

DRAGAN ŠKOBIĆ
ANITA DEDIĆ

FOTOAUTOTROFNI ORGANIZMI

GRAĐA I FUNKCIJA



2024.

**FOTOAUTOTROFNI ORGANIZMI,
GRAĐA I FUNKCIJA**

Nakladnik:

Sveučilište u Mostaru



Za nakladnika:

prof. dr. sc. Zoran Tomić, rektor

Urednik:

Dragan Škobić

Recenzenti:

Dr.sc. Jozo Rogošić, red.prof.

Dr.sc. Svjetlana Stanić-Koštroman, red.prof.

Dr.sc. Slavica Pavlović, izv.prof

Grafička priprema:

SUM DESIGN

Oblikovanje naslovnice:

Gordan Zovko

Lektura:

Jozefina Knezović, prof.

Tisak:

Sveučilišna tiskara PRESSUM

Naklada:

100 primjeraka

ISBN 978-9925-300-06-1

CIP zapis dostupan je u računalnome katalogu Nacionalne i sveučilišne
knjižnice.....pod brojem.....

**DRAGAN ŠKOBIĆ
ANITA DEDIĆ**

FOTOAUTOTROFNI ORGANIZMI, GRAĐA I FUNKCIJA



MOSTAR, 2024. GODINA

KAZALO

1. UVOD.....	7
1.1. Biologija i područja biologije	7
1.2. Stanična građa živih bića i metabolizam	8
1.3. Rast i razvoj.....	9
1.4. Razmnožavanje.....	10
1.5. Tipovi organizacije u živom svijetu	11
1.6. Podjela živog svijeta.....	13
1.7. Povijesni pregled podjele živog svijeta	14
1.8. Biološka raznolikost	16
2. FOTOAUTOTROFNI ORGANIZMI.....	17
2.1. Cijanobakterije	17
2.2. Fotosinteza biljaka	21
3. ALGE.....	22
3.1. Endosimbiotska teorija i porijeklo nastanka algi	22
3.2. Pigmenti algi.....	23
3.3. Rezervne tvari algi	23
3.4. Omotači i stanična stijenka algi.....	24
3.5. Razmnožavanje algi	25
3.6. Ishrana algi	27
3.7. Morfološka organizacija algi	28

4. BILJKE	32
4.1. Povijest i prilagodbe kopnenih biljaka.....	33
4.2. Mahovine (<i>Bryophyta</i>)	37
4.3. Paprati (<i>Monilophyta</i>)	44
5. GRAĐA I FUNKCIJA BILJAKA.....	60
5.1. Strukturalno i funkcionalno ustrojstvo	60
5.2. Ishrana i transport tvari.....	93
5.3. Razmnožavanje.....	104
6. LITERATURA.....	109
7. IZVORI SLIKA I ILUSTRACIJA.....	111

1. UVOD

1.1. Biologija i područja biologije

Biologija (grč. *bios*-život i *logos*-govor, znanost) je **prirodna** znanost koja proučava svojstva i ponašanje organizama, njihov rast, razvoj i razmnožavanje u prostoru i vremenu, interakcije između različitih vrsta te odnose organizama sa okolišem. Biologija proučava život i odlike života te je podijeljena u zasebne grane ili područja zbog lakšeg proučavanja. Postoje brojna područja biologije od kojih ćemo navesti neka s kraćim opisom:

- **citologija** – grana biologije koja se bavi građom i funkcijom stanice kao osnovnom jedinicom žive tvari
- **histologija** – proučava strukturu, sastav i građu biljnog ili životinjskog tkiva te njezine posebne funkcije
- **anatomija** – proučava oblik i građu organizma
- **fiziologija** – proučava životne procese u organizmu i funkcioniranje organizama
- **embriologija** – grana biologije koja proučava razvoj zametka ili embrija od njegovog začetka u oplodenoj jajnoj stanici do obrazovanja organa i funkcija karakterističnih za određenu jedinku
- **filogenija** – proučava razvoj živog svijeta kroz povijest Zemlje
- **sistematika** – grana biologije koja proučava raznolikost organizama, njihove međusobne odnose te ih svrstava u odgovarajuće srodstvene skupine
- **genetika** – istražuje nasljeđivanje i raznolikost genetičkih informacija
- **konzervacijska biologija** – grana biologije koja se bavi proučavanjem i zaštitom biološke raznolikosti
- **evolucija** – proučava razvoj života na Zemlji od jednostavnih prema složenijim organizmima i organizacijskim skupinama
- **molekularna biologija** – proučava svojstva molekula u stanici i njihove međusobne reakcije

- **ekologija** – proučava odnose među organizmima i njihove odnose prema okolišu
- **mikrobiologija** – proučava najsitnije životne oblike ili mikroorganizme u koje uključujemo bakterije, gljive, praživotinje i viruse
- **botanika** – grana biologije koja proučava biljni svijet s različitih aspekata
- **zoologija** – grana biologije koja proučava životinjski svijet te uzajamne odnose životinja i okoliša, rasprostranjenost te njihovo klasificiranje i podrijetlo
- **protistologija** – proučava jednostanične eukariotske organizme, odnosno carstvo Protista

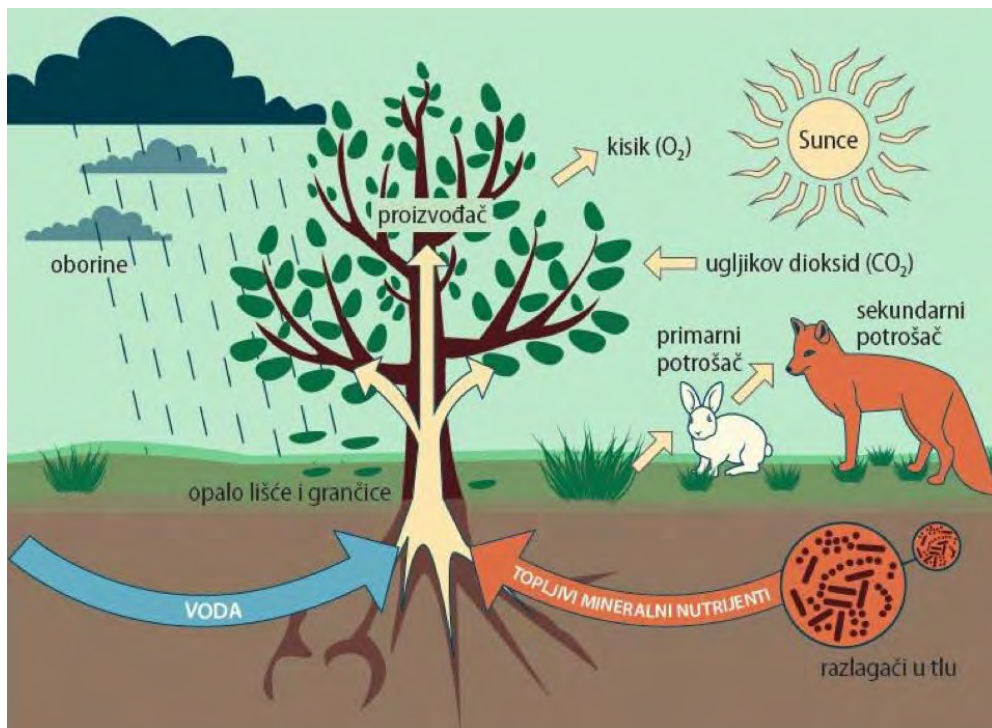
1.2. Stanična građa živih bića i metabolizam

Jedna od glavnih značajki života jeste stanična građa. Sva živa bića sastoje se od stanica kao osnovnih funkcionalnih jedinica živih bića. Stanica predstavlja osnovnu jedinicu života, a svaki organizam sastoji se od jedne (jednostanični organizmi) ili više stanica (višestanični organizmi). Svaka stanica sastoji se od stanične membrane koja odvaja vodu, razne biomolekule i ostale stanične dijelove od okoliša. One izgrađuju sve dijelove organizma. Stanice u organizmima, osobito u višestaničnim, međusobno surađuju u svrhu održanja organizma u životu.

Stanice imaju sposobnost reprodukcije, zahvaljujući genetičkoj informaciji zapisanoj u DNK molekuli. Uništavanjem stanice uništava se život budući da stanični dijelovi ne mogu funkcionirati samostalno izvan stanične organizacije. Kod višestaničnih organizama (biljke, gljive, životinje) stanice s istovrsnom funkcijom se udružuju u tkiva. Više tkiva tvori organe, a organi sa sličnom zadaćom se povezuju u organske sustave. Organski sustavi integrirani su u organizam ili jedinku.

Živi organizam je neraskidivo povezan s okolišem jer iz njega dobiva sve potrebno za svoje održanje. Sve stanice u organizmu iskorištavaju hranu kao izvor energije i tvari preko brojnih, složenih i integriranih reakcija koje nazivamo zajedničkim imenom metabolizam.

Na temelju metaboličkih reakcija živa bića možemo podijeliti na proizvođače, potrošače i razlagače (slika 1.1.). Proizvođači sintetiziraju organske tvari iz jednostavnijih tvari koristeći energiju iz okoliša. Oni se još nazivaju i autotrofni organizmi jer proizvode hranu od jednostavnih tvari i energije iz okoliša.



Slika 1.1 Izmjena tvari i energije s okolišem

Najpoznatiji i najprisutniji proizvođači su biljke, alge i fotoautotrofni mikroorganizmi koji koriste sunčevu energiju u sintezi organskih tvari. Nasuprot njima, potrošači se hrane organskim tvarima koji su sintetizirali proizvođači. Nazivamo ih još i heterotrofnim organizmima. Oni koriste kemijsku energiju pohranjenu u kemijskim vezama organskih spojeva koje su sintetizirali proizvođači. U ovu skupinu ubrajamo životinje i neke biljke.

Kao posebnu grupu heterotrofnih organizama izdvajamo razlagače koji koriste energiju i hranjive tvari iz otpada ili mrtvih organizama. U ovu skupinu ubrajamo gljive i većinu bakterija.

1.3. Rast i razvoj

Sva živa bića rastu i razvijaju se te čine jedan od temeljnih procesa u živom svijetu. Međutim, u živom svijetu rast i razvoj su promjene u određenom organizmu u različitim aspektima.

Rast predstavlja povećanje volumena organizma i njegovih dijelova kroz vrijeme i povezan je s procesom razvoja koji se ogleda u svim kvalitativnim promjenama

1.7. Povijesni pregled podjele živog svijeta

Prvu sistematiku živog svijeta dao je C. Linnaeus 1735. godine, u kojoj je živi svijet podijeljen na carstvo biljaka **Plantae** i carstvo životinja **Animalia**. Osnova ove podjele je različita anatomska i morfološka građa te način života biljaka i životinja. Razliku između biljaka i životinja su omogućili kasniji citološki i biokemijski podaci što je ujedno omogućilo i bolje poznavanje živog svijeta te otkrilo nove razlike postojećih grupa, ali i nove grupe organizama. Tako su prokariotski mikroorganizmi i jednostanični eukarioti svrstani u carstvo biljaka ili životinja u ovisnosti od prisustva pigmenta, kretanja i sl.

Već sredinom 20. stoljeća postalo je jasno da navedena klasifikacija s dva carstva ne može dovoljno precizno obuhvatiti sličnosti, odnosno razlike između grupa organizama, te se broj carstava počeo povećavati.

Najprije su J. Hogg i E. Haeckel 1861. godine uveli **carstvo protista** (*Protoctista/Protista*), unutar kojeg su obuhvatili oblike na organizacijskom stupnju jedne stanice. U carstvo su svrstali jednostanične oblike i organizme bez pravih tkiva, za koje je bilo teško odrediti pripadaju li biljkama ili životinjama. S razvojem tehnika mikroskopiranja i stanične biologije uočeno je da bakterije imaju drugačiju građu stanice od ostalih organizama. Stoga, H.F. Copeland 1938. godine izdvaja bakterije u **carstvo monera** (*Monera*).

Posljednje je izdvojeno **carstvo gljiva** (*Fungi*), i to iz carstva biljaka zahvaljujući radu R. H. Whittakera, 1963. godine. Time je kreiran sustav od **pet carstava**, i to Monera, Protista, Plantae, Fungi i Animalia. Osnova ove podjele je bila nivo organizacije i način ishrane.

Dopune ovoj sistematici su dali mnogi znanstvenici od kojih je važno istaći prepoznavanje taksona **domena** (ili empire) višeg od ranga carstva, zasnovanog na planu građe i molekularnim podacima. Molekularni podaci su od 90-ih godina postali osnovno mjerilo zajedničkog filogenetskog porijekla.

Prepoznati su **domeni Archaea, Bacteria i Eucarya**, što je rezultiralo podjelom Monera na dva carstva (Woese i sur. 1990). Tako je dobiven široko prihvaćen sistem od **šest carstava**: Archaea, Bacteria, Protista, Plantae, Fungi i Animalia.

Organizmi koji pripadaju pojedinim domenama, jedinstveni su u svome strukturalnom i funkcionalnom ustrojstvu. Međutim, imaju također i manje ili više zajedničkih svojstava, s obzirom da su sve tri domene imale zajedničkog pretka.

Zajedničko svojstvo **domena Archaea i Bacteria** je njihovo jednostavno stanično ustrojstvo, odnosno prokariotska stanica, bez oformljene jezgre i bez razvijenog sustava unutrašnjih membrana (endomembranski sustav). Pored toga, značajke prokariota su i 70S ribosomi, prisustvo plazmida i organizacija DNK u formi opero-

na (seta gena koji vrše neku zajedničku funkciju i koji se prepisuju kao jedinstvena iRNK). Razlike između ovih pripadnika prokariota, kao i eukariota, prikazane su u tablici 1.

Tablica 1. Razlike između tri domene života

ZNAČAJKE	BACTERIA	ARCHEA	EUKARYA
Organizacija stanica	Prokariotska	Prokariotska	Eukariotska
Jezgra i organele	Nema	Nema	Ima
Ribosomi	70S	70 S	80S
Stanična stijenka	Peptidoglikan	Pseudomurein	Celuloza ili hitin
Membranski lipidi	Negranati estarska veza	Granati etarska veza	Negranati estarska veza
Prva tRNA u ribosomu nosi	Formil metionin	Metionin	Metionin
Operon	Prisutni	Prisutni	Odsutni
Plazmidi	Prisutni	Prisutni	Odsutni (rijetko kod kvasca)
DNK polimeraze	Jedna	Nekoliko	Tri
Mogućnost fiksacije dušika	Da	Da	NE
Fotosinteza preko klorofila	Da	Ne	Da

Osim razlika u građi ribosomalne RNA temeljem čega su razdvojeni, predstavnici ovih dviju domena međusobno se razlikuju i građom stanične membrane, građom stanične stijenke, te načinom života. Naime, pripadnici domene Archaea prilagođeni su na život u ekstremnim staništima (visoke temperature, povišen ili snižen pH, visok salinitet i dr.), koja u pravilu nisu pogodna za predstavnike domena Bacteria i Eukarya. Nastanjivanje ovakvih tipova staništa omogućeno je specifično građenom staničnom membranom arheja, s razgranatim lipidnim molekulama, kojih nema u staničnoj membrani pravih bakterija i eukariota. Molekularni podaci ukazuju na bližu srodnost domene Archaea s domenom Eukarya, u odnosu na eubakterije.

Domena Eukarya obuhvaća nestanične, ali i višestanične oblike, s razvijenim sustavom unutrašnjih membrana. Pripadaju im protisti (jednostanični i kolonijalni mikroorganizmi), biljke (višestanični fotosintetički eukarioti), gljive (jednostanični i višestanični heterotrofi) i životinje (višestanični heterotrofni eukarioti).

2. FOTOAUTOTROFNI ORGANIZMI

Fotoautotrofni organizmi (fotoautotrofi-cijanobakterije, alge, biljke) su o svjetlu ovisni organizmi, odnosno organizmi koji sintetiziraju organske spojeve koristeći Sunčevu energiju. Ovaj proces se naziva fotosinteza, a predstavlja biokemijski proces kojim se od ugljikova dioksida i vode proizvode ugljikohidrati, uz utrošak svjetlosne energije i oslobađanje kisika.

Za proces fotosinteze nužan je zeleni pigment **klorofil** koji apsorbira energiju u području vidljive svjetlosti, i to za klorofil *a* (420-670nm) te klorofil *b* (460-630nm).

Proces fotosinteze se može podijeliti u dvije grupe reakcija. Prvu grupu reakcija čine reakcije ovisne o svjetlosti (svjetlosne reakcije) u kojima se oksidira voda i otpušta kisik, kao sporedni produkt reakcije, dok drugu grupu reakcija čine reakcije tame ili Calvinov ciklus u kojima se reducira ugljikov dioksid.

Fotoautotrofni organizmi (cijanobakterije, alge, biljke) se odlikuju fotosintetičkim aparatom zahvaljujući kojem mogu da vrše oksigenu fotosintezu. Međutim, neke od njih posjeduju i značajke svojstvene životinjama, kao što su pokretljivost i heterotrofni način ishrane, kao npr. svjetleći bičaši ili dinoflagellata.

Kao primarni proizvođači organske materije, cijanobakterije i alge su prva karika u lancima ishrane u različitim ekosustavima koje naseljavaju. Naseljavaju sva vodena i vlažna kopnena staništa na Zemlji. Neke obitavaju kao slobodno plivajući organizmi (fitoplankton), a drugi kao pričvršćeni na anorgansku ili organsku podlogu (perifiton, fitobentos).

2.1. Cijanobakterije

Cijanobakterije su vrlo raznolika skupina fotosintetskih prokariotskih organizama koji pripadaju carstvu Bacteria i jedni su od najrasprostranjenijih organizama na Zemlji. Trenutačno cijanobakterije broje 1468 opisanih vrsta, 374 roda, 56 porodica te osam redova.

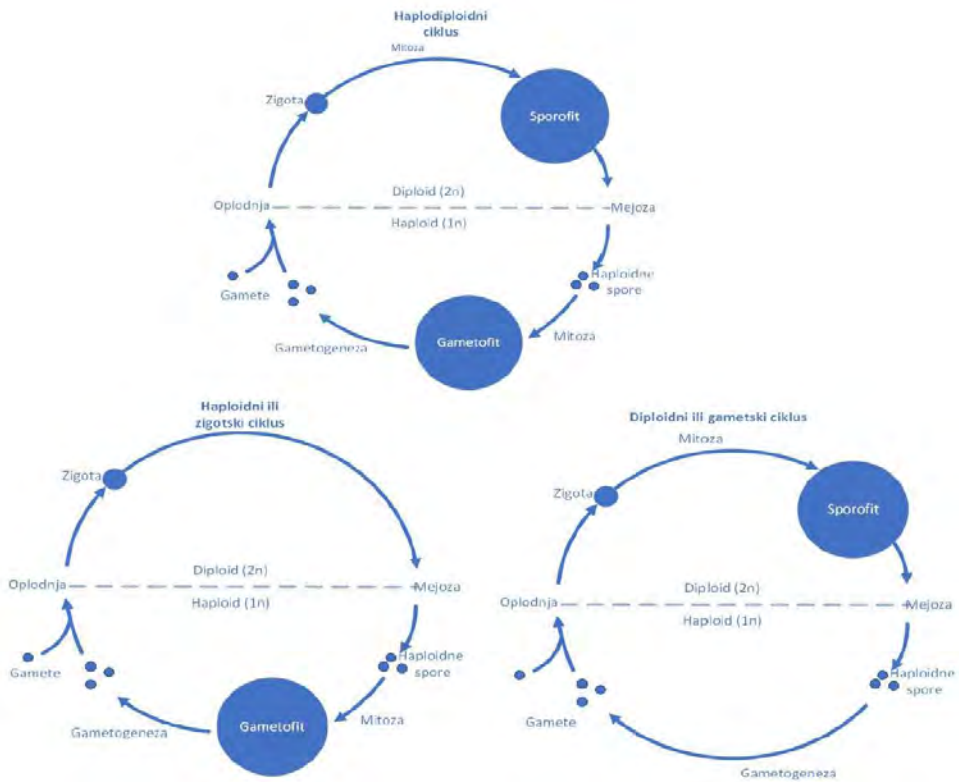
Smatra se da su evoluirale tokom ranog predkambrijskog doba (starost im se procjenjuje na oko 2,5-2,8 milijardi godina), kada su bili izloženi ekstremnim uvjetima

3. ALGE

3.1. Endosimbiotska teorija i porijeklo nastanka algi

Alge su veoma heterogena grupa organizma koji nemaju jednog zajedničkog pretka, pa prema tome za njih kažemo da imaju polifiletičko porijeklo. Termin „alga“ se ne odnosi na srodstveno bliske oblike, već obuhvaća organizme koji imaju određene zajedničke funkcionalne značajke i način života. Ranije su alge obuhvaćale i cijanobakterije, no u novije vrijeme algama pripadaju samo eukariotski oblici. Mogu biti jednostanični, kolonijalni, nitasti ili višestanični oblici. Neki predstavnici imaju i složenu građu pri čemu nalikuju biljkama no nedostaju im biljne rasplodne strukture.

Taksonomija im se temelji na morfološkim značajkama među kojima kao najvažnije su građa plastida i tip fotosintetskih pigmenata. Građa plastida uvjetovana je njihovim evolucijskim razvojem, odnosno jesu li nastali procesom primarne ili sekundarne (nekad i tercijarne) endosimbioze. Pojava prvih eukariotskih algi, odnosno prvih eukariotskih fotosintetskih organizama su bitna stavka za razvoj života kakvog danas poznajemo, a teorija o nastanku eukariotskih stanica je tzv. endosimbiontska teorija. Promatrajući građu mitohondrija i kloroplasta eukariota (*organele koje su vanjskom membranom odvojene od ostatka citoplazme; unutrašnja membrana im je izborana i enzimski veoma aktivna; imaju kružnu DNK-a koja je slična DNK-a prokariotske stanice; imaju ribosome tipa 70 S - također značajka za prokariote*) uočava se velika sličnost između ovih organela i klasične prokariotske stanice. Uzevši u obzir da su prokariotske stanice manje od eukariotskih (*da im veličina odgovara veličini ove dvije organele*), kao i da se i kloroplasti i mitohondrije dijele nezavisno od diobe same stanice na osnovu informacija sadržanih u njihovoj kružnoj DNK, dolazi se do zaključka da su ključne organele eukariota nastale simbiozom različitih prokariota. Pretpostavlja se da su veće prokariotske stanice fagocitirale sitnije prokariote, koji su zatim nastavili samostalno funkcionirati unutar veće stanice uz obostranu korist. Vremenom su simbionti razvili međusobnu zavisnost i više nisu mogli samostalno funkcionirati. Na osnovu rezultata molekularnih analiza se smatra da je prvo došlo do nastanka mitohondrija i to ingestijom bakterija sličnih današnjim rikecijama, dok su plastidi nastali ingestijom fotosintetskih cijanobakterija. Pritom se uočavaju tri različite evolucijske grane kojima su



Slika 3.1. Shema životnog ciklusa.

Haplo-diplontsku izmjenu generacija karakterizira mitotička dioba u diploidnoj zigoti i haploidnim mejotičkim sporama, koje proizvode različite i ponekad slobodno živuće sporofite i gametofite.

Diploidna zigota odmah prolazi mejozu u haplontskom životnom ciklusu, gdje mitotičkom diobom nastaju haploidne spore kao velika multistanična jedinka, ili više jednostaničnih haploidnih stanica. Diploidna zigota u organizmima s diplontskim životnim ciklusom mitotički proizvodi višestaničnu jedinku ili više jednostaničnih diploidnih stanica. Neke diploidne stanice diplontskih organizama, mejotičkom diobom, stvaraju haploidne stanice, koje se izravno diferenciraju u gamete.

3.6. Ishrana algi

Alge su uglavnom fotoautotrofni organizmi koji obavljaju proces fotosinteze. Međutim, neke alge mogu u ishrani koristiti i već proizvedene organske tvari, tj. imaju sposobnost i autotrofnog i heterotrofnog načina ishrane. Takav način ishrane se naziva

miksotrofna ishrana. Rijetki su predstavnici algi koji ne posjeduju klorofil te se hrane isključivo heterotrofno. Heterotrofija je kod njih naknadno stečena značajka.

Prema načinu ishrane alge se mogu podijeliti u četiri osnovne grupe:

- 1. Obligatno fototrofne alge:** Primarni način ishrane im je fototrofija bez koje ne mogu funkcionirati i u ovu grupu spada najveći broj algi i cijanobakterija.
- 2. Obligatne miksotrofne alge:** Primarni način ishrane im je fototrofija uz obavezno korištenje organskog izvora ugljika. U procesima fagotrofije ili osmotrofije osiguravaju tvari neophodne za rast. Tipičan predstavnik miksotrofnih algi je *Euglena gracilis*.
- 3. Obligatno heterotrofne alge:** Heterotrofi koji koriste organsku materiju kao glavni izvor ugljika i ne vrše proces fotosinteze. U ovu grupu spadaju neki predstavnici euglenoidnih algi kao što je *Peranema*.
- 4. Fakultativno fototrofne/heterotrofne:** Mogu podjednako dobro rasti kao fototrofi i kao heterotrofi, odnosno mogu u ovisnosti od potreba i dostupnosti nutrijenata prijeći sa jednog na drugi tip ishrane. U ovu grupu spadaju neki predstavnici klase Dinoflagellata.

3.7. Morfološka organizacija algi

Vegetativno tijelo algi se naziva **talus** (grč. *thallus* – zeleni izdanak). Talus može da se razlikuje u pogledu veličine, oblika i stupnja morfološke organizacije. Postoji veliki broj algi (**mikroalgi**) čija veličina talusa ne prelazi 1 mm, ali i tzv. **makroalge** čiji talus može dostizati i do 100 metara dužine. Iako **višestanični talus** morfološki slični na biljke, on **nikada nema diferencirana prava tkiva i organe**. U pogledu složenosti građe algi, sve imaju jedan od sljedećih tipova morfološke organizacije: jednostanični, kolonijalni, kapsalni, sifonalni i višestanični tip.

3.7.1. Jednostanični tip morfološke organizacije

Alge s jednostaničnim tipom morfološke organizacije imaju talus koji se sastoji od jedne stanice. U ovisnosti od sposobnosti i načina kretanja one se dijele u tri grupe:

Monadne alge imaju jednostanični talus koji se aktivno kreće pomoću bičeva. Tako su npr. građeni euglenoidne alge *Euglena* i *Phacus*, dinoflagellate *Ceratium* i *Peridinium*, zelena alga *Chlamydomonas* itd. Predstavnici na monadnom stupnju morfološke organizacije se nalaze u većini odjela algi.

Rizopodijalne alge imaju jednostanični talus koji se aktivno kreće pomoću izraštaja rizopodija. Nemaju čvrstu staničnu stijenu pa im je talus promjenljivog obli-

ka. Tako su npr. građeni zlatna alga *Chrysamoeba* i dinoflagellata *Dinamoebidium*.

Kokoidne alge imaju jednostanični talus bez lokomotornih organela. Ipak ne možemo reći da su u potpunosti nepokretni. Alge kremenjašice kao što su *Navicula*, *Diatoma* i *Pinullaria* imaju sposobnost kretanja ispuštanjem sluzi kroz pukotinu na teci, a nemaju posebno diferencirane lokomotorne strukture.

3.7.2. Kolonijalni tip morfološke organizacije

Alge s kolonijalnim tipom morfološke organizacije imaju talus izgrađen iz manjeg ili većeg broja stanica koje funkcioniraju samostalno i nezavisno. Talus nastaje tako što se stanice nakon diobe ne udaljavaju, nego nastavljaju da žive u zajednici. Kolonije kod kojih se broj stanica u okviru kolonije mijenja tokom njenog životnog vijeka se nazivaju **kolonije otvorenog tipa**. Stanice su međusobno povezane nestabilnim vezama i formiraju strukture različitog oblika i veličine. Predstavnici ovakvog tipa su najčešće alge kremenjašice. Alge s kolonijalnim tipom morfološke organizacije čiji je broj stanica unutar kolonije stalno isti (do naredne reproduktivne faze) predstavljaju **kolonije zatvorenog tipa** i nazivaju se još i **cenobije**. Cenobijalne alge su npr. zelene alge *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Gonium* itd. Kolonija može biti izgrađena iz stanica koje su morfološki i funkcionalno jednake i takve otvorene kolonije i cenobije se označavaju kao **monomorfne**. Ako je kolonija ili cenobija izgrađena iz stanica koje su međusobno morfološki i funkcionalno različite, ona se naziva **polimorfna kolonija**. Njihove periferne stanice imaju izraštaje pomoću kojih se povećava površina kolonije čime se sprječava njeno tonjenje u vodi, dok su stanice u središnjem dijelu kolonije bez izraštaja. Zelena alga *Volvox* takođe predstavlja polimorfnu koloniju jer stanice koje se nalaze na periferiji sadrže bičeve pomoću kojih se kolonija kreće. Kolonije i cenobije dakle mogu biti i pokretne ili nepokretne.

3.7.3. Kapsalni tip morfološke organizacije

Alge s kapsalnim tipom morfološke organizacije imaju talus izgrađen iz nepokretnih grupacija stanica koje su raspoređene unutar sluzave, želatinozne mase. Na ovaj način je građena zelena alga *Tetraspora*.

3.7.4. Sifonalni tip morfološke organizacije

Alge sa sifonalnim tipom morfološke organizacije imaju talus izgrađen iz jedne stanice, bez obzira na njegovu veličinu i morfološku diferenciranost. Talus može biti u obliku mjehura, filamentozan, odnosno končast, listast pa čak i kormoidan, veličine i nekoliko desetina centimetara, ali nije podijeljen na stanice. Ima staničnu

stijenku i citoplazmu s velikim brojem jezgara i takvu građu talusa nazivamo **cenocitnom**. Pregrade se formiraju samo u slučaju povreda ili prilikom obrazovanja reproduktivnih struktura. Sifonalni tip morfološke organizacije ima npr. slatkovodna zeleno-žuta alga *Vaucheria*. Ovako građene alge su daleko brojnije u morskoj sredini, naročito među zelenim algama (*Codium*, *Acetabularia*, *Halimeda* i druge). **Ovaj tip morfološke organizacije predstavlja slijepu granu evolucije.**

Specifičan tip talusa predstavlja **sifonokladalni** tip koji se javlja isključivo kod zelenih algi. Sastoji se od većeg broja višestaničnih dijelova koji nastaju razdvojenim diobama sifonalnog talusa. Takav talus ima zelena alga roda *Cladophora*.

3.7.5. Višestanični tip morfološke organizacije

Višestanične alge se, u zavisnosti od složenosti morfološke organizacije, mogu podijeliti u nekoliko grupa: trihalne, heterotrihalne, pseudoparenhimatične i parenhimatične.

Trihalni (filamentozni ili končasti) tip predstavlja jednostavno građen višestanični talus. Trihom se sastoji od većeg broja stanica raspoređenih u nizu nastalih transferzalnim diobama. Može biti nerazgranat ili razgranat, pričvršćen za podlogu ili slobodnoplivajući. Nerazgranat trihom imamo kod zelenih algi iz rodova *Spirogyra*, *Ulothrix* i *Zygnema*, a razgranat trihom kod crvene alge roda *Batrachospermum*. Ako su sve stanice u trihomu morfološki i funkcionalno jednake, takav trihom se označava kao **homocitan**, a ako trihom sadrži dva ili više različitih tipova stanica, označava se kao **heterocitan**. Heterocitni trihomi su vrlo često polarizirani, što znači da se na njima razlikuje bazalni i vršni dio.

Heterotrihalni talus je složeniji tip filamentoznog talusa koji je nastao kao posljedica njegove funkcionalne diferencijacije. Čine ga dva sustava filamenata odnosno končića. Jedan niz je postavljen horizontalno, naliježe na podlogu i njegova funkcija je pričvršćivanje za podlogu. Drugi filamenti (končići) rastu uspravno i na njima se obrazuju strukture za razmnožavanje. Daljim usložnjavanjem nastali su parenhimatični i pseudoparenhimatični tipovi talusa.

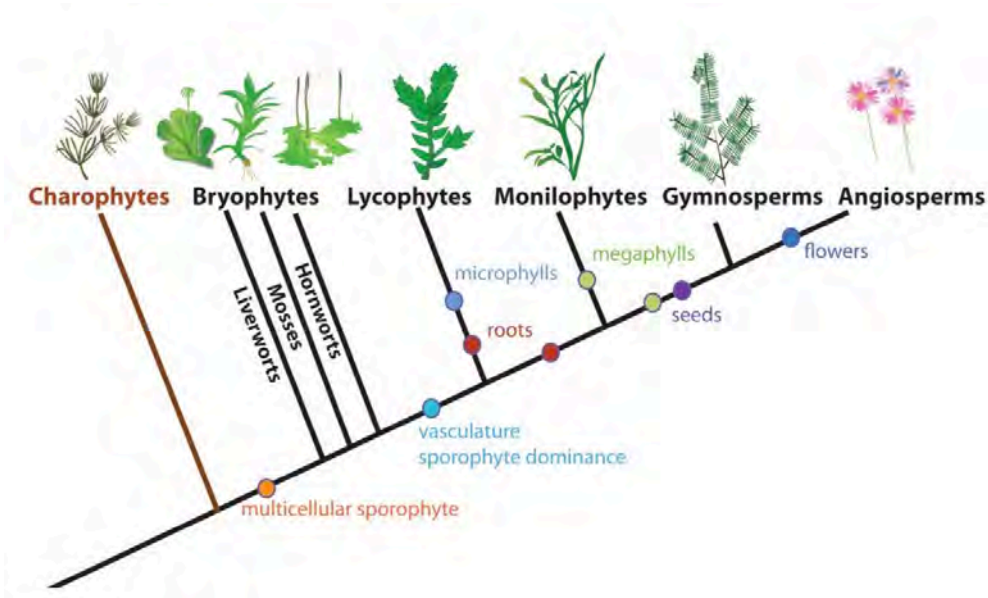
Pseudoparenhimatični tip talusa nastaje preplitanjem i srastanjem razgranatih filamenata (konaca) koji su uronjeni u sluzavi omotač što dovodi do nastanka tzv. lažnih tkiva. Kod složenijih oblika dolazi do obrazovanja glavne osi talusa sa koje polaze bočni ogranci. Centralnu os čine paralelno postavljene niti koje su grupirane u središnji snopić. Sa središnjeg snopića polaze bočne grane koje se morfološki razlikuju i imaju ograničen rast. Ovaj tip talusa je čest kod crvenih algi kao što je rod *Nemalion*. Kao i sifonalni tip organizacije, i pseudoparenhimatični predstavlja **slijepu evolutivnu granu koja se nije dalje razvijala.**

Parenhimatičan tip talusa je najsloženiji i nastaje diobom stanica u dvije ili tri prostorne ravni. Ako se rast ostvaruje diobom svih stanica talusa, označava se kao difuzan, a ako se dijeli samo vršna stanica, označava se kao apikalni. Kod nekih vrsta talus raste diobom stanica koje su umetnute u talusu i takav rast se označava kao interkalarni. Ovakve alge su krupne i morfološki diferencirane. Kod nekih predstavnika hara (*Chara* i *Nitella*), crvenih (*Gelidium sp.*), smeđih (*Macrocystis sp.*) i zelenih algi (*Ulva*) talus veoma slični na vegetativno tijelo biljaka. Tako građen talus se označava kao **kormoidan** jer podsjeća na kormus biljaka. Na njemu se razlikuju strukture koje podsjećaju na listove – **filoidi**, dio koji slični na stablo – **kauloid**, kao i strukture koje slični na korjen pravih biljaka – **rizoidi**. Kod najsloženije građenih algi se nalaze kompleksi stanica koji, kao i tkiva, obavljaju određenu funkciju. Neke alge na površini imaju stanice čija je funkcija zaštitna, a u unutrašnjosti stanice koje obavljaju mehaničku, provodnu ili funkciju nakupljanja rezervnih materija. Međutim, ma koliko kompleksne bile, alge nikada nemaju diferencirana prava tkiva i organe. Smatra se da se upravo iz kormoidnog tipa talusa razvio kormus biljaka.

4. BILJKE

Carstvo biljaka (*Plantae*) čine višestanični autotrofni eukariotski organizmi. Građeni su od stanica udruženih u tkiva koja obavljaju istovrsnu zadaću, te su svojom građom prilagođene obavljanju te zadaće. To su prvenstveno fotoautotrofni organizmi ili fotoautotrofi koji procesom fotosinteze koriste Sunčevu svjetlost te od ugljikova dioksida i vode proizvode ugljikohidrate ili šećere i oslobađaju kisik. Nastali šećeri osiguravaju energiju koja je potrebna biljci za provedbu različitih metaboličkih procesa i osiguravaju građevni materijal za rast biljke. Procesom fotosinteze kao sporedni produkt nastaje kisik koji odlazi u atmosferu. Kisik u višim slojevima atmosfere gradi ozonski omotač i štiti živi svijet od štetnih UV zraka. Osim smanjenja štetnog zračenja, značajne promjene u okolišu uključivale su i nastanak prikladnih i stabilnih različitih o vodi ovisnih staništa, postupno stvaranje tla te utjecaj i stvaranje posebnih i prikladnih klimatskih uvjeta. Također, životinje i ostali organizmi koji temelje svoj metabolizam na aerobnoj respiraciji trebaju taj kisik i ovisne su o biljkama. Sve ove značajke biljaka značajno su utjecale na okoliš koji danas poznajemo.

Tradicionalno se „biljkama“ smatraju pripadnici različitih skupina. Nekada su „biljkama“ smatrane i gljive dok su kod nekih autora „biljkama“ smatraju morske i slatkovodne alge, to jest svi jednostanični i višestanični organizmi sposobni za asimilaciju. Međutim, pod pripadnicima carstva biljaka (*Plantae*) podrazumijevaju se samo kopneni asimilirajući organizmi koji dominiraju u različitim staništima i sveprisutni su, te je teško zamisliti svijet koji nas okružuje bez njih. Znači, na temelju podjele 'biljke' su pripadnici carstva *Plantae*, kopneni višestanični organizmi (slika 4.1.) na Zemlji sposobni za fotosintezu koji su ovu sposobnost sekundarno mogli izgubiti (paraziti) ili se naknadno prilagoditi životu u vodi. Prije 450 milijuna godina započela je kolonizacija kopna biljnim svijetom.



Slika 4.1. Klasifikacija biljaka na temelju građe pojedinih dijelova biljke

Tijekom dugog razdoblja na život na kopnu prilagodile su se **mahovine**, **crvotočine**, **papratnjače** i **sjemenjače** (slika 4.1.). Njihova kolonizacija trajala je dugo i pretpostavljala je niz prilagodbi što je pretpostavka prelaska života iz mora na kopnu.

4.1. Povijest i prilagodbe kopnenih biljaka

Prilagodba biljaka na kopneni život trajala je iznimno dugo. Prva kolonizacija kopna biljnim svijetom započela je u razdoblju *silura*, prije nešto više od 400-450 milijuna godina. Razvoj i prilagodbe kopnene flore i kolonizacija tada nenastanjenih staništa je bio vrlo dug proces. Procesu prilagodbe prethodile su brojne i značajne promjene nužne za opstanak ranih biljaka.

Prve kopnene biljke potječu od **zelenih algi** koji su pripadnici carstva *Protoctista* ili *Protista*, te s njima dijele niz zajedničkih osobina kao što su klorofil a i b, škrob, celulozna stanična stjenka i brojne metaboličke prilagodbe. Sve ove osobine pretpostavljaju njihovo zajedničko ili monofiletsko podrijetlo (slika 4.1.). Od zelenih algi razred *Charales* sa svojim brojnim vrstama vjerojatno je najbliži živući srodnik kopnenim biljkama.

Preci kopnenih biljaka morali su savladati različite nepovoljne uvjete koje su vladale staništima. Staništa koja su nastanjivali alge su pukotine na rubovima vodenih akumulacija i riječnih tokova dok su kopnena staništa nastanjivali jednostavni protisti, bakterije i gljive. Da bi se prilagodile uvjetima visokih temperatura zraka, snažnom Sunčevom zračenju kao i oskudnom tlu biljke su za svoju prilagodbu na životu na kopnu trebali promijeniti svoju strukturu (anatomsku i morfološku), način reprodukcije te fiziološke i biokemijske procese i dr. Navedene promjene su omogućile; lakši pristup izvoru svjetlosti i asimilata, razvoj provodnih sustava i sustava za potporu biljke te promjene u reprodukciji samih biljaka u svrhu uspješnog razmnožavanja i rasprostiranja u kopnenim uvjetima.

Niz prilagodbi u biljaka omogućile su im lakši pristup svjetlu, ugljikovom dioksidu, vodi i mineralima. Većina biljaka su razvile čvrstu stabljiku s listovima koja zbog velike površine i rasporeda više izložena Sunčevoj svjetlosti i ugljikovom dioksidu.

Neke od glavnih prilagodbi jesu:

- Razvoj tkiva

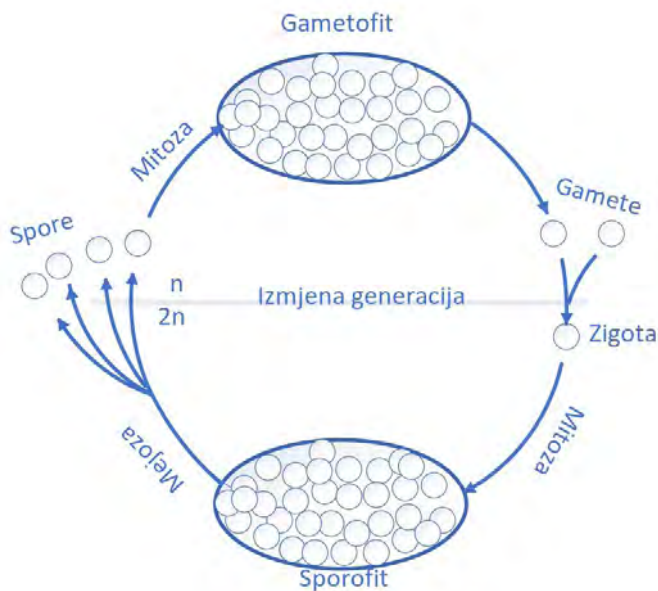
Najranije biljke koje su se pojavile na kopnu su mahovine, prije 450 milijuna godina. Prema tradicionalnoj podjeli ubrajaju se u **nevaskularne biljke**, biljke koje nemaju razvijen provodni sustav u odnosu na ostale **vaskularne biljke** koje imaju razvijen provodni sustav, a to su papratnjače, crvotočine i sve sjemenjače. Mahovine čine najjednostavniju skupinu carstva *Plantae* i općenito imaju slabiju složenost tkiva dok je provodni sustav jednostavan ili kao takav ne postoji. Međutim kod ostalih kopnenih biljaka (papratnjače i sjemenjače) u odnosu na mahovine složenost tkiva kao i provodni sustav su značajno razvijeniji. Provodni sustav sastoji se od dvije vrste tkiva, **ksilema** koji transportira vodu i mineralne tvari iz korijena u ostale više dijelove biljke i **floema** koji transportira asimilate, produkte fotosinteze, iz listova u korijen i ostale nezeleno dijelove biljke. Razvojem unutarnjeg provodnog sustava evolucijski je dovela do razvoja korijena, stabljike i listova što je omogućilo biljkama da se prilagode krajnje suhim staništima. Također, stijenke ksilema su bogate polimernim spojem, **ligninom** koji daje dodatnu čvrstoću staničnoj stijenci. Ugrađeni lignin u ksilemske snopice omogućava dodatnu čvrstoću biljci, to jest vaskularne biljke mogu rasti u visinu i formirati grane što je važna prilagodba u intenzivnom natjecanju za Sunčevom svjetlošću. Također, razvijeno mehaničko tkivo koje savladava puno veće sile omogućilo je daljnji rast biljaka kao i njihov određeni oblik.

- Reprodukcijska

Opstanak biljaka utemeljen je na *izmjeni generacija*, to jest vremenskoj izmjeni dviju različitih generacija, nespolne i spolne, u razvojnem ciklusu neke vrste. U većini slučajeva izmjena generacija povezana je s istovremenom izmjenom jezgrinih

faza. Višestanična diploidna faza ($2n$) izmjenjuje se sa višestaničnom haploidnom fazom (n). **Sporofit** čini diploidnu generaciju biljaka i razvijaju se iz zigote koja nastaje oplodnjom dviju gameta, ženske gamete ili jajne stanice i muške gamete ili spermalne stanice. Glavna uloga sporofita jeste produkcija spora, nespolnih rasplodnih stanica. **Gametofit** koji čini spolnu ili haploidnu fazu u izmjeni generacija producira spolne ili rasplodne stanice ili **gamete**. Gametofit nastaje iz spore mitotiskom diobom.

Općenito, izmjena generacije je vrlo jednostavna, diploidni sporofit redukcijskom diobom (mejoza) proizvodi haploidne spore procesom **sporogeneze**. Mitotskim diobama spore stvaraju haploidni gametofit koji proizvodi raznospolne gamete procesom **gametogeneze**. Oplodnjom dviju raznospolnih gameta (zigota) stvara se diploidni sporofit (slika 4.2.).

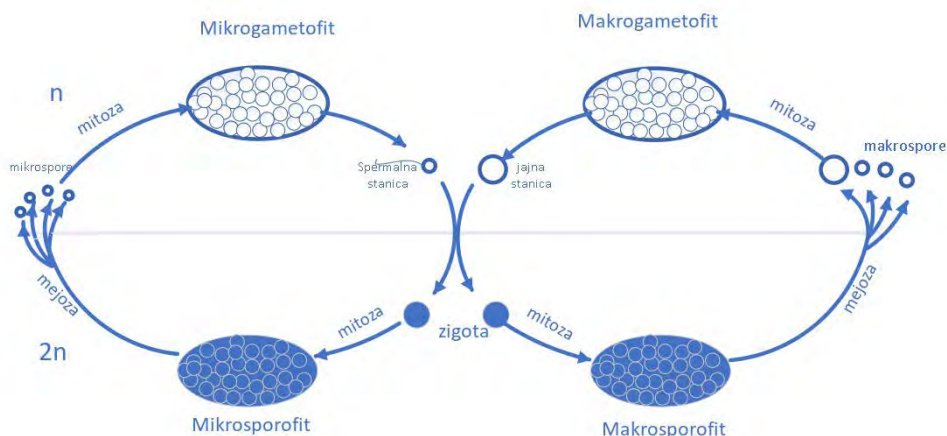


Slika 4.2. Opća shema izmjene generacija kod biljaka

Međutim, izmjena generacija u kopnenih biljaka, trajanje čitavog ciklusa kao i promjene u pojedinim dijelovima ciklusa su različite. Najočitije razlike u izmjeni generacije su nejednaka građa gametofita i sporofita. One u kopnenih biljaka nisu nikada morfološki jednake, već se izrazito razlikuju, te stoga se često ova izmjena generacija naziva i **heteromorfna izmjena generacija**. Također, ove izmjene se razlikuju i po sastavu kromosoma. Diploidna faza odgovara sporofitu, a haploidna gametofitu, te je ova izmjena generacija i **heterofazna**.

Kod pojedinih kopnenih biljaka kao što su mahovine i paprati ova izmjena generacije je često očita i lako ju je razlikovati. Međutim, kod sjemenjača gametofit je često 'skriven' na mikroskopskoj razini i sveden na nekoliko stanica.

Također, različite promjene u izmjeni generacije evidentne su i u produkciji spora. Dio kopnenih biljaka (mahovine, paprati i većina crvotočina) proizvodi jedan tip spora ili **izospora**, te se ovaj oblik reprodukcije može opisati kao **izosporna izmjena generacije**. Iz izosporne izmjene generacije proizvodi se jedan tip spora iz kojih uglavnom nastaje isti tip gametofita koji nosi organe za proizvodnju i muških i ženskih gameta (**jednodomni gametofit**). Kod ostalih kopnenih biljaka pri proizvodnji spora nastaju dva tipa spora (**heterospore**) te govorimo o **heterospornoj izmjeni generacija** (slika 4.3.).

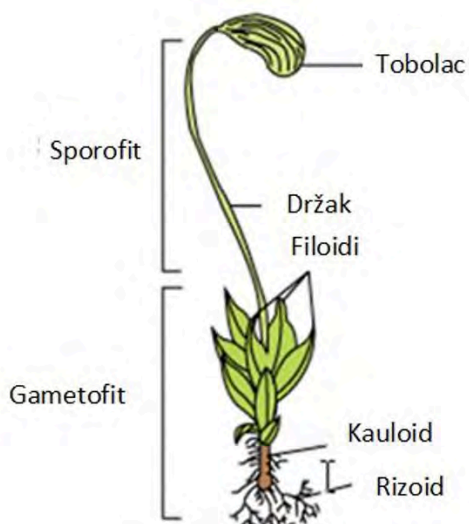


Slika 4.3. Shematski prikaz heterosporne izmjene generacija kod biljaka

Često heterospore u svom kromosomskom sastavu sadrži i značajke za determinaciju spola te od jednog tipa spora često nastaje jednospolni gametofit (**dvodomni gametofit**) koji nosi samo ženske ili samo muške spolne organe.

Također, reprodukcija biljaka doživjela je i druge različite prilagodbe u svrhu razmnožavanja i rasprostiranja u kopnenim uvjetima. U mahovina i paprati stvaranje zigote omogućeno je samo u prisustvu vode, gdje plivajuće spermatske stanice tek u vodenoj sredini mogu oploditi jajnu stanicu što ograničava njeno rasprostiranje. Već kod sjemenjača rasprostiranje i razmnožavanje je omogućeno na veće daljine zahvaljujući proizvodnji peludi koji je reducirani muški gametofit i koji ne treba vodu u svrhu oprašivanja (**polinacija**).

lignin, spoj koji daje dodatnu čvrstoću stijenci i biljci općenito. Zbog toga kod mahovina nije došlo do morfološke i histološke diferencijacije na korijen, stabljiku i list te su mahovine ostale male i kompaktne. Nemaju korijen već ulogu korijena obavljaju **rizoidi**, nitaste produljene stanice. Umjesto listova razvijaju se jednostavni **filoidi** ili ako ih nema biljka asimilira čitavim **talusom**. Kod mahovine ako se pojavljuje ulogu stabljike obavlja nediferencirani **kauloid** (4.4.).



Slika 4.4. Građa mahovine

Mahovine su jedina skupina kopnenih biljaka u kojih je gametofit dominantna faza u životnom ciklusu. Gametofit u mahovina predstavlja trajni vegetativni oblik i razvijeniji je od sporofita koji je znatno manji i potpuno ovisan o gametofitu. Izmjena generacija je temeljena na **izosporiji** dok je spolna oplodnja u potpunosti ovisna o vodi. Spolni način razmnožavanja podrazumjeva nastanak spolnih organa na haploidnom gametofitu, tkz. **gametangiji**, među kojima se razlikuju muški (**anteridiji**) i ženski (**arhegoniji**). Zbog građe gametangija i prisutnosti spolova na pojedinom gametofitu, mahovine mogu biti **jednodomne** ili **dvodomne** (slika 4.5.). Kretanje spermatozoida do nepokretne jajne stanice moguće je jedino uz prisutnost vode, a udaljenost uz koju je moguće doći do oplodnje je mala i ograničena najviše na nekoliko centimetara. Za rasprostiranje mahovina najzaslužnije su spore koje nastaju u nespolnim rasplodnim organima, **sporangijama** ili **sporogonju** (slika 4.4.) redukcijском diobom. Spore su malene i lagane te se lako rasprostiru vjetrom što omogućava mahovinama daljnje rasprostiranje.

Sve su preslice izosporne biljke te izgrađuju jedan tip sporangija. Iz spora se razvija zeleni gametofit (protalij) koji je većinom promjera nekoliko milimetara. Donji dio gametofita građen je od (osnovnih) parenhimskih stanica koji su za tlo vezani jednostaničnim rizoidima dok s gornje strane je razvijeno jastučasto asimilacijsko tkivo. U većine slučajeva nastali gametofit je jednospolan te muški gametofit razvija nekoliko stotina anteridija. Spolna oplodnja je **zoogamija** te je neophodno prisustvo vode. Iz zygote nastaje novi sporofit.

Izdanak preslica je često pod dodirom grub što je posljedica akumuliranja SiO_2 ili kvarca u velikim količinama u stijenci epidermalnih stanica. U izdanku je dobro razvijen poseban sustav provodnih **kolateralnih žila** s vrlo malo ksilema. Najstariji dijelovi ksilema nestaju te ih zamjenjuju interstanični kanali tzv. karinalni kanali. Također, izvana kao i u poprečnom prerezu lako su uočljiva rebra u građi stabljike. Kod svih preslica pa čak i vrsta s dobro razvijenom srčikom nastaju velike, zrakom ispunjene šupljine.

4.3.2. Maratide (*Marattiidae*)

Podrazed maratide je malena skupina paprati monotipskog reda sve do razine rodova s malenim brojem vrsta (približno 150) koji živi u tropima. Starost ove skupine procjenjuje se na više od 260 milijuna godina.

Kratka, gomoljasta stabljika nosi velike listove, najčešće dugi i nekoliko metara, višestruko rasperani i u mladosti smotani. Sporangiji se razvijaju s donje strane velikih listova u nakupinama te sadrže više tisuća spora. Kod nekih rodova sporangiji sraštavaju u **sinangij**, tvorbu sličnu tobolcu.

Protalij je dugoživuća steljka s mikorizom čiji autotrofni nadzemni dijelovi su zeleni i nalik na jetrenjarke. Anteridiji se razvijaju uronjeni u gametofitskom tkivu dorzalno i ventralno i proizvode više stotina spermatozoida dok se arhegoniji razvijaju ventralno s vrlo slabo razvijenim ovojem. Nastali embrij se razvija endoskopski te se probija kroz dorzalnu stranu protalija.

4.3.3. Psilotumi (*Psilotodae*)

Psilotumi su malena skupina paprati s 90-tak vrsta svrstanih u dva reda, *Ophioglossales* i *Psilotales*. To su najstarije kopnene biljke koje su imale provodne snopice i puči, a njihova starost se procjenjuje na oko 400 milijuna godina.

Gametofit je podzemni s mikorizom te nema sposobnost fotosinteze. Sporofit se razvija u obliku nalik grmiću dok su neke vrste epifite s mikorizom. Listovi mogu imati zavojit ili distihni raspored (kada se u jednom pršnjenu nalazi jedan list a u sljedećem pršljenu list zarotiran za 180 stupnjeva) i provodno tkivo ne ulazi u njih.

Sporangiji iz kojih nastaje spore mogu srasti u nakupine ili **sinangije** dok kod nekih vrsta mogu biti pojedinačni u pazušcu listova. Klijanje spora uvjetovano je mikorizom. Podzemni gametofit proizvodi veliki broj anteridija i arhegonija. Anteridiji obloženi jednoslojnim ovojem proizvodi nekoliko stotina spermatocita dok arhegoniji imaju kratak i debeo vrat.

4.4.4. Tankostijene paprati (*Polypodiidae*)

Tankostijene paprati ili osladi su (s oko 9 000 do 11 000 vrsta) najveća i najdominantnija skupina paprati. To su većinom biljke sjene, kozmopolitskog su rasprostranjenja i nalaze u svim dijelovima Zemlje te uspijevaju u različitim klimatskim uvjetima. Glavni razvoj postižu u tropskim područjima gdje se nalaze u različitim oblicima, od gomoljastih malih formi od nekoliko milimetara do drvenstih oblika visine do 15 metara. Građa listova (trofili) je osobito različita, većinom su to višestruko perasti listovi i sastavljeni listovi s bogatom mrežom provodnih žila.

Sporangij se većinom razvija s donje strane lista ili sporofila koji se morfološki vrlo malo razlikuje od sterilnih trofila. Također, sporangij je obavljen tankostijenim ovojem nastalim iz jedne epidermalne stanice. Rijetko se sporangiji pojavljuju pojedinačno, većinom su združeni u nakupine ili soruse koji mogu biti naknadno zaštićeni posebnim tkivom, tkz. **induzij** (slika 4.6.).

Gametofit je maleni do nekoliko centimetara veličine autotrofni protalij pričvršćen za tlo rizoidima. S donje strane kratkoživućeg protalija nastaju oba tipa gametangija (anteridije i arhegonije). Ova skupina paprati je u pravilu izosporna skupina s izuzetkom malene skupine tankostijenih paprati koji su se prilagodili životu u slatkim vodama te se nazivaju „vodenim papratima“ i kod njih je zastupljena heterosporija.

4.4. Sjemenjače (*Spermatophyta*)

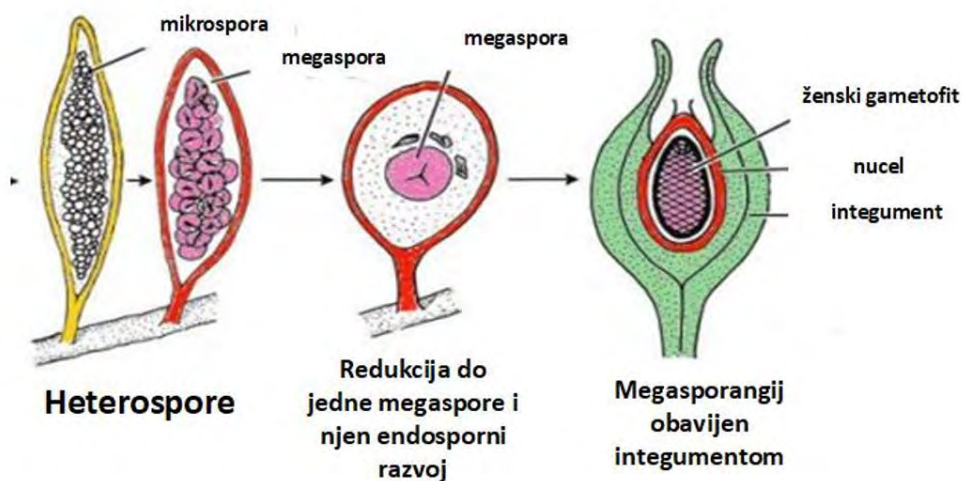
Sjemenjače su najveća skupina kopnenih biljaka sa otprilike 270 000 vrsta razvrstanih u 13 000 rodova. Također, to je i najraznolikija skupina kopnenih biljaka koja se prilagodila skoro svim staništima te su zastupljene skoro u svim dijelovima Zemlje. Zbog svoje raznolikosti i prilagodljivosti imaju glavnu ulogu primarnog producenta u protoku energije i izmjeni tvari te osiguravaju temeljne uvjete za razvoj drugih oblika života na kopnu.

Sjemenjače su **monofiletska** skupina kopnenih biljaka koje dijele niz zajedničkih obilježja. Glavno obilježje svih sjemenjača jeste stvaranje **sjemenke** kao posebnog organa za rasprostiranje. Međutim, sjemenjače dijele i neka druga zajednička obilježja koja ih odvajaju od drugih kopnenih biljaka, mahovina, crvotočina i paprati.

Jedna od obilježja jeste **heterosporna izmjena generacije** koja zbog relativno kasnog otkrića dijeli različite nazive za iste organe kao kod heterosporne papratnjača. Sjemenjače nakon mejoze stvaraju **mikrospore** ili peludno zrno i **megaspore** ili stanica embrionske vreće (kritosjemenjače) ili endosperma (golosjemenjače). Muški i ženski gametofit su toliko reducirani da nisu uopće vidljivi izvana i sporofit ih prehranjuje te govorimo o **endosporom razvoju gametofita**.

Kod heterosporne papratnjača megaspore nastaju redukcijom jedne ili više megasporocita, te u jednom sporangiju mogu nastati 4 ili više megaspore. U sjemenjača je broj megasporocita smanjen na jednu, a njenom redukcijom u pravilu nastaje jedna megaspore dok preostale tri ne sazrijevaju i resorbiraju se. Preostala megaspore povećava, u skladu s građom megasporangija, svoj volumen.

Megaspore, kao što je već navedeno, za razliku od paprati ne napušta megasporangij, to jest razvoj ženskog gametofita je endosporan. Zbog ovoga čitava jedna faza ciklusa izmjene generacija vezana je uz razvoj megasporangija ili **nucela**, a posljedično ovu pojavu prati i promjena u građi megasporangija (slika 4.7.).



Slika 4.7. Shematski prikaz redukcije megaspore i nastanak sjemenog zametka

Također, nucel (megasporangij) kod sjemenjača je obavijen sterilnim jednostrukim ili dvostrukim ovojem, tzv. **integument**, osim na malenom vršnom dijelu koji ostaje kao otvor koji se naziva **mikropila**. Ona nastaje centralno na vrhu i omogućuje pristup do nucela. Razvoj megasporangija, pripadajućeg omotača (integument) i endosporan razvoj ženskog gametofita dovele su do postanka **sjemenog zametka**. Postanak sjemenog zametka dao je neke prednosti biljkama, a to su zaštita embrija, oplodnja u kontroliranim uvjetima i prehrana embrija. Sterilni ovaj oko embrija omogućava bolju zaštitu od raznih utjecaja kao što su temperatura, dehi-

Formalna klasifikacija razdvaja sjemenjače u 5 podrazreda. To su:

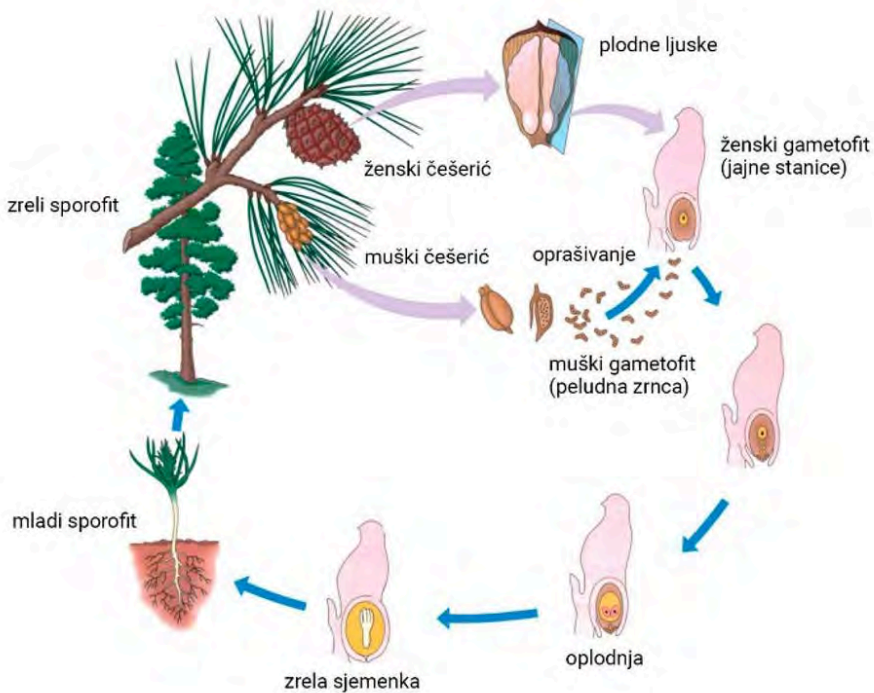
1. kritosjemenjače (*Magnoliidae*),
2. cikasi (*Cycadidae*),
3. četinjače (*Pinidae*),
4. gnetumi (*Gnetidae*) i
5. ginko (*Ginkgoaidae*).

Međutim, posljednja četiri podrazreda se tradicionalno nazivaju golosjemenjačama (*Gymnospermae*) i više imaju opisni značaj jer su to evolucijski jasno odvojeni podrazredi.

4.4.1. Golosjemenjače (*Gymnospermae*)

Golosjemenjače su dobile ime zahvaljujući sjemenom zametku koji je „gol,” to jest nije smješten unutar plodnog lista. Poznato je oko 800 vrsta koje su svrstane u četiri jasno odvojene evolucijske grane. To su drvenaste biljke, rjeđe grmovi ili penjačice, koje se pojavljuju prije više od 300 milijuna godina te grade primarni vegetacijski pokrov većinom u hladnim područjima. Iako je ova skupina malobrojna vrstama ona sadrži najveće, najmasivnije i najstarije biljke sadašnjice te imaju veliku gospodarsku vrijednost u drvnoj industriji, građevinarstvu, hortikulturi i mnogim drugim spektrima ljudske djelatnosti.

Ženski gametofit koji se nalazi unutar sjemenog zametka, nastao iz megaspore, je kod golosjemenjača višestaničan od nekoliko tisuća stanica. U vršnom dijelu, u predjelu mikropile, razvijaju se arhegoniji. Većinom građa arhegonija se sastoji od sterilnih stanica i nekoliko redova stanica vrata arhegonija te su u cijelosti uronjeni u tijelo gametofita. Nakon oplodnje ženski gametofit ostaje u nastaloj sjemenci te tijekom klijanja osigurava hranu. Zbog toga se često ženski gametofit u sjemenjača naziva **primarni endosperm** (slika 4.8.).



Slika 4.8. Shematski prikaz životnog ciklusa golosjemenjača

Cvjetovi kod golosjemenjača su jednostavne građe, jednospolni i većinom na jednodomnim biljkama. Sjemeni zametak u sjemenjača nastaje na posebnim listovima, **megasporofilima** ili **plodnim listovima**. Megasporofil na svom bazalnom dijelu može da nosi jedan, dva ili više sjemenih zametaka. Plodni listovi kod većine vrsta se razlikuju od vegetativnih listova i često nalikuju ljuskama koje su često odrvenjele. Plodni listovi sa svojim sjemenim zametcima rijetko su pojedinačni već su zavojito raspoređeni i grade cvatove češerastog oblika. Pri kraju sazrijevanja često plodni listovi postaju drvenasti u obliku ljuski, a rijetko sočni. Muški cvjetovi sastoje se od mikrosporofila (prašnika) koji su zavojito raspoređeni i nose dva do više stotina peludnica (mikrosporangija).

Proces oplodnje zastupljen kod golosjemenjača većinom je sifonogamija gdje je sjemeni zametak izložen atmosferi te je neposredno dostupan peludu (slika 4.8.). Kroz mikropilu se izlučuje **polinacijska kapljica** za koju se lijepi pelud donesen vjetrom, a na mjestu stvaranja kapljice razlaganjem stanica obrazuje se **polinacijska komora**. Sjemeni zametak apsorbira polinacijsku kapljicu, a time uvlači pelud u polinacijsku komoricu. Peludno zrno (muški gametofit) proizvodi **peludnu mješinicu** koja klije sve do usta arhegonija. Gamete iz peludi se preko mješinice prenose do arhegonija gdje nastupa oplodnja.

4.4.2. Ginko (*Ginkgoidae*)

Od ovog podrazreda danas je živ samo jedan predstavnik i to vrsta *Ginkgo biloba* L. (ginko) dok su ostale vrste davno izumrle te ovu vrstu često nazivamo „živim fosilom.“ Opisivanje ovog podrazreda, porodice ili roda odgovara opisu jedinog živog predstavnika.

G. biloba je drvenasta biljka koja može doseći znatnu visinu i debljinu, a podrijetlom su s područja istočne Kine. Međutim, kako je ovo jedini živi predstavnik izumrle skupine, raširen je u uzgoju širom svijeta.

Listovi su karakteristični i u obliku lepeze, a grananje provodnih sustava u listovima je dihotomsko dok su puči većinom smještene s donje strane lista (hipostomatski). Kod stabljike je dobro razvijena sekundarna kora dok je u korijenu prisutna mikoriza. Cvjetovi su jednospolni na dvodomnim biljkama. Muški cvjetovi su u obliku rese sa brojnim prašnicima i razvijaju se u pazušcu lista dok ženske cvjetove čine dva sjemena zametka na osi. Oplodnja je sifonogamija koja nije do kraja razvijena. Pelud se prenosi vjetrom preko polinacijske kapljice do unutrašnjosti sjemenog zametka. Oko arhegonija razgradnjom gametofita nastaje arhegonijska komorica ispunjena tekućinom u koju se ispuštaju spermatozoidi koji plivanjem dolaze do jajne stanice. Ovaj primitivni oblik sifonogamije osim kod ove skupine prisutan je i kod cikasa. Oplodnja može da se dogodi i nakon opadanja sjemenki, na tlu, to jest nekoliko mjeseci nakon oprašivanja. Nakon oplodnje formira se embrij bez faze mirovanja.

G. biloba na temelju svojih anatomskih i morfoloških značajki je predstavnik jedne od najprimitivnijih golosjemenjača.

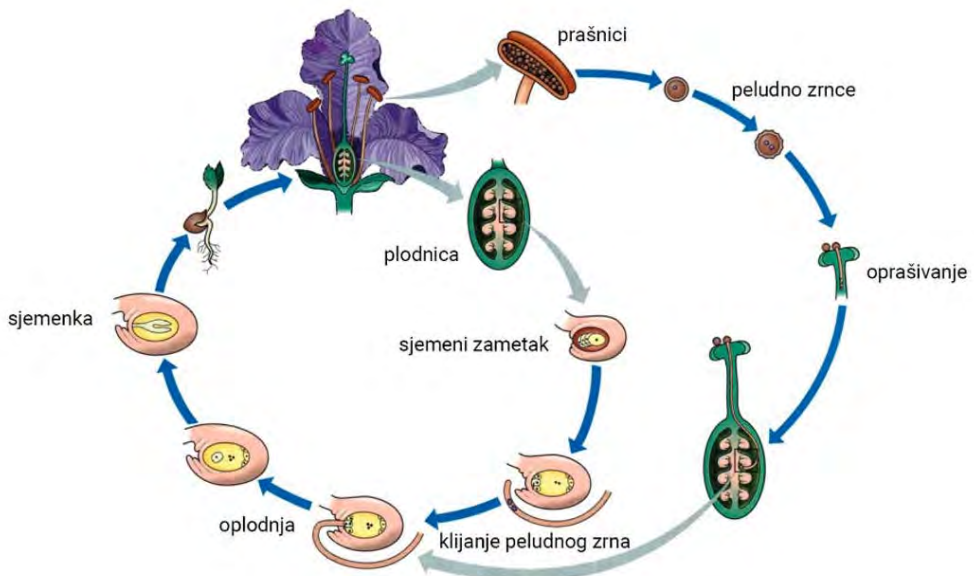
4.4.3. Cikasi (*Cycadidae*)

Cikasi ili perastolisnate golosjemenjače su skupine biljaka tropskih i subtropskih područja. Njihova starost se procjenjuje na više od 280 milijuna godina, a najveći razvoj i raznolikost je doživjela tijekom mezozoika od koji je preživio mali broj predstavnika koji broji oko 300 vrsta svrstanih u 11 rodova gdje je većina danas ugrožena.

To su većinom drvenaste biljke, nerazgranjenog stabla koji na vrhu nosi krošnju velikih, perasto razdjeljenih listova pa izgledom nalikuju palmama. Kora i srčika su iznimno veliki dok je sekundarni rast u debljinu slab te imaju slabo razvijenu sekundarno koru. U korijenu se nalazi zona modrozelenih simbiotskih algi koji fiksiraju dušik iz atmosfere u obliku koji je koristan biljci.

Cvjetovi su jednospolni na dvodomnim biljkama. Muški cvijet se većinom sastoji od mnoštva prašnika poredanih zavojito te gradi strukturu sličnu češeru koja naj-

Peludna mješnica prelazi znatno duži put do jajne stanice za razliku od golosjemenjača. Prvo, peludna mješnica mora proći kroz tkivo tučka tek onda kroz sjemeni zametak gdje dostavlja nepokretne gamete ili spermalne stanice do ženskog reduciranog gametofita i jajne stanice (slika 4.9.). Sinergide omogućavaju pravilan kontakt mješnice i jajne stanice te dolazi do oplodnje. Za vrijeme ili neposredno prije oplodnje dvije haploidne stanice gametofita (embrionska vreća) smještene u sredini stapaju se u jednu diploidnu **sekundarnu jezgru**. Također, druga spermalna stanica stapa se sa sekundarnom jezgrom te nastaje triploidna stanica. Ova pojava naziva se **dvostruka oplodnja** i karakteristična je za kritosjemenjače. Iz oplođene stanice ili zigote razvit će se embrij dok će iz triploidne stanice, nastale iz druge oplodnje, koja se još naziva **sekundarni endosperm**, nastat će prehrambeno tkivo namijenjeno kao podrška rastu embrija.



Slika 4.9. Shematski prikaz reprodukcije kritosjemenjača

Organi za razmnožavanje kod kritosjemenjača u odnosu na druge skupine su naj-složenije građe koje na preobraženim izdancima ograničenog rasta u pravilu nose obojene listiće te muške i ženske organe namijenjene za reprodukciju. Tako preobraženi dio izdanka nazivamo **cvijet**. Kod golosjemenjača slične strukture sa istom namjenom nazivamo cvijetom. Međutim, složena i diferencirana građa cvijeta je karakteristika kritosjemenjača. Veliki dio ciklusa izmjene generacija događa se unutar malog volumena cvijeta kao što su sporogeneza, gametogeneza, embriogeneza te su tu smješteni mikro- i makrosporangiji, spore, gamete i muški i ženski gametofit. Promjene u građi cvijeta kritosjemenjača uvjetovane su prilagodbom

na način prijenosa peluda. U odnosu na golosjemenjače koje većinom raznose pelud pomoću vjetra kod kritosjemenjača složena struktura cvijeta je uvjetovana prilagodbama raznošenja peluda pomoću životinja. Većini svojiti kritosjemenjača pelud prenose kukci (**entomofilija**) dok u znatno manjoj mjeri pelud prenose druge životinje (**zoofilija**) kao i vjetar i voda (anemofilija i **hidrofilija**).

Raznolikost građe cvijeta kritosjemenjača povećava se i zbog njene prilagodbe na rasprostiranje ili prijenos sjemenki. Kod kritosjemenjača sjemenke se prenose pomoću životinja (**zoochorija**), vjetrom (**anemochorija**), vodom (**hidrochorija**) i čovjekom (**antropochorija**) dok je kod golosjemenjača prijenos sjemenki u pravilu vjetrom. Sjemenke se mogu rasprostirati na relativno udaljena područja koja su pogodna za njen razvitak. Međutim, fleksibilnost rasprostiranja sjemenki dodatno je omogućeno stvaranjem **ploda**, organa koji nastaje iz tkiva (plodnice) tučka nakon oplodnje. U građi ploda mogu sudjelovati i drugi dijelovi cvijeta, ali za nastanak ploda uglavnom je odgovorno tkivo tučka. Uloga ploda osim u zaštiti sjemenke jeste i u boljoj i fleksibilnoj prilagodbi rasprostiranja sjemenki. Plodovi su po svojoj anatomiji, građi i fizionomiji ovisno o biljnoj vrsti kao i njihovoj prilagodbi na različite načine transporta sjemenki iznimno različita i obimna skupina organa za rasprostiranje sjemenki. Zbog tih razloga postoji velika i različita klasifikacija plodova koja se temelji na različitim kriterijima, kao što su način otvaranja, transport, građa i drugo.

Brojnost i složenost tkiva u kritosjemenjača je viša nego u golosjemenjača ili ostalih skupina kopnenih biljaka. Međutim, građa **provodnog sustava** odgovornog za transport vode te mineralnih i organskih tvari čini kritosjemenjače jedinstvenom skupinom. Provodni sustav kritosjemenjača sastoji se od **sitastih stanica** grupiranih u kontinuirani slijed stanica ili **sitastih cijevi** koji su međusobno povezane sustavom pora ili **sitastih polja**. Uz sitaste stanice nalaze se **stanice pratilice** kao jedinstveno obilježje kritosjemenjača. Stanice pratilice posreduju u prijenosu šećera iz sitastih cijevi u okolno tkivo. Također za kritosjemenjače je jedinstvena i građa **ksilema** koja je odgovorna za transport vode i mineralnih tvari. Ksilem kod papratnjača i golosjemenjača čine **traheide**, mrtve produljene stanice koje mogu biti raspoređene i u snopove te su međusobno odvojene kosim jažičastim stijenkama. U kritosjemenjača su poprečne stijenke potpuno nestale te čine kontinuirane člankovite cijevi ili **traheje**. Kod kritosjemenjača traheje i traheide obavljaju samo transportnu ulogu dok potpurnu ulogu obavlja **mehaničko tkivo** koje je potpuno odvojeno od provodnog tkiva i specijalizirano za potporu i čvrstoću biljke te daje određeni oblik biljke.

Na temelju najnovijih rezultata istraživanja provedenih od skupine autora, tzv. „Angiosperm Phylogeny Group” ili skraćeno **APG**, te dosadašnjih spoznaja skupina kritosjemenjača je sistem koji se temelji na kladističkoj analizi, to jest odre-

đivanje skupina porodica s zajedničkim monofiletskim porijeklom i popravljaju dosadašnjih nedostataka u sistematici biljaka. Temeljem ovih analiza mnoge tradicionalno shvaćene porodice su razdvojene na dvije ili više različitih evolucijskih linija dok su neke porodice ujedinjene u nove skupine jer su raznim istraživanjima utvrđena njihova zajednička evolucijska linija. APG sustav kod kritosjemenjača prepoznaje **četiri glavne evolucijske linije**. Prvu evolucijsku liniju čine najranije evolucijski izdvojene porodice ili **bazalne porodice**. Drugu evolucijsku liniju čini **magnolidni kompleks** s 20 porodica sa 8 500 poznatih vrsta. Treću evolucijsku liniju kritosjemenjača čine **jednosupnice** s približno 55 000 vrsta ili 22 % poznatih kritosjemenjača. Četvrtu evolucijsku liniju čine eudikotiledone ili **prave dvosupnice**. Ovo je najveća skupina koja čini oko 72 % poznatih vrsta kritosjemenjača.

5. GRAĐA I FUNKCIJA BILJAKA

5.1. Strukturalno i funkcionalno ustrojstvo

Najranije biljke koje su se pojavile na kopnu morale su savladati različite nepovoljne uvjete koji su vladali staništem. Da bi se prilagodile različitim nepovoljnim uvjetima kao što su visoka temperatura zraka, snažna Sunčeva zračenja ili nedostatak vode biljke su morale promijeniti svoju anatomsku, histološku i morfološku strukturu što je u konačnici omogućilo lakši pristup izvoru svjetlosti, asimilata, mineralnih tvari i vode. Niz prilagodbi u anatomske, histološke i morfološke strukturi omogućio je većini biljaka da se razviju u obliku koji danas poznajemo. To jest, razvojem unutrašnjih dijelova biljaka, prvenstveno provodnog sustava, evolucijski je doveo kod većine biljaka do morfološkog razvoja **vegetativnih organa**, korijena, stabljike i listova.

Već kod mahovina prisutna je diferencijacija stanica i tkiva. Međutim, njihova složenost nije dosegla razinu odvedenijih kopnenih biljaka. Vegetativno tijelo najprimitivnijih mahovina čini **talus** ili **steljka**, jednostavno nediferencirano tijelo gdje nije došlo do morfološke i histološke diferencijacije na korijen, stabljiku i listove. Međutim, i kod njih je došlo do *podjele rada* u smislu stvaranja zone rasta (rasta tjemenicom), reproduktivnih organa (gametangiji i sporangiji) te stvaranja **tkiva**, skupina istovrsnih stanica koje obavljaju istu zadaću, te su svojom građom prilagođene obavljanju te zadaće.

5.1.1. Biljna tkiva

Stvaranje novih vrsta tkiva nužno je bila povezana sa prilagodbama na nepovoljne uvjete koje su vladale staništem. Biljke su se morale prilagoditi na nekoliko važnih uvjeta, a to su: prekomjerni gubitak vode, primanje i provođenje vode i učvršćivanje biljke uslijed nedostatka vode kao potpore. Za prijelaz na kopno biljkama su potrebna nova tkiva za ograničavanje prekomjernog gubitka vode u atmosferu, za primanje i provođenje vode od korijena do najviših nadzemnih dijelova i organa biljke te za učvršćivanje biljke za podlogu i potpora za održavanje stabljike u

atmosfera iznad tla. Zato se za procjenu stupnja organizacije ili razvojnog stupnja biljke kao objektivni kriterij može uzeti raznovrsnost tkiva. Biljke koje su na višem razvojnem stupnju kao što su primarno kopnene biljke imaju raznovrsnija tkiva od nižih, jednostavnije građenih vodenih biljaka kao što su alge.

Na temelju filogenetskog razvoja možemo razlikovati dvije glavne skupine tkiva: (embrionalna) **tvorna tkiva ili meristemi** i (diferencirana) **trajna tkiva**.

5.1.1.1. Tvorna tkiva ili meristemi

Iz oplođenje jajne stanice ili zigote viših biljaka mitotičkim diobama razvija se embrij koji se na početku sastoji isključivo od embrionalnih stanica. Vrlo rano, nakon određenog broja dioba stanica kada embrij postaje nešto veći raste diobom stanica ostaje ograničeno na vršnom (apikalnom) kraju izdanka ili **tjemeništu izdanka** i (bazalnom) korijenu izdanka ili **tjemeništu korijena**. Na taj način već rano kod biljke dolazi do ograničenog rasta biljke na njenim krajevima ili polovima te često govorimo o **vršnom rastenju**. U biljaka već rano dolazi do diferenciranja stanica u tvorna tkiva ili meristeme i trajna tkiva.

Tvorna tkiva ili meristemi su biljna tkiva čije stanice imaju sposobnost trajnog dijeljenja. Po postanku, meristemi se dijele na **primarna tvorna tkiva**, prameristeme ili promeristeme i na **sekundarna tvorna tkiva** ili sekundarne meristeme. Primarna tvorna tkiva su ona tkiva koja su nastala neposredno od embrionalnih stanica. Kada se raste diobom embrionalnih stanica ograniči na krajevima biljke govorimo o **apikalnom ili tjemenišnom meristemu** za razliku od stanica koji se zadrže unutar nekog tkiva u obliku ploča ili staničnih snopova tada govorimo o **zaostalom meristemu**. Sekundarni meristemi, za razliku od primarnih meristema, nastaju od trajnih stanica koje su ponovo (sekundarno) stekle sposobnost dijeljenja. Sekundarni meristemi su odgovorni za rast biljke u debljinu i iz njih se razvijaju sekundarna tkiva.

5.1.1.1.1. Primarna tvorna tkiva

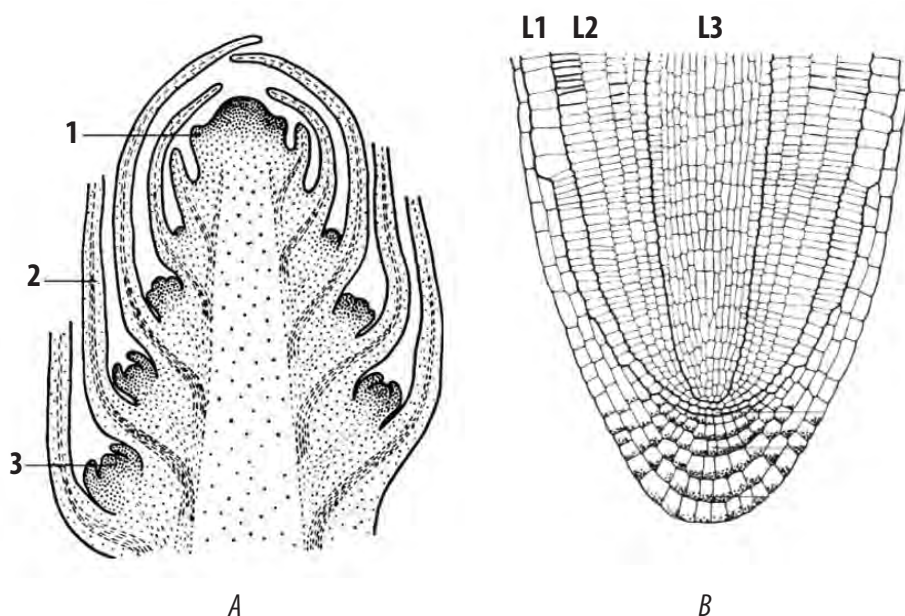
Tvorna tkiva koja vode porijeklo od embrionalnih stanica te zadržavaju sposobnost dijeljenja stanica tijekom čitavog života i slabo su ili nikako diferencirane nazivamo primarna tvorna tkiva. Od njihovih, kasnije diferencijacijom, stanica nastaju ostala trajna tkiva. Na temelju položaja primarna tvorna tkiva možemo podijeliti u dvije grupe, na **apikalni ili tjemenišni meristem** i **zaostali meristem**.

5.1.1.1.1. Apikalni ili tjemenišni meristemi

Apikalni ili tjemenišni meristemi su stanice koje se nalaze na vršcima izdanka i korijena biljke te su po obliku i građi kao embrionalne stanice od kojih su nastali i od kojih se neposredno odvode. To su stanice koje su nepotpuno ili uopće nisu diferencirane i sposobnost dijeljenja zadržavaju tijekom čitavog života. Po svom obliku su izodijametrične stanice (gdje im je promjer u svim smjerovima približno jednak) i veličinom razmjerno male. Stanice su u potpunosti ispunjene gustom protoplazmom s relativno velikom staničnom jezgrom. Citoplazma ne sadrži diferencirane plastide (kloroplaste i kromoplaste) već samo njihove preteče (proplastide). Vakuole, ako ih ima jako su male. Stanična stjenka je tanka i građi je samo primarna stanična stjenka bogata propektinom. Stanične stjenke susjednih stanica u potpunosti naliježu jedna na drugu i ne sadrže međustanične prostore. Dijeljenjem meristemskih stanica dio nastalih stanica se diferencira u trajna tkiva. Vegetacijski čunj izdanka neposredno ispod tjemeništa stvara postrane izrasline koji se poslije razvijaju u listove i ogranke dok kod korijena vegetacijski čunj obavljen zaštitnim ovojem ili kaliptrom te ostaje nerazgranjen. Stoga je potrebno odvojeno opisati oba apikalna meristema.

Tjemenište izdanka

Kod većine mahovina i nekih paprati vršno rasteenje je ograničeno djelovanjem jedne vršne stanice ili **tjemenišne stanice** koja ima sposobnost dijeljenja te prema natrag stvara stanice ili segmente u zavojitom rasporedu. Tjemenišna stanica većinom ima oblik trostrane piramide pa se takva tjemenišna stanica naziva još i troreznica. Međutim, kod većine paprati i viših kopnenih biljaka vršno rasteenje nije određeno djelovanjem jedne stanice. Pri mikroskopskom promatranju vrška izdanka nakupine stanica meristema izgledaju čunjasto ili spljošteno te ih često zbog toga nazivamo vegetacijski čunj. Neposredno ispod vrha izdanka (0,01 do 0,05mm) nalaze se skupine stanica prameristema koje započinju s dijeljenjem stanica te ih stoga još nazivamo **inicijalnim stanicama** ili **poljima**. One se mogu dijeliti usporedo s površinom (periklinalno) stvarajući osnovnu masu vršnog tvornog tkiva ili **korpus** koju obavlja poput plašta **tunika**, masa vršnog tvornog tkiva nastalih dijeljenjem inicijalnih stanica okomito na površinu (antiklinalno). Kasnije primarni sloj tunike se pretvara u primarno kožno tkivo ili epidermu, pa na temelju toga tvorno tkivo tunike možemo nazvati i **protoderma**. Tjemenište izdanka obavijeno mladim listovima nazivamo **pup**. Neposredno ispod vrška tjemenišnog izdanka nalaze se postrani lisni zametci (slika 5.1.A) te zametci bočnih ograna. Dolazi do određenih razvojnih procesa koji podrazumijevaju produljeni rast stanica, njihovu diferencijaciju gdje slijedi njihovo povećanje i oblikovanje. Rasteenje obično počinje sa izraženijim rasteenjem lisnih zametaka koji rastu brže te obavijaju tjemenište izdanka u obliku kupole kao zaštita i daju poznati oblik pupa.



Slika 5.1. A) Shematski prikaz pupa; 1. Lisni zametak, 2. Mladi list, 3. Pazušni pup; B) shematski prikaz korijena kritosjemenjače; L1, L2 i L3 tri sloja inicijalnih stanica (in) iz L1 sloja nastaje korijenova kapa (st) i sloj dermatogena iz kojeg će nastati rizoderma, iz L2 sloja nastat će kora korijena s endodermom a iz sloja L3 nastat će centralni cilindar

Tjemenište korijena

Tjemenište korijena treba zaštitu zbog svojih nježnih stanica od oštećenja pri prodiranju u zemlju te je vršak korijena presvučen **korjenovom kapom** ili **kaliptrom**. Stjenke najstarijih stanica korijenove kape postaju sluzave, odvajaju se od vrška korijena i time olakšavaju prodor korijena u tlo. Također, stanice korijenove kape stalno se djelovanjem meristema korijena nadomještaju novim stanicama.

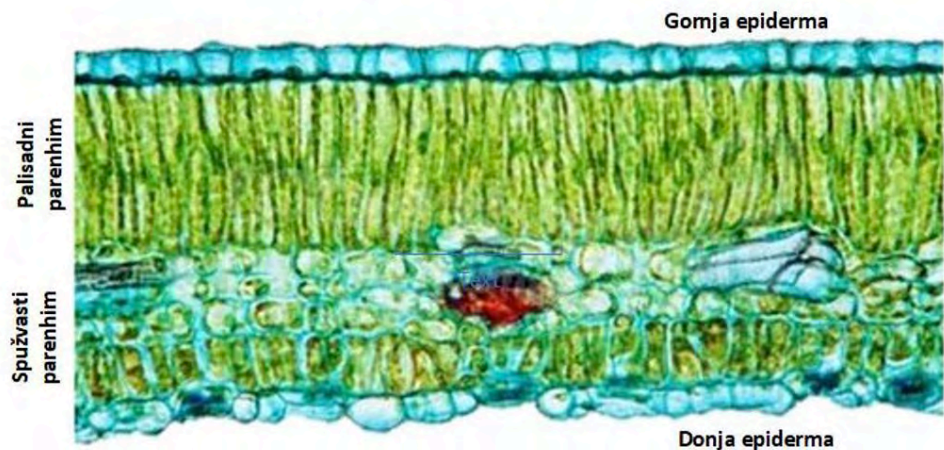
Kod nekih paprati rastenje korijena određeno je kao i kod izdanka djelovanjem jedne vršne stanice ili tjemenišne stanice. Tjemenišna stanica dijeljenjem stvara sa svoje tri unutrašnje strane stanice ili segmente te stvara jedan segment i prema vani. Zbog toga takvu tjemenišnu stanicu još nazivamo i četveroreznom.

U ostalih viših biljaka rast korijena nije određen djelovanjem jedne stanice već na njenom mjestu kod golosjemenjača nalazimo dvije skupine inicijalnih stanica od kojih unutrašnja skupina stvara naizmjeničnim antiklinim i periklinim diobama glavnu masu tijela korijena dok djelovanjem vanjske skupine inicijalnih stanica većinom periklinalnim diobama nastaje tkivo kore i kape. Kod kritosjemenjača na tjemeništu korijena se nalazi više slojeva inicijalnih stanica čijim djelovanjem nastaju

5.1.1.1.2.1. Osnovna tkiva

Osnovno trajno tkivo ili parenhim čine glavnu masu vegetativnog tijela biljke. Ispunjava sve dijelove u biljnom organizmu između ostalih tkiva. U odnosu na ostala trajna tkiva, stanice osnovnog tkiva su najmanje diferencirane i u njima se odvija većina metaboličkih procesa. Celulozna stjenka je elastična i rijetko odrvenjela. Stanice sadrže veliku vakuolu, a osim kloroplasta i leukoplasta mogu sadržavati i kromoplaste. Također, leukoplasti i kloroplasti mogu sadržavati i škrobna zrnca.

Osnovno tkivo ima različite funkcije u listu, korijenu, stabljici, cvijetu i plodu te im je i uloga različita na temelju koje se mogu podijeliti na asimilacijski (palisadni), spužvasti, spremišni, provodni parenhim i druge. Ponekad se funkcije parenhima preklapaju. Asimilacijski parenhim su većinom stanice produženog oblika koje imaju kloroplaste za fotosintezu, a nalaze se u gornjem dijelu dorziventralnih listova (slika 5.2.). U donjem dijelu dorziventralnih listova smješten je spužvasti parenhim čije stanice su bogate intercelularnim prostorima koji olakšavaju izmjenu plinova što je potrebno za asimilaciju ugljikovog dioksida. Također, veliki međustanični prostori istovremeno omogućuju izlučivanje vodene pare u atmosferu (transpiracija). Parenhim koji se nalazi u kori izdanka i korijena, stabljичnim i korijenovim gomoljima i sjemenkama služe kao spremište škroba, masti i bjelančevina nazivamo spremišni parenhim. Provodni parenhim, kao što mu i samo ime kaže, olakšava provođenje organskih tvari i vode između pojedinih stanica.



Slika 5.2. Poprečni prerez kroz dorziventralni list, prikaz jednoslojne epiderme s gornje i donje strane lista, asimilacijski i spužvasti parenhim

5.1.1.1.2.2. Kožna tkiva

Pokrovna ili kožna tkiva su tkiva u kojima stanice pokrivaju površinu biljnog tijela ili unutrašnjih organa. Zbog toga se već mogu podijeliti na **vanjska i unutrašnja kožna tkiva**. Također, na temelju nastanka kožna tkiva dijelimo na **primarna** kožna tkiva, nastala djelovanjem primarnog meristema, i na **sekundarna** kožna tkiva, nastala iz sekundarnog meristema.

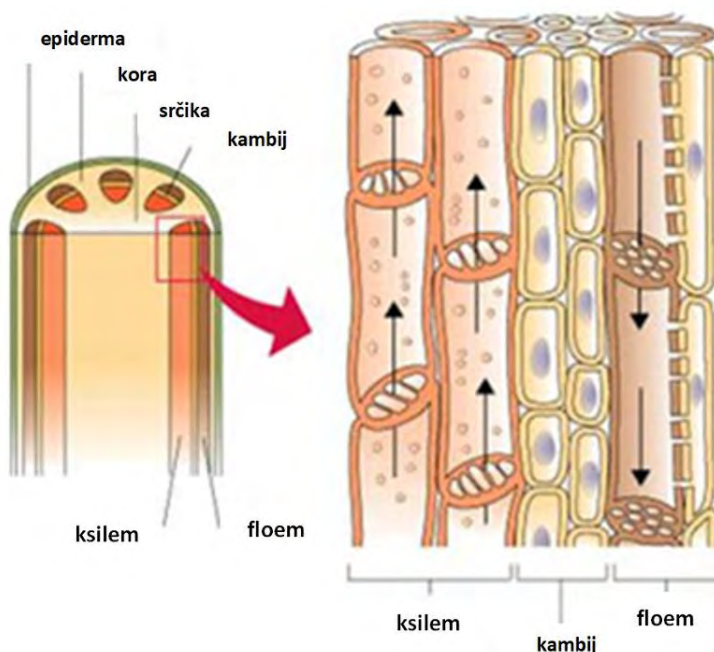
Primarna kožna tkiva najčešće stvaraju jednoslojne vanjske ili unutrašnje prevlake. Stanice su većinom međusobno vrlo čvrsto povezane te ne prave međustanične prostore. Primarno kožno tkivo čini **epiderma, endoderma i rizoderma**.

Epiderma prvenstveno ima zaštitnu ulogu. Osim što imaju zaštitnu funkciju posreduju pri izmjeni plinova i transpiraciji. Nastaju iz vanjskog sloja prameristema ili protoderma. Tipična epiderma građena je od jednoslojnih stanica poligonalnog ili izduženog oblika dok su poprečnom prerezu te stanice četvrtaste ili eliptične (slika 5.2.). Sadrže tanak sloj protoplazme uz staničnu stjenku dok vakuola zauzima najveći prostor ispunjen tekućinom. Plastidi su razvijeni kao mali leukoplasti ili ih uopće nema. Nadzemni dijelovi biljke, osim latica cvjetova, imaju zadebljalu vanjsku stjenku stanica epiderme. Zadebljanje nastaje stvaranjem sekundarnog celuloznog sloja u kojem može biti ugrađen i kutin. Dodatno je još na površini prekrivena tankim zaštitnim slojem, kutikulom. Od prekomjernog gubitka vode zaštitnu funkciju kod nekih biljaka često pojačava voštani sloj. Kod nekih biljaka dodatna zaštita i čvrstoća povećava se ulaganjem vapnenca ili silicijevog dioksida. U epidermi nadzemnih dijelova, prvenstveno listova, nalazi se, poseban aparat koji omogućava izmjenu plinova i transpiraciju. Također, na listovima se nalaze dlake ili trihomi koji štite biljku od nepovoljnih vanjskih uvjeta, kao obrana od raznih životinja te za penjanje i prijanjanje za podlogu.

Endoderma čini primarno unutrašnje kožno tkivo koje je u pravilo jednoslojno i redovito je razvijeno u korijenu kao granični sloj između centralnog cilindra i primarne kore korijena. U stabljici je rjeđe razvijen.

Rizoderma je primarno pokrovno tkivo korijena. Za razliku od epiderme izdanka, rizoderma ima tanku staničnu stijenku koja nije kutinizirana i nije presvučena kutikulom i ne posjeduje puči. Njena primarna funkcija je primanje vode i mineralnih tvari iz tla. Pri vrhu korijena od pojedinih stanica kožnog tkiva korijena razvijaju se **korijenove dlačice**. Cjevastog su oblika, dužine nekoliko milimetara, na četvornom milimetru ih može biti nekoliko stotina čime se povećava dodirna površina za crpljenje vode i mineralnih tvari iz tla. Životni vijek korijenovih dlačica je nekoliko dana, ali se one stalno stvaraju.

Sekundarno kožno tkivo čini **pluto** koje se razvija iz plutnog kambija ili felogena, sekundarnog meristema koji nastaje neposredno ispod epidermalnog sloja. Sta-



Slika 5.3. Shematski prikaz provodnih elemenata u otvorenoj kolateralnoj provodnoj žili

Ksilem kao element provodnog sustava provodi vodu i mineralne tvari iz korijena u više dijelove biljke i sastoji se od **traheida** i **traheja**. Za razliku od floema, traheide i traheje su produžene mrtve stanice ili snopovi mrtvih stanica s obilno odrvenjelom stjenkom. Za vrijeme funkcioniranja stanice su ispunjene vodom i mineralnim tvarima. U proljeće služe, osim za prijenos vode i mineralnih tvari, i za brzi prijenos organskih tvari iz skladišnih organa u ostale dijelove biljke koje brzo rastu. Traheide su produžene mrtve stanice gdje jedna prema drugoj graniče obilnim jazičastim, ali nikad potpuno perforiranim kosim odebljalim stjenkama. Jazice predstavljaju nezadebljala mjesta na stjenci pa pod mikroskopom izgledaju poput plitkih jamica dok pri okolnom većem zadebljanju stjenke izgleda poput cijevi te služe za prelazak tekućine iz jedne stanice u drugu. Traheje su nizovi uzdužnih stanica ili pojedinačnih stanica bačvastog oblika čije su poprečne stjenke otopljene. Uzdužne stjenke traheida i traheja su pojačane različitim zadebljanjima koji sprečavaju sužavanje stanica uslijed izdašne transpiracije gdje se stvara veliki podtlak. Zadebljanja mogu biti različita, prstenasta, zavojita ili mrežasta. Traheide su karakteristične za provodni sustav paprati i golosjemenjača dok su kod kritosjemenjača prisutne traheje.

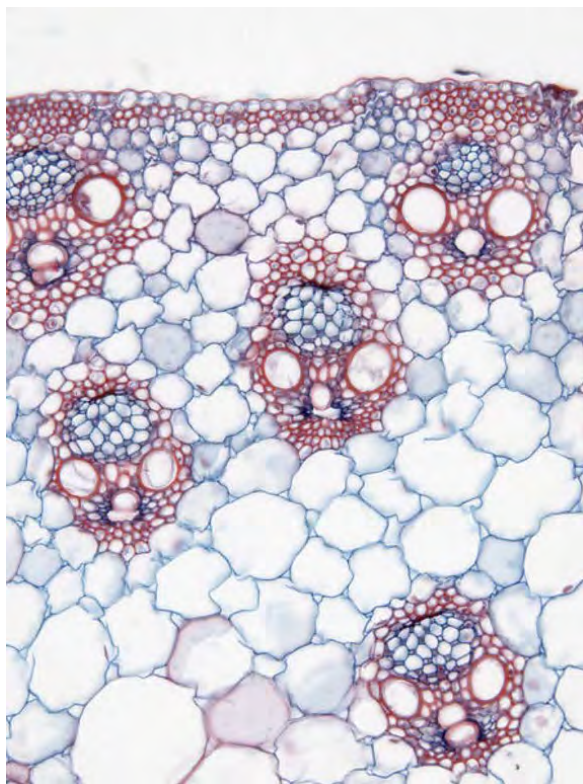
U biljkama se elementi za provođenje asimilata, vode i mineralnih tvari rijetko pojavljuju odvojeno već su redovno spojeni u provodne snopice ili žile. Prave žile su

se razvile kod paprati i sjemenjača (golosjemenjača i kritosjemenjača). Provodni snopići čine provodni sistem biljke transportirajući vodu i mineralne tvari iz korijena u više dijelove biljke, i asimilate (u suprotnom smjeru) iz viših dijelova u niže dijelove biljke. Na temelju rasporeda i oblika provodnih elemenata razlikujemo **radijalne, koncentrične i kolateralne** žile.

Radijalne žile su tipične žile korijena, sadrže više odvojenih ksilema i floema koji su poredani naizmjenično (radijalno) pa na poprečnom prerezu se vidi njen zvjezdast oblik (slika 5.8.). Ksilem i floem je između sebe podijeljen jednoslojnim ili višeslojnim parenhimom.

Koncentrične žile su razvijene kod nekih paprati i nekih jednosupnica. Na poprečnom prerezu žila je okrugla ili eliptična gdje je jedan element, ksilem ili floem, smješten u središtu obavijen drugim elementom poput plašta. Ako je ksilem smješten u sredini, a obavija ga floem izvana žilu nazivamo *hadrocentričnom*, a ako je floem u sredini a obavija ga ksilem, žila se naziva *leptocentričnom*.

Kolateralne žile su vrlo česte kod golosjemenjača i kritosjemenjača, i u poprečnom prerezu su okruglog, eliptičnog ili jajastog oblika. Ove žile najčešće sadrže jedan ksilem i jedan floem pri čemu je ksilem, s obzirom na os izdanka, smješten iznutra a floem smješten izvana. Kod nekih, na primjer porodica pomoćnice (*Solanaceae*) i bundeve (*Cucurbitaceae*), žile su *bikolateralne*, to jest floem se nalazi ne samo s vanjske već i unutarnje strane ksilema. Kolateralne žile jednosupnica su najčešće **zatvorene** (slika 5.4), što znači da se čitava žila sastoji od trajnih stanica, gdje ksilem graniči neposredno s floemom. U golosjemenjača i dvosupnica su žile najčešće otvorene, to jest floem i ksilem je odjeljen slojem meristemskog tkiva, tzv **fascikularni kambij**.



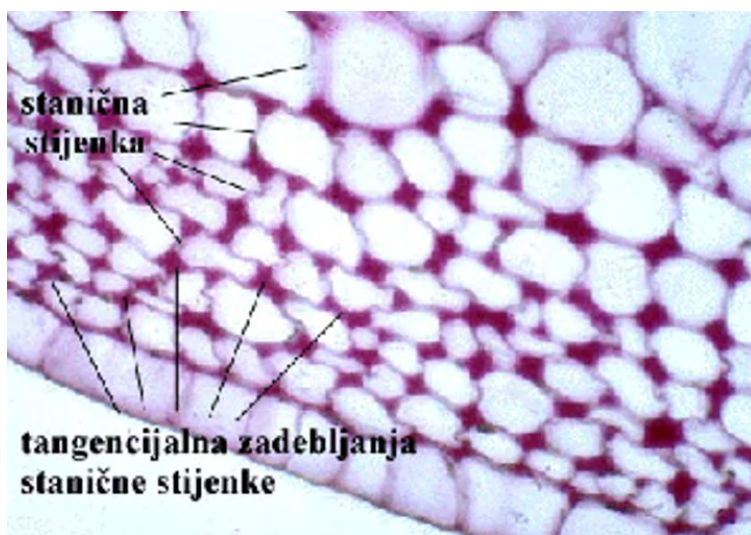
Slika 5.4. Poprečni prerez kroz stabljiku kukuruza (Zea Mays) s rasutim rasporedom zatvorenih kolateralnih provodnih žila

Sve provodne žile obavijene su ovojnicom koja može biti od parenhiskih stanica ili od mehaničkog tkiva. Kod kolateralnih žila mehaničko tkivo je često smješteno s vanjske strane u području floema, ali nerijetko i s unutrašnje strane u ksilemskom djelu. Međutim, na granici floemskog i ksilemskog dijela ovojnicu čine manje zadebljale stanice parenhima i one omogućavaju izmjenu vode i hranjiva između žile i okolnog tkiva, te ih nazivamo propusnim prugama.

5.1.1.1.2.4. Mehanička tkiva

Mehanička ili potporna tkiva osiguravaju određenu čvrstoću i elastičnost biljke da bi ona mogla zadržati određeni oblik koji je prijeko potreban za njezinu životnu aktivnost. Same parenhimske stanice ako su dobro opskrbljene vodom mogu biti dovoljna potpora biljci. Međutim, samim nedostatkom vode ili venućem najčešće parenhimske stanice nisu dovoljne da bi kopnenim biljkama osigurale trajnu i potrebnu čvrstoću i elastičnost. Razlikuju se dvije vrste mehaničkih tkiva, **kolenhim** i **sklerenhim**.

Stanice kolenhima su žive stanice koje se javljaju u onim dijelovima biljke koji jako rastu. To su izdužene stanice s mjestimično zadebljalom stjenkom te su otporne na rastezanje i kidanje. Glavna funkcija je potpora u listovima, stabljici i nekim dijelovima cvijeta. Po nastanku su primarnog porijekla, a stanice mogu biti udružene u kolenhimske nizove ili vlakna. Zadebljanja celulozne stjenke su nejednolika te su česta na uglovima stanica (uglovni kolenhim) ili na uzdužnim (tangencijalnim) stjenkama (pločasti kolenhim)(slika 5.5.). Istovremeno, nezadebljali dijelovi stjenke stanica omogućuju izmjenu tvari.



Slika 5.5. Pločasti kolenhim

Sklerenhim, za razliku od kolenhima, su mrtve izdužene stanice te preuzimaju potporno ulogu u dijelovima i organima biljke koji su prestali s rastom. Sklerenhimsko tkivo dijelimo na dva tipa, **sklereide** ili **kamenčice** i **sklerenhimska vlakna**. Sklereide se pojavljuju kao pojedinačne stanice ili u nakupinama unutar parenhimskog tkiva. To su stanice različitog oblika, ali su općenito izodijametриčne, prozenhimske ili razgranate s izrazito odebljalom, odrvenjelom i krutom stjenkom s brojnim jažicama. Sklerenhimska vlakna su izdužene stanice s ušiljenim krajevima, gusto zbijeni jedna uz drugu. U prerezu su sve stanice sklerenhimskog vlakna poligonalnog oblika s izrazito malim lumenom. Stanična stjenka je izrazito debela te kao kod lana (*Linum*) vrlo elastična dok su kod nekih vrsta više ili manje odrvenjele te zbog toga krute. U mnogih biljaka sklerenhimska vlakna su naspram promjera neobično duge stanice s prosječnom duljinom 1-2 mm dok kod lana čak do 6,5 cm. Također, čine ovaj kod provodnih žila.

5.1.1.1.2.5. Tkiva za lučenje i izlučivanje

Tkiva za lučenje stvaraju produkte koji se odlažu unutar vakuole ili stanice koja ih stvara. Pojavljuju se kao pojedinačni umeci u različitim primarnim i sekundarnim tkivima. One mogu sadržavati ulja, gume, terpene, smolu ili kristale kalcijeva oksida dok neke mogu sadržavati različita eterična ulja. Pojedinačne stanice koje svoje produkte lučenja odlažu u svojim vakuolama koje se postepeno stapaju u jednu veliku i zauzimaju skoro čitav volumen stanice nazivamo *idioblastima*. Ako stanice stvaraju ulja nazivamo ih *uljenice* koje nalazimo na primjer u podanku idi-*rota* (*Acorus calamus*) i đumbira (*Zingiber officinale*) ili u protoplazmi epidermalnih stanica ili mezofila mnogih latica u obliku hlapljivih eteričnih kapljica. Također, *člankovite* i *nečlankovite mliječne cijevi* kao produkt lučenja sadrže mliječne sokove. *Smolenice* se javljaju kod četinjača i proizvode smolu.

Tkiva i stanice za izlučivanje stvaraju produkte koje aktivno izlučuju izvan stanice u okolna tkiva ili izvan biljke. U širem smislu u tkiva za izlučivanje ubrajamo i osnovno tkivo sa asimilacijskim i spužvastim parenhimom bogatim intercelularima gdje se procesom asimilacije (fotosinteze) stalno izlučuju plinoviti produkti. U užem smislu u tkiva i stanice za izlučivanje ubrajamo *žljezdane stanice* i *žljezdana tkiva*. Pojavljuju se pojedinačno ili u nakupinama. Njihov proizvod se kroz staničnu stjenku aktivno luči izvan stanice te se izlučuje ili u međustanične prostore ili se uklanjaju iz biljke. Najčešće prisutne su žljezdane stanice i dlake, hidatode, nektariji. **Žljezdane stanice** pojavljuju se pojedinačno ili u skupinama u epidermi, parenhimu, ali i u drugim trajnim tkivima. To su žive stanice, sadrže mnogo plazme s velikom jezgrom te brojne mitohondrije i diktosome. Njihov produkti se aktivno izlučuju kroz staničnu stjenku. **Žljezdane dlake** se također često pojavljuju u epidermi čija je krajnja stanica žljezdana stanica često drugačije oblikovana (slika 5.6.). Na primjer *glavičaste dlake* gdje je krajnja, vršna žljezdana stanica oblika glavice.

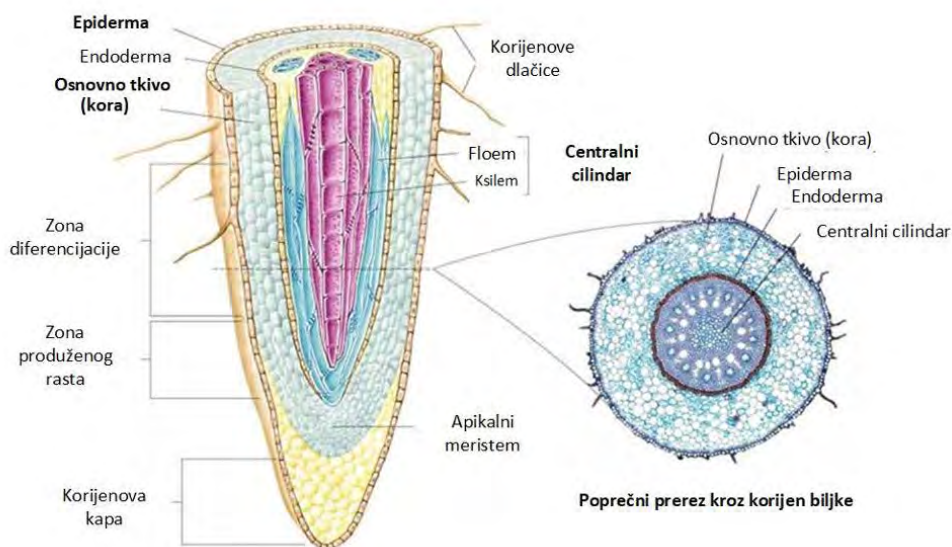


Slika 5.6. Poprečni prerez stabljike crvenog naprstka (Digitalis purpurea) gdje se vide stanice žljezdane dlake koja završava sa žljezdanom stanicom

Također, postoje *ljuskaste dlake* kao i različite tvorevine dlaka na vanjskim pupovima kao zaštita, tkz. žljezdane rese. Kod mnogih jednosupnica i dvosupnica, većinom na vrhovima listova ili zubićima lisnih rubova ili pri kraju velikih žila, ispod puči vodenica nalazi se skupina parenhimskih stanica bez klorofila koji služe za izlučivanje vode te ih nazivamo *epitemima*. *Nektariji* su žlezde koje se najčešće nalaze na cvjetovima (floralni nektarij), ali su prisutni i na drugim dijelovima biljke (ekstrafloralni nektarij), izlučuju šećerom bogate spojeve za primamljivanje kukaca i građom su vrlo različiti.

5.1.2. Biljni organi

Prelazak biljaka na kopno doveo je do prilagodbe na određene nepovoljne uvjete staništa. Biljke su morale prilagoditi strukturu i građu na prekomjerni gubitak vode, razviti provodni sustav za primanje i provođenje vode i mineralnih tvari, razviti načine učvršćivanja biljke uslijed nedostatka vode kao potpore te razviti različite prilagodbe u svrhu razmnožavanja i rasprostiranja u kopnenim uvjetima. Razvoj unutrašnjih dijelova biljke, prvenstveno provodnog sustava i ostalih tkiva,



Slika 5.7. Primarna građa korijena

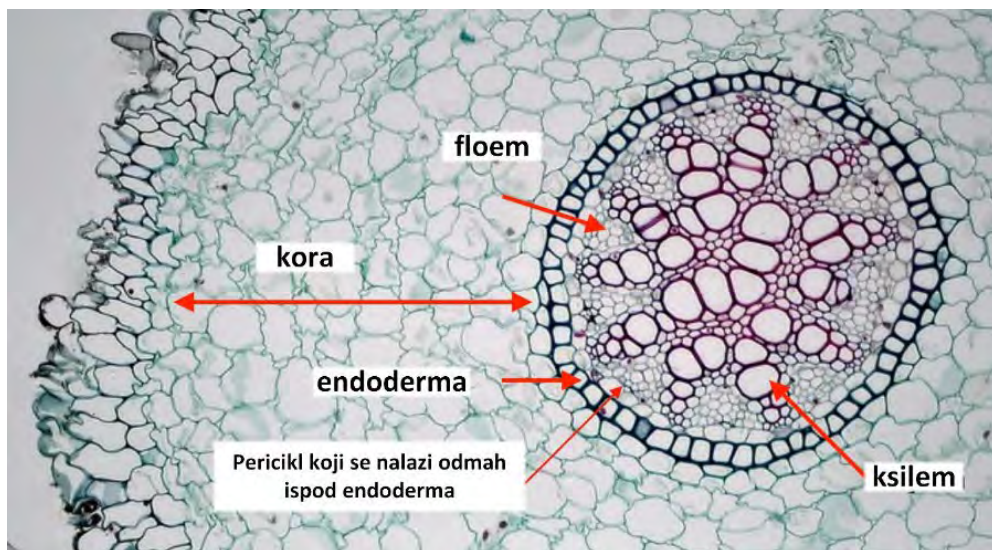
5.1.2.1.1. Primarna unutrašnja građa korijena

Izrasli korijen se isprva sastoji isključivo od primarnih tkiva koji su najčešće radijalno raspoređeni u korijenu. U poprečnom prerezu primarnog korijena razlikujemo tri dijela: *rizoderma*, *primarna kora* i *centralni cilindar* (slika 5.8.).

Prema vani mladi korijen zaštićen je jednoslojnom **rizodermom** koja je po postanku i smještaju analogna epidermi izdanka te koja zajedno s korjenovim dlačicama služi prvenstveno primanju vode i mineralnih tvari. Stoga se rizoderma značajno razlikuje od epiderme po tankim vanjskim stjenkama, nedostatku kutikule i puči te se na njoj razvijaju korijenove dlačice kao izraštaji rizodermalnih stanica. Rizoderma se na korijenu zadržava kratko vrijeme i ugiba skupa s korjenovim dlačicama. Tada vanjski sloj primarne kore, neposredno ispod rizoderme, preuzima njenu funkciju te predstavlja sekundarno kožno tkivo koje nazivamo **egzoderma**. Njene stijenke su značajno čvrste uslijed suberinskih slojeva na stjenci te preuzimaju zaštitnu ulogu i osobine kožnog tkiva.

Ostalo tkivo razlučeno je na kora i centralni cilindar. Kora se sastoji od bezbojnih parenhimskih spremišnih tkiva. Kod zračnog korijena pojavljuje se klorofil u parenhimu. Posljednji (unutrašnji) sloj primarne kore korijena razvijen je kao **endoderma** i čini granični sloj između primarne kore i centralnog cilindra. Endoderma ima veliko značenje u provođenju vode i ostalih tvari u vodoravnom pravcu, to jest od korijenovih dlačica do provodnog sustava. U pojedinim starijih stanica tkiva endo-

derme uočavaju se radialna zadebljanja stanične stjenke. To je uža ili šira pruga suberinu sličnih tvari koja u obliku neelastične vrpce obavija stanice te takva zadebljanja nazivamo Casparyjevim prugama. Ovakva zadebljanja su nepropusna za vodu. Međutim, pojedine stanice endoderma čija stjenka nije zadebljala i propušta vodu nazivamo stanicama propusnicama i najčešće se nalaze u blizini traheja provodnih žila.



Slika 5.8. Poprečni prerez kroz korijen s radialnom provodnom žilom u centru

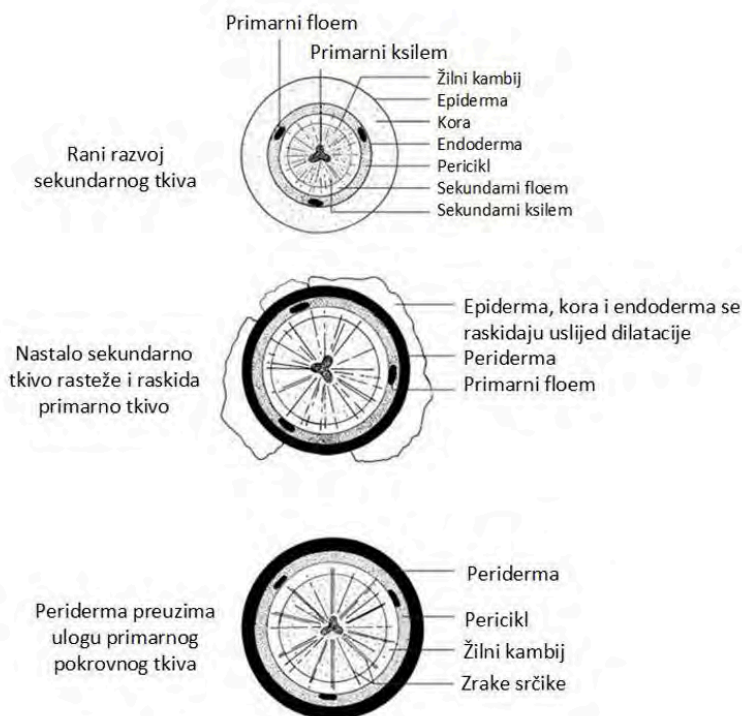
Sloj odmah ispod endoderme, to jest vanjski sloj centralnog cilindra, naziva se **perikambij** ili **pericikl**, građen od jednog ili više slojeva stanica. Važan je za razvoj sekundarnog tkiva pri sekundarnom rastu korijena u debljinu te za razvitak postranog korijenja koji se zameće u periciklu i razvitak sekundarnog kožnog tkiva.

U središtu centralnog cilindra, unutar pericikla, nalazi se radialna provodna žila. Broj ksilemskih i floemskih elemenata u radialnoj provodnoj žili može biti različit. Prema broju ksilemskih traka provodnu žilu nazivamo jednozrakastom, dvozrakastom, trozrakastom, četverostrukom ili mnogozrakastom (monarhna, dijarhna, triarhna, tetraarhna ili poliarhna žila). Nizovi traheja se spajaju u centru žile ili se tu nalaze parenhimske stanice ili sklerenhim, najčešće jedne i druge.

5.1.2.1.2 Sekundarna građa korijena i rast u debljinu

U jednosupnica i nekih dvosupnica primarna građa korijena ostaje do kraja života biljke dok u golosjemenjače i većine dvosupnica prisutan je sekundarni rast korijena u debljinu. Sekundarni rast započinje razvojem **kambija** koji se razvija iz pa-

renhimskih slojeva koji razdvajaju ksilemske od floemskih elemenata u provodnoj žili korijena. Rubovi kambijskih traka spajaju se s obje strane trahejskih nizova s perikambijem te nastaje neprekinuti kambijski plašt zvjezdastog ili valovitog oblika (slika 5.9.).



Slika 5.9. Sekundarni rast korijena u debljinu

Kambijski plašt prema vani stvara sekundarni floem (sekundarnu koru), a prema unutrašnjosti sekundarni ksilem (sekundarno drvo). Zbog jačeg razvoja sekundarnog drva udubljenja u kambijskom plaštu se uskoro izravnavaju i na prerezu poprima kružni oblik.

Razvojem kambija i sekundarnih trajnih tkiva kora korijena uslijed dilatacije se rasteže i u konačnici raskida, a zamjenjuje ga periderma, sekundarno kožno tkivo nastalo iz perikambija, čije oplutjele stanice čine vanjsku zaštitu korijena.

5.1.2.1.3. Razgranjenje i oblici korijena

Korijen se, posebice korijen sjemenjača, razvija već u klici kao klicin korijenak (*radicula*) koji se u dvosupnica razvija u g l a v n i ili p r i m a r n i korijen, a njenim daljnjim razgranjenjem nastaje postrano korijenje te se u tlu razvija korijenov su-

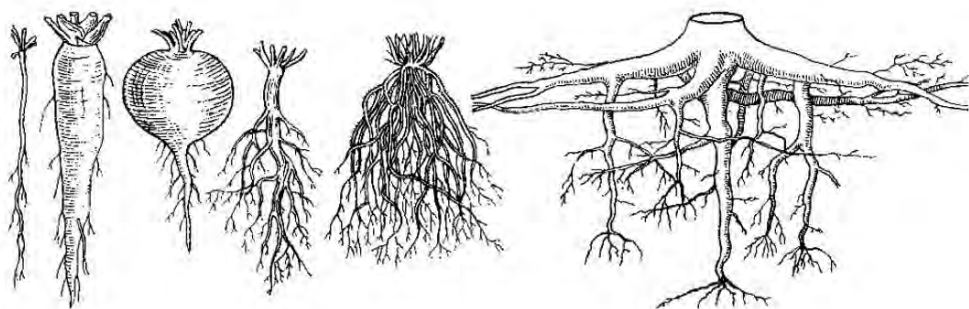
stav. Bočno korijenje koje se razvija direktno iz glavnog korijena je bočno korijenje I reda, grananjem bočnog korijenja I reda nastaje bočno korijenje II reda itd. Na taj način se povećava površina koja ponekad po dužini i opsegu nadmašuje nadzemni sustav izdanka.

Bočno korijenje sjemenjača nastaje endogeno (u unutrašnjosti korijena) od perikambija (pericikla) matičnog korijena koji čini vanjski sloj centralnog cilindra (slika 5.8.). Zbog toga zametak bočnog korijena pri svom rastu mora uvijek probiti koru matičnog korijena te zato bočno korijenje na mjestu izbijanja je obavijeno izbočenim rubnim dijelom kore u obliku ovratnika. Zametanja bočnog korijena se najčešće događa na primarno građenom (apsorpcijskom) dijelu matičnog korijena, iznad područja korijenovih dlačica. Također, bočno korijenje ima istu građu i funkciju kao i glavni korijen. Cijeli razgranjeni sustav se zove *alorizno korijenje*.

Međutim, u mnogih biljaka pojavljuje se korijenje koje nastaje iz stabla ili lista pa takvo *adventivno korijenje* nazivamo još stablično ili lisno korijenje. U većine paprati u embrionalnom razvoju zametak korijena se ne razvija iz klicina korijenka već postrano tako da je u takvih paprati razvijeno stablično korijenje kod kojeg postoji jednakovrijedno sporedno korijenje ili *homorizno korijenje* za razliku od aloriznog gdje glavni i sporedni korijen morfološki različite vrijednosti.

U jednosupnica se razvija glavni korijen, ali kod njih nema sekundarnog rasta te najčešće rano odumire i nadomješta ga sporedno stablično korijenje. Takvo korijenje nastaje iz hipokotila, djela izdanka, ili iz viših dijelova izdanka. Zbog jednako debelih sporednih i snažnih bočnih ogranaka gradi specifične busenasto (homorizno) korijenje.

Osim osnovnih funkcija, učvršćivanja biljke za tlo i provođenje vode i mineralnih tvari, korijen mnogih biljaka preuzeo je uporedo i neke druge funkcije te je u skladu s tim poprimio poseban oblik i građu (slika 5.10.). Najčešće korijen služi kao organ za skladištenje vode ili hranjivih tvari. Stoga su takvi korijenovi najčešće sočni i zadebljali. Ako su tvari uskladištene u parenhimu glavnog korijena nastaje zadebljalo repasto korijenje. Repasto korijenje je uglavnom zastupljeno u dvosupnice kao što su mrkva, šećerna i stočna repa.



Slika 5.10. Različiti oblici korijena

Posebnom građom se odlikuju korijenja nekih tropskih epifita (biljke koje rastu na drugim biljkama, fiziološki neovisne, nisu paraziti), drveća i grmlja močvarnih staništa (tzv. mangrove) te nekih drveća zakorijenjenih u mulju kao što je močvarni čempres (*Taxodium distichum* Rich) i drugi.

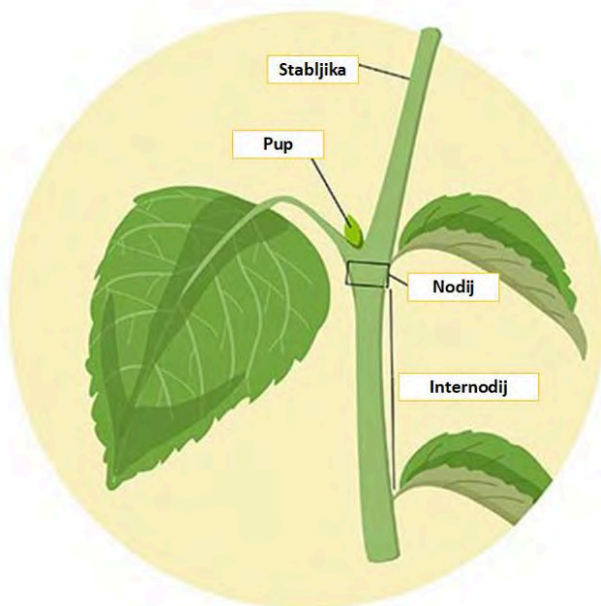
5.1.2.2. Stabljika

Stabljika je središnji vegetativni organ koji povezuje korijen s listovima. Zajedno s listovima stabljika tvori biljni **izdanak** koji je u tipičnom obliku valjkasto štapičasto tijelo s listovima, a na poprečnom prerezu stabljike većinom se uočava radijalna (zrakasta) simetrija, ali može biti trokutasta (*Cyperaceae*), četvrtasta (*Lamiaceae*) do mnogokutna kao što je to prisutno u kaktusa. Kod nekih skupina, kao što su trave, stabljika u poprečnom prerezu može biti većinom šuplja.

U mnogih paprati stabljika nosi listove za asimilaciju (trofofile) i fertilne listove na kojima se razvijaju sporangiji (nespolni rasplodni organi) koje još nazivamo sporofili ili trofosporofili. U sjemenjača stabljike razvijaju se metamorforzirani izdanci s cvjetovima ili cvatom za spolno razmnožavanje. Stabljika, kao i korijen, vrši više funkcija istovremeno. Glavna funkcije stabljike je provođenje vode i mineralnih tvari iz korijena do listova i asimilata iz listova u ostale dijelove biljke. Osim toga, stabljika nosi listove i omogućava listovima bolju izloženost svjetlosti i ugljikovom dioksidu te se time značajno olakšava fotosinteza. Razvijeno mehaničko tkivo omogućava često obilno razgranatoj stabljici da se održi uspravno te pojedine biljne vrste svojim rastom mogu postići visinu i od nekoliko desetaka metara. Često stabljika može poslužiti kao spremišni organ ili organ za fotosintezu.

Na vrhu izdanka u vanjskim slojevima vegetacijskog čunja neposredno ispod vrška stvaraju se postrani izbočeni **lisni zametci** ili **lisne primordije** koji čine začetak listova. Nakon produženja osi izdanka mjesta s listovima na stabljici izgledaju

čvorasto te takva mjesta nazivamo **nodijima** ili **čvorovima**, a odsječke bez listova između nodija nazivamo **internodijima** ili **člancima stabljike** (slika 5.11.). Ovisno o veličini lisnih zametaka i prostora na čvorovima može se razviti veći broj listova te grade pršljenove pa sve do jednog lista po čvoru. U pazušcima listova razvijaju se bočni (pazušni) pupovi iz kojih njihovim razvitkom postaju bočni ogranci.



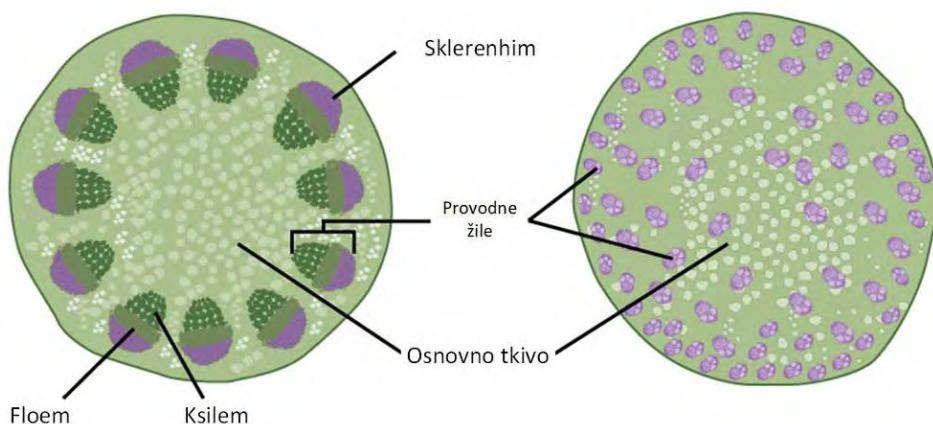
Slika 5.11. Dijelovi stabljike

Stabljika raste u dužinu vršnim djelom izdanka te daljnjim diferenciranjem različitih vrsta trajnih tkiva na različitim udaljenostima od tjemeništa izdanka. Zbog toga od vrha izdanka prema korijenu možemo razlikovati različite zone koje postupno prelaze jedna u drugu. Krajnji vrh (0,01-0,05 mm) čine vrlo nježne skupine stanice prameristema koje su zadržale embrionalna svojstva i čine *embrionalnu zonu*. Na nju se postupno nadovezuje *zona determinacije* (ili *zona organogeneze*) u kojoj se određuje (determinira) budući građevni plan i njeno raščlanjenje na listove i bočne ogranke kao i prva diferencijacija na buduća tkiva kore, žile i srčike. U ovoj zoni određenim tehnikama bojanja i posebnim metodama preparacije u dvosupnica na poprečnom prerezu uočavaju se skupine stanica praserčike smještene centralno i prakore smještene periferno. Također, stanice u ovoj zoni zadržavaju embrionalni karakter kao zaostali meristem koji u poprečnom prerezu obrazuje meristemski prsten. To jest, u ovoj zoni se obrazuju posebne stanične formacije koje u *zoni diferencijacije* postaju određena jasno uočljiva tkiva. U zoni diferencijacije osim konačnog stvaranja tkiva odvija se primarno produženo rastenje izdanka i njegovo primarno rastenje u debljinu.

5.1.2.2.1. Primarna građa stabljike

Primarnu građu stabljike čine tkiva nastala diferencijacijom iz primarnog meristema. U dvosupnica građa i raspored primarnih trajnih tkiva je u obliku koncentričnih krugova. U središtu stabljike nalazi se **srčika**, parenhimsko tkivo koje može imati i skladišnu funkciju, a uslijed sekundarnog razmicanja ili kidanja stanica mogu nastati šupljine srčike. Srčiku okružuju provodne (otvorene kolateralne) žile građene od drvenastih (primarni ksilem) dijelova koji su u pravilu smješteni bliže središtu i floemskih (primarni floem) koji su smješteni prema vani i od ksilema razdvojeni nediferenciranim (fascikularnim) kambijem. Provodni snopovi, uslijed bočnog stapanja kambijskih nizova, mogu tvoriti jedan gotovo zatvoreni provodni cilindar (u većine drvenastih biljaka) ili mrežasti sustav (trajnice i zeljaste biljke) koji može biti rastavljen na veći ili manji broj provodnih snopića. Provodne snopice razdvaja parenhimsko tkivo z r a k a s r č i k e koje srčiku spajaju sa primarnom korom stabljike. Često se izvan provodnih snopova stvaraju sklerenhimska vlakna koja odvajaju unutrašnji dio (provodni snopovi i srčika) ili c e n t r a l n i c i l i n d a r od **primarne kore**. Primarna kora se uglavnom sastoji od parenhimskog asimilacijskog ili spremišnog tkiva. U nekih biljaka, posebice vodenih biljaka, u primarnoj kori se stvara izražen sustav međustaničnih šupljina. U vanjskim (perifernim) dijelovima primarne kore često se nalazi kolenhimsko tkivo. Poslednji (vanjski) sloj završava **epidermom**, zadebljalim jednoslojnim, rjeđe višeslojnim, stanicama bez klorofila s malim brojem puči koji čine mjesta prekida epiderme.

U jednosupnica postoji, u odnosu na dvosupnice, značajnija razlika u građi stabljike i rasporedu primarnih trajnih tkiva (slika 5.12.). Glavna razlika očituje se u vrsti i razmještanju provodnih žila.



Slika 5.12. Primarna građa stabljike u dvosupnica (lijevo) i jednosupnica (desno)

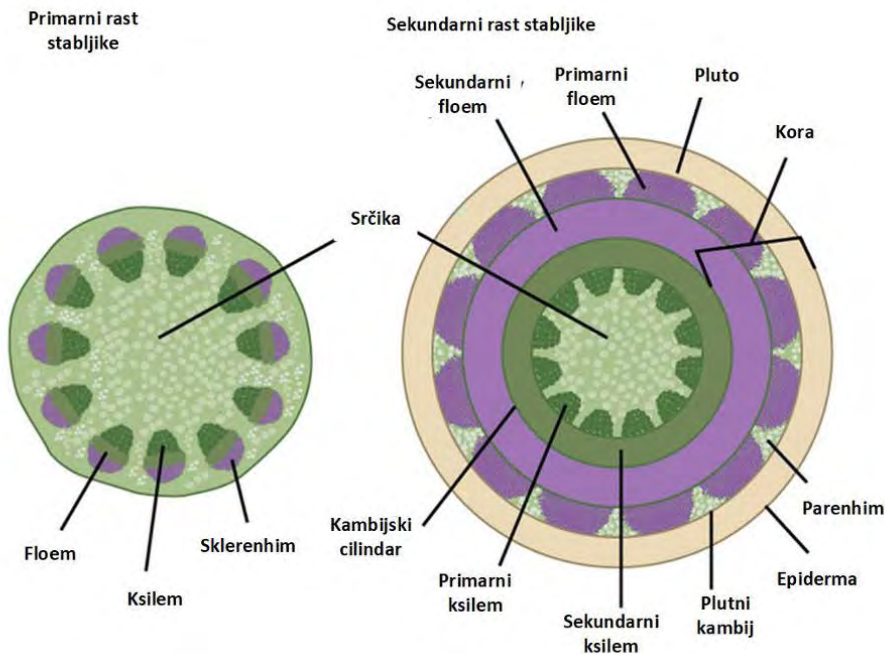
U jednosupnica su provodni snopići nepravilno raspoređeni i na perifernim dijelovima stabljike su veće i u većem broju i često je teško razlikovati primarnu koru od centralnog cilindra. Također, u jednosupnica su zatvorene kolateralne žile, to jest ksilem graniči neposredno s floemom jer nije odjeljen slojem meristenskog tkiva, tzv. fascikularnim kambijem. Zbog nepostojanja fascikularnog kambija stabljika ne može rasti u debljinu i jednosupnice su zbog toga većinom zeljaste biljke.

5.1.2.2.2. Sekundarna građa stabljike

Sekundarni rast stabljike u debljinu i sekundarna građa stabljike nastala su djelovanjem posebnih perifernih meristemskih tkiva, *k a m b i j a i f e l o g e n a*.

U većini jednosupnica nije prisutno sekundarno rastenje i razvijanje sekundarnih tkiva. Takav slučaj nalazimo samo u nekih drvenatih vrsta kao što su *Dracaena*, *Cordyline*, *Yucca* i *Aloe*. Kambij u tih vrsta nastaje izvan provodnih žila, te ga nazivamo **ekstrafascikularni kambij**, koji svojim uzdužnim dijeljenjem prema unutra stvara sekundarne (zatvorene) provodne žile i parenhim, a prema vani stvara sekundarno parenhimsko tkivo kore.

Sekundarno debljanje u golosjemenjača i drvenastih višegodišnjih dvosupnica je normalna pojava koja vrlo brzo smjenjuje primarno rastenje. Rastom stabljike u debljinu nastaje **drvo** i **kora** kao i sekundarna višestanična trajna tkiva, periderma, sekundarni ksilem i floem (slika 5.13.). Sekundarna tkiva nastaju mitotičkom aktivnošću meristenskog tkiva koji tvori cilindar, a na poprečnom prerezu se vidi kao prsten. Taj prsten prolazi kroz provodne žile, a djelomice između žila. U stvari cilindar ili prsten sastoji se od dvije vrste kambija koji se izmjenjuju, a to su **žilni** ili **fascikularni kambij** i **međužilni** ili **interfascikularni kambij**.



*Slika 5.13. Primarna i sekundarna građa stabljike u poprečnom prerezu.
Sekundarni rast smjenjuje primarni rast stabljike*

Kambijski cilindar razdvaja drvo od kore i sastoji se od više slojeva plosnatih prizmatičnih meristemskih stanica koji prema unutra stvara sekundarni ksilem ili sekundarno drvo. Prema vani kambij stvara sekundarnu koru koja se sastoji od floemskih elemenata (sekundarni i primarni floem), parenhima, sklerenhimska vlakna i parenhimskih zraka srčike. Kako kambij prema unutra stvara stanice tako se i njegovo djelovanje s vremenom sve više pomiče prema vani. Stoga se obim kambijskog cilindra kao i tkiva izvan njega mora stalno povećavati te taj proces nazivamo dilatacija. Uslijed stalnog širenja površinska tkiva pucaju i na kraju se uništavaju.

Epiderma ne sudjeluje u dilataciji nego se pasivno rasteže i puca. Međutim, mnogo prije nastaje **sekundarno kožno tkivo** ili **pluto** koje zamjenjuje epidermu i štiti biljku koja raste u debljinu od isušivanja, napada patogenih i mehaničkih ozljeda. Pluto nastaje aktivnošću sekundarnog meristema, to jest plutnog kambija ili felogena koji kod nekih vrsta nastaje iz epidermalnih stanica, ali većinom nastaje iz subepidermalnog sloja kore. Plutni kambij prema vani uglavnom stvara pluto, a prema unutra, u malom broju, stvara **felodermu**, neoplutjele stanice kore bogate klorofilom. Pluto, plutni kambij i feloderma čini sekundarno kožno tkivo koje zovemo **periderma**. Stvaranjem periderme stabljika izvana postaje postupno smeđa ili siva.

5.1.2.2.3. Oblici stabljike

Stabljika u mnogih biljaka osim osnovnih funkcija može preuzeti i neku drugu funkciju. Stoga stabljika ili njezini pojedini dijelovi mogu biti preobraženi ili metamorfozirani te u skladu s tim poprimiti poseban oblik ili građu. Najčešće su prilagođene za skladištenje asimilata, vode i mineralnih tvari u obliku rizoma, stabljičnih gomolja, lukovica, filokladija i drugo.

Najčešće preobrazbe izdanka su podzemni izdanci ili **rizomi**, preobrazbe prilagođene za preživljavanje nepovoljnih klimatskih razdoblja. To su najčešće razgranjeni i odebljali podzemni izdanci izduženog oblika s neograničenim rastenjem. Rizom se razlikuje od korijena po unutrašnjoj građi, nema kaliptru i ima zakržljale i ljuskaste listove koji često otpadnu i ostavljaju ožiljke. Na rizomima, najčešće s donje strane razvija se adventivno korijenje i kod pojedinih vrsta rizom sudjeluje u vegetativnom razmnožavanju.

Stabljični gomolji mogu nastati debljanjem hipokotila ili se razvijaju iz jednog ili više internodija. Nadzemni gomolji su ograničena lokalna zadebljanja glavne stabljike kao spremišni organ koji se razvija u rotkvice i cikle ili bočnih izdanaka u nekih tropskih orhideja. Podzemni gomolji imaju jako reducirane i prolazne listove. Od rizoma se razlikuju većom debljinom, ograničenim rastom i nedostatkom korijenja.

Lukovica je podzemni i vrlo skraćeni izdanak sa zadebljalim i mesnatim ljuskavim listovima koji služi skladištenju hranjiva i vode. Mogu biti različitog oblika.

Također, pojedini dijelovi stabljike mogu biti preobraženi u **filokladije**, ogranke slične listu kao što je u veprine (*Ruscus hypoglossum* L.) ili u iglice u biljaka s reduciranim listovima (kaktusi).

5.1.2.3. Listovi

List je biljni organ kojemu je osnovna funkcija fotosinteza (stvaranje organskih tvari, asimilata) i transpiracija (izlučivanje vodene pare u atmosferu). Međutim, u mnogih biljaka listovi i dijelovi lista su preuzeli i neku drugu funkciju te su doživjeli različite preobrazbe. Neke od tih preobrazbi su u funkciji penjanja stabljike, zaštite od kukaca ili razmnožavanja biljke te imamo listove u obliku lisnih trnova (žutika), vitice u graška, klopke za kukce u pojedini karnivornih (mesojednih) biljaka. Dijelovi cvijeta kao što su lapovi, latice, prašnici i plodni listovi su preobraženi listovi u funkciji razmnožavanja biljke.

Listovi se na stabljici pojavljuju odmah nakon tjemenišnog meristema iz lisnih primordija kao postrane izbočine. Njihov rast za razliku od stabljike ili korijena je ograničen. Izuzetak je samo afrička pustinska vrsta *Welwitschia mirabilis* čija baza

lista raste trajno. Plojka listova raste pomoću subepidermalnih rubnih stanica uz pomoć rubnog ili zaostalog meristema.

Već pri samom klijanju biljke pojavljuju se **supke** i to jedna u jednosupnica, dvije supke u dvosupnica, a u golosjemenjača dvije ili više supki. One su u odnosu na većinu listova jednostavne građe i vremenski kratko traju. U nekih rodova hrasta, kestena i graška supke su obavijene sjemenom lupinom i nalaze se ispod zemlje te tada imaju uglavnom spremišnu funkciju i građene većinom od spremišnog parenhima. Osim supki na izdanku biljke prisutni su **pridankovi** i **pricvjetni** listovi čiji se zametak može već razlikovati od zametaka pravih listova, ali kao razvijeni razlike se očitavaju u manjoj razgranatosti i raščlanjenosti od pravih listova. Pridankovi listovi najčešće rastu prije pravih listova u obliku bezbojnih ili zelenih ljuskih. U izdancima drvenastih biljaka nalazimo ih na pupovima te čine ljuskastu zaštitu pupa. Pricvjetni listovi obično slijede nakon pravih listova prema zoni cvjetova te čine zaliske cvjetova ili u ograncima cvatova kao pokrovni list ili brakteja. U nekih vrsta mogu činiti dio cvijeta, to jest listove perijanta.

Međutim, na biljci su najzastupljeniji **pravi listovi**. Tipično razvijen pravi list razlučujemo na plojku (*lamina*), peteljku (*petiolus*) i dno, bazu lista ili podinu (*basis*). Plojka je većinom plosnata ili dorziventralna u kojih je gornja strana najčešće zelena cjelovita (nerazdijeljena) ili razdijeljena (slika 5.14). Cjeloviti pravi listovi su u jednosupnica dok su u dvosupnica česti razdijeljeni listovi te mogu biti dlanasto sastavljeni, parno i neparno perasti, dvostruko perasti.



Slika 5.14. Dijelovi lista i složenost plojke lista

Na temelju oblika plojke razlikujemo igličaste, suličaste, krpaste, duguljaste, eliptične, jajaste, klinaste, kopljaste i druge listove. Oblik lista je bitno obilježje pri determinaciji pojedinih biljnih vrsta. Također, list može biti na vrhu plojke odrezan, tup, zašiljen, izrezan i drugo. S obzirom na rub lista plojka može biti cijela, pilasta, nazubljena, narovašena ili krpasta.

5.1.2.3.2. Lisna peteljka

Peteljka lista je većinom bifacijalne građe i sastoji se od provodnih žila koje su većinom raspoređene u krug ili svojim rasporedom čine luk. Pomoću provodnih žila peteljke obavlja se prijenos asimilata iz lista u stabljiku, te vode i mineralnih tvari iz stabljike u list. Osim provodne funkcije peteljka lista nosi plojku i odgovarajućim gibanjima tijekom rasta omogućava lakši pristup svjetlosti. Također, tijekom rasta gibanje lista može biti potpomognuto raznim zadebljanjima na peteljci ili bazi lista.

U nekih vrsta roda *Acacia* koja nastanjuju izrazito suha staništa plojka perastih listova je reducirana te plosnata lisna peteljka preuzima funkciju fotosinteze. Međutim, listovi mnogih jednosupnica sa priraslim listovima i igličasti listovi nemaju peteljku već baza lista prelazi u plojku (sjedeci listovi).

5.1.2.3.3. Baza lista

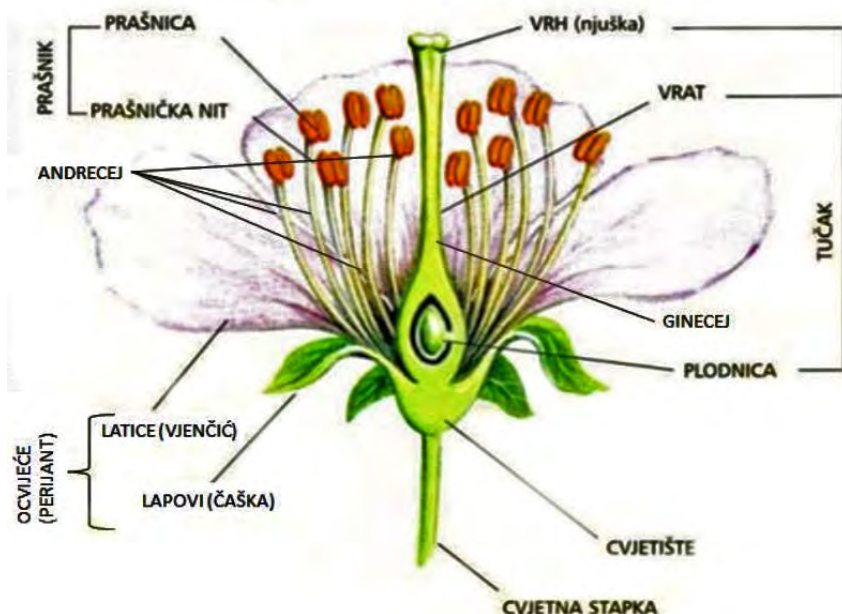
Baza lista može biti različito razvijena, ali je za razliku od lisne peteljke većinom proširena i pljosnata. Najčešće u obliku lisnih rukavaca obavija i zaštićuje pup iz pripadajućeg lista ili nodij stabljike. Također, baza lista može da se razvije u različita jastučasta zadebljanja koja u pojedinim jednosupnica su u obliku palistića (*stipulae*). U bifacijalnih listova pojavljuju se na bazi lista po dva palistića. Mogu biti različite veličine od sitnih i slabo primjetnih do, u nekih biljaka kao što je grašak, dosta krupni, ali su uvijek manji od pravih listova.

5.1.2.4. Cvijet

Izdanak ili dio izdanka ograničenog rasta s preobraženim listovima te muškim i ženskim organima namijenjenim reprodukciji nazivamo **cvijet**. U golosjemenjača slične strukture s istom namjenom nazivamo cvijet. Međutim, složenost i diferencirana građa cvijeta je karakteristika za sjemenjače. Cvijet je redovito pravilna oblika, pa mogu biti *aktinomorfni* ili *polisimetrični* s više ravnina simetrije, *zigomorfni* s jednom ravinom simetrije ili *bilateralni* (*disimetrični*) s dvije različite ravnine simetrije i rijetko *asimetrični* ili *nesimetrični*.

Tipični cvijet kritosjemenjača je dvospolan. Stoga sadrži muške spolne organe ili prašnike i plodne listove kao ženske spolne organe, a cvjet nazivamo *hermafroditskim*. Cvjetovi koji sadrže samo prašnike ili samo plodne listove (tučkove) su jednospolni cvjetovi. Takođe, biljke s jednospolnim cvijetovima mogu biti **jednodomne, dvodomne ili raznodomne** ovisno o tome da li se na biljci nalaze samo muški ili ženski cvjetovi (jednodomna biljka) ili se nalaze i muški i ženski cvjetovi (dvodomna biljka). Postoje i **raznodomne biljke** na kojima se nalaze jedospolni i dvospolni cvjetovi.

Na tipičnom i potpuno razvijenom cvijetu kritosjemenjača možemo razlikovati nekoliko glavnih dijelova (slika 5.15), a to su: *cvjetište*, *ocvijeće*, prašnici cvijeta ili *andrecej* i plodni listovi cvijeta ili *ginecej*. U većine kritosjemenjača svi dijelovi cvijeta su pršljenasto (ciklično) raspoređeni te čine krugove i najčešće se sastoje od četiri ili pet (*tetraciklični* ili *pentaciklični*) pršljenova, a rjeđe su zavojito (*spiralno*) raspoređeni ili čak *hemiciklično* kada su neki dijelovi zavojito a neki pršljenasto raspoređeni.



Slika 5.15. Građa cvijeta

Cvjetište (*receptaculum*) po porijeklu pripada vegetativnom dijelu biljke (stabljici) i ovisno o njegovom obliku ovisi položaj ostalih cvjetnih dijelova koje nosi. U kritosjemenjača je cvjetište najčešće *ravno*, *udubljeno* ili *izbočeno*. Ocvijeće ili perijant (*perianthium*) su sterilni listovi, čine vanjski ovoj i zaštićuju ostale dijelove cvijeta te mogu služiti i primamljivanju kukaca. U nekih biljaka (vrste rodova *Salix* i *Carex*) cvjetovi uopće nemaju ocvijeće te se nazivaju 'goli' ili **ahlamidejski**. Međutim, često su listići ocvijeća oblikom, veličinom i bojom međusobno jednaki što se naziva *perigon*, a cvjetovi su **homohlamidejski**. Listovi perigona mogu biti obojeni ili zeleni kao odvojeni ili međusobno srasli i obilježje su jednosupnica. U kritosjemenjača češće je ocvijeće razlučeno na dva nejednaka kruga, čašku (*calyx*) i vjenčić (*corolla*). **Čaška** je vanjski omotač cvijeta s lapovima (*sepala*) i od vjenčića se razlikuje obično manjom veličinom i zelenom bojom. Čaška može imati slobodne lapove te je čaška **prostolapna** ili *korisepalna* ili može imati više ili manje srasle lapove te je

časka **sulapna** ili *sinsepalna*. Glavna funkcija čaške je da zaštiti unutrašnje i mlade dijelove cvijeta još u fazi pupoljka. Većinom čašica ostaje i nakon otvaranja cvijeta i otpada zajedno s vjenčićem. U nekih biljaka (jabuka, kruška, dunja) časka ostaje na plodu dok u nekih vrsta roda *Papaver* časka otpada nakon otvaranja cvijeta. **Vjenčić** čini unutrašnji krug omotača cvijeta i od čaške se razlikuje uglavnom krupnijim i živo obojenim laticama (*petala*). Osim što ima zaštitnu funkciju, to jest zaštićuje prašnike i tučak, vjenčić svojim relativno velikim i jarko obojenim laticama privlači kukce te na taj način potpomaže oprašivanje. Također, vjenčić može imati slobodne latice pa je cvijet **prostolatičan** ili *koripetalan*, ili imati više ili manje srasle latice te je tada cvijet s vjenčićem **sulatičan** ili *sinpetalan*.

Skup svih **prašnika** cvijeta nazivamo zajedničkim imenom andrecej. Prašnik (*stamina*) se u pravilu sastoji od dva glavna dijela. To je u pravilo mikrosporofil koji nosi sporangij ili peludnicu (poglavlje 4.4.9.). Najčešće možemo razlikovati dva glavna dijela; tanku dršku ili *filamentum* i znatno deblje prašnice ili *anthere*. Drška prašnika može biti različite duljine i debljine. Također mogu biti prašnici bez drške, tzv. sjedeći prašnici. Prašnicu čine dva para sporangija ili peludnica i simetričnog su rasporeda te grade teke (*thecae*) koje su međusobno spojene konektivom. To jest, tipična teka prašnika sadrži dvije peludnice u kojima se razvija **pelud** ili **polen** (*pollen*) često poznat i kao cvjetni prah. Filogenetski polen odgovara sporama dok peludnice mikrosporangijama papratnjača. Tipična građa peluda je eliptična ili okrugla i sastoji se od dviju opni, unutrašnje *intine* i vanjske zadebljale *eksine* koja može na površini imati različita zadebljanja u obliku bodlji, bradavica i bora. Njegova osnovna funkcija je transport muškog gametofita do njuške tučka.

Plodni ili karpelni listovi koji na bazalnom dijelu nose sjemene zametke čine ženski dio dvospolnog cvijeta. Za razliku od golosjemenjača, u kritosjemenjača je došlo do sraštavanja plodnih listova te sjemeni zametak ili zametci ostaju zatvoreni u unutrašnjem prostoru. Sraštavanje plodnih listova i smještanje zametka unutar zatvorenog prostora nastaje **tučak**, organ koji je karakterističan za kritosjemenjače. Na tučku u većini slučajeva razlikujemo tri glavna dijela: njuška (*stigma*), vrat (*stylus*) i plodnica (*ovarium*). Na gornjem dijelu tučka je njuška koja prihvata pelud i različitog su oblika ovisno o biljnoj skupini. Mogu biti bradavičaste, sluzaste ili ljepljive. Vrat predstavlja spoj između njuške i plodnice. Njegova funkcija je dovođenje i smještanje peludne mješine u odgovarajući položaj pri procesu oplodnje. Plodnica je donji i najširi dio tučka u kojem su smješteni sjemeni zametci. Svi tučkovi cvijeta čine ginecej. U nekih cvijetova (roda *Fabaceae*) ginecej se sastoji od jednog plodnog lista te cvijet ima samo jedan tučak. Tada taj ginecej označavamo kao *monokarpan*. Ako je ginecej sastavljen od više plodnih listova (rod *Ranunculaceae* i *Rosaceae*) gdje svaki plodni list zasebno tvori tučak tada se takav ginecej naziva *apokarpanim*. Također, više plodnih listova mogu srasti u jedan tučak što je češći slučaj i takav ginecej nazivamo *sinkarpan*. Plodnica sinkarpanog gineceja je

najčešće podijeljena u dva ili više pretinaca (*septa*), a ovisno o cvjetištu takva plodnica može biti još *nadržasla*, *obrasla* ili *podrasla*.

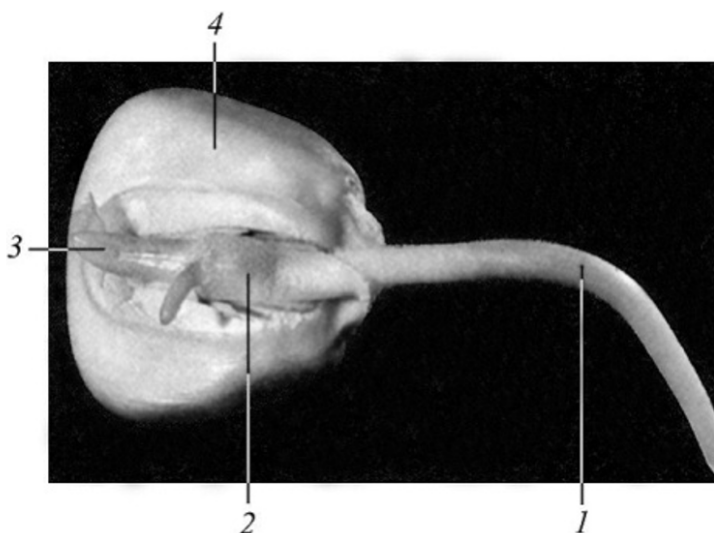
U golosjemenjača, za razliku od kritosjemenjača, građa cvijeta je dosta jednostavnija. Cvjetovi golosjemenjača su redovito jednospolni, oblika rese ili češera, a biljke su većinom jednodomne. Cvjetovi ne posjeduju obojene elemente. Muški cvjetovi su građeni od mikrosporofila ili prašnika zavojito raspoređeni dok ženski nesrasli megasporofil nosi jedan do dva sjemeni zametak. Oprašivanje je vjetrom (anemofilija).

5.1.2.5. Sjeme

Sjeme ili **sjemenka** je odlika sjemenjača i služi njenom razmnožavanju i rasprostriraju. Razvija se iz sjemenog zametka koji nastaje klici ili embriju omogućava bolju zaštitu od raznih nepovoljnih uvjeta i mehaničkih oštećenja.

Razvoj sjemenke započinje oplodnjom jajne stanice u sjemenom zametku. Najvažniji dijelovi sjemenke su *klica* ili embrij, *endosperma* i *sjemeni ljuska*. Na površini sjemenke nalazi se sjemeni ljuska (*testa*) koja se sastoji od jednostrukog ili dvostrukog ovoja, tzv. integument. Njena glavna funkcija je mehanička zaštita, stoga sjemeni ljuska je većinom sa drvenastim zadebljanjima ili oplutjela. Sjemenke koje su dio ploda često nemaju takva zadebljanja i sastoje se od jednog ili dva tanka sloja stanica.

Zigota se poprečnim diobama dijeli jednom ili više puta i pri tome nastaje kratki niz stanica koji nazivamo proembrio ili pretklica. Iz jedne ili više stanica okrenutih prema endospermu se kasnije razvija klica. Ostale stanice čine nosilac embrija ili suspenzor i guraju embrio prema hranjivom tkivu, a služe i same za dovođenje hranjiva. Klica ili embrij nastaje neposredno nakon oplodnje i nekoliko staničnih dioba i predstavlja najvažniji dio sjemenke. Nakon oplodnje, a zatim nakon određenih dioba nastaje klica koja se sastoji od korijenka (*radicula*), strućića (*cauliculus*) s pupoljkom (*plumula*) koji je začetak stabljike i jedna ili dvije supke (*cotyledones*) (slika 5.16.). Na području supki razviti će se jedna (jednosupnice) ili dvije (dvosupnice) supke, a između njih se nalazi strućić s pupoljkom iz kog će se razviti tjemenište izdanka. Klica je na početku građena više ili manje od tvornog tkiva, a diferenciranjem meristemski karakter zadržava u korijenu i strućiću s pupoljkom. Supke su preobraženi listovi i osnovna funkcija im je prehrana i razvoj mlade biljke do obrazovanja prvih zelenih listova. Stoga oblik supki zbog prehranjivanja mlade biljke ne nalikuju na prave listove osim u nekih primitivnih vrsta.



Slika 5.16. Klica, 1.korjenčić, 2. Stručić, 3. Pupoljak, 4. supka

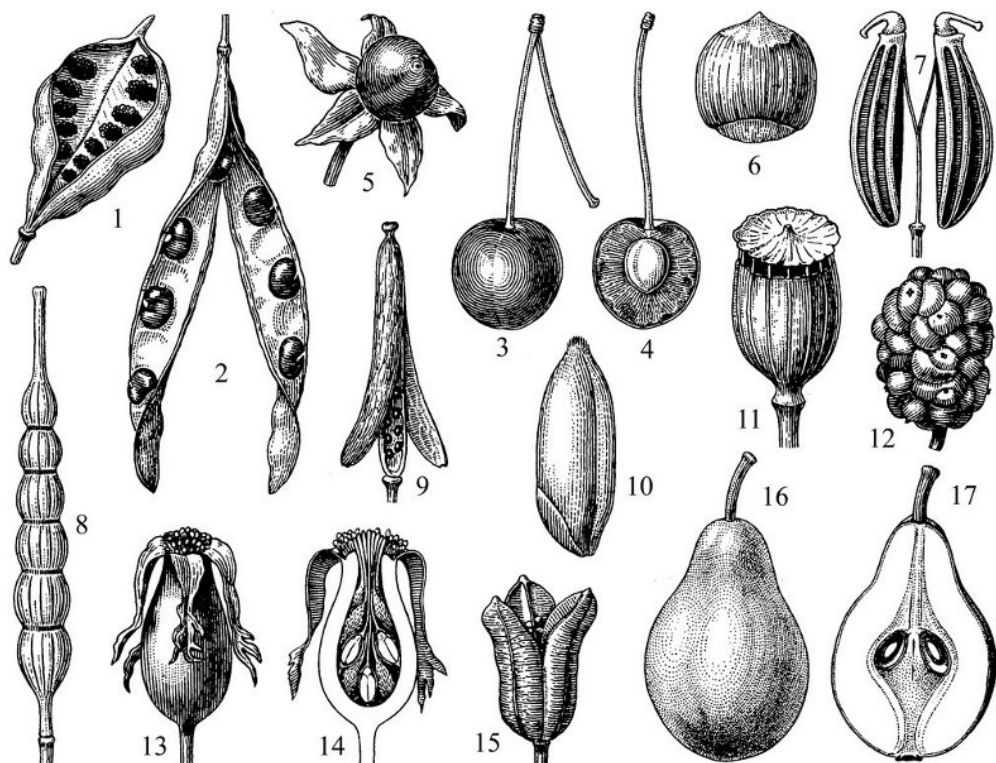
Pri razvitku embrio je najčešće obavijen endospermom ili hranjivim tkivom. U golosjemenjača endosperm čini ženski gametofit ili primarni (haploidni) endosperm dok u kritosjemenjača funkciju hranjivog tkiva preuzima sekundarni triploidni endosperm koji nastaju stapanjem dviju stanica embrionske vreće i spermalne stanice (dvostruka oplodnja, poglavlje 4.4.9.). Tijekom sazrijevanja sjemena endosperm kao hranjivo može da potpuno ili djelomično nestane. Stoga možemo razlikovati sjemenke sa endospermom i bez endosperma. Stvaranje endosperma često počinje nuklearnim dijeljenjem, to jest dijeljenjem sekundarne jezgre embrionske vreće. Nakon određenog vremena između slobodnih sekundarnih jezgara nastaje stjenka i čitava embrionska vreća ispunjena je stanicama endosperma.

5.1.2.6. Plod

Plod je organ kritosjemenjača koji se razvija iz dijela cvijeta, čitavog cvijeta ili cvata i obavlja jednu ili više sjemenki kao zaštita do njenog dozrijevanja, a kasnije sudjeluje u njenom rasprostiranju (slika 5.17.). Građen je od usplođa (*perikarp*) i jedne ili više sjemenki. Usplođe se razvija od plodnice, a uz nju i od nekih drugih dijelova cvijeta ili cvata. Njena funkcija je prvenstveno zaštitna, a u nekim slučajevima može preuzeti i funkciju u rasijavanju sjemenke. Usplođe je većinom građeno od **eksokarpa** ili vanjskog sloja, **endokarpa** ili unutrašnjeg sloja i višeslojnog **mezo-karpa** koji se nalazi u sredini.

Na temelju građe usplođa možemo plodove podijeliti na **suhe plodove** u kojima su svi slojevi usplođa više ili manje suhi i na **sočne plodove** u kojih su jedan od slo-

jeva, naročito mezokarp, sočni i izgrađeni od živih stanica. Plodovi se otvaraju na različite načine te na temelju toga možemo ih podijeliti na **pucavce** i **nepucavce**.



Slika 5.17. Različite vrste plodova

1. mjehur velikog kokotića, *Delphinium*; 2. mahuna zanovijeti, *Laburnum*; 3. i 4. koštunica trešnje, *Prunus*; 5. boba velebilja, *Atropa*; 6. oraščiće, *Corylus*; 7. kalavac kima, *Carum*; 8. cijepavac rotkve, *Raphanus*; 9. komuška dvoredca, *Diploaxis*; 10. pšeno pšenice, *Triticum*; 11. tobolac maka, *Papaver*; 12. dudinja dudu, *Morus*; 13. i 14. šipak ruže, *Rosa*; 15. tobolac perunike, *Iris*; 16. i 17. jezgričasti plod kruške, *Pirus*

Na temelju položaja plodnih listova, stupnja sraštavanja i sudjelovanja ostalih generativnih dijelova u stvaranju ploda, plodove dijelimo na: **jednoplodničke** (monokarpne), **višeplodničke** (sinkarpne), **zbirne plodove** (polikarpni) i **skupne plodove** (cenokarpne). **Jednoplodnički** ili monokarpni plodovi su plodovi koji nastaju iz jednog plodnog lista i tu pripada mjehur, mahuna, monokarpna boba i koštunica te monokarpni oraščiće. **Višeplodnički** ili sinkarpni plod nastaje iz plodnice koja se razvila iz dva ili više sraslih plodnih listova. U sinkarpne plodove ubrajamo tobolac, bobu, komušku, oraščiće, perutku, kalavac i druge. **Zbirni** plodovi nastaju iz slo-

bodnih plodnica koji su postgenitalno preko cvjetišta povezani u jedinstvenu cjelinu. U zbirne plodove ubrajamo zbirni mjehur u roda *Trollius*, zbirni orah u jagode, zbirna koštunica u kupine (*Rubus*). **Skupni** ili cenokarpni plodovi su izgrađeni od čitavog cvata. Skupne plodove razvija dud (*Morus*) i smokva (*Ficus*).

5.2. Ishrana i transport tvari

Za normalni razvoj i rast biljaka nužan je unos vode i mineralnih tvari. Unos i ugradnja vode i mineralnih tvari u biljni organizam (asimilacija) ključan je za ugradnju tvari u biosferu. Vodu i mineralna hranjiva biljka unosi korijenom preko asimilacijskog tkiva ili rizoderme koja je bogata korijenovim dlačicama koje povećavaju dodirnu površinu biljke s tlom te značajno olakšavaju apsorpciju. Stoga sposobnost apsorpcije vode i mineralnih tvari iz tla povezan je s razvitkom korijenovog sustava. Voda i mineralne tvari biljka unosi preko korijenovog sustava te dalje provodnim sustavom transportira u ostale dijelove biljke. Međutim zadaća vode i mineralnih tvari po svojim funkcijama u biljci su dosta različite. Stoga je potrebno odvojeno opisati transport i ulogu vode od mineralnih tvari.

5.2.1. Primanje i transport vode u biljci

Tijelo biljke se većim dijelom sastoji od vode i može činiti preko 90 % mase biljke. Sadržaj vode je različit u različitim organima i njen sadržaj je značajan pokazatelj metaboličke aktivnosti stanica, tkiva i organa. Najviše vode ima u sočnim plodovima, manje u stabljici i najmanje količine vode se nalaze u sjemenci.

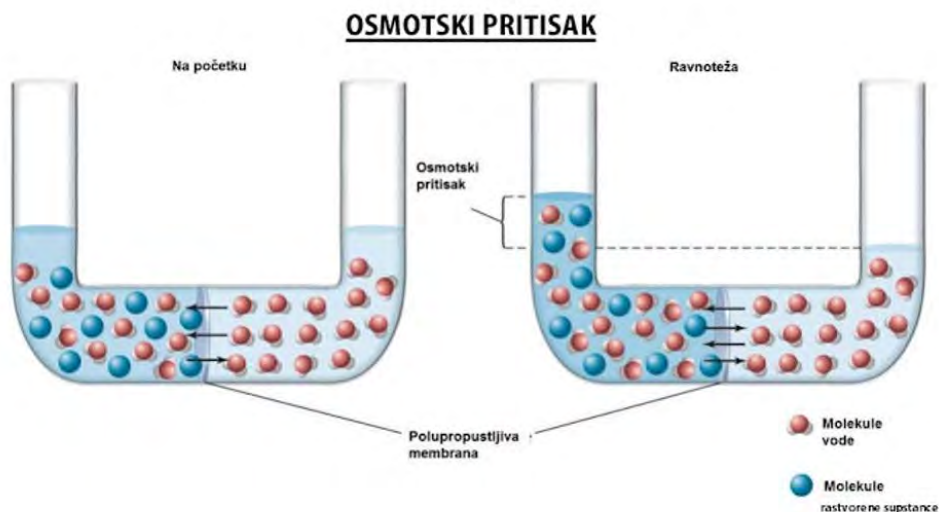
Uloga vode u biljnom organizmu je višestruka i neizostavna. Osim što se svi metabolički procesi odvijaju isključivo u vodenoj sredini te je izvrsno otapalo, voda je medij za transport mineralnih i organskih tvari unutar i između stanica, značajno određuje molekularnu strukturu proteina i nukleinskih kiselina, a svojim dipolnim karakterom utječe i na svojstva stanične membrane.

Biljka neprekidno prima, provodi i izlučuje vodu, a korijen u kopnenih biljaka predstavlja glavno mjesto primanja vode. Kretanje vode utemeljeno je na padu kemijskog ili vodnog potencijala, a osnovni proces koji to omogućuje je **difuzija** koja se u biljci dešava preko **osmoze** i **bubrenja**.

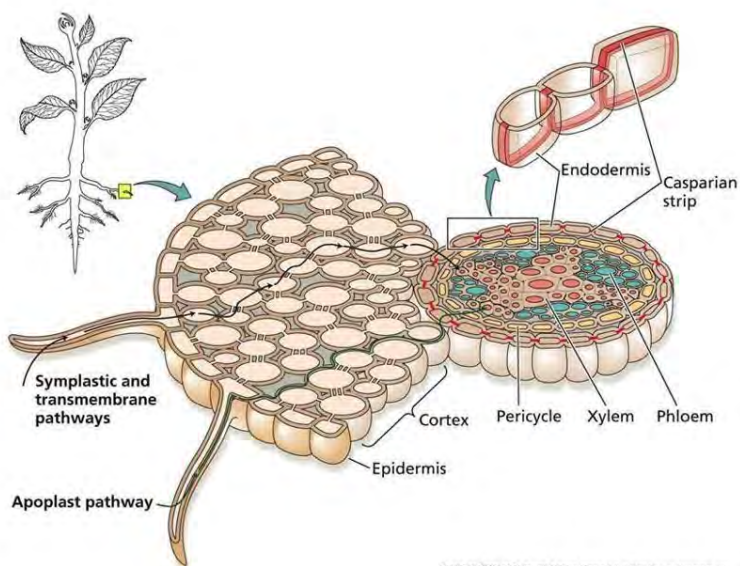
Difuzija je spontano miješanje dviju ili više tvari bez ikakvog vanjskog utjecaja do izjednačavanja njihovih koncentracija, a da pri tomu ne stupaju u kemijske reakcije. Difuzija je najbrža u mješanju dvaju ili više plinova, sporija pri mješanju tekućina, a najsporija u čvrstim tvarima. Također, na temelju Prvog i Drugog Fickova zakona, brzina difuzije ovisi o koncentracijskom gradijentu difundirane tvari, temperaturi i gustoći. Brzina difuzije u danom smjeru proporcionalna je koncentracijskom

gradijentu. Također, brzina se povećava s porastom temperature dok se smanjuje s gustoćom tvari. Difuzija kao proces u živim organizmima je iznimno djelotvoran proces na razini stanice, ali je za prijenos vode i ostalih tvari na veće udaljenosti prespor. Stoga, za biljke proces difuzije ima veliku važnost pri primanju vode iz tla u korijen, gibanju molekula na male udaljenosti ili pri isparavanju vodene pare iz listova, ali nema veliku važnost pri transportu na veće udaljenosti.

Osmoza je difuzija kojom se izjednačuju dvije različite koncentracije otopina međusobno odjeljenih polupropusnom membranom koja propušta otapalo, ali ne i otopljenu tvar. Polupropusna membrana propušta molekule otapala iz područja više koncentracije u područje niže koncentracije u svrhu izjednačavanja koncentracija pri čemu dolazi do porasta volumena otopine na jednoj strani (slika 5.18). Porast volumena stvara hidrostatski tlak koji se suprostaavlja osmozi to jest *osmotskom tlaku* na membrani. Prema tome osmotski tlak je suprotne vrijednosti od hidrostatskog tlaka na temelju kojeg se uspostavlja ravnoteža. Osmotski tlak je proporcionalan razlici koncentracija otopina, to jest što je veća razlika i osmotski tlak je veći. U biljnim stanicama membrana odvaja pojedine stanične dijelove i ograničava kretanje pojedinih tvari u stanici i između stanica. Membrane stanice i određenih membranskih staničnih dijelova su selektivno permeabilne (propusne), to jest propuštaju lako vodu i male nenabijene molekule kao što je ugljikov dioksid, ali ograničava kretanje većih otopljenih molekula. Za prijenos takvih molekula potrebni su posebni membranski transportni proteini.



Slika 5.18. Prikaz uspostavljanja osmotske ravnoteže



PLANT PHYSIOLOGY, Fourth Edition, Figure 4.4. © 2008 Sinauer Associates, Inc.

Slika 5.19. Primanje i kretanje vode u korijenu biljke

Apoplastni put kretanja vode završava **Casparyjevim prugama** koji svojim radijalnim zadebljanjima stjenke endodermisnih stanica predstavlja prepreku, pa struja vode zajedno s otopljenim tvarima mora proći kroz plazmatsku membranu i ući u citoplazmu endodermisne stanice, to jest preći u simplastni put.

5.2.1.2. Transport vode kroz biljku

Kretanje vode na veće udaljenosti omogućeno je razvojem ksilemskih elemenata u provodnim žilama. Voda se iz korijena do ostalih viših dijelova biljke provodi kroz traheide i traheje, šuplje produžene mrtve stanice s dimenzijama kapilara i s odebljalom stjenkom. Elementi ksilema, traheide i traheje, graniče međusobno jedna prema drugoj obilnim jažičastim porama, to jest brojnim porama u bočnim stjenkama.

Kretanje vode kroz ksilemske elemente rezultat je kohezije vode i adhezije vode s elementima stjenke provodnih elemenata. Kombinacijom adhezije i kohezije dolazi do pojave kapilarnosti vode u ksilemskim dijelovima provodnih žila, a kao rezultat toga su neprekinuti stupci vode čak i pri velikim silama.

Strujanje vode u neprekinutom stupcu uvjetovano je pozitivnim tlakom u korjenu i negativnim tlakom (podtlakom) koji se razvija na gornjem kraju transportnog puta vode uslijed transpiracije. U biljaka su moguće obje ove mogućnosti, ali po-

6. Literatura

- Barsanti, L., & Gualtieri, P. (2022). *Algae: anatomy, biochemistry, and biotechnology*. CRC press.
- Bell, P. R., Hemsley, A. R. (2000): *Green Plants - Their Origin and Diversity*, 2nd ed., Cambridge University Press.
- Benoit, s. (2001): Chlorophyll Biosynthesis During Plant Greening. U: Pessaraki, M. (ed.) *Handbook of Plant and Crop Physiology*, Second Edition, Revised and Expanded, The University of Arizona, Tucson, Arizona, 265-280.
- Colyer, C. L., Kinkade, C. S., Viskari, P. J., & Landers, J. P. (2005). Analysis of cyanobacterial pigments and proteins by electrophoretic and chromatographic methods. *Analytical and bioanalytical chemistry*, 382, 559-569.
- Cvijan, M., Blaženčić, J. 1996. *Flora algi Srbije*. Naučna knjiga, Beograd. 1-290.
- Denffer, D., Ziegler, H. (1991): *Botanika-morfologija i fiziologija*. Školska knjiga Zagreb, Zagreb.
- Grossman, A. R., Schaefer, M. R., Chiang, G. G., & Collier, J. (1993). The phycobilisome, a light-harvesting complex responsive to environmental conditions. *Microbiological reviews*, 57(3), 725-749.
- Hentschke, G. S., & Junior, W. A. G. (2022). Trends in Cyanobacteria: a contribution to systematics and biodiversity studies. In *The Pharmacological Potential of Cyanobacteria* (pp. 1-20). Academic Press.
- Herceg, N. (2013): *Okoliš i održivi razvoj*, Sveučilište u Mostaru/Synopsis d.o.o. Mostar, Zagreb.
- Hoefnagels, M. (2012): *Biology – Concepts and Investigations*, 2nd ed., The McGraw-Hill Companies.
- Hoek, C., Mann, D., & Jahns, H. M. (1995). *Algae: an introduction to phycology*. Cambridge university press.

Kerezović, S. (2021). Osnovni tipovi ishrane algi (Doctoral dissertation, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek. Department of biology.

Kojić, M., Pekić, S., Dajić, Z.(2003): Botanika, VII izmenjeno i dopunjeno izdanje. Romanov, Banja Luka.

Komárek, J., & Johansen, J. R. (2015). Coccoid cyanobacteria. In *Freshwater Algae of North America* (pp. 75-133). Academic Press.

Middepogu, A., Hou, J., Gao, X., & Lin, D. (2018). Effect and mechanism of TiO₂ nanoparticles on the photosynthesis of *Chlorella pyrenoidosa*. *Ecotoxicology and Environmental safety*, 161, 497-506.

Neilan, B. A., Pearson, L. A., Muenchhoff, J., Moffitt, M. C., & Dittmann, E. (2013). Environmental conditions that influence toxin biosynthesis in cyanobacteria. *Environmental microbiology*, 15(5), 1239-1253.

Parmar, A., Singh, N. K., Pandey, A., Gnansounou, E., & Madamwar, D. (2011). Cyanobacteria and microalgae: a positive prospect for biofuels. *Bioresource technology*, 102(22), 10163-10172.

Pevalek-Kozlina, B. (2005): Fiziologija bilja, 1st ed., Profil International, Zagreb.

Sheath, R. G., & Wehr, J. D. (2015). Introduction to the freshwater algae. In *Freshwater Algae of North America* (pp. 1-11). Academic Press.

Shipunov, A. (2016): Introduction to Botany, Minot State University, North Dakota, USA.

Stanić-Koštroman; S., Škobić, D., Bevanda, L. (2019) Opća biologija, Sveučilište u Mostaru, PresSUM, Mostar.

Stern, K. R., Bidlack, J. E., Jansky, S. H. (2008): Introductory Plant Biology, 11 th ed., McGraw-Hill Publishing Company.

Woese C.R., Fox G.E. (1977): Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *PNAS* 74(11): 5088-5090

Woese C.R., Kandler O., Wheelis M.L. (1990): Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *PNAS* 87(12): 4576-4579

7. Izvori slika i ilustracija

- Slika 1.1. Izmjena tvari i energije s okolišem; Herceg, N., Stanić-Koštroman, S., Šiljeg, M. (2018): Čovjek i okoliš, Sveučilište Sjever, Hrvatska akademija za znanost i umjetnost Bosne i Hercegovine, Synopsis. Koprivnica-Mostar-Zagreb.
- Slika 3.1. Shema životnog ciklusa; osobna Dragan Škobić.
- Slika 4.1. Klasifikacija biljaka na temelju građe pojedinih dijelova biljke; <https://langdalelab.com/research-2/evolution-of-shoot-development-3/> preuzeto: 4.3.2019.
- Slika 4.2. Opća shema izmjene generacije kod biljaka; osobna ilustracija.
- Slika 4.3. Shematski prikaz heterosporne izmjene generacija kod biljaka; osobna ilustracija.
- Slika 4.4. Građa mahovine; <http://2.bp.blogspot.com/-AtxogjtwqKg/UGfxwxJfxul/AAAAAAAAABC0/iJdUspZM9KM/s1600/funaria.png> preuzeto: 11.3.2019.
- Slika 4.5. Shematski prikaz izmjene generacija u životnom ciklusu dvodomnih mahovina; <https://www.bioexplorer.net/plant-life-cycle.html/> preuzeto 12.3.2019.
- Slika 4.6. Shematski prikaz izmjene generacije u životnom ciklusu paprati; <https://www.bioexplorer.net/plant-life-cycle.html/> preuzeto 12.3.2019.
- Slika 4.7. Shematski prikaz redukcije megaspore i nastanak sjemenog zametka; <https://www.desktopclass.com/notes/biology/evolution-seed-habit-part-1-f-sc-biology-chapter-9.html> preuzeto 19.3.2019.
- Slika 4.8. Shematski prikaz životnog ciklusa golosjemenjača; <https://edutorij.e-skole.hr/share/proxy/alfresco-noauth/edutorij/api/proxy-guest/c22bacc6-4a87-450d-9dc0-2acf43ade625/biologija-7/m06/j04/index.html> preuzeto 18.9.2023,

- Slika 4.9. Shematski prikaz reprodukcije kritosjemenjača; <https://edutorij.e-sko-le.hr/share/proxy/alfresco-noauth/edutorij/api/proxy-guest/c22ba-cc6-4a87-450d-9dc0-2acf43ade625/biologija-7/m06/j05/index.html> preuzeto 18.9.2023.
- Slika 5.1. Shematski prikaz pupa; slika A i B; Denffer, D., Ziegler, H. (1991): *Botanika-morfologija i fiziologija*. Školska knjiga Zagreb, Zagreb.
- Slika 5.2. Poprečni prerez kroz dorziventralni list, prikaz jednoslojne epiderme s gornje i donje strane lista, asimilacijski i spužvasti parenhim; <https://ib.bioninja.com.au/higher-level/topic-9-plant-biology/untitled-6/leaf-tissue.html> preuzeto 25.3.2019.
- Slika 5.3. Shematski prikaz provodnih elemenata u otvorenoj kolateralnoj provodnoj žili; <http://www.plantscience4u.com/2016/04/complex-tissues-in-plants-xylem-and-phloem.html#.WmngOa7ibIU> preuzeto 10.4.2019.
- Slika 5.4. Poprečni prerez kroz stabljiku kukuruza (*Zea Mays*) s rasutim rasporedom zatvorenih kolateralnih provodnih žila; https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Zea-mays-alt_DM020x.jpg preuzeto 15.4.2019.
- Slika 5.5. Pločasti kolenhim; <http://e-skola.biol.pmf.unizg.hr/odgovori/odgovor264.htm> preuzeto 21.4.2019.
- Slika 5.6. Poprečni prerez stabljike crvenog naprstka (*Digitalis purpurea*) gdje se vide stanice žljezdane dlake koja završava sa žljezdanom stanicom; <http://www.sbs.utexas.edu/mauserth/weblab/webchap9secretory/9.4-1.htm> preuzeto 22.4.2019.
- Slika 5.7. Primarna građa korijena; http://images.slideplayer.com/33/10134473/slides/slide_18.jpg preuzeto 3.5.2019.
- Slika 5.8. Poprečni prerez kroz korijen s radijalnom provodnom žilom u centru; <https://milnepublishing.geneseo.edu/botany/chapter/vascular-plant-anatomy-primary-growth/> preuzeto 20.9.2023.
- Slika 5.9. Sekundarni rast korijena u debljinu; <https://www.cliffsnotes.com/study-guides/biology/plant-biology/roots/secondary-growth-of-roots> preuzeto 6.5.2019.
- Slika 5.10. Različiti oblici korijena; <http://www.enciklopedija.hr/natuknica.aspx?id=33185> preuzeto 10.5.2019.
- Slika 5.11. Dijelovi stabljike; <https://www.quora.com/What-is-inside-of-a-leaf> preuzeto 25.9.2023.

- Slika 5.12. Primarna građa stabljike u dvosupnica i jednosupnica; https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Figure_30_02_06.jpg preuzeto 20.5.2019.
- Slika 5.13. Primarna i sekundarna građa stabljike u poprečnom prerezu; <https://courses.lumenlearning.com/boundless-biology/chapter/stems/> preuzeto 25.5.2019.
- Slika 5.14. Dijelovi lista i složenost plopke lista; http://bonsai-zen.hr/osnove_botanike/ preuzeto 25.5.2019.
- Slika 5.15. Građa cvijeta; <https://repozitorij.biologija.unios.hr/islandora/object/bioos%3A214/datastream/PDF/view> preuzeto 1.6.2019.
- Slika 5.16. Klica; <http://www.enciklopedija.hr/natuknica.aspx?ID=31871> preuzeto 4.6.2019.
- Slika 5.17. Različite vrste plodova; <http://www.enciklopedija.hr/Natuknica.aspx?ID=48774> preuzeto 10.6.2019.
- Slika 5.18. Prikaz uspostavljanja osmotske ravnoteže; <http://virtual-chem.blogspot.com/2013/06/osmoza.html> preuzeto 26.9.2023.
- Slika 5.19. Primanje i kretanje vode u korijenu biljke; <https://steemit.com/steemstem/@cammelya/how-is-water-transportation-on-plants-20171115t984131z> preuzeto 20.6.2019.

PRES 

