovi velebilja su krupni, zvonolikog oblika i razvijaju se u pazušcima listova, dok je plod crna bobica izrazite otrovnosti usljed prisutnosti različitih alkaloida (atropin, hioscamin, skopolamin).

***Hyoscyamus niger* L.** (crna bunika). Crna bunika je dvogodišnja biljna vrsta koja prve godine stvara prizemnu lisnu rozetu, a druge stabljiku s generativnim organima. Stabljika je visine od 30 do 60 cm i obrasla je mekim dlakama, dok su listovi također obrasli dlakama, jajastog su oblika i mutno zelene boje. Na pazušcima listova nalaze se cvjetovi čiji je perijant razdvojen na čašicu zelene boje i krunicu sastavljenu od latica žutosmeđe boje koji pri bazi imaju tamnu mrlju (slika 297.). Plod crne bunike je čahura. Specifičnost crne bunike je što ima jako neugodan miris, po čemu je ova biljka i lako prepoznatljiva. Spada u red opasnih biljnih vrsta zbog velike količine alkaloida koje stvara u sebi.



Slika 296. *Atropa belladonna* L.



Slika 297. *Hyoscyamus niger* L.

(slika 296. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-shpqv>, slika 297. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xdfpa>)

Convolvulaceae

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka ovu porodicu čini šest rodova (*Hilderbrandtia*, *Dichondra*, *Convolvulus*, *Falkia*, *Ipomea* i *Humbertia*) unutar kojih su smještene uglavnom jednogodišnje i višegodišnje biljke povijaše, no i neke krtolaste biljne vrste poput slatkog krompira (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.).

Morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz porodice Convolvulaceae su sljedeće: (1) listovi su naizmjenično raspoređeni na stabljikama koje imaju izuzetno duge internodije posebno kada je riječ o penjačicama, (2) cvjetovi su ljevkastog oblika, peteročlani, (3) prašnika u cvijetu je također pet, (4) ginecej je sinkarpan, dok je položaj tučka u cvijetu nadcvjetan, (5) plod je čahura, rjeđe bobica.

S gledišta poljoprivredne botanike značajne biljne vrste unutar porodice Convolvulaceae su poljski slak (*Convolvulus arvensis* L.) i slatki krompir (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.).

***Convolvulus arvensis* L.** (poljski slak). Poljski slak je višegodišnja biljna vrsta čija je osnovno obilježje da razvija polegnutu stabljiku koja se obavlja oko drugih biljki, ograde ili neke druge podloge. Često se susreće na poljima i livadama, uz puteve i ograde, na oranicama i neobrađenim zemljištima pa se shodno tome svrstava u korove. Listovi poljskog slaka su jednostavni, kopljastog oblika s dugom lisnom drškom i naizmjeničnog rasporeda na stabljici, dok su cvjetovi ljevkastog oblika sa sraslim laticama bijele do ružičaste boje (slika 298.). Plod poljskog slaka je čahura koja u sebi sadrži dvije sjemenke.

***Ipomoea batatas* (L.) Lam.** (slatki krompir, batat). Batat je također biljka penjačica koja se odlikuje velikim srčolikim listovima i ljevkastim cvjetovima bijele boje s karakterističnom ljubičastom bojom u donjim dijelovima latica. U Americi predstavlja važnu poljoprivrednu kulturu, a uzgaja se zbog slatkog krtolastog korijena koji izvana podsjeća na krtolu krompira (slika 299.). U novije vrijeme sve više je prisutna i kao dio proizvodnog asortimana mnogih poljoprivrednih proizvođača na prostoru Bosne i Hercegovine.



Slika 298. *Convolvulus arvensis* L.



Slika 299. *Ipomoea batatas* (L.) Lam.

(slika 298. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-iigggp>, slika 299. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vpikq>)

6.2. Razred Liliatae (monokotiledone biljke)

Razred Liliatae obuhvaća monokotiledone biljke čija je životna forma uglavnom zeljasta ili vrlo rijetko drvenasta, ali u tom slučaju s atipičnim sekundarnim rastom. Izuzev što im sjeme sadrži samo jednu kotiledonu po čemu je ova skupina biljaka i dobila naziv, monokotiledone biljke imaju i druge sebi svojstvene specifičnosti: (1) imaju žiličasti korijenski sustav što je posljedica ranog odumiranja glavnog korijena i njegove zamjene adventivnim korijenjem, (2) provodni sustav stabljike čine zatvoreni provodni snopići bez ikakvog reda razbacani unutar stabljike, (3) nemaju mogućnost obrazovanja sekundarnih meristema pa shodno tome ni rasta u širinu, (4) primarna kora i centralni cilindar u stabljici nisu jasno razgraničeni, (5) listovi su uglavnom bez lisne drške i s paralelnom nervaturom, (6) baza lista je često proširena u vidu rukavca, (7) cvjetovi su tročlani, rjeđe dvočlani ili peteročlani, (8) omotač cvijeta nije izdiferenciran na čašicu i krunicu već su svi listići omotača jednaki po boji, veličini i obliku, (9) broj listića koji grade cvjetni omotač je šest i raspoređeni su u dva kruga po tri, (10) prašnika u cvijetu je također šest i isto su raspoređeni u dva kruga po tri, (11) ginecej je sinkarpan i i izgrađen je iz tri plodnička listića, (12) oprašuju se uglavnom entomofilno, (13) polenova zrna su monokolpatna (sadrže jednu brazdu).

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka sve biljne vrste koje pripadaju razredu Liliatae (monokotiledone biljke) su razvrstane u pet podrazreda: Alismatidae, Liliidae, Commelinidae, Arecidae i Zingiberidae, od kojih veći poljoprivredni značaj imaju biljne vrste iz podrazreda Lilidae i Commelinidae.

Takhtajan razred Liliatae dijeli na tri razreda (Alismalidae, Liliidae i Arecidae), dok noviji sustavi klasifikacije biljaka (APG sustavi - Angiosperm Phylogeny Group systems) monokotiledone biljke ne svrstavaju u posebnu taksonomsku grupu već ih kategoriziraju kao kladus (grupa oblika života koja se sastoji od zajedničkog pretka i svih njegovih potomaka).

6.2.1. Podrazred Liliidae

Podrazred Liliidae čine dva reda (Liliales i Orchidales) unutar kojih je svrstano 19 porodica s oko 25 000 pripadajućih biljnih vrsta. Uz osnovne morfološke karakteristike koje su obilježje svih monokotiledonih biljaka, biljne vrste iz podrazreda Liliidae imaju i neke posebne specifičnosti: (1) većina pripadajućih biljnih vrsta formira podzemni izdanak pomoću kojih preživljavaju nepovoljni dio godine, (2) cvjetni omotač je uglavnom krunicolik, tj. svi listići cvjetnog omotača podsjećaju na laticu koji su obično većih dimenzija i atraktivnog izgleda, (3) simetrija cvijeta je aktinomorfna ili zigomorfna, (5) razmnožavaju se najčešće putem lukovica ili rizoma, premda mogu i generativno, putem sjemena.

6.2.1.1. Red Liliales

Ovom redu pripada 15 porodica (Agavaceae, Aloaceae, Cyanastraceae, Dioscoreaceae, Haemodoraceae, Hanguanaceae, Iridaceae, Liliaceae, Phylidraceae, Pontederiaceae, Smilacaceae, Stemonaceae, Taccaceae, Velozziaceae i Xanthorrhoeaceae) unutar kojih su svrstane jednogodišnje te višegodišnje zeljaste biljke koje uglavnom prezimljavaju u vidu podzemnog izdanka (lukovice ili rizoma).

S gledišta poljoprivredne botanike, najznačajnije porodice unutar ovog reda su Liliaceae i Iridaceae.

Liliaceae

Taksonomija porodice Liliaceae od kraja 18. stoljeća kada je prvi put opisana pa do danas je doživjela značajne promjene. U prvim sustavima klasifikacije biljaka glavni kriteriji za svrstavanje pojedine biljne vrste u ovu porodicu su se odnosili na specifičnu građu cvijeta obilježenu krunicolikim perigonom sastavljenim od šest jednakih listića, andrecejem sastavljenim od šest prašnika i sinkarpnim ginecejem s nadcvjetnim položajem plodnika u cvijetu. Otkrivanjem brojnih biljnih vrsta s takvom građom cvijeta dovelo je do značajnog povećanja brojnosti ove porodice tako da je ona u jednom momentu obuhvaćala oko 300 rodova.

Razvojem različitih metodoloških postupaka pomoću kojih su se bolje upoznavale biljne vrste, ali i srodničke veze između njih, došlo je do velikih promjena u klasifikacijama biljnih sustava, a jedna od porodica koja je u tom pogledu doživjela najveće promjene je upravo porodica Liliaceae. Te promjene su se manifestirale izdvajanjem pojedinih biljnih vrsta, pa i cijelih rodova iz ove porodice te njihovim svrstavanjem u druge porodice, često i u redove. Prvo značajnije smanjivanje brojnosti porodice Liliaceae je navedeno u Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka gdje je ova porodica svedena na 34 roda, da bi novije savremene klasifikacije biljaka (APG sustavi) utemeljene na filogenetskim principima i genetskim istraživanjima izdvojile iz nje još neke zasebne taksonomske skupine. Rezultat takvih izdvajanja je svođenje porodice Liliaceae na 15 rodova unutar kojih je svrstano oko 600 biljnih vrsta.

Zbog velikih promjena u taksonomiji ove porodice tokom povijesti, teško je precizirati sve specifične morfološke karakteristike pripadnika biljnih vrsta iz porodice Liliaceae, no neke od takvih su sljedeće: (1) nepovoljni dio godine preživljavaju u vidu lukovica ili rizoma, (2) listovi su linearni, na stabljici su ili naizmjenično raspoređeni ili u vidu prizemne rozete, (3) cvjetovi su dvospolni, uglavnom aktinomorfni, a na stabljici se pojavljuju pojedinačno ili u nakupinama u vidu štitolikih, grozdastih ili cimoznih cvati, (3) cvjetni omotač je sastavljen od šest slobodnih listića koji se svojom veličinom, oblikom i bojom međusobno ne razlikuju, (4) prašnika je šest u cvijetu i nasuprotno su postavljeni u odnosu na listiće perijanta, (5) cvijet posjeduje jedan tučak izgrađen iz tri

plodnička listića, (6) plodnik u sebi sadrži veliki broj sjemenih zametaka, (7) položaj plodnika u cvijetu je nadcvjetan, (8) plod je čahura ili rjeđe bobica.

Gotovo sve biljne vrste iz porodice Liliaceae su kozmopoliti, što znači da su široko rasprostranjene na planeti Zemlji. Neke od njih se zbog svojih cvjetova atraktivnog izgleda svrstavaju u red ukrasnih biljnih vrsta (tulipan (*Tulipa gesneriana* L.), bijeli narcis (*Narcissus poeticus* L.), bijeli ljiljan (*Lilium candidum* L.), zumbul (*Hyacinthus orientalis* L.), đurđevak (*Convallaria majalis* L.), dvolisni procjepak (*Scilla bifolia* L.)), a neke zbog svojih jestivih i ukusnih vegetativnih dijelova u red povrtnih kultura (crveni luk (*Allium cepa* L.), bijeli luk (*Allium sativum* L.), poriluk ili prasa (*Allium porrum* L.), šparoga (*Asparagus officinalis* L.)). Ovdje je važno napomenuti da se većina navedenih biljnih vrsta (narcis, zumbul, dvolisni procjepak, đurđevak, šparoga) u novijim APG sustavima klasifikacije biljaka uopće ne svrstavaju u porodicu Liliaceae, već uglavnom u porodicu Asparagaceae ili Amaryllidaceae, no zbog kontinuiteta korištenja Cronquistovog sustava klasifikacije u sklopu ove knjige, one su kod opisivanja biljnih vrsta tretirane kao pripadnici porodice Liliaceae.

***Tulipa gesneriana* L.** (tulipan, lala). Tulipan je višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja nepovoljni dio godine preživljava u vidu lukovice. Porijeklom je iz Male Azije odakle se zbog atraktivnog izgleda cvijeta raširila diljem svijeta (slika 300.). Uzgoj tulipana je posebno raširen u Holandiji, gdje se ova biljka smatra simbolom nacionalnog identiteta. Listovi tulipana su duguljasti, dosta široki, po sredini liske ravni, a pri vrhu blago zašiljeni i obično ih je od 2 do 6 na biljci. Cvijet je smješten na vrhu stabljike koja obično naraste do 30 cm visine. Karakteristike građe cvijeta tulipana su sljedeće: cvjetni omotač je sastavljen iz šest listića (dva kruga po tri) čija boja varira ovisno o sortimentu, broj prašnika u cvijetu je isto šest, a ginecej je sinkarpan sastavljen iz tri plodnička listića. Plod tulipana je čahura koja u sebi sadrži veliki broj sjemenki.



Slika 300. *Tulipa gesneriana* L.



Slika 301. *Narcissus poeticus* L.

(slika 300. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sgopj>, slika 301. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sbfvh>)

***Narcissus poeticus* L.** (bijeli narcis). Podzemni dio ove biljke čini lukovica iz koje u povoljnim uvjetima godine izbijaju duguljasti linearni listovi i cvjetna stabljika koja na sebi nosi bijeli mirisni cvijet vrlo atraktivnog izgleda (slika 301.). Cvijet je vrlo specifične građe jer su mu listići perijanta razdvojeni na dva

dijela pri čemu su unutrašnji listići žučkasto obojani, uspravno pozicionirani i grade tvorevinu nalik trubi. Danas postoji veliki broj kultivara ove biljne vrste koji se razlikuju kako po boji cvjetova, tako i po njihovom obliku. Premda se koristi kao ukrasna biljna vrsta ona je istovremeno i otrovna zbog alkaloida koje stvara u sebi. Plod narcisa je čahura.

***Lilium candidum* L.** (bijeli ljiljan). Ova biljna vrsta razvija crijepastu podzemnu lukovicu iz koje u povoljnim agroklimatskim uvjetima izbija stabljika visine do 100 cm s naizmjenično raspoređenim lineranim listovima te s vršnim štitolikim cvatom sastavljenim od više pojedinačnih cvjetova. Cvjetovi su dvospolni, velikih dimenzija i zvonolikog izgleda (slika 302.). Cvjetni omotač je u vidu krunolikog perigona i čini ga 6 bijelih listića, broj prašnika u cvijetu je šest, dok je ginecej sinkarpan sastavljen iz tri plodnička listića. Plod ljiljana je čahura. Danas je poznat veliki broj kultivara ove biljne vrste koji se međusobno razlikuju kako po boji tako i po obliku cvjetova. Rodu *Lilium* pripada i endemična biljna vrsta bosanski ili zlatni ljiljan (*Lilium bosniacum* (Beck) R. M. Fritsch.) koja je i svojevrsni prirodni simbol Bosne i Hercegovine.

***Hyacinthus orientalis* L.** (zumbul). Zumbul je višegodišnja ukrasna zeljasta biljna vrsta koja nepovoljni dio godine preživljava u vidu lukovice pomoću koje se i razmnožava. Lukovica zumbula je izrazito krupna i iz nje u povoljnim agroklimatskim prilikama izbijaju mesnati listovi te stabljika koja u vršnom dijelu nosi plavoljubičaste cvjetove skupljene u grozdastu cvat (slika 303.). Interesantan detalj vezan uz zumbul je da mu se listovi u potpunosti razviju tek poslije cvatnje. Danas je poznat veliki broj kultivara zumbula koji se većinom razlikuju bojom cvjetova.



Slika 302. *Lilium candidum* L.



Slika 303. *Hyacinthus orientalis* L.

(slika 302. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-ofddf>, slika 303. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-iwavr>)

***Convallaria majalis* L.** (đurđevak, đurđica). Ova biljna vrsta prezimljuje u vidu rizoma iz čijih pupova na nodijima izbijaju s donje strane adventivna korijenja, a s gornje stabljike koje na sebi nose od 1 do 3 duguljasta eliptična lista te u vršnom dijelu od 5 do 8 zvonolikih bijelih cvjetova (slika 304.). Zanimljiv podatak vezan uz cvjetove ove biljke je da su svi pognutog oblika i okrenuti na jednu stranu. Plod đurđevka je crvena bobica koja u sebi sadrži od dvije do šest vrlo otrovnih sjemenki.

***Scilla bifolia* L.** (dvolisni procjepak). Dvolisni procjepak je višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja formira lukovice u svrhu preživljavanja nepovoljnih agroklimatskih prilika. Lukovice su jajastog oblika i iz njih u proljeće izbijaju stabljike visine do 20 cm koje u svom vršnom dijelu nose plave cvjetove skupljene u grozdastu cvat (slika 305.). Osim cvjetova na stabljici se nalaze dva duga linearna lista koja ponekad i nadvisuju samu stabljiku. Plod ove biljke je čahura koja sadrži od 4 do 8 sjemenki.



Slika 304. *Convallaria majalis* L.



Slika 305. *Scilla bifolia* L.

(slika 304. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vmzvi>, slika 305. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xaidc>)

***Allium cepa* L.** (crveni luk). Crveni luk je dvogodišnja zeljasta biljka koja predstavlja jednu od najznačajnijih povrtnih kultura. Uzgaja se zbog okruglaste do ovalno izdužene lukovice koju čini centralni pup obavijen mnoštvom zadebljanih sočnih listova (slika 306.). Na perifernom dijelu lukovice se nalaze tanki i suhi listovi žute do ljubičaste boje čija je primarna svrha zaštita unutrašnjeg dijela lukovice od isušivanja. U generativnoj fazi razvoja biljke iz centralnog pupa lukovice se razvija do 1.5 m visoka stabljika koja u svom vršnom dijelu nosi male cvjetove zelenkastobijele boje skupljene u štitastu cvat. Plod crvenog luka je čahura. Osim što je jestiva, lukovica crvenog luka je i vrlo ljekovita jer njeni listovi sadrže mnoge supstance antiseptičnog i antibiotskog djelovanja.



Slika 306. *Allium cepa* L.



Slika 307. *Allium sativum* L.

(slika 306. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vrgxi>, slika 307. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xfgqa>)

***Allium sativum* L.** (bijeli luk, češnjak). Bijeli luk je zeljasta biljna vrsta koja nepovoljni dio godine prezimljava u vidu bijelih lukovica čiji je miris i okus vrlo intenzivan (slika 307.). Interesantan detalj vezan uz bijeli luk je taj što većina

kultivara nema sposobnost obrazovanja sjemena, tako da se on u pravilu razmnožava vegetativnim putem, tj. putem lukovica. Lukovica bijelog luka je vrlo specifična po svojoj građi. Jajastog ili spljoštenog je oblika i čini je od 10 do 20 malih češnjeva koji svojim oblikom podsjećaju na polumjesec. Svaki taj češanj zasebno predstavlja začetak buduće biljke. Osim što se češnjevi zbog svog mirisa i okusa koriste kao dodatak jelima, one imaju veliku važnost i sa zdravstvenog gledišta jer u sebi sadrže supstance vrlo ljekovitog djelovanja.

***Allium porrum* L.** (poriluk, prasa). Poriluk je dvogodišnja biljna vrsta koja tokom prve godine razvija lukovicu, a tokom druge stabljiku koja u svom vršnom dijelu nosi štitastu cvat. Listovi poriluka su pljosnati, dugački i podsjećaju na listove bijelog luka, ali su većih dimenzija (slika 308.). Na stabljici su poredani u vidu cilindra, pa izgledaju kao da su umetnuti jedni u druge. Plod poriluka je trodijelna čahura koja u sebi nosi brojne sjemenke. U ishrani ljudi se koristi lukovica i nadzemni listovi i to većinom kad dodatak jelima ili za pripremu različitih variva. Poriluk je i ljekovita biljna vrsta, tako da je njegov uzgoj značajan i s gledišta zdravlja čovjeka.

***Asparagus officinalis* L.** (šparoga). Šparoga je višegodišnja biljna vrsta koja razvija podzemnu stabljiku u vidu rizoma i iz čijih pupova vertikalno izbijaju izdanci prekriveni malim ljuskastim listovima (slika 309.). Ti izdanci imaju visoku hranjivu vrijednost, te se na različite načine koriste u ishrani ljudi. Upravo zbog njih šparoga se i komercijalno uzgaja, premda prirodno raste u toplijim podnebljima na različitim šumskim staništima. Šparoga je dvodomna biljna vrsta, muške individue je lako prepoznati po izdancima koji su dosta brojniji i deblji u odnosu na ženske individue. Plod šparoge je bobica.



Slika 308. *Allium porrum* L. Slika 309. *Asparagus officinalis* L.

(slika 308. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vehvi>, slika 309. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xftwo>)

Iridaceae

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, porodica Iridaceae obuhvaća 23 roda, od kojih veći poljoprivredni značaj imaju rodovi *Iris*, *Gladiolus*, *Crocus* i *Freesia* i to prvenstveno s gledišta pejzažne arhitekture. Osnovno obilježje svih biljnih vrsta iz porodice Iridaceae je da formiraju

podzemne stabljike u vidu rizoma, krtola ili lukovica iz čijih pupova izbijaju nadzemni izdanci s prelijepim cvjetovima. Listovi su im jednostavni, često sabljasti ili srpasti te ih je po tome lako razlikovati od ostalih monokotiledonih biljaka. Cvjetovi također imaju specifičnu građu: dvospolni su, većinom su aktinomorfni, rjeđe zigomorfni, a na stabljici su raspoređeni pojedinačno ili u račvastim (cimoznim) cvatima. Omotač cvijeta se sastoji od šest slobodnih ili pri dnu sraslih živo obojenih listića, andrecej je sastavljen od tri prašnika, a ginecej je sinkarpan s podcvjetnim položajem tučka u cvijetu. Žig tučka je u pravilu razdijeljen u tri dijela i živo je obojan, što daje dodatnu ljepotu ovim cvjetovima. Plod biljnih vrsta iz porodice Iridaceae je mnogosjemena čahura.

Poznate i s gledišta poljoprivredne botanike značajne biljne vrste unutar ove porodice su: obična perunika (*Iris germanica* L.), šafran (*Crocus sativus* L.), gladiola (*Gladiolus hybridus* Hort.) i frezija (*Freesia refracta* (Jacquin) Klatt.)

***Iris germanica* L.** (iris, obična perunika, perunika). Perunika je višegodišnja zeljasta biljna vrsta koja se odlikuje podzemnom stabljikom u vidu rizoma iz koje izbijaju stabljike visine do 1.5 m. U svom vršnom dijelu stabljika obično sadrži od jednog do tri krupna cvijeta vrlo atraktivnog izgleda. Cvjetni omotač je sastavljen od 6 ljubičasto obojanih listića poredanih u 2 kruga po 3, pri čemu su listići vanjskog kruga svinuti, dok oni u unutrašnjem dijelu cvijeta stoje uspravno. Zanimljiv detalj vezan uz izgled cvjetova perunike je da listići cvjetnog omotača pri bazi imaju bijele ili žute mrlje (slika 310.). Listovi perunike su dugi, tanki, sabljastog izgleda i rastu direktno iz rizoma. Boja listova je svijetlo zelena sa srebrnim odsjajem, a sami listovi su na dodir vrlo čvrsti. Plod perunike je višesjemena čahura.



Slika 310. *Iris germanica* L.



Slika 311. *Crocus sativus* L.

(slika 310. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xigjin>, slika 311. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-syika>)

***Crocus sativus* L.** (vrtni šafran). Obilježje šafrana je također posjedovanje podzemne stabljike, no kod njega je ona u formi krtole (gomolja). Iz tih krtola u povoljnim agro-ekološkim prilikama izbijaju zvonoliki cvjetovi ljubičaste boje te uski listovi koji se pojavljuju tek nakon formiranja cvijeta (slika 311.). Šafran vrlo rano cvate, već u martu, te se stoga često koristi za uređivanje ranih vrtova i parkova i to najčešće kao cvjetni segment ispod drugog ukrasnog bilja. Nedostatak šafrana kao ukrasne biljne vrste je taj što mu je period cvatnje

kratak, traje svega dvije sedmice. Osim u ukrasne, šafran se ubraja i u ljekovite te začinske biljke, što su sve razlozi zbog kojih se povećava njegova komercijalna proizvodnja u svijetu.

***Gladiolus hybridus* Hort.** (gladiola). Gladiola je višegodišnja biljna vrsta koja se odlikuje krupnim cvjetovima klasoliko poredanim u gornjem dijelu stabljike te vrlo krutim listovima koji podsjećaju na mač. Cvjetovi mogu biti različitih boja, od žute, narančaste, bijele, crvene, ružičaste, ljubičaste pa sve do plave, no nemaju miris (slika 312.). Odlika gladiole je i posjedovanje lukovice putem kojih se ova biljna vrsta razmnožava. Gladiolu je moguće uzgojiti i iz sjemena, no u tom slučaju treba dugo vremena da gladiola stvori cvjetove. Plod gladiole je višesjemena čahura.

***Freesia refracta* (Jacquin) Klatt.** (frezija). Frezija je lukovičasta, višegodišnja zeljasta biljna vrsta čiji se cvjetovi ističu atraktivnim izgledom i vrlo ugodnim mirisom. Naziv *Freesia* joj je dat u čast njemačkog naučnika G. T. Freeza koji je proučavao vegetaciju Južne Afrike, odakle ova biljka i vodi porijeklo. Razmnožava se putem lukovica iz kojih u povoljnim agro-klimatskim uvjetima izbija cvatna stabljika visine od 10 do 50 cm te linearni listovi dužine do 30 cm s istaknutim centralnim nervom. Cvjetovi frezije su ljevkastog oblika, većinom žute boje, promjera od 3 do 5 cm i obično ih je nekoliko grupirano u vršnom dijelu stabljike koja je često blago polegnuta u jednu stranu (slika 313.). Boja cvjetova frezije može biti različita ovisno o kultivaru, a u proizvodnji se većinom uzgaja kao rezano cvijeće, ali i kao lončanica.



Slika 312. *Gladiolus hybridus* Hort. Slika 313. *Freesia refracta* (Jacquin) Klatt.
(slika 312. preuzeta sa <https://www.pikist.com/free-photo-xpoye>, slika 313. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-izwdm>)

6.2.1.2. Red Orchidales

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka u red Orchidales su svrstane četiri porodice: Burmanniaceae, Corsiaceae, Geosiridaceae i Orchidaceae, među kojima je najbrojnija, a s gledišta poljoprivrednog značaja i najvažnija porodica Orchidaceae.

Orchidaceae

Orchidaceae je vrlo raznolika, izuzetno brojna i kozmolitski rasprostranjena porodica unutar koje su svrstane višegodišnje zeljaste biljne vrste čije je glavno obilježje stvaranje cvjetova vrlo atraktivnog izgleda te preživljavanje nepovoljnih uvjeta godine u vidu rizoma ili lukovice. Sve te biljke se jednim imenom nazivaju orhideje.

Najveću raznolikost i rasprostranjenost orhideje postižu u tropskim i suptropskim prostorima, no ima ih i u svim drugim dijelovima planete Zemlje, izuzev u pustinjama i ledenjacima. Smatra se da porodica Orchidaceae obuhvaća preko 25 000 orhideja iz čega proizlazi da je ova porodica poslije porodice Asteraceae najbrojnija porodica među kritosjemenjačama. Iako je broj orhideja izuzetno velik, većina njih su endemi, odnosno žive samo na određenom većem ili manjem prostoru i ne pojavljuju se izvan njega. Na području Evrope samoniklo obitava oko 300 orhideja, s tim da je veći dio njih skoncentriran na prostor Balkanskog poluotoka gdje je smještena i naša Bosna i Hercegovina. Prema podacima iz naučne literature, te podataka iz Herbarija Zemaljskog muzeja Bosne i Hercegovine, broj orhideja koji prirodno nastanjuju Bosnu i Hercegovinu kreće se od 56 do 82, ovisno o literaturnom izvodu.

Ono što krasi gotovo sve pripadnike porodice Orchidaceae je iznimna ljepota koja se odražava u izgledu, boji i obliku cvjetova, te u samoj njihovoj dugotrajnosti. Zbog svega navedenog mnogi ljubitelji cvijeća orhideje doživljavaju neprikosnovenim kraljicama među cvjetnim kulturama, pa shodno tome ne čudi podatak da su o njima napisane brojne knjige u kojima se hvali i slavi njihov izgled. Iako je broj orhideja iznimno velik, one se prema određenim morfološkim karakteristikama vrlo lako razlikuju od ostalih cvjetnica. Neke od takvih karakteristika su sljedeće: (1) bilateralna simetrija cvijeta (kroz cvijet orhideje je moguće provući samo jednu ravninu simetrije koja taj cvijet dijeli na dva zrcalno jednaka dijela), (2) jedna latica u cvijetu je preobražena u tzv. usnu ili labelum koja služi kao platforma za prihvaćanje kukaca oprašivača, (3) jedan dio prašnika u cvijetu je spojen s plodničkim listićima, (4) sjemenke orhideje su izuzetno sitne i lagane kako bi ih vjetar mogao lakše rasprostirati.

Interesantan detalj vezan uz sjemenke orhideja je taj da one u pravilu ne mogu klijati bez prethodne simbioze s određenim mikoriznim gljivama, a razlog tome je što sjemenke orhideja nemaju endosperm, a i kotiledon im je slabo razvijen, što znači da same nisu u stanju embriju osigurati dovoljno hranjiva potrebnih za njegov početni rast.

Među orhidejama postoje različite podjele. Jedna od osnovnih podjela orhideja se odnosi na mjesto nastanjanja, pa se u skladu s tim kriterijem orhideje dijele na epifitske i terestičke. Epifitske rastu iznad tla, obično na drugom drveću ili grmu, dok terestičke orhideje rastu u razini tla tj. tlo im služi kao podloga za zakorijenjivanje.

Orhideje koje pripadaju epifitima se uglavnom vezuju za tropske i suptropske predjele i njihovi cvjetovi su u pravilu znatno većih dimenzija u odnosu na cvjetove terestičkih orhideja. Većina epifitskih orhideja raste na način da formiraju nadzemnu polegnutu stabljiku iz čijih pojedinih pupova s gornje strane rastu spljoštene uspravne stabljike nalik na lukovice (pseudolukovice), a s donje adventivno korijenje putem kojih se orhideja pričvršćuje za odgovarajuću podlogu. Iz tih pseudolukovica izbijaju mladice koje rastu do određene veličine, listaju i cvjetaju. Nakon cvatnje prestaju rasti te se zamjenjuju sa novim mladicama sve dok u pseudolukovicama ima hranjiva i vode potrebnih za njihov razvoj. Postoje i epifitske orhideje čija je stabljika uspravna i čiji vrh neprekidno raste pri čemu se svake godine u vršnom dijelu obrazuju novi listovi. Kod takvih orhideja cvjetovi se obrazuju u pazuškima listova i obično su grupirani u klasolike ili grozdaste cvati. Većina njih i nisu pravi epifiti jer im je korijenje jednim dijelom smješteno u zemlji, a drugim dijelom izbija iz same stabljike putem kojeg se orhideja pričvršćuje za odgovarajuću podlogu. Jedna od takvih orhideja je i nadaleko poznata vanilija.

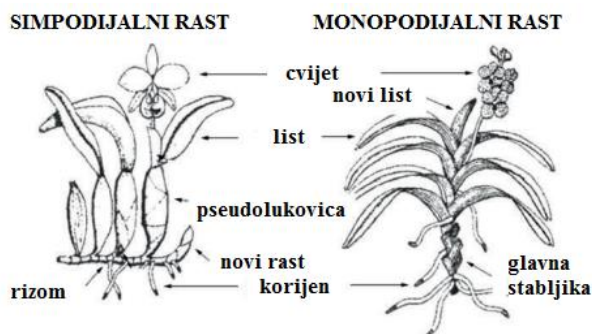
Terestičke orhideje su zeljaste višegodišnje biljke koje kako im i samo ime kaže rastu iz zemlje (latinski terra znači zemlja). Ove vrste orhideja nepovoljne uvjete godine preživljavaju ili u obliku rizoma ili u obliku jajaste ili dlanasto razgranjene krtole (gomolja) dok tokom vegetacijske sezone razvijaju izdanak, odnosno nadzemni dio biljke. Osim izdanka, terestičke krtolaste orhideje u zoni korijena razvijaju i novu krtolu iz koje će se u idućoj vegetacijskoj sezoni producirati novi izdanak. Mnoge terestičke orhideje formiraju dvije krtole, jedna ima isključivo hranidbenu ulogu i služi kao izvor hrane za zimski period, a druga ima i reproduktivnu ulogu tj. služi za razvoj novog izdanka. Interesantno je da su upravo zbog ovakvog obrazovanja dvojnih krtola koje izvana podsjećaju na mošnje (testisi) orhideje i dobile svoj naziv (latinski orchis znači mošnje).

Izuzev epifitskih i terestičkih postoje još dvije skupine orhideja. Riječ je o litofitskim i saprofitskim orhidejama. Glavno obilježje litofitskih orhideja je da se ukorijenjuju u pukotinama stijena, usljed čega njihov izdanak bukvalno izbija iz same stijene, dok je glavno obilježje saprofitskih orhideja da nemaju hlorofil niti prave listove, pa samim time ni mogućnost provođenja fotosinteze. Saprofitske orhideje energiju potrebnu za svoj razvoj dobijaju iz organske tvari u tlu, preciznije, one izlučuju u vanjski prostor enzime koji doprinose razgradnji organske tvari u tlu, a zatim produkte te razgradnje koriste za dobijanje energije.

Druga važna podjela orhideja se odnosi na način njihovog rasta i u skladu s tim kriterijem orhideje se dijele na monopodijalne i simpodijalne (slika 314.).

Monopodijalne orhideje se odlikuju uspravnim rastom stabljike koja na svom vršnom dijelu nosi cvijet ili cvjetove, a sa strane listove. Novi izboj kod monopodijalnih orhideja je u suštini nastavak izdanka nastalog prethodnih godina, a snaga i energija potrebna za njegov rast je akumulirana u prethodno formiranim listovima i skladišnim organima.

Simpodijalne orhideje se odlikuju posjedovanjem rizoma na kojima je razvijeno niz pseudolukovica koje su ishodište za rast novih izdanaka. Takve orhideje u pravilu imaju veći broj izdanaka koji svi polaze iz iste podzemne stabljike pa se shodno tome smatraju razgranatim (simpodijalnim) orhidejama.



Slika 314. Načini rasta orhideja

(slika preuzeta sa: https://priroda-psz.hr/images/OrhidejeBrosura2018_compressed.pdf)

Morfološki promatrano, najupečatljiviji dio svake orhideje je cvijet. Cvjetovi orhideja su dvospolni, vrlo rijetko jednospolni, a na stabljici se pojavljuju pojedinačno ili u cvatima. Cvjetni omotač je homohlamidni i građen je iz šest listića, raspoređenih u dva kruga (pršljena) po tri, pri čemu je gornji listić u unutrašnjem krugu perigona preobražen u tzv. mednu usnu ili labelum. Tokom razvoja cvijeta kod većine orhideja dolazi do spiralnog uvijanja plodnika, a kod nekih i cvjetne drške za oko 180°, što za posljedicu ima premještanje medne usne u položaj donje latice. Medna usna može biti cjelovita, ali je češće raščlanjena ili s brojnim privjescima u vidu ostruge ili sličnih tvorevina. Kod nekih orhideja medne usne svojim izgledom i bojom podsjećaju na ženke nekih kukaca, a kod nekih ispuštaju feromone, što su sve vrlo zanimljivi načini privlačenja kukaca mužjaka u svrhu oprašivanja cvjetova.

Unutrašnji dio cvijeta orhideje se naziva ginostemij, a predstavlja cjevastu tvorevinu nastalu srastanjem vrata i žiga tučka s prašnicima. Zanimljivo je da polen u cvijetu orhideja nikada ne napušta antere već se kompletne antere zalijepe za kukca oprašivača koji ih potom prenese na drugi cvijet gdje ostaju na sluzavoj površini žiga tučka. Nakon toga slijedi razgradnja opne antere, klijanje polena te njegovo prodiranje do sjemenih zametaka smještenih u plodniku tučka. Položaj plodnika tučka u cvijetu orhideje je podcvjetan, a sam plodnik je sastavljen iz tri plodnička listića u kojima je smješteno stotine pa čak i hiljade sjemenih zametaka. Nakon oplodnje sjemeni zamci pretvaraju se u sitne sjemenke koje uz embrij ne posjeduju nikakvo hranjivo tkivo pa shodno tome teško mogu same proklijati. Zbog navedenog sjemenke orhideja kada padnu na tlo nastoje uspostaviti simbiotsku zajednicu s gljivama koje embrij opskrbljuju hranjivim tvarima. Plod orhideje je čahura s mnoštvom sjemenki koje su vrlo sitne i lagane pa se lako rasprostiru anemohorijom tj. putem vjetra.

Kada je riječ o oprašivanju i oplodnji orhideja, postoje čak i orhideje koje su razvile sposobnost samooprašivanja, pa samim time i samooplodnje. Takve orhideje u pravilu nastanjuju nepovoljna staništa kako s gledišta egzistiranja, tako i s gledišta mogućnosti oprašivanja svojih cvjetova putem kukaca.

Listovi orhideja su cjeloviti s paralelnom neraturuom i uglavnom naizmjeničnim rasporedom na stabljici. Veličina i oblik listova kod orhideja znatno varira, no većina ih ima jajolike, lancelaste ili okrugle listove. Što se tiče same strukture listova, ona prvenstveno ovisi o ekološkim uvjetima u kojima orhideje obitavaju. Orhideje koje su većim dijelom dana izložene suncu i egzistiraju u sušnijim staništima imaju debele, kožaste listove, često pokrivene voštanom presvlakom, dok s druge strane orhideje koje obitavaju u hladnijim i vlažnijim staništima imaju duge i tanke listove. Postoje i saprofitske orhideje koje imaju male, ljuskaste i neugledne listove. Kod mnogih orhideja listovi na sebi imaju različite šare ili pruge koje orhidejama daju dodatnu dozu atraktivnosti. Listovi većine orhideja traju više godina, premda postoje i orhideje koje svake godine gube stare i stvaraju nove listove.

Korijen orhideje je žiličast, a njegova građa i veličina u najvećoj mjeri zavise od mjesta i načina rasta orhideja. One orhideje koje posjeduju podzemne stabljike u vidu rizoma razvijaju adventivno korijenje na više mjesta (na nodijima), dok one čija je podzemna stabljika u vidu lukovica razvijaju adventivni korijenski sustav neposredno ispod same lukovice. Kod epifitskih orhideja korijen je građen tako da prijanja za druge biljke, ali pri tome ne parazitira na njima, već mu te biljke služe isključivo kao podloga. Kod pojedinih orhideja stanice korijena mogu sadržavati i određene količine hlorofila te one kao takve doprinose provođenju fotosinteze i stvaranju organskih tvari u orhidejama.

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka porodici Orchidaceae pripada 12 rodova, među kojima se po brojnosti pripadajućih biljnih vrsta posebno ističu rodovi *Bulbophyllum* (oko 2000 vrsta), *Epidendrum* (oko 1500 vrsta), *Dendrobium* (1400 vrsta) i *Pleurothallis* (oko 1000 vrsta).

Oko stotinjak orhideja prirodno nastanjuje i prostor Bosne i Hercegovine, a neke od njih su piramidalna vratiželja (*Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.), bijela naglavica (*Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce), dugolisna naglavica (*Cephalanthera longifolia* (L.) Frisch), crvena naglavica (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.), širokolisni kaćun (*Dactylorhiza majalis* (Rchb.) P. F. Hunt et Summerh.), bosanski kaćun (*Dactylorhiza cordigera* subsp. *Bosniaca* (Beck) Soo), vranjak (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Brown), ljubičasti šiljorep (*Limodorum abortivum* (L.) Sw.), jajasti čopotac (*Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerhuth) i mali kaćun (*Orchis morio* L.). Neke od navedenih orhideja su prikazane na slici 315.



dugolisna naglavica širokolisni kaćun pjegavi kaćun

Slika 315. Prikaz nekih orhideja rasprostranjenih na planinama oko Sarajeva

S poljoprivrednog gledišta najvažnija orhideja je vanilija (*Vanilla planifolia* Andr.) jer se iz njenih plodova dobija nadaleko poznati začín. Porijeklom je iz Meksika, gdje se i danas u velikoj mjeri uzgaja, no uzgaja se i u drugim dijelovima svijeta koja klimatski pogoduju njenom razvoju (tropska područja). Vanilija je biljka penjačica čiji je način življenja vrlo specifičan. Glavninu korijena rasprostire u zemlji, no također i na stabljici stvara zračno korijenje kako bi se mogla bolje učvrstiti za odgovarajuću podlogu, najčešće za deblo neke drvenaste biljne vrste. Listovi vanilije su izduženi i mesnati, tamno zelene su boje, dok su cvjetovi žute boje, velikih dimenzija i na stabljici se nalaze grupirani u grozdastu cvat (slika 316.). Broj cvjetova na biljci je vrlo velik, no ne otvaraju se svi odjednom već postepeno, jedan poslije drugoga. Interesantno je da se cvjetovi vanilije prirodno oprašuju samo uz pomoć ptice kolibri ili kukaca koji obitavaju isključivo na području Srednje Amerike, što je bio ključni razlog neuspjelog prilagođavanja vanilije uvjetima staništa drugih tropskih područja u svijetu. Tek nakon što je usavršen umjetni način oprašivanja cvjetova vanilije, došlo je do rasprostiranja vanilije izvan Srednje Amerike i to najviše na području Madagaskara koji je danas najveći uzgajivač vanilije u svijetu. Plod vanilije je čahura koja izvana podsjeća na mahunu i iz koje se jednim vrlo specifičnim i dugotrajnim načinom sušenja dobija skupocjeni ekstrakt vanilije.



Slika 316. *Vanilla planifolia* Andr.

(slika preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-seupt>)

6.2.2. Podrazred Commelinidae

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, podrazred Commelinidae obuhvaća sedam redova (Commelinales, Cyperales, Eriocaulales, Hydatellales, Juncales, Restionales i Typhales) unutar kojih je smješteno 16 porodica s preko 15 000 pripadajućih monokotiledonskih biljnih vrsta. S gledišta poljoprivredne botanike riječ je o izuzetno važnoj skupini biljaka jer su dio nje neke od najvažnijih svjetskih prehrambenih kultura (pšenica, raž, ječam, kukuruz, riža, šećerna trska), ali i sve trave koje sačinjavaju vegetaciju livada i pašnjaka.

Specifične morfološke karakteristike svojstvene biljnim vrstama iz podrazreda Commelinidae su sljedeće: (1) stabljika je uglavnom člankovita tj. s jasno izraženim i zadebljalim nodijima, (2) stijenke stanica epidermisa listova su inkrustrirane silicij dioksidom ili kalcij karbonatom koji listovima daju posebnu čvrstinu i oštrinu, (3) listovi su bez lisnih drški i uglavnom s dobro razvijenim rukavcem, (4) cvjetovi su aktinomorfni, tročlani s cikličnim rasporedom cvjetnih dijelova, (5) građa cvijeta je u pravilu prilagođena anemofiliji; cvjetovi nemaju nektarije, a cvjetni omotač je neugledan ili reduciran, (6) cvjetovi su na stabljikama najčešće grupirani u klasolike ili metličaste cvati, (7) u cvijetu se nalaze tri prašnika (rjeđe jedan, dva ili šest) te jedan tučak izgrađen iz tri plodnička listića, (8) položaj plodnika tučka u cvijetu je nadcvjetan, (9) plod je pšeno (krupa, kariopsis) ili čahura, vrlo rijetko bobica.

Od svih sedam redova koji su dio podrazreda Commelinidae najveći poljoprivredni značaj ima red Cyperales, prvenstveno iz razloga jer je unutar njega svrstana porodica Poaceae koja obuhvaća pšenicu, raž, kukuruz, rižu i druge poljoprivredne kulture od presudne važnosti za prehranjivanje čovječanstva.

6.2.2.1. Red Cyperales

Red Cyperales prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka obuhvaća dvije porodice: porodicu šiljeva i šaševa (Cyperaceae) i porodicu trava (Poaceae). Noviji APG (Angiosperm Phylogeny Group) sustavi klasifikacije biljaka ne navode red Cyperales kao zaseban red već sve njegove pripadajuće biljne vrste svrstavaju u red Poales.

6.2.2.1.1. Cyperaceae

Porodica Cyperaceae je skupina monokotiledonih biljaka unutar koje je svrstano oko 4000 biljnih vrsta koje u pravilu nastanjuju vlažna i močvarna staništa, pretežito u umjerenim i hladnim područjima planete Zemlje. Premda im habitus dosta nalikuje travama, biljne vrste iz porodice Cyperaceae (šaševi i šiljevi) se od njih bitno razlikuju. Stabljika šaševa (oštrika) i šiljeva je na presjeku trokutasta, ispunjena je cijelom svojom širinom i dužinom i nema naglašene nodije na sebi, dok su stabljike trava oble i šuplje izuzev na nodijima koji su ispunjeni i jasno naglašeni na stabljici. Druga bitna razlika se odnosi na

raspored listova na stabljici; listovi šaševa i šiljeva su na stabljici raspoređeni tako da alterniraju oko stabljike u tri reda tj. tri lista zatvaraju jedan krug na stabljici, dok su listovi trava naizmjenični i upareni tj. alterniraju u dva reda. Treća razlika se odnosi u samoj strukturi listova, kod biljnih vrsta iz porodice Cyperaceae su listovi u pravilu dosta deblji ičvršći.

Pripadnike porodice Cyperaceae karakterizira velika raznolikost u građi cvjetova. Pojedini pripadnici imaju dvospolne cvjetove, a pojedini jednospolne cvjetove koji su u pravilu smješteni na istoj individui. Kod jednospolnih cvjetova cvjetni omotač nije razvijen, dok su kod dvospolnih cvjetova listići čašice i krunice često preobraženi u čekinje ili dlake koje ne opadaju sa cvijeta već ostaju na plodu i imaju bitnu ulogu u rasprostranjivanju sjemenki. Cvjetovi su, neovisno o spolnosti, sitni i neugledni, a na stabljici se pojavljuju u vidu različitih klasolikih cvati u vršnom dijelu stabljike.

Andrecej cvijeta je sastavljen od tri, rjeđe dva prašnika, no postoje i pripadnici porodice Cyperaceae koji u svojim cvjetovima imaju i do 20 prašnika (rod *Evandra*). Ginecej cvijeta je sinkarpan, s tučkom čiji je vrat izdignut, a žig širok kako bi na sebe primio što više polena. Plod je jednosjemena orašica koja je kod mnogih pripadnika porodice Cyperaceae smještena u posebne vrećice (utrikulus) koji olakšavaju rasprostiranje ploda, a time i sjemenke putem vode. Utrikulusi su prvenstveno obilježje biljnih vrsta iz roda šaševa (*Carex*), a smatra se da su nastali srastanjem pricvjetnih listića.

Na području Bosne i Hercegovine obitava relativno veliki broj biljnih vrsta iz porodice Cyperaceae. Neke od njih kao što su kruti šaš (*Carex elata* All.), oštri šaš (*Carex acuta* L.), veliki šaš (*Carex riparia* Curtis) i mjehurasti šaš (*Carex vesicaria* L.) nastanjuju uglavnom močvarna staništa (područje Livanjskog polja) i one su dosta višeg habitusa u odnosu na ostale pripadnike porodice Cyperaceae, dok neke biljne vrste kao što su proljetni šaš (*Carex caryophyllea* Latourr.), dlakavi šaš (*Carex pilosa* Scop.), sivozeleni šaš (*Carex flacca* Schreb.), okruglasti šilj (*Cyperus rotundus* L.) i jestivi šilj (*Cyperus esculentus* L.) imaju puno širi areal rasprostranjenja.

***Carex caryophyllea* Latourr.** (proljetni šaš, proljetna oštrika). Proljetni šaš je zeljasta višegodišnja i široko rasprostranjena biljna vrsta koja obitava na različitim staništima, no najčešće se na nju nailazi na planinskim pašnjacima. Odlikuje se podzemnom stabljikom (rizomom) iz koje izbijaju trobridne, glatke, tamno zelene stabljike visine od 10 do 50 cm. Listovi su brojni, izuzetno su veliki i svi polaze s bazalnog dijela stabljike. Oblik im je linearan, a položaj nakrivljen u odnosu na os stabljike. Cvjetovi proljetnog šaša su jednospolni, muški su grupirani u centralni vršni klas dužine do 3 cm, a ženski u dva do tri manja jajasta klasa smještena s bočnih strana neposredno ispod vršnog muškog klasa (slika 317.). Plod proljetnog šaša je tamno smeđa orašica sa svjetlijim vršnim i bazalnim dijelom.

***Carex pilosa* Scop.** (dlakavi šaš). Dlakavi šaš je višegodišnja biljna vrsta koja također formira podzemnu stabljiku (rizom) iz koje izbijaju trobridne stabljike visine do 50 cm. Vrlo je rasprostranjena u bukovim šumama pa je često nazivaju i bukova šaš. Specifičnost dlakavog šaša je da listovi s vremenom dobijaju crvenu boju, pa čak i crnu te da imaju dugačke dlake na rubovima listova i klasa. Cvjetovi dlakavog šaša su jednospolni; muški formiraju vršnu rastresitu klasoliku cvat, a ženski nekoliko manjih klasolikih cvati smještenih s bočnih strana ispod vršnog klasa (slika 318.). Plod je orašica koja se u vršnom dijelu naglo sužava.



Slika 317. *Carex caryophyllaea* Latourr. Slika 318. *Carex pilosa* Scop.
(slika 317. preuzeta sa: <https://gobotany.nativeplanttrust.org/species/carex/caryophyllaea/>,
slika 318. preuzeta sa: <http://www.naturefg.com/images/a-plants/carex-pilosa.jpg>)

***Carex flacca* Schreb.** (sivozelena šaš, modrozeleni šaš). Ova biljka se odlikuje vrlo atraktivnim izgledom što joj pruža veliku mogućnost za korištenje u pejzažnoj arhitekturi. Atraktivni izgled se vezuje uz listove koji su lučnog oblika, plavozelene boje na gornjoj strani i sivozelene na donjoj, te gustim prizemnim rasporedom listova odakle polaze u visinu (slika 319.). Cvjetovi sivozelenog šaša su jednospolni; muški formiraju dva vršna klasića koji se doimaju kao da je riječ o jednom klasiću, dok su ženski klasići manji, nalaze se ispod muških klasova, blago su nakrivljeni i koso pozicionirani u odnosu na vršne muške cvati. Plod je orašica kratko svinuta u vršnom dijelu.



Slika 319. *Carex flacca* Schreb.
(slika preuzeta sa: <https://kangarooplants.com/product/blue-zinger/>)

***Cyperus rotundus* L.** (okruglasti šilj). Okruglasti šilj je višegodišnja zeljasta biljna vrsta čije stabljike narastu u pravilu od 20 do 50 cm visine, no mogu biti i znatno više. Nije otporna na hladnoću pa zimi većinom preživljaju njeni podzemni dijelovi. Listovi okruglastog šilja su tamno zeleni, dužine od 5 do 20 cm, dok su cvjetovi dvospolni i udruženi u crvenkastosmeđe klasiće kojih obično ima od 3 do 8 na jednoj cvatnoj stabljici (slika 320.). Andrecej cvijeta je sastavljen iz tri prašnika, a ginecej je sinkarpan izgrađen iz tri plodnička listića. Plod je tamno smeđa ovalna orašica.

Okruglasti šilj ima vrlo specifičan način širenja. Posjeduje podzemnu stabljiku (rizom) na kojoj se na određenim mjestima nalaze krtolasta zadebljanja iz kojih polaze listovi i stabljike. Tokom jedne godine na rizomu može biti formirano i preko stotinu krtola. Zahvaljujući takvoj građi podzemnog dijela biljke, okruglasti štir se vrlo brzo rasprostire te se smatra izuzetno opasnom korovskom vrstom. Premda je korovska vrsta, okruglasti štir je istovremeno i ljekovita vrsta te se često njegove krtole koriste za pravljenje različitih medicinskih pripravaka. U nekim društvima se te krtole koriste u ishrani ljudi, većinom kao dodatak jelima tj. začim.

***Cyperus esculentus* L.** (jestivi šilj). Po svom načinu rasta jestivi šilj je vrlo sličan okruglastom šilju, što znači da također posjeduje podzemnu stabljiku s mnoštvo malih krtola iz kojih izbijaju listovi i stabljike koje obično narastu do 90 cm visine. Na poprečnom presjeku stabljike su trokutaste, dok su listovi duguljasti i uski. Cvjetovi su dvospolni i udruženi u rastresite klasolike cvati smještene u vršnom dijelu stabljike (slika 321.). Kao i kod većine drugih biljnih vrsta iz porodice Cyperaceae plod jestivog šilja je orašica. Ono što ipak bitno razlikuje jestivi šilj od većine ostalih šiljeva i šaševa je jestivost njegovih krtola. Okus tih krtola podsjeća na okus ploda lješnjaka zbog čega je okruglasti šilj tražena prehrambena namirnica, te se u tom svojstvu i uzgaja. Iako je prehrambena kultura, on zbog svog načina rasprostiranja može istovremeno biti i korov, ukoliko se nađe na tlima koja nisu namijenjena njegovoj proizvodnji.



Slika 320. *Cyperus rotundus* L. Slika 321. *Cyperus esculentus* L. (jestivi šilj)
(slika 320 preuzeta sa: <https://www.growingproduce.com/vegetables/field-scouting-guide-purple-nutsedge/>, slika 321. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xrzvm>)

6.2.2.1.2. Poaceae

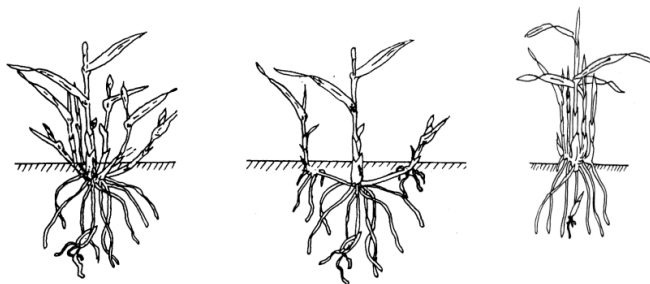
Porodica Poaceae je van svake sumnje za čovjeka najvažnija porodica biljaka na svijetu prvenstveno iz razloga jer su unutar nje svrstane poljoprivredne kulture (pšenica, kukuruz, riža...) bez čijeg uzgoja ishrana čovječanstva ne bi mogla biti ni zamisliva. Ova porodica također uključuje i sve jednogodišnje, dvogodišnje i višegodišnje trave koje čine glavninu vegetacije na livadama i pašnjacima diljem planete Zemlje. Shodno navedenome, porodica Poaceae tj. porodica trava se može smatrati i najrasprostranjenijom porodicom na svijetu, premda broj biljnih vrsta unutar nje i nije toliko velik kao što je to slučaj na primjer s porodicom Asteraceae ili Orchidaceae koje zajedno obuhvaćaju preko 70 000 biljnih vrsta.

Prema Cronquistovom sustavu klasifikacije biljaka, porodici Poaceae pripada oko 8000 zeljastih biljnih vrsta koje su raspoređene u 18 različitih rodova. Noviji sustavi klasifikacije biljaka su porodicu Poaceae razdijelili u puno više rodova, pa tako recimo najnoviji APG IV sustav klasifikacije biljaka (Angiosperm Phylogeny Group system iz 2016. godine) ovu porodicu dijeli u čak 194 roda s 11 554 pripadajućih priznatih biljnih vrsta.

Morfološke karakteristike biljnih vrsta iz porodice Poaceae

Stabljika. Stabljike trava su na presjeku obično okruglaste, rijetko spljoštene, no nikad trobridne. Na stabljici se jasno razlikuju nodiji (čvorovi, članci, koljenca) i internodiji (međučlanci), a unutrašnjost stabljike je šuplja izuzev na poprečnom presjeku nodija.

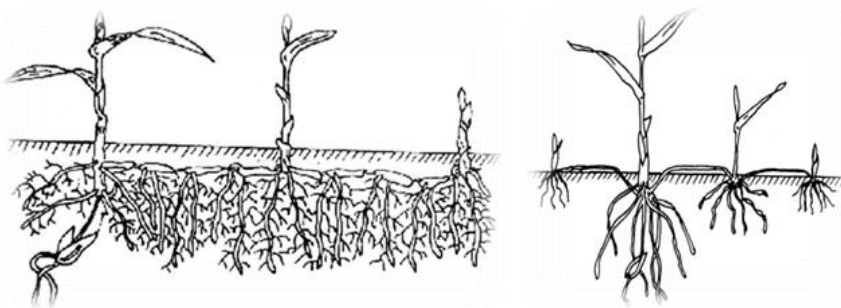
Kod najvećeg broja predstavnika porodice Poaceae stabljike se granaju u donjem dijelu; ispod ili neposredno iznad površine tla (slika 322.). Ovakav tip grananja se naziva bokorenje, a manifestira se obrazovanjem većeg ili manjeg broja izdanaka iz pupova smještenih na nodijima koji su vrlo blizu jedan drugom i koji zajedno formiraju tzv. čvor bokorenja. Pojedini bočni izdanci mogu u dodiru s tlom obrazovati nove čvorove bokorenja iz čijih pupova potom opet izbijaju novi izdanci.



Slika 322. Šematski prikaz bokorenja trava (slika preuzeta sa:
<http://www.pof.ues.rs.ba/Ostalo/Predavanja%20II%20i%20III%20DEO.pdf>)

Zbog ovakvog načina grananja, trave se javljaju u obliku manjeg ili većeg broja busenova, obično ih je od 3 do 5, no može ih biti i manje i više od navedenih brojčanih vrijednosti.

Pojedini pripadnici porodice Poaceae iz pupova u zoni bokorenja mogu formirati jako dugačke podzemne ili nadzemne stabljike (rizome i stolone) iz čijih pupova potom izrastaju dodatni izdanci (slika 323.). Rizom tip bokorenja je karakterističan za zubaču (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) *alba* L.) i piriku (*Elymus repens* (L.) Gould), a stolona tip za kanarsku travu (*Phalaris arundinacea* L.) i spljoštenu livadarku (*Poa compressa* L.) Takve biljne vrste imaju veoma veliku moć rasprostiranja i jako ih je teško ukloniti s poljoprivrednih zemljišta ukoliko se na njima pojave.



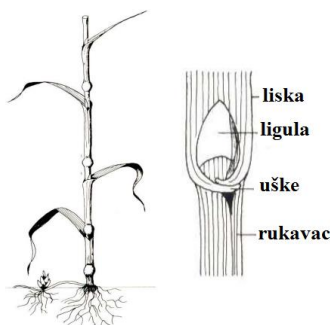
Slika 323. Rizom i stolona tip bokorenja (slika preuteta sa:
<http://www.pof.ues.rs.ba/Ostalo/Predavanja%20II%20i%20III%20DEO.pdf>)

Formiranje čvora bokorenja te potom izbijanje stabljika iz njegovih pupova smatra se najvažnijom biološkom osobinom trava iz razloga što im takav vid obrazovanja stabljike omogućava višegodišnju egzistenciju. Za egzistenciju trave na nekom staništu važno je da ne dođe do oštećenja čvora bokorenja jer ukoliko on uvene zbog utjecaja nekog abiotskog ili biotskog faktora, dolazi do uvenuća cijele biljke.

Listovi. Raspored listova na stabljikama biljnih vrsta iz porodice Poaceae je naizmjeničan i to takav da osnove dvaju listova zatvaraju jedan krug na stabljici (tzv. upareni raspored listova).

Oblikom su listovi najčešće linearni ili lancelasti, a nervatura im je u pravilu paralelna. Nemaju lisnu dršku, no zato uz lisku imaju u baznom dijelu rukavac s uškama (ušice, auriculae) kojim obavijaju stabljiku.

U listovima trava, na prelazu liske u rukavac često je smještena ligula (jezičac), izraslina epidermisa čija je svrha spriječiti prodiranje vode i neželjenih patogenih u unutrašnjost stabljike. Ligule imaju svoju važnost i s gledišta determinacije trava jer svaka trava ima sebi svojstvenu građu i oblik ligule (slika 324.).



324. Građa lista i njihov raspored na stabljici trava
(slika preuzeta sa: <https://www.ucg.ac.me>)

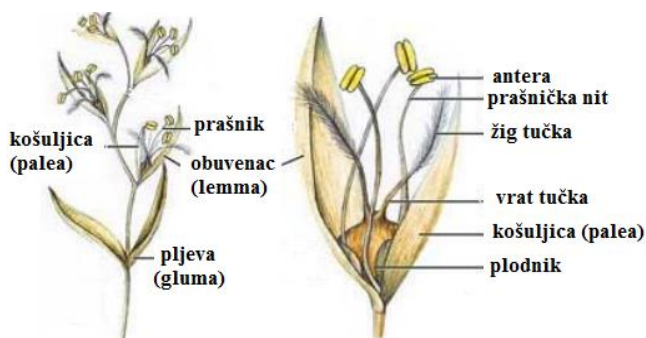
Korijen. Kod trava glavni korijen (korijen koji vodi porijeklo iz radikule embrija) rano odumire te se isti zamjenjuje adventivnim korijenjem izraslim iz adventivnih pupova smještenim na bazalnom dijelu stabljike. Kao rezultat navedenog, korijenski sustav trava je uvijek žiličast (izgrađen je iz velikog broja podjednako razvijenih adventivnih korijenova), no može biti različito razgranat u tlu, ovisno o biljnoj vrsti i uvjetima u kojima biljka obitava.

Cvjetovi. Cvjetovi trava su uglavnom dvospolni, neugledni su, imaju reducirani cvjetni omotač iz čega proizlazi da su svojom građom prilagođeni anemofiliji tj. oprašivanju vjetrom.

Ginecej cvijeta je sinkarpan, što znači da cvijet trava u sebi sadrži jedan tučak koji je obično izgrađen iz dva ili tri plodnička listića, dok je položaj plodnika tučka u cvijetu nadcvjetan. Andrecej cvijeta obično čini dva ili tri prašnika, premda postoje trave koje imaju jedan ili šest prašnika u svojim cvjetovima.

Ispod prašnika se mogu nalaziti male ljuskice (lodikule), koje u suštini predstavljaju ostatke unutarnjeg kruga listića reduciranog cvjetnog omotača (rudimenti krunice). Vanjski krug reduciranog cvjetnog omotača (rudimenti čašice) je obično predstavljen s dva listića koja su međusobno srasla i čine tzv. košuljicu (palea). Palea se u stručnoj literaturi često naziva i gornjom pljevicom, dok se pojam donja pljevica odnosi na pricvjetne listiće svakog pojedinačnog cvijeta (obuvence ili lemme) koji često na sebi imaju produljenu jednu ili dvije bodljaste izrasline (osje). Pomoću njih plodovi se zakače za krzno životinja, čime se omogućuje brže i lakše rasprostiranje sjemenki. Kod pojedinih biljnih vrsta osje imaju mogućnost higroskopskog gibanja što doprinosi i ukopavanju sjemenki u tlo, a samim time i stvaranju boljih uvjeta za njihovo klijanje.

Cvjetovi trava se na stabljikama nalaze u posebnim cvatima tzv. klasićima koje često udružene čine složeniju cvat metlicu. Interesantno je da svaki klasić u svojoj bazi ima dodatne posebne listiće (brakteje) koji se kod cvati trava nazivaju glume ili pljeve (slika 325.).



Slika 325. Građa cvijeta i cvata kod trava
(slika preuzeta sa: <http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/botany>)

Plod. Plod trave je posebna vrsta orašice koja se naziva kariopsis, zrno ili pšeno. Sastoji se od omotača (perikarpa) te unutrašnjeg dijela kojega čine embrij i endosperm. Specifičnost ploda trave je srastanje perikarpa s unutrašnjim dijelom ploda, te brašnasta konzistencija endosperma, a što je rezultat visokog sadržaja škroba u samom endospermu.

Endosperm zauzima najveći dio zrna (80 - 90 %) i predstavlja hranjivo tkivo potrebno za klijanje i početni razvoj embrija. Pojedina zrna uz endosperm mogu sadržavati i perisperm koje je također hranjivo tkivo, ali vegetativnog porijekla.

Periferni dio endosperma čini aleuronski sloj sastavljen od jednog ili više slojeva stanica i u njima su smještene aleuronske zrne bogate proteinima. Unutrašnji dio endosperma je sastavljen od velikog broja krupnih stanica koje su ispunjene škrobnim zrnima. Škrobna zrna mogu biti različitog oblika i građe, pa tako na primjer pšenica, raž i ječam imaju okruglasta do ovalna škrobna zrna u kojima je škrob raspoređen u vidu slojeva (koncentričnih krugova), dok zob posjeduje škrobna zrna elipsoidnog oblika s karakterističnom pukotinom u središtu zrna. Veličina škrobnog zrna također značajno varira ovisno o biljnoj vrsti, pa su tako na primjer kod riže, ječma i kukuruza škrobna zrna mala (do 30 µm dužine) dok su kod pšenice, a posebno kod raži značajno veća.

Embrij (klica) se nalazi pri dnu zrna i obično je njegov udio u zrnu 1 - 4 %. U donjem dijelu embrija smještena je radikula, odnosno začetak klicinog korjenčića, a u gornjem plumula, odnosno začetak budućeg nadzemnog dijela biljke. Na tzv. embrijskoj osovinu između plumule i radikule smještena je kotiledona (supka) koja predstavlja spremište rezervne hrane potrebne za rast embrija, tj. mlade biljke sve do pojave prvih asimilacijskih listova. Embrij pšene sadrži još dodatno koleoptilu i skutelum. Koleoptil je ovoj vršnog dijela embrija, šiljaste je forme, a svrha mu je štititi vegetacijski vrh od ozljeda i omogućiti embriju prodiranje kroz tlo. Kada koleoptil dođe do površine tla i pukne pod pritiskom prvog lista, njegova uloga prestaje. Skutelum je posebna opna između embrija i endosperma, a omogućava cirkulaciju materija između njih.

Značaj porodice Poaceae s poljoprivrednog gledišta

Osim što trave čine preko 20 % biljnih zajednica na planeti Zemlji i što kao takve imaju presudnu ulogu u održavanju brojnih ekosustava na planeti Zemlji, one imaju i veoma veliki poljoprivredni značaj. Taj značaj je toliko velik da se s pravom može reći da bez trave ishrana ljudi, a samim time i njihova egzistencija ne bi bila moguća. Uzevši u obzir navedeno, ne čudi podatak da je oko 70 % obradivih površina na planeti Zemlji zasijano travama te da najmanje 50 % potreba za kalorijama ljudi osiguravaju na direktan ili indirektan način od trave.

Pod direktnim načinom se misli na izravno konzumiranje trave (konzumiranje plodova riže i kukuruza, konzumiranje proizvoda dobivenih preradom zrna žitarica, te konzumiranje šećera dobivenog preradom stabljike šećerne trske), a pod indirektnim načinom se misli na konzumiranje mlijeka i mesa stoke za čiju ishranu se u najvećoj mjeri koriste trave. Vrlo je velik dijapazon trave koji se koriste za ishranu stoke. Neke od njih poput trave iz roda *Lolium*, *Bromus*, *Festuca* i *Poa* su sastavni dio brojnih livada i pašnjaka koje stoka konzumira preko ispaše ili preko sijena, a neke se ciljano uzgajaju kako bi se od njih proizvela ili hrana za ljude ili hrana za stoku (kukuruz, raž, proso, ječam, zob...).

Mnoge trave imaju svoju primjenu i u industriji pa tako ječam (*Hordeum vulgare* L.) služi kao osnovna sirovina za proizvodnju piva, esparto trave (*Stipa tenacissima* L. i *Lygeum spartum* Loefl. ex L.) služe za proizvodnju užadi, sirak (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) za izradu metli, a slonova trava (*Miscanthus sinensis* Anderss.) za dobivanje biogoriva. Neke su trave izrazito mirišljave pa se stoga njihov ekstrakt koristi u parfumerijskoj industriji (limun trava (*Cymbopogon citratus* (DC.) Stapf.) i brazilski vetiver (*Vetiveria zizanioides* (L.) Nash.), dok se neke trave zbog svog osebujnog izgleda koriste za uređenje parkova i općenito u pejzažnoj arhitekturi (pampas trava (*Cortaderia selloana* (Schult. & Schult. f.) Asch. & Graebn.), velika trska (*Arundo donax* L.), kanarska trava (*Phalaris arundinacea* L.)...).

Nažalost nisu sve trave korisne, koštan (*Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv.) i pirika (*Elymus repens* (L.) Gould) su predstavnici opasnih korovskih vrsta koje ukoliko se nađu na obradivim površinama mogu uveliko smanjiti prinose i mogućnost razvoja uzgajanih poljoprivrednih kultura.

***Triticum aestivum* L. (pšenica)**

Zbog svoje prehrambene vrijednosti i rasprostranjenosti na planeti Zemlji pšenica spada u red najvažnijih prehrambenih biljnih vrsta na svijetu. Mljevenjem endosperma njenog zrna dobija se brašno iz kojeg se potom proizvodi kruh, ali i mnogi drugi pekarski proizvodi. Plod pšenice je također osnovni input za proizvodnju tjestenine, kolača, keksa, grisa i mnogih drugih prehrambenih namirnica te se stoga smatra nezamjenjivom komponentom u

ishrani ljudi. Pšenica se također u vidu pšeničnog zrna i slame koristi za ishranu životinja, a svoju primjenu ima i u farmaceutskoj industriji.

Morfološki gledano, pšenica je jednogodišnja zeljasta biljna vrsta koja se odlikuje žiličastim razgranatim površinskim korijenskim sustavom te okruglastom člankovitom uspravnom stabljikom koja obično izraste do visine 70 cm. Specifičnost građe njene stabljike je ta da su joj donji internodiji deblji i jače strukture kako bi bila otpornija na polijeganje, dok su joj gornji internodiji dosta duži i uži (slika 326.).

Listovi pšenice su lineranog oblika i naizmjeničnog rasporeda na stabljici uz napomenu da dva lista zajedno zatvaraju jedan krug oko stabljike. Rubovi listova su često uvijeni prema natrag ili unutra kako bi liske bile manje izložene direktnom suncu, što predstavlja jedan od mehanizama prilagodbe trave na uvjete življenja u sušnim staništima.

Na vrhu stabljike pšenice smješteno je klasno vreteno sastavljeno iz niza jednostavnih klasića koji svaki zasebno na sebi nosi od 2 do 7 dvospolnih cvjetova. Plod pšenice je pšeno (zrno, kariopsis) kojeg čini sjemenka srasla s tankim perikarpom. Sjemenka je sastavljena od embrija, endosperma i sjemene ovojnice, pri čemu je embrij sitan i pozicioniran u donjem dijelu sjemenke, dok endosperm zauzima najveću površinu unutar sjemena. U središnjem dijelu endosperma smještene su krupne stanice ispunjene škrobom, a u perifernom tzv. aleuronski sloj bogat proteinima. Oko 2/3 mase zrna pšenice čine ugljikohidrati, dok se ostatak sadržaja odnosi većim dijelom na proteine, a manjim na lipide, vitamine i druge organske ili mineralne tvari.



Slika 326. *Triticum aestivum* L.



Slika 327. *Oryza sativa* L.

(Slika 326. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vekna>, slika 327. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-spice>)

***Oryza sativa* L. (riža, pirinač)**

Riža je jednogodišnja biljna vrsta iz porodice trava čija je glavna biološka osobina da posjeduje vrlo razvijen i razgranat čvor busanja iz čijih pupova izbijaju mnogobrojne stabljike. Stabljika je člankovita, većim dijelom šuplja i obično izraste do 150 cm visine. Na njoj se nalaze naizmjenično raspoređeni dugački listovi linearnog oblika, te u vršnom dijelu metličasta cvat dužine od 15 do 40 cm (slika 327.). Specifičnost građe lista riže je da imaju vrlo izduženi

rukavac koji može iznijeti lisku dosta visoko od površine zemlje, što je od presudnog značaja za odvijanje fotosinteze ukoliko je jedan dio izdanka riže potopljen.

Uz rukavce listova riže se vezuje još jedan zanimljiv detalj, a to je da od njih pa do korijena riže postoje tzv. zračni kanali koji omogućuju dotok zraka do korijena čak i u uvjetima kada su polja riže duže vremena pod vodom. Plod riže je pšeno sraslo s pljevicama. Pljevice i zrna su izbrazdani, a boja im varira, no najčešće su žute ili smeđe boje.

Osim po obliku i boji, zrna riže mogu varirati i s obzirom na svoju veličinu, što najvećim dijelom ovisi o podvrsti riže koja se uzgaja. Zrna podvrste riže *Oryza sativa* subsp. *brevis* Gustchin. imaju zrna dužine do 4 mm, dok su zrna podvrste riže *Oryza sativa* subsp. *communis* (Körn.) Gustchin. dosta veća, od 4 do 8 mm. Krupnija zrna riže su traženija, pa je shodno tome druga navedena podvrsta riže znatno zastupljenija u uzgoju.

Postojbina riže je jugoistočna Azija, gdje se ova kultura najviše uzgaja. Specifičnost njenog uzgoja je što za svoj razvoj traži iznimno velike količine vode i relativno visoke temperature tokom vegetacije (iznad 20 °C). Takve uvjete većinom pružaju tropska područja, pa je to razlog zašto ova kultura nije široko rasprostranjena na planeti Zemlji. Neovisno o tome, riža je osnovna hranidbena komponenta za gotovo polovinu čovječanstva, u prvom redu za stanovništvo Kine, Indije, Indonezije, Bangladeša, Vijetnama i Tajlanda koje su ujedno i najveći proizvođači riže u svijetu.

Na tržištu se zrno riže pojavljuje u tri varijante: (1) neoljušteno (integralno) zrno, (2) oljušteno i neglazirano zrno, (3) oljušteno i glazirano zrno. Premda je prehrambena vrijednost najveća kod neoljuštenog zrna, prednost u prodaji u visokorazvijenim zemljama, kao i u zemljama u kojima se riža ne uzgaja, imaju obrađena tj. oljuštena i glazirana zrna, vjerovatno zbog ljepšeg izgleda samih zrna. Prilikom potpune obrade iz zrna riže se uklanjaju pljevice, omotač, aleuronski sloj i embrij te kao rezultat toga ostaje samo endosperm koji čini 65-70 % od ukupnog zrna.

Zrno riže ili preciznije njegov endosperm ima vrlo visoku hranjivu vrijednost, bogato je ugljikohidratima (od 75 do 85 %), a sadrži i proteine (od 5 do 10 %), masti (od 1 do 2.5 %), vitamine E, B₁, B₂, B₆ te mnoge minerale. Lako je probavljivo i ima visok koeficijent iskoristivosti (96 %) pa se stoga rado i konzumira. Najčešći način njegove primjene u ishrani ljudi je u kuhanom obliku i to kao dodatak drugim jelima.

Oljušteni dijelovi zrna riže također imaju svoju primjenu. Od pljevica zrna riže se dobiva furfural koji služi kao komponenta u proizvodnji fungicida i herbicida, embriji zrna riže su odlična hrana za piliće, dok se rižinom slamom hrani stoka, ali i proizvode različite prostirke i pleteni predmeti.

***Zea mays* L. (kukuruz)**

Kukuruz je jednogodišnja biljna vrsta koja je nakon pšenice i riže najviše uzgajana žitarica na svijetu. Smatra se da je porijeklom iz Meksika, odakle se zbog široke upotrebe i prehrambene vrijednosti svojih plodova (zrna) raširio diljem svijeta. Osim što se koristi za ishranu stoke i ljudi, te općenito u prehrambenoj industriji, kukuruz ima vrlo široku primjenu i u drugim granama industrije. On predstavlja sirovinsku osnovu za dobivanje velikog broja industrijskih proizvoda (razna farmaceutska i kozmetička sredstva, tekstilni proizvodi...), a u novije vrijeme se koristi i za proizvodnju bioetanola.

Za razliku od ostalih žitarica, kukuruz je jednodomna biljna vrsta, što znači da su kod kukuruza muški cvjetovi odvojeni od ženskih, ali se nalaze na istoj individui. Stabljika kod kukuruza je također viša i jače razvijena u odnosu na druge žitarice, listovi su isto dosta veći, a i zrno je većih dimenzija. Specifičnost kukuruza je i ta da bolje podnosi sušu u odnosu na veliki broj drugih žitarica, što se povezuje s posebnom anatomskom građom lista koja omogućuje kukuruzu da provodi fotosintezu (C_4 tip fotosinteze) u uvjetima kada većina drugih biljaka to nije u stanju tj. u uvjetima kada je mogućnost ulaska CO_2 u listove preko stoma reducirana zbog visokih temperatura.

Kukuruz ima vrlo razvijen korijenski sustav kojeg čine primarno (vodi porijeklo iz embrija) i sekundarno korijenje (adventivno korijenje). Interesantno je da primarno korijenje ostaje na biljci tokom cijele vegetacije, a osnovna uloga mu je vezana uz opskrbu biljke vodom i mineralnim tvarima u ranim fazama njenog razvoja (dok biljka ne razvije 8 - 10 listova). Nakon tog perioda glavnu ulogu u opskrbi biljke vodom i mineralnim tvarima ima sekundarno korijenje, odnosno adventivno korijenje izraslo iz podzemnih i nekoliko nadzemnih nodija stabljike. Sekundarno korijenje raste u tzv. etažama i to u početku više vodoravno, a poslije više okomito na površinu tla, čime se stvaraju bolji uvjeti za ukorijenje biljke, ali i za bolju opskrbu biljke vodom i mineralnim tvarima.

Stabljika kukuruza je okruglasta, nerazgranata i člankovita, a visina joj se može kretati od 0.5 m pa sve do 7 m, ovisno o uzgajanom hibridu. Internodiji u donjem dijelu stabljike su dosta širi i kraći u odnosu na gornji dio (donji internodiji su široki oko 7 cm, a vršni oko 2 cm), što doprinosi povećanju stabilnosti biljke na uzgajanoj površini. Broj nodija, a samim time i broj listova na stabljici može značajno varirati, od 8 do 40, ovisno o uzgajanom hibridu.

Listovi su naizmjenično raspoređeni na stabljici i dosta su širi i duži u odnosu na listove drugih žitarica (dužine su od 50 do 100 cm, širine od 5 do 15 cm). Sastoje se od liske, baze lista i ligule. Liska je široko linearnog oblika s licem koje je pokriveno dlačicama, dok je naličje glatko. Rubovi liske su valoviti, dok je nervatura liske paralelna. Baza lista je u vidu rukavca koji cijelom svojom površinom obavlja stabljiku, a na prijelazu rukavca u lisku smještena je ligula koja svojim oblikom i pozicioniranjem sprječava ulazak vode i patogena u unutrašnjost stabljike.

Kukuruz na sebi ima i posebne listove tzv. komušinu koja predstavlja listove omotača ženskog cvata (klipa). Oni polaze iz nodija cvatne drške, obavijaju cvat i tako ga štite u ranim fazama njegovog razvoja od nepovoljnih utjecaja vanjskih faktora (slika 328.).

Cvjetovi kukuruza su jednospolni; muški su grupirani na vrhu stabljike u vidu metličaste cvati, dok su ženski skupljeni u cvat klip koja se razvija iz pazušaca listova na stabljici. Broj cvjetova na jednom klipu, a samim time i budućih zrna, može biti iznimno velik (od 500 do 600), no kod pojedinih hibrida i iznad 1000.

Plod kukuruza je zrno (pšeno, krupa, kariopsis) koje se ovisno o hibridu razlikuje po boji, obliku i veličini, no u uzgoju su najviše prisutni hibridi čije je zrno žute boje. Dimenzije zrna kukuruza su dosta velike promatrano u odnosu na druge žitarice i kreću se od 8 do 12 mm ako je riječ o dužini, odnosno od 8 do 9 mm ako je riječ o širini zrna. Debljina zrna je u pravilu između 3 i 5 mm.

Ovisno o osobinama zrna, preciznije ovisno o strukturi i obliku zrna, razlikuje se devet tipova kukuruza; zuban, tvrdunac, šećerac, kokičar, mekunac, voštani kukuruz, pljevičar, poluzubana i škrobni šećerac. U uzgoju su u svijetu najviše zastupljeni hibridi tipa zubana, manje hibridi tipa poluzubana, tvrdunaca i kokičara, a vrlo malu zastupljenost imaju hibridi tipa voštanih kukuruza i pljevičara.

Zrno zubana je krupno i ima karakteristično udubljenje na vrhu usljed čega poprima izgled konjskog zuba. Ovi tipovi kukuruza ostvaruju velike prinose, ali je kvalitet zrna s gledišta ljudske ishrane nešto slabiji u odnosu na većinu drugih tipova kukuruza.

Zrna tvrdunca imaju okruglast izgled, a u odnosu na zrna zubana su manja, sjajnije vanjske površine, ali boljeg proteinskog sastava. Odlikuju se tvrdim endospermom, po čemu su i dobili naziv.

Zrna šećerca su okarakterizirana visokim udjelom šećera, posebno dekstrina u zrnu te shodno tome imaju visoku hranjivu vrijednost i energetske iskoristivost. Nedostatak ovog tipa kukuruza je sklonost ka polijeganju te slabija otpornost na sušu, što sve zajedno znatno otežava njegov uzgoj.

Zrna mekunca mogu biti različitog oblika i veličine, ovisno o hibridu, no za sve mekunce je karakteristično da su im zrna meke strukture, da se lako melju, te da im je kvalitet dosta niži u odnosu na vodeće tipove kukuruza. Ovaj tip kukuruza se u pravilu uzgaja u svrhu dobivanja etanola.

Zrna kokičara imaju osobinu da im pri temperaturama od 150 do 200 °C endosperm puca i prelazi u bijelu šupljikavu masu (tzv. kokice) usljed čega se i volumen zrna značajno povećava. Zbog specifičnog okusa ovih kokica, ovaj tip kukuruza se i uzgaja. Pri tome postoje dva osnovna podtipa hibrida kokičara; (1) biserasti, kod kojeg je zrno jako sjajno i okruglo, te (2) rižasti, koji ima šiljasto zrno.

Zrna škrobnog kukuruza se odlikuju visokim sadržajem škroba u endospermu zrna, te se u svrhu izdvajanja škroba kao konačnog proizvoda i uzgajaju. Sklon je različitim gljivičnim i bakterijskim oboljenjima pa se shodno tome više uzgaja u sušnijim predjelima.

Zrna voštanog kukuruza imaju vanjsku površinu koja svojim izgledom podsjeća na vosak, pa je po tom obilježju ovaj tip kukuruza i dobio naziv. Specifičnost voštanih zrna je da u sastavu svog endosperma imaju veliki udjel amilopektina usljed čega unutrašnjost zrna poprima ljepljivu formu. S gledišta kvalitete su vrlo nisko rangirani, pa su stoga i vrlo malo zastupljeni u uzgoju.

***Hordeum vulgare* L. (ječam)**

Ječam je jednogodišnja biljna vrsta iz porodice Poaceae koja izgledom dosta podsjeća na pšenicu, no u odnosu na nju je nježnije građe, ima nešto kraću vegetaciju (kod ozimih tipova ječma vegetacija traje 240 - 260 dana, a kod jarih 60 - 130 dana), a postoje i bitne razlike između njih u građi cvata tj. klasnog vretena. Kod ječma se na svakom usjeku klasnog vretena nalaze po tri jednocvjetna klasića, poredana jedan iznad drugog od kojih jedan, dva ili sva tri klasića mogu biti plodna, dok je kod pšenice klasno vreteno sastavljeno od niza jednostavnih klasića koji na sebi nose od 2 do 7 cvjetova.

Plodnost klasića je ujedno i osnova podjele ječma na tri podvrste: (1) šestoredni (višeredni) ječam (*Hordeum vulgare* subsp. *hexastichon* (L.) Čelak.) kod kojeg su sva tri klasića plodna i to s obje strane klasnog vretena, pa ukupno postoji šest redova zrna, (2) dvoredni ječam (*Hordeum vulgare* subsp. *distichum* L.) kod kojeg je plodan samo jedan klasić od postojećih tri i to sa obje strane klasnog vretena pa ukupno postoje dva reda zrna i (3) prijelazni ječam (*Hordeum vulgare* subsp. *intermedium* Korn) kod kojeg postoje varijacije u broju plodnih klasića, ponekad je plodan samo jedan, ponekad dva, a ponekad sva tri, pa se u skladu s tim razlikuje i broj redova zrna.

S obzirom na način upotrebe razlikuje se krmni i pivarski ječam. Pod pojmom krmnog ječma podrazumijeva se ječam namijenjen za ishranu stoke u vidu zrna, silaže, zelene mase i slame, dok se pod pojmom pivarskog ječma podrazumijeva ječam namijenjen za proizvodnju slada koji se većim dijelom koristi u proizvodnji piva, a manjim dijelom u prehrambenoj industriji kao dodatak sirupima, bombonima i snack proizvodima. Šestoredni ječam pripada grupaciji krmnog ječma, dok dvoredni ječam pripada grupaciji pivarskog ječma iz razloga što su njegova zrna kvalitetnijeg sastava u odnosu na zrna krmnog ječma pa se kao takva koriste za proizvodnju slada, odnosno piva. Premda se na tržištu nalaze brojni ječmeni proizvodi namijenjeni za ishranu ljudi (ječmene kaše, griz), zastupljenost ječma u ishrani ljudi je vrlo mala.

Izuzev podjele prema plodnosti klasića i načinu upotrebe, postoji i podjela ječma prema vremenu sjetve, a u skladu s tim kriterijem razlikuje se ozimi, jari i fakultativni ječam (fakultativni se može sijati u jesen i u proljeće).

Morfološka građa ječma je u osnovi slična građi svih žitarica, no ječam posjeduje i određene morfološke karakteristike koje ga izdvajaju od ostalih žitarica. To se u prvom redu odnosi na građu klasnog vretena, ali i drugi organi ječma imaju neke samo sebi svojstvene karakteristike.

Korijen ječma je slabo razvijen pa stoga kod njegovog uzgoja treba voditi računa da je zemljište u dovoljnoj mjeri opskrbljeno hranjivim tvarima.

Stabljika ječma je okruglasta i šuplja, s manjim brojem nodija i internodija (od 5 do 7), ali i s manjom količinom građivnih elemenata u odnosu na ostale žitarice, pa je kao rezultat toga nježnija i sklonija polijeganju (slika 329.).

List ječma se sastoji od liske, rukavca, uški i ligule. Liska je dugačka i lanceolastog oblika, dok je nervatura liske paralelna, ali s izraženim središnjim nervom. Rukavac lista cijelom svojom površinom obavija stabljiku, a između njega i liske smještena je kratka i opnasta ligula. Uške na bazi rukavca su srpastog oblika i međusobno se preklapaju, što isto predstavlja jedan vid razlikovanja ječma od ostalih žitarica.

Cvjetovi ječma su dvospolni, a na stabljici se nalaze grupirani u vidu složene klasolike cvati smještene u vršnom dijelu stabljike. Složeni klas ječma se sastoji od više klasića (na svakom usjeku klasnog vretena smještena su tri klasića), a svaki klasić se sastoji od jednog cvjetića i dvije pljeve. Pljeve mogu biti različite dužine, a završavaju osjem koje može imati i bodlje na sebi. Pljevice koje okružuju cvijet s gornje i donje strane (palea i obuvenac) u pravilu srastaju s zrnom, no postoje varijeteti ječma čije je zrno golo, odnosno bez pljevica.

Zrno ječma, tj. njegov plod je s gornje strane zaobljen, a s donje izbrazdan, preciznije ima jednu brazdu po sredini. Može biti različitih boja (najčešće smeđe i žute boje) te različitih dimenzija, ovisno o uzgajanom varijetetu. Najveći dio zrna zauzima endosperm koje u sebi sadrži velike količine ugljikohidrata (oko 75 %), a uz ugljikohidrate zrno ječma sadrži i izvjesne količine proteina (od 10 do 15 %), celuloze (oko 5 %), ulja (2.5 %) te mineralnih tvari (oko 2.5 %).



Slika 328. *Zea mays* L.



Slika 329. *Hordeum vulgare* L.

(slika 328. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sryya>, slika 329. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-xfubg>)

***Secale cereale* L. (raž)**

Raž je jednogodišnja biljna vrsta iz porodice Poaceae koja ima široku primjenu u ishrani ljudi i stoke. Za ishranu ljudi se koristi u vidu brašna i to najviše kao dodatak pšeničnom brašnu pri proizvodnji kruha, premda je i sam raženi kruh vrlo ukusan i lako probavljiv, dok se u ishrani stoke raž koristi u obliku mekinja, brašna i zrna, ali i kao zelena krma. Slama raži može se koristiti i kao sirovina za izradu košara i drugih pletarskih proizvoda, a zrno raži kao input za proizvodnju alkohola, škroba i sirupa.

Postojbina raži je područje Male Azije, odakle vode porijeklo i neke druge žitarice kao što su ječam i zob. Postepenim otkrivanjem različitih načina iskorištavanja ove biljke došlo je do njenog naglog širenja diljem svijeta, a posebno u područjima hladnijeg klimatskog podneblja gdje se raž pokazala znatno izdržljivijom poljoprivrednom kulturom u odnosu na ostale žitarice.

Ono što bitno izdvaja raž od većine ostalih žitarica je upravo činjenica da raž tokom vegetacije podnosi niže temperature te da nije zahtjevna s gledišta plodnosti tla. To joj sve daje mogućnosti da se uzgaja na relativno nepovoljnim terenima, kao i na terenima gdje drugi usjevi ne mogu rasti, pa stoga ne čudi podatak da su države gdje prevladava oštra klima poput Rusije, Poljske, Bjelorusije, Ukrajine, Kine i Kanade najveći svjetski proizvođači raži.

Raž ima vrlo razgranat korijenski sustav, a dubina njegovog prodiranja u tlo može iznositi i preko 2 m. Takvo rasprostiranje korijena daje veću mogućnost usvajanja hranjiva iz tla, što raž s gledišta uzgoja čini vrlo poželjnom žitaricom tj. žitaricom s malim prohtjevima kada je gnojidba u pitanju.

Raž razvija izuzetno jak čvor bokorenja iz kojih izbija više stabljika koje su među sobom poprilično ravnomjerno razvijene, što nije slučaj s većinom drugih žitarica. Stabljika raži izraste do visine 180 cm, na presjeku je okruglasta, šuplja i člankovita, ali s manjom čvrstoćom u odnosu na pšenicu pa je shodno tome i podložnija polijeganju. Broj nodija i internodija na stabljici raži nije velik, od 4 do 6, ali su zato internodiji poprilično dugi. Cijela stabljika, kao i listovi su presvučeni voštanom prevlakom, što se smatra važnom prilagodbom biljke na uvjete življenja u suhim staništima gdje je potrebno odavanje vode iz biljke putem transpiracije svesti na minimum.

Listovi raži su lanceolastog oblika, širine su od 0.5 do 2 cm i dužine od 14 do 18 cm, s tim da su ligule lista kratke, a uške na rukavcu slabo razvijene. Boja listova je tamno zelena, dok je površina listova obrasla dlačicama i presvučena voštanim slojem.

Cvjetovi raži su grupirani u složeni klas pri čemu je na svakom usjeku klasnog vretena smješten jedan klasić na kojem se nalaze najčešće dva, rjeđe tri ili četiri cvijeta. Čitava cvat sadrži obično od 30 do 40 klasića. Cvjetovi su dvospolni, pljevice cvijeta su kratke, s tim da kod većine sortimenta, donje pljevice na sebi nose izrazito duge osje (slika 330.).

Raž je stranooplodna biljna vrsta, pa se oprašivanje vrši putem vjetra. Cvjetanje traje desetak dana; počinje desetak dana nakon klasanja i ako u tom periodu vlada nepovoljno vrijeme s gledišta oprašivanja (suho ili kišovito vrijeme) postoji velika opasnost da se veliki broj zrna u klasićima ne zametne.

Zrno (pšeno) raži je izduženog oblika, glatko je i nije sraslo s pljevicama. Na površini je hrapavo s jasno izraženom brazdom s unutrašnje strane zrna, a boja mu je različita, najčešće žuta, zelena i smeđa, premda postoji sortiment i s ljubičastim i plavkastim zrnom. Sadržaj ugljikohidrata u zrnju raži je od 70 do 74 %, a proteina je oko 12 % što je približno slično s vrijednostima ugljikohidrata i proteina u zrnju pšenice (oko 71 % ugljikohidrata i od 9 do 13 % proteina), no zato je sadržaj esencijalnih aminokiselina lizina, arginina i treonina u zrnju raži znatno veći nego u zrnju pšenice. Kada je riječ o glutenu, zrno raži ga sadrži manje u odnosu na zrno pšenice te stoga raženo brašno ima slabiju ljepljivost tj. sposobnost oblikovanja. Zrno raži je bogat izvor mineralnih materija (oko 1.8 %) te vitamina (posebno vitamina iz grupe B), a sadrži i izvjesnu količinu dijetalnih vlakana u sebi (oko 3.5 %), što ga čini vrlo poželjnom namirnicom u regulaciji rada gastrointestinalnog trakta.

Prema vremenu sjetve razlikuje se ozima i jara raž. Ozime kulture bolje iskorištavaju vlagu skupljenu u tlu tokom zime, a zbog duže vegetacije daju u pravilu veće prinose. Postoji podjela raži i s obzirom na broj hromosoma u stanicama, pa se u skladu s tim raž dijeli na diploidne (14 hromosoma u tjelesnim stanicama) i tetraploidne (28 hromosoma u tjelesnim stanicama). Obje te skupine raži imaju ozimu i jaru formu, no više se uzgaja ozima iz razloga jer ima krupnije zrno, pa samim time i veći prinos.

***Avena sativa* L. (zob, ovas)**

Zob je jednogodišnja biljna vrsta iz porodice Poaceae koja se najvećim dijelom uzgaja kao stočna hrana za konje i stočni podmladak. Ranije je zob zauzimala značajno mjesto i u ljudskoj ishrani, no prethodnih desetljeća to nije slučaj, što se s jedne strane pripisuje neravnomjernom dozrijevanju i slabijem prinosu zobi u odnosu na druge krušne žitarice, a s druge strane nedostatku glutena pa se tijesto od zobenog brašna teže oblikuje. Ipak u novije vrijeme, zob se koristi za proizvodnju posebnih prehrambenih proizvoda (zobene pahuljice, gris, brašno za posebne namjene i slično) koji imaju vrlo visoku nutritivnu i zdravstvenu, pa samim time i tržišnu vrijednost. Jedan od ključnih razloga zbog kojeg zob postaje sve više interesantna kao namirnica u ljudskoj ishrani je spoznaja da zrno zobi sadrži u sebi veliki udio vlakana, posebno β -glukana koji usporavaju apsorpciju glukoze i smanjuju razinu holesterola u krvi.

Svoje porijeklo zob vodi iz područje Male Azije odakle se raširila u mnoge dijelove svijeta. Isto kao i raž, zob uspjeva u hladnijim klimatima pa je shodno tome njen uzgoj najviše prisutan u područjima gdje prevladava oštrija klima (Rusija, Bjelorusija, Poljska i Njemačka).

Zob pripada rodu *Avena*, unutar kojeg je svrstan velik broj jednogodišnjih i višegodišnjih vrsta. Kultivirana zob je predstavljena s dvije vrste: *Avena sativa* L. koja zauzima 90 % uzgojnih površina zobi i *Avena byzantina* K. Koch. koja se sije isključivo u Sredozemlju i Južnoj Americi. Unutar vrste *Avena sativa* L. postoje tri podvrste koje se međusobno razlikuju po obliku metlice ili zrna: (1) *Avena sativa* subsp. *diffusa* (Neilr.) Asch. & Graebn čije metlice su rastresite, a zrno pljevičasto, (2) *Avena sativa* var. *orientalis* (Schreb.) Alef čije metlice su zbijenije, a zrno isto pljevičasto i (3) *Avena sativa* subsp. *nuda* (L.) Gillet & Magne čija je osnovna karakteristika da joj je zrno golo tj. ispadaju iz pljevica.

Morfološki promatrano, zob je kultura za koju je karakteristično jako bokorenje odnosno stvaranje bokora (busenova) iz kojih izbija veći broj stabljika među kojima sekundarne i tercijalne stabljike kasne u razvoju te kao takve imaju manji prinos i otežavaju žetvu.

Korijen zobi je žiličast i dobro razvijen, prodire duboko u tlo (ispod 2 m), no većina mase korijena smještena je u površinskom sloju tla (do 30 cm dubine).

Stabljika zobi je glatka, šuplja i člankovita, a naraste od 60 do 120 cm, ovisno o sortimentu i uvjetima gajenja. Broj nodija i internodija na stabljici je od pet do šest, s tim da su nodiji vrlo jako izraženi pa su stabljike dosta otpornije na polijeganje usljed udara vjetra (slika 331.). Sa svakog nodija polazi jedan list čija je građa vrlo slična građi svih listova trava, što znači da je list zobi oblikom izdužen te da se sastoji od liske i rukavca između kojih se nalazi ligula tj. jezičac. Jezičac lista zobi je opnat i jako razvijen te se kao takav bitno razlikuje od ligule listova drugih žitarica. Uške na listu su slabo razvijene ili ih list uopće nema.



Slika 330. *Secale cereale* L. (raž)

Slika 331. *Avena sativa* L. (zob)

(slika 330. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sjhmj>, slika 331. sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sbero>)

Plod zobi je izduženo zrno (pšeno) koje s unutrašnje strane ima izraženu brazdu. Obavijeno je dugačkim pljevicama koje nisu srasle sa zrnom, pa je po tome zrno zobi lako razlikovati od zrna pšenice, ječma, raži i ostalih žitarica.

Prema vremenu sjetve postoji ozima i jara zob. U brdsko-planinskim područjima se uzgaja jara zob čija vegetacija traje od 70 do 120 dana, a u ravničarskim ozima zob čija vegetacija traje od 270 do 280 dana.

***Sorghum vulgare* Pers. (sirak)**

Sirak je vrsta žitarice koja ima jako široku primjenu u ishrani ljudi i stoke, ali i kao sirovina za dobivanje škroba, ulja, alkohola, šećernog sirupa, četki, metli i brojnih drugih industrijskih proizvoda. U ishrani ljudi koristi se samo zrno, u ishrani stoke čitava biljka uključujući i zrno, a u industriji samo zrno (za dobivanje škroba, alkohola i sirupa) ili čitava biljka (metle i četke).

Postojbina sirka je sjeveroistočna Afrika odakle se ova kultura prvo raširila na prostor Afrike, a zatim i na područje Indije i Kine. Danas se sirak uzgaja i u nekim drugim dijelovima svijeta, ali uglavnom u toplijim područjima. Razlog tome je taj što je sirak biljka kratkog dana, tj. što cvate samo u periodu kada dnevno svjetlo traje najviše 12 sati, pa mu zato tropska područja gdje dan traje koliko i noć (12 sati) savršeno pogoduju. Ukoliko se sirak uzgaja u uvjetima dugog dana (sjevernija područja) onda cvatnja, a samim time i produkcija zrna značajno kasni, što se u velikoj mjeri reflektira na prinos sirka.

Što se tiče uzgoja sirka, interesantan je podatak da je sirak peta žitarica po obimu proizvodnje u svijetu (odmah poslije pšenice, riže, kukuruza i ječma) te da su najveći proizvođači sirka Indija, Nigerija, Meksiko, Sjedinjene Američke Države i Sudan, a u Evropi Italija i Francuska.

Prema botaničkoj klasifikaciji sirak pripada rodu *Sorghum* koji ukupno obuhvaća 48 vrsta od kojih se 17 odnosi na divlji sirak, a 31 na kultivirani sirak. Međutim, gospodarsko značenje imaju samo tri vrste: (1) *Sorghum vulgare* Pers. (sinonimi *Andropogon sorghum* Brot., *Sorghum bicolor* (L.) Moench.) (krmni sirak), (2) *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf (sudanska trava) i (3) *Sorghum halepense* (L.) Pers. (divlji sirak).

Podjele u sistematske jedinice ispod vrste su kod sirka obično rađene na osnovu građe cvati, pa se u skladu s tim kriterijem unutar određene vrste iz roda *Sorghum* razlikuje skupina individua čije je obilježje rastresita metlica (subsp. *effusum*) odnosno skupina individua čije je obilježje zbijena metlica (subsp. *contractum*).

Pored botaničke klasifikacije unutar roda *Sorghum* postoji i poljoprivredna klasifikacija koja pripadajuće biljne vrste, podvrste i varijetete iz roda *Sorghum* klasificira prema njihovoj namjeni tj. načinu korištenja u četiri različite skupine: (1) sirak za proizvodnju zrna tj. sirak zrnaš, (2) sirak za sijeno i ispašu tj. krmni sirak, (3) tehnički sirak tj. sirak metlaš i (4) sirak za proizvodnju šećernih sirupa i alkohola tj. sirak šećerac. U okviru siraka za sijeno i ispašu se u mnogim klasifikacijama sudanska trava izdvaja kao posebna podskupina, a glavno obilježje joj je da stvara veliku biljnu masu te da ima vrlo veliku sposobnost regeneracije pa se kao takva koristi u više otkosa za sijeno.

Sirak za zrno se odlikuje višim rastom i vrlo zbijenom ili uvijenom metlicom. Producira puno zrna koje je visoke kvalitete, visokog prinosa i bez pljevica.

Glavno obilježje sirka za sijeno i ispašu je produciranje velike biljne mase te sposobnost regeneracije nakon kosidbe, što mu omogućava stvaranje novih otkosa.

Tehnički sirak se uzgaja prvenstveno zbog metlica koje se koriste za proizvodnju četki, metla i njima sličnih proizvoda. Metlicu karakterizira skraćena glavna osovina te duge, razvijene bočne grane, koje su vrlo izdržljive. Sjeme kod tehničkih siraka se nalazi samo na rubovima bočnih grana pa je shodno tome prinos zrna kod njih manji.

Sirak šećerac se odlikuje visokom i čvrstom stabljikom u čijoj srži se nalazi velika količina soka koja u sebi sadrži od 10 do 15 % šećera, najvećim dijelom glukoze. Preradom tog soka proizvodi se sirup koji se potom koristi za proizvodnju pekmeza, konditorskih proizvoda i brojnih drugih slastica.

Morfološki promatrano, građa sirka ne odstupa mnogo od građe većine drugih žitarica, a svojim vanjskim izgledom sirak dosta podsjeća na kukuruz. Korijen sirka je žiličast, jako razvijen i rasprostranjen, kako po dubini (do 2 m), tako i po širini (do 1 m). Ovakva građa korijena osigurava sirku vrlo veliku usisnu snagu i zbog toga se sirak može uzgajati na sušnim tlima gdje veliki broj drugih žitarica nema mogućnost egzistiranja. Građa drugih vegetativnih dijelova sirka tj. građa stabljike i listova je također prilagođena življenju u sušnijim klimatima jer su prekriveni voštanom prevlakom koja znatno umanjuje mogućnost izlaza vode iz biljke putem transpiracije.

Stabljika sirka se ovisno o sortimentu sastoji od 6 do 50 nodija i internodija koji zajedno formiraju stabljiku visine od 2 do 3 m, no u tropskim područjima ona može doseći visinu i do 7 m. Stabljika je okruglasta, vrlo glatka, stabilna i savitljiva, a u sebi može sadržavati i značajnu količinu šećernog soka. Sirak razvija vrlo jak čvor bokorenja iz kojeg izbijaju sekundarne stabljike u većoj mjeri u odnosu na kukuruz, ali u manjoj u odnosu na krušne žitarice.

List sirka najviše liči listu kukuruza, no u odnosu na njega nešto je uži i duži (dužina lista sirka se kreće od 40 do 80 cm, a širina od 5 do 14 cm). Nervatura lista je paralelna s jako izraženim centralnim nervom, a površina sjajna i glatka što se vezuje uz voštanu prevlaku kojom su listovi prekriveni. U slučaju izloženosti listova visokim vanjskim temperaturama, rubovi liske se uvijaju kako bi bili manje izloženi direktnoj svjetlosti, što se također smatra jednim vidom prilagodbe biljke življenju u toplijim klimatima.

Cvat sirka je metlica koja se kod različitih vrsta siraka s obzirom na oblik može značajno razlikovati. U osnovi cvat sirka čini glavna os koja na sebi nosi bočne grane na kojima se nalaze klasići raspoređeni u parovima. Jedan klasić je plodan tj. sadrži dvospolne cvjetove, dok je drugi sterilan, tj. sadrži cvjetove koji u sebi imaju samo prašnike i koji nakon cvatnje otpadaju (slika 332.).

Plod sirka je zrno uglavnom crvenkaste boje, bez ili s pljevicama oko zrna. Oblik zrna značajno varira; kod zrnaša je okrugao ili okruglo ovalan, a kod sirka šećerca i metlaša je više izdužen.

Trajanje vegetacije većine hibrida sirka kreće se od 3 do 5 mjeseci od momenta nicanja do momenta formiranja zrna u metlici.

***Panicum miliaceum* L. (proso, obični proso)**

Obični proso je jednogodišnja biljna vrsta iz porodice Poaceae koja se prvenstveno uzgaja zbog zrna. Zrno prosa ima široku primjenu u ishrani domaćih životinja, posebno peradi i kućnih ptica, a može se koristiti i u industriji kao supstrat za proizvodnju različitih alkoholnih pića. Ukoliko je oljušteno, zrno prosa su koristi i za ljudsku ishranu, najčešće u vidu izrade različitih kaša ili za dobivanje brašna koje se dalje upotrebljava za pripremu kruha i pekarskih proizvoda. Brašno dobiveno mljevenjem zrna prosa u sebi ne sadrži gluten te je kao takvo vrlo teško za obradu, no zato kruh i peciva dobivena od tog brašna imaju alkalni karakter i visoku hranjivu vrijednost, što ih čini veoma poželjnim u ishrani ljudi. Izuzev zrna i drugi dijelovi prosa imaju svoju primjenu pa se tako cijela biljka može koristiti za prehranu stoke kao sušena ili zelena krma.

Postojbina običnog prosa je Indija, odakle se kao biljka kratkog dana raširila diljem tropskih predjela u svijetu. Uz sirak smatra se najvažnijom žitaricom u zemljama Afrike, a dijelom i Azije, dok je u Zapadnoj Evropi znatno manje zastupljena.

Prema botaničkoj klasifikaciji proso pripada rodu *Panicum* kojem pripada iznimno veliki broj biljnih vrsta, no gospodarski značaj uz obični proso (*Panicum miliaceum* L.) imaju samo još dvije vrste: talijanski proso (*Panicum italicum* L.) i muhar (*Panicum germanicum* Willd.).

S uzgojnog gledišta, proso je kultura koja nema velikih zahtjeva, prvenstveno iz razloga jer za svoj razvoj ne traži puno hranjiva. Prednosti uzgoja prosa su i te što odlično podnosi sušu (riječ je o C₄ biljci s gledišta načina odvijanja fotosinteze) i što je tolerantan na kisela tla, pa se kao takav može uzgajati na površinama gdje se većina drugih žitarica nije u stanju razvijati. Osim toga, proso ima iznimno nizak intenzitet transpiracije i visoku iskoristivost usvojene vode što dodatno doprinosi uspješnosti razvoja prosa u sušnijim područjima.

Proso tokom svog razvoja formira vrlo jak i razgranat adventivni korijenski sustav koji prodire do dubine 1.5 m. Izdanke razvija iz podzemnih koljenaca stabljike, preciznije iz čvora bokorenja (busanja) i to obično do pet iz jednog čvora, s tim da je središnji izdanak bolje razvijen u odnosu na ostale. Stabljika je člankovita, okrugla, obrasla je dlačicama, a naraste obično od 70 do 100 cm u visinu. Na svakom svom nodiju nosi po jedan list koji je dugačak, maljav (obrastao dlakama) i blago eliptičnog oblika. List prosa se sastoji od rukavca, ligule i liske, dok ušica (aurikule) nema. S obzirom na dimenzije, list prosa je

dosta širi u odnosu na listove većine drugih žitarica, ali je uži u odnosu na list kukuruza.

Cvat prosa je metlica koja je rastresita i blago povinuta (slika 333.). Sastavljena je od središnje osi i velikog broja bočnih grana (od 10 do 40) koji na sebe nose klasiće. Klasići su dužine 4 mm i sastoje se od dviju pljeva (glumae) koje obuhvaćaju cijeli klasić te klasnog vretenca na kojem se nalaze dva cvijeta, s tim da je samo gornji cvijet plodan. Plodni cvijet sadrži dvije cvjetne pljevice koje obuhvaćaju i štite reproduktivne organe cvijeta. Donja cvjetna pljevica (lemma) nosi na sebi osje, dok je gornja pljevica (palea) dosta nježnije građe.

Plod prosa je zrno obavijeno pljevicama. Boja pljevica diktira i vanjsku boju ploda, dok je samo zrno uglavnom žute boje i ovalnog oblika. Pljevice čine od 20 do 30 % mase zrna, neprobavljive su te ih je stoga neophodno odstraniti prije korištenja za ishranu ljudi. Oljušteno i samljeveno zrno ima vrlo visoku nutritivnu vrijednost: sadrži od 70 do 72 % ugljikohidrata, oko 15 % proteina, oko 1.2 % mineralnih tvari te od 3 do 3.5 % lipida. U novije vrijeme, zbog visoke nutritivne vrijednosti zrna, te zdravstvenih benefita koje nudi njihova konzumacija, proso postaje sve traženija žitarica na tržištu.



Slika 332. *Sorghum vulgare* Pers. (sirak) Slika 333. *Panicum mileaceum* L. (proso)
(slika 332. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-iajmu>, slika 333. preuzeta sa:
<https://www.pikist.com/free-photo-xnqgx>)

***Lolium perenne* L. (engleski ljulj)**

S poljoprirednog gledišta engleski ljulj predstavlja najznačajniju travnu vrstu za pašnjake u umjerenim klimatima. Koristi se u ishrani stoke na različite načine: kao ispaša, za proizvodnju sjenaže i silaže te kao sijeno. Sastavni je dio gotovo svih travno-leguminoznih smjesa za podizanje travnjaka i sportskih travnatih terena, a svoj značaj ima i s gledišta zaštite tla od erozije. Potiče s prirodnih staništa Velike Britanije gdje je kao krmna biljka prisutna još od 17. stoljeća, a danas je rasprostranjena gotovo po cijeloj Evropi i Sjevernoj Africi.

Engleski ljulj se odlikuje jakim i širokim čvorom bokorenja iz kojeg izbijaju nerazgranate i glatke stabljike visine od 30 do 75 cm i listovi lineranog oblika, od 10 do 25 cm dugi i od 3 do 4 mm široki.

Lisni rukavci su goli i glatki, pri dnu često crvenkasti, a ligula je kratka, duga svega 1 mm. Cvjetovi engleskog ljulja su dvospolni, skupljeni su u cvat složeni klas koji obično izraste do dužine 20 cm. Plod je pšeno.

Životni vijek engleskog ljulja je od 3 do 5 godina, ako se koristi košnjom, a ako se koristi za ispašu stoke, onda se životni vijek može produžiti do desetak godina (slika 334.).

***Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv.** (francuski ljulj)

Francuski ljulj spada u red visokih trava čije stabljike dosežu visinu do 150 cm. Karakteristika mu je i da stvara visok i grbav bokor pa su tereni gdje se nalaze biljne zajednice francuskog ljulja vrlo neravne. S poljoprivrednog gledišta vrlo je vrijedna krmna biljka, no većinom se koristi samo za proizvodnju sijena i silaže. U svježem stanju ga stoka izbjegava zbog gorčine koju u sebi sadrži. Sušenjem i konzerviranjem biljke se ta gorčina gubi.

Korijen francuskog ljulja je vrlo razvijen i prodire u dubinu i ispod 1 m. Stabljike su mu uspravne, glatke i sjajne, a na sebi nose linearne listove dužine od 10 do 20 cm i širine od 4 do 8 mm. Lisni rukavac djelomično obavija stabljiku, dok je ligula lista gola i resasta, s dužinom do 4 mm.

Cvjetovi francuskog ljulja su skupljeni u metlice koje su u početku cvatnje zbijene, no kasnije poprimaju rastresitu formu. Cvati na svojim etažama nose klasiće s dva dvospolna cvijeta čiji sastavni dijelovi su pljevice i osje. Plod francuskog ljulja je krupno i duguljasto pšeno s pljevicama i osjem koji ostaju na plodu. Životni vijek francuskog ljulja je obično od 5 do 6 godina.

***Poa pratensis* L.** (prava livadarka)

Prava livadarka je vrlo rasprostranjena biljna vrsta, sastavni je dio flore brojnih livada i pašnjaka, te se kao takva koristi za ispašu stoke. Osim za ishranu stoke koristi se i za zatravljivanje rekreativnih i sportskih površina, često u kombinaciji s engleskim ljuljom i određenim djetelinskim smjesama. Pogoduju joj vlažna i plodna staništa, no vrlo se uspješno razvija i na manje vlažnim zemljištima, pa joj je stoga areal rasprostranjenja dosta veći u odnosu na engleski ljulj. Pripada travama koje se šire po stolona tipu bokorenja pri čemu su u stanju da obrazuju gotovo stotinu bokora na 1 dm² površine zemljišta.

Korijen prave livadarke je vrlo razgranat i plitak, dok su stabljike uspravne i narastu do 80 cm visine. Na svakoj stabljici se nalazi od 2 do 4 lista koji polaze sa donjih nodija na stabljici, dok gornji dio stabljike ne sadrži listove već cvat u vidu piramidalne metlice plavozelene do crvene boje, a koji na kraju cvatnje poprima i mrku boju. Na bočnim ograncima glavne osovine cvati smješteni su jednostavni klasovi (klasići) koji na sebi nose od 4 do 6 cvjetova. Pljevice na cvjetovima su zašiljene i nemaju osje na sebi. Plod prave livadarke je pšeno sivožute boje, a životni vijek joj je od 10 do 12 godina (slika 335.).

***Poa annua* L. (jednogodišnja livadarka)**

Ova biljna vrsta se često može naći na livadama i pašnjacima, uz kuće i puteve, ali i na obradivim površinama, pa se često tretira kao korovska vrsta. Korijen joj je žiličast i vrlo plitak, dok je stabljika niska i naraste obično do 10 cm visine. Kao i većina ostalih biljnih vrsta iz roda *Poa* bokori se po stolona tipu bokorenja, pa ovisno o uvjetima gdje obitava može biti jednogodišnja, dvogodišnja, ali i višegodišnja. Listovi su joj od 1 do 14 cm dužine i od 2 do 4 mm širine, uski su i na vrhu zašiljeni. Uški nema, ligula je bijela i kratka, ima oblik kragne, dok su rukavci glatki.

Cvat jednogodišnje livadarke je zelena do ljubičasta piramidalna metlica koja na sebi etažno nosi klasiće s 3 do 5 dvospolnih cvjetova, ponekad je cvjetova na klasiću i više. Svaki klasić ima 2 pljeve, a svaki cvijet je omeđen s donje strane obućencom obraslim dlačicama, a s gornje košuljicom koja je dlakava po rubovima. Plod jednogodišnje livadarke je pšeno s pljevicama. Dimenzije pšena su 3 x 1 mm s pljevicama, a bez pljevica 1.7 x 0.7 mm.



Slika 334. *Lolium perenne* L.



Slika 335. *Poa pratensis* L.

(slika 334. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sqppk>, slika 335. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vyhuc>)

***Festuca pratensis* Huds. (livadni vijuk)**

Livadni vijuk se smatra jednom od najkvalitetnijih trava za ishranu stoke. Odlikuje se visokim prinosima i odličnim kvalitetom zelene mase i sijena, pa je u poljoprivrednoj proizvodnji vrlo prisutna. Također se koristi i za proizvodnju travnih busena, a kako dobro podnosi gaženje i privremeno potapanje koristi se i za vezivanje tla na nagibima tj. u zaštiti tla od erozije.

Korijen livadnog vijuka je žiličast, ali prodire dosta u dubinu, ponekad i do 1.5 m. Razvija rahli i dugi čvor bokorenja iz kojeg izbijaju stabljike visine od 30 do 60 cm. List je tamno zelene boje, dužine je od 10 do 15 cm, a širine od 5 do 6 mm. Rukavci lista su glatki, a ligule kratke. Cvat livadnog vijuka je metlica, u početnim fazama razvoja je skupljena, poslije dobiva široku, piramidalnu formu. Na sebi etažno nosi klasiće koji sadrže od 2 do 5 cvjetova zelenkaste boje s ljubičastom nijansom. Plod je pšeno smeđe boje, dužine do 3 mm i širine oko 0.5 mm. Životni vijek livadnog vijuka je od 6 do 10 godina (slika 336.).

***Festuca rubra* L. (crveni vijuk)**

Crveni vijuk se javlja kao sastavni dio livada i pašnjaka na gotovo svim tipovima tla, pa je stoga vrlo rasprostranjena diljem svijeta. Stoka je vrlo rado konzumira kako u vidu zelene ispaše tako i u vidu sijena ili silaže. Spada u red srednje-visokih i srednje-cvatućih trava, što znači da posjeduje stabljike visine do 100 cm, te da joj je vrijeme cvatnje u trećoj dekadi mjeseca maja. Koriijen ne razvija duboko, ali zato razvija veliki broj sekundarnih busenova međusobno povezanih rizomima, pa se vrlo lako širi. Listovi crvenog vijuka su smješteni u prizemnom dijelu stabljike, dužine su do 20 cm, lanceolastog oblika i tamno zelene boje, pri čemu su vrhovi liske zašiljeni. Lisni rukavac u donjem svom dijelu obavija stabljiku, dok je u gornjem dijelu pri prijelazu u ligulu slobodan. Cvjetovi crvenog vijuka su skupljeni u zbijenu metlicu dužine do 10 cm. Metlice na svojim etažama sadrže klasiće sa 4 do 6 cvjetova koji na sebi nose crvenkasto osje, po kojima je biljka i dobila naziv. Plod crvenog vijuka je pšeno s uskim kopljastim pljevicama i osjem. Boja pšena je najčešće bjeličasta do slabo žućkasta, no kod pojedinih varijeteta može biti i crvenkasta (slika 337.).



Slika 336. *Festuca pratensis* L.



Slika 337. *Festuca rubra* L.

(slika 336. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-vamhz>, slika 337. preuzeta sa: <https://www.gardenia.net/plant/festuca-rubra>)

***Phleum pratense* L. (mačji repak)**

Mačji repak spada u red izuzetno vrijednih krmnih biljaka. Koristi se za ishranu stoke u zelenom stanju (za košnju i ispašu), ali i u vidu sijena, te sjenaže i silaže. Koriijen joj je plitak i obično se rasprostire do 40 cm dubine. Razvija rahle čvorove bokorenja iz kojih izbijaju stabljike visine do 150 cm, pa se stoga mačji repak ubraja u red visokih trava. Može razviti i veliki broj dodatnih bokora, do 40 na 1 dm² površine tla. U donjem dijelu stabljike su zadebljale, pa se po tim zadebljanjima mačji repak vrlo lako može razlikovati od ostalih trava.

Listovi mačjeg repka su sivozelene boje, linearnog oblika s tim da se pri vrhu liske postepeno sužavaju. Dužine su do 30 cm, a širine do 1 cm. Lisni rukavac obavija stabljiku od nodija do iznad polovine internodije, a ligula je svijetlo bijele boje, kratka je i priljubljena uz stabljiku na mjestu gdje se rukavac odvaja od liske.

Cvat mačjeg repka je klasolika metlica koja na svojim etažama nosi mnogobrojne jednocvjetne klasiće (mačji repak cvate krajem juna i početkom jula mjeseca). Dužina cvati je od 15 do 25 cm, a širina od 4 do 8 mm. Plod mačjeg repka je pšeno okruglog do jajolikog oblika sivkaste boje, dužine do 2 mm, a širine oko 1 mm (slika 338.).

***Alopecurus pratensis* L. (lisičji repak)**

Lisičji repak je višegodišnja biljna vrsta koja za svoj razvoj preferira vlažnija tla. Razvija rahle i slabo razvijene čvorove bokorenja koji se dalje mogu širiti rizomima. Iz podzemnih pupova izbijaju stabljike visine i do 1 m. Listovi su tamno zelene boje, na licu su malo hrapavi, dugi su do 25 cm, a široki od 3 do 10 mm. Rukavac lista obavlja stabljiku, dok su ligula i uške slabo razvijene.

Cvjetovi lisičjeg repka su skupljeni u klasoliku metličastu cvat koja na svojim etažama ima jednocvjetne klasiće. Cvjetovi na svojim pljevicama nose osje srebrnastobijele boje usljed čega cijela metlica poprima dlakav izgled nalik na mali lisičji rep, pa odatle i naziv za ovu biljnu vrstu. Plod lisičjeg repka je pšeno eliptičnog oblika, dužine od 5 do 6 mm, a širine od 2 do 2.5 mm (slika 339.).



Slika 338. *Phleum pratense* L.

Slika 339. *Alopecurus pratensis* L.

(slika 338. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sgolb>, slika 339. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-sxucp>)

***Cynodon dactylon* (L.) Pers. (zubača)**

Ova vrsta se ubraja u red najopasnijih korovskih vrsta iz razloga jer razvija rizome tj. vrlo razgranatu i dugačku podzemnu stabljiku iz čijih pupova na nodijima izbijaju stabljike, pa ju je stoga teško iskorijeniti. Ukoliko se nađe na obradivim površinama može u velikoj mjeri umanjiti pa čak i onemogućiti razvoj uzgajane kulture. Vrlo je otporna na sušu i mraz što dodatno doprinosi njenom širenju. Neovisno što je korovska vrsta, hranidbena vrijednost zubače je vrlo visoka tako da je s gledišta ispaše stoke poželjna biljna vrsta na pašnjacima.

Stabljike zubače su visine do 50 cm s vrlo kratkim internodijima u donjem dijelu, usljed čega je lisna masa pri dnu vrlo izražena. Sami listovi su lanceolastog oblika, dužine su do 15 cm i obrasli su sitnim dlakama. Boja listova je prljavo siva do plavičastozielena, tako da nemaju dekorativan izgled. Cvjetovi

zubače grade složenu cvat sastavljenu od klasova koji su dlanoliko raspoređeni. Plod zubače je sitno pšeno sa spljoštenim pljevicama (slika 340.).

***Agropyron repens* (L.) P. Beauv.** (pirevina, pirika)

Pirevina spada u red vrlo opasnih biljnih vrsta koja se vrlo teško iskorijenjuje ukoliko se nađe na obradivim površinama u prvom redu iz razloga jer u tlu stvara vrlo dugu i razgranatu mrežu rizoma putem kojih se vrlo lako razmnožava vegetativnim putem. Iz pupova na nodijima rizoma pirevina razvija stabljike čija visina može doseći i 150 cm. Listovi su joj dugi, uski i plosnati, sivozelene do ljubičastoplave boje, dok su lisni rukavci goli i poluotvoreni, s ligulom koja je blago izdignuta i u obliku kragne.

Cvjetovi pirevine su skupljeni u kompaktnu složenu klas sastavljenu iz velikog broja klasića koji na sebi nose od 3 do 5 cvjetova. Pljevice cvjetova su vrlo duge i završavaju s kratkim osjima. Plod pirike je pšeno spljoštenog izgleda i s priljubljenim pljevicama, dužine je do 7 mm. Premda je korovska vrsta, pirevina ima veliku krmnu vrijednost, posebno ukoliko se ispaša i košnja obavlja prije perioda njene cvatnje (slika 341.).



Slika 340. *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Slika 341. *Agropyron repens* (L.) P. Beauv.
(slika 340. preuzeta sa: <https://www.pikist.com/free-photo-idrgf>, 341. preuzeta sa:
<https://nurserylive.com/products/agropyron-repens-plant>)

***Dactylis glomerata* L.** (ježevica, oštrica)

Ježevica je sastavni dio flore mnogih livada i pašnjaka, a zbog visoke krmne vrijednosti se i uzgaja. Obrazuje jake čvorove bokorenja iz kojih izbijaju stabljike visine od 60 do 120 cm. Vrlo čest slučaj je da stariji bokori podižu zemlju i prave humke pa su tereni na kojima se nalazi ježevica dosta neravni, što s gledišta pejzažne arhitekture nije poželjna osobina.

Korijen ježevice je vrlo razvijen i prodire u dubinu do 1.5 m, dok su listovi plavozelene boje, dugački do 40 cm, glatki i žljebastog oblika. Rukavci listova su plosnati i obavijaju stabljiku, a ligula je zašiljena i dužine do 4 mm. Cvjetovi ježevice su skupljeni u metličastu cvat na čijim etažama se poput klupka nalaze gusto zbijeni klasići. Svaki od njih u sebi sadrži od 2 do 4 cvijeta. Plod ježevice je pšeno žutosmeđe boje. Životni vijek ježevice je od 4 do 6 godina.

***Bromus inermis* Leyss.** (bezosni vlasen, krijes bez osi)

Bezosni vlasen je vrlo rasprostranjena biljna vrsta što se povezuje s njenom visokom tolerancijom na sušu i mraz, ali i s tipom bokorenja. Naime, ova biljna vrsta razvija vrlo dugačku i razgranatu podzemnu stabljiku (rizome) iz čijih pupova na brojnim nodijima izbijaju stabljike te se shodno tome vrlo lako rasprostire. S poljoprivrednog gledišta bezosni vlasen je vrlo vrijedna krmna kultura; može se koristiti za ishranu stoke u vidu ispaše, ali i u vidu sijena i silaže.

Korijen bezosnog vlasena je vrlo dobro razvijen i prodire u dubinu ispod 1 m, što značajno doprinosi razvoju ove biljke kako s gledišta njene stabilnosti tako i s gledišta akumuliranja vode i hranjiva. Stabljike su visine do 150 cm, a na sebi nose listove dugačke do 20 cm i širine oko 8 mm. Cvjetovi su u vršnom dijelu stabljike skupljeni u metličastu cvat koja je u vrijeme cvatnje raširena. Metlice na svojim etažama nose višecvjetne klasiće čiji cvjetovi nose pljevice ali ne i osje pa je po tome ova biljka i dobila naziv. Plod bezosnog vlasena je vrlo krupno i izduženo pšeno bez osja i s izraženim prugama duž ploda.

***Nardus stricta* L.** (tvrdača)

Ova biljna vrsta nastanjuje brdsko-planinske pašnjake i jako se rijetko nalazi u nizinskim područjima. Razvija vrlo zbijen čvor bokorenja iz kojih izbijaju izdanci visine obično do 20 cm. Izdanci su vrlo blizu jedni drugima usljed čega tvrdača formira zbijenu busenastu formu. Listovi tvrdače su vrlo uski, gotovo igličasti, svijetlo zelene boje i vrlo žilavi. Cvjetovi tvrdače su skupljeni u slabo razvijenu cvat metlicu tamno ljubičaste boje. Krmna vrijednost tvrdače nije velika, tako da se ova biljna vrste ne uzgaja zasebno niti u smjesama s ostalim travama.

***Agrostis alba* L.** (bijela rosulja)

Unutar ove vrste postoje dvije podvrste: *Agrostis alba* L. subsp. *gigantea* Roth (bijela robusna rosulja) i *Agrostis alba* L. subsp. *stolonifera* (puzajuća bijela rosulja) koje se u prvom redu razlikuju po visini stabljike. Druga bitna razlika između njih je što puzajuća bijela rosulja uz rizom tip bokorenja ima i dodatni stolona tip bokorenja, pa stoga ima i viši stupanj rasprostiranja.

Obje dvije podvrste se smatraju vrijednim krmnim kulturama, a za ishranu stoke se koriste u zelenom stanju (ispaša, kosidba) te u vidu sijena i silaže. Osim što je niža rastom, puzajuća bijela rosulja ima i kraće listove u odnosu na robusnu bijelu rosulju, no boja (svijetlo zelena) i oblik lista (kopljasti) im je isti. Cvat obje rosulje je metlica koja na svojim etažama nosi klasiće s cvjetovima bjeličastosive boje. Pljevice na cvjetovima su koritasto građene i na njima se nakuplja rosa, pa odatle i potječe naziv za ovu biljnu vrstu. Plod rosulje je sitno pšeno bjelkaste boje i izduženog jajolikog oblika koje je na vrhovima zašiljeno.

Pregled obrađenih taksona kritosjemenjača

Razred Magnoliopsida (Magnoliatae)

1. Podrazred Magnoliidae

1. Red Magnoliales

Porodica Magnoliaceae

Magnolia grandiflora L. (velecvjetna magnolija)

2. Red Laurales

Porodica Lauraceae

Cinnamomum zeylanicum Blume (cimet)

Laurus nobilis L. (lovor)

3. Red Piperales

Porodica Piperaceae

Peperomia obtusifolia A. Dietr. (peperomija)

Piper nigrum L. (papar, biber)

4. Red Aristolochiales

Porodica Aristolochiaceae

Aristolochia clematitis L. (vučja stopa)

Asarum europaeum L. (kopitnjak)

5. Red Ranunculales

Porodica Berberidaceae

Berberis vulgaris L. (obična žutika)

Mahonia aquifolium (Pursh) Nuttall. (mahonija)

Porodica Ranunculaceae

Clematis vitalba L. (obična pavit)

Helleborus odoratus Waldst. & Kit. (kukurijek)

Ranunculus acris L. (žabnjak, ljutić)

6. Red Papaverales

Porodica Papaveraceae

Chelidonium majus L. (rosopas)

Papaver rhoeas L. (poljski mak)

Papaver somniferum L. (opijumski mak)

Fumariaceae

Fumaria officinalis L. (dimnjača)

2. Podrazred Hammamelidae

1. Red Fagales

Porodica Fagaceae

Castanea sativa Mill. (pitomi kesten)

Porodica Betulaceae

Corylus avellana L. (lješnjak, lješnik)

2. Red Juglandales

Porodica Juglandaceae

Juglans regia L. (orah)

3. Red Urticales

Porodica Urticaceae

Urtica dioica L. (kopriva, prava kopriva)

Urtica urens L. (mala kopriva)

Porodica Cannabaceae

Cannabis sativa L. (industrijska konoplja)

Humulus lupulus L. (hmelj)

Porodica Moraceae

Ficus carica L. (smokva)

Morus alba L. (bijeli dud)

3. Podrazred Caryophyllidae

1. Red Caryophyllales

Porodica Caryophyllaceae

Dianthus caryophyllus L. (vrtni karanfil)

Saponaria officinalis L. (ljekovita sapunika)

Silene vulgaris (Moench.) Garcke. (pucavac)

Stellaria media (L.) Vill. (obična mišjakinja)

Porodica Chenopodiaceae

Atriplex patula L. (obična loboda)

Beta vulgaris L. var. *altissima* (šećerna repa)

Beta vulgaris L. var. *cicla* (blitva)

Beta vulgaris L. var. *rubra* (cvekla, cikla)

Chenopodium album L. (pepeljuga, bijela loboda)

Spinacia oleracea L. (špinat)

Porodica Amaranthaceae

Amaranthus caudatus L. (resasti štir, amarant)

Amaranthus retroflexus L. (štir)

2. Red Plumbaginales

Porodica Plumbaginaceae

Armeria alpina (DC.) Willd. (alpska armerija)

Armeria canescens (Host) Boiss. (babosvilka)

3. Red Polygonales

Porodica Polygonaceae

Fagopyrum esculentum Moench. (heljda)

Polygonum aviculare L. (ptičji dvornik)

Rumex crispus L. (obični štavelj)

Rumex obtusifolius L. (tupolisni štavelj)

4. Podrazred Dileniidae

1. Red Capparales

Porodica Brassicaceae

Armoracia rusticana Gaertn., Mey. et Scherb. (hren)
Brassica oleracea var. *botrytis* L. (karfiol, cvjetača)
Brassica oleracea var. *capitata* L. (kupus)
Brassica oleracea var. *gemmifera* L. (prokulica)
Brassica oleracea var. *gongylodes* L. (keleraba)
Brassica oleracea var. *italica* L. (brokula)
Brassica oleracea var. *sabauda* L. (kelj)
Raphanus sativus L. var. *radicula* (rotkvica)

2. Red Malvales

Porodica Malvaceae

Hibiscus esculentus L. (bamija)
Malva sylvestris L. (crni sljez, crni šljez)

3. Red Primulales

Porodica Primulaceae

Primula veris L. (pravi jaglac)
Primula vulgaris Huds. (rani jaglac)

4. Red Violales

Porodica Violaceae

Viola arvensis Murray (poljska ljubičica)
Viola odorata L. (mirisna ljubičica)
Viola tricolor L. (trobojna ljubičica)

Porodica Cucurbitaceae

Citrullus lanatus (Thunb.) Matsum. (lubenica)
Cucumis sativus L. (krastavac)
Cucurbita maxima Duchesne (velika bundeva)
Cucurbita pepo L. (obična bundeva)
Cyclanthera pedata (L.) Schrad. (divlji krastavac)

5. Podrazred Rosidae

1. Red Rosales

Porodica Rosaceae

Potporodica Spiroidae

Aruncus dioicus (Walter) Fernald (kozja brada)
Sibiraea laevigata (L.) Maxim. (hrvatska sibireja)
Spiraea bumalda Burv. (japanska suručica)
Spiraea media Schmidt. (dugolisna suručica)

Potporodica Rosoidae

Fragaria vesca L. (šumska jagoda)
Fragaria x ananassa Duchesne (vrtna jagoda)
Rosa canina L. (pasja ruža, šipurak)

Rubus fruticosus L. (obična kupina)

Rubus idaeus L. (malina)

Potporodica Prunoidae

Prunus amygdalus Batsch. (badem, bajam)

Prunus armeniaca L. (kajsija)

Prunus avium L. (trešnja)

Prunus cerasus L. (višnja)

Prunus domestica L. (šljiva)

Prunus persica (L.) Batsch. (breskva)

Potporodica Maloidae

Crataegus monogyna Jacq. (bijeli glog)

Crataegus oxyacantha L. (crveni glog)

Cydonia oblonga Mill. (dunja)

Malus domestica Borkh. (jabuka)

Malus sylvestris (L.) Mill. (šumska jabuka)

Mespilus germanica L. (mušmula)

Pyrus communis L. (kruška)

Pyrus pyrausta (L.) Burgsd. (divlja kruška)

2. Red Fabales

Porodica Fabaceae

Arachis hypogaea L. (kikiriki)

Cicer arietinum L. (slanutak)

Glycine max (L.) Merr. (soja)

Lens culinaris Medik. (leća)

Medicago sativa L. (lucerka)

Phaseolus vulgaris L. (grah)

Pisum sativum L. (grašak)

Robinia pseudoacacia L. (bagrem)

Styphnolobium japonicum (L.) Schott. (sofora)

Trifolium pratense L. (crvena djetelina)

Trifolium repens L. (bijela djetelina)

Vicia faba L. (bob)

Wisteria sinensis (Sims) A.P. de Cand. (glicinija)

3. Red Apiales

Porodica Apiaceae

Apium graveolens L. var. *dulce* (celer rebraš)

Apium graveolens L. var. *rapaceum* (celer korjenaš)

Apium graveolens L. var. *secalinum* (celer listaš)

Carum carvi L. (kim)

Daucus carota L. ssp. *carota* (divlja mrkva)

Daucus carota L. ssp. *sativa* (jestiva mrkva)

Foeniculum vulgare Mill. (komorač, koromač)

Petroselinum crispum (Mill.) Nym. (peršin)

Petroselinum segetum (L.) Koch. (kukuruzni peršin)

4. Red Euphorbiales

Porodica Euphorbiaceae

- Euphorbia cyparissias* L. (obična mlječika)
- Euphorbia helioscopia* L. (mlječika suncogled)
- Ricinus communis* L. (ricinus)

Porodica Buxaceae

- Buxus sempervives* L. (šimšir)

5. Red Geraniales

Porodica Geraniaceae

- Erodium cicutarium* (L.) L'Hér (kratkokljuni čapljan)
- Geranium macrorrhizum* L. (zdravac)
- Geranium phaeum* L. (smeđa iglica)
- Geranium robertianum* L. (pastirska iglica)
- Pelargonium peltatum* (L.) L'Hér (viseća pelargonija)
- Pelargonium zonale* (L.) L'Hér (pelargonija)

6. Podrazred Asteridae

1. Red Asterales

Porodica Asteraceae

Potporodica Asteroidae

- Achillea millefolium* L. (hajdučka trava, stolisnik)
- Ambrosia artemisiifolia* L. (ambrozija)
- Artemisia vulgaris* L. (obični pelin)
- Chrysanthemum parthenium* (L.) Bernh. (krizantema)
- Dahlia variabilis* (Willd.) Desf. (dalija)
- Helianthus annuus* L. (suncokret)
- Helianthus tuberosus* L. (čičoka)
- Matricaria chamomilla* L. (kamilica)

Potporodica Cichoroidae

- Cichorium intybus* L. (cikorija, konjogriz)
- Crepis biennis* L. (dvogodišnji dimak)
- Lactuca sativa* L. (salata)
- Taraxacum officinale* Web. (maslačak)
- Tragopogon pratensis* L. (livadna kozja brada)

2. Red Dipsacales

Porodica Caprifoliaceae

- Lonicera caprifolium* L. (prava kozja krv)
- Sambucus nigra* L. (crna zova, zova, bazga)
- Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake (bijeli biserak)
- Viburnum tinus* L. (veprika)

Porodica Dipsacaceae

- Dipsacus fullonum* L. (češljugovina)
- Knautia arvensis* (L.) Coult. (piskavica)
- Scabiosa atropurpurea* L. (udovičica)
- Succisa pratensis* Moench. (preskočica)

3. Red Lamiales

Porodica Lamiaceae

Ajuga reptans L. (puzava ivica)
Lamium purpureum L. (crvena mrtva kopriva)
Lavandula officinalis L. (lavanda)
Melissa officinalis L. (matičnjak, limun trava)
Mentha x piperita L. (ljuta nana, paprena metvica)
Ocimum basilicum L. (bosiljak)
Origanum vulgare L. (origano)
Rosmarinus officinalis L. (ruzmarin, ružmarin)
Salvia officinalis L. (kadulja)
Thymus sepyllum L. (majčina dušica)

Porodica Boraginaceae

Borago officinalis L. (borožina)
Symphytum officinale L. (gavez)

4. Red Scrophulariales

Porodica Scrophulariaceae

Digitalis purpurea L. (crveni naprstak)
Linaria vulgaris Mill. (lanilist)
Verbascum pulverulentum Vill. (prašnjava divizma)
Veronica persica L. (perzijska čestoslavica)

Porodica Oleaceae

Forsythia europaea Deg. & Bald. (forzicija)
Ligustrum vulgare L. (kalina)
Olea europaea L. (maslina)
Syringa vulgaris L. (jorgovan)

5. Red Solanales

Porodica Solanaceae

Atropa belladonna L. (velebilje)
Capsicum annuum L. (paprika)
Hyoscyamus niger L. (crna bunika)
Lycopersicon esculentum Mill. (paradajz, rajčica)
Nicotiana tabacum L. (duhan)
Solanum melongena L. (patlidžan)
Solanum tuberosum L. (krompir, krumpir)

Porodica Convolvulaceae

Convolvulus arvensis L. (poljski slak)
Ipomoea batatas (L.) Lam. (slatki krompir)

Razred Liliopsida (Liliatae)

1. Podrazred Liliidae

1. Red Liliales

Porodica Liliaceae

Allium cepa L. (crveni luk)

Allium porrum L. (poriluk, prasa)
Allium sativum L. (bijeli luk)
Asparagus officinalis L. (šparoga)
Convallaria majalis L. (đurđevak)
Hyacinthus orientalis L. (zumbul)
Lilium candidum L. (bijeli ljiljan)
Narcissus poeticus L. (bijeli narcis)
Scilla bifolia L. (dvolisni procjepak)
Tulipa gesneriana L. (tulipan, lala)

Porodica Iridaceae

Crocus sativus L. (šafran)
Freesia refracta (Jacquin) Klatt. (frezija)
Gladiolus hybridus Hort. (gladiola)
Iris germanica L. (obična perunika)

2. Red Orchidales

Porodica Orchidaceae

Anacamptis pyramidalis (L.) Rich. (vratizelja)
Cephalanthera rubra (L.) Rich. (crvena naglavica)
Gymnadenia conopsea (L.) R. Brown (vranjak)
Limodorum abortivum (L.) Sw. (ljubičasti šiljorep)
Orchis morio L. (mali kaćun)
Vanilla planifolia Andr. (vanilija)

2. Podrazred Commelinidae

1. Red Cyperales

Porodica Cyperaceae

Carex caryophyllea Latourr. (proljetni šaš)
Carex flacca Schreb. (sivozeleni šaš)
Carex pilosa Scop. (dlakavi šaš)
Cyperus esculentus L. (jestivi šilj)
Cyperus rotundus L. (okruglasti šilj)

Porodica Poaceae

Triticum aestivum L. (pšenica)
Oryza sativa L. (riža)
Zea mays L.
Hordeum vulgare L.
Secale cereale L. (raž)
Avena sativa L. (zob)
Sorghum vulgare L. (sirak)
Panicum miliaceum L. (proso)
Lolium perenne L. (engleski ljulj)
Arrhenatherum elatius (L.) P. Beauv. (francuski ljulj)
Poa pratensis L. (obična livadarka)
Poa annua L. (jednogodišnja livadarka)
Festuca pratensis Huds. (livadni vijuk)
Festuca rubra L. (crveni vijuk)

Phleum pratense L. (mačji repak)
Alopecurus pratensis L. (lisičji repak)
Cynodon dactylon (L.) Pers. (zubača)
Agropyron repens (L.) P. Beauv. (pirevina)
Dactylis glomerata L. (ježevica)
Bromus inermis Leyss. (bezosni vlasen)
Nardus stricta L. (tvrdača)
Agrostis alba L. (bijela rosulja)

Literatura

- Allaby M. (1992). The Concise Oxford dictionary of botany. Oxford University Press. Oxford.
- Anđelić M., Merkulov Lj. (1982). Praktikum iz anatomije i morfologije biljaka. II izdanje, Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu.
- Bačić T., Sabo M. (2006). Filogenetska sistematika stablašica (embriophyta - cormophyta). Prehrambeno-tehnološki fakultet, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku.
- Blaženčić J. (1979). Praktikum iz anatomije biljaka sa osnovama mikroskopske tehnike. Univerzitet u Beogradu. Naučna knjiga, Beograd.
- Cincović T., Čanak M., Kojić M. (1977). Botanika. Naučna knjiga, Beograd.
- Cronquist A. (1981). An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, New York.
- Ćulafić Lj., Nešković M., Konjević R. 2003. Fiziologija biljaka. NNK International, Beograd.
- Denfer D., Ziegler H. (1998). Botanika (morfologija i fiziologija). Školska knjiga, Zagreb.
- Domac R. (2002). Flora Hrvatske. Priručnik za određivanje bilja. Školska knjiga, Zagreb.
- Dubravec K. D. (1996). Botanika. Agronomski fakultet, Sveučilište u Zagrebu.
- Dubravec K. D., Dubravec I. (1998). Kultivirane biljne vrste Hrvatske i susjednih područja. Školska knjiga, Zagreb.
- Dubravec K. D., Dubravec I. (2001). Biljne vrste livada i pašnjaka. Školska knjiga, Zagreb.
- Fosket D. E. 1994. Plant Growth and Development: A Molecular Approach. Academic Press, San Diego.
- Franjić J., Škvorc Ž. (2014). Šumsko zeljasto bilje Hrvatske. Šumarski fakultet, Sveučilište u Zagrebu.
- Gadžo D., Đikić M., Jovović Z., Mijić A. (2017). Alternativni ratarski usjevi. Poljoprivredno-prehrambeni fakultet Univerziteta u Sarajevu, Sarajevo.
- Gennis R. 1989. Biomembranes: Molecular Structure and Function. Springer Verlag, New York.
- Hulina N. (1998.). Korovi. Školska knjiga, Zagreb.
- Igić R., Vukov D. (2000). Praktikum iz sistematike viših biljaka. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Janjatović V. (1994). Botanika. Naučna knjiga, Beograd.
- Knežević A., Stojanović S., Lazić D. (2007). Botanika - udžbenik za praktičnu nastavu. Poljoprivredni fakultet, Univerzitet u Novom Sadu.
- Knežević M. (2006). Atlas korovne, ruderalne i travnjačke flore. Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku.
- Kojić M. (1988). Botanika. Naučna knjiga, Beograd.
- Kojić M., Cincović T., Čanak M. (1976). Botanika. Naučna knjiga, Beograd.
- Kojić M., Pekić S., Dajić Z. (2001). Botanika. Romanov, Banja Luka.
- Kovačević V., Rastija M. (2014). Žitarice. Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku.
- Lazarević B., Poljak M. (2019). Fiziologija bilja. Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet, Zagreb.

- Mägdefrau K., Ehrendorfer F. (1997). Botanika: sistematika, evolucija i geobotanika. Školska knjiga, Zagreb.
- Martić I. (2000). Čovjek i ljekovito bilje. Školska knjiga, Zagreb.
- Mauseth J. D. (2003). Botany: an introduction to plant biology. 3rd Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts.
- Mišić Lj. (2006). Praktikum iz Botanike (interna skripta). Poljoprivredno - prehrambeni fakultet, Sarajevo.
- Mišić Lj., Lakušić R. (1990). Livadske biljke. Svjetlost, Sarajevo.
- Muminović Š. (1998). Proizvodnja ljekovitih i začinskih biljaka. Edicija Prirodom do zdravlja, Sarajevo.
- Nelson D. L., Cox M. M. (2005). Lehninger Principles of Biochemistry. W. H. Freeman and Company, New York.
- Nikolić Lj., Džigurski D., Ljevnaić-Mašić B. (2019). Praktikum iz botanike. Poljoprivredni fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Nikolić T. (2013). Sistematska botanika. Raznolikost i evolucija biljnog svijeta. Alfa, Zagreb.
- Nikolić T., Kovačić S. (2008). Flora Medvednice. Školska knjiga, Zagreb.
- Petković B., Marin P., Boža P. (1993). Praktikum iz sistematike viših biljaka. Nauka. Beograd.
- Petković B., Merkulov Lj., Duletić - Laušević S. (2005). Anatomija biljaka sa praktikumom. Beograd.
- Petković B., Merkulov Lj., Duletić - Laušević S. (2005). Morfologija biljaka sa praktikumom. Beograd.
- Pevalak - Kozlina B. (2003). Fiziologija bilja. Profil International d.d. Zagreb.
- Pevalak - Kozlina B. 2003. Fiziologija bilja. Profil, Zagreb.
- Randelović V., Jušković M., Zlatković B. (2006). Praktikum iz botanike 1 - Anatomija i morfologija biljaka. Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Nišu.
- Rašić S. (2017). Poljoprivredna botanika - skripta. Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku.
- Rogošić J. (201.). Bilinar cvjetnjača hrvatske flore s ključem za određivanje bilja. Sveučilište u Zadru.
- Samardić I., Galić I. (2018). Orhideje Požeške kotline i gorja. Javna ustanova za upravljanje zaštićenim područjem Požeško-slavonske županije, Gradska tiskara Osijek, Osijek.
- Skender A. (1990). Fitocenologija u spontanim i antropogenim ekosistemima. Sveučilište u Osijeku, Poljoprivredni fakultet u Osijeku.
- Skender A., Ivezić M. (1997). Imenik korovne, ruderalne, travnjačke, močvarne, vodene i nizinske šumske flore Hrvatske. Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku.
- Solomon E. P., Berg L. R., Martin D. W. (2011). Biology (9th ed.), Belmont.
- Stojanović S., Crnčević S., Knežević A., Pekanović V., Vučković M. (1995). Praktikum iz botanike. Poljoprivredni fakultet, Univerzitet u Novom Sadu.
- Stojanović S., Knežević A., Džigurski D., Nikolić Lj. (2009): Botanika - udžbenik praktične nastave. Poljoprivredni fakultet, Univerzitet u Novom Sadu.
- Šarić T. (1996). Atlas korova. Svjetlost, Pedagoški zavod, Sarajevo.
- Šarić T., Đalović I., Đikić M. (2010) Opšte ratarstvo - Praktikum, Univerzitet u Sarajevu, Zadrugar, Sarajevo.
- Šarić T., Đikić M., Gadžo D. (1997). Dvije žetve godišnje. Zadrugar, Sarajevo.
- Šilić Č. (1988). Endemične biljke. Svjetlost, Sarajevo.

- Škvorc Ž., Sever K., Franjić J. (2013). Fiziologija šumskoga drveća (interna skripta), Šumarski fakultet, Zagreb.
- Štefanić E. (2005). Priručnik za vježbe iz agrobotanike. Poljoprivredni fakultet Sveučilišta J.J. Strossmayera, Osijek.
- Takhtajan A. (2009): Flowering Plants. 2nd Edition. Springer.
- Tatić B. i Blečić V. (1996). Sistematika i filogenija viših biljaka. Zavod za udžbenike i nastavna sredstva, Beograd.
- Tatić B. i Petković B. (1991). Morfologija biljaka. Naučna knjiga, Beograd.
- Trinajstić I. (1978). Anatomija bilja (interna skripta). Šumarski fakultet, Zagreb.
- Vukadinović V., Vukadinović V. (2011). Ishrana bilja. Osijek, Hrvatska, Poljoprivredni fakultet u Osijeku.