

Ово дело је заштићено лиценцом Креативне заједнице Ауторство – некомерцијално – без прерада¹.

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License.



¹ Опис лиценци Креативне заједнице доступан је на адреси creativecommons.org.rs/?page_id=74.

"Сва права задржава издавач. Забрањена је свака употреба или трансформација електронског документа осим оних који су експлицитно дозвољени Creative Commons лиценцом која је наведена на почетку публикације."

"Sva prava zadržava izdavač. Zabranjena je svaka upotreba ili transformacija elektronskog dokumenta osim onih koji su eksplicitno dozvoljeni Creative Commons licencom koja je navedena na početku publikacije."



УНИВЕРЗИТЕТ У НОВОМ САДУ

ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ
ДЕПАРТМАН ЗА БИОЛОГИЈУ И ЕКОЛОГИЈУ

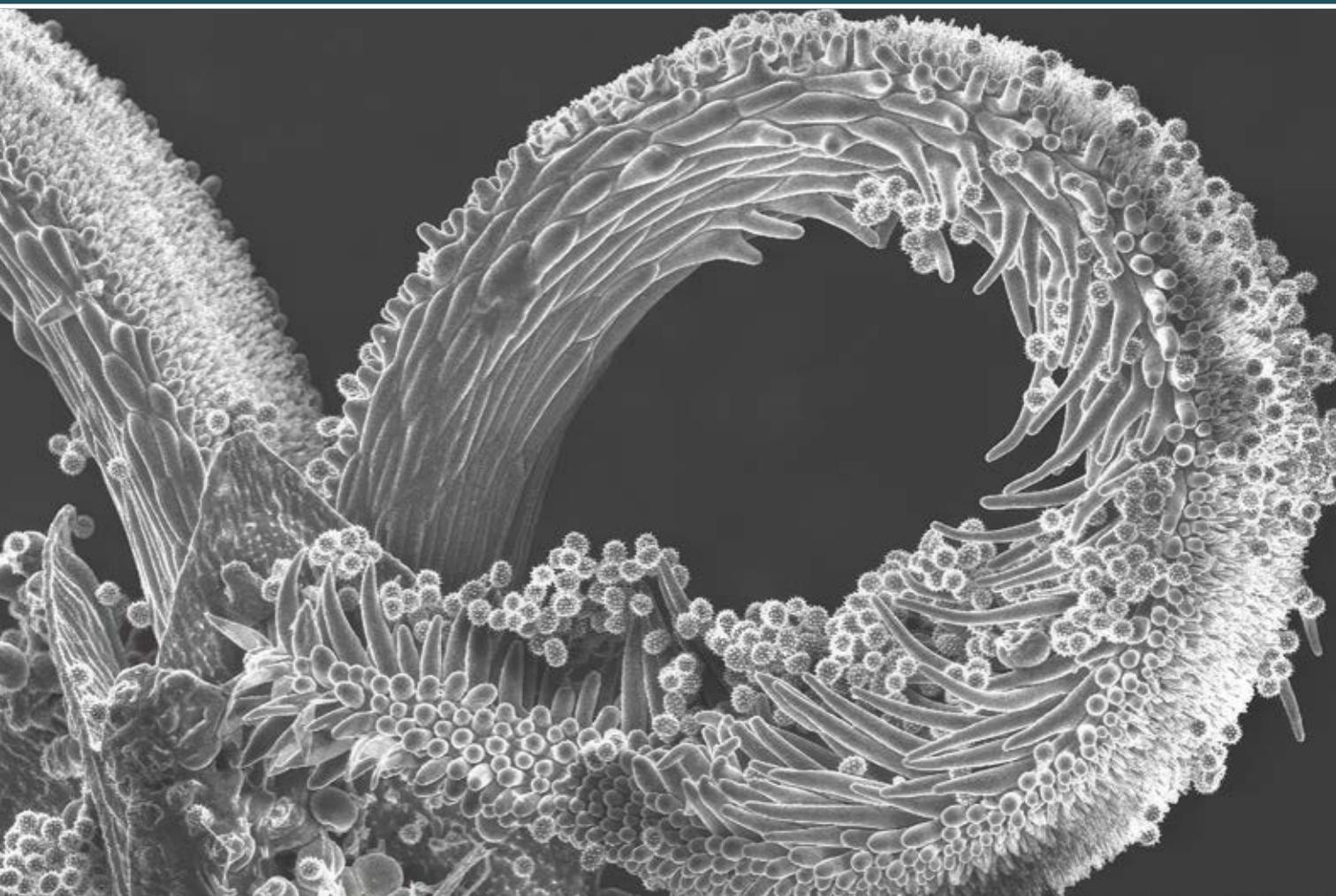


МОРФОЛОГИЈА БИЉАКА

др Јадранка Луковић

др Лана Зорић

др Дуња Карановић



др Јадранка Луковић, др Лана Зорић, др Дуња Карановић

МОРФОЛОГИЈА БИЉАКА

Нови Сад, 2026.

Наслов

Морфологија биљака

Аутори

др Јадранка Луковић, др Лана Зорић, др Дуња Карановић

Рецензенти

Проф. др Бранислава Лакушић

Проф. др Драгана Ранчић

Главни и одговорни уредник

Проф. др Срђан Рончевић

Издавач

Универзитет у Новом Саду, Природно-математички факултет, Трг Доситеја Обрадовића 2,
Нови Сад

Штампа

Штампарииа „Сајнос“, Момчила Тапавице 2, Нови Сад

Лектор

Драгана Видојковић

Дизајн и припрема за штампу

Ненад Делибос

Тираж

30

CIP - Каталогизација у публикацији
Библиотека Матице српске, Нови Сад
581.4(075.8)

ЛУКОВИЋ, Јадранка, 1964-

Морфологија биљака / Јадранка Луковић, Лана Зорић, Дуња Карановић. - Нови Сад :
Природно-математички факултет, 2026 (Нови Сад : Сајнос). - 291 стр. : 325 илустр. ; 26 cm
Тираж 30. - Библиографија.

ISBN 978-86-7031-749-9

1. Зорић, Лана, 1974- 2. Карановић, Дуња, 1987-

а) Морфологија биљака

COBISS.SR-ID 187848457

ISBN-978-86-7031-749-9

Употреба рукописа као универзитетског уџбеника, штампање и електронско издавање одобрени су,
Одлуком Наставно-научног већа Природно-математичког факултета, Универзитета у Новом Саду
бр. 0602-07-374/25-б од 11. 12. 2025. године и Решењем Декана Природно-математичког факултета,
Универзитета у Новом Саду бр. 0602-07-374/25-8 од 23. 2. 2026. године.

ПРЕДГОВОР

Спољашњи изглед биљке „грч. *morphé* (μορφή)” условљен је унутрашњом грађом биљних органа. Термин „морфологија биљака” стога подразумева како спољашњи изглед биљке (морфологија у ужем смислу), тако и унутрашњу грађу биљке, односно анатомију, „грч. *aná* (ανά); *témnein* (τέμνειν)”.

Постоји врло дуга традиција проучавања морфологије биљака у академском образовању. Њен значај у ботаници и биологији уопште довео је до настанка озбиљне уџбеничке литературе. Будући да она на различите начине приступа темама из области морфологије биљака, намера ауторâ ове публикације била да допринесе даљем развоју уџбеничке литературе у овој области на српском говорном подручју.

Уџбеник „Морфологија биљака“ настао је као резултат дугогодишњег искуства у извођењу наставе из ове области студентима биологије и екологије на Природно–математичком факултету у Новом Саду. Писан је на основу наставних програма предмета Анатомија и морфологија биљака и Ботаника 1 који се предају у оквиру студијских програма основних академских студија Биологије и Екологије са заштитом природе.

Иновације студијских програма захтевале су прилагођавање садржаја обухваћених овим предметима које би осавременило постојећу уџбеничку литературу. Рукопис уџбеника усклађен је са циљевима и исходима учења оба наведена предмета и треба да омогући студентима стицање темељног и применљивог знања из ове области на систематични начин.

Уџбеник обухвата следећа поглавља: Хистологија, Органографија и Размножавање скривеносеменица. Настанак, грађа и функција творних (меристемских) и трајних ткива изложени су на почетку уџбеника у поглављу Хистологија, надовезујући се на знање о биологији биљне ћелије која се обрађује у оквиру посебног предмета. Поглавље Органографија даје преглед грађе и функција вегетативних и репродуктивних органа биљака. Грађа вегетативних органа (корен, стабло и лист) приказана је на примерима голосеменица и скривеносеменица. Поред приказа грађе и функција репродуктивних органа скривеносеменица (цвет и плод), детаљно су описани процеси опрашивања и оплођења, формирања и разношења семена и плодова. Типови бесполног размножавања, као и полно размножавање изложени су само за групу скривеносеменица као циљну групу биљака која је предвиђена програмом предмета.

Обимна фотодокументација садржана у овом уџбенику обухвата фотографије, микрографије, цртеже и шеме за које верујемо да ће знатно допринети јаснијем разумевању и усвајању градива. Уз народна имена биљака, латински називи врста наводе се само при њиховом првом спомињању у тексту. Списак одабране коришћене литературе и свих слика с наведеним ауторством налази се на крају уџбеника.

Очекујемо да овај уџбеник може бити од користи и студентима основних академских студија Биоинформатике, Молекуларне и функционалне биологије, као и студентима који похађају сличне предмете на другим универзитетским институцијама, али и наставницима биологије и широј читалачкој публици која је заинтересована за област ботанике.

Рецензентима овог уџбеника, проф. у пензији др Бранислави Лакушић, са Фармацеутског факултета Универзитета у Београду, и проф. др Драгани Ранчић, са Пољопривредног факултета Универзитета у Београду, изражавамо дубоку захвалност на критичком приступу рукопису, детаљним запажањима, корисним саветима и сугестијама које су у великој мери утицале на коначно обликовање текста.

Такође, захваљујемо Сањи Тодоровић, техничком сараднику, на изради бројних микроскопских препарата, и Исидори Цветић, студенту Природно-математичког факултета, програма Основних академских студија биологије, на креирању илустрација које су драгоцене допринеле квалитету уџбеника.

Аутори

САДРЖАЈ

Хистологија	1
Творна ткива (меристеми).....	3
Карактеристике ћелија меристемског ткива	3
Подела меристемских ткива	4
Вршни меристеми	5
Интеркаларни меристем	9
Бочни меристеми.....	10
Регенерациони меристем	11
Трајна ткива.....	13
Систем паренхимских ткива	14
Паренхим за фотосинтезу.....	15
Паренхим за резервисање органских материја	17
Паренхим за резервисање неорганичних материја.....	18
Паренхим за резервисање ваздуха	18
Паренхим за резервисање воде.....	20
Проводни паренхим	20
Систем механичких ткива	21
Коленхим.....	22
Склеренхим	23
Склереиди	25
Склеренхимска влакна	26
Систем покоричних ткива.....	30
Епидермис	31
Стоме	36
Моторне ћелије	41
Силика ћелије	42
Длаке (трихоме)	43
Ризодермис.....	46
Перидермис.....	48
Мртва кора	50
Лентицеле.....	51
Систем проводних ткива.....	53
Ксилем.....	54
Трахеиде	56
Трахеје.....	56
Механички елементи ксилема	57
Паренхимске ћелије ксилема	58
Флоем.....	60
Ситасте цеви и ћелије пратилице.....	61
Ситасте ћелије и албуминозне ћелије.....	62
Механички елементи флоема.....	63
Паренхимске ћелије флоема.....	63
Проводни снопићи	64

Систем секреторних ткива	67
Унутрашња секреторна ткива.....	68
Спољашња секреторна ткива	71
Органографија.....	77
Подела биљака на основу морфологије	78
Трајање живота и величина биљака.....	82
Вегетативни органи	85
Клица и клијање	85
Корен.....	88
Морфологија корена	88
Примарна грађа корена	93
Секундарна грађа корена	96
Метаморфозе корена	98
Коренови за резервисање хранљивих материја.....	98
Контрактилни коренови	100
Сукулентни коренови	101
Коренови за вентилацију.....	101
Хаусторије	101
Надземни коренови	102
Симбиоза корена и микроорганизама земљишта.....	104
Изданак - морфологија.....	108
Пупољци.....	110
Гранање.....	113
Анатомска грађа стабла семеница.....	116
Примарна анатомска грађа стабла голосеменица и дикотиледоних биљака.....	117
Примарна грађа стабла монокотиледоних биљака	120
Секундарно дебљање и секундарна грађа стабла голосеменица и дикотиледоних биљака	121
Секундарно дрво (секундарни ксилем)	122
Прстенови прираста дрвета (годови)	126
Секундарна кора (секундарни флоем)	128
Специфичности у секундарној грађи стабла голосеменица.....	130
Формирање секундарног камбијалног прстена и развој секундарне грађе...	132
Атипска грађа (дебљање) стабла	134
Дебљање стабла монокотиледоних биљака	134
Лист	136
Облик лиске.....	140
Врх, база и обод лиске.....	141
Сложени листови.....	142
Нерватура листа	143
Симетрија листа.....	144
Распоред листова	145
Величина и трајање листова	147
Анатомска грађа листа.....	148
Грађа лиске четинара	149

Грађа лиске монокотиледоних биљака.....	150
Грађа лиске дикотиледоних биљака	151
Анатомска грађа лисне дршке	152
Адаптације листа на измењене услове животне средине	152
Метаморфозе изданка	156
Метаморфозе листа узроковане специфичним начином исхране биљака	165
Гале	168
Редукција, абортирање	169
Хомологи и аналози органи	169
Репродуктивни органи	171
Цвет	171
Делови цвета и њихов распоред	171
Цветни омотач (перијант).....	176
Прашници.....	187
Оплодни листићи	194
Цветне формуле и дијаграми	202
Величина и трајање цвета.....	205
Еволутивни развој цветова.....	206
Цваст	207
Рацемозне цвасте	207
Цимозне цвасте.....	210
Опрашивање.....	212
Самоопрашивање.....	213
Страноопрашивање.....	216
Зоофилија.....	216
Ентомофилија	217
Орнитофилија.....	219
Хироптерофилија.....	219
Анемофилија	219
Хидрофилија.....	220
Вештачко опрашивање.....	221
Оплођење скривеносеменица.....	221
Образовање ембриона, ендосперма и семена.....	224
Образовање ендосперма.....	224
Образовање ембриона дикотиледоних биљака.....	226
Образовање ембриона монокотиледоних биљака	227
Соматска ембриогенеза	228
Семе	229
Плод	236
Појединачни плодови.....	237
Збирни плодови.....	245
Полиантокарпни плодови.....	246
Анатомска грађа перикарпа	247
Распростирање плодова	249
Аутохорија	249
Алохорија	252

Размножавање скривеносеменица.....	259
Бесполно (вегетативно) размножавање.....	260
Природно вегетативно размножавање.....	261
Вештачко вегетативно размножавање	264
Полно размножавање	269
Смена једрових фаза, смена бесполне и полне генерације код семеница	270
Литература.....	271
Списак линкова	273

ХИСТОЛОГИЈА

дефиниција и подела биљних ткива

ТВОРНА ТКИВА (МЕРИСТЕМИ)

ТРАЈНА ТКИВА

Биљна ткива представљају групе различитих више или мање специјализованих ћелија делимично или потпуно повезаних међућелијском супстанцом (средњом ламелом), насталих након митотске деобе ћелија. Област ботанике која се бави проучавањем развоја, улоге и разноврсности биљних ткива је биљна **хистологија**. Сматра се да је до појаве ткива у еволуцији биљака дошло тек преласком биљака на копно. Стога права ткива треба разликовати од тзв. привидних ткива (плектенхима), примера ради код лишажева, која настају накнадним слепљивањем, срастањем и преплитањем појединих ћелија или низова ћелија (збијени или растресити плектенхим).

Све ћелије које имају приближно исти облик и грађу чине **тип** (врсту) **ћелија**. Поједине ћелије које величином, обликом, грађом или садржајем одступају од ћелија једне врсте међу којима се налазе означене су као **идиобласти** (лат. *idio* – различит, одвојен). Скуп ћелија једне врсте које имају исту функцију представљају **тип** (врсту) **тквива**. Врсте ткива се разликују по функцији и грађи, од-

носно прилагођене су грађом својих ћелија вршењу једне, главне функције, али могу имати једну или више допунских, споредних функција (нпр. основна улога ћелија механичког ткива коленхима је потпорна, али могу вршити фотосинтезу и магационирати воду).

Више врста ткива које обављају исту функцију чине **систем ткива** (нпр. систем механичких ткива). Зависно од постављених критеријума, ткива се могу класификовати на различите начине. Класификације које узимају у обзир само поједине карактере, примера ради облик ћелија, присуство или одсуство интерцелулара (међућелијских простора), дебљину зида ћелија (танкозидне или дебелозидне; мртве или живе) итд., нису потпуне. Класификација ткива се мора заснивати на већем броју карактеристика које укључују пре свега порекло, грађу и функцију ћелија. Основна подела ткива на **творна** и **трајна** као основне критеријуме узима порекло, грађу тј. диференцираност ћелија и њихову функцију (сл. 1).



Слика 1. Подела ткива

ТВОРНА ТКИВА (МЕРИСТЕМИ)

Меристемско ткиво представља скуп ћелија присутних у различитим деловима биљног тела, способних да се деле и диференцирају. Назив меристем потиче од грчких речи *meristos* – делити се и *stema* – ткиво. Биљка расте током целог живота захваљујући способности деобе ћелија меристемског ткива. Касније, у процесу диференцијације насталих ћелија, долази до формирања ткива и органа. Деобом ћелија „вршних“ меристема изданка и корена одвија се раст у дужину, тј. висину и дубину. Овакав раст зове се **примарни раст**. Изданци монокотила и великог броја дикотила имају само примарни раст (детаљније код описа грађе стабла). Радом ових меристема успостављају се многи, за врсту специфични развојни модели као што су: типови гранања стабла, дужина интернодија, распоред листова, типови кореновог система, дужина појединих зона корена итд. Деобом ћелија „бочних“, накнадно формираних меристема, осовински органи, корен и стабло, расту у дебљину. Овај тип раста је секундарни раст, а пошто се мења обим органа зове се и **секундарним дебљањем**. Код дрвенастих биљака, оба типа раста одвијају се континуално, током целог живота биљке.

КАРАКТЕРИСТИКЕ ЋЕЛИЈА МЕРИСТЕМСКОГ ТКИВА

Ћелије меристемског ткива су малих димензија, танких примарних зидова, с густом цитоплазмом, крупним једром, а некада и с већим бројем једараца. Меристемске ћелије немају вакуолу, већ провакуоле (зачеци вакуола), пропластиде и леукопласте,

понекад имају и хлоропласте (нпр. у ћелијама фелогена), између ћелија углавном нема интерцелулара. Облик ћелија зависи од типа меристема и најчешће је изодијаметричан (нпр. ћелије корпуса у вегетационој купи изданка), табличаст (нпр. ћелије протодерма и некада ћелије прокамбијума), или издужен, прозенхимски (нпр. ћелије примарног и секундарног камбијума). Све ћелије ембриона су творне, способне за деобу. Ћелије које се одликују способношћу сталне и непрекидне деобе су **иницијалне ћелије** или **меристемске иницијале**. Ове ћелије су способне да стварају цео спектар различитих типова ћелија, тј. тотипотентне су (лат. *totus* – читав, цео). Између ћелија које се интензивно деле присутни су мали међућелијски простори. У меристемским ћелијама нема ергастичних продуката тј. резервних материја, нити продуката секундарног метаболизма. Изузетак су меристемске ћелије ембриона које су испуњене резервним материјама.

Број и облик иницијалних ћелија зависи од позиције меристема на биљци и карактеристичан је за поједине врсте. Током онтогенетског развоја један део ћелија творног ткива задржава меристемски карактер, док се друге диференцирају у ћелије трајних ткива. Код васкуларних биљака се врло рано успоставља разлика између творних и трајних ткива. Меристемска ткива се задржавају само на одређеним деловима биљке и захваљујући њима биљке расту. Биљке, за разлику од животиња, расту читавог живота и зато су организми отвореног типа. До прекида раста у нашим климатским условима долази само у току зиме када наступа период мировања.

Меристеми су распоређени према принципу (правилу) поларности. Уздужна (лонгитудинална) поларност је присутна још у раним стадијумима развоја ембриона, где се

јасно издвајају изгледом вршне (апикалне) зоне и бочне зоне раста. Вршне зоне су одговорне за издуживање изданка и корена, а бочне за формирање бочних изданка и бочних коренова. Дебљање осовинских органа стабла и корена, у каснијим фазама развоја, резултат су радијалне поларности.

Процес при којем се из мање-више истих недиференцираних ћелија меристемског ткива формирају структурно и функционално различите ћелије градећи трајна ткива је процес **диференцирања**. У процесу диференцирања повећавају се димензије ћелија, врши се вакуолизација, формирају се пластиди, продукује се секундарни део ћелијског зида и настају секундарни метаболити. Могућ је и обрнут процес настанка творних ткива из неких, обично слабије диференцираних ћелија трајних ткива, и он се назива **дидиференцијација** (сл. 2)

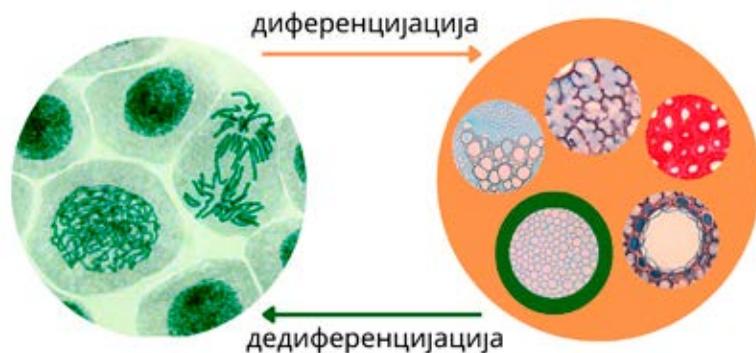
ПОДЕЛА МЕРИСТЕМСКИХ ТКИВА

Меристеми се обично класификују према њиховим функционалним и морфолошким карактеристикама, као и по положају на биљци – топографски.

Меристеми се деле на **вегетативне**, из којих настају вегетативни органи, корен, стабло и лист, одговорни за раст и инди-

видуални развој биљака, и **репродуктивне меристеме** (цветни меристеми, флорални апекс или купа) из којих настају цвет или цваст, семе и плод.

Према **пореклу** (тзв. хистогенска класификација), меристеми се деле на **примарне** и **секундарне** (изведене). **Примарни меристеми** воде порекло непосредно од меристемског ткива ембриона. Деобом ћелија примарних меристема и њиховим диференцирањем настају примарна трајна ткива. Меристеми примарног порекла су вршни меристеми изданка и корена као и интеркаларни меристеми. **Секундарни меристеми** најчешће настају дидиференцијацијом најслабије диференцираних ћелија трајних ткива, тј. од ћелија с накнадно стеченом способношћу деобе. Тако, примера ради, секундарни меристем фелоген у стаблу најчешће настаје дидиференцирањем паренхимских ћелија у периферним слојевима (примарна кора). Овим меристемима припадају: фелоген – плутин камбијум (неопходан за постанак секундарног покоричног ткива), фелоген лентицеле, секундарни камбијум (неопходан за постанак секундарних проводних ткива, склеренхима и паренхима) и трауматични меристем (неопходан за опоравак, формирање калуса при повреди било ког дела биљке).



Слика 2. Постанак ткива у процесима диференцијације и дидиференцијације. Паренхимско ткиво, у тамнозеленом кругу, има највећу способност дидиференцијације.

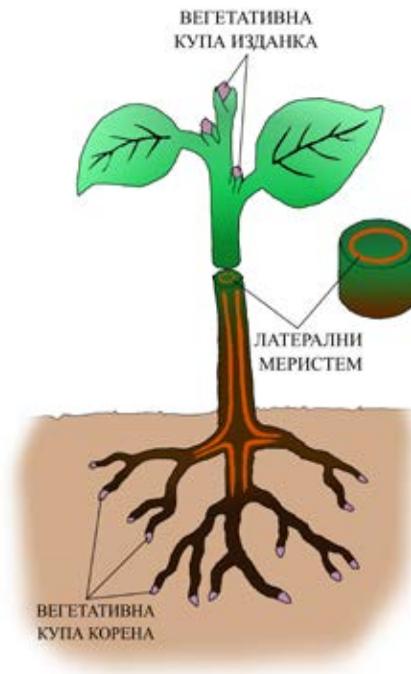
Меристеми се према положају који заузимају на биљци, тзв. топографска класификација, деле на: **вршне** (апикалне) – вршни меристеми изданка и корена, **бочне** (латералне) – меристеми унутар стабла и корена, постављени паралелно с површином органа, и **уметнуте** (интеркаларне) – меристеми који заостају између трајних ткива (сл. 3).

Меристемоиди су појединачне ћелије или мање групе ћелија које су сачувале првобитну способност деобе или су постале активне након извесног времена мировања у неком већ диференцираном трајном ткиву. Њиховом активношћу постају стеме, длаке, зачеци листова, сржни зраци и др.

ВРШНИ МЕРИСТЕМИ

Вршна меристемска ткива налазе су на врховима изданка, унутар темених и бочних пупољака, и на врху корена. Процес диференцирања је постепен, и у различитим зонама дуж градијента раста органа може се пратити настанак свих ткива примарне грађе вегетативних и репродуктивних органа.

Вршни меристем вегетативне кује изданка током вегетативне фазе развоја одговоран је за формирање стабла, листова и пупољака у пазуху листова. Захваљујући њему изданак расте неограничено у висину и грана се. Функционалне и структурне промене вршног меристема изданка настају преласком вегетативне у репродуктивну фазу развића када овај меристем ствара репродуктивне органе, нпр. формирање цвасти типа класа код породице трава. Вегетативна купа изданка је купаста конусна творевина дужине од 90 μm до 3,5 mm изграђена од меристемских ћелија (сл. 4). Врх вегетативне купе изданка граде ћелије које карактерише способност интензивних деоба тзв. иницијалне

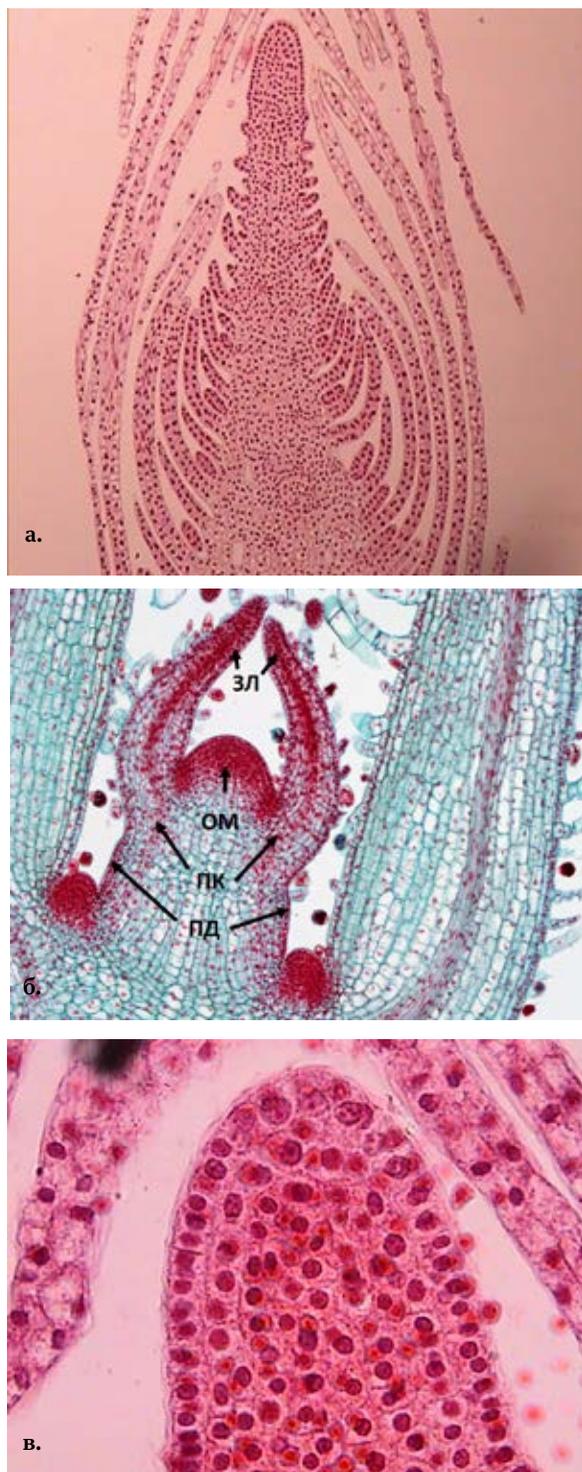


Слика 3. Позиција вршних и бочних меристемских ткива

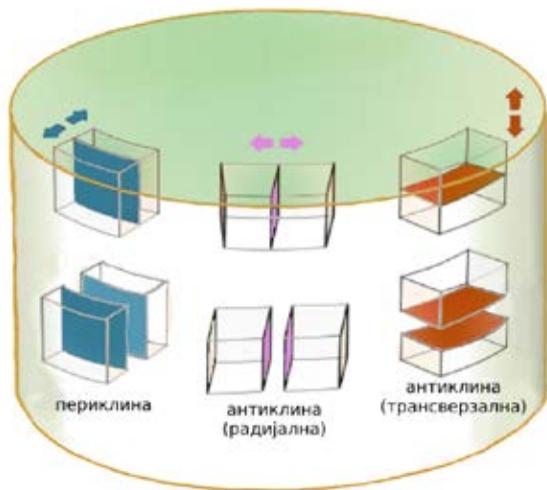
цијалне ћелије. Зависно од систематске припадности биљака, вршни меристеми изданка разликују се по броју иницијалних ћелија, облику и величини купе. Код примитивнијих група биљака (*Equisetidae*, *Polypodiidae* i *Bryidae*), вршни меристем изданка има само једну иницијалну ћелију, најчешће облика обрнуто постављене тростране пирамиде (тзв. трорезна иницијална ћелија, чијом се деобом нове ћелије одвајају у три правца). Међутим, постоје вегетативне купе изданка с дворезним, четворорезним, па и петорорезним деобама иницијалних ћелија. Код васкуларних биљака вршни меристем изданка изграђује већи број иницијалних ћелија које се интензивно деле градећи тзв. иницијално поље. Иницијалне ћелије су способне да се интензивно деле, тотипотентне су тј. имају способност да се диференцирају у било који други тип ћелија. Мања група иницијалних

ћелија у врху вегетативне купе се ретко или повремено дели. Оваква зона назива се **мирујући центар**. Деобе иницијалних ћелија могу бити управне (перпендикуларне) на површину – **антиклинне (у радијалној и трансверзалној равни)** или паралелне с површином – **периклинне (у тангенцијалној равни)** (сл. 5). Прве ћелије настале деобама иницијалних ћелија називају се **прамеристемима** или **промеристемима**, њиховим деобама настају различити примарни меристеми. Деобом и диференцијацијом примарних меристема настају примарна трајна ткива.

На вегетативним купама разликује се више слојева прамеристема који се различито означавају по различитим ауторима. По **туника–корпус теорији**, вегетативна купа је састављена од периферног дела – **омотача** (лат. *tunica*) и централног дела купе – **тела** (лат. *corpus*). Код већине семеница, иницијалне ћелије су распоређене у више нивоа (етажа). Ћелије које се налазе најудаљеније од врха вегетативне купе тј. најдубље позициониране ћелије деле се и периклиним и антиклиним типом деобе стварајући тако основну масу апикалног меристема звану корпус. Иницијалне ћелије позициониране ка периферији вегетативне купе делећи се антиклиним типом деобе стварају тунику. Туника може бити једнослојна (већина монокотила, мањи број дикотила), двослојна (већина дикотила) или вишеслојна (мањи број дикотила). Недалеко од врха вегетативне купе образују се квржичасти израштаји, зачеци листова, лисне примордије. Што су даље од врха вегетативне купе лисне примордије су крупније, најудаљеније тј. најстарије се савијају и препокривају врх вегетативне купе штитећи га. У пазуху старијих лисних примордија јављају се зачеци бочних вегетативних купа из којих ће настати бочни изданци.



Слика 4. Грађа вегетативне купе изданка на уздужном пресеку: а. општи изглед; б. и в. детаљи грађе, зачеци листова (зл), основни меристем (ом), прокамбијум (пк), протодерм (пд)



Слика 5. Приказ типова деобе меристемских ћелија

На различитој удаљености од врха изданка према бази разликује се неколико зона које постепено прелазе једна у другу. Сам врх вегетативне купе чини **иницијална зона**, дужине 0,01–0,05 mm. На иницијалну зону наставља се **зона органогенезе** или детерминацијска зона дужине 0,02–0,08 mm. У њој долази до издвајања зона од којих ће се зачети листови и бочни изданци. У следећој зони дужине од 0,04–25 mm долази до дефинисања зачетака трајних ткива – **зона хистогенезе** или зона диференцирања. У њој се уочава раст изданка у дебљину и формирање трајних ткива.

На извесној удаљености од врха вегетативне купе, у зони хистогенезе, налазе се производи деоба иницијалних ћелија (промеристеми или протомеристеми) који се извесно време деле, а затим диференцирају у примарна трајна ткива стабла. Туника прелази у **протодерм**, корпус у **основни меристем** и **прокамбијум** (проваскуларно ткиво) (сл. 4).

Протодерм је површински слој компакт-

но спојених ћелија који покрива лисне примордије и врх купе изданка. Антиклинном деобом ћелија протодерма и њиховим диференцирањем настаје примарно покорично ткиво епидермис. Ђелије основног меристема су нешто крупније, изодијаметричног облика с веома ситним интерцелуларима, деле се антиклинним и периклинним деобама. Углавном се диференцирају у паренхимско ткиво које чини основно ткиво стабла (примарна кора и срж централног цилиндра) и листа.

Термин прокамбијум се односи на мање или више издужене (прозенхимске) ћелије које су уметнуте између ћелија основног меристема. Прокамбијум је у основном меристему присутан у форми цилиндра (на попречном пресеку у облику прстена) или врпци с правилним или неправилним распоредом. Ђелије прокамбијума након већег броја деоба одвајају издужене ћелије малог лумена способне да се даље деле. Од прокамбијума настаје примарни камбијум, чијим деобама настају примарна проводна ткива.

Камбијалне ћелије су прозенхимске, у облику спљоштене четворостране призме с косо одрезаним или зашиљеним крајевима. Имају различит облик на уздужним пресецима (тангенцијални и радијални) и попречним пресецима. На попречном пресеку ћелије су правоугаоне с краћим радијалним и дужим тангенцијалним зидовима (странама). Ђелије камбијума су с танким, примарним зидовима, густом цитоплазмом, крупним једром с неколико једараца, леукопластима и митохондријама.

Камбијум је диплеурично ткиво, при тангенцијалним деобама једна новонастала ћелија и даље задржава меристемски карактер, а од друге настаје ћелија проводног ткива (сл. 6). Због тангенцијалних деоба, ново-

настале ћелије стварају правилне радијалне низове. Ка периферији органа настају елементи флоема, а ка центру органа елементи ксилема.

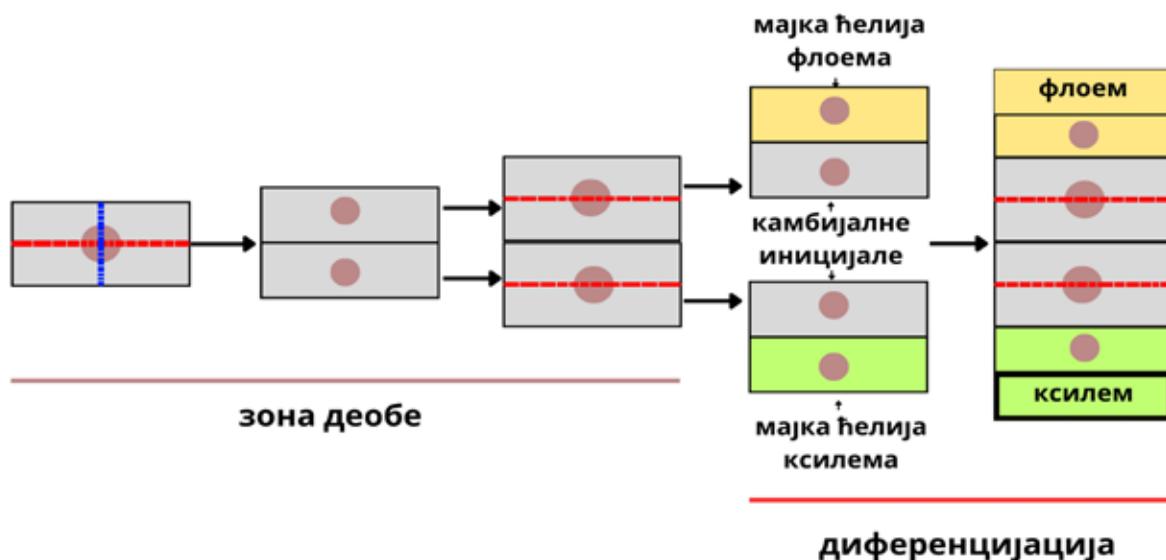
Од продуката деобе примарног камбијума, поред проводних елемената ткива ксилема и флоема настају склеренхимско и паренхимско ткиво. Примарни камбијум се може потпуно издиференцирати у трајно ткиво или се пак може задржати као меристемско ткиво између ксилема и флоема и тада се зове фасцикуларни камбијум.

Вегетативна купа корена представља вршну зону корена. На рачун деобе ћелија творних ткива корен расте у дужину (дубину). Процесом диференцијације од продуката деобе меристемских ћелија настају трајна ткива примарне грађе корена. Вегетативна купа корена, поред сличности, разликује се низом особина од вегетативне купе изданка. На вегетативној купи корена никада се не за-

чињу листови, па самим тим ни лисне примордије ни зачеци бочних вегетативних купа. Вршни меристеми корена скривеносеменица разликују се на основу присуства или одсуства јасно издвојених иницијалних ћелија одговорних за формирање различитих ткива.

Меристем вегетативне купе корена, позициониран суптерминално (испод врха), споља је заштићен специјалним омотачем – **коренском капом, калиптром** (гр. *kalyptra* – вео, поклопац), изграђеном од ћелија трајног ткива (сл. 7).

Раст корена кроз земљу вршним делом, услед трења с честицама земљишта, доводи до одвајања (одлуживања) ћелија коренске капе. Средње ламеле ових ћелија прелазе у слуз – **гелификују**, па се ћелије међусобно одвајају. Изумрле ћелије коренске капе надокнађују се на различите начине, зависно од систематске припадности биљке. Стварање нових ћелија коренове капе, ради



Слика 6. Деоба и диференцијација ћелија камбијума у проводна ткива ксилем и флоем. Црвене испрекидане линије приказују правац периклине деобе. Плава испрекидана линија приказује правац антиклине деобе.

замене изумрлих, може се одвијати на рачун активности групе посебних иницијалних ћелија смештених при основи коренске капе. Ова зона означена је као **калиптроген**. Код већине дикотиледоних биљака ћелије коренове капе се обнављају активношћу истих иницијалних ћелија од којих настаје и дерматоген, тзв. **дерматокалиптроген**. Ћелије коренске капе које садрже зрнца резервног скроба (стоболитни скроб) су стобоцисте. Стоболитна скробна зрнца услед привлачне силе Земљине теже падају на доњи зид ћелија коренске капе условљавајући раст корена у правцу силе Земљине теже.

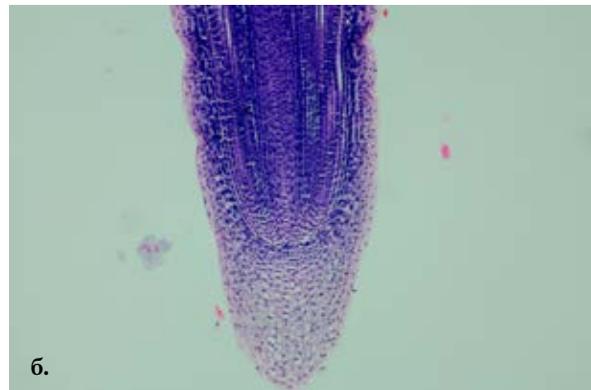
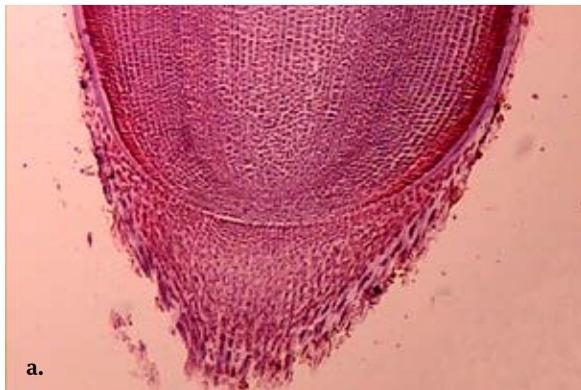
Централне ћелије вршног меристема корена, с митотичком активношћу мањег интензитета представљају **мирујући центар**. Меристемске зоне на вегетативној купи корена из којих ће настати трајна ткива су: дерматоген или протодерм, периблем или меристем коре (кортекса) и плером или меристем централног (васкуларног) цилиндра.

Дерматоген (грч. *derma* – кожа) (протодерм) је површински слој изодијаметричних ћелија, од којих деобом и диференцирањем настаје површинско ткиво корена – ризодермис, односно епидермис корена (због позиције коју заузима, уместо појма ризодер-

мис у страној литератури у чешћој употреби је појам епидермис корена). Испод њега је **периблем** (грч. *periblema* – омотач) (основни меристем) састављен из више слојева изодијаметричних ћелија од којих се образују ткива примарне коре корена. **Плером** (грч. *plerome* – напуњено) заузима средишњи део вегетативне купе корена и деобом меристемских ћелија ове зоне настају ткива средишњег дела (централног цилиндра) корена. Плером је изграђен од више слојева прокамбијалних ћелија издужених у аксијалном (осовинском) правцу. Њиховом деобом и диференцијацијом зачињу се елементи проводних ткива ксилема и флоема (сл. 8). Периферни слој прокамбијалних ћелија плерома има посебне карактеристике, а с обзиром на позицију у примарној грађи корена назван је перицикл (грч. *peri* – околу; грч. *kuklos*, лат. *cyclus* – круг). Део прокамбијума између проводних ткива у почетним фазама примарне грађе још увек није скроз диференциран. Свака од ове три хистогене има своје, једну или више, иницијалних ћелија.

ИНТЕРКАЛАРНИ МЕРИСТЕМ

Интеркаларни меристем је део вршног меристема који током диференција-



Слика 7. Вегетативна купа корена, уздужни пресек: а. монокота, кукуруз (*Zea mays*); б. дикотила, сунцокрет (*Helianthus annuus*)

ције ткива вегетативне купе изданка постаје одвојен од врха вегетативне купе. Код стабала са интеркаларним меристемом нодуси (места с којих полазе листови) сазревају раније, те су интернодије (сегменти између два нодуса), нарочито у почетним фазама развоја, углавном грађене од меристемских ћелија. Током каснијих фаза развоја, у различитим зонама интернодија заостају групе ћелија, које готово увек задрже меристемски карактер, а тиме и способност деобе. Овакве зоне меристемског ткива, заостале између трајних ткива, називају се интеркаларним меристемом (сл. 9). За разлику од вршних и бочних меристема, код интеркаларног меристема не издвајају се иницијалне ћелије.

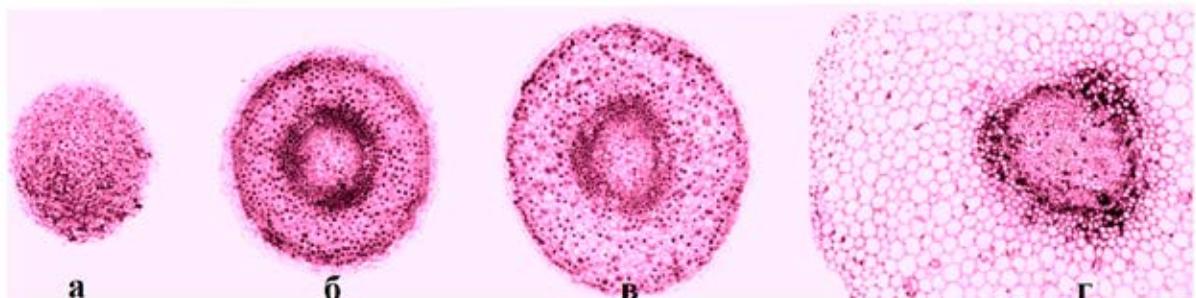
Најчешће код трава, ређе других биљака, вршни меристем се рано издиференцира у репродуктивне органе (цваст), а заостали меристем стабла, интеркаларни меристем, заштићен лисним рукавцем (о детаљима грађе листа трава видети поглавље Лист), деобом ћелија обезбеђује издуживање тј. раст стабла у висину. Примера ради, житарице до фазе класања могу имати висину стабла 30–40 cm, а у фази пуне физиолошке зрелости и преко 1m. Ова подела рада између апикалног и интеркаларног меристема је нарочито значајна за једногодишње биљке као што су траве, код којих је потребно да се

у кратком вегетационом периоду достигне потребна висина и донесу цвет (цваст) и плод. Захваљујући интеркаларним меристемима подижу се полегла стабла житарица и других биљака сличне морфологије. Заостали меристем се налази и при основи лиске, лисне дршке као и цветне дршке. Ово ткиво се брзо потпуно издиференцира.

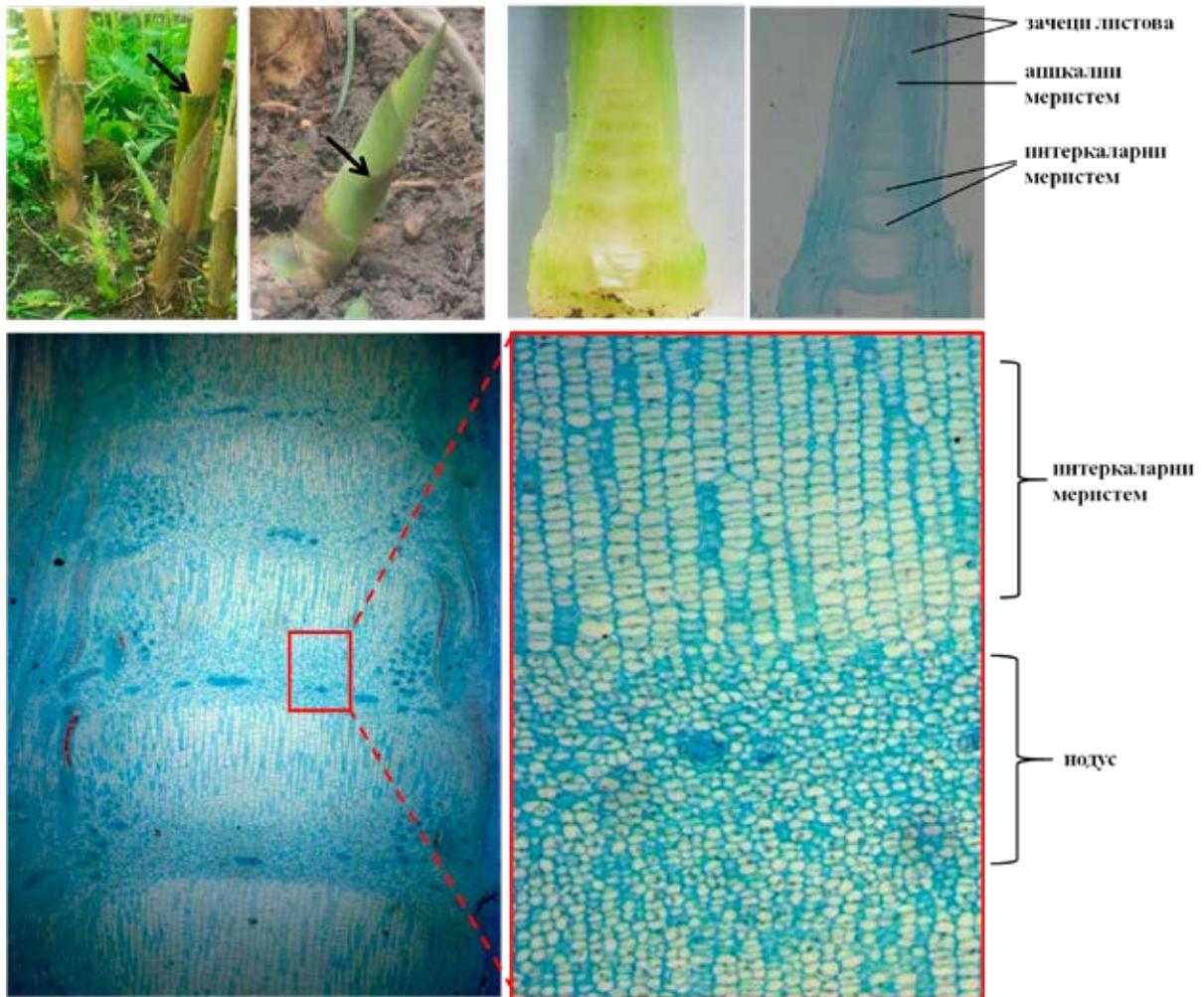
БОЧНИ МЕРИСТЕМИ

Бочни меристеми су ткива углавном секундарног порекла, **секундарни камбијум** и **фелоген (плутин камбијум)**. Настају дедиференцирањем ћелија трајних ткива. Деобом и диференцијацијом ових меристема настају различита секундарна трајна ткива. Налазе се у унутрашњости осовинских органа (корен и стабло) паралелно површини органа и одговорни су за њихов секундаран раст, тј. секундарно дебљање. Одликују се прозенхимским обликом ћелија, присуством вакуола, а у ћелијама фелогена некада су присутни и хлоропласти.

Постоји и становиште да су примарни и секундарни камбијум различите развојне фазе истог меристема. Трајна ткива настала као продукти деобе прокамбијалних ћелија у почетним фазама су примарна трајна ткива, и у том случају се меристемска зона назива



Слика 8. Развој централног цилиндра на различитим нивоима корена, диференцирање прокамбијалних ћелија: а. меристемско ткиво врха вегетативне купе; б. и в. формирање централног цилиндра с диференцијацијом прокамбијалних ћелија; г. издвајање проксилемских и профлоемских зона у централном цилиндру



Слика 9. Интеркаларни меристем у стаблу трава

примарним камбијумом. У овом случају тешко је рећи где је граница између примарног и секундарног камбијума.

Секундарни камбијум и фелоген образују се у корену, стаблима и подземним изданцима, а фелоген може бити присутан и у плодовима (сл. 10).

Постанак секундарног камбијума у корену и стаблу биће дат у оквиру секундарне грађе ових органа, а фелогена у оквиру секундарних покоричних ткива.

РЕГЕНЕРАЦИОНИ МЕРИСТЕМ

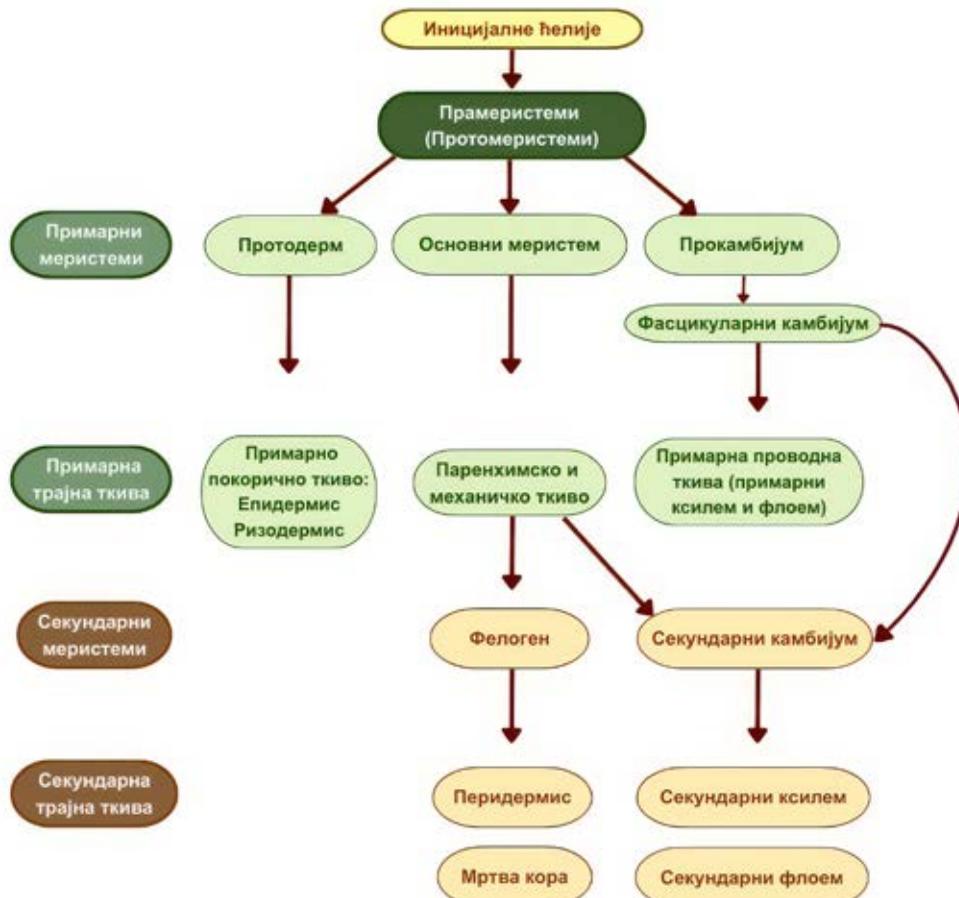
Меристемско ткиво настало дедиференцирањем ћелија трајних ткива (али и деобом камбијума и фелогена) је регенерациони меристем. Деобом ових ћелија формира се растућа, беличаста или жућкаста маса неорганизованих ћелија, тзв. **калус**. Ћелије калуса су слабо диференциране, с примарним ћелијским зидовима, крупним једрима и малим бројем вакуола.

Деоба и диференцирање ћелија условље-

ни су тотипотентношћу ћелија калуса и бројним физиолошким процесима који управљају ћелијским метаболизмом. Најинтензивније се стварају калуси стабла и корена, стога је овај меристем значајан и за вегетативно размножавање. Када се откине нпр. лист љубичице (*Viola sp.*) и стави у влажан песак или воду, ћелије трајних ткива се дедиференцирају образујући регенерациони меристем одговоран за стварање вегетативних купа корена и стабла.

При механичким повредама било ког дела биљке, живе ћелије око повређеног места (трауме, ране) такође формирају масу неорганизованих ћелија, тзв. трауматични калус. Од периферних делова калуса наста-

ли фелоген деобама ћелија формира плуту која штити и покрива рану. Стварање калуса води заштити повређених места, спречава дехидратацију унутрашњих ткива и продирање патогена. Калус формиран приликом калемљења (тип вештачког вегетивног размножавања) доводи до срастања калема и подлоге. Цео овај процес је и под утицајем специфичних, биолошки активних материја (фитохормона), важних регулатора у комплексним процесима интерћелијске комуникације, који се синтетишу у повређеним и околним (здравим) ћелијама и транспортују на различите начине (ксилемом, флоемом, симпластно), битно одређујући правац морфогенезе.



Слика 10. Шематски приказ настанка примарних и секундарних творних и трајних ткива

ТРАЈНА ТКИВА

Трајна ткива настају углавном деобом и диференцирањем меристемских ћелија, али могу настати и накнадном диференцијацијом (трансдиференцијација) од ћелија трајног ткива (нпр. постанак брахисклереида). Изграђена су од потпуно диференцираних ћелија које су трајно или привремено изгубиле способност деобе. Обликом и грађом ћелије су прилагођене обављању одређене функције. Ћелије трајних ткива су у поређењу с меристемским ћелијама крупније, с релативно мало цитоплазме, већом вакуолом, дебљим секундарним деловима ћелијског зида, са ергастичним продуктима. Мртве ћелије обично садрже ваздух или воду. Трајна ткива која се састоје само од једног типа ћелија су мономорфна или проста (паренхимско, механичко), а она која садрже више од једног типа ћелија су полиморфна или сложена. Трајна ткива су подељена на основу грађе, функције, порекла и топографије на: систем паренхимских (основних) ткива, систем механичких ткива, систем покоричних (кожних) ткива, систем проводних ткива и систем секреторних ткива (сл. 11).

У процесу деобе и диференцијације ћелија, као и током специјализације ткива и органа долази до формирања простора

између ћелија – интерцелулара (сл. 12). Према начину постанка разликују се *шизогени*, *рексигени* и *лизигени* интерцелулари. Интерцелулари различитих биљних органа међусобно се спајају градећи систем канала или ходника. Углавном су испуњени ваздухом и захваљујући међусобној повезаности омогућена је размена гасова унутрашњих ткива са спољашњом средином помоћу специјализованих отвора у покоричном ткиву као што су стоме и лентицеле. Могу бити испуњени и различитим продуктима метаболизма и продуктима лучења жлезданих ћелија, као што су етарска уља, смоле, слузи.

Шизогени интерцелулари настају *размицањем* ћелијских зидова. Процес настанка интерцелулара започиње на споју неколико ћелија и најчешће је инициран активношћу ензима који разлажу пектин, важну градивну компоненту ћелијског зида. Различита еластичност ћелијског зида у појединим деловима ћелије, условљена разликама у дебљини зида, резултира током морфогенезе формирањем ћелија округластог облика, што истовремено доводи до тензије која иницира формирање интерцелулара. Највећи број интерцелулара код биљака је шизогеног порекла и доминантно су присутни у паренхимском ткиву, нарочито у органима субмерзних и биљака веома влажних терена. Ћелије паренхимског ткива су мање-више



Слика 11. Подела трајних ткива

округласте, а између њих се јављају већи или мањи међупростори који су на попречном пресеку троугаоног или четвороугаоног облика, док на уздужним пресецима имају изглед уских канала. Стомини отвори у епидермису, по пореклу такође представљају шизогене интерцелуларе.

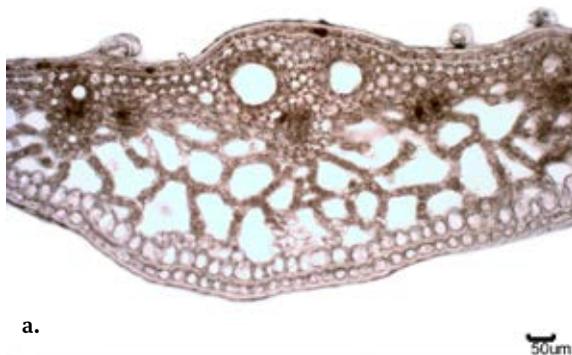
Међућелијски простори могу настати и *раскидањем* ћелијских зидова – **рексигени** интерцелулари. Овај процес се дешава услед неједнаке брзине раста суседних ћелија, примера ради у проводним снопићима, где се првоформирани елементи ксилема (протоксилемски елементи) раскидају, те је у снопићима видљив рексигени интерцелулар или лакуна. До настанка рексигених интерцелулара долази када периферна ткива стабла брже расту од унутрашњих. У средини биљних органа ткива се тада раскидају и настају крупни пространи интерцелулари, тј. централне шупљине у интернодијама стабла многих врста из породице трава (Poaceae), уснатица (Lamiaceae), љутића (Ranunculaceae) и др.

Интерцелулари настали разлагањем (лизијом) ћелијских зидова, а често и садржаја једне или групе ћелија су **лизигни** интерцелулари. По облику су углавном

округли. Интерцелулари могу настати и комбинованим путем, шизо-рексигеним или шизо-лизигеним, када формирање интерцелулара почиње шизогеним, а затим се он увећава лизигеним или рексигеним путем.

СИСТЕМ ПАРЕНХИМСКИХ ТКИВА

Паренхимска ткива су најзаступљенија ткива у биљним органима зељастих биљака и чине њихову основну масу, а значајан су део грађе и дрвенастих биљака. То су трајна ткива најпростије грађе која су и најмање диференцирана, али и поред тога обављају низ различитих функција. Паренхимско ткиво може бити просто и хомогено, грађено само од међусобно сличних паренхимских ћелија. Може бити и саставни део сложених ткива попут проводног, где су уз паренхимске ћелије присутне и ћелије другачије грађе, с којима заједно обавља функцију провођења материја. У биљним органима примарне грађе као што су листови, зељаста стабла, млађи коренови или делови цвета, паренхимско ткиво има порекло од примарног меристема, основног меристема вегетативне купе. Паренхим који је у саставу примарног проводног ткива води порекло од прокамбијума. Паренхим у биљним орга-



а.

50um



б.

100um

Слика 12. Интерцелулари: а. шизогени у брактеји дивљег сунцокрета (*Helianthus glaucophyllus*); б. рексигени у стаблу грахорице (*Vicia sativa*)

нима секундарне грађе (стабло, корен) је секундарног порекла и настаје од секундарног камбијума.

Паренхимско ткиво је обично растресито јер се између ћелија налазе мањи или већи интерцелулари, простори испуњени гасовима. Ћелије паренхимског ткива су живе, метаболички активне и у њима се одвијају веома интензивни физиолошки процеси. Обично су крупне, лоптастог, благо издуженог или неправилног облика, с добро развијеним органелами. Крупна вакуола заузима централни део ћелије и потискује цитоплазму уз ћелијски зид. Ћелијски зид им је танак, има примарну грађу и састоји се од целулозе, хемицелулозе и пектина, што омогућава ефикасну дифузију светлости, воде, гасова и متابолита. Пошто су ћелије паренхима слабо диференциране и хистолошки најближе меристемским ћелијама, једноставније него ћелије других ткива, могу под одређеним околностима накнадно стећи способност деобе, односно дедиференцирати се и образovati секундарна меристемска ткива. Њиховом дедиференцијацијом, примера ради, приликом повреде биљке настаје трауматични меристем који је одговоран за зарастање повређеног места.

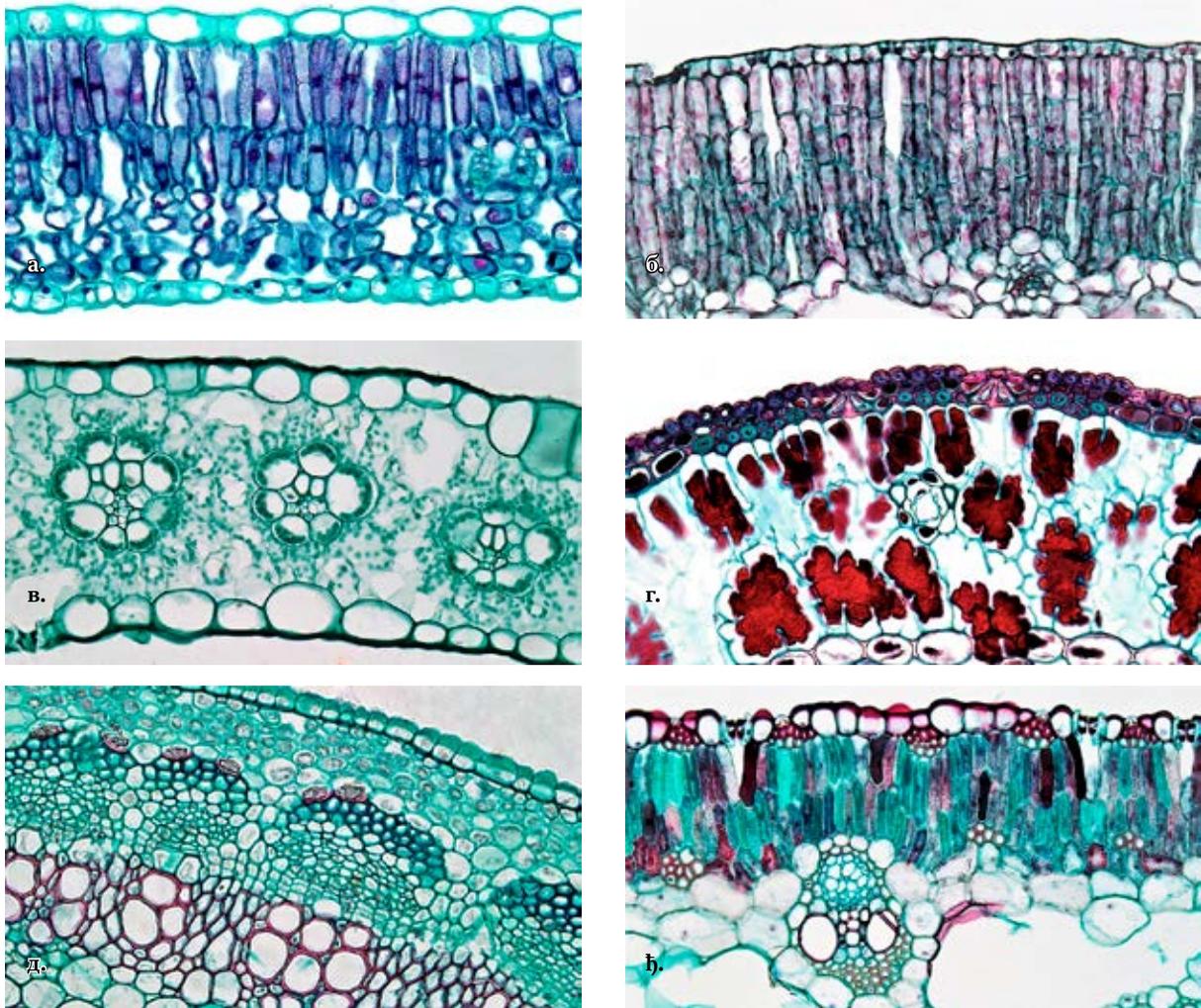
Пошто су слабо специјализоване, постоји више типова паренхимских ћелија које обављају неколико различитих функција. Оне које су у већој мери специјализоване обављају сложен процес фотосинтезе (паренхим за фотосинтезу или хлоренхим), служе за магационирање хранљивих материја (паренхим за резервисање), резервисање воде (хидренхим), резервисање ваздуха (аеренхим) или учествују у провођењу материја (проводни паренхим). Међутим, и оне могу обављати неколико различитих функција, па тако, ћелије проводног паренхима могу служити истовремено и за провођење

и за резервисање материја. Захваљујући унутрашњем притиску који протопласт врши на ћелијски зид, тургору, паренхимске ћелије дају чврстоћу и учествују у одржавању механичке стабилности и усправног положаја биљке. Чврстоћа ткива стога зависи од количине воде коју ћелије садрже, величине ћелија, али и од величине интерцелулара и броја ћелија у запремини органа. Накнадним задебљавањем ћелијских зидова неких ћелија паренхима оне добијају улогу и у обезбеђивању додатне механичке потпоре биљним органима.

Паренхим за фотосинтезу

Паренхимско ткиво специјализовано за обављање процеса фотосинтезе зове се паренхим за фотосинтезу, асимилациони паренхим или хлоренхим. Карактеришу га ћелије које садрже хлоропласте и у њима фотосинтетички активан пигмент хлорофил (сл. 13). Присутан је у свим зеленим деловима биљке, а најзаступљенији је у листовима. Иако је лист орган чија је примарна функција фотосинтеза, присуство хлоренхима у другим деловима биљке омогућава да и они, мада у мањој мери, врше фотосинтезу (стабло зељастих биљака, делови цвета, плодови, коренови епифитних врста). Како је за одвијање процеса фотосинтезе неопходна светлост, хлоренхим је увек постављен периферно, одмах испод површине биљних органа (испод епидермиса), где је изложеност светлости највећа. Да би се за фотосинтезу обезбедила неопходна размена гасова (угљен-диоксида и кисеоника), ткиво садржи интерцелуларе.

Ћелије хлоренхима су танкозидне, имају релативно крупне вакуоле, док се хлоропласти налазе у периферном делу цитоплазме, ближе интерцелуларима. Обликом и положајем ћелије хлоренхима су прилагођене



Слика 13. Паренхим за фотосинтезу (хлоренхим): а. у листу дикотила, ћелије палисадног и сунђерастог ткива јоргована (*Syringa vulgaris*); б. вишеслојно палисадно ткиво у листу локвања (*Nymphaea alba*); в. у листу монокота, кукуруз; г. наборани хлоренхим у листу бора (*Pinus* sp.); д. хлоренхим у зељастом стаблу луцерке (*Medicago sativa*); њ. хлоренхим у стаблу (*Sparganium* sp.)

да максимално ефикасно врше своју функцију. У листу дикотиледоних биљака испод епидермиса лица а некада и наличја налазе се густо збијене ћелије хлоренхима издуженог облика, поређане управно на површину листа, које чине палисадно ткиво. Оно је нарочито добро развијено код биљака светлих и осунчаних станишта, код којих је често вишеслојно, јавља се и уз епидермис лица и наличја листа, или чак испуњава цео лист.

Испод њега, ка епидермису наличја, налази се ткиво сачињено од ћелија хлоренхима лоптастог, паренхиматичног облика, прожете крупним интерцелуларима, које се, због своје растреситости, назива сунђерасто ткиво. У палисадном ткиву се одвија највећи део фотосинтетичке активности листа дикотила јер садржи највећу количину хлоропласта, док сунђерасто ткиво, поред фотосинтезе, има значајну улогу и у размени гасова и воде,

и транспорту асимилата. Ћелије хлоренхима у листу монокотиледоних биљака обично нису диференциране на палисадно и сунђерасто ткиво, него су сличног, изодијаметричног облика. Код неких четинара развија се наборани хлоренхим, чије ћелије услед таласастих, набораних зидова имају већу запремену. Тиме се повећава количина хлоропласта којом апсорбују светлост, што је од великог значаја за интензивирање процеса фотосинтезе, јер су листови четинара уски, игличасти и мале запремине.

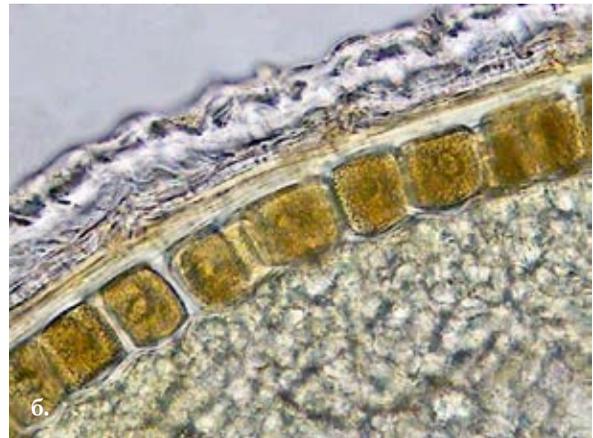
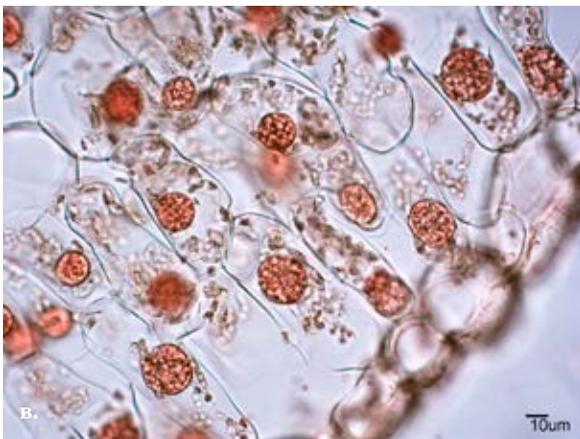
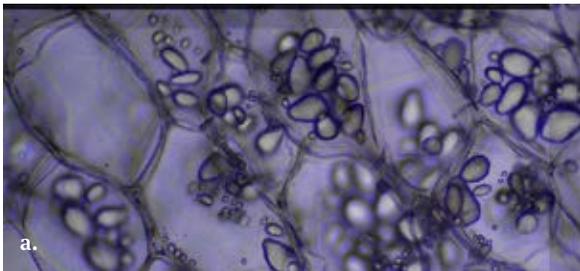
Ћелије паренхимског ткива осим што синтетишу органске материје, могу и да накупљају (резервишу, складиште, магационирају) различите материје, продукте метаболизма протопласта. Резервне материје се могу дуже времена чувати, а тек касније, кад се за то укаже потреба, трошити (нпр. органске материје семена и плодова), или се пак троше континуирано, током

целе вегетационе периоде (нпр. вода код сукулентних биљака).

Паренхим за резервисање органских материја

Биљке током процеса фотосинтезе стварају неопходне органске материје, међутим, често у количини која премашује тренутне метаболичке потребе биљке. Због тога имају развијене начине њиховог резервисања, док се не укаже потреба за трошењем. Ћелије у којима се магационира вишак органских материја такође припадају паренхимском ткиву. Ово ткиво је веома развијено у органима који имају функцију складиштења, као што су плодови, семена, задебљали коренови или метаморфозирани изданци (сл. 14).

Ћелије паренхима за резервисање су обично веома крупне и заузимају знатан део органа у ком се налазе. Материје које се најчешће складиште су угљени хидрати, проте-



Слика 14. Паренхим за резервисање органских материја: а. ћелије са скробним зрнима у кртоли кромпира (*Solanum tuberosum*); б. плод пшенице (*Triticum* sp.), периферно – ћелије четвртастог облика које садрже алеуронска зрна, испод њих ћелије испуњене скробним зрнима; в. елајопласти у листу панонског звездана (*Tripolium pannonicum*)

ини, масти, органске киселине. Складиштење може да се врши у цитоплазми, вакуоли, ћелијском зиду, али и у различитим типовима леукопласта. Скроб се складишти у облику скробних зрна у посебном типу леукопласта који се назива амилопласти. Протеини, у облику алеуронских зрна, складиште се у протеинопластима, док се масти и уља складиште у елајопластима. Шећери, протеини и уља могу се налазити и у цитоплазми. Садржај вакуоларног сока је веома разноврстан и може да садржи шећере, органске киселине, пигменте, секундарне метаболите (сапонине, гликозиде, танине, алкалоиде) и многе друге материје. У ћелијском зиду се као резервна материја нагомилава хемицелулоза, која је уједно и градивна компонента примарног ћелијског зида, при чему такве ћелије развијају задебљале зидове.

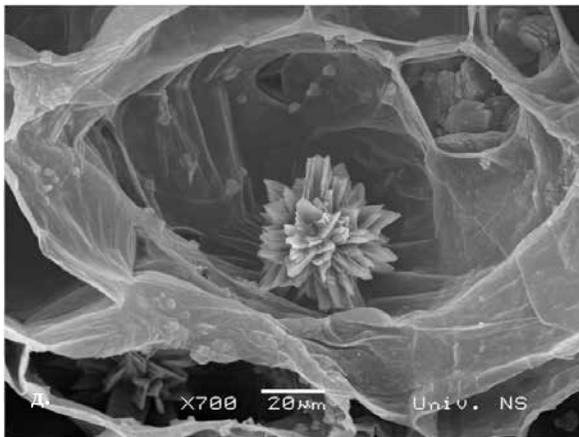
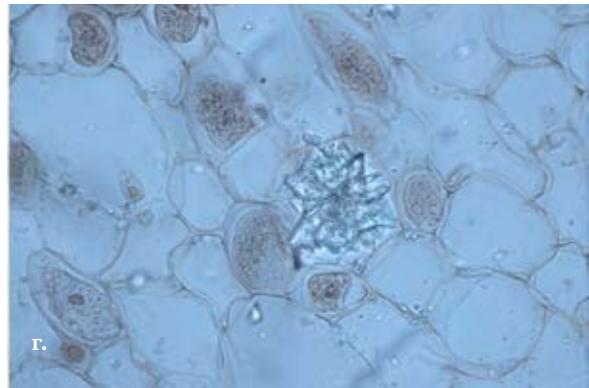
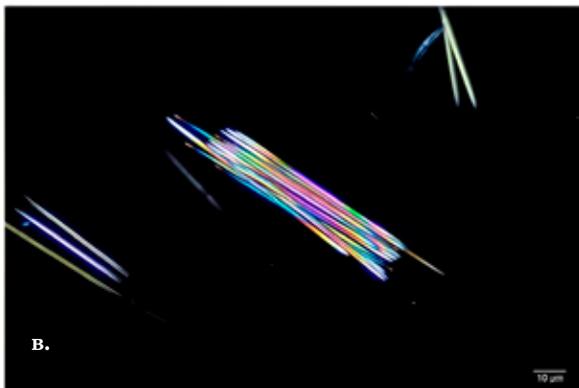
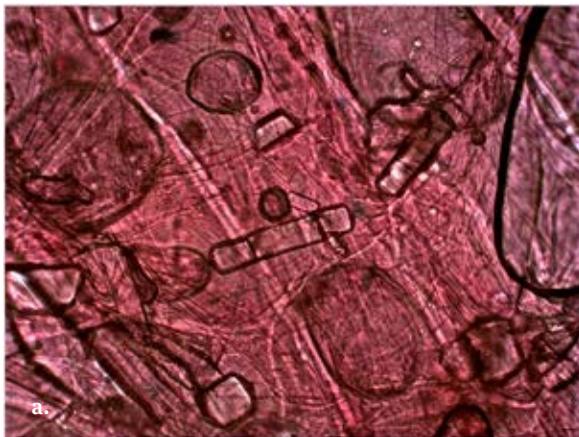
Паренхим за резервисање неорганских материја

Паренхимске ћелије с минералним материјама најчешће поседују калцијумове соли и силицијум-диоксид. Најчешће заступљен облик калцијумових соли јесте калцијум-оксалат, али се среће и калцијум-карбонат, магнезијум-карбонат и калцијум-малат. Калцијум-оксалат формира се реакцијом калцијума са оксалном киселином која је крајњи продукт или међупродукт метаболизма, при чему настаје со која кристалише. На тај начин се неутралише иначе токсично дејство оксалне киселине. Калцијум-оксалат се јавља у облику кристала различитих форми, а најчешће присутни јесу кристални песак, појединачни кристали, стилоиди, рафиди и кристалне друзе (сл. 15). Кристални песак представља групу појединачних, веома ситних кристала различитог облика који су расути по ћелији. Појединачни кристали су крупни кристали најчешће при-

зматичног облика који понекад могу имати зашиљене крајеве, мада могу бити и у виду коцкица или неког другог облика. Обично се јављају један или неколико њих по ћелији. Стилоиди и рафиди су игличасти кристали који се међусобно разликују по томе што су стилоиди појединачни кристали, а рафиди се јављају у групама, односно у сноповима од неколико десетина кристалних иглица. Кристалне друзе су структуре звездастог облика, настале срастањем више појединачних кристала призматичног облика. Ћелије унутар којих се кристали образују мртве су у дефинитивном облику, а кристали се због глатке површине и пресијавања уочавају као сребрностсветле структуре унутар њих. Све форме кристала калцијум-оксалата образују се унутар ћелијске вакуоле. Њихово депоновање у ћелијски зид или кутикулу ретка је појава код цветница, али се често среће код четинара. Локација и тип кристала стабилна су карактеристика, због чега су ови карактери корисни при таксономској анализи биљног материјала.

Паренхим за резервисање ваздуха

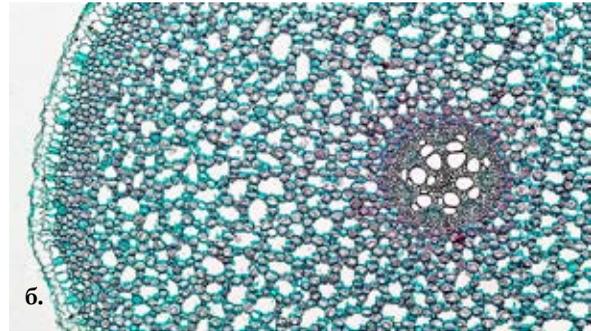
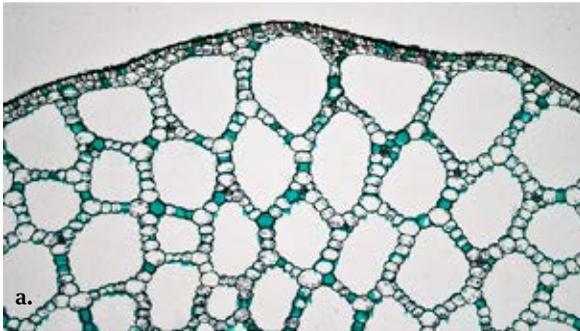
Код биљака које живе на веома влажним, воденим или муљевитим стаништима на подлогама сиромашним ваздухом, а самим тим и с малом количином кисеоника, развија се ткиво за резервисање ваздуха – аеренхим (сл. 16). Ово ткиво је грађено из ситних, најчешће лоптастих ћелија (нпр. ризом иђирота), али могу бити и другачијих облика (звездасти паренхим, нпр. стабло сите, *Juncus effusus*), између којих су крупни интерцелулари испуњени ваздухом. У интерцелуларима се складиште гасови који су ћелијама неопходни за нормално обављање физиолошких процеса, у првом реду дисања. Сви интерцелулари биљке су међусобно повезани и у контакту са спољашњом средином пре-



Слика 15. Паренхимске ћелије с минералним материјама, кристали калцијум-оксалата: а. појединачни кристали у сувим листовима луковице црног лука (*Allium cepa*); б. стилоиди у листу сансеверије (*Sansevieria* sp.); в. рафиди у листу алоје (*Aloe arborescens*); г. кристалне друзе у паренхимским ћелијама стабла вучје јабуке (*Aristolochia clematidis*); д. скенинг електронска микрографија (СЕМ) кристалне друзе у паренхимским ћелијама листа (*Atriplex portulacoides*)

ко отвора у покоричном ткиву (стома). На овај начин омогућена је дифузија гасова кроз све биљне органе. Код водених биљака присуство аеренхима додатно чини њихове органе лакшима и омогућава им одржавање на површини воде, где су боље изложене свет-

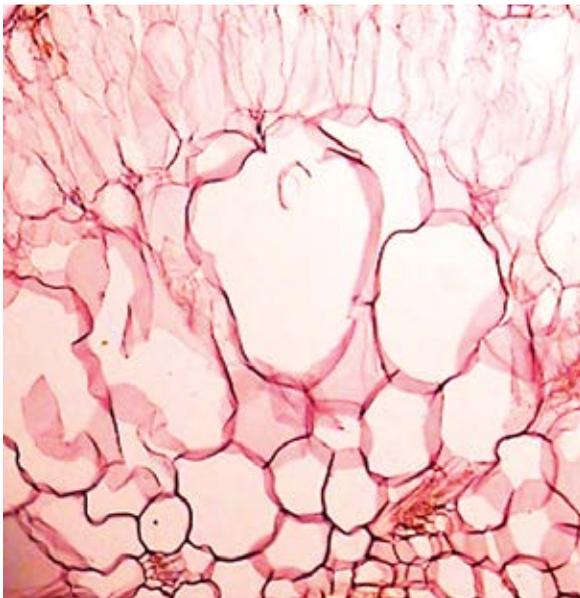
лости. Честа је и појава дијафрагми, које пресецају интерцелуларе у виду танких преграда и представљају заштиту биљке од продирања воде у унутрашњост органа у случају повреде.



Слика 16. Аеренхим: а. у стаблу субмерзне водене биљке (*Potamogeton sp.*); б. у корену иђирота (*Acorus calamus*)

Паренхим за резервисање воде

Биљке сушних станишта, које оскудевају у снабдевању водом, развиле су специфичну адаптацију у виду паренхима за резервисање воде – хидренхима (сл. 17). Ћелије хидренхима су веома крупне и танкозидне. Вода се складишти у великим вакуолама, док је цитоплазма у танком слоју потиснута уз ћелијски зид. Често су у вакуолама, поред пектинских материја које јако бубре, присутне и слузаве материје које имају улогу у апсорпцији и задржавању воде (служне ћелије). Ти-



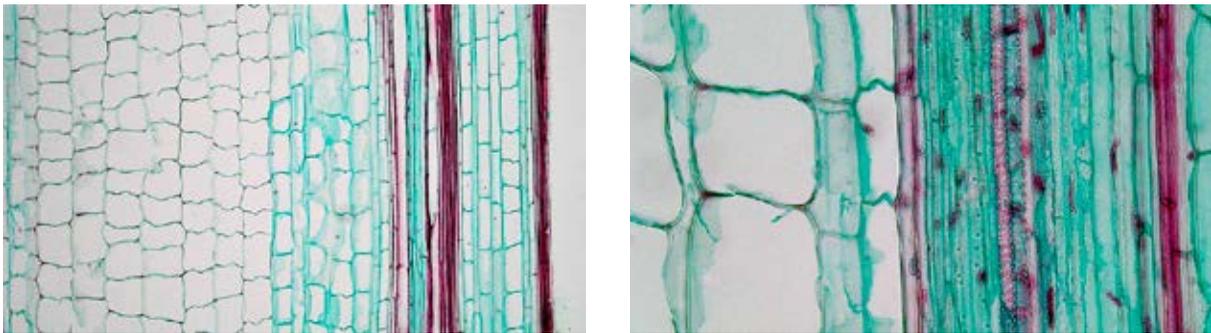
Слика 17. Паренхим за резервисање воде (хидренхим) у стаблу цаклењаче (*Salicornia sp.*)

пичан пример биљака које имају добро развијен паренхим за резервисање воде су сукулентне биљке. Оне имају изузетно сочне, меснате листове – сукуленте листа – нпр. чуваркућа (*Sempervivum sp.*), алоја, агава (*Agave sp.*) или стабла (сукуленте стабла – нпр. кактуси), у којима доминира хидренхим.

Проводни паренхим

Проводни паренхим углавном прати проводна ткива и учествује заједно с њима у провођењу воде, минералних и органских материја. У стаблу настаје заједно са елементима проводног ткива, деобом ћелија камбијума (примарни), односно секундарног камбијума (секундарни). У корену, паренхим примарне коре настаје од основног меристема. Ћелије проводног паренхима су издуженог облика. Ћелијски зидови проводног паренхима у неким случајевима када се нађу уз проводне елементе ксилема (трахеје и трахеиде) могу бити лигнификовани. Поред улоге провођења, могу и да резервишу хранљиве материје и да имају механичку улогу.

Паренхим који прати проводне елементе ксилема (ткива за провођење воде и неорганских материја) и флоема (ткива за провођење воде и органских материја) аксијално је постављен и учествује у провођењу воде и минералних материја од корена, преко стабла ка листовима, односно органских



Слика 18. Проводни паренхим на уздужном пресеку стабла кукуруза

материја у супротном правцу (аксијални паренхим) (сл. 18). Паренхим уз проводне елементе има важну улогу и у изоловању делова судова који нису функционални урастањем у њихов лумен и образовањем мехурастих израштаја (тиле и тилозоиди). Проводни паренхим може да проводи материје и у радијалном правцу, од центра органа ка периферији и обратно (радијални паренхим). Такав је паренхим радијалних, сржних зрака које се у стаблу и корену радијално протежу спајајући периферно постављену кору и централни део ових органа. Проводни је и паренхим коре младих коренова у региону апсорпције, који учествује у провођењу воде од површине корена (којом се усваја из земљишта) ка ксилему у централном делу. У листовима, проводни паренхим окружује проводно ткиво у виду саре, чије су ћелије издужене у истом правцу као ћелије проводног ткива. Учествује у транспорту материја између фотосинтетичког и проводног ткива, али и у транспорту материја између листа и других органа, заједно с проводним ткивом.

СИСТЕМ МЕХАНИЧКИХ ТКИВА

Чврстоћу и усправан положај биљног организма великим делом обезбеђује тургор, притисак који протопласт врши на ћелијски зид са унутрашње стране када је ћелија у до-

вољној мери снабдевена водом. Захваљујући тургору ћелија је са затегнутим и чврстим ћелијским зидовима. Међутим, када биљка нема довољну количину воде тургор опада, а с њим и чврстоћа биљних органа. Стога су биљке да би опстале на копну развиле систем механичких ткива, која им, вођена механизмима углавном независним од присуства воде, обезбеђују додатну чврстоћу и механичку потпору, али и еластичност. Еластичност и пластичност механичког ткива омогућава биљкама да опстану при различитим снажним утицајима који долазе из спољашње средине, као што су ветрови, олује, па и сила Земљине теже, који биљке савијају, кидају, сабијају или истезу.

Чврстоћа коју механичка ткива дају биљном телу почива на задебљалим ћелијским зидовима који карактеришу све ћелије механичког ткива. Такође, ћелије су чврсто међусобно спојене, између њих углавном нема интерцелулара. Ћелијски зид ових ћелија може бити примарне или секундарне грађе, а задебљања различитог типа и нивоа, у зависности од врсте ткива, старости биљке, степена њеног развића, али и дејства спољашњих фактора који имају механички утицај на биљку.

На чврстоћу биљних органа великог утицаја има и распоред механичких ткива. Он је у свим биљним организмима увек такав да се с минималном количином ткива постигне

максимална чврстоћа и стабилност биљке. У зависности од дејства спољашњих сила на биљни орган, маханичка ткива су присутна ближе периферији или ближе центру органа. На зељаста, савитљива стабла, која се најчешће под дејством ветра савијају, силе најјаче делују у периферним деловима (истезање с једне, а сабијање с друге стране стабла), док је централни део стабла мање изложен притиску. Стога су механичка ткива распоређена ближе периферији стабла, у виду континуираних прстенова или у групама. Слично се дешава и у лисним дршкама. У корену су дебелозидне ћелије механичког ткива најчешће присутне у централном делу и пружају повећану отпорност на истезање и кадање под утицајем спољашњих фактора. Листови обично имају мање механичког ткива које је распоређено у групама и низовима, те су они савитљиви и еластични. Постоје и биљке с веома чврстим, несавитљивим листовима, какве су, примера ради, фикус (*Ficus sp.*) или агава, у којима је механичко ткиво јаче развијено, као адаптација на специфичне услове станишта.

Систем механичких ткива чине два основна типа ткива, коленхим и склеренхим.

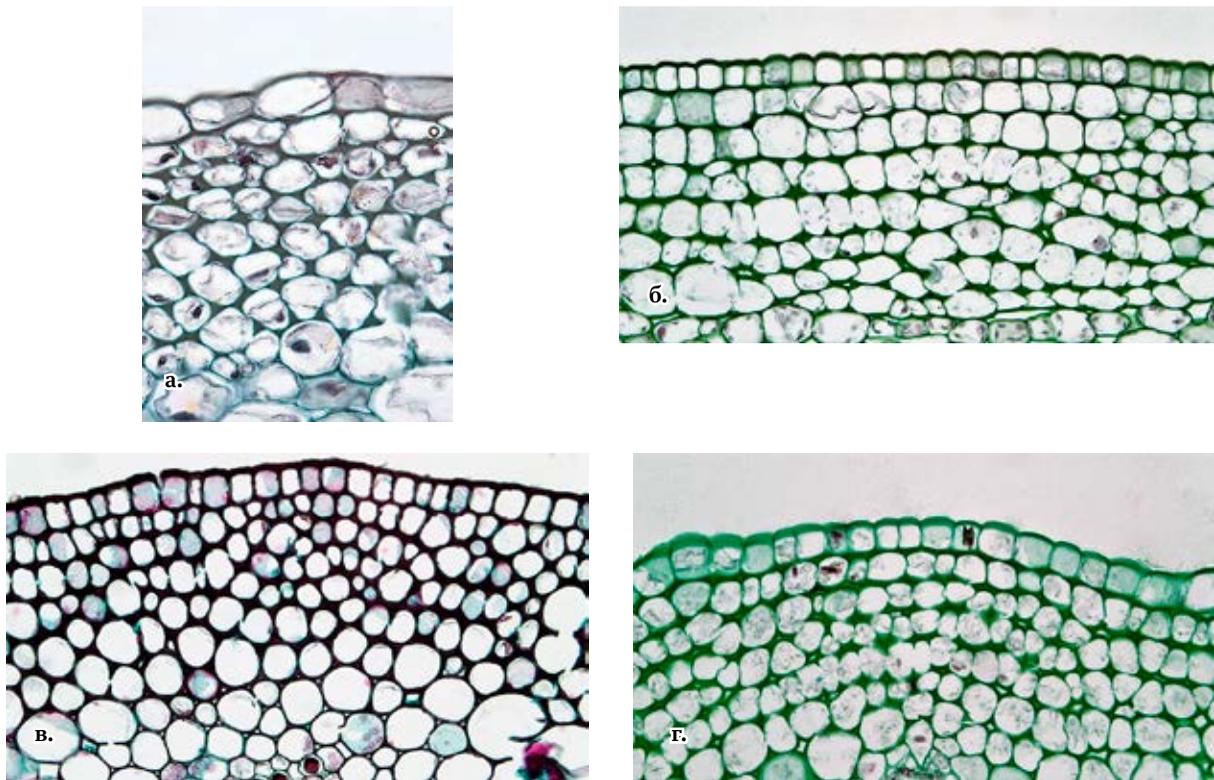
Коленхим

Коленхим (грч. *kólla* – лепак) је механичко ткиво примарног порекла, које настаје деобом ћелија основног меристема вегетативне купе изданка, као и накнадним задебљавањем ћелијских зидова паренхимских ћелија. Коленхим припада простим трајним ткивима, јер је грађен од истоветних ћелија, углавном прозенхимског облика. Због своје слабије диференцираности, ћелије коленхима могу накнадно стећи способност деобе, дедиференцирати се, те, као на пример у стаблу, иницирати стварање секундарног меристема, фелогена.

Ћелије коленхима су живе и својим издуженим обликом прате облик органа у ком се налазе. Неретко могу да садрже и хлоропласте. Задебљавање ћелијских зидова ћелија коленхима почиње врло рано током развоја биљке, нарочито код биљака које су изложене механичком стресу. Ћелијски зид је примарне грађе и задебљања која се развијају су неравномерна, у виду накупљања слојева целулозе, хемицелулозе и пектина, док се секундарни део зида не формира, нити се дешава лигнификација. Овакав начин задебљања ћелијских зидова омогућава одржавање комуникације између суседних ћелија и размену материја, те ћелије остају живе и метаболички активне. По хемијском саставу полисахаридних компоненти у ћелијском зиду, ћелије коленхима веома наликују паренхимским ћелијама.

У зависности од места и начина задебљања ћелијског зида разликују се четири типа коленхима (сл. 19). Ако су задебљања ћелијског зида локализована у угловима ћелије, такав тип коленхима назива се *угласти* или *ангуларни*. Уколико су задебљали унутрашњи и спољашњи тангенцијални зидови ћелија (зидови паралелни с површином органа) формирају се задебљања у виду плоча, па се такав коленхим назива *плочасти* или *ламеларни*. Код *прстенастог* (*ануларног*) типа коленхима задебљања ћелијских зидова су скоро равномерна, те је ћелијски лумен на попречном пресеку округлог облика. Ћелије *лакунарног* или *растреситог* коленхима имају задебљале ћелијске зидове који се граниче са интерцелуларима, чиме се обезбеђује да присуство интерцелулара не умањује чврстоћу ткива.

Коленхим се јавља у младим биљним органима, који још увек расту. Ћелије коленхима имају особину пластичности и способност истезања, те иако су местимично задебљалих



Слика 19. Механичко ткиво колелним: а. угласти колелним; б. плочасти колелним у стаблу рицинуса (*Ricinus communis*); в. прстенасти колелним у лисној дршци локвања; г. лакунарни колелним у стаблу сунцокрета

зидова не ометају раст и издуживање биљних органа. Присуство незадебљалих делова ћелијског зида олакшава савијање и истегање ћелија. Одликује их незнатна отпорност према кидању, али се истежу изван граница еластичности. Приликом изложености биљке сили која доводи до истегања и савијања органа, ћелије колелнима остају у истегнутом и измењеном облику због своје пластичности, и не враћају се у првобитно стање и облик када сила престане деловати на њих. Колелним је главно потпорно ткиво листова дикотила и многих зељастих стабала. У кореновима изостаје, као и у стаблима и листовима већине монокотиледоних биљака. Колелним у стаблу заузима периферну позицију, одмах испод епидермиса. Може бити у виду континуираног прстена или груписан у виду тра-

ка дуж стабла. Стабла која имају изражен ребраст или угласт облик садрже колелним управо у тим ребрима. По сличном принципу колелним је распоређен и у лисним дршкама, за које је карактеристично да брзо расту и издужују се, те је колелним тип механичког ткива које може пратити такав раст. У лискама, колелним се најчешће налази субепидермално у нервима, нарочито у главном нерву, а у мањој мери и уз обод лиске. У старијим деловима биљке, колелним може додатно да очврсне, постане мање пластичан или се чак претвори у склеренхим, лигнификацијом ћелијских зидова.

Склеренхим

Склеренхим (грч. *sklēros* – тврд) је механичко ткиво које може бити примарног или

секундарног порекла. Склеренхимске ћелије могу да се јављају појединачно, у групама, или да улазе у састав неких других ткива (нпр. проводних, уз проводне и паренхимске елементе). Склеренхимски елементи који се јављају у оквиру проводног ткива настају деобама ћелија прокамбијума, камбијума (примарни) или секундарног камбијума (секундарни). Они склеренхимски елементи који нису у саставу проводног ткива, већ се у биљним органима јављају засебно, примарног су порекла и настају од основног меристема вегетативне купе. Склеренхимске ћелије које се јављају појединачно или у групама могу настати и накнадном лигнификацијом ћелијских зидова, најчешће ћелија паренхима или коленхима.

Склеренхим пружа веома снажну механичку потпору биљним органима. Ћелије склеренхимског ткива имају секундарне, равномерно задебљале, најчешће лигнификоване ћелијске зидове. Оваква грађа ћелијског зида онемогућава одржавање комуникације и размену материја између суседних ћелија, те су коначно диференциране ћелије скле-

ренхима мртве, уског лумена, без живог протопласта. Неке ћелије склеренхима примарног порекла не морају имати лигнификоване ћелијске зидове, већ њихова задебљања могу настати нагомилавањем целулозе и хемицелулозе.

Склеренхим се јавља у биљним органима који су завршили свој примарни раст, као и у органима са секундарним растом, јер његове дебелизидне ћелије не могу да се истежу, нити расту. Склеренхим је доминантно механичко ткиво у грађи монокотиледоних биљака. У њиховим стаблима налази се субепидермално, у виду континуираног прстена, али и уз проводна ткива, пратећи их целом дужином. У стаблима зељастих дикотила прати проводна ткива, а може бити присутан и у виду континуираног прстена на периферији централног цилиндра. У листовима, сем уз проводне судове, склеренхим може бити присутан и у мањим групама. Присутан је у секундарно задебљалим кореновима и стаблима дикотила, такође у оквиру проводног ткива, а даје чврстину и многим плодовима.

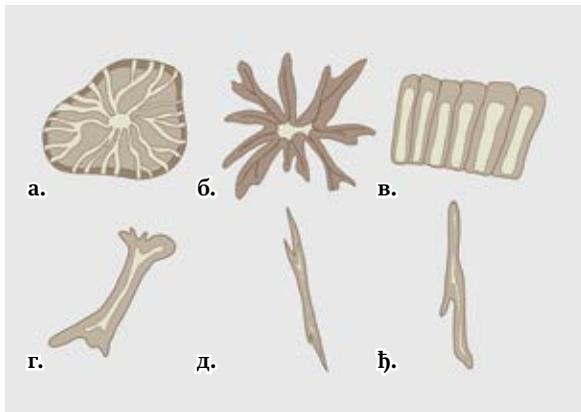
Основне разлике између коленхима и склеренхима дате су у табели.

Коленхим	Склеренхим
Примарног порекла	Примарног или секундарног порекла
Ћелије углавном живе	Ћелије углавном мртве
Задебљао примарни ћелијски зид, секундарни део се не формира	Присутан секундарни део ћелијског зида
Ћелијски зид није лигнификован	Ћелијски зид углавном лигнификован
Неравномерна задебљања ћелијског зида	Равномерно задебљао ћелијски зид
Има способност дедиференцијације (формирање фелогена у стаблу)	Нема способност дедиференцијације
Пластичност	Еластичност

Постоје два типа ћелија склеренхимског ткива – склереиди и склеренхимска влакна.

Склереиди

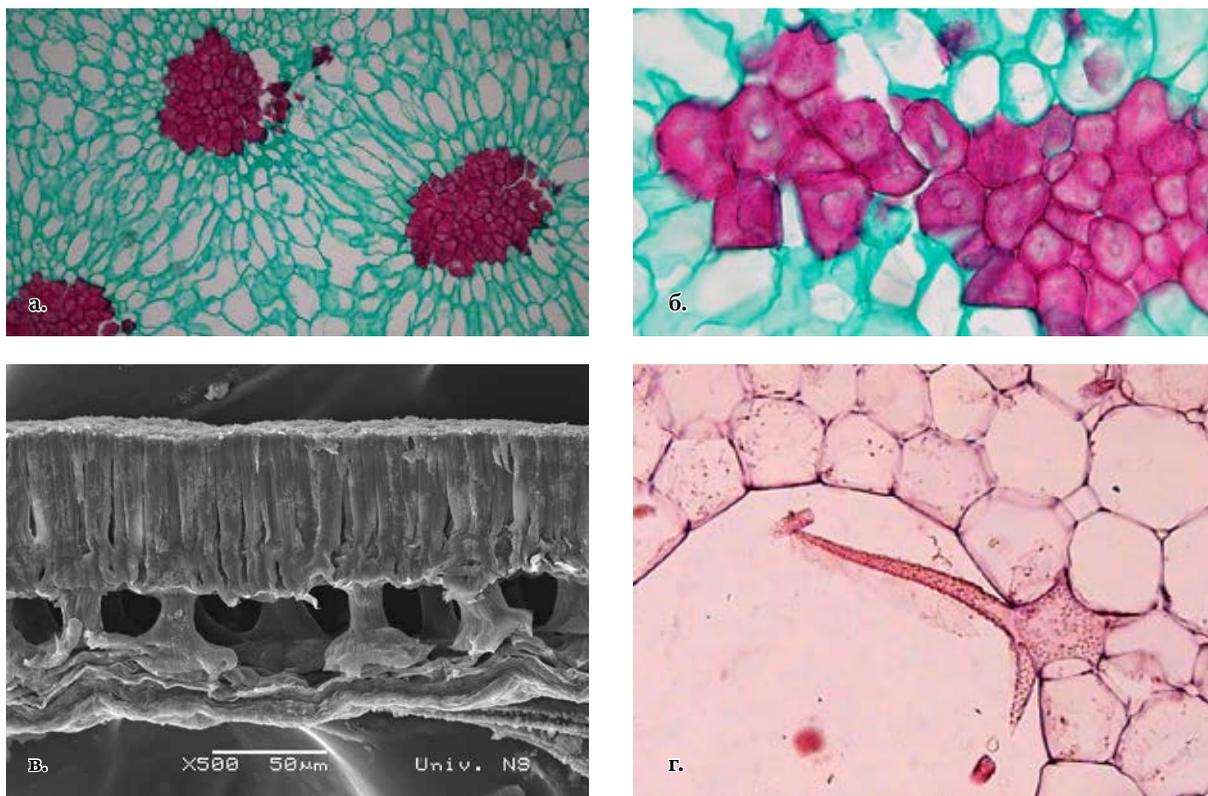
Склереиди су појединачне ћелије различитог облика, најчешће цилиндричног и призматичног, изузетно задебљалих, лигнификованих ћелијских зидова. У потпуно диференцираном стању су мртве, с врло уским ћелијским луменом, мада постоје ретки примери да је протопласт у овим ћелијама очуван (сл. 20, 21). Могу настати накнадном склерификацијом (лигнификацијом) ћелијских зидова паренхимских ћелија. Склереиди који се налазе у саставу проводних ткива воде порекло од прокамбијума или секундарног камбијума, док они у периферним деловима стабла могу постати трансдиференцијацијом паренхимских ћелија проводног ткива флоема или фелогена. Могу се налазити у свим биљним органима у виду појединачних ћелија или идиобласта, што се најчешће среће у листовима. Склереиди могу бити распоређени у низу (тврди орашасте или коштуњави плодови) или у виду група ћелија (у сочним плодовима). Како углавном воде порекло од паренхимских ћелија, управо се у паренхиму обично и налазе, али их има и у флоему и епидермису.



Слика 20. Типови склереида: а. брахисклереид; б. астросклереид; в. макросклереиди; г. остеосклереид; д. трихосклереид; ђ. филиформни склереид

Склереиди су врло различитог облика, према чему су подељени на неколико типова, од којих ћемо поменути оне који се најчешће јављају (сл. 20, 21). Ову поделу треба схватити условно јер не покрива све облике склереида, а и често су разлике између појединих типова минималне. *Брахисклереиди* или камене ћелије су изодијаметричног или благо издуженог облика. У њиховим задебљалим ћелијским зидовима уочавају се јамце у виду пукотина. Налазе се појединачно или у групама. Чести су у паренхиму и флоему стабла, а дају чврстоћу и многим плодовима (крушка *Pirus communis*, дуња *Cydonia oblonga*). *Макросклереиди* су склереиди издуженог облика, који подећа на ћелије палисадног ткива. Граде, примера ради, површински слој семена (семењачу) биљака из фамилије махунарки. Поред механичке заштите коју пружају семену, значајну улогу имају и приликом процеса клијања. *Остеосклереиди* су склереиди чије су ћелије у мањој или већој мери издужене и имају облик пешчаног сата или кости – у средњем делу су уже, а на два краја проширене. Такође се срећу у грађи семењаче махунарки, као и у млечном соку представника породице млечика. *Астросклереиди* су звездастог облика, могу бити врло крупни и срећу се обично у листовима. *Трихосклереиди* по облику личе на дланке и својим крајевима улазе у интерцелуларе дајући растреситом ткиву додатну чврстоћу. *Филиформни* склереиди су издуженог облика, некада разгранати и наликују влакнима.

У листовима се склереиди могу налазити на крајевима лисних нерава или у паренхиму мезофила, организовани појединачно или у групама. У стаблима се срећу у паренхиму коре и сржи, као и унутар флоема, појединачни, у групама, или градећи континуиран слој на периферији проводног ткива. У плодовима склереиди могу бити у сочном



Слика 21. Склерениди: а, б. брахисклерениди у плоду крушке; в. макросклерениди у семењачи семена легуминозе, грашак (*Pisum* sp.); г. трихосклеренид у лисној дршци локвања

паренхиму, појединачни или у групама, када плоду дају зрнасту текстуру, попут оне код плода крушке. У делу плода јабуке који окружује семена, склерениди су присутни у виду континуираног слоја. Чврсти омотачи орашастих плодова, као и коштице коштунчавих плодова (шљива *Prunus domestica*, кајсија *Prunus armeniaca*, бресква *Prunus persica*) такође садрже слојеве склеренида који им дају изузетну чврстоћу. Очвршћивање омотача семена (семењаче) током сазревања семена дешава се захваљујући стварању секундарног дела ћелијског зида ћелија епидермиса и субепидермалних ћелија. Семењаче семена биљака из групе махунарки (грашак, пасуљ, соја *Glycine max*) су пример такве склерификације. На површини семењаче јавља се слој издужених, у низу распоређених ћелија

макросклеренида, чији зидови јесу секундарно задебљали, али не и лигнификовани. Испод њега се налази слој остеосклеренида, чији ћелијски зидови такође нису лигнификовани. Њихово задебљавање, односно формирање секундарног дела ћелијског зида започиње у средњем делу ћелије, те у том делу ћелија престаје с растом. Раст се наставља у горњем и доњем делу ћелије још неко време, те због тога ћелије остеосклеренида имају облик кости или пешчаног сата.

Склеренхимска влакна

Склеренхимска влакна су прозенхимске (издужене) ћелије, уске и на врховима зашиљене. То су мртве ћелије, чији су ћелијски зидови секундарно задебљали, обично лигнификовани, мада постоје и влакна која у

зиду не садрже лигнин. На зидовима се уочавају најчешће просте, ретко опшанчене јамице (о њима ће бити више речи у поглављу о проводним ткивима), које у потпуно формираним влакнима не обављају функцију размене материја јер су ћелије без живог садржаја. Влакна су најчешће присутна у сноповима у којима се густо преплићу, без присуства интерцелулара, што доприноси додатној чврстоћи. Сматра се да је еволуција механичких влакана ишла у правцу редукције њихове дужине и смањења величине јамица. Током раста и издуживања ћелије се зашиљеним крајевима боље међусобно припијају и ураћају у околно ткиво.

Склеренхимска влакна могу бити примарног и секундарног порекла. Јављају се уз проводна ткива, при чему настају деобом меристемског ткива прокамбијума (примарна) или секундарног камбијума (секундарна). Уколико су присутна ван проводног ткива, самостално, њихово порекло је примарно, од основног меристема вегетативне купе. Због своје особине еластичности (а не пластичности као ћелије коленхима), склеренхимска влакна се јављају у биљним органима који су завршили свој раст и издуживање. Након изложености дејству силе склеренхимска влакна се враћају у првобитно стање и облик када сила престане деловати на њих, за разлику од ћелија коленхима које остају у измењеном облику.

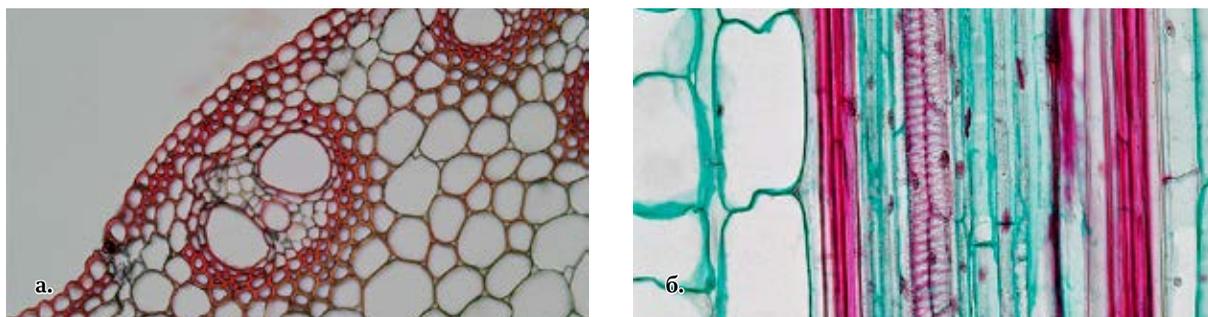
Склеренхимска влакна због своје структуре, облика, грађе ћелијског зида, повезаности у снопове, али и распореда, обезбеђују знатну чврстоћу биљним органима. Јављају се у стаблима уз проводна ткива, али и периферно, у виду цилиндричног прстена или у групама. Секундарно задебљала стабла дрвенастих дикотила садрже склеренхимска влакна у секундарном флоему и ксилему. У листовима и лисним дршкама влакна такође

праће проводна ткива, али могу бити присутна и самостално, у сноповима. Коренови могу садржати влакна у примарној грађи, у централном делу, али су она више карактеристична за секундарно задебљале коренове.

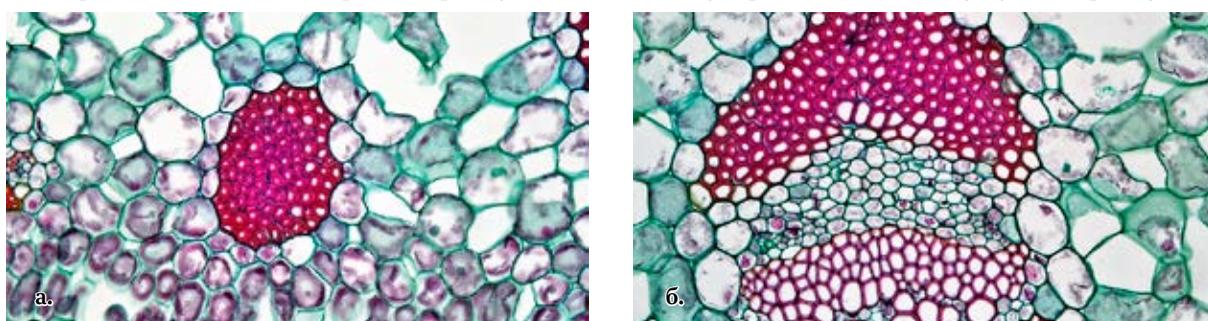
У зависности од положаја, порекла и грађе деле се на *ликина* и *дрвна* влакна.

Ликина влакна су изузетно дугачке ћелије, спадају у једне од најдужих у биљном организму (и преко 100 μm). Имају секундарно задебљале ћелијске зидове који могу, а не морају садржати лигнин. Склеренхимска влакна монокотила спадају у групу ликиних влакана, примарног су порекла и веома су лигнификована (сл. 22). Ликина влакна се јављају у оквиру проводног ткива флоема (примарног и секундарног), у групама уз флоем, или као засебна, удружена у снопове (сл. 22, 23, 24). Често се у зељастим стаблима описују три типа: флоемска влакна (у склопу флоема, настају заједно са елементима флоема од прокамбијума или камбијума), периваскуларна влакна (уз проводно ткиво, изнад флоема, пореклом од основног меристема) и кортикална (у кори стабла, пореклом од основног меристема). Примера ради, примарна ликина влакна многих дикотила настају у оквиру примарног флоема од ћелија које представљају примордије влакана. Примордије влакана се налазе уз проводне елементе, а током диференцијације се издужују, образују секундарни зид и развијају се у примарна флоемска или периваскуларна влакна.

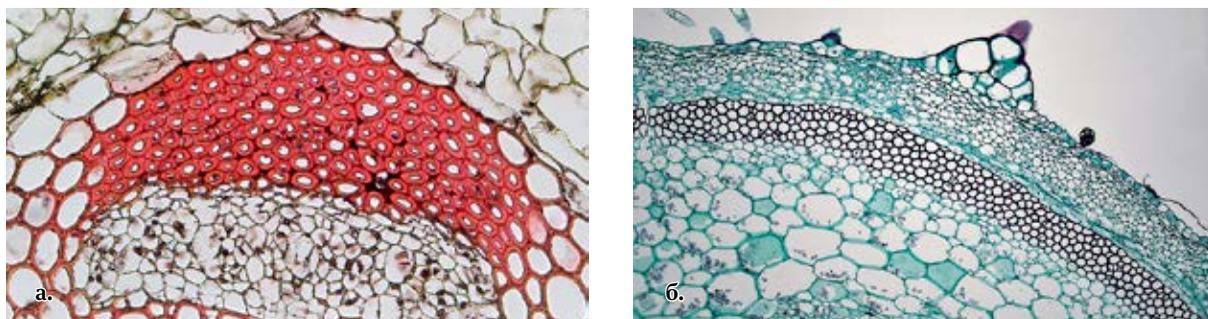
Примарна ликина влакна достижу знатну дужину пратећи издуживање органа у ком се налазе, координисаним растом са осталим ткивима. Након тога, влакна настављају са интрузивним растом, који подразумева да ћелија расте на оба своја зашиљена краја, умећући се између ћелија околних ткива. Током раста влакна могу постати и вишеје-



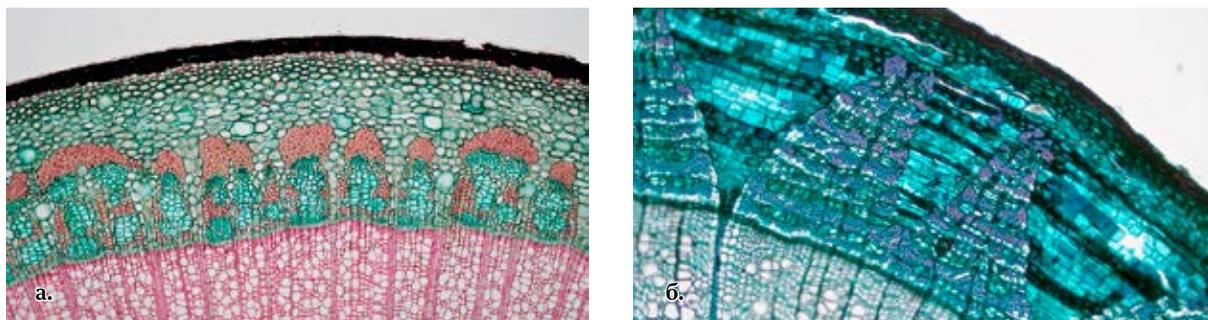
Слика 22. Примарна ликина влакна у стаблу моноцотила (кукуруз): а. ликина влакна, субепидермална и уз проводне снопиће, на попречном пресеку; б. ликина влакна уз проводни снопић, на уздужном пресеку



Слика 23. Примарна ликина влакна на попречном пресеку листа јуке (*Yucca* sp.): а. засебне групе ликиних влакана; б. ликина влакна уз флоем проводног снопића



Слика 24. Примарна ликина влакна у стаблу дикотила примарне грађе: а. група периваскуларних ликиних влакана, уз флоем проводног снопића у стаблу сунцокрета; б. ликина влакна у виду прстена у стаблу тикве (*Cucurbita pepo*)



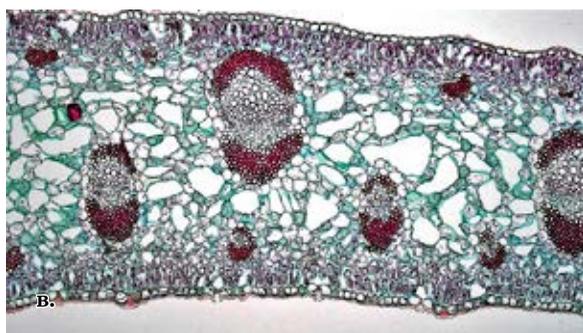
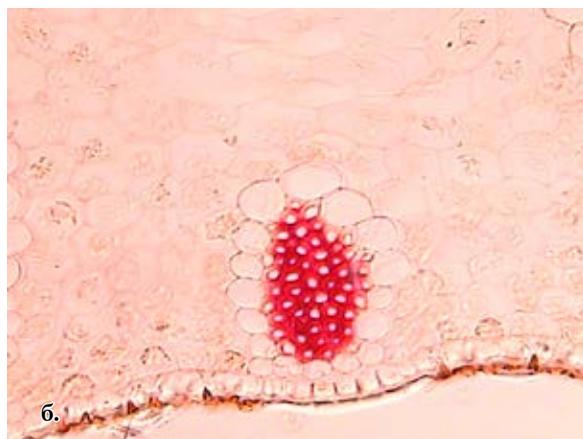
Слика 25. Секундарна ликина влакна у стаблу дикотила секундарне грађе: а. у секундарној кори стабла лириодендрона (*Liriodendron* sp.); б. у секундарној кори стабла липе (*Tilia* sp.)

дарна захваљујући деобама једра које нису праћене и деобом ћелије у целини. Док расту, ћелије влакна имају танке зидове, густу цитоплазму и живе су. Формирање секундарног зида почиње обично у средњем делу ћелије, док врхови настављају да расту. Када њихов раст престане формира се секундарни ћелијски зид у целости, а ћелије остају без живог садржаја.

Примарна ликина влакна стабла неких индустријских биљака имају велики економски значај и служе као сировина за производњу у текстилној индустрији (сл. 24, 26). То су ликина влакна у којима доминира целулоза и која немају лигнификоване зидове, или они садрже врло мало лигнина. Означена су као мекана јер су заиста лако савитљива и мека. На пример, у стаблу лана налазе се групе ликиних влакана која су примарног порекла, зачињу се у склопу примарног

флоема. Њихова дужина креће се од 1 до чак 70 mm. Ова влакна имају целулозне зидове и не садрже лигнин. Слична влакна, али нешто чвршћа, јављају се и код конопље *Cannabis sativa*, јуте *Corchorus* sp., рамије *Boehmeria nivea*. Од свих ових влакана израђују се различите тканине, конци, канап и други производи текстилне индустрије. Квалитет и карактеристике коначних производа зависе од особина влакана као што су дужина, ширина, снага истезања, издуженост при кидању, чврстоћа, густина, апсорпција влаге и друге.

Ликина влакна монокотила такође су примарног порекла и означена су као тврда влакна због јаке лигнификације ћелијских зидова и велике чврстоће (посебно она из листова) (сл. 26). Као сировина у текстилној индустрији, за производњу чврстих канапа и тканина примену су нашла влакна листова маниле (*Musa textilis*), сисала (*Agave sisalana*),



Слика 26. Примарна ликина влакна индустријских биљака: а. стабло конопље; б. попречни пресек листа новозеландског лана; в. попречни пресек листа јуте

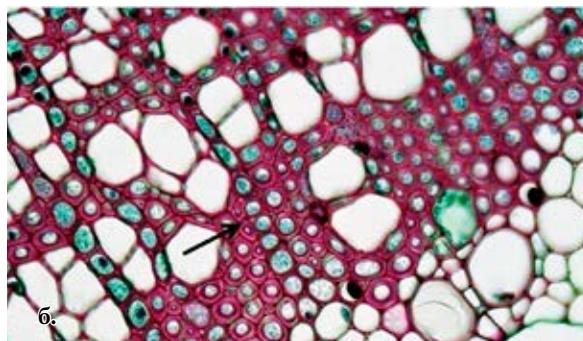
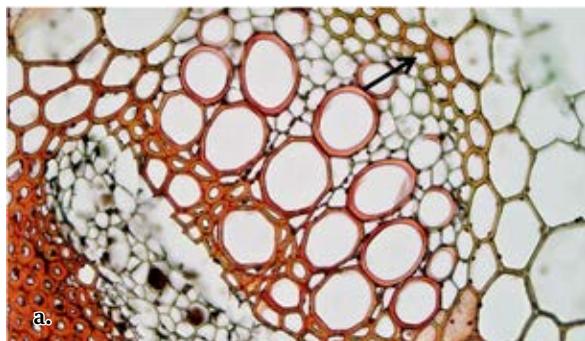
новозеландског лана (*Phormium tenax*). Важно је напоменути да се у индустрији термин влакна често не односи само на склеренхимска влакна у ужем, ботаничком смислу. Под влакнима се подразумевају и остале дебелозидне ћелије које такође, уз склеренхимске, улазе у састав индустријских производа. То су најчешће елементи проводних ткива, односно дебелозидни елементи ксилема. Управо сви ови елементи, нарочито код прераде листова, улазе у процес производње у текстилној индустрији.

Дрвна (либриформ) влакна улазе у састав проводног ткива ксилема, примарног и секундарног (сл. 27, 28). Такође, то су прозенхимске, на врху зашиљене ћелије. Краћа су од ликиних влакана (просечне дужине 1,5–2 mm), али знатно чвршћа и с дељим ћелијским зидом. Њихов ћелијски зид је увек лиг-

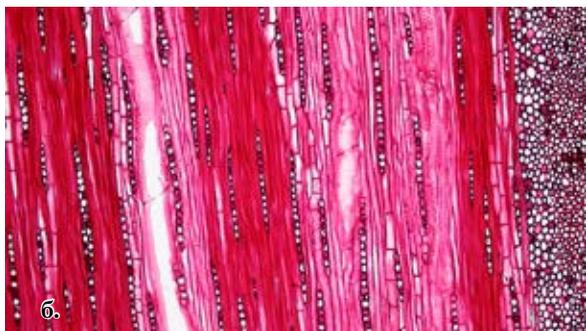
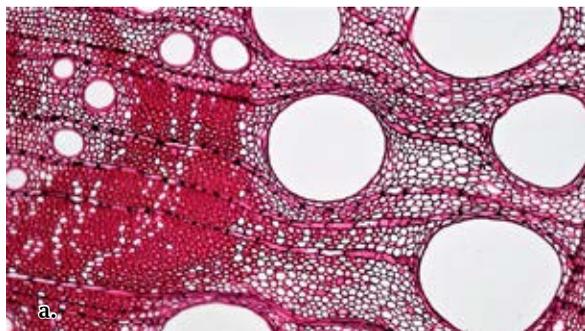
нификован. Највише их има у стаблима секундарне грађе дрвенастих дикотила, где су, заједно с проводним елементима ксилема, одговорна за чврстоћу стабла, док их у стаблима четинара нема. У зељастим стаблима и листовима дрвна влакна су примарног порекла и својим положајем прате ксилемске елементе. Што се комерцијалног значаја ових влакана тиче, она која су саставни део секундарног ксилема стабла дрвенастих биљака користе се у индустрији за добијање папирне масе. Особине влакана као што су дужина, јачина, ширина, чврстоћа су карактеристике које у великој мери одређују квалитет коначних папирних производа.

СИСТЕМ ПОКОРИЧНИХ ТКИВА

Покорична ткива су сложена трајна ткива која се налазе на површини биљних орга-



Слика 27. Примарна дрвна влакна у ксилему стабла примарне грађе: а. сунцокрета; б. зове (*Sambucus nigra*)



Слика 28. Секундарна дрвна влакна у ксилему секундарне грађе стабла храста (*Quercus* sp.): а. попречни пресек; б. уздужни пресек

на. Њихов основни задатак је да биљци пружи заштиту од негативног утицаја фактора спољашње средине, абиотичких и биотичких. У складу са својом улогом, покорична ткива имају низ адаптација и модификација, како би што ефикасније заштитила биљку. Ове адаптације су нарочито видљиве и добро развијене код биљака које насељавају екстремне типове станишта – веома сушна и пустињска станишта, веома влажна и водена станишта, високопланинске пределе и слично. Покорична ткива спречавају прекомерни губитак и одавање воде, смањују транспирацију и негативан утицај сунчеве светлости, као и претерано загревање, што је нарочито важно код биљака осунчаних станишта и оних изложених суши. С друге стране, развијају и механизме који спречавају смрзавање биљке, што је важно за биљке које расту у хладнијим пределима. Покорична ткива пружају и механичку заштиту и прва су баријера у спречавању продирања микроорганизама у биљне органе, те биљку штите и од болести. Истовремено биљку у извесној мери штите и од механичких повреда. Биљка је са спољашњом средином повезана кроз низ физиолошких и биохемијских процеса. Покорична ткива су одговорна и за комуникацију биљке са спољашњом средином, размену гасова, за усвајање неопходних материја из ње (нпр. усвајање воде кореном, усвајање угљен-диоксида за процес фотосинтезе) или њихово одавање (нпр. кисеоника, водене паре, различитих продуката метаболизма, секрета). Стога се у покоричном ткиву развијају и специјализоване структуре које служе у ове сврхе.

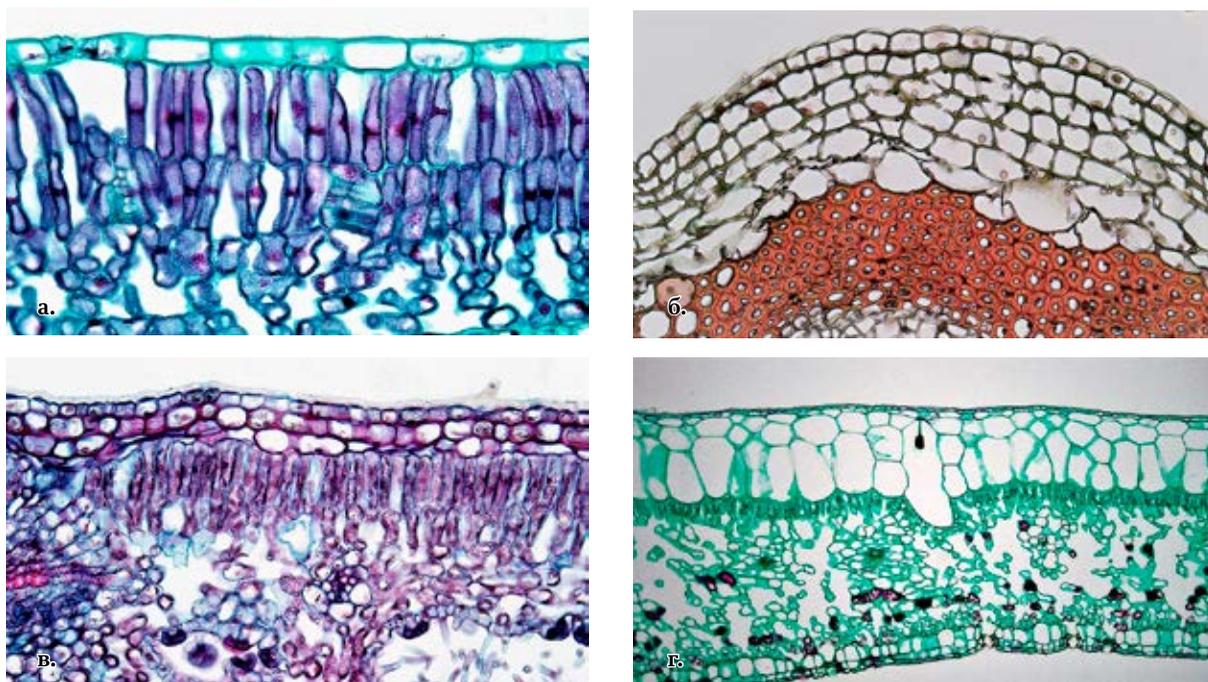
Како се налазе на свим биљним органима, и оним примарне, и оним секундарне грађе, покорична ткива по пореклу могу бити примарна и секундарна. Знатно су боље развијена и с више модификација на надземним у

односу на подземне делове биљке. Копнене биљке су изложене стреснијим и променљивијим условима спољашње средине у односу на водене биљке, те је код њих покорично ткиво боље развијено.

У покорична ткива спадају *епидермис*, *ризодермис*, *перидермис* и *мртва кора*, који се по свом положају, пореклу, функцији и грађи јасно разликују.

Епидермис

Епидермис је примарно покорично ткиво, које се налази на површини свих надземних биљних органа примарне грађе, као што су листови, зељаста стабла, делови цвета, неки плодови. На површини стабла дрвенастих биљака епидермис се јавља у почетним фазама живота биљке и најчешће после годишну дана (некада и више), када наступи секундарно дебљање стабла, бива замењен секундарним покоричним ткивом. Епидермис настаје деобама ћелија примарног меристема вегетативне купе, његовог површинског слоја који се назива протодерм. Ћелије протодерма деле се антиклинним деобама како би увећана површина једнослојног епидермиса пратила раст биљног органа (сл. 29). Код неких биљака јавља се вишеслојан епидермис, што је последица периклиналних деоба ћелија протодерма. То се најчешће дешава код биљака сушних станишта, и тада спољашњи слој ћелија епидермиса има заштитну улогу, док слојеви ћелија испод њега обично служе за резервисање воде. Позната је и појава дилатације епидермиса, до које долази услед тога што поједине ћелије епидермиса задржавају способност антиклиналне деобе. Такав епидермис може даље да расте и увећава своју површину, чак и формира нове стопе, што је честа појава код плодова који брзо расту (парадајз *Solanum lycopersicum*, грожђе *Vitis vinifera*, кајсије). Код неких биљака су-



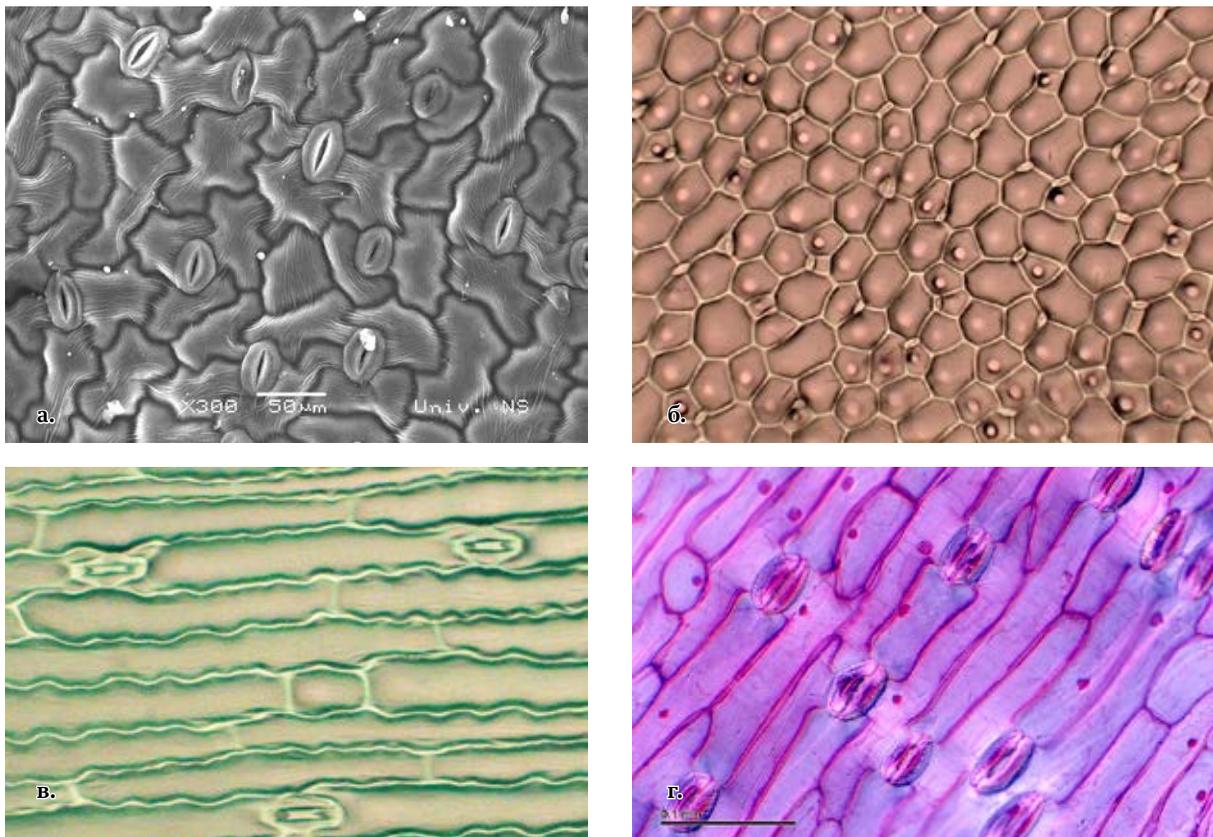
Слика 29. Примарно покорично ткиво епидермис: а. једнослојан епидермис листа јоргована; б. једнослојан епидермис стабла сунцокрета; в. вишеслојан епидермис листа лијандера (*Nerium oleander*); г. вишеслојан епидермис листа фикуса

бепидермални слојеви, иако веома личе на вишеслојан епидермис, не настају од протодерма, него од основног меристема вегетативне купе. Ови слојеви граде ткиво које се назива *хиподермис*. Иако је посматрањем потпуно диференцираних ткива тешко уочити разлику између вишеслојног епидермиса и хиподермиса, важно их је разликовати због различитог порекла, што се може детектовати једино проучавањем онтогенетског развоја биљке. Хиподермис такође може имати улогу у резервисању воде, али и у механичкој потпори (уколико га граде ћелије са задебљалим зидовима), као и у заштити биљке од спољашњих утицаја.

Епидермис је сложено ткиво, грађено из различитих типова ћелија, што одражава комплексност функција које обавља. Ћелије епидермиса могу бити различитог облика, који обично прати раст органа на ком се

налазе, јер се оне издужују у правцу раста органа. Могу бити изодијаметричне, што је најчешће случај код органа који споро расту, а често су издужене, полигоналног или потпуно неправилног облика (сл. 30). Код листова трава епидермис чине дуге и кратке ћелије правоугаоног облика, распоређене у низове. Антиклинални зидови ћелија епидермиса могу бити равни или на различите начине наборани, што доприноси чвршћој међусобној повезаности суседних ћелија.

Ћелије епидермиса су живе, имају крупну вакуолу окружену танким слојем цитоплазме. У мањој количини могу да складиште различите резервне материје (скроб, кристале, протеине и сл.) и продукте секундарног метаболизма. Безбојне су, мада могу садржати и пигменте (нпр. антоцијане, антохлоре), што је нарочито занимљиво код декоративних биљака или у ћелијама епидермиса кру-



Слика 30. Епидермис: а. епидермис лиске панонског звездана (*Aster pannonicus*) (СЕМ), ћелије епидермиса таласастих антиклиналних зидова, стоме распоређене без реда; Отисак епидермиса листа: б. епидермис лиске слагинске детелине (*Trifolium angulatum*), ћелије епидермиса равних зидова, полигоналне; в. епидермис листа трава (кукуруз), дуге и кратке ћелије епидермиса, стоме правилно распоређене у низовима; г. сљштени епидермис листа лале (*Tulipa* sp.), ћелије епидермиса издужене, стоме у правилним низовима

нице цвета. Ретко садрже хлоропласте, који се ипак могу јавити у епидермалним ћелијама биљака које расту на слабо осунчаним стаништима, у сенци или под водом, ради што ефикаснијег искоришћавања мале количине светлости која до таквих биљака допире. Ћелије епидермиса делују и као сочива, која усмеравају светлост ка хлоропластима субепидермалног хлоренхима.

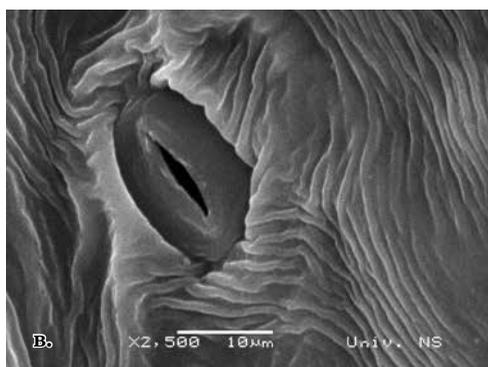
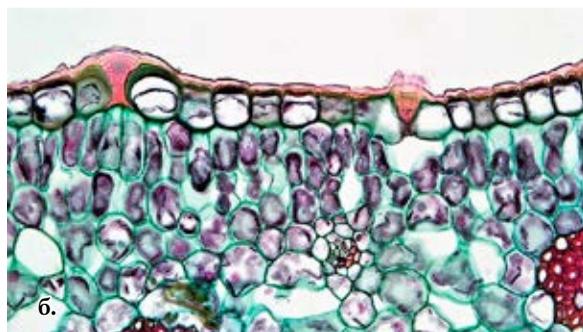
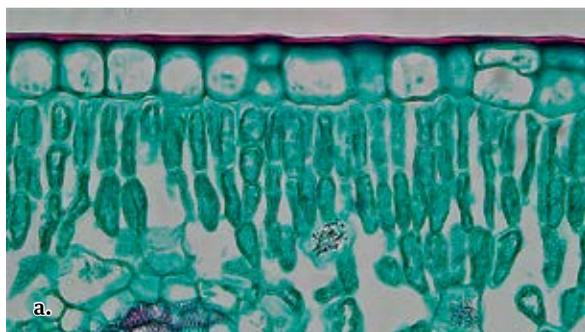
Ћелије епидермиса имају примарне ћелијске зидове, који, да би епидермис ефикасније обављао заштитну улогу, имају низ специфичности. Задебљавање ћелијског зида се дешава са спољашње стране, која је изложе-

на деловању спољашњих утицаја, што доприноси заштитној функцији епидермиса. Зид задебљава таложењем нових слојева целулозе и нема секундарну грађу. Код неких биљака (нпр. код трава и раставића) долази до минерализације ћелијског зида нагомилавањем силицијум-диоксида и калцијум-карбоната. Минерализовани зидови постају изузетно чврсти.

Ћелије епидермиса могу да луче и посебне материје које повећавају одбрамбену улогу епидермиса. Кроз спољашње зидове ћелије епидермиса излучују кутин, безбојну неразтворливу липидну материју у течном об-

лику. Он се у виду премаза разлива по површини епидермиса, али се задржава и међу фибрилама целулозе у спољашњем слоју зида ћелија епидермиса. Тако спољашњи зид има вишеслојну грађу – према унутрашњости ћелије су слојеви целулозе, хемицелулозе и пектина без кутина, затим ка споља слојеви уроњени у кутин, а на површини су слојеви кутина. У додиру с ваздухом кутин очвршћава и формира превлаку која се назива *кутикула* (сл. 31). Процес формирања кутикуле назива се кутикуларизација. Површина биљних органа прекривених дебелом кутикулом је глатка и сјајна. Кутикула појачава заштитну функцију епидермиса јер спречава продор патогених микроорганизама, непропусна је за воду и гасове, те спречава прекомерну транспирацију и губитак воде у сушним условима. Ипак, одавање водене паре преко кутикуле (кутикуларна транспирација) постоји, што значи да баријера за пролазак воде није потпуна и преко ситних пора

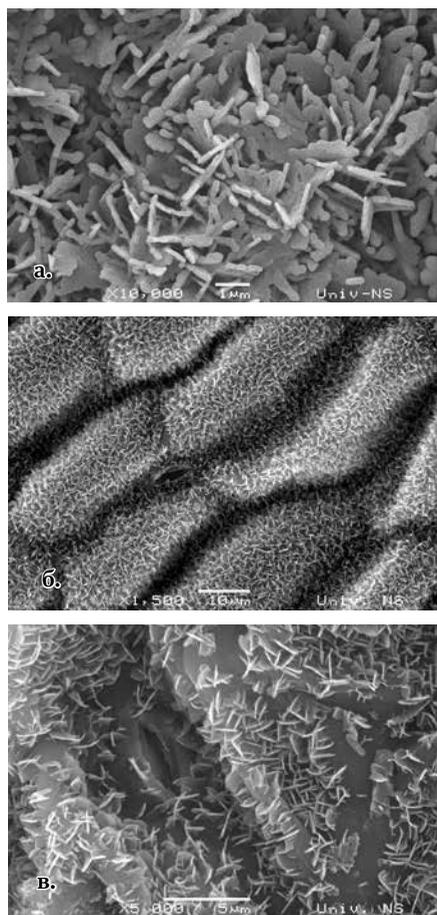
у кутикули се ипак одвија комуникација са спољашњом средином. Разумљиво је да ће код биљака сушних станишта кутикула бити знатно дебља, слојевита. Површина кутикуле може бити различите текстуре, најчешће је наборана и таласаста. Биљке засенчених станишта, влажних станишта и водене биљке имају веома танку и слабо изражену кутикулу, или она може и потпуно да одсутује јер немају потребу за додатном заштитом од губитка воде. Појава кутикуле је у еволуцији биљака била важан корак који је омогућио насељавање копнених станишта. Кутикула се не развија на епидермису корена због његове главне улоге у апсорпцији воде из подлоге, коју би присуство кутикуле ометало. Кутикула има велику стабилност и отпорност на разарање, хемијски је слабо реактивна, а микроорганизми не поседују ензиме за њено разлагање. Стога се често налази на фосилном материјалу и служи у идентификацији фосилних врста.



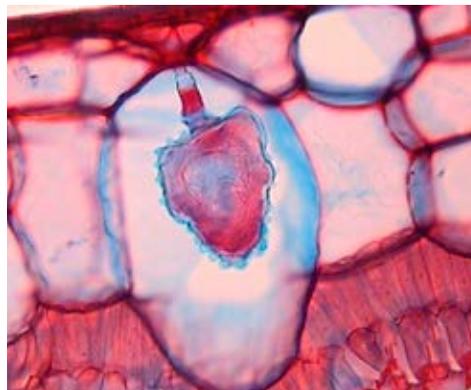
Слика 31. Кутикула посматрана светлосним микроскопом на епидермису попречног пресека лиске биљке: а. са умерено влажног станишта; б. са сушног станишта (јука); в. наборана кутикула на епидермису лиске планинске детелине (*Trifolium montanum*) (СЕМ)

Кутикула осим кутина може да садржи и восак (сл. 32). Восак се таложи и на површини кутикуле (епикутикуларни восак) у аморфном облику као превлака, или у виду структуре различитог облика (штапића, кончића, плочица неправилног облика, тубула, гранула). Епикутикуларни восак веома варира по облику, структури и количини у зависности од биљне врсте, органа, али и еколошких услова станишта. Облик воска може бити врло специфичан за поједине врсте или родове, те представља значајан таксономски карактер приликом детерминације биљака. Восак чини додатну баријеру за дифузију воде и гасова, продор микроорганизама, и појачава заштитну функцију епидермиса. Видљив је на плодовима шљиве или грожђа, којима даје сиву патину. Ни восак ни кутикула често нису униформно распоређени по површини епидермиса, него стварају структуре различитих облика. Сматра се да они служе за одбијање прекомерне светлости, патогена, а и спречавају задржавање капљица воде. И восак је као и кутикула боље развијен код биљака сушних станишта.

У ћелијама епидермиса може доћи до локалног центрипеталног задебљавања ћелијског зида. Ћелијски зид разраста ка унутрашњости ћелије и формира се гроздаста твораина – *цистолит* (грч. *kustis* – мехур, врећа, *lithos* – камен) (сл. 33). Цистолит је, као задебљање ћелијског зида, грађен углавном од целулозе и пектина. Дршка му је прожета силицијумом, а гроздасто тело, елипсоидног облика и брадавичасте површине, калцијум-карбонатом. Цистолити се најчешће јављају унутар ћелија епидермиса представника фамилије Могасеае, у листу смокве (*Ficus carica*), фикуса (*Ficus* sp.), конопље (*Cannabis sativa*). Ћелија која садржи цистолит је знатно крупнија од осталих, представља идиобласт и зове се литоциста.



Слика 32. Восак на епидермису (СЕМ): а. у виду љуспица, на епидермису чашице цвета оригана (*Origanum vulgare*); б. на епидермису лиске енглеске детелине (*Trifolium campestre*); в. на епидермису лиске црвене детелине (*Trifolium pratense*)



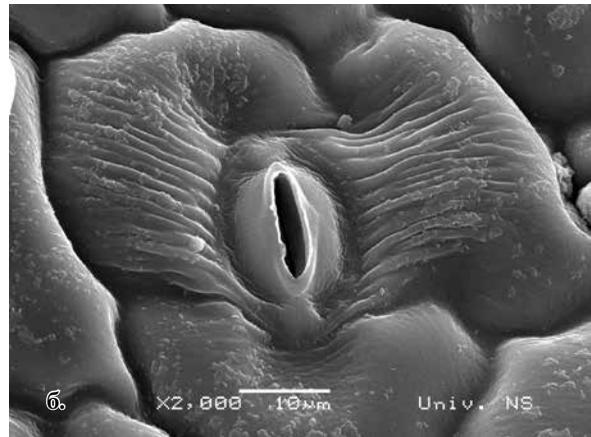
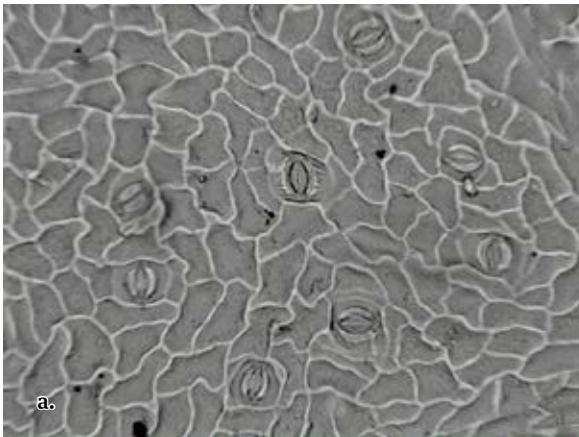
Слика 33. Цистолит у ћелији епидермиса листа фикуса

Стоме

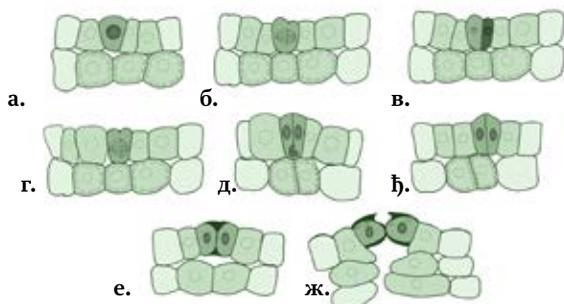
Функцију размене гасова између биљке и спољашње средине епидермис обавља преко посебних структура – стома. Стоме су одговорне за одвијање процеса размене гасова са спољашњом средином. У процесу транспирације одају воду у виду водене паре. Место су уласка угљен-диоксида, који је неопходан за фотосинтезу, а изласка кисеоника, као продукта фотосинтезе. У процесу дисања, кроз стоме улази кисеоник. Оне нису само прости отвори у епидермису, већ представљају систем ћелија у којима се одвијају значајни физиолошки процеси. *Отвор стома* је окружен с две *ћелије затварачице* или *стомине ћелије* (сл. 34). Под термином стома се заправо подразумева стомин отвор заједно с ћелијама затварачицама. Ћелије затва-

рачице су окружене ћелијама које се морfolошки могу, а не морају разликовати од осталих ћелија епидермиса и називају се помоћне ћелије или *ћелије помоћнице*. Испод стоминог отвора, у унутрашњости биљног органа, налази се *стомина дупља*, испуњена гасовима. Сви ови елементи заједно чине *стомин апарат*.

Стоме настају у епидермису деобама ћелија епидермалних меристемоида. Формирање стома почиње асиметричном (инеквалном), антиклиналном деобом протодермалне ћелије (сл. 35). Деобом настају две ћелије, од којих је једна крупнија и личи на остале протодермалне ћелије, а друга, ситнија, садржи густу цитоплазму и крупно једро. Управо та друга, ситнија ћелија, представља меристемонид стома. Она може бити директно мајка ћелија од које ће настати ћелије затва-



Слика 34. Стоме у епидермису. Отисак лиске: а. топола (*Populus* sp.); б. обични оман (*Inula britannica*); в. стома на попречном пресеку лиске



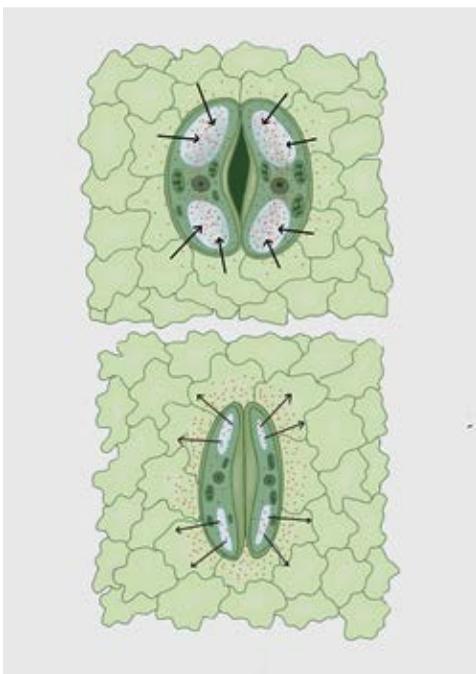
Слика 35. Шематски приказ процеса формирања стома. а. протодермална ћелија; б. антиклинална деоба протодермалне ћелије; в. две новонастале ћелије, ситнија је меристемоид стома; г. симетрична деоба мајке ћелије; д. две младе ћелије затварачице; е. диференцијација ћелија затварачица; ж. формирање ћелија затварачице и раздвајање ћелија затварачица и формиран стомин апарат.

рачице, или мајка ћелија може настати њеном следећом деобом. Симетричном деобом мајке ћелије настају две ћелије затварачице, које у процесу диференцијације добијају свој коначан облик. Ензимском разградњом средње ламеле веза између две ћелије слаби, ћелије се раздвајају и настаје шизогени интерцелулар или стомин отвор (остиолум). До раздвајања ћелија затварачица долази делом и због повећаног притиска (тургора) у ћелијама затварачицама, као и због кутикуле која прекрива и зидове ћелија затварачица уз стомин отвор.

Ћелије затварачице су по облику, грађи и функцији врло специфичне. Јављају се у пару, а између њих се налази отвор стома. Обично су бубрежастог облика, садрже крупно једро, бројне митохондрије, вакуоле и, за разлику од епидермалних ћелија, хлоропласте. Величина вакуоле је у корелацији са степеном отворености стома и може бити веома мала код затворених стома, односно заузимати и до 90% запремине ћелије код потпуно отворених стома. Ћелијски зид ћелија затварачица је нерав-

номерно задебљао, у зависности од типа стома. Зид је са спољашње стране прекривен кутикулом, која прекрива и део зида уз отвор и део зида ка стоминој дупљи. Стомина дупља је пространи интерцелулар, место накупљања гасова који кроз стому улазе или кроз стому треба да напусте биљку. У вези је са системом интерцелуларна субепидермалних ткива (нпр. у листу са интерцелуларима фотосинтетског паренхима). Отвор стома, ако се посматра од површине ка унутрашњости органа, није једнаке ширине. Ћелије затварачице га својим обликом, задебљањима зидова или њиховим посебним израштајима на неким местима сужавају, често формирајући спољашњу и унутрашњу комору. Заправо, постоје два отвора – спољашњи, површински отвор (еизодијални) и унутрашњи (опистијални), који је окренут ка стоминој дупљи и субепидермалним ткивима и ретко се у потпуности затвара.

Изузетно важна особина стома је да оне могу активно да се отварају и затварају у зависности од услова спољашње средине (у првом реду интензитета светлости, влажности ваздуха, количине воде, доба дана) и потребе биљке за одавањем водене паре и разменом гасова (сл. 36). Када је снабдевеност биљке водом добра стома се отварају, а када је недовољна, због суше или превелике изложености сунчевом зрачењу, стома се затварају. Што се доба дана тиче, обично се отварају ујутро, а затварају у послеподневним часовима, док су ноћу, када се не одвија процес фотосинтезе, обично затворене. Већ је по опису грађе ћелија затварачица, а и по имену које носе, сасвим јасно да управо оне имају велику и важну улогу у регулисању величине отвора стома. Величина стоминог отвора условљена је обликом и запремином ћелија затварачица, распоредом њихових задебљалих ћелијских зидова, али и биохемијским процесима унутар ових ћелија. Код ће-



Слика 36. Отворене и затворене стоме

лија затварачица бубрежастог облика најчешће је задебљао унутрашњи (вентрални) ћелијски зид, са стране која оивичава стомин отвор. Спољашњи (дорзални) ћелијски зид, на супротној страни од отвора стоме, знатно је тањи и самим тим еластичнији. Када је количина воде у биљци велика, долази до повећања тургора у овим ћелијама. Ћелије бубре, спољашњи, тањи зид се истеже и за собом повлачи унутрашњи, задебљао зид. Тада долази до ширења стоминог отвора, отварања стоме. Биљка је тада добро снабдевена водом и стимулише се њено одавање транспирацијом. У супротном, када је тургор у ћелијама затварачицама низак (мањак воде), танки зидови су опуштени, не повлаче задебљале зидове и стомин отвор је затворен. Промене волумена ћелија затварачица су праћене променама волумена ћелија помоћница. Стога и ове ћелије имају улогу у регулисању величине отвора стоме и „помажу“ ћелијама затварачицама.

Важну улогу у истезању ћелијских зидова ћелија затварачица има и распоред целулозних микрофибрила. Отварање стоме је у спреси с концентрацијом јона калијума у ћелијама затварачицама. Када је она повећана, повећан је осмотски притисак у ћелијама и стоме су отворене, и обратно. Исти ефекат има и повећана концентрација шећера у ћелијама затварачицама. Шећери повећавају концентрацију ћелијског сока, па ћелије упијају воду и расте њихов тургор, танки, дорзални зидови се затежу и повлаче дебеле, вентралне зидове, те се стома отвара. Током ноћи, шећери се претварају у скроб који није осмотски активан, смањује се тургор, што доводи до затварања стоме. Претварање скроба у шећер и обрнуто у хлоренхиму листа се врши на другачији начин – током дана се формира скроб, а ноћу се разлаже до шећера да би се транспортовао у друге делове биљке. Поред наведених, процес отварања и затварања стоме праћен је још и низом биохемијских процеса у ћелијама затварачицама. У старијим листовима стоме губе постепено способност затварања. Код зимзелених врста, током зимског периода, стоме се затварају смолим и воском, а делимично и кутикулом.

Стоме се налазе на свим надземним деловима биљке на којима постоји епидермис (зељаста стабла, делови цвета, неки плодови), а најбројније су на листовима. Формирају се већ на врло младим листовима, али могу настати и касније. Листови који имају стоме у епидермису са обе стране лиске називају се *амфистоматични*, они који имају стоме само у адаксијалном епидермису (епидермису лица лиске) су *епистоматични*, а само у абаксијалном епидермису (епидермису наличја лиске) су *хипостоматични*. Стоме су обично бројније у абаксијалном епидермису лиске. Флотантни листови водених биљака су увек епистоматични. Листо-

ви могу бити и без стома, као што је случај код субмерзних водених биљака или неких паразитских биљака, и тада се називају *астоматични*. Размена гасова код субмерзних водених биљака одвија се преко површине биљних органа, који немају кутикулу или је она веома танка, те омогућава улазак гасова растворених у води. Листови ових биљака су веома танки, често кончастни, што додатно олакшава размену гасова.

Распоред стома не мора бити униформан на целој површини лиске. Најчешће је неправилан, дифузан, а стоме су појединачне, оријентисане тако да се међусобно не додирују, а могу бити и у групама. Код издужених листова трава и игличастих листова неких четинара распоређене су у правилним низовима. Број, величина и распоред стома веома варирају у зависности од биљне врсте, биљног органа, али и на листовима у оквиру исте биљке. Веома зависе од положаја листа, региона лиске, а посебно од спољашњих услова станишта, у првом реду од осветљености, температуре, количине воде и нивоа угљен-диоксида. Обично биљке сушних и осветљених станишта имају већи број станичних стома у односу на биљке умерених и влажних станишта. Стога се број и величина стома често испитују у еколошким истраживањима биљних врста, као показатељ утицаја еколошких услова станишта.

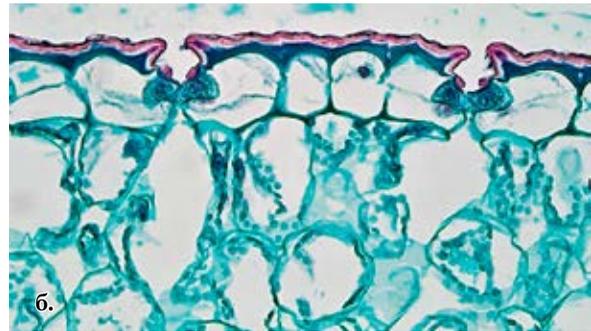
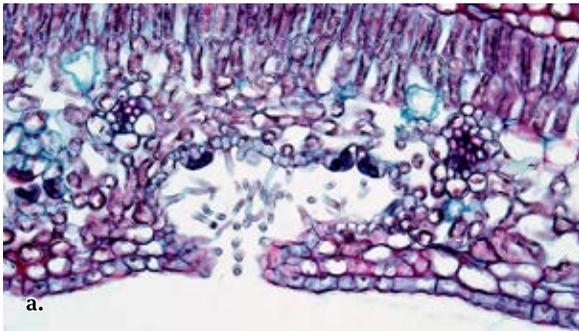
Просечан број и величина стома код не-

ких биљних врста на адаксијалном/абаксијалном епидермису лиске дати су у табели.

Положај стома у односу на остале ћелије епидермиса такође је условљен спољашњим факторима (сл. 37). Оне могу бити издигнуте изнад нивоа осталих ћелија епидермиса уколико је биљци потребно интензивније одавање водене паре, што је случај приликом добре снабдевености водом, на влажним стаништима. Стоме биљака сушних предела обично су увучене испод нивоа епидермиса, заклоњене су, како би одавале што мање водене паре. Код неких биљака формирају се и посебна удубљења у епидермису у којима су стоме веома заштићене, бивају прекривене длакама, воштаним структурама, или израштајима околних епидермалних ћелија, а све у циљу смањења транспирације и чувања воде.

Број и распоред помоћних ћелија могу бити различити и на основу њих се разликује неколико типова стоминог апарата (сл. 38). Тип стоминог апарата је и важан карактер који се користи у таксономији биљака. Код *аномоцитног* типа, који је веома чест међу дикотилама, ћелије затварачице су окружене с неколико ћелија које се морфолошки не разликују од околних епидермалних ћелија. Код *парацитног* типа две и више помоћних ћелија распоређене су паралелно са отвором стоме. *Анизоцитни* тип карактерише присуство три помоћне ћелије, од којих је јед-

	Број стома по mm ² лисне површине	Дужина стома (µm)	Ширина стома (µm)
Црвена детелина	241/266	13,5/6,7	14,4/7,4
<i>Aster amellus</i>	62/85	47,6/46,5	35,4/34,0
<i>Solanum nigrum</i>	131/181	37,7/41,1	21,2/26,9
<i>Centaurea sadleriana</i>	182/197	24,8/22,4	16,7/13,6
Пшеница	65/45	39,5/40,3	19,3/21,3
Шећерна репа (<i>Beta vulgaris</i>)	140/178	24,9/23,8	16,6/16,5
Сунцокрет	122/183	32,4/34,2	19,5/26,4

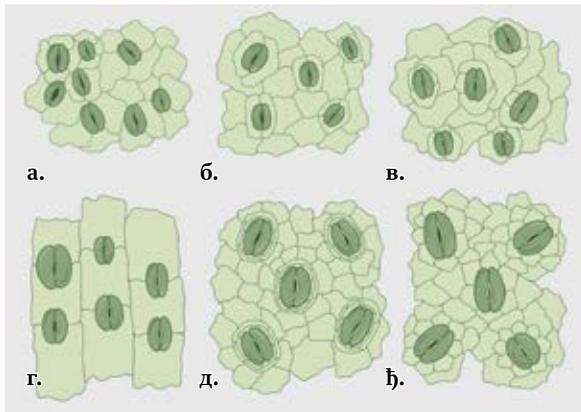


Слика 37. Положај стома у односу на остале ћелије епидермиса листа: а. стоме заштићене у коморицама лиске лијандера; б. увучене стоме у листу сукулентне ксерофите, епидермис прекривен дебелом кутикулом; в. стоме издигнуте изнад нивоа ћелија епидермиса *Galatella cana*

на упадљиво другачије величине. Две помоћне ћелије, које се налазе под правим углом у односу на дужу осу стоминог отвора, карактеристика су *дијацитног* типа. Код *актиноцитног* типа ћелије затварачице су окружене радијално, звездасто распоређеним помоћним ћелијама, док код *циклоцитног* типа помоћне ћелије формирају један или два прстена око ћелија затварачица. *Тетрацитни* тип има четири помоћне ћелије које окружују ћелије затварачице, две су са стране, паралелно са отвором стоме, а две управно распоређене у односу на стомин отвор. Једна биљна врста може имати истовремено више од једног типа стоминог апарата. Поред наведених, постоје и други типови (перичитни, тријацитни, ставроцитни, полоцитни, итд.), као и прелазни облици између њих.

Друга подела стоминах апарата врши се

на основу облика и грађе ћелија затварачица и начина отварања стома (сл. 39). *Amaryllis* тип се среће код многих дикотиледоних и монокотиледоних биљака и веома је чест. Ћелије затварачице су бубрежастог облика, са задебљалим ћелијским зидовима уз стомин отвор и танким зидовима насупрот њима, а њихов начин отварања претходно је описан. Код неких монокотила (траве, оштрице) јавља се *Gramineae* тип стоминог апарата. Код овог типа ћелије затварачице су издуженог облика, на средини сужене, а на крајевима мешколико проширене. Имају задебљале ћелијске зидове у суженом делу, док су проширени крајеви танкозидни. Вакуоле су смештене у вршним, проширеним деловима. Уласком воде у ћелије и повећањем тургора затежу се танки зидови на крајевима ћелије и повлаче за собом дебеле зидове у средишњем делу ћелија, истежу их, те се стома



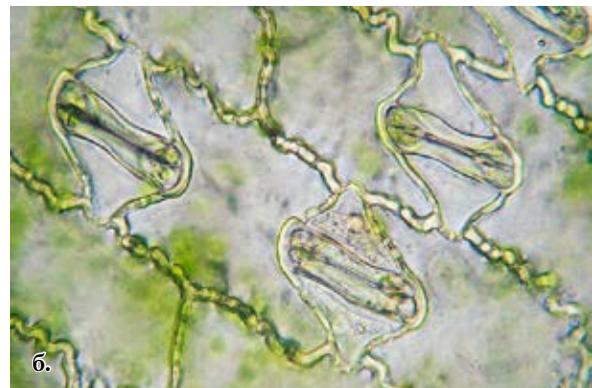
Слика 38. Типови стоминог апарата на основу броја и распореда помоћних ћелија: а. аномоцитни; б. парацитни; в. анизокитни; г. дијацитни; д. циклоцитни; њ. актиноцитни

отвара. Преостала два типа стоминог апарата су ређе заступљена – *Mnium* тип је присутан код маховина и папрати, док се *Helleborus* тип среће код неких врста дикотила. *Mnium* тип карактеришу стомине ћелије бубрежастог облика, чији су спољашњи и леђни зидови задебљали, а унутрашњи и трбушни нису. Стога је правац отварања оваквих стома управан у односу на површину епидермиса. Код *Helleborus* типа стомине ћелије су такође бубрежастог облика, али имају задебљале спољашње и унутрашње зидове, док су им вентрални и дорзални зидови танки. Прили-

ком отварања, стома се покреће истовремено у два правца, паралелно и вертикално у односу на епидермис. Најраспрострањенији су *Amaryllis* и *Gramineae* типови стома. Поред наведених типова стома постоје и разни прелазни облици.

Моторне ћелије

На адаксијалном епидермису листова неких трава, међу типичним ћелијама епидермиса, налазе се групе веома крупних ћелија, које се називају *моторне ћелије* (сл. 40). Најчешће су распоређене у низовима, целом дужином листа, нарочито уз главни нерв. Налазе се у уздужним групама од по неколико ћелија, веома су крупне и имају танке примарне ћелијске зидове. Садрже велике количине воде и безбојне су због одсуства пигмената, али и других материја које се налазе у типичним ћелијама епидермиса. Њихов брз раст и диференцијација у одређеној фази развоја листа доприносе одвртању младе лиске. Због танких зидова а крупних ћелија, обезбеђују продор велике количине светлости неопходне за интензивну фотосинтезу, а тиме и раст биљака. Друга функција ових ћелија је у отварању и затварању лиске с циљем спречавања прекомерног одавања воде. Када наступи сушни период, ове ћелије, пошто су



Слика 39. Основни типови стоминог апарата према облику и грађи ћелија затварачица и начину отварања стома: а. *Amaryllis* тип стоминог апарата, лиска градесканције (*Tradescantia zebrina*); б. *Graminea* тип стоминог апарата, лист кукуруза

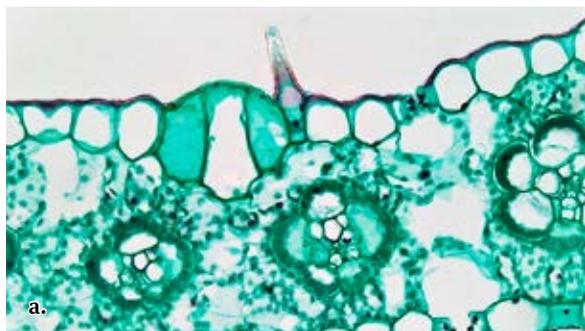
веома крупне и имају танке зидове, прве остају без воде, смежуравају се и губе тургор. Како се налазе само с једне стране листа, њиховим смањивањем долази до савијања (затварања, увртања) лиске на ту страну. Тиме се постиже да се површина листа заклони од сунца, а да се интензитет транспирације смањи услед повећане засићености ваздуха воденом паром у увијеном делу листа. Стоме, кроз које се врши одавање водене паре, налазе се са исте стране лиске као и моторне ћелије. Увртањем лиске и оне доспевају у заштићен положај, сакривене су од сунчеве светлости и топлог спољашњег ваздуха, и смањују одавање водене паре. Неки аутори доводе у питање њихову функцију у увртању лиске и сматрају да ове ћелије служе само за складиштење воде због чињенице да су код неких биљака присутне са обе стране лиске, а могу да имају и задебљале спољашње зидове, чак и кутикулу, попут осталих ћелија епидермиса.

Силика ћелије

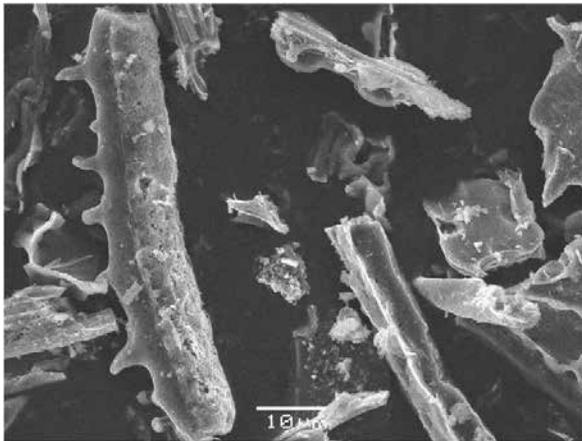
Силика ћелије представљају још један тип специјализованих ћелија епидермиса у којима се налазе *силика тела* (*фитолити*) (сл. 41). Силика тела настају од силицијум-диоксида који полимеризује ($\text{SiO}_2 \times n\text{H}_2\text{O}$) и формира телашца различите величине. Силика тела су чврста и имају различите и врло

специфичне облике. Најчешће су сферичног облика, у форми друза, могу бити коничног или неправилног облика, па и у форми кристалног силика песка. Силика тела се некада јављају и ван силика ћелија, у другим ћелијама епидермиса или у моторним ћелијама. Присуство силицијум-диоксида у биљним ћелијама карактеристично је за представнике фамилије Роасеае (траве), код којих он може чинити чак од 5% до 20% суве масе изданка. Може се налазити и у ћелијским зидовима ћелија епидермиса, некада продире и у интерцелуларе између субепидермалних ћелија, чиме даје додатну чврстоћу биљном органу (најчешће листу и стаблу).

Мишљења о улози силика тела су још увек подељена. Сматра се да служе у одбрани биљке од инсеката и хербивора, јер су несварљива и својом структуром могу механички повредити животиње. Сем тога, постоји мишљење да имају улогу у усмеравању светлости ка субепидермалним ћелијама фотосинтетског ткива. Како су веома постојана и за врсту често специфична, служе као важан таксономски карактер у детерминацији биљака и предмет су проучавања биљних остатака из археолошких налазишта у археоботаничким истраживањима. Основа су за детерминацију фосилних остатака трава, чиме се добијају важни подаци о распрострањењу трава у прошлости, али и исхрани тадашњег човека.



Слика 40. Моторне ћелије: а. у епидермису листа кукуруза; б. у епидермису листа *Ammophila* sp.



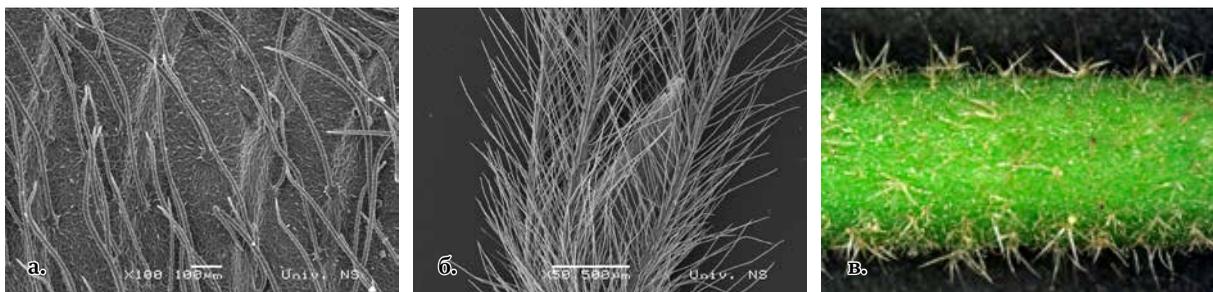
Слика 41. Фитолити у енглеској трави (*Cenchrus purpureus*), под скенинг електронским микроскопом

Длаке (трихоме)

Длаке (грч. *trikhōma* – длака) су творевине ћелија епидермиса. Настају, као и стоме, деобом епидермалних меристемоида. Могу да се налазе на свим деловима биљке који су покривени епидермисом, али њихово присуство није обавезно. Све длаке заједно на биљном органу чине длакави „покривач“ или индументум (сл. 42). Тип длака, као и њихово формирање су генетички условљени, али њихова бројност је условљена условима станишта. Биљке које расту на сувим, осунчаним, хладним и/или високопланинским стаништима и које су изложеније сунчевом зрачењу и јакој светлости, а самим тим и мању воду, обично имају већи број длака, гушћи индументум. Длаке својим прису-

ством смањују транспирацију штитећи биљку од губитка воде. То постижу повећањем рефлексије светлости од индументум (што је нарочито изражено код длака чије су ћелије мртве и дају беличасту боју површини листе), затим стварањем слоја ваздуха испод и између длака који је засићен воденом паром, добар је изолатор и ствара стабилнију микроклиму око биљке, али и смањивањем изложености површине биљке ветру и директној сунчевој светлости. Длаке штите биљку од предатора, али и патогених микроорганизама. С друге стране, могу стварати и станиште за друге организме, где инсекти или ситне животиње полажу јаја или се скривају. Длаке присутне на семенима и плодовима имају улогу у њиховој заштити, али и расејавању, најчешће путем ветра. Основна подела длака је на нежлездане и жлездане. Како жлездане длаке имају функцију лучења материја и представљају тип секреторног ткива, о њима ће бити више речи у поглављу о секреторним ткивима.

Нежлездане длаке по грађи су врло различите и за врсту специфичне. Могу бити грађене из живих или мртвих ћелија испуњених ваздухом, због чега длаке попримају беличасту боју. Ћелијски зидови ћелија длака су различито задебљали и могу имати кутикулу различите дебљине. Код неких врста ћелијски зидови длака прожети су силицијумом или калцијум-карбонатом, што им даје



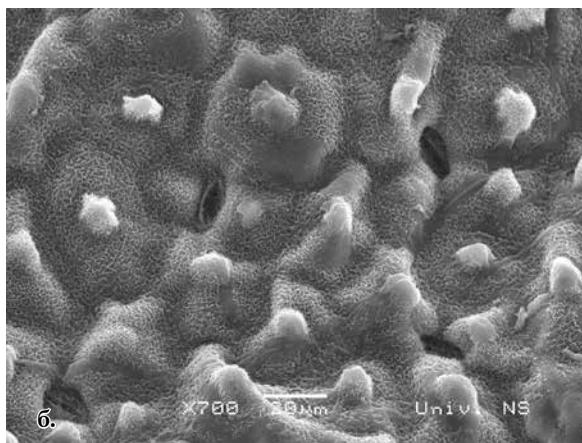
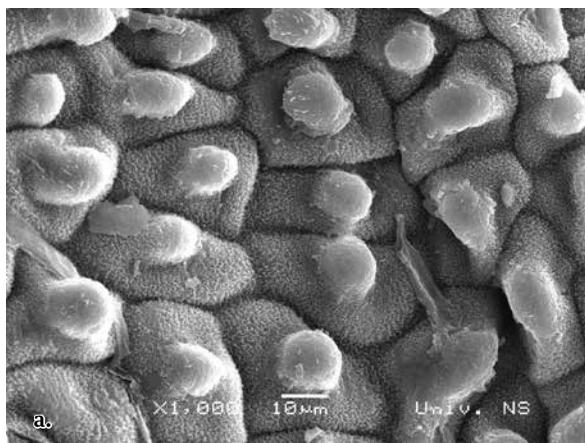
Слика 42. Индументум: а. на епидермису листе алпске детелине (*Trifolium alpestre*); б. на чашици цвета пољске детелине (*Trifolium arvense*); в. на стаблу хибискуса (*Hibiscus* sp.)

додатну чврстоћу. Нежлездане длаке деле се на основу броја ћелија на једноћелијске и вишећелијске, а затим и по начину гранања. Најједноставнији тип једноћелијских длака су *папиле*, које су у виду испупчења појединачних ћелија епидермиса (сл. 43). Њихово присуство доводи до измењеног преламања светлости и њеног бољег искоришћавања, али имају и заштитну функцију. Нарочито су изражене на круничним листићима цветног омотача, којима дају баршунаст изглед, и на жиговима тучка цвета, где помажу прихватање поленових зрна.

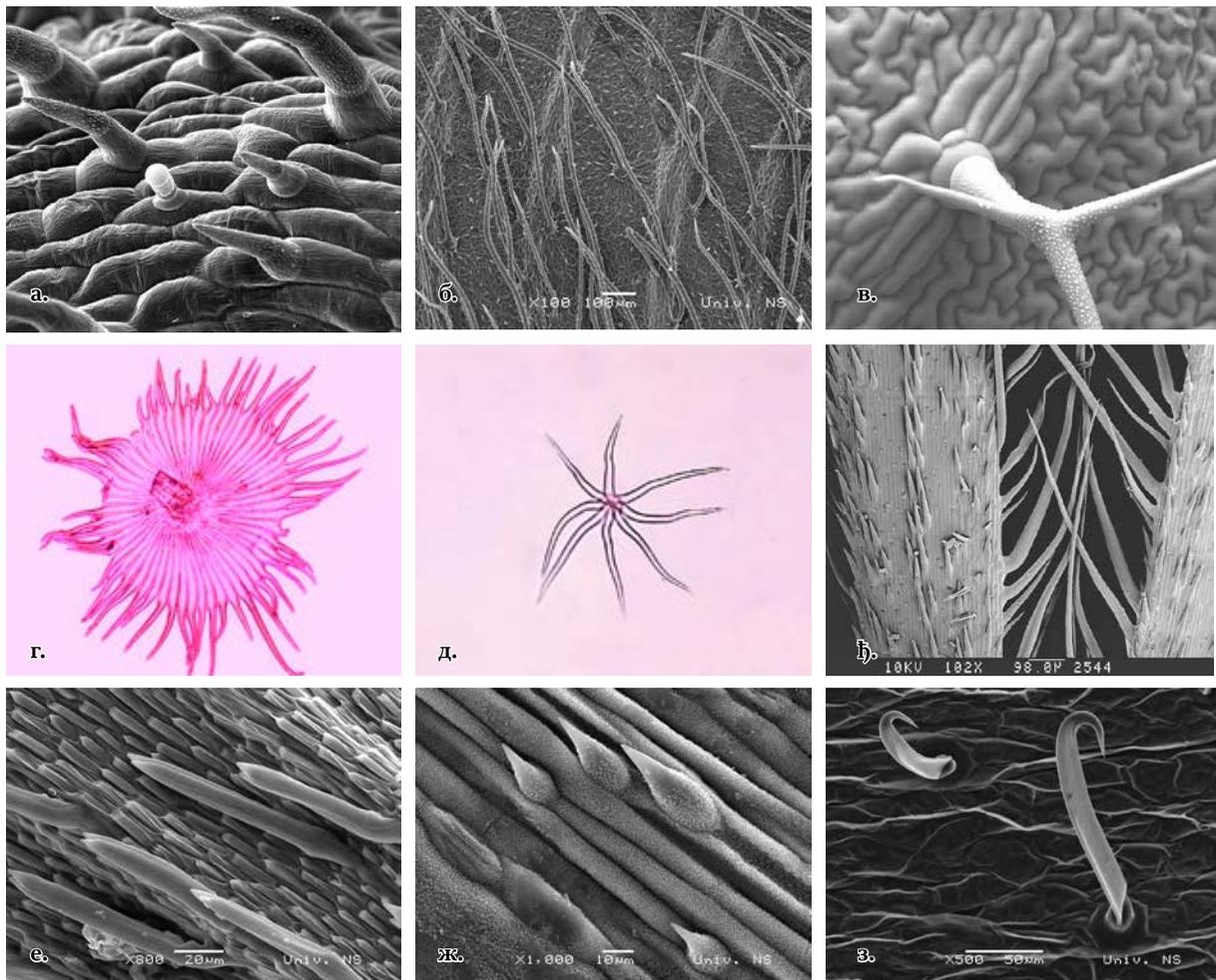
Једноћелијске длаке могу бити врло кратке, чврсте, попут чекиња (сл. 44). Могу бити и издужене, дебље или тање, равне или таласасте, усправне или полегле. *Вишећелијске длаке* су грађене из две или већег броја ћелија. Све ћелије могу бити једнаке, или се неке могу разликовати по облику (обично базална и вршна). Могу бити негранате, с ћелијама распоређеним у једном низу, различите дебљине и дужине, равне или таласасте, усправне или полегле. Код представника фамилије *Compositae* срећу се трихоме сачињене од две издужене паралелне ћелије (*twin trihorne*). Такође, могу бити и разгранате, и то врло различитог облика: разгранате с

два, три или више кракова, „Т“ облика, звездасте (с радијално распоређеним ћелијама), пршљенасте (ћелије раздвојене по пршљеновима), дрвенастог облика (издужена основна ћелија која се на врху грана) итд. Кутикула на површини длаке може бити глатка, наборана, папилозна или прожета воском.

Длаке могу бити и врло специфичне грађе или специјализоване за одређене додатне функције. Постоје длаке које су на врху повијене, или имају „кукице“ помоћу којих биљка може да се прихвата за друге биљке или неку подлогу и на тај начин потпомаже одржавање усправног положаја (биљке пузавице). Код карниворних биљака (биљака месождерки) постоје посебне длаке које служе за пријем надражаја при хватању плена. Када инсекти или ситне животиње дотакну ове длаке, биљка региструје надражај који иницира покрете њиховог хватања. Длаке неких пустињских биљака су измењене, метаморфозирани, и могу да складиште воду. Неке длаке садрже специфичан ћелијски садржај, као што су кристали, или цистолит. Цистолити могу, дакле, сем у типичним ћелијама епидермиса, бити и у базалним ћелијама длака (длаколиким литоцистама). Присуство цистолита у длакама на листу биљке мариху-



Слика 43. Папиле: а. епидермис лиске средње детелине (*Trifolium medium*); б. епидермис лиске млечике (*Euphorbia nicaeensis*)



Слика 44. Нежлездане трихоме: а. кратке двоћелијске и дуге вишећелијске трихоме, лист *Coleus* sp.; б. дуге вишећелијске трихоме, лист алпске детелине; в. трокраке длаке, лист арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*); г. звездасте длаке, лист дафине (*Elaeagnus* sp.); д. звездасте длаке, лист липе; е. чекињасте и дуге длаке на класићу попиног прасета (*Hordeum murinum*); ж. чекињасте једноћелијске длаке листа једнозрне пшенице (*Triticum monococtum*); з. кукасто повијене длаке листа пасуља

ане (*Cannabis sativa*) користи се при иденти-фикацији ове дроге. Варијабилност длака по типу, грађи, броју и распореду ћелија и дистрибуцији на биљним органима је веома велика. Њихова разноврсност и специфичност код различитих група биљака условила је да се могу користити као важан таксономски карактер за детерминацију биљака. У фармакогнозији, грани науке која се бави дрогама биљног порекла, представљају често коришћен карактер за детерминацију.

Емергенце су творевине на епидермису, али, за разлику од трихома, оне не потичу само од ћелија протодерма (сл. 45). У стварању емергенци учествују и субепидермална ткива. Оне су знатно крупније и чвршће од трихома, а ћелијски зидови њихових ћелија су задебљали. Изгледом подсећају на трнове, те се с њима често мешају. За правилно разликовање длака, емергенци и трнова, неопходно је познавање њиховог начина постанка јер је то оно што их раздваја, а не њихова



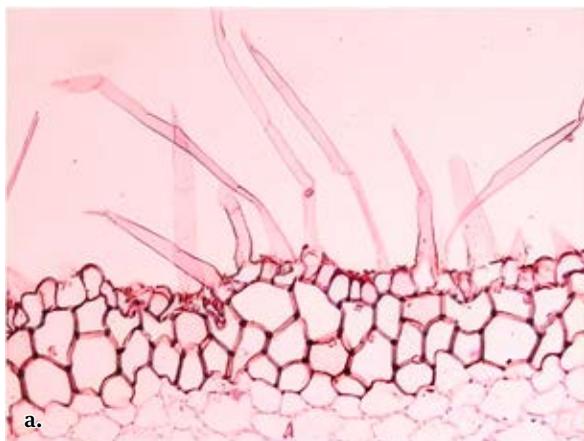
Слика 45. Емергенце: а. на стаблу руже (*Rosa* sp.); б. на стаблу купине (*Rubus* sp.)

морфологија. У емергенце спадају израштаји на стаблу ружа и купина, који се често у свакодневном говору називају трновима. Треба знати да прави трнови за разлику од емергенци настају метаморфозом делова изданка (листова, стабла). Функција емергенци је у заштити биљке, највише од хербивора, као и за прихватање за неку подлогу ради одржавања положаја биљке.

Ризодермис

Покорично ткиво корена се разликује од покоричног ткива надземних органа јер има потпуно различиту улогу. Назива се *ризодермис* или *епиблем*. Једнослојан је и налази се само на површини младих коренова примарне грађе, у региону корена којим се врши апсорпција воде (сл. 46). Његово порекло је дакле примарно, од ћелија протодерма вегетативне купе корена. Ризодермис се раније сврставао у паренхимско ткиво, највише због грађе и функције ћелија од којих је грађен. Међутим, управо због његовог порекла од ћелија протодерма, у новијој литератури је сврстан у покорично ткиво упркос специфичностима и особинама које не дели са осталим типовима покоричног ткива.

Ризодермис је у контакту с подлогом, те учествује у апсорпцији воде и у њој растворених минералних материја. Ћелије ризодермиса су морфолошки и физиолошки потпуно прилагођене овој, веома важној функцији. Ризодермис је грађен од једног слоја ћелија веома танких зидова, које нису споља прекривене никаквим заштитним структурама, односно нема кутикуле, воска, стома, нити материја које очвршћавају ћелијски зид. Ћелије ризодермиса могу да луче слуге, које омогућавају лакше продирање корена кроз подлогу приликом раста. Вода улази преко ризодермиса у корен, а да би површина за апсорпцију била што већа, неке ћелије ризодермиса, трихобласте се издужују и формирају *коренске длаке*. Ове длаке се знатно разликују од длака на епидермису надземних делова биљке како по функцији, тако и по морфологији и грађи. Коренске длаке су једноћелијске, неразгранате, веома танких зидова. Живе и функционишу врло кратко, свега неколико дана, након чега пропадају, а део корена где су се налазиле престаје вршити функцију апсорпције. Бивају замењене новим длакама, које се непрекидно стварају од врха корена навише (акропетално), захваљујући неограниченом расту корена и

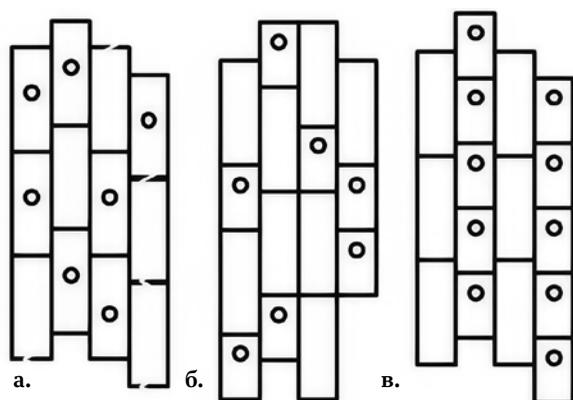


Слика 46. Ризодермис са коренским длакама: а. ризодермис корена перунике (*Iris germanica*) с коренским длакама; б. коренске длаке

деобама ћелија вегетативне купе. Коренске длаке знатно повећавају апсорпциону површину ризодермиса, а имају и механичку улогу. Услед присуства пектина ћелијски зидови длака су слузави, лепе се за честице земље и на тај начин учвршћују корен за супстрат.

Коренске длаке се налазе на само неким ћелијама ризодермиса, распоређене на одређени начин (сл. 47). Код скоро свих дикотила и већине монокотила оне су дифуз-

ног распореда и било која ћелија ризодермиса може формирати коренску длаку. Други тип распореда коренских длака карактерише присуство два типа ћелија које се разликују циотолошки и биохемијски. Оне које формирају коренску длаку зову се *трихобласте* и знатно су краће од оних које је не формирају, а зову се *атрихобласте*. Трихобласте настају асиметричном деобом протодермалне ћелије и представљају ситнију ћелију која том приликом настаје. Из ње се коренска длака формира прво у виду папиле, а затим се издужује. Длака није одвојена зидом од ћелије од које настаје, а једро прелази у вршни део длаке док траје њен раст. Код трећег типа смењују се низови ситнијих ћелија, трихобласта, које носе коренске длаке, и крупнијих, атрихобласта, без коренских длака.



Слика 47. Распоред коренских длака на ризодермису: а. дифузан распоред, било која ћелија ризодермиса може да носи коренску длаку; б. ћелије које носе коренске длаке (трихобласте) се разликују од ћелија које их немају (атрихобласте); в. трихобласте распоређене у низовима

Velamen radicum

Покорично ткиво на површини адвентивних коренова који се образују изнад земље (ваздушних коренова) разликује се од типичног покоричног ткива корена. Ваздушни коренови развијају се код епифита које насељавају тропске кишне шуме. Адаптирани су да усвајају атмосферску воду из ваздуха засићеног влагом. Стога се на њиховој површи-

ни уместо ризодермиса развија специфично покорично ткиво – *velamen radicum* (сл. 48). Ово ткиво је вишеслојно (2–18 слојева ћелија) и настаје периклиним деобама ћелија протодерма. Грађено је из ћелија које су у потпуно диференцираном стању мртве, често и са задебљалим зидовима. Ћелије веламена попут сунђера упијају воду из атмосфере. Вода се даље преноси ка унутрашњим ткивима ка проводном систему. Када су ћелије испуњене ваздухом, сребрнasto су беле и пружају заштиту од ноћног расхлађивања. Када су испуњене водом провидне су и тада се кроз њих види зелена боја паренхима коре, чије су ћелије испуњене хлоропластима. Поред улоге у апсорпцији, веламен може и да акумулира одређене количине воде, а корену пружа и механичку заштиту.

Перидермис

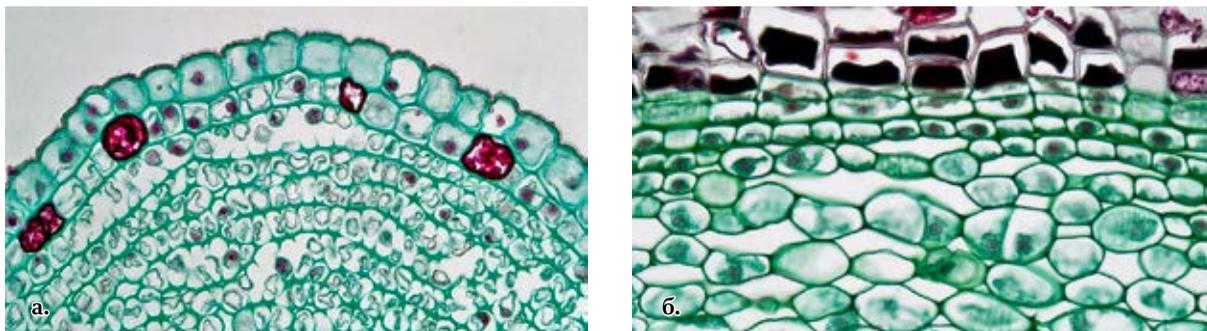
Перидермис (грч. *peri* – околу, лат. *derma* – кожа) је секундарно покорично ткиво, које се формира на одрвенелим, секундарно задебљалим стаблима и кореновима, као и на неким плодовима и подземним изданцима. Ови органи док су млади на површини имају примарно покорично ткиво. Након извесног времена, обично након прве године живота,



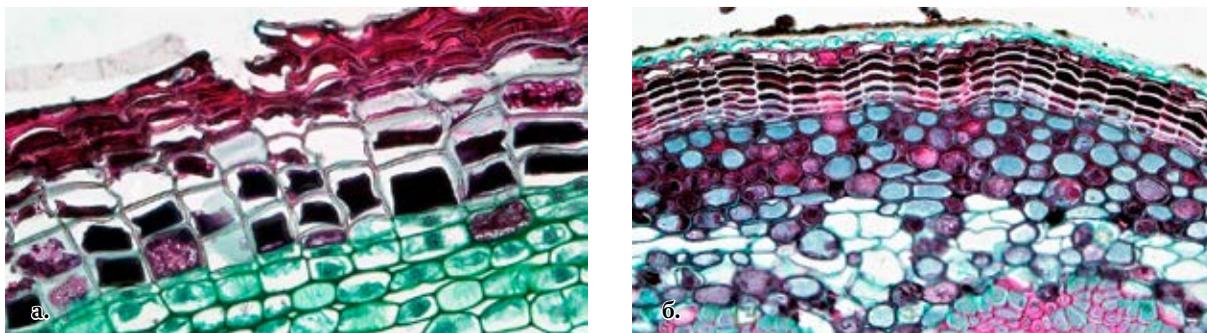
Слика 48. *Velamen radicum* на ваздушном корену орхидеје (фам. *Orchidaceae*)

код вишегодишњих дрвенстих дикотила и голосеменица наступа секундарно дебљање стабла и корена, односно њихов раст у ширину. Примарно покорично ткиво овај раст не може да прати, нити може задебљалом органу пружити адекватну заштиту, те под притиском пуца и отпада. Епидермис и ризодермис бивају замењени секундарним покоричним ткивом сложеније грађе, перидермисом. На време почетка његовог формирања утичу и спољни фактори, као што су температура, интензитет светлости и доступност воде. Функција перидермиса је слична функцији епидермиса, али због његове структуре знатно ефикаснија – заштита од абиотичких и биотичких утицаја спољашње средине, али и одржавање комуникације с њом кроз размену гасова. Осим на површини корена и стабла, перидермис се јавља на местима повреде биљке, те поред калуса, има улогу у зацељивању повређеног места.

Перидермис је сложено ткиво, грађено из три дела: плуте, фелогена и фелодерма (сл. 49, 50). Настаје деобом секундарног меристемског ткива, фелогена (плутиног камбијума). *Фелоген* је латерални меристем, грађен из само једног типа ћелија правоугаоног облика на попречном пресеку. Јавља се у виду континуираног прстена ћелија које се деле у тангенцијалном правцу (периклиналним деобама). Диплеурично је ткиво, што значи да деобама формира нове ћелије на две стране – ка спољашњој страни органа ствара ћелије плуте, а ка унутрашњој ћелије фелодерма. У ретким случајевима је моноплеуричан, када ствара само ћелије плуте. У стаблу фелоген настаје дедиференцирањем живих ћелија испод епидермиса, обично ћелија паренхима или коленхима, али некада и ћелија флоема или самих ћелија епидермиса. Ове ћелије почињу да се деле периклиналним деобама. Првом деобом настају две ћелије, од којих



Слика 49. Фелоген у стаблу зове: а. почетак формирања фелогена, дедиференцирање субепидермалних ћелија коре; б. активан фелоген, ка споља продукује ћелије које ће се диференцирати у ћелије плуте, а ка унутрашњости ћелије фелодерма



Слика 50. Перидермис: а. на стаблу зове; б. на стаблу хроста

се унутрашња даље не дели и постаје ћелија фелодерма, док се спољашња поново дели на две ћелије. Новонастала спољашња ћелија се диференцира у ћелију плуте, а унутрашња је меристемска ћелија фелогена. Некада прва деоба одмах резултира формирањем спољашње ћелије плуте и унутрашње ћелије фелогена, која се даље дели. Поред периклиналних деоба, ћелије фелогена повремено се деле и радијално (антиклино), чиме се постиже раст цилиндра фелогена, који прати раст обима стабла или корена. Формирање перидермиса и његово дебљање у стаблу доводи до пуцања епидермиса и његовог отпадања. За разлику од стабла, у корену се фелоген најчешће зачиње у дубљим слојевима, од слоја живих ћелија које граде перицикл.

Плута је компактно ткиво грађено из ћелија које су призматичног облика, у радијал-

ним низовима. Између њих нема интерцелулара. Коначно диференциране ћелије су мртве, испуњене ваздухом, или неким садржајем. Безбојне су или садрже пигменте. Ћелијски зидови ћелија плуте су секундарни, прожети суберином, материјом која је непропусна за воду и гасове, услед чега ћелије изумиру. Код неких биљака, у плути се смењују слојеви ћелија са задебљалим и незадебљалим зидовима, или се међу ћелијама плуте јављају слојеви ћелија које не садрже суберин у зидовима – фелоиди. Ове карактеристике ћелија чине плуту ткивом непропусним за воду и гасове, које пружа веома добру површинску заштиту биљци. Површински слојеви плуте могу да се љуште и отпадају, јер не могу да прате повећање обима стабла и корена, или бивају механички уништени, али фелоген тај губитак надокнађује стварањем нових слојева.

Плута има и комерцијални значај јер се користи као материјал у грађевинарству и домаћинству. Плута за производњу чепова за флаше добија се од храста плутњака (*Quercus suber*). То је плута грађена од танкозидних ћелија испуњених ваздухом, што их чини непропусним за воду и гасове, лагана је и добар изолатор. Добија се тако што се с најмање 20 година старих стабала скидају слојеви плуте с површине. Након тога биљка у кори ствара нови фелоген, који ће за око девет година дати нове слојеве плуте довољне дебљине за поновно скидање.

Фелодерм је ткиво грађено од неколико слојева живих ћелија изодијаметричног облика које наликују ћелијама паренхима, али су, као и ћелије плуте, у радијалним низовима. Ово ткиво садржи интерцелуларе. Ћелијски зидови ћелија фелодерма су целулозни. Ове ћелије имају и способност дедиференцијације, те могу дати нове ћелије фелогена. У ћелијама фелодерма могу бити присутни и хлоропласти што је чест случај код четинара, а могу вршити и функцију складиштења материја, најчешће скроба. Фелодерм четинара садржи често и паренхимске и склеренхимске ћелије. Неке биљке уопште не развијају фелодерм, или је он веома танак, док тропско дрвеће често развија дебео фелодерм, у коме долази и до склерификације ћелија.

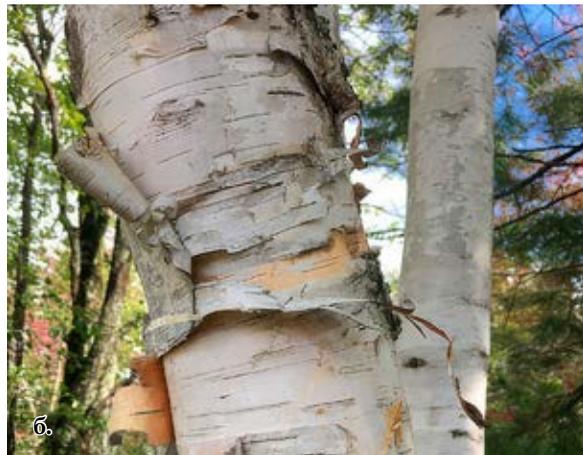
Код зељастих монокотила епидермис је једино покорично ткиво, које се задржава на свим биљним органима до краја живота биљке. Уколико дође до његовог оштећења, ћелијски зидови субепидермалних ћелија коре се прожимају суберином и преузимају заштитну улогу. Ипак, на стаблима дрвенастих монокотила, какве су, примера ради палме, формира се посебан тип покоричног ткива захваљујући деобама паренхимских ћелија коре и суберификацијом ћелијских зи-

дова новонасталих ћелија. До ових промена долази без формирања фелогена, тако да ово није класично секундарно покорично ткиво.

Перидермис може да се задржава на површини биљних органа током целог живота биљке. Међутим, код велике групе дрвенастих вишегодишњих дикотила и четинара перидермис након извесног времена бива замењен мртвом кором.

Мртва кора

Мртва кора (грч. *rhytis* – наборан, *doma* – структура) је секундарно покорично ткиво које је знатно дебље од перидермиса и пружа још ефикаснију заштиту од спољашњих утицаја (сл. 51). Код већине дрвенастих врста почиње да се ствара тако што се првоформирано фелоген након извесног времена у целости издиференцира у плуту и фелодерм. Нови фелоген се формира дубље у кори дедиференцијацијом ћелија паренхима коре или паренхима флоема. Он ће, као и претходни, да продукује плуту ка споља, а фелодерм ка унутра. Формирањем новог слоја плуте, део коре (ћелије паренхима, коленхима, фелодерма, флоема) остаје између „старих“ и „нових“ слојева мртвих ћелија плуте, без могућности снабдевања нутријентима, водом и гасовима, те долази до њеног изумирања. Када и други фелоген престане с радом, још дубље у кори се формира трећи фелоген, и тако редом. На овај начин дедиференцирањем ћелија коре стабла може настати више нових фелогена који се пре или касније потпуно издиференцирају у плуту, те настаје неколико сукцесивних слојева перидермиса између којих остају ћелије коре које изумиру. Формирано слојевито покорично ткиво, грађено из наизменичних слојева плуте и изумрлих ћелија коре, назива се мртва кора (сл. 52). У мањег броја дрвенастих врста, једном настали фелоген функционише до



Слика 51. Мртва кора стабла: а. храста; б. брезе (*Betula* sp.)

краја живота (буква, топола). Време постанка мртве коре као и њена дебљина варирају у односу на биљну врсту, али и услове спољашње средине. Повећана изложеност сунчевој светлости, али и други за биљку неповољни услови средине, делују стимулативно на формирање мртве коре.

Постоје два типа мртве коре, који се разликују по изгледу и начину постанка. Прстенаста мртва кора настаје од фелогена који је организован у виду правилног цилиндра, у облику прстена (винова лоза). Љуспа мртва кора се јавља знатно чешће (бор, храст, платан и др.). Настаје од фелогена који не

гради континуиран већ испрекидан прстен, те се слојеви новоформиране плуте међусобно преклапају и одсецају делове коре у виду љуспи. Боја мртве коре може бити бела, у разним нијансама сиве и браон, или мрка, у зависности од материја које њене ћелије садрже, у првом реду танина. Мртва кора је по површини хрпава, груба и с мноштвом пукотина кроз које се врши размена гасова између унутрашњих ткива и спољашње средине. Лако се круни, а ако садржи и паренхимске ћелије и склеренхимска влакна, постаје још мање чврста и лакше се ломи и отпада у виду љуспи. Отпадање мртве коре врши се и помоћу посебног ткива за одвајање, фелоида. Фелоиди могу бити грађени из танкозидних или дебелозидних, лигнификованих ћелија. Распоређени су обично у слојевима и управо на тим местима мртва кора се прекида и отпада. Отпадању мртве коре доприноси и сам раст стабла у ширину, под чијим притиском она пуца.

Лентицеле

Плута, која је основно ткиво у грађи перидермиса и мртве коре, непропусна је за воду и гасове. Када би у потпуности облагала биљни орган, комуникација са спољашњом средином би била онемогућена и све ћелије



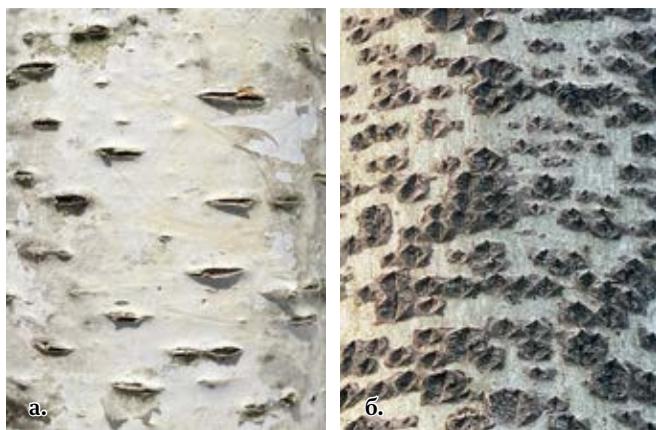
Слика 52. Мртва кора стабла храста на попречном пресеку

прекривене плутом би изумрле. Зато на плути (односно у перидермису) постоје отвори, *лентицеле*, који служе за размену гасова између ћелија у унутрашњости биљног органа и спољашње средине (сл. 53). Лентицеле су уочљиве у перидермису као пукотине, зарези, квржице или испупчења различитог облика, често неправилног. Мали број дрвенастих биљака, које имају континуиране слојеве плуте који се редовно, сваке године одбацују, уопште немају лентицеле (винова лоза, тиса). Измена гасова код ових врста врши се преко сржних зрака који допиру до површине стабла. Ситне тачкице на површини плодова јабуке или крушке пример су присуства лентицела на плодовима. У мртвој кори, унутрашњи слојеви плуте такође имају лентицеле. Лентицеле се формирају на сва-

ком новом унутрашњем слоју перидермиса, који одбацивањем површинских слојева плуте и мртве коре може постати изложен утицају спољашњих фактора.

Изглед лентицела код неких врста је врло специфичан. Јављају се појединачно, или у низовима. Њихова величина варира од микроскопске, до око 1 cm дужине. Оне ипак нису просте пукотине у плути, него имају специфичну грађу.

Лентицеле се најчешће формирају на местима на стаблу где су биле стоме епидермиса, временски непосредно пре или истовремено с формирањем перидермиса. Паренхимске ћелије испод стомине дупље се дедифренцирају, почињу да се деле, углавном периклиналним деобама. На овај начин се формира

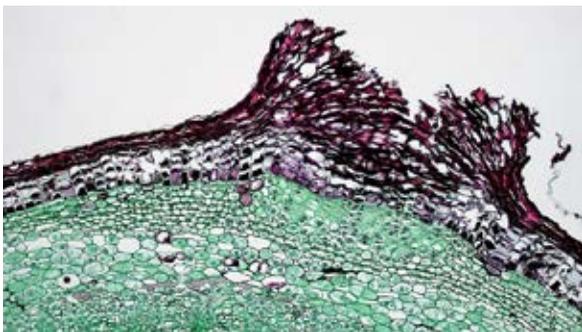


Слика 53. Лентицеле на стаблу: а. брезе (*Betula* sp.); б. тополе; в. *Phytolacca dioica*; г. *Araucaria cunninghamii*; д. на плоду јабуке (*Malus* sp.)



меристемско ткиво *фелоген лентицеле*, који се спаја с фелогеном остатка перидермиса и практично постаје део прстена фелогена (сл. 54). Фелоген лентицеле садржи интерцелуларе. Његове ћелије се деле ка унутра стварајући фелодерм, и ка споља образујући ткиво за попуњавање. Како се количина ткива за попуњавање повећава, епидермис пуца и ткиво избија на површину органа. На тај начин лентицеле постају отворене и, за разлику од стома, не могу се активно отворати и затварати.

Ткиво за попуњавање је растресито, с много интерцелулара и преко њега се одвија размена гасова. Његове ћелије често опадају, бивају механички уништене или умиру, али фелоген лентицеле непрекидно ствара нове ћелије, које их замењују. Ћелије ткива за попуњавање могу бити задебљалих, суберификованих зидова и веома сличне околним ћелијама плуте (код неких голосеменица, врба, топола), могу бити незадебљалих зидова (као код храста или зове) или ткиво може бити слојевито, грађено из наизменично распоређених ћелија са суберификованим и незадебљалим зидовима (као код брезе, багрема (*Robinia pseudoacacia*) или букве (*Fagus sylvatica*). Код последњег типа, компактни, суберификовани део ткива формира слој за затварање помоћу ког лентицеле могу да се затворе, обично током зимског периода.



Слика 54. Лентицела на стаблу зове

Слој за затварање се раскида под притиском новоформираних слојева ћелија, што се најчешће дешава у пролеће, када деобе фелогена лентицеле постају интензивније.

СИСТЕМ ПРОВОДНИХ ТКИВА

Проводна ткива специјализована су за транспорт материја кроз биљно тело и представљају систем повезаних елемената који пролазе кроз све биљне органе. Провођење материја реализује се путем два различита типа проводних ткива. Ткиво које проводи воду с неорганским материјама од корена, преко стабла, до листова назива се **ксилем**. Ткиво које проводи органске материје настале у процесу фотосинтезе, од листова до свих осталих биљних органа, назива се **флоем**. Биљке које поседују проводна ткива називају се васкуларне биљке, а њихови представници су папрати, голосеменице и скривеносеменице.

У погледу грађе проводна ткива су најсложенија ткива у биљном телу. Сачињена су од неколико различитих типова елемената који су присутни у форми појединачних ћелија, ћелијских фузија, живих или неживих ћелија. Провођење материја реализује се путем проводних елемената који заједно с механичким елементима и проводним паренхимом чине систем проводних ткива (сл. 55).

Проводни елементи ксилема и флоема обављају транспорт различитих материја у два супротна смера. Ипак, њихова грађа заснива се на принципу редукције препрека које стоје на путу транспорта материја. Проводни елементи издужени су у правцу кретања материја, а ради увећања контактне површине преградни зидови између њих косо су постављени. У циљу смањења отпора протоку течности ови преградни зидови имају



Слика 55. Шематски приказ васкуларног система скривеносеменица

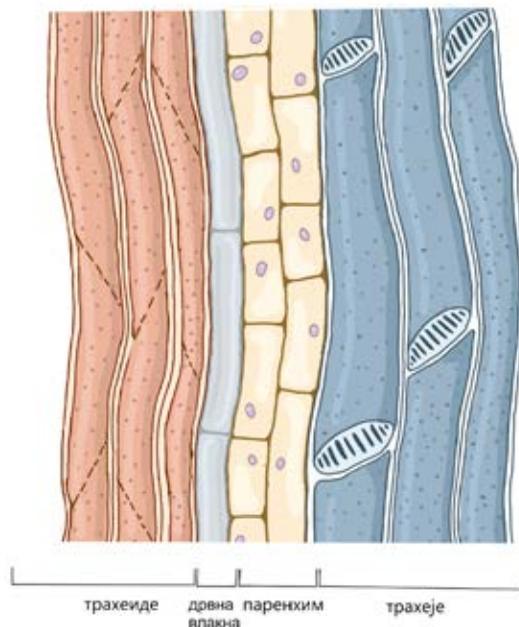
многобројне јамице, перфорирани су или се у потпуности ресорбују и нестају.

Према пореклу, проводна ткива могу бити **примарна** и **секундарна**. Проводна ткива настала деобом и диференцијацијом ћелија прокаम्бијума (проваскуларно ткиво) називају се примарна (примарни ксилем и флоем). Примарна проводна ткива део су примарне грађе биљних органа и разликују се међусобно према времену образовања током раста биљног органа. Примарна ткива која су образована пре фазе издуживања биљних органа носе префикс прото (грч. *proto* – први), нпр. протоксилем и протофлоем, док она која су настала након ове фазе носе префикс мета (грч. *meta* – након, после), нпр. метаксилем и метафлоем. Дрвенасте биљке након завршетка примарног започињу фазу секундарног раста. Проводна ткива настала од ћелија секундарног меристема, од секундарног камбијума, називају се секундарна (секундарни ксилем и флоем). Налазе се у кореновима и стаблима секундарне грађе.

Ксилем

ксилем (грч. *xylon* – дрво) је комплексно ткиво сачињено од неколико различитих

типова ћелијских елемената, од којих сваки има специфичну структуру и функцију. Провођење воде и минералних материја од корена ка надземним деловима биљке одвија се путем **трахеида** и **трахеја** (сл. 56). Због специфичне грађе њихових ћелијских зидова, поред проводне они истовремено обављају



Слика 56. Шематски приказ проводних елемената ксилема

и потпорну функцију. У саставу ксилема налазе се још и механички елементи (дрвна влакна) и паренхимске ћелије.

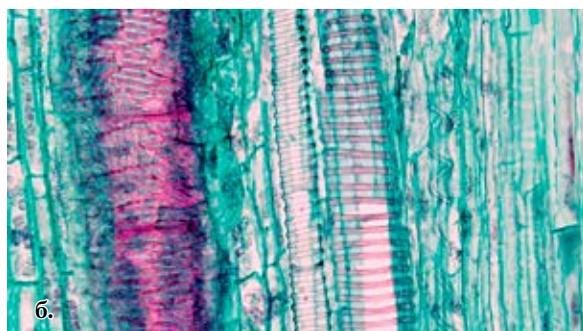
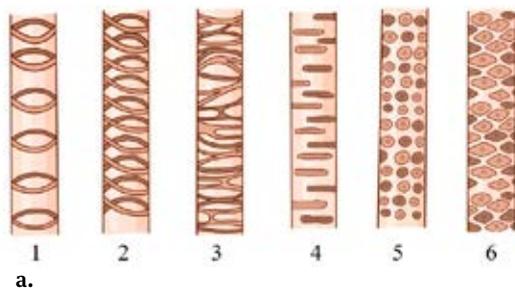
Трахеиде и трахеје одликују се специфичном грађом, издужене су у правцу кретања материја, лигнификованих су ћелијских зидова и у диференцираном стању су мртви елементи. Трахеиде су појединачне ћелије код којих се транспорт материја одвија преко јамица на преградним зидовима. Трахеје су фузије (спојеви) ћелија с перфорираним или потпуно разграђеним преградним зидовима. Ћелије трахеја и трахеида су у почетку живе, расту и издужују се у правцу провођења. Након извесног времена ћелијски зидови им задебљавају, и долази до њихове лигнификације. Протопласт се тада почиње разарати и ћелије губе живи садржај. У коначној фази развића, ћелије трахеја и трахеида су мртве.

Бочни унутрашњи зидови трахеја и трахеида су неравномерно задебљали. У зависности од изгледа ових задебљања разликују се **прстенасте, спиралне, мрежасте, лествичасте, и јамичасте трахеиде и трахеје** (сл. 57).

Проводни елементи с прстенастим и спиралним задебљањима доминирају у протоксилему. С обзиром на то да омо-

гућавају издуживање елемената паралелно с растом органа, прстенови се размичу а спирале истежу, па се код младих биљних органа оваква задебљања прва јављају. Сматра се да су прстенаста и спирална задебљања прва настала у процесу еволуције биљног света. Проводни елементи с мрежастим, лествичастим и јамичастим задебљањима чешће су присутни у оквиру метаксилема и секундарног ксилема. Присуство једног типа задебљања не искључује присуство другог. Улога ових локалних задебљања је давање чврстине проводним елементима како би се спречио њихов колапс током активне транспирације, док се истовремено не омета бочни транспорт материја. Проводни елементи захваљујући карактеристикама њихових зидова пружају извесну механичку потпору органима у којима се налазе.

Проводни елементи у биљном телу формирају непрекидан вертикални систем судова, а у међусобном су контакту и својим бочним зидовима, преко јамица. Јамице су каналићи у секундарном делу ћелијског зида преко којих суседне ћелије размењују материје. У зони јамице ћелијски зид није секундарно задебљао, те јамице могу да обезбеде хоризонтално кретање материја и да на тај начин допринесу бржем транспорту теч-

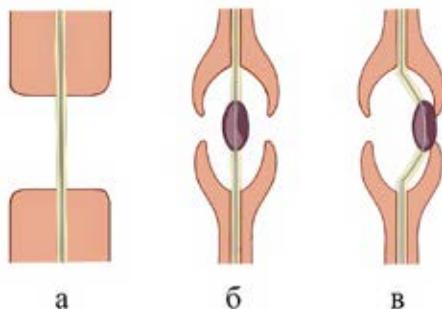


Слика 57. Задебљања ћелијских зидова проводних елемената ксилема: а. 1. прстенаста; 2. спирална; 3. мрежаста; 4. лествичаста задебљања с лествичастим распоредом јамица; 5. јамичаста задебљања с наспрамним распоредом јамица; 6. јамичаста задебљања с наизменичним распоредом јамица; б. јамичаста, прстенаста и спирална задебљања (тиква)

ности кроз тело биљке. Отвор јамице може бити кружног, овалног, полигоналног или облика прореза.

У погледу грађе разликују се **просте** и **опшанчене (ограничене) јамице** (сл. 58). Каналић **просте јамице** једнаке је ширине целом дужином. Опшанчене јамице имају сложенију структуру од простих. Каналић опшанчене јамице није једнако широк целом дужином, већ је левкасто проширен према средњој ламели и примарном зиду. Код опшанчених јамица четинара средишњи део примарног ћелијског зида је задебљао – торус, а део зида око торуса, који није задебљао, назива се марго. У неповољним условима, када је потребно спречити транспорт материја или мехура ваздуха између суседних ћелија, торус се помера у страну и затвара каналић јамице.

Број и распоред ових јамица веома је варијабилан код различитих биљних врста, али зависи и од типа ћелије с којом се проводни елемент граничи. Распоред јамица може бити лествичаст, наспраман и наизменичан (сл. 57). Наизменичан распоред јамица је најзаступљенији тип дистрибуције опшанчених јамица међу дикотилама. У два суседна ћелија проводних елемената опшанчене јамице су најчешће

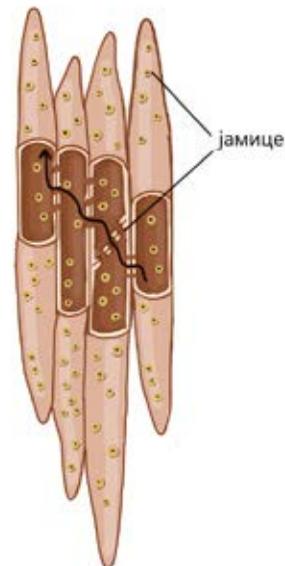


Слика 58: Просте и опшанчене јамице: а. проста јамица; б. и в. опшанчена јамица

постављене једна наспрама друге и тада се називају **двојно опшанчене јамице**. Када се проводни елемент граничи с ћелијом у чијем зиду се образује проста јамица, онда је на страни проводног елемента јамица **једнострано опшанчена**.

Трахеиде

Трахеиде су појединачне, цевасте (прозенхимске) ћелије просечне дужине 1–5 mm, лигнификованих ћелијских зидова и у диференцираном стању су мртве (сл. 59, 60). Трахеиде су ћелије са суженим крајевима којима се оне настављају једна на другу формирајући на тај начин косу контактну површину. Преградни зидови на месту контакта поседују велики број јамица, нису ресорбовани, због чега је провођење трахеидама спорије него трахејама. Јамице су присутне и на бочним зидовима трахеида, округлог су или полигоналног облика (сл. 59, 60).



Слика 59. Трахеиде, шематски приказ

Трахеје

Трахеје су ћелијске фузије настале спајањем издужених ћелија међу којима је



Слика 60. Трахеиде и јамице на бочним зидовима: а. изглед трахеида на уздужном, тангенцијалном пресеку америчке беле јеле (*Abies concolor*); б. јамице на бочним зидовима трахеида бора

на месту контакта дошло до делимичног или потпуног растварања попречних, преградних зидова. Већи број чланова – сегмената трахеје надовезујући се један на други формирају вишећелијски капиларни суд – трахеју (сл. 61).

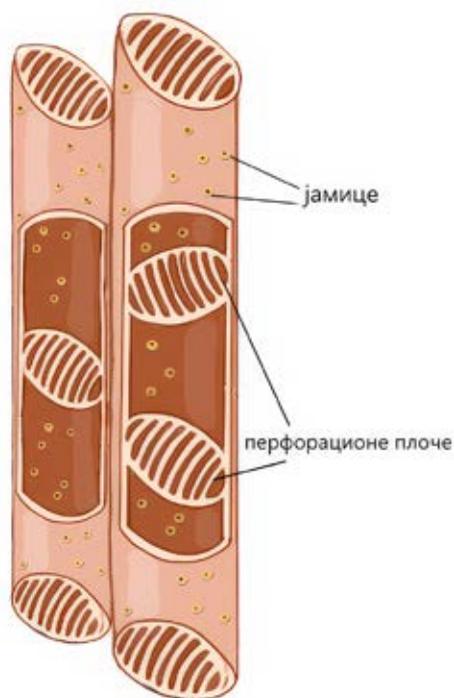
Преградни зид између два суседна члана трахеје (перфорациона плоча) (сл. 61, 62 б) када је потпуно ресорбован обезбеђује најефикаснији транспорт воде (проста перфорациона плоча). У преградном зиду може постојати више отвора (перфорационих поља) различитог облика (издужени, мрежаста, рупичаста) и тада се зове сложена перфорациона плоча.

Димензије трахеја веома су варијабилне. Код највећег броја домаћих врста дрвећа дужина чланова трахеја износи око 1 mm. Просечна дужина цеви трахеја износи око 10 cm, мада им се дужина креће и до неколико метара (лијане). Просечна дужина и ширина трахеја карактеристичне су за врсту.

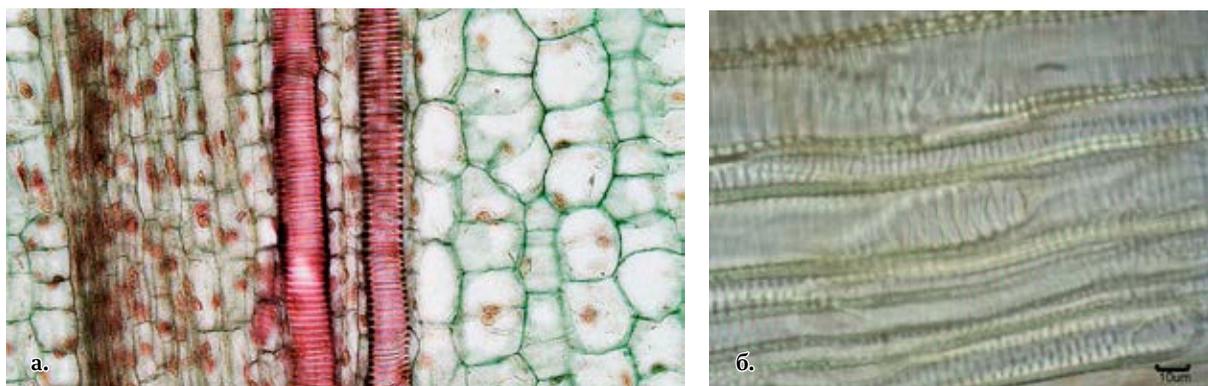
Механички елементи ксилема

Механички елементи ксилема су дрвна (либриформна) влакна. То су издужене ћелије с равномерно задебљалим, углавном лигнификованим секундарним деловима ћелијског зида (обично дебљи од зи-

дова трахеида) и са ситним јамицама. Поред дрвних влакана, у пружању механичке чврстоће служе и влакнасте трахеиде. Оне представљају прелазну форму између трахеида и дрвних влакана, и углавном су изгубиле проводну функцију. Дрвна влакна обично су дужа и дебљих зидова, односно ужег лумена од влакнастих трахеида. У ксилему голесе-



Слика 61. Трахеје, шематски приказ



Слика 62. Трахеје: а. изглед трахеја на уздужном пресеку (*Coleus* sp.); б. перфорациона плоча на месту контакта два сегмента трахеја (*Prunus* sp.)

меница трахеиде обављају и проводну и потпорну функцију, док механички елементи изостају.

Паренхимске ћелије ксилема

Паренхимске ћелије ксилема су једине живе ћелије у оквиру ксилемског проводног ткива. Одликују се густом цитоплазмом, крупним једром, и танким целулозним ћелијским зидовима на којима се налазе многобројне јамице (најчешће просте).

У зависности од оријентације ћелија разликују се *аксијални* паренхим, код којег је дужа оса ћелије оријентисана у правцу транспорта корен – лист, паралелно с трахеидалним елементима, и *радијални* паренхим, с дужом осом ћелије оријентисаном у правцу унутрашња – периферна ткива. Паренхим који се налази уз проводне елементе назива се *паратрахеални паренхим*, док онај који није у контакту с проводним елементима представља *апотрахеални паренхим*. Функција паренхима је да заједно с проводним елементима учествује у транспорту материја у аксијалном правцу, али и да омогући транспорт материја у радијалном правцу. Поред тога има и функцију магационирања хранљивих материја, скроба и масти, али и материја попут танина.

У случају стреса изазваног присуством патогена, сушом или механичким оштећењем ксилема, паренхимске ћелије преко јамица на бочним зидовима проводних елемената могу да урастају у њихов лумен и постепено се шире формирајући мехурасте израштаје – **тиле** (сл. 63). Образовање тила резултира затварањем проводних елемената и прекидом транспорта материја, те проводни елементи постају неактивни. На овај начин спречава се даље ширење патогена, односно даље оштећење биљних органа. Тиле се обично образују унутар трахеја, међутим, забележени су случајеви њиховог формирања и у лумену трахеида четинара. Тиле се углавном образују у судовима који више не учествују у провођењу материја. Постоје и врсте које уопште не образују тиле, него се лумен суда по престанку функционисања испуњава органским или минералним материјама.

Значај тила огледа се кроз неколико аспеката. Тиле штите повређене проводне елементе развијајући се у близини места повреде биљног органа (на месту одсецања гране, опадања листа). На тај начин затварају повређене судове и спречавају њихово даље оштећење. У лумену тила често се магационирају скроб, смоле и друге материје.



Слика 63. Тиле: а. процес формирања тила; б. тиле у проводним елементима стабла храста, попречни пресек

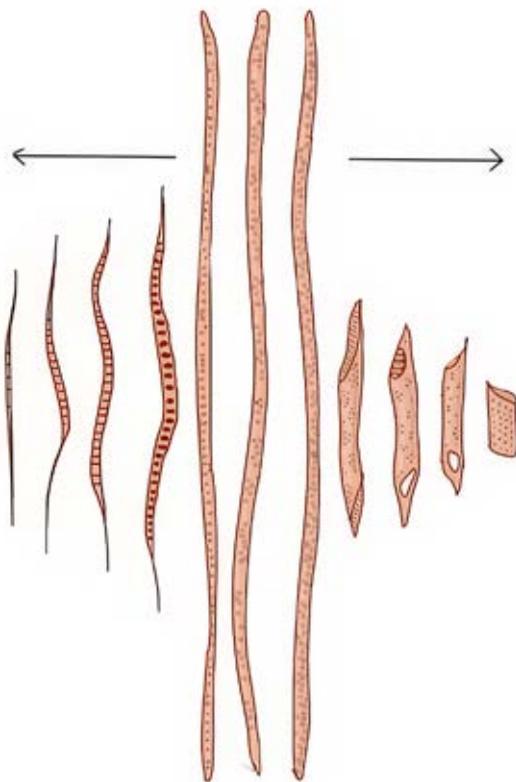
Структура ксилема (број, величина и дистрибуција ксилемских елемената) зависи од већег броја разичитих фактора, у првом реду од биљне врсте, затим од фазе њеног развоја, од биљног органа, али и од еколошких услова у којима се биљка развија. Развијеност проводних елемената у директној је корелацији с потребама биљке за водом.

Трахеиде са еволутивне тачке гледишта представљају примитивније проводне елементе ксилема, и код већине голосеменица су једини елементи за провођење воде. Скривеносеменице углавном поседују оба типа ксилемских проводних елемената, с доминантним присуством трахеја у функцији провођења воде и минералних материја.

Еволуција проводних елемената ксилема одвијала се паралелно с процесом одвајања функције провођења од потпорне функције која се дешавала у еволуцији биљака. Функција провођења и функција потпоре комбиноване су у трахеидама. Од примитивних облика трахеида еволуција се одвијала у два правца, у правцу образовања трахеја и у правцу образовања механичких влакана (сл. 64). Усложњавањем грађе, код трахеја се повећава ефикасност у провођењу. Еволуција проводних елемената ишла је у правцу увећања проводљивости, те је редукција дужине трахеида, смањење нагиба преградних зидова уз замену јамица перфорацијама, као и промена распореда јамица на бочним зи-

довима (лествичаст у наизменичан) довела до образовања елемената који су ефикаснији у транспорту воде кроз биљно тело.

Основни кораци у еволуцији механичких влакана јесу редукција њихове дужине, смањење величине опшанчених јамица, као и промена облика и величине отвора јамице (постају издужене, попут прореза).



Слика 64. Еволуција проводних и механичких елемената

Примарни ксилем (протоксилем и метаксилем) образује се од прокабијума и део је примарне грађе биљних органа (сл. 65 а). Протоксилем се састоји од мањег броја проводних елемената, танких, нелигнификованих ћелијских зидова и обично ужег лумена од метаксилемских елемената. Због раста органа, под притиском околних ћелија и ткива, у дефинитивном стању протоксилемски елементи најчешће бивају деформисани, нефункционални, с раскинутим зидовима. На месту оваквих проводних елемената образује се рексигени интерцелулар – протоксилемска лакуна. Овако образоване шупљине веома често се јављају у ксилему стабла монокотила.

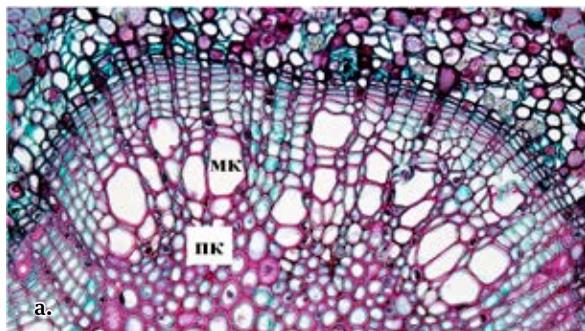
Метаксилемски елементи се формирају касније и своју пуну форму достижу по завршетку фазе издуживања органа, због чега су мање изложени деструктивном утицају издуживања од протоксилемских елемената. Метаксилем у свом саставу осим проводних елемената и паренхима поседује и механичка влакна. Проводни елементи метаксилема обично су ширег лумена, краћи од протоксилемских и дебљих су ћелијских зидова. Зељасте биљке функцију транспорта реализују метаксилемским елементима.

Секундарни ксилем образује се од секундарног камбијума у корену и стаблу биљака које имају способност раста у ширину, тј. секундарно дебљају (сл. 65 б).

Флоем

Флоем (грч. *phloios* – кора) је комплексно ткиво с функцијом провођења воде и органских материја од места настанка, најчешће од листова, до осталих биљних органа путем ситастих проводних елемената. Постоје два основна типа ситастих елемената, **ситасте ћелије**, које су присутне код папрати и голосеменица, и **ситасте цеви**, које су заступљене код скривеносеменица. У саставу флоема налазе се још и механички елементи (ликина влакна или склереиде) и паренхимске ћелије.

Ситаста елементи су издужене живе ћелије, модификоване грађе у односу на типичне живе ћелије. Током процеса диференцијације, ове ћелије губе већину цитоплазматског садржаја обезбеђујући на тај начин ефикаснији транспорт материја. Међутим, услед губитка ћелијског садржаја координација њиховог рада реализује се преко специјализованих ћелија које се налазе уз њих – албуминозне ћелије у случају ситастих ћелија, односно ћелије пратилице у случају ситастих цеви.



Слика 65. Примарни и секундарни ксилем на попречном пресеку стабла храста: а. примарни ксилем у једногодишњем стаблу – ситнији протоксилемски и крупнији метаксилемски елементи; б. секундарни ксилем у четворогодишњем стаблу

Ћелијски зидови ситастих елемената примарне су грађе. Током процеса диференцијације њихови бочни и попречни зидови местимично се разграде и долази до образовања ситних отвора, перфорација (ситасте поре). Перфорације су ограничене на јасно дефинисане површине које се због изгледа називају **ситаста поља** (сл. 66). Ситаста поља дефинишу се као групе перфорација преко којих су протопласти два суседна ситаста елемента повезани.

Ситасте цеви и ћелије пратилице

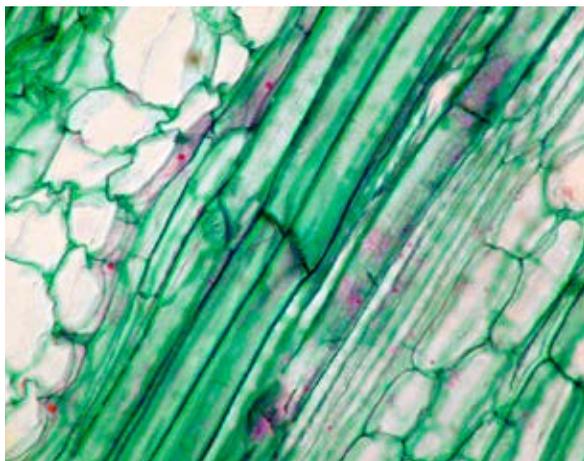
Ситасте цеви и ћелије пратилице настају од исте меристемске ћелије. Она се уздужно дели инеквалном деобом на две, од којих се већа диференцира у сегмент (члан) ситасте цеви, а од мање се образују ћелије пратилице. Уз једног члана ситасте цеви може се налазити једна или више ћелија пратилица. Младе ћелије ситастих цеви поседују цитоплазму са органелама, међутим, током развоја једро и тонопласт се губе, а цитоплазма се задржава уз бочне зидове. На тај начин ћелијски лумен постаје слободан за проток флоемског садржаја. Цитоплазма потиснута уз ћелијске зидове постаје денату-

рисана, потпуно пропустљива за воду и органске материје. Током процеса диференцијације унутар ситастих цеви образује се уникатни, филаментозни протеин означен као П-протеин („П“ од енгл. речи *phloem*), раније означаван и као слуз. При нормалним физиолошким условима протеин је фиксиран за унутрашњу страну ћелијских зидова ситастих цеви. У случају повреде ситасте цеви долази до његовог ослобађања и стварања слузног чепа на попречним зидовима у циљу изолације озлеђеног суда и спречавања губитка асимилата.

Ситасте цеви сачињене су од већег броја ћелија – чланова ситастих цеви који надовезујући се један на други формирају ситасту цев. Дужина појединачних чланова ситастих цеви износи 50 – 150 μm , а ширина и до 40 μm . Транспорт кроз ситасте цеви из ћелије у ћелију одвија се преко тзв. **ситастих плоча** на њиховим попречним зидовима. Ситаста плоча је део попречног зида с многобројним перфорацијама преко којих су повезане суседне ћелије (сл. 66, 67). Перфорације на ситастим плочама су специјализоване плазмодезме ширег дијаметра које представљају протоплазматичну везу



Слика 66. Проводни елементи флоема: а. шематски приказ ситастих цеви и ћелија пратилица; б. проста и сложена ситаста плоча



Слика 67. Изглед ситастих цеви и ћелија пратилица на уздужном пресеку тикве

између две ћелије ограничену плазма мембраном. Дијаметар перфорација ситастих плоча у просеку износи 0.2 – 0.4 μm , мада може бити и до 10 μm . Перфорације које се налазе на бочним зидовима ситастих цеви знатно су мањих димензија.

Када је попречни зид између чланова ситасте цеви приближно хоризонталан, скоро цео зид је измењен у ситасто поље – проста ситаста плоча, а уколико је попречни зид косо постављен, на њему је већи број ситастих поља – сложена ситаста плоча (сл. 66). Ситасте цеви са сложеном ситастом плочом обично су дуже од оних с простом ситастом плочом.

Ћелије пратилице које се налазе уз ситасте цеви задржавају свој протопласт. Оне поседују густу цитоплазму и крупно једро, и ужег су лумена од ситастих цеви. Ћелијски зидови су им целулозни, с финим јамицама преко којих су плазмодезмама повезане са ситастим цевима (сл. 66, 67). Димензије ћелија пратилица су варијабилне, могу бити дуге колико и елементи с којима су повезане или краће од њих. Дужина живота ћелија пратилица једнака је дужини живота ситастих цеви.

Главна функција ћелија пратилица јесте координација рада ситастих цеви, као и допремање и ослобађање асимилата до, односно од ситастих цеви. Такође, сматра се да у њима настају и ензими који делују на шећере који се крећу кроз ситасте цеви, као и хормони под чијим се утицајем образује трауматична плута.

Ситасте ћелије и албуминозне ћелије

Ситасте ћелије су издужене ћелије сужених крајева, обично уже и дуже од појединачних чланова ситастих цеви (1,5–5 mm у флоему четинара). Оне не формирају континуирану цев, већ се преклапају својим суженим крајевима. Ситасте ћелије не поседују ситасте плоче. Комуникација између њих обавља се преко ситастих поља на суженим крајевима и бочним зидовима, кроз које пролазе плазмодезме, те стога функцију провођења обављају мање ефикасно од ситастих цеви.

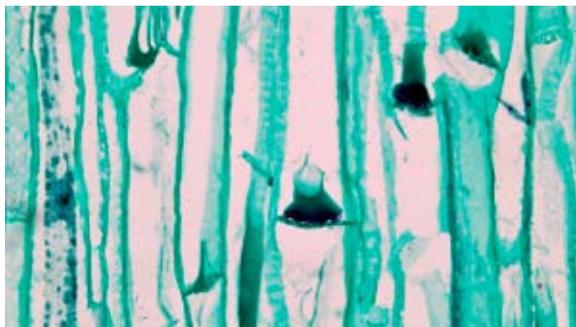
Координација рада ситастих ћелија релизује се преко специјализованих ћелија које су повезане с њима и називају се **албуминозне ћелије (Страсбургерове ћелије)**. За разлику од ситастих цеви и ћелија пратилица, оне не настају од исте меристемске ћелије од које се формирају ситасте ћелије. Улога ових ћелија је одржавање функције ситастих ћелија, с којима су повезане плазмодезмама. Дужина живота албуминозних ћелија једнака је дужини живота ситастих ћелија.

У процесу транспорта материја, обично је функционалан само узани, најмлађи део флоемског ткива уз камбијум. Делови флоемског ткива удаљени од камбијума, старији, с временом губе проводну функцију. Елементи нефункционалног флоема с временом пропадају, губе функцију и бивају инкорпорирани у околна ткива.

По престанку обављања функције

транспорта, ситасте елементи могу бити испуњени ваздухом или тилама (у флоему се зову и тилозоидима). Најранији знак престанка функционисања ситастих елемената је појава безбојне материје – **калозе**, која прекрива ситаста поља (сл. 68). Калоза је полисахарид нерастворљив у води, чијом се појавом прекида комуникација између чланова ситастих цеви, цев бива искључена из функције, спљоштава се под притиском суседних ткива и потпуно ишчезава. Присуство веће количине калозе у ситастим елементима забележено је и у случају механичке повреде биљног тела на месту флоема (калоза рана), као и током старења ситастих елемената (дефинитивна калоза). У неким случајевима калоза може накнадно да се раствори, па ситасте цеви настављају да функционишу (дормантна калоза).

Ситасте елементи функцију провођења обично врше само једну вегетациону сезону, понекад и две до три године. Код вишегодишњих биљака, нови елементи флоема се увек изнова стварају радом камбијума. Код многих врста дрвећа умерене зоне, ситаста плоча крајем вегетационог периода почиње да се покрива калозом. Међутим, постоје и изузеци, па тако код различитих врста липа калоза се почетком нове вегетационе сезоне раствара, те се елементи поново активирају и на овај начин могу да функционишу пет и више година.



Слика 68. Калоза између чланова ситастих цеви стабла тикве

Механички елементи флоема

У оквиру флоема, од механичких елемената присутна су ликина влакна или склереиди. Генерално, у старијем флоему има више склеренхимских елемената од млађег флоемског ткива. Ликина влакна су присутна у групама или у виду прстена. У примарном флоему обично се налазе у периферном делу и њихови зидови могу, а не морају бити лигнификовани. У секундарном флоему могу бити различито распоређена, а зидови су им лигнификовани. Склереиди настају обично у старијим деловима флоемског ткива (нефункционални флоем), као последица склерификације паренхимских ћелија. Могу имати различиту форму и величину, а најчешће су присутни брахисклереиди. Присуство, тип и распоред механичких елемената значајни су карактери приликом идентификације биљног материјала.

Паренхимске ћелије флоема

У флоему постоји аксијални и радијални паренхим. Ћелије аксијалног паренхима паралелне су с проводним елементима, док се ћелије радијалног паренхима пружају у радијалном смеру образујући радијалне зраке који се настављају на радијалне зраке ксилема. Осим проводне улоге, паренхимске ћелије флоема често обављају и функцију магационирања, те садрже скроб, танине, уља, кристале. Након губитка проводне функције флоема, паренхимске ћелије могу остати и релативно непромењеног изгледа или могу бити склерификоване.

Примарни флоем (протофлоем и метафлоем) образује се од прокамбијума и део је примарне грађе биљних органа (сл. 69 а). Протофлоем и метафлоем разликују се у односу на време образовања током раста биљног органа, док су структурне разлике

између њих занемарљиве. Протофлоемски елементи образују се пре фазе издуживања биљног органа због чега бивају подвргнути истезању, деформишу се и постају нефункционални. По завршетку фазе издуживања органа образују се метафлоемски елементи. Метафлоемски елементи су ширег лумена и дужи су од протофлоемских, а перфорације на њиховим зидовима су јасније изражене. Код зељастих биљака функцију транспорта реализују метафлоемски елементи током читавог живота.

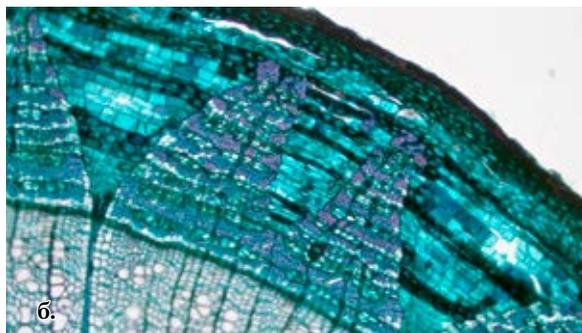
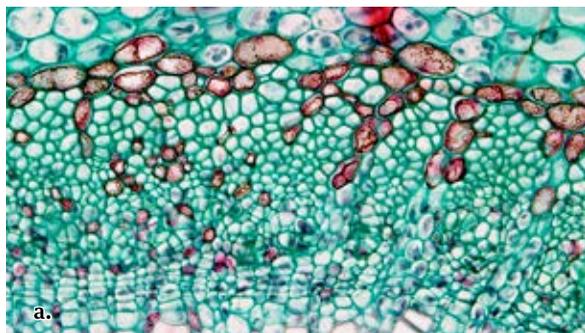
Секундарни флоем образује се од секундарног камбијума у корену и стаблу биљака које секундарно дебљају (сл. 69 б).

Проводни снопићи

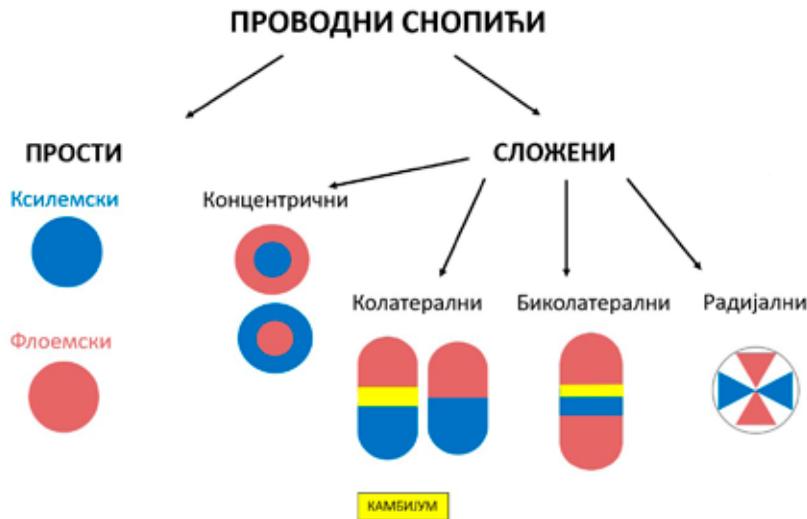
проводна ткива у примарним биљним органима најчешће су организована у проводне снопиће – врпце које се пружају целом дужином биљке, од корена преко стабла, све до листова и цветова. Снопићи сачињени само од елемената једног типа проводног ткива називају се **прости** и у зависности од тога које проводно ткиво је присутно могу бити ксилемски или флоемски. У биљном свету чешће су заступљени **сложени** проводни снопићи, снопићи сачињени од оба типа проводних ткива груписаних у једну целину (сл. 70). Проводни снопићи об-

ично су окружени саром (омотач) снопића, изграђеном од паренхимских или склеренхимских ћелија које су организоване у једном или већем броју слојева.

Деобом ћелија прокамбијума настаје већина елемена ксилема и флоема који граде проводне снопиће. Ток диференцирања прокамбијума у примарни ксилем није увек исти (сл. 71). У зависности од положаја протоксилема у односу на метаксилем разликују се три начина његовог настанка – **егзархни**, **ендархни** и **мезархни**. Диференцијација примарног ксилема од унутрашњих ка спољашњим деловима снопића (центрифугални развој), од дела снопића који је најближи центру органа ка делу који је даљи, назива се **ендархни** начин образовања примарног ксилема. Метаксилем се у овом случају налази са спољашње стране протоксилема. Овако се образује ксилем у стаблу већине данашњих скривеносеменица. Ако се образовање елемената дешава у супротном смеру, од периферног према централном делу снопића (центрипетални развој), говоримо о **егзархном** начину образовања примарног ксилема. Први проводни елементи настају у делу снопића који је најудаљенији од центра органа, а касније образовани елементи све су ближе центру. Метаксилем се у овом случају развија



Слика 69. Примарни и секундарни флоем на попречном пресеку стабла липе: а. примарни флоем у једногодишњем стаблу; б. секундарни флоем у трогодишњем стаблу



Слика 70. Типови проводних снопића

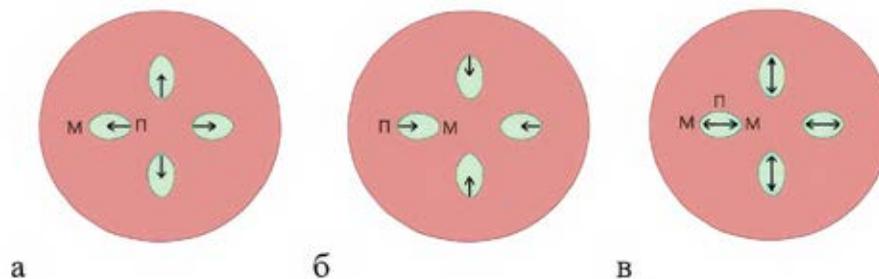
са унутрашње стране протоксилема. Овакав начин образовања ксилема чест је у корену васкуларних биљака, као и у стаблу и корену пречица. Ако се протоксилемски елементи образују у централном делу снопића, а потом у разним правцима (центрипетално па центрифугално), начин образовања примарног ксилема је **мезархан**. Протоксилемски елементи налазе се у централном делу снопића, а метаксилемски око њих. Овако се образује ксилем код папрати.

Уколико се ћелије прокамбијума приликом формирања снопића потпуно издиференцирају у елементе ксилема и флоема, снопић се назива **затворен проводни снопић**.

Ако се камбијум задржи унутар проводног снопића и након његовог формирања и наставља да образује нови елементе ксилема и флоема, снопић се назива **отворен проводни снопић**. Камбијум који се налази унутар проводног снопића, између ксилема и флоема, назива се фасцикуларни камбијум.

На основу међусобног положаја примарног ксилема и примарног флоема разликују се три типа сложених проводних снопића: концентрични, колатерални и радијални проводни снопићи (сл. 70).

Концентрични проводни снопићи организовани су тако да је један тип провод-



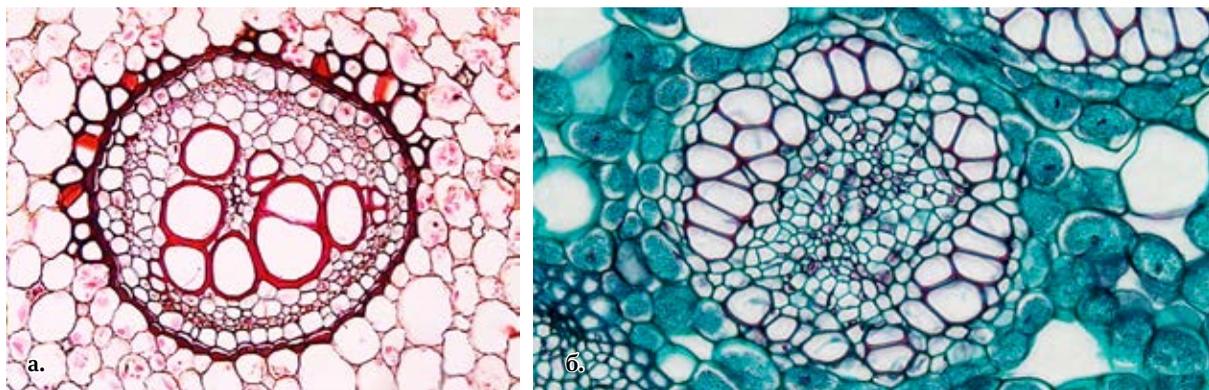
Слика 71. Диференцирање прокамбијума у примарни ксилем: а. ендархни начин; б. еугархни начин; в. мезархни начин протоксилем (п); метаксилем (м)

ног ткива потпуно окружен другим типом проводног ткива. Ако се примарни ксилем налази у центру снопића и потпуно је окружен примарним флоемом, такав снопић назива се ксилемоцентричан или амфикрибрални проводни снопић (сл. 72 а). У случају када је флоем окружен ксилемом, снопић се назива флоемоцентричан или амфивазални проводни снопић (сл. 72 б). Концентрични проводни снопићи затвореног су типа и чешће су присутни код представника папрати и монокотила него код дикотила.

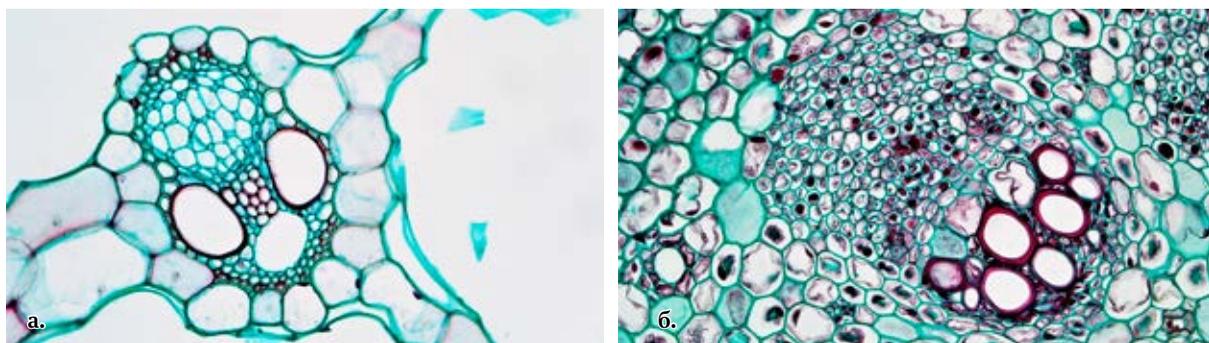
Колатерални проводни снопићи организовани су тако да се флоем и ксилем налазе на истом радијусу. Колатерални снопићи најчешћи су тип снопића у стаблима и листовима цветница. У стаблу је флоем снопића

окренут ка периферији органа а ксилем ка његовом централном делу, док је у листу ксилем окренут ка лицу листа, а флоемски део ка његовом наличју. Колатерални проводни снопићи могу бити отвореног и затвореног типа (сл. 73).

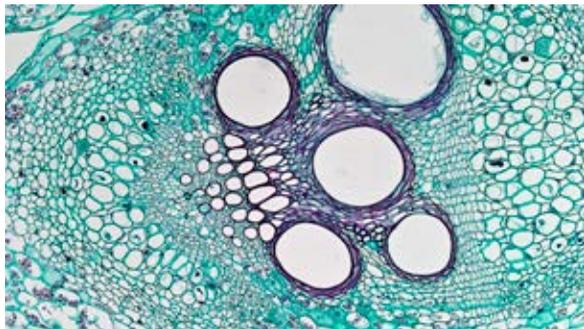
Посебан тип колатералних снопића који се састоје из два флоема и ксилема између њих назива се **биколатерални проводни снопић** (сл. 74). Флоем ближи периферији биљног органа назива се спољашњи флоем, док онај оријентисан ка централном делу биљног органа носи назив унутрашњи флоем. Између спољашњег флоема и ксилема присутан је фасцикуларни камбијум, те је овај снопић отвореног типа. Биколатерални тип снопића



Слика 72. Концентрични проводни снопићи: а. ксилемоцентричан или амфикрибрални проводни снопић у ризому бујади (*Pteridium aquilinum*); б. флоемоцентричан или амфивазални проводни снопић у ризому иђирота



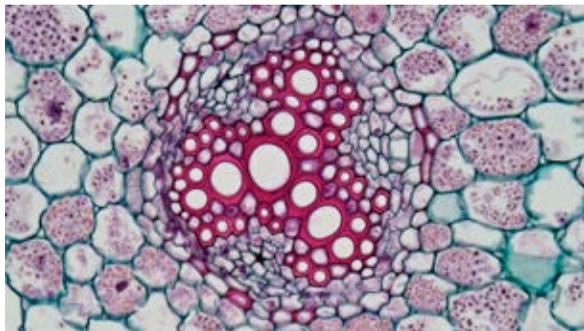
Слика 73. Колатерални проводни снопићи: а. колатерални затворен проводни снопић у стаблу кукуруза; б. колатерални отворен проводни снопић у стаблу сунцокрета



Слика 74. Биколатерални проводни снопић у стаблу тикве

забележен је само код скривеносеменица, а типични представници налазе се код биљака из фамилија Cucurbitaceae и Solanaceae. Појава ових снопића последица је увећане потребе биљке за транспортом органских материја.

У централном делу корена примарне грађе налази се само један крупан проводни снопић у ком су ксилем и флоем распоређени на различитим радијусима у виду плоча које се наизменично смењују. Такав тип снопића назива се **радијални проводни снопић** (сл. 75). Број ксилемских плоча увек је једнак броју флоемских, па зависно од њиховог броја снопић може бити монархни, дијархни, тријархни и тетрархни. Радијални проводни снопић са више од пет плоча ксилема и флоема означен је као полиархни. Број ксилемских и флоемских плоча већи је код монокотила, него код дикотила. Код дикотила тај број ретко прелази 7, док је код



Слика 75. Радијални тријархни проводни снопић у корену љутића (*Ranunculus* sp.)

монокотила присутно углавном више плоча, код неких палми чак и до 400. Између ксилемских и флоемских плоча налазе се танкозидне паренхимске ћелије, док је читав снопић окружен слојем живих паренхимских ћелија које представљају перицикл.

СИСТЕМ СЕКРЕТОРНИХ ТКИВА

Секреторна ткива специјализована су за синтезу и лучење материја веома разноврсних по хемијском саставу и физиолошкој улози. Функцију лучења обављају појединачне ћелије или групе ћелија (ткива) које се могу налазити на различитим деловима биљног тела, како у унутрашњости органа, тако и на њиховој површини.

Ћелије секреторних ткива карактеришу се густом цитоплазмом и бројним митохондријама, док заступљеност осталих ћелијских компоненти варира и зависи од доминантне супстанце која се синтетише и излучује. Ћелије које луче слуз карактерише присуство бројних голџијевих тела, док ћелије које луче липофилне супстанце поседују добро развијен ендоплазматични ретикулум. Материје које ова ткива луче означавају се термином секрет.

Продукти лучења секреторних ткива различитог су хемијског састава (вода, етарска уља, слуз, смоле, соли). Њихова улога у највећем броју случајева јесте заштита биљке од хербивора и патогених микроорганизама, али такође служе и у привлачењу опрашивача и разносилаца семена и плодова, као и у адаптацији биљке на услове средине.

Секреторна ткива се према положају на биљном телу деле на **унутрашња** и **спољашња** секреторна ткива.

Унутрашња секреторна ткива

Унутрашња секреторна ткива се налазе у унутрашњости биљног тела, а секретоване материје задржавају се унутар биљних органа. Секрети се могу акумулирати унутар ћелија у којима су настали и таква секреција се назива *интрацелуларна* секреција. Уколико се материје излучују ван ћелије, у интерцелуларни простор, реч је о *екстрацелуларној* секрецији. У унутрашња секреторна ткива спадају секреторне ћелије, млечне цеви, секреторне шупљине и канали.

Секреторне ћелије су појединачне ћелије или мање групе ћелија које најчешће синтетишу и складиште уља, слуз, танине и минералне материје у форми кристала. Својим садржајем, обликом и величином разликују се од околних ћелија, те представљају идиобласте. Секреторне ћелије су прилично распрострањене у биљном свету и могу се јавити у било ком биљном ткиву, мада су најчешће заступљене у паренхимском.

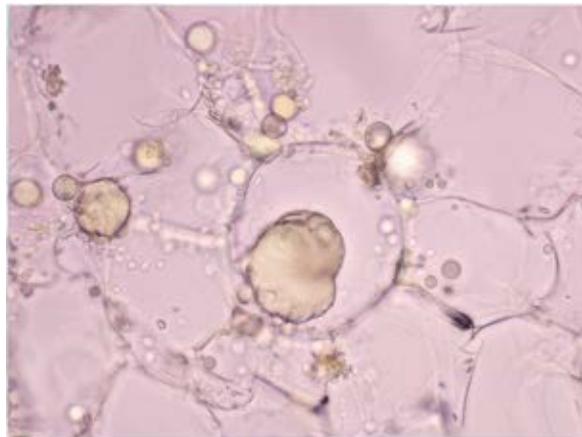
Секреторне ћелије са уљем (уљне ћелије) најчешће се уочавају као појединачне, изоловане ћелије, али могу бити присуте и у форми ћелијских слојева (сл. 76). У диференцираном стању протопласт уљне ћелије је дезинтегрисана, а уље заједно са остацима цитоплазматичких компоненти испуњава ћелијски лумен. Ћелијски зид ових ћелија обично је прожет суберином. На тај начин образује се изолациони слој који спречава контакт потенцијално штетних материја из уља са суседним ћелијама. Појединачне секреторне ћелије забележене су унутар различитих органа код великог броја врста, у листу ловора (*Laurus nobilis*), у кори цимета (*Cinamotum camphora*), ризому иђирота и ђумбира (*Zingiber officinale*).

Секреторне ћелије са слузи (служне ћелије)

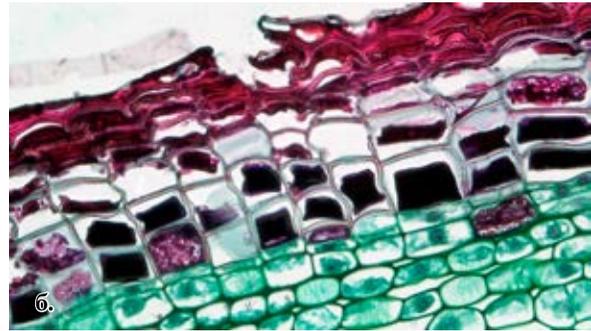
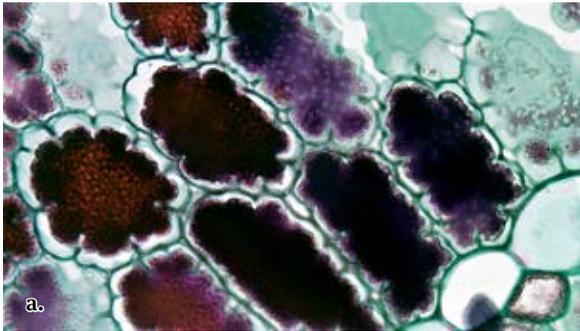
одликују се примарним, танким ћелијским зидом. Током стварања и акумулације слузи протопласт ћелије се смањује док и потпуно не изгуби функцију, а ћелија остаје испуњена слузи. У служним ћелијама појединих врста поред слузи присутни су кристали у облику рафида (представници фамилија *Saccataceae*, *Malvaceae*, *Hydrangeaceae*, *Rubiaceae*). Секреторне ћелије са слузи честе су код представника фамилије *Malvaceae* (бели слез, *Althaea officinalis*). Присутне су код многих кактуса, где везујући воду имају улогу у њеном задржавању у биљном телу. Остале улоге које се приписују служним ћелијама јесу заштита биљке од интензивног зрачења рефлексијом светлости и заштита од биљоједа.

Секреторне ћелије с танинима, варијабилне величине, широко су распрострањене у биљном свету (сл. 77). Танини су важни секундарни метаболити уобичајено присутни у вакуолама паренхимских ћелија различитих биљних органа, нарочито у ткивима која одумиру (кора дрвета). Њихов опор укус служи биљци као заштита од хербивора, а имају и комерцијални значај.

Млечне цеви представљају цеволике, вишеједарне ћелије (ценоците) или ћелијске фузије које су одговорне за стварање млеч-



Слика 76. Секреторна ћелија, идиобласт, са уљем у ризому ђумбира



Слика 77. Секреторне ћелије с танинима: а. ћелије набраног хлоренхима листа бора; б. ћелије плуте у стаблу зове

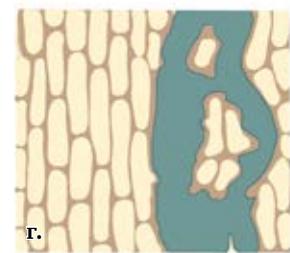
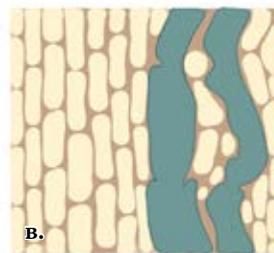
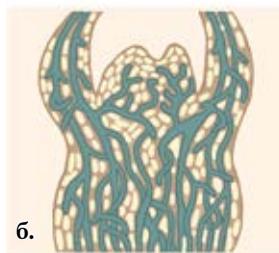
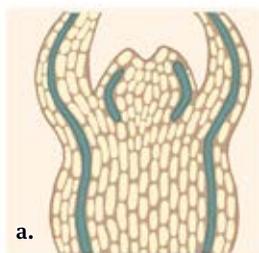
ног сока (латекс). Ћелијски зидови млечних цеви су примарни, а млечни сок се образује у вакуолама. Најчешће се образују уз флоем код дикотила, ређе код монокотила (*Allium*, *Musa*) и голосеменица (*Gnetum*).

Нечланковите млечне цеви присутне су код представника породица Euphorbiaceae, Asclepiadaceae, Аросупасеае, Морасеае. Настају од појединачних ћелија, примордија млечних цеви, које се с растом биљке издужују и утискују међу суседне ћелије. Ове ћелије могу бити веома дуге (неколико десетина центиметара) и спадају у једне од најдужих биљних ћелија. Могу бити цеволике, негранате, или се током раста са уздужном осом биљног органа гранају и формирају комплексну мрежу која продире у различите делове биљног тела (сл. 78 а, б).

Чланковите млечне цеви карактеристичне за врсте породица Euphorbiaceae, Compositae, Papaveraceae. Настају спајањем

већег броја ћелија чији се попречни зидови у процесу диференцијације потпуно или делимично ресорбују, што резултира стварањем вишеједарних ћелија. Оне се обично спајају и преко бочних зидова (анастомозе) са суседним ћелијама млечних цеви, формирајући на тај начин мрежу која залази у различите биљне органе (сл. 78 в, г). Анастомозе су нарочито добро развијене код комерцијално значајних врста као што су каучуково дрво (*Hevea brasiliensis*), мак (*Papaver somniferum*), зелена салата (*Lactuca* sp.). Присутне су у примарном и у секундарном биљном телу.

Млечни сок је супстанца најчешће беле боје, али може бити и провидан, браон или наранџасте боје. Састав млечног сока може у великој мери да варира између различитих биљних врста. Политерпени су уобичајени конституенти латекса, а заступљени су и алкалоиди, шећери, протеини, ензими и скроб. Скробна зрна у млечном соку представника



Слика 78. Млечне цеви. Нечланковите млечне цеви: а. негранате; б. гранате; чланковите млечне цеви: в. без анастомоза; г. са анастомозама

фамилије Euphorbiace имају различит облик (штапићаст, вретенаст, налик на кост) и могу бити прилично крупна.

Улога млечног сока је заштита биљке од хербивора и паразита, такође, сматра се да доприноси и бржем зарастању рана при повреди биљног тела. Млечни сок има и комерцијални значај, користи се као сировина за добијање природне гуме (каучуково дрво, фикус гумијевац *Ficus elastica*), али и као сировина у фармацеутској индустрији (опијум из мака) (сл. 79).

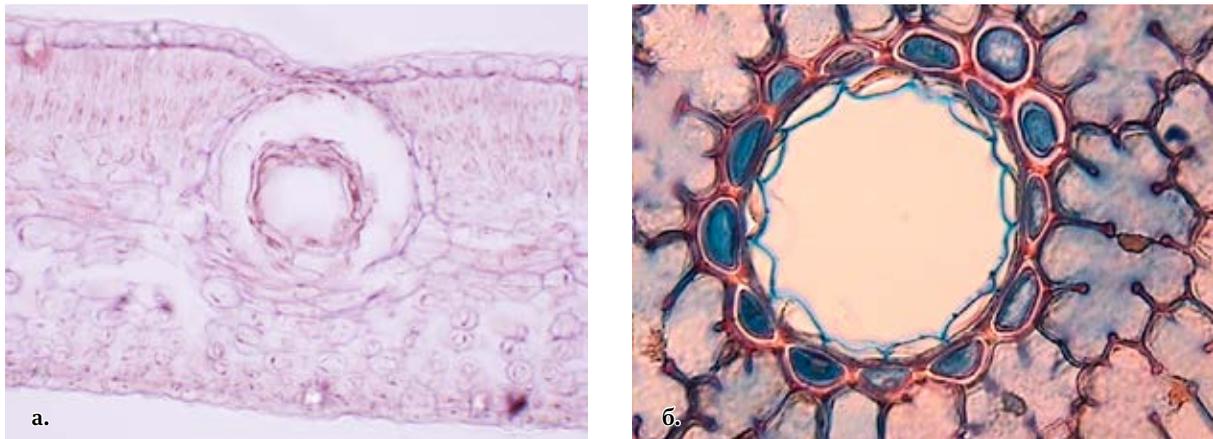
Секреторне шупљине и секреторни канали су интерцелуларни простори унутар којих се стварају и накупљају продукти секреције. Секреторне шупљине су крупни, сферични, изоловани интерцелуларни простори, док су секреторни канали издужени интерцелулари који се могу протегнути читавом дужином биљног органа у ком се налазе (сл. 80). Најчешћи начин постанка секреторних шупљина и канала јесте размицањем ћелија (шизогено), али могу настати и разградњом ћелијских зидова (лизигено). Са унутрашње стране канали шупљине су ограничени слојем секреторних (епителних)

ћелија које стварају и луче секрет у лумен интерцелулара. Епителне ћелије могу лучити различите супстанце, слуз (Malvaceae, Tiliaceae, Sterculiaceae), уља (Hypericaceae) или смолу (четинари, поједине скривеносеменице).

Секреторне шупљине испуњене етарским уљем налазе се у врстама рода *Citrus* (лимун, поморанџа). Секреторни канали испуњени смолом карактеристични су за четинаре, мада се срећу и код појединих представника скривеносеменица (Anacardiaceae, Hypericaceae). Лумен смоног канала, поред слоја секреторних ћелија које га облажу, са спољашње стране има слој ћелија механичког ткива (механичка сара) које му даје чврстоћу и штити од притиска околних тургесцентних ћелија. Улога смоле јесте заштита биљке од инсеката, микроорганизама и неповољних фактора спољашње средине. Такође, у случају механичког оштећења дрвета на месту повреде често се образују секреторне шупљине и канали, нарочито у секундарном флоему и ксилему четинара и дрвенастих цветница.



Слика 79. а. млечни сок у стаблу каучуковог дрвета; б. млечни сок у плоду мака



Слика 80. Секреторне шупљине и канали: а. секреторна шупљина у листу лимуна (*Citrus* sp.); б. смони канал у листу бора

Спољашња секреторна ткива

Уколико се секреторна ткива/структуре налазе на површини биљног тела, а секрет се излучује на површину биљних органа, тада је реч о спољашњем секреторном ткиву. У спољашња секреторна ткива спадају жлездане длаке (соне жлезде, жарне длаке, дигестивне жлезде), колетере, осмофоре, нектарије, хидатоде.

Жлездане длаке представљају вишећелијске секреторне структуре присутне на површини вегетативних и репродуктивних биљних органа (сл. 81). Процењује се да их поседује 30% васкуларних биљака. Одликују се разноврсном морфологијом, а различити

типови жлезданих длака могу се срести и у оквиру једне исте биљне врсте. На њима се уочавају три морфолошке целине: базални део, дршка и вршни део длаке. Сваки од наведених делова може бити једноћелијски или вишећелијски и може бити организован у једном или већем броју низова. Ћелије вршног дела длаке обично су одговорне за процес секреције. Синтетисане материје излучују се директно у спољашњу средину, на површину секреторних ћелија или се складиште у простор испод кутикуле која прекрива секреторне ћелије. Кутикула се издиже, попут куполе, а затим под притиском нагомиланих секрета пуца, и том приликом се секрет ослобађају у спољашњу средину. Код неких биља-



Слика 81. Жлездане длаке: а. капитатне жлездане длаке прстенасте жалфије (*Salvia ringens*); б. капитатна жлездана длака с ћелијама организованим у два реда (*Inula oculus-christi*); в. пелататна жлездана длака на листу мајкине душице (*Thymus* sp.)

ка секрет се испуштају кроз поре на кутикули. Секрет који жлездане длаке луче обично је липофилне природе (старска уља, смоле), а примарна улога му је заштита биљке од биотичких и абиотичких фактора спољашње средине (*UV* зрачење, температурни екстремни, хербивори). Спрам дужине дршке и организације вршног дела, жлездане длаке деле се на капитатне и пелтатне.

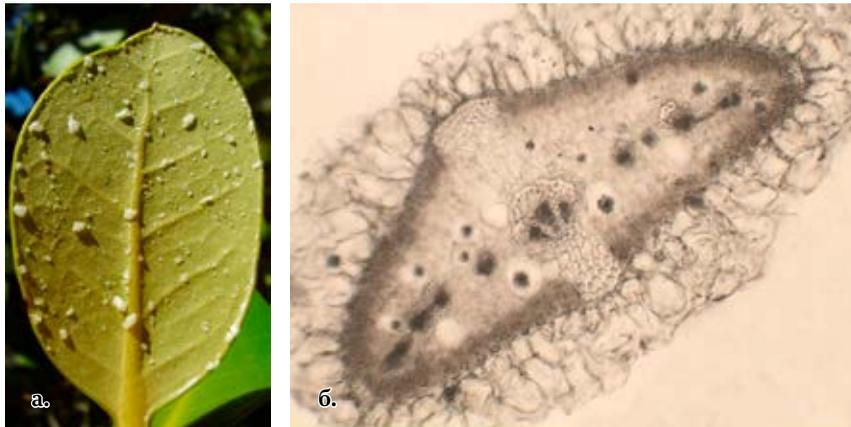
Капитатне длаке (лат. *capitulum* – налик глави) имају једноћелијску или вишећелијску дршку различите дужине. На врху се налази главица која је грађена из 1–2 ћелије, али може бити и вишећелијска. Некада су ћелије главице и дршке распоређене у два низа, као код представника фамилије *Asteraceae*. Главице могу бити округле или издуженог облика. Функцију лучења врше само ћелије главице. Ове длаке су најчешће издигнуте изнад нивоа епидермиса.

Пелтатне длаке (лат. *peltatus* – у облику штита) имају кратку, обично једноћелијску дршку. Главица је широка и најчешће спљоштена, грађена од већег броја ћелија. Ћелије могу бити и распоређене у неколико кругова. Ћелије главице прекривене су заједничком кутикулом, испод које се накупљају секрет. Ове длаке могу бити увучене у епидермис, чак и испод нивоа епидермиса, смештене у удубљењима.

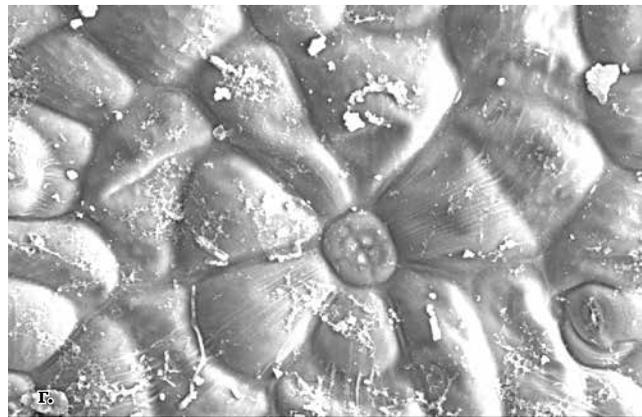
Длаке које луче со (соне жлезде) су секреторне структуре преко којих се из биљног тела елиминише сувишна со (сл. 82). Најчешће се налазе на листовима и стаблу биљака које расту на заслањеним стаништима (халофите). Најједноставнији тип соних жлезда сачињен је од две ћелије, базалне и вршне, и називају се микродлаке (забележен је код врста из породице трава, *Roaceae*). Сложеније форме соних жлезда забележене су код представника фамилија

Chenopodiaceae, *Tamaricaceae*. Везикуларне сонне жлезде пепељуге (*Atriplex* sp.) сачињене су од једне или већег броја базалних ћелија и крупне, мехурасте, вршне ћелије прекривене слојем кутикуле. Мехураста ћелија и ћелије мезофила листа повезане су плазмодезмама, преко којих се јони соли допремају до длаке. У крупној вакуоли мехурасте ћелије накупља се слани раствор, који се након колапса мехурасте ћелије ослобађа у спољашњу средину, на површину биљног тела. Сложенија форма соних жлезда састоји се од већег броја ћелија, примера ради од 6 секреторних и 2 базалне ћелије (тамарикс, *Tamarix* sp.) или 16 ћелија (слатински цвет, *Limonium gmelini*).

Жарне длаке представљају посебан тип жлезданих длака. Карактеристичне су за представнике фамилија коприва (*Urticaceae*), али су забележене и код врста других фамилија. Жарне длаке сачињене су од издужене ћелије чији је зид прожет најчешће силицијумом, и која се постепено сужава од основе ка вршном делу (сл. 83). Основа ове ћелије је мехурасто проширена, назива се булбус, и окружена је већим бројем епидермалних ћелија. У ћелијама булбуса стварају се секрет који садрже материје које делују иритирајуће на кожу животиња и изазивају жарење. У вршном делу ћелија се сужава (вратни део) и завршава лоптастом главицом, чији је зид прожет силицијум-диоксидом. Због специфичног састава ћелијског зида ове длаке су лако ломљиве, нарочито у региону где почиње сужење. Улога ових длака јесте заштита од хербивора. Приликом додира длаке с телом животиње или човека, оне се лако ломе у пределу почетног сужења формирајући оштар врх који се попут игле лако зариије у кожу, након чега се садржај длаке ослобађа. Секрети које луче жарне длаке врста рода *Urtica* у додиру с кожом изазивају иритацију и осећај жарења.

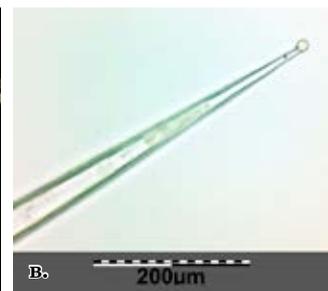


Слика 82. Соне жлезде: а. кристали соли на површини листа (бело мангрове дрво, *Avicennia marina*); б, в. везикуларне соне жлезде (*Atriplex portulacoides*); г. соне жлезде слатинског цвета



Дигестивне жлезде су жлездане структуре сложене грађе, присутне на површини вегетативних органа, најчешће метаморфозираних листова биљака које се хране инсектима и мањим животињама (карниворне биљке) (сл. 84). Секрет који излучују често је лепљив материјал (слуз, јони, протеини, укључујући и дигестивне ензиме) којим оне хватају и варе

плен. Истовремено, ове жлезде могу обављати и функцију апсорпције течности са свареним материјама. Обично се морфолошки разликују од околних епидермалних ћелија, мада могу бити и њима сличне, и градити дигестивни епител (*Sarracenaceae*). По типу могу бити капитатне и пелтатне, с вршним делом длаке најчешће лоптастог, до благо издуже-



Слика 83. Жарне длаке коприве (*Urtica* sp.): а. цела длака; б. базални део длаке – булбус; в. вршни део длаке



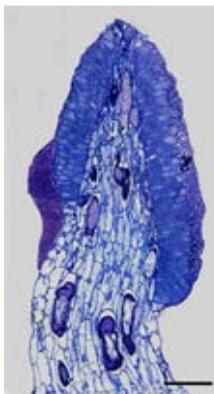
Слика 84. Дигестивне жлезде: а. росуље (*Drosera capensis*); б. венерине мухоловке (*Dionaea muscipula*)

ног (*Drosera*, *Dionaea*, *Pinguicula*), или гранатог облика (*Urticularia*). На једној истој биљци може бити присутно и више различитих типова дигестивних жлезда.

Колетере (грч. *colla* – лепак) или жлездане квржице су жлездане структуре које се развијају на пупољцима и младим листовима. Најчешће су купастог облика и састоје се од вишећелијске дршке и ћелија секреторног епидермиса прекривених слојем кутикуле (сл. 85). Дршку чине издужене паренхимске ћелије, а окружују је ћелије секреторног епидермиса палисадног изгледа. Излучене материје накупљају се у простору између кутикуле и епидермалних ћелија и у спољашњу средину се ослобађају пуцањем кутикуле. Секрет који луче је лепљива материја која се не раствара у води. Излучени секрет у пот-

пуности облаже младе структуре на којима се налази и на тај начин формира заштитни слој који спречава исушивање меристемског ткива, развој гљивица и фитофагних инсеката. Након отварања пупољака и развоја листа колетере губе функцију и исушују се.

Осмофоре (грч. *osmo* – мирис, *pherein* – носити) су секреторне структуре које се налазе у региону цвета и цвасти. Одговорне су за синтезу испарљивих мирисних компоненти од којих потиче мирис цвета, а којим се привлаче опрашивачи. Осмофоре имају различиту форму и налазе се у различитим деловима цвета код различитих биљних врста. Оне могу бити бичолике, у виду криластих структура, цилија или четкасте форме и могу бити у саставу листића перијанта, брактеја или антера. Колико год да су хетерогене у



Слика 85. Колетере на лисним залисцима врсте *Pentstemon lanceolatus*

погледу изгледа и положаја, оне деле сличну анатомску грађу. Изграђене су од вишеслојног секреторног ткива на чијој површини се налази епидермис карактеристичног рељефа (таласаст, папилозан). Секреторно ткиво одговорно је за синтезу испарљивих компоненти, док епидермис има улогу у њиховом сакупљању и ослобађању у спољашњу средину. Код појединих врста ружа, ћелије епидермиса одговорне су и за стварање и ослобађање секрета.

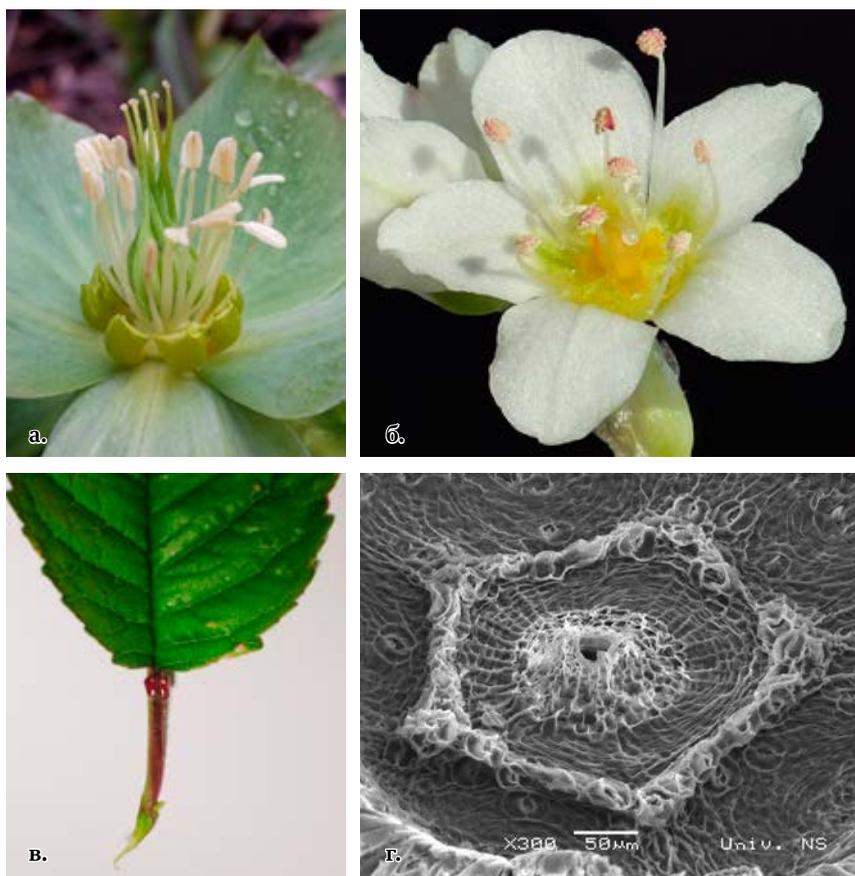
Нектарије су секреторне структуре, присутне на вегетативним и репродуктивним биљним органима, које луче нектар. Нектар је слadak сок чији састав зависи од великог броја различитих фактора, али најчешће представља водени раствор који садржи комбинацију сахарозе, глукозе и фруктозе. У великом броју случајева нектарије су доста крупне и видљиве голим оком, а код појединих врста интензивно су и обојене. Могу се налазити на различитим деловима биљног тела. Флоралне нектарије налазе се у региону цвета и цвасти и у директној су вези с процесом опрашивања (сл. 86 а, б, г). Лучећи нектар обезбеђују храну за опрашиваче. Најчешће се налазе на цветној ложи, при основи плодника или прашничког конца. Постављене су тако да инсект који долази по нектар истовремено мора да пренесе и полен на жиг тучка, односно да изврши процес опрашивања. Екстрафлоралне нектарије се налазе ван цвета, на вегетативним деловима биљног тела (сл. 86 в). Сложеније су грађе и нису у директној вези с полинацијом, али имају улогу у привлачењу инсеката, нарочито мравца, који онда одбијају хербиворе. Најчешће се налазе на лисним дршкама, између лисних нерава и на стаблу.

Хетерогена дистрибуција нектарија резултира и њиховом разноврсном морфолошком и анатомском грађом. У већини случаје-

ва оне су изграђене од епидермиса, паренхима и проводног ткива (најчешће флоем). Проводно ткиво допрема органске материје до паренхимског ткива у ком се ствара нектар. Паренхимско ткиво обично је вишеслојно, грађено из ћелија с густом цитоплазмом и богато је хлоропластима и амилопластима. Епидермалне ћелије нектарија могу лучити нектар читавом површином или се на њему налазе структуре преко којих се нектар излучује (папиле, трихоме). У том случају, комплетна структура означава се као нектарија. Нектар се у спољашњу средину ослобађа на различите начине. Преко плазма мембране и ћелијског зида ћелија епидермиса директно у спољашњу средину; преко кутикуле (њеним пуцањем или кроз поре на кутикули); преко структура које се налазе на епидермису (трихоме); један од чешћих начина јесте преко модификованих стома које су константно отворене (сл. 86 г).

Хидатоде су секреторне структуре којима се из биљног тела излучује вода у течном облику. Процес излучивања воде у течном стању назива се гутација (лат. *gutta* – кап) (сл. 87). Дешава се када постоје повољни услови за усвајање воде кореном, док је истовремено одавање воде транспирацијом отежано услед високе влажности ваздуха.

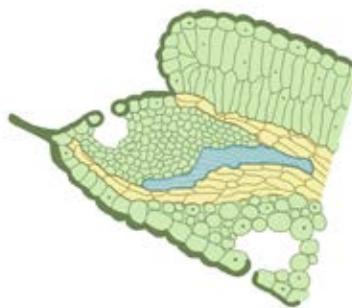
Хидатоде се најчешће налазе на врху и ободу листа, али се код појединих врста могу наћи и на лисној површини (*Urticaceae*). Деле се на епидермске, трихомске и епитемске хидатоде. Епидермске и трихомске хидатоде представљају модификоване епидермалне ћелије, односно трихоме, и нису у контакту с проводним елементима за транспорт воде. Епитемске хидатоде (водене стома) су сложеније грађе и повезане су с ксилемским проводним ткивом. Сачињене су од паренхимске саре, модификованог паренхимског ткива (епитем), интерцелулара и отвора хидатоде (водена



Слика 86. Нектарије: а. флоралне нектарије зеленог кукурека (*Helleborus viridis*), у бази прашника, зелене боје; б. флоралне нектарије хељде (*Fagopyrum esculentum*), у бази прашника, жуте боје; в. екстрафлоралне нектарије на лисној дршци (*Prunus* sp.); г. флоралне нектарије омана (*Inula helenium*), с модификованим стомама

пора). Паренхимска сара представља наставак проводног снопића и често се протеже до епидермиса. Ђелије епитема су танкозидне, крупног једра, без хлоропласта и у директној вези су са завршецима проводних елемената којима се вода допрема до хидатоде. Вода из епитема прелази у интерцелулар, а потом

на површину биљног тела преко отвора хидатоде. Отвор хидатоде ограничен је двема ћелијама чији садржај брзо одумире, па су хидатоде стално отворене.



Слика 87. Гутација и хидатоде: а. одавање воде у виду капљица на листовима јагоде (*Fragaria* sp.); б. изглед епитемске хидатоде на уздужном пресеку

ОРГАНОГРАФИЈА

**ВЕГЕТАТИВНИ ОРГАНИ
РЕПРОДУКТИВНИ ОРГАНИ**

Биљно тело састоји се од органа који представљају делове биљног организма са специфичном грађом и одређеним функцијама у животном циклусу јединке. Део ботанике која се бави проучавањем морфологије и функције биљних органа назива се органологија (грч. *organo* – орган, *graphie* – описати).

Улога сваког органа је неопходна за обављање пре свега основних функција као што су одржавање индивидуалног живота и репродукција јединке. Органи који изграђују вегетативно тело биљака су **вегетативни**, а они одговорни за репродукцију или размножавање су **репродуктивни** (генеративни) органи.

ПОДЕЛА БИЉАКА НА ОСНОВУ МОРФОЛОГИЈЕ

Биљке се разликују по скупу морфолошких, анатомских, физиолошких и других особина надземних и подземних органа, којима су прилагођене условима средине коју насељавају. Облик биљке током раста се мења због прилагођавања условима средине. Међутим, при подели биљака узима се општи изглед надземног дела. Њега дефинише правац раста (ортотропан или плагиотропан) и тип раста стабла (усправно, полегло, пузеће), тип гранања (моноподијално, симподијално, дихотомо) и дебљања, облик круне, симетрија и друге уже специфичне карактеристике.

Први покушаји поделе биљака забележени су још у античкој Грчкој (Теофраст, око 370. године п. н. е.). На основу макроморфологије, биљке су биле подељене на траве, полужбунове, жбунове и дрвеће. Оваква подела одговара и данашњој, најопштијој подели биљака на **зељасте** и **дрвенасте**. Савремени концепти поделе биљака, који се

развијају у оквиру екофизиологије, поред већ наведених карактеристика узимају и функционално објашњење адаптивног система сваке животне форме.

Зељасте биљке су врсте с доминантно примарном анатомском грађом стабла које је услед добре развијености паренхима, и у њему присутних хлоропласта, фотосинтетички активно и с мање чврстине у поређењу са стаблима дрвенастих врста. Одликују се различитом брзином раста и различитим стратегијама коришћења створених фотосинтата, што се одражава на одлике изданака и њихово трајање. Деле се на једногодишње (моноцикличне), двогодишње (дицикличне) и вишегодишње (полицикличне) (сл. 88).

Једногодишње зељасте биљке у току једне године заврше цео животни циклус, од семена до семена. Карактеришу се знатним уделом надземног дела у односу на укупну биомасу. Услед најчешће брзог развоја и раста, за кратак временски период производе знатну количину биомасе. На рачун већег броја формираних листова стварају велику количину асимилата које уграђују у плодове и семена. У литератури се наводи као пример сунцокрет, једногодишња биљка која произведе око 600 g суве масе. Поређења ради, младница вишегодишње букве произведе само 2,5 g суве биомасе у току вегетационе сезоне.

Унутар једногодишњих зељастих биљка разликују се врсте које за кратко време завршавају циклус онтогенетског развића, током повољног периода на станишту. Врсте с кратким животним циклусом, најчешће од неколико недеља су *ефемере*. Врсте чији животни циклус започиње доминантно током јесени су *јесење једногодишње*. Оне клијају у јесен или зиму, а цветају углавном крајем зиме, у неким случајевима и у рано

пролеће. Једногодишњим ефемерима припадају и *пролећне једногодишње* врсте. Њихов животни циклус одвија се током топлијих месеци. Типичне једногодишње ефемере су: мала жутица (*Alyssum minimum*), поточница (*Myosotis arenaria*), пољска љубичица (*Viola arvensis*), пролећна честославица (*Veronica verna*) и др.

Двогодишње зељасте биљке најчешће се одликују умереним интензитетом раста и њихов комплетан животни циклус траје две године. У првој години развоја двогодишње биљке веома сличне једногодишњим биљкама. По стратегији преживљавања врсте се разликују. Прво формирају моћну лисну розету и од почетка свог животног циклуса, нарочито током прве године развоја, створене органске материје резервишу у подземним метаморфозираним органима (ризоми, луковице, кртоле, коренови). Резервне органске материје овој групи биљака омогућавају да преживе неповољне климатске услове током зимског периода. Наступањем повољних климатских прилика, у рано пролеће, биљке захваљујући резервним материјама из претходне године настављају развој. Тада почиње синтеза нових једињења, која се најпре уграђују у новоформиране делове корена.

Формирањем надземних делова биљке и интензивном фотосинтезом стварају се услови за образовање цветова, а касније и плодова, након чега биљка завршава свој живот (сл. 88 б).

Вишегодишње зељасте биљке – перене (лат. *perennis*, трајан) су врсте које живе дуже од две године. Резервисање органских материја у подземним изданцима или метаморфозираним кореновима је интензивније током првих неколико година. Надземни и/или подземни вегетативни органи ових биљака опстају више сезона. У односу на ритам цветања и плодоношења деле се на: *монокарпне* и *поликарпне*. Вишегодишње *монокарпне* врсте цветају и доносе плод само једном у току животног циклуса. До цветања и доношења плода код ових врста може да прође дуг временски период. Примера ради, агаве у вегетативној фази буду чак и до 100 година, а након цветања и плодоношења биљка угине. Вишегодишње *поликарпне* врсте цветају и доносе плодове сваке године. Након плодоношења, надземни једногодишњи изданци изумиру (сл. 88 в, г).

Унутар вишегодишњих зељастих биљака издвајају се врсте које брзо завршавају животни циклус развића, током влажног периода.



Слика 88. Зељасте биљке: а. једногодишња, сунцокрет; б. двогодишња, шаргарепа; в. вишегодишња монокарпна, агава; г. вишегодишња поликарпна, ђурђевак (*Convallaria majalis*)

Ове врсте, *вишегодишње ефемере* или *ефемероиде*, сушу избегавају на рачун метаморфозираних подземних органа (корена и изданка) у којима складиште резерве воде. Услед неповољних спољашњих услова, неке од врста прекидају развој и настављају га с наступањем влажног периода у било које доба године. Таква је, на пример, ливадарка живородна (*Poa bulbosa* var. *vivipara*). Насупрот њима (врстама, које због неповољних услова прекидају свој развој), већину типичних вишегодишњих ефемера чине врсте чији се развој одвија само једанпут током године. Такве су на пример врсте из родова *Allium*, *Crocus*, *Ornithogalum*, *Scilla* и др., које свој животни циклус развића реализују веома брзо и то у повољном пролећном или јесењем периоду (сл. 89).

Дрвенасте биљке су вишегодишње врсте са стаблом које секундарно дебља и на различитој висини од површине земље се грана. На основу развијености надземног дела (пре свега стабла) и различитих стратегија прилагођавања климатским зонама које настајују, деле се на дрвеће, жбунове и полужбунове.

Дрвећем називамо вишегодишње врсте секундарне грађе стабла које се на

одређеној висини грана на начин који је за врсту специфичан, образујући различито развијену круну специфичне „архитектуре“. Ово је најкрупнија животна форма биљака, стабла су им веома висока и великог обима. Захваљујући спором расту и начину стварања, као и искоришћавања органских материја, имају дуговечно трајање. Углавном су им добро развијени проводно и механичко ткиво. Понекад, на почетку развоја, младице дрвећа морфолошки су сличне зељастим биљкама (сл. 90).

Типичном дрвећу припадају листопадне врсте и четинари. Код оба типа обим стабла се увећава на рачун секундарног дебљања, а њиховој чврстини доприноси лигнификација ткива и ксилем. Све ово обезбеђује образовање моћне круне с великим бројем листова. Листопадним врстама припадају дуговечне (вишегодишње) дрвенасте цветнице углавном крупних листова који у умереном климатском подручју опадају крајем вегетационог периода. У тропским и суптропским областима процес образовања нових листова и опадања старих је сукцесиван, нема изражене смене годишњих доба, те су биљке вечнозелене. За тип че-



Слика 89. Ефемерне биљке: једногодишње а. пролећна честославица; б. пољска љубицића; вишегодишње в. шафран (*Crocus* sp.); г. никсица (*Scilla bifolia*)

тинара карактеристично је да су листови у облику иглица (четина) или љуспица. Код већине четинарских врста листови опадају након неколико година (3–10), уз стално стварање нових, тако да су биљке увек с листовима. Овакве врсте назване су *вечнозеленим* или *трајнозеленим*. Термин „зимзелена“ врста није довољно прецизан јер упућује да су биљке само зими зелене. Постоје и неке врсте четинара код којих листови опадају на крају сваког вегетационог периода (нпр. европски ариш, *Larix europaea*).

Жбунови су вишегодишње биљке са одрвеним надземним деловима код којих гранање почиње скоро од саме земље, тако да стабло није јасно изражено. Врсте с формом жбуна формирају већи број грана сличне величине с просечном висином до 3 м



а.

(нпр. форзиција, *Forsythia sp.*; јоргован; шимширика, *Berberis vulgaris*) (сл. 90 б).

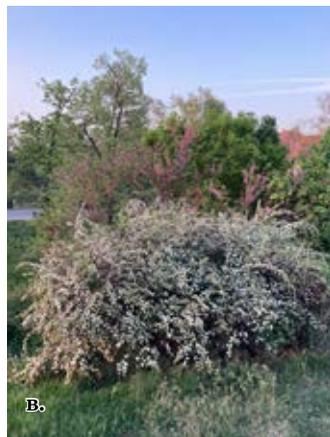
Полужбунови се обликом и карактеристикама органа налазе између форме жбунова и вишегодишњих зељастих биљака. Само доњи делови стабла су одрвенили и из њих се сваке године у пролеће образују нови једногодишњи зељasti изданци. Они крајем јесени губе функцију и опадају. Полужбунасте врсте преживљавају на рачун подземних органа и одрвенилих, слабо развијених надземних делова стабла (нпр. лаванда, *Lavandula sp.*; пелин, *Artemisia sp.*; мајкина душица, *Thymus serpyllum*) (сл. 90 г).

Обим продукције биомасе и усмеравање органских материја ради развоја појединих органа показују се пресудни за формирање стабала и листова необичних димензија и облика. Леп пример су вишегодишње дрвенасте врсте са стаблима *флашолоког облика* и врсте типа *палми*. Специфичност типа палми је да се прилично високо стабло не грана, нема типичног секундарног дебљања и на врху формира розету крупних, различито дељених листова. Од основа опалих листова формира се одлична заштита стабла (сл. 91).

Слика 90. Дрвенасте биљке: а. тип лишћара; б. тип четинара; в. жбун; г. полужбун



б.



в.



г.

Лијане (пузавице, пењачице) посебна су животна форма зељастих и дрвенастих биљака. Одликују се дугим, танким стаблом с мало механичких елемената, које је способно да се савија и пење по подлози која је најчешће друга биљка или неки објекат (нпр. зид, стена). Способност увијања нарочито је изражена код врста које имају дуге интернодије. Значајну улогу у прихватању за подлогу имају емергенце, адвентивни коренови, метаморфозе бочних изданака у виду кукица и рашљика (гранатих или негранатих). Доминантно су присутне у тропским шумама, мада, могу се наћи и у другим шумским екосистемима. Карактерише их присуство веома дугих трахеја, широког лумена. Најпознатије лијане које се срећу у нашој флори су бршљан, павит (*Clematis vitalba*), тетивка (*Smilax aspera*), балканска диоскореја (*Dioscorea balcanica*) (сл. 92 а).

Епифитне биљке су посебна животна форма биљака учвршћених на стаблу или листовима других биљака (сл. 92). У флори Србије најчешће епифитне врсте су маховине. Епифитне врсте најчешће расту у тропским шумама. Веома често су настањене на лишћу дрвећа и такве врсте називају се *епифиле*. Епифите немају контакт са земљиштем, аутотрофни су организми, често развијају ваздушне ко-

ренове са специфичним површинским ткивом (*velamen radicum*) које има улогу у упијању воде с минералним материјама, а може обављати и функцију фотосинтезе. Епифитне врсте доводе до редукције процеса фотосинтезе и транспирације биљке домаћина.

ТРАЈАЊЕ ЖИВОТА И ВЕЛИЧИНА БИЉАКА

У онтогенетском развоју свака биљка пролази кроз неколико етапа развоја, чије трајање зависи од бројних егзогених и ендогених фактора. Ефемерне врсте свој развој реализују у кратком временском периоду, и створене органске материје уграђују у семе и плод. Уопштено, знатно мањих су димензија у поређењу с двогодишњим и вишегодишњим зељастим врстама, чија је стратегија развоја да део органских материја користе за изградњу вишегодишњег вегетативног тела, а део за формирање семена и плода. Најмања међу зељастим биљкама је водена сочивица (*Lemna minor*) из породице (*Lemnaceae*), велика тек неколико милиметара.

Дрвенасте биљке достижу знатне размере, од неколико метара до око 150 метара. Импозантни су наводи о дужини живота појединих врста. Старост драцене (*Dracena*



Слика 91. Дрвенасте биљке: а. тип палми; б. флашолика форма



Слика 92. Лијане и епифитне биљке: а. бршљан; б. епифите

draco) са острва Тенерифа, која је страдала у олуји 1868. године, била је процењена на око 6000 година. На истом острву сада најстарији живи примерак ове врсте је старости око 400 година. У старијој литератури, за поједине дугоживеће врсте могу се наћи различити подаци о висини биљака и њиховој старости. Савремени системи бележења података пружају прецизније и поузданије вредности о димензијама и старости рецент-

них дрвенастих врста. У нашим климатским условима као врсте с највећом старашћу наводе се тиса (*Taxus baccata*) (3000 г.), смрча (*Picea* sp.) (1200 г.), маслина (*Olea europaea*) (700 г.) и топола (500 г.).

Највише вредности висине биљке (m), обима стабла (m) и старости (година) дрвенастих врста семеница (<https://www.monumentaltrees.com/>)



Врста	Висина	Локација	Година мерења
<i>Sequoia sempervirens</i>	115,72	Америка	2012
<i>Cupressus rushforthii</i>	102,30	Кина	2023
<i>Eucalyptus regnans</i>	100,50	Аустралија	2019
<i>Picea sitchensis</i>	100,20	Америка	2021
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	99,70	Америка	2012
<i>Shorea fagueticana</i>	97,58	Малезија	2019
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	95,80	Америка	2013
<i>Eucalyptus globulus</i>	90,70	Аустралија	2005
<i>Eucalyptus viminalis</i>	89	Аустралија	2019
<i>Dinizia excelsa</i>	88	Бразил	2019
Обим стабла			
<i>Ceiba pentandra</i>	>30	Бразил	2020
<i>Adansonia digitata</i>	>30	Ј. Африка	2021
<i>Ficus albipila</i>	>30	Индонезија	2023
<i>Taxodium mucronatum</i>	>30	Мексико	2005
<i>Ficus benjamina</i>	>30	Филипини	2021
<i>Adansonia grandidieri</i>	28,82	Мадагаскар	2021
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	27,80	Америка	-
<i>Sequoia sempervirens</i>	27,74	Америка	2021
<i>Platanus orientalis</i>	≈27	Грузија	2016
<i>Ficus macrophylla</i>	>25	Аустралија	2021
Старост			
<i>Pinus longaeva</i>	5024 ± 100	Америка	2016
<i>Ginkgo biloba</i>	4024 ± 500	Кина	2021
<i>Taxus baccata</i>	4024 ± 100	Турска	2018
<i>Olea europaea</i>	4024 ± 1000	Грчка	2016
<i>Cupressus sempervirens</i>	4024 ± 100	Иран	2016
<i>Fitzroya cupressoides</i>	3024	Чиле	2017
<i>Caririana legalis</i>	3024 ± 90	Бразил	2020
<i>Castanea sativa</i>	3024 ± 500	Италија	2017
<i>Juniperus occidentalis</i>	3024 ± 300	Америка	2016
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	3024 ± 500	Америка	2011

ВЕГЕТАТИВНИ ОРГАНИ

Вегетативни органи васкуларних биљака су корен и изданак (стабло и лист) и њихове метаморфозе. Биљне органе изграђују различита ткива која имају одређене функције. Сваки орган има одговарајућу, основну (специјализовану) функцију, али упоредо с њом и једну или више допунских функција. Сваки орган прилагођен је пре свега функцији коју врши, а осим тога и условима средине у којима биљка живи. Спољашња средина има велики утицај на вегетативне органе јер су то органи који служе одржавању организма у најразличитијим еколошким условима и због тога морају бити адаптивни.

С обзиром на правац раста органи могу бити са ортотропном и плагитропном оријентацијом. Органи са ортотропном оријентацијом расту у правцу силе Земљине теже. Овакав правац раста имају осовински органи (главни корен, осовина изданка). Главни корен има позитивно геотропан раст (у правцу деловања силе Земљине теже), док главна изданкова осовина расте негатив-

но геотропно (наспрот правцу деловања силе Земљине теже). Органи с плагитропном оријентацијом расту управно на правац Земљине теже или косо у односу на њега. Овакав правац раста имају листови, бочни изданци и бочни коренови.

КЛИЦА И КЛИЈАЊЕ

Зачетак нове јединке код семеница налази се у семену. Почетни стадијуми развоја нове јединке одвијају се кроз бројне развојне фазе ембриона, тј. процес клијања. Клијање семена, у највећем броју случајева, дешава се након процеса мировања. Семе упија воду из околне средине, након чега следи процес бубрења (хидратације). Наиме, током процеса развоја ембриона дешава се низ физиолошко-биохемијских процеса и промена на анатомском и морфолошком нивоу, који воде формирању младе биљке (клијанца). Клица је хетеротрофни развојни стадијум са зачетим основним биљним органима који континуираним процесом диференцијације прелазе у аутотрофну јединку, тј. биљку која има способност фотосинтезе. Сви делови клице су у почетку грађени од творног ткива, чије се ћелије деле и диференцирају.



Слика 93. Клицини листићи.
а. голосеменице (бор, *Pinus halepensis*); б. дикотиле (храст, *Quercus robur*)



Слика 94. Развој клице пасуља (*Phaseolus vulgaris*): а. почетак развоја клице; б. клијанац

Код већине биљака при развоју клице морфолошки су јасно уочљиви: клицин пупољчић (*plumula*), клицино стабаоце (*cauliculus*), клицин коренак (*radicula*) и котиледони (*cotyledones*) (сл. 93, 94, 95). Котиледони су први листови које развија клица, због чега се још називају и клицини листићи. Котиледони имају улогу у обезбеђивању хранљивих материја које клица користи у процесу развоја. Могу бити танки, пљоснати или набубрели, овалног облика и с мало сличности у изгледу с правим листовима. Образовањем правих листова, котиледони се смежуравају и опадају. Изузетак су поједине биљне врсте код којих се котиледони развијају у форми правих листова и остају на биљци дужи временски период. У развоју клице семеница постоје знатне разлике у броју клициних листића. Код голосеменица број клициних листића може бити од 2 до 15. Скривеносеменице су на основу броја клициних листића подељене на дикотиле (2) и монокотиле (1).

Код **дикотила** се формирају два клицина листића, чија величина зависи од тога да ли су у семену присутна посебна ткива за резервисање хранљивих материја (ендосперм

или перисперм) (сл. 94). У котиледонима се налазе резервне хранљиве материје неопходне за прве фазе развоја клице, те су котиледони углавном волуминозни. Клицин пупољчић представља вегетативну купу клициног изданка с лисним примордијама, из којег ће се развити стабло с листовима. Испод пупољчића развијају се листићи пупољчића. Издужена осовина испод пупољчића на којој се формирају котиледони представља клицино стабаоце. Место на којем су котиледони причвршћени за стабаоце је чвор (*nodus*). Део стабаоца изнад, од чвора до првог листића пупољчића означен је као надкотилни део (*epycotylus*), а део стабаоцета испод, од чвора до врата коренка поткотилни део (*hypocotylus*). Хипокотил преко сужења, врата клициног коренчића или кореновог врата, прелази у коренак из којег се развија прави корен.

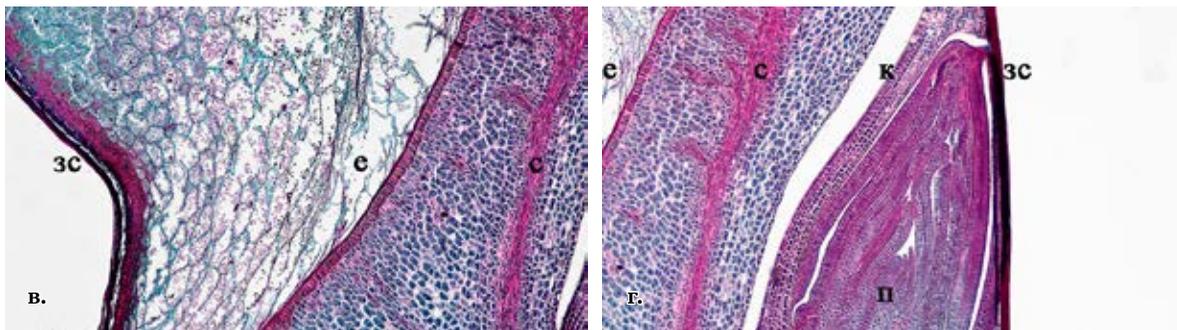
Развој клице **монокотиледоних** биљака је разноврстан, код фамилије трава врло специјализован (сл. 95). Клица је позиционирана уз зид семена, наслоњена на хранљиво ткиво (ендосперм) које испуњава унутрашњост семена. Дакле, резервне материје неопходне за процес клијања налазе се у ткиву које је

изван клице. Као и код дикотила, у развоју клице морфолошки се издвајају пупољчић, стабаоце, коренак и, за разлику од дикотила, један котиледон. Пупољчић чине вегетативна купа изданка с лисним примордијама. Стабаоце је осовина без јасно уочљивог епикотила и с врло скраћеним хипокотилом на којем се формира само један котиледон метаморфозирани у различите делове. Мањи део котиледона формира **колеоптил** (*coleoptilis*), заштитни омотач пупољчића, док се већи део диференцира у **штитић** (*scutellum*) који током процеса клијања једини остаје унутар семена. У почетним фазама развоја клице штитић надраста пупољчић и у директном је контакту с хранљивим ткивом (сл. 95 в). Слој ћелија штитића који належе на хранљиво ткиво има издужене ћелије (налик палисадним), чији излучени хормони акти-

вирају ензиме за разлагање скроба у ткиву ендосперма. Улога штитића је и да апсорбује и проводи хранљиве материје из ендосперма до осталих делова клице који су у развоју. Преостали део котиледона који спаја колеоптил и штитић сраста с хипокотилом градећи **мезокотил**. Испод мезокотила формира се клицин коренак одговоран за формирање главног корена. Базални део коренка обавијен је заштитном овојницом (*coleorrhiza*) која представља део метаморфозираниог котиледона. Из коренка клице настаје прави корен који је код монокотила слабо развијен. Функцију у апсорпцији и провођењу преузима већи број адвентивних коренова зачетих у мезокотилу. У многих трава, на клици, супротно од штитића развија се мали израштај, епибласт (*epiblastus*), кога многи морфолози сматрају хомоло-



Слика 95. Развој клице кукуруза: а. почетак развоја клице; б. клијанац; в. и г. уздужни пресек плода кукуруза, пупољчић обавијен колеоптилом и диференцираним скутелумом и делимично разложено ткиво ендосперма у зони контакта са скутелумом. ендосперм (е), скутелум (с), колеоптил (к), пупољчић (п), зид семена (зс)



гим с другим котиледоном (рудиментални котиледон).

Када се у процесу клијања котиледони износе изнад површине земље, тзв. **епигеично** клијање (сунцокрет, пасуљ), семењача најчешће отпада. Овакви котиледони могу вршити фотосинтезу све до појаве првих листова, када се смежурају и отпадају. Код неких биљака са епигеичним клијањем котиледони остају целог живота и врше фотосинтезу. Пример је украсна врста *Streptocarpus polyanthus* код које се не образује право асимилационо лишће, већ се један котиледон моћно развија у лист који врши фотосинтезу у току читавог живота биљке. Уколико током развоја клице котиледони остају у земљи, клијање је **хипогеично** (кукуруз, пшеница). Код оваквих семена семењача се дуже задржава ради заштите котиледона.

КОРЕН

Морфологија корена

Корен (лат. *radix*) је вегетативни биљни орган неограниченог раста, помоћу кога се биљка причвршћава за подлогу. Веома важна функција корена је и усвајање воде и у њој растворених минералних материја из под-



Слика 96. Клијање семена првеног чкаља (*Carduus nutans*) и постанак главног корена

логе. Корен у својим паренхимским ћелијама врши и резервисање хранљивих материја, при чему су неки типови коренова посебно морфолошки и анатомски прилагођени за ову функцију. Настанак корена представља адаптацију биљака на услове живота на копну. Код водених биљака је слабо развијен или потпуно недостаје, јер оне воду могу усвајати преко површинских ткива. Коренови се по пореклу деле на главни и адвентивне коренове.

Главни корен настаје из коренка клице (сл. 96). Када семе у повољним условима проклија, из њега прво избија коренак који расте у правцу деловања силе Земљине теже (позитивно геотропно). На врху коренка налази се апикално меристемско ткиво, вегетативна купа корена, чијим деобама ћелија се коренак, а касније и корен, издужује. Главни корен има неограничен раст и може да се грана.

Адвентивни коренови не воде порекло од коренка клице (сл. 97). Могу да се формирају из стабла, листова или метаморфозираних изданака. Код монокотила овај тип коренова доминира јер главни корен рано престаје с растом, па се доминантно из мезокотила клице, али и из дела стабла ближе површини земљишта развијају адвентивни коренови, који се даље гранају. Функција коју обављају је иста као и код осталих типова корена, али се њихова анатомска грађа унеколико разликује. Адвентивни коренови формирани из доњих нођа стабла имају улогу у давању потпоре, те је распоред ткива другачији у односу на типичну грађу корена, који имају доминантну улогу у упијању и провођењу воде и минералних материја. Способност биљке да формира адвентивне коренове је кључна у вегетативном размножавању. Размножавање путем резница, приликом ожиљавања младих гранчица, типичан је пример иницирања стварања адвентивних коренова.



Слика 97. Адвентивни коренови: а. из стабла кукуруза; б. из стабла (*Pandanus utilis*)

Бочни коренови настају на главном и адвентивном корену, њиховим гранањем (сл. 98). На главном корену формирају се непосредно изнад зоне коренских длака и постављени су под одређеним углом у односу на главну осовину корена. Њихово образовање је ендогено, зачињањем нових вегетативних купа у централном цилиндру корена. Раст бочних коренова је такође неограничен, а њихова анатомска грађа истоветна анатомској грађи главног корена. На сваком бочном корену могу даље да се формирају нови боч-

ни коренови, чиме настаје сложен коренов систем.

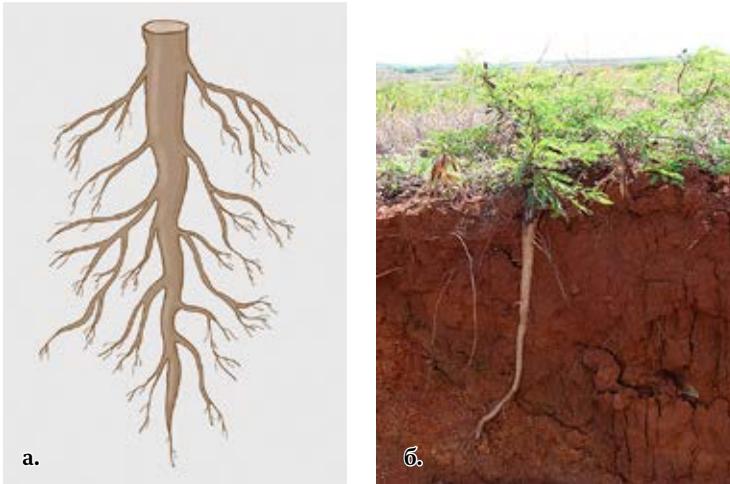
Типови коренових система

Коренови граде густу мрежу у подлози, могу да продиру до великих дубина и да заузимају велику површину. Запремина корена далеко премашује запремину надземног дела биљке. Сви коренови једне биљке чине њен *коренов систем*. Постоје два типа кореновог система, осовински и жиличаст.

Осовински коренов систем имају дикотиледоне биљке и голосеменице. Карактерише га доминантан, добро развијен главни корен, с кога полазе бочни коренови (сл. 99). Овакав коренов систем је обично веома снажан и може да продире дубоко у подлогу. *Жиличаст коренов систем* јавља се најчешће код монокотиледоних биљака, ређе код дикотиледоних. Код њега главни корен није посебно развијен, а доминира велики број адвентивних коренова, који су врло танки, често густо распоређени, и граде жиличасту структуру (сл. 100). Управо због овакве морфологије, они биљку чврсто везују за подлогу. Такве биљке добро повезују растресито тло, те се често наменски саде ради његовог учвршћивања.



Слика 98. Главни корен и бочни коренови (фам. Asteraceae)



Слика 99. а. Осовински коренов систем; б. осовински коренов систем беле мимозе (*Leucaena leucocephala*)

Свакако да на морфологију корена утичу и карактеристике подлоге, њена чврстоћа, састав, растреситост, влажност, аерисаност, као и бројни климатски фактори. Коренови биљака које живе на истом станишту неће бити исте дужине нити положаја у подлози, чиме се избегава међусобна конкуренција биљака за воду. С друге стране, различите врсте биљака могу развити сличан начин адаптација кореновог система ради што ефикаснијег усвајања воде (сл. 101). **Дубински** коренови системи продиру до великих дубина у подлози, чиме биљци омогућавају да се снабде водом из подземних извора. Дубина до које доспевају, односно дужина неких коренова сеже чак и преко 50 m (биљке сушних

станишта и пустињске биљке, нпр. кактуси). **Површински** коренови системи су најгушће распоређени одмах испод површине подлоге и неретко заузимају велики простор. Овакав тип кореновог система чест је код биљака сушних станишта на којима су падавине ретке или вода брзо понире кроз порозну подлогу, чиме се постиже брзо усвајање кратко доступне воде (нпр. пустињске биљке на песковитим стаништима). Јављају се и код биљака које расту на чврстим, глиненим или каменитим подлогама, које текстуром не дозвољавају продирање корена у дубље слојеве. Коренов систем може бити **интензиван**, када је у одређеној запремини присутан велики број тањих коренова који граде густу



Слика 100. а. жиличаст коренов систем; б. жиличаст коренов систем код трава



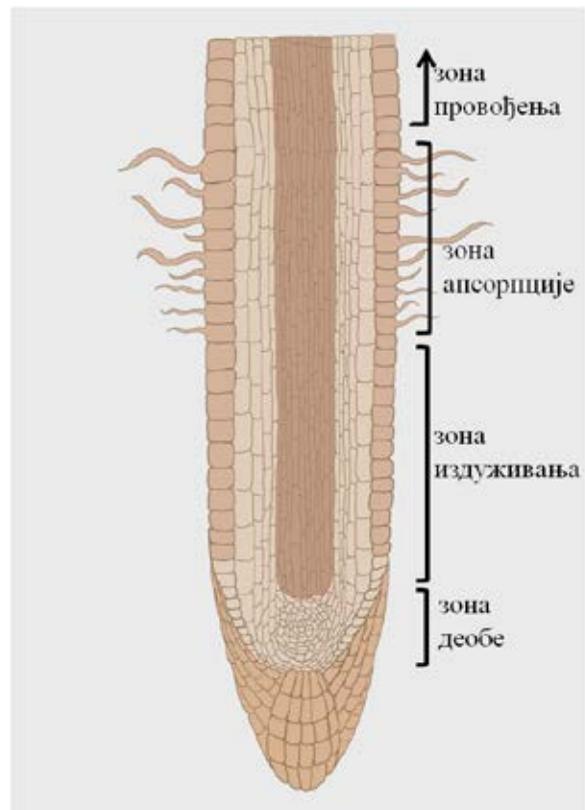
Слика 101. Типови коренових система: а. површински; б. интензиван; в. екстензиван

мрежу, или *екстензиван*, када се јавља мањи број задебљалих коренова.

Корен нема исту грађу нити функцију целом дужином, односно анатомија и морфологија корена се разликују почевши од његовог врха, вегетативне купе корена која је одговорна за његов непрекидни раст, затим делова који служе за апсорпцију и провођење воде, па до задебљалог, одрвенелог дела корена. Заправо, дуж корена се смењују четири зоне, које постепено прелазе једна у другу: зона деобе и раста ћелија, зона издуживања, зона апсорпције и зона провођења (сл. 102).

Зона деобе и раста је део корена у ком се дешавају деобе ћелија, захваљујући којима корен расте. Његов раст се одвија само захваљујући вршном делу, који је дугачак свега неколико милиметара. Обухвата вегетативну купу на врху корена – апикално меристемско ткиво и три меристемске зоне: дерматоген, периблем и плером (деталји грађе вегетативне купе корена дати су у поглављу о меристемским ткивима). Ћелије у овој зони се активно деле, изодијаметричног су облика, имају крупна једра и ситне вакуоле. Захваљујући овим деобама корен расте у дужину и има неограничен раст. На врху вегетативне купе је коренова капа која штити меристем-

ске ћелије од механичких повреда приликом пробијања корена кроз подлогу. Ћелије коренове капе продукују слуз, чија је функција да олакшава продирање корена кроз подлогу и смањује трење између ћелија корена и честица подлоге. Поједине ћелије коренске капе се



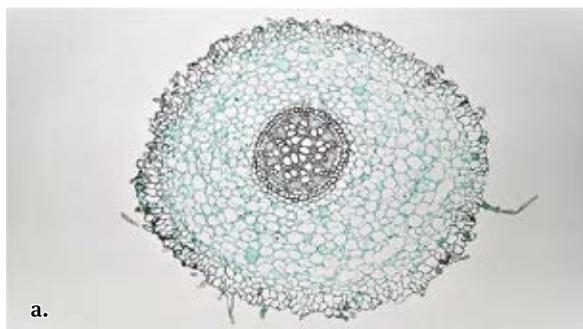
Слика 102. Зоне корена

приликом продирања корена кроз земљиште откидају, опадају. По свом хемијском саставу слуз садржи највише гликопротеине и пектинске материје, а у мањој мери друге угљене хидрате и протеине. Овакав састав слузи погодује и развоју бактерија и других микроорганизама који с кореном ступају у специфичну симбиозу, градећи микробиом корена у ризосфери.

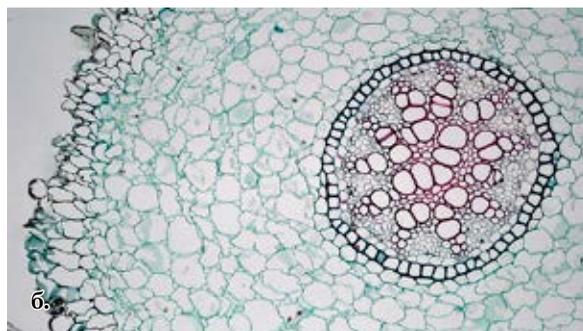
Постепено, ова зона прелази у *зону издуживања*, у којој се наставља раст и долази до издуживања ћелија насталих у зони деобе, чиме се повећава и дужина корена. Након тога следи и њихова диференцијација у ћелије трајних ткива корена. На зону издуживања, која је врло кратка, надовезује се *зона апсорпције*. Као што и само име упућује, у овом делу корена дешава се процес апсорпције воде и минералних материја из подлоге, али и њихов транспорт до проводног ткива. Свакако да ова важна функција може да се обавља тек када су ћелије ризодермиса, примарне коре и централног цилиндра, од-

носно проводних елемената, потпуно диференциране. Корен у овој зони има примарну анатомску грађу. Ћелије ризодермиса формирају коренске длаке, које у великој мери повећавају апсорпциону површину корена и додатно причвршћују биљку за подлогу.

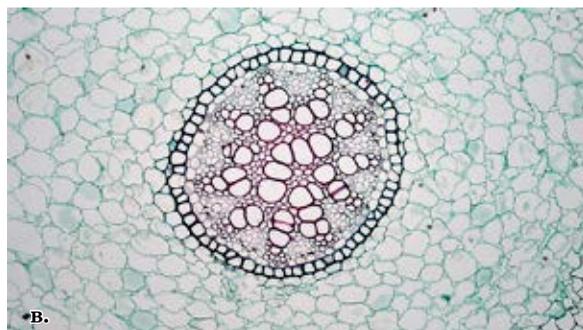
Следи *зона провођења*, чија је основна функција да воду која је апсорбована у зони апсорпције проводи нагоре, ка старијим деловима корена, односно ка надземном делу биљке. У млађим деловима зоне провођења долази до формирања бочних коренова, ризодермис опада, а на површини корена се налази егзодермис са задебљалим ћелијским зидовима. Касније, у старијим деловима корена, у овој зони почиње и секундарно деблање и раст у ширину, односно корен добија секундарну грађу. Овим делом корен више не може активно усвајати воду, већ му је улога, осим провођења воде, првенствено у причвршћивању биљке за подлогу и резервисању хранљивих материја.



а.



б.



•в.

Слика 103. Примарна грађа корена љиљана (*Lilium* sp.): а. цео пресек; б. детаљ грађе; в. централни цилиндар с радијалним полиархним проводним снопићем

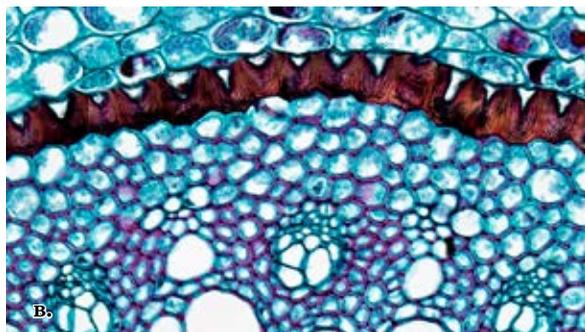
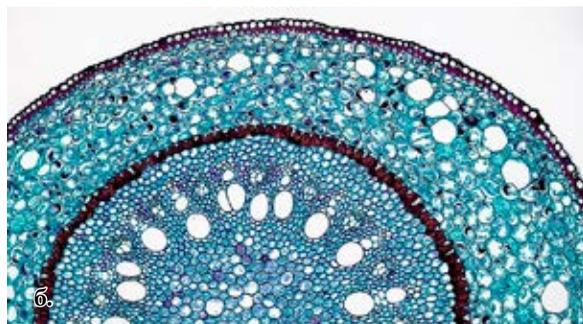
Примарна грађа корена

Примарну грађу имају млади коренови, у делу који припада зони апсорпције и делимично зони провођења. У корену примарне грађе разликују се три основне хистолошке целине – ризодермис (епидермис корена), примарна кора и централни цилиндар (сл. 103, 104). Сва ткива примарне грађе корена воде порекло од примарног апикалног меристема – вегетативне купе корена. Од површинског слоја, дерматогена, настаће ризодермис, од периблема ће се формирати ћелије примарне коре, а плером ће дати ткива централног цилиндра.

Ризодермис је једнослојно покорично ткиво, специјализовано за апсорпцију воде и минералних материја, које настаје деобама ћелија дерматогена. Ћелије ризодермиса су танких зидова и немају заштиту у виду кутикуле. Неке ћелије формирају коренске длаке, чиме се постиже већа апсорпциона површина корена и интензивира усвајање воде. Оваква

грађа ћелија омогућава олакшан улазак воде у корен. Грађа ризодермиса је детаљно описана у поглављу Систем покоричних ткива.

Испод ризодермиса налази се *примарна кора* корена, која настаје деобама основног меристема вегетативне купе. Састоји се из три дела: егзодермиса, мезодермиса и ендодермиса. *Егзодермис* се налази испод ризодермиса и чини га неколико слојева густо збијених ћелија насталих периклиним деобама. Оне имају задебљале целулозне зидове, некада прожете лигнином, суберином или кутином. Код неких биљака ћелије егзодермиса су са задебљалим радијалним и унутрашњим тангенцијалним зидовима (Каспаријева задебљања). Када ћелије ризодермиса изгубе своју функцију апсорпције, оштете се или отпадно, ћелије егзодермиса избијају на површину и врше заштитну улогу попут покоричног ткива захваљујући задебљавању њихових ћелијских зидова. Код коренова монокотила зидови ћелија овог дела коре могу бити и знатно склерификовани.



Слика 104. Примарна грађа корена *Smilax* sp.: а. цео пресек; б. детаљ грађе, централни цилиндар с полиархним радијалним проводним снопићем; в. ендодермис, ћелије с Каспаријевим задебљањима

Највећи део примарне коре чини *мезодермис*, грађен из паренхимских ћелија. Функција му је провођење воде у радијалном правцу, од ризодермиса на површини ка проводном ткиву у централном делу корена, те се овај паренхим означава као проводни паренхим. Поред тога, паренхимске ћелије служе и за резервисање хранљивих материја, у првом реду скроба, а могу да садрже и кристале, као и друге материје. Уколико корен расте у средини сиромашној кисеоником, долази до стварања аеренхима.

Последњи слој примарне коре је *ендодермис*, који чине два типа ћелија. Ћелије с Каспаријевим задебљањима (добиле име по ботаничару који се звао *Johann Robert Caspary*, 1818–1887) имају задебљале зидове прожете суберином или лигнином. Обично задебљавају радијални и унутрашњи зидови, па ћелије имају облик латиничног слова „U“. Ове ћелије су међусобно збијене и не дозвољавају пролаз воде апопластним путем. Налазе се изнад флоемског дела проводног снопића. Док зидови нису у потпуности задебљали, кроз ове ћелије може да пролази вода. Међутим, код већине биљака, ове ћелије када су потпуно диференциране постају непропусне за воду, те се она усмерава ка другом типу ћелија, ћелијама пропусницама. Ћелије пропуснице су танкозидне и налазе се изнад ксилемског дела снопића. Овакав распоред специфично грађених ћелија ендодермиса не дозвољава слободан и хаотичан, већ усмерен проток воде ка централном цилиндру корена.

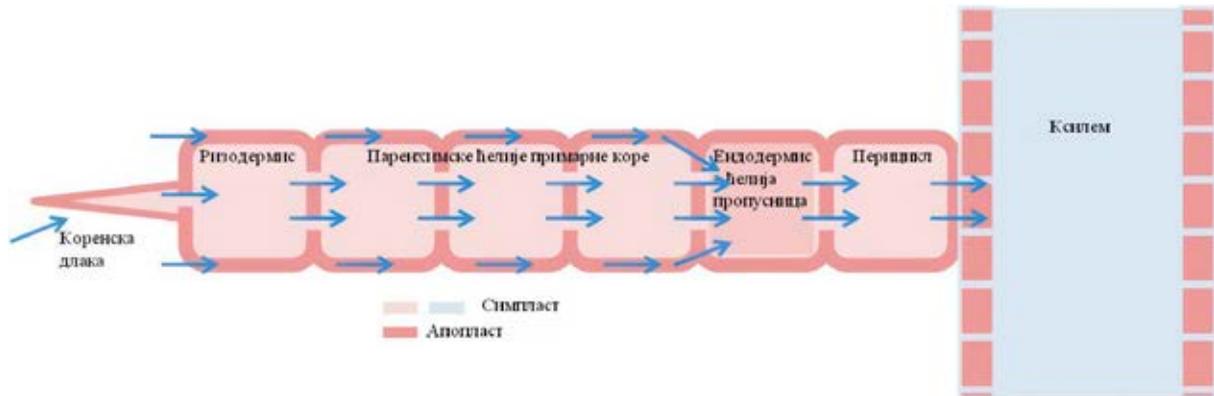
Централни део корена примарне грађе заузима *централни цилиндар*, у коме доминира проводно ткиво. За корен је карактеристично присуство једног, централно постављеног радијалног проводног снопића. У њему се по радијусима смењују плоче ксилема и флоема, при чему је број плоча код дикотила мањи него код монокотила. Пло-

че ксилема се у централном делу спајају, док је флоем постављен периферно, утиснут између плоча ксилема. Између ксилема и флоема присутне су слабо диференциране паренхимске ћелије.

Проводни снопић окружен је слојем ћелија који се назива *перицикл*. Перицикл је најчешће једнослојан, мада може да има два, три или више слојева. Чине га ћелије паренхиматичног типа, танких зидова, чија је главна специфичност то што могу да се диференцирају и поприме меристемски карактер. Перицикл може бити и вишеслојан, код неких адвентивних коренова грађен из ћелија са склерификованим зидовима. Управо захваљујући њима, централни цилиндар, тачније перицикл је и место одакле почињу да се формирају бочни коренови, али и место зачетка секундарног дебљања. Диференцирањем ћелија перицикла у кореновима дикотила и четинара настају секундарни, бочни меристеми, секундарни камбијум и фелоген, који су одговорни за секундарно дебљање корена.

Усвајање воде и радијални транспорт

Вода и у њој растворене минералне материје улазе у корен преко ризодермиса (сл. 105). Вода кроз биљне органе може да се креће на два начина. *Симпластно*, што значи да пролази кроз цитоплазму ћелија и њихове мембране, преко плазмодезми, контролисаним, активним процесом. Вода пролази од ћелије до ћелије процесом осмозе, кроз мембране, из ћелије где је њена концентрација виша, ка ћелији у којој је њена концентрација нижа. Други начин је да се креће слободним кретањем, *апопластно*, кроз ћелијске зидове или између ћелија, кроз интерцелуларе. Усвајање минералних материја из воде може да се врши низ градијент концентрације (када је концентрација материја виша у супстрату него у корену), те се усвајање де-



Слика 105. Усвајање воде ризодермисом и радијални транспорт апопластним и симпластним путем до ксилема корена

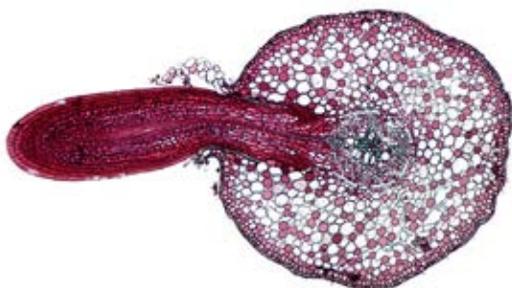
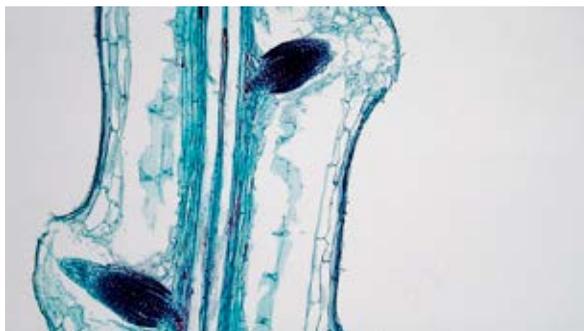
шава једноставним процесом дифузије. Други случај је када се усвајање минералних материја дешава насупрот градијенту концентрације (када је концентрација материја виша у корену него у супстрату), што захтева усвајање активним транспортом, уз утршак енергије. Користећи оба пута транспорта, апопластни и симпластни, вода с минералним материјама пролази кроз примарну кору и стиже до ендодермиса. Захваљујући специфичном распореду ћелија са задебљалим и незадебљалим зидовима, у ендодермису се ток воде углавном усмерава ка ћелијама пропусницама. Ту сва вода улази у ћелије и наставља даље да се транспортује симпластним путем, преко перицикла, ка ксилему. Ендодермис истовремено спречава да се вода из ксилема врати у примарну кору. Из ксилема вода бива потиснута нагоре, ка надземним деловима биљке.

Често се дешава, нарочито услед растућег загађења тла, да корен усвоји у води растворену и извесну количину материја које су за биљку штетне, попут тешких метала. Пут воде унутар корена и присуство дебелозидних ћелија као баријера у великој мери спречава даљи транспорт штетних материја и њихово премештање у надземне делове биљке.

Прва оваква баријера су ћелије ендодермиса које имају задебљале зидове. Како се у овом делу корена вода и растворене материје и даље крећу и апопластно, следећа, озбиљнија баријера су ћелије ендодермиса. Примећено је код многих биљака да се тешки метали таложе управо на ћелијским зидовима ћелија примарне коре корена, чиме се биљка штити од штетног дејства тешких метала на надземне биљне органе.

Бочни коренови

Бочни (латерални) коренови се развијају на главном и адвентивном корену, у региону изнад зоне апсорпције, где почиње зона провођења, а коренске длаке већ опадају (сл. 106). Њихов раст одвија се у латералном правцу (плагиотропан положај), под одређеним углом у односу на главни корен, и по својој дужини и величини представљају главнину коренова у кореновом систему. Примарни бочни коренови настају на главној осовини корена, секундарни настају на примарним, терцијарни на секундарним, и тако даље. Крајњи коренови су већином кратки и називају се усисним кореновима и они апсорбују главну количину воде из тла. Бочни коренови се зачињу ендогено, у централном цилиндру корена примарне грађе, углавном од ћелија



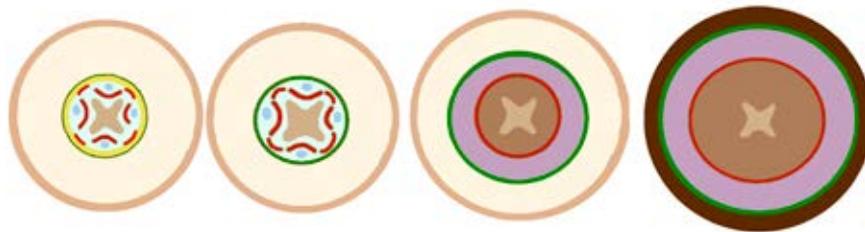
Слика 106. Формирање бочних коренова, развиће бочне вегетативне купе корена

перицикла изнад ксилемских трака. Ћелије перицикла се дедиференцирају, издужују у радијалном правцу и почињу интензивно да се деле периклиналним деобама, формирајући нову, бочну вегетативну купу корена. Она се растући пробија кроз примарну кору, раскида егзодермис и избија на површину корена. Захваљујући постанку у зони перицикла, бочни корен је директно повезан с проводним ткивом главне осовине, те се новонастали ксилем и флоем директно надовезују на њега.

Секундарна грађа корена

Секундарно дебљање корена јавља се код четинара и већине дикотила и подразумева раст корена у ширину, повећање његовог обима. Да би до њега дошло, морају се формирати два секундарна меристемска ткива – секундарни камбијум и фелоген. Оба су латерални меристеми и формирају се у виду континуираних цилиндара, на начин који се разликује од постанка истих ткива у стаблу.

Формирање секундарног камбијума дешава се захваљујући дедиференцијацији ћелија у централном цилиндру корена примарне грађе (сл. 107). Зачетак секундарног камбијума почиње дедиференцирањем паренхимских ћелија између флоема и ксилема радијалног проводног снопића (то могу бити и ћелије паренхима флоема). На овај начин се формира само део секундарног камбијалног прстена, фрагменти лучног облика, испод флоемских трака. Истовремено, долази и до дедиференцирања ћелија перицикла које се налазе изнад ксилемских делова снопића, од којих такође настају камбијалне ћелије. Спајањем дела секундарног камбијума насталог између флоема и ксилема и дела секундарног камбијума насталог изнад ксилема, настаје јединствен камбијални прстен. Он је у почетку таласастог облика, угнут испод флоемских, а издигнут изнад ксилемских трака, али се, услед различитог интезитета деобе ћелија у зони настанка, исправља и добија правилан кружни облик. Периклинал-



Слика 107. Формирање секундарног камбијума и фелогена у корену (светлосмеђа - примарни ксилем, плаво - примарни флоем, смеђа - секундарни ксилем, љубичасто - секундарни флоем, црвено - камбијум, зелено - фелоген, жуто - перицикл, беж - примарна кора, тамнобеж - ризодермис, тамносмеђа - перидермис)

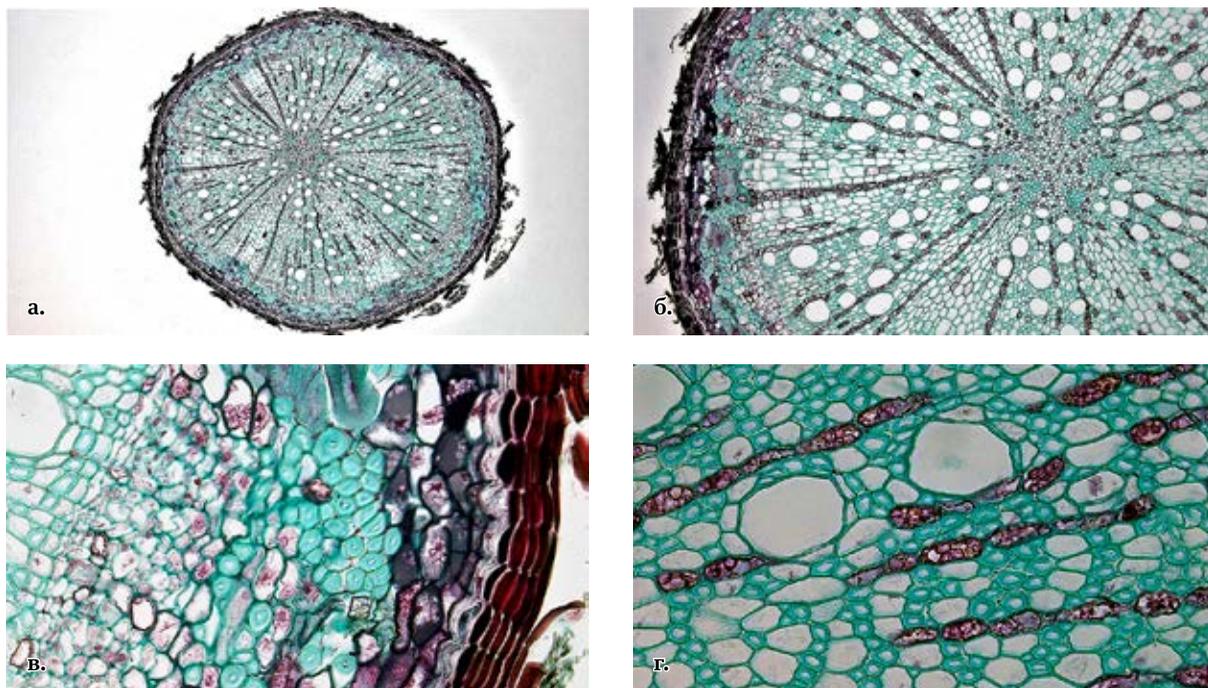
ним деобама камбијалних ћелија ка споља се формирају елементи секундарног флоема, а ка унутрашњости елементи секундарног ксилема. Антиклиналним деобама ових ћелија повећава се обим цилиндра секундарног камбијалног прстена, те прстен растом прати дебљање корена.

Формирање фелогена дешава се ендогено, дедиференцирањем ћелија перицикла, при чему фелоген настаје од спољашњих слојева нових меристемских ћелија. Ђелије фелогена се деле периклиналним деобама и ка споља дају плуту, а ка унутрашњости фелодерм. На тај начин настаје перидермис, секундарно покорично ткиво. Ђелије фелогена деле се такође и антиклиналним деобама, што води ка повећању обима цилиндра фелогена.

Захваљујући деобама ћелија секундарног камбијума и фелогена, дешава се раст корена у ширину, његово дебљање. Како се новонастала ткива умећу у грађу корена у централном делу, у региону централног цилиндра, својим растом врше притисак на ткива која се налазе споља, изнад њих. Сем тога, мртве ћелије плуте које се стварају у том региону, чине да ћелије изнад њих изгубе контакт с проводним ткивом које је централно постављено, и не добијају хранљиве материје. Све ове промене доводе до пуцања слојева примарне коре (егзодермиса, мезодермиса)

и ендодермиса), који опадају, а на површину избија секундарно покорично ткиво перидермис.

Перидермис је вишеслојан, има заштитну функцију и не садржи лентицеле (сл. 108). Испод перидермиса је *секундарни флоем* (секундарна кора), у чијем саставу се налазе флоем, механичка ткива (ликина влакна и склереиди) и паренхим. Следи *камбијални прстен*, чије се ћелије непрекидно деле и који ка унутрашњости корена продукује знатно више *секундарног ксилема*, а ка споља, у мањој мери, *секундарног флоема*. Паренхимске ћелије секундарног флоема и ксилема које прате проводне елементе представљају проводни паренхим и издужене су у аксијалном и радијалном правцу. Ове ћелије учествују у провођењу материја од корена ка надземним деловима биљке, и у обратном смеру (аксијални паренхим), као и у транспорту материја од ксилема ка флоему и од површинских ка централним деловима корена (радијални паренхим). Ђелије радијалног паренхима су поређане у правилним нивоима (зрацима), тзв. радијални или сржни зраци. Паренхимске ћелије проводног паренхима имају функцију и у складиштењу хранљивих материја, најчешће скроба. Годишњи прираштаји корена у ширину, години, у корену су слабо уочљиви. Централни део корена



Слика 108. Секундарна грађа корена храста: а. цео пресек; б. детаљ грађе; в. секундарни флоем; г. секундарни ксилем

заузима *примарни ксилем*, и то је једини део примарне грађе који се задржава у корену секундарне грађе.

Метаморфозе корена

Поред основне функције у причвршћивању биљке за подлогу и усвајању воде и минералних материја, корен може да обавља још низ различитих функција. Корен се мења и прилагођава новим, додатним функцијама морфолошки, анатомски и физиолошки, односно долази до метаморфозирања корена. Метаморфозирани, измењени коренови имају другачији изглед, структуру, грађу, а све у циљу што ефикаснијег обављања различитих функција.

Коренови за резервисање хранљивих материја

Сваки корен у паренхимским ћелијама може да резервише одређену количину ор-

ганских материја, најчешће угљених хидрата у виду скроба. Међутим, коренови могу бити посебно метаморфозирани и прилагођени функцији резервисања хранљивих материја у већој количини. Хранљиве материје се могу резервисати у ткивима осовине главног корена, али и бочних и/или адвентивних коренова. Складиште се углавном угљени хидрати, али и протеини, уља и минералне материје. На рачун њих касније се развијају надземни делови биљке, регенеришу се надземни вегетативни органи, дешава се цветање и слично.

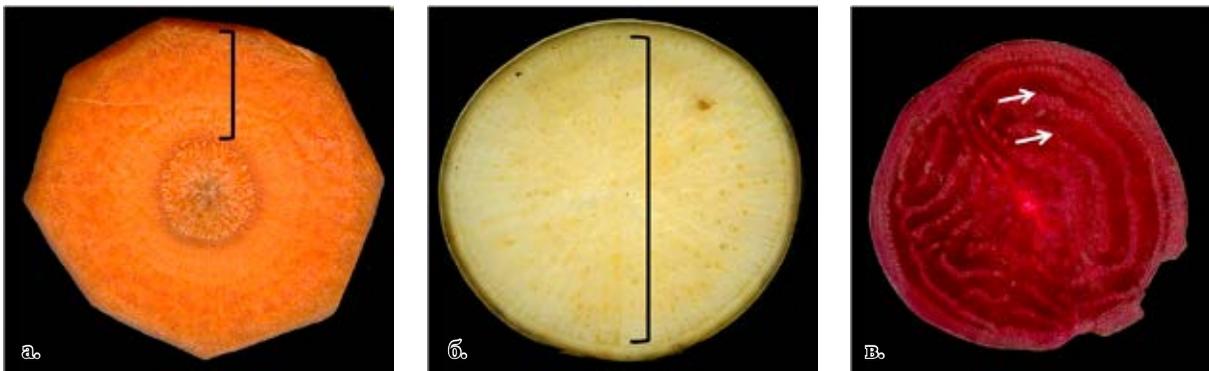
Уколико се материје нагомилавају у главном корену, он задебљава, разраста и настаје посебан тип корена – *репаст корен* или *репа* (сл. 109). Он се јавља само код дикотиледоних биљака, и то двогодишњих, које током прве године живота развијају вегетативне органе (розета листова, скраћено стабло и репаст корен), а следеће године цветају и плодносе на рачун резервних



Слика 109. Репаст корен:
а. шаргарепа; б. ротквица
(*Raphanus sativus*)

материја у репи. Такве биљке су, примера ради, шаргарепа (*Daucus carrota*), першун (*Petroselinum crispum*), шећерна репа, цвекла (*Beta vulgaris*). У грађи репастог корена учествује, у различитој мери, и део стабла. На репастом корену разликују се три региона: глава (део настао од доњег дела епикотила клице, заправо скраћено стабло које носи розету листова), врат (настао од хипокотила клице, некада носи адвентивне коренове) и тело корена (настало од коренка клице, односно главног корена, на коме се уочавају бочни коренови). Хранљиве материје су обично смештене у телу корена, мада код неких биљака могу бити доминантно смештене у врату (нпр. ротквица).

У анатомском погледу репаст корен може имати један од три типа грађе (сл. 110). Први тип имају биљке код којих се резервисање хранљивих материја врши у флоемском делу корена (секундарни флоем). Флоем разраста, ћелије паренхима за резервисање постају крупне и у њима се складиште материје, а механички елементи су слабо развијени. Овакав тип репе имају нпр. шаргарепа и першун. Код другог типа грађе резервне материје се нагомилавају у ксилемском делу корена (секундарни ксилем), који разраста и у којем се образује обилан паренхим за резервисање. Овакав тип корена среће се нпр. код роткве. Трећи тип грађе подразумева формирање већег броја допунских камбијалних прстено-



Слика 110. Типови грађе репастог корена: а први тип, резервисање материја у флоему шаргарепе; б. други тип, резервисање материја у ксилему роткvice; в. трећи тип, допунски камбијуми и паренхим за резервисање код цвекле

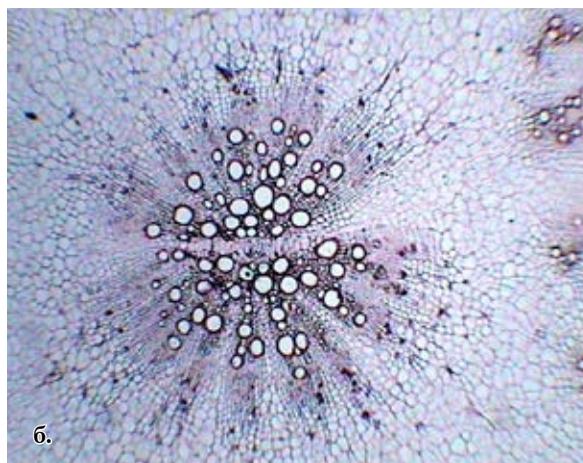
ва (сл. 111). Ови коренови расту у ширину захваљујући томе што допунски камбијуми продукују велику количину паренхима за резервисање и знатно мање проводних ткива организованих у виду колатералних отворених снопића. Овакав тип грађе означава се као терцијарна грађа корена и има је, на пример, корен шећерне репе. На површини овог корена налази се перидермис. На попречном пресеку јасно се види да у грађи доминира паренхим за резервисање хранљивих материја. Уочавају се прстенови допунских камбијума и мањи колатерални отворени проводни снопићи, који су ка центру крупнији. У централном делу корена налазе се остаци примарне грађе, односно дијархног проводног снопића и два широка, сржна зрака. Први камбијални прстен формира се, као и код осталих коренова, дедиференцијацијом ћелија перицикла. Остали, допунски камбијуми настају касније тако што се деобом ћелија камбијума према унутра образују нова ткива, а ка споља нови допунски камбијум.

Коренске кртоле настају накупљањем резервних материја у бочним или адвентивним кореновима. Ти коренови постају задебљали, у њима се повећава количина паренхима

за резервисање и добијају облик мањих или већих кртола. Најпознатији примери су кртоле батата (*Ipomoea batatas*), георгине (*Dahlia variabilis*) или леђињака (*Ranunculus ficaria*) (сл. 112). Резервисање материја се одвија у ћелијама паренхима коре, флоема или ксилема. Поред функције у резервисању материја, коренске кртоле служе и за вегетативно размножавање, јер на врху имају адвентивне пупољке из којих се развија нова биљка.

Контрактилни коренови

Коренови неких биљака могу да се скраћују, контрахују, те се називају контрактилни коренови (сл. 113). Смањивање дужине ових коренова може бити знатно, око 50% или чак до 70%. Дешава се због скраћивања ћелија унутрашњих ткива, пре чему радијални уздужни зидови ћелија постају краћи и дебљи, а ћелије расту у ширину. Такође, неке паренхимске ћелије се смањују због трошења резервних материја које садрже. Покорична ткива постају наборана, а коренови се увлаче дубље у подлогу. Повлачењем, корен за собом повлачи и надземни изданак. Ове биљке обично на скраћеним стаблима развијају лисну розету одмах изнад површине тла, као што је случај код маслачка или јагор-



Слика 111. Анатомска грађа корена шећерне репе: а. допунски камбијални прстенови, проводно и паренхимско ткиво; б. централни део репастог корена



Слика 112. Коренске кртоле:
а. батата; б. леђињака

чевине. Контрактилни коренови се налазе и на метаморфозираним подземним изданцима, као што су луковице или ризоми, чиме се постиже њихово увлачење у подлогу. Зато су ови изданци отприлике увек на истој дубини, заштићени од спољашњих утицаја.

Сукулентни коренови

Сукулентни коренови се развијају код биљака веома сушних станишта, као адап-

тација на смањену количину доступне воде. Ови коренови развијају хидренхим, грађен из крупних паренхимских ћелија у којима складиште воду.

Коренови за вентилацију

Коренови биљака које живе на муљевитим и веома влажним теренима расту у специфичним условима, у средини без ваздуха, а с великом количином воде. Овим кореновима, стога, прети опасност од труљења. Зато ове биљке развијају посебне адвентивне коренове, пнеуматофоре (коренове за вентилацију) који расту негативно геотропно и излазе у ваздушну средину (сл. 114). Ови коренови изгледају као штапови различите дужине, који израњају из воде или муља. Преко њих се врши и вентилација кореновог система, односно ћелије корена преко њих добијају неопходан ваздух. На површини пнеуматофора се налази танка кора која се љушти, што омогућава улазак ваздуха. Унутар пнеуматофора развија се аеренхим, паренхимско ткиво у чијим се интерцелуларима ваздух складишти. Неке врсте на кореновима изнад муља имају отворе у облику лентицела.

Хаусторије

Адвентивни коренови који се развијају код паразитских и полупаразитских биља-



Слика 113. Контрактилни коренови зумбула (*Hyacinthus orientalis*)



Слика 114. Коренови за вентилацију, пнеуматофоре: а. вегетације мангрова; б. вегетација мангрова; в. мочварни чемпрес (*Taxodium distichum*)

ка представљају хаусторије (сл. 115). Паразитске биљке немају хлорофил, не врше фотосинтезу, те не могу самостално производити органске материје. Стога помоћу хаусторија продиру у биљку домаћина, залазе до ксилема и флоема из којих се снабдевају водом, неорганским и органским материјама. Заправо, долази до спајања проводног ткива хаусторије паразитске биљке с проводним

тквом биљке домаћина, чиме се остварује проток материја. Код полупаразитских биљака хаусторије имају нешто другачију улогу. Полупаразитске биљке, каква је на пример имела (*Viscum album*), имају зелене листове и могу вршити фотосинтезу и самостално стварати органске материје. Пошто живе као епифите на дрвећу, њима хаусторије служе само за усвајање воде и минералних материје из стабла биљке домаћина.

Надземни коренови

Адвентивни коренови који се развијају изнад земље, ваздушни коренови, карактеристични су за епифите, биљке које животни век проводе на другим биљкама (сл. 116, 117 и 118). Такве су, на пример, неке врсте орхидеја које расту у тропским кишним шумама, на дрвећу. Ваздушни коренови могу да служе биљкама и да се причврсте за подлогу, често могу да врше фотосинтезу (садрже хлоропласте у паренхимским ћелијама коре), или имају улогу и у размени гасова између биљке и спољашње средине. Анатомска грађа ових коренова разликује се од грађе подземних коренова. На површини се, уместо ризодермиса, налази покорично ткиво веламен (*velamen radicum*), у виду вишеслојног омотача. Грађа овог покоричног ткива описана је у поглављу Систем покоричних ткива. Веламен омогућава ваздушним кореновима да упијају атмосферску воду. Грађен је из мртвих ћелија задебљалих зидова, на којима се налазе поре



Слика 115. Хаусторије: а. *Muellerina eucalyptoides*; б. пресек хаусторије имеле на стаблу липе



Слика 116. Различити типови ваздушних коренова

и специфична задебљања. Кроз поре ове ћелије упијају воду, која се даље преноси ка ћелијама примарне коре. Веламен има и функцију у заштити корена од утицаја спољашње средине. Његова дебљина може бити знатна, чак чинити половину дебљине корена. Примарна кора започиње вишеслојним егзодермисом, чије ћелије имају задебљале зидове, често прожете плутом, услед чега су мртве. Ипак, неке ћелије остају незадебљалих зидова, те кроз њих вода која је апсорбована веламеном пролази ка унутрашњим ткивима. Паренхимске ћелије мезодермиса су живе, танкозидне и садрже хлоропласте. Стога је специфичност ваздушних коренова да могу да врше фотосинтезу. Грађа ендодермиса и цен-

тралног цилиндра је иста као код подземних коренова примарне грађе.

Коренови за причвршћивање представљају посебан тип ваздушних коренова. То су адвентивни коренови, који настају из стабла и који служе биљкама да се причврсте за неку подлогу (сл. 117). Обично се јављају код биљака чија су стабла танка и дугачка и садрже мало механичких елемената, те не могу самостално да се одржавају у усправном положају (лијане). Најбољи пример је стабло бршљана, на ком се развијају многобројни адвентивни коренови за причвршћивање, помоћу којих се биљка веома чврсто везује за најразличитије подлоге. Коренове за причвршћивање нарочито формирају



Слика 117. Ваздушни коренови за причвршћивање: а. бршљан, млађе стабло (*Hedera helix*); б. бршљан, старије стабло; в. лијана



Слика 118. Асимилациони коренови епифитних орхидеја (*Orchis* sp.)

биљке густих тропских шума, које се, у борби за светлост, помоћу њих пењу по другим дрвенастим биљкама, до врхова њихових крошњи. Ове биљке, поред ваздушних коренова за причвршћивање, имају и коренове којима из подлоге црпе воду и минералне материје.

Потпорни коренови развијају се код дрвенастих биљака с веома широком и тешком крошњом (нпр. бањан) (сл. 119). Чести су и код биљака које живе у делтама великих река и у блатним лагунама. Помоћу њих се биљка подупире и одржава усправан положај. То су ваздушни, адвентивни коренови који полазе с бочних грана и расту позитивно геотропно. Када дођу до тла улазе у њега и додатно укоренењују биљку. На овај начин они пружају потпору разгранатој крошњи у виду јаких и чврстих стубова, а пошто се и укоренењују,



Слика 119. Потпорни коренови бањана (*Ficus bengalensis*)

преко њих биљка може усвајати воду и минералне материје из подлоге.

Даскасти коренови су крупни коренови који су услед неједнаког дебљања спљоштени, издижу се изнад подлоге и личе на усправно постављене даске (сл. 120). Јављају се код дрвенастих биљака које имају изузетно висока стабла, какве су неке тропске врсте. Овакав специфичан коренов систем доприноси чврстоћи, стабилности и отпорности високих стабала с моћно развијеном круном.

У неколико ретких случајева адвентивни коренови су метаморфозирани у трнове (нпр. код неких врста палми). Овакви коренови расту негативно геотропно и окружују доње делове стабла. Трнови су грађени из ћелија са задебљалим зидовима, на врху су зашиљени и имају заштитну функцију.

Симбиоза корена и микроорганизама земљишта

У ризосфери, слоју земљишта који је у директном контакту с кореновим системом, биљка долази у додир с микроорганизмима који насељавају земљиште. Већ је напоменуто да се с корена, приликом пробијања кроз подлогу, љуште и отпадају ћелије коренове капе. Такође, корен лучи слуз која садржи различите органске материје, а нарочито



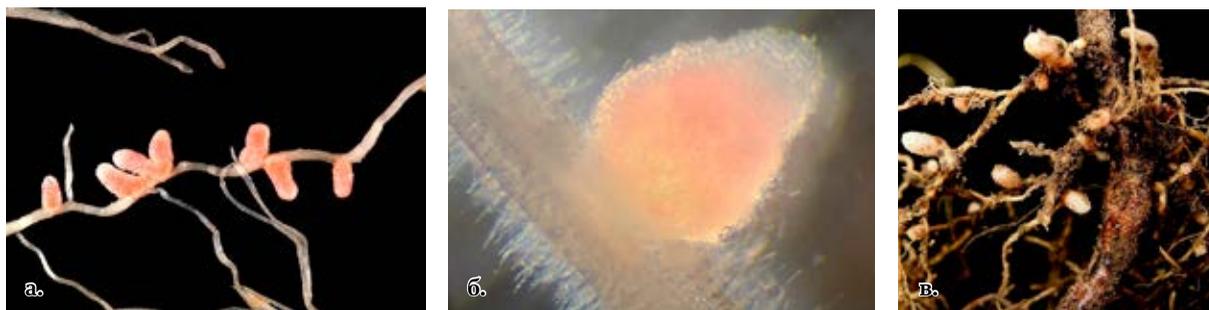
Слика 120. Даскасти коренови

пектине. Присуство отпалих ћелија корена и слузи чини да ризосфера има другачији хемијски састав од остатка земљишта, што погодује развоју микроорганизама. Они се у ризосфери налазе у већем броју и граде микробиом корена. Међу микроорганизмима издвајају се неки родови бактерија и гљива, који с кореном ступају у специфичан однос симбиозе, од кога и биљка и микроорганизам имају користи.

Пример веома специфичног симбиотског односа јавља се између биљака фамилије Fabaceae (лептирњаче, махунарке) и бактерија рода *Rhizobium*. Познато је да је азот неопходан елемент за живот биљака и оне га усвајају из земљишта кореном у виду растворених нитратних, нитритних или амонијум јона. Азот из ваздуха биљке не могу искористити. Међутим, бактерије рода *Rhizobium* имају способност да везују азот из ваздуха и претварају га у јоне у виду којих биљка може да га усваја, односно врше процес који се назива *азотофиксација*. На тај начин се у великој мери повећава количина азота који је доступан биљкама. Ове бактерије живе у ризосфери и размножавају се, али азотофиксацију врше једино када су у симбиози с кореном биљке. Излучевине корена привлаче бактерије (позитивна хемотаксија), а бактерије

луче секрете који стимулишу развој и раст коренских длака. Бактерије из земљишта продиру у корен преко длака лучећи ензиме пектиназе, целулазе и хемицелулазе. Такође, бактерије иницирају деобу паренхимских ћелија коре корена. Овим деобама формирају се *коренске квржице*, које садрже огроман број бактерија (сл. 121, 122). Оне у квржицама почињу да се размножавају и живе на рачун хранљивих материја биљке. Проводни систем корена разраста и сеже до квржица, обезбеђујући их неопходним материјама.

Процес азотофиксације обично почиње 10–14 дана након формирања квржица и подржан је деловањем комплекса ензима нитрогеназа. Присуство кисеоника у квржицама смањује активност овог ензима, због чега корен синтетише протеин легхемоглобин, који квржицама даје црвенкасту боју. Легхемоглобин везује кисеоник и одржава његову оптималну концентрацију за азотофиксацију. Како су азотофиксаторне бактерије аеробни организми, део кисеоника се троши и за њихово дисање. Овакав симбиотски однос је користан за оба организма – биљка добија већу количину азота у облику приступачних јона, који поспешује њен раст и развој, а бактерије добијају од биљке хранљиве материје, првенствено шећере, као и домаћина за про-



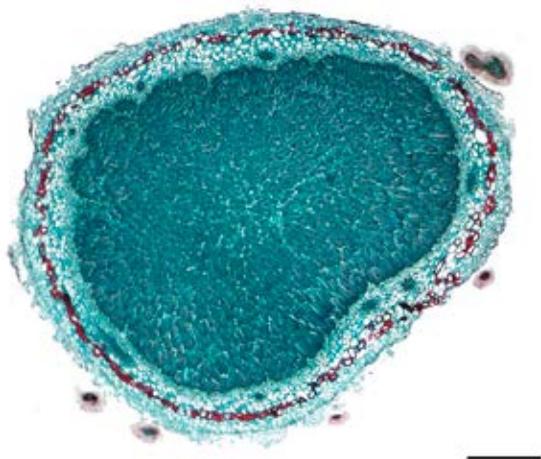
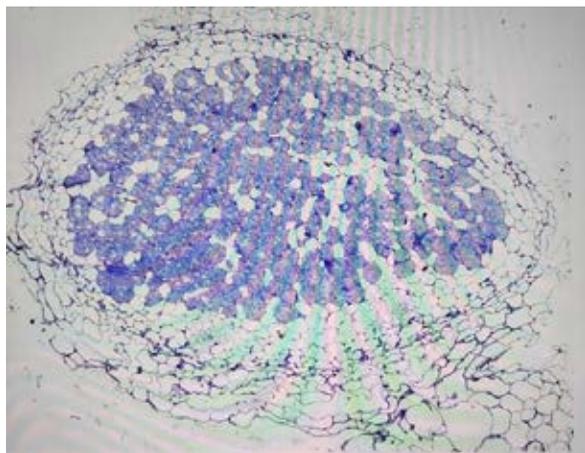
Слика 121. Квржице на корену: а, б. буретасте луцерке (*Medicago truncatula*); в. звездана (*Lotus* sp)

цес размножавања. Усвојени азот биљке користе за синтезу различитих аминокиселина.

Након изумирања биљке, бактерије се враћају назад у земљиште у знатно већем броју, а с њима и азот у јонском облику, који

постаје доступан и другим биљкама, а не само биљкама фамилије Fabaceae. На овај начин земљиште се обогаћује азотом, те се у пољопривредној производњи легуминозе засејавају наизменично с другим културама, односно води се рачуна о плодореду (смењивању гајених култура на једној парцели). Ради поспешивања раста биљака и инокулације, семе легуминоза се пре сетве може третирајути бактеријама азотофиксаторима, а оне су и саставни део микробиолошких ђубрива. Поред врста рода *Rhizobium*, способност азотофиксације имају и још неки родови бактерија.

Биљке својим кореном ступају у симбиотски однос и с гљивама и та појава се назива **микориза**. Сматра се да је микориза присутна код скоро 80% биљака. Од ње корист имају оба организма. Гљиве преко биљака добијају угљене хидрате, витамине, киселине и друге хранљиве материје, као и стимулаторе раста (нпр. терпене). Истовремено, присуство гљива делује стимулативно на раст корена. Гљиве биљкама побољшавају апсорпцију воде и минералних материја из подлоге тиме што својим присуством на корену повећавају његову апсорпциону површину, пружају се у земљишту даље него што то могу коренске длаке, а и задржавају влагу у региону корена. Доприносе отпорности биљке на сушу, а такође побољшавају снабдевање биљке азотом и фосфатима. Гљиве својим хифама обезбеђују механичку заштиту корена биљке, као



Слика 122. Пресек коренских квржица

и заштиту од патогена лучењем антибиотских компонената, те повећавају отпорност биљака на болести и инфекције. Биљке које имају највише користи од микоризе су оне које расту на земљишту сиромашном нутријентима. Неке врсте гљива везују се за тачно одређене биљке домаћине, али исто тако једна врста гљива може ступити у симбиозу с различитим врстама биљака.

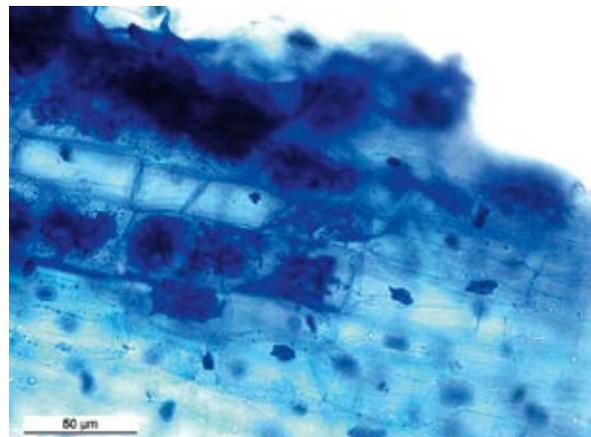
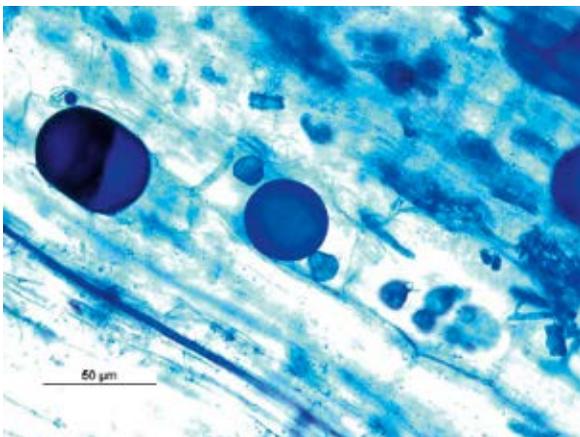
Постоје два основна типа микоризе – ектомикориза (ектотрофна) и ендомикориза (ендотрофна), као и ектоендомикориза која представља њихову комбинацију. Код *ектомикоризе* гљиве насељавају спољашњи, површински део корена, те корен мења изглед (сл. 123). Хифе гљива се обмотавају око корена формирајући омотач – мантлу и преузимају улогу коренских длака. Код епидермалне ектомикоризе хифе се задржавају у региону епидермиса корена, док код кортикалне продиру дубље, у кору. Крећу се апопластним путем, између ћелија коре и кроз ћелијске зидове, и на тај начин формирају мрежасту структуру која се назива Хартигова мрежа. Иако су хифе гљива унутар корена, оне ипак не улазе у унутрашњост ћелија, те се термин „екто“ (спољашњи) односи и на ову позицију хифа. Неке ектомикоризне гљиве су познате јестиве и отровне гљиве,



Слика 123. Ектомикориза

ве, које формирају плодносна тела. Вргањи и тартуфи се не могу самостално узгајати управо зато што су везани за дрвенасте биљке микоризом, те се зато на тржишту веома високо цене. Ектомикоризне су гљиве из група *Basidiomycota*, *Ascomycota* и *Zygomycota*.

Ендомикориза је облик микоризе који се чешће јавља. За њу је карактеристично да хифе гљива урастају у корен и продиру унутар ћелија (сл. 124). Унутар корена хифе формирају везикуле, лоптаста проширења, и таква микориза се назива везикуларна. Могу да се формирају и разгранате, мрежасте структуре – арбускуле, преко којих се врши интензивна размена материја између биљке и гљиве, а таква микориза се назива арбуску-



Слика 124. Ендомикориза – везикуларно-арбускуларна

ларна. Уколико хифе формирају и везикуле и арбускуле, микориза се назива везикуларно-арбускуларна, што је најчешћи тип микоризе. Ендомикоризне су гљиве из групе *Glomeromycota*.

Микориза може бити факултативна (необавезна), што значи да биљке могу, а не морају бити у симбиози с гљивама да би се нормално развијале. Код облигатне (обавезне) микоризе биљке се не могу развијати без присуства гљива. Примера ради, код неких орхидеја семе не може да клија уколико она не ступи у симбиотски однос с гљивама, јер семе нема хранљиви ендосперм. Паразитске врсте орхидеја, које не врше фотосинтезу, такође зависе од гљива и хранљивих материја које им оне обезбеде, те је овај облик облигатне микоризе познат као орхидоидна микориза. Ерикоидна микориза је карактеристична за биљке фамилије *Ericaceae*, које такође не могу да живе без микоризе.

Изданак - морфологија

Изданак је стабло с листовима и пупољцима. Издањак који се развија у току једног вегетационог периода назива се једногодишњи издањак. Вишегодишња биљка представља систем годишњих издањака који се развијају сукцесивно, један за другим.

Изданци који се развијају изнад земље су *надземни* (фотофилни), а уколико расту у земљи, онда су *подземни* (геофилни). Стабло (лат. *caulis*) је део издањка, разграната или неграната осовина која се одликује неограниченим растом услед присуства апикалног меристема. Стабло непрекидно врхом расте захваљујући деобама ћелија вегетативне купе издањка и с њега полазе листови с тачно одређених позиција и по одређеном распореду. Основна функција стабла је и да обезбеди несметано провођење

воде и минералних материја од корена ка надземним деловима биљке (транспирациони ток), као и органских материја од листова у све друге делове биљке (асимилациони ток). Основна функција листова је вршење фотосинтезе и транспирације, те се на стаблу постављају у најповољнији положај за одвијање ових процеса. Поред своје основне функције стабло може обављати и низ додатних, којима се својим морфологијом и анатомијом прилагођава. Подземни изданци су развили низ адаптација на специфичне услове живота. На њима се такође разликују стабло, листови и пупољци, али су они умногоме модификовани. Највеће модификације претрпели су листови, који под земљом не врше своје основне функције (нпр. фотосинтезу), већ су обично закржљали и у виду љуспица. Подземна стабла су најчешће метаморфозирани и имају улогу у складиштењу хранљивих материја и вегетативном размножавању. О метаморфозама издањка биће више речи у наредним поглављима.

Део стабла с кога полазе листови назива се *чвор* или *нодус* (сл. 125). Део стабла између два чвора је *чланак* или *интернодија*. Дужина интернодија може бити различита. Она варира и у оквиру једне исте биљке, па је обично већа у доњим деловима стабла. Према дужини интернодија изданци се деле на дуге и кратке (сл. 126). *Дуги изданци* имају дугачке интернодије, те су им нодуси, а самим тим и листови које носе, размакнути.

Кратки изданци имају скраћене интернодије, те су им листови густо збијени (сл. 127). Они имају веома спор раст, или њихове вегетативне купе чак и губе способност раста. Обично се не гранају. Код неких зељастих биљака (нпр. маслчак *Taraxacum officinale*, шаргарепа, бела рада *Bellis perennis*, дивизма *Verbascum* sp.) кратки изданци ст-



Слика 125. Надземни изданак.
Дуги изданак, нодус и интернодија:
а. љиљан (*Lilium michiganense*);
б. мента (*Mentha longifolia*)

варају *лисну розету*, скуп лисова који полазе с нодуса који се налазе веома близу један другом и расте у форми „букета“ или розете (сл. 128). Неке врсте биљака, нарочито дрвенасте, имају и кратке и дуге изданке. На пример, код бора се на дугим изданцима јављају кратки изданци који носе игличасте лисове. Приликом опадања ових лисова, заједно с њима опадају и кратки изданци. Код неких врста воћака (трешња *Prunus avium*, јабука) дуги изданци носе лисове, а кратки цветове, односно касније плодове, и називају се „родне гране“. Орезивање воћака се врши с циљем скраћивања дугих изданака, а повећања броја и стимулисања раста кратких изданака.

Код дрвенастих лишћарских врста умереног поднебља лишће сезонски опада, а на месту где је лист био причвршћен за стабло остаје отисак који се зове *лисни ожиљак* (сл. 129). Лисни ожиљци су обично другачије обојени у односу на површину стабла и имају специфичан облик који одговара облику базалног дела листа којим је он био причвршћен за стабло. Ожиљци могу бити округли, елипсоидни, изгледа латиничног слова „U“, с плићим или дубљим усецима. Стабло и листови повезани су и преко проводних ткива, те се стога у оквиру лисног ожиљка на месту прекинутих проводних снопића уочавају тачкице, *лисни трагови*. Лисни трагови су на специфичан начин распоређени по лис-



Слика 126. Кратки изданак: а. бор; б. шаргарепа



Слика 127. Дуги и кратки изданци: а. бор; б. вишња (*Prunus fruticosa*); в. гинко (*Ginkgo biloba*)



Слика 128. Лисна розета дивизме

ном ожилку. Облик лисних ожилјака, као и облик, распоред и број лисних трагова су за род, а некада и за врсту, специфични и користе се као карактери у детерминацији биљака. Ово су нарочито корисни таксономски карактери када је потребно детерминисати биљку само на основу гранчица или када се детерминишу биљке које у том тренутку немају листове или репродуктивне органе.

Пупољци

Пупољак је млад, неразвијен део изданка, унутар кога се налази вегетативна купа изданка (сл. 130). Вегетативна купа је обично прекривена љуспастим заштитним листовима, који су тесно приљубљени јер по-

лазе с нодуса који се налазе веома близу један другом. Из пупољака могу да се развијају изданци, стабло с листовима, и то су онда *вегетативни* пупољци. Осим вегетативних, биљке образују и посебне пупољке из којих се развијају цветови и цвасти, и то су *репродуктивни* или *цветни* пупољци (сл. 131). Ова два типа пупољака могу, а не морају међусобно да се знатније разликују. Често су цветни пупољци крупнији и развијају се на кратким изданцима. Формирање цветних пупољака веома зависи од климатских услова спољашње средине. Пупољци могу бити и *мешовити*, да се прво из њих развија изданак с листовима, а затим и цветови, односно цваст.

Према положају, пупољци могу бити на врховима изданка и такви се називају *темени*, *терминални* или *апикални* пупољци (сл. 132). Развијањем ових пупољака, захваљујући деобама вегетативне купе, стабло непрекидно расте у висину. У пазуху листа налазе се *бочни*, *латерални* или *пазушни* пупољци, из којих се развијају бочни изданци. Бочни пупољци могу бити појединачни, или их у пазуху једног листа може бити више. Уколико их је већи број, могу бити распоређени хоризонтално, један поред другог, и такав распоред пупољака назива се *коллатералан* (сл. 133). Уколико су распоређени у



Слика 129: Лисни ожиљци и лисни трагови: а. орах (*Juglans regia*); б. кисело дрво (*Ailanthus altissima*); в. јавор (*Acer pseudoplatanus*)

низу, серији, један изнад другог, такав распоред је *серијалан*. Стимулисање развића бочних пупољака може се извршити одстрањивањем теменог пупољка. Ова техника резивања се примењује у хортикултури за добијање жбунастих форми биљака. Апикална доминација се може и обновити тако што пупољак који је био најближи теменом преузима његову доминацију. Код гајеног сунцокрета, примера ради, присутна је потпуна апикална доминација вршног пупољка те се

бочни и не развијају, а биљка се не грана.

Пупољци једногодишњих зељастих биљака зачињу се и развијају током исте вегетационе периоде. Код дрвенастих биљака с подручја где постоји смена годишњих доба, неки пупољци опстају преко зиме и развијају се наредне сезоне, у пролеће. Такви пупољци називају се *зимски* (сл. 134). Њима је потребна знатно боља заштита од спољашњих утицаја, у првом реду од ниских температура. Неповољан период проводе у стању мировања, заштићени чврстим заштитним листовима који препокривају вегетативну купу, штитећи је од смрзавања. Листови су распоређени у великом броју слојева, између којих се задржава ваздух као изолатор. На овим листовима могу се формирати нежлездане и жлездане длаке, колетере или друге секреторне структуре које луче хидрофобне мате-



Слика 130. Вегетативни пупољак трешње: а. попречни пресек; б. уздужни пресек



Слика 131. Репродуктивни пупољци трешње



Слика 132. Терминални и бочни пупољци: а. дивљи кестен (*Aesculus hippocastanum*); б. јавор

рије, смолу, восак, слуз, којима се пупољак облаже. Све ове творевине пружају додатну заштиту од спољашњих утицаја и представљају добру хидро и термоизолацију.

Пупољци биљака умерених или топлих крајева не морају увек имати заштиту у виду

љускастих листића. Такви пупољци имају два или више листова који немају кожасту структуру, те немају заштићену вегетативну купу, и називају се *голи пупољци* (сл. 134).

Мировање пупољака може трајати и дуже од једне године, и такви пупољци се називају *успавани*. Они могу више година провести на биљци а да се не развију, при томе непрестано помало растући, како приликом секундарног дебљања стабла не би били прекривени околним ткивима. На њихово развиће веома утичу климатски фактори спољашње средине, али се може изазвати и механичким оштећивањем биљке или вештачким путем, резивањем. *Каулифлорија* је појава да се директно на стаблу, из успаваних пупољака, развијају цветови (сл. 135). Ова врло декоративна појава карактеристична је за неке дрвенасте врсте тропских крајева (какао, *Theobroma cacao*), а у нашим крајевима се среће код врсте јудино дрво (*Cercis siliquastrum*).



Слика 133. Распоред пупољака: а. колатералан код слатког бадема (*Prunus dulcis*); б. серијалан код ораха

Листови који чине пупољак и прекривају вегетативну купу такође опадају, у областима са умереном климом обично почетком пролећа, када се пупољци отварају. На стаблу након њиховог опадања остају лисни ожиљци, али нешто другачијег изгледа у односу на ожиљке опалих типичних фотосинтетич-



Слика 134. Пупољци: а. зимски пупољак јавора; б. голи пупољак чибуквине (*Viburnum lantana*)

ких листова. Ови листови су без лисне дршке и густо постављени на нодусима између којих су веома кратке интернодије. Стога су њихови ожиљци издуженог облика, на малом међусобном растојању, са слабо уочљивим лисним траговима и граде прстенасту структуру названу *прстенови пупољака* (сл. 136). На основу размака између два прстена пупољка на једној грани могуће је одредити колико је она порасла у току једне године, од пролећа до пролећа.

Изданци могу да се развијају и из *адвентивних* пупољака, чији постанак није у директној вези са апикалним меристемом (сл. 137). Они могу да се формирају директно на стаблу, на одсеченим пањевима, на листовима или подземним органима. Настају од ткива након повреде биљке, у камбијуму или на периферији проводних ткива, али могу настати и од епидермиса. Генерално, могу имати егзогено порекло, од површинских ткива, или ендогено, од унутрашњих ткива.

Гранање

Једна од функција осовине изданка, стабла, јесте да носи листове и да их постави у простору у најповољнији положај за обављање фотосинтезе. Стога код великог броја биљака стабло нема само једну,

главну осовину, него се грана, а свака бочна грана такође носи листове и пупољке. Гранањем стабла биљка увећава своју површину и може да ствара већи број листова, који се



Слика 135. Каулифлорија: а. јудино дрво; б. какао



Слика 136. Прстенови пупољака дивљег кестена

на одређен начин распоређују тако да максимално искоришћавају спољашње ресурсе и у пуном капацитету обављају своје функције.

Бочне гране се такође развијају из вегетативних купа изданка и непрекидно врхом расту. Постоји више типова гранања, у зависности од начина постанка бочних грана и начина њиховог раста. Еволутивно најстарији тип гранања је *дихотомо* гранање (сл. 138). Распрострањен је код маховина и пречица, а веома ретко се среће код скривеносеменица. Главна осовина стабла се грана на самом врху тако што се њена вршна вегетативна купа дели уздужно на две. Свака од две новонастале вегетативне купе даје нову грану другог реда. Након извесног времена и нове вршне вегетативне купе се уздужно деле на две, те се грана другог реда рачва на гране трећег реда, и тако редом. Две новонастале гране су обично по дужини и изгледу једнаке, што је појава која се назива *изотомија*. Међутим, код неких биљака једна грана може да се развија јаче од друге, и на тај начин преузима доминацију у расту, што се назива *анизотомија*. Уколико је анизотомија веома изражена, те једна грана у потпуности надраста другу, настаје *дихоподијални тип* гранања.



Слика 137. Развиће новог изданка из адвентивног пупољака на стаблу хлебног дрвета (*Artocarpus altilis*)

Поред типичног дихотомог гранања постоји и *лажно дихотомо* гранање (сл. 139). Визуелно су биљке које имају ова два начина гранања веома сличне. Међутим, код лаж-



Слика 138. Дихотомо гранање: а. пречице (*Lycopodium phyllanthum*); б. црвоточина (*Selaginella martensii*)



Слика 139. Лажно дихотомо гранање: а. имела; б. јоргован

ног дихотомог гранања не дели се вршна вегетативна купа, него, напротив, она престаје с растом, или се на врху главне осовине формира цвет. Тада се из два бочна пупољка, обично наспрамно распоређена, који се налазе испод темене вегетативне купе, развијају две нове гране другог реда. Гране другог реда су сличне дужине и подједнако развијене. Овај тип гранања среће се, на пример, код јоргована и имеле.

Моноподијално гранање карактерише присуство добро развијене главне осовине која непрекидно врхом расте захваљујући деобама темене вегетативне купе (сл. 140). На главној осовини се из бочних пупољака, који се налазе у пазуху листова, развијају бочне гране другог реда. Оне су краће и сла-

бије развијене у односу на главну осовину, те је доминација главне осовине очигледна. Типично моноподијално гранање имају четинарске врсте (бор, смрча, јела *Abies alba*), неке листопадне дрвенасте врсте (топола), као и неке зељасте биљке (црвена детелина, ђурђевак).

Веома распрострањен тип гранања је и *симподијално* гранање (сл. 141). Код овог типа гранања главна осовина расте врхом, деобама ћелија темене вегетативне купе. Након извесног времена раст главне осовине се прекида, или се она бочно савија, а темена вегетативна купа престаје с деобама. Тада се из бочног пупољка развија бочна грана другог реда и она преузима доминантан раст, прерастајући прву осовину. Након што и она престане с



Слика 140. Моноподијално гранање: а. јела; б. балзамаста јела (*Abies balsamea*)



Слика 141. Симподијално гранање: а. липа; б. платан

растом, из бочног пупољка се развија грана трећег реда, надраста грану другог реда и савија је у страну, и тако редом. Свака следећа бочна грана у доминацији смењује претходну. Овај тип гранања среће се код великог броја биљака (липа).

АНАТОМСКА ГРАЂА СТАБЛА СЕМЕНИЦА

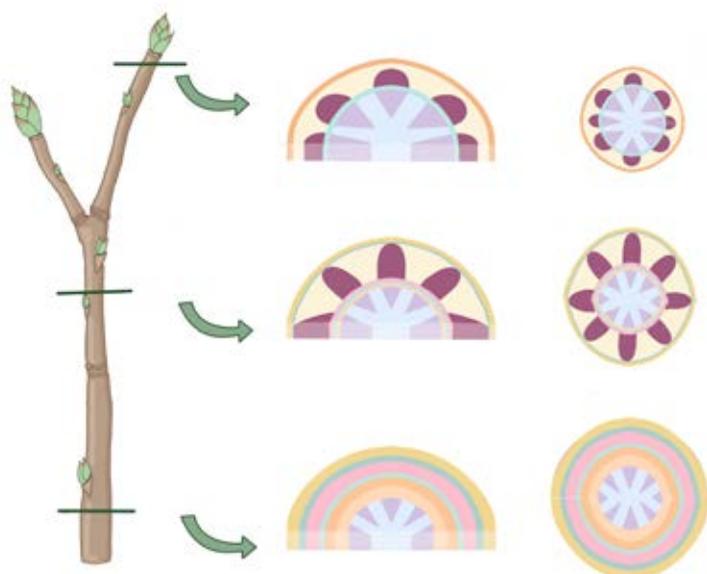
Стабло, изданкова осовина, представља везу између кореновог система, листова и свих делова репродуктивне регије. Стога је његова спољноморфолошка грађа заједно са анатомском у потпуности прилагођена функцији провођења материја од корена ка листовима и обрнуто, као и у пружању механичке потпоре, нарочито код биљака с моћно развијеном круном. Анатомска грађа стабла зависи од систематске припадности, али и абиотски фактори средине знатно утичу на коначну грађу.

Код скоро свих монокотила и неких зељастих дикотила са завршеном диференцијацијом ткива насталих од вегетативне купе изданка завршава се и раст стабла, односно изданкове осовине. Такве биљке као

и вршни делови једногодишњих изданака дрвенастих вишегодишњих биљака имају **примарну грађу стабла**.

Код голосеменица и великог броја дикотила на извесној удаљености од вегетативне купе изданка стабло расте у дебљину. Такав раст зове се **секундарни раст** односно секундарно дебљање. Оно се одвија захваљујући активности бочних, секундарних творних ткива, фелогена и камбијума. Делови изданкове осовине у којима се дешава секундарни раст имају **секундарну грађу стабла** (сл. 142).

Стабла су најчешће ваљкасте форме. Посматрана на попречном пресеку кружног су облика, мада постоје и форме стабла чији су облици попречног пресека четвороугаони (нпр. неки представници породице *Lamiaceae*) и троугаони (нпр. породица *Superace*) (сл. 143). Ребраст облик попречног пресека најчешће имају стабла с присутним израженим врпцама механичког ткива (нпр. породица *Apiaceae*). Са старашћу изданка, као и под утицајем бројних фактора средине присутна је варијабилност форме стабла.



Слика 142. Примарна и секундарна грађа стабла

Примарна анатомска грађа стабла голосеменица и дикотиледоних биљака

Заједничко највећем броју врста биљака је да се на попречном пресеку стабла примарне грађе уочавају, с различитим степеном изражености, три хистолошке зоне: епидермис, примарна кора и централни цилиндар (сл. 144–147).

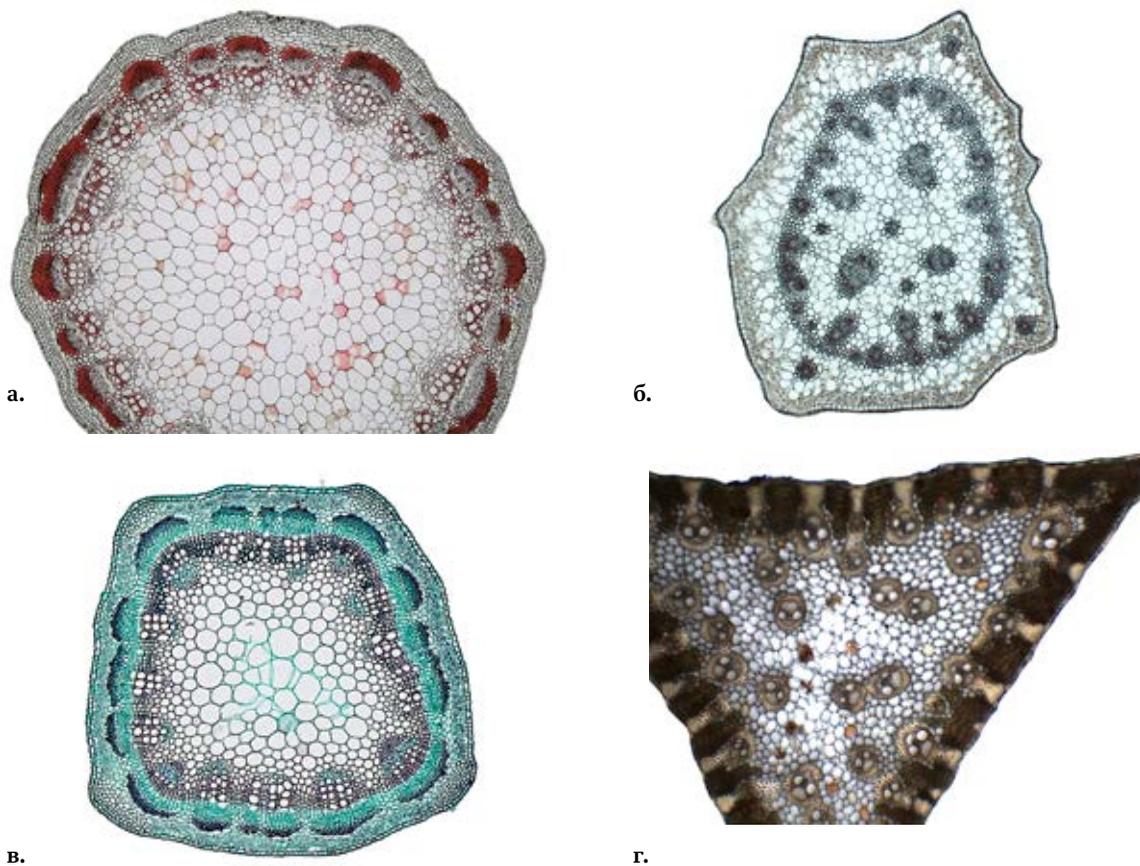
Епидермис као примарно покоришно ткиво присутан је на површини зељастих делова стабла свих биљних врста. Детаљан опис епидермиса дат је у поглављу о покоришним ткивима.

Највећи део **примарне коре** стабла изграђен је од паренхимских ћелија. Ћелије коре испод епидермиса, ситније су у односу на унутрашње ћелије, и често су с хлоропластима. Унутрашње, крупније ћелије су с мање хлоропласта. У кори су присутни механичко и понекад секреторно ткиво. Последњи слој коре изграђен је од тесно спојених ћелија, без интерцелулара, издужених у тангенцијалном правцу. Овај слој зове

се ендодермис, или уколико у ћелијама има скроба, скробна сара. Код већине таксона нема скробне саре.

Механичка ткива, коленхим и склеренхим, најчешће су присутна у виду група ћелија (врпци) или у виду континуираног прстена. Уколико су групе механичког ткива добро развијене, оне формирају испупчења, те стабла имају ребраст облик, као што је на пример случај код породица *Lamiaceae* и *Ariaceae*. У овом случају механичко и фотосинтетичко ткиво се смењују, те обе врсте ткива заузму периферни положај. Овакав распоред је веома важан са аспекта боље доступности светлости за процес фотосинтезе, и због отпора према савијању које пружа периферни положај механичког ткива. Механичко ткиво распоређено у виду континуираног прстена присутно је на пример код породица *Solanaceae* и *Lamiaceae*.

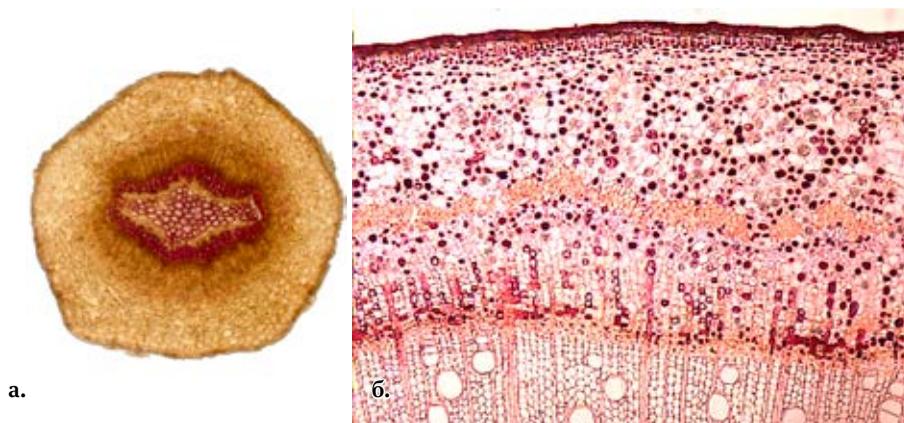
Централни цилиндар је зона стабла испод примарне коре, односно средишњи део стабла. Поред паренхима, централни цилиндар изграђују проводна и механичка ткива, а у неким случајевима и секреторна ткива. Пе-



Слика 143. Облици попречног пресека стабла: а. округло (сунцокрет); б. ребраст (кострика, *Ruscus* sp.); в. четвороугаон (луцерка); г. троугаон (висока зука, *Bolboschoenus maritimus*)

риферни део централног цилиндра – *перицикл*, најчешће је вишеслојан, мада може бити и једнослојан. Код неких водених биљака *перицикл* се не формира. Вишеслојан *перицикл* може бити изграђен само од *паренхима* (нпр. љутићи), или од *паренхима* и *склеренхима*. *Ликина* влакна могу бити присутна у облику континуираног прстена односно цилиндра (нпр. вучја јабука, *Aristolochia clematitis*) или у облику врпци, група *ћелија* изнад *проводних снопића* тзв. *перицикличне склеренхимске групе* (нпр. сунцокрет; шефлера, *Schefflera* sp.). У *паренхиму* централног цилиндра присутна су *проводна ткива*. За разлику од *дикотиледоних* врста, у *ксилему* *голосеменица* од *трахеидалних* еле-

мената присутне су *трахеиде* (ретко, код неких врста и *трахеје*), а у *флоему* од *ситастих елемената*, *ситасте* и *албуминозне ћелије*. *Распоред* *проводних ткива* доминантно зависи од облика *зачетка прокамбијума*. *Флоем* је оријентисан ка *периферији*, а *ксилем* ка центру органа. Уколико *прокамбијум*, а касније и *камбијум* који од њега настаје, има облик цилиндра тј. *камбијалног прстена*, деобом *ћелија* *камбијума* настају најчешће континуиране *зоне*, *цилиндри* *ксилема* и *флоема*. (сл. 144, 145). У овом случају *цео камбијум* је *примарног порекла*. *Ћелије* *континуираног камбијалног прстена* деле се и *диференцирају* у *елементе примарног флоема* према *периферији* и *примарног ксилема* према *центру*



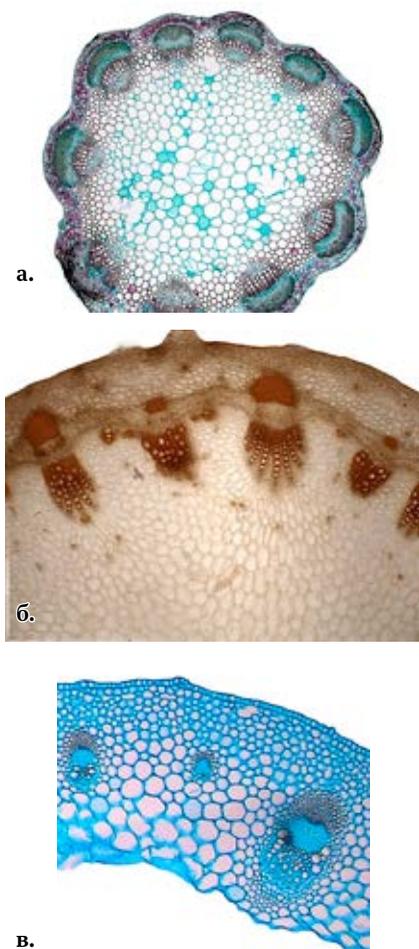
Слика 144. Примарна грађа стабла дикотиледоних биљака на попречном пресеку: а. маслина; б. орах

стабла. У највећем броју случајева ксилем је јаче развијен у односу на флоем, тј. формира шири прстен. Овакву грађу имају четинари, већина наших дрвенастих биљака (нпр. орах, маслина), али и извесне зељасте (нпр. парадајз; кантарион *Hypericum* sp.).

Уколико прокаम्бијум има облик врпци, зачетих у основном меристему у облику кружно распоређених лучних плоча, проводна ткива се формирају у виду проводних снопића. (сл. 145).

Број и величина снопића у кругу, као и број кругова зависе од биљне врсте. Камбијум у снопићу, фасцикуларни камбијум, настао је од прокаम्бијума. Код неких врста (нпр. породице помоћница, Solanaceae; тикава, Cucurbitaceae; главочика, Asteraceae) услед повећане потребе за провођењем, пре свега органских материја, формирају се биколатерални проводни снопићи.

Ћелије паренхимског ткива централног цилиндра међусобно се разликују у зависности од локације у цилиндру. Између проводних снопића налазе се ћелије издужене у радијалном правцу. Оне чине примарне сржне зраке и спајају срж и кору стабла. Ћелије паренхимског ткива перимедуларне зоне тј. ћелије паренхима на периферији сржи, као и ћелије око и испод проводних снопића,



Слика 145. Примарна грађа стабла дикотиледоних биљака на попречном пресеку: а. детелина; б. сунцокрет; в. љутић

мањих су димензија и дебљих зидова од ћелија у средишњем делу стабла. Централни део, срж или медула изграђена је од крупних ћелија између којих су ситнији или крупнији интерцелулари. Живе ћелије паренхима сржи, с различитом дебљином зидова, најчешће су места резервисања органских материја (скроб, уља). У ређим случајевима у паренхиму сржи присутни су и прости проводни снопићи – медуларни снопићи (нпр. бибер). Неживе ћелије паренхима испуњене су ваздухом (нпр. зова, сунцокрет). У том случају, веома често долази до раскидања њихових ћелијских зидова и формирања већих или мањих централних шупљина.

Формирање и функционисање проводног система стабла знатно утиче на развој листова, те су проводни системи стабла и листова повезани. Већина снопића стабла продужава се у листове. Овакви проводни снопићи називају се заједнички снопићи. Стабло може имати и сопствене снопиће, тј. снопиће који су присутни само у њему. Прелазак снопића из стабла у листове, односно из листова у стабло је различит и зависи од биљне врсте.

Поред спољашњих секреторних структура, у стаблима неких врста присутна су и унутрашња секреторна ткива у облику секреторних ћелија, цеви или шупљина.

Раст у ширину неких монокотиледоних биљака, односно увећање обима стабла одвија се захваљујући периклиним деобама ћелија посебног меристемског омотача, који је код ових биљака смештен између тунике и корпуса. Обим који стабло постигне након завршене деобе ових ћелија и достижања максималне величине ћелија не мења се након продуженог раста изданка. Овакав раст, карактеристичан за породицу трава, доводи до тога да је обим стабла трава при-

ближно једнак при врху и при основи (бази) изданка непосредно уз земљу (нпр. трска, *Phragmites* sp.; рогоз, *Typha* sp.). У неким знатно ређим случајевима, на рачун деобе ћелија ове меристемске зоне изданак може достићи дебљину и до неколико dm (нпр. неке врсте палми из породице *Areaceae*).

Код зељастих дикотила, меристемски омотач није присутан, те се примарни раст у дебљину одвија на рачун деобе паренхимских ћелија. У зависности од позиције паренхимских ћелија које се деле, постоје различити типови примарног раста, медуларни, кортикални и медуларно-кортикални. *Медуларни облик* раста настаје деобом паренхимских ћелија сржи (келераба, *Brassica oleracea* var. *gongylodes*; целер, *Apium graveolens*). *Кортикални облик* раста представља увећање зоне примарне коре на рачун дедиференцијације и деобе паренхимских ћелија (врсте породице кактуса, *Cactaceae*). Код *медуларно-кортикалног облика* раста деле се паренхимске ћелије и коре и сржи. Овај тип примарног раста присутан је код представника породица *Plantaginaceae*, *Solanaceae*. Код стабла с примарним растом могу се јавити проводни снопићи и у кори и у сржи.

Примарна грађа стабла монокотиледоних биљака

Биљке из групе монокотила имају примарну грађу стабла. Специфичност грађе стабла огледа се у слабије развијеној примарној кори од неколико слојева ћелија. Код већине врста ендодермис се не формира, те нема јасне границе између примарне коре и централног цилиндра (нпр. кукуруз) (сл. 146 а). Код неких врста присуство вишеслојне зоне с ћелијама лигнификованих зидова на периферији цилиндра чини јасну границу између примарне коре и централног цилиндра (нпр. шпаргла, *Asparagus* sp.; костри-

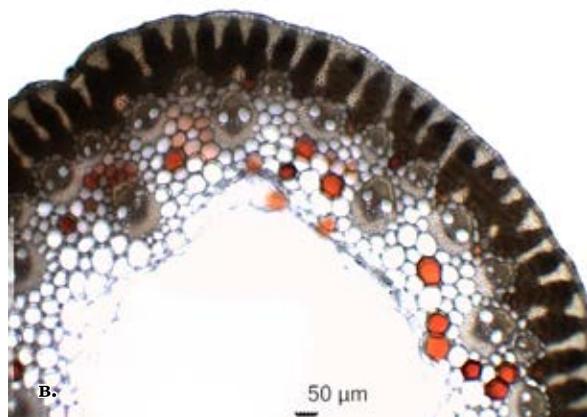
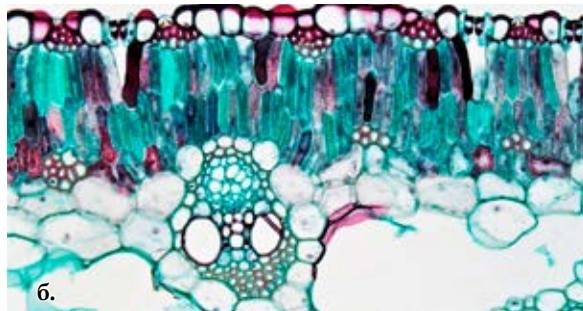
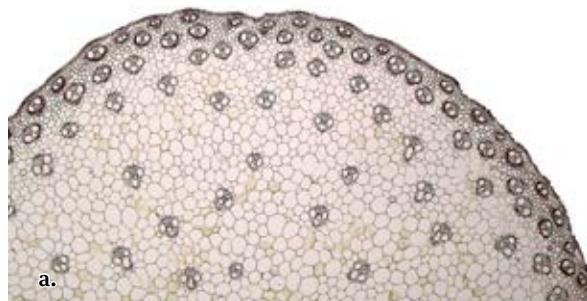
ка). Испод епидермиса (субепидермално), или нешто дубље, може бити присутан склеренхим, у виду врпци или континуираног прстена. У млађим деловима стабла групе склеренхима наизменично се смењују с групама ћелија хлоренхима (углавном сунђерастог), мада хлоренхим може бити и континуирано распоређен. Постоје врсте и с палисадним паренхимом (сл. 146 б, в). Доста ретко, у кори су присутни нешто ситнији проводни снопићи – кортикални снопићи.

Централни цилиндар код монокотиледоних врста је наизглед без правилног распореда проводних снопића. Прокамбијум се зачиње у виду већег броја врпци које су најчешће неправилног распореда (нпр. кукуруз, љиљан). Снопићи ближи периферији стабла су ситнији и с више механичког ткива које их окружује, док су ка унутрашњости круп-

нији и са слабије развијеним механичким ткивом. Овакав тип грађе најраспрострањенији је међу монокотилама. Код других монокотила, нпр. трава, снопићи су распоређени у периферном делу централног цилиндра. У централном делу цилиндра паренхимске ћелије сржи раскидају се услед неједнаког раста унутрашњих и периферних ткива, што доводи до настанка централне шупљине (сл. 146 б). Варијације у грађи стабла присутне су код многих врста из породице трава (Poaceae) и породице оштрица (Cyperaceae).

Секундарно дебљање и секундарна грађа стабла голосеменица и дикотиледоних биљака

Код голосеменица, вишегодишњих дрвенастих биљака и неких зељастих дикотиледоних биљака након формирања примар-



Слика 146. Примарна грађа стабла монокотиледоних биљака на попречном пресеку: а. кукуруз; б. *Sparganium* sp.; в. шаш (*Scirpoides holoschoenus*); г. пшеница

них трајних ткива обим стабла се повећава стварањем нових ткива, односно секундарним дебљањем. Секундарно дебљање углавном је у вези с гранањем изданка и корена, развојем обимне круне, великог броја листова, као и снажног кореновог система, што захтева умножавање пре свега **проводних**, али и **механичких елемената**. Стварањем нових проводних елемената олакшава се провођење материја, док механички елементи обезбеђују потпору биљци. Секундарно дебљање везано је за настанак и активност латералних меристема **фелогена** и **секундарног камбијума**.

Епидермис као трајно примарно покорично ткиво не може да прати притисак новонасталих унутрашњих ткива, пуца и коначно се љушти с површине. Њега замењује секундарно покорично ткиво перидермис који настаје радом секундарног латералног меристема фелогена. Код већине вишегодишњих дрвенастих биљака перидермис се замењује ефикаснијим заштитним покоричним ткивом, мртвом кором. Формирање и особине грађе фелогена, перидермиса и мртве коре детаљно је објашњено у поглављу Систем покоричних ткива.

Код стабала секундарне грађе, посматрано од периферије ка центру, разликују се следеће зоне: перидермис или мртва кора, остаци примарне коре, секундарна кора, камбијална зона, секундарно дрво, примарно дрво и срж. Када се фелоген формира субепидермално или од ткива примарне коре, у секундарној грађи стабла задржава се у целости или делимично примарна кора. Опис грађе примарне коре и примарног дрвета дат је у оквиру приказа примарне грађе стабла дикотила.

Деобама ћелија секундарног камбијума, као диплеуричног ткива, одвајају се, односно диференцирају ка центру стабла елемен-

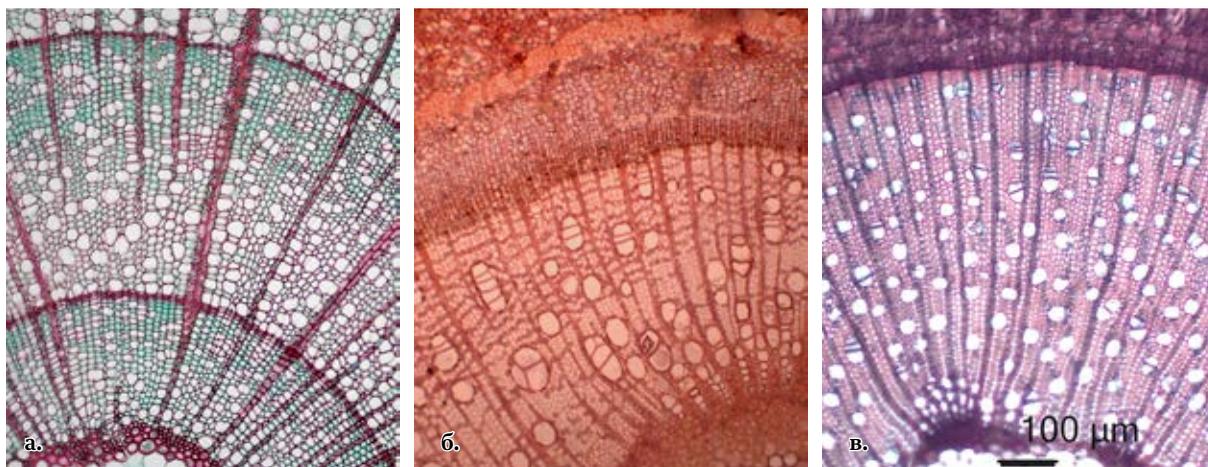
ти *секундарног дрвета* (*секундарног ксилема*), а ка периферији стабла елементи *секундарне коре* (*секундарног флоема*). На овај начин, примарна кора потиснута је ка периферији стабла, док примарно дрво (примарни ксилем) заостаје око сржи у центру стабла. Посматрани на попречном пресеку стабла, услед тангенцијалних деоба ћелија камбијума, елементи секундарне коре и секундарног дрвета распоређени су у правилним радијалним низовима. Камбијум диференцира знатно више елемената секундарног дрвета него коре, тај однос је 3 (4):1.

Секундарно дрво (секундарни ксилем)

Секундарно дрво чини главну масу секундарне грађе стабла, чија је функција провођење воде и неорганских материја од корена до листова, давање чврстине стаблу и резервисање органских материја. У секундарном дрвету скривеносеменица присутне су трахеје и трахеиде, дрвна влакна, као и аксијални и радијални паренхим, који обично чине 10%–40% масе дрвета (сл. 147).

Секундарни камбијум је грађен из два типа ћелија. Деобама вертикално издужених ћелија, *фузиформних уницијала*, настају издужени проводни елементи, дрвна (либриформ) влакна и аксијални паренхим. Деобама радијално издужених ћелија, *уницијала зрака*, настају секундарни зраци (радијални паренхим).

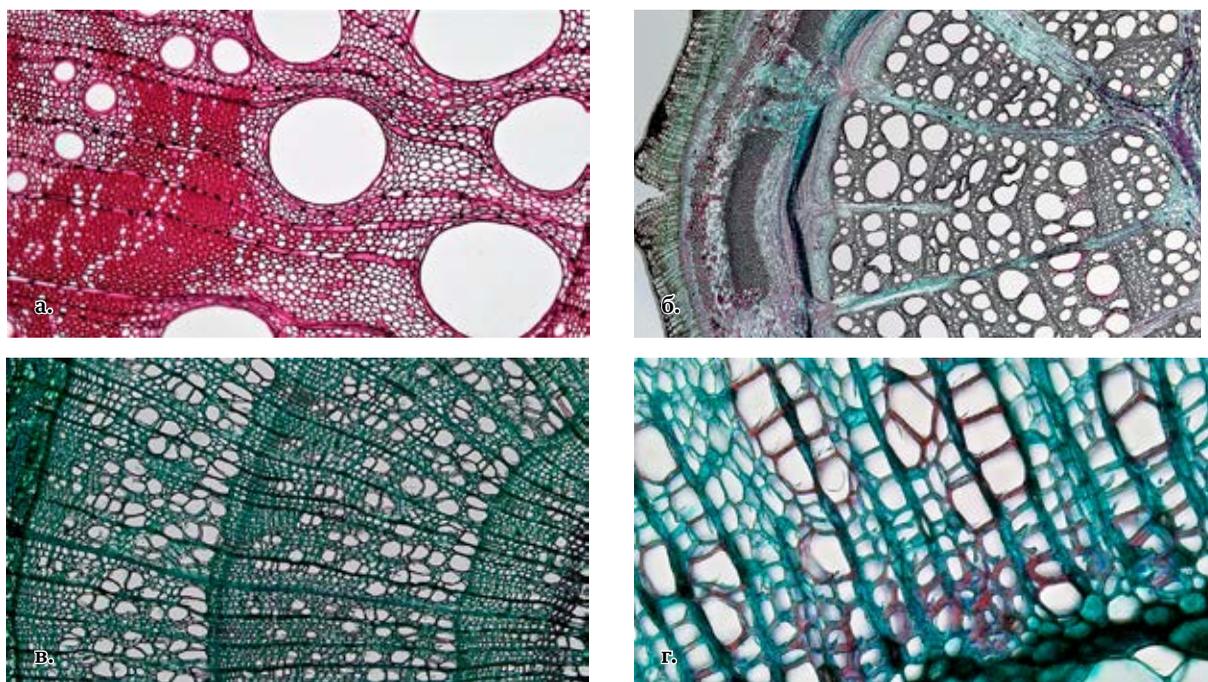
Трахеје могу бити распоређене на различите начине. Према начину груписања, трахеје могу бити појединачне (дифузан распоред), у групама или у низовима, распоређене у радијалним или тангенцијалним тракама. Број трахеја у групи, као и величина лумена појединачних трахеја зависе од биљне врсте и спољашњих фактора (сл. 148).



Слика 147. Секундарно дрво дрвенастих дикотиледоних биљака на попречном пресеку стабла: а. лириодендрон; б. орах; в. врба (*Salix sp.*)

Ћелије аксијалног паренхима настају попречним деобама прозенхимских ћелија секундарног камбијума. Тако настаје један низ ћелија од којих су две крајње с косим зидовима. Ћелије аксијалног паренхима су живе, у мањем степену задебљалих зидова у којима су присутне просте јамице. Број јамица зави-

си од типа ћелије с којом се граниче. Ћелија аксијалног паренхима је с већим бројем ситних јамица ако се граничи с другом ћелијом паренхима. Уколико се ћелија аксијалног паренхима граничи с трахејом или трахеидом, јавља се мањи број крупних јамица. Врло је



Слика 148. Распоред трахеја у секундарном дрвету дрвенастих дикотила на попречном пресеку стабла: а. и б. појединачан (дифузан); в. у групама од 2 до око 8; г. у групама у радијалним низовима

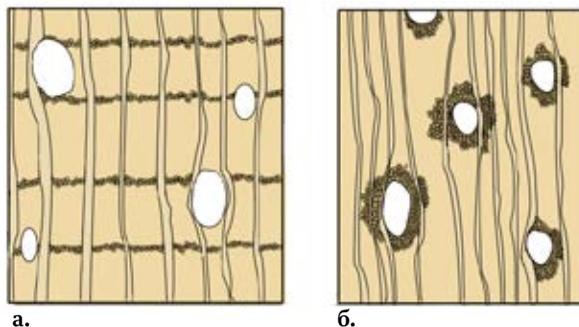
мало веома ситних јамица или их уопште нема на зидовима ћелија паренхима које се граниче с дрвним влакнима. У ћелијама аксијалног паренхима резервишу се различите органске материје, а могу се наћи и масне материје (нпр. липа).

Уколико у онтогенетском развоју аксијалног паренхима од прозенхимских ћелија не дође до образовања попречних зидова, настаје ћелија означена као заменско влакно или вретенаста ћелија аксијалног паренхима. Она је хомолога целом низу ћелија аксијалног паренхима и има исту функцију као аксијални паренхим. Заменска влакна су ређе заступљена.

Два су основна типа распореда аксијалног паренхима, *апотрахеалан* – паренхим није у контакту с трахејама и *паратрахеалан* – паренхим је у контакту с трахејама (сл. 149). Апотрахеални паренхим може бити распоређен дифузно, када су паренхимске ћелије, појединачно или у групама, распоређене неправилно по читавом году, или терминално, када су ћелије паренхима дуж границе года.

Паратрахеални паренхим може потпуно или делимично опкољавати трахеје (унилатералан). При потпуном опкољавању трахеја паренхим може имати неколико форми: вазичентричан – када паренхим потпуно опкољава трахеални низ читавом дужином (нпр. багрем, дуд, *Morus* sp.); конфлуентан – паренхим опкољава трахеје и протеже се континуирано у тангенцијалном смеру; алиморфан – вишеслојни паренхим око трахеја протеже се у тангенцијалном смеру, док према крају простирања постаје ужи (егзотичне врсте).

Деобом ћелија камбијума (иницијала сржних зрака), издужених у радијалном смеру, настају паренхимске ћелије – *радијални зраци* – које се пружају у облику уских трака, кроз секундарно дрво и секундарну кору (сл.



а.

б.

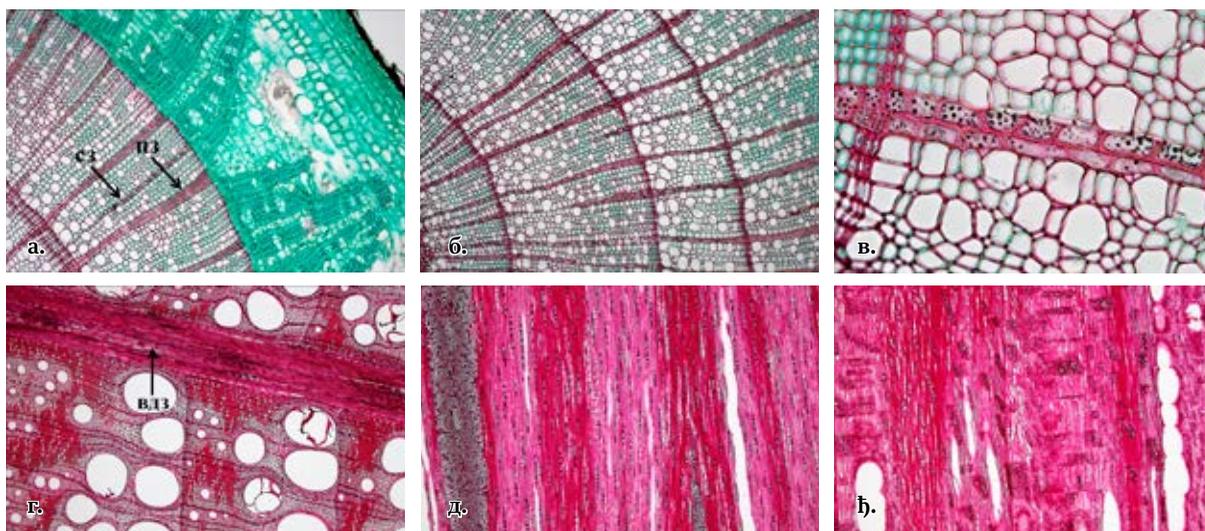
Слика 149. Распоред паренхима у секундарном дрвету дикотиледоних биљака на попречном пресеку стабла: а. апотрахеални; б. паратрахеални

150). Радијални зраци дефинишу се као група ћелија која је одговорна за транспорт материја у радијалном смеру. Овим зрацима повезују се живе ћелије сржи и остале живе ћелије дрвета са елементима коре (секундарне и примарне). Захваљујући радијалним зрацима допремају се вода, минералне и органске материје до живих ткива, и одвија размена гасова.

Постоје примарни и секундарни радијални зраци.

Примарни сржни зраци пружају се у радијалном правцу од сржи до примарне коре, кроз примарна и секундарна ткива стабла. Ти зраци су зачети још у примарној грађи стабла и са секундарним дебљањем се даље издужују. Они су дужи и шири у поређењу с касније формираним (секундарним) (сл. 150 а). Секундарни зраци пролазе само кроз секундарна ткива стабла. Протежу се кроз секундарно дрво (дрвни зраци), преко камбијума до секундарне коре (корини зраци) и слепо се завршавају на оба краја.

Зраци могу бити различите сложености (једнослојни и вишеслојни), изграђени од истог типа ћелија (хомоцелуларни) или их изграђују различити типови ћелија (хетероцелуларни) (сл. 150 г-ђ). Број и величина (ви-



Слика 150. Радијални зраци стабла секундарне грађе. Лириодендрон, попречни пресек стабла: а. примарни (пз) и секундарни зраци (сз) коре и дрвета; б. детаљ дрвета; в. двослојни радијални зрак дрвета. Секундарно дрво храста: г. попречни пресек д. тангенцијални пресек; е. радијални пресек; вишеслојни дрвни зрак (вдз)

сина и ширина) зрака зависе од више фактора, а пре свега од биљне врсте, старости биљке, услова средине. Број зрака се повећава из године у годину (дебљањем). Дрво се лакше цепа ако је висина зрака већа.

Живе паренхимске ћелије дрвних зрака су слабо лигнификованих зидова, богате скробним зрнима, имају крупне просте јамице и служе за транспорт органских материја у радијалном правцу. Овим ћелијама проводе се органске материје, доспеле флоемом из листова у дубину секундарног ксилема, и нагомилавају се у дрвном паренхиму. Осим међусобне повезаности путем јамица, паренхимске ћелије зрака повезане су и с ћелијама аксијалног паренхима. Органске материје које су резервисане у ћелијама аксијалног паренхима путем јамица прелазе у ћелије зрака, и транспортују се у радијалном правцу од дрвета до коре и обратно. Постоје и паренхимске ћелије дрвних зрака с великим бројем ситних јамица и лигнификованим зидовима, те су због тога мртве ћелије, тзв. „трахеидалне ћелије“, и служе за транс-

порт воде с минералним материјама од ксилема ка флоему. Путем уских интерцелуларних присутних између паренхимских ћелија дрвних зрака обезбеђује се измена гасова између унутрашњих ткива и спољашње средине. Интерцелулари дрвета су преко интерцелулара коре и покоричног ткива у вези са спољашњом средином.

Поред улоге у радијалном транспорту материја, паренхимске ћелије дрвних зрака одликују се и широким спектром других функција. Нарочито су познате по функцији резервисања хранљивих материја, скроба и масти, али и материја попут танина и кристала. Код листопадних врста дрвећа умерене зоне, у касно лето и јесен унутар ћелија дрвних зрака резервише се скроб. На пролеће се дешава његова хидролиза до сахарозе и ремобилизација у ксилемске елементе. На овај начин шећери се заједно с водом допремају до младих листова и пупољака који се развијају. На истом принципу дешава се и процес опоравка судова у случају кавитације када у судовима долази до

прекидања водене колоне услед формирања мехурића ваздуха, што може довести до прекида протока материја. У том случају, паренхимске ћелије уместо шећера обезбеђују воду неопходну за испуњавање судова.

Паренхимске ћелије одговорне су и за реакцију дрвета на присуство патогених организама и опоравак дрвета. На месту деловања патогена и оштећења биљног ткива ћелије паренхима могу да се преобрезе (трансдиференцирају) у склеренхимске и на тај начин се спречава ширење патогена путем проводних елемената ксилема.

Као и карактеристике проводних елемената, организација паренхимских ћелија у секундарном ксилему скривеносемица специфична је и константна карактеристика за сваку врсту. Наведене особине од значаја су у таксономији. Најчешће анализирани карактеристике паренхима јесу заступљеност и организација аксијалног паренхима, као и величина и тип радијалних зрака.

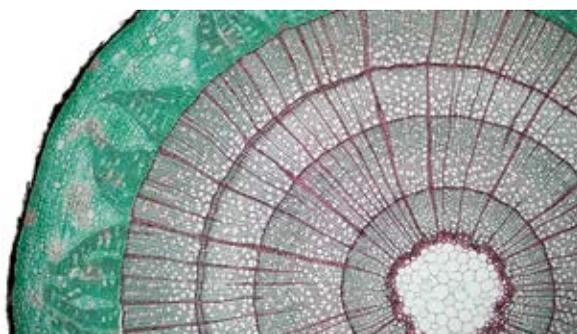
Прстенови прираста дрвета (годови)

У областима тропа и суптропа, биљке живе у уједначеним (равномерним) климатским условима, те се деоба ћелија камбијума одвија подједнако током целе године. У пределима где се смењују зима и лето (хладан и топао или влажан и сушан период), деоба ћелија камбијума је периодична. У пролеће се ствара знатно више проводних, а мање механичких елемената. Проводни елементи настали у пролеће су већег лумена, слабо задебљалих и слабо лигнификованих ћелијских зидова. Зона у секундарном дрвету формирана у пролеће назива се *пролећно дрво*. С јесени активност камбијума опада, ствара се више механичких у односу на проводне елементе. Проводни елементи су мањег лумена, дељких и јаче лигнификованих зидова. Зона секундар-

ног дрвета формирана у јесен је *јесење дрво*. Преко зиме деоба ћелија камбијума се привремено и делимично обуставља (сл. 151).

Зоне пролећног и јесењег прираста дрвета чине годишњи прираст дрвне масе или *год*. Годови се на попречном пресеку стабла уочавају као концентрични прстенови. Код стабала која расту косо или хоризонтално, прстенови прираста су ексцентрични. На основу броја година може се проценити старост биљке. Ипак, број година не мора бити увек мерило старости јер се он у истом вегетационом периоду може удвојити или сасвим изостати. Удвајање година настаје када биљка изгуби листове услед дејства неких спољашњих фактора (пожара, измрзавања, напада гусеница и сл.), када и ћелије камбијума престају да се деле. Касније, када биљка добија ново лишће, ћелије камбијума се поново деле и развија се нови, тзв. лажни год. Због тога се у истој години, уместо једног образују два года. Формирање година може изостати уколико су неповољни услови за раст биљке, нпр. услед недостатака минералних материја у земљишту неопходних за раст и развој биљке.

Посматрани на попречном пресеку стабла годови имају различиту ширину зависно од биљне врсте и њене старости, као и



Слика 151. Прстенови прираста дрвета на попречном пресеку стабла лириодендрона

различитих еколошких услова средине. Код млађих биљака стварају се шири годови. Са старењем биљке функција првоформиних проводних елемента престаје. Трахеиде и нешто ређе трахеје затварају се тилама, израштајима суседних паренхимских ћелија које урастају у судове образујући мехуре. У тилама се могу резервисати различите материје (скроб, смола). Постоје и врсте код којих се проводни елементи искључују из функције провођења услед нагомилавања минералних али и органских материја, а да притом не долази до образовања тила (вишња, бреза). Зидови ћелија дрвног паренхима током времена задебљавају и лигнификују, те ћелије губе функцију провођења.

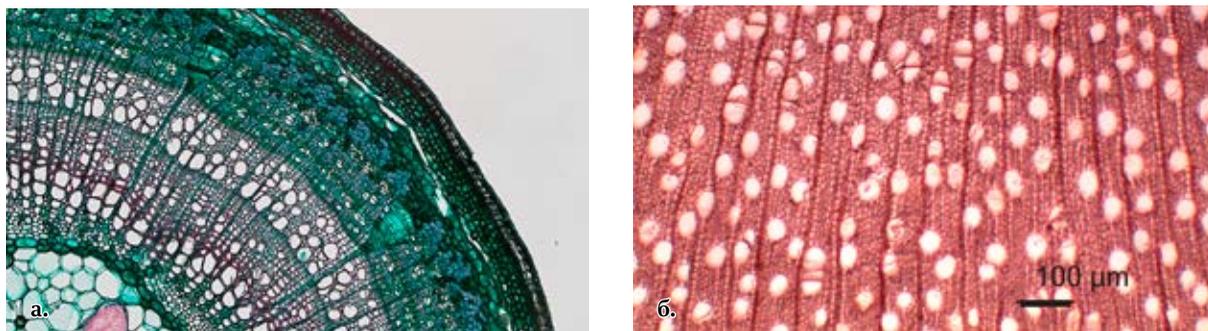
Периферни, спољашњи део ксилема (млађи део дрвета), који се налази испод камбијалног прстена, жућкасто-беличасте боје, учествује у провођењу минералних материја и воде од корена до листа назива се бељика, бакуља или албумум. Унутрашњи, нефункционални, старији део дрвета, постаје углавном тамније боје и визуелно се разликује од периферног функционалног дела дрвета. Зона са изумрлим хистолошким елементима означена је као једрац, дурамен или срчка (сл. 152).

Тамна боја једраца потиче од различитих материја у лумену ћелија и од оксидативних продуката у зидовима њихових хистолошких елемената. Једрац је обично отпорнији од бакуље на разорно дејство гљива и бактерија јер се у њему налазе оксидациони продукти танина (у зидовима). Танини и њихови оксидациони продукти флобафени значајни су и због антисептичког дејства, што је важно са аспекта целокупног функционисања, нарочито вишегодишњих стабала. При изумирању ћелија, различити оксидациони продукти танина дају специфичну обојеност једраца (плавичаста, мрка, црна). Код великог броја дрвенастих врста, зоне млађе и старије дрвне масе разликује се по боји и чврстости. Постоје и врсте код којих нема разлике у боји између бакуље и једраца (нпр. јавор, бреза).

На основу величине и распореда проводних елемената унутар года лишћари се деле на прстенасто-порозне и дифузно-порозне врсте. Код прстенасто-порозног дрвета присутна је разлика између зоне пролећног (порозно или светлије) од зоне јесењег дрвета (компактно или тамније). У зони пролећног прираста трахеје су с већим



Слика 152. Попречни пресек вишегодишњег стабла с функционалним и нефункционалним зонама секундарног дрвета: а. буква; б. багрем; в. топола



Слика 153. Распоред проводних елемената на попречном пресеку стабла у зонама прираста: а. полупрстенасто-порозни (липа); б. дифузно-порозни (врба)

луменом у односу на зону јесењег прираста где преовладавају влакнасте трахеиде и дрвна влакна (нпр. храст, багрем, јасен, дуд). Код дифузно-порозног (растресито-порозног) дрвета проводни елементи су сличне величине и равномерно су распоређени у прстену прираста (нпр. врба, бреза) (сл. 153).

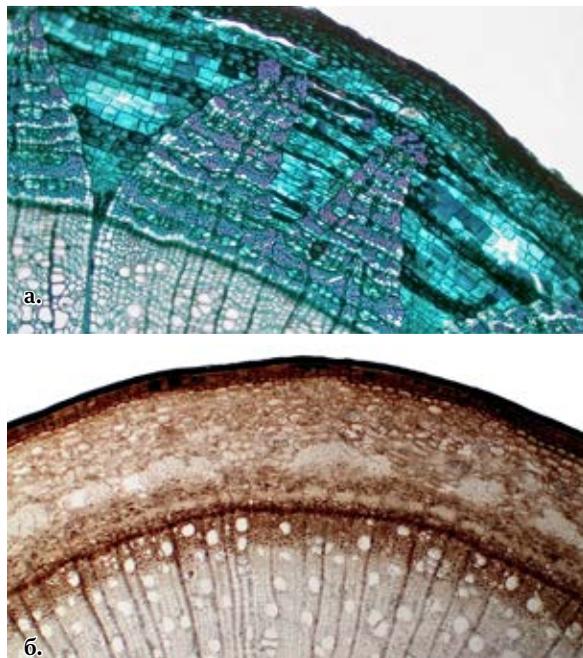
На попречном пресеку стабла секундарне грађе срж има, зависно од облика ксилема, различит изглед (округао, многоугаони, звездасти).

Особине дрвета као што су тврдоћа, еластичност, проводљивост звука, зависе од састава дрвета и распореда његових хистолошких елемената и одлучујући су фактори за његову техничку примену и искоришћавање.

Секундарна кора (секундарни флоем)

Дебом ћелија секундарног камбијума према периферији стабла (центрифугално) настаје зона секундарне коре. У састав секундарне коре улазе проводно, механичко и паренхимско ткиво, а у неким случајевима и секреторно ткиво. Улога секундарне коре првенствено је у провођењу органских материја. Кроз интерцелуларе коре одвија се размена гасова, док се у ћелијама паренхима коре могу резервисати органске материје (сл. 154).

Од *проводних елемената* у кори скривеносеменица заступљене су ситасте цеви и ћелије пратилице. Попречни зид између чланова ситасте цеви скривеносеменица код највећег броја врста косо је постављен. *Механичко ткиво* у саставу коре је склеренхим, тј. ликина влакна и склереиди. Ликина влакна (тврда кора) могу имати правилан распоред нпр. у облику тангенцијалних трака (сл.



Слика 154. Секундарна кора на попречном пресеку стабла дрвенастих дикотиледоних биљака: а. проводни елементи флоема и ликина влакна у дисконтинуираном наизменичном распореду и паренхим (липа); б. врба

154 а), док су чешће присутна у виду мањих или већих група неправилног распореда. Склереиди настали задебљањем и лигнификацијом ћелијских зидова јављају се као појединачни или у групицама. У погледу присуства и распореда механичког ткива постоје знатне разлике између врста. У секундарној кори неких врста постоје само ликина влакна (липа), само склереиди (нпр. буква) или обе врсте склеренхима (нпр. храст; леска, *Corylus* sp.; клен, *Acer campestre*).

Паренхимско ткиво чини основну масу секундарне коре. Ћелије аксијалног и радијалног паренхима су живе, танких, нелигнификованих зидова и с бројним јамицама. Настају деобом ћелија камбијума исто као и ћелије дрвног паренхима. Аксијални паренхим у кори назван је корин или ликин паренхим. Ћелијама аксијалног паренхима транспортују се органске материје створене у листовима до свих биљних делова којима су неопходне. У њима се у јесен резервишу различите материје (скроб, танини, уља, кристали). У пролеће скроб резервисан у леукопластима хидролизом прелази у глукозу која одлази у пупољке и искоришћава се за њихово развиће. Зидови ћелија аксијалног паренхима касније лигнификују, али знатно слабије у односу на зидове дрвног паренхима. Ћелије паренхима могу бити организоване у тракама, радијалним нивовима или само око чланака ситастих цеви. Дистрибуција аксијалног паренхима обично је повезана с густином влакана и склереида, стога врсте с више механичких елемената обично имају и правилнији распоред паренхимских ћелија. Карактеристике елемента секундарне коре са удаљавањем од камбијума знатно се мењају. Ћелије аксијалног паренхима, унутар нефункционалног флоема, увећавају волумен или се деле, и резервишу више ергастичних компоненти.

Радијални зраци коре и дрвета у близини камбијалног прстена прилично су сличних димензија, међутим, паренхимске ћелије старијег дела кориног зрака, део ближи површини стабла, тангенцијално се издужују, те су зраци у том делу знатно шири. Код појединих врста биљака као што су представници рода *Tilia*, ово је нарочито изражено. Такође, паренхимске ћелије кориних зрака, као и ћелије паренхима примарне коре могу накнадно стећи способност деобе. Овај процес, називан дилатација, доводи и до знатног увећања ширине кориних зрака (сл. 151 и 154).

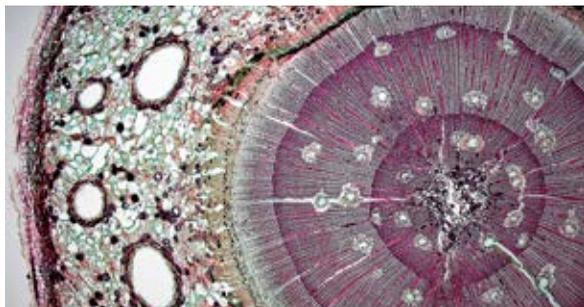
Радијални зраци коре настављају се преко камбијалне зоне на радијалне зраке дрвета обезбеђујући на тај начин транспорт материја у радијалном смеру. Као и дрвни зраци, и корини зраци могу бити хомоцелуларни и хетероцелуларни. Код неких врста ћелије паренхима кориних зрака, ближе површине стабла могу да садрже хлоропласте и у том случају може се рећи да корини зраци врше и функцију фотосинтезе. У паренхиму коре присутни су секреторни канали (нпр. пистаћ, *Pistacia lentiscus*), ређе се срећу и млечне цеви (нпр. каучуково дрво).

У грађи стабла секундарне грађе доминира зона секундарног дрвета. Слабија развијеност секундарне коре резултат је што камбијум продукује много мање хистолошких елемената коре него дрвета, и због кратког функционисања ситастих цеви и ћелија пратилица (обично једна вегетациона периода). Након искључивања из функције, пошто су ситасте елементи танкозидни, под притиском околних, живих, тургесцентних ћелија спљоште се и деформишу, често ресорбују, те улазе у састав мртве коре. Стога је у грађи секундарне коре и слабо изражена сезонска ритмика рада камбијума.

Код скривеносеменица, као еволутивно напреднијих у односу на голосеменице, појавом трахеја и дрвних влакна, поред трахеида и дрвног паренхима присутних код голосеменица, уочава се диференцијација функција. Узимајући у обзир елементе који учествују у провођењу воде, издвајају се одређени системи, тзв. хидросистеми. Код најсавршенијих скривеносеменица, доминантну функцију провођења воде преузеле су трахеје, те се говори о *трахејном хидросистему*. Трахеје се могу наћи окружене склеренхимским влакнима (либриформ влакана) (нпр. јавор; јасен, *Fraxinus* sp.). Код *трахеидно-трахејног хидросистема*, оба типа ћелија проводе воду (нпр. питоми кестен, *Castanea sativa*). Код неких врста (нпр. орах; брест, *Ulmus* sp.), просторно се и функционално издвајају трахеидно-трахејна подручја, која служе провођењу воде од подручја са склеренхимским влакнима. Код *трахејно-либриформног хидросистема* вода се проводи искључиво трахејама, док трахеидни елементи служе само као места за чување воде.

Специфичности у секундарној грађи стабла голосеменица

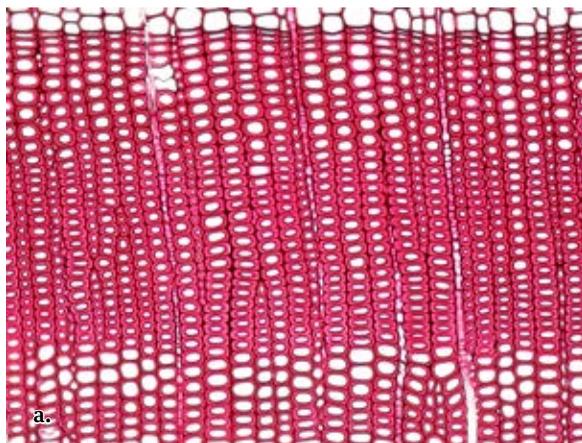
Секундарно деблање голосеменица одвија се на исти начин као и код дрвенастих дикотила. Специфичности у грађи стабла голосеменица у односу на скривеносеменице присутне су у грађи секундарног дрвета и секундарне коре (сл. 155).



Слика 155. Секундарна грађа стабла бора

Основни елементи грађе секундарног дрвета голосеменица су трахеиде (90%), у ређим случајевима има врста и с трахејама, знатно мањи удео у грађи чини дрвни паренхим (10%), док дрвних влакана нема. Код голосеменица трахеиде подједнако служе провођењу воде и давању чврстине чинећи *трахеидни хидросистем*.

Захваљујући периодичној активности камбијума разликују се трахеиде пролећног и јесењег дрвета, те се и годови јасно уочавају (сл. 156). Трахеиде четинара формирају се почетком вегетационе периоде (пролеће и рано лето) могу имати различит облик посматран на попречном пресеку (четвороугаон, петоугаон и шестоугаон). Великог су



Слика 156. Трахеиде пролећног и јесењег дрвета на попречном пресеку стабла а. бора; б. смрче

лумена и релативно танких ћелијских зидова. Завршеци оваквих трахеида су са заобљеним крајевима. Главна улога им је провођење воде, мада у мањем степену имају и механичку улогу. Опшанчене јамице, присутне у радијалним зидовима трахеида, најчешће се налазе у једном низу. Највећи број опшанчених јамица присутан је у зидовима завршеца трахеида којима се две трахеиде додирују. Трахеиде јесењег дрвета су на попречном пресеку четвороугаоног облика. Малог су лумена, с већим степеном лигнификованих зидова и са зашиљеним крајевима. Главна функција им је првенствено механичка, а у знатно мањем обиму могу имати и проводну функцију.

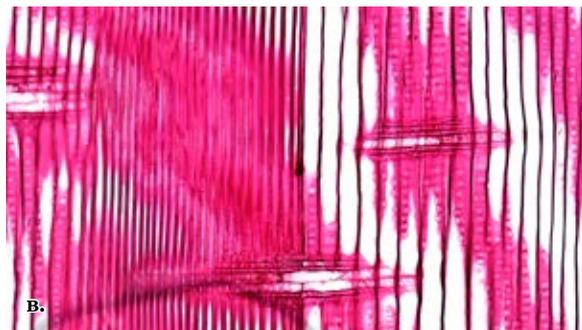
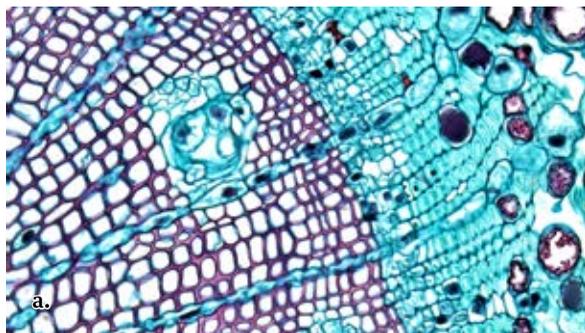
У секундарном дрвету радијалан паренхим, односно дрвни зраци, присутни су код већине врста (сл. 157). Међутим, аксијалан паренхим је слабије присутан, и код врста неких родова се не формира (*Pinus*, *Picea* и *Taxus*). Радијални зраци могу бити једнослојни и вишеслојни, а у погледу типа ћелија које

их изграђују хомоцелуларни и хетероцелуларни. Хетероцелуларне дрвне зраке голосеменица изграђују два типа ћелија. Живе ћелије заузимају средину зрака, слабо су лигнификованих зидова с простим јамицама, и служе провођењу органских материја. Друге, *трахеидалне* ћелије или радијалне трахеиде, мртве су ћелије изодијаметричног облика, знатно лигнификованих зидова са ситним опшанченим јамицама, налазе се на ободу зрака и служе провођењу воде и минералних материја.

У секундарном дрвету неких врста присутни су смолни канали (нпр. бор, смрча, ариш *Larix* sp.). Канали се пружају и у радијалном и у аксијалном правцу. Код неких врста услед повреда изазваних различитим факторима средине могу се развити и трауматски смолни канали.

Основни елементи грађе секундарне коре стабла голосеменица су ситасте ћелије и корин паренхим. Ћелије пратилице се не образују, док се механичко ткиво образује код многих врста. У секундарној кори четинара распоред хистолошких елемената изузетно је правилан. Смењују се тангенцијалне траке механичких влакана, проводних елемената и кориног паренхима (нпр. фам. *Cupressaceae*).

Корини зраци као и дрвни могу бити једноћелијски и вишећелијски, хомоцелуларни



Слика 157. Радијални зраци на пресеку стабла бора: а. попречни; б. тангенцијални; в. радијални

и хетероцелуларни. Средињу хетероцелуларног зрака заузимају паренхимске ћелије богате скробом, издужене у радијалном правцу. На ободима кориних зрака ћелије постављене управно на паренхимске ћелије често садрже беланчевине и по функцији одговарају ћелијама пратилицама које се формирају код скривеносеменица заједно са ситастим цевима. У вишеслојним кориним зрацима формирају се смолни канали, чији број и распоред зависе од врсте.

Делимично или непотпуно секундарно дебљају и многе једногодишње зељасте дикотиле (нпр. сунцокрет, парадајз, кромпир).

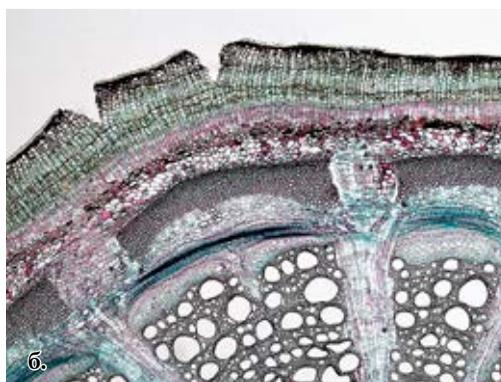
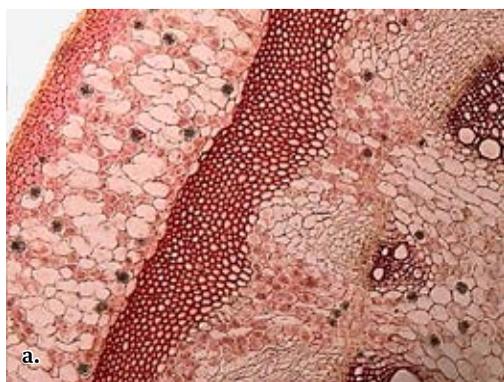
Формирање секундарног камбијалног прстена и развој секундарне грађе

Формирањем секундарног камбијума у виду континуираног камбијалног цилиндра (прстена, посматрано на попречном пресеку стабла) започиње развој секундарне грађе стабла на различите начине.

Aristolochia mun јавља се код врста које у примарној грађи стабла имају централни цилиндар с проводним снопићима (сл. 158). У колатералним отвореним снопићима између проводних ткива ксилема и флоема налази се фасцикуларни камбијум (примарни), настао диференцирањем прокамбијума. Касније,

диференцирањем паренхимских ћелија примарних зрака, у нивоу фасцикуларног камбијума, ствара се интерфасцикуларни камбијум (секундарни). Спајањем фасцикуларног и интерфасцикуларног камбијума формира се континуирани камбијални прстен. Увећање обима камбијалног прстена одвија се на рачун антиклинаних (уздужних) деоба камбијалних ћелија. Деобом ћелија камбијалног прстена настају нова, секундарна ткива. Накнадно стварање секундарних проводних ткива одвија се тако да ксилем и флоем остају организовани у форми „снопића“. Створена секундарна ткива у зони снопића потискују примарна ткива. Од зоне камбијалног прстена између снопића (интерфасцикуларног камбијума) наставља се стварање паренхимских ћелија сржних зрака ка периферији и центру стабла. На овај начин, примарни зраци се продужавају, а новостворени зраци слепо се завршавају у секундарном флоему и секундарном ксилему (секундарни зраци).

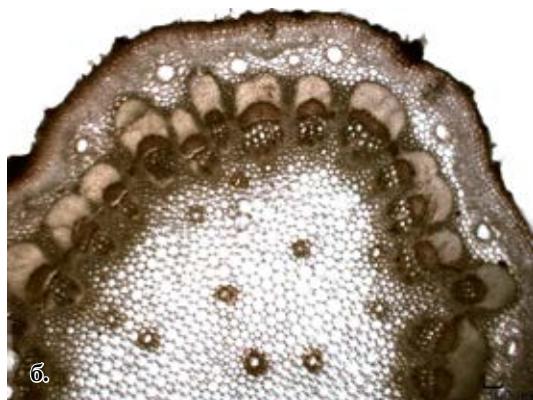
Код неких врста, камбијални прстен у зони између раније образованих, крупнијих снопића, ствара више нових, углавном мањих снопића, који се означавају као међуснопићи. Паренхимске ћелије између њих представљају остатке примарних сржних зрака (нпр.



Слика 158. *Aristolochia mun* формирања камбијалног прстена:
а. примарна грађа; б. секундарна грађа стабла



а.



б.

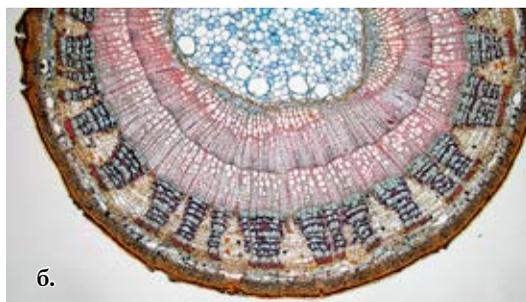
Слика 159. *Helianthus annuus*. Проводни снопићи у стаблу сунцокрета, између крупних снопића распоређених у једном кругу формирани су ситни, међуснопићи. а. сунцокрет; б. дивљи сунцокрет (*Helianthus mollis*)

сунцокрет). Овакав начин формирања камбијалног прстена и деобе ћелија камбијума назива се *Helianthus annuus* (сл. 159).

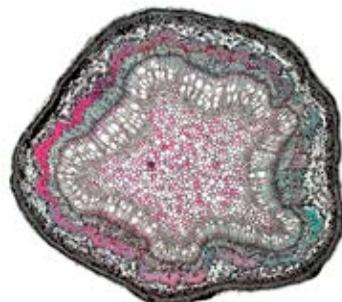
Tilia annua настанка камбијалног прстена, карактеристичан је за стабла код којих се прокамбијум зачиње у виду континуираног прстена и формира **примарни камбијум** (сл. 160). Оваква стабла у примарној грађи имају континуиране цилиндре флоема и ксилема. Код овог типа, тешко је са сигурношћу увек утврдити где престаје примарна, а почиње секундарна грађа (нпр. липа) (сл. 160 а, б). Камбијум формиран у виду камбијалног прстена код неких врста дрвенастих дикотила у почетним фазама формира велики број густо распоређених проводних снопића, који



а.



б.



в.



г.



д.

Слика 160. *Tilia* тип формирања камбијалног прстена. Грађа стабла: а. и б. липа; в. и г. храст; д. троскот

се у каснијем стадијуму трансформишу у прстен ксилема и прстен флоема (нпр. храст) (сл. 160 в, г). У случају неких зеластих врста јасно формиран проводни снопићи деобом ћелија камбијалног прстена задржавају своју форму и касније (нпр. трескот, *Polygonum aviculare*) (сл. 160 д).

Ricinus тип формирања камбијалног прстена сматра се прелазним типом. Код биљних врста са овим типом формирања камбијалног прстена, прокамбујум се зачиње у виду врпци и формира колатералне отворене проводне снопиће. Интерфасцикуларни камбијум, формиран дедиференцијацијом паренхимских ћелија сржних зрака, у нивоу фасцикуларног камбијума, спајањем с фасцикуларним камбијумом гради камбијални прстен. Камбијални прстен функционише као и код *Tilia* типа, тј. одваја континуирано ткива ксилем и флоем.

Атипска грађа (дебљање) стабла

Анатомска грађа стабла резултат је пре свега „типског“ формирања примарног и секундарног камбијума. Захваљујући томе, дрвенасте врсте имају цилиндричан централни део стабла, сачињен од секундарног дрвета и остатка примарног дрвета, којег окружује ужа зона изграђена од секундарне коре, примарне коре и покоричног ткива (перидермис или мртва кора).

Грађа стабла, нарочито карактеристична за лијане, резултат је „атипског“ начина формирања камбијума. Распоред меких ткива с ћелијама танких зидова и тврђих ткива (првенствено ксилема), такав је да су стабла обликом цилиндрична, спљоштена или изграђена од два или више сегмената (лобусна) (сл. 161). Формирањем сукцесивних камбијума, континуираних (сл. 161 и) или дисконтинуираних (сл. 161 j), а услед неравномерне и неправилне деобе појединачних камбијума

настају асиметричне и спљоштене (сл. 161 в) форме стабала.

Формирање камбијума у виду независних камбијалних прстенова одвија се током раних развојних фаза стабла. На тај начин, најчешће се ствара централни васкуларни цилиндар и зависно од врсте, различит број периферних цилиндара (2–16). Овакава грађа јединствена је за неколико врста *Serjania* (Sapindaceae) (сл. 161 а). Неравномерном деобом ћелија камбијалног цилиндра у раном стадијуму развоја може се формирати више радијалних сегмената ксилема који су у виду острваца распоређени у пролиферисаном паренхиму, и независно се развијају један од другог (сл. 161 б). Додатни васкуларни цилиндри или само групе секундарног флоема које немају улогу у провођењу, формирају се у кори неких врста. Због постојања више одвојених камбијалних прстенова, независно се формирају прстенови секундарног ксилема и флоема, због чега стабло на попречном пресеку изгледа као да је настало бочним спајањем више стабала (сл. 161 г, д, љ). Неритмичком деобом ћелија камбијума настају различите форме ксилема. Посебно су занимљиви стабла с клинастом формом флоема уметнутим између ксилема (сл. 161 е, ж, з). Захваљујући атипском формирању камбијума, код дрвенастих лијана образују се у стаблу комбинација меких и тврђих ткива, чиме се постиже већа еластичност, а и чврстина стабла. Стабла са атипском грађом формирају се и код неких халофитских врста.

Дебљање стабла монокотиледоних биљака

Монокотиле углавном немају секундарно дебљање стабла које подразумева формирање секундарног камбијалног прстена у зони проводних снопића и фелогена. Код ове групе биљака постоји примарно



Слика 161. Попречни пресек стабла са атипском грађом: а. *Serjania caracasana*; б. *Passiflora multiflora*; в. *Mashaerium* sp.; г. *Thinouia* sp.; д. *Chiococca alba*; ђ. *Paulinia pinnata*; е. *Stigmaphyllon blanchetii*; ж. *Russelia contrerasii*; з. *Tynanthus cognathus*; и. *Doliocarpus* sp.; ј. *Maripa scandens*; к. *Manekia obtusa*

дебљање стабла које се састоји у повећању волумена, углавном ћелија паренхима, као и задебљавању и лигнификацији ћелијских зидова свих ткива. Дакле, присутна је општа склерификација ткива, док до умножавања ћелија по правилу не долази. Међутим, неке дрвенасте моноцитиле из реда *Asparagales* (као што су драцена, јука и алоја) имају јединствен начин повећања обима стабла формирајући секундарни камбијум тзв.

моноцитиледони камбијум (сл. 162). За разлику од начина формирања камбијума код дикотила и голосеменица, код ове групе моноцитила камбијум најчешће настаје де-диференцијацијом паренхимских ћелија на граници примарне коре и централног цилиндра. За разлику од голосеменица и дикотила код којих постоје два типа камбијалних ћелија, код моноцитила је описан само један тип камбијалних иницијала. Ове иници-



Слика 162. Попречни пресек атипске грађе стабла драцене

цијале су различитог облика (правоугаоног, хексагоналног и полигоналног) и деле се доминантно тангенцијалним (периклиналним) деобама. Тангенцијалним деобама камбијум одваја према периферији стабла паренхимске ћелије коре, а према центру стабла проводне снопиће (флоемоцентричне и колатералне) и паренхимске ћелије, чији зидови задебљавају и одрвењавају. Првобитно образовани снопићи (примарни) неправилног су распореда у централном делу стабла.

Без обзира на то што стабло није орган с великим степеном пластицитета, у поређењу с листом, у распореду ткива и карактеристикама ћелијских зидова читавају се услови средине у којима биљака расте. Тако, примера ради, у стаблима водених биљака ћелије епидермиса су с танким ћелијским зидовима и често садрже хлоропласте, што није уобичајено за епидермис. Ткиво за резервисање ваздуха, аеренхим, моћно је развијено, док је проводно ткиво, ксилем, у великој мери редуковано, и често је присутно само неколико проводних елемената. Насупрот воденим, биљке које расту на копну и живе у условима недовољне обезбеђености водом имају епидермис са задебљалим спољашњим и бочним (радијалним) зидовима, често с добро развијеном ку-

тикулом и типовима секреторних и несекреторних длака. Ксилем и механичко ткиво углавном су добро развијени, док је паренхимско ткиво са ситним интерцелуларима.

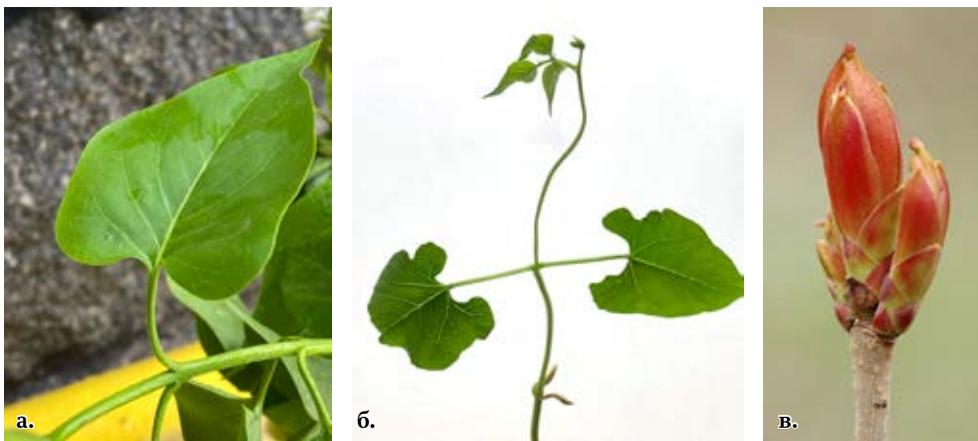
Лист

Лист (лат. *folium*) је вегетативни биљни орган, ограниченог раста, који се развија из лисних примордија вегетативне купе изданка. Основне функције листа јесу вршење процеса фотосинтезе и транспирације, те се он на изданку поставља у положај који је најповољнији за одвијање ових процеса. Лист се углавном одликује плагиотропним растом, односно поставља се под одређеним углом у односу на изданак и расте у хоризонталном правцу. Код највећег броја врста лист започиње развој деобом ћелија вршног и периферних делова лисне примордије, а потом наставља расти деобама интеркаларних меристема смештених у базалном делу лиске. Овакав раст окарактерисан је као базипеталан. Акропеталан раст карактеристичан је за листове папрати и подразумева раст листа његовим вршним делом, у ком се најдуже задржавају меристемске ћелије. Овакви листови одликују се увијеним вршним делом лиске, која се током раста постепено одмотава.

Листови се могу класификовати у две категорије, котиледони и прави листови.

Прави листови развијају се из лисних примордија вегетативне купе изданка и у односу на њихов положај на стаблу, облик, грађу и функцију деле се у три категорије, доњи, средњи и горњи листови (сл. 163). **Средњи (асимилациони) листови** су најбројнији на биљци и најбоље су развијени. Њихова основна улога је вршење процеса фотосинтезе. Листови доње и горње категорије су измењени, редуковани листови уз модификацију основне функције, те они најчешће обављају функцију заштите или резервисања материја. **Доње лишће** представљају љуспасти листови подземних изданка (ризом, кртола, луковица) и заштитни листови пупољака. У ову категорију спадају и профили (грч. *prophyllum*, *pro* – пре, раније, *phyllon* – лист), први листови који се образују након клициних листића. Профили представљају прве праве листове на биљци и за разлику од котиледона сличнији су асимилационим листовима. Међутим, често су другачијег облика и величине од типичних листова дате врсте, а код врста које имају сложене асимилационе листове профили су обично простије грађени.

Горњи листови су листови у зони цветова и цвасти (сл. 164). Брактеје су листови у чијем пазуху се развија цвет или цваст, могу бити крупне и добро развијене, у форми ситних листића или редуковане. Брактеје могу опадати заједно с плодовима и служити њиховом распрострањању. Заштитни листићи са спољашње стране цвасти могу бити цреполико распоређени и на тај начин образују инволукрум (карактеристика представника фамилије Compositae). Инволукрум сачињен од крупнијих листића у основи цвасти (сложног штита) присутан је и код представника фамилије Ариасеае, док се унутар саме цвасти (у основи простог штита) јављају ситнији заштитни листићи који образују инволуцелум. Брактеје појединих врста (лешник, буква, храст) након формирања плодова срстају, благо одрвене и образују купулу. Такође, брактеје могу бити веома развијене, те штите читаву цваст и у том случају носе назив спата (лат. *spatha*). Интензивно обојене брактеје неких врста (бугенвилеја, *Bougainvillea* sp.; мускатна жалфија, *Salvia sclarea*; божићна звезда, *Euphorbia pulcherrima*), подсећају на листиће цветног омотача и имају улогу у привлачењу опрашивача.



Слика 163. Средњи и доњи листови: а. асимилациони лист јоргована; б. асимилациони лист и профили пасуља; в. заштитни листићи пупољка дивљег кестена



Слика 164. Горњи листови: а. брактеја (липа); б. инволукрум (маслачак); в. инволукрум и инволуцелум (шаргарепа); г. купула (леска); д. спата (козлац, *Arum macullatum*); ђ. брактеје (бугенвилеја)

На типично развијеном асимилационом листу разликују се лисна плоча и лисна дршка (сл. 163 а).

Лисна плоча (лиска, лат. *lamina*) је углавном проширени, пљоснати део листа у ком се одвија читав низ физиолошких процеса, у првом реду фотосинтеза и транспирација. Асимилациона површина лиске знатно је већа од његове запремине, што има огроман значај за усвајање довољне количине сунчеве светлости. Морфолошке карактеристике лиске врло су разноврсне, али су за врсту карактеристичне, те су значајан показатељ систематске припадности врсте.

Лисна дршка (лат. *petiolus*) је део листа између лиске и стабла који има функцију да лиски обезбеди најповољнији положај на стаблу у односу на извор светлости (сл. 165). Лисне дршке су углавном цилиндричне, танке и савитљиве, те померајући се под утицајем фактора спољашње средине (ветар, киша) штите лиску од механичких оштећења. Померањем листова обезбеђује се и њихово хлађење, стално струјање свежег ваздуха с новом количином угљен-диоксида око њихове површине, а истовремено се отежава и контакт инсеката с листом. Код листова биљака које плутају, лисне дршке могу бити мехурасто проширене, па служе као орган за одржавање на површини воде.



Слика 165. Лисна дршка: а. мехурасто проширена лисна дршка (понтедерија, *Pontederia* sp.); б. лист без лисне дршке (мишјакиња, *Stellaria media*)

Листови могу имати дужу или краћу лисну дршку, или могу бити без ње. Лист без лисне дршке назива се седећи лист.

Лисна основа је део којим се лист причвршћује за стабло. Може бити различито развијена код биљака. Залисци (лат. *stipulae*) су израштаји присутни у основи лисне дршке великог броја биљних врста (сл. 166). Обично се развијају по два залиска у пару, а могу бити у облику љуспи, опни или листића различитих димензија. Код неких врста они су ситни и слабо приметни, док су код других врло крупни или пак имају размере правих листова. Могу бити слободни, срасли с лисном дршком (ружа, детелина) или пак међусобно срастају око стабла формирајући цевасту структуру која се назива охреа (лат. *ochrea*). Охреа се развија пре формирања листа, те је њена улога да штити неразвијени

лист или врх изданка при расту (нпр. врсте породице *Polygonaceae*).

Код листа појединих монокотила (нпр. трава), доњи проширени део лиске назива се рукавац (сл. 167). Лисни рукавац обавија нодус и делимично или потпуно део интернодије изнад њега, штитећи на тај начин младе, недовољно развијене интернодије и интеркаларно меристемко ткиво, уз истовремено пружање додатне механичке потпоре стаблу. На месту где рукавац прелази у слободни део лиске, у средишњем делу, често се налази мали израштај који се назива језичак (лат. *ligula*). Такође, код неких трава лиска на месту прелаза у рукавац образује пар бочних проширења на ободу карактеристичног изгледа који носе назив ушице (лат. *auriculae*). Улога језичка и ушица јесте да спрече продирање воде и микро-



Слика 166. Лисни залисци: а. слободни лисни залисци (грахорица); б. залисци срасли с лисном дршком (ружа); в. залисци међусобно срасли – охреа (персикарија, *Persicaria* sp.)



Слика 167. Лист трава: а. лисни рукавац (пиревина, *Agropyrum repens*); б. језичак и ушице (траве); в. ушице (пиревина)

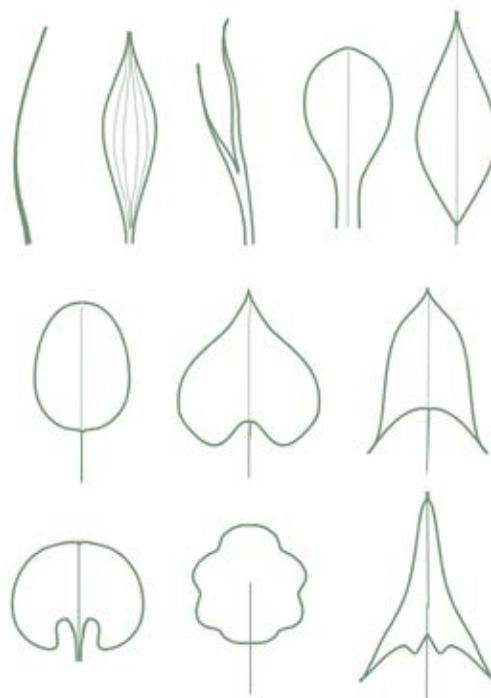
организама у простор између рукавца и интернодије.

Облик лиске

Листови се одликују ограниченим растом и великом варијабилношћу облика. Листови већине четинара имају облик дужих или краћих иглица (јела, бор, смрча) или су ситни, љуспасти и попут штита покривају изданак (клека *Juniperus* sp., чемпрес *Cupressus* sp., туја *Thuja* sp., кедар *Cedrus* sp.). Листови највећег броја монокотила (траве, перунике *Iris* sp., љиљани) линеарног су облика, дугачки и узани, док су листови дикотила углавном пљоснати и широки, с читавим спектром различитих облика (сл. 168).

Обично су сви листови на једној биљци истог облика, мада није ретка појава да биљке развијају различите форме листова на истом изданку. Први образовани листови (профили) често су другачији од листова који се касније формирају (хетеробластија), док мањи број биљака образују и различите форме асимилационих листова. Појава да се на једној биљци развијају асимилациони листови различитих облика назива се **хетерофилија** (сл. 169). Хетерофилија може бити генетички детерминисана (хабитуална хетерофилија), па стабло има листове разли-

читог облика или се њихов облик мења зависно од развојне фазе биљке (памук *Gossypium* sp., коријандер *Coriandrum sativum*, бршљан, дуд). Такође, хетерофилија може настати као одговор биљке на деловање фактора спољашње средине (индукована хетерофилија). Код водених биљака дељени листови који се развијају испод површине воде често



Слика 168. Шематски приказ облика лиске



Слика 169.
Хетерофилија: а.
хабитуална (дуд); б.
индукована (непачка)

су тракасти, за разлику од листова који се развијају изнад водене површине (водени љутић *Ranunculus aquatilis*, непачка *Salvinia natans*).

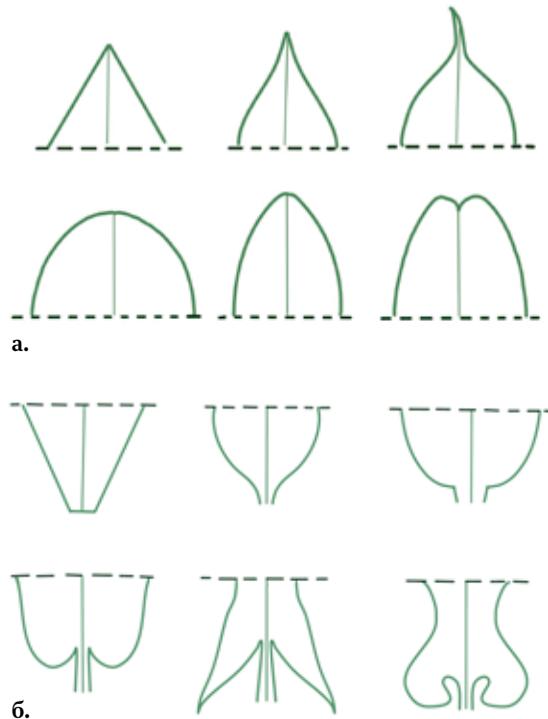
Врх, база и обод лиске

На лисној плочи потпуно формираног листа разликују се вршни и базални део, као и страна лица (адаксијална) оријентисана ка стаблу, и наличја (абаксијална) страна. Место споја стране лица и наличја представља обод или руб листа. Изглед руба, вршног и базалног дела лиске важни су карактери у идентификацији биљног материјала. Неки од најчешће присутних облика вршног и базалног дела лиске представљени су на слици 170.

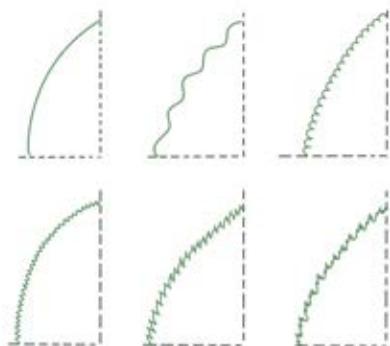
Обод лиске може бити цео, назубљен или дељен. Обод лиске је цео ако на њему нема никаквих усека. Ако су дуж обода присутни плитки усеци (до $1/8$ ширине лиске), лист је назубљен. Спрам изгледа образованих зубаца дефинисани су термини који прецизније описују обод лиске (сл. 171).

Када су дуж обода присутни усеци који деле лисну плочу на режњеве (лобусе), такав лист је дељен (сл. 172). Усеци који допиру до $1/4$ ширине лиске образују плитко дељен лист, док усеци који прелазе $1/4$ ширине

лиске образују дубоко дељен лист. У оба случаја, на основу броја и положаја режњева, лиска може бити таква да је два усека деле на три режња (трочлано дељен лист), да су режњеви лиске радијално распоређени (прстасто дељен лист) или да су режњеви



Слика 170. Шематски приказ (а) вршног и (б) базалног дела лиске



Слика 171. Шематски приказ обода лиске

постављени један наспрам другог дуж главног нерва (перасто дељен лист).

Сложени листови

Лист који је изграђен од једне лисне плоче назива се прост лист, када је једна лисна плоча подељена на већи број раздвојених, мањих листића (лат. *foliolum*), лист је сложен. Појединачни листићи могу

имати и сопствене лисне дршке, дршчице (петиолула, лат. *petiolulus*). У односу на број и распоред листића разликује се неколико типова сложених листова (сл. 173). Три листића на једној лисној дршци чине трочлано сложен лист (тропер). Већи број листића који су радијално распоређени на вршном делу лисне дршке образују прстасто сложен лист. Код перасто сложеног листа листићи су наспрамно распоређени дуж продужетка лисне дршке (лисног вретена или рахиса). Зависно од тога да ли се на врху рахиса налази један листић или два наспрамно постављена листића, разликујемо непарно и парно перасто сложен лист. Уколико се на рахису уместо појединачних листића налазе перасто сложени листови, лист је двојно перасто сложен. Перасто сложени листови често подсећају на изданак с већим бројем простих листова, међутим, од изданка се јасно разликују по томе што се у пазуху лис-



Слика 172. Дељени листови: а. плитко трочлано дељен (јавор маклен, *Acer monspessulanum*); б. плитко прстасто дељен (јавор); в. плитко перасто дељен (храст); г. дубоко трочлано дељен (пасквица, *Solanum dulcamara*); д. дубоко прстасто дељен (конопља, *Cannabis sativa*); љ. дубоко перасто дељен (храст)



Слика 173. Сложени листови: а. трочлано сложен (детелина); б. прстасто сложен (жути дивљи кестен, *Aesculus flava*); в. непарно перасто сложен (кисело дрво); г. парно перасто сложен (орах); д. двојно перасто сложен (мимоза, *Mimosa* sp.).

тића и на врху рахиса не образују пупољци, и што су листићи увек распоређени наспрамно и у једној равни (никада се не образују спирално и пршљенасто).

Нерватура листа

Нерватура листа представља скуп свих лисних нерава једне лиске. Унутар лисних нерава налазе се проводни снопићи, који из стабла улазе у лиску, а затим се гранају у читаву мрежу мањих проводних снопова. Осим проводног, лисни нерви сачињени су и од паренхимског и механичког ткива, те представљају и значајан вид механичке потпоре листовима. Лисни нерви се на површини лиске уочавају у виду линија, јаче изражених на наличју лиске, и представљају значајан таксономски карактер.

Разликује се неколико типова нерватуре листа, а најчешће присутне јесу проста, дихотома, паралелна, лучна и мрежаста нерватура (сл. 174). Узане лиске четинара

најчешће поседују један до два уздужна нерва који се не гранају (проста нерватура). Код појединих примитивних голосеменица (гинко) нерви се у основи лиске гранају на два слабије развијена нерва једнаке величине, који се даље гранају на исти начин све до вршног дела лиске (дихотома нерватура).

Код већине биљних врста нерватура је представљена јаче развијеним главним и слабије развијеним бочним нервима. Монокотиледоне биљке углавном се одликују нервима који су паралелни с главним нервом (паралелна нерватура) или су лучно повијени ка врху лиске пратећи њен обод (лучна нерватура). Између ових нерава присутни су ситнији, попречно постављени нерви (анастомозе) који их повезују.

Дикотиледоне биљке углавном поседују листове сложеније, гранатије, мрежасте нерватуре, која може бити пераста или прстаста. Код перасте мрежасте нервату-



Слика 174. Нерватура листа: а. проста (бор); б. дихотома (гинко); в. паралелна (барски вијук, *Festuca arundinacea*); г. лучна (широколисна боквица, *Plantago major*); д. перасто мрежаста (пекан, *Carya illinoensis*); ђ. прстасто мрежаста (јавор)

ре бочни нерви су наспрамни дуж централно постављеног главног нерва и под одређеним углом се одвајају од њега. Сваки од бочних нерава даље се грана на идентичан начин. Прстасту мрежасту нерватуру карактерише да из основе лиске полази већи број израженијих, приближно једнако развијених нерава који залазе у режњеве лиске и бочно се гранају на све ситније нерве. У оба случаја присутни су и мањи нерви који повезују веће градећи сложену мрежу.

Симетрија листа

Листови кроз које се може повући једна равна симетрије називају се **моносиметрични** (сл. 175). Највећи број биљака има овакве листове, јасно им се разликују страна лица и страна наличја (бифацијални), већи број

снопића распоређених у средишњој равни лиске, док су им лева и десна половина лиске једнаке. Стране лица и наличја лиске обично се разликују у дебљини кутикуле, заступљености стома и трихома, али и изгледом. Нालичје је углавном светлије боје и са израженим рељефом нерватуре. Уколико су лева и десна половина бифацијалне лиске неједнаке, кроз њу се не може повући ниједна равна симетрије, и то је **асиметрична лиска**. Листови код којих нема разлике између лица и наличја означавају се као унифацијални. Ламина оваквих листова може бити пљосната (нпр. иђирот, већина Iridaceae) или цилиндрична (нпр. лукови). Код пљоснатих, унифацијалних листова снопићи су у мезофилу распоређени и с лица и с наличја лиске. Код њих су лева и десна



Слика 175. Симетрија листа: а. моносиметричан (чибуковина); б. асиметричан (брест); в. бисиметричан (перуника); г. полисиметричан лист (црни лук)

половина лиске једнаке, те се кроз овакве листове могу повући две равни симетрије – **бисиметричан лист**. Кроз листове цилиндричног облика може се повући више равни симетрије – **полисиметричан лист**. Унифацијални листови настају увртањем лисне плоче током њеног развоја, приликом чега се образује цеволлика структура у оквиру које је лице лиске затворено у унутрашњост, а са спољашње стране је наличје. Овакав начин постанка листова очигледан је и на њиховом попречном пресеку где се ксилем налази окренут ка централном делу листа, а флоем ка периферији. Цилиндрични листови с централно постављеним снопићем/а су моносиметрични. Овакви листови се називају еквифацијалним (нпр. бор, бели жедњак *Sedum album*).

Распоред листова

Распоред листова на стаблу (филотаксија) генетички је детерминисан и карактеристичан за врсту. Листови су распоређени тако да су што боље изложени светлости и да својом тежином равномерно оптерећују стабло (изданакову осовину).

Распоред листова на изданку зависи од броја листова у нодусу (сл. 176). Када са сваког нодуса полази по један лист, њихов

распоред је **наизменичан**. Због спиралног облика замишљене линије која спаја листове по редоследу њиховог настанка (основна или генетичка спирала) назива се још и спиралан распоред листова. Уколико се на нодусу јавља већи број листова, распоред је **пршљенаст** (цикличан). Када су код оваквог распореда два листа у нодусу, један наспрам другог, распоред је **наспраман** (декусиран).

Листови сваког нодуса распоређују се тако да не буду један непосредно изнад другог, већ се померају за изванредан угао. Тиме се избегава да листови једног нодуса стварају сенку листовима с нодуса испод њега. Ипак се могу уочити низови листова који се налазе један изнад другог, али на различитим нодусима. Спаја их замишљена окомита линија, која се назива ортостиха. Примера ради, код наизменичног распореда лист у наредном нодусу налази се на супротној страни од претходног, али на другој висини, те се формирају 2 ортостихе (дистихија). Када се у нодусу налазе два листа, листови наредног нодуса постављају се унакрст листовима претходног нодуса, а број ортостиха износи 4. Ако се у нодусу налазе 3 листа, број ортостиха је тада 6 итд. Код пршљенастог распореда листова број ортостиха увек је дупло већи од броја листова у једном нодусу.



Слика 176. Распоред листова: а. наизменичан, б. наспраман, в. пршљенаст

Угао који између себе образују два узастопно формирана листа назива се угао дивергенције. Уколико попречни пресек стабла у зони нодуса поједностављено посматрамо као круг, онда угао дивергенције представља однос пуног угла попречног пресека и броја листова на њему ($360^\circ/l$, l је број листова на нодусу). На пример, када с нодуса полазе два листа, они су један од другог удаљени за 180° ($360^\circ/2$), у случају присуства три листа, угао дивергенције износи 120° ($360^\circ/3$), итд. Када с нодуса полази само један лист, односно када је распоред листова наизменичан (спиралан), приликом рачунања угла дивергенције пратимо замишљену спиралу која повезује листове сукцесивних нодуса, од почетног листа до првог следећег који се налази тачно изнад њега (на истој ортостихи, али на већој висини). Угао дивергенције се рачуна као однос пуног угла попречног пресека стабла и броја нодуса који се налазе дуж замишљене спирале између почетног и следећег листа који су на истој ортостихи ($360^\circ/n$, n је број нодуса). Да би се повезали почетни лист и следећи лист на истој ортостихи, број замишљених спирала може бити различит, те се пун угао попречног пресека множи с бројем спирала. У најпростијем

случају, сваки лист у оквиру нодуса стоји на супротној страни у односу на претходни, али на другој висини, те се идући од почетног листа наилази на два листа (нодуса), док се не дође до оног који је у истој линији с првим, тј. тек се трећи по реду лист налази у истој равни с првим листом. У овом случају угао дивергенције износи 180° ($1 \times 360^\circ/2$). Ако обим стабла деле три листа угао дивергенције је 120° ($1 \times 360^\circ/3$). За распоред где пет листова дели два обима стабла ($2/5$) угао је 144° ($2 \times 360^\circ/5$), код распореда $3/8$ угао је 135° ($3 \times 360^\circ/8$), итд. Ређањем углова дивергенције у низ $1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, 12/34...$ чланови низа $2/5, 3/8$ итд. добијају се сабирањем претходна два члана, а дивергенције свих распореда су у опсегу $1/2$ и $1/3$, односно између 180° и 120° . Овакав распоред одговара Фибоначијевом низу бројева.

Током живота код појединих биљних врста листови мењају оријентацију и положај зависно од осветљења, те се постављају тако да на лиску падне што више сунчевих зрака. Код биљака прилагођених условима умерене или дубоке сенке карактеристична је појава лисног мозаика (сл. 177). Положај листа да се свака лиска понаособ може видети постиже се неједнаком дужином и увртањем лисних

дршки. Лисни мозаик представља важну адаптацију за максимално коришћење сунчеве светлости.

Код појединих биљних врста наспрамно распоређени листови срастају својом базама. Ова појава назива се гамофилија (сл. 178) и честа је код представника фамилија Сагуорхулацеае, Ламиацеае и Рубиацеае, код којих нарочито долази до срастања лишћа у зони цветова, али и до срастања асимилационог лишћа.

Величина и трајање листова

Величина листова зависи од биљне врсте и услова средине у којима се она налази. Креће се од неколико mm (сочивица, *Lemna* sp.), па и до 2 m у пречнику, колики су плутајући листови циновског локвања. У флори наше земље изузетно крупним листовима, и до 1 m у дужину и око 60 cm у ширину, одликују се врсте лопуха (*Petasites* sp.) (сл. 179).

Код великог броја биљака листови су функционални једну вегетациону сезону, док листови вечнозелених врста живе дуже, најчешће неколико година, па се постепено замењују младим листовима. Редак пример

дуговечности листова забележен је код пустињске врсте велвичија (*Welwitschia mirabilis*), која задржава своја два листа током читавог живота. Поједини примерци ове врсте имају и преко 100 година, а како њени листови константно расту базалним делом, могу достићи дужину од преко 5 m (сл. 180).

Листови се одвајају од биљке у зони апсцисије (лат. *abscission* – откидање, одвајање) посредством ткива које се назива ткиво за одвајање (сл. 181). Апсцисиона зона налази се на месту споја листа са стаблом и може се уочити као танка линија, мало другачије боје од околног ткива. Образовање овог слоја дешава се непосредно пред опадање листова формирањем неколико слојева танкозидних, паренхимских ћелија ткива за одвајање. Пред одбацивања лишћа услед ензимског разлагања средње ламеле паренхимске ћелије се раздвајају. Услед тежине лиске и механичког дејства спољашњих фактора (ветар, киша) долази и до раскидања ћелија проводног и механичког ткива, те лист опада. На месту где је лист био причвршћен за стабло остаје отисак, лисни ожиљак, а унутар њега се уочавају трагови прекинутих проводних снопића, лисни трагови. Лисни ожиљак се



Слика 177. Лисни мозаик (бршљан)



Слика 178. Гамофилија (орлови нокти, *Lonicera* sp.)



Слика 179. Димензије листа: а. сочивица; б. викторијин локвањ, *Victoria amazonica*; в. лопух

благовремено потпуно покрива слојем плуте и на тај начин формирана рана се затвара. Образована плута наредне године спаја се с плутом стабла.

Одвајање листова од биљке контролисано је хормонима (ауксин, етилен), а у корелацији је и с факторима средине (фотопериод, водни стрес, деловање патогена). Одбацивањем листова за време зиме и сушног периода, вишегодишње биљке смањују транспирацију у време када им није доступна адекватна количина воде. Такође, на овај начин гране се штите од притиска снега и ломљења, док се истовремено биљке ослобађају разних продуката метаболизма који се накупљају у листовима.



Слика 180. Велвичија

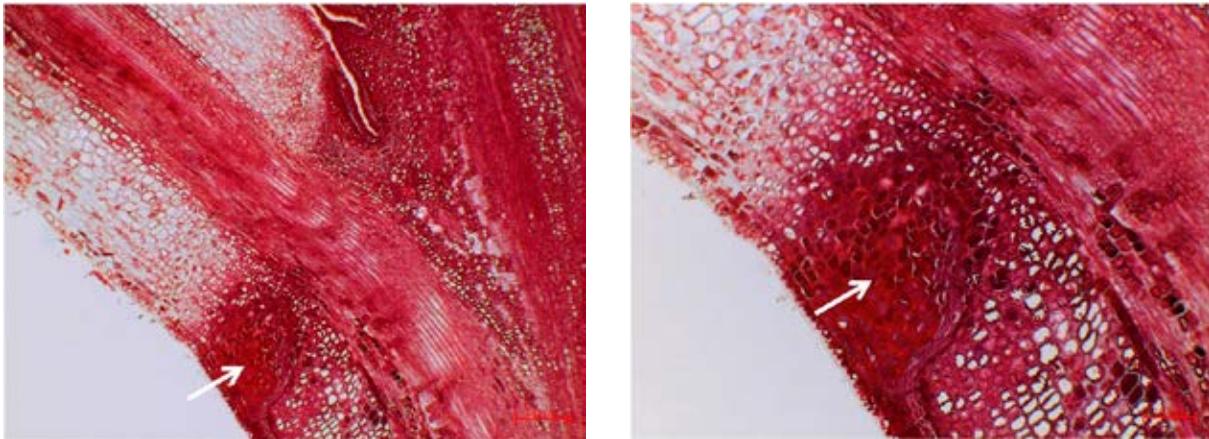
Анатомска грађа листа

Потпуно диференциран лист изграђен је од примарних трајних ткива. Типично грађен лист чине покорично ткиво епидермис,

паренхим за фотосинтезу (хлоренхим), проводно, механичко и секреторно ткиво. Грађа наведених ткива детаљно је описана у поглављу Хистологија.

Епидермис покрива целу површину листа и у његовој изградњи учествују различити типови ћелија. Поред типичних епидермалних ћелија чине га и ћелије стоминог апарата, моторне ћелије, ћелије које садрже кристале или силика тела (Роасеае), као и различити типови секреторних и несекреторних длака. Може бити организован у једном или већем броју слојева, а спољашњи зидови његових ћелија обично су прожети кутином, с наслагама воска или без њих.

Део листа који се налази између два епидермиса назива се мезофил (грч. *mesos* – средина, у средини, *phyllon* – лист). У складу с примарном функцијом листа, највећи део мезофила је изграђен од паренхимских ћелија које садрже хлоропласте (хлоренхим). Спрам диференцираности хлоренхима лиска може имати изолатералну (сл. 182) или дорзивентралну грађу (сл. 183). Изолатералну грађу имају листови код којих су све ћелије хлоренхима исте – хомогена структура, нпр. хлоренхим само од сунђерастог ткива (изодијаметричних ћелија) код трава, као и хлоренхим само од палисадног ткива (издужених ћелија) код неких врба, или је хлоренхим изграђен од палисадног ткива са обе стране лиске и сунђерастог ткива у сре-

Слика 181. Зона апсисије (*Prunus* sp.)

дишњем делу лиске – изолатерална хетерогена структура. Дорзивентралном грађом одликују се листови који поседују палисадно ткиво са стране лица лиске, а сунђерасто ткиво ка његовом наличју. Развијеност и диференцираност хлоренхима листа у великој мери је условљена еколошким приликама станишта.

У мезофилу лиске присутни су затворени колатрални проводни снопићи. Обично су распоређени у једном реду у централној равни лиске, мада код дебљих листова (агаве) могу бити организовани и у два или више редова. Ксилемско ткиво снопића оријентисано је ка лицу листа, мада оријентација проводног ткива може варирати у складу с начином развоја лиске (унифацијални листови). Овакав положај ксилема резултат је његове оријентације у стаблу, где је он окренут ка центру органа, те при преласку снопића у лист и постављањем у хоризонталан положај ксилем доспева на страну лица, а флоем на страну наличја. Проводни снопићи обично су окружени једним или већим бројем слојева ћелија паренхимске саре.

Механичко ткиво у листу углавном се налази уз проводне снопиће, у облику врпци уз флоем и ксилем, или гради механич-

ку сару око проводних снопића. Механичког ткива има и субепидермално у лисним нервима, а нарочито у главном нерву. Такође, оно се може јављати и независно од проводних снопића, у виду појединачних ћелија или пак у форми мањих група механичких елемената. Механички елементи чести су у деловима листова који су најизложенији цепању и кидању, односно дуж обода листова као и на месту усека дељених листова.

У листу могу бити присутна и унутрашња (идиобласти, млечне цеви, секреторне шупљине, секреторни канали) и спољашња (жлездане длаке, нектарије, хидатоде) секреторна ткива.

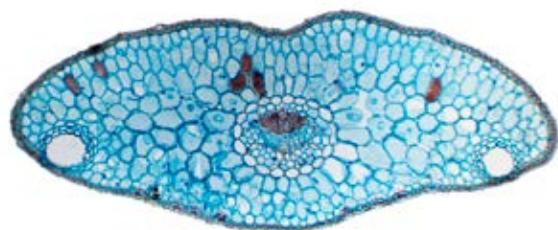
Грађа лиске четинара

Листови четинара одликују се задебљалим спољашњим зидовима епидермалних ћелија, а на њиховој површини налази се добро развијена кутикула. Стоме се налазе у епидермису лица и наличја, често увучене испод нивоа епидермалних ћелија. Унутар епистоматалне дупље (дупља изнад стоминих ћелија) често се налазе честице воска којима се постиже смањење стопе транспирације. Заштитна улога епидермиса појачана је присуством једнослојног или вишеслојног хиподермиса,

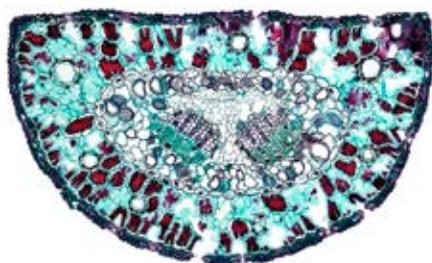
изграђеног од ћелија механичког ткива.

Хлоренхим лиске може бити диференциран на палисадно и сунђерасто ткиво (јела, секвоја *Sequoia*, тиса) или је изграђен од компактно организованих ћелија таласастих зидова – наборани хлоренхим (бор) (сл. 182). Присуство набораног хлоренхима у вези је с малом запремином уских игличастих листова, те се овим наборима повећава запремина за смештање хлоропласта, чиме се обезбеђује већа апсорпција светлости.

У мезофилу лиске већине четинара јасно су уочљиви смолни канали. Средишњи део листа од ћелија хлоренхима одвојен је ендодермисом. У средишњем делу листа налази/е се проводни снопић(и) окружен(и) паренхимским, тзв. трансфузионим ткивом, путем ког се вода и минералне материје из ксилема транспортују до асимилационог паренхима, односно органске материје из асимилационог паренхима прелазе у флоем. Присуство трансфузионог ткива специфична је карактеристика четинара и мањег броја



а.



б.

Слика 182. Анатомска грађа лиске четинара: а. јела; б. бор

других голосеменица, којом се надомешта одсуство разгранате нерватуре и регулише транспорт материја у оваквим листовима.

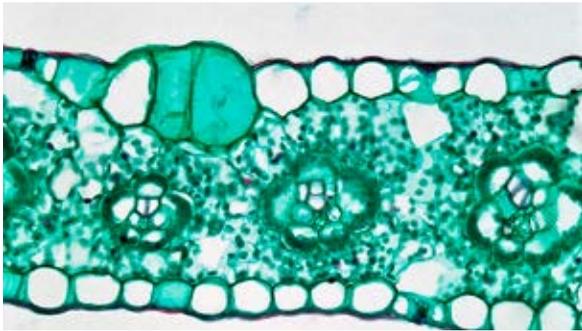
Грађа лиске монокотиледоних биљака

Листови монокотиледоних биљака углавном су ортотропни, тј. под мањим су углом у односу на стабло у поређењу с листовима дикотиледоних биљака, те светлост скоро подједнако пада на страну лица и наличја листа. Услови за транспирацију на обе стране лиске углавном су подједнаки, па су листови ових врста најчешће амфистоматични (сл. 183).

Хлоренхим лиске сачињен је углавном од ћелија изодијаметричног облика, ређе је подељен на палисадно и сунђерасто ткиво (нпр. љиљан, перуника). Субепидермални нивои ћелија хлоренхима обично су компактнији и правилније распоређени.

Код неких врста (кукуруз, шећерна трска *Saccharum officinarum*) око проводних снопића присутна је паренхимска сара, с хлоропластима, окружена радијално распоређеним ћелијама хлоренхима, што је карактеристика кранз (нем. *kranz* – венац, прстен) анатомске грађе листа. Врсте са оваквом грађом одликују се С4 типом фотосинтезе, а оваква грађа сматра се анатомском и физиолошком адаптацијом на сушне услове средине. Код биљака са С3 типом фотосинтезе (пшеница, овас *Avena sativa*, пиринач *Oriza sativa*, сунцокрет) у ћелијама саре снопића нису присутни хлоропласти и ћелије хлоренхима нису радијално распоређене око саре снопића.

Специфичност листова појединих монокотила (нпр. ковиље *Stipa* sp., ливадарка, вијук) огледа се и у присуству специјализованих мехурастих или моторних ћелија (лат. *cellulae bulbatae*) на адаксијалном епидерми-



Слика 183. Анатомска грађа лиске
монокотиледоних биљака (кукуруз)

су. Ове ћелије знатно су крупније од околних епидермалних ћелија и организоване су у групама (моторне врпце) од по неколико ћелија. Моторне ћелије имају значајну улогу приликом увртања листова за време топлих и сувих дана. Изглед и дистрибуција склеленхимског ткива је такође од значаја за увртање лиске, а и као дијагностички карактер у идентификацији врста.

Грађа лиске дикотиледоних биљака

Оријентација листова дикотиледоних биљака углавном је плагитропна, тако да више светлости доспева на страну лица листа. Услови за транспирацију су у овом случају повољнији на страни наличја, па су листови ових врста хипостоматични или амфистоматични, али је број стома већи на наличју него на лицу листа (сл. 184).

Хлоренхим лиске најчешће је диференциран на палисадно и сунђерасто ткиво. Ђелије палисадног ткива су обично издужене и постављене нормално на површину епидермиса листа, али су и други облици ћелија и њихов распоред забележени. Ђелије палисадног ткива поседују доста хлоропласта и одговорне су за одвијање највећег дела процеса фотосинтезе. Сунђерасто ткиво је с више интерцелулара и мање хлоропласта, те му је примарна улога размена гасова и транспирација. Зависно од биљне врсте и услова средине у којима се она развија, листови дикотила међусобно се разликују по степену диференцираности палисадног и сунђерастог ткива, броју слојева њихових ћелија, њиховој величини, као и у величини интерцелулара међу њима. Главни нерв је обично јаче развијен и може да садржи један или већи број проводних снопића, док се у мањим, бочним нервима налази само један проводни снопић. Субепидермално у нервима често је присутан коленхим, нарочито у крупнијим нервима и главном нерву. Изнад или/и испод проводног снопића главног нерва често се налазе и продужеци саре снопића који досежу до епидермиса. Продужеци саре сачињени су од ћелија паренхимског или механичког ткива и представљају додатну механичку потпору листу.



а.



б.

Слика 184. Анатомска грађа лиске дикотиледоних биљака (калина, *Ligustrum* sp.): а. попречни пресек лиске; б. попречни пресек лиске у нивоу главног нерва

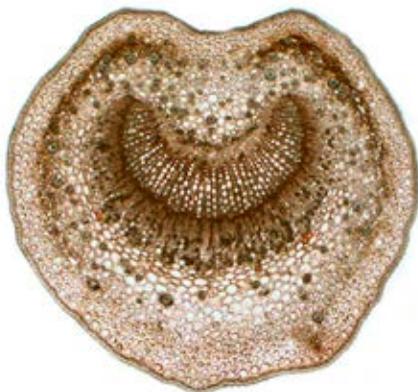
Анатомска грађа лисне дршке

Анатомска грађа лисне дршке врло је слична примарној анатомској грађи стабла (сл. 23). Епидермис лисне дршке садржи мање стома и трихома у односу на епидермис лиске. Паренхим је компактно организован, ретко са интерцелуларима, али често с добро развијеним механичким ткивом. У централном делу налазе се проводни снопићи који, зависно од организације проводног ткива стабла могу бити концентричног, колатералног или биколатералног типа. Најједноставнији облик организације проводног ткива лисне дршке јесте централно постављен снопић, полумесечастог облика, с ксилемом окренутим адаксијално и флоемом абаксијално. Поједине врсте имају и додатне снопиће који могу бити кружно организовани, у форми полумесеца или без неког одређеног реда. Број и распоред проводних снопића може да варира дуж лисне дршке.

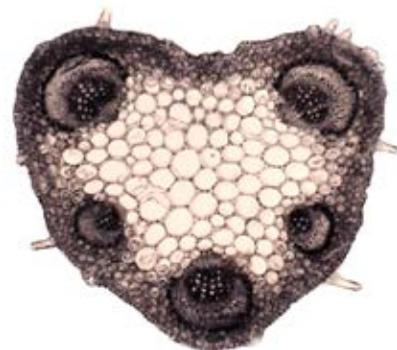
Адаптације листа на измењене услове животне средине

Анатомска грађа листа условљена је наследном основом, али велики утицај на њу имају и бројни фактори спољашње сре-

дине. Карактери листа који су генетички детерминисани погодни су као дијагностички у идентификацији врста (тип стома, тип трихома, тип механичког ткива итд). Међутим, карактери који су подложни променама под утицајем фактора спољашње средине (интензитет светлости, влажности, температуре), не могу се користити у дијагностичке сврхе. Такви су, на пример, дебљина листа, развијеност ткива, број и величина стома, дебљине кутикуле, густина индументума. Лист је биљни орган који се најбрже и најадекватније прилагођава условима средине. Разлике у интензитету светлости којем су листови изложени током развоја утичу на анатомске карактеристике формираног листа. Биљке које расту на интензивно осветљеним стаништима морају поседовати структурне адаптације којима ће искористити велику количину доступне сунчеве енергије, док су листови са слабије осветљених станишта анатомским карактеристикама усаглашени са слабијом осветљеношћу. Светлосни услови могу бити веома различити на једном истом станишту, као и на различитим деловима једне исте биљке, нарочито када се ради о дрвећу. Листови с периферије крошње јаче су осветљени од листова који



а.



б.

Слика 185. Анатомска грађа лисне дршке: а. *Prunus* sp.; б. детелина

се налазе у њеној унутрашњости, што условљава разлике у њиховим морфоанатомским карактеристикама. Листови изложени сунцу, листови светлости или хелиоморфни листови (грч. *helio* – сунце, *morfe* – облик) су тврђи, дебљи и релативно мале површине. Спољашњи зидови њихових епидермалних ћелија су дебљи, могу да имају густ длакави покривач (индументум), изражену кутикулу и бројне стоме. Најважнија хелиоморфна одлика јесте моћно развијено палисадно ткиво, чији је број слојева у корелацији са интензитетом светлости. Више светлости условиће већи број слојева ових ћелија и оне ће бити више издуженог облика. Углавном је палисадно ткиво вишеслојно, присутно обично и на страни лица и на страни наличја, а понекад је читав хлоренхим диференциран на палисадно ткиво. Такође, одликују се и знатним присуством механичког ткива. Листови мање изложени сунцу, листови сенке или скиоморфни листови (грч. *skio* – сенка, *morfe* – облик) су углавном танки и релативно велике површине. Имају танку кутикулу, глатки су, с крупним ћелијама епидермиса и релативно малим бројем стома. Хлоропласти садрже више хлорофила, те су често тамније зелене боје од хелиоморфних листова.

Количина воде која је биљкама доступна током развоја такође дефинише анатомске карактеристике формираног листа. Биљке које расту на добро осветљеним, топлим и сушним стаништима прилагођене су на услове недостатка воде у ваздуху и подлози (физичка суша), као и на високе температуре. Ове биљке називају се ксерофите. Једна од стратегија ксерофитних биљака за прилагођавање на сушне услове средине јесте формирање адаптација којима се лимитира количина воде коју одају путем транспирације: вишеслојан епидермис, моћно развијена кутикула, увучене стоме,

хиподермис сачињен од ћелија механичког ткива или хидренима и вишеслојно палисадно ткиво. Ксероморфне траве често имају моторне ћелије и моћно развијено склеренхимско ткиво. Наведене карактеристике у знатној мери утичу на смањење интензитета транспирације, а повољно утичу на процес фотосинтезе.

Између осталих, четинари насељавају станишта где је у зимским месецима температура земљишта ниска и инактивира рад кореновог система. Корен теже усваја воду због ниских температура (физиолошка суша), те четинари развијају листове с ксероморфном грађом. Редукована површина лиске, зедебљале ћелије епидермиса, моћно развијена кутикула, увучене стоме с честицама воска, као и присуство хиподермиса представљају адаптивне особине четинара којима се смањује количина воде ослобођене транспирацијом (сл. 182).

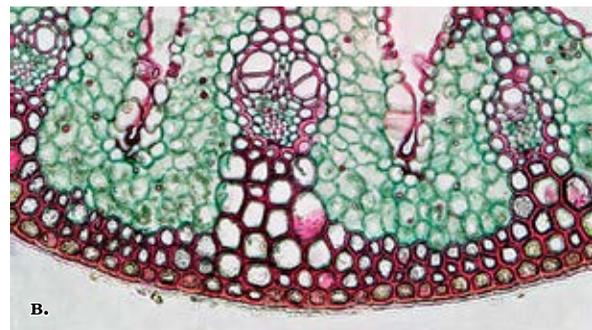
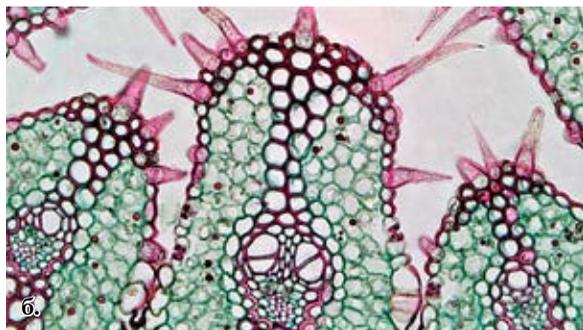
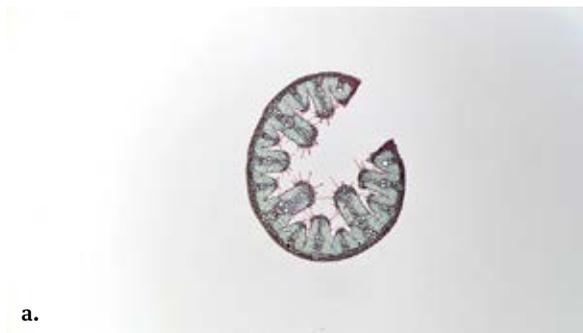
Групи ксерофитних монокотила припада пешчана трава (*Ammophila* sp.). Листови ове врсте одликују се многобројним већим и мањим ребрима присутним на страни лица листа, док је наличје листа равно (сл. 186). Епидермис је једнослојан с танком кутикулом. На епидермису лица налазе се добро развијене нежлездане трихоме и стоме, смештене с бочних страна ребара. Ћелије епидермиса које се налазе на ребарима су ситније и с дебљим зидовима, док су оне које се налазе у браздама крупније и с тањим зидовима. Ћелије у браздама су тургесцентне (моторне ћелије) и имају значајну улогу у увртању лиске у цев. У овом процесу значајну улогу има и склеренхимско ткиво које је веома развијено, због чега се овакви листови често називају и склероморфни листови (грч. *sklērós* – тврд, сув). Склеренхимско ткиво налази се на наличју лиске, субепидермално, у облику једног непрекидног слоја, као и

у ребрима. У крупнијим ребрима пружа се од адаксијалног до абаксијалног епидермиса у облику траке која обухвата читав проводни снопић. У оквиру ситнијих ребара јавља се у форми две групе ћелија које су субепидермално постављене. У сваком ребру налази се по један проводни снопић затвореног колатералног типа. Остатак листа испуњен је хлоренхимом сачињеним од изодијамтричних ћелија богатих хлоропластима.

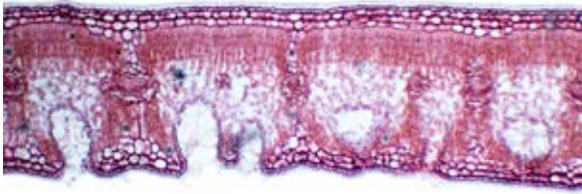
Листови лијандера, ксерофитне дикотиле, одликују се вишеслојним епидермисом лица и наличја с добро развијеном кутикулом (сл. 187). Функцију покоричног ткива обавља само први слој ћелија епидермиса, док остали слојеви имају углавном функцију резервисања воде. На наличју листа налазе се многобројна удубљења (крипте) у облику коморица. У једнослојном епидермису који облаже коморице присутне су многобројне стоме и нежлездане длаке. На тај начин се унутар коморица ствара атмосфера засићена воденом паром која делује као изолатор и

смањује транспирацију. Хлоренхим је диференциран на палисадно и сунђерасто ткиво, при чему је палисадно ткиво знатно боље развијено од сунђерастог. Вишеслојно палисадно ткиво налази се и на страни лица и на страни наличја, а у средини листа налази се слабо развијено сунђерасто ткиво сачињено од малог броја слојева ћелија и крупних интерцелулара. Колатералани затворени проводни снопићи налазе се у средишњој равни лиске обавијени паренхимском и механичком саром од ликиних влакана.

Друга стратегија ксерофитних биљака за адаптацију на сушне услове средине јесте магационирање воде унутар органа. Овакве биљке називају се сукуленте и честе су код представника пустињских станишта (агаве, алоје, јуке), а у нашој флори такве листове имају, примера ради, чуваркуће. Ове биљке развијају низ адаптација листа којима се омогућава задржавање воде у биљном телу, неке од њих јесу густ индументум, моћно развијен паренхим за магационирање воде



Слика 186. Анатомска грађа лиске ксерофитне моноцитиле (пешчана трава): а. пресек целог листа; б. детаљ грађе лица листа; в. детаљ грађе наличја листа



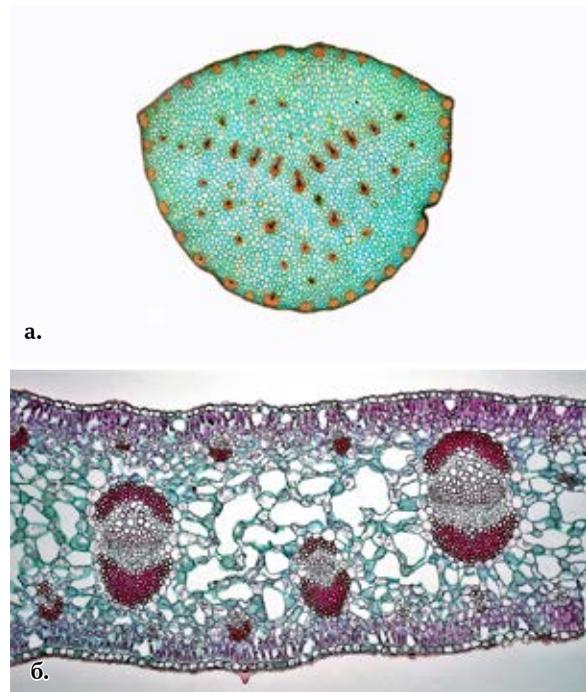
Слика 187. Анатомска грађа лиске ксерофитне дикотиле (лијандер)

(хидренхим) и присуство палисадног ткива и с лица и с наличја (сл. 188). Листови сукулентних биљака су дебели и сочни, обично цилиндрични или чак лоптасти, односно имају облик који је погодан за складиштење воде. Епидермис је једнослојан с танком кутикулом. Поједине сукуленте (бегонија *Begonia* sp., кана *Санта* sp.) имају крупне ћелије хиподермиса које служе складиштењу воде. Мезофил листа је углавном компактан, с малим интерцелуларима. Најчешће је сачињен од крупних ћелија хидренхима, а хлоропласти се обично налазе у ћелијама које су распоређене уз епидермис. Проводни снопићи углавном су редуковани, сачињени из малог броја ксилемских и флоемских елемената. Често се уз снопиће и на рубовима листова налазе групице механичких влакана (јука) које имају функцију заштите и потпоре листовима.

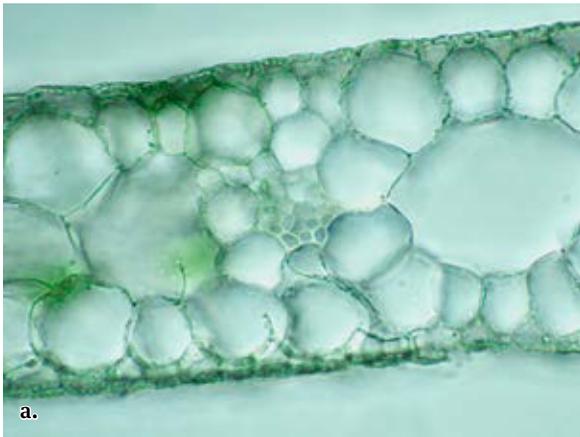
Биљне врсте које се развијају у воденој средини (хидрофите) налазе се у условима који се знатно разликују од услова на копну. Водена средина представља станиште са ограниченом количином кисеоника, те се ове биљке развијају у условима слабе аерације. Листови водених биљака могу бити различито позиционирани у односу на воду, могу бити сасвим потопљени у води (субмерзни листови), плутати по њеној површини (флотантни листови) или се налазити изнад

нивоа воде (емерзни листови), те адаптације листова на водену средину могу бити веома различите. Листови хидрофита обично имају епидермис сачињен од танкозидних ћелија које садрже хлоропласте, добро развијен паренхим за магационирање ваздуха (аеренхим), редуковано проводно ткиво (ксилем) и мале количине или потпуно редуковано механичко ткиво (сл. 189).

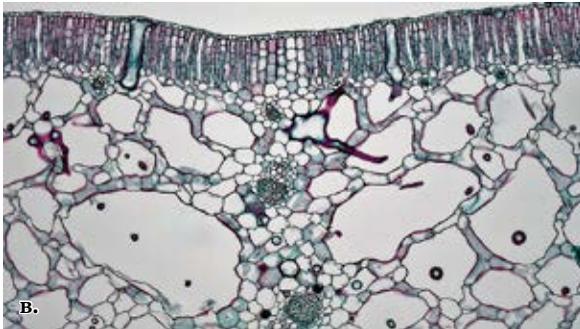
Листови субмерзних биљака имају просијану грађу од флотантних листова. Они немају потребу за транспирацијом, растворени гасови се у лист допремају из воде, те су они углавном астоматични. Кутикула је редукована или је присутна у танком слоју и у овом случају служи више као баријера за бактеријске и гљивичне инфекције него као баријера за редукацију одавања воде. Међу епидермалним ћелијама субмерзних листова често се могу уочити и хидропите, зоне епидермиса диференциране у апсор-



Слика 188. Анатомска грађа сукулентне лиске: а. агава; б. јука



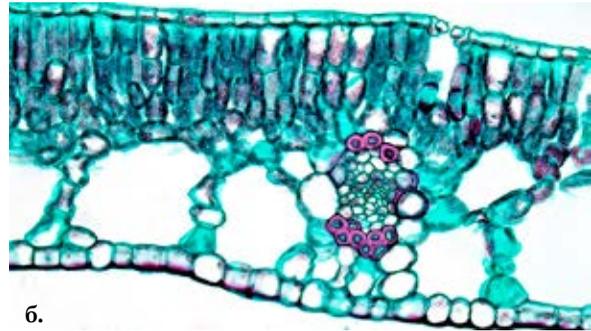
а.



б.

пционо ткиво. Хидропоте врше апсорпцију воде, али и њено излучивање, те на овај начин обезбеђују струјање воде кроз биљно тело. Како је интензитет светлости под водом редукован, у ћелијама епидермиса најчешће се налазе хлоропласти. Хлоренхим представљају изодијаметричне ћелије организоване у једном слоју уз епидермис или окружују моћно развијене интерцелуларе аеренхима. Интерцелулари се пружају кроз лист у различитим правцима и у вези су са интерцелуларима других органа, те се преко њих ваздух с кисеоником допрема до различитих делова биљног тела. Интерцелулари испуњени ваздухом дају листовима одређен облик и положај без посебно образованих механичких елемената, док истовремено смањују и специфичну тежину листова.

Флотантни листови су дебљи и чвршћи од субмерзних листова. Стоме су развијене



б.

Слика 189. Анатомска грађа хидроморфне лиске: а. субмерзан лист (валиснерија, *Valisneria spiralis*); б. флотантан лист (потамогетон *Potamogeton* sp.); в. флотантан лист (локвањ)

на страни листа која није у контакту с водом, на адаксијалном епидермису (епистоматични листови), и њихов број је веома велик. Спољашњи зидови епидермалних ћелија су задебљали, често с кутикулом и воштаним наслагама које стварају глатку површину с које вода лако склизне, те не оштећује листове. Диференцијација хлоренхима на палисадно и сунђерасто ткиво јасно је изражена. Аеренхим је добро развијен и представља пут за дифузију гасова (примарно кисеоника) из надземних делова до органа који су потопљени у води. Проводно ткиво углавном је редуковано, док је механичко обично заступљено у форми склереида. Емерзни листови су углавном сличне грађе као и типични надземни листови биљака влажних станишта.

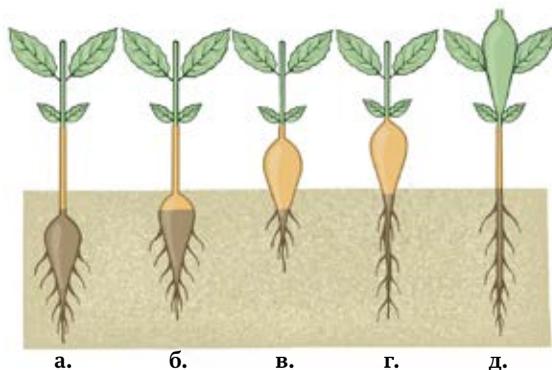
МЕТАМОРФОЗЕ ИЗДАНКА

као израз прилагођености биљке на специфичне услове станишта, надземни и подземни изданци имају измењену морфоанатомску грађу, која је у тесној вези с додатном функцијом изданка. Метаморфоза представља одступање од основне грађе. Ус-

лед тога, стабло, изданкова осовина и поједини делови листа или цео лист преузимају обављање специфичних улога. Уопштено посматрано, метаморфозама изданка обезбеђује се простор за складиштење хранљивих материја и воде неопходне за раст и развој, одбрана од биљоједа, причвршћивање биљке за подлогу, повећање фотосинтетичког капацитета. Највеће промене од типичне грађе присутне су код листова. Метаморфоза која је водила специјализацији изданка најлепше се огледа у грађи цвета. Сваки део цвета (чашични и крунични листићи, прашници и оплодни листићи) настали су метаморфозом и специјализацијом листа.

Највећи број метаморфоза изданка у функцији је *резервисања органских материја*. Оне су у тесној вези с метаморфозама корена, те се у неким случајевима не може направити јасна граница који део метаморфозе води порекло од корена, а који од изданка (сл. 190).

У односу на део изданка који је измењен, метаморфозе могу бити **подземне** (ризом, стаблова кртола, луковица, столон) и **надземне** (стаблова кртола, столон, главица, надземна луковица – булбил). Заједничко свим облицима метаморфоза које служе резервисању хранљивих материја је формирање добро развијеног паренхимског ткива. Стратегија

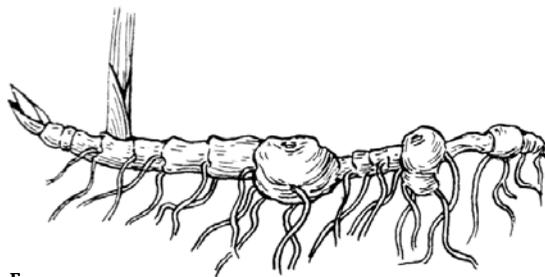


Слика 190. Шематски приказ настанка метаморфозираних делова пореклом од а. корена; б. дела хипокотила; г. хипокотила и д. дела епикотила

различитих врста у резервисању органских материја ишла је у правцу повећања волумена стабла на рачун редукције листова (ризом, подземна стаблова кртола), или повећања волумена листова на рачун редукције стабла (луковица, главица). Већина метаморфозираних облика изданка поред улоге у резервисању органских материја значајна је и за вегетативно размножавање.

Ризом (лат. *rhizoma*) је вишегодишња, углавном подземна метаморфоза изданка, неограниченог раста (сл. 191). Ризоми непрекидно врхом расту, обично у хоризонталном правцу, мада могу расти и вертикално у дубину иако испод земље ризоми задржавају карактеристике надземног изданка. Деобама апикалног меристема производе нове нодусе и интернодије, имају листове који су љускасти, безбојни и закржљали јер не врше фотосинтезу. У пазуху ових листова развијају се пупољци и бочни изданци. Попут изданка, и ризоми могу бити моноподијални и симподијални.

Моноподијални ризом непрекидно расте врхом (вегетативном купом), који је заштићен густо збијеним, некада и кожастим листићима. Код моноподијалних ризома се током једне вегетационе сезоне образује већи број нодуса, а на сваком се, из пупољка у пазуху љускастих листића, формира надземни изданак који расте негативно геотропно, и адвентивни коренови с доње стране нодуса. Надземни изданци, иако изгледају као раздвојене биљке, испод земље су повезане заједничким ризомом. Прекидањем или труљењем интернодија нодуси се раздвајају и тиме новонастале биљке постају самосталне. Код симподијалних ризома сваке године се развије по један чланак који формира надземни изданак и адвентивне коренове. Наредне године вођење врха преузима један од бочних пупољака, извесно време рас-



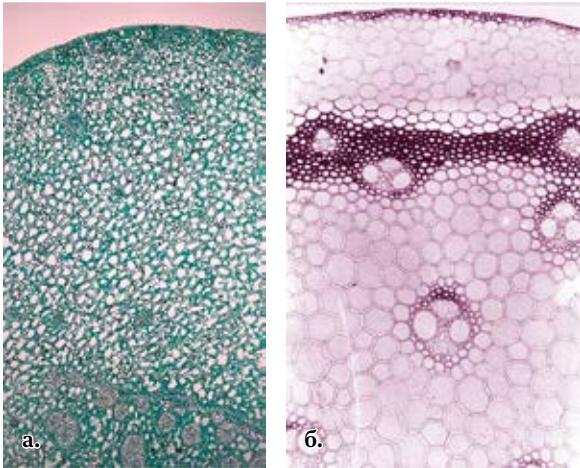
г.

Слика 191. Ризом: а. моноподијални ризом зубаче (*Synodon dactylon*); б. моноподијални ризом трске; в. симподијални ризом ђумбира; г. симподијални ризом, шематски приказ

те под земљом, па избијањем изнад површине земље расте као фотофилни изданак. Пошто ризоми садрже резервне материје, младе биљке у почетку могу да их користе за свој раст, те брзо напредују. Чак и најмањи делови ризома, који на себи имају пупољак, могу дати нове јединке.

Анатомска грађа ризома веома наликује грађи стабла (сл. 192). На површини ризома присутан је епидермис, обично без стома, а с добро развијеном кутикулом. Код неких ризома може се развити и перидермис као додатно заштитно покорично ткиво и адаптација на услове живота испод земље. Примарна кора је грађена највећим делом из паренхимских ћелија, које резервишу хранљиве материје. Испод епидермиса се развија вишес-

лојни хиподермис, грађен из ћелија оплутња-велих зидова. Оне преузимају заштитну улогу након пропадања епидермиса. Код ризома који расту на влажним стаништима, какав је на пример ризом иђирота, у примарној кори је аеренхим, као адаптација на смањену количину ваздуха. У примарној кори могу бити присутни ситни проводни снопићи. Примарна кора завршава се ендодермисом. У централном цилиндру проводно ткиво организовано је у проводне снопиће, концентричне или колатералне. Централни цилиндар код неких врста може започињати склеренхимским прстеном, који обавија ситније колатералне затворене проводне снопиће, као што је случај код пиревине, док су крупнији снопићи ка центру цилиндра. Код иђирота, сно-



Слика 192. Анатомска грађа ризома:
а. иђирот; б. пиревина

пићи су концентрични, флоемоцентрични, урођени у растресито паренхимско ткиво централног цилиндра. У пролеће, у доба развитка пупољака и листова, одвођење угљених хидрата одвија се климским елементима, који иначе не проводе органске материје.

Столон (лат. *stolo*) је метаморфозирани подземни или надземни изданак неограниченог раста са улогом у вегетативном размножавању (сл. 193). Обично имају врло дугачке, полегле интернодије. На нодусима стварају адвентивне коренове који укоренењују биљку, као и надземне фотофилне изданке, који полазе из пазуха љуспастих листова. Прекидањем интернодија новонастале јединке се раздвајају и настављају самосталан живот. Код неких врста у вршним интернодијама подземних столона резервишу се органске материје, те настаје подземна стаблова кртола или столонска кртола (нпр. кртола кромпира). Општа шема анатомске грађе столона веома наликује анатомској грађи ризома – епидермис, добро развијена паренхиматична примарна кора и централни цилиндар с проводним ткивом.

Стаблова кртола (лат. *tuber*) настаје за-

дебљавањем дела стабла услед нагомилавања хранљивих материја у скраћеним интернодијама подземних или надземних стабала (сл. 194). Свакако најпознатији пример подземне кртоле је кртола кромпира. Она се формира од интернодија столона тако што оне, обично при врху столона, почињу резервисати хранљиве материје и задебљавати, што води ка настанку кртоле. На њој се уочавају скраћене, али веома задебљале интернодије. На месту нодуса видљиви су плитки усеци, окца, на којима се налазе љуспасте листови. Листови на кртолама су крајње редуковани, љуспасте, и у њиховом пазуху се развијају пупољци. У случају подземне кртоле долази до редукције листова, а органске материје се обезбеђују из надземног фотофилног дела изданка. Подземна кртола на површини има једнослојан епидермис, испод којег се врло брзо формира перидермис као



Слика 193. Столон: а. јагода; б. зелени љиљан (*Chlorophytum comosum*)

заштитно, покорично ткиво. Испод перидермиса је кора грађена из паренхимских ћелија. Следе ситни проводни снопићи који формирају васкуларни прстен. Преко васкуларног прстена хранљиве материје које ствара биљка у надземним деловима транспортују се до сржи кртоле, где се складиште. Срж такође чине паренхимске ћелије. Највећи део кртоле испуњавају крупне ћелије паренхима за резервисање. У њима се нагомилавају у мањој мери протеини, а највише скроб у виду скробних зрна. Механичко ткиво најчешће изостаје или је слабије развијено, у близини васкуларног прстена.

Кртоле које се развијају углавном од надземних делова изданка су морфолошки веома разнолике. Оне имају улогу у резервисању органских материја неопходних за раст и развој биљке, и не служе за вегетативно размножавање. Уколико задебљава само хипокотилни део изданка, који може бити испод или непосредно изнад земље, онда се оваква кртола прецизније зове *хипокотилна кртола* (нпр. *циклама*, *Syclamen sp.*). Код надземне кртоле резервисање органских материја може обухватати један или више нодуса и интернодија. Код оваквих кртола, на метаморфозираним волуминозном стаблу развијају се прави, моћно развијени листови широке лисне основе (нпр. келераба). Врсте које развијају надземне кртоле најчешће су двогодишње. У пр-

вој години живота развијају вегетативне органе, да би у другој, на рачун хранљивих материја акумулираних у кртоли, развили репродуктивне органе (сл. 194 б).

На површини неких кртола од базе листова, пореклом од лисног рукавца, настаје туника која обавија кртолу. Туника штити кртолу од патогена, хербивора, и од исушивања. На кртоли се углавном развијају адвентивни коренови, и уколико су контрактилни, обезбедиће одржавање позиције кртоле на сталној удаљености од површине земље. Овакве кртоле у литератури се срећу под називом „кртоласте луковице“ и у неким случајевима поистовећују се с луковицама (нпр. шафран). Пошто се органске материје резервишу у метаморфозираним стаблу формирајући кртолу (енгл. *corm*), а од листова се формира туника, углавном влакнаста, оправдано је овакву метаморфозу изданка звати луковичастом кртолом. Овај тип кртоле има улогу у вегетативном размножавању (сл. 194 в).

Врсте код којих се изданак преображава у *луковицу* (енгл. *bulb*, лат. *bulbus*) имају редуковано, слабо развијено стабло и многобројне, тесно приљубљене сочне, волуминозне листове у којима се резервишу органске материје (сл. 195).

Сваки од типова луковица (туникатне, црепасте) има способност формирања нове



Слика 194. Различити типови кртола: а. подземна кртола кромпира; б. надземна кртола келерабе; в. луковичаста кртола шафрана (*Crocus sp.*)

јединке. С доње стране подземне луковице, на скраћеном стаблу, формирају се адвентивни коренови. То су обично контрактилни коренови који су наборани и константно увлаче луковице на одређену дубину у земљиште. Из пупољка унутар луковица развијају се надземни фотофилни изданци, трошећи хранљиве материје из луковица за свој раст. С временом, како надземни изданак расте, луковице се смањују, смежуравају и пропадају. Из бочних пупољка настају нове, младе луковице, које изнова акумулирају хранљиве материје и из којих ће следеће године настати нове јединке.

Врсте с подземним луковицама широко су распрострањене међу монокотилама (породице Alliaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Dioscoreaceae). Претежно живе у степским, пустињским или полупустињским условима. Имају кратак вегетациони период, а период неповољан за раст и развој проводе у стању луковице. Поред преживљавања неповољних услова луковица има значај и у вегетативном размножавању.

Туникатне луковице, каква је луковица црног лука, имају спољашњи заштитни омотач (тунику), грађену из сувих, често обојених листова. Тунике су, заправо, осушене базе надземних листова или осушени рукавци спољашњих листова, који луковицу штити-

те од патогена, суше, као и других предатора. Бели лук има сложене луковице, код којих се луковица састоји из већег броја простих луковица, ченова. Сваки чен садржи пупољак и сочне листове пуне резервних материја. Из сваког појединачног чена може се добити засебна јединка. Код црепастих луковица сочни листови су поређани попут црепа, једни преко других и прекривају се. Овакве луковице има љиљан. Човек вештачким путем може вршити раздвајање луковица и садити их појединачно како би добио нове јединке, што се често ради код гајених и хортикултурних биљака.

Надземне луковице представљају преображене вегетативне или цветне пупољке који се развијају у биљцици у години у којој су зачете. Пошто служе за вегетативно размножавање називају се распадни пупољци – *булбили* (нпр. луковичаста власњача *Poa bulbosa*, брадавица *Dentaria bulbifera*).

Код неких врста надземни изданци имају јако скраћене интернодије, а резервисање органских материја одвија се у листовима који полазе са збијених нодуса. Волуминозни листови належу један на други формирајући тзв. циновски пупољак или *главицу* (нпр. купус, *Brassica oleracea var. capitata*).



Слика 195. Различити типови луковица: а. туникатна луковица црног лука; б. сложенa луковица белог лука (*Allium sativum*); в. црепаста луковица љиљана

Код биљака сушних станишта у грађи изданка доминира добро развијено паренхимско ткиво у чијим ћелијама се резервише вода. Ово ткиво, хидреним, може бити главно ткиво у листовима као што је на пример код сукулентних врста алоја, агава, белог жедњака, чуваркуће или неких врста заслањених терена (халофита). Врсте које резерве воде чувају у листовима су *лисне сукуленте* (сл. 196 а). Листови су им волуминозни и најчешће прекривени добро развијеном кутикулом, док су им стабла углавном редукована и неупадљива. Међутим, постоје и врсте које воду резервишу у паренхимском ткиву стабла, те таква стабла постају волуминозна, најчешће су лоптасте форме, с бројним израштајима на површини (туберкуле), и с листовима метаморфозираним у трње. Овакве врсте називају се *стабловим сукулентама* (нпр. *Echinocactus sp.*) (сл. 196 б).

Рашљика или витица (лат. *cirrus*) је метаморфоза изданка у кончаст, на додир осетљив орган, који биљци служи за прихватање и пењање уз друге биљке или чврсте подлоге (сл. 197). Јавља се код биљака које имају релативно дугачко и танко стабло с мало механичких елемената. У контакту с другом биљком или чврстом подлогом, надражај се преноси из вршног дела изданка метаморфозираног у рашљику на доње делове, који

се увијају око друге биљке или подлоге која им служи као ослонац. Увијањем се рашљика скраћује, а цела биљка привлачи уз подлогу. Са старошћу, рашљике губе еластичност. Рашљике могу бити неразгранате или разгранате. Рашљике које су на врху гранате, у неким случајевима луче лепљиве материје које обезбеђују чвршће пријањање за подлогу. Метаморфозе изданка код неких врста су у виду моћних трноликих рашљика, налик кукама, пружају чвршће прихватање за ослонац.

За разлику од фотосинтетичких листова, рашљике настале њиховом метаморфозом могу да расту неограничено. Метаморфоза листа у рашљику може бити потпуна, када се цео лист претвара у рашљику (нпр. сјајник, *Lathyrus aphaca*), или делимична, када само део листа постаје рашљика (нпр. грашак, *Pisum sativum*). Када се цео лист преобрази у рашљику, листови залисци преузимају улогу фотосинтетичког органа. Код перасто слојених листова метаморфоза листа у рашљику је делимична, те рашљика настаје најчешће само од вршног дела листа. Код неких врста лисна дршка може да буде веома дугачка и да има способност увртања те функционише као рашљика (нпр. драгољуб, *Tropaeolum majus*; ноћни јасмин *Solanum laxum*; павит планинска *Clematis montana*) или пак рахис слојеног листа (нпр. павит *Clematis ligusticifolia*). Такође,



Слика 196. Метаморфозе изданка за резервисање воде: а. лисна сукулента, пузави седум (*Sedum sarmentosum*); б. стаблове сукуленте



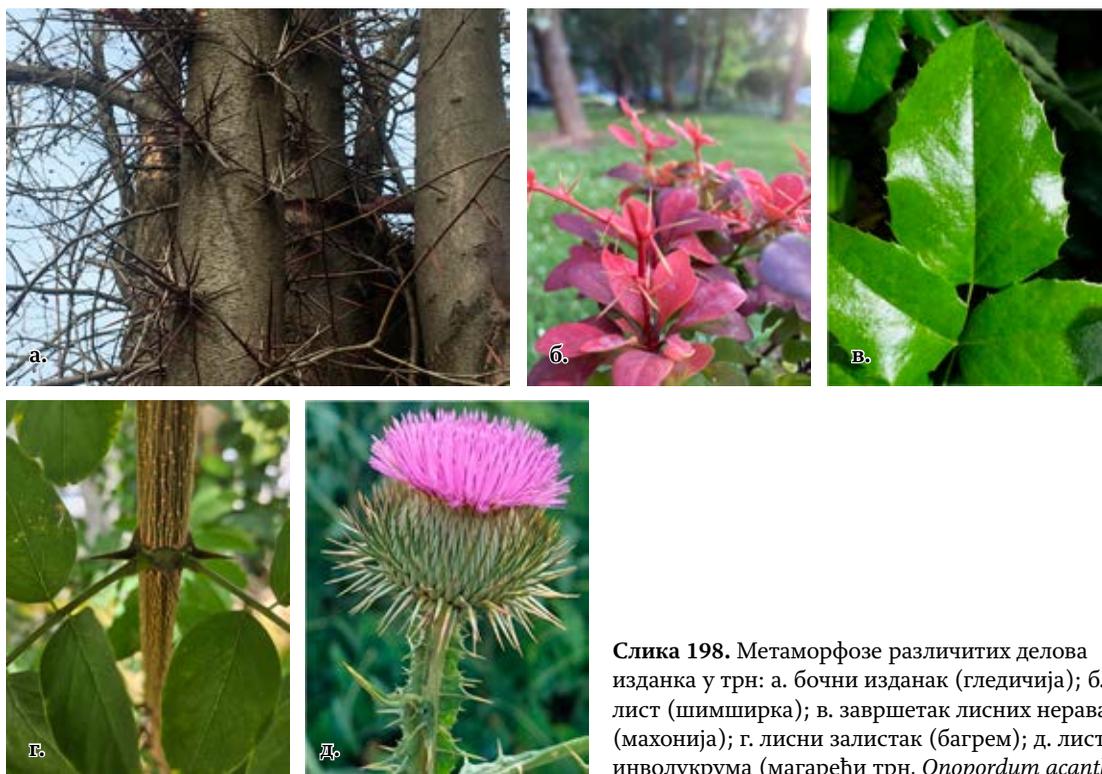
Слика 197. Метаморфозе различитих делова изданка у рашљике: а. бочни изданак, винова лоза (*Vitis vinifera*); б. бочни изданак са секреторним ткивом на врху (павит); в. цео лист (сјајник); г. вршни део перасто сложеног листа (грашак); д. метаморфоза рахиса (павит); ђ. метаморфоза лисних залистака (тетивика)

функцију рашљика могу да обављају и лисни залисци (нпр. тетивика).

Трн (лат. *spina*) је оштар израштај настао одрвењавањем ћелијских зидова и задебљавањем целог бочног изданка (нпр. гледиџа, *Gleditsia triacanthos*), листа (нпр. шимширика) или његових појединих делова (нпр. махонија, *Mahonia aquifolium*) (сл. 198). Трнови се формирају код врста које настањују претежно сушна и топла станишта, чиме се постиже смањење транспирације. Осим тога, трнови су оштри и прилично опасни за потенцијалне предаторе, тако да се на овај начин биљке штите од биљоједа. Трн настао од кратког бочног изданка, који се формира у пазуху листа, може бити с листовима и тада овакви трнови носе и плодове (нпр. трњина, *Prunus spinosa*). Метаморфоза листа у трн

може бити потпуна, када цео лист постаје трн, или делимична, када се само део листа претвара у трн. Трње које се јавља код кактуса и кактусоликих млечика представља потпуну метаморфозу листа у трн. У трн се могу метаморфозирати завршеци лисних нерава (нпр. махонија), лисни залисци (нпр. багрем), или листићи инволукрума (нпр. различак, *Centaurea* sp.). Бочни изданак, стабло и листови, могу бити метаморфозирани у трње и да имају и асимилациону улогу (нпр. колеџија, *Colletia spinosa*).

Метаморфоза бочних изданака и листова у трн доводи до смањивања фотосинтетичке површине која је неопходна и изузетно важна за опстанак биљке. Да би се повећала површина органа који врше фотосинтезу, стабло а и бочни изданци преображавају се у спљоштене



Слика 198. Метаморфозе различитих делова изданка у трн: а. бочни изданак (гледичија); б. цео лист (шимширка); в. завршетак лисних нерава (махонија); г. лисни залистак (багрем); д. листићи инволукрума (магарећи трн, *Onopordum acanthium*)

структуре неограниченог раста, чији је назив **кладодија** (лат. *cladodium*) (нпр. породице *Cactaceae*, *Euphorbiaceae*) (сл. 199 а).

Филокладија (лат. *phyllocladium*) је метаморфоза бочног изданка у зелену листолику структуру ограниченог раста (сл. 199 б). Филокладија се развија у пазуху љуспастог листа. Из њеног средњег дела окренутог према стаблу (горња страна филокладије), из неупадљивог нодуса, развија се редукован лист у чијем пазуху настаје цвет, касније плод, црвена бобица. На основу овога може се јасно видети да је оваква листолика структура пореклом од стабла. Метаморфоза цилиндричног стабла у листолику структуру има низ прелаза. Стога је и граница између кладодије и филокладије некада нејасна, те се за исту појаву користе оба термина. Леп пример за филокладију су врсте рода *Ruscus*.

Филодија (лат. *phyllodium*) представља метаморфозу лисне дршке из цилиндричне у листолику форму, с главном функцијом у фотосинтези. Лисна дршка разраста, спљоштава се, те се на овај начин компензује изгубљена асимилациона површина услед делимичне или потпуне редукције лисне плоче (сл. 199 в и г). Најпознатије врсте с филодијама јесу представници рода *Acacia* и поједине врсте рода *Oxalis*. Филодија по пореклу одговара лисној дршци на шта указује пример врсте *Acacia heterophylla*, на истом изданку се поред перасто-сложених лисова с дршком цилиндричног изгледа развијају и листови с лисном дршком метаморфозираним у филодију.



Слика 199. Метаморфоза бочног изданака: а. кладодија, опунција (*Opuntia* sp.); б. филокладија (кострика). Метаморфоза лисне дршке у филодију; в. делимично редукована лиска, акација (*Acacia koa*); г. потпуно рудиментирана лиска, акација (*Acacia pravissima*)

МЕТАМОРФОЗЕ ЛИСТА УЗРОКОВАНЕ СПЕЦИФИЧНИМ НАЧИНОМ ИСХРАНЕ БИЉАКА

Карнивorne биљке као извор минералних материја користе инсекте и ситне животиње и на тај начин надокнађују недостатак азота и фосфора у подлози. Листови ових биљака садрже хлорофил и врше фотосинтезу, а од уловљених животиња након њиховог разлагања добијају само елементе садржане у протеинима. У вези са оваквим начином исхране, листови су претрпели модификације које су водиле ка прилагођавању и усавршавању начина хватања плена. Овој групи припадају секундарно карнивorne биљке које до плена долазе прилепљивањем, активним покретима лисних делова или путем мешкова или кантица насталих метаморфозом листа.

Типични представници групе биљака које хватају плен прилепљивањем јесу врсте родова *Drosera*, *Pinguicula*, *Drosophyllum*. Росуља (*Drosera rotundifolia*) поседује розету лопатичастих листова на чијој се адаксијалној страни и дуж руба лиске развија велики број секреторних структура, налик емергенцама, које учествују у хватању плена (тентакуле) (сл. 200 а). Када плен доспе на површину листа тентакуле се савијају према жртви и у потпуности је обухватају. Вршни део тентакула лучи лепљиве материје које облажу и прилепљују плен. Истовремено почиње и лучење фермената за варење након чега се врши и упијање разложених материја. Хитинске и друге несварене метерије с листа одува ветар, па је он спреман за хватање новог плена. Тентакуле су најчешће у стању да изврше 3 до 4 хватања, након чега изумире читав лист. Масница (*Pinguicula vulgaris*) има

розету листова елиптичног облика са ободом повијеним навише (сл. 200 а). Инсект који слети на лист улепи се у слуз, док код појединих врста овог рода долази и до увртања лиске, те се цео плен утапа у слузаву течност. Представници групе биљака **које активно хватају плен покретима лисних делова** припадају фамилији Droseraceae (*Dionaea*, *Aldrovanda*). Венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) поседује розету троделних листова (сл. 200 в). Сваки од њих састоји се од крилате дршке, кратког, овалног дела и овалне лиске. Лиска је састављена од две половине, од којих свака дуж рубова има чврсте бодље. На обема лисним половинама налазе се сензорне и жлездане длаке. Када плен слети и додирне сензорну длаку долази до активације клопка и две половине лиске се приближавају једна другој, хватајући на тај начин плен. Жлездане длаке започињу лучење дигестивних ензима, а хранљиви састојци се затим апсорбују. Након варења

клопка се отвара, несварене остатке спере киша или одува ветар и клопка је поново спремна за лов.

У групу биљака **које образују мешкове или кантице за хватање** спадају родови с великим бројем врста: *Nepenthes*, *Sarracenia*, *Darlingtonia* и *Cephalotus*. Метаморфозирани листови врста рода *Nepenthes* врше функцију асимилације, прихватања биљке и хватања инсеката. Листови имају проширену лисну основу која обавија стабло у виду рукавца и врши асимилацију, лисна дршка је веома дуга и врши функцију рашљике, а лиска је у облику кантице која на врху има поклопац (сл. 200 г). Руб кантице обично је живо обојен, док је унутрашњи део у виду глатке површине премазане воском. Ради примамљивања инсеката на поклопцу и ивицама кантице често су присутне нектарије. Када инсект дође на обод кантице, улепи се воштаним материјама и у покушајима да се ослободи упада у кантицу. Плену који поку-



Слика 200. Метаморфозе листа у вези са специфичним начином исхране: а. хватање плена прилепљивањем (росуља); б. масница; в. хватање плена покретима лисних делова (венерина мухоловка); г. хватање плена помоћу кантица (*Nepenthes* sp.); д. *Sarracenia* sp.; ђ. мешница; е. *Dischidia major*

шава да се извуче из течности кантице (вода и ензими) излазак отежавају и многобројне чекиње на зидовима кантице које су окренуте врховима наниже. Упијање сварене хране врше исте жлезде које луче ферменте. Врсте рода *Sarracenia* образују кантице сличне кантицама врста рода *Nepenthes*, али су оне седеће и организоване су у розети (сл. 200 д).

Мешница (*Utricularia vulgaris*) је водена биљка чији кончасти листови врше асимилацију, док су други листови метаморфозирани у посебне мехурасте творевине које служе за хватање ситних рачића и водених бува (сл. 200 ђ). На њима се налазе отвори опкољени сензитивним длачицама и снабдевени поклопцем. Пошто се поклопац покреће само ка унутрашњости мехура, ситне животињице улазе унутар мехурића заједно с водом, али не могу да изађу из њега. Жлезде које се налазе унутар мехура луче ен-

зиме за варење. Мехурић има способност да се више пута отвара и затвара.

Листови у облику кантица образују се и код појединих представника фамилије *Asclepiadaceae*, који не спадају у групу карниворних биљака. Епифитски представници рода *Dischidia* образују нормалне листове и листове у облику кантица унутар којих се настањују мрави (сл. 200 е). Мрави у кантице уносе хранљиве материје, док се оптимална влажност обезбеђује кондензацијом водене паре из стома. На овај начин формирају се повољни услови за раст коренова, који се образују из истог нодуса као и лист и расту надоле залазећи у кантице из којих усвајају хранљиве материје.



Слика 201. Гале на биљним органима: а. на пупољку (златица, *Solidago* sp.); б. на листу (еукалиптус, *Eucalyptus* sp.); в. на рашљикама и лисној дршци (винова лоза); г. на стаблу (храст)



ГАЛЕ

Морфолошке промене на биљним органима, најчешће листовима, изазване дејством организама који не припадају биљкама, називају се гале (цецидије, шишке). Промене у изгледу органа најчешће узрокују животиње (зооцецидије), али их могу узроковати и гљивице (микоцецидије) или бактерије (бактериоцецидије). Гале се могу развити на било ком делу биљке (цвет, лист, стабло, корен) (сл. 201). Најчешћи узрочници гала су инсекти (ентомоцецидије) (биљне ваши, комарци, гриње...) који биљку користе

као извор хране или станиште, док биљке од њих немају корист.

Гале се формирају када инсект у органу положи јаја или се одрасла јединка насели на њему, те излучују материје које доводе до разрастања биљног ткива и формирања структура карактеристичног изгледа. Могу бити врло различитог облика, величине и боје, али су специфичног изгледа спрам врсте узрочника. На основу њихових морфолошких карактеристика може се закључити која животиња их је узроковала. Иста биљка може носити и гале различитог изгледа настале деловањем различитих узрочника.



Слика 202. Гале различитог изгледа узроковане инсектима: а. на листу лептирастог грашка (*Centrosema virginianum*) узрокована инсектом *Japanagromyza inferna* (Diptera); б. на листу црне тополе (*Populus nigra*) узрокована инсектом *Dasineura populeti* (Diptera); в. на листу букве, узрокована инсектом *Hartigiola annulipes* (Diptera); г. на листу шипка (*Rosa canina*) узрокована инсектом *Diplolepis rosae* (Hymenoptera); д. на листу бреста, узрокована инсектом *Tetraneura ulmi* (Hemiptera); ђ. на листу храста, узрокована инсектом *Cynips quercusfolii* (Hymenoptera); е. на листу храста, узрокована инсектом *Neuroterus numismalis* (Hymenoptera); ж. на листу храста, узрокована врстом *Cynips divisa* (Hymenoptera); з. на листу липе, узрокована врстом *Eriophyes tiliae*

Најпростије су гале настале разрастањем епидермалних ћелија листа, сомотастиг изгледа (сл. 202 а). Често се јављају у виду набораних листова који су кртији од нормалних и с многобројним браздама (сл. 202 б). Могу бити вунасте, глатке или рељефне површине и кесастог, лоптастог, купастог или неког другог облика (сл. 202). Такође, могу бити затворене и отворене. У затвореним галама обично се налазе инсекти с добро развијеним усним апаратом, који након што се потпуно развију прогризу гале и излазе напоље (нпр. осе, двокрилице). Отворене гале настајују инсекти који усним апаратом не могу прогристи гале (биљне ваши), већ излазе напоље кроз отвор настао током формирања гала.

Гале су обично безопасне за биљку будући да углавном велики део биљне масе наставља нормално да функционише. Како су богате фенолима, користе се у производњи лекова, инсектицида и мастила.

РЕДУКЦИЈА, АБОРТИРАЊЕ

Редукција представља смањење величине и измену морфологије неког органа због губитка или смањења интензитета функције коју обавља. Паразитске и сапрофитске биљке добијају нутријенте од биљке домаћина немају потребу за фотосинтезом, те су им листови редуковани у љуспе (нпр. безлистац, *Monotropa*) (сл. 203 а). Такође, код појединих ксерофита листови су редуковани у ситне љуспасте листиће, а функцију фотосинтезе преузимају зелено стабло и бочни изданци (нпр. ефедрa *Ephedra*, жуква *Spartium junceum*) (сл. 203 б).

Потпуно одбацивање органа који немају своју функцију назива се **абортирање**. Ова појава нарочито је честа у региону цвета. Тако је цветни омотач биљака које се опрашују ветром обично потпуно одсутан како



Слика 203. Редуковани листови: а. безлистац; б. жуква

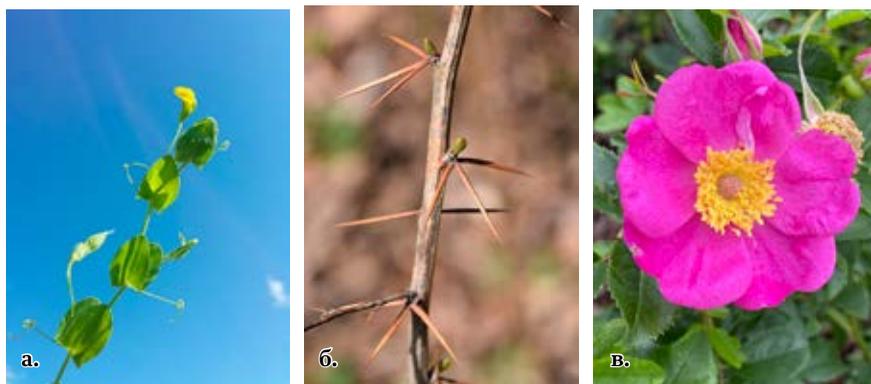
би се повећала исложеност прашника и тучкова, а тиме и вероватноћа успешног опрашивања. Такође, висок степен специјализације биљака у односу на воду условљава посебне адаптације водених биљака, па поједине уопште немају корен због губитка његове функције.

ХОМОЛОГИ И АНАЛОГИ ОРГАНИ

Биљке су се током еволуције прилагођавале на услове животне средине развојем адаптација различитих органа. Адаптираност биљке спољашњој средини огледа се како на анатомском, тако и на морфолошком нивоу.

Измене у морфологији органа настале као резултат адаптација на различите услове средине могу бити веома велике. Некада органи буду измењени до непрепознатљивости. Органи истог порекла, а различитог изгледа и функције називају се **хомологи органи**. Од листа нпр. настају неки типови рашљика, трнова или структура за хватање плена код инсективорних биљака. Сви делови цвета представљају метаморфозирани листови (сл. 204).

На сличне услове средине биљке се прилагођавају тако да развијају сличне адаптације које воде порекло од различитих органа. У том случају различити органи попримају



Слика 204. Хомологни органи: а. лист преображен у рашлику (сјајник); б. лист преображен у трн (шимшир); в. листови преображени у цвет (ружа)

сличне морфолошке и анатомске особине. Овакви органи, исте функције а различитог порекла, називају се **аналоги органи**. Тако нпр. трн може бити пореклом од листа, лисних залистака или бочног изданка (сл. 205).

Прилагођавање сличним еколошким условима средине може довести до развоја адап-

тација истог порекла и са истим функцијама, али код биљака које нису међусобно сродне и припадају различитим систематским групама. Ова појава назива се **конвергенција** (сл. 206). Пустинске сукуленте, кактуси и млечике, иако филогенетски врло удаљене, развијају сличне адаптације у својој грађи.



Слика 205. Аналоги органи: а. трн пореклом од листа (кактус, *Echinopsis tubiflora*); б. трн пореклом од лисних залистака (багрем); в. трн пореклом од бочног изданка (глог, *Crataegus monogyna*)



Слика 206. Конвергенција: а. кактус (*Pilosocereus royenii*); б. млечика (*Euphorbia virosa*)

РЕПРОДУКТИВНИ ОРГАНИ

Скривеносеменице (Angiospermae) представљају еволуционо најсавршеније биљке с развијеним посебним структурама за полно размножавање. Ова велика група биљака назив скривеносеменице добила је по семенима заштићеним (скривеним) плодовим омотачем.

Сви делови биљног тела настали из **репродуктивних меристема** (цветни меристем, флорални апекс или купа), а који учествују у процесу репродукције називају се репродуктивним или генеративним. Репродуктивним органима припадају цвет (или цваст) и плод (са семеном).

ЦВЕТ

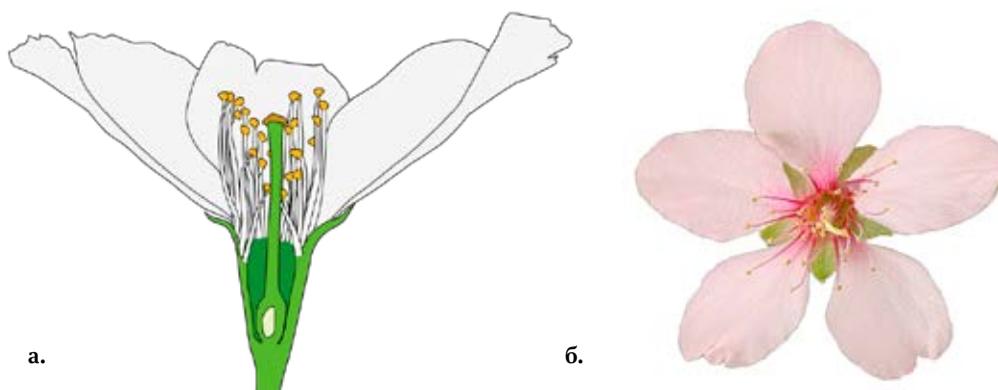
Цвет (лат. *flos*) метаморфозирани изданак ограниченог раста који се формира из цветне купе (цветни или репродуктивни пупољак). Према савременим разматрањима, репродуктивним структурама сматрају се само прашници и оплодни листићи јер се у њима стварају гамети, а сви остали помажу у процесу репродукције јединке. Постанак цвета има веома велики значај у процесу еволуције јер обезбеђује заштићен положај ћелија одговорних за репродукцију. У цвету се дешавају сви важни процеси и фазе везане за полно размножавање, као што су спорогенезе, гаметогенезе, процес оплодње, формирања и раста ембриона. Стерилни делови цвета имају веома важну функцију у привлачењу опрашивача и развијању механизма који омогућавају сигурнији процес опрашивања, а касније и оплођења. Углавном су цветови својом грађом прилагођени за тачно одређену врсту опрашивача (процес ко-еволуције). Цветови могу допринети и разношењу плодова и семена уколико се неки делови цвета и на њима задржавају.

Карактеристике цвета су генетички детерминисане, специфичне за одређене групе биљака и доприносе репродуктивној изолацији јединки које припадају различитим врстама. Стога не чуди што у природи постоји изузетна разноликост цветова по питању њихових морфолошких и анатомских карактеристика. Оне су незнатно подложне променама услед деловања фактора спољашње средине. Веома су важни таксономски карактери, на којима у највећој мери почива идентификација врста.

У цвету, интернодије које носе цветне делове су веома кратке (кратки изданак), те су и делови цвета (заправо листови, метаморфозирани у функцији размножавања) густо поређани, збијени. Цвет се формира из репродуктивних пупољака деобама примарног меристема, цветне купе, која се у њима налази прекривена заштитним листићима пупољка. Цветна купа је у почетку веома слична вегетативној купи изданка, с том разликом што убрзо након појављивања цветних делова успорава, а касније и потпуно прекида раст. Због тога цвет има ограничен раст. Развој цвета одвија се у пазуху листа који се назива *брактеја* или *принерак* (лат. *bractea*). Брактеје могу бити крупне, листолике и добро развијене, али и у виду ситних листића, или чак потпуно редуковане. Некада су и живо обојене, па подсећају на листиће цветног омотача.

Делови цвета и њихов распоред

Сви делови цвета налазе се на **цветној ложи** (лат. *receptaculum* или *torus*), која заправо представља скраћену осовину изданка, односно скраћено стабло. Са спољашњег дела цветне ложе распоређени укруг полазе листићи цветног омотача или перијанта (лат. *perianthum*) (сл. 207). Цветни омотач чине стерилни делови, спољашњи, *чашични*



Слика 207. Делови цвета: а. шематски приказ цветног омотача, потпун цвет; б. цвет *Prunus* sp., потпун цвет

лиштићи и унутрашњи, крунични листићи, а може бити грађен и само из једног типа листића. Према унутрашњем делу цветне ложе су фертилни делови, *прашници*, а централну позицију у цвету заузима тучак изграђен од *оплодних листића* или *карпела*. У цветовима могу да се налазе и додатни стерилни делови, какве су, примера ради, нектарије.

Сви делови цвета полазе са нодуса, између којих су кратке интернодије, по тачно утврђеном распореду. Цветна ложа је најчешће округлог, ређе издуженог облика, или спљоштена. Издужену цветну ложу имају цветови с великим бројем спирално распоређених делова. Са опадањем броја делова који с ње полазе смањује се и њена висина. Може бити испупчена, равна или удубљена. На цветној ложи могу да се развију задебљања различитог облика, који садрже секреторно ткиво, те имају функцију нектарија. Постоје и цветови код којих је цветна ложа развила посебну остругу, издужени чашички део за сакупљање нектара. У цветној ложи се гранају проводни снопићи који долазе из стабла, ка сваком појединачном делу цвета. За стабло с којег цвет полази, цветна ложа везана је преко *цветне дршке* (лат. *pedicellus*). Цветови који немају цветну дршку називају се седећи цветови. На самој цвет-

ној дршци може се налазити још један листић (код монокотила) или два листића (код дикотила) који се називају *брактеоле*.

Порекло делова цвета нарочито је очигледно код чашичних и круничних листића. Њихов облик и анатомска грађа веома наликују грађи асимилационих листова. Доказ порекла цветних делова од листова среће се код биљака које поседују прелазне облике између асимилационих листова, цветног омотача и прашника (нпр. кукурек, *Helleborus foetidus*) (сл. 208). Пролиферација (озелењавање, разрастање у виду листоликних израштаја) делова цвета (прашника и карпела), до које може доћи под стресним усло-



Слика 208. Прелазни облици између асимилационих листова, цветног омотача и прашника кукурека

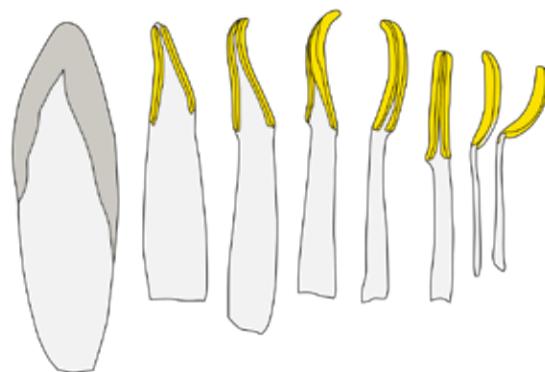
вима средине, под утицајем генетичких фактора, оштећења биљке или напада патогена, такође указује на њихово порекло од листа. Листићи цветног омотача могу водити порекло од прашника, настати њиховом метаморфозом и стерилизацијом. Тај прелаз се често уочава код фамилија биљака које имају велики број прашника, какве су Ranunculaceae или Rosaceae. У цветовима руже чашични листићи воде порекло од асимилационог листића, а крунични од прашника, при чему се уочавају прелазни облици. У цветовима локвања јасно се уочава постепени прелаз између прашника и круничних листића. Антера прашника постаје све мања и стерилна, филамент проширен и спљоштен, те прашници прелазног типа имају листолику форму (сл. 209).

Попут листова на стаблу, и делови цвета су на цветној ложи распоређени на одређен начин. Мањи број фамилија, које су еволутивно старије, имају *спирално* или *ациклично* распоређене цветне делове (Magnoliaceae, Ranunculaceae), или имају комбинацију спиралног и цикличног. Такви цветови обично имају већи број листића појединих цветних делова. Делови цвета настају сукцесивно, један по један, од споља ка унутра и под одређеним углом у односу на претходни (угао дивергенције). Код цветница доминира *пршљенаст* или *цикличан* распоред цветних делова, код којег су делови распоређени прстеносто, у пршљеновима, односно круговима. Споља се налази прстен чашичних листића, затим одвојен прстен круничних листића, па прашника, и у централном делу оплодних листића. Број листића у појединим прстеновима је код ових цветова мањи (најчешће од 3 до 5) и за врсту стабилан.

Пршљенасто организовани цветни делови могу бити распоређени у четири пршљена (*тетрацикличан*) и у пет пршљенова

(*пентацикличан*) због расподеле неког од цветних делова, најчешће прашника, у два пршљена. Број пршљенова може бити и већи од пет (*полицикличан*) у зависности од распореда листића цветног омотача. Посебан тип цветова су *хемициклични* цветови, код којих су обично чашични и крунични листићи распоређени пршљенасто, а прашници и/или оплодни листићи спирално.

Број чланова пршљенова може бити исти у свим пршљеновима (*изомерни цветови*) или различит (*хетеромерни цветови*). Према броју елемената, у сваком пршљену цветови се даље деле на *мономерне* (имају један елемент, нпр. цвет са само једним прашником као код млечика), *димерне* (цвет с два



Слика 209. Постепен прелаз између прашника и круничних листића у цветовима локвања

елемента по пршљену, нпр. две карпеле или два прашника...), *тримерне* (цвет грађен на принципу броја три, нпр. с три листића перигона у пршљену, три прашника, три карпеле, као што је случај код неких монокотила), *тетрамерне* (на принципу броја четири, код већине представника породице купусњача Brassicaceae), и тако редом, односно *полимерне* цветове, с великим бројем елемената у пршљену. Највећи број цветница, око 75%, има тримерне, тетрамерне и пентамерне цветове.

У оквиру истог пршљена може доћи до срастања чланова и то је онда срастање у тангенцијалном правцу. На тај начин међусобно срастају чашични листићи, крунични листићи, прашници или оплодни листићи. Срастање цветних делова се, мада знатно ређе, дешава и у радијалном правцу, при чему могу, на пример, срати прашници с круничним листићима, или прашници са оплодним листићима.

Пршљенови цвета могу бити збијени, или у мањој или већој мери размакнути, у зависности од тога колико су интернодије цветне ложе дугачке. Захваљујући деобама интеркаларних меристема цветне ложе, може доћи

до издуживања било које интернодије на цветној ложи. Ако се издужи интернодија између чашичних и круничних листића, настаје *антофор*, издужени део цветне ложе, који издиже све делове цвета сем чашице, која остаје испод, одвојена (сл. 210). Издуживањем интернодије цветне ложе између круничних листића и прашника (деобама интеркаларног меристема испод прашника) настаје издужени део који се назива *андрогинофор* јер носи прашнике (андрецеум) и оплодне листиће (гинецеум). Издуживањем следеће интернодије, између прашника и оплодних листића (деобама интеркаларног меристема испод оплодних листића), настаје *гинофор*, део који носи гинецеум.

Цветни делови су на цветној ложи поређани тако да једни друге не прекривају, односно међусобно алтернирају. Аналогно листовима на стаблу и њиховој филотаксији, распоред цветних делова на цветној ложи назива се *антотаксија*. Чашични листићи алтернирају с круничним, померени су у односу на њих, док прашници алтернирају са оплодним листићима. Код цветова с пршљенасто распоређеним деловима чланови једног пршљена померени су у односу на следећи, формирају ортос-



Слика 210. Издуживање интернодија цветне ложе. а. антофор (обична руменика, *Lychnis flos cuculi*); б. андрогинофор (хибискус); в. гинофор (капар, *Capparis spinosa*)

тихе, али тако да су чашични листићи на истим ортостихама с прашницима, а крунични листићи са оплодним листићима. Ортостихе код спиралног типа распореда цветних делова не постоје. Распоред цветних делова најјасније се види и најбоље разуме када се представи графички, цветним дијаграмима, о чему ће касније бити више речи.

Цветови који имају све делове цвета називају се *потпуни цветови*. Међутим, немају цветови свих биљака све наведене делове – *непотпуни цветови*. Делови цвета могу бити редуковани, или чак потпуно одсуствовати. На пример, цвет може бити с редукованим цветним омотачем или потпуно без њега. Цветови који имају и прашнике и оплодне листиће су *двополни* или *хермафродитни* (сл. 211). Међутим, постоје и цветови код којих су се развили само прашници, и они се називају мушки цветови, али и они који носе само оплодне листиће и називају се женски цветови. Оба типа

цвета су *једнополни*. Код једнополних женских цветова често се налазе остаци прашника, и обратно, код мушких цветова могуће је наћи остатке оплодних листића, или су они присутни, али у нефункционалном стању, што указује на то да једнополни цветови воде порекло од двополних. Цветови могу бити и стерилни, не поседовати ни андрецеум ни гинецеум, или барем не у функционалном стању. Такви цветови се развијају најчешће у оквиру цвасти, заједно с фертилним цветовима (нпр. у главичастим цвастима). Важно је напоменути да називање прашника мушким, а оплодних листића женским деловима цвета није у потпуности исправно. Обе структуре заправо припадају бесполној генерацији и као такве, дакле, немају пол. Полна генерација (гаметофит) се накнадно развија и код цветница је врло редукована. О фазама развоја цветница биће више речи касније, у поглављу посвећеном размножавању цветница.



Слика 211. а. Двополан цвет њљана; б. двополан цвет брескве; в. једнополан, мушки цвет бегоније (*Begonia semperflorens*); г. једнополан, женски цвет бегоније; д. једнополан, мушки цвет маниоке (*Manihot esculenta*); љ. једнополан, женски цвет маниоке

И мушки и женски цветови могу бити на истој биљци и такве биљке се називају *једнодоме* или *монецке*. Примери једнодомих биљака су кукуруз, орах, врба. Уколико су мушки цветови на једним, а женски на другим индивидуама, такве биљке су *дводоме* или *диецке*. У нашем окружењу најпознатије су топола, коприва, конопља, хмељ (*Humulus lupulus*). Код дводомих биљака је, због развојености индивидуа с мушким и женским цветовима, осигурано да потомство неће настати самоопрашивањем и самооплодњом, већ комбинацијом генетског материјала две јединке, што је еволутивно фаворизовано. *Вишедоме* или *полигаме* биљке су оне које развијају и хермафродитне и једнополне цветове. Типови цветова могу да се различито комбинују на вишедомим биљкама. Од комбинација типова цветова који се јављају на истој биљци, једна би била да се на истој

биљци развијају хермафродитни и мушки цветови (*андромонецке* биљке), друга да се развијају хермафродитни и женски цветови (*гиномонецке* биљке), а трећа да се развијају хермафродитни, мушки и женски цветови (*ценомонецке* биљке). Различити типови цветова могу бити и на различитим биљкама и у различитим комбинацијама (нпр. на једној биљци мушки цветови, на другој хермафродитни, или на једној биљци женски цветови, на другој хермафродитни).

Цветни омотач (перијант)

Цветни омотач или перијант (лат. *perianthum*) има првенствено улогу у заштити делова цвета који су уско повезани с репродукцијом (прашници и оплодни листићи) (сл. 212). У процесу опрашивања њихова улога је привлачење опрашивача. За цветни омотач који се састоји из чашичних



Слика 212. Цветни омотач, перијант. Хетерохламидан или двојан: а. *Prunus* sp.; б. тумбергов здравац (*Geranium thunbergii*) хомохламидан или прост; в. лала; г. њиљан; д. ахламидни цвет, женски цвет ораха

и круничних листића кажемо да је сложен, двојан или *хетерохламидан*. Ово је најчешћи тип цветног омотача, који се јавља код око 75% врста цветница. Уколико су сви листићи цветног омотача једнаки, такав цветни омотач је прост или *хомохламидан*, а назива се још и *перигон*.

Цветни омотач може бити на различите начине редукован (развија се само круница или само чашица, или ниједно), што се доводи у везу с прилагођавањем на начине опрашивања, обично ветром, чиме репродуктивни регион цвета бива лакше доступан. У цвету се могу задржати рудиментирани остаци редукованог дела.

Постојање цветова који немају цветни омотач (голи, ахламидни цветови) указује на то да ови делови цвета немају кључну улогу у полном размножавању. Такви су, на при-

мер, цветови врбе или ораха, који имају само прашнике или тучак, незаштићене омотачем.

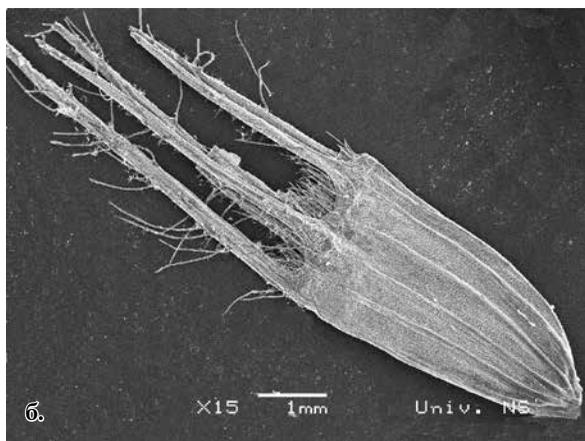
Чашични листићи (лат. *sepalum*) су листићи спољашњег дела хетерохламидног цветног омотача (сл. 213). Имају улогу у заштити унутрашњих делова цвета, нарочито док су још млади и неразвијени, а цвет затворен. Сви чашични листићи једног цвета формирају **чашицу** (лат. *calyx*). Чашични листићи могу бити појединачни, слободни и тада је чашица *хорисепална* (лат. *calyx chorisepalus*) или међусобно срасли градећи *синсепалну* чашицу (лат. *calyx synsepalus*). Код срасле чашице базални и средишњи делови листића формирају цев чашице (*tubus calycis*). У вршним деловима чашични листићи могу да срастају до краја или не срастају, већ остају слободни, те се на врху чашице виде зупци. Зубаца има онолико коли-



Слика 213. Слободни чашични листићи: а. мушкатла (*Pelargonium* sp.); б. звончић (*Campanula* sp.). Срасли чашични листићи, граде чашицу, слободни зупци на врху: в. пуцавац (*Silene vulgaris*); г. грахорица

ко има чашичних листића који граде чашицу. Обликом су различите, најчешће левкасте, звонасте, чашолике, цевасте.

Порекло чашичних листића од листа се веома јасно огледа у њиховој морфологији и анатомији (сл. 214). Обликом су слични типичним фотосинтетичким листовима средње категорије, најчешће су зелене боје, те врше фотосинтезу и транспирацију и имају изражену нерватуру. На попречном пресеку уочава се анатомска грађа скоро идентична грађи асимилационог листа. На површини је једнослојан епидермис, са стомама и твораинама епидермиса у виду кутикуле, воска и трихома. Између два епидермиса је редуко-



Слика 214. Анатомска грађа чашнице: а. анатомска грађа чашнице алпске детелине; б. чашница детелине снимљена скенинг електронским микроскопом

ван мезофил, грађен из паренхимских ћелија неправилног облика, испуњених хлоропластима. Мезофил је растресит, с мноштвом интерцелулара. У мезофилу се налазе и ситни колатерални затворени проводни снопићи.

Чашични листићи могу након цветања да опадају, што је, на пример, случај код цветова мака. Таква чашница назива се *calyx deciduus* и има заштитну улогу само док је цвет неразвијен (сл. 215). С друге стране, чашнице неких цветова задржавају се јако дуго, чак и након формирања плодова. Оне се називају *calyx persistens* и можемо их видети на плодовима јабуке или парадајза. Када опстају на плоду, могу учествовати и у разношењу плодова, односно семена и називају се акцесорије. Примера ради, код љоскавца (*Physalis alkekengi*) чашница након формирања плода разраста око њега и постаје јарко обојена, наранџастоцрвена. Таква *разрасла чашница* постаје уочљива птицама, које се хране плодовима, и на тај начин доприносе разношењу семена. Трајне чашнице такође могу развијати различите израштаје, бодље, длаке, које олакшавају качење плода за тело животиња и на тај начин помажу распрострањење плодова. Такође, могу развијати и израштаје у виду крилаца, који ће помоћи разношење плодова ветром, или у виду мехура, који олакшавају разношење водом. Код неких врста детелина чашница је надувена и окружује плод.

Велику трансформацију у морфолошком смислу прошли су чашични листићи цветова неких биљака фамилије Asteraceae. Код њих су чашични листићи метаморфозирани у виду танких длачица које граде *папус* (*pappus*) паперјастог изгледа (сл. 215 д). Папус се задржава и након формирања плода и служи за разношење плодова путем ветра, или, уколико се на чекињама папуса јављају зупци, за качење плодова за крзно животиња и преношење путем њих. У грађи чашнице



Слика 215. Типови чашнице: а. чашница која опада након отварања цвета мака; б. чашница која се задржава након формирања плодова крушке; в. разрасла чашница љоскавца; г. надувена чашница јагодасте детелине (*Trifolium fragiferum*); д. чашница у виду папуса код маслачка

могу учествовати и други листићи и срас-тати с њом на различите начине, односно формирати спољашњу чашницу (*епикаликс*). Спољашња чашница најчешће настаје од брактеја, какав је случај код слезова (*Malvaceae*), ретко је пореклом од листова профила или настаје од залистака, какав је случај код цвeтова јагоде. Цветови јагоде имају двојну чашницу, *calyx duplex*, чији су листићи распо-ређени у два круга, од којих спољашњи воде порекло од залистака (сл. 216). Ова дупла чашница задржава се и на формираним плодoвима. Листићи чашнице могу да буду и живо обојени, те да својим изгледом подсећају на листиће крунице (петалоидна чашница). Такве чашнице заправо преузимају функцију крунице, нарочито када је она редукована или одсутствује, учествујући у привлачењу опра-

шивача. Код цвeтова који су груписани у густе цвасте чашични листићи могу да буду редуковани или потпуно одсутни, јер у таквим цвастима цвeтови пружају заштиту једни другима и губи се потреба за њиховом додатном заштитом помоћу чашнице.

На чашницама могу да се налазе и нектарије, што је случај код хибискуса, липе или слеза (*Malva* sp.), где су оне смештене у вршним деловима чашнице. Чашнице могу формирати и посебне издужене оструге у којима се смештају нектарије, што стимулише опрашиваче да приликом исхране уђу дубље у цвет (сл. 216).

Крунични листићи (лат. *petalum*) граде унутрашњи део хетерохламидног цветног омотача. То су углавном живо обојени лис-



Слика 216. Типови чашице: а. епикаликс пореклом од брактеја код слеза; б. епикаликс пореклом од залистака, дупла чашица код јагоде; в. живо обојене, петалоидне чашице фуксије (*Fuchsia* sp.); г. крунцолика чашица кукурека



тићи који, поред заштитне улоге, имају и улогу у привлачењу опрашивача. Сви крунични листићи формирају **круницу** (лат. *corolla*). И они, попут чашичних, могу бити слободни или међусобно срасти. Сматра се да биљке са сраслом круницом воде порекло од биљака са слободним круничним листићима, за шта постоје и еволутивни докази. Срастање листића се дешава у вези са адаптацијом цветова на одређен начин опрашивања. Круница грађена из слободних листића назива се **хорипетална** (лат. *corolla choripetala*) (сл. 217). Појединачни крунични листић је обично објајастог, елиптичног или издуженог облика, али може бити и на различите начине режњевит или усечен. Његов доњи део, којим је причвршћен за цветну ложу, сужен је и назива се **нокатац** (*unguis*). Горњи део је проширен и назива се **плоча** или **лиска** (*lamina*) (сл. 218). Неки крунични листићи су меснати, садрже хранљиве материје, те слу-

же животињама као храна, а могу услед накупљања воде имати и сукулентну грађу.

Круница грађена из сраслих круничних листића назива се **срасла** или **симпетална** (лат. *corolla sympetala*) (сл. 219). Симпеталне крунице имају срастао доњи део у виду цеви крунице (*tubus corollae*), и горњи, проширени део који се назива **левак** или **руб крунице** (*limbus corollae*). На рубу се обично јасно виде линије срастања листића. Срастање не мора увек бити потпуно, односно у вршном делу руба се могу уочавати зупци, несрасли делови круничних листића. Зубаца обично има једнак или дупли број у односу на број круничних листића. Део крунице на прелазу између цеви и левка назива се **ждрело** (*faux corollae*) и на њему се често развијају длачице или слични израштаји који делом затварају цев. Симпеталне крунице су често занимљивог облика – звонасте, пехарасте, лептирасте, левкасте. Њихов облик опет је у вези с начином опрашивања.



Слика 217. Хорипетална круница: а. црни слез (*Malva silvestris*); б. каранфил (*Dianthus carthusianorum*); в. јапанска дуња (*Chaenomeles* sp.)

Трајање крунице може бити различито. Код неких биљака листићи крунице су слабо везани за цветну ложу и опадају чак и ако нису увели. Код већине биљака листићи почињу да вену и опадају након опрашивања цвета, односно након што изгубе основну функцију. Постоје и цветови код којих се крунице задржавају и након опрашивања, и тада се обично преображавају у творевине које помажу распрострањање плодова и семена.

Симетрија крунице одређује симетрију целог цвета. Када се кроз круницу може повући више равни симетрије, круница је *актиноморфна*, *радијална* или *полисиметрична*



Слика 218. Делови грађе круничног листића (лажни љиљан, *Hemerocallis fulva*)

на (сл. 220). Кроз *зигоморфну* или *моносиметричну* круницу могуће је повући само једну раван симетрије, која је дели на два једнака дела. Ови цветови су често необичног облика и изгледом прилагођени одређеним опрашивачима. Зигоморфија је наочито изражена код уснатих и лептирастих цветова.

Круница с две равни симетрије назива се *бисиметрична*. Овај тип крунице се веома ретко јавља. Постоје и крунице које су *асиметричне*, без равни симетрије. Асиметрија може бити примарно развијена, као код цветова који имају спиралан распоред цветних делова, или се може секундарно развити. Актиноморфни цветови су еволутивно најстарији, а из њих су изведени зигоморфни цветови, чији настанак се доводи у везу са адаптацијом на специфичне инсекте опрашиваче. Код неких цвасти грађених из зигоморфних цветова, на врху цвасти може да се образује актиноморфан цвет, што се назива *пелорија*.

Морфологија листића крунице, а нарочито њихова анатомска грађа, одражава листолико порекло ових делова цвета (сл. 221). На попречном пресеку уочава се једнослојан епидермис, с малобројним стомама или без њих, прекривен кутикулом која је обично наборана. На епидермису су често присутне папиле, конусни израштаји епидермалних



Слика 219. Типови симпеталних круница: а. делимично срасла, слободни зубићи на врху (пасја помагалица, *Solanum aviculare*); б. звонаста (звончић, *Campanula rotundifolia*); в. левкаста (тагула, *Datura stramonium*); г. цеваста (гавез, *Symphytum officinale*)

ћелија, које мењају начин преламања светлости и дају круничним листићима баршунаст изглед. Папилозан епидермис може да има и функцију у лучењу слатког сока, нектара, којима се привлаче опрашивачи или мирисних материја, етарских уља, што је, на пример, случај код цветова ружа. Ђелије епидермиса у вакуолама садрже и пигменте од којих потичу различите боје круничних листића. Пигменти могу бити присутни и у ћелијама мезофила, али у мањој мери. Најчешће су то пигменти из групе антоцијана, који дају нијансе црвене, плаве и љубичасте боје, и из групе антохлора, који су одговорни за нијансе жуте боје. Пластидни пигменти каротени и ксантофили такође дају жуту и наранџасту боју. Од хемизма и pH вредности ћелијског сока, али и спољашњих услова, као и фазе развијености цвета зависиће нијанса боје крунице. Бела боја крунице потиче од недостатка пигмената, односно потпуне рефлексије светлости, а црна од њихове високе концентрације. Највећи број круница, око 25% је беле боје. Круница може бити и шарена, вишебојна, при чему шаре обично представљају путоказ инсектима опрашивачима и

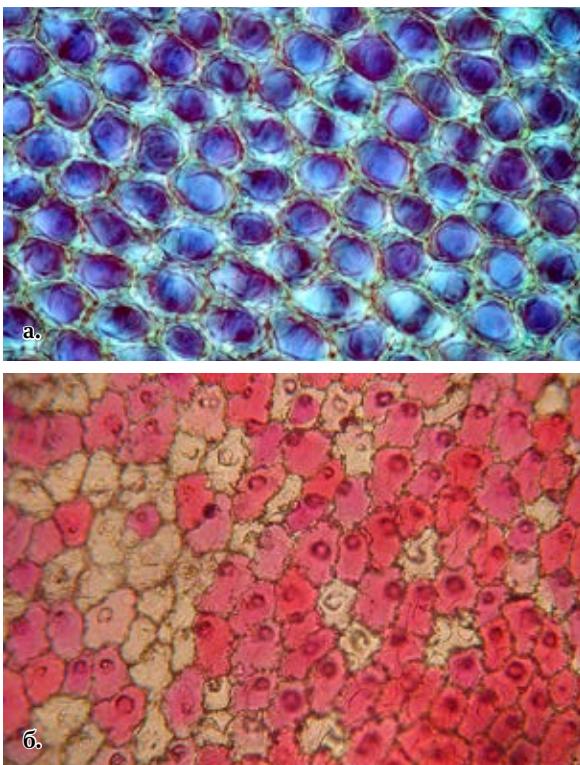
на неки начин прате положај нектарија и фертилних делова цвета. Мезофил је растресит, прожет интерцелуларима, грађен из паренхимских ћелија. Проводни снопићи су врло једноставне грађе, колатерални затворени.

На круничним листићима могу да се развијају и секреторна ткива, као што су осмофоре или секреторни епидермис, која луче мирисне материје за привлачење опрашивача. Веома често се на круницама развијају нектарије, а крунични листићи постају због тога модификовани. Оне могу бити на површини круничних листића, у већој или мањој мери изложене, или чак и сакривене, увучене у посебно формирана удубљења. Круница може при основи имати и посебан, издужени део, *остругу* (*calcar*) (сл. 222). У њој су смештене нектарије, које луче нектар, а којим се хране инсекти опрашивачи. Таквом позицијом нектарија, дубоко скривеним унутар цвета, биљка приморава инсекте да уђу дубље у цвет и на тај начин сигурније изврше опрашивање.

Облик и грађа крунице, као и начин срастања круничних листића често су каракте-



Слика 220. Симетрија крунице цвета: актиноморфна (радијално симетрична) круница: а. ледињак; б. ладолеж (*Convolvulus arvensis*); зигоморфна (моносиметрична) круница: в. добричица (*Glechoma hederacea*); г. љубичица; д. бисиметрична круница (фам. *Papaveraceae*); асиметрична круница: ђ. кана (*Canna indica*)



Слика 221. Епидермис круничног листића, ћелије епидермиса с крупним вакуолама које садрже пигменте: а. *Geranium* sp.; б. ружа

ристични за одређену фамилију биљака и представљају важне карактере приликом детерминације. Биљке фамилије *Lamiaceae* имају двоуснату круницу, по чему се цела фамилија назива уснатице (сл. 223). Листићи крунице су срасли тако да у доњем делу граде цев, а у горњем два режња, две усне. Горња усна (*labium superius*) настаје срастањем два, а доња усна (*labium inferius*) срастањем три крунична листића. Уснат цвет, али другачијег облика, јавља се и у још неким фамилијама (зевалице – *Scrophulariaceae*, *Vignoniaceae*, *Verbenaceae*). Биљке фамилије *Fabaceae* имају врло специфичну круницу у облику лептира, па се називају и лептирњаче (сл. 224). Круницу чини пет круничних листића. Горњи, највећи, назива се заставица (*vexillum*), са стране се налазе два листића, крилца (*ala*), а с доње стране су још два листића који су срасли и граде чунић (*carina*).

Биљке фамилије *Asteraceae* имају два типа цветова с веома специфичним круницама, који граде цвасти типа главице (сл. 225).



Слика 222. Оструга. а. љубичица; б. линарија (*Linaria bipartita*); в. кандилица (*Aquilegia* sp.)

Цвастни цветови развијају круницу у облику цеви, насталу срастањем пет круничних листића. При врху цеви остају несрасли горњи делови листића, у виду пет зубаца. Унутар цеви налазе се прашници и тучак. Код *језичастих* цветова крунични листићи срастају тако да формирају језичак, који на врху такође има пет зубаца. Чашични листићи су код цветова ове фамилије редуковани и у виду длочица, папуса.

Цветови биљака фамилије трава (Poaceae) су изузетно специфичне грађе (сл. 226). Груписани су на заједничкој осовини у просте цвасте (класиће), који обухватају један или више (обично до 10) цветова. Број цветова

у класићу, као и изглед и број појединих делова цвета, зависе од биљне врсте. При основи класића налази се пар листића који носе назив **плеве** (*glumae*) – **доња плева** (*gluma inferior*) и **горња плева** (*gluma superior*). Изнад њих, на осовини класића, налазе се цветови с редукованим и измењеним цветним омотачем. При основи сваког цвета налазе се два листића различите развијености. Први редукован листић, за који се сматра да је измењена брактеја, назива се **доња плевица** (*palea inferior*) или **лема** (*lemma*). На овом листићу се код неких представника развија оштар и дугачак израштај, оска, ос (*arista*). Следи **горња плевица** (*palea superior*), по-



Слика 223. Уснат цвет код биљака фамилије Lamiaceae: а. мртва коприва; б. жалфија (*Salvia pratensis*)



Слика 224. Лептираст цвет код биљака фамилије Fabaceae: а. коренаста грахорица (*Lathyrus tuberosus*); б. звездан (*Lotus corniculatus*)

реклом од спољашњег круга листића цветног омотача. Настаје срастањем два листића, док је трећи у потпуности редукован. Изнад горње плевице су измењени листићи унутрашњег круга цветног омотача. Обично су то два ситна закржљала листића који се називају **плевичице** (*lodicae*), који имају значајну улогу у отварању цвета. Следе обично 2–3 слободна прашника и тучак грађен из 2–3 оплодна листића. Цветови неких трава могу бити и у потпуности ахламидни, када у њима недостају плевице и плевичице.

Перигон, прост цветни омотач, углавном је карактеристичан за монокотиледоне биљке. Листићи перигона (лат. *tepalum*) се међусобно не разликују по боји, величи-

ни, нити облику. Могу бити слободни или срасли. Највећи број врста има актиноморфне цветове, мада је и зигоморфија присутна, као код орхидеја. У морфолошком и анатомском смислу листићи перигона су грађени попут листића чашнице или крунице. На листићима перигона могу се налазити и нектарије.

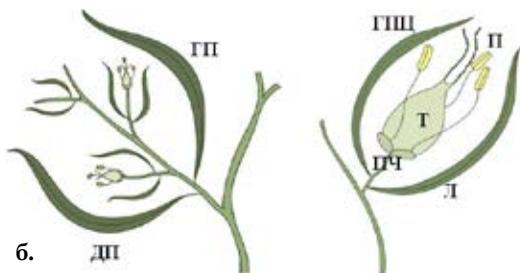
Тепале када су крупне и живо обојене подсећају на листиће крунице. Такав цветни омотач је *круницолик*, што је случај код цветова лале, магнолије (*Magnolia* sp.) или нарциса (*Narcissus* sp.) (сл. 227). Уколико тепале више наликују листићима чашнице, зелене су боје или ситнији, такав цветни омотач је *чашницолик*. Постоје и случајеви када



Слика 225. а. Цевести и језичасти цветови (амерички двозуб, *Bidens cernua*); б. језичаст цвет маслачка; в. цевести цветови (арника, *Arnica mollis*)



а.



б. дп

Слика 226. Цвет трава: а. трска; б. шематски приказ грађе цвета. горња плева, *gluma superior* (гп), горња плевница, *palea superior* (гпц), доња плева, *gluma inferior* (дп), доња плевница, *palea inferior*, или лема, *lemma* (л), плевчице, *lodicae* (пч), прашник (п), тучак (т).

се тепале спољашњег круга разликују од тепала унутрашњег (хетеротепални перигон), као код висибаве (*Galanthus nivalis*) или орхидеја. Орхидеје имају посебно занимљиве и необичне цветове. Поједине врсте имају изражен један листић унутрашњег омотача, усну или лабелум (*labellum*), која може бити другачије обојена, неправилног и необичног облика, прекривена длакама, што овим цветовима даје посебну лепоту (сл. 228). Лабелум представља платформу на коју слећу инсекти опрашивачи, те је код неких врста веома специфичног облика и прилагођен за привлачење тачно одређене врсте опрашивача. На перигону нарциса развија се цеваста израштај који подсећа на круницу и назива се лажна круница или *paracorolla*.



а.



б.



в.

Слика 227. Прост цветни омотач, перигон: а. круницелик код магнолије (*Magnolia* sp.); б. хетеротепални код висибаве; в. лажна круница нарциса.



а.



б.

Слика 228. Цветни омотач цветова биљака фамилије орхидеја, прилагођен специфичним опрашивачима: а. пурпурни каћун (*Orchis purpurea*); б. пчелиња орхидеја (*Ophrys apifera*)

Прашници

Прашник (лат. *stamen*) је фертилни део цвета у ком се образују микроспоре (поленова зрна) и микрогамети. Како је пореклом од листа, хомолог је микроспорофилу, дакле листу који носи микроспоре. Прашници се често називају мушким деловима цвета, али како је већ напоменуто, то није у потпуности исправно, јер прашници припадају бесполној, спорофит, а не полној, гаметофит генерацији. Основна функција прашника је стварање полена (прво микроспора, а потом микрогамета), уз истовремено привлачење опрашивача. Код цветова с редукованим цветним омотачем, функција у привлачењу опрашивача је веома значајна, те прашници могу бити и интензивно обојени.

Сви прашници једног цвета чине *андрецеум* (лат. *androecium*) (сл. 229). Прашника у цвету може бити различит број, чак и веома велики, али за врсту сталан. Они могу бити распоређени на цветној ложи спирално или пршљенасто. Спиралан распоред је примитивнији, јавља се у цветовима који имају велики број прашника и они су постављени у виду спирале дуж издужене цветне ложе. Пршљенасто распоређени прашници могу бити у једном кругу и тада за андрецеум кажемо да је *хапlostемон*,

док је андрецеум у ком су прашници распоређени у два круга *дипlostемон*. Ова два круга прашника међусобно алтернирају, по положају на цветној ложи померени су један у односу на други и не поклапају се. Очекивано је да спољашњи круг прашника алтернира с круничним листићима, што је најчешће случај. Андрецеум код кога се то ипак не дешава и код кога су спољашњи круг прашника и крунични листићи на истим ортостихама је *обдипlostемон*.

Прашници могу бити међусобно срасли или слободни, а могу срастати и за друге делове цвета, на пример за круницу или гинецеум. Изглед и распоред прашника представљају важне карактере у идентификацији биљака. Не морају сви прашници једног цвета бити истоветни. Код биљака фамилије уснатица, које имају четири прашника, два су дужа, а два краћа. Код биљака из фамилије легуминоза девет прашника је срасло, а један је слободан. Редукција броја прашника, или чак редуковање свих прашника једног пршљена је појава која се може пратити током еволуције, која је усмерена ка стварању цветова с мањим бројем пршљенасто распоређених прашника. У таквим цветовима уочавају се рудиментирани остаци редукованих прашника, у раним фазама редуције. Прашници могу бити и стерилни, односно



Слика 229. Различити типови прашника: а. лисичинасти жагушац (*Picris echioides*); б. амарилис (*Amaryllis* sp.); в. кукуруз; г. кантарион

да немају способност образовања поленових зрна. Такви прашници се називају *стаминодије*. Стаминодије могу изгледати слично фертилним прашницима, али могу бити и измењене морфологије, личити на листове крунице, или пак бити метаморфозисане или знатно редуковане. Некада преузимају нове функције, попут привлачења опрашивача, секреције материја, накупљање нектара и др.

Прашник има два морфолошки различита дела. За цветну ложу је причвршћен дугом прашничком нити или концем који се назива филамент (лат. *filamentum*) (сл. 230). На врху филамента налази се *прашница* или *антера* (лат. *anthera*). Филамент има једнослојан, танкозидни епидермис и углавном је грађен из растреситог, паренхимског ткива. У централном делу садржи најчешће само један једноставно грађен проводни снопић, а механичка ткива не поседује. Филамент издиже антеру на одговарајућу висину погодну за разношење полена, и, како је савитљив, омогућава њено померање под дејством ветра или других фактора спољашње средине, али и самих опрашивача. Не морају сви прашници једног цвета имати филаменте једнаке дужине. Изглед и облик антере могу бити веома разноврсни, али су за врсту специфични (сл. 231). Међусобно срастање прашника дешава се срастањем њихових филамената или срастањем антера. Разноврсност у изгледу

и грађи прашника је огромна, и немогуће је навести све варијације.

Антера има две *полуантере* (лат. *thecae*) које су међусобно спојене стерилним ткивом *конективом* (лат. *connectivum*) (сл. 232). Конектив представља продужетак филамента и у њему се завршава проводни снопић. Свака полуантера састоји се од две *поленове кесице* или *ока* (лат. *loculi*). Поленове кесице су хомолог микроспорангијама и обично их, дакле, у једној антери има четири. Дешава се код неких биљака да су кесице спојене, те да формирају јединствену шупљину антере, или две шупљине уместо четири. С друге стране, дешава се и да се унутар кесица стварају нове преграде, те да антера има већи број одвојених шупљина. Поленове кесице испуњава *археспоријум*, меристемско ткиво чије ћелије се деле и стварају мезофил прашника. Антиклиналним и периклиналним деобама спољашњих ћелија формира се вишеслојни *зид антере*, а у унутрашњости настају микроспороците, мајке ћелије *поленових зрна*, која су заправо микроспоре.

Зид антере је вишеслојан. На површини се налази једнослојан *епидермис* или *егзотецијум* који има заштитну улогу. Испод њега је *фиброзни слој* или *ендотецијум*, грађен из ћелија са специфично задебљалим зидовима које имају важну улогу приликом отварања окаца. Ове ћелије су издужене у ра-



Слика 230. Прашници љиљана:
а. појединачан прашник,
антера и филамент прашника;
б. андрецеум и тучак



Слика 231. Прашници необичног облика: а. принцезин бор (*Chimaphila menziesii*); б. коњски пасији трн (*Solanum carolinense*); в. купуасу (*Theobroma grandiflorum*)

дијалном правцу. На појединим местима се налазе групе ћелија незадебљалих зидова, и то ће, након сазревања поленових зрна, бити места на којима ће доћи до пуцања антере и ослобађања полена. Следећи слој се назива *хранљиви слој* или *међуслој* и карактеришу га ћелије с густом цитоплазмом, које служе за исхрану материнских ћелија и ћелија поленових зрна током њихове диференцијације и раста. Последњи слој зида, који облаже окца је *тапетум*. Ћелије тапетума имају густу цитоплазму и крупна једра. И овај слој има значајну улогу у исхрани материнских ћелија поленових зрна и самих зрна, приликом формирања поленових зрна практично нестаје. Најчешћи је тапетум секреторног типа, чије ћелије луче хранљиве материје



Слика 232. Анатомска грађа антере прашника љиљана

међу поленова зрна. С временом, ове ћелије се ресорбују, што се дешава након потпуног формирања поленових зрна. Постоји и тапетум плазмодијумског типа, чији ћелијски зидови се разлажу под дејством ензима, те се сав садржај ћелија излива у поленове кесице и образује типичан периплазмодијум. Уколико се ћелијски зид разлаже само на одређеним местима, тада садржај ћелија тапетума цури кроз њих и настаје амебоидни периплазмодијум. Поред ове улоге, тапетум утиче и на стварање егзине, спољашњег омотача поленових зрна, тако што учествује у синтези спорополенина, градивне материје егзине. Има улогу и у стварању задебљања ћелијског зида ћелија ендотецијума, чиме посредно учествује и у процесу отварања антера. Тапетум лучи и супстанце које облажу поленова зрна и чине их лепљивим, што помаже процес опрашивања. Протеини које ове облоге садрже служе и за препознавање припадности истој врсти приликом контакта полена и жига тучка. Ћелије тапетума луче и ензиме који помажу раздвајање поленових зрна. Када су поленова зрна зрела, антера се отвара на одређени начин (најчешће стварањем пукотине или отвора на зиду) и она се ослобађају у спољашњу средину.

Поленова зрна (микроспоре) настају, дакле, у процесу микроспорогенезе који се

одвија у поленовим кесицама (микроспорангијама) деобом мајке ћелије археспоријалног ткива (микроспороците). Процес формирања поленових зрна назива се *микроспорогенеза*. Мејотичком деобом диплоидне ($2n$) мајке ћелије археспоријалног ткива формирају се две хаплоидне (n) ћелије (сл. 233). Затим се дешава друга деоба ових ћелија, која је митотичка, и настају четири хаплоидне ћелије. Те четири ћелије чине тетраде, чијим раздвајањем настају четири хаплоидна поленова зрна. Облик тетрада и распоред ћелија у њима је врло различит код различитих врста, али је за врсту специфичан.

Микроспоре у тетрадама могу бити различито распоређене, па се разликује неколико типова: тетраедарни, изобилатерални, укрштени, Т-тип и линеарни тип (сл. 234). Процес формирања тетрада прати деобу једра (кариокинеза) и деобу цитоплазме са органелама (цитокинеза) (сл. 235). Уколико деобу једра прати и деоба цитоплазме и формирање ћелијског зида, већ после прве мејотичке деобе образују се две ћелије, а након друге деобе још две, ради се о *сукцесивном типу* формирања тетрада (карактеристика *Liliopsida*). Када се у процесу микроспорогенезе ћелијски зидови образују тек после друге деобе, истовремено између четири једра односно ћелије говори се о *симуланом типу* (*Magnoliopsida*). Код породице Magnoliaceae присутан је и комбинациони или мешовити тип, када после прве мејотичке деобе долази до зачињања

непотпуног зида, а потпуни ћелијски зид се образује тек након друге деобе.

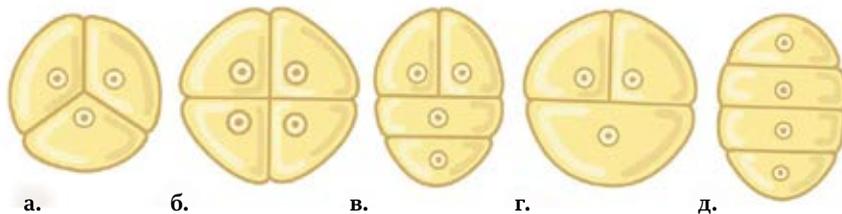
Обично се после образовања тетрада ћелијски зид мајке ћелије микроспора који их обавија раскида и микроспоре се раздвајају. Некада остају у тетрадама (фам. Orchidaceae) доста дуго, код неких представника скоро до опрашивања. У неким случајевима тетраде се спајају у групице (полиније) и на тај начин се даље преносе до жига тучка. Када се тетраде распадне на појединачне ћелије (микроспоре), око њих почињу да се диференцирају њихови сопствени омотачи и тако се формира **поленово зрно**.

У поленовим кесицама настаје веома велики број поленових зрна, од неколико десетина до пар хиљада. Величина поленових зрна веома варира међу врстама и креће се од свега 2–3 до преко 200 μm . Обликом су обично лоптаста, али могу бити и издужена, призматична, тространа или изразито неправилна (сл. 236). Њихов облик доста зависи и од величине антере. У крупним антерама, где зрна имају више простора, она су обично лоптаста или овална, док у мањим антерама, где су зрна бројна и притиснута, она имају и специфичнији облик. Цитоплазма им је богата хранљивим материјама, у првом реду липидима и скробом. Проучавањем полена бави се посебна дисциплина ботанике која се назива палинологија.

Поленова зрна имају две опне – унутрашњу *интину* и спољашњу *егзину*. Интина је трослојна опна која обавија протоп-



Слика 233. Формирање поленових зрна, микроспорогенеза



Слика 234. Изглед микроспора у тетрадама: а. тетраедарни; б. изобилатерални; в. укрштени; г. Т-тип; д. линеарни

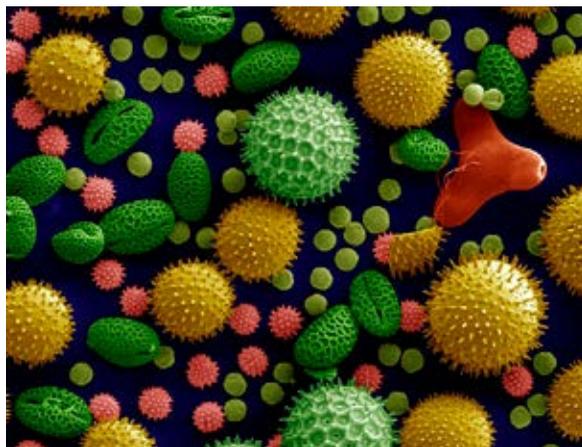
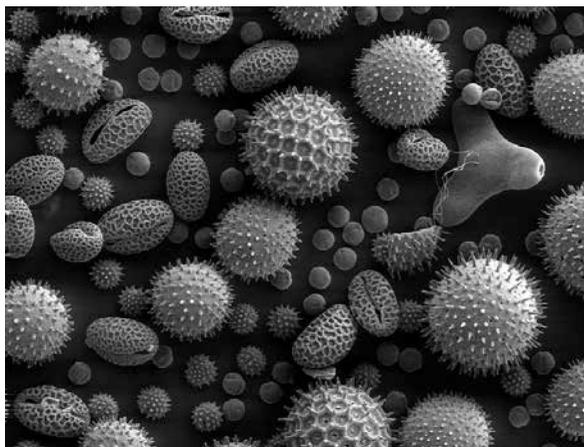
ласт, танка је и грађена из целулозе и пектина. Заједно с протопластом вегетативне ћелије поленовог зрна интина има улогу у формирању поленове цеви. Егзина споља обавија интину, чвршћа је и има заштитну улогу. Два основна слоја сложене грађе су ектоензина и ендоегзина. Њена чврстоћа и отпорност потичу од присуства материје спорополенина, која је изузетно отпорна на утицаје спољашње средине, те поленово зрно може сачувати своју вијабилност веома дуго и под различитим неповољним условима. Очувана морфологија егзине омогућава детерминисање поленових зрна из давних времена, која су остала очувана у дубоким слојевима земљишта, мочварама, у седиментима на дну река и језера, и на основу њих је, палеобота-

ничким анализама, могуће извршити реконструкцију вегетације у прошлости.

Егзина има незадебљале делове који се зову *апертуре* (сл. 237). Основни типови апертура су у виду поља округлог облика (*поре*) или у виду жлебова, издуженог облика (*колпе* или *бразде*). Кроз њих се пробија поленова цев приликом клијања поленовог зрна (сл. 238). Повећање броја апертура и њихов распоред по читавој површини поленовог зрна а не само на крајевима, еволутивно је напреднији карактер јер повећава сигурност оплодње. Распоред пора и бразди, а поготово њихов број и облик, веома су важни таксономски карактери. Инапертурна поленова зрна немају апертуре, што је еволутивно примитивнији карактер.



Слика 235. Типови формирања тетрада: а. сукцесивни; б. симултани; в. мешовити



Слика 236. Скенинг електронска микрографија поленових зрна: сунцокрет (ситна, округла, с бодљама, розе); слак, *Ipotomea purpurea* (крупна, округла, с хексагоналним пољима, светлозелено); преријски божик, *Sidalcea malviflora* (крупна, округла, с бодљама, жуто); љиљан (издужена, тамнозелено); ноћурак, *Oenothera fruticosa* (троугласта, црвено); рицинус (ситна, округла, глатка, светлозелено)

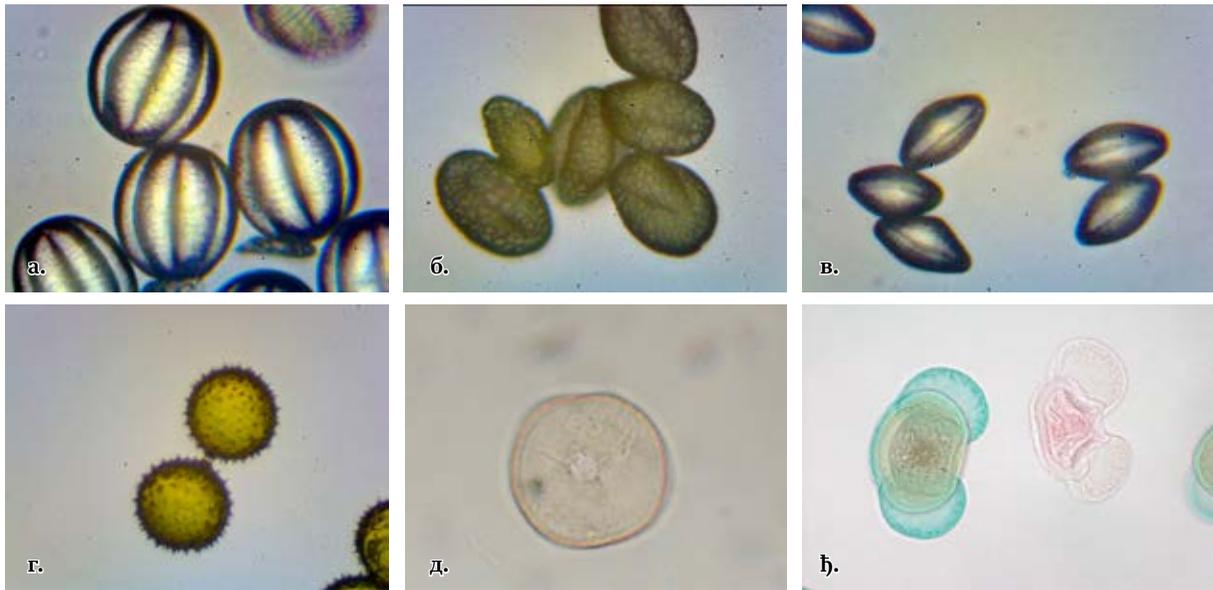
На егзини се са спољашње стране јављају различити типови израштаја. Они су нарочито изражени код поленових зрна која се преносе инсектима и другим животињама, те служе да се зрно лакше закачи за тело животиње, али и да се закачи за жиг тучка. Могу бити у виду квржица, бодљи, пруга. Нека зрна имају и посебне коморице испуњене ваздухом, које олакшавају њихово преношење путем ветра. Зрна с глатком егзином се углавном преносе ветром. Микроморфологија поленових зрна се нарочито јасно уочава приликом посматрања помоћу скенинг електронског микроскопа (сл. 236). Сви параметри који се тичу морфологије поленових зрна, њихове величине и облика, као и микроморфологије егзине су за врсту специфични и веома значајни за њихову идентификацију.

Поленова зрна богата су протеинима, угљеним хидратима и мастима, што их чини пожељном храном за многе животиње, нарочито инсекте и птице. Могу да луче и различите масне или лепљиве материје, које имају важну улогу приликом преношења полена и у процесу опрашивања. Познато је и да по-

лен неких биљака код људи изазива алергијске реакције, какав је, на пример, полен трава, амброзије, брезе или врбе.

Истовремено с процесом диференцирања омотача поленовог зрна мења се и његова величина. Повећање поленовог зрна прати и формирање крупне вакуоле, и овај процес се зове вакуолизација. Једро из централног дела бива потиснуто према ћелијском зиду. Образовањем поленових зрна (микроспора) завршен је процес микроспорогенезе и почиње процес **микрогаметогенезе** (образовање мушких гамета).

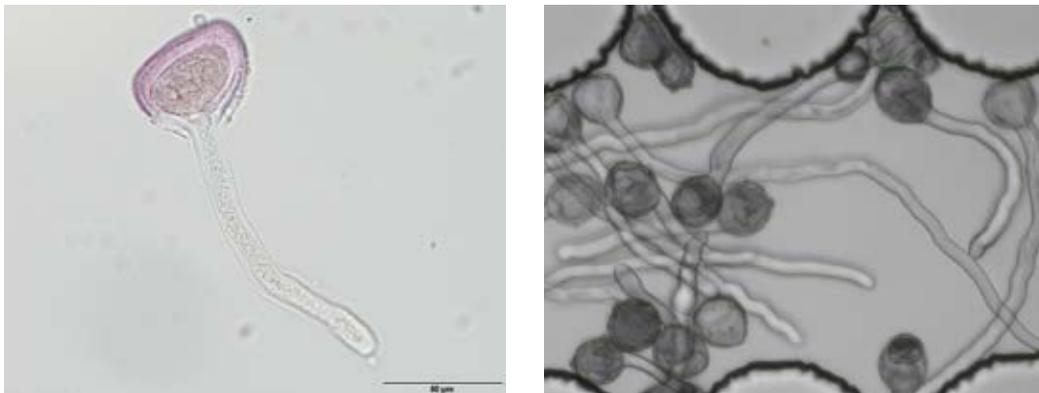
Развој мушког гаметофита из микроспоре започиње након одређеног периода мировања, зависно од биљне врсте, и траје од неколико дана до неколико месеци. Хаплоидно поленово зрно ступа у постмејотичку деобу – митозу I. Као резултат те деобе формирају се два једра, а потом, формирањем сопствених ћелијских зидова две ћелије различите величине, већа вегетативна и мања генеративна (сл. 239). Вегетативна ћелија је богата резервним хранљивим материјама (липиди и полисахариди), и заузима највећи



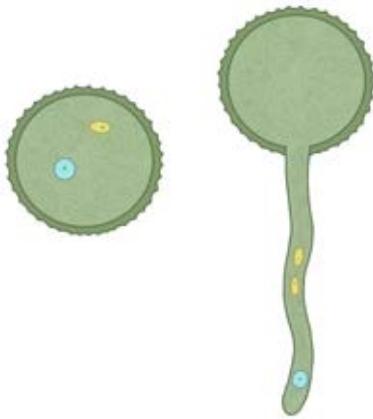
Слика 237. Поленова зрна под светлосним микроскопом. Поленова зрна с браздама: а. милодух (*Hyssopus officinalis*); б. јоргован; в. афричка љубичица (*Saintpaulia* sp.). Поленова зрна с порама: г. тиква; д. трава. Поленова зрна с ваздушним мехурима: ђ. бор

део поленовог зрна. Генеративна ћелија може заузимати различит положај уз зид поленовог зрна, и окружена је цитоплазмом вегетативне ћелије. Позиција генеративне ћелије у поленовом зрну користи се као систематски карактер. У даљем процесу микрогаметогенезе вегетативна ћелија се више не дели, док се генеративна дели митозом (митоза II) формирајући две сперматичне ћелије, односно мушке гамете. Код неких биљака уочен је диморфизам сперматичних

ћелија, тј. разлике у величини ћелија и саставу органела. Постоје забележени случајеви и да се генеративна ћелија подели више пута, те на тај начин настаје већи број сперматичних ћелија. Оваква појава позната је под називом *полиспермија*. Деоба генеративне ћелије може се извршити још док се поленова зрна налазе у поленовим кесицама (око 30% испитаних врста) или касније, када поленово зрно доспе на жиг тучка у процесу формирања поленове цеви (око 70% испита-



Слика 238. Клијање поленових зрна у поленову цев



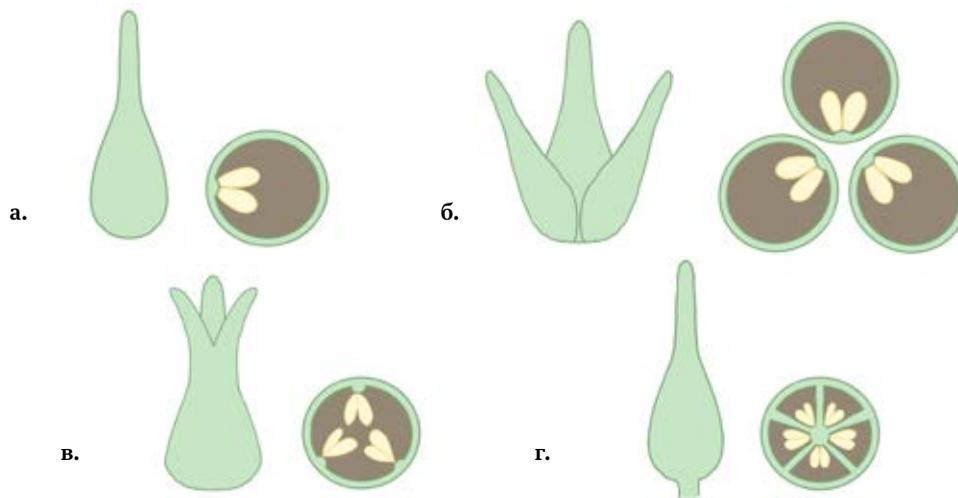
Слика 239. Формирање мушких гамета, микрогаметогенеза

них врста). Према томе, поленова зрна када напуштају поленове кесице могу бити у двоћелијском (орхидеје) или троћелијском стадијуму (траве и главчике). Полуантере се бочно отварају, пуцају и поленова зрна се разносе. Клијала поленова зрна су **микрогаметофит** (мушки проталијум).

Оплодни листићи

Оплодни листићи или карпеле (лат. *carpellum*) представљају средишње, фертилне листиће цвета. Хомологи су макроспорофилу, на њима се образују макроспорангије (семени замеси) и у њима макроспора (ембрионова кесица). Стога су оплодни листићи често означени као женски делови цвета. Централно постављени у цвету могу бити распоређени спирално или у пршљеновима. Основна улога оплодних листића је свакако стварање макроспора са женским гаметама, а поред тога и њихова заштита. Они су и место одвијања веома важних процеса: макроспорогенезе, макрогаметогенезе, оплодње, ембриогенезе као и формирања семена и плода. Утолико је важније познавати детаљну грађу овог региона цвета, која је врло специфична код различитих врста.

Сви оплодни листићи једног цвета чине **гинецеум** (лат. *gynoeseum*; грч. *gyna* – жена и *oikos* – кућа). Гинецеум изграђен од једног оплодног листића или карпеле је **монокарпан**, док је гинецеум изграђен од већег броја оплодних листића **поликарпан** (сл. 240). Монокотиледоне биљке најчешће имају 3 карпеле, дикотиледоне 2–5, а ређе су оне с великим бројем карпела, што је и примитивнији карактер. Срастањем карпела настаје **тучак** (лат. *pistillum*). Тучак може настати срастањем само једне, појединачне карпеле, при чему се она увије и срасте рубовима, примера ради код фамилије лептирњача. На месту срастања образује се трбушни шав (*sutura ventralis*), док се са задње стране уочава леђни шав (*sutura dorsalis*), који заправо представља главни нерв листића. Код поликарпног гинецеума, начин срастања карпеле може бити двојак. Свака карпела може засебно срасти и створити засебан тучак. Такав гинецеум је **апокарпан** и карактерише га већи број одвојених тучкова (сл. 241). Среће се нпр. код представника фамилија ружа и љутића. Други начин је међусобно срастање две или више карпела, при чему настаје **синкарпан** гинецеум, односно јединствен тучак у једном цвету (сл. 242). Код таквих тучкова често се у региону жига виде режњеви, који указују на број карпела чијим срастањем је тучак настао. Некада се срастање карпела дешава само у региону плодника, или плодника и стубића, док горњи делови карпела остају слободни. Срастање карпела је еволутивно напреднији вид организације гинецеума из више разлога: опрашивање је ефикасније (јер води ка оплодни више семених заметака истовремено), ефикаснија је изградња једног јединственог зида плодника (него више одвојених), води ка стварању разноврснијих типова плодова. Велике су разлике у начину и степену срастања карпела, временском пе-



Слика 240. Типови гинецеума на основу броја и начина срастања карпела: а. монокарпан гинецеум; б-г. поликарпан гинецеум: б. апокарпан; в. синкарпан гинецеум без преграда (моноок); г. синкарпан гинецеум са преградама (полиок)

риоду срастања, начину формирања плодника и преграда у њему. Број карпела, њихов распоред и начин срастања за врсту је увек специфичан и сталан.

Тучак је обично флашолоког изгледа и чине га три дела: жиг (лат. *stigma*), стубић (лат. *stylus*) и плодник (лат. *ovarium*) (сл. 242). За цветну ложу везан је преко дршке, или је седећи, без дршке. Жиг је вршни део тучка који служи за прихватање поленових зрна доспелих приликом опрашивања. Управо је и изглед жига прилагођен тој функцији. Жиг често има различите израштаје ће-

лија епидермиса који задржавају полен, те је он длакав, режњевит или расперјан (сл. 243). Такође, захваљујући присуству секреторног епидермиса, на жигу се луче лепљиве и слузаве материје које помажу везивање полена, нарочито оног који се разноси ветром. Жиг учествује и у препознавању полена исте врсте, у стимулсању његовог клијања, а такође и у спречавању клијања полена друге врсте који је случајно доспео на жиг. Испод жига се налази стубић, сужени део, попут врата тучка. Стубић је покривен епидермисом, паренхимске је грађе, и кроз њега пролази је-



Слика 241. Апокарпан гинецеум. а. цвет анемоне (*Anemone nemorosa*); б. цвет јагоде; в. цвет магнолије

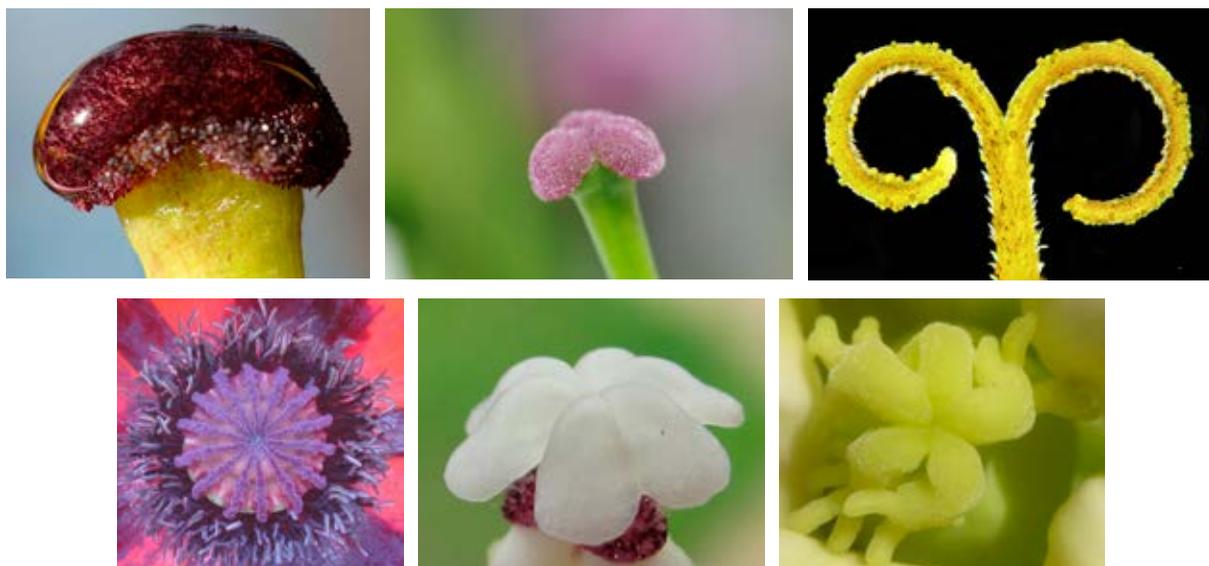


Слика 242. Синкарпан гинецеум: а. тучак настао срастањем три карпеле код цвета лале; б. тучак цвета лимуна; в. тучак без стубића код цвета мака

дан проводни снопић. Може бити релативно дугачак, да издиже жиг и поставља га у повољнији положај за опрашивање, али може и потпуно одсуствовати, па је жиг седећи. Кроз њега клијало поленово зрно спушта поленову цев ка плоднику тучка, при чему се обично формира канал, обложен стигмидним ткивом. Плодник је доњи, проширени део тучка, у ком се развијају семени замци, заштићени зидом плодника. Заштитна улога плодника је веома важна, нарочито током процеса развића семених заметака и формирања ембрионове кесице. Процес оп-

лођења и развиће ембриона се такође дешавају у плоднику тучка. Дакле, кључни моменти важни за процес полног размножавања и продужетка врсте дешавају се управо у тучку. Оплодни листићи, односно тучкови, могу бити и стерилни, односно да немају способност образовања семених заметака, и тада се називају *пистилодије*.

У анатомској грађи плодника јасно се види његово листолико порекло (сл. 244). Зид плодника има спољашњи и унутрашњи епидермис, између којих је мезофил. Спољашњи епидермис је прекривен кутикулом. Мезофил



Слика 243. Различити типови жига тучка



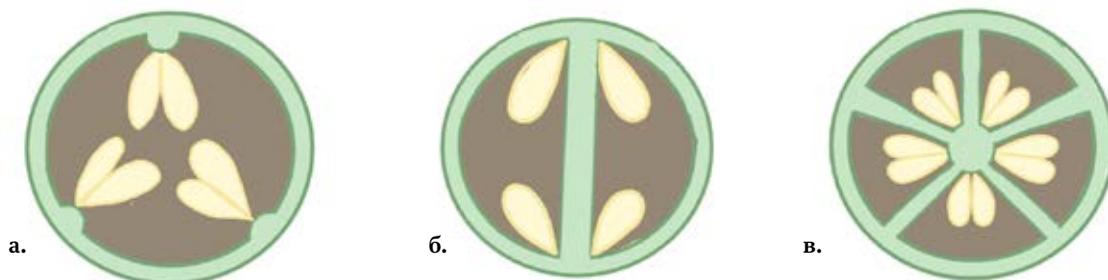
Слика 244. Анатомска грађа плодника тучка. а. плодник љиљана; б. плодник кромпира; в. детаљ грађе

је грађен из паренхимских ћелија, а у њему се налазе и ситни *проводни снопићи*. Сваки оплодни листић има три главна проводна снопића. Један, у средини, одговара главном нерву, док се два налазе са стране, уз рубове. Сем њих, у листићима има и ситнијих снопића. Средњи се обично наставља у стубић. Проводни снопићи у карпелама се гранају и на тај начин формира се сложен проводни систем карпела. Унутар плодника налазе се *семени замеци* (мегаспорангије) који су причвршћени преко *плаценте* за плодник. Из оплодних листића, кроз плаценту, у семене заметке улазе појединачни проводни снопићи који допремају хранљиве материје.

Унутрашњост плодника је издељена на *окаца* или *локуле*, које изгледају различито и има их различит број, у зависности од начина срастања капела (сл. 245). Карпеле (једна или више) могу срастати рубовима листића, тако да граде само једну комору

унутар плодника и такав плодник је *моноок* (једноок или унилокуларан). Уколико се срастање карпела дешава трбушним шавовима и деловима листића у централном делу плодника, тако да се унутар плодника створе преграде, плодник, у зависности од броја преграда, бива *диоок* (двоок или билокуларан), *триок* (троок или трилокуларан), итд., односно *полиок* (вишеок или мултилокуларан). Број окаца некада одговара броју карпела, али то не мора увек бити тако. Синкарпан, монооки плодник има мање окаца од броја карпела. С друге стране, дешава се да се у плоднику накнадно формира нова преграда, *тин* или *реплум*, због које број окаца постаје већи од броја карпела.

У унутрашњости плодника развијају се семени замеци (лат. *ovulum, ovula*). У њима се дешава више процеса, настаје макроспороциста, формира се ембрионова кесица, од-



Слика 245. Окаца плодника тучка: а. моноок; б. диок; в. полиок (пентоок) плодник зида плодника кромпира

вијају се процеси оплодње (фертилизација) и развој ембриона (ембриогенеза). Сви ови процеси воде ка томе да се из семеног заметка развије семе.

Потпуно формиран семени заметак изграђен је од централног ткива (нуцелуса), који је окружен омотачем (интегументом). За зид плодника је повезан дршком (фуникулуsom) (сл. 246).

Семени замеци (макроспорангија) се зачињу веома рано од специјализованих меристемских зона (плаценте) у виду малих, прстоликих испупчења у унутрашњости оплодних листића. У младом семеном заметку ћелије се интензивно деле, њихов број се деобама увећава и семени заметак уз процес диференцијације ћелија расте.

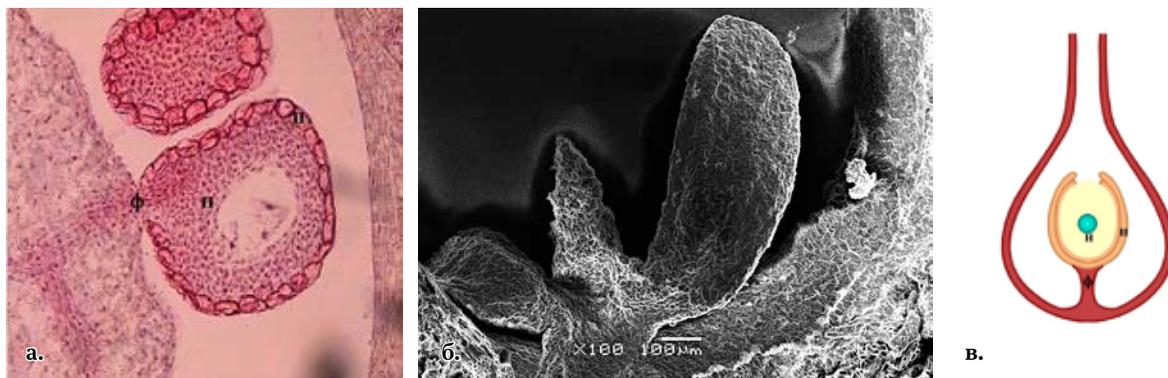
Нуцелус је централни део семеног заметка и представља место формирања макроспоре. Одмах по иницијацији семеног заметка поједине субепидермалне ћелије нуцелуса издвајају се величином. Ове ћелије имају крупна једра и заправо представљају археспоријалне ћелије од којих ће настати ембрионова кесица. Остале ћелије нуцелуса снабдевају нутријентима ембрионову кесицу. Међутим, код око 65% испитаних врста највећи део нуцелуса се дегенерише пре достизања пуне зрелости ембрионове кеси-

це. У тим случајевима слој унутрашњег интегумента, који је у директном контакту са ембрионовом кесицом, диференцира се у посебан слој – ендотел, који обавља функцију у исхрани ембрионове кесице. Сличну функцију у поленовим кесицама при стварању микроспора има тапетум.

Нуцелус може бити обавијен једним или с више омотача – *интегумената*, који га штите и исхрањују. Семени заметак који је обавијен интегументом зове се хламидним. Код неких врста око нуцелуса се не формирају интегументи, те су семени замеци голи или ахламидни. Запажено је да се код цветова са симпеталном круницом углавном јавља један интегумент, док два интегумента имају врсте с хорипеталном круницом. У ређим случајевима развијају се семени замеци с три и више интегумената.

Тип настанка спољашњег интегумента је важан таксономски карактер на нивоу фамилије. У почетним фазама деобе ћелија су периклиналне (интегументи постају вишеслојни), а касније захваљујући антиклиналним деобама ћелија интегументи се издужују, прате раст нуцелуса и обавијају га.

На врху нуцелуса интегументи не срстају већ између њих постоји узани канал – микропиларни канал, а сам отвор се зове

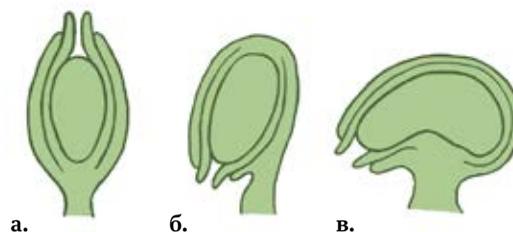


Слика 246. Семени заметак. Микрографије семеног заметка: а. кромпир; б. маслина; в. шематски приказ; фуникулус (ф), интегумент (и), нуцелус (н)

микропила. У процесу оплодње кроз микропилу продире поленова цев која даље прораста кроз микропиларни канал. Место везивања семеног заметка за зид плодника је *плацента*. Семени заметак има дршку – фуникулус којом је повезан с плацентом. Фуникулус проводи хранљиве материје потребне за развој семеног заметка, а касније након оплодње и за развој ембриона, делимично детерминише и позицију микропиле. Семени заметак који нема дршку је седећи. Место где фуникулус прелази у семени заметак, база или основа семеног заметка је халаза.

Положај семеног заметка у плоднику може бити различит (сл. 247). Најчешћи положај семеног заметка је *анатропан* (грч. *anatropе*). Током развоја, овај тип семеног заметка савија се под углом од 180° , постаје комплетно изокренут, те се врх семеног заметка (микропила) налази уз базу семеног заметка (халаза). Дршка семеног заметка се издужује на рачун деобе ћелија интеркаларног меристема, а семени замеци изгледају као да су обешени низ фуникулус. Уколико дође до срастања између фуникулуса и интегумента на формираном семену се примећује бразда или рафа (грч. *raphe*). Код оваквих семених заметака уздужна оса нуцелуса паралелна је са осом фуникулуса, стога се микропила и халаза налазе у истој равни (линији).

Семени заметак може бити прав, ортотропан (грч. *orthotropе*). У том случају нуцелус стоји као директан продужетак фуникулуса, односно халаза и микропила су у једној линији. Ако се халаза и микропила не налазе у правој линији као наставак фуникулуса, семени заметак је лучно повијен – савијен, *кампилотропан* (грч. *campylotropе*). Степен савијености семених заметака основа је за њихову морфолошку класификацију. Између ових, основних положаја семених

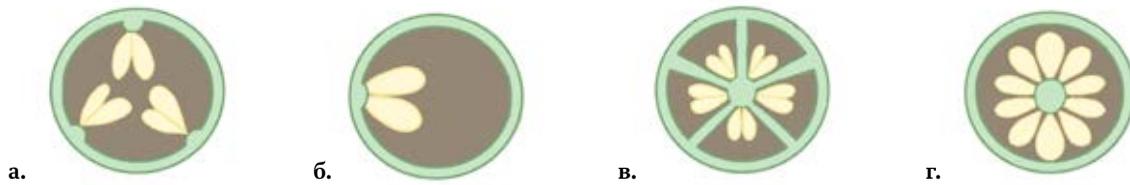


Слика 247. Положај семеног заметка: а. анатропан; б. ортотропан; в. кампилотропан

заметака, постоје и прелазни облици.

Број формираних семених заметака је различит, од 1 до неколико хиљада, и зависи од бројних фактора. Један семени заметак имају нпр. неке житарице (пшеница, јечам). Код неких врста из породице макова и тикава образује се велики број семених заметака. Неке врсте мака формирају по неколико хиљада семених заметака. Нарочито велик број семених заметака формира се у плодницима паразитских биљака и орхидеја.

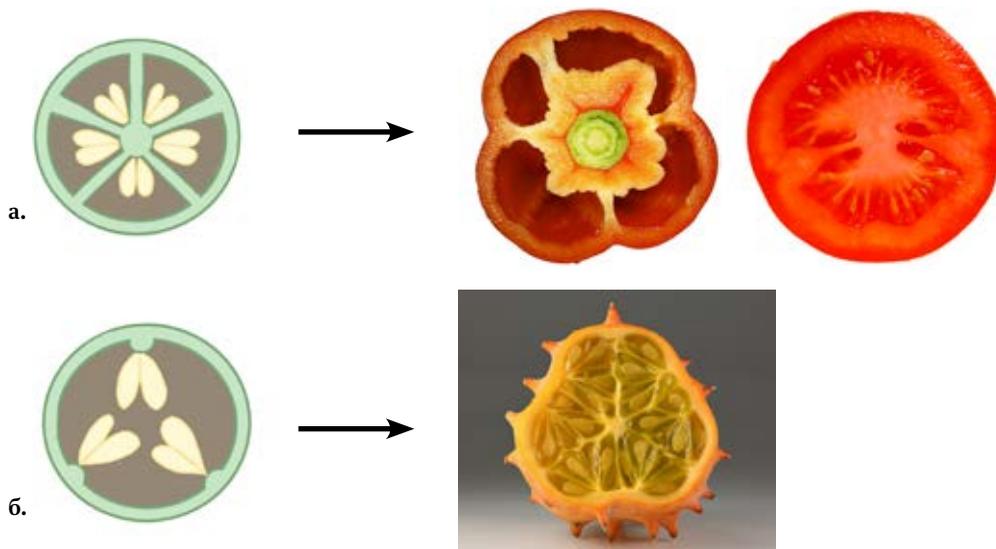
Распоред семених заметака унутар плодника назива се *плацентација* (сл. 248). Број, распоред и положај семених заметака су за врсту специфични. Плацентација може бити различита, јер семени замеци могу бити на различитим местима причвршћени за карпеле или за централни део плодника, преко плаценте. Два су основна типа плацентације, који се деле на подтипове. *Зидна* или *паријетална* плацентрација подразумева да су семени замеци причвршћени за зид плодника. Како је зид плодника листоликог порекла, семени замеци могу бити причвршћени за саму површину лиске и онда је то *ламинална* плацентација, или могу бити причвршћени у низу за руб (маргину) лиске, дуж места срастања – трбушног шавца, и то је *маргинална* плацентација. Маргинална плацентација



Слика 248. Типови плацентације: зидна (паријетална): а. ламинална; б. маргинална. Централна: в. угаона; г. осовинска

ција се јавља код монооких плодника (монокарпних и апокарпних). Други тип плацентације је *централна*, за коју је карактеристично да су семени замети централно постављени у плоднику. Када се семени замети налазе на засебној осовини у центру плодника, која је пореклом од цветне ложе, плацентација се назива *осовинска*. Код плодника који су синкарпни и вишеоки, семени замети се могу налазити у средини плодника везани за осовину која је пореклом од маргина карпела, осовине настале на месту срastaња у угловима карпела, те је тај тип плацентације назван *угаона*. Број семених заметака може бити редукован, те да се на карпе-

лама задржавају њихови рудиментирани остаци или остаци проводних снопића ка карпелама које више не постоје. Некада редукција иде до тога да опстане само један семенски заметак, који се обично задржава у вршном (апикална плацентација) или базалном делу плодника (базална плацентација). Потпуна редукција води ка стварању стерилних карпела, које затим мењају своју морфологију. Типови плацентације некада остају видљиви и у грађи плода и распореду семена, јер се плод развија од плодника након оплођења, односно након што се од семених заметака формирају семена (сл. 249).



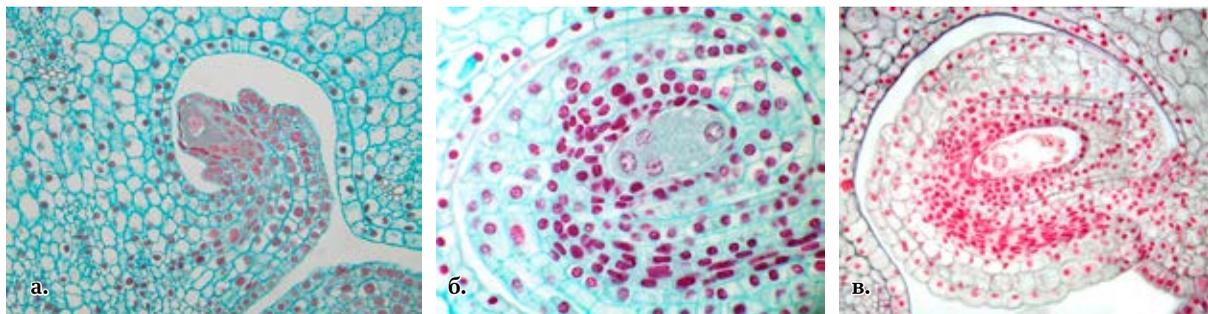
Слика 249. Типови плацентације видљиви у грађи плода, након формирања семена: а. централна, угаона плацентација у плоду паприке (*Capsicum annuum*) и парадајза; б. зидна, ламинална плацентација у плоду кивана (*Cucumis metuliferus*)

Процес формирања зреле ембрионове кесице (макрогаметофита) одвија се кроз две фазе, макроспорогенезу и макрогаметогенезу. Обе фазе дешавају се у нуцелусу семеног зачетка. **Макроспорогенезом** могу настати једна, две или четири макроспоре, те је могуће пратити моноспорни, биспорни и тетраспорни развој женског гаметофита. Уколико се у нуцелусу образује једноћелијски археспоријум могућа је митозна деоба, након које настају једна макроспороциста и једна соматска ћелија, или пак одмах једноћелијски археспоријум постаје макроспороциста. Макроспороциста (мајка ћелија, $2n$) дели се редукционом деобом. Као и у случају формирања микроспора, цитокинеза при формирању макроспора може се одвијати по сукцесивном и симултаном типу.

Различити облици формирања ембрионове кесице условљени су варијацијама у мејози (citoкинези), временом и бројем митозних деоба. Типови развића ембрионове кесице одређени су на основу: начина деобе једара, броја макроспора, укупног броја једара у ембрионовој кесици (моноспоричан 8 једара – нормалан тип; моноспоричан 4 једра; биспоричан 8 једара и тетраспоричан са 4, 8 и 16 једара), различитог просторног распореда појединих ћелија ембрионове кесице.

Најчешћи тип развоја ембрионове кесице код око 70% испитаних врста скривеносемица је *Polygonum* тип (сл. 250). Код овог типа деобом макроспороцисте образују се четири хаплоидне ћелије распоређене дуж уздужне осе семеног зачетка, једна изнад друге. Обично најнижа повећава размере, а три горње, ближе микропили се дегенеришу. Образовањем једноједарне ембрионове кесице завршава се процес **макроспорогенезе**.

У оваквом моноспорном развоју женски гаметофит се развија из једне макроспоре с једним једром. Хаплоидно једро ембрионове кесице дели се митозном деобом и тада настаје двоједарни стадијум. Активношћу нити деобног вретена једра се покрећу ка супротним половима (халазном и микропиларном полу). Једра се на половима још два пута поделе митозном деобом када настаје четвороједарни, а потом и осмоједарни стадијум ембрионове кесице. Оваква ембрионова кесица с више једара назива се *ценоцитном ембрионовој кесицом*. Од четири једра са сваког пола одваја се по једно које одлази ка средини ембрионове кесице (пузајуће једро). Од ова два једра спајајањем настаје секундарно или централно једро ембрионове кесице које је диплоидно ($2n$). Секундарно једро и цитоплазма око њега чине централну ћелију ембрионове кесице. Око три једра на микропиларном полу у



Слика 250. Развој ембрионове кесице: а. макроспороциста; б. ембрионова кесица с четири једра; в. зрела ембрионова кесица са осам једара

почетним стадијумима развоја ембрионске кесице сакупља се густа цитоплазма. Касније, око сваког једра формира се непотуно развијен ћелијски зид. Ове три ћелије представљају целину која се зове **јајни апарат**. Средња, најкрупнија и с највећим једром је *јајна ћелија*, односно женски гамет. У цитоплазми јајне ћелије налазе се рибозоми, митохондрије, леукопласти, а богата је липидима и полисахаридима. Са обе стране јајне ћелије су ћелије с малим једром, помоћне ћелије – *синергиде*. Оне врше значајну улогу у процесу оријентације раста поленове цеви ка јајној ћелији, а учествују и у растварању вршног дела зида поленове цеви. У вршном делу синергида на местима где је њихов ћелијски зид у контакту с ћелијским зидом ембрионске кесице образују се бројни цитоплазматски каналићи – *филиформни апарат*. Синергиде и филиформни апарат имају важну улогу приликом оплодње. Око три једра на халазном полу накупља се цитоплазма, касније се око сваког једра формира ћелијски зид, те се на тај начин образују ћелије назване антиподе. Оне су обично једноједарне, али могу бити и вишеједарне. У том случају су ћелије крупније, њихово једро се може више пута поделити формирајући већи број једара (20–30 код пшенице и кукуруза или пак 150–300 код бамбуса). Постоје и врсте код којих се не образују антиподе. Истовремено с деобом једара, њиховим разилажењем на половине увећавају се димензије ембрионске кесице (ови процеси теку синхроно). Формирањем осмоједарне, или седмоћелијске ембрионске кесице завршава се процес макрогаметогенезе. Осмоједарна ембрионска кесица представља женски гаметофит. У ембрионској кесици врши се поларизација, на микропиларном полу одвијају се процеси синтезе (протеини, РНК), а у халазном полу процеси разлагања.

Положај плодника на цветној ложи у односу на остале делове цвета може бити тројак. Уколико је плодник на издигнутој цветној ложи и налази се изнад осталих делова цвета, он је *надцветан* („изнад цвета“). Како су сви остали делови цвета причвршћени за цветну ложу испод плодника, такав цвет је *хипогин* („испод гинецеума“). Овакав тип плодника се јавља код представника фамилија Ranunculaceae и Magnoliaceae (сл. 251). Уколико је плодник смештен у удубљеној цветној ложи, али с њом не сраста, назива се *средцветан*, а цвет је *перигин* (око гинецеума). Ако је плодник у удубљеној цветној ложи и с њом срастао, док су сви остали делови цвета причвршћени изнад њега, назива се *подцветан* („испод цвета“), а цвет је *епигин* („изнад гинецеума“). Средцветни и подцветни плодници јављају се код биљака фамилије Rosaceae. Подцветни плодници обично након оплодње граде плодове заједно с цветном ложом, која додатно разраста (нпр. плод јабуке).

Цветне формуле и дијаграми

Грађу цвета, сем описно, могуће је приказати помоћу цветних формула и дијаграма. Овакав начин приказивања је знатно сажетији и често се среће у ботаничкој литератури и користи приликом описивања карактеристика цвета неке врсте.

Цветне формуле приказују грађу цве-



Слика 251. Положај плодника у односу на остале делове цвета: а. надцветан; б. средцветан; в. подцветан

та помоћу комбинације одређених симбола, слова и бројева. Они се пишу тачно одређеним редоследом и на одређен начин. У цветној формули прво се представља да ли је цвет једнополан или двополан, а затим његова симетрија. Симболи који се при томе користе су следећи:

♂ – двополан цвет, који има и тучак и прашнике;

♀ – „женски“ цвет, који има само тучак;

♂ – „мушки“ цвет, који има само прашнике;

* – актиноморфна симетрија цвета;

↑ или % – зигоморфна симетрија цвета.

Након тога описују се делови цвета, њихов број и срастање. Великим латиничним словима означавају се делови цвета, арапским бројевима њихов број, а заградама се означава срастање. Користи се и још низ симбола за означавање специфичности у распореду и типу цветних делова. Симболи се пишу на следећи начин:

P – перигон (лат. *perigonum*)

K – чашица (лат. *calyx*, гр. *kálux*)

C – круница (лат. *corolla*)

A – андрееум (лат. *androecium*)

G – гинецеум (лат. *gynoecium*)

арапски бројеви – број елемената делова цвета, пишу се у индексу (нпр. C_5)

арапски бројеви повезани знаком „-“ – варијабилан број елемената неког дела цвета (нпр. A_{2-6})

∞ – велики или неодређен број делова цвета (нпр. A_∞)

0 – редуковани делови цвета (нпр. K_0)

+ – делови цвета распоређени у два кру-

га, пршљена (нпр. A_{3+3})

() – међусобно срасли истоветни делови цвета (нпр. $K_{(5)}$)

[] – срасли различити делови цвета (нпр. $[C_5A_5]$)

-, $\bar{\quad}$ или $\underline{\quad}$ – означава положај плодника на цветној ложи, редом средцветан, подцветан или надцветан (нпр. $G_{(2)}$).

Навешћемо и неколико примера цветних формула и њихово тумачење.

$\text{♂} \uparrow K_{(5)} C_5 A_{(9)+1} G_1$ багрем

Цвет багрема је двополан, зигоморфне симетрије. Чашичних листића има 5 и међусобно су срасли. Круничних листића има такође 5 и они су слободни. Прашника има 10, од чега су 9 срасли, а један је слободан. Карпела је једна и плодник је надцветан.

$\text{♂} \uparrow K_{(5)} [C_{(5)} A_4] G_{(2)}$ мртва коприва

Цвет мртве коприве је двополан, зигоморфне симетрије. Чашичних листића има 5 и међусобно су срасли. Круничних листића има такође 5 и они су срасли. Прашника има 4, међусобно су слободни, али су срасли с круницом. Карпела је две, срасле су, а плодник је надцветан.

$\text{♀} * K_5 C_5 A_\infty G_\infty$ ружа

Цвет руже је двополан, актиноморфне симетрије. Има 5 чашичних и 5 круничних листића који су слободни. Прашника и карпела је велики, неодређен број. Плодник је надцветан.

$\text{♂} * P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$ лала

Цвет лале је двополан, актиноморфне симетрије. Цветни омотач је прост, перигон. Листићи цветног омотача су распоређени у два круга, у сваком кругу по 3 листића. Прашника има 6, распоређени у два круга, у сваком кругу по 3 прашника. Карпела има 3,

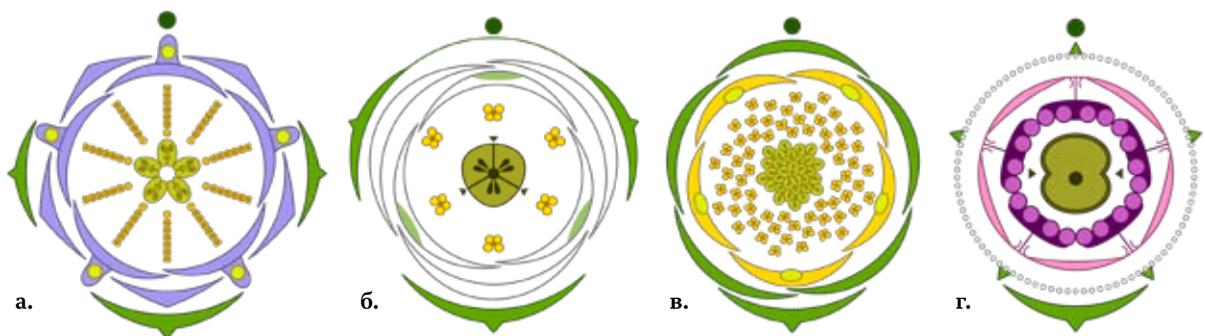
међусобно су срасле, а плодник је надцветан.

Цветни дијаграм представља шематски приказ, цртеж грађе цвета у једној равни. За разлику од цветне формуле, омогућава сагледавање просторног распореда делова цвета на цветној ложи и њиховог међусобног односа, који се цветном формулом не могу приказати. Примера ради, цветни дијаграм ће боље приказати симетрију цвета, цикличан или спиралан распоред цветних делова, начин срастања или положај сраслих делова цвета. С друге стране, приказ положаја неких делова цвета није могућ дијаграмом и боље је користити цветну формулу (на пример, положај гинецеума на цветној ложи). Цветни дијаграм и цветна формула се, дакле, међусобно допуњају у инфографијама које о цветну пружају, те се у ботаничкој литератури често заједно користе.

Перспектива из које се цвет приказује је таква да је цвет окренут ка оку посматрача и усправно постављен. Сваки део цвета се на дијаграму приказује на тачно одређен начин, симболима одређеног облика (сл. 252). Оса изданка који носи цвет се означава кругом на врху дијаграма, сем ако је цвет терминални и у том случају се оса не означава. Брактеја се црта с доње стране дијаграма, а брактеоле бочно, најчешће симболом облика троугла. Распоред делова цвета на цветној ложи пресликава се и на дијаграм, па се лис-

тићи чашице представљају у спољњем кругу, затим следе листићи крунице, па прашници и у центру оплодни листићи. Начин приказивања делова цвета на дијаграму по правилу је следећи: листићи чашице се приказују у облику издуженог троугла или лука (на дијаграмима који нису у боји облик се шрафира), листићи крунице у облику издуженог лука (на дијаграмима који нису у боји лук је испуњен, црн), прашници се представљају обликом који подсећа на попречни пресек антере (обично два спојена круга, који асоцирају на две полуантере), а гинецеум обликом који представља попречни пресек плодника, чиме се постиже приказ броја оплодних листића и њиховог међусобног односа. На цветном дијаграму се приказују и остали делови цвета – нектарије (круговима или троугловима), стерилни делови цвета (нпр. стаминодије, у виду круга), а могу бити приказани и рудиментирани или делови цвета ишчезли током еволуције, када се на месту где су се некада налазили црта знак X или звездица.

На слици 252 приказани су примери цветних дијаграма и за сваки ћемо дати објашњење. Цвет кандилице је актиноморфан, има хетерохламидан перијант, и окружен је с три листића брактеја. Има 5 слободних чашичних листића и 5 слободних круничних листића. На круничним листићима се налазе нектарије. Прашници су распоређени у 6–10 кругова, од којих су они



Слика 252. Цветни дијаграми: а. кандилица; б. висibaba; в. љутић; г. чкаљ

крајњег унутрашњег круга стерилни (стаминодије). Гинецеум је грађен из 5 карпела које нису међусобно срасле. Уочава се да елементи пршљенова међусобно алтернирају, смакнути су у односу на елементе следећег пршљена, односно налазе се на различитим ортостихама. Цветна формула овог цвета је $*K_5 C_5 A_\infty G_5$

Цвет висибаве је актиноморфан, има прост цветни омотач, перигон, и окружен је с три брактеје, од којих су две међусобно срасле. Перигон је грађен из 6 слободних листића распоређених у два круга. Унутрашњи листићи носе нектарије. Следи 6 слободних прашника распоређених у два круга по три прашника. Гинецеум је грађен из 3 срасле карпеле. И на овом дијаграму видимо да је присутно алтернирање цветних делова. Цветна формула овог цвета је $*P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$.

Љутић има актиноморфне цветове који се развијају у пазуху једне брактеје, грађене из 5 слободних чашичних и 5 слободних круничних листића. На дијаграму видимо веома велики број прашника, као и велики број карпела у центру цвета, које формирају засебне тучкове. Приказано цветном формулом, грађа овог цвета изгледала би овако: $*K_5 C_5 A_\infty G_\infty$.

Цвет чкаља је један од великог броја типова цветова који граде главичасте цвасти. Актиноморфан је и хетерохламидан, с једном брактејом. Чашичних листића има много и метаморфозирани су у папус, што је на дијаграму представљено великим бројем ситних, празних кругова. Крунични листићи су срасли и има их 5, као и прашника. Прашници су срасли за круницу. Две срасле карпеле граде централно постављен тучак. Цветна формула за овај цвет би била $*K_\infty [C_{(5)} A_5] G_{(2)}$.

Величина и трајање цвета

Цветови се могу развијати појединачно, или бити груписани на заједничкој осовини формирајући цвасти. Могу бити веома ситни и неутледни, величине свега неколико милиметара. Најситније цветове на свету, мање од 0,5 mm, имају врсте рода *Wolffia*, водене биљке које живе на површини стајаћих вода. У флори наше земље најмање цветове има сочивица, такође водена биљка, с цветовима мањим од 1 mm. Код већине биљака цветови су величине пар центиметара. Њихова максимална величина иде и до једног метра. Биљка која има најкрупније цветове, пречника преко 1 m и тежине и до 11 kg, паразитска је врста рафлезија (*Rafflesia arnoldii*). Она насељава шуме Суматре паразитирајући на корену дрвнестих биљака. Позната је по томе што шири интензиван мирис трулог меса, којим привлачи опрашиваче. У нашим крајевима најкрупније цветове имају локвањи и тикве (сл. 253).

Трајање цвета је уско повезано с процесом опрашивања. Цвет је обично отворен све док се опрашивање не деси, након чега стерилни делови цвета губе своју функцију и цвет почиње да вене. Неопрашен цвет траје дужи, али после извесног времена, иако није дошло до опрашивања, он вене. Неке биљке поседују цветове који се не отварају (појава названа клеистогамија), те се код њих опрашивање дешава унутар затвореног цвета (самоопрашивање). Осим плодника, и други делови цвета могу да учествују и у стварању плодова, те се задржавају и након опрашивања и оплођења. На дужину трајања цвета, а посебно на време цветања, утичу услови спољашње средине. У пределима где постоји смена годишњих доба, цветање појединих врста има одређену сезонску динамику. Ефемерне биљке, које живе веома кратко, цветају свега неколико сати или дана.



Слика 253. Најкрупнији цветови: а. рафлезија, највећи цвет на свету; б. локвањ један од највећих цветова у Србији

Еволутивни развој цветова

Упоредна анализа грађе цвета различитих таксономских група биљака омогућила је сагледавање карактеристика цвета у светлу еволутивног развоја. Сем тога, важећа класификација биљака цветница почива управо у највећој мери на карактеристикама цвета. Цветови еволутивно примитивнијих група цветница поседују низ особина које се ретко јављају, или чак ишчезавају код еволутивно напреднијих група биљака. Свакако да се оштре границе не могу повући у особинама цвета током процеса еволуције биљака, већ се само може говорити о тенденцијама у развоју цвета током еволуције.

Примитивнији типови цветова имају издуженију цветну ложу и на њој спирално распоређене цветне делове, и фертилне и стерилне. Број појединих цветних делова је обично велики и несталан, варијабилан. Цветни омотач често није диференциран на чашицу и круницу, а листићи цветног омотача су слободни и по облику и величини међусобно врло слични. Симетрија цвета је актиноморфна. Ови цветови обично имају велики и варијабилан број прашника и карпела. Прашници су често листоликог типа, са слабо диференцираном антером и филаментом. Поленова зрна обично немају апертуре. Карпеле су слободне и граде апокарпан гинецеум, а делови тучка су слабо диференцирани.

Уопштено се може рећи да је код цветова еволутивно напреднијих група биљака дошло до скраћивања цветне ложе, чиме делови цвета постају компактније организовани. Долази до доминације пршљенастог распореда цветних делова, а број елемената појединих делова цвета се стабилизује. Еволутивна појава смањења броја елемената цветних делова назива се олигомеризација и праћена је, дакле, скраћивањем цветне ложе и преласком на пршљенаст распоред цветних делова. Олигомеризација доводи и до бржег развоја и сазревања цветова, али и смањивања могућности оштећења појединих делова. Број цветних елемената постаје и за врсту сталан, што се нарочито односи на мањи и одређен број прашника и карпела. Листићи цветног омотача могу бити слободни или срасли, стварајући различите типове симпеталних круница. Симетрија крунице је често зигоморфна. Прашници су јасно диференцирани, с поленовим зрнима на којима се уочавају апертуре различитог типа. Гинецеум је чешће синкарпан.

ЦВАСТ

Код малог броја биљних врста цветови су појединачни. Далеко је већи број врста код којих се цветови налазе на заједничкој осовини образујући цваст (лат. *inflorescentia*). У начину груписања цветова постоји правилност, те је ова карактеристика значајна при детерминацији појединих таксона. Цваст представља мање-више сложен систем из данака метаморфозираних у вези с размножавањем. Да би се са што мање утрошка материјала постигла што већа ефикасност опрашивања, еволуција је ишла у правцу смањења размера цветова, повећања њиховог броја и уједињавања у компактне групе упадљивије за опрашиваче.

Цваст се састоји из вретена или осовине цвасти (лат. *rachis inflorescentia*) на коме су распоређени цветови са цветном дршком или без ње. Величина цвасти је прилично хетерогена. Најмања забележена цваст код врсте млечика дуга је 2–3 mm, док је највећа цваст код врсте палми из рода *Corypha* 12 метара дужине и метар ширине.

У зависности од начина формирања вретена цвасти тј. типа гранања и редоследа отварања цветних пупољака (цветања) разликују се два основна типа цвасти, рацемозне (моноподијалне) и цимозне (симподијалне). Између ова два типа постоје бројне прелазне форме и специјализовани типови цвасти.

Рацемозне цвасти

Рацемозне цвасти (лат. *inflorescentia racemosa*) су тип цвасти код којих главна осовина, граната или неграната, дуго расте и бочно образује цветове (седеће или на цветним дршкама). У основи ових цвасти налази се цваст грозд (лат. *racemus*), те отуда и назив овом типу цвасти (сл. 254) Како код овог

типа цвасти доминира једна осовина, моноподијум, називају се још и моноподијалне.

Завршетак раста главне и бочних осовина рацемозних цвасти може бити двојак: са образовањем терминалног цвета (затворена, детерминисана цваст) и без образовања терминалног цвета (отворена, недетерминисана цваст). Редослед цветања је од најстаријег ка најмлађе формираном цвету. Код ових цвасти цветови се могу отварати почевши од основе цвасти ка врху – акропетално или се отварају од периферије ка центру цвасти – центрипетално.

Цвасти код којих се цветови образују на главној осовини с цветним дршкама или без њих су просте рацемозне цвасти. Уколико се цветови образују на бочним осовинама, формираним на главној осовини, цвасти су сложене рацемозне.

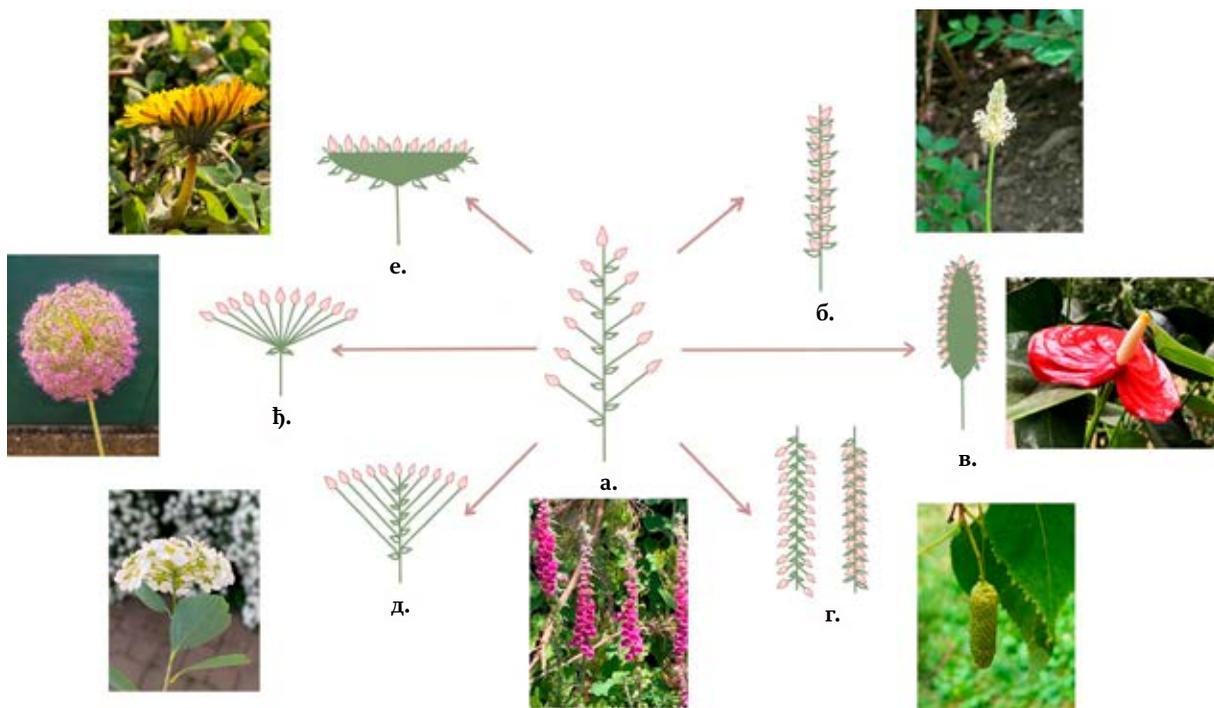
Просте рацемозне цвасти су: грозд, клас, клип, реса, гроња, штит и главица (сл. 254).

Грозд (лат. *racemus*) је цваст код које се на издуженој главној осовини бочно образују цветови на цветним дршкама приближно исте дужине. Раст главне осовине завршава се образовањем цвета (терминални цвет). Овај тип цвасти присутан је код врста породице Brassicaceae (русомача, *Capsella bursa-pastoris*).

Представници породице Fabaceae имају танку и елипсасто испупчену осовину цвасти.

Клас (лат. *spica*) је цваст с негранатом, издуженом, усправном осовином на којој се формирају спирално распоређени седећи цветови. Овај тип цвасти се среће код врста фам. Plantaginaceae, Турфасеае мушких цвасти неких оштрица (фам. Сурегасеае), присутан је и код многих врста орхидеја.

Клип (лат. *spadix*) је модификација класа с дугом, усправном, вретенасто задебљалом



Слика 254. Основни типови прстих рацемозних цвасти: а. грозд (напрстак, *Digitalis* sp.), б. клас (боквица); в. клип (спатифилум, *Spathiphyllum* sp.); г. реса (бреза); д. гроња (ђачки пољубац, *Spiraea* sp.); њ. штит (лукови); е. главица (маслачак)

осовином и са спирално распоређеним седећим цветовима. Клип може бити сачињен само од једнополних цветова као код женске цвасти кукуруза или је цваст сачињена од хермафродитних цветова, као код антуријума (*Anthurium* sp.). Код представника породице козлаца (фам. *Araceae*) цваст изграђују једнополни мушки и женски цветови.

Реса (лат. *amentum*) је цваст слична класу, али јој је осовина цвасти танка због недовољно механичких елемената, те виси оборена наниже. Ресе су најчешће с једнополним цветовима и обично с редукованим цветним омотачем. Типичан тип цвасти је код врбе (фам. *Salicaceae*) и брезе (фам. *Betulaceae*).

Гроња (лат. *corymbus*) је цваст с негранатом главном осовином на којој се

формирају цветови на цветним дршкама различите дужине и сви цветови су на приближно истом нивоу. Првоформирани цветови су с најдужим цветним дршкама. Најмлађи цвет у цвасти има најкраћу цветну дршку. Овај тип цвасти карактеристичан је за врсте из породице *Rosaceae* (крушка, јабука).

Штит (лат. *umbella*) представља цваст са скраћеном главном осовином. С врха осовине образује се у пршљену велики број цветова на дршкама приближно исте дужине. Овако организовани цветови у цвасти формирају штит. Овај тип цвасти карактеристичан је за скоро све врсте лукова (фам. *Alliaceae*).

Главица (лат. *capitulum*) је цваст са скраћеном, задебљалом, знатно измењеном осовином цвасти и најчешће спирално распоређеним седећим цветовима. Код представника фам. *Asteraceae* осовина цвасти

је скраћена, тањирасто проширена, код неких представника испупчена или удубљена. Код овакве цвасти разликују се тањирасто (дискоидно) проширена основа (лат. *inflorescence receptacle*) и дршка цвасти (лат. *peduncul*).

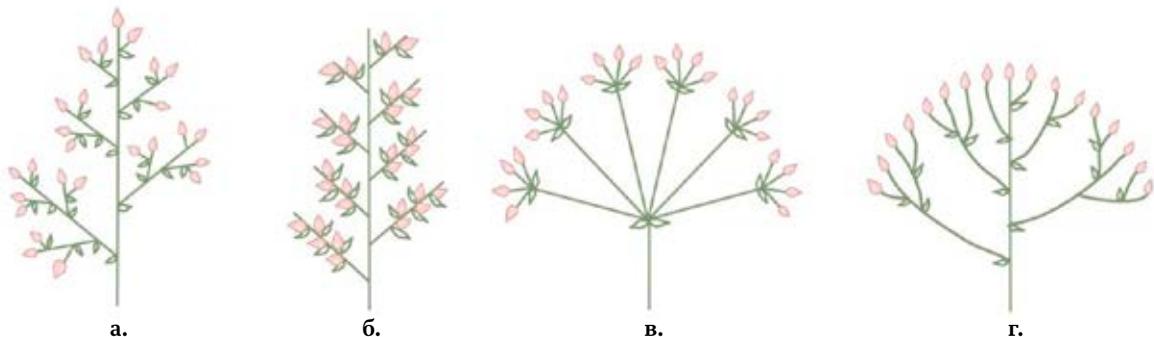
Код сложених рацемозних цвасти вретено цвасти се грана формирајући бочне осовине (лат. *rachilla inflorescentia*). У том случају цветови се могу формирати на бочним осовинама првог, другог, трећег или н-тог реда. Основни типови сложених рацемозних цвасти су: метлица, сложен клас, сложена гроња и сложен штит (сл. 255).

Метлица (лат. *paniculum*) је цваст код које се на главном вретену цвасти формира више простих цвасти, најчешће су то грозд, клас, штит. Темени пупољак бочне осовине првог реда се даље грана формирајући осовину другог реда с цветовима. На исти на-

чин се може формирати већи број бочних осовина с цветовима. Метлица је цваст карактеристична за породицу трава (ливарка, овас) (фам. Poaceae). Овај тип цвасти је и код мушке цвасти кукуруза, код јоргована, винове лозе.

Сложен клас (лат. *spica composita*) има просте класове формиране на главној осовини уместо појединачних седећих цветова. Овај тип цвасти карактеристичан је за житарице и њима сродне дивље врсте трава (фам. Poaceae) и представнике породице Amaranthaceae.

Сложени штит (лат. *umbella composita*) представља сложено рацемозну цваст код које се на врху скраћене осовне цвасти уместо цветова на цветним дршкама образују прости штитови. По називу типа цвасти цела породица је добила име штитоноше (фам. Apiaceae). Неки од представника су коморач



Слика 255. Основни типови сложених рацемозних цвасти: а. метлица (јоргован); б. сложен клас (попино прасе); в. сложен штит (пољска крпељица, *Torilis arvensis*); г. сложена гроња (брокуле, *Brassica oleracea* var. *silvestris*)

(*Foeniculum vulgare*), коријандер (*Coriandrum sativum*), паштрнак (*Pastinaca sativa*).

Сложена гроња (лат. *corymbus composita*) је цваст код које се на главном вретену цвасти фирмира већи број бочних осовина с цветовима различитих дужина цветних дршки. Наиме, главно вретено цвасти носи већи број појединачних гроња најчешће различите величине. Сложену гроњу умају врсте породице Brassicaceae као што су на пример карфиол (*Brassica oleracea* var. *botrytis*) и броколи.

Цимозне цвасти

Цимозна цваст (лат. *inflorescentia cymosa*) је цваст код које главно вретено цвасти завршава раст формирањем цвета, а испод цвета (субфлорално) се развија ново вретено цвасти (једно или већи број) које раст завршава образовањем терминалног цвета. Нове осовине надвисују главну осовину само по висини, али не и по јачини. Формирана цваст је сачињена од већег броја измењених изданака са симподијалним гранањем, те је стога овај тип цвасти именован симподијалним цвастима. Цвет формиран на врху главног вретена отвара се први и то је најстарији цвет. Последње формиранни цветови налазе се на ободу цвасти и они се отварају последњи. Овакав редослед отварања цветова од центра према периферији цвасти је центрифугалан.

У зависности од броја бочних осовина образованих испод првог, најстаријег вршног цвета, може да се образује једна или више нових осовина на главном вретену. Основни типови цимозних цвасти су: монохазијум, дихазијум и плејохазијум (сл. 256).

Монохазијум (лат. *monochasium*) се одликује тиме што се испод цвета главне осовине формира само једна бочна осовина која

растом надвисује главну. Следеће осовине се образују по истом принципу. Вертикална раван која пролази кроз главно вретено цвасти које носи цвет назива се медијална раван, док је раван управна на медијалну трансверзална, попречна. У зависности од начина развијања нових, бочних осовина у односу на медијалну раван главног вретена цвасти разликују се неколико типова монохазијума: срп, лепеза, увојак и кривударка. Код свих њих испод цвета главне осовине образује се само једна осовина.

Срп (лат. *drepanium*) је тип монохазијума код којег се нова осовина цвасти развија у медијалној равни главне осовине и то са исте стране у односу на претходну осовину. Гледано са стране, ова цваст има облик српа, карактеристична је за врсте жукве (*Juncus* sp.) (фам. Juncaceae).

Лепеза (лат. *rhypidium*) је такав тип цвасти монохазијума код кога се нове осовине увек развијају у медијалној равни главне осовине и то са супротне стране у односу на претходну осовину. Сам назив цвасти говори о њеном изгледу. Велики број врста из породице Iridaceae има овај тип цвасти.

Увојак (лат. *bostryx*, *сума uniparia helicoidea*) је монохазијална цваст код које нове цветне осовине настају трансверзално у односу на медијалну раван главне осовине, али увек на истој страни формирајући спиралу или увојак (нпр. кантарион).

Кривударка (лат. *cincinnus*, *сума uniparia scorpioidea*) је тип монохазијума с бочним осовинама формираним трансверзално у односу на медијалну раван главне осовине, али увек са супротне стране (наизменично лево и десно) у односу на претходну осовину. Овакву цваст имају представници породице Boraginaceae, породице Crasulaceae (жедњак, чуваркућа).

Дихазијум (лат. *dichasium*) настаје образовањем две бочне наспрамне осовине, са исте висине, испод терминалног цвета главне осовине. Након формирања цвета, свака од бочних осовина субфлорално формира две нове наспрамне осовине. Следећи исти принцип овако настају осовине другог, трећег или n -тог реда. Да не би дошло до заклањања цветова новонастале осовине алтернирају са претходним. Овај тип цвасти имају представници породице каранфила (фам. *Caryophyllaceae*) и врста одољена (*Valeriana* sp.). Оне могу бити сложене, а у неким случајевима ова цваст може бити прилично измењена, нпр. у развоју доминира само једна осовина.

Плејохазијум (лат. *pleiochasium*) је симподијална цваст код које се испод терминалног цвета главне осовине цвасти, са исте висине образује неколико (увек више од две)

бочних осовина исте или различите дужине, које се завршавају цветом. Ова цваст је врло слична штиту (лажни или привидни штит), али јој је отварање цветова центрифугално. Врсте породице *Euphorbiaceae* имају посебан тип плејохазијума. Завршетком раста главног вретена цвасти супфлорално се формира већи број дихазијалних цвасти означених као цијатијум (лат. *cyathium*).

Осим наведених цвасти, рацемозних и цимозних, постоје и специјализовани (сложени) типови цвасти карактеристични за поједине таксоне. Тако нпр. осовине цвасти плејохазијума и дихазијума могу бити скраћене и тада су цветови груписани у цваст која личи на главицу тзв. цимозне главице. Код представника породице уснатица (фам. *Lamiaceae*) основна цваст је дихазијум, а цветови су сакупљени пршљенасто и изграђени су из више дихазијалних цвасти,



Слика 256. Основни типови цимозних цвасти: а. и б. монохазијум: а. лепеза, перуника (*Iris* sp.); б. кривударка (*Symphytum officinale*); в. дихазијум (*Silene* sp.); г. плејохазијум – *Euphorbia* s p.

или монохазијалних од три члана (жалфија) или више чланова (мента). Код рода фикуса цваст је затворена с несраслим вршним делом у виду отвора цвасти (остиолум) и централном шупљином. На унутрашњим зидовима разраслог рецептакулума цвасти налазе се бројни једнополни цветови с прашницима или тучковима. Због специфичности у формирању и сазревању цветова унутар затворене цвасти, као и начину опрашивања цвасти, граница између саме цвасти и плода је морфолошки нејасна. Овако сочан затворен рецептакулум цвасти с многобројним цветовима из којих ће се развити многобројни плодови (орашице) зове се хипантодијум (грч. *hyp(o)* – испод, *anth* – цвет) или сиконијум (грч. *σύκο*, *sūkon*, lat. *sycōnium*, смоква).

ОПРАШИВАЊЕ

Опрашивање (лат. *pollinatio*) представља процес преношења поленових зрна са антера прашника на жиг тучка (скривеносеменице), односно полена с прашних љуспи на микропилу голог семеног заметка на плодној љуспи (голосеменице). Циљ овог процеса јесте обезбеђивање да се мушки и женски гаметофит нађу у условима за реализацију процеса оплођења.

Током еволуције дошло је до развоја великог броја различитих начина преношења поленових зрна. У великом броју случајева процес опрашивања достигао је знатну сложеност. Преношење полена реализује се путем биотичких или абиотичких вектора, а спрам тога да ли се пренос полена одвија унутар једне јединке или између различитих јединки, разликује се самоопрашивање и страноопрашивање (укрштено опрашивање). Током самоопрашивања полен једног цвета доспева на жиг тучка истог цвета. Током страноопрашивања полен јед-

ног цвета доспева на жиг тучка другог цвета исте индивидуе или цвета на другој јединки.

Процесом страноопрашивања омогућава се касније спајање полних ћелија две генетски различите јединке, што доводи до нових комбинација гена и стварања потомства веће генетичке разноврсности. У процесу самоопрашивања комплетан генетички материјал потиче од једне јединке, те настале нове биљке имају исту генетичку конституцију као и матична, а самим тим и мању могућност адаптације и опстанка у променљивим условима животне средине. У складу с тим, код великог броја биљака развијају се механизми којима се осигурава успешна странооплодња кроз фаворизовање страноопрашивања. Међутим, ако природни опрашивач дате врсте изостаје или су јединке искувише удаљене једна од друге, као једина могућност за остваривање потомства остаје самоопрашивање.

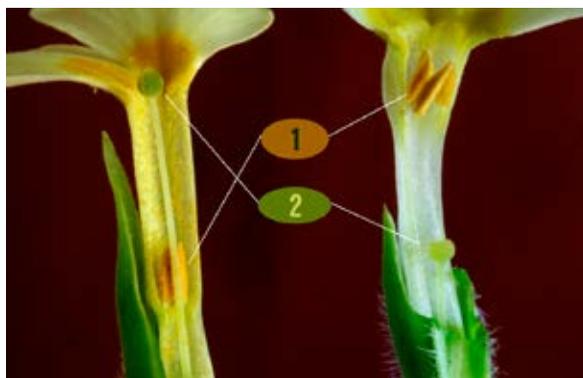
Механизми којима биљке спречавају или умањују вероватноћу настанка самоопрашивања су многобројни. Један од филогенетски најстаријих начина за избегавање самоопрашивања јесте различито време сазревања прашника и тучкова (сл. 257). Ова појава назива се **дихогамија**. Када прашници први сазревају, па накнадно тучак појава је *протерандрија* или да су тучкови спремни да примају полен пре сазревања прашника (протерогинија). Биљке које имају више цветова и код којих се цветови отварају сукцесивно у једном моменту ће имати цветове у различитим фазама цветања, због чега се самоопрашивање дешава у знатно мањој мери.

У циљу подршке страноопрашивању, поједине биљке развијају и морфолошки различите форме цветова код којих су само различите форме компатибилне за процес



Слика 257. Цветови у којима се сазревање прашника и тучкова дешава у различито време: а. протерандрични цветови у различитим фазама цветања код ливадског здравца (*Geranium pratense*); б. протерогинија у цвету магнолије

клијања полена. Код јагорчевине (*Primula vulgaris*) постоје две варијанте цветова (диморфни цветови) који се разликују по дужини стубића тучка (**хетеростилија**) и положају прашника (сл. 258). Жиг тучка може да се нађе изнад или испод антера прашника. Опрашивање ће бити успешно само када поленова зрна једног морфолошког типа доспеју на жиг тучка дугог морфолошког типа. Ово се обезбеђује инсектима који увек једнако дубоко залазе у цвет, те полен преносе с прашника на жиг који се налази у истој висини. У цвету с кратким стубићем тучка полен тог истог цвета може доспети на жиг, али је клијање онемогућено.



Слика 258. Диморфни цветови јагорчевине: 1 – антере прашника; 2 – жигови тучкова

Генетски детерминисан механизам којим се спречава клијање полена на жигу истог цвета назива се **аутоинкомпатибилност**.

Један од начина за избегавања самоопрашивања је појава једнополних цветова. Мушки и женски цветови могу бити двојачко дистрибуирани на јединкама. Развој једнополних цветова на истој јединки (једнодоме биљке) један је од начина да избегне самоопрашивање, али се раздвајањем полова на различите јединке (дводоме биљке) обезбеђује сигурнија странооплодња (сл. 259). Међутим, оваква дистрибуција полова за биљку није економична, те је и релативно ретка. Наиме, дводоме биљке развијају целе мушке јединке које неће учествовати у процесу образовања плодова и семена. Такође, опрашивачи морају да посете биљке оба пола које некада могу бити и веома удаљене једна од друге.

Самоопрашивање

Самоопрашивање подразумева да полен остаје на матичној биљци, те води ка процесу самооплодње. За дату врсту то може бити сталан начин опрашивања или се дешава само уколико унакрсно опрашивање изостане. Биљке код којих је самоопрашивање искључив начин преноса полена



Слика 259. Дистрибуција једнополних цветова на јединкама. Мушки и женски цветови на истој биљци: а. брезе; б. амброзије (*Ambrosia artemisiifolia*); мушки и женски цветови на различитим биљкама врбе: в. мушки цветови; г. женски цветови

поседују углавном неугледне цветове, редукованог цветног омотача, а количина полена коју продукују је смањена. Обично су без мириса и нектара.

Самоопрашивање (аутополинација) је стална појава код цветова који се не отварају (клеистогамни цветови). Овакви цветови су двополни, а сазревање прашника и тучкова је временски усклађено. Иако имају изражену редуkcију делова цвета, одликују се великом ефикасношћу у процесу опрашивања. Многе врсте љубичица и киселице (*Oxalis* sp.) на истој биљци развијају крупније, отворене (хазмогамне) цветове, и ситније, редуковане који остају затворени (клеистогамни) (сл.

260). Хазмогамне цветове опрашују инсекти, док клеистогамни цветови образују нормално развијена поленова зрна која клијају још у антерама, доспевају на жиг тучка и доводе до самооплодње.

Код великог броја биљака прашници и тучкови постављају се у положај који обезбеђује процес самоопрашивања уколико страноопрашивање изостане. Многи представници фамилије каранфила (*Caryophyllaceae*) обезбеђују самоопрашивање приљубљеношћу прашника и тучкова, те на жигове посипају полен. Код висећих цветова (нпр. висибаве) жигови су често знатно испод нивоа антера, те ако до унакрсног опрашивања не дође, пуцањем



Слика 260. Клеистогамни и хазмогамни цветови: а. клеистогамни цветови врсте љубичице; б. клеистогамни и хазмогамни цветови њивске мртве коприве (*Lamium amplexicaule*); в. клеистогамни цвет и његов уздужни пресек код врсте локвања

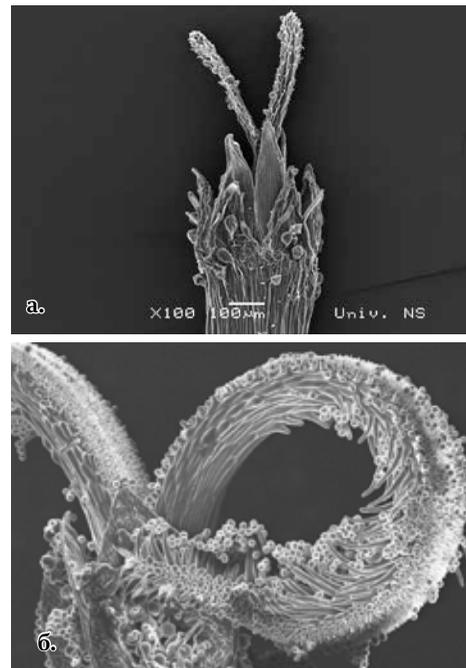


Слика 261. Висећи цветови код висибаве: а. спољашњи изглед цвета; б. уздужни пресек цвета

антера поленова зрна доспевају на жиг тучка истог цвета (сл. 261).

До самоопрашивања код неких биљака може да доведе и активно покретање појединих биљних делова. Код главочика до самоопрашивања долази активним покретањем делова тучка. Тучак ових биљака има дводелни жиг који је са спољашње стране снабдевен длачицама, док су антере срасле у цев (сл. 262). Како тучак израста кроз цевасто срасле антере длачице у виду четкица скидају полен и потискују га напоље, чинећи га на тај начин доступним опрашивачима. Различитим временом сазревања прашника и тучкова избегнуто је самоопрашивање, али ако до њега не дође, жигови се уврћу и захватају полен истог цвета.

У случају изостанка укрштеног опрашивања, поједине биљке могу активно да померају прашнике ка жигу тучка (нпр. код



Слика 262. Детаљ грађе цевастог цвета представника фамилије главочика. Цеваст цвет с цевасто сраслим листоликим антерама и дводелним жигом. а. бусињак (*Pulicaria vulgaris*); б. увијен дводелни жиг у цветцу сунцокрета



Слика 263. Цветови врста: а. птичје млеко; б. бодљикави мак

птичјег млека, *Ornithogalum umbellatum*) (сл. 263). Занимљива је стратегија самоопрашивања бодљикавог мака (*Argemone mexicana*), код ње се полен скупља у чунасто обликованим латицама, те ако не дође до унакрсног опрашивања, латице се затварају и набацују полен на жиг тучка истог цвета.

Страноопрашивање

страноопрашивање (алополинација) представља преношење полена на жиг тучка другог цвета исте индивидуе (односно семеног заметка голосеменица) или цвета (семеног заметка) на другој јединки. Овакав процес води странооплодњи и знатно је чешћа појава од самоопрашивања. Одвија се помоћу биотичких (животиње, човек) или абиотичких (ветар, вода) фактора. Спрам начина преношења полена, биљке делимо на зоофилне – код којих поленова зрна преносе животиње, анемофилне – код којих поленова зрна преноси ветар и хидрофилне – код којих поленова зрна преноси вода. Преношење полена може се реализовати и посредством човека (вештачко опрашивање).

Преношење полена може се одвијати посредством једног или већег броја различитих опрашивача. Биљке које опрашује већи број опрашивача називају се полифилне, олигофилне су биљке које опрашује мали број опрашивача, а оне које опрашује свега неколико или само један опрашивач називају се монофилне. Састав опрашивача географски може да варира и зависи од састава биоценозе и абиотичких фактора датог станишта.

Зоофилија – опрашивање животињама

Преношење полена посредством животиња најдоминантнији је вид опрашивања међу цветницама. Дуготрајном

коеволуцијом биљака и животиња дошло је до њиховог међусобног прилагођавања и развоја врло блиских односа, па у појединим случајевима једни без других не могу да опстану. Животиње посећују биљке у потрази за храном, склоништем или местом за парење и полагање јаја, те као посредници тада учествују у преношењу полена.

Грађа цветова зоофилних врста еволуирала је тако да они ефикасно привуку пажњу опрашивача. Визуелне и хемијске карактеристике цветова знатно утичу на динамику посећивања опрашивача, а тиме и успешност опрашивања. Визуелна комуникација са опрашивачем обезбеђује се кроз цветове адекватног облика, боје и шара. Различитим облицима цветова (тањирасти, звонасти, уснати, лептирасти...) омогућава се ефикасно опрашивање биљака одређеним типом опрашивача. Нектарије су обично смештене на дну крунице или у посебним структурама (оструге), те да би опрашивач дошао до хране мора прво додирнути тучак и прашнике (сл. 264). Често се цветови мањих димензија ради веће ефикасности опрашивања и привлачења инсеката удружују у цвасти. Боја цвета визуелно истиче цвет у односу на боју његове позадине (перијант, станиште), а шаре на њему додатно усмеравају опрашивача ка месту у цвету где се налази храна. Хемијска комуникација између биљака и животиња ефикасна је на краћим растојањима, а делови цвета који луче мирисне материје често су усклађени са обликом, бојом и шарам крунице. Паралелно с морфолошком и хемијском еволуцијом цветова зоофилних врста, код њихових опрашивача су се развиле специфичне карактеристике у грађи органа за узимање хране, облику главе и других делова тела, као и сложени обрасци понашања којима се осигурава опрашивање.



Слика 264. Адаптације цвета у циљу атракције полинатора: а. нектар смештен у остругу цвета (љубичица); б. шаре на цвету које наводе инсекте до хране (црни слез)

Животиње које се хране поленом и нектаром забележене су у оквиру 3 класе животиња: инсекти (ентомофилија), птице (орнитофилија) и слепи мишеви (хироптерофилија).

Ентомофилија – опрашивање инсектима

Ентомофилија је преношење полена посредством инсеката (сл. 265) Цветови који зависе од опрашивачке активности инсеката углавном имају крупне круничне листиће, интензивно обојене и са шарамата водилама које доводе опрашивача до полена и нектара. Често луче мирисне супстанце којима привлаче опрашиваче. Полен ових биљака је обично лепљив и с различитим израштајима на егзину, како би лакше прионуо за тело инсекта.

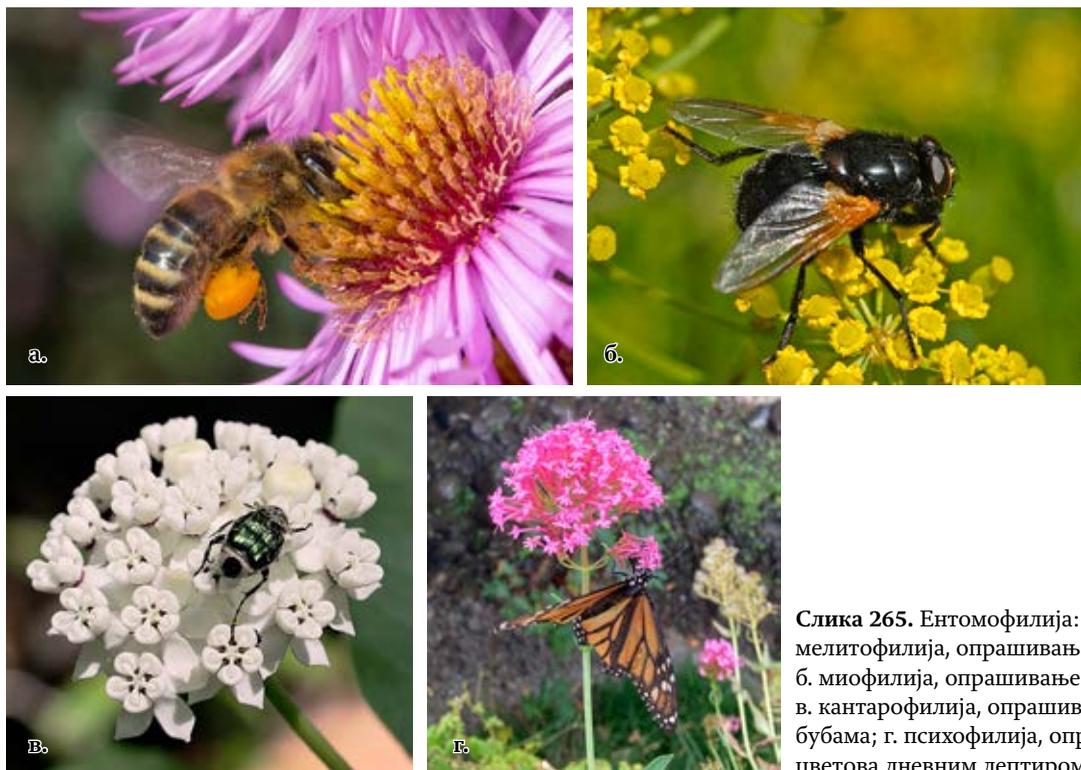
Најзначајнији инсекти опрашивачи су опнокрилци (пчеле, бумбари, осе), двокрилци (муве), тврдокрилци и лептири.

Преношење полена посредством пчела (мелитофилија) најзначајнији је вид опрашивања у нашим крајевима. Најпознатији опрашивач из ове групе, медоносна пчела (*Apis mellifera*), посећује широк спектар различитих врста цветница. Углавном су то звонасти, уснати и лептирасти цветови, жуте

и плаве боје са израженим шарамата на круници за усмеравање опрашивача ка нектару. Ови цветови увек су пријатног мириса. Сакупљање полена и нектара обавља се специјализованим усним апаратом, а полен се преноси на длакавом покривачу доњег дела абдомена или на длакама ногу. Цветови прилагођени мелитофилији развијени су код многих врста из фамилија Fabaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae, Campanulaceae.

Муве су значајни опрашивачи (миофилија) у различитим крајевима света, а поред правих мува (Muscidae), значајне су и оне из групе соликих мува (Syrphidae). Двокрилци су склонији посећивању цветова равне, лако приступачне крунице и интензивног мириса. Цветове посећују у потрази за храном или привучени интензивним мирисом долазе у потрази за местом где могу полагати јаја (сапромиофилија). Чести су опрашивачи цветова многих врста фамилије Saxifragaceae, Euphorbiaceae, Ranunculaceae, а сапромиофилне биљке су на пример, козлац и рафлезија.

Преношење полена посредством тврдокрилаца је кантарофилија. Цветови карактеристични за кантарофилију обично су крупни и с тањирасто спљоштеном круницом. Одликују се воћним мирисом, вели-



ким бројем прашника и великом продукцијом полена. Усни апарат тврдокрилаца прилагођен је грицкању, па се они најчешће хране поленом, али и другим деловима цвета. Поленова зрна се преносе тако што се лепе за њихова тела док посећују цветове. Потрага за храном није увек примарни разлог њиховог доласка на цвет, често их посећују у потрази за склоништем или местом за парење. Тврдокрилци су опрашивачи на пример магнолије, лириодендрона, многих палми, главочика, штитоноша.

Преношење полена посредством дневних (психофилија) и ноћних (фаленофилија) лептира реализује се њиховим слетањем на цвет или лебдењем испред њега. Лептири имају дуг и посебно адаптиран усни апарат захваљујући ком долазе до нектара смештеног на дну дуге крунице или на дну оструге, који је за друге инсекте недоступан.

Цветови које опрашују дневни лептири обично су усправни или сакупљени у цваст, интензивно су обојени и пријатног су мириса. Крунице су обично цевастог облика с нектаром смештеним на њеном дну. Морфологија цвета у корелацији је с дужином сурлице (језика) лептира. На овај начин опрашују се на пример неке врсте каранфила, дувана, главочика, љиљана.

Цветови које опрашују ноћни лептири (мољци) су обично беле боје. Оријентисани су хоризонтално или су viseћи и са узаном круницом од сраслих листића. Често су интензивнијег мириса од цветова које опрашују дневни лептири. Јука је пример коеволуције биљке и посебне врсте мољца (јукин мољца) прилагођених тако да један без другог не могу да опстану.

Орнитофилија – опрашивање птицама

Преношење полена посредством птица најзаступљенији је вид опрашивања у тропским и суптропским областима.

Птице опрашивачи су углавном ситне животиње, а како им је чуло вида боље развијено од чула мириса, цветови које оне посећују су обично крупни, јарких боја и без мириса. Углавном су цилиндричног или цевастог облика, с нектаром смештеним на дну крунице или у остругама. Прашници орнитофилних биљака често су живо обојени, присутни у великом броју и издигнути изван цветних делова, тако да их је лако дохватити. Полен углавном бива пренесен на кљуну или глави птице.

Током скупљања нектара птице лебде испред цвета или користе чврсте структуре око цвета за слетање. Дужина и облик кљуна и грађа језика птице, као и облик цвета у вези су са специфичним начином прикупљања полена.

Најпознатије птице прилагођене исхране нектаром свакако су колибри (сл. 266). Они сакупљају полен лебдећи испред цвета, а њихов танак оштар и благо повијен кљун морфолошки је прилагођен типу крунице цвета који посећује ради исхране. Птице

опрашивачи налазе се и у групама Icteridae, Melphagidese, Zosteropidae, Drepanididae. На овај начин опрашују се представници различитих породица, Proteaceae, Passiflorace, Gesneriaceae.

Хироптерофилија – опрашивање слепим мишевима

Преношење полена посредством слепих мишева од значаја је за опрашивање биљака које цветају ноћу (сл. 266). Ове биљке распрострањене су углавном на подручју тропског дела Африке и југоисточне Азије.

Цветови које опрашују слепи мишеви обично су крупни, чврсте конзистенције и цилиндричног облика. Обично су бледо обојени, како би ноћу били лакше уочљиви. Одликују се интензивним мирисом и производњом великих количина нектара, с обзиром на велике енергетске потребе својих опрашивача. Слепи мишеви експлоатишу нектар лебдећи испред цвета или се придржавају за чврсте структуре у његовој близини. Одликују се адаптацијама у грађи главе, њушке и дужини језика које одговарају одређеном типу крунице цвета који опрашују.

Велики број цветница тропске и суптропске области опрашује се на овај начин, а једна од најпознатијих биљака међу њима јесте агава.

Анемофилија – опрашивање ветром

Преношење полена ветром омогућено је низом адаптација у грађи цветова, као и у



Слика 266. Опрашивање: а, б. птицама; в. слепим мишевима



Слика 267. Анемофилне биљке и изглед њихових цветова: а. бор; б. аугустинова трава (*Stenotaphrum secundatum*); в. леска; г. брест

морфологији и продукцији поленових зрна (сл. 267).

Цветови анемофилних биљака често су организовани у ресе, обично су једнополни, ситни, са слабо диференцираним деловима цветног омотача или су без њега. Жигови су дугачки, перасти и лепљиви чиме се знатно увећава њихова површина и ефикасност у прихватању поленових зрна. Антере су често изван цветног омотача како би их и слаб ветар покренуо и расуо полен. Поленова зрна су ситна, сува и глатке површине. Развојем огромне количине полена код анемофилних врста повећана је успешност опрашивања. Захваљујући малој тежини полен анемофилних биљака може остати у ваздуху веома дуго и разносити се на велике удаљености. Код шумских дрвенастих врста се цветањем пре или током листања осигурава да вегетативни органи не ометају преношење полена.

Опрашивање ветром заступљено је код свих голосеменица и мањег броја цветница (траве, многе палме, дрвенасте биљке попут леске, брезе, тополе).

Хидрофилија – опрашивање водом

Преношење полена посредством воде заступљено је код биљака које се читавом површином тела налазе у води (субмерзне биљке), док су преостале водене биљке анемофилне или ентомофилне.

Адаптација на хидрофилију огледа се у карактеристикама које повећавају изложеност тучкова и прашника, и продужавају време плутања или лебдења полена у води (сл. 268). Цветни омотач оваквих цветова обично је редукован или потпуно одсутан, те су жигови и прашници лако доступни. Полен је често крупан, кончаст, чиме се повећава његова површина и вероватноћа додира са жиговима. Како не постоји потреба за заштитом од исушивања, егзина је обично танка. Специфична тежина поленових зрна је нешто већа од специфичне тежине воде, па она лагано тону и тиме



Слика 268. Хидрофилија, опрашивање водом. Женски и мушки цвет мекане вошчике (*Ceratophyllum submersum*)

знатно повећавају време лебдења и вероватноћу успешног опрашивања. За разлику од поленових зрна копнених биљака, она у води не бубре и не пропадају.

Опрашивање водом на пример заступљено је код представника родова *Ceratophyllum*, *Elodea*, *Zostera*...

Вештачко опрашивање – опрашивање посредством човека

преношење полена активним радом човека реализује се директним ношењем полена на жигове помоћу адекватног прибора (четкицама), трешењем биљке у време избацавања полена изнад тучка другог цвета или путем вештачког ветра.

Интервенција човека у поступку опрашивања неопходна је у условима када природни опрашивач дате врсте изостаје. У пракси се полен често преноси посредством човека у системима гајења биљака (стакларе) када успешно опрашивање изостаје, а од великог је значаја и у процесу селекције биљака, односно у процесу стварања хибрида. Применом вештачког опрашивања могуће је вршити избор родитељских јединки с пожељним особинама и на тај начин утицати на карактеристике нових јединки.

ОПЛОЂЕЊЕ СКРИВЕНОСЕМЕНИЦА

Након успешног процеса опрашивања тј. преношења полена на жиг тучка скривеносеменица, долази до спајања мушких и женских гамета – **оплођења**. Све копнене биљке су *оогамне* јер развијају крупну и непокретну јајну ћелију (женски гамет) и знатно ситније сперматичне ћелије (мушки гамет). Јајна ћелија код скривеносеменица заштићена је у плоднику тј. семеном заметку обавијеним зидом плодника. Процес

оплођења наступа, зависно од врсте и бројних фактора средине, релативно брзо након опрашивања, а догађа се и да до оплођења прође знатно више времена.

Облик оплодње у ком непокретна сперматична ћелија путем поленове цеви доспева до јајне ћелије назива се *сифоногамија* (грч. *sipho* – цев, *gamo* – женити се). Овим је омогућена оплодња без присуства воде. Одсуство воде као посредника у оплођењу био је кључни моменат у еволуцији биљака који је довео до полног размножавања у различитим копненим екосистемима.

Код скривеносеменица између процеса опрашивања и процеса оплођења одвијају се веома значајни процеси који у великој мери утичу на успешност полног размножавања. Као изузетно важни моменти издвајају се: прихватање и лепљење полена за жиг тучка; хидратација полена; клијање полена, тј. развој поленове цеви; продор и раст поленове цеви као и улазак поленове цеви у семени заметак и ембрионову кесицу. Све ове етапе се одвијају само када су полен и жиг тучка компатибилни (на жиг је пристигао полен исте врсте, јединка која је произвела полен и она која треба да га прими су у подударној фенофази). Кључни моменат у започињању процеса оплођења је препознавање полена и жига. Ово је сложен процес који је контролисан бројним физиолошким, генетичким, биохемијским и молекуларним механизмима.

Поленова зрна у моменту напуштања поленових кесица могу бити *двоћелијска* (1 вегетативна и 1 генеративна ћелија), или *троћелијска* (вегетативна и две сперматичне ћелије).

Пре напуштања поленових кесица поленова зрна су дехидрирана. Степен влажности поленовог зрна варира између врста, а

и у оквиру исте врсте. Да би поленова зрна могла започети с клијањем, неопходно је да на жигу тучка дође до хидратације. С друге стране, жигови се у односу на степен њихове хидрираности деле на влажне и суве. На површини влажних жигова често се налази знатна количина излучених секрета који садрже протеине, аминокиселине и липиде. Код неких врста секреција жига почиње тек након доласка поленовог зрна. Код оваквих жигова хидратација полена наступа доста брзо.

Без обзира на то дали је полен двоћелијски или троћелијски, једро вегетативне ћелије је у блиском контакту с једром генеративне ћелије (двоћелијски полен) или сперматичних ћелија (троћелијски полен). Сперматичне ћелије се до места оплодње преносе кроз цитоплазму вегетативне ћелије мушког гаметофита. Постепеним издуживањем протопласта вегетативне ћелије започиње формирање поленове цеви која се појављује као испупчење интине кроз отвор, апертуру поленовог зрна (сл. 238). Поленово зрно с више пора може започети развој више поленових цеви мада, раст наставља само цев у којој су вегетативна и сперматичне ћелије. Уколико у плоднику има више семених заметака, да би дошло до оплодње свих, за сваки је потребно по једно клијало поленово зрно. Брзина раста поленове цеви зависи од биљне врсте, али и од начина опрашивања. Постоје наводи да брже расте поленова цев након укрштеног опрашивања. Од три слоја интине, након дезинтеграције два спољашња, унутрашњи слој постаје зид поленове цеви.

Карактеристике стубића тучка, присуство канала, особине ткива и дужина стубића, знатно утичу на даљи раст и пролаз поленове цеви до семеног заметка и ембрионске кесице у њему.

Уколико је стубић без канала, врх поленове цеви лучи ензиме који растварају ткиво стубића и на тај начин се обезбеђује пролаз поленове цеви. На рачун ткива стубића (стигмоидно или преносно ткиво) хране се поленова цев. Егзина поленовог зрна заостаје на жигу тучка, док се сперматичне ћелије, ношене плазмом вегетативне ћелије, налазе у вршном делу поленове цеви. Када је тучак с дугим стубићем, поленова цев је издељена на сегменте. Протопласт вегетативне ћелије периодично ствара попречне зидове од калозе, тзв. калозне чепове.

Сматра се да је главна улога калозних чепова да одвоје део поленове цеви с протопластом вегетативне ћелије у којем су мушки гамети од остатка поленове цеви. Захваљујући њима, апсорпција хранљивих материја одвија се само из делова стубића кроз које пролази део поленове цеви са сперматичним ћелијама. Код врста код којих раст поленове цеви траје дужи временски период, престаје током зиме, захваљујући калозиним чеповима стварају се мирујуће вегетативне зоне, тј. цисте.

Када поленова цев доспе до плодика, продор у семени заметак и долазак до јајног апарата може бити кроз микропилу – *порогамија* и ван микропиле – *апорогамија* (халазогамија је пролаз кроз халазу, мезогоамија кроз интегумент). Порогамија је најчешћи тип продирања поленове цеви. Сматра се да апорогамије долазе у случајевима када је опрашивање започело, а семени замеци нису у потпуности сазрели. Доласком поленове цеви до ембрионске кесице, у микропиларној зони врх поленове цеви усмерава се ка једној од синергида. Синергиде садрже бројне органеле, што указује на њихову значајну метаболичку активност. У контакту са синергидом врх поленове цеви се разлаже и њен садржај (мушки гамети и једро

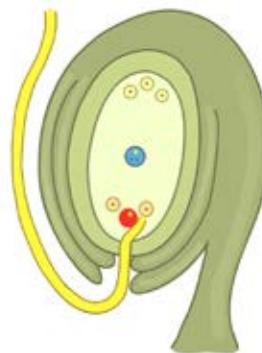
вегетативне ћелије) се сједињује са садржајем синергиде у јединствен протопласт. Након тога једро вегетативне ћелије и једро синергиде се дезинтегришу. Уколико у микропиларној регији постоји филиформни апарат, већ доласком поленове цеви до њега почиње дезинтеграција синергида.

Најпре се спајају цитоплазме мушког и женског гамета – *плазмोगамија*, а потом и једра – *кариогамија*. Дакле, једна сперматична ћелија спаја се с јајном ћелијом образујући *зигот* ($2n$), а друга сперматична ћелија се спаја с једрима централне ћелије, тзв. секундарним једром ембрионове кесице ($2n$), образујући *примарну ћелију ендосперма* ($3n$) (сл. 269). Овај тип оплођења – *двојно оплођење*, карактеристично за скривеносеменице описао је руски научник Навашин 1898. године. Од овог уобичајеног типа оплођења има и одступања. Поред обезбеђивања процеса оплођења без посредства воде, нова појава је и развој ендосперма, хранљивог ткива на рачун кога ће се клица развијати – *ендосперм*.

Антипode су стерилне ћелије женског гаметофита. Сматра се да имају значају метаболичку активност, доприносе преносу хранљивих материја у ендосперм, што је од посебног значаја током раних фаза његовог развоја. Код многих врста из породице махунарки (*Fabaceae*) долази до њихове дегенерације чак и пре оплођења, што говори и о неким другим функцијама ових ћелија.

Спајањем хаплоидних гамета настаје диплоидни зигот и започиње процес формирања ембриона – *ембриогенеза*.

Међусобно се могу спајати гамети настали у истом цвету, гамети настали у различитим цветовима исте или различитих, одвојених јединки. Некада се дешава и да се међусобно спајају гамети настали у цвето-



Слика 269. Двојно оплођење код скривеносеменица

вима различитих врста и родова, што је доказ да између њих није у довољној мери постигнута репродуктивна изолација, те настају хибриди.

Процес самоопрашавања, тј. преношење полена на жиг тучка истог цвета води спајању гамета пореклом са истог цвета. Овакав тип оплодње назван је *аутогамија*. Уколико се цвет отвара након формирања, сазревања микро и макрогамета, њихово спајање се зове *хазмогамија*. У случају да цвет остане затворен и након формирања гамета, процес њиховог спајања је *клеистогамија*. Дакле, клеистогамија и хазмогамија су типови аутогамије настали као резултат самоопрашавања.

Страноопрашивање или укрштено опрашивање које води процесу страноплодње назива се *алогамија*. Страноопрашивање између различитих цветова исте индивидуе води страноплодњи названој *геитоногамија*. У случају страноопрашивања између цветова различитих индивидуа исте врсте процес спајања оваквих гамета назива се *ксеногамија*. Када се изврши укрштено опрашивање између цветова различитих врста или родова процес оплођења зове се *бастардогамија*.

Образовање ембриона, ендосперма и семена

Након завршеног оплођења долази до промена у свим деловима цвета. Цветни омотач, заједно с прашницима и деловима тучка (стубић и жиг), у највећем броју случајева се смежурава и опада. Код неких врста ови делови цвета се задржавају и након оплођења. Сам плодник разраста (некада заједно са задржаним деловима цвета) и формира плод с једним или већим бројем семена насталих из семених заметака.

Оплођена јајна ћелија извесно време мирује, након чега пролази кроз серију митозних деоба до формирања **ембриона**. У регулацији правца ћелијских деоба током процеса формирања ембриона, ембриогенезе, укључени су бројни механизми. Време које протекне од момента оплођења до почетка деобе једра оплођене јајне ћелије и формирања ембриона условљено је бројним физиолошко-биохемијским и еколошким факторима. Зависно од биљне врсте ембриогенеза почиње после неколико сати, неколико дана (пшеница), или више месеци (мрзовац).

Формирани ембриони показују знатну разноликост у степену диференцијације. Без обзира на разлике у детаљима, начелно осу потпуно формираног ембриона чине: апикални меристем изданка, хипокотил, радикула, апикални меристем корена и клицини листићи (котиледони), који су бочни делови ембриона. Заједничко свим типовима је да се ембриогенезом, почев од прве деобе ћелија, постепено издвајају сегменти ембриона, чија морфологија и функција се постепено раздвајају. Већ на почетку ембриогенезе дефинише се организациона шема која се одржава током целог живота биљке. Ова шема подразумева: успоставање базално-апикалне осовине која се огледа у

поларности; дефинисање осовине корен-изданак, као и радијалне симетрије корена и стабла; успостављање апикалних меристема који обезбеђују непрекидан раст биљке, тј. чијом активношћу се током постембрионалног развића одвија морфогенеза.

Ток ембриогенезе описан раније путем светлосног и електронског микроскопа потврђен је и савременим генетичким, молекуларним и биохемијским испитивањима. Нова открића пружају значајне информације које надопуњују разумевање специфичности ембриогенезе код различитих биљних врста.

Образовање ендосперма

У већини случајева, након извесног времена после двојног оплођења, а пре развоја самог ембриона, долази до митозних деоба примарне ћелије ендосперма и образовања хранљивог ткива, *ендосперма* ($3n$). Ендосперм најчешће опкољава ембрион и у формираном семену налаже директно на семењачу. Код врста породице трава *Roaseae* ендосперм је моћно развијен а ембрион је потиснут према периферији семена. Ћелије ендосперма су углавном паренхимске ћелије, могу бити танкозидне и дебелозидне, богате скробом, протеинима, липидима, ензимима. Хранљиве материје ендосперма могу се резервисати у протопласту ћелија (танкозидни ендосперм) или у ћелијском зиду, у облику хемицелулозе када ендосперм може бити коштан или рожнат (дебелозидни ендосперм). Примарна улога ендосперма је у обезбеђивању хранљивих материја непоходних за развој ембриона, а касније и клијање семена. Поред ове улоге, ендосперм има и бројне друге: штити ембрион од исушивања, обезбеђује и регулише његово мировање, способност ендосперма да апсорбује и задржава воду изузетно је важна за успешност процеса клијања, учествује у ензимској регула-

цији процеса клијања. Код врста породице трава површински слој ендосперма изграђен је од једног слоја дебелозидних, живих ћелија с резервама протеина (алеуронски слој), док остатак ендосперма чине ћелије богате скробом. Пре клијања, под повољним условима када се деси хидратација семена, ћелије алеуронског слоја испуштају гибералине који стимулишу синтезу и ослобађање протеолитичких ензима неопходних за претварање скроба у шећер који је основни извор енергије за раст клице.

С обзиром на начин и ток деобе примарне ћелије ендосперма и његову коначну грађу могуће је разликовати неколико типова настанка ендосперма. Тип формирања ендосперма је важан таксономски карактер.

Белијски (целуларни) тип ендосперма. Свака деоба примарне ћелије ендосперма праћена је формирањем ћелијских зидова. Овако настаје више стотина или хиљада ћелија ендосперма. Запажено је да се одвија код ембрионских кесица са запремински малим простором (претежно симпетала, углавном код дикотила, Solanaceae).

Једарни (нуклусни) тип ендосперма. Формирање овог типа ендосперма одвија се кроз две фазе. У првој фази једро се интензивно дели више пута (слободне деобе једара), образујући велики број једара (8–2000). Највећи део волумена ембрионске кесице испуњен је крупном вакуолом, те су једра распоређена у цитоплазми која је уз зидни слој ембрионске кесице. Оваква вишеједарна, крупна ћелија назива се ценоцитом (пшеница, јечам, јабука). У другој фази око једара накнадно се формирају зидови, настаје вишећелијски ендосперм. Ћелије ендосперма додатно настављају с деобама тако да се цела ембрионска кесица испуњава ендоспермом. Код врста с крупном,

широком ембрионом кесицом, претежно монокотила и хорипетала формира се овакав ендосперм. Овај тип ендосперма присутан је код кокоса (*Cocos nucifera*). Ценоцитна, односно једарна фаза позната је као кокосова вода. Након ћелијске фазе формира се периферно ткиво, чврсте конзистенције које се користи за добијање кокосовог брашна.

Хелобијални тип ендосперма својствен је монокотиледоним врстама, име је добио по реду *Helobiales*. То је интермедијални тип код којег је прва деоба примарне ћелије ендосперма инеквална (настају две ћелије неједнаке величине). Већа ћелија оријентисана ка микропиларном региону дели се по ценоцитно-вишећелијском типу. Мања ћелија у халазном делу ембрионске кесице зависно од врсте може остати као посебна ћелија, формирати ценоциту тј. ћелију с великом бројем једара или образовати ћелијске зидове око једара.

Ценоцитни тип ендосперма је веома редак тип формирања ендосперма. У примарној ћелији ендосперма након интензивне деобе једара не долази никада до формирања ћелијских зидова. Ценоциста је испуњена течним ендоспермом. Овај тип ендосперма забележен је код појединих врста јавора, неких врста из породице махунарки (грахорица, кикирики *Arachis* sp.).

Ради исхране ембриона у неким случајевима формирају се нитасти израштаји (хаусторије) ендосперма, али и хаусторије антипода и суспензора. Ови израштаји излазе из ембрионске кесице, разрастају у ткивима нуцелуса, интегумената и плаценте и из њих црпе хранљиве материје неопходне за раст ембриона.

Постоје и врсте код којих се ендосперм не формира (фамилија орхидеја). У ембрионској кесици може се развити и *перис-*

перм (2n), ткиво са истом улогом као и ендосперм, које настаје бесполним путем, деобом ћелија нуцелуса, а у неким случајевима и омотача семеног заметка.

Образовање ембриона дикотиледоних биљака

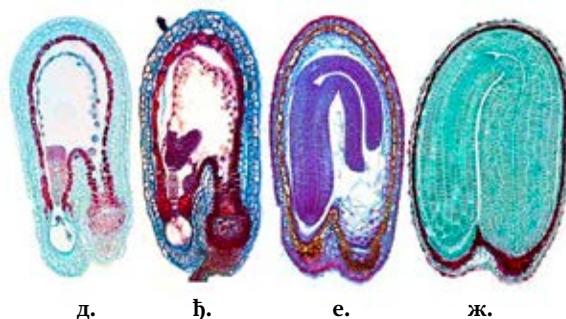
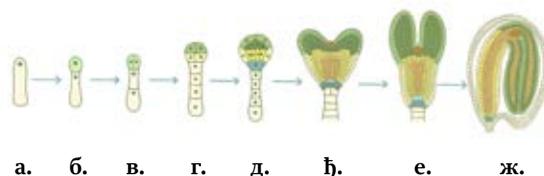
Прва ћелија ембриона с којом почиње ембриогенеза је зигот. Време које прође од оплођења и настанка зигота, до првих деоба зигота назива се периодом мировања. Пре деобе уочљиве су промене у облику, величини (волумену) и унутрашњој грађи зигота. Примера ради, код репице (*Brassica campestris*) зигот се издужује у нитасту структуру, код дувана (*Nicotiana tabacum*) волумен зигота се знатно смањује (чак и до 27%).

Фаза ембриогенезе од прве деобе оплођене јајне ћелије – зигота до формирања заметака (примордија) клициних листића назива се фазом *проембрија*. У току развића оплођене јајне ћелије у ембриону скривеносеменица цитокинеза и кариокинеза се дешавају истовремено. Оплођена јајна ћелија се дели инеквалном попречном деобом, формирају две ћелије неједнаке величине и садржаја органела представљају *двоћелијски стадијум ембриона*. Већа, *базална* ћелија окренута је према микропиларном полу ембрионове кесице, а мања, *апикална* ћелија према халазом полу.

На основу карактеристика апикалне ћелије у почетним фазама ембриогенезе, равни њене деобе, положаја у ембрионовој кесици и хистолошких карактеристика издваја се шест основних типова ембриогенезе. Именовани су по називима породица код којих су описани: *астерадни* (Asteraceae), *хеноподијадни* (Chenopodiaceae), *кариофиладни* (Caryophyllaceae), *онаградни* (Onagraceae), *пиперадни* (Piperaceae), *соланадни* (Solanaceae).

У тексту који следи дат је приказ Онаградног процеса ембриогенезе код дикотиледоне врсте русомача (сл. 270).

У даљем процесу развоја ембриона прва се дели базална ћелија. После неколико попречних деоба базалне ћелије формира се низ ћелија, вишећелијска дршка – *ембрионоша*, *суспензор*. Његова вршна ћелија је знатно крупнија од осталих и има улогу хаусторије. Паралелно са образовањем суспензора дешава се и деоба апикалне ћелије из које заправо настаје ембрио. Апикална ћелија се дели узастопно три пута, прва деоба је уздужна, а свака следећа управна на претходну. У резултату ових деоба прво настају четири ћелије – **стадијум квадраната**, затим настаје осам ћелија – **стадијум октант** с распоредом ћелија у два слоја (нивоа). Распоредом ћелија октаната у два слоја истовремено долази до поделе на



Слика 270. Развојни стадијуми ембриона дикотила: шематски приказ и микрографије ембриогенезе Онаградног типа русомаче: а. зигот; б. двоћелијски; в. квадрант; г. октант; д. глобула; њ. стадијум срца; е. торпедо; ж. зрели ембрион

два региона будућег ембриона. Даљом деобом ћелија спољњег слоја, према халази настаје „регион котиледона“, а од унутрашњег, према микропили, цео хипокотил (изузев самог врха). Свака од ћелија октанта дели се периклинално (паралелно с површином). Деобом спољашњег слоја ћелија настаје протодерм (касније епидермис). Продукти деобе унутрашњег слоја су основа за формирање прокамбијума и клициних листића. Тело ембриона у овом стадијуму је лоптасто – **стадијум глобуле**, има радијалну симетрију. Суспензор се на рачун деобе ћелија издужује, гура ембрион у унутрашњост ендосперма.

У стадијуму глобуле присутне су основне разлике у развоју ембриона између монокота и дикотила. Ћелије од којих ће се зачети вегетативна купа изданка код дикотила су у централној оси глобуле, спорије се деле од бочних ћелија од којих се зачињу клицини листићи (котиледони). У каснијем стадијуму тело ембриона мења се у срцасту форму – **стадијум срца**, постаје билатерално симетрично. Дакле, на „региону котиледона“ развијају се бочно две квржице, зачеци котиледона, а терминално између њих зачиње се вегетативна купа будућег изданка.

Клицин коренак, коренчић и део хипокотила се развију на супротном крају од региона котиледона. У њиховом формирању узимају делимично учешће и ћелије суспензора. Ћелија суспензора која је уз ембрион дели се на две од којих се горња – *хипофиза* прикључује ембриону, а доња остаје ћелија суспензора. Хипофиза има значајну улогу у формирању вршног меристема (вегетативне купе) корена. Издуживањем клициних листића облик ембриона се мења у линеарну форму – **стадијум торпеда**. У овом стадијуму разликују се вршни део кога чине котиледони и између њих зачетак вегетативне купе

изданка. У центру ембриона низ издужених ћелија представљају зачетак прокамбијума. Ситније ћелије око прокамбијалних зачетака су ћелије основног меристема. Суспензор постепено губи функцију и дезинтегрише се. Зрео ембрион дикотиледоних биљака има јасно развијене делове: зачетак вегетативне купе изданка, хипокотил, клицин коренак и два котиледона у којима се налазе резервне материје. Клицин коренак је оријентисан ка микропили, а котиледони ка халази. Ембрион је најчешће жућкасте или беле боје, а код неких врста је изразито зелен (јавор, бршљан).

Ембриогенеза код неких врста одступа од неведеног типа. На пример код породице локвања обично се не формира суспензор, док је код неких врста породица брођева (*Rubiaceae*) и махунарки суспензор веома дугачак. У представника породице миртовки (*Myrtaceae*) масивни проембрион испуњава микропиларни део ембрионске кесице и од њега може да се диференцира неколико ембриона. Положај ембриона унутар семена може бити различит. Најчешће је прав, може бити искривљен или сасвим савијен тако да котиледони налажу на коренак. У неким семенима присутан је и спирално увијен ембрион.

Образовање ембриона монокотиледоних биљака

Развој ембриона монокотиледоних биљака у почетним фазама је веома сличан са ембриогенезом дикотиледоних биљака, те се код неких родова могу наћи прикази оба типа ембриогенезе. Различити таксони монокотиледоних биљака одликују се специфичностима у развоју ембриона. Веома карактеристичан, специјализован развој је код врста породице трава. Код трава ембрион заузима незнатан део семена, најчешће је периферно потиснут, док највећи део испуњава хранљиво ткиво

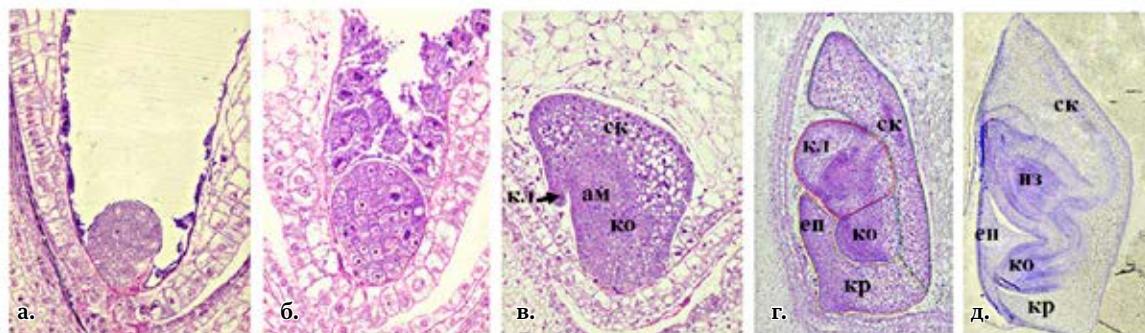
ендосперм, на рачун кога ће се ембрион развијати. Важна карактеристика породице трава је да зрео, потпуно формиран ембрион има зачетке листова (лисне примордије). Заправо, вегетативни делови су инкорпорирани у ембрион још пре фазе мировања семена. Код осталих монокотиледоних и дикотиледоних биљака, зачеци листова се формирају након фазе мировања, у току процеса клијања семена. У даљем тексту дат је приказ развоја ембриона код пиринча (сл. 271).

Након прве попречне деобе зигота настају базална и терминална (апикална) ћелија. Код свих осталих деоба ћелија не постоји јединствен образац деобе, већ су правци деоба различитих оријентација, ћелије се деле и попречним и уздужним деобама формирајући лопгасто-јајолику форму – *стадијум глобуле*. У зависности од броја ћелија и њиховог тока диференцијације разликују се рани, средњи и касни стадијум глобуле. У средњем стадијуму глобуле (до око 150 ћелија) ћелије спорије расту, истиче се више крупнијих ћелија проембрија са стране којом се наслања уз ендосперм (дорзална). У касном глобуларном стадијуму (150–800 ћелија) ћелије експоненцијално расту, успоставља се апикално-базална ембрионална осовина.

У овом стадијуму приметан је зачетак примордије *колеоптила* с вентралне стране ембриона. Успостављањем дорзо-вентралне осовине постају видљиви зачеци *вегетативне купе изданка* (вентрална страна), *коренка* (базална страна) и *скутелума* (дорзална страна). За разлику од дикотила, вегетативна купа изданка зачиње се бочно од централне осе ембриона. Скутелум је део клициног листића који има улогу да апсорбује органске материје из ендосперма и заузима највећи део дорзалне стране. Коренак се зачиње ендогено у базалном региону ембриона. У базалном региону ембриона зачињу се и *еписбласт* (са трбушне стране) и *колеориза*, омотач коренка. Код неких врста као што је нпр. кукуруз не формира се еписбласт. Функција еписбласта није у потпуности разјашњена, сматра се да представља остатак другог котиледона. До потпуне зрелости ембриона код пиринча развију се три лисне примордије, заштићене колеоптилом.

Соматска ембриогенеза

Спајање мушких и женских гамета, у процесу оплођења, тј. настанак ембриона полним путем је *амфимиксис* (грч. *amphimixis*, мешање). У ређим случајевима ембрион



Слика 271. Развојни стадијуми ембриона монокотила (пиринач): (а–г) ембрио старости 2 (а), 3 (б), 4 (в) и 8 (г) дана након оплођења; зрели ембрио (д); колеориза (кр); колеоптил (кл); еписбласт (еп); коренак (ко); скутелум (ск); апикални меристем изданка (ам); изданак (из)

може да се развије и без оплођења (бесполним путем) од различитих ћелија спорофита и гаметофита, оваква појава је названа *апомиксис* (грч. *apomixis*, без мешања). Под појмом апомиксиса у ужем смислу сматра се само развој ембриона без спајања гамета, само из ткива гаметофита.

Ембрион настао бесполним путем односно *соматском ембриогенезом* може настати из нуцелуса, унутрашњег интегумента, синергида, антипода, ендосперма, а постоје забележени случајеви настанка ембриона и од ћелија суспензора. Код исте биљне врсте може да се јави неколико типова апомиксиса (нпр. лукови), а у многих се апомиксис јавља упоредо са амфимиксисом.

Способност соматских ћелија да стичу ембриогени потенцијал дуго је позната, мада, овај процес још увек није довољно расветљен. Ради се на откривању биохемијских маркера и дефинисању молекуларних механизма процеса диференцијације ћелија одговорних за настанак ембриона.

Код неких врста апомиксис је основна форма размножавања, док се у других јавља упоредо с полним процесом. Среће се и код монокотила и дикотила. У зависности од полазне основе за развој ембриона, постоји више типова апомиксиса: *партеногенеза*, *апогамија*, *апоспорија*.

Партеногенеза (грч. *parthenos* – девица, *genesis* – генеза, стварање) је процес образовања ембриона из неоплођене јајне ћелије. У овом случају ембрион се развија из хаплоидне јајне ћелије, или из диплоидне, уколико је изостала мејотичка деоба при образовању гамета.

Апогамија (грч. *apogamy*, изван гамета) представља процес образовања ембриона из других ћелија ембрионске кесице, најчешће

из синергида и антипода (не из јајне ћелије). У стварању ембриона синергиде чешће учествују од антипода.

Апоспорија (грч. *apospory*) је развој ембриона из ћелија нуцелуса или интегументата семених заметака. При апоспорији ембрионска кесица се обично развија у делу семеног заметка као допуна ембрионској кесици која се развија нормалним путем. Услед често непотпуне развијености апоспорне ембрионске кесице у њима се образују само антипode или само ћелије јајног апарата. Забележени су и случајеви без диференцијације ћелија ембрионске кесице. У семеном заметку може се развити различит број апоспорних ембрионских кесица. При неповољним условима опрашивања запажена је чешћа појава апоспорије.

Појава настанка у семену два, три или више ембриона је *полиембрионија*. Обично потпуни развој доживљава само један од њих потискујући остале, али има случајева да се развије већи број, чак и до тридесет (лимун, поморанџа *Citrus x sinensis*, мандарина *Citrus reticulata*). До полиембрионије може доћи и полним путем ако се образују две или више јајних ћелија у истој ембрионској кесици, или настају две или више ембрионских кесица у истом семеном заметку. Поред ембриона насталог полним путем у ембрионској кесици или семеном заметку могу се развити ембриони настали соматском ембриогенезом тј. без претходне оплодње.

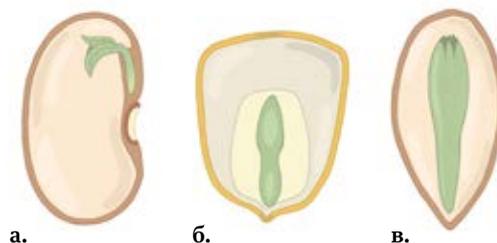
СЕМЕ

Семе (лат. *semen*) је део плода у коме се налази зачетак нове биљке. Развија се из оплођеног, ређе неоплођеног семеног заметка. Биљке које поседују семена називају се семенице – Spermatophyta (грч. *sperma* – семе, *phyton* – биљка), у које спадају голосемени-

це и скривеносемице (сл. 272). Главна разлика између ове две групе биљака односи се на начин развоја семена. Код скривеносемица семе се образује у цвету, унутар плодника тучка, те се током даљег развоја око њега развија плод омотач. Код голосемица семе се налази на отвореним плодним листићима који граде шишарке, односно не постоји посебна заштитна структура око њега. Семе има вишеструку и веома значајну улогу у циклусу развоја семенца. Главне улоге су заштита и исхрана ембриона и његова исхрана у првим фазама развоја, присуство семењаче као заштитног омотача семена, обезбеђивање распрострања и одложен развој, тј. задржавање способности клијања семена до момента успостављања оптималних услова за раст и развој нове биљке.

Облик, број, величина и тежина семена веома се разликују између таксона. Облик семена условљен је положајем који су семена имала у плоднику. Густо збијена семена обично су спљоштена на додирним површинама, док семена којих је мало у плоднику не остварују међусобни контакт и најчешће су округлог облика.

Број семена у плоду може да варира од једног до неколико хиљада, зависно од броја семених заметака у плоднику. Како неки семени замци остају неоплођени, честа



Слика 272. Шематски приказ семена различитих група семенца: а. дикотиле (пасуљ); б. монокоциле (кукуруз); в. четинари (бор)

је појава да број семених заметака у плоднику буде већи од броја семена која ће се образовати у плоду. Продукцијом великог броја семена осигурава се да што већи број њих доспе до повољних услова и развије се у нову биљку.

Код биљака које производе велики број семена по плоду, она су ситнија. Веома ситна семена имају неке орхидеје чија тежина износи око 0,000002 g, те се у једном измереном граму може налазити и неколико милиона семена (сл. 273). Супротно њима, изузетно крупним семенима одликују се неке палме, кокоси с тежином семена преко 1 kg, и врста *Lodoicea maldivica*, чија семена достижу тежину и до 20 kg).

На развијеном семени се разликују **семењача** и **језгро**, а језгро чине клица



Слика 273. Семена: а. ситно семе пчелиње орхидеје; б. крупно семе кокоса; в. крупно семе *Lodoicea maldivica*

(ембрион) и хранљиво ткиво. Семењача (лат. *testa*) је спољашња опна семена која настаје од интегумента семеног зачетка. Сазревањем семеног зачетка интегумент (или интегументи) пролази кроз знатне промене, хистолошки се у великој мери диференцира и образује семењаче различите по текстури, чврстоћи, боји и рељефу. Код врста које имају семени зачетак с двослојним интегументом (бигегмичне врсте), често само спољашњи интегумент учествује у изградњи семењаче, док се унутрашњи интегумент, означен као тегмен, знатно редукује или потпуно нестаје. Оба интегумента имају семењаче мањег броја врста (нпр. *Rosaceae*, *Rutaceae* и *Euphorbiaceae*).

На потпуно формираном семену може се уочити место на ком је оно било причвршћено за плаценту, у виду ожиљка који се назива **пупак** (лат. *hilum*) (сл. 274). Поред пупка, на семену се понекад може уочити и **остатак микропиле** у виду малог отвора. Образовањем семена пупак и микропила се затварају, али и у потпуно формираном семену имају улогу у регулацији уласка воде у семе при процесу клијања. Пупак регулише садржај воде у семену у завршним фазама његовог развоја, док продирањем воде кроз остатак микропиле долази до његовог бубрења и клијања. Такође, код многих врста семењача започиње пуцање на микропиларном крају, те у процесу клијања кроз овај део прораста и коренак клице. Гребен који се може уочити на семењачи појединих врста назива се **рафа** или **шав** семена и представља место срастања фуникулуса и интегумента (анатропна оријентација зачетка). Уочљивост хилума, микропиле и рафе веома је разнолика, а њихове карактеристике као што су форма, боја, величина, од значаја су у систематици биљака.



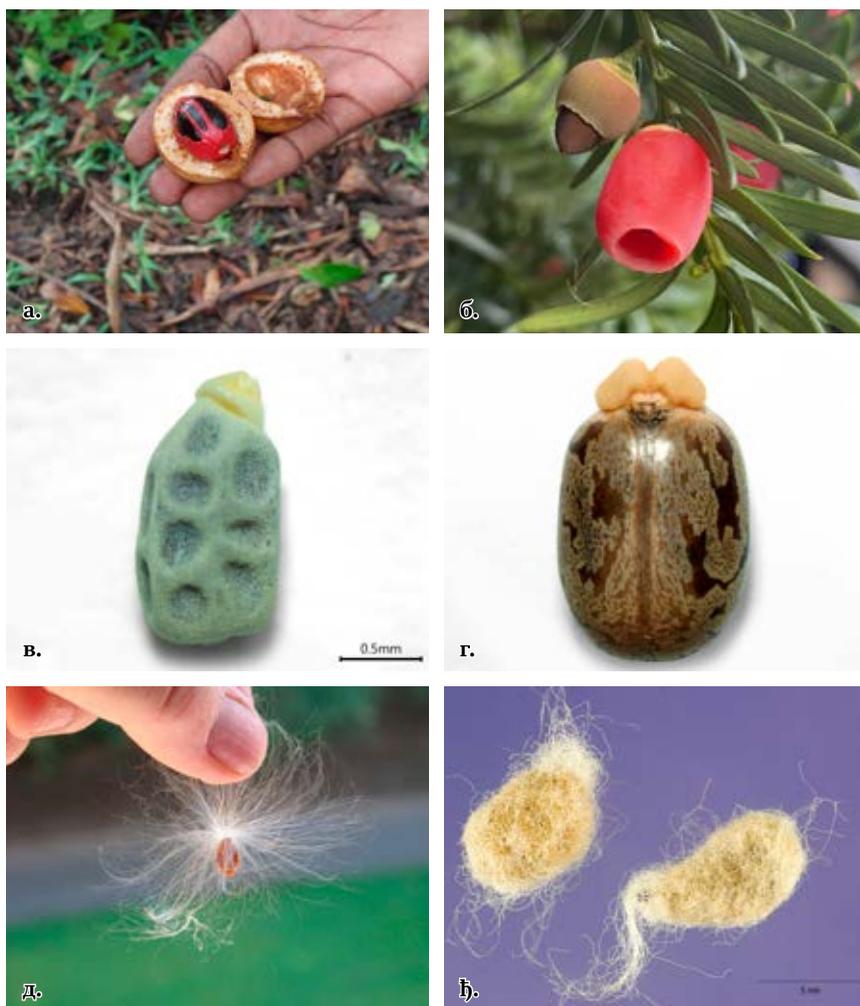
а.



б.

Слика 274. Детаљи грађе семена: а. семе са уочљивим пупком и остатком микропиле (пасуљ); б. семе са уочљивим шавом (млечика)

Семена могу имати и додатке, често сочне, који делимично прекривају семе и разликују се према пореклу, положају, облику и величини (сл. 275). Арилус (лат. *arillus*) је сочна структура која се развија из основе семеног зачетка, најчешће интегумента (халазе или фуникулуса). Варијабилне је боје и облика, углавном живо обојен и сочан, садржи хранљиве материје које служе примамљивању животиња. Мањи израштај, такође богат хранљивим материјама, који настаје разрастањем интегумента на микропиларном делу зачетка назива се карункула (лат. *caruncula*). Многе карункуле садрже масти и беланчевине. Као такве служе за исхрану мравима, који на тај начин учествују у разношењу семена врста које их поседују.



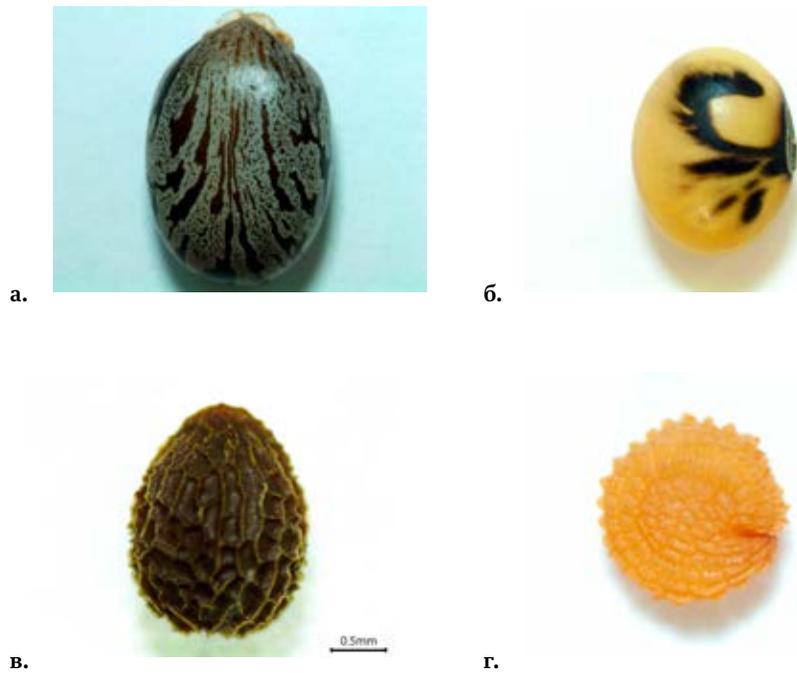
Слика 275. Израштаји на семену. Арилус: а. мускатни орашчић (*Myrsistica fragrans*); б. тиса. Карункула: в. млечика; г. рицинус. У виду длачица: д. циганско перје (*Asclepias syriaca*); њ. памук (*Gossypium arboreum*)

На семену се могу развити и већи или мањи израштаји који подсећају на бодље, крилца, длачице или ребра. Овакви израштаји имају велики значај у распрострањању семена. Такође, тип ових структура има велики систематски значај.

Семењача је углавном слабо обојена, а њена боја се креће од потпуно беле до тамносиве, такође, семена могу бити једнобојна или са шарама (нпр. пасуљ, рицинус). Код великог броја врста семењача је глатка, али постоје и оне са израженим рељефом, многобројним браздама, квржицама и задебљањима различитог облика (сл. 276).

Примарна улога семењаче јесте заштита ембриона од механичких оштећења и исушивања. Прилично добро је развијена код биљака чија семена плодов омотач не штити довољно, или се семе рано одваја од плода (нпр. пасуљ, грашак, винова лоза) (сл. 277). Семена која су стално заштићена плодовим омотачем поседују слабије развијену семењачу (нпр. житарице, бресква, шљива).

Анатомска грађа семењаче веома је различита међу врстама, па је тешко дати општи опис грађе. Потпуно диференцирана семењача може се састојати од једног или већег броја морфолошки одвојених слојева.



Слика 276. Текстура семењаче: а. глатка семењача са шарама (рицинус); б. глатка семењача са шарама (соја); в. рељефна, једнобојна семењача (млечика); г. рељефна, једнобојна семењача (мишјакиња)

Најчешће се састоји из три слоја, спољашњег – егзотеста, средишњег – мезотеста и унутрашњег – ендотеста. Егзотесту чини епидермис чије ћелије се разликују по величини и облику међу врстама. Спољашњи, периклини зидови често су прекривени слојевима кутикуле и воштаних наслага различите дебљине. Због заштитне улоге, зидови ових ћелија могу одрвенети или оплутати. Код појединих представника ћелије епидермиса садрже слуз, пектин и целулозу или материје одговорне за боју семена. Служ и пектин влажењем бубре, постају лепљиви и на овај начин стварају желатинозни слој око семена који обезбеђује уједначено снабдевање ембриона влагом. Такође, ово је и вид адаптације на одређени начин расејавања, јер доприноси лепљењу семена и њиховом преношењу путем разних посредника. Испод епидермиса обично се налази

неколико слојева ћелија које се међусобно разликују по положају, величини и функцији.

Код неких примитивних скривеносемица (нпр. Winteraceae, Magnoliaceae, божури *Paeonia* sp.) семењача је двослојна и семе подсећа на сочан плод. Чине је спољашњи, сочни слој (саркотеста), који је углавном интензивно обојен, и унутрашњи одрвенели слој (склеротеста) (сл. 278). Оба слоја настала су од спољашњег интегумента, при чему саркотеста представља адаптацију на расејавање посредством животиња (нпр. Исусов венац *Passiflora* sp., нар *Punica* sp., фikusи *Ficus* sp.), док склеротеста обезбеђује заштиту ембриону. Слична грађа семењаче забележена је и код појединих голосемица (нпр. цикаси *Cycas* sp., гинко).

Код биљака из фамилије махунарки епидермалне ћелије семењаче су издужене



Слика 277. Семе: а. добро развијена семењача семена пасуља, слабо заштићеног плодовим омотачем; б. танка семењача семена брескве добро заштићеног плодовим омотачем

у радијалном правцу, веома задебљалих зидова и међусобно чврсто спојене (сл. 279). Ове ћелије представљају макросклереиде и својим обликом подсећају на палисадно ткиво. У њима се могу налазити пигменти од којих потиче боја семењаче. Непосредно испод епидермиса налазе се ћелије хиподермиса карактеристичног облика, проширених крајева, а суженог средњег дела. У периоду бубрења семена прилично се истезу и доприносе аерацији семена. Често се у њима налазе један до два кристала калцијум оксалата. Највећи део семењаче изграђују тургесцентне паренхимске ћелије, различите величине, које садрже резервне материје неопходне за процес сазревања семена. У зрелом семени се деформишу под притиском околних ћелија. Епидермис,

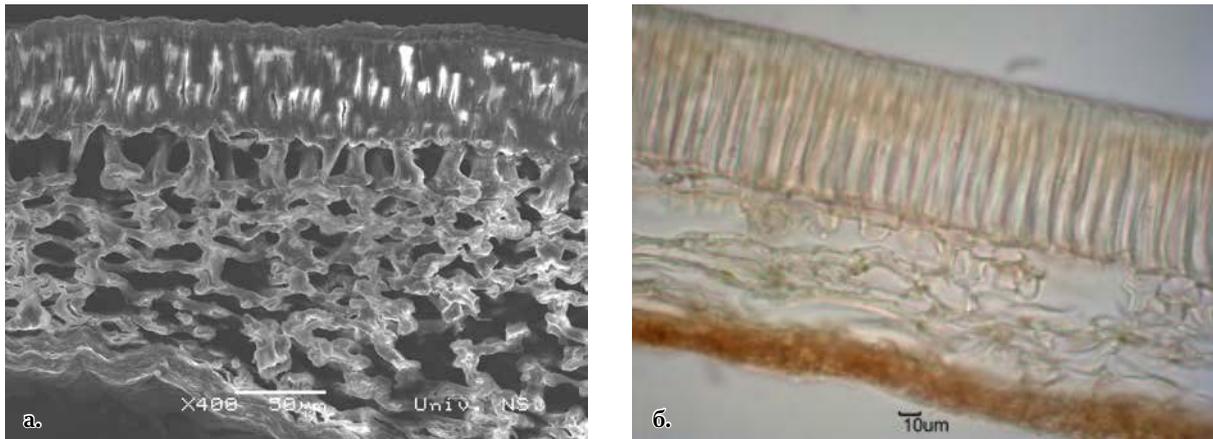


Слика 278. Двослојна семењача семена нара

хиподермис и хранљиви слој настали су од спољашњег интегумента семеног заметка. Ћелије унутрашњег интегумента слабије су диференциране, услед присуства тањих ћелијских зидова најчешће су деформисане. Спољашњи и унутрашњи интегумент током образовања семена претрпе значајне промене, те је тешко одредити њихове границе у зрелом семени.

Унутрашњост семена састоји се из клице (ембриона) и хранљивог ткива. Клица представља крајњи резултат сложених процеса полног размножавања, те је главни део семена без обзира на удео и положај који у њему заузима. Ћелије хранљивог ткива садрже материје намењене исхрани и расту клице. Постоје два типа хранљивог ткива, ендосперм и перисперм, који се разликује према пореклу, саставу и уделу у укупној маси семена. Ендосперм настаје из секундарног једра ембрионове кесице, након процеса двојног оплођења. Перисперм настаје од ткива нуцелуса, што значи да има вегетативно порекло и није производ двојног оплођења. С обзиром на заступљеност хранљивог ткива, семена се могу поделити на неколико типова (сл. 280):

- Семе са ендоспермом (албуминско семе) одликује се моћно развије-

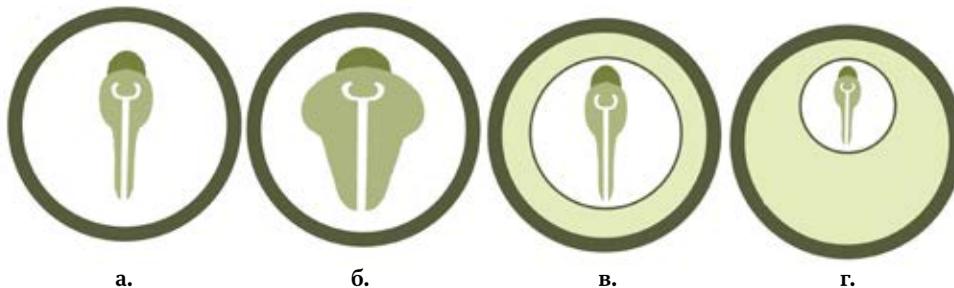


Слика 279. Попречни пресек семењаче: а. грашка (СЕМ); б. пасуља

ним ендоспермом који чини главну масу семена, док ембрион заузима његов незнатан део. Представља најраспрострањенији тип семена присутан на пример код трава, житарица, љиљана и др. Ендосперм може садржати хранљиве материје различитог хемијског састава, као што су скроб, беланчевине или уљане материје, те је брашњав ако у њему доминира скроб, стакласт ако доминирају беланчевине, уљан ако доминирају уљане материје. Слизав ендосперм налази се у семену слеза, а ендосперм у семену палме кокос присутан је у два агрегатна стања, течан

(кокосова водица) и чврст (копра).

- Семе без хранљивог ткива (ексалбуминско семе) одликује се котиледонима који су добро развијени и заузимају већи део унутрашњости семена. Котиледони апсорбују све, или готово све хранљиве материје из ендосперма, те је он потпуно одсутан или је присутан у танком слоју, од једног до два слоја ћелија око котиледона. Овај тип семена заступљен је на пример код многих врста дикотила, различитих породица (Fabaceae, Brassicaceae, Asteraceae, Cucurbitaceae, Rosaceae).



Слика 280. Шематски приказ основних типова семена. Ендосперм – бело, перисперм – светлозелено. а. семе са ендоспермом; б. семе без хранљивог ткива, са увећаним котиледонима; в. семе са ендоспермом и периспермом; г. семе с доминантним периспермом

- Семена са ендоспермом и периспермом (хранљиво ткиво вегетативног порекла, настало од нуцелуса) присутна су код представника фамилија *Nymphaeaceae*, *Zingiberaceae*. Присуство хранљивог ткива двојног порекла сматра се примитивним карактером.
- Семена с доминантним периспермом поседује на пример врсте из фамилија *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*, рода *Piper* и др.

Плод

У цвету се након оплођења дешавају знатне промене које резултирају стварањем структура које штите формирану ембрион. Паралелно с приливом хранљивих материја у оплођен семени зачетак, хранљиве материје допремају се и до зида плодника. На рачун ових хранљивих материја развија се плод (лат. *fructus*). Плод је биљни орган који се развија из плодника након оплођења. Плодник, као врло пластичан део репродуктивне регије, мења облик од раних развојних фаза до самог формирања плода, с великим бројем различитих облика, те извесно време затвара семе, штити га и потпомаже његово расејавање. Осим плодника, у формирању неких плодова учествују и други делови цвета (цветна ложа, листићи перијанта и др.), заједнички названи додаци плода или акцесорије.

Плод се може образовати и без оплођења. Овакав начин формирања плода назива се партенокарпија. Плодови настали без оплођења углавном су бесемени (нпр. крушка, јабука, винова лоза), а могу бити и са семеном када се ембрион формира путем апомиксиса.

Зид плодника током сазревања семена пролази кроз бројне биохемијске и хистолош-

ке промене које доводе до образовања **плодовог омотача или перикарпа** који потпуно затвара семена. Од зида плодника изграђеног од три слоја, спољашњег и унутрашњег епидермиса и паренхима у средини, образују се и три посебна слоја перикарпа – егзокарп, мезокарп и ендокарп. У различитим типовима плодова делови перикарпа неједнако су развијени. **Егзокарп** се образује од спољашњег епидермиса зида плодника и углавном је танак и изграђен од мањег броја слојева ћелија. Поред заштитне има улогу у распрострањању, те може бити интензивно обојен или се на њему налазе различити израштаји. **Мезокарп** настаје од средишњег дела зида плодника и обично је вишеслојан. Његове ћелије су или испуњене хранљивим материјама, када је он сочан, или су мртве и задебљалих зидова. **Ендокарп** се образује од унутрашњег епидермиса зида плодника и обично је изграђен од више слојева танкозидних ћелија. Може бити јако развијен, лигнификован и одрвенео или је пак прилично редукован.

Постоје бројне класификације плодова које се темеље на различитим критеријумима. Већина класификација заснива се на морфологији гинецеума, из ког плодови настају, и карактеристикама грађе зрелих плодова, као што су начин отварања, грађа перикарпа, учешће других делова цвета и др. Класификација представљена у овом уџбенику базира се на броју цветова који учествују у изградњи плода (сл. 281). Плодови који настају из плодника једног цвета су **монантокарпни (прости)**, док су они који настају из плодника више цветова или цвасти **полиантокарпни (сложени)**. Даља подела темељи се на критеријумима везаним за тип гинецеума. Монантокарпни плодови се деле на **појединачне (посебне)**, плодове који настају из монокарпног или



Слика 281. Класификација плодова

синкарпног гинецеума, и **збирне**, плодове који настају из апокарпног гинецеума. **Појединачни плодови** се спрам тога како се из њих ослобађају семена деле на **пуцајуће** и **непуцајуће** плодове. Плодови код којих након сазревања семена долази до пуцања перикарпа на месту срastaња карпела (трбушни шав, *sutura ventralis*) или дуж главног нерва (леђни шав, *sutura dorsalis*), називају се пуцајућим плодовима. Плодови чији се перикарп након сазревања семена постепено разлаже (без пуцања) су непуцајући плодови. Непуцајући плодови се спрам карактеристика перикарпа деле на плодове са **сушним** и плодове са **сочним** перикарпом.

Појединачни плодови

Појединачни плодови настају од цвета с монокарпним или синкарпним плодником.

Појединачни пуцајући плодови поседују сушан перикарп који након сазревања

пуца. Плодови се разликују спрам начина отварања перикарпа и обично поседују већи број семена по плоду. Овој групи плодова припадају мешак, махуна, чаура, љуска и љушчица.

Мешак (лат. *foliculus*) је плод настао из монокарпног плодника. Након сазревања отвара се пукотином на месту срastaња ивица карпела дуж трбушног шава (сл. 282). Представља једну од најпримитивнијих форми плода. Заступљен је нпр. код представника родова *Asclepias*, *Consolida* и др.

Махуна (лат. *legumen*) је плод настао из монокарпног плодника. Након сазревања отвара се с две пукотине дуж леђног и трбушног шава (сл. 283). Типичан је плод представника фамилије Fabaceae. Облик и величина махуне зависе од типа плацентације, броја, величине и облика семена. Осим типичних, дугуљастих махуна (нпр. грашак, па-



Слика 282. Мешак: а. циганско перје;
б. вртни кокотић (*Consolida ajacis*)

суљ), постоје и спљоштене (нпр. багрем, гледичија), спирално увијене (нпр. луцерка), надуване (нпр. пуцалина, *Colutea arborescens*) или махуне у виду бројанице (нпр. јапански багрем, *Styphnolobium japonicum*).

Чаура (лат. *capsula*) је плод настао из синкарпног плодника (сл. 284). У зависности од начина пуцања перикарпа након сазревања семена разликује се неколико типова чаура – чауре које се отварају порамом, зупцима, капцима и поклопцем. Места отварања углавном су јасно диференцирана и најчешће су у облику линија, удубљења, гребена и др., а видљива су и пре самог отварања плода. Оплодни листићи који формирају чауре представника рода *Reseda* у вршном делу не

срастају, те су ове чауре стално отворене.

Чаура с порамом (лат. *capsula forata*) отвара се помоћу ситних отвора који се обично налазе у вршном делу чауре. Присутне су нпр. код представника рода макова и звончића. На чаурама представника макова испод диска насталог срастањем жигова налазе се поре које се отварају пред избацавање зрелог семена.

Чаура са зупцима (лат. *capsula denticulata*) отвара се кратким, уздужним пукотинама у вршном делу плода. На тај начин образује се отвор који је окружен зупцима савијеним према споља. Број образованих зубаца дупло је већи од броја карпела јер се пукотине



Слика 283. Махуна: а. спљоштена (багрем); б. спирално увијена (луцерка);
в. надувана (пуцалина); г. у виду бројанице (јапански багрем)



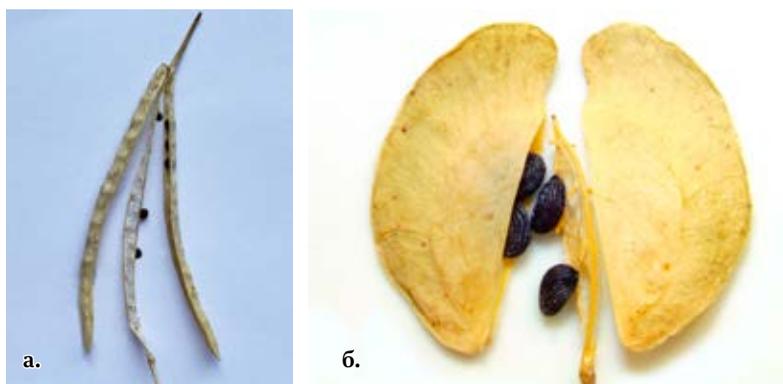
Слика 284. Чаура: а. чаура с порама (мак); б. отворена чаура (мирисна резеда, *Reseda odorata*); в. чаура са зупцима (пуцавац); г. чаура с капцима – *capsula septicida* (татула); д. чаура с капцима – *capsula loculicida* (перуника); ђ. чаура с поклопцем (пркос, *Portulaca* sp.)

образују како на месту срастања оплодних листића тако и дуж њиховог главног нерва. У зависности од влажности ваздуха, зупци могу да затварају или отварају чауру. Присутне су код представника фамилије каранфила (нпр. мишјакиња, пуцавац, каранфил).

Чаура с капцима (лат. *capsula septicida*) отвара се дубоким, уздужним пукотинама које се пружају до основе плода, тако да се формирају капци. Отварање чауре може да се дешава дуж места срастања карпела, по септама, те сваки оплодни листић постаје капак. Овакве чауре срећу се нпр. код представника родова кантариона и татула. Отварање чауре може да се дешава и дуж главног нерва оплодних листића, дуж локула, те је сваки капак састављен од половине два суседна оплодна листића (лат. *capsula loculicida*). Овакве чауре срећу се нпр. код представника перуника, лала и љубичица. Такође, постоји и прелазни тип чаура које се отварају и по септама и по локулама (лат. *capsula septifraga*).

Чаура с поклопцем (лат. *capsula pyxidium*) отвара се кружном пукотином у вршном делу плода којом се он одбацује у виду поклопца. Овакве чауре срећу се нпр. код бунике – *Hyoscyamus niger*, боквице, видовчице – *Anagallis arvensis*.

Љуска (лат. *siliqua*) и **љушчица** (лат. *silicula*) представљају посебан тип чаура које настају од плодника из два оплодна листића (сл. 285). Из плаценте се за време образовања семених заметака накнадно формира преграда која дели шупљину плодника на два окца. Преграда се назива тин (лат. *replum*) и за њу су причвршћена семена. По сазревању, отварају се с четири уздужне пукотине, тако да се образују два капка између којих се налази тин са семенима. **Љуска** је издужен плод, три или више пута дужи у односу на ширину (нпр. купус; броколи, *Brassica oleracea* var. *silvestris*; ротквице), док се **љушчица** разликује од ње по томе што су јој дужина и ширина приближно исте (нпр. сребрнка, *Lunaria* sp., русомача, пастирски



Слика 285. Љуска и љшчица:
а. љуска (уљана репица,
Brassica napus); б. љшчица
(пастирски новчић)

новчић, *Thlaspi arvense*). Карактеристичне су за представнике фамилије купусњача.

Појединачни непуцајући плодови поседују сушан или сочан перикарп који након сазревања остаје затворен и опада заједно са семенима, а семена се ослобађају труљењем плодовога омотача.

Непуцајући сушни плодови поседују сушан перикарп који може и срести, у различитом степену, са семењачом, због чега се за ове плодове често погрешно користи термин семе. Обично поседују једно семе по плоду. Овде спадају типичне орашице и посебни типови синкарпних орашица (ахенија, крупа, цепајући плодови и подељени плодови).

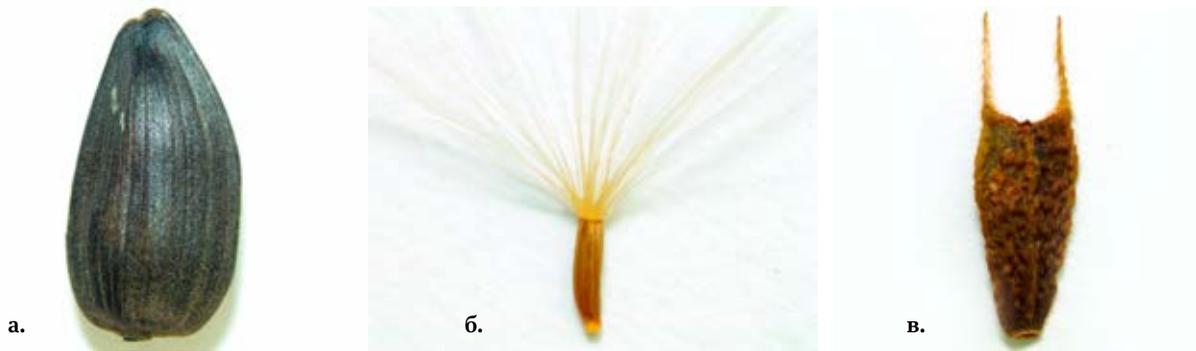
Орашица (лат. *nux*) је плод настао из једне карпеле (*nux monoscarpa*) или две и више карпела (*nux syncarpa*) (сл. 286). Често су снабдевене додацима који доприносе

лакшем разношењу плодова. Код појединих монокарпних орашица присутни су израштаји који представљају остатке стубића, док су синкарпне орашице често снабдевене крилатим израштајима (нпр. бреза, јасен), купулама (нпр. кестен, храст, буква, леска) или брактејама (нпр. граб, *Carpinus betulus*).

Ахенија (лат. *achenium*) је плод који се развија из синкарпног плодника. Плодов омотач не срста са семењачом, због чега се перикарп (колоквијално љуска) веома лако одваја од семена (сл. 287). Ахенија код представника фамилије *Compositae* настаје од подцветног двокарпелног плодника, може имати акцесорије настале редукцијом чашичних листића у папус, и назива се **ципсела** (лат. *cypselea*). Папус може бити развијен у виду мембранозних љуспица, краћих или дужих длачица, као и у виду очврслих структура у форми иглица.



Слика 286. Орашица: а. монокарпна (љутић); б. синкарпна (бреза); в. синкарпна (храст)

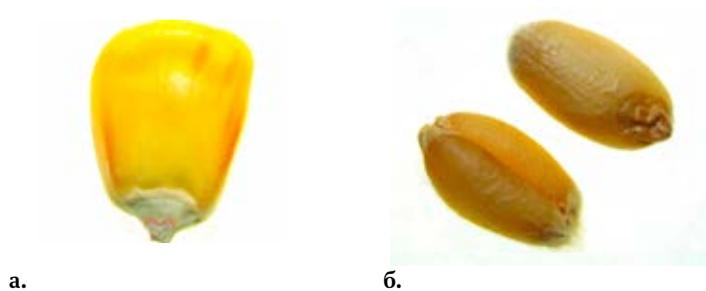


Слика 287. Ахенија: а. ахенија сунцокрета; различите форме папуса ципселе; б. длачице (свилени оман, *Inula oculus-christi*); в. иглице (козји рогови, *Bidens frondosa*)

Крупа, зрно (лат. *caryopsis*) је плод настао из синкарпног плодника. Током развоја плода плод омотач сраста са семењачом, и не може се одвојити од ње (сл. 288). Карактеристичан је плод представника фамилије трава (нпр. кукуруз, пшеница, пиринач, овас, јечам *Hordeum sativum*, раж *Secale cereale*).

Цепајући плод (лат. *schizocarpium*) настаје из синкарпног плодника. Приликом сазревања распада се на онолико једносе-

них делова колико је било оплодних листића у плоднику, тако да је сваки плодић изграђен од једне карпеле. Појединачне плодиће привремено повезује заједничка осовина, плодоноша, карпофор (лат. *carporophorum*), а по сазревању опадају сваки за себе (сл. 289). Такође, често су снабдевени додацима у виду крилца, кукице и др., који доприносе њиховом лакшем разношењу. Карактеристичан је плод представника фамилије Ариасеае (нпр. шаргарепа, першун, ким *Sarum carvi*;



Слика 288. Крупа: а. кукуруз; б. пшеница



Слика 289. Цепајући плод: а. морач (*Foeniculum vulgare*); б. мирођија; в. јавор

мирођија *Anethum graveolens*), Geraniaceae (нпр. родин кљун, *Geranium* sp.) и Асегасеае (нпр. јавор), Појединачни, једносемени плодићи који поседују крилате израштаје перикарпа (нпр. јавор, брест, јова *Alnus* sp., кисело дрво) означавају се термином **самара**.

Појединачни једносемени плод настао цепањем од синкарпног плодника с два и више оплодних листића је **мерикарпијум** (лат. *mericarpium*). Код представника фамилије уснатица (нпр. мента, босиљак *Ocimum basilicum*, мајчина душица, лаванда) приликом сазревања двокарпелног плодника сваки оплодни листић дели се на две половине, па свака образује једносемени плод, тј. плодова је дупло више од броја оплодних листића (сл. 290).

Непуцајући сочни плодови поседују сочан перикарп и у ову групу спадају коштуница и бобица.

Коштуница (лат. *drupa*) је плод настао из монокарпног или синкарпног плодника. Перикарп је карактеристично трослојан са егзокарпом у облику заштитне кожице, мезокарпом који је сочан и добро развијен, ендокарпом који је одрвенео и гради коштицу (лат. *putamen*) у чијој унутрашњости се налази семе (сл. 291–293). Зависно од броја локула и броја заметака у њима, коштуница може имати једну или више коштица. Монокарпне коштунице имају једну коштицу, док синкарпне могу имати и више њих. Монокарпне коштунице присутне су код врста из подфамилије Prunoideae (шљива, трешња, кајсија, бресква), као и кафе (*Coffea* sp.) и др. (сл. 291).

Плод кокосове палме је пример коштунице настале од синкарпног плодника (сл. 292 а). Егзокарп овог плода је гладак, мезокарп је



Слика 290. Мерикарпијум: а. шумски чистац (*Stachys sylvatica*); б. мишинац (*Cynoglossum officinale*)



Слика 291. Монокарпна коштуница: а. кајсија; б. кафе

влакнаст и добро развијен, а ендокарп тврд, образује коштицу која штити крупно семе. Синкарпна коштуница је и плод ораха, али у његовој грађи поред плодника учествују и заштитни листићи цвета (сл. 292 б). Сочан део плода, који се при сазревању суши, води порекло од перијанта, инволукрума и оплодних листића (егзокарп и мезокарп), док ендокарп формира коштицу унутар које је семе.



Слика 292. Синкарпна коштуница: а. кокос, б. орах

Помум (лат. *rotum*) представља посебан тип синкарпне коштунице карактеристичан за представнике подфамилије Maloideae (Rosaceae) (нпр. јабука, крушка, дуња) (сл. 293). У формирању овог плода, осим плодника учествује и цветна ложа. Цветна ложа разраста, постаје сочна и чини већи део плода, док само централни део плода води порекло од плодника. Подцветни плодник састављен од пет оплодних листића прикључује се цветној ложи. Егзокарп и мезокарп су сочни, док



Слика 293. Синкарпна коштуница – помум (јабука)

је ендокарп танак, одрвенео и образује пет коморица у којима се налазе семена. Граница између дела плода насталог од цветне ложе и дела плода насталог од плодника јасно се уочава на пресеку плода. На супротној страни од дршке плода задржавају се остаци чашице и прашника.

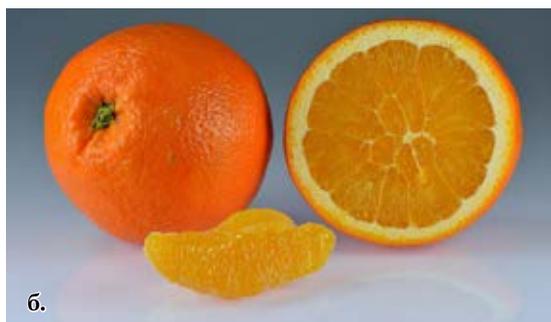
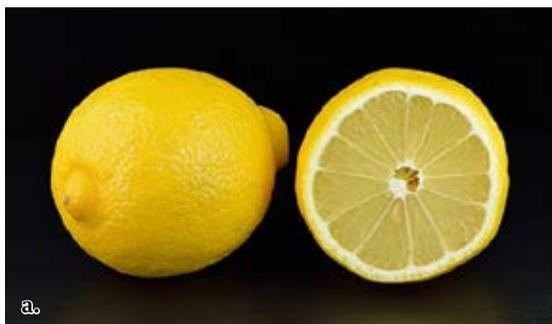
Бобица (лат. *bacca*) је плод настао из монокарпног или синкарпног плодника. Перикарп је диференциран на егзокарп у облику заштитне кожице, а мезокарп и ендокарп су сочни и складиште хранљиве материје. Плодови на пример винове лозе, парадајза и паприке представљају типичне бобице (сл. 294).

Представници фамилије Rutaceae (лимун, поморанџа, мандарина, кумкват *Citrus japonica*) имају посебан тип бобице која се зове **хесперидијум** (сл. 295). Егзокарп и мезокарп овог плода називају се флаведо и алbedo и срасли су у чврсту кору. Егзокарп хеспери-



Слика 294.

Бобица: а. винова лоза; б. парадајз



Слика 295. Бобица представника фамилије Rutaceae – хесперидијум: а. лимун; б. поморанџа

дијума (флаведо) изграђен је од пигментисаног епидермиса прекривеног кутикулом и паренхима у којем су присутне секреторне шупљине испуњене етарским уљем. Албедо је сунђераст, беле боје, и изграђен је од паренхимских ћелија између којих су крупни интерцелулари. Ендокарп се развија у облику мехурастих израштаја испуњених пулпом која је изграђена од бројних издужених ћелија, богатих соком. Током сазревања карпеле залазе у унутрашњост плода и деле га на већи број комора које су једна од друге одвојене паренхимом ендокарпа и мезокарпа, тако да једна кришка лимуна или наранџе одговара једном оплодном листићу.

Посебном типу бобице припада и плод представника фамилије тикава (бундева, лубеница *Citrullus lanatus*, диња *Cucumis melo*, краставац *Cucumis sativus*) – **пепо** (сл. 296). Површински део овог плода је чврст и настаје срастањем цветне ложе и егзокар-

па. Сочни део чине мезокарп и ендокарп изграђени од паренхимских ћелија, које окружују семена.

Плод нара (представља посебан тип бобице означен као **балауста** (сл. 297). За разлику од типичних бобица, егзокарп и мезокарп овог плода нису сочни. Егзокарп сазревањем одрвени и добија интензивно црвену боју, а мезокарп је танак, влакнаст и сазревањем постаје тврд. Ендокарп у облику танких белих опни дели локуле пуне семена. Због неједнаког раста оплодних листића, првобитно правилан распоред септи и локула бива поремећен, септе се криве, а локули бивају изобличени и неправилно распоређени. На зром плоду јасно се уочава и чашица (*calyx persistens*) која разраста, благо одрвени и остаје на плоду у виду крунице. Сочни, јестиви део балаусте дакле није пореклом од оплодних листића, већ од сочне семењаче (саркотеста).



Слика 296. Бобица представника фамилије тикава – пепо: а. бундева; б. диња (*Cucumis melo*)



Слика 297. Бобица нара – балауста



Слика 298. Збирни мешак магнолије

Збирни плодови

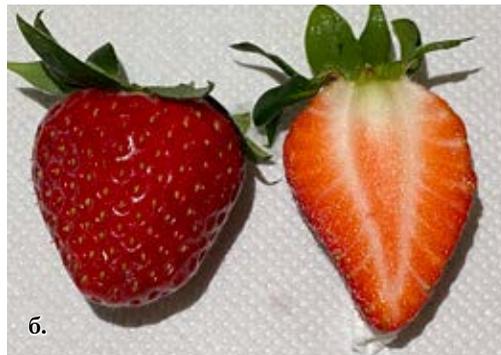
Збирни плодови настају од цвета са апокарпним плодником, тј. од већег броја појединачних оплодних листића. На овај начин образује се већи број посебних, монокарпних плодића који су повезани у једну целину. По сазревању се од матичне биљке одвајају заједно као један плод, најчешће сви плодићи заједно с цветном ложом. Овако образовани плодови могу бити различити: збирни мешак, збирна орашица, збирна коштуница.

Збирни мешак настаје од цвета који има вретенасто издужену цветну ложу, на којој се налази већи број спирално распоређених монокарпних плодника. Након сазревања семена сваки поједини мешак отвара се трбушним шавом. Овакав плод карактерис-

тичан је нпр. за магнолију (сл. 298).

Збирна орашица представља скуп бројних ситних монокарпних орашица повезаних разраслом, сочном цветном ложом, која је најчешће и јестива (сл. 299). Након сазревања сви плодићи заједно с цветном ложом опадају као целина. Срећу се на пример код представника рода ружа. Меснати део плода руже настаје од пехарасто удубљене цветне ложе која затвара бројне монокарпне орашице. Код плода јагоде бројне монокарпне орашице утиснуте су у разраслу, сочну цветну ложу. На овом плоду уочава се и заостала дупла чашица (*calyx duplex*).

Збирна коштуница представља скуп бројних ситних монокарпних коштуница на разраслој цветној ложи. Овај тип плода среће



Слика 299. Збирна орашица: а. шипак; б. јагода.

се на пример код представника рода *Rubus* (Rosaceae) (купине, малине *Rubus idaeus*). За разлику од купине, код малине се срасле коштуннице по сазревању одвајају од цветне ложе (сл. 300).

Полиантокарпни плодови

Полиантокарпни плодови настају из више цветова на једној осовини, односно из читаве цвасти. Међу ове плодове убрајају се плодови цвасти и срасли плодови.

Плодови цвасти настају из читаве цвасти (сл. 301). Врсте са оваквим плодовима су ређе заступљене, а најкарактеристичнији примери су плодови дуда, смокве (*Ficus carica*) и ананаса (*Ananas comosus*). Код дуда сочни део плода води порекло од листића перијанта женске цвасти (реса), док се у унутрашњости налазе појединачне орашице. Образовани појединачни плодићи тесно су приљубљени један уз други на осовини цвасти. Меснати део плода смокве настаје од осовине цвасти која је пехарасто удубљена, разрасла и сочна. Цветови су врло ситни и многобројни, смештени са унутрашње стране осовине цвасти. Сваки женски цвет образује синкарпну орашицу утиснуту у зид осовине. У изградњи плода ананаса централну позицију заузима месната осовина цвасти, а сочни део настаје срастањем већег броја појединачних плодића (бобица).



а.



б.

Слика 300. Збирна коштунница: а. купина; б. малина

Срастање перикарпа, најчешће два плода, код неких врста се јавља као редовна или честа појава. Могу да срастају две бобице (лат. *bibacca*) (нпр. орлови нокти и пасје грожђе, *Lonicera xylosteum*). Срастање плодова се повремено јавља и код парадајза, шљиве и других биљака (сл. 302).



Слика 302. Срасли плодови: а. срасле коштуннице (шљива); б. срасле бобице (пасје грожђе)

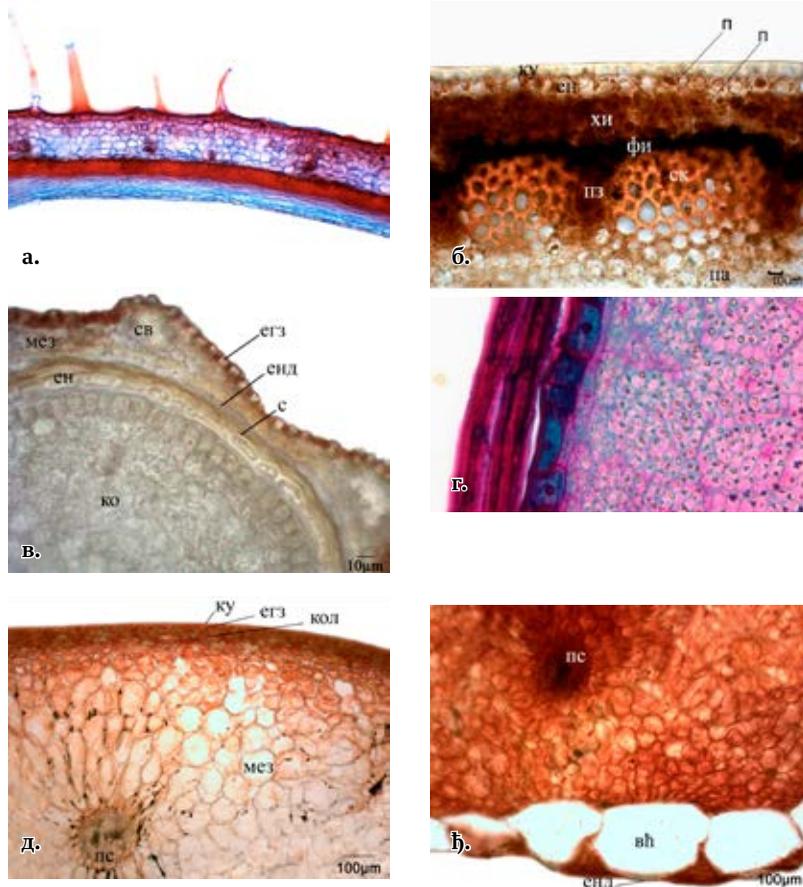
Слика 301. Плодови цвасти: а. дуд; б. смоква; в. ананас

Анатомска грађа перикарпа

Плодов омотач, перикарп, обично је знатно сложеније анатомске грађе у односу на анатомију зида плодника из ког настаје. Уобичајено је перикарп трослојан (егзокарп, мезокарп, ендокарп), међутим, границе између слојева нису увек јасно изражене, а слојеви код различитих типова плодова могу бити различито развијени. Генерално, у перикарпу сочних плодова доминирају паренхимске ћелије које обављају функцију магационирања хранљивих материја, а у поје-

диним случајевима и процес фотосинтезе. Ткивна организација перикарпа сушних плодова (пуцајућих и непуцајућих) веома је различита, али обично таква да су ћелијски зидови различито задебљали и углавном у грађи перикарпа доминирају ћелије склерификованих зидова (сл. 303).

Морфоанатомске карактеристике плодова генетски су контролисане због чега пружају таксономски корисне информације које су коришћене у класификацијама на различитим таксономским нивоима.



Слика 303. Грађа перикарпа на попречном пресеку различитих типова плодова: а. махуна (наут); б. ахенија (дивљи сунчокрет); в. ципсела (храпаводлакави оман, *Inula hirta*); г. крупа (кукуруз); д. и ђ. боџица (паприка); кутикула (ку), епидермис (еп), хиподермис (хи), ћелије с пигментом (фитомеланин) (фи), склерификован паренхим (ск), паренхим (па), паренхимски зраци (пз), пигмент (п), егзокарп (егз), мезокарп (мез), ендокарп (енд), семењача (с), ендосперм (енд), котиledon (ко), колелним (кол), склеренхимске врпце (св), провoдни снопић (пс), „везикуларне ћелије“ (вћ)

РАСПРОСТИРАЊЕ ПЛОВОА

Распростирање (дисперзија) биљака подразумева ширење јединке у простору у циљу повећања бројности и вероватноће опстанка дате врсте. Предмет распростирања у најопштијем смислу може се означити термином дисперзијска јединица или пропагула (лат. *propago, propagulum*). Спрам генетичке конституције, пропагуле могу бити идентичне јединки од које потичу (вегетативне пропагуле) или генетички јединствене (генеративне пропагуле). Распростирањем вегетативних пропагула (нпр. кртоле, луковице, бубили, делови биљке или целе биљке) долази до повећања бројности дате врсте, али не и до повећања генетичке разноврсности. Њихов настанак и ширење облик је бесполог размножавања, о чему је више речи било у посебном поглављу. Генеративне пропагуле (семена и плодови) резултат су процеса оплодње и генетички су јединствене. Њиховим распростирањем се, осим повећања бројности врсте у простору, постиже и повећање генетичке разноврсности, а самим тим и вероватноћа опстанка дате врсте. Даљи текст односи се примарно на распростирање генеративних пропагула.

Начин на који се распростирање одвија назива се дисперзијска стратегија биљке и може се одвијати различитим механизмима и посредницима. Како од прилагођености пропагуле датом посреднику зависи и успешност ширења и опстанак врсте, семена и плодови одликују се различитим адаптацијама које потпомажу њихово разношење. Често се и само на основу њихове морфолошке грађе може закључити начин њиховог распростирања. За ширење пропагула може постојати један посредник (монокорија, хапнокорија), или више различитих начина (дипнокорија – два

посредника, поликорија – више посредника). Спрампосредника који учествују у разношењу пропагула, могу се дефинисати два основна начина распростирања. Распростирање пропагула активним деловањем мајке биљке означава се термином *аутокорија*, док се распростирање пропагула посредством спољашњих фактора назива *алокорија*.

Аутокорија

Аутокорија (самораспростирање) представља тип распростирања у ком се разношење пропагула одвија активним деловањем мајке биљке у целини или неким њеним делом. У појединим случајевима ослобађање пропагула може бити подстакнуто факторима спољашње средине.

Бластокорија је облик самораспростирања у ком се ширење пропагула обавља растом биљке. Пропагуле су на овај начин просторно ограничене на радијус који изданак може досегнути, што није далеко (сл. 304). Најтипичнији пример бластокорије среће се на пример код кикирикија (*Arachis hypogaea*). Изданци који носе цветове након оплођења савијају се тако да делове цвета с плодником гурају у тло где се и формирају плодови. Појава сазревања плодова испод земље назива се геокарпија. Сличан начин расејавања, где се делови изданка који носе плодове савијају и врше самоусађивање у подлогу, уочен је и код других врста, на пример, пузајући ланилист (*Cymbalaria muralis*), подземна детелина (*Trifolium subterraneum*).

Балистокорија (балокорија) је облик самораспростирања у ком се ширење семена обавља наглим избацавањем из плода као резултат притиска сока у плоду и напона ткива. Семена се на овај начин активно избацују на већу или мању удаљеност од матичне биљке. Овакав начин ослобађања семена карактеристика је представника родова



Слика 304. Блостохорија – самораспростирање растом биљке: а. кикирики; б. пузајући ланилист; в. подземна детелина

Ecballium, *Geranium*, *Impatiens*, *Havea*, *Oxalis*, *Viola* и др. (сл. 305). Код дивљег краставца (*Ecballium elaterium*) се због специфичне грађе плода семена избацују таквом снагом да лете и по неколико метара даље од матичне биљке. Поједине ћелије плода имају велику моћ упијања воде јер садрже гликозид елатеринид, међутим, оне не могу бити потпуно засићене због задебљалих зидова слоја ћелија које се налазе у зиду плода. На овај начин се читав осмотски притисак преноси на зид плода, те је по сазревању и најмањи додир довољан да дође до одвајања плода од дршке и до експлозивног избацивања семена. Код представника рода *Geranium* плодник поседује продужетак у виду кљуна. Разлика у притиску ткива између унутрашњих и спољашњих слојева перикарпа доводи до одвајања његових делова и експлозивног избацивања појединачних плодића. Зрео плод врста рода *Impatiens* је вишесемена чаура којој је по сазревању и најмањи додир довољан да дође до пуцања и спиралног увијања делова перикарпа, што је праћено избацивањем семена. Упечатљив пример балистохорије су и вишесемене чауре динамитног дрвета, које приликом отварања плода и ослобађања семена произ-

воде интензиван звук налик на експлозију, а семена се ослобађају на удаљеност и до 100 m од матичне биљке. Сличан начин отварања плодова забележен је и код рицинуса.

Поједине биљке развијају пропагуле које започињу самостално расејавање тек након контакта с неким од спољашњих фактора (капи кише, ветар, животиње) (сл. 306). Код њих су дршке плодова углавном савитљиве и под утицајем спољашњих фактора лако мењају положај. Престанком деловања спољашњег фактора враћају се у првобитан положај и притом избацују семена или читаве плодове. Због сличности с катапултом или балистичком кривом, често се називају и група биљака с балистичким плодовима. По оваквом начину ослобађања пропагула нарочито су карактеристични представници фамилије уснатица. Код црњевца (*Prunella vulgaris*) плодови су смештени унутар трајне чашице која је постављена водоравно на осовини цвасти, а за ослобађање семена неопходна је стимулација у виду капи кише (хидробалисти). Деловањем кишних капи она се савија наниже, а потом се врло енергично враћа у првобитни положај и притом избацује плодиће и до 130 cm даље од



Слика 305. Балистохорија – самораспрострање активним избацавањем семена: а. дивљи краставац; б. округлолисна иглица (*Geranium rotundifolium*); в. недирак (*Impatiens* sp.); г. динамитно дрво (*Hura crepitans*); д. рицинус

матичне биљке. Поједине биљке започињу самостално расејавање након што подстакнуте ветром ослобађају своје пропагуле (анемобалисти). Пропагуле ових биљака немају посебне адаптације за распрострањавање ветром, осим што су малих димензија и мале масе. Обично се налазе у плодовима (углавном чауре) са еластичним дршкама чије померање узрокује ветар, доводећи до избацавања семена које даље бива ношено ваздушним струјама. Типични анемобалисти срећу се на пример међу представницима родова макова, звончића, пуцавца, орхидеја. Дисперзија плодова шумске чешљуге (*Dipsacus fullonum*) започиње тек након контакта са животињама (зообалисти). Абаксијална страна листова, дуж рахиса, и стабло ове врсте су с трњем. Сушењем,

листови се усправљају и трње излажу околини. Животиње у пролазу закаче трње и савију еластичну стабљичку која се потом нагло враћа у првобитан положај, а плодови бивају катапултирани.

Пропагуле појединих биљака поседују структурне адаптације којима реагују на одређен степен влажности. Периодична смена влажне и сушне фазе изазива увијање делова пропагуле (длаке, четине, бодље) што узрокује померање налик пузању, због чека су добиле и назив пузеће пропагуле. Овакве пропагуле прелазе мала растојања од матичне биљке и крећу се увек у једном правцу. Примарни циљ померања је самоукопавање, те се померањем пропагуле повећава успешност прихватања за подлогу



Слика 306. Биљке с балистичким плодовима: а. црњевац; б. сјајнолисни звончић (*Campanula persicifolia*); в. шумска чешљуга

и постављања у положај погодан за клијање. Хигроскопско кретање пропагула уочено је код представника родова *Erodium*, *Avena*, *Stipa*, *Aegilops* и др.

Алохорија

Алохорија представља чешћи облик распростирања у ком се разношење пропагула обавља посредством спољашњих фактора, абиотичких (ветар, вода, ватра) или биотичких (животиње, човек).

Анемохорија је распростирање пропагула посредством ветра. Најзаступљенија је код биљака које настајују области с јаким ветровима (обале мора, планине, степе, пустиње и др.). Анемохорне пропагуле лако се одвајају од матичне биљке, мале су масе и поседују адаптације које им успоравају пад. У складу са адаптацијама које поседују, пропагуле ношене ваздушним струјама могу летети или се котрљати по тлу.

Пропагуле специјализоване за летење веома су лаке и са структурним адаптацијама у виду длачица, крилатих или мехурастих израштаја, које им омогућавају

дужи лет. Длакави покривач на површини пропагуле повећава њену површину у односу на масу, и на тај начин обезбеђује дуже задржавање у ваздуху (сл. 307). Паперјасте додаци (папус) на плоду код појединих представника фамилије главочика пореклом су од редукованих чашичних листића (врсте родова *Inula*, *Taraxacum*, *Senecio*, *Tragopogon* и др.), код неких врста развијају се од жига или стубића тучка (нпр. врсте родова *Clematis*, *Pulsatilla*), као и на површини семена (врсте родова *Salix*, *Populus*, *Asclepias*, *Tamarix*, *Gossypium* и др.).

Пропагуле веће масе формирају крилате израштаје. Образују се често код врста с високим стаблима и код лијана. Овакви израштаји им обезбеђују једрење ваздухом и дужу изложеност ваздушним струјама, а попут елисе хеликоптера често узрокују ротацију пропагуле око средишње осе (сл. 308). Израштаји пропагула, симетрично или асиметрично окриљених, могу бити различитог порекла, од семењаче (јавански крас-тавац, *Alsomitra macrocarpa*), карпела (јавор, брест, бреза, јасен, лириодендрон), листића



Слика 307. Анемохорне пропагуле са адаптацијама у виду длачица: а. *Senecio consanguineus*; б. павит; в. канадска топола (*Populus x canadensis*)

инволукрума (граб) или брактеја (липа).

Мехурасти израштаји на пропагулама формирају ваздухом испуњен простор, чиме се успорава њихово падање (сл. 309). Овакве пропагуле бивају ношене ветром, а често распрострањање могу наставити котрљањем. Мехурасте структуре имају различито порекло (од карпела, чашичних листића и

др.), а најтипичнији примери срећу се код представника родова *Cardiospermum*, *Colutea*, *Koelreuteria*, *Physalis*, *Physocarpus*.

Пропагуле које се ношене ветром успешно котрљају по тлу (котрљани) заступљене су код врста отворених степских, пустињских и слатинских подручја, тј. на стаништима на којима су преперекe котрљању



Слика 308. Анемохорне пропагуле са адаптацијама у виду крилатих израштаја. Симетрично окриљене пропагуле: а. јавански краставац; б. брест; в. граб. Асиметрично окриљене пропагуле: г. јасен; д. лириодендрон



Слика 309. Анемохорне пропагуле са адаптацијама у виду мехурастих израштаја: а. балоновац велики (*Cardiospermum grandiflorum*); б. пуцалина; в. златно кишно дрво (*Koelreuteria* sp.); г. љоскавац

мале. Ветар може да разноси цео надземни део биљке који котрљајући се отпушта плодове или семена дуж путање кретања. Такве биљке имају форму лопте, сазревањем се суше и лако искорењују, котрљајући се, ношене ветром, расејавају семена (нпр. ветровал *Eryngium campestre*, слатинска боквица *Plantago cretica*, солњача *Salsola kali*) (сл. 310). Котрљајућа пропагула може бити и цвет (нпр. *Spinifex sericeus*), плод (код већег броја врста луцерки) или семе (нпр. балучка, *Pancratium maritimum*).

Хидрохорија представља распростирање пропагула посредством воде. Најзаступљенија је код водених биљака, али у одређеним условима, и код копнених биљака хидрохорија је присутна као облик преноса пропагула. Киша у облику јаких пљускова може да носи семена и плодове на велике удаљености, док повећани водостаји река испирају обално подручје и такође преносе пропагуле. Хидрохорне пропагуле поседују адаптације које им омогућавају плутање. Суве су и непропустљиве за воду захваљујући посебним структурама или хидрофобним слојевима на површини, богато су снабдевене аеренхимом или поседују липидни садржај.

Плодови и семена појединих водених биљака (нпр. локвањи, шашеви *Carex* sp.) снабдевана су структурама испуњеним ваздухом које им омогућавају плутање (сл. 311). Карактеристичан пример је и цвет лотоса (*Nelumbo* sp.) код ког гинецеум сазревањем постаје дрвенаст и сунђерасте текстуре, а у бројним удубљењима носи појединачне плодове. Након одвајања од матичне биљке он плута окренут наопачке, а плодови се постепено ослобађају и након извесног времена семена доспевају на дно где у муљу клијају. Леп пример је и коштуница кокосовог ораха, која се, иако спада међу најкрупније плодове, успешно расејава плутањем. Кокосов орах има гладак, хидрофобан егзокарп који плоду обезбеђује хидроизолацију, а мезокарп је сув и влакнаст, с доста интерцелулара испуњених ваздухом, те обезбеђује вишемесечно плутање.

Пирохорија представља распростирање пропагула посредством високих температура узрокованих пожаром. Оваква семена срећу се међу представницима фамилије *Protaeaceae*, а типичан пример су врсте рода *Banksia* (сл. 312). Ове врсте настањују сушна станишта аустралијског континента и



Слика 310. Анемохорне пропагуле специјализоване за котрљање по тлу код солчаке: а. вегетативна зрелост; б. након репродуктивне зрелости

често су изложене периодичним пожарима. Плод (збирни мешак) је задебљао и одрвенео, а семена су заштићена смолом. На високим температурама смола се топи и појединачни плодови се отварају, а семена се ослобађају на тло обogaћено минералним материјама тек након успостављања повољних услова за клијање (хлађење тла, киша).

Зоохорија представља распрострањање пропагула посредством животиња. Спрам начина на који животиње учествују у расејавању, дефинисана су три облика зоохорије – ендозоохорија, епизоохорија, синзоохорија.

Ендозоохорија је облик распрострањања у ком животиње конзумирају семена и плодове, преносе их у свом дигестивном систему и ослобађају на другом месту. Овакав

начин распрострањања својствен је углавном биљкама са сочним плодовима, а преносиоци су најчешће сисари (мамалохорија) и птице (орнитохорија).

Биљке чије је распрострањање пропагула ендозооично, морају обезбедити довољну заштиту својих пропагула како би одржале вијабилност и након проласка кроз дигестивни систем животиње. Истовремено, оне морају бити довољно атрактивне како би их животиње лако уочиле и конзумирале. Конзумирањем пропагула, животиње могу довести до њеног механичког или хемијског оштећења и губитка клијавости. Осигуравање преживљавања и вијабилности пропагула у процесу варења обезбеђује се тврдим, лигнификованим структурама које штите семена, нпр. семењача код плода бо-



Слика 311. Хидрохорне пропагуле: а. шаш (*Carex vesicaria*); б. лотос; в. кокос



Слика 312. Пирохорна пропагула банксије (*Banksia* sp)

бица или ендокарп код плода коштунца. Друга стратегија биљака у овом случају јесте обезбеђивање довољног броја пропагула које ће након проласка кроз дигестивни систем животиње одржати клијавост. Такође, показало се и да је временски период задржавања пропагула у дигестивном систему појединих животиња веома кратак, те је негативан утицај процеса варења на пропагуле минималан.

Ендозоишно распростирање у најопштијем смислу може се реализовати тако што животиње конзумирају неспецијализовану биомасу биљке заједно с пропагулама, или пак биљке развијају пропагуле које својим изгледом и мирисом привлаче преносиоце који их конзумирају. Сочно и хранљиво ткиво перикарпа плода често је главни облик привлачења животиња (различити типови бобица и коштунца), али се и на семенима развијају хранљиви додаци који доприносе визуелној атрактивности пропагула (сл. 313). Код појединих голосеменица спољашњи слојеви семењаче диференцирају се у обојену и сочну саркотесту (гинко, цикас). Представници родова *Taxus* и *Euonymus* на површини семена развијају сочан, интензивно обојен арилус. Код рода *Ephedra* визуелни учинак наглашен је сочним и обојеним брактејама, док семењача има заштитну улогу.

Визуелна уочљивост пропагула стратегија је за примамљивање птица, које имају изузетан вид и овакве пропагуле лако уочавају. Често су ове пропагуле заштићене на тај начин што су у почетним фазама развоја слабо уочљиве, али сазревањем постају упадљиве, интензивно обојене. Доминантан облик привлачења за сисаре, који имају врло развијено чуло мириса, биљке обезбеђују мирисом који привлачи одговарајуће преносиоце и усмерава њихово кретање. Плодови које они конзумирају често су слабо обојени, али су врло мирисни, а паралелно с њиховом зрелошћу и спремношћу за дисперзијом, појачава се и интензитет мириса.

Епизоохорија је облик распростирања у ком животиње ненамерно преносе пропагуле на површини свог тела. Најчешћи преносиоци пропагула у овом случају су сисари и птице.



Слика 313. Адаптације пропагула на ендозоишно начин распростирања: а. курика (*Euonymus europaeus*); б. женска ефедра (*Ephedra foetifera*)

Уобичајен начин епизоичног расејавања среће се код многих водених и мочварних биљака (сочивица, водена куга и др.), чије се пропагуле посредством блата и муља прилепе за тело птица. Ове птице често врло дугим миграторним путевима стижу до другог мочварног подручја где се пропагуле испирају с тела птице на ново станиште.

Семена и плодови појединих биљака поседују структурне адаптације које им олакшавају прихватање за тело животиња. Трнолики и кукасти израштаји, као и лепљиве структуре на површини пропагула представљају адаптације на епизоохорију (сл. 314). Порекло израштаја може бити различито, од стубића тучка (нпр. зечја стопа, *Geum* sp.), перикарпа плода (нпр. шаргарепа), чашичних листића (нпр. двозуб, *Bidens* sp.), инволукрума (нпр. чичак, *Arctium* sp.) и др. Пропагуле појединих биљних вр-

ста у контакту с водом постају лепљиве, те се за тело животиња прилепљују и успешно распростиру (нпр. мака или *Lepidium* sp.).

Синзоохорија је облик распрострања у ком животиње прикупљају пропагуле на месту њиховог настанка и преносе их на друго место где ће их конзумирати. Успешно расејавање остварује се ако животиња не може све складиштено да конзумира или не нађе све скривене пропагуле, те претекле и заборављене пропагуле клијају и обнављају популацију.

Синзоичне пропагуле садрже материје слабо подложне разлагању и труљењу, мале количине воде, заштићене су и од њеног продирања, те могу трајати дужи временски период (орашице храста, леске, букве, семе ораха и др.). Биљке које се користе овим видом дисперзије јесу представници родова *Juglans*, *Quercus*, *Castanea*, *Fagus*,



Слика 314. Адаптације пропагула на епизоичан начин распрострања: а. зечја стопа (*Geum urbanum*); б. дивља шаргарепа; в. обични двозуб (*Bidens tripartita*); г. чичак (*Arctium minus*); д. виргинска ребруља (*Lepidium virginicum*)

Corylus, *Aesculus*, *Pinus* итд., а најпознатији преносиоци који су склони скупљању семена и плодова јесу поједини сисари (веверице, текунице, пољски мишеви) и птице (врана, креја). Мрави такође складиште пропагуле и доприносе њиховом расејавању (мирмекохорија). Често су ове пропагуле снабдевене посебним структурама богатим липидима и беланчевинама (елајзоми) које су мравима примамљива храна. Део пропагула се испусти током преноса, део успешно пренесу до циља, али у оба случаја спроведу успешну дисперзију пропагула.

Антропохорија представља распростирање пропагула посредством човека. Због специфичне биолошке, социолошке и културне еволуције човека, пропагуле се на овај начин преносе знатно већом брзином и на већу удаљеност од било ког другог облика преноса.

Намерно преношење биљака из једног подручја на друго, где оне претходно нису постојале, дешава се још од постанка човека и није повезано с дисперзијском стратегијом биљке. Током људских миграција, бројне биљне врсте су пренете на нова подручја у циљу коришћења и гајења (јестиве, лековите, зачинске, украсне и крмне биљке). Тако су, примера ради, открићем Америке бројне значајне, гајене биљке пренете у Европу (кукуруз, сунцокрет, кромпир, парадајз, паприка и др.). Такође, у Америку су интродуковане до тада непознате биљне врсте, као што су купус, лук, шаргарепа и др. У новије време пренос биљних врста знатно је убрзан и олакшан развојем различитих врста транспорта.

Процеси преноса гајених врста често су праћени и ненамерним преносом других биљних врста. Недовољно чист семенски материјал често је извор коровских врста на новом подручју, а није занемарљив пренос

и посредством транспортних возила које човек користи. Ненамеран пренос биљних врста дешава се и изградњом инфраструктуре (тунели, канали...), чиме се образују нови миграторни путеви за пренос биљних врста са једног на друго подручје. Хомолого епизоохорији, човек ненамерно учествује и у преносу пропагула које се закаче за његову одећу, косу или кожу.

РАЗМНОЖАВАЊЕ СКРИВЕНОСЕМЕНИЦА

**БЕСПОЛНО РАЗМНОЖАВАЊЕ
ПОЛНО РАЗМНОЖАВАЊЕ**

Размножавање је једно од основних својстава живих бића и подразумева појаву остављања потомства у циљу продужетка (одржавања) врсте. Током дугог процеса еволуције биљних врста мењали су се и усавршавали начини размножавања. Сви ти различити начини који обезбеђују продужетак врсте могу се груписати у два основна типа, бесполно и полно.

БЕСПОЛНО (ВЕГЕТАТИВНО) РАЗМНОЖАВАЊЕ

Бесполно размножавање код биљака окарактерисано је тиме да нова јединка настаје директно од материнске биљке, из њених ћелија, ткива или органа. Потомство настаје без контакта једне биљке с другом, односно без спајања ћелије једне с ћелијом друге биљке. Јасно је да при таквом начину стварања потомства новонастале јединке имају потпуно исту генетичку структуру као материнска биљка. Не долази до рекомбиновања генетичког материјала с другом јединком, дакле нема стварања генетички разноврсног потомства као што је то случај код полног размножавања, што представља озбиљну ману овог типа размножавања. Самим тим нове јединке немају потенцијал да развију другачије начине адаптације на услове животне средине, на њих се преносе и све штетне мутације родитељске биљке, као и осетљивост на болести и дејство фактора спољашње средине. Иако еволуција фаворизује генетичку разноврсност потомства, и могућност бесполног начина размножавања има великих предности. Без обзира на то што су новонастале јединке генетички истоветне, њиховим формирањем биљка ипак оставља потомство. То је веома важно, нарочито у ситуацијама када биљка није у прилици да се размножава полным путем (неповољни еколошки услови, одсуство опрашивача, онемогућено цветање

и плодоношење и слично). Истовремено, на овај начин се биљка шири у простору и опстаје на станишту. Овај тип размножавања је веома чест и у природним условима се јавља углавном код вишегодишњих биљака. Биљке се бесполним путем брже размножавају него полным, брже се добија зрела јединка, а од једне материнске биљке могуће је добити велики број нових јединки.

Вегетативно размножавање односи се на настанак нове јединке из вегетативних органа материнске биљке. Заснива се на способности биљке за регенерацију, која подразумева могућност опоравка, поновно израстање (регенерисање) органа или њихових оштећених делова. На пример, неке су биљке након оштећења вршне вегетативне купе или чак након одсецања целе биљке (кошење траве, пањеви код дрвенастих врста) способне да формирају адвентивне пупољке, из којих се могу изнова створити вегетативни органи (стабло и листови) (сл. 315).

Код неких типова вегетативног размножавања нова јединка је у почетку везана за материнску биљку и на њој се развија, а касније се одваја и наставља да живи самостално. Овакав вид размножавања дешава се спонтано, природним путем (природно вегетативно размножавање) или деловањем човека (вештачко вегетативно размножавање). Ова подела је само условна, јер човек може да искористи и модификује све начине природног вегетативног размножавања и прилагоди их својим потребама, нарочито код гајених биљака. Методе вегетативног размножавања се широко примењују у пољопривреди и хортикултури за размножавање економски значајних биљака, при чему се врши умножавање јединки које носе пожељне особине (у смислу морфологије биљке, количине и квалитета приноса, отпорности биљке и сл.). Важно је напоменути да и многе коровске вр-



Слика 315. Развиће новог изданка из адвентивног пупољка на одсеченом стаблу

сте имају изузетно изражену способност вегетативне пропагације, због чега их је тешко одстранити из усева.

Практично сви вегетативни биљни органи могу учествовати у вегетативном размножавању на неки начин – корен, стабло, листови, а нарочито метаморфозе изданка. Поред тога, за вегетативно размножавање служе и посебне репродуктивне структуре, као што су булбили.

Природно вегетативно размножавање

Најједноставнији начин вегетативног размножавања је одвајањем делова биљног тела. Одвајати се могу, примера ради, делови изданка, стабла или делови бокора материнске биљке, из којих се развијају нове индивидуе. Ова особина је условила брзу пропагацију многих врста на њиховом станишту, чак и под неповољним условима.

Код скривеносеменица вегетативно размножавање се најчешће дешава помоћу метаморфозираних вегетативних органа, који, поред осталих функција за које су специјално морфолошки и анатомски прилагођени (најчешће је то складиштење хранљивих материја), имају и способност стварања нових

јединки. Ова способност се, између осталог, заснива на могућности стварања секундарних меристемских ткива, регенерацији биљних органа, као и на способности формирања адвентивних коренова. Метаморфозирани органи који служе за вегетативно размножавање су ризоми, столони, стаблове кртоле, луковице и коренске кртоле. Уз њих, размножавање се врши и стабловим и лисним резницама, као и адвентивним пупољцима који могу да се развијају на вегетативним органима. Једна биљка може имати више органа и начина за вегетативно размножавање.

Ризоми служе за резервисање хранљивих материја и за вегетативно размножавање вишегодишњих биљака (сл. 191). Захваљујући ризомима, који се налазе под земљом, ове биљке опстају више година, али и постижу знатну експанзију у простору. Помоћу њих биљка преживљава неповољне услове, а имају и функцију причвршћивања за подлогу и укоречавања путем адвентивних коренова који се на њима развијају. Код моноподијалних ризома се на сваком нодусу формирају надземни изданак и адвентивни коренови. Раздвајањем нодуса, услед пресецања или труљења интернодија, настају одвојене, самосталне биљке. Код симподијалних ризома сваке године из бочног пупољка ризома развија се један надземни изданак и адвентивни коренови. Ризоми расту брзо, самим тим и стварање нових јединки код биљка које их имају догађа се брзо, те оне инвазивно освајају нове просторе и лако на њима преузимају доминацију. Годишње ризоми могу порастати неколико центиметара, али и метара, што чини да су новонастале биљке често на знатним удаљеностима од материнске биљке. Коровске врсте, као што су сирак (*Sorghum* sp.), паламида (*Cirsium* sp.), зубача, имају веома дугачке ризоми који производе велики број нових јединки и тешко

их је уклонити из усева. Ризоми имају веома важну улогу у размножавању папрати и трава. Биљке с ризомима се наменски сеју на растреситим теренима, те се користе за везивање и учвршћивање тла и спречавање ерозије. Код хортикултурних биљака (перуника) ризоми се користе за добијање клонова материнске биљке која поседује жељену комбинацију особина. Овакве биљке чешће се, нарочито деловањем човека, умножавају ризомима него семеном.

Столони, на веома сличан начин као моноподијални ризоми, служе за вегетативно размножавање. Они се налазе на површини земље или плитко у земљишту (сл. 193). С нодуса полазе надземни фотофилни изданци и адвентивни коренови. Прекидањем или труљењем интернодија, јединке суседних нодуса се раздвајају и постају самосталне. Столонима се, на пример, размножавају јагоде, градећи скупину клонова истог порекла. Вештачким путем се столони, као и ризоми, могу сећи, а нове јединке раздвајати и садити по избору. Биљке могу истовремено имати и столоне и ризоми. Код неких биљних врста на столонима се стварају луковице, а раст столона може да се заврши и формирањем кртоле, што је случај код кромпира.

Подземне стаблосе кртоле поред резервисања знатне количине хранљивих материја, имају важну улогу у вегетативном размножавању (сл. 194). Пупољци који се развијају у пазуху закржљалих љуспастих листића дају нови надземни изданак који избија изнад површине земље. Младе биљке се у почетку развијају на рачун резервних материја кртоле, а затим развијају адвентивне коренове. Сазревањем надземног изданка постају фотосинтетички активне и започињу самосталан живот. Кртоле се тада смежуравају и пропадају, а на врховима столона формирају се нове. Вештачким путем нове биљке се

могу добити тако што се кртола материнске биљке исече, и сваки део који садржи окце се засади у земљу. Из њих ће настати нове јединке и управо се на овај начин умножава и расађује кромпир.

Од кртола које су пореклом од стабла треба разликовати *коренске кртоле* (сл. 112). Иако су морфолошки веома сличне стабловим кртолама, разликују се по начину постанка. Порекло воде од бочних и адвентивних коренова, настају њиховим задебљавањем, и такође, сем улоге складиштења, имају улогу у вегетативном размножавању. У себи носе пупољке из којих се могу развити нове јединке. Одвајањем коренских кртола од материнске биљке из сваке од њих, из пупољка, настају нови надземни изданци. Срећу се, на пример, код батата и георгине.

Луковице представљају метаморфозирани изданак који сем функције складиштења материја, имају значај у вегетативном размножавању (сл. 196). Биљци служе и за преживљавање неповољних услова, а како развијају адвентивне коренове, имају делимично и функцију корена. Размножавање луковицама је нарочито присутно код монокотила (лукови, лала). Луковице црног лука, након одумирања надземног дела биљке, презимљују у земљишту и из њих се, из пупољка, у пролеће развија нова јединка. Она се у почетку, док не почне да врши фотосинтезу, развија на рачун хранљивих материја усклађених у луковици.

Надземне луковице (булбиле) су посебан тип луковица које се развијају на фотофилном изданку и у региону цвасти (сл. 316). Због функције у вегетативном размножавању називају се и расплодним пупољцима. Формирају се на стаблу метаморфозом бочних или цветних пупољака, који се налазе у пазуху листова. Када падну на земљу, из њих се развијају



Слика 316. Вегетативно размножавање: а. надземна луковица у региону цваста (бели лук); б. надземна луковица у пазуху листа (љиљан); в. турион (мешница)

нове младе биљке, које се укоренењују новоформираним адвентивним кореновима. Срећу се, на пример, код породице лукова. Ове структуре су врло специфичне, те су по њима и назване биљке које их имају (наранџасти љиљан *Lilium bulbifera*, брадавичњак *Cardamine bulbifera*). Одвајање и планско сађење булбила врши и човек, када су у питању гајене врсте биљака, као што је љиљан.

Неке водене биљке стварају органе сличне луковицама, *турионе* или *хибернакуле*. Они служе за преживљавање у неповољним условима (зима, суша), складиште органске материје, али се и из њих могу развијати нове јединке. Када су пуни резервних материја, обично током зиме, туриони падају

на дно, док у пролеће, када су лакши јер су резервне материје потрошене, испливавају на површину воде. Тада се из њих развијају нове јединке, које прекидају везу с материнском биљком.

Листови такође могу да учествују у природном вегетативном размножавању. На листовима неких биљака се могу формирати адвентивни пупољци (сл. 317). Настају на ободу листа и из њих израстају нове биљке на материнској биљци. Њиховим откидањем, уколико се нађу на одговарајућој подлози, нове биљке се укоренењују помоћу адвентивних коренова и осамостаљују.

Коренови вегетативним путем дају нове јединке, како смо већ напоменули, преко коренских кртола, али и адвентивним пупољцима који могу да се развијају на корену. Пупољци корена могу да се формирају ендогено, од перицикла, или у кори корена. Из њих израста надземни изданак, односно постаје нова биљка која је и даље преко корена повезана с материнском биљком. Одвајањем ове везе нова клонска јединка се осамостаљује. Развој адвентивних пупољака на корену може бити инициран пропадањем или одсецањем надземног дела биљке, што се нарочито дешава код дрвенастих биљака.



Слика 317. Вегетативно размножавање помоћу адвентивних пупољака на листовима каланхоја (*Kalanchoe schizophylla*)

Вештачко вегетативно размножавање

Вештачко вегетативно размножавање подразумева активности и методе које врши човек у циљу размножавања биљака вегетативним путем. Међутим, као што смо већ напоменули, човек може да примењује и модификује и начине природног вегетативног размножавања. То најчешће чини на гајеним пољопривредним и хортикултурним врстама биљака ради остваривања додатне користи и добијања фаворизованог потомства од одабране квалитетне материнске биљке. Човек интервенише и када гајене биљке не производе довољно семена жељеног квалитета или количине, или када је потребно убрзати процес добијања нових јединки. Стога смо у овом поглављу издвојили само оне начине вегетативног размножавања који се без деловања човека у природи не дешавају.

Дељење бокора је најједноставнији облик вештачког вегетативног размножавања. Код вишегодишњих биљака чија је форма стабла жбунаста или полужбунаста, као и код зељастих биљака које образују више изданак (бокора) хабитус је у виду „бокора“, те се групе изданак које имају своје коренове системе могу раздвојити. Управо то раздвајање делова бокора је суштина овог начина размножавања, при чему се добија више раздвојених јединки од једне материнске биљке. Ове врсте имају ризоме или столоне, из којих настају нове јединке, па се раздвајање бокора може вршити и њиховим пресецањем. Раздвајањем бокора истовремено се врши и раздвајање делова кореновог система, тако да новонастале јединке могу одмах наставити самостално да функционишу. Оне ће се даље наставити гранати из бочних пупољака, или ће даље развијати нове ризоме и столоне, и поново стварати бокоре.

Примери биљака које је могуће на овај начин умножити су лаванда и жалфија.

Положнице се праве од бочних грана вишегодишњих биљака, обично жбунова или полужбунова. Њихове бочне гране се савијају до земље, а затим њоме и затрпавају, али тако да вршни део остане непокривен земљом. На делу бочне гране који остаје испод земље долази до развијања адвентивних коренова (ожиљавање). Нова јединка је везана за материнску биљку, те се након формирања коренова врши пресецање затрпаног дела изданка и њено вештачко одвајање. Из вршног дела положнице, који није био под земљом, наставља да се развија надземни изданак. Ова метода се једноставно изводи и заснива се на сличном принципу као и метода размножавања резницама. Често се примењује код размножавања винове лозе и леске. Некада се може десити и природним путем, када се гране из неког разлога савију, додирују земљу и бивају затрпане (нпр. приликом временске непогоде), па дође до стварања адвентивних коренова.

Резнице представљају одсечене делове вегетативних биљних органа материнске биљке, из којих се добијају нове јединке (сл. 318). Размножавање из резница заснива се на способности регенерације биљних органа. Резнице се могу правити од стабла (што је најчешћи случај), листова или корена (сл. 319). Да би регенерација биљака из резница била успешна, оне морају бити узете на исправан начин, што захтева знање и искуство у раду.

Резнице стабла се праве од младих грана на којима се налазе пупољци, или чак и листови. Место резања, одабир гране, дужина резнице, као и време узимања резнице веома утичу на успешност ожиљавања. Резнице се постављају у одговарајући супстрат



Слика 318. Вегетативно размножавање помоћу стаблових резница: а. ожиљавање стаблових резница; б. ожиљавање резница бреста у вештачким условима у комерцијалне сврхе

који се на посебан начин припрема. Супстрат може бити земља или песак адекватне влажности, или водени раствор. У супстрат могу да се додају и различити стимулатори раста и биљни хормони. Често се, уколико се ради за професионалне и комерцијалне потребе, ожиљавање резница врши у стакленицима, у којима се подешавају и остали услови (влажност ваздуха, температура, осветљеност и сл.). Из доњих делова резнице се у супстрату развијају адвентивни коренови захваљујући способности дедиференцијације ћелија резнице и стварању секундарног меристемског ткива. Из горњих делова резнице се развија

надземни део биљке из постојећих пупољака (уколико их има на резници) или из адвентивних попуљака који се накнадно формирају. Резнице стабла увек развијају коренове из морфолошки доњег дела, а надземне изданке из морфолошки горњег дела резнице, што је особина која се назива *поларност*. Чак и ако би се резница обратила поставила, врхом наниже, опет би се нови органи формирали на истим половима. Сматра се да је ова појава условљена распоредом материја које утичу на раст биљке. Експерименталним путем, применом хормона раста, може се вештачки стимулирати и обрнут раст, при



Слика 319. Вегетативно размножавање помоћу резница: а. лисних резница афричке љубичице; б. стаблових резница босиљка

чему се на вршној страни добијају коренови. Резницама стабла се најчешће врши размножавање воћарских култура, винове лозе, хортикултурних биљака, а метода се примењује и у шумарству.

Коренске резнице се праве одсецањем одређених делова корена, који се затим постављају у супстрат, најчешће у земљу одговарајуће влажности. Из њих се такође развијају адвентивни коренови, али и адвентивни пупољци који ће дати надземне изданке. Коренским резницама се умножавају многе воћарске културе (јабука, шљива, малине, купине), врсте које се слабије умножавају стабловим резницама. Способност образовања нових индивидуа из листа има мали број врста, јер се на њему тешко развијају адвентивни коренови и пупољци. Лисне резнице се праве одсецањем листа у региону лисне дршке и њеним постављањем у супстрат одговарајуће влажности или у водени раствор. Уколико лист нема лисну дршку, одсецање се врши у доњем делу листа. Супстрат може садржати и стимулаторе раста и биљне хормоне. На делу листа који се налази у супстрату иницира се стварање адвентивних коренова. Формирање надземног дела биљке из лисних резница је теже. Размножавање лисним резницама се показало успешним углавном код оних које имају чвршће листове, какве су неке хортикултурне врсте (сансеверија, бегонија, љубичица). Код дрвенастих биљних врста се не примењује.

Калемљење је поступак вештачког вегетивног размножавања који је у најширој употреби у воћарству и виноградарству. Ова техника, да би била успешно изведена, захтева изузетну вештину и обученост калемара. Поступак калемљења је специфичан, јер се њиме врши спајање вегетативних делова две јединке вештачким путем. То су пажљиво одабране јединке, које носе особине пожељ-

не са становишта потреба узгоја биљака. Од једне биљке коју желимо да умножимо одсеца се део изданка с пупољцима, и он се назива племка (калем или епобионт). За племку се бирају јединке које дају добар принос, имају пожељну морфологију надземног дела, пожељну бујност, имају високу отпорност на болести, стрес или друге позитивне особине. Он се спаја, накалеми на доњи део, подлогу (хипобионт) који је пореклом од друге биљке. За подлогу се бирају биљке које имају квалитетан коренов систем, пре свега отпоран на болести и стресне услове средине. За подлогу могу послужити и неке дивље врсте, које су знатно отпорније од гајених на услове спољашње средине. Оваквим поступком размножавања добија се нова биљка, химера, која носи пожељне особине оба родитеља.

Међутим, спајање вегетативних делова различитих јединки се не дешава увек једноставно. Да би поступак калемљења био успешан, потребно је да се задовољи низ захтева. Калемљење се може вршити и између јединки које припадају различитим врстама, али је успешније између јединки које су сродније. Биљке морају бити здраве, проверених и познатих особина како би се тачно унапред знало какви резултати се могу очекивати. Племка и подлога треба међусобно да се споје и срасту стаблима, а новонастала биљка треба да даље настави нормалан раст. Стога је веома важно да се приликом калемљења, спајања стабала, постигне што потпуније спајање камбијалних прстенова племке и подлоге. На тај начин ће се десити и квалитетно спајање проводног ткива и успоставити континуитет у провођењу материја између две јединке. Сем тога, камбијални прстен ће моћи да настави с деобама и продуковањем новог проводног ткива, што ће довести до срастања стабала. На месту срастања ствара се калус (секундарни,

регенерациони меристем), чија активност и продукција нових ткива доводи до зарастања спојног места. Спојно место се након калемљења мора заштитити да би срастање било што ефикасније (сл. 320).

Постоји неколико техника калемљења, које се разликују по начину спајања вегетативних делова јединки. Копулирање је тип калемљења који се примењује кад су границице племке и подлоге приближно једнаке дебљине (сл. 321). Обе границице се укосо засецају и приљубљују једна уз другу, а затим премазују калемарским воском и чврсто увезују. Важно је постићи што боље преклапање камбијалних прстенова.

Калемљење у процеп подразумева да се на стаблу подлоге направи усек у који се границица племке поставља попут клина. Племка се засеца тако да се величином и обликом уклапа у процеп стабла подлоге (сл. 322). Опет, води се рачуна о поклапању камбијалних прстенова. Овај начин калемљења се примењује и када је стабло подлоге знатно дебље од стабла племке.

Окулирање је начин калемљења код кога се у кори подлоге направи усек у који се ставља пупољак племке (окце) (сл. 323).

За калемљење се обично користе мирујући пупољци. Приликом њиховог одсецања, одсеца се и део коре племке како се пупољак не би оштетио и како би повезивање с подлогом било што успешније. Спој две биљке се увезе и причврсти. Из пупољка ће се развити изданак племке, након чега се остатак изданка који је пореклом од подлоге одсеца. Овај начин калемљења се веома често примењује у воћарству. Аблактирање или калемљење на додир је бочно спајање стабла племке и подлоге. Врши се тако што се с делова стабала који се спајају одстриани кора, стабла се приљубе и чврсто увезу, након чега долази до њиховог срастања. Када новонастали део настави раст, одсецају се гране које припадају подлози.

Корист од калемљења је вишеструка, јер су новонастале биљке измењене у складу с потребама узгајивача. Калемљењем се могу добити биљке које раније и више цветају, више плоносе или чији плодови раније сазревају. Стварају се биљке које су отпорније на неке услове спољашње средине или болести. Спајањем подлоге која има отпоран коренов систем, али слабо плоноси, с племком која има осетљив коренов систем али квалитетан и отпоран надземни изданак,



Слика 320. Заштита спојног места калемљења: а. увезивање и премазивање калемарским воском; б. покривање најлоном; в. квалитетно срасло спојно место



Слика 321. Вегетативно размножавање калемљењем – копулирање



Слика 322. Вегетативно размножавање калемљењем – у процеп

добија се квалитетнија нова индивидуа.

Култура ткива је метода добијања нових јединки од материнске биљке у лабораторијским, строго контролисаним условима (сл. 324). Делови биљног ткива неког вегетативног органа (најбоље групе меристемских или паренхимских ћелија) узимају се с материнске биљке и постављају на хранљиве подлоге одређене влажности. У подлоге се додају хормони раста (ауксин) и различите хранљиве материје како би се стимулисала ћелијска деоба. Цео процес се врши у стерилним условима. Ћелије под строго контролисаним условима почињу интензивно да се деле и ствара се ткиво калус. Диференцијацијом ћелија калуса стварају се ткива и ор-



Слика 323. Вегетативно размножавање калемљењем – окулирање *Rosa* sp.



Слика 324. Вештачко вегетативно размножавање – култура ткива

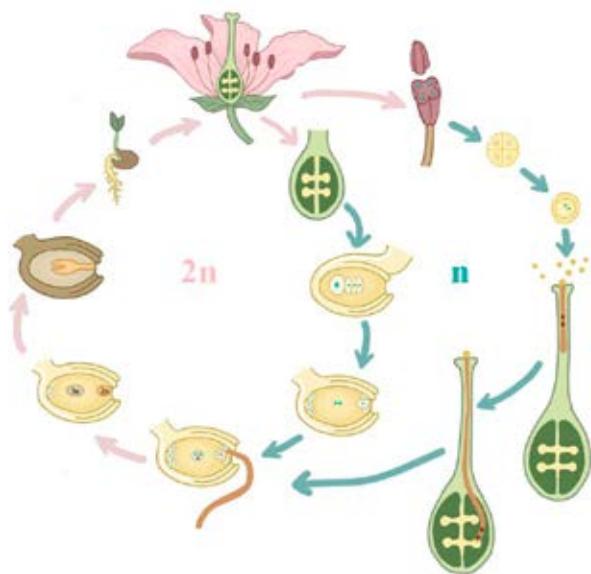
гани нових јединки, односно настају нове биљке. На овај начин може се добити изузетно велик број клонских биљака, које су генетички истоветне материнској биљци. Зато се за умножавање бирају квалитетне полазне јединке, с пожељним карактеристикама. Међутим, ово је веома сложена метода, која захтева високу стручност, опремљену лабораторију, скупу опрему, стерилне услове, прецизност у раду. Такође, метода није једнако успешна код свих биљних врста. Културом ткива се узгајају биљке за потребе научноистраживачког рада, за вршење различитих типова експеримената на биљкама. Примењује се и за вегетативно размножавање пољопривредних и хортикултурних биљака у комерцијалне сврхе.

ПОЛНО РАЗМНОЖАВАЊЕ

Размножавање које полним процесом тј. спајањем мушких и женских гаметата доводи до стварања нове јединке је полно размножавање. Полно размножавање одликује се образовањем две физиолошки различите хаплоидне полне ћелије, гамете (мушки и женски), чијим спајањем – *сингамијом* – настаје диплоидни зигот ($2n$). Развојем зигота у процесу ембриогенезе и каснијом диференцијацијом ткива и органа настаје нови организам. Спајањем различитих гамета, у зиготу су сједињена својства која се пол-

ним процесом преносе на потомство, што је основа за стварање генетички разноврсних индивидуа. Овако настале јединке, генетички разноврсне, имају ширу амплитуду прилагођавања променљивим условима средине у односу на родитеље, и по томе су значајне у еволуцији биљака.

Ћелије или групе ћелија од којих или унутар којих настају гамети називају се *гаметангије*. Код свих семеница процесу формирања гамета – *гаметогенези*, претходи формирање спора – *спорогенеза*. Формирање спора (микроспора, макроспора) одвија се кроз процес мејотичке деобе (редукционе деобе), те отуда овим спорима и назив мејоспоре. Мејозом се диплоидан број хромозома своди на хаплоидан. Формирање гамета (микрогамета, макрогамета), које следи иза спорогенезе, дешава се митозном деобом, те њихов број хромозома остаје хаплоидан. образовање микроспора (поленових зрна код семеница), а потом и мушких гамета (сперматичне ћелије) врши се у прашницима – *микроспорофилима*. У оплодним листићима – *макроспорофилима*, који код скривеносеменица срстају у тучак, образује се ембрионова кесица са женским гаметом (јајна ћелија или јајни апарат).



Слика 325. Животни циклус скривеносеменица

Смена једрових фаза, смена бесполне и полне генерације код семеница

Период развоја биљке од спајања гамета (оплођења) до поновног стварања гамета представља животни циклус или онтогенетски период (сл. 325). У животном циклусу биљке која се размножава полним путем, смењивање броја хромозома у једрима при процесима формирања спора и оплођења, означава се као *смена једрових фаза*, хаплоидне (n) и диплоидне ($2n$). Свака од једрових фаза има одређено временско трајање које се зове „генерација“, па се говори о *смени генерација*. Полна или гаметофит генерација (n) почиње након мејотичке деобе приликом формирања микроспора и макроспора, а обухвата и формирање микрогамета и макрогамета. Бесполна или спорофит генерација ($2n$) почиње спајањем гамета када настаје зигот, и траје до нове мејотичке деобе при образовању микроспора и макроспора. Спорофит и гаметофит пред-

стављају две етапе, односно фазе у току онтогенетског развоја биљке. Појам „генерација“ који заправо означава групу јединки која пролази свој онтогенетски развој, без обзира што није у случају размножавања биљака адекватан, задржао се до данас у ботаничкој литератури.

Пример који се ретко среће је развој диплоидног облика из зигота, а да до редукционе деобе долази тек при образовању гамета. У овом случају доминирају диплонти и оваква измена једрових фаза је *гаметска измена једрових фаза*.

Код маховина и васкуларних биљака из зигота се развија вишећелијска диплоидна биљка. У одређеној етапи развоја, приликом образовања спора врши се редукциона деоба, образују се хаплоидне споре, а из спора гамети. Спајањем гамета настаје зигот и циклус развића се затвара. Ово је интермедијерна, *диплонт-хаплонт измена једрових фаза*.

Спорофит и гаметофит се код семеница јако морфолошки и функционално разликују, па се такав животни циклус назива *хетероморфан*.

Током филогенетског развоја може се пратити тенденција ка проширењу диплоидне развојне фазе и редукције хаплоидне, јер она пружа више могућности за нове комбинације. Код семеница доминатна фаза је спорофит, а женски гаметофит остаје доживотно (трајно) обавијен ткивом спорофита. Уместо спора за размножавање и распрострањавање служе нове творевине, *семена*, настале након оплодње из семених заматака који су хомологи макроспорангијама. образовање семена код ових биљака је у вези са освајањем копнене средине и избегавањем воде као посредника у процесу оплођења.

ЛИТЕРАТУРА

1. Beck C. (2010): An Introduction to Plant Structure and Development. Cambridge University Press.
2. Bell A. D., Bryan A. (2008): Plant form an illustrated guide to flowering plant morphology. Timber press, Portland, London.
3. Bernardello G. (2007): A systematic survey of floral nectaries. Y: Nicolson, S.W., Nepi, M., Pacini, E. (yp.), Nectaries and Nectar. Springer, The Netherlands, 19-128.
4. Bidlack J. E., Jansky S. H. (2011): Stern's introductory plant biology, 12th edition. McGraw-Hill, New York.
5. Bojnanský V., Fargašová A. (2007): Atlas of Seeds and Fruits of Central and East-European Flora. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
6. Bowes, B. G. (1996): A Colour Atlas of Plant Structure. Manson Publishing, London, UK.
7. Castro M., Demarco D. (2008): Phenolic Compounds Produced by Secretory Structures in Plants: a Brief Review. Natural Product Communications, 3: 1273-1284.
8. Crang R., Lions-Sobaski S., Wise R. (2018): Plant anatomy. Springer.
9. Cutler D. F., Botha C. E. J., Stevenson D. W. (2007): Plant anatomy: an applied approach. Blackwell Publishing.
10. Дајић Стевановић З., Мачукановић Јоцић М., Ранчић Д., Пекић Quarrie C. (2023): Ботаника. Универзитет у Београду, Пољопривредни факултет, Београд.
11. Dickison W. C. (2000): Integrative Plant Anatomy. Elsevier. USA.
12. Essau K. (1977): Anatomy of seed plants. John Wiley and Sons.
13. Effmert U., Buss D., Rohrbeck D., Piechulla B. (2006): Localization of the Synthesis and Emission of Scent Compounds Within the Flower. Y: Dudareva D., Pichersky E. (yp.) Biology of Floral Scent. CRC Press
14. Evert R. (2006): Esau's Plant Anatomy. 3rd edition. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
15. Fahne A. (1990): Plant anatomy. 4th edition. Pergamon press, Oxford, New York, Toronto, Sidney, Braunschweig.
16. Freund M., Graus D., Fleischmann A., Gilbert J.K., Lin Q., Renner T., Stigloher C., Albert A.V., Hedrich R., Fukushima K. (2022): The digestive systems of carnivorous plants. Plant Physiology, 190: 44-59.
17. Gregori M., Baas P. (1989): A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. Israel Journal of Botany, 38: 125-174.
18. Groover A. (2023): The vascular cambium revisited. IAWA Journal 44 (3-4), 531-538.
19. Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. (2018): Illustrated Pollen Terminology. Springer Open.
20. Itoh J. I., Sato Y., Hibara K. I., Sato S.S., Kobayashi H., Takehisa H., Sanguinet K. A., Namiki N., Nagamura Y. (2016): Genome-wide analysis of spatiotemporal gene expression patterns during early embryogenesis in rice. The Company of Biologists. 143, 1217-1227.
21. Јанчић, Р., Лакушић Б. (2017): Ботаника фармацеутика. Ленто, Београд.
22. Johri B. M. (1984): Embryology of Angiosperms. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York Tokio.
23. Којић М., Пекић С., Дајић З. (2001): Ботаника. Романов, Бања Лука.
24. Lotova L. I. (2020): On the classification of meristems. Wulfenia 27, 127-138.
25. Луковић Ј., Зорић Л. (2013): Морфологија биљака, практикум. Природно-математички факултет, Нови Сад.
26. Mauseth J. D. (1998): Botany: An Introduction to Plant Biology, 2nd edition. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts.
27. Metcalfe C.R., Chalk L. (1957): Anatomy of the Dicotyledons, Vol. I and II, 2nd Ed. Clarendon Press, Oxford.
28. Morawiec J. J., Oskolski A., Simpson P. (2021): Revisiting the anatomy of the monocot cambium, a novel meristem. Planta, 254: 6.
29. Muravnik L.E., Kostina O.V., Shavarda A.L. (2014): Development, structure and secretion compounds of stipule col-leters in *Pentas lanceolata* (Rubiaceae). South African Journal of Botany. 93: 27-36.
30. Nast C. (1935): Morphological development of the fruit of *Juglans regia*. Hilgardia, 9: 345 - 381.
31. Николић Т. (2017): Морфологија биљака. Алфа, Загреб.

32. Pace M. R. (2018): Phloem: Cell Types, Structure, and Commercial Uses. У: Plant Science - Structure, Anatomy and Morphogenesis in Plants Cultured in Vivo and in Vitro. IntechOpen.
33. Петковић, Б., Меркулов, Љ., Дулетић Лаушевић С. (2005): Анатомија биљака са практикумом. Studio Line, Београд.
34. Петковић, Б., Меркулов, Љ., Дулетић Лаушевић С. (2005): Морфологија биљака са практикумом. Studio Line, Београд.
35. Пекић Quarrigie С., Ранчић Д. (2014): Морфологија и анатомија биљака. Државни Универзитет у Новом Пазару. Нови Пазар.
36. Татић, Б., Петковић, Б. (1998): Морфологија биљака. Завод за уџбенике и наставна средства, Београд.
37. Rudall P. (2007): Anatomy of Flowering Plants. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
38. Schweingruber, F.H., Börner A., Schulze E.D. (2011): Atlas of Stem Anatomy in Herbs, Shrubs and Trees. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
39. Schweingruber, F.H., Börner A., Schulze E.D. (2006): Atlas of Woody Plant Stems – Evolution, Structure and Environmental modifications. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
40. Słupianek A., Dolzblasz A., Sokołowska A. (2021): Xylem Parenchyma—Role and Relevance in Wood Functioning in Trees. Plants, 10: 1247.
41. Svoboda K.P., Svoboda T.G. (2000): Secretory Structures of Aromatic and Medicinal Plants. Microscopix Publications, Knighton, UK.
42. Татић Б., Петковић Б. (1998): Морфологија биљака. Завод за уџбенике и наставна средства, Београд.
43. Ventura-Aguilar R.I., Bosquez-Molina E., Bautista-Baños S., Rivera-Cabrera F. (2017): Cactus stem (*Opuntia ficus-indica* Mill): Anatomy, physiology and chemical composition with emphasis on its biofunctional properties. Journal of the Science of Food and Agriculture, 97: 5065-5073.
44. Ziegler D. (1982): Botanika - morfologija i fiziologija. Školska knjiga, Zagreb.

Списак линкова и наводи лиценци за слике које су преузете и нису дело аутора уџбеника, као и имена аутора фотографија, шема и цртежа.

ХИСТОЛОГИЈА

Сл. 1. Исидора Цветић.

Сл. 2. Живко Ивезић.

Сл. 3. Живко Ивезић.

Сл. 4. а. Јадранка Луковић; б. <https://www.flickr.com/photos/blueridgekitties/4425262405/in/photostream/>; в. Јадранка Луковић.

Сл. 5. Живко Ивезић.

Сл. 6. Живко Ивезић.

Сл. 7. а. и б. Јадранка Луковић.

Сл. 8. Живко Ивезић по узору, Еверт 2008.

Сл. 9. Дајић Стевановић и сар., 2023. уз сагласност.

Сл. 10. Исидора Цветић.

Сл. 11. Живко Ивезић.

Сл. 12. а. Јелена Јоцковић; б. Лана Зорић.

Сл. 13. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Mesophyll_Arrangement_in_Syringa_Leaf_\(36176478164\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Mesophyll_Arrangement_in_Syringa_Leaf_(36176478164).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Adaxial_Epidermis_and_Stomata_in_Nymphaea_\(37321106910\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Adaxial_Epidermis_and_Stomata_in_Nymphaea_(37321106910).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Bundle_Sheaths_in_Zea_Leaf_\(36808119403\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Bundle_Sheaths_in_Zea_Leaf_(36808119403).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gymnosperm_Leaves_Stomatal_Pits_in_Two_Needle_Pinus_\(36363888221\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gymnosperm_Leaves_Stomatal_Pits_in_Two_Needle_Pinus_(36363888221).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; д. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Endodermis_in_Medicago_\(36494565594\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Endodermis_in_Medicago_(36494565594).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; њ. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Cortex_in_Sparganium_\(23808752008\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Cortex_in_Sparganium_(23808752008).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 14. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Potato_storage_tissue_containing_amyloplasts_\(Leucoplast\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Potato_storage_tissue_containing_amyloplasts_(Leucoplast).jpg); Krishna satya 333, CC0, via Wikimedia Commons; б. Јадранка Луковић; в. Дуња Карановић.

Сл. 15. а. и б. Дуња Карановић; в. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%D0%A0%D0%B0%D1%84%D0%B8%D0%B4%D1%8B.jpg>; Лаборатория "Микрокосмос", CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; г. Дуња Карановић; д. Јадранка Луковић.

Сл. 16. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Aquatic_Monocot_Stem_Aerenchyma_in_Potamogeton_\(35576919670\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Aquatic_Monocot_Stem_Aerenchyma_in_Potamogeton_(35576919670).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Acorus_\(35939630426\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Acorus_(35939630426).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 17. Јадранка Луковић.

Сл. 18. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Cortex_in_Zea_Long_Section_\(34784983833\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Cortex_in_Zea_Long_Section_(34784983833).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Phloem_and_Xylem_Elements_in_Zea_Long_Section_\(34784986723\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Phloem_and_Xylem_Elements_in_Zea_Long_Section_(34784986723).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 19. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plant_cell_type_collenchyma.png; Snowman frosty at English Wikipedia, Public domain, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Cortex_Collenchyma_in_Older_Richinus_\(35474122214\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Cortex_Collenchyma_in_Older_Richinus_(35474122214).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Abaxial_Midrib_Collenchyma_in_Nymphaea_Leaf_\(36909776673\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Abaxial_Midrib_Collenchyma_in_Nymphaea_Leaf_(36909776673).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Collenchyma_in_Hypodermis_of_Older_Helianthus_\(35479360870\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Collenchyma_in_Hypodermis_of_Older_Helianthus_(35479360870).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 20. Исидора Цветић.

Сл. 21. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sclereids_in_Pyrus_pear_\(36452689110\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sclereids_in_Pyrus_pear_(36452689110).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons. б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stone_

cells_in_Pyrus_pear_(36452689990).jpg; Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. и г. Јадранка Луковић.

Сл. 22. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Epidermis_and_Cortex_in_Zea_\(34877703575\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Epidermis_and_Cortex_in_Zea_(34877703575).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Large_Vascular_Bundle_in_Zea_Long_Section_\(35207241050\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Large_Vascular_Bundle_in_Zea_Long_Section_(35207241050).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 23. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Sclerenchyma_Cap_and_Starch_Sheath_in_Yucca_\(36999101256\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Sclerenchyma_Cap_and_Starch_Sheath_in_Yucca_(36999101256).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Phloem_in_Central_Vascular_Bundle_of_Yucca_\(37046635681\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Phloem_in_Central_Vascular_Bundle_of_Yucca_(37046635681).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 24. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Sclerenchymal_Cap_and_Phloem_in_Young_Helianthus_\(37503364391\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Sclerenchymal_Cap_and_Phloem_in_Young_Helianthus_(37503364391).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Dermal_Tissues_in_Cucurbita_\(37154307970\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Dermal_Tissues_in_Cucurbita_(37154307970).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 25. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Periderm_and_Cortex_in_One_Year_Liriodendron_\(35914300153\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Periderm_and_Cortex_in_One_Year_Liriodendron_(35914300153).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Phloem_Rays_in_Three_Year_Tilia_\(35034058381\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Phloem_Rays_in_Three_Year_Tilia_(35034058381).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 26. а. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hanfstengel.jpg>; User:Natrij, Public domain, via Wikimedia Commons; б. Јадранка Луковић; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_the_Xerophytic_Monocotyledonous_Leaf_of_Yucca_\(37046631811\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_the_Xerophytic_Monocotyledonous_Leaf_of_Yucca_(37046631811).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 27. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Primary_Xylem_in_Young_Helianthus_\(34349004113\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Primary_Xylem_in_Young_Helianthus_(34349004113).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Xylem_Vessels_and_Tracheids_in_One_Year_Sambucus_\(35837213044\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Xylem_Vessels_and_Tracheids_in_One_Year_Sambucus_(35837213044).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 28. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cross_Section_Quercus_Wood_100x_\(35760481516\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cross_Section_Quercus_Wood_100x_(35760481516).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Tangential_Section_Quercus_100x_\(34991097703\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Tangential_Section_Quercus_100x_(34991097703).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 29. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Stomata_in_Upper_Epidermis_of_Syringia_Leaf_\(36840978472\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Stomata_in_Upper_Epidermis_of_Syringia_Leaf_(36840978472).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Epidermis_in_Young_Helianthus_\(37503363741\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Epidermis_in_Young_Helianthus_(37503363741).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Adaxial_Epidermis_and_Cuticle_in_Nerium_\(37814260526\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Adaxial_Epidermis_and_Cuticle_in_Nerium_(37814260526).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Mesophyll_Arrangement_in_Ficus_Leaf_\(35741363824\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Mesophyll_Arrangement_in_Ficus_Leaf_(35741363824).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 30. а. Дуња Карановић; б. Лана Зорић; в. Јадранка Луковић; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plant_leaf_epidermis_\(248_34\)_Tulip_leaf_epidermis.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plant_leaf_epidermis_(248_34)_Tulip_leaf_epidermis.jpg); Doc. RNDr. Josef Reischig, CSc., CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 31. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cuticle_overlying_upper_epidermis_of_mesophyte_leaf_\(34686901852\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cuticle_overlying_upper_epidermis_of_mesophyte_leaf_(34686901852).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Heavily_Cutinized_Epidermis_of_Yucca_Leaf_\(36999100086\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Heavily_Cutinized_Epidermis_of_Yucca_Leaf_(36999100086).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. Лана Зорић.

Сл. 32. а., б. и в. Лана Зорић.

Сл. 33. Јадранка Луковић.

Сл. 34. а. Јадранка Луковић; б. Дуња Карановић; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stoma_and_guard_cells_in_succulent_xerophyte_leaf_\(34883081660\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stoma_and_guard_cells_in_succulent_xerophyte_leaf_(34883081660).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 35. Исидора Цветић.

Сл. 36. Исидора Цветић.

Сл. 37. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Secondary_Vascular_Bundles_in_Nerium_\(24010128908\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Secondary_Vascular_Bundles_in_Nerium_(24010128908).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Guard_cells_and_stomata_in_succulent_xerophyte_leaf_\(35229487806\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Guard_cells_and_stomata_in_succulent_xerophyte_leaf_(35229487806).jpg); Berk-

shire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. Дуња Карановић.

Сл. 38. Исидора Цветић

Сл. 39. а. Дуња Карановић; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Maize_stomata_\(7582210724\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Maize_stomata_(7582210724).jpg); Umberto Salvagnin from Italy, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 40. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Epidermal_Trichome_in_Zea_Leaf_\(37215761090\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Epidermal_Trichome_in_Zea_Leaf_(37215761090).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Abaxial_Surface_in_Ammophila_\(36427923274\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Abaxial_Surface_in_Ammophila_(36427923274).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 41. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Phytolithes_observ%C3%A9s_au_Microscope_Electronique_%C3%A0_Balayage_03.jpg; Benjamin Gadet, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 42. а и б. Лана Зорић; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hibiscus_calyphyllus_04.jpg; SAplants, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 43. а. Лана Зорић; б. Јадранка Луковић.

Сл. 44. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coleus_Leaf_Trichomes_\(hairs_on_the_leaves\)_via_Electron_Microscope.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coleus_Leaf_Trichomes_(hairs_on_the_leaves)_via_Electron_Microscope.jpg); Swallowtail Garden Seeds from Santa Rosa, California, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons; б. Лана Зорић; в. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Arabidopsis-epiderm-and-trichome-2.jpg>; Emmanuel Boutet, CC BY-SA 2.5 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5/>>, via Wikimedia Commons; г. Јадранка Луковић; д. Јадранка Луковић; њ. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hordeum_murinum_retrorse_barbs_and_hairs_SEM.jpg; No machine-readable author provided. Curtis Clark assumed (based on copyright claims)., CC BY-SA 2.5 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5/>>, via Wikimedia Commons; е. Дуња Карановић, ж. Јадранка Луковић; з. Дуња Карановић.

Сл. 45. а. Јадранка Луковић; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Molucca_Bramble_stem_\(16118143335\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Molucca_Bramble_stem_(16118143335).jpg); John Tann from Sydney, Australia, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 46. а. Јадранка Луковић; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mycorhizae_fungus_\(10333483254\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mycorhizae_fungus_(10333483254).jpg); Oregon Caves from Cave Junction, USA, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 47. Лана Зорић.

Сл. 48. Луковић Јадранка.

Сл. 49. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cork_Development_in_Sambucus_Stem_Tip_\(35971465354\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cork_Development_in_Sambucus_Stem_Tip_(35971465354).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cork_Cambium_and_Cortex_in_One_Year_Sambucus_\(35837213734\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cork_Cambium_and_Cortex_in_One_Year_Sambucus_(35837213734).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 50. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Periderm_in_One_Year_Sambucus_\(35922606845\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Periderm_in_One_Year_Sambucus_(35922606845).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Periderm_and_Cortex_in_Late_One_Year_Quercus_\(35975045073\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Periderm_and_Cortex_in_Late_One_Year_Quercus_(35975045073).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 51. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Swamp_White_Oak_\(Quercus_bicolor\)_bark_detail.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Swamp_White_Oak_(Quercus_bicolor)_bark_detail.jpg); MONGO, Public domain, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Paper_birch_tree_is_named_for_the_tree%27s_thin_white_bark,_which_often_peels_in_paper_like_layers_from_the_trunk._Sometimes_\(9ea37bf6-6d25-4b5a-9ee0-d50b561121e0\).JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Paper_birch_tree_is_named_for_the_tree%27s_thin_white_bark,_which_often_peels_in_paper_like_layers_from_the_trunk._Sometimes_(9ea37bf6-6d25-4b5a-9ee0-d50b561121e0).JPG); English: NPS, Public domain, via Wikimedia Commons; в. Дуња Карановић.

Сл. 52. Јадранка Луковић

Сл. 53. а., б. и д. Дуња Карановић; в. и г. Јадранка Луковић.

Сл. 54. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem-Lenticel_Development_in_Sambucus_-_36421590740_03.jpg; bcsoer, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 55. Дуња Карановић.

Сл. 56. Исидора Цветић.

Сл. 57. Исидора Цветић; б. Јамичаста, прстенаста и спирална задебљања (тиква) [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Tangential_Section_Xylem_Elements_in_Cucurbita_\(36826668694\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Tangential_Section_Xylem_Elements_in_Cucurbita_(36826668694).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 58. Исидора Цветић.

Сл. 59. Исидора Цветић.

Сл. 60. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Abies_concolor_tangential.jpg; The original uploader was AndiHolz

at German Wikipedia.(Original text: A.G. Heiss, Innsbruck), CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gymnosperm_Stem_Circular_Bordered_Pits_in_Pinus_Wood_\(36484401545\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gymnosperm_Stem_Circular_Bordered_Pits_in_Pinus_Wood_(36484401545).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 61. Исидора Цветић.

Сл. 62. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Xylem_vessels_in_developing_Coleus_shoot_\(35105390750\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Xylem_vessels_in_developing_Coleus_shoot_(35105390750).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. Дуња Карановић.

Сл.63. а. Исидора Цветић; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cross_Section_Quercus_Wood_40x_\(34991087693\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cross_Section_Quercus_Wood_40x_(34991087693).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 64. Исидора Цветић по usory, Crang и cap. 2008.

Сл. 65. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Primary_Xylem_in_Late_One_Year_Quercus_\(35975051973\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Primary_Xylem_in_Late_One_Year_Quercus_(35975051973).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cross_Section_Quercus_Wood_100x_\(35760481516\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cross_Section_Quercus_Wood_100x_(35760481516).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 66. Исидора Цветић.

Сл. 67. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cucurbita_maxima_-_floema.jpg; (biophotos), CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 68. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Tangential_Section_Phloem_Plugs_in_Cucurbita_\(36826670444\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Tangential_Section_Phloem_Plugs_in_Cucurbita_(36826670444).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 69. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Starch_Sheath_in_Early_First_Year_Tilia_\(35993274463\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Starch_Sheath_in_Early_First_Year_Tilia_(35993274463).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Phloem_Rays_in_Three_Year_Tilia_\(35034058381\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Phloem_Rays_in_Three_Year_Tilia_(35034058381).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 70. Дуња Карановић.

Сл. 71. Исидора Цветић.

Сл. 72. а. Јадранка Луковић; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Perennial_Monocot_Stem_Amphivasal_Vascular_Bundle_in_Acorus_Rhizome_\(35320758832\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Perennial_Monocot_Stem_Amphivasal_Vascular_Bundle_in_Acorus_Rhizome_(35320758832).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 73. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Closed_Collateral_Vascular_Bundle_in_Sparganium_\(35386785074\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Stem_Closed_Collateral_Vascular_Bundle_in_Sparganium_(35386785074).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Collateral_Vascular_Bundle_in_Older_Helianthus_\(23669989878\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Collateral_Vascular_Bundle_in_Older_Helianthus_(23669989878).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 74. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Groove_Bundle_in_Cucurbita_\(23471071758\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Stem_Groove_Bundle_in_Cucurbita_(23471071758).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 75. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Root_Closed_Vascular_Bundle_in_Mature_Ranunculus_\(35613584780\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herbaceous_Dicot_Root_Closed_Vascular_Bundle_in_Mature_Ranunculus_(35613584780).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 76. Дуња Карановић.

Сл. 77. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gymnosperm_Leaves_Mesophyll_in_Single_Needle_Pinus_\(35656819044\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gymnosperm_Leaves_Mesophyll_in_Single_Needle_Pinus_(35656819044).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Periderm_in_One_Year_Sambucus_\(35922606845\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Periderm_in_One_Year_Sambucus_(35922606845).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 78. а., б., в. и г. Исидора Цветић.

Сл. 79. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Latex_-_Hevea_-_Cameroun.JPG; PRA, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Opium_pod_cut_to_demonstrate_fluid_extraction1.jpg; KGM007, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 80. а. Дуња Карановић; б. Јадранка Луковић.

Сл. 81. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Secretory_glands_of_Salvia_ringens.jpg; D. Stojanović, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. Дуња Карановић; в. Јадранка Луковић.

Сл. 82. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Saltcrystals_on_avicennia_marina_var_resinifera_leaves.JPG; Peripitus, Public domain, via Wikimedia Commons; б. и в. Јадранка Луковић; г. Љиљана Меркулов.

Сл. 83. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%D0%96%D0%B3%D1%83%D1%87%D0%B8%D0%B9_%D0%B2%D0%BE%D0%BB%D0%BE%D1%81%D0%BE%D0%BA_%D0%BA%D1%80%D0%B0%D0%BF%D0%B8%D0%B2%D1%8B_3.tif; Alexander Klepnev, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Com-

mons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%D0%9E%D1%81%D0%BD%D0%BE%D0%B2%D0%B0%D0%BD%D0%B8%D0%B5_%D0%B6%D0%B3%D1%83%D1%87%D0%B5%D0%B3%D0%BE_%D0%B2%D0%BE%D0%B%D0%BE%D1%81%D0%BA%D0%B0_%D0%BA%D1%80%D0%B0%D0%BF%D0%B8%D0%B2%D1%8B.tif; Alexander Klepnev, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Urtica_dioica_sl8.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 84.а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Drosera_Capensis.jpg; Salvadi83, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dionaea_muscipula_in-vitro-3.jpg; Martin von Rüden, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 85. Muravnik L.E., Kostina O.V., Shavarda A.L. (2014): Development, structure and secretion compounds of stipule colleters in *Pentas lanceolata* (Rubiaceae). *South African Journal of Botany* 93: 27–36. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2014.03.007> <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Сл. 86. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Helleborus_viridis_\(subsp._viridis\)_sl10.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Helleborus_viridis_(subsp._viridis)_sl10.jpg); Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Buckwheat_flower_macroB_Crop1.jpg; V.Boldychev, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cherry_petiole_glands.JPG; Rosser1954, Public domain, via Wikimedia Commons; г. Дуња Карановић.

Сл. 87.а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Guttation_ne.jpg; No machine-readable author provided. NoahElhardt assumed (based on copyright claims), Public domain, via Wikimedia Commons; б. Исидора Цветић.

ОРГАНОГРАФИЈА

Сл. 88. а. Јелена Јоцковић; б., в. и г. Јадранка Луковић.

Сл. 89. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20160511Veronica_verna2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Viola_arvensis_RF.jpg; Robert Flogaus-Faust, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Crocus_Beechview_2022-03-17_01.jpg; Cbaile19, CC0, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scilla_bifolia_Is%C3%A8re_\(Matthieu_Gauvain\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scilla_bifolia_Is%C3%A8re_(Matthieu_Gauvain).jpg) Matthieu Gauvain (<https://commons.wikimedia.org/wiki/User:Falcoregrinus>), CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 90. а., б., в. и г. Јадранка Луковић.

Сл. 91. а. и б. Јадранка Луковић.

Сл. 92. а. и б. Јадранка Луковић.

Сл. 93. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Seekiefer_\(Pinus_halepensis\)_19d_Nahaufnahme.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Seekiefer_(Pinus_halepensis)_19d_Nahaufnahme.jpg); Camera: Sternenlaus, Tree grown: birdy, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140330Quercus_robur4.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 94. а. и б. Дуња Карановић.

Сл. 95. а. и б. Дуња Карановић; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coleoptile_tip_and_Plumule_in_Zea_Mays_Embryo_\(46915320474\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coleoptile_tip_and_Plumule_in_Zea_Mays_Embryo_(46915320474).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons. г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Partially_Digested_Endosperm_Bordering_Absorbive_Pallisade_Epithelium_of_Cotyledon_\(33762057068\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Partially_Digested_Endosperm_Bordering_Absorbive_Pallisade_Epithelium_of_Cotyledon_(33762057068).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 96. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carduus_nutans_kz06.jpg; Krzysztof Ziarnek, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 97. а. Драган Обрадов; б. Јадранка Луковић.

Сл. 98. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dicotyledoneae_Asteraceae_herb_-_root_system,_primary_root_becomes_tap_root_and_lateral_roots.JPG; RoRo, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 99. а. Исидора Цветић; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Starr-070404-6562-Leucaena_leucocephala-taproot_profile_in_roadcut-Keomoku_Rd-Lanai_\(24258711924\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Starr-070404-6562-Leucaena_leucocephala-taproot_profile_in_roadcut-Keomoku_Rd-Lanai_(24258711924).jpg); Forest & Kim Starr, CC BY 3.0 US <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/us/deed.en>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 100. а. Исидора Цветић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:2011-03-22_Poa-annua-roots.JPG; Sten Porse, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 101. а. Јадранка Луковић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Striga_root_connections.jpg; USDA APHIS PPQ Archive, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Herne_Herne_Leenstraat_Opgaande_abelen_bij_bron_4_-_189965_-_onroerendergoed.jpg

Van der Linden, Geert, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 102. Исидора Цветић.

Сл. 103. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Lilium_\(36045153985\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Lilium_(36045153985).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Cortex_in_Lilium_\(35874055222\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Cortex_in_Lilium_(35874055222).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Steles_in_Lilium_\(36045154705\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Steles_in_Lilium_(36045154705).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 104. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Smilax_\(35165045414\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Smilax_(35165045414).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Epidermis_and_Cortex_in_Smilax_\(36004773605\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Root_Epidermis_and_Cortex_in_Smilax_(36004773605).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Heavily_Suberized_Endodermis_in_Smilax_\(36004774435\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monocot_Heavily_Suberized_Endodermis_in_Smilax_(36004774435).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 105. Лана Зорић.

Сл. 106. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lateral_Root_Origin_\(36223438925\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lateral_Root_Origin_(36223438925).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lateral_Root_Origin_\(36223443845\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lateral_Root_Origin_(36223443845).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Salix_root.jpg; Jon Houseman, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 107. Исидора Цветић.

Сл. 108. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Root_Quercus_\(36248754875\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Root_Quercus_(36248754875).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Root_Quercus_\(36248756335\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Root_Quercus_(36248756335).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Root_Cork_in_Quercus_\(36248758395\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Root_Cork_in_Quercus_(36248758395).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Root_Medullary_Rays_in_Quercus_\(36248757835\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Root_Medullary_Rays_in_Quercus_(36248757835).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 109. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carrots_\(Daucus_Carotta\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carrots_(Daucus_Carotta).jpg); Randal.b, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Radish_J1.jpg; Jamain, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 110. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carrot_cross_section_03.jpg; Amada44, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Raphanus_sativus_cross_section_03.jpg; Amada44, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Beet_root_cross_section_04.jpg; Amada44, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 111. а. и б. Јадранка Луковић.

Сл. 112. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nice_sweet_potato.jpg; ProjectManhattan, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ranunculus_ficaria_Roots.jpg; Christian Hummert (Ixitixel), CC BY 2.5 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.5/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 113. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hyacinth_roots_-_contractile_and_standard_types_in_air.jpg; Ross-er1954, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 114. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bali_Barat_mangroves.jpg; Ron from Nieuwegein / South Moreton Oxfordshire, Netherlands / UK, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons; б. Јадранка Луковић; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Teel_Road_Cypress_Swamp_\(8d344161-d92d-499c-b964-799e66bd20e4\).JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Teel_Road_Cypress_Swamp_(8d344161-d92d-499c-b964-799e66bd20e4).JPG); English: NPS Photo, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 115. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monstera_adansonii_5zz.jpg; Photo by David J. Stang, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Starr_070321-6010_Epipremnum_pinnatum.jpg; Forest & Kim Starr, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>>, via Wikimedia Commons; в. Лана Зорић.

Сл. 116. а. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:2022HederaHelix2.jpg>; Ziegler175, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140227Hedera_helix08.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Adventitious_Roots.j_pg.jpg; Filo gen, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 117. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:WILD_ORCHID_ROOT.jpg; Asssameme, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. Јадранка Луковић.

Сл. 118. Јадранка Луковић.

Сл. 119. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Haustorium_DSC_5348_\(28534603500\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Haustorium_DSC_5348_(28534603500).jpg); Margaret Donald from Sydney, Australia, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:A_transverse_section_of_parasitism-specific_organ_of_the_European_mistletoe_\(Viscum_album_subsp._album_L.\)_called_haustorium_inside_the_tissues_of_its_host_linden_tree_\(Tilia_cordata_Mill.\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:A_transverse_section_of_parasitism-specific_organ_of_the_European_mistletoe_(Viscum_album_subsp._album_L.)_called_haustorium_inside_the_tissues_of_its_host_linden_tree_(Tilia_cordata_Mill.).jpg); Yuliya Krasylenko, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 120. а. Лана Зорић; б. и в. Јадранка Луковић.

Сл. 121. а. и б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Medicago_italica_root_nodules_2.JPG; Ninjatacoshell, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons); (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Closeup_of_a_Dissected_Medicago_Root_Nodule_2.JPG; Ninjatacoshell, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lotus_pedunculatus11_ies.jpg; Frank Vincentz, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 122. а. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rhizobia.jpg>; MM loves biology, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Root_tuberacle_legume.jpg; Jon Houseman, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 123. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mycorrhizal_root_tips_\(amanita\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mycorrhizal_root_tips_(amanita).jpg); Ellen Larsson, CC BY 2.5 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.5/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 124. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Vesicular_Arbuscular_Mycorrhizae_40X0031_06.jpg; Rajarshi Rit (<https://orcid.org/0000-0003-3122-5926>), CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Vesicular_Arbuscular_Mycorrhizae_40X0031_01.jpg; Rajarshi Rit (<https://orcid.org/0000-0003-3122-5926>), CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 125. а. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:MichiganLilyStem.jpg>; Douglas W. Jones, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20170502Mentha_longifolia1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 126. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Starr-010515-0126-Pinus_pinaster-leaf_bundle-Hosmers_Grove_HNP-Maui_\(24506433906\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Starr-010515-0126-Pinus_pinaster-leaf_bundle-Hosmers_Grove_HNP-Maui_(24506433906).jpg); Forest & Kim Starr, CC BY 3.0 US <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/us/deed.en>>, via Wikimedia Commons; б. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pastanagues.JPG>; Victor M. Vicente Selvas, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 127. а. Јадранка Луковић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_fruticosa_sl16.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ginkgo_biloba_kz02.jpg; Krzysztof Ziarnek, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 128. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Verbascum_thapsus_mullein_leaf_rose_dewy.jpg; Dcrrsr, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 129. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140225Walnuss_Saarbruecken2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20151225Ailanthus_altissima.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20150308Acer_pseudoplatanus1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 130. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%D0%9F%D0%BE%D0%BF%D0%B5%D1%80%D0%B5%D1%87%D0%BD%D1%8B%D0%B9_%D1%80%D0%B0%D0%B7%D1%80%D0%B5%D0%B7_%D0%B2%D0%B5%D0%B3%D0%B5%D1%82%D0%B0%D1%82%D0%B8%D0%B2%D0%BD%D0%BE%D0%B9_%D0%BF%D0%BE%D1%87%D0%BA%D0%B8_%D0%B2%D0%B8%D1%88%D0%BD%D1%91%D0%B2%D0%BE%D0%B3%D0%BE_%D0%B4%D0%B5%D1%80%D0%B5%D0%B2%D0%B0.tif; Alexander Klepnev, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%D0%9F%D1%80%D0%BE%D0%B4%D0%BE%D0%BB%D1%8C%D0%BD%D1%8B%D0%B9_%D1%80%D0%B0%D0%B7%D1%80%D0%B5%D0%B7_%D0%B2%D0%B5%D0%B3%D0%B5%D1%82%D0%B0%D1%82%D0%B8%D0%B2%D0%BD%D0%BE%D0%B9_%D0%BF%D0%BE%D1%87%D0%BA%D0%B8_%D0%B2%D0%B8%D1%88%D0%BD%D1%91%D0%B2%D0%BE%D0%B3%D0%BE_%D0%B4%D0%B5%D1%80%D0%B5%D0%B2%D0%B0.jpg; Alexander Klepnev, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 131. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bud_prunus_1.jpg; Karelj, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 132. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140225Aesculus_hippocastanum.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140209Acer_pseudoplatanus3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

- Сл. 133. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20150319Prunus_dulcis5.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140204Walnuss_Neulussheim2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.
- Сл. 134. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140209Acer_pseudoplatanus6.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. Дуња Карановић.
- Сл. 135. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Albero_di_Giuda_-_fiori.JPG; Fraxinus, Public domain, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Theobroma_cacao_-_Denver_Botanic_Gardens_-_DSC00898.JPG; Daderot, Public domain, via Wikimedia Commons.
- Сл. 136. Дуња Карановић.
- Сл. 137. Јадранка Луковић.
- Сл. 138. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Starr-170520-0500-Huperzia_phyllantha-on_steep_wet_wall-Road_to_Lower_Kula_Pipeline_Haiku_Uka-Maui_\(35099456811\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Starr-170520-0500-Huperzia_phyllantha-on_steep_wet_wall-Road_to_Lower_Kula_Pipeline_Haiku_Uka-Maui_(35099456811).jpg); Forest & Kim Starr, CC BY 3.0 US <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/us/deed.en>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Selaginella_martensii_58628264.jpg; Dario, CC0, via Wikimedia Commons.
- Сл. 139. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20170226Viscum_album1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bud_syringa_vulg.jpg; Karelj, Public domain, via Wikimedia Commons.
- Сл. 140. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Abies_alba_Mount_Auburn_Cemetery.JPG; Daderot, Public domain, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:The_short_needles_of_a_Balsam_Fir_are_flat_and_slightly_rounded_at_the_tips,_as_opposed_to_the_sharp_round_needles_of_spruce_\(f2e4034e-32a7-4c50-bd02-abf13f8e8ac1\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:The_short_needles_of_a_Balsam_Fir_are_flat_and_slightly_rounded_at_the_tips,_as_opposed_to_the_sharp_round_needles_of_spruce_(f2e4034e-32a7-4c50-bd02-abf13f8e8ac1).jpg); English: NPS, Public domain, via Wikimedia Commons.
- Сл. 141. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20181014Tilia_platyphyllos3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. Дуња Карановић.
- Сл. 142. Исидора Цветић.
- Сл. 143. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/34731656652/in/album-72157686180591576/>; б. Јадранка Луковић; в. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/36494562894/in/album-72157686180591576/>; г. Јадранка Луковић.
- Сл. 144. а. и б. Јадранка Луковић.
- Сл. 145. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/36316873923/in/album-72157686180591576/>; б. и в. Јадранка Луковић.
- Сл. 146. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/34877702935/in/album-72157683336185951/>; б. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/23808752008/in/album-72157683336185951/>; в. и г. Јадранка Луковић.
- Сл. 147. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35914298073/in/album-72157683412540995/>; б. Јадранка Луковић; в. Зорана Хркић-Илић.
- Сл. 148. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cross_Section_Quercus_Wood_100x_\(35760481516\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Cross_Section_Quercus_Wood_100x_(35760481516).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Spring_and_Summer_Wood_in_Three_Year_Tilia_\(34067754603\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Spring_and_Summer_Wood_in_Three_Year_Tilia_(34067754603).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35530726020/in/album-72157683412540995/>; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Summer_Wood_and_Rays_in_Three_Year_Tilia_\(35034057031\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Summer_Wood_and_Rays_in_Three_Year_Tilia_(35034057031).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.
- Сл. 149. Исидора Цветић.
- Сл. 150. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35914297313/in/album-72157683412540995/>; б. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/36553835952/in/album-72157683412540995/>; в. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35914298673/in/album-72157683412540995/>; г. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/34991087693/in/album-72157683412540995/>; д. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/34991090003/in/album-72157683412540995/>; њ. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/34991092413/in/album-72157683412540995/>.
- Сл. 151. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/36677091156/in/album-72157683412540995/>.
- Сл. 152. а. и б. Јадранка Луковић; в. Дуња Карановић.
- Сл. 153. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Ray_System_in_Two_Year_Tilia_\(34997659262\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Woody_Dicot_Stem_Ray_System_in_Two_Year_Tilia_(34997659262).jpg); б. Зорана Хркић-Илић.
- Сл. 154. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35034058381/in/album-72157683412540995/>; б. Зорана

Хркић-Илић.

Сл. 155. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35487307634/in/album-72157686963217595/>.

Сл. 156. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35649178794/in/album-72157682289704300/>; б. Јадранка Луковић.

Сл. 157. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/36276675966/in/album-72157686963217595/>; б. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/36087426450/in/album-72157682289704300/>; в. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/36087422180/in/album-72157682289704300/>.

Сл. 158. а. Јадранка Луковић; б. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35878376256/in/album-72157683412540995/>.

Сл. 159. а. Јадранка Луковић; б. Јелена Јоцковић.

Сл. 160. а. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35993271243/in/album-72157683412540995/>; б. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35031940521/in/album-72157683412540995/>; в. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35678970992/in/album-72157683412540995/>; г. <https://www.flickr.com/photos/146824358@N03/35975038463/in/album-72157683412540995/>; д. Драган Обрадов.

Сл. 161. <https://naturalhistory.si.edu/research/botany/research/lianas-and-climbing-plants-neotropics/lianas-stem-cross-sections>

Сл. 162. Јадранка Луковић.

Сл. 163. а и б. Дуња Карановић; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Aesculus_hippocastanum-001.jpg; User:Amada44, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 164. а и б. Дуња Карановић; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140701Daucus_carota1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20170712Corylus_avellana2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; д. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20200412Arum_maculatum4.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; њ. Сања Тодоровић.

Сл. 165. а. Јадранка Луковић; б. Дуња Карановић.

Сл. 166. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Vicia_pseudoorobus3.jpg; Loasa, Public domain, via Wikimedia Commons; б. Дуња Карановић; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140705Persicaria_lapathifolia3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 167. а., б. и в. Дуња Карановић.

Сл. 168. Исидора Цветић.

Сл. 169. а. и б. Дуња Карановић.

Сл. 170. Исидора Цветић.

Сл. 171. Исидора Цветић.

Сл. 172. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Acer_monspessulanum_leaf.jpg; Gmihail at Serbian Wikipedia, CC BY-SA 3.0 RS <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/rs/deed.en>>, via Wikimedia Commons; б. Дуња Карановић; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Zomereik_blad_Quercus_robur.jpg; Rasbak, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Solanum_dulcamara_sl18.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; д. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cannabis_sativa_leaf_\(1\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cannabis_sativa_leaf_(1).jpg); See page for author, Public domain, via Wikimedia Commons; њ. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Quercus_cerris_leaf_BG_3.jpg; Димитър Найденов / Dimitar Naydenov, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 173. а. Дуња Карановић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Aesculus_flava_Kasztanowiec_%C5%B-C%3%B3%C5%82ty_2019-06-01_02.jpg; Agnieszka Kwiecień, Nova, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. и г. Драган Обрадов; д. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bi-pinnate_Mimosa_2.JPG; Sarah Gaunt, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 174. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pinus_taeda,_a,_naaldbundels.jpg; JMK, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ginkgo_biloba.001_-_A_Coru%C3%B1a.jpg; Fernando Losada Rodriguez, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Festuca_arundinacea_leaf_ribs1_\(7325839440\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Festuca_arundinacea_leaf_ribs1_(7325839440).jpg); Harry Rose from South West Rocks, Australia, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plantago_major_ies.jpg; Frank Vincentz, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; д. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carya_illinoensis_Pecan_leaflet_with_pinnate_venation_IMG_9485.jpg; JonRichfield, CC BY-

SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; ђ. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%C3%89rable_sirop_derable\(f\)a.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%C3%89rable_sirop_derable(f)a.jpg); Vatadoshu, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 175. а. Дуња Карановић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:AB_Ulmus_Cathedral_leaf.JPG; Ronnie Nijboer, CC0, via Wikimedia Commons; в. Дуња Карановић; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Allium_цера_15-p.bot-lilia.alliu-004.jpg; Laval University, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 176. а., б. и в. Дуња Карановић.

Сл. 177. Дуња Карановић.

Сл. 178. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lonicera_heckrottii_C.jpg; Wouter Hagens, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 179. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lemna_minor.jpg; No machine-readable author provided. Ekko assumed (based on copyright claims)., Public domain, via Wikimedia Commons; б. Јадранка Луковић; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gew%C3%B6hnlicher_Pestwurz_\(Petasisis_hybridus\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gew%C3%B6hnlicher_Pestwurz_(Petasisis_hybridus).jpg); Bildflut, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 180. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Welwitschia.jpg>; Freddy Weber, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 181. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_AbscissionZone_1_\(35974302350\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_AbscissionZone_1_(35974302350).jpg); Plant Image Library from Boston, USA, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_AbscissionZone_2_\(36234398851\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_AbscissionZone_2_(36234398851).jpg); Plant Image Library from Boston, USA, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 182. а. Дуња Карановић; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gymnosperm_Leaves_Two_Needle_Pinus_\(36363882171\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gymnosperm_Leaves_Two_Needle_Pinus_(36363882171).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 183. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Bulliform_Cells_in_Zea_Leaf_\(37473345411\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Bulliform_Cells_in_Zea_Leaf_(37473345411).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 184. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Mesophyll_Arrangement_in_Ligustrum_\(36198182664\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Mesophyll_Arrangement_in_Ligustrum_(36198182664).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Midrib_Tissues_in_Ligustrum_Leaf_\(36198194954\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Midrib_Tissues_in_Ligustrum_Leaf_(36198194954).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 185. а. Дуња Карановић; б. Лана Зорић.

Сл. 186. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_the_Xerophytic_Monocotyledonous_Leaf_of_Ammophila_\(37123165631\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_the_Xerophytic_Monocotyledonous_Leaf_of_Ammophila_(37123165631).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Stomata_in_Adaxial_Grooves_in_Ammophila_\(37123166481\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Stomata_in_Adaxial_Grooves_in_Ammophila_(37123166481).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Abaxial_Surface_in_Ammophila_\(36427923274\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Abaxial_Surface_in_Ammophila_(36427923274).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 187. Дуња Карановић.

Сл. 188. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%D0%A1%D1%80%D0%B5%D0%B7_%D0%B%D0%B8%D1%81%D1%82%D0%B0_Agave_stricta.jpg; Anatoly Mikhaltsov, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Mesophyll_Arrangement_in_Yucca_Leaf_\(36999104966\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Morphology_Mesophyll_Arrangement_in_Yucca_Leaf_(36999104966).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 189. а. Дуња Карановић; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Secondary_Vascular_Bundle_in_the_Hydrophyte_Potamogeton_\(36716446291\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Secondary_Vascular_Bundle_in_the_Hydrophyte_Potamogeton_(36716446291).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Adaxial_Midrib_in_Nymphaea_\(37321110790\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Angiosperm_Leaf_Adaxial_Midrib_in_Nymphaea_(37321110790).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 190. Исидора Цветић.

Сл. 191. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cynodon_dactylon_talloratrero_2010-5-26_DehesaBoyalPuertollano.jpg; Javier martin, Public domain, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Phragmites_australis_rhizome_kz.jpg; Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:DCP_0779a.jpg; Vatadoshu, CC0, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rhizome1_\(PSF\).png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rhizome1_(PSF).png); Pearson Scott Foresman, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 192. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Perennial_Monocot_Stem_Acorus_Rhizome_\(37645130706\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Perennial_Monocot_Stem_Acorus_Rhizome_(37645130706).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; б. Јадранка Луковић

Сл. 193. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Fragaria_virginiana_15-p.bot-fraga.virgin-27.jpg; Laval University, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stolon3800ppx.JPG>; FASTILY, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 194. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Potato_with_sprouts.jpg; ZooFari, Public domain, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Koolrabi_\(Brassica_oleracea_convvar_acephala_alef_var_gongyloides\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Koolrabi_(Brassica_oleracea_convvar_acephala_alef_var_gongyloides).jpg); Rasbak, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:2020-11-24_15_02_25_A_single_bulb_from_a_package_of_Large_flowering_mix_Crocus_bulbs_in_the_Franklin_Farm_section_of_Oak_Hill,_Fairfax_County,_Virginia.jpg; Famartin, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 195. а. Тајјана Дамјановић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Garlic_cloves_garlic.jpg; Jon Sullivan, Public domain, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lilium_Tiny_Todd_bulbs.jpg; Шагило Г.В., CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 196. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sedum_sarmentosum_leaf_\(01\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sedum_sarmentosum_leaf_(01).jpg); megachile, CC0, via Wikimedia Commons; б. Јадранка Луковић.

Сл. 197. а. Дуња Карановић; б. Јадранка Луковић; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lathyrus_aphaca_eF.jpg; г. Дуња Карановић; д. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Clematis_ligusticifolia_twining_leaves_close.jpg; Dcrjsr, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; њ. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Smilax_china_\(tendrill\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Smilax_china_(tendrill).jpg); Alpsdake, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 198. а. и б. Јадранка Луковић; в. Дуња Карановић; г. Јадранка Луковић; д. Драган Обрадов.

Сл. 199. а. Јадранка Луковић; б. Биљана Кнежевић; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Acacia_koa_with_phyllode_between_the_branch_and_the_compound_leaves.JPG; Wmpearl, Public domain, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Acacia_pravissima_\(5055339551\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Acacia_pravissima_(5055339551).jpg); Donald Hobern from Copenhagen, Denmark, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 200. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Drosera_rotundifolia_leaf1.jpg; I, Petr Dlouhý, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pinguicula_vulgaris_\(9\).JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pinguicula_vulgaris_(9).JPG); Sylvain Bezy, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dionaea_muscipula.jpg; Valugi, Public domain, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nepenthes_truncata.jpg; en:User:NepGrower, Public domain, via Wikimedia Commons; д. Јадранка Луковић; њ. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Greater_Bladderwort_Utricularia_vulgaris_\(6171429243\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Greater_Bladderwort_Utricularia_vulgaris_(6171429243).jpg); Len Worthington, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons; е. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dischidia_major_kz03.jpg; Krzysztof Ziarnik, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 201. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gall_of_Dasineura_folliculi_on_Solidago.jpg; Friesen5000, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leptocybe_invasa_\(blue_gum_chalcid\)_gall_on_Eucalyptus.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leptocybe_invasa_(blue_gum_chalcid)_gall_on_Eucalyptus.jpg); Bj.schoenmakers, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Vitisella_brevicauda_2.jpg; Owen Strickland, CC0, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Andricus_quercuscorticis_galls_17434.jpg; Arnstein Staverløkk, Norsk institutt for naturforskning, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 202. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gall_of_Japanagromyza_inferna_in_Centrosema_virginianum_L._-ZooKeys-374-045-g006.jpg; De Sousa, V.; Couri, M., CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dasineura_populeti_3312M.jpg; Gilles San Martin, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Galls_of_Hartigiola_annulipes_\(a_midge\)_on_beech_leaf_-_Flickr_-_S._Rae.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Galls_of_Hartigiola_annulipes_(a_midge)_on_beech_leaf_-_Flickr_-_S._Rae.jpg); S. Rae from Scotland, UK, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Diplolepis_rosae_140451824.jpg; grey_moss, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; д. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Galle_Ulmen-Blasenlaus_Tetraneura_ulmi.JPG; Holger Krisp, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>>, via Wikimedia Commons; њ. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:CHERRY_GALL_Cynips_quercusfolii_on_SESSILE_OAK_Quercus_petraea_\(6210149846\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:CHERRY_GALL_Cynips_quercusfolii_on_SESSILE_OAK_Quercus_petraea_(6210149846).jpg); Len Worthington, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons; е. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Silk_button_spangle_galls_-_geograph.org.uk_-_5502625.jpg; Silk button spangle galls by Evelyn Simak, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons; ж. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cynips_divisa_galls_17452.jpg; Arnstein Staverløkk, Norsk institutt for naturforskning, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; з. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bugle_galls_\(51333609811\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bugle_galls_(51333609811).jpg); hedera.baltica from Wrocław, Po-

land, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 203. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Monotropa_hypopitys_Korzeni%C3%B3wka_pospolita_2020-07-03_01.jpg; Agnieszka Kwiecień, Nova, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; б. Јадранка Луковић.

Сл. 204. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lathyrus_aphaca_sl18.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Berberis_vulgaris_kz07.jpg; Krzysztof Ziarnek, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; в. Дуња Карановић.

Сл. 205. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Echinopsis_tubiflora_-_thorns_\(aka\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Echinopsis_tubiflora_-_thorns_(aka).jpg); André Karwath aka Aka, CC BY-SA 2.5 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Robinia_spines_kz.jpg; Kenraiz, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Crataegus_monogyna_spine_NT1.jpg; Macleay Grass Man, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 206. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Filosocereus_royenii_kz1.jpg; Krzysztof Ziarnek, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Euphorbia_virosa_\(stem\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Euphorbia_virosa_(stem).jpg); © Hans Hillewaert.

РАЗМНОЖАВАЊЕ СКРИВЕНОСЕМЕНИЦА

Сл. 207. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_longitudinal_half_cut_flower_ovary_style_stamens_hypanthium.svg; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_flower.jpg; User:Nino Barbieri, CC BY-SA 2.5 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 208. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stinking_Hellebore_\(Helleborus_foetidus\)_\(8423796959\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stinking_Hellebore_(Helleborus_foetidus)_(8423796959).jpg); AnemoneProjectors, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 209. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stamen_morphology_-_laminar_stamen_series_in_Nymphaea_tuberosa.svg; Photograph authors: D. L. Nickrent, K.R. Robertson 2002 (as stated on http://courses.washington.edu/bot113/family_pages/Nymphaeaceae/Nymphaeaceae.html) Svg author: User:RoRo, Public domain, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stamen_morphology_-_laminar_stamen_series_in_Nymphaea_tuberosa.svg; Photograph authors: D. L. Nickrent, K.R. Robertson 2002 (as stated on http://courses.washington.edu/bot113/family_pages/Nymphaeaceae/Nymphaeaceae.html) Svg author: User:RoRo, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 210. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lychnis_flos-cuculi_sl34.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pollen_of_Hibiscus_through_macro_photography.jpg; Sumita Roy Dutta, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; в. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Kappar.JPG>; Danielborg, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 211. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Orange_flower_close_up.jpg; Rosendahl, Public domain, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_persica_Kiev4.jpg; Аймаина хикари, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Begonia_semperflorens_male_flower.jpg; Stojanoski Slave - Silfriel, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%E6%BA%AA%E9%A0%AD%E7%A7%8B%E6%B5%B7%E6%A3%A0_-_%E6%BA%AA%E9%A0%AD%E8%87%AA%E7%84%B6%E6%95%99%E8%82%B2%E5%9C%92%E5%8D%80_Begonia_chitoensis_-_Xitou_Nature_Education_Area,_Taiwan_20220330200106_14.jpg; Ping an Chang, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; д. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cassava_-_male_flower_\(8698607836\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cassava_-_male_flower_(8698607836).jpg); Ton Rulkens from Mozambique, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0>>, via Wikimedia Commons; е. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cassava_flower,_Manihot_esculenta.jpg; Ton Rulkens, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 212. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_domestica_1DS-II_4-3511.jpg; SAplants, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Geranium_thunbergii_\(sepal\).JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Geranium_thunbergii_(sepal).JPG); Alpsdake, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pink_tulip_flower.jpg; Benjamin D. Esham / Wikimedia Commons, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lily_On_Black_\(221118347\).jpeg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lily_On_Black_(221118347).jpeg); Erwin Bosman, CC0, via Wikimedia Commons; д. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Juglans_regia_04.JPG; Dalgial, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 213. а. Јадранка Луковић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Campanula_with_waterdrops.jpg; Amada44, Public domain, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20131022Silene_vulgaris2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Vicia_sativa_kz05.jpg; Krzysztof

Ziarnek, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 214. а и б. Лана Зорић.

Сл. 215. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Papaver_rhoeas_-_flower_bud_\(KK\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Papaver_rhoeas_-_flower_bud_(KK).jpg); Katarzyna Kawka, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rocha_Pear_2017_B7.jpg; Fructibus, CC0, via Wikimedia Commons; в. Дуња Карановић; г. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:TrifoliumFragiferum2.jpg>; Christian Fischer, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; д. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Taraxacum_officinale_\(5087795071\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Taraxacum_officinale_(5087795071).jpg); Matt Lavin from Bozeman, Montana, USA, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 216. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Malva_sylvestris_kz10.jpg; Krzysztof Ziarnek, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Fragaria_viridis_flower_\(02\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Fragaria_viridis_flower_(02).jpg); Jean-Jacques Houdré, CC BY-SA 2.0 FR <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/fr/deed.en>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Red_and_white_fuschias.jpg; Leon Brooks, Public domain, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Helleborus_dumetorum_\(Hecken-Nieswurz\)_IMG_34815.JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Helleborus_dumetorum_(Hecken-Nieswurz)_IMG_34815.JPG); HermannSchachner, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 217. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140626Malva_sylvestris1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20150826Dianthus_carthusianorum2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. Дуња Карановић.

Сл. 218. Вукашин Рогановић

Сл. 219. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Solanum_avicular_Chatswood.jpg; Poyt448 Peter Woodard, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140803Campanula_rotundifolia3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20180629Datura_stramonium1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20161026Symphytum_officinale6.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 220. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ranunculus_ficaria,_Fox_Chapel,_2015-04-18,_02.jpg; Cbaile19, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140802Convolvulus_arvensis1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons. в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Glechoma_hederacea2_ies.jpg; Frank Vincentz, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Colourful_Viola_flowers4.jpg; Neelix at English Wikipedia, Public domain, via Wikimedia Commons; д. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:A_view_showing_tulip_flowers_in_full_bloom_at_the_Mughal_Gardens_of_the_India_2.jpg; Rajeshphotography, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; њ. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%E0%B8%9E%E0%B8%B8%E0%B8%97%E0%B8%98%E0%B8%A3%E0%B8%B1%E0%B8%81%E0%B8%A9%E0%B8%B2_Canna_indica_L._%E0%B8%A7%E0%B8%87%E0%B8%A8%E0%B9%8C_Cannaceae_\(17\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%E0%B8%9E%E0%B8%B8%E0%B8%97%E0%B8%98%E0%B8%A3%E0%B8%B1%E0%B8%81%E0%B8%A9%E0%B8%B2_Canna_indica_L._%E0%B8%A7%E0%B8%87%E0%B8%A8%E0%B9%8C_Cannaceae_(17).jpg); PEAK99, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 221. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:P%C5%82atek_bodzisзка,_epiderma.jpg; MarekMiś, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rose_Petal.jpg; Umberto Salvagnin, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 222. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Viola_odorata_Moshchun2.JPG; Аймаина хикари, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20150522Linaria_bipartita7.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Aquilegia_vulgaris_in_Aveyron_01.jpg; Krzysztof Golik, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 223. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20190328Lamium_maculatum1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20151001Salvia_pratensis2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 224. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20150723Lathyrus_tuberosus2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140607Lotus_corniculatus1.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 225. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bidens_cernua_15-p.bot-biden.cernu-03.jpg; Laval University, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:6108-Taraxacum_officinale_agg-Alpsk%C3%A1_v%C3%ADska.JPG; Vojtěch Zavadil, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Arnica_mollis_\(29135001761\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Arnica_mollis_(29135001761).jpg); Matt Lavin from Bozeman, Montana, USA, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 226. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Phragmites_australis_spikelet3_\(6966472342\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Phragmites_australis_spikelet3_(6966472342).jpg); Harry Rose

from South West Rocks, Australia, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0>>, via Wikimedia Commons; б. Исидора Цветић.

Сл. 227. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20200318Magnolia_x_soulangeana2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20160317Galanthus_nivalis2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Daffodil,_2020-03-20,_Beechview,_02.jpg; Cbaile19, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 228. а. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:PurpurKnabenkrautH3a.jpg>; Helge Klaus Rieder, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:%D0%9E%D1%84%D1%80%D0%B8%D1%81_%D0%BF%D1%87%D0%B5%D0%BB%D0%BE%D0%BD%D0%BE%D1%81%D0%BD%D0%B0%D1%8F.JPG; Nuvens, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 229. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stamens_of_Picris_echioides_2of2.JPG; Hildesvini, CC0, via Wikimedia Commons; б. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:RittersternMountBlancStaubbeutel.jpg>; Helge Klaus Rieder, CC0, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Zea_mays_stamens_\(2\)bewerkt.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Zea_mays_stamens_(2)bewerkt.jpg); Rabbak, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0>>, via Wikimedia Commons; г. Јадранка Луковић.

Сл. 230. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Flowers_Lilly_\(5428628005\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Flowers_Lilly_(5428628005).jpg); marsupium photography, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0>>, via Wikimedia Commons; б. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stamens-and-pistil.jpg>.

Сл. 231. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chimaphila_menziesii-Oregon-flowers.jpg; Jim Conrad, Public domain, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Solanum_carolinense,_2021-07-08,_Shadyside,_01.jpg; Cbaile19, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Theobroma_grandiflorum-flower.jpg; Puime, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 232. Дуња Карановић.

Сл. 233. Лана Зорић.

Сл. 234. Исидора Цветић.

Сл. 235. Исидора Цветић.

Сл. 236. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Misc_pollen.jpg; and https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Misc_pollen_colorized.jpg; Dartmouth College Electron Microscope Facility, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 237. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hyssopus_officinalis_pollen.jpg; Алексей Кабанов, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Syringa_vulgaris_pollen.jpg; Алексей Кабанов, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Saintpaulia_pollen.jpg; Алексей Кабанов, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Marrow_pollen.jpg; Алексей Кабанов, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons; д. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grass_Pollen_\(6864642413\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grass_Pollen_(6864642413).jpg); [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grass_Pollen_\(6864642413\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grass_Pollen_(6864642413).jpg); https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pinus_pollen_2.jpg; Jon Houseman, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 238. а. Предраг Радишић; б. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pollentubes.jpg>; Carlos Agudelo, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 239. Исидора Цветић.

Сл. 240. Исидора Цветић.

Сл. 241. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Anemone_nemorosa_-_pistils.jpg; Dinkum, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20150424Fragaria_vesca2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Magnolia_wieseneri.jpg; [Magnolia_Watsoni.JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Magnolia_Watsoni.JPG); WibblyWibbyderivative work: Wikiklaas, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 242. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tulipan_wisnia6522.jpg; Wisniowy, Public domain, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pisitil_de_Ilmoner.JPG; Victor M. Vicente Selvas, Public domain, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:FLOWER_\(16876112692\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:FLOWER_(16876112692).jpg); Dorian Wal-lender from Lake Havasu City, Arizona, USA, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 243. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:2014-12-29_14-49-51_pistil-22f.jpg; Thomas Bresson, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:ComputerHotline_-_Pistil_\(by\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:ComputerHotline_-_Pistil_(by).jpg); Thomas Bresson, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0>>, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Papaya_stigma_\(4603880372\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Papaya_stigma_(4603880372).jpg); Ton Rulkens, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0>>, via Wikimedia Commons; г. <https://commons.wiki>

media.org/wiki/File:%D0%A0%D1%8B%D0%BB%D1%8C%D1%86%D0%B5_%D0%BE%D0%B4%D1%83%D0%B2%D0%B0%D0%BD%D1%87%D0%B8%D0%BA%D0%B0.jpg; Andrei Savitsky, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; д. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Klaproos_stempels.jpg; Rasbak at nl.wikipedia, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; ђ. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tacca_leontopetaloides_-_stigma_\(6658815931\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tacca_leontopetaloides_-_stigma_(6658815931).jpg); Ton Rulken, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 244. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lilium_ovary.jpg; Jon Houseman, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. и в. Јадранка Луковић.

Сл. 245. Исидора Цветић.

Сл. 246. а. и б. Јадранка Луковић; в. Исидора Цветић.

Сл. 247. Исидора Цветић.

Сл. 248. Исидора Цветић.

Сл. 249. а. Исидора Цветић, шематски приказ; https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bell_pepper_cut.jpg; Tiia Monto, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tomato-cut_horizontal.png; User:FoeNyx, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. Исидора Цветић, шематски приказ; https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cucumis_metuliferus_fruit_cross_section.jpg; Ivar Leidus, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 250. а. <https://digital.library.wisc.edu/1711.dl/BCRDFBYTYAXGP8I>; б. <https://digital.library.wisc.edu/1711.dl/XXH-2B2CEJJVL86>; в. <https://digital.library.wisc.edu/1711.dl/LSRTVGEKKAN748X>. Уз дозволу аутора слика Clayton, Michael W.

Сл. 251. Исидора Цветић.

Сл. 252. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Aquilegia_vulgaris_floral_diagram.svg; Nefronus, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Galanthus_nivalis_floral_diagram.svg; Nefronus, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ranunculus_acris.svg; Nefronus, CC0, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carduus_floral_diagram.svg; Nefronus, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 253. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rafflesia_80_cm.jpg; Steve Cornish, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nymphaea_alba.jpg.

Сл. 254. Шематски приказ Исидора Цветић. а. Јадранка Луковић, б. Дуња Карановић; в. и г. Јадранка Луковић; д. Дуња Карановић; ђ. Сања Тодоровић; е. Дуња Карановић.

Сл. 255. Шематски приказ Исидора Цветић. а., б. и в. Дуња Карановић; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Broccoli_flowers_-_geograph.org.uk_-_4766785.jpg; Broccoli flowers by Jonathan Billinger, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 256. Шематски приказ Исидора Цветић. а. Сања Тодоровић; б. и в. Јадранка Луковић; г. Драган Обрадов.

Сл. 257. а. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Geranium-pratense-070706-800-1.jpg>; Michael H. Lemmer, CC BY-SA 2.5 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Magnolia_x_thompsoniana_flower.jpg; William (Ned) Friedman, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons).

Сл. 258. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Primula_vulgaris_ENBLA06_2.jpg; Enrico Blasutto, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 259. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Betula_populifolia_15-p.bot-bet.popul-015.jpg; Laval University, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ambrosia_artemisiifolia_sl11.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Salix_caprea_Male.jpg (Didier Descouens, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons); г. ([https://commons.wikimedia.org/wiki/File:\(ms\)_Salix_caprea_5.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:(ms)_Salix_caprea_5.jpg) (Hladac, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons).

260. 4. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Viola_lanceolata_10531214.jpg; Reuven Martin, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lamium_amplexicaule_sl4.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Detail_of_cleistogamous_Nymphaea_dimorpha_I.M.Turner_flower.jpg; Conan Wolff, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 261. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20190312_Galanthus_nivalis_3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikime-

dia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Galanthus_nivalis_sl16.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 262. а. Дуња Карановић; б. Јелена Јоцковић.

Сл. 263. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ornithogalum_umbellatum,_2015-05-08,_Allegheny_Cemetery,_02.jpg; Cbaile19, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Argemone_Mexicana.jpg; Vikramjit Kakati, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 264. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:2014_S_2194_VbuIzvRje%C4%8D_1_-_Copy.JPG; MickMorton, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Malva_sylvestris,_flower_2.JPG; Lucarelli, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 265. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Apis_mellifera\(js\)07.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Apis_mellifera(js)07.jpg); Jerzy Strzelecki, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Muscidae_-_Mesembrina_meridiana.jpg; Hectonichus, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scarab_beetle_on_Redring_Milkweed.jpg; James Leon Young, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; г. Јадранка Луковић.

Сл. 266. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Zosterops_japonicus_and_Camellia_japonica.JPG; Alpsdake, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rufous_hummingbird_at_Seedskaadee_National_Wildlife_Refuge_\(43282424064\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rufous_hummingbird_at_Seedskaadee_National_Wildlife_Refuge_(43282424064).jpg); USFWS Mountain-Prairie, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grey-headed_Flying_Fox_\(IMG0527\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grey-headed_Flying_Fox_(IMG0527).jpg); Andrew Mercer (www.baldwhiteguy.co.nz), CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 267. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pollen_from_pine-tree.jpg; Tangopaso, Public domain, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stenotaphrum_secundatum_head6_\(7417607448\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stenotaphrum_secundatum_head6_(7417607448).jpg); Harry Rose from South West Rocks, Australia, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hazel_catkins_on_Gotland.jpg; W.carter, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ulmus_minor_\(Feld-Ulme\)_IMG_35054.JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ulmus_minor_(Feld-Ulme)_IMG_35054.JPG); HermannSchachner, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 268. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ceratophyllum_submersum_sl49.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 269. Исидора Цветић.

Сл. 270. Шематски приказ Исидора Цветић; <https://search.library.wisc.edu/digital/AY3RFP6A4X5Y3L8G>; Clayton, Michael W. © Board of Regents of the University of Wisconsin System.

Сл. 271. Itoh J-I, Sato Y, Sato Y, Hibara K-I, Shimizu-Sato S, Kobayashi H., Takehisa H., Sanguinet K. A., Namiki N., Nagamura Y. (2016): Genome-wide analysis of spatiotemporal gene expression patterns during early embryogenesis in rice. Development 143, 1217–1227; doi:10.1242/dev.123661. Уз дозволу Jun-Ichi Itoh.

Сл. 272. Исидора Цветић.

Сл. 273. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ophrys_apifera_seeds_on_seedpod.jpg; Frederick Depuydt, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coconut_face.jpg; Petey21, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lodoicea_maldivica.JPG; The original uploader was Shaihlud at French Wikipedia., CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 274. а. и б. Дуња Карановић

Сл. 275. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Kungumanga_\(Myristica_fragrans\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Kungumanga_(Myristica_fragrans).jpg); Dr Peter James Chisholm, CC0, via Wikimedia Commons; б., в. и г. Дуња Карановић; д. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Asclepias_syriaca_\(fruits_and_seeds\)_D130902_closeup.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Asclepias_syriaca_(fruits_and_seeds)_D130902_closeup.jpg); Tangopaso, Public domain, via Wikimedia Commons; њ. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gona_001_php.jpg; Tracey Slotta @ USDA-NRCS PLANTS Database, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 276. а., б. в. и г. Дуња Карановић.

Сл. 277. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coco_de_Paimpol_\(4044122852\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coco_de_Paimpol_(4044122852).jpg); Marc Kjerland from Chicago, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons; б. Дуња Карановић.

Сл. 278. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pomegranate_seeds.png; Sakartvelo, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 279. а. Јадранка Луковић; б. Лана Зорић.

Сл. 280. Исидора Цветић по узору, Николић 2017.

Сл. 281. Дуња Карановић.

Сл. 282. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Asclepias_syrriaca_Troje%C5%9B%C4%87_ameryka%C5%84s-ka_2022-10-11_01.jpg; Agnieszka Kwiecień, Nova, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Consolida_ajacis_2021-09-01_9700.jpg; Salicyna, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 283. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20161023Robinia_pseudoacacia3.jpg; nRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. Драган Обрадов; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20150701Colutea_arborescens2.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sophora_macrocarpa_pods_\(8434473892\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Sophora_macrocarpa_pods_(8434473892).jpg); Dick Culbert from Gibsons, B.C., Canada, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 284. а. Дуња Карановић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Reseda_odorata_2019-08-11_3910.jpg; Salicyna, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Silene_latifolia_fruit-bis.jpg; La la means I love you, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20171004Datura_stramonium3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; д. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Iris_foetidissima_fruit_\(06\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Iris_foetidissima_fruit_(06).jpg); jcech, CC BY-SA 2.0 FR <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/fr/deed.en/>>, via Wikimedia Commons; њ. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Portulaca_oleracea_fruit01.jpg; Loasa, Public domain, via Wikimedia Commons.

Сл. 285. а и б. Дуња Карановић.

Сл. 286. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ranunculus_repens_07_ies.jpg; Frank Vincentz, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Betula_pendula_achene\(s\)_TK_2023-05-07_1.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Betula_pendula_achene(s)_TK_2023-05-07_1.jpg); T. Keibert, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Quercus_muhlenbergii_-_Flickr_-_aspidoscelis_\(1\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Quercus_muhlenbergii_-_Flickr_-_aspidoscelis_(1).jpg); Patrick Alexander from Las Cruces, NM, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 287. а., б. и в. Дуња Карановић.

Сл. 288. а и б. Дуња Карановић.

Сл. 289. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Foeniculum_vulgare_G.jpg; Wouter Hagens, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. и в. Дуња Карановић.

Сл. 290. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:0975-Stachys_sylvatica-Zl%C3%ADn_7.12.JPG; Vojtěch Zavadil, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Суноглосум_официнале_-_Flickr_-_aspidoscelis_\(1\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Суноглосум_официнале_-_Flickr_-_aspidoscelis_(1).jpg); Patrick Alexander from Las Cruces, NM, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 291. а. Дуња Карановић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coffea_-_Drup_on_black_background.png; Filo gèn', CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 292. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coco_\(Arecaceae\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Coco_(Arecaceae).jpg); Filo gèn', CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plod_oreha_v_zeleni_lupini_-_Juglans_regia_-_walnut.JPG; Jonson22, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 293. Дуња Карановић.

Сл. 294. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Vitis_sp._15-p.bot-vitis.sp-09.jpg; Laval University, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bright_red_tomato_and_cross_section02.jpg; fir0002 flagstaffotos [at] gmail.com Canon 20D + Sigma 150mm f/2.8, GFDL 1.2 <<http://www.gnu.org/licenses/old-licenses/fdl-1.2.html>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 295. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lemon_-_whole_and_split.jpg; Ivar Leidus, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Oranges_-_whole-halved-segment.jpg; Ivar Leidus, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 296. а. Дуња Карановић; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cantaloupe_cut_and_whole.jpg; Atomicbre at English Wikipedia, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 297. Дуња Карановић.

Сл. 298. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Magnolia_Seeds_\(15262607479\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Magnolia_Seeds_(15262607479).jpg); Esin Üstün from Istanbul, Turkey, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 299. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rosa_canina_fruit_\(18\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rosa_canina_fruit_(18).jpg); Thierry PERNOT, CC BY-SA 2.0 FR <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/fr/deed.en/>>, via Wikimedia Commons; б. Дуња Карановић.

Сл. 300. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:AD2009Aug13_Rubus_06.jpg; Bernie, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:AD2009Aug13_Rubus_04.jpg; Bernie, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 301. а. Дуња Карановић; б. и в. Јадранка Луковић.

Сл. 302. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_stepposa_\(fruit\)_5.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prunus_stepposa_(fruit)_5.jpg); Le.Loup.Gris, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140627Lonicera_xylostemum.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 303. а. и б. Јадранка Луковић; в. Дуња Карановић; г. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bran_and_Aleu_rone_Layer_with_Horny_Endosperm_in_Zea_Mays_Embryo_by_Phase_Contrast_\(33762056788\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bran_and_Aleu_rone_Layer_with_Horny_Endosperm_in_Zea_Mays_Embryo_by_Phase_Contrast_(33762056788).jpg); Berkshire Community College Bioscience Image Library, CC0, via Wikimedia Commons; д. и њ. Лана Зорић.

Сл. 304. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Peanut_Plant_Harvest_-_49234625556.jpg; Alabama Extension, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20160419Cymbalaria_muralis6.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Trifolium_subterraneum_kz02.jpg; Krzysztof Ziarnik, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 305. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ecballium_elaterium_Tryskawiec_spr%C4%99%C5%BCysty_2020-08-07_06.jpg; Agnieszka Kwiecień, Nova, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Geranium_rotundifolium_macro_flower_and_seeds.jpg; Andrea Moro, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Springkapselkraut_IMG_9452.jpg; Losch, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hura_crepitans_5Dsr_6722.jpg; SAplants, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; д. Дуња Карановић.

Сл. 306. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20160805Prunella_vulgaris3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Campanula_persicifolia_kz03.jpg; Krzysztof Ziarnik, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ragno_e_Bombo_su_Scardaccione_selvatico.jpg; Alberosardo, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 307. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Senecio_consanguineus_1DS-II_7843.jpg; SAplants, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Traveller%27s_Joy_\(Clematis_vitalba\)_seeds_\(8214487896\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Traveller%27s_Joy_(Clematis_vitalba)_seeds_(8214487896).jpg); Peter O'Connor aka anemoneprojectors from Stevenage, United Kingdom, CC BY-SA 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140518Pappel_Hockenheim3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 308. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Alsomitra_macrocarpa_seed_\(syn._Zanonia_macrocarpa\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Alsomitra_macrocarpa_seed_(syn._Zanonia_macrocarpa).jpg); Scott Zona from Miami, Florida, USA, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ulmus_minor_ex_Provence_samarae.jpg; Stavast22, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carpinus_betulus_05_ies.jpg; Frank Vincentz, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Fraxinus_americana_seeds.jpg; Keith Kanoti, Maine Forest Service, USA, CC BY 3.0 US <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/us/deed.en/>>, via Wikimedia Commons; д. Дуња Карановић.

Сл. 309. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cardiospermum_grandiflorum_fruit_NC3.jpg; Macleay Grass Man, CC BY 2.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20140907Colutea_arborescens3.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; в. и г. Дуња Карановић.

Сл. 310. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Kali_tragus_sl44.jpg; Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tumbleweed_Kali_tragus_dry_tumbled.jpg; Dcrjrsr, CC BY 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 311. а. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carex_vesicaria_inflorescence_\(9\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carex_vesicaria_inflorescence_(9).jpg); GLev, CC BY-SA 2.0 FR <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0/fr/deed.en/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nelumbo_Nucifera_fruit_-_botanic_garden_Adelaide.jpg; Peripitus, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Seed_dispersal.jpg; Earth Rangers, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 312. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:After_a_fire_in_the_Blue_Mountains_National_Park.jpg; Catherine

Collins, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 313. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Euonymus_europaeus_seeds_October_Ukr002.JPG; Slava pogr, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ephedra_foeminea_kz06.jpg; Krzysztof Ziarnek, Kenraiz, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 314. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:20170903Geum_urbanum.jpg; AnRo0002, CC0, via Wikimedia Commons; б. и в. Дуња Карановић; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Arctium_minus_15-p.bot-arcti.minus-12.jpg; Laval University, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; д. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:LepidiumVirginicum6.jpg>; Douglas Goldman, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 315. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ganas_de_Vivir.jpg; Diógenes el Filósofo, CC0, via Wikimedia Commons.

Сл. 316. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Allium_sativum_003.JPG; H. Zell, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lilium_lancifolium_bulbils2.jpg; Hardyplants, CC0, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Utricularia_vulgaris_turion_kz.jpg; Kenraiz Krzysztof Ziarnek, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 317. Јадранка Луковић.

Сл. 318. а. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stickling2.jpg>; User Chrizz on sv.wikipedia, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rooting_of_softwood_cuttings_of_elm_under_the_mist_propagation_system.jpg; The original uploader was Gmihail at Serbian Wikipedia., CC BY-SA 3.0 RS <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/rs/deed.en>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 319. а. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:SaintpauliaLeaf-7.jpg>; Kārlis Kalviškis, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Basilikumwurzling.jpg>; Waithamai, CC BY 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 320. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Beech_CV_grafting.jpg; Gmihail at Serbian Wikipedia, CC BY-SA 3.0 RS <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/rs/deed.en>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cherry_tree_grafting_5.jpg; Calyponte, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Whip_graft_\(good\)_\(cropped\).JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Whip_graft_(good)_(cropped).JPG); Chris Hibbard, GFDL <<http://www.gnu.org/copyleft/fdl.html>>, via Wikimedia Commons.

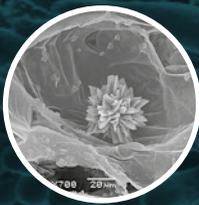
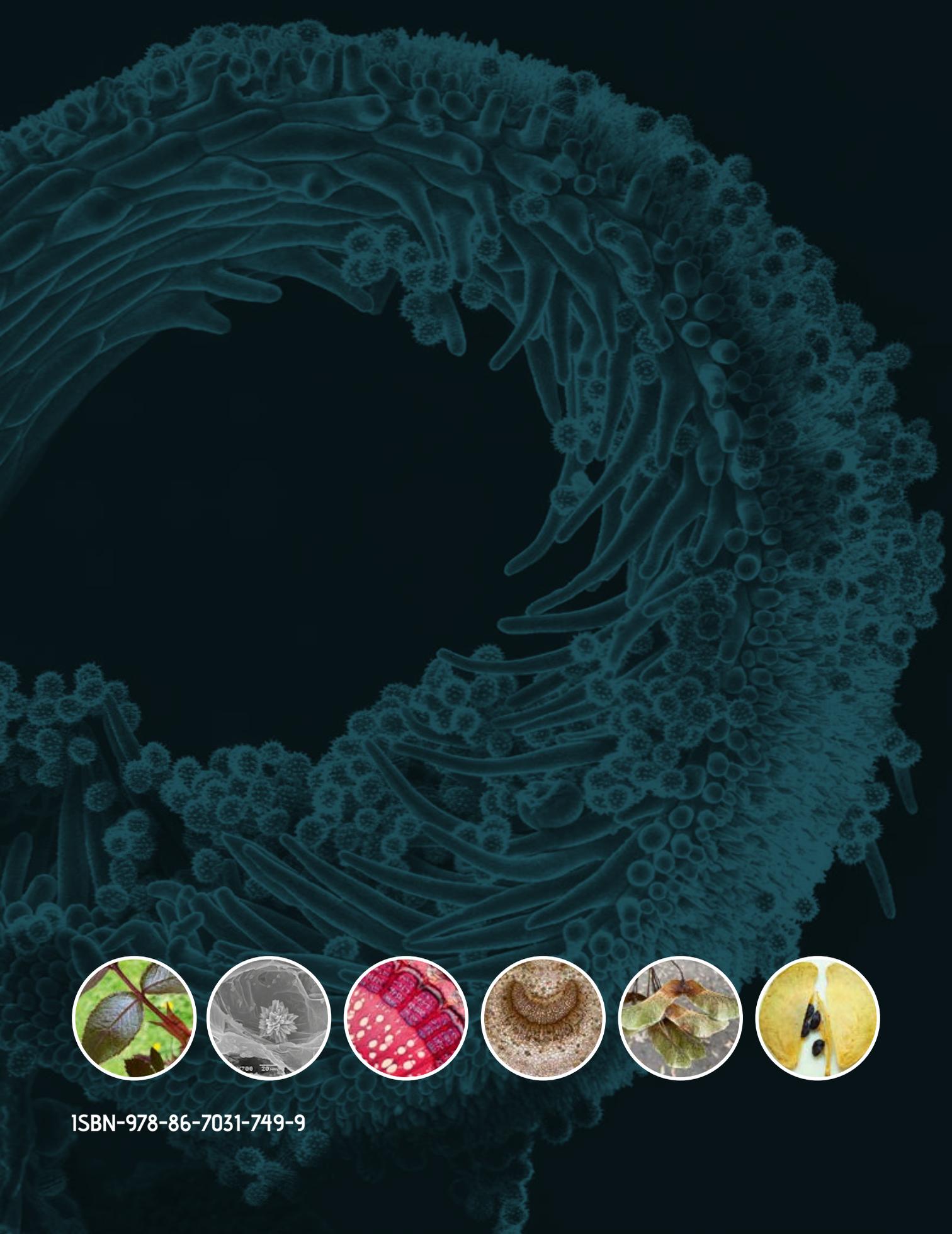
Сл. 321. а. (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grafting_demo4.jpg; Fotokannan, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grafting_demo3.jpg; Fotokannan, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grafting_demo5.jpg; Fotokannan, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons; г. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Grafting_demo8.jpg; Fotokannan, CC BY-SA 3.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 322. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cherry_tree_grafting_3.jpg; Calyponte, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 323. а. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rose_chip_budding_right_after_grafting.jpg; Eiku, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; б. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rose_chip_budding_after_5_days.jpg; Eiku, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons; в. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Rose_chip_budding_after_7_days.jpg; Eiku, CC BY-SA 4.0 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>>, via Wikimedia Commons.

Сл. 324. а. б. и в. Драгана Миладиновић.

Сл. 325. Исидора Цветић.



ISBN-978-86-7031-749-9