

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
ŠUMARSKI FAKULTET



Jozo Franjić  
Željko Škvorc  
Ivo Trinajstić

**ANATOMIJA BILJA**

interna skripta

Zagreb, travanj 2008. godine

# SADRŽAJ

PREDGOVOR .....	3
1. UVOD.....	4
2. ORGANSKE MOLEKULE KOJE IZGRAĐUJU BILJNI SVIJET .....	6
2.1. Nukleinske kiseline .....	7
2.2. Ugljikohidrati .....	8
2.3. Proteini.....	9
2.4. Lipidi .....	10
3. BILJNE STANICE.....	12
3.1. Raznolikost stanica.....	12
3.1.1. Evolucija eukariotske stanice .....	13
3.1.2. Oblik i veličina biljnih stanica .....	14
3.2. Građa biljne stanice.....	14
3.2.1. Stanične membrane.....	15
3.2.2. Citoplazma .....	16
3.2.3. Jezgra .....	18
3.2.4. Mitochondriji .....	20
3.2.5. Plastidi.....	20
3.2.6. Ribosomi.....	23
3.2.7. Endoplazmatski retikulum .....	23
3.2.8. Diktiosomi .....	24
3.2.9. Mikrotjelešca .....	25
3.2.10. Vakuola .....	25
3.2.11. Stanična stijenka.....	27
3.3. Stanični ciklus kod biljaka.....	31
3.3.1. Interfaza .....	32
3.3.2. Mitoza .....	32
3.3.3. Mejoza.....	34
4. HISTOLOGIJA - znanost o staniču ili tkivu .....	36
4.1. Meristemi - tvorna staniča .....	36
4.2. Trajna ili gotova staniča .....	38
4.2.1. Kožno staničje ili kožno tkivo .....	38
4.2.2. Žiljno staničje .....	44
4.2.3. Temeljno staničje.....	48
5. ANATOMIJA VEGETATIVNIH BILJNIH ORGANI.....	49
5.1. Anatomska građa lista .....	49
5.1.1. Dorziventralni list.....	49
5.1.2. Koncentrični list .....	50
5.1.3. Otpadanje listova .....	51
5.2. Anatomska građa stabljike.....	52
5.2.1. Primarna građa dikotilsko-gimnospermske stabljike.....	52
5.2.2. Primarna građa monokotilske stabljike.....	53
5.2.3. Sekundarna građa dikotilsko-gimnospermske stabljike.....	54
5.3. Anatomska građa korijena .....	57
5.4. Filogenija stele .....	61
6. LITERATURA.....	63

## PREDGOVOR

U okviru predmeta Botanika i Šumarska botanika na Šumarskome fakultetu Sveučilišta u Zagrebu studenti se upoznaju s osnovnim zakonitostima botaničke znanosti. Stručnjaci koji završe Šumarski odsjek Šumarskoga fakulteta tijekom svoje profesionalne karijere baviti će se gospodarenjem i upravljanjem šumskim ekosustavima, kao i urbanim šumarstvom u najširem smislu. Ove ljudske djelatnosti izravno se oslanjaju na poznavanje biljnoga svijeta. Zbog toga će spoznaje koje studenti usvoje iz ovoga predmeta poslužiti uspješnijem praćenju mnogih drugih kolegija tijekom studija. Tako je npr. znanje o gradi biljne stanice osnova za razumijevanje Fiziologije bilja, Ishrane bilja, Genetike i oplemenjivanja bilja i sl.

Pored toga, osnovne spoznaje iz građe biljnoga tijela, filogenije, sistematike, ontogenije, ali i botaničke terminologije i nomenklature dio su opće naobrazbe šumara i biologa, pomoću koje on komunicira s ostalim stručnjacima i znanstvenicima s kojima sve više surađuje pri rješavanju konkretnih društvenih i znanstvenih problema.

# 1. UVOD

**Botanika** je dio biologije tj. znanost koja proučava sve pojave života u biljaka. Riječ "botanika" dolazi od grčke riječi *botane* što označava grmlje, travu, bilje koje raste na livadama. Za ovu znanost upotrebljava se i naziv **fitologija** (grč. *fiton* = biljka).

Već i sama riječ "botanika" po svom značenju i podrijetlu govori nam da su počeci botanike kao znanosti bili vezani na antičku Grčku, a osnivačem, "ocem" botanike smatra se Aristotelova učenika Teofrasta (371-286 pr. n. e.) koji je u 10 knjiga o "Prirodnoj povijesti bilja" sakupio sve dotadašnje botaničko znanje. Međutim razvoj botanike nemoguće je odvojiti od razvoja ljudske kulture jer je još od pretpovijesnoga vremena čovjek skupljao informacije o biljkama koje ga okružuju. Pri tome je bilo bitno koje su biljke jestive, ljekovite, otrovne ili koje se mogu koristiti kao oruđe ili oružje. To čini botaniku jednom od najstarijih znanstvenih disciplina.

Kroz dugo povijesno razdoblje botanika se razvila u kompleksnu, multidisciplinarnu znanost koja u svom opsegu ujedinjuje niz različitih disciplina. Mnoge od tih disciplina proučavaju životne pojave svojstvene svim živim bićima pa su svojim metodama i mnogim spoznajama vrlo slične odgovarajućim disciplinama kod zoologije, mikologije, mikrobiologije, medicine i dr. (npr. genetika, fiziologija, ekologija, citologija i sl.). Današnja znanost nastoji pojave promatrati dinamički i u punom opsegu ne ograničavajući njihovo razumijevanje nekim unaprijed zadanim granicama znanstvenih disciplina. Zbog toga se mnoge klasične znanstvene discipline međusobno isprepliću te stalno nastaju nove. Bez obzira na to klasifikacija znanosti omogućuje lakše snalaženje u ogromnoj količini znanstvenih informacija koje su nam danas dostupne. Neke važnije botaničke discipline su:

- **Morfologija** ili znanost o obliku proučava i opisuje biljne oblike i predstavlja osnovnu botaničku disciplinu. Kad morfologija proučava i opisuje vanjsku građu - biljne organe, označava se kao **organografija** (morfologija u užem smislu), a proučavanjem unutarnje građe bavi se **anatomija**.
- **Fiziologija** proučava sve procese u biljnem tijelu tijekom života biljke.
- **Ekologija** proučava odnos biljke prema okolišu, tj. živoj i neživoj prirodi.
- **Genetika** proučava sve pojave i procese vezane uz nasljeđivanje i prenošenje naslijednih svojstava s roditelja na potomstvo.
- **Sistematika** je botanička disciplina koja se bavi svrstavanjem biljaka u određene sustave.
- **Taksonomija** se bavi imenovanjem biljaka.
- **Filogenija** proučava srodstvene odnose između pojedinih biljnih skupina.
- **Fitogeografija** proučava rasprostranjenost pojedinih biljnih skupina na površini Zemlje.
- **Fitocenologija** proučava zakonitosti združivanja određenih biljnih skupina u biljne zajednice ili fitocene.
- **Paleobotanika** proučava izumrle biljne skupine koje su se u zemljinoj kori sačuvale u obliku fosila.

Postoje i botaničke discipline koje se bave proučavanjem samo određenih biljnih skupina npr. **briologija** (mahovine), **dendrologija** (drvenaste bilje) i sl. Postoje i brojne primjenjene botaničke discipline kod kojih se botaničke spoznaje kombiniraju s drugim

znanstvenim područjima npr. **šumarstvo, agronomija, ekonomska botanika, fitopatalogija, fitofarmacija** i dr.

Ova skripta donosi osnovne spoznaje o unutarnjoj građi biljnoga tijela (Anatomiji bilja). Unutarna građa biljnoga tijela može se promatrati na tri razine. Građom stanice kao osnovne i funkcionalne jedinice biljnoga organizma bavi se **citologija**. Više stanica koje vrše određenu funkciju ujedinjuje se u staničja ili tkiva čime se bavi **histologija**. Napokon, biljna tkiva čine biljne organe pa imamo **anatomiju biljnih organa**.

## 2. ORGANSKE MOLEKULE KOJE IZGRADUJU BILJNI SVIJET

Živa bića su izgrađena od organskih spojeva koji sadrže ugljik. Nazivamo ih **organske ili biološke molekule**. Naziv organske molekule potječe od toga što se u prošlosti smatralo da ti spojevi mogu nastati samo u živom organizmu.

Organske molekule su građene od različitoga broja istih ili sličnih podjedinica pa tako razlikujemo molekule s jednom podjedinicom – **monomere**, dvije do deset podjedinica – **oligomere** i s više od deset podjedinica – **polimere**. Ova sposobnost polimerizacije vrlo je važna za žive organizme. Najprije ona olakšava izgradnju velikih molekula. Naime, stanica ima informaciju kako sintetizirati osnovne jedinice i kako ih udružiti u veće molekule. Ako je potreban neki drugi tip molekule samo treba promijeniti informaciju o udruživanju dok se osnovne jedinice sintetiziraju na isti način. Npr. u stanicama za sintezu celuloze koristi se jedan način vezivanja molekula glukoze dok se za sintezu škroba koristi drugi. Pri tome je mehanizam nastajanja glukoze isti.

Polimerizacija bioloških molekula također omogućuje stanici održavanje relativno jednostavnog metabolizma koji proizvodi nekoliko tipova osnovnih jedinica i koji se u osnovi ne mijenja bez obzira na potrebe stanice. Npr. dok biljka raste aminokiseline se ugrađuju u proteine neophodne za rast stabljike i listova. Nakon određenoga vremena iste aminokiseline koriste se za sintezu proteina koji su potrebni za cvijetanje. Opisani način sinteze bioloških molekula omogućuje recikliranje, pa kada neki polimer više nije potreban razgradije se do sastavnih dijelova koji se mogu upotrijebiti za sintezu drugih polimera. Tako stanice čuvaju energiju koja je već utrošena pri sintezi monomera. Sinteza polimera, također omogućuje da različite stanice, odnosno različiti dijelovi organizma uspješnije rade zajedno. Npr. pri razvoju mladoga embrija u sjemenci okolna tkiva ga opskrbljuju jednostavnim šećerima, aminokisinama i lipidima. Stoga embrio može vrlo brzo sintetizirati složene molekule koje su mu potrebne. Kada bi do embria dolazile samo hranjive tvari (kisik, ugljik, dušik, fosfor i dr.) njegov razvoj bi tekao mnogo sporije.

U prirodi se nalazi veliki broj organskih molekula zahvaljujući građi atoma ugljika koji ostvaruje čvrste kovalentne veze s drugim atomima. Organske molekule dijelimo u četiri velike skupine:

1. **ugljikohidrati**
2. **proteini**
3. **lipidi**
4. **nukleinske kiseline.**

Te molekule često grade različite trodimenzionalne strukture (lanci, spirale, prsteni) o čemu ovise njihove značajke. Organske molekule imaju različite funkcionalne skupine vezane za ugljikove atome (metilnu, karboksilnu, aldehidnu, ketonsku, fosfatnu, amino i dr.). One određuju mnoga svojstva tih molekula. Velike molekule mogu imati više različitih skupina što im omogućuje da npr. istovremeno imaju svojstva kiselina i alkohola, kiselina i baza, topljivosti u lipidima u jednom području molekule i topljivosti u vodi u drugom.

## 2.1. Nukleinske kiseline

Razlikujemo dvije nukleinske kiseline – **deoksiribonukleinsku (DNK)** i **ribonukleinsku (RNK)**. Obje su polimeri čije su osnovne građevne jedinice **nukleotidi**. Nukleotid se sastoji od fosfatne skupine, šećera pentoze i dušične baze. Ako su dušične baze građene od jedne prstenaste molekule nazivaju se **pirimidinske baze**, a ako su građene od dva prstena **purinske baze**. Pirimidinske baze su **citozin (C)**, **timin (T)** i **uracil (U)**, a purinske **adenin (A)** i **gvanin (G)**.

Nukleotidi DNA u svom sastavu imaju šećer deoksiribozu i četiri dušične baze (A, G, C, T). Nukleotidi RNA imaju šećer ribozu i također četiri dušične baze samo što kod nje umjesto timina dolazi uracil.

Molekula DNK građena je od dva dugačka lanca koji se zavojito obavijaju jedan oko drugoga pa ga nazivamo dvostruka zavojnica (heliks). Svaki lanac izgrađen je od mnoštva nukleotida pa se naziva **polinukleotidni lanac**. Dva polinukleotidna lanca molekule DNK međusobno su povezana vodikovim vezama koje se uspostavljaju između dušičnih baza. Veze se uvijek uspostavljaju između komplementarnih baza, odnosno adenozin se uvijek spaja s timinom s dvije vodikove veze (A-T), a citozin s gvaninom s tri vodikove veze (C-G).

Upravo je redoslijed dušičnih baza specifično obilježje svake DNK molekule. Uloga DNK molekule je prenošenje nasljedne upute koja je sadržana u redoslijedu dušičnih baza. Ona se procesom samoumnožavanja prenosi na potomke. Kod biljnih stanica većina DNK nalazi se u jezgri gdje izgrađuje **kromatin** koji se na početku diobe oblikuje u kromosome. Osim toga dio DNK se nalazi i u plastidima i mitohondrijima gdje su te molekule kružno građene slično kao kod prokariotskih stanica.

Molekula DNK ima sposobnost samoumnožavanja ili autoreplikacije. Tijekom navedenoga procesa stvara se identična kopija DNK molekule tako da jedan polinukleotidni lanac predstavlja „kalup“ za sintezu drugoga. Na taj način dvije novonastale DNK molekule imaju po jedan lanac od stare DNK molekule i po jedan novi. Samoumnožavanje se odvija tako da se kidaju vodikove veze između komplementarnih dušičnih baza te se na dva nastala slobodna polinukleotidna lanca vežu slobodni komplementarni nukleotidi. Sama autoreplikacija je vrlo osjetljiv proces pa može doći do grešaka i oštećenja pod utjecajem UV ili x-zraka, odnosno različitih kemikalija. Mnoga od tih oštećenja stanica može sama popraviti zbog očuvanja redoslijeda dušičnih baza na drugom lancu.

Za razliku od DNK koja je građena od dva polinukleotidna lanca, molekula RNK je građena od jednog niza nukleotida. Molekule RNK se manjim dijelom nalaze u jezgri a većim dijelom u citoplazmi i ribosomima. Razlikujemo tri vrste RNK molekula:

- transportna ili prijenosna RNK, **tRNK** (eng. *transfer*) – prenosi odgovarajuće aminokiseline kroz citoplazmu do ribosoma
- ribosomska RNK, **rRNK** – zajedno s proteinima izgrađuje kromosome
- glasnička RNK, **mRNK** (eng. *messenger*) – nosi uputu za sintezu bjelančevina

**Adenozin-trifosfat (ATP)** je spoj koji sadrži kemijske veze bogate energijom pa ima vrlo važnu ulogu u svim procesima stanice gdje se izmjenjuje energija. Građen je od dušične baze adenina, šećera riboze i tri fosfatne skupine. Otpuštanjem jedne molekule fosfata oslobođa se energija pa nastaje adenosin-difosfat (ADP) a oslobođanjem još jedne

molekule fosfata nastaje adenozin-monofosfat (AMP). Ovaj proces je reverzibilan što znači da se energija može vezati primanjem molekula fosfata pa ponovno nastaje ATP.

## 2.2. Ugljikohidrati

Ugljikohidrati su organski spojevi izgrađeni iz ugljika, vodika i kisika, u kojima je odnos vodika i kisika 2:1, isto kao i u vodi. Po tome su ugljikohidrati i dobili naziv kao spojevi ugljika s vodom. Oni služe kao izvor energije i kao gradivni element stanice. Ugljikohidrati se međusobno razlikuju po broju C-atoma u molekuli pa razlikujemo:

- **monosaharide** ili jednostavne šećere koji mogu biti izgrađeni od tri (trioze), pet (pentoze), šest (heksoze) ili više međusobno povezanih ugljikovih atoma
- **disaharide** koji su izgrađeni od dvije molekule monosaharida
- **polisaharide** koji su građeni od više molekula monosaharida.

Ugljikohidrati s aldehidnom skupinom zovu se **aldoze**, a s ketonskom skupinom **ketoze**.

Osnovni monosaharid u bilnjom svijetu je **glukoza** ili grožđani šećer. On je po svojim karakteristikama heksosa-aldoza. **Fruktoza** ili voćni šećer je heksosa-ketoza. Kao što je slučaj kod mnogih drugih ugljikohidrata, ova dva monosaharida imaju vrlo sličnu kemijsku formulu koja se razlikuje u rasporedu atoma, odnosno funkcionalnoj skupini. Zbog toga se njihove molekule razlikuju po obliku (trodimenzionalnoj strukturi) što je vrlo važno u metabolizmu stanice jer enzimi prepoznaju molekule upravo po obliku. Monosaharidi-heksoze su u životu svijetu energetski materijal i iz njih se, u procesu disanja oslobađa energiju, uz  $\text{CO}_2$  i  $\text{H}_2\text{O}$ . Glukoza nastaje kao produkt fotosinteze, a fruktoza se nalazi u voću. U medu se nalaze glukoza i fruktoza.

Jedini biogeni ugljikohidrati su riboza i deoksiribozna. To su pentoze koje sudjeluju u izgradnji DNK i RNK, a derivati riboze (ribuloza) sudjeluju i u procesu fotosinteze.

Disaharidi nastaju spajanjem dvije molekule monosaharida kovalentnom vezom koja se zove kisikov most ili glikozidna veza pri čemu se izdvaja molekula vode. Najpoznatiji disaharid je **saharoza** koja se sastoji od glukoze i fruktoze. Ona najčešće služi kao transportna energetska molekula unutar biljke. **Maltoza** je disaharid izgrađen od dvije molekule glukoze.

**Škrob** je polisaharid koji nastaje polimerizacijom glukoze. Postoje dva oblika škroba: **amiloza** i **amilopektin**. Amiloza je dugačaka lančasta molekula koja se može sastojati od različitog broja molekula glukoze (obično oko 1000). Sama dužina lanca nije presudna jer sve molekule amiloze koje se sastoje od 20 i više molekula glukoze imaju slična kemijska svojstva i stanica ih ne razlikuje. Amilopektin je za razliku od amiloze vrlo razgranjena molekula čiji pojedinačni lanci sadrže 20-tak molekula glukoze. Odnos između amiloze i amilopektina kod biljaka može biti vrlo različit, tako škrobnica zrnca krumpira sadrže 78 % amilopektina dok se ona kod graška gotovo u potpunosti sastoje od amiloze.

Škrob služi kao kemijska tvar za pričuvu energije u biljci. On je vrlo pogodan za tu svrhu jer je kemijski inertan, a kada je potrebno stanica ga vrlo lako razgrađuje. Za razliku od škroba glukoza je vrlo nepogodna kao pričuvna tvar. Naime, stanica s velikom količinom glukoze ima tendenciju da absorbira i zadržava veliku količinu vode.

**Celuloza** ima vrlo sličnu kemijsku građu kao i amiloza ali imaju različite orientacije  $-OH$  skupine na prvom C atomu glukoze. Naime, škrob se sastoji od  $\alpha$ -glukoze, a celuloza od  $\beta$ -glukoze. Zbog toga škrob i celuloza imaju vrlo različita kemijska i biološka svojstva. Celulozne molekule se mogu međusobno vezati vodikovim vezama stvarajući vrlo pravilne i čvrste strukture koje nazivamo miceli i mikrofibrili. Isto tako na površini stanice vodikovim vezama vežu se s drugim polisaharidima tvoreći kompleksnu strukturu koja se naziva stanična stijenka.

**Hitin** je također polimer glukoze koji sadrži aminoskupinu, ne otapa se u vodi kao ni celuloza, a glavni je sastojak pokrova kukaca i rakova, kao i stanične stijenke gljiva.

## 2.3. Proteini

**Proteini** ili **bjelančevine** najrašireniji su spojevi u životnom svijetu. Dok su ugljikohidrati i lipidi slični kod svih organizama, sve vrste, ali i sve jedinke međusobno se razlikuju upravo prema proteinima koje posjeduju.

Proteini su polimeri čije su osnovne građevne jedinice **aminokiseline**. Aminokiseline su građene tako da se u sredini se nalazi atom ugljika na koji je vezano četiri skupine: vodik (-H), amino skupina ( $-NH_2$ ), karboksilna skupina ( $-COOH$ ) i R skupina. Međusobno se razlikuju s obzirom na građu R skupine.

Aminokiseline se međusobno povezuju peptidnim vezama u polipeptidne lance. Peptidna veza nastaje između karboksilne skupine jedne aminokiseline i aminoskupine druge kiseline. U životnom svijetu nalazimo samo 20-tak različitih aminokiselina. Kako se one u proteinima spajaju u dugačke lance u mnoštvu različitih redoslijeda, broj različitih proteina može biti vrlo velik.

Ovisno o redoslijedu i vrsti aminokiselina koje ih izgrađuju proteini mogu imati različitu trodimenzionalnu strukturu odnosno oblik. Oni se mogu savijati, naborati i omatati. Slično kao što je navedeno kod ugljikohidrata upravo ta trodimenzionalna struktura omogućuje proteinima obavljanje mnogih funkcija u stanici. Pri tome razlikujemo primarnu, sekundarnu, tercijarnu i kvartarnu strukturu proteina.

Primarna struktura je određena brojem, vrstom i redoslijedom aminokiselina u proteinskom lancu. To je najvažnije svojstvo proteina jer omogućuje ogromnu raznolikost. Npr. protein koji se sastoji od 100 aminokiselina može doći u  $20^{100}$  kombinacija aminokiselina.

Sekundarna struktura se pojavljuje kod nekih proteina, a ovisi o povezivanju i savijanju lanaca. Naime, aminokiseline unutar jednoga lanca mogu se međusobno povezivati vodikovim vezama pri čemu se lanac savija tvoreći spiralni oblik.

Tercijarna struktura je savijanje spirala zbog povezivanja aminokiselina iz različitih područja molekule. Pri tome se često proteini smotaju u kuglasti oblik.

Kvartarna struktura nastaje povezivanjem više odvojenih polipeptidnih lanaca. Ovu razinu organizacije nemaju svi proteini ali kod nekih je ona ključna za kemijska i biološka svojstva tog proteina. Npr. enzim RUBISCO koji sudjeluje u fotosinnetzi sastoji se od 8 malih polipeptidnih lanaca i 8 velikih. Enzim je aktiviran samo ako se svih 16 proteina udruži na ispravan način.

**Enzimi** ili biokatalizatori su proteini koji omogućuju ili ubrzavaju većinu kemijskih reakcija u stanicama. U živoj stanci vladaju vrlo ograničeni fizikalni i kemijski

uvjeti (uski raspon temperature, tlaka i pH) što ne omogućuje odvijanje mnoštva kemijskih reakcija. Zbog toga su potrebni enzimi koji mogu ubrzati kemijske reakcije i više od milijun puta a da se sami pri tome ne troše i ne mijenjaju. Enzimi koji osim proteina u svojoj građi imaju i neku drugu molekulu (neproteinski dio) nazivaju se **koenzimi**.

Svaki tip enzima katalizira samo jednu kemijsku reakciju i djeluje s točno određenim molekulama. Različiti enzimi koji kataliziraju istu reakciju nazivaju se **izoenzimi**. Mjesto na enzimu na koje se veže molekula koja sudjeluje u reakciji zove se aktivno mjesto.

Bjelančevine koje dolaze u biljnem svijetu pripadaju dijelom jednostavnim bjelančevinama - proteinima, dijelom složenim bjelančevinama - **proteidima**. Takve složene bjelančevine su npr. nukleoproteidi, sastavni dijelovi stanične jezgre. Molekula jednostavne bjelančevine sastavljena je samo iz aminokiselina, dok se kod složenih bjelančevina javlja i nebjelančasti dio - prostetična skupina, koja je u mnogo slučajeva važna za svojstva pojedine složene bjelančevine.

### Sinteza proteina

Informacije za sintezu svakog pojedinog proteina sadržane su u molekuli DNK odnosno u njenom slijedu dušičnih baza. Uputu za sintezu jednog polipeptidnog lanca sadrži odsječak DNK molekule koji se naziva **gen**. Sam proces sinteze izvodi se pomoću tri vrste RNK (vidi: Nukleinske kiseline) u dva stupnja:

1. **prepisivanje ili transkripcija** upute s DNK na mRNA
2. **prevodenje ili translacija** upute s mRNA u polipeptidni lanac.

Prepisivanje odvija u jezgri gdje se očitava genski zapis s molekule DNK tako da se sintetizira mRNA molekula koja ima komplementarni zapis. Molekula mRNA odlazi do ribosoma u citoplazmi gdje se odvija prevodenje, odnosno isčitavanje genske upute i sinteza polipeptidnog lanca. Genska uputa se očitava u **tripletima**, odnosno slijedovima od tri nukleotida. Jedan triplet određuje jednu aminokiselinu i naziva se **kod**. Broj mogućih kombinacija (kodova) je 64 ( $4^3$ ) što je više nego dovoljno obzirom da, kako je već rečeno sve proteine izgrađuju 20-tak aminokiselina.

U prevodenju sudjeluju tRNA koje sadrže **antikod** odnosno komplementarni triplet dušičnih baza. Molekule tRNA prenose odgovarajuće aminokiseline do ribosoma gdje se prema kodovima na mRNA spajaju u polipeptidni lanac.

## 2.4. Lipidi

**Lipidi** su skupina različitih organskih molekula kojima je zajedničko svojstvo netopljivost u vodi i izuzetno dobra topljivost u organskim otapalima.

Najpoznatija skupina lipida su **masti i ulja**. To su **trigliceridi**, odnosno esteri trovalentnoga alkohola glicerola s tri više masne kiseline. Masti su spojevi sa zasićenim masnim kiselinama (palmitinska, stearinska), te su zato pri sobnoj temperaturi u krutom ili polukrutom agregatnom stanju, a ulja su spojevi s nezasićenim masnim kiselinama (oleinska, linolna, linolenska) pa su zato pri sobnoj temperaturi u tekućem agregatnom stanju.

U biljnom svijetu uglavnom dolaze ulja. Budući da su masti od svih organskih spojeva najbogatije energijom i vrlo postojane one uglavnom predstavljaju rezervne tvari, naročito tamo gdje na malenom prostoru treba koncentrirati mnogo energije, kao što je to slučaj sa sjemenkama (suncokret, bundeva, mak, badem i dr.). Razgradnjom masnih kiselina oslobođa se dvostruko više korisne energije nego razgradnjom jednake mase glukoze. Jedino u plodu masline ulje ima ekološku ulogu za primamljivanje životinja (ptica) radi rasijavanja sjemenaka (ornitohorija).

**Fosfolipidi** se sastoje od alkohola glicerola na koji su vezane dvije više masne kiseline i fosfatna skupina. Na tu fosfatnu skupinu mogu biti vezane različite komponente, npr. serin, kolin, glicerol ili inozitol. Molekule fosfolipida su amfipatske molekule tj. pokazuju i hidrofilna i hidrofobna svojstva. Često se pojednostavljeno prikazuju samo u obliku hidrofilne glavice (glicerol s fosfatnom skupinom) i dva hidrofobna repića (lanci masnih kiselina). Fosfolipidi se u vodi organiziraju u dvosloj tako da su hidrofilne glavice okrenute van, prema vodi, a hidrofobni repiči unutar dvosloja.

Biljke vrlo često izlučuju masne kiseline na površinu epidermalnih stanica. One se spontano polimeriziraju kada dodu u kontakt s kisikom. Ako su te masne kiseline relativno kratke nastaje **kutin**, a ako su duže nastaje **vosak**. Kutin i vosak nisu pravilne, dobro definirane molekule kao polisaharidi, proteini ili nukleinske kiseline. Umjesto toga oni formiraju nepravilno klupko molekula. Često je to mješavina različitih masnih kiselina, zasićenih i nezasićenih, kratkih i dugih. Kutin i vosak su vodoootporne molekule i pomažu biljci regulirati gubitak vode iz tijela. Osim toga zaštićuju biljku od napada gljiva.

### 3. BILJNE STANICE

Engleski znanstvenik Robert Hooke prvi je uočio da je naizgled jednostavno biljno tijelo, pogledamo li ga pod mikroskopom, izgrađeno od velikoga broja malenih **stanica**. On je 1665. godine u svojem izvješću Znanstvenoj akademiji kraljevskoga društva u Londonu iznio svoja zapažanja o stanicama (eng. *cells*) koje je vido promatrajući tanke presjeke komadića pluta (kore hrasta plutnjaka) sa složenim mikroskopom koji je sam izradio. Naziv „*cell*“ dolazi od latinske riječi *cellula*, što označava malenu prostoriju, celiju. Robert Hooke je dao ovaj naziv jer su ga stanice pluta podsjećale na redovničke sobe. Taj naziv prepostavlja da su stanice šuplji prostori ispunjeni vodom ili zrakom. To je razumljivo ako imamo u vidu da je Hooke promatrao mrtve stanice pluta te da je zapravo vido samo stanične stijenke. U grčkom jeziku stanica se zove *cyton*, pa odатle i naziv za znanost o stanici, **citologija**.

Da se svaka biljka sastoji od stanica utvrdio je 1838. godine njemački botaničar Matthias J. Schleiden, dok je njemački zoolog Theodor Schwann godinu dana kasnije utvrdio da isto vrijedi i za životinje. Oni su na osnovi vlastitih istraživanja i tadašnjega znanja postavili **staničnu teoriju** prema kojoj je stanica **osnovna građevna i funkcionalna jedinica svakoga živog bića**. Podrijetlo stanica prvi je pravilno protumačio 1858. godine njemački liječnik Rudolf L. K. Virchow utvrdivši da stanice nastaju samo iz već postojećih živućih stanica. Poznata je njegova latinska izreka: „*Omnis cellula e cellula*“ što u prijevodu znači: „Sve stanice nastaju iz stanica“.

#### 3.1. Raznolikost stanica

S obzirom na složenost građe razlikujemo dva osnovna tipa stanica – **prokariotska i eukariotska** stanica.

Naziv „prokariot“ (grč. *pro* – prvi, prije; *karyon* – jezgra) u prijevodu znači „prije jezgre“ ili „primitivna jezgra“. Tim nazivom označavaju se stanice koje nemaju oblikovanu jezgru, odnosno nemaju ovojnice koja odjeljuje nasljednu tvar od ostatka stanice. Umjesto toga molekula DNK je kod prokariotskih stanica smještena u područje stanice koje nazivamo **nukleoid**. Za razliku od eukariotske stanice DNK je kod prokariotske stanice kružnoga oblika. Prokariotske stanice nikada ne izgrađuju višestanične organizme.

Prokariotsku građu imaju evolucijski najstariji jednostanični organizmi na zemlji čija starost se procjenjuje na približno 3,5 milijarde godina. Kroz tako dugo razdoblje prilagodili su se na različite životne uvjete te razvili veliku raznolikost i brojnost. Razvrstavamo ih u dvije osnovne sistematske skupine: prabakterije (*Archaea*) i prave bakterije (*Eubacteria*). Danas oni naseljavaju cijelu biosferu – vodu, tlo i zrak. Nalazimo ih u ledu, vrelim termalnim izvorima, na stijenama, u ocenaskim dubinama i dr. Život na zemlji nezamisliv je bez prokariota. Drevni prokariotski organizmi pridonijeli su stvaranju atmosfere bogate kisikom i omogućili pojavu aerobnoga disanja. Danas imaju nezamijenjivu ulogu u svim ekosustavima kao razlagачi uginulih organizama i kao sudionici u ciklusima kruženja kemijskih elemenata između živih organizama i nežive prirode.

Naziv „eukariot“ (grč. *eu* – pravi, dobar; *karyon* – jezgra) u prijevodu znači „prava jezgra“ što znači da te stanice imaju jezgru omeđenu ovojnicom. Osim toga eukariotska stanica je brojnim membranama raščlanjena u brojne **stanične organele**. Stanični organeli su dijelovi stanice specijalizirani za određene procese. Zbog toga je eukariotska stanica znatno složenija i 10 do 25 puta veća od prokariotske stanice. Kod eukariotskih stanica genetičke informacije su pohranjene u molekulama DNK koje nisu kružnoga oblika nego su oblikovane u kromosome. Eukariotske stanice mogu izgrađivati jednostanične (protoktisti) i višestanične organizme (gljive, biljke i životinje).

Biljne i životinjske stanice imaju mnoge sličnosti, a razlikuju se po tome što biljne stanice imaju vakuolu, staničnu stijenkiju i plastide, dok životinjske stanice imaju centriole, odnosno centrosome. Biljne stanice su u pravilu veće od životinjskih.

Stanice gljiva su slične biljnim stanicama s dvije bitne razlike: stanice gljiva ne sadrže plastide i njihove stanične stijenke su izgrađene od hitina, a ne celuloze (osim kod sistematske skupine gljiva *Oomycetes*). Hitin je po fizikalnim svojstvima sličan celulozi (netopiv u vodi, otporan na savijanje i dr.) ali sadrži dušik i sintetizira se drugaćijim kemijskim mehanizmima nego celuloza. Ista kemijska tvar prisutna je i u životinjskom svijetu (vidi: Lipidi).

### 3.1.1. Evolucija eukariotske stanice

Kako je eukariotska stanica složenije građena pretpostavlja se da je nastala evolucijskim slijedom od prokariotske stanice. Najprihvatljivije tumačenje postanka eukariotske stanice daje **endosimbiotska teorija** koju je još 1905. godine predložio K. C. Mereschkowsky. Prema toj teoriji mitohondriji i kloroplasti kao stanični organeli nastali su iz bakterija koje su ušle u veću stanicu s oblikovanom jezgrom. Pri tome su mitohondriji nastali iz aerobnih bakterija a kloroplasti iz cijanobakterija koje imaju sposobnost fotosinteze. Takav organizam imao je mnoge prednosti te se stvorila čvrsta simbiotska povezanost bakterija i stanice. Dosad su znanstvenici pronašli mnoge dokaze koji idu u prilog ovoj teoriji od kojih su najznačajniji:

- mitohondriji i plastidi imaju dvostruku membranu; pretpostavlja se da je vanjska nastala pri ulasku u stanicu od stanične membrane, a unutarnja je podrijetlom od membrane prokariota
- mitohondriji i plastidi imaju vlastitu DNK molekulu koja je kružnoga oblika kao kod prokariota
- mitohondriji i plastidi se dijele cijepanjem neovisno o diobi stanice
- mitohondriji i plastidi većinu proteina primaju iz citoplazme stanice ali manju količinu proteina stvaraju sami
- mitohondriji i plastidi imaju ribosome koji veličinom odgovaraju prokariotskim ribosomima.

### 3.1.2. Oblik i veličina biljnih stanica

Stanice po svom obliku mogu biti vrlo različite. Oblik stanice ovisi o njenoj funkciji, pa kako pojedine stanice u biljnom tijelu vrše ili mogu vršiti različite funkcije i njihov je oblik međusobno različit. Tako oblik stanica može biti kuglast, prizmatičan, zvjezdast, nitast, vretenast. Sve takve oblike možemo ipak svrstati u dvije skupine:

- **Parenhimatske** stanice za koje je karakteristično da su im sve dimenzije jednake ili približno jednake, pa za njih kažemo da su izodijametrične.
- **Prozenhimatske** stanice su sve one stanice kod kojih dužina više puta nadmašuje ostale dimenzije, pa za njih kažemo da su produžene.

Često puta mogu i parenhimatske stanice biti više manje produžene, ali tada njihova dužina obično ne prelazi četiri širine.

Biljne stanice mogu biti vrlo različitih veličina. Ima ih tako velikih da se mogu dobro vidjeti prostim okom, a ima i tako malenih da ih jedva zapažamo svjetlosnim mikroskopom. Ipak, najveći dio biljnih stanica može se promatrati samo pomoću mikroskopa.

Veličina stanica viših biljaka kreće se između 500 mm do 40  $\mu\text{m}$ , veličina stanica alga od 80 mm do 20  $\mu\text{m}$  i bakterija od 8 do 0,8  $\mu\text{m}$ . Možemo dalje kazati da se veličina stanica kreće najčešće između 20 do 100  $\mu\text{m}$ . Izuzetno mogu biti znatno veće prozehimatske stanice, jer njihova dužina može iznositi vrlo često 50 do 500 mm, pa su dobro vidljive prostim okom.

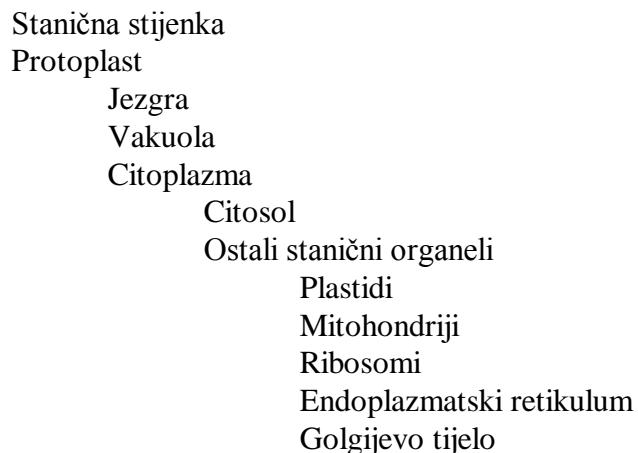
## 3.2. Građa biljne stanice

U udžbenicima se obično prikazuje građa tipične biljne stanice iako se stanice svojom građom mogu znatno razlikovati u ovisnosti o funkciji koju obavljaju u biljnom organizmu. Mlade stanice su međusobno vrlo slične dok se sazrijevanjem (diferencijacijom) njihova građa mijenja u ovisnosti o funkciji koju preuzimaju.

Tipična biljna stanica sastoji se od stanične stijenke i protoplasta. Prostor unutar stanične stijenke naziva se još i **lumen** stanice. Protoplast se sastoji od citoplazme u kojoj se nalazi veliki broj membranama odijeljenih staničnih organeli. Najznačajniji od njih je jezgra.

Već na početku treba imati na umu da ova podjela u prvom redu služi za lakše razumijevanje građe i funkcije stanica. Stanica je dinamičan sustav gdje su pojedini njeni dijelovi povezani te se međusobno isprepliću. Osim toga pojedini dijelovi se pojavljuju ili razgrađuju u ovisnosti o trenutnim životnim procesima u samoj stanici.

## Organizacija biljne stanice



### 3.2.1. Stanične membrane

Sve stanice građene su od membrana koje imaju različite i vrlo važne uloge u metabolizmu stanice. One reguliraju prolazak različitih molekula u i iz stanica, kao i između staničnih organela. Posebnu ulogu pri tome ima **plazmatska membrana** ili **plazmalema** koja okružuje protoplast i povezuje ga sa staničnom stijenkom. Osim toga membrane dijele stanicu u veliki broj odijeljaka (organela) gdje se odvijaju specifične metaboličke reakcije. Osim toga na njihovoj površini nalaze se brojni enzimi i drugi proteini važni za metabolizam stanice.

Sva ova svojstva rezultat su specifične građe membrana. Sve stanične membrane imaju vrlo sličnu građu koja se u osnovi sastoji od dva sloja polarnih molekula fosfolipida. Kako je stanični i izvan stanični prostor ispunjen vodenom otopinom molekule fosfolipida specifično se orientiraju i organiziraju u dvosloj tako da su svojim hidrofobnim lancima masnih kiselina okrenuti jedni prema drugima dok su hidrofilnim dijelom okrenuti prema vodenoj fazi. Lipidni dvosloj sadrži različite tipove fosfolipida ovisno o tome koja je komponenta vezana na fosfatnu skupinu.

Znanstvenici Jonathan Singer i Garth Nicolson su 1972. godine predložili model građe bioloških membrana koji se naziva „model tekućega mozaika“. Prema tome modelu u fosfolipidni dvosloj uronjeni su različiti proteini koji u najvećoj mjeri određuju svojstva membrane. Proteini koji su samo jednim dijelom uronjeni u fosfolipidni dvosloj i vezani su površinski nekovalentnim vezama nazivaju se **periferni proteini**. Proteini koji prolaze kroz dvosloj fosfolipida i izviruju na obje strane membrane nazivaju se **integralni ili transmembranski proteini**.

Membranski proteini, kao i fosfolipidi, mogu se slobodno pomicati i međusobno izmjenjivati u horizontalnom smjeru ako ih ne ograničavaju posebne kemijske interakcije. Nasuprot tome ne mogu difundirati vertikalno iz membrane u okolnu otopinu ili s jedne strane membrane na drugu. Na taj način membrana je do određene mjere tekuća (fluidna) zbog slabih kemijskih veza među molekulama fosfolipida.

Neke membrane sadrže malu količinu ugljikohidrata (oligosaharidi) koji su vezani na integralne proteine (glikoproteini) ili rijede na membranske lipide (glikolipidi). Oni su odgovorni za prepoznavanje među stanicama i pretpostavlja se da su kod biljaka puno manje značajni nego kod životinja.

### Prijenos tvari kroz membranu

Stanične membrane su probirno propusne (selektivno permeabilne) što znači da neke tvari propuštaju lakše, neke teže, a neke uopće ne propuštaju. Brzina, smjer, vrijeme i mehanizam prijenosa tvari kroz membranu određeni su veličinom, polarnosti, nabojem i koncentracijom čestica. Prolaženje tvari kroz membranu može biti **pasivno** (bez utroška energije) i **aktivno** (uz utrošak energije).

Pasivan prijenos tvari kroz membranu odvija se difuzijom. Difuzija je spontano gibanje molekula s područja veće koncentracije na područje manje koncentracije, odnosno niz koncentracijski gradijent. Difuzija je brža što je veća razlika u koncentraciji tvari i što je viša temperatura. Pasivan prijenos može se odvijati jednostavnom difuzijom i olakšanom difuzijom. Jednostavnom difuzijom kroz membranu prolaze tvari male molekulske mase koje su topive u lipidima kao što su kisik, ugljični dioksid, dušik, ugljikovodici i alkohol. Prijenos olakšanom difuzijom odvija se uz pomoć prijenosnih proteina. Oni obavljaju selektivni prijenos tvari i specifični su samo za jednu vrstu molekula koju prenose. Ti se proteini mogu na jednoj strani membrane kratkotrajno spojiti s nekom tvari koju ubrzo zatim na drugoj strani membrane otpuštaju. Olakšanom difuzijom kroz membranu prolaze hidrofilne i polarne molekule bez naboja.

Aktivnim prijenosom tvari mogu prelaziti iz područja niže koncentracije u područje više koncentracije, dakle nasuprot koncentracijskom gradijentu. Na taj način mogu kroz membrane prolaziti tvari koje inače ne bi mogle proći ili bi prolazile presporo. Tako stanica može održavati koncentraciju molekula i iona unutar stanice različitom od koncentracije izvan stanice. To se može odvijati samo uz pomoć proteinskih prenositelja uz utrošak energije pohranjene u kemijskim vezama molekule adenozin-trifosfata (ATP).

### 3.2.2. Citoplazma

Citoplazmom nazivamo čitavu unutrašnjost stanice (protoplast) osim jezgre i vakuole. Tekući dio citoplazme koji kod mlađih stanica čini većinu njezine mase nazivamo **citosol** ili **hjaloplazma**. Tako možemo reći da je citoplazma građena od staničnih organela i citosola. Citosol je kompleksno građena, tekuća tvar koloidalnoga karaktera koja u živoj stanici vrši prvenstveno sve funkcije u vezi s izmjenom tvari (metabolizmom).

U mladoj stanici citoplazma ispunjava čitav njen unutarnji prostor. Kasnije, kad se pojavljuje jedna ili više vakuola citoplazma biva sve više i više potiskivana u periferni dio stanice, uz rub stanične stijenke.

Citosol predstavlja kompleks različitih kemijskih tvari, otopljenih ili dispergiranih u vodi. On sadrži 60-90 % vode, a ostatak čine bjelančevine (40-50 % ostatka), ugljikohidrati (15-20 % ostatka) i lipidi (12-20 % ostatka). Ostale tvari u citosolu, kao što su različiti enzimi i vitamini zastupljeni su u malenim količinama, ali su za normalni rad stanice od velikoga značenja, jer reguliraju važne biokemijske procese.

Kao što je već rečeno, citosol ima tekući karakter pa prema agregatnom stanju spada među tekućine. To svojstvo ima prvenstveno zbog velikoga sadržaja vode. Voda u citoplazmi ima ulogu otapala i sve su ostale tvari u toj vodi otopljenе bilo u obliku pravih, bilo u obliku koloidalnih otopina. Budući da je znatni dio tvari citoplazme koloidalno otopljen, pokazuje citoplazma ujedno i karakteristike koloida.

**Koloidi** su određeno stanje kad je neka tvar (disperzna faza) raspršena (dispergirana) u drugoj tvari (disperzno sredstvo) tako da veličina čestica disperzne faze iznosi 1-200 nm. Kao disperzno sredstvo u citoplazmi služi voda, a disperzna faza može biti kruta ili tekuća. Koloidalne otopine propuštaju snop svjetlosti, ali u njima svjetlost kod prolaza ostavlja "trag" (tindalov fenomen). Isto tako, koloidi se mogu pojavljivati u tekućem ili sol-stanju i krutom ili gel-stanju. Prijelaz iz sol-stanja u gel-stanje zove se koagulacija, a prijelaz iz gel-stanja u sol-stanje zove se peptizacija. Jedni koloidi vrlo jednostavno prelaze iz sol-stanja u gel-stanje i obratno (npr. tutkalo), dok drugi, kad jednom promijene stanje ne mogu se više vratiti u prethodno stanje (npr. mlijeko, krv, bjelance jajeta). Prve koloide zovemo povratni ili reverzibilni koloidi, a druge nepovratni ili ireverzibilni koloidi.

S obzirom na to da li koloidi primaju vodu ili ne primaju, razlikujemo hidrofilne i hidrofobne koloide. Hidrofilni koloidi vrlo lagano primaju vodu, dok hidrofobni koloidi ne primaju vodu.

Koloidi citoplazme su hidrofilni i ireverzibilni koloidi, koji jedino u nekim slučajevima mogu biti gušći (plazma-gel), npr. zimi i u vrijeme mirovanja stanica, ili rjeđi (plazma-sol), u vrijeme životne aktivnosti stanice.

Za razliku od koloidnih otopina, prave otopine imaju čestice otopljenе tvari u veličini molekula (molekularne otopine) ili iona (ionske otopine). Kad svjetlost prolazi kroz takve otopine, ne ostavlja nikakav trag, pa kažemo da su takve otopine "optički prazne".

## Citoskelet

Unutrašnjost citoplazme je isprepletena trodimenzionalnom mrežom proteinskih molekula koji nazivamo **citoskelet**. Citoskelet drži organele u određenom rasporedu unutar stanice te ima važnu ulogu u mitozi, mejozi, citokineziji, gibanju citoplazme i diferencijaciji. To je vrlo dinamičan sustav koji se brzo prilagođava trenutnim potrebama stanice. Citoskelet je izgrađen od **mikrotubula, mikrofilamenata i intermedijarnih filamenata**.

Mikrotubuli su šuplje cijevčice promjera 25 nm koje su izgrađene od velikoga broja proteinskih podjedinica. Svaka podjedinica (dimer) izgrađena je od jedne molekule  $\alpha$ -tubulina i jedne molekule  $\beta$ -tubulina. Mikrotubuli se kontinuirano sastavljaju i rastavljaju ovisno o potrebama stanice. Oni imaju vrlo važnu ulogu u diobi stanice kada izgrađuju diobeno vreteno.

Mikrofilamenti su niti promjera 7 nm građene od proteina aktina. Sastoje se od dva aktinska lance uvijena poput zavojnice. Intermedijarni filamenti se sastoje od više nitastih proteinskih vlakana, a promjer im je 8-12 nm.

Živa citoplazma ima naročitu sposobnost gibanja koje kontrolira citoskelet. Način gibanja citoplazme ovisi o rasporedu i veličini vakuola. Postoji li u stanici jedna središnja vakuola, a citoplazma je potisnuta uz rub stanice, prema stijenci, citoplazma struji, kruži

uokolo, pa takvo strujanje zovemo ratacijsko gibanje citoplazme. To je gibanje naročito dobro uočljivo kod nekih vodenih biljaka.

Postoji li u stanici više vakuola, raspoređena je citoplazma i uz stijenu i između vakuola. Dio citoplazme uz stijenu nazivamo citoplazmatski ovoj, dok dijelove citoplazme između vakuola označavamo kao citoplazmatske niti. U takvom slučaju dolazi do strujanja citoplazme na periferiji, od periferije prema centru i od centra prema periferiji, a takvo strujanje zovemo tada cirkulacijsko gibanje citoplazme. Ono je naročito dobro uočljivo kod nježnih stanica, kakve su npr. različite dlake.

### 3.2.3. Jezgra

**Stanična jezgra** (lat. *nucleus*; grč. *karyon*) je organel koji sadrži molekule DNK u kojima je pohranjena genetska uputa. Od ostalih dijelova stanice, u prvom redu od citoplazme, jezgra je jasno odijeljena **jezgrinom ovojnicom** koju čine dvije membrane. Vanjska je membrana povezana s citoplazmatskim membranskim sustavom. Jezgrina ovojnica na sebi ima brojne otvore koje se nazivaju **jezgrine pore**. Unutrašnjost jezgre ispunjena je **nukleoplazmom** ili **karioplazmom** koja je preko jezgrinih pora u kontaktu s citoplazmom. Jezgrine pore okružene su proteinima koji kontroliraju prolazak tvari. Ako jezgru izoliramo iz stanice i stavimo u vodu ona će nabubriti, odnosno voda će ulaziti u jezgru, a jezgrine pore neće dopuštati slobodan izlazak tvari iz jezgre.

Prostor između dviju membrana jezgrine ovojnica naziva se **perinuklearni prostor**. Često se u jezgri mogu vidjeti jedno (ili više) maleno tjelesce □ **jezgrica** (lat. *nucleolus*). To je područje gdje se sintetiziraju rRNK molekule.

Po svom obliku stanična jezgra je kuglasta ili lećasta i kod mladih stanica nalazi se u sredini stanice. Kasnije, kad stanica naraste i većim je dijelom ispunjena vakuolom, te je citoplazma potisнутa uz stijenu, jezgra se također pomiče uz stijenu i zbog pritiska vakuole dobiva više manje lećasti ili pločasti oblik.

Veličina jezgre varira uglavnom u granicama od 5-25  $\mu\text{m}$ , iako postoje izuzeci, kad je jezgra naročito velika, pa kod nekih biljaka može doseći i do 600  $\mu\text{m}$ . Isto se tako mogu naći slučajevi da jezgre stanica jednog te istog organizma nisu međusobno jednake, već su u pojedinim njegovim dijelovima po veličini različite. Kod vrlo mladih stanica jezgra izgleda razmjerno velika, jer ona svoju konačnu veličinu postigne vrlo brzo, pa zauzima znatni dio lumena takve mlade stanice. Kasnije, međutim, jezgra više ne raste, pa se njen udio u ukupnom volumenu stanice postepeno smanjuje.

Molekule DNK u jezgri povezane su s proteinima i čine **kromatin**. Najvažniji proteini koji izgrađuju kromatin su **histoni** iako sudjeluju i mnogi drugi. Kromatin je raspršen po jezgri u dugim isprepletenim nitima. Razlikujemo eukromatin i heterokromatin. Eukromatin je aktivni dio kromatina u kojem se odvija transkripcija DNK, a heterokromatin je neaktivni dio DNK.

**Geni** su dijelovi molekule DNK koji su osnovne jedinice nasljedne informacije. Geni se međusobno razlikuju po rasporedu nukleotida. Skup svih gena u organizmu naziva se **genom**.

Na početku diobe stanica kromatin se kondenzira i stvaraju se **kromosomi** koji su nitastog ili štapićastog oblika. Kako su geni dijelovi DNK molekule može se reći da kromosmi na sebi nose gene koji su linearno poredani. Kromosomi na sebi, u sredini ili

pomaknuto prema jednom kraju nose izraženo utanjenje koje nazivamo **centromera**. Kada se kromosom podijeli uzdužno u dvije polovice ili **kromatide** još izvjesno vrijeme kromatide se drže međusobno povezane i to baš u centromeri. Kromosomi se u procesu diobe dijeli uzdužno zato da bi svaka tako nastala polovica sadržavala na sebi polovine svih gena koji su vezani uz jedan kromosom.

Broj kromosoma za svaku biljnu, odnosno životinjsku vrstu je stalan, iako se, pod određenim uvjetima može i mijenjati (npr. u prirodi pod utjecajem naglog sniženja temperature, pod utjecajem suše i sl., a u laboratoriju pomoću radijacije, nekih kemijskih tvari, npr. kolhicina).

#### **Broj kromosoma nekih najpoznatijih drvenastih vrsta:**

##### Golosjemenjače (*Pinophyta*)

<i>Abies alba</i>	24
<i>Juniperus communis</i>	22
<i>Picea abies</i>	22, 24
<i>Pinus sylvestris</i>	24
<i>Taxus baccata</i>	24

##### Kritosjemenjače (*Magnoliophyta*)

<i>Acer campestre</i>	26
<i>Acer pseudoplatanus</i>	52
<i>Alnus glutinosa</i>	28, 56
<i>Betula pendula</i>	28
<i>Betula pubescens</i>	56
<i>Carpinus betulus</i>	64
<i>Castanea sativa</i>	22, 24
<i>Fagus sylvatica</i>	22, 24
<i>Fraxinus angustifolia</i>	46
<i>Fraxinus excelsior</i>	46
<i>Populus alba</i>	38
<i>Quercus petraea</i>	24
<i>Quercus robur</i>	22, 24
<i>Salix fragilis</i>	76
<i>Tilia cordata</i>	82
<i>Tilia platyphyllos</i>	82
<i>Ulmus glabra</i>	28

### 3.2.4. Mitochondriji

Mitochondriji su okruglasta ili duguljasta tjelešca promjera oko  $0,5 \mu\text{m}$  i dužine do nekoliko  $\mu\text{m}$ . U njima se odvija proces staničnoga disanja, tj. proces u kojem se razgradnjom ugljikohidrata i drugih spojeva osloboda energija koja se koristi za sintezu molekula ATP-a. U tom procesu sudjeluju brojne reaktivne komponente. Zbog toga je puno sigurnije i učinkovitije da se ti procesi odvijaju unutar posebnih membranom zatvorenih organela nego u citosolu gdje međuprodukti mogu stupiti u rekacije s drugim tvarima.

Mitochondriji imaju mnoge sličnosti s plastidima prvenstveno u tome što oba organela imaju određen stupanj samostalnosti unutar stanice. Osim toga imaju i neke sličnosti u građi (vidi: Evolucija eukariotske stanice).

Mitochondriji su obavijeni dvijema membranama. Između njih nalazi se **međumembranski prostor** a prostor unutar unutrašnje membrane naziva se **matriks**. Vanjska membrana građena je relativno jednostavno te je propusna za sve molekule male molekularne mase uključujući i male molekule proteina. Unutarnja membrana je puno veće površine i naborana je prema unutra stvarajući **kriste**. Ona je nepropusna čak i za male ione (npr.  $\text{H}^+$ ) te se komunikacija odvija putem proteinskih prenositelja. Na unutarnjoj membrani i u matriksu nalazi se veliki broj različitih enzima koji kataliziraju procese staničnoga disanja.

Za razliku od plastida mitochondriji se nalaze kod svih sistematskih skupina koje imaju eukariotske stanice. Broj mitochondrija u stanici može biti vrlo različit i ovisi o metaboličkoj aktivnosti stanice i njenoj starosti. Obično se kreće od nekoliko stotina do nekoliko tisuća.

### 3.2.5. Plastidi

Plastidi su skupina vrlo dinamičnih organela koji imaju različite funkcije u stanici. Tip i značajke plastida ovise o metaboličkim procesima koji se u njima odvijaju. Njihova najznačajnija funkcija je fotosinteza koja se odvija u zelenim plastidima – **kloroplastima**. Crveni, odnosno žuti plastidi, **kromoplasti** daju boju zrelim plodovima i nekim cvjetovima i tako vrše ekološku ulogu u procesu rasijavanja plodova pomoću životinja. Bezbojni plastidi, **leukoplasti** sudjeluju u procesu odlaganja rezervnih tvari.

Kao i mitochondriji i plastidi imaju unutarnju i vanjsku membranu između kojih se nalazi međumembranski prostor. Isto tako imaju svoje ribosome i kružnu DNA molekulu koja nije povezana s histonima pa u određenom opsegu mogu sintetizirati svoje vlastite proteine. Kao i mitochondriji mogu nastati samo diobom već postojećih organela. Unutrašnjost plastida ispunjena je tekućom **stromom**.

Svi plastidi nastaju od **proplastida**, nediferenciranih tvorevina, koje ovisno o svojoj budućoj funkciji poprimaju ili ne poprimaju boju i dobivaju odgovarajuće karakteristike. Ako se promijeni funkcija i/ili uvjeti u kojima stanica funkcioniра mogu se mijenjati i plastidi mijenjajući svoju unutarnju membransku građu i prelazeći iz jednog tipa u drugi.

Proplastidi se nalaze u mladim, meristemskim stanicama. Oni su sitni i jednostavne građe. U stromi proplastida nalazi se samo malen broj nepravilno naboranih membrana.

Svaka biljna vrsta u svojim stanicama sadrži neki oblik plastida. Čak i parazitske više biljke koje nemaju kloroplasta imaju leukoplaste.

### Kloroplasti

Proplastidi koji su izloženi svjetlu obično se razvijaju u kloroplaste. To su zelena okruglasta ili ovalna tjelešca promjera 4 do 8  $\mu\text{m}$ . Stroma kloroplasta ispunjena je membranskim tilakoidnim sustavom. **Tilakoide** su membranske vrećice oblika diska. Pojedinačni tilakoidi nazivaju se **stroma-tilakoidama** a višeslojne naslage **grana-tilakoidama**. Kloroplasti su najprije proučavani na malim povećanjima na kojima se ne vide tilakoidne membrane nego se vide zelena zrnca (mjesta gdje je preklopjen veći broj tilakoida) koja su nazvana grana i bezbojna tekućina koja je nazvana stroma.

U kloroplastima se odvija fotosinteza. To je proces u kojem se sunčeva energija pretvara u kemijsku pohranjujući je u kemijskim vezama ugljikohidrata. Sve se to odvija uz pomoć klorofila i drugih biljnih pigmenata. No, iako je najznačajnija funkcija kloroplasta fotosinteza, u njima se odvija i sinteza lipida, masnih kiselina i škroba.

Kao rezultat fotosintenskoga procesa dolazi do pojave jednostavnog šećera glukoze. Stanica često proizvodi više glukoze nego što može potrošiti, pa privremeno polimerizira molekule glukoze u škrob. Taj škrob ima oblik sitnih zrnaca, a budući da ga nalazimo na mjestu nastanka, nazivamo ga **autohtonim škrobom**. Tijekom dana kloroplasti stanica ispune se zrncima škroba koji se tijekom noći djelomično razgrađuje i odlazi do provodnog sustava (sitaste cijevi). Taj škrob nazivamo **tranzitornim škrobom**. On putuje u one dijelove biljke gdje su potrebne hranive tvari (zone intenzivnog rasta, odnosno meristemska tkiva) ili na mesta gdje se pohranjuju rezervne tvari (plodovi, odebljala podzemna stabljika i sl.).

Na tilakoidnim membranama vezan je biljni pigment – **klorofil**. Tilakoidna građa kloroplasta omogućuje veliku unutarnju membransku površinu koja može sadržavati veliki broj molekula klorofila. Osim toga velika površina omogućuje prisustvo velikoga broja enzima koji sudjeluju u procesu fotosinteze, a vezani su na tilakoidne membrane.

Klorofil je zelene boje i on daje boju listovima i drugim zelenim dijelovima biljke. Postoje dvije vrste klorofila koji se malo razlikuju po svojoj kemijskoj građi – **klorofil a** (plavozelene boje) i **klorofil b** (žutozelene boje). Obično u biljkama na 3 mola klorofila a dolazi 1 mol klorofila b. Osim klorofila na tilakoidama u manjim količinama dolaze i drugi biljni pigmenti koji također sudjeluju u fotosintetskim procesima. To su spojevi koje zajedničkim imenom nazivamo **karotenoidi**. Razlikujemo crvene i narančaste **karotene** i žute **ksantofile**. Najpoznatiji od tih pigmenata je  $\beta$ -karoten, a nalazi se npr. u mrkvi (*Daucus carota*), po kojoj su karoteni i dobili ime. Različiti biljni pigmenti apsorbiraju svjetlost različitih valnih duljina pa kombinacija više pigmenata proširuje područje elektromagnetskoga spektra kojega biljka može apsorbirati.

U kemijskom pogledu klorofil je vrlo komplikirano građen. Osnovicu čine 4 pirolna prstena međusobno povezana metinskim mostom u porfirni prsten. U središtu takve strukture nalazi se jedan atom magnezija (Mg).

Za jedan je pirolni prsten vezan primarni, nezasićeni alkohol fitol u obliku postranog lanca. Taj alkoholni „rep“ je topiv u lipidima što omogućuje molekulama klorofila da postanu dio membrane, tj. pomoću „repa“ postanu sastavni dio membrane.

Klorofilu je kemijski vrlo srođan hemoglobin, crvena boja krvi životinja. Osnovna je razlika među njima, što se u centru klorofila nalazi magnezij, dok se u središtu hemoglobina nalazi željezo (Fe). Zbog toga je i njihovo fiziološko djelovanje upravo suprotno. Klorofil je aktivn u procesu fotosinteze, a to je reduktivni proces u kome se energija veže, dok je hemoglobin aktivn u procesu disanja, što je oksidacijski proces i u njemu se energija oslobođa.

Klorofil se iz zelenih dijelova biljke može izlučiti (ekstrahirati) različitim otapalima, npr. topiv je u alkoholu, eteru i acetonu. To se radi tako da isjeckane listove obradimo vrućom vodom i zatim stavimo u 70 % alkohol. Nakon nekog vremena lišće izgubi boju, jer je zelenilo prešlo u alkohol, klorofil se otopio u alkoholu. Za takvu klorofilnu otopinu je karakteristično da ona kod normalnog, izravnog svjetla pokazuje intenzivnu zelenu boju, dok je u reflektiranom svjetlu crvene boje poput krvi. Crvena boja potječe od toga što klorofil upija crveni dio spektra sunčeve svjetlosti i to najjače onaj koji se nalazi u crveno-žutom dijelu spektra, što znači da tu leži optimum fotosinteze kod zelenih biljaka.

### Etioplasti

Etioplasti su plastidi prisutni u stanicama biljaka koje rastu u tamni. U stromi se nalazi prolamelarno tjelešce. Izlaganjem biljke svjetlosti ono se razgrađuje i formiraju se funkcionalni tilakoidi.

### Kromoplasti

U jesen zeleno lišće mnogih biljaka izgubi prijašnju zelenu boju i postaje žuto, narančasto ili crveno. Do te pojave dolazi zbog razgradnje klorofila a i b, pa tada u listu ostaju samo rezistentniji (otporniji) karotenoidi. Tako nastaju kromoplasti. Kad ima više ksantofila ili je samo on prisutan u lišću, ono je limunski žuto, a što je veći udio karotena, lišće je intenzivnije narančasto ili crveno. U isto vrijeme razgrađuju se grana tilakoide a karotenoidi su uklopljeni u preostale membrane ili su otopljeni u masnim kapljicama koje se nazivaju plastoglobule.

Isto se događa i kod plodova. Dok su plod i sjemenke u njemu nezrele imaju zelenu boju od kloroplasta i u takvom stanju nisu uočljivi. Kad sjemenke dozriju, plod mijenja boju, postaje žut (npr. limun, dunja, divlja jabuka, divlja kruška), narančast (naranča) ili crven (glog, šipak, mukinja, jarebika). Tu kromoplasti imaju ulogu u primamljivanju životinja, radi rasijavanja plodova i sjemenki. Naime, životinje privlači intenzivna boja zrelih plodova, one te plodove jedu i sjemenke neoštećene prolaze kroz probavni trakt, da bi napokon bile izbačene iz tijela životinje, često puta na znatnoj udaljenosti od matične biljke.

Kod nekih podzemnih organa, npr. korijena mrkve, susrećemo kromoplaste različita, nepravilna oblika, zbog kristaliziranoga karotena. Slične oblike kromoplasta možemo naći i u nekim obojenim cvjetnim dijelovima (npr. kod dragoljuba, *Tropaeolum majus*).

## Leukoplasti

U mnogim dijelovima biljaka, pogotovo tamo gdje ne dopire svjetlo, nalaze se bezbojni plastidi koje zovemo leukoplasti. Funkcija leukoplasta je najčešće proces stvaranja rezervnih tvari u dijelovima biljaka koji služe kao spremišta rezervnih tvari (gomolji, sjemenke, pupovi, koljenca, primarna kora, zrake srčike). Kad leukoplasti sudjeluju u stvaranju rezervnoga škroba nazivaju se **amiloplasti**, kad potpomažu gomilanje rezervnih masti, zovu se **elaioplasti** i napokon kod taloženja rezervnih bjelančevina, zovu se **proteinoplasti ili aleuroplasti**.

Najčešća rezervna tvar u biljkama je škrob. Za razliku od autohtonog i tranzitornog, **rezervni škrob** ima razmjerno velika zrnca (do 100 µm), a oblik i broj zrnaca je karakterističan za svaku pojedinu vrstu. Škrobna zrnca se formiraju u stromi amiloplasta. Kako se stroma puni sa škrobom volumen amiloplasta se može povećati nekoliko puta. Škrobna zrnca se formiraju u slojevima oko točke koju nazivamo **hilum**. Ako se izlože svjetlu amiloplasti mogu prijeći u kloroplaste.

Neke biljke umjesto ili pored stvaranja rezervnog škroba, imaju sposobnost stvaranja rezervnih tvari u obliku masnih kapljica (plastoglobula). One se stvaraju u stromi elaioplasta. Masnim tvarima bogate su naročito sjemenke viših stablašica, jer je rezervna tvar u obliku masti najkoncentriraniji oblik energije, a osim toga masti su razmjerno otporne na vanjske nepovoljne utjecaje, kao i na napad različitih heterotrofnih organizama (potrošača organskih tvari).

### 3.2.6. Ribosomi

Ribosomi su stanični organeli bez membrane. To su zapravo nakupine molekula ribonukleinske kiseline (rRNA) i različitih proteina. Sastoje se od veće i manje podjedinice. One se spajaju u funkcionalni ribosom kad na sebe primaju mRNA u procesu sinteze proteina.

Ribosomi mogu biti vezani na endoplazmatski retikulum ili mogu biti slobodni u citoplazmi. Dolaze pojedinačno ili u nakupinama kao **poliribosomi**. Ribosomi eukariotskih stanica znatno su veći od ribosoma prokariotskih stanica.

### 3.2.7. Endoplazmatski retikulum

Endoplazmatski retikulum (ER) je trodimenzionalni sustav prostora unutar stanica. Ti prostori omeđeni su membranama od ostatka stanice. Taj prostor sastoji se od mnogobrojnih nepravilnih i međusobno povezanih diskova i kanalića. ER se nadovezuje na jezgrinu ovojnici a može se prostirati skroz do plazmaleme. Tubularna produženja endoplazmatskog retikuluma mogu prolaziti iz stanice u stanicu kroz plazmodezme. Osim toga ER povezan je i s drugim organelima endomembranskog citoplazmatskog sustava (Golgijevo tijelo, lisozomi i dr.) bilo izravno bilo putem transportnih mjehurića.

Istraživanja funkcioniranja endoplazmatskog retikuluma, diktiosoma i drugih staničnih organela uvelike su unaprijedila naše spoznaje o realnom izgledu i dinamici

staničnih struktura. Naime prijašnjim mikroskopskim promatranjima izgledalo je da su stanični organeli samostalne stanične tvorevine. Danas se zna da su sve stanične membrane osim unutarnjih membrana plastida i mitohondrija međusobno povezane bilo izravno bilo putem transportnih membranskih mjehurića. Na taj način sve te membrane tvore zajednički endomembranski sustav stanice.

Endoplazmatski retikulum se sastoji od dva strukturno i funkcionalno različita dijela. **Hrapavi ER** na površini sadrži ribosome i u njemu se sintetiziraju membranski proteini te proteini koji se izlučuju u vakuolu ili izvan stanice. Proteini se izlučuju iz stanice putem transportnih mjehurića izravno ili odlaze do diktiosoma gdje se modificiraju te onda napuštaju stanicu.

**Glatki ER** koji se nastavlja na hrapavi ER nema ribosoma i sintetizira lipide. Fosfolipidi koji se tu sintetiziraju umeću se u postojeću membranu te se na taj način formira transportni mjehurić. On odlazi do dijela stanice gdje je to potrebno te se ugrađuje u membranu proširujući je. Glatki ER osobito je razvijen kod stanica koje proizvode velike količine masnih kiselina (kutin i vosak kod epidermalnih stanica), ulja (palmino ulje, kokosovo ulje, suncokretovo ulje, bundevino ulje) i mirisnih spojeva kod mnogih cvjetova.

### 3.2.8. Diktiosomi

Diktiosomi su nakupine 5 do 10 plosnatih membranskih vrećica – **Golgijevih cisterni** čiji je promjer oko 1  $\mu\text{m}$ . Te su cisterne na rubovima proširene i od njih se odvajaju transportni mjehurići.

Stotine diktiosoma se mogu udružiti u složane nakupine koje **nazivamo Golgijeva tijela**. Golgijev tijelo je nazvano po talijanskom liječniku Camillu Golgiju koji je 1898. godine prvi opisao nakupinu blago zakrivljenih membranskih vrećica u stanci. Golgijeva tijela se često pojavljuju kod životinjskih stanica koje izlučuju velike količine proteina. Kod biljaka diktiosomi se vrlo rijetko udružuju u takve nakupine. Najpoznatiji je primjer korijenovih dlačica u kojima su svi diktiosomi dio velikog Golgijevog tijela. Ono se nalazi na vrhu korijenove dlačice gdje se odvija ubrzan rast i formiranje staničnih stijenki.

Većina spojeva koje stanica izlučuje izvan plazmaleme mora se najprije modificirati u diktiosomima. To funkcioniра tako da se transportni mjehurići s endoplazmatskog retikuluma akumuliraju na jednoj strani diktiosoma, zatim se spajaju i formiraju tanke vrećice – cisterne i postaju sastavni dio diktiosoma. Ta cisterna se pomiciće sve dublje u diktiosom jer se iza nje formiraju nove cisterne. Ispred nje sa zadnje (najstarije) cisterne odvajaju se transportni mjehurići sa sadržajem koji se u međuvremenu modificirao te se ona postepeno smanjuje.

U diktiosomima se glikoliziraju proteini pristigli transportnim mjehurićima iz endoplazmatskog retikuluma. Ti glikoproteini postaju sastavni dio plazmaleme i stanične stijenke ili u stanicama sjemenki postaju rezervne tvari. Osim toga u njemu se sintetiziraju polisaharidi stanične stijenke. Svi ti spojevi se pakiraju u mjehuriće i transportiraju do plazmaleme. Vrlo važna uloga diktiosoma je sudjelovanje u stvaranju nove stanične stijenke tijekom diobe meristemskih stanica. Stanična ploča koja je prvi vidljivi znak diobe između budućih novih stanica nastaje spajanjem Golgijevih mjehurića

ispunjenih sastojcima nove stanične stijenke. Istovremeno se pomoću mjeđurića novim stanicama isporučuju sastojci potrebni za nove plazmaleme.

### 3.2.9. Mikrotjelešca

Elektronskim mikroskopom se u stanici mogu uočiti brojna okruglasta tjelešca promjera od 0,5 do 1,5  $\mu\text{m}$  koje nazivamo mikrotjelešca. Po izgledu ih je nemoguće razlikovati od transportnih mjeđurića s endoplazmatskoga retikuluma ili diktiosoma. Ipak u njima se odvijaju važne metaboličke reakcije te ih smatramo zasebnim staničnim organelima.

U biljnim stanicama pojavljuju se dvije vrste mikrotjelešaca – **peroksisomi** i **glikoksisomi**. Oba ova organela služe za izolaciju kemijskih procesa u kojima sudjeluje vodikov peroksid ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) koji je vrlo štetan za ostatak stanice. U njima se nalazi enzim katalaza koji vodikov peroksid razgrađuje do vodika i vode.

Peroksisomi sudjeluju u procesu fotorespiracije. Glikoksisomi se pojavljuju samo kod biljaka gdje sudjeluju u procesu pretvorbi masnih kiselina u šećere. Zbog toga imaju ključnu ulogu u klijanju sjemenki bogatih rezervnim tvarima u obliku ulja kao što je to kod suncokreta, kikirikija i sl.

### 3.2.10. Vakuola

Biljna stanica je u trenutku nastajanja i neposredno iza toga potpuno ispunjena protoplastom. Nedugo iza toga počinju se u njoj javljati tvorevine poput malenih mjeđurića koji se tijekom rasta stanice međusobno spajaju i povećavaju, da bi napokon, kada stanica naraste do svoje normalne veličine, zauzele najveći dio lumena. To su vakuole. Dakle kad je stanica mlada ima više malih vakuola, a kad odraste, ima nekoliko manjih ili jednu veliku centralnu vakuolu. U tom je stadiju citoplazma potisnuta uz rub stanične stijenke i tvori citoplazmatski ovoj.

U prvo se vrijeme smatralo da su vakuole prazni prostori. Danas je poznato da vakuole nisu prazne, već ispunjene **staničnim sokom**. Stanični sok je vodena otopina različitih kemijskih tvari koje mogu biti korisne (npr. šećeri), štetne (npr. različite kiseline) ili indiferentne za samu stanicu. Osim tekuće faze vakuole ponekad mogu sadržavati škrubna zrnca, kristale, proteinska tjelešca i dr. Sastav staničnoga soka nije isti kod svih stanic. On ovisi o biljnoj vrsti, tipu (funkciji) stanice, te dobi i fiziološkom stanju. Vakuole su od ostatka stanice odijeljene membranom koja se naziva **tonoplast**.

Vakuole mogu rasti vrlo brzo jer mogu povećavati svoj volumen akumuliranjem vode s otopljenim solima. Zbog toga i biljna stanica može brzo rasti i znatno povećati svoj volumen. Nakon toga može ona kroz dulje vremensko razdoblje sintetizirati dodatne proteine, membrane i organele ili može ostati ispunjena vodom ovisno o potrebama biljke. Za razliku od toga životinjske stanice za vrijeme rasta moraju sintetizirati čitav protoplast.

Vakuole imaju važnu ulogu u reguliranju pH i koncentracije različitih iona u stanici koji se stalno izmjenjuju preko tonoplasata. One služe kao rezervoar za kraću ili dužu pohranu različitih tvari. Na kraće vrijeme pohranjuju se tvari koje stalno sudjeluju u staničnom metabolizmu kao što su aminokiseline, nitrati, fosfati i dr. Oni se vraćaju u

citoplazmu u ovisnosti o potrebama stanice. U vakuolama spremišnih tkiva mnoge tvari odlažu se na duže vrijeme. Kod sjemenki mnogih vrsta u vakuolama se nalaze škrobna zrnca ili proteinska tjelešca koja imaju važnu ulogu pri klijanju sjemena. Osim toga mnogi topivi saharidi (glukoza, fruktoza, sukroza) nalaze se u velikim koncentracijama u tim tkivima (npr. šećerna repa, šećerna trska i sl.).

U vakuolama se također pohranjuju mnoge tvari koje nastaju kao sporedni produkt u procesu izmjene tvari (sekundarni metaboliti) kao što su alkaloidi, flavonoidi, tanini i dr. Neke od tih tvari su otpadni proizvodi koji su potencijalno štetni za ostatak stanice, osobito u visokim koncentracijama pa njihovo skladištenje u vakuolama predstavlja detoksifikaciju stanica. Druge su vrlo važne za biljku jer su uključene u njenu interakciju s drugim organizmima (životinjama, bakterijama ili drugim biljnim vrstama). Tako mogu služiti kao repellent za biljojede koji zbog lošega okusa ili otrovnosti neće jesti takvo lišće (npr. tisa) ili mogu imati antibakterijsko dijelovanje (npr. tanini).

Neki od tih sekundarnih metabolita različito su obojani i pomažu biljkama privući životinje radi rasprostiranja polena i sjemenki. Svi ti pigmenti u vakuolama topivi su u vodi i uglavnom pripadaju flavonoidima. Najrasprostranjenija skupina obojanih flavonoida su **antocijani** koji uzrokuju sve moguće nijanse obojenosti cvjetova od plave do crvene (npr. kod ruža *Rosa* sp./, božura *Paeonia* sp./, potočnica *Myosotis* sp./ i dr.). Slično je i kod nekih plodova (npr. bazge *Sambucus* sp./, kaline *Ligustrum* sp./ i dr.). Crvenosmeđa do crna boja listova crvene bukve, crvene lijeske i sl. nastaje zajedničkim dijelovanjem klorofila u mezofilu lista i antocijana u vakuolama epiderme. Postoji mnogo različitih vrsta antocijana koji se razlikuju po obojenosti. Različiti antocijani obično dolaze zajedno i konačna boja ovisi o vrsti antocijana, njihovom omjeru smjese i ukupnoj količini. Obojenost također ovisi i o pH staničnoga soka i prisutnosti nekih iona (npr. željezo, aluminij i sl.). Osim antocijana dolaze i bijedožuti antoksantini. Kod biljaka kod koji se unutar istoga roda pojavljaju bijedožuti, plavi i crveni cvjetovi obično se radi o kombinaciji različitih antocijana i antoksantina (npr. kod jaglaca *Primula* sp./, jedića *Aconitum* sp./ i naprstaka *Digitalis* sp./). Promjena boje nekih cvjetova uzrokovana je promjenom pH staničnoga soka (npr. kod potočnica *Myosotis* sp./ i dr.).

U vakuolama su prisutni i neki neobojani flavonoidi. Neki od njih imaju istu ulogu kao i obojani jer su vidljivi nekim kukcima. Međutim najvažnija uloga tih flavonoida je zaštita od štetnoga UV zračenja koje absorbiraju. Osim u obojenim cvjetnim dijelovima oni su prisutni i kod zelenih dijelova biljke gdje isto tako štite stanične strukture uključene u fotosintezu.

Vakuole sadrže i hidrolitičke enzime pa se u njima odvija razgradnja oštećenih i/ili nepotrebnih makromolekula. U njima se odvija i razgradnja staničnih organela kada je to potrebno (npr. pri odbacivanju listova).

Biljka nema sposobnost izlučivanja štetnih tvari izvan svoga tijela, već ih sakuplja i taloži u vakuolama, a zatim, ukoliko se radi o listovima od vremena do vremena odbacuju, kad joj lišće otpada. Kad su takve tvari skupljene u drvu, gube ti dijelovi svoju fiziološku funkciju, pa služe samo kao mehanički potporanj (npr. srčika drva). Ista je situacija i u korijenu. Na temelju toga proizlazi da biljka štetne tvari praktički može izbaciti iz svoga tijela jedino posredstvom listova.

Ta pojava izaziva, s druge strane, znatni utjecaj na tlo, na koje takvi listovi padaju. Ukoliko jedna biljka u svojim listovima istaloži određene količine kalcijeva karbonata, važne komponente u regulaciji plodnosti tla, tada će se odbacivanjem listova

gornji slojevi tla obogatiti kalcijem, koji se najčešće putem oborinskih voda ispire iz površinskih slojeva i odlazi u dublje slojeve tla, gdje je mnogim biljkama nepristupačan. Tako mnoge drvenaste biljke (npr. obični grab, *Carpinus betulus*) imaju važnu ulogu u kruženju mineralnih tvari u tlu, u prvom redu kalcija.

### 3.2.11. Stanična stijenka

Osnovna je karakteristika biljnih stanica, za razliku od životinjskih, da su u pravilu obavijene jednom čvrstom opnom, **staničnom stijenkom**. Čvrsta stijenka daje biljnim stanicama, osim stalnoga oblika, još i znatnu čvrstoću, dok su nasuprot, životinjske stanice obavijene mekanom plazmatskom membranom, pa nemaju stalni oblik, a isto tako nemaju ni veću čvrstoću. Kod životinja čvrstoću organizmu daju posebna tkiva, npr. ljuštture kod beskralježnjaka ili kostur kod kralježnjaka. Dakle stanična stijenka je produkt protoplasta koji štiti unutrašnjost stanice od vanjskih utjecaja, daje stanicu stalni oblik i znatnu čvrstoću.

U prošlosti se smatralo da je stanična stijenka neživi produkt protoplasta koji ima samo zaštitnu i mehaničku funkciju ali u novije vrijeme je postalo jasno da je to dinamična struktura u kojoj se odvijaju brojni kemski i fizički procesi. Ti procesi su vrlo važni za rast, morfogenezu ali i interakciju stanice s okolinom.

Oblik, sastav i svojstva stanične stijenke mijenjaju se tijekom razvoja stanice. Sve promjene i specijalizacija stanice obično su povezane s promjenama u njenoj staničnoj stijenci. Stoga je funkcija svake stanice ovisna o građi njene stanične stijenke, a s druge strane značajke stanične stijenke ovise o razvojnom stadiju te iste stanice.

Stanična stijenka nije homogena tvorevina, već je sastavljena od nekoliko slojeva. Najjednostavnije je građena stijenka mladih stanica. Takva se stijenka sastoji od središnjega dijela koji se naziva **središnja lamela** (ona dijeli dvije susjedne stanice) i jednoga sloja **primarne stijenke**. Kod starijih stanica stijenka može dobiti nove slojeve koji tada tvore **sekundarnu stijenku**.

Središnja lamela je tanka želatinozna opna bogata **pektinima**. Pektini su heterogena skupina polisaharida koja se sastoji od velikoga broja molekula kiselih šećera (npr. galakturonske kiseline) i neutralnih šećera (npr. ramnoze, galaktoze i arabinoze). Pektini čine hidratizirani gel u kojem su nabijene karboksilne ( $\text{COO}^-$ ) skupine susjednih molekula pektina međusobno povezane ionima kalcija ( $\text{Ca}^{2+}$ ). Želatinozna struktura pektina iskorištava se pri proizvodnji pekmeza i voćnih želea. Budući da pektini središnje lamele povezuju međusobno dvije susjedne stanice, u krajnjoj liniji sve su stanice nekoga tkiva povezane u jednu cjelinu. Razgradnjom središnje lamele nestaje veza među stanicama i one se međusobno odvajaju. Ta se pojava zove **maceracija**. U prirodi se maceracija javlja kod zriobe mnogih plodova (npr. Oskoruša, *Sorbus domestica*), a u tehnici se maceracija provodi pomoću visokih temperatura (kuhanje) ili kemikalija. Takvi se postupci maceracije naročito primjenjuju u proizvodnji papira.

Tipična primarna stijenka dvosupnica ima debljinu 0,1 do 1  $\mu\text{m}$ , a sastoji se od približno 25-30 % celuloze, 15-25 % hemiceluloze, 35 % pektina i 5-10 % proteina (postotci se odnose na težinu suhe tvari). Samo primarnu stijenku imaju sve mlade stanice koje još rastu ali i neke zrele stanice (npr. parenhimske stanice). Nazivamo ih **tankostjene stanice** i one su u pravilu žive.

Osnovna građevna jedinica primarne stanične stijenke je molekula celuloze koja je najzastupljenija organska tvar na zemlji. Nitaste makromolekule celuloze poredane su pravilno jedna uz drugu tvoreći maleni snopić ili **micel**. Pojedine celulozne molekule prelaze u susjedne micle i na taj ih način povezuju. Tako se više micela grupira i povezuje u veći snop – **mikrofibril** koji čini osnovu građe primarne stanične stijenke. Mikrofibrili u celuloznoj stijenci nisu međusobno postavljeni paralelno, već se međusobno prekrizuju, tvoreći na taj način strukturu poput mreže.

Mreža mikrofibrila uronjena je u matriks koji čine hemiceluloza, pektini i male količine strukturnih proteina. Većina molekula hemiceluloze položena je paralelno s mikrofibrilama i prekrivaju njihovu površinu. One mogu međusobno povezivati mikrofibre ili djelovati tako da prekrivajući njihovu površinu sprječavaju dodir susjednih mikrofibrila. Pektini tvore gel u koji je uronjena mreža mikrofibrila i hemiceluloze, a djeluju kao hidrofilan filter koji sprječava agregaciju i remećenje mreže mikrofibrila. Također su odgovorni za propusnost stanične stijenke za makromolekule. Točna uloga strukturnih proteina u staničnoj stijenci nije poznata ali se prepostavlja da povećavaju mehaničku čvrstoću i sudjeluju u povezivanju drugih komponenti. Stanična stijenka dvosupnica i jednosupnica razlikuje se po sastavu komponenata matriksa.

Primarna celulozna stijenka je vrlo rastezljiva, a ta sposobnost dolazi naročito do izražaja tijekom rasta stanice. Naime, kad se povećava volumen stanice, stijenka prati to povećanje. Rast tanke celulozne stijenke odigrava se na taj način, da povećani volumen stanice vrši pritisak na mrežu mikrofibrila i želi je raskinuti. "Oka" mrežotine se povećavaju, a u tako nastale otvore umeću se nove molekule celuloze. Tako se površina celulozne stijenke povećava a njena debljina se ne mijenja. Takav način povećanja površine stijenke umetanjem novih celuloznih dijelova zove se **intususcepacija**.

Iz prethodnoga opisa strukture stanične stijenke je vidljivo da je to rahla struktura koja je ispunjena porama. Veličina pora je oko 4 nm i kroz njih slobodno prolazi voda i mnoge u njoj otopljene tvari. Te pore su međusobno povezane ne samo unutar stanične stijenke jedne stanice nego i između susjednih staničnih stijenki. Na taj način stanične stijenke čitavoga organizma čine sustav pora koji se naziva **apoplast**. Stijenke mnogih stanica ne ostaju tanke tijekom čitavoga života, već nakon izvjesnog vremena počinje njihovo odebljavanje. U zavisnosti od tvari koje sudjeluju u građi takve stijenke razlikujemo odebljavanje pomoću celuloze, lignina, suberina i mineralnih tvari. Stanice s takvom debelom stijenkama obično više nisu žive, pa vrše u organizmu mehaničku ili zaštitnu funkciju.

Sekundarna stijenka razvija se s unutrašnje strane primarne stijenke i razvija se centripetalno smanjujući lumen stanice. Ona je također građena od celuloznih mikrofibrila koje su gušće raspoređene. Mikrofibrili u tim slojevima nisu nepravilno, mrežasto raspoređeni nego su paralelni. Količina celuloze u sekundarnim stijenkama je značajno veća nego u primarnim. Osim toga one su manje elastične i slabije propusne. Sve sekundarne stijenke su u pravilu slojevito građene a smjer mikrofibrila u svakom od tih slojeva je različit što znatno povećava čvrstoću takvih stijenki. Najčešće kod sekundarnih stijenki možemo razlikovati tri sloja – vanjski (S1), srednji (S2) i unutrašnji (S3). Srednji sloj je obično najdeblji.

Stanična stijenka može debljinski rasti na dva načina i to da se na postojeće slojeve nadovezuju novi slojevi ili da se nove tvari umeću u "oka" celulozne mrežotine. Debljinski rast stijenke dodavanjem novih slojeva nazivamo **apozicija**, a umetanje novih tvari u "oka" celulozne mrežotine, nazivamo **inkrustacija**. Apozicijom raste u debljinu

celulozna i plutasta stijenka, a inkrustacijom drvenasta (ligninska) stijenka. Kao inkrusti javljaju se još i  $\text{CaCO}_3$  i  $\text{SiO}_2$ .

U prirodi postoje celulozne stijenke koje se ne sastoje samo od jednoga sloja celuloze, već mogu biti vrlo debele, sastavljene od više slojeva. U takvim slučajevima na prvotnu (primarnu) tanku celuloznu stijenku nadograđuju se novi slojevi identične strukture, pa se već i u optičkom mikroskopu može vidjeti da je takva stijenka slojevita (npr. kod stanica likovnica, sklerenhimskih vlakanaca). Čvrstoću takvim stijenkama daje različit smjer mikrofibrila u različitim slojevima.

Sekundarna ligninska stijenka je u stvari celulozna stijenka u koju su uklopljene molekule lignina, a može biti vrlo debela. Stanice s takvom stijenkom su uvijek mrtve i vrše isključivo mehaničku funkciju. Prilikom lignizacije dolazi do umetanja molekula lignina u "oka" celulozne mrežotine. Tu pojavu susrećemo kod onih stanica koje izgrađuju drvo, rjeđe nekih drugih stanica (npr. stanica likovnica ili stanica srčike), a funkcija je takvih odrvenjelih stijenki u prvom redu mehanička i to s obzirom na pritisak i na savijanje. Naime, iako su celulozne molekule vrlo čvrste, zbog toga što su nitaste i međusobno karakteristično povezane, nisu one otporne na pritisak, već samo na vlak i savijanje, pa stijenke izgrađene od celuloze ne mogu dati organizmu čvrstoću na pritisak. Lignin je tvar koja ima više manje kuglaste ili poligonalne molekule i vrlo je črvst na pritisak. Osnovni nedostatak mu je da nije otporan na savijanje, jer je krhak. Kad takve poligonalne molekule ispune šupljine između celuloznih molekula, dobivamo kombinaciju koja je vrlo čvrsta i s obzirom na pritisak i s obzirom na savijanje i vlak, a djeluje po principu armiranoga betona.

Lignin začepljuje pore u staničnoj stijenci pa čini apoplast puno manje propusnim. Lignifikacija se često puta pojavljuje i kao obrambeni mehanizam jer je inducirana ozlijedivanjem biljke i/ili napadom bolesti i štetnika. Lignin je vrlo otporan na napade heterotrofnih organizama pa postoji relativno mali broj njih koji ga mogu razgraditi. To je vrlo kompleksna molekula koja je zapravo polimer tri vrste alkohola – monolignola. Omjer i međusobna povezanost tih alkohola može tako varirati između vrsta, između jedinki jedne vrste pa čak i između stanica jedne jedinke.

Sve one stijenke koje će tijekom života biljke preuzeti zaštitnu funkciju bilo protiv naglih promjena temperature, bilo protiv prekomjernoga navlaživanja ili isušivanja, odebljati će na taj način da će na već postojeću celuloznu stijenku nadograditi nove slojeve pluta ili suberina. Suberin je tvar lipoidnoga karaktera (visoki polimeri masnih i oksimasnih kiselina, kao npr. plutene felonske i flijonske masne kiseline) i jedno je od osnovnih njegovih svojstava da je hidrofoban, što znači da ne prima vodu. Molekule suberina su poligonalne i stvaraju tanje ili deblje slojeve na celuloznoj stijenci. Zbog toga su plutaste stijenke potpuno izgubile svoj prvotni celulozni karakter i značajne su za sekundarno kožno staničje pluto ili felem, odnosno za jedan dio temeljnoga staničja korijena (endoderm) kada se on nalazi u suberinskoj fazi. Pluto se često pojavljuje i na mjestima, gdje je potrebno prekriti oštećenja staničja ili organa, npr. na listu, poslije tuče ili ugriza kukaca, iako se u normalnim uvjetima na tim organima ne bi nikada pojавilo.

Mnoge stijenke, tijekom svoga života bivaju inkrustirane kalcijevim karbonatom ili silicijevim dioksidom. To su anorganske tvari koje određenim stijenkama daju vrlo veliku čvrstoću. Kalcijev karbonat inkrustiraju prvenstveno biljke koje žive na karbonatnim tlima, a silicijev dioksid biljke koje rastu na silikatnim tlima.

## Jažice

**Jažice** su utanjenja u staničnoj stijenci kroz koja je uspostavljena veza između protoplasta susjednih stanica. Kad je stijenka vrlo debela ta utanjenja su vrlo duboka pa ih nazivamo **jažični kanali**. Kod takvih stanica je unutarnja površina stanične stijenke puno manja od vanjske pa se na unutrašnjoj strani neki kanali jako približavaju ili čak spajaju.

Jažice nastaju na taj način da u dvije susjedne stanice na istom mjestu ne dođe do pajave i razvoja primarne stijenke, već se između dvaju protoplasta nalazi samo središnja lamela. U središnjoj lameli na mjestu jažica postoje perforacije (otvori) preko kojih se uspostavlja kontakt između protoplasta dvaju susjednih stanica, pomoću tankih plazmatskih niti **plazmodezmija**. Kroz plazmodezmije su osim citosola povezane i plazmaleme susjednih stanica kao i često specijalizirani tubularni produžetak endoplazmatskog retikuluma. Na taj način čitav protoplast jedne biljke povezan je međusobno i tvori jednu cjelinu, bez obzira na to što su njegovi pojedini dijelovi prividno izolirani staničnim stijenkama. Sustav protoplasta više stanica koji su međusobno povezani plazmodezmijima nazivamo **simplast**. Jažice se mogu pojavljivati pojedinačno ili u brojnim gustim skupinama kod stanica gdje se vrši značajan transport.

U provodnim stanicama drva (traheidama) nalaze se **ograđene jažice** kod kojih utanjenje u središnjem dijelu nosi lećasto odebljanje (torus), a preko čitavoga ruba utanjenja uzdiže se sa svake strane dio stijenke koji samo u sredini ima otvor (porus). Taj otvor je često okrugloga oblika ali može biti i eliptičan i/ili jako izdužen. Broj i raspored ograđenih jažica razlikuje se od vrste do vrste.

Ograđena jažica funkcioniра poput membranske pumpe, pa se torus pod utjecajem razlike tlakova u dvije susjedne traheide pomiče čas na jednu, čas na drugu stranu, time više ili manje zatvara odgovarajući porus i sprječava naglo izlaženje vode. U nekim slučajevima mogu se pojaviti jažice koje su s jedne strane jednostavne a s druge ograđene.

### 3.3. Stanični ciklus kod biljaka

Već je navedeno da je još njemački liječnik Rudolf L. K. Virchow 1858. godine utvrdio da stanice nastaju diobom iz već postojećih živućih stanica („*Omnis cellula e cellula*“). Duljina života biljnih stanica može biti vrlo različita, od nekoliko dana do više godina. Mnoge stanice vrše svoju funkciju mnogo godina nakon što su umrle (npr. stanice kore drveća).

**Stanični ciklus** je razdoblje od početka diobe do smrti stanice ili do početka slijedeće diobe. Tako npr. kada neki dio biljke dostigne svoj konačni oblik većina stanica prestane s diobama i ulazi u fazu rasta tijekom koje se stanice diferenciraju i sazrijevaju. Npr. stanice lista prestanu s diobama kada je list dug nekoliko milimetara. Nakon toga rastu i diferenciraju se te vrše svoju funkciju do kraja života toga lista. S druge strane postoje stanice koje se neprestano dijele. To su npr. meristemske stanice vegetacijskoga vrha stabljike.

Stanični ciklus se dijeli u dvije faze: **interfaza i dioba stanica**. Dioba stanice je jedan od najviše istraživanih procesa u biologiji. Svaki višestanični organizam je nastao iz jedne stanice – **zigote**. Zigota nastaje oplodnjom, odnosno spajanjem dviju spolnih stanica – **gameta**.

Dioba podrazumijeva **diobu stanične jezgre (kariokinezu)**, nakon koje slijedi **podjela citoplazme (citokinezu)**. Postoje razlike u trajanju i drugim pojedinostima s obzirom na tip stanice i vrstu organizma, no tijek procesa se u osnovi podudara kod svih eukariota. Dioba je najdramatičnije razdoblje staničnog ciklusa koje uključuje veliko preustrojstvo praktično svih dijelova stanice. Serijom složenih procesa stanica raspodjeli kromatide kromosoma u dvije stanice – kćeri. Jezgre nastalih stanica sadrže kompletну nasljednu tvar, identičnog sastava kao jezgra stanice iz koje su nastale.

Već je navedeno da je broj kromosoma stalan za svaku vrstu. Međutim broj kromosoma istoga organizma razlikuje se kod tjelesnih (somatskih) i kod spolnih stanica (gameta). Spolne stanice imaju **haploidni broj** kromosoma (n). To je zapravo osnovni broj kromosoma i osnovna masa gena. Tjelesne stanice imaju **diploidni broj** kromosoma (2n). One zapravo nemaju veći broj osnovnih kromosoma, već isti kao i u spolnim stanicama, samo udvostručen. Drugim riječima, u tim stanicama postoje parovi kromosoma s istim svojstvima. Ti se parovi zovu **bivalenti**, a kromosomi, koji stvaraju jedan takav par zovu se **homologni kromosomi**. U jednoj tjelesnoj stanici u jednom bivalentu nalazimo jedan homologni kromosom, potekao s majčinske strane, maternalni kromosom, dok je drugi kromosom potekao s očinske strane, paternalni kromosom. Značajka je homolognih kromosoma da na istim mjestima (lokusima) nose gen za isto svojstvo. Različiti oblici gena koji reguliraju isto svojstvo nazivaju se **aleli**.

Tjelesne ili vegetativne stanice dijele se tako da jezgra nakon diobe sadrži isti broj kromosoma kao i prije diobe i taj tip diobe jezgre naziva se **mitoza**. Da bi se osigurala stalnost broja kromosoma, moraju se svi kromosomi podijeliti uzdužno na dvije polovice (kromatide).

U procesu stvaranja spolnih stanica, njihovoj pojavi prethodi dioba jezgre tijekom koje dolazi do pojave stanica s polovičnim ili haploidnim brojem kromosoma. U toj diobi dolazi do redukcije broja kromosoma, pa se ta dioba zove reduksijska dioba ili **mejoza**. Naime, prilikom oplodnje bi se, teoretski, broj kromosoma povećao dva puta. U slijedećoj generaciji bi se to povećanje ponovilo, a kroz niz generacija bi broj kromosoma

narastao do neizmjernosti. To se u prirodi ne događa jer se broj kromosoma u spolnim stanicama smanji, odnosno reducira na polovicu tijekom mejoze.

### 3.3.1. Interfaza

U 19. stoljeću kada su počela intenzivnija istraživanja stanice smatralo se da se stanice između dvije diobe odmaraju pa je to razdoblje nazvano interfaza (lat. *Inter*, između). Danas znamo da su stanice u interfazi vrlo aktivne i da je to razdoblje intenzivnoga rasta. Interfaza se sastoji od faza koje se označavaju **G<sub>1</sub>**, **S** i **G<sub>2</sub>**.

**G<sub>1</sub> faza** (eng. *Gap*, praznina, rupa) slijedi nakon diobe. U tom razdoblju stanica obavlja redovne životne aktivnosti kao što su: kontrola staničnog metabolizma, aktivna sinteza bjelančevina i RNK, stvaranje novih staničnih tvorbi (ribosoma, mitohondrija, centrosoma) te povećanje volumena i aktivni rast stanice. Tu se odvija i sinteza nukleotida koji će se u sljedećoj fazi koristiti za sintezu DNK. Trajanje ove faze je vrlo promjenjivo. Kod većine stanica to je najduža faza i ona određuje trajanje cijelog staničnoga ciklusa. Samo trajanje interfaze može biti od nekoliko sati npr. kod aktivno rastućih embrija do nekoliko mjeseci npr. kod vegetacijskoga vrha stabljike za vrijeme zimskoga mirovanja.

**S faza** (engl. *Synthesis* sastavljanje, spajanje) je obilježena sintezom (udvostručenjem) DNA i histona. Na kraju ove faze stanica sadrži dvije potpuno jednake kopije nasljednoga materijala, dva cjelovita kompleta kromosoma (4n) čime je stvoren osnovni preduvjet za diobu stanice.

Tijekom **G<sub>2</sub>** faze stanica se priprema za diobu. Provjerava sintetizirane DNK i popravlja moguća oštećenja, te sintetizira bjelančevine potrebne u procesu diobe. Ova faza obično traje nekoliko sati.

Nazivi G faza potječu iz razdoblja kada su uočena dva razdoblja mirovanja, praznine između sinteze i diobe, no danas se zna da to nisu praznine nego važne faze rasta i intenzivnoga metabolizma stanice. Aktivnosti jezgre u ovim razdobljima nisu prepoznatljive svjetlosnim mikroskopom, mogu se dokazati samo biokemijskim metodama.

Stanice koje se ne dijele izlaze iz **G<sub>1</sub>** i ulaze u fazu **G<sub>0</sub>**. Jezgre ovih stanica obavljaju djelatnosti tipične za stanicu ovisno o njenoj funkciji, nemaju S fazu što znači da ne udvostručuju DNA, stoga izostaje dioba.

### 3.3.2. Mitoza

Stanice koje se dijele mitozom nalazimo, u normalnim uvjetima, kod viših biljaka, u tvornim tkivima ili meristemima.

Premda se mitoza odvija kontinuirano, dogovorno radi lakšeg razumijevanja, podijeljena je u pet faza: **profaza, prometafaza, metafaza, anafaza i telofaza**.

Profaza počinje zgušnjavanjem i spiralizacijom kromatina u svrhu oblikovanja zbijenih kromosoma koji će se moći kretati u staniči bez međusobnoga zaplitanja i lomova. Kromatin, odnosno molekula DNK vezana s proteinima skraćuje se oko  $1000 \times$  i oblikuje kromosom. Skraćeni i zgušnuti kromosomi postaju vidljivi svjetlosnim mikroskopom. Sastoje se od dvije sestrinske kromatide spojene u području centromera.

Nestaje jezgrica i počinje oblikovanje diobenoga vretena. U životinjskoj stanici centrosomi, udvostručeni u interfazi, putuju na suprotne polove stanice, mikrotubuli se šire i oblikuju diobeno vreteno. U bilnoj stanici zbog nedostatka centrosoma, mikrotubuli staničnoga skeleta preuređenjem oblikuju diobeno vreteno. Profaza završava razgradnjom jezgrine ovojnica čiji ostaci ostaju priljubljeni na oslobođene kromosome.

Iza profaze slijedi prometafaza, kada kromosomi putuju prema središtu stanice. Kad se kromosomi rasporede u središtu stanice, nastupa **metafaza**. Istovremeno s rasporedom kromosoma u metafaznoj ravnini, mikrotubuli diobenog vretena koje idu sa svakog pola stanice, prihvaćaju, svaka sa svoje strane, kromatide na mjestu centromera. Na području centromera nalaze se specifične bjelančevine koje oblikuju pričvrsnicu (kinetohoru), mjesto vezivanja niti diobenog vretena. Gledano iz određenog položaja, u metafazi su kromosomi međusobno jasno razdvojeni, pa se s uspjehom mogu brojiti, a kako se svi nalaze u jednoj ravnini, naziva se ona metafazna ravnina. U metafazi se niti diobenog vretena počinju skupljati.

Raspad veza među sestrinskim kromatidama obilježava prijelaz iz metafaze u **anafazu**. Na početku anafaze kromatide se odvoje u području centromere, a kasnije potpuno, cijelom dužinom i od tog trenutka nazivamo ih kromosomima. Nastali kromosomi kreću se prema suprotnim polovima stanice skraćivanjem mikrotubula diobenog vretena. Anafaza traje dok se na suprotnim polovima stanice ne skupe sve kromatide.

Tada nastupa posljednja faza mitoze – telofaza. Kromosomi se na suprotnim polovima stanice „odmataju“, despiraliziraju i oblikuju kromatin. Od dijelova stare jezgrine ovojnice, koje su kromosomi „donijeli“ na polove, oblikuje se nova ovojnica. Događaji u telofazi su vrlo slični onima u profazi, samo se odvijaju obrnutim slijedom. Po završetku telofaze stanica na polovima ima oblikovane dvije jednake jezgre čime je završena mitoza.

Nakon mitoze dijeli se citoplazma procesom nazvanim **citokineza**. Stanične tvorbe udvostručene u  $G_1$  fazi, približno jednako se rasporede na obje strane citoplazme.

U životinjskim stanicama se s vanjske strane na površini stanične membrane pojavljuje diobena brazda u području nekadašnje metafazne ravnine. Diobena brazda se postupno steže prema unutrašnjosti dok se suprotne strane membrane ne spoje, dijeleći tako jednu stanicu na dvije.

U bilnoj stanici stanična stijenka okružuje membranu, pa dioba citoplazme uključuje i stvaranje nove stijenke između stanica – kćeri. U središnjem dijelu unutar stanice oblikuju se postupno nove stijenke i membrane koje podijele stanicu na dvije.

Citokineza obično počinje pri kraju anafaze i stoga završava vrlo brzo nakon mitoze. Najčešće se citoplazma ravnomjerno dijeli na stanice kćeri. Ponekad međutim mogu nastati stanice – kćeri različite veličine. Kod nekih staničnih tipova nakon mitoze ne dolazi do citokineze i tako nastaju mnogojezgrene stanice. Primjer je endosperm u biljaka.

Na kraju kao rezultat mitoze nastale su od jedne stanice-majke, dvije stanice-kćeri s istim brojem kromosoma, ali svaka od njih ima samo polovicu kromatinske mase (onoliki broj kromatida, koliki je u početku bio broj kromosoma).

### 3.3.3. Mejzoza

Kao što je već rečeno mejzoza je proces tijekom kojega nastaju spolne stanice i tijekom kojega dolazi do redukcije broja kromosoma.

Redukcija broja kromosoma kod mejoze postiže se slijedom dvije uzastopne diobe jezgre i citoplazme nakon samo jednog udvostručenja DNA. Način razdvajanja kromosoma razlikuje se u odnosu na mitozu. Kod mejoze razlikujemo □ prvu mejotičku diobu (mejzoza I) i drugu mejotičku diobu (mejzoza II).

#### Mejzoza I – razdvajanje homolognih kromosoma

Prva mejotička dioba ima, također, sve one faze koje su značajne i za mitozu (profaza I, prometafaza I, metafaza I, anafaza I i telofaza I), ali je kod nje naročito izražena i komplikirana profaza I te je ona proširena i produljena u odnosu na profazu mitoze. Nakon spiralizacije i zgušnjavanja kromosoma koji imaju dvije sestrinske kromatide, homologni se kromosomi združe u parove, bivalente (ili tetrade ako brojimo kromatide). U takvom je paru jedan kromosom maternalni, a jedan paternalni.

Sparivanje homolognih kromosoma ključno je za redukciju u broju kromosoma i omogućuje rekombiniranje DNK naslijedene od oca i majke. Rekombinacija se događa izmjenom dijelova nesestrinskih kromatida u procesu ukriženoga povezivanja (eng. *crossing over*). Kromatide se prelome i dijelovi se međusobno prespoje. Budući da prekriženje ima oblik slova "X" (grčki "hi") ta pojava se zove hijazma.

Ukriženjem se stvaraju nove kombinacije alela koje se pojavljuju u gametama. Prije ukriženja u bivalentu su prisutna dva tipa kromatida, dvije identične sestrinske kromatide, a nakon ukriženja pojavljuju se četiri različite kromatide s potpuno novim kombinacijama alela. Upravo opisano jedan je od razloga zbog kojeg potomak nastao stapanjem gameta ima genetički sastav i izgled različit od oba roditelja.

Prometafaza I identična je onoj kod mitoze. I metafaza I joj je slična. Kromosomi su u metafaznoj ravnini, ali za razliku od mitoze, ovdje su skupljeni u parove (bivalente), a plazmatske niti s jednog pola pričvršćuju se za jedan kromosom, a plazmatske niti s drugog pola za drugi kromosom bivalenta.

Za prvu mejotičku diobu, a i za samu redukciju broja kromosoma vrlo je značajna anafaza I. Kad se niti diobenog vretena počinju skupljati, razdvajaju se bivalenti i čitavi kromosomi s obje sestrinske kromatide putuju prema polovima. Tako se na svakom polu stanice-majke nađe dvostruko manji polovični broj kromosoma, nego li ih je bilo tijekom metafaze I, u metafaznoj ravnini.

Još jedan razlog različitosti, ali i sličnosti potomaka međusobno i u odnosu na roditelje je neovisno orijentiranje homolognog para kromosoma u metafazi I i razilaženje u anafazi I. Odnosno, bivalenti se slažu i orijentiraju u metafaznu ravninu neovisno o tome na kojoj je strani kromosom podrijetlom od oca ili od majke. Iz navedenih razloga gamete koje stvara organizam nose različite kombinacije nasljednoga materijala roditelja.

Na polovima stanice se u **telofazi I**, oblikuju jezgre koje imaju samo po jedan kromosom iz homolognoga para građen od dvije sestrinske kromatide. Citokineza koja slijedi stvara dvije stanice kćeri koje imaju polovičan (haploidan) broj kromosoma. Nakon razdoblja nazvanog interkineza, koje može biti različite duljine, stanice kćeri ulaze u drugu diobu.

## Mejoza II – razdvajanje sestrinskih kromatida

Neposredno poslije prve mejotičke diobe nastupa u svakoj, novonastaloj stanici nova druga mejotička dioba. Ta je dioba, po tijeku i načinu odvijanja pojedinih faza, identična mitozi, s tom razlikom, da je broj kromosoma u čitavom tom procesu dvostruko manji. U anafazi II razdvajaju se sestrinske kromatide koje su zbog ukriženja u profazi I različitoga genetičkog sastava, odnosno sadrže različite DNK molekule.

Po završetku druge mejotičke diobe imamo kao rezultat čitavog mejotičkog procesa četiri stanice (tetradu) s polovičnim brojem kromosoma, pa kažemo da je mejoza ili redukcijska dioba takva dioba stanica, tijekom koje od jedne stanice-majke s dvostrukim brojem ( $2n$ ) kromosoma, nastaju četiri stanice-kćeri s polovičnim ( $n$ ) brojem kromosoma.

Kod viših kormofita (*Pinophyta; Magnoliophyta*) mejozom nastaju megaspore i mikrospore. Mikrospore se kod tih biljaka nazivaju polenova zrnca ili pelud.

## **4. HISTOLOGIJA - znanost o staničju ili tkivu**

Pod staničjem ili tkivom podrazumijevamo skup organski i trajno povezanih, istovrsnih ili različitih stanica koje u organizmu vrše neku određenu funkciju.

Do pojave prvog staničja dolazi u filogenetskom razvoju na onom stadiju razvitka, kad se poslije diobe stanice, novonastale stanice-kćeri ne odvajaju jedna od druge, već ostaju i dalje trajno povezane i tako se dijele opet. Do pojave pravog staničja dolazi tek kod stablašica, kad dolazi do podjele funkcija (podjela rada), pa pojedini dijelovi organizma vrše određene funkcije i zbog toga se na određeni način i diferenciraju (stanice površinskoga dijela preuzimaju zaštitnu funkciju, stanice središnjeg dijela provodnu funkciju itd.)

Tijekom vremena istraženo je čitavo biljno tijelo i upoznata su praktički sva staničja koja ga izgrađuju. Da bismo se što bolje mogli snaći u velikom broju struktura, a isto tako da bismo pregledno shvatiti osnovne smjerove filogenetskoga razvoja staničja, njihove oblike i njihovu funkciju, bili su predlagani različiti anatomske sustavi (npr. Sacksov topografski, Haberlandtov fiziološki, Van Tieghemov filogenetski), ali se je pokazalo da je samo na temelju jednoga kriterija (položaja, funkcije, evolucije) praktički nemoguće obuhvatiti i pravilno sistematizirati sva poznata tkiva. Za naše smo potrebe, a tako je i uobičajeno u suvremenim anatomskim udžbenicima i priručnicima, podijelili sva staničja na tvorna staničja ili meristeme i gotova ili trajna staničja.

### **4.1. Meristemi, krvorna staničja**

Meristemi ili tvorna staničja su staničja, građena od embrionalnih ili meristemskih stanica i imaju sposobnost stvaranja novih staničnih struktura.

Embrionalne su stanice vrlo karakteristično građene i razlikuju se od svih ostalih stanica. Takve stanice su izodijametrične, imaju tanku celuloznu stijenku, ispunjene su citoplazmom, a jezgre su im naročito velike. Embrionalne stanice nemaju, u pravilu, valuola, škrobnih zrnaca, plastida, kristala i drugih uklopina.

Meristemsko staničje je vrlo nježno i najčešće vrlo pravilno građeno. Stanice su jedna do druge pravilno raspoređene i sve su međusobno jednake. S obzirom na mjesto i vrijeme nastajanja, te način djelovanja razlikujemo primarne i sekundarne meristeme.

#### **Primarni meristemi primarna tvorna staničja**

Primarni meristemi su staničja djelovanjem kojih nastaju novi organi. Oni se javljaju u strogo određenom i ograničenom dijelu biljnoga tijela, a to su vegetacijski vrh stabljike i vegetacijski vrh korijena. Budući da se ti meristemi razvijaju samo na vrhovima organa, zovu se još vršni ili apikalni meristemi. Njihovim radom stabljika i korijen rastu samo u duljinu. Tako nastali organi, djelovanjem primarnih meristema, nalaze se u primarnoj građi.

## Vegetacijski vrh stablike

Vegetacijski vrh stablike nalazi se na vrhu stablike obavljen ljuskavim tvorevinama (preobraženim listovima) koje su vunaste ili ljepljive i štite vegetacijski vrh od nepovoljnih vanjskih utjecaja. Ako te ovojne ljske skinemo s pupa, dolazimo do više manje nediferenciranog vegetacijskog vrha stožastog (čunjastog) oblika. Ako tu tvorevinu uzdužno prerežemo, dobiti ćemo uzdužni presjek vegetacijskog vrha stablike.

Na samom vrhu i neposredno ispod njega možemo uočiti da su sve stanice nediferencirane i međusobno jednake. Međutim, s obzirom na raspored pojedinih stanica, mogu se na vegetacijskom vrhu razlikovati dva dijela, a do razlike dolazi zbog različitoga smjera pojave poprečnih stijenki kod diobe stanice (mitoze). U vanjskom sloju poprečne stijenke se javljaju uvijek okomito na površinu, pa taj položaj poprečnih stijenki nazivamo antiklinalni položaj. U središnjem dijelu vegetacijskog vrha poprečne se stijenke stvaraju i okomito i paralelno s površinom. Položaj poprečnih stijenki, paralelan s površinom zovemo periklini položaj.

Kao posljedica stalnog antiklinog položaja poprečnih stijenki kod svih dioba u vanjskom sloju vegetacijskog vrha, mogu se uočiti pravilni nizovi stanica, pa taj sloj nazivamo plašt ili tunika. U središnjem dijelu, gdje poprečne stijenke nastaju i antiklino i periklino, takve pravilnosti nema i taj dio vegetacijskog vrha nazivamo tijelo ili korpus.

Na onim mjestima, gdje će se razviti postrani ogranci ili listovi, pojavljuju se unutar tunike čije se stanice dijele antiklino pojedine stanice zovemo inicijalne stanice ili inicijale. Inicijalne stanice su začeci listova i postranih organaka.

Nakon izvjesnog vremena, ispod vegetacijskog vrha počinje diferencijacija nediferenciranih stanica na taj način da dolazi do pojave trajnog staničja. Stanice izgube sposobnost mitoze i poprimaju oblik u zavisnosti od svoje buduće funkcije (npr. stanice koje će vršiti provodnu funkciju se višestruko produžuju, one koje će vršiti mehaničku funkciju, dobivaju čvrste stijenke itd.).

## Vegetacijski vrh korijena

Sam vegetacijski vrh korijena identičan je vegetacijskom vrhu stablike. Kod korijena se, međutim, pojavljuje jedna tvorevina koja mladi korjenov vrh štiti tijekom prolazeњa kroz tlo, a naziva se korjenova kapa ili kaliptra. Kako se korjenova kapa, zbog svoje funkcije troši, razvio se na samom vrhu korijena jedan poseban meristem kaliptrogen djelovanjem kojega se korjenova kapa obnavlja.

## Sekundarni meristemi - sekundarna tvorna staničja

Sekundarni meristemi nastaju u već gotovom (trajnom) staničju, kad takva staničja u primarnoj građi ne bi mogla izvršiti svoju funkciju. Tada se na određenim mjestima u pojedinim biljnim organima, određenim slojevima stanica trajnog staničja povrate meristemska svojstva i dobivaju sposobnost stvaranja novih staničja. Sekundarni se meristemi, za razliku od primarnih stvaraju po čitavoj površini organa, a njihovim radom organi (stabljika, korijen) rastu samo u debljinu, dakle postrance, pa se zovu postrani ili lateralni meristemi.

Sekundarna meristema razlikujemo dva, a to su felogen i kambij. Djelovanjem felogena nastaje sekundarno kožno staničje, a djelovanjem kambija drvo i kora.

## **4.2. Trajna ili gotova staničja**

Trajna ili gotova staničja su takva staničja koja u normalnim uvjetima nisu u stanju stvarati nove stanice, jer su njihove stanice izgubile meristemska svojstva.

Stanice neposredno ispod vegetacijskoga vrha vrlo su, po obliku slične meristemskim stanicama, ali nakon nekog vremena i na određenoj udaljenosti od vegetacijskih vrhova, nastupa diferencijacija stanica i staničja u zavisnosti od funkcije i polažaja. Na površini se stvara kožno staničje sa zaštitnom funkcijom, u središtu organa (naročito cilindričnih) stanice se višestruko produžuju i vrše provodnu i mehaničku funkciju. To je žiljno staničje. Sve ostalo, više manje nediferencirano, u pravilu parenhimsko staničje nazivamo temeljno ili osnovno staničje. Ono baš zbog toga, što je najmanje diferencirano može, bilo tijekom života biljke u jednom organu, bilo u različitim organima, poprimiti različite funkcije.

Trajna staničja mogu biti primarna, ako su nastala djelovanjem primarnih meristema i sekundarna, ako su nastala radom sekundarnih meristema. Mi smo trajna staničja grupirali u tri skupine i to u kožno, žiljno i temeljno staničje.

### **4.2.1. Kožno staničje ili kožno tkivo**

Kožno staničje se razvija na površini biljnoga tijela i štiti unutrašnjost biljke od nepovoljnih vanjskih faktora, pa je funkcija kožnoga staničja prvenstveno zaštitna.

Za kožno je staničje općenito značajno, da njegove stanice čvrsto priležu jedna uz drugu, pa zato u kožnom staničju nema međustaničnih ili intercelularnih prostora. Osim zaštitne funkcije, kožno staničje vrši skoro u pravilu i posredničku ulogu između vanjske sredine i unutrašnjosti biljke (izmjena plinova), pa zbog svih tih zahtjeva mora biti specifično građeno.

Kožno staničje može biti primarno i sekundarno. Primarno kožno staničje nastalo je djelovanjem primarnog meristema (vanjski sloj tunike), a sekundarno kožno staničje nastalo je djelovanjem sekundarnog meristema - felogena.

#### **Primarno kožno staničje**

Na biljnom tijelu možemo razlikovati tri tipa primarnoga kožnog staničja, a to su epiderma, epiblem i epitel.

#### **Epiderma**

Epiderma je primarno kožno staničje koje pokriva zelene biljne organe stabljiku, listove i zelene cvjetne dijelove. Ona se obično sastoji od jednoga sloja stanica koje su u pravilu tankostjene parenhimske, ali mogu biti i debelostjene sklerenhimske. Vrlo se rijetko sastoji epiderma iz više slojeva stanica. Među takve rijetke primjere spadaju neki predstavnici tropskih šuma, koji mogu imati i do pet slojeva stanica epiderme.

Stijenke stanica epiderme su celulozne i obično prema vanjskoj strani odebljale. Ta vanjska strana stanica epiderme pokrivena je često tankom, nježnom i homogenom kožicom plutastoga karaktera kutikulom, izgrađenom od kutina, tvari slične suberinu. Kutikula štiti biljku od prevelikog isušivanja ili navlaživanja. Kutikula je epidermalnih

stanica vrlo često prevučena tankom prevlakom, koju se obično naziva vosak. Ova voštana prevlaka vidi se vrlo lijepo kod nekih plodova, npr. trnine ili šljive. Katkada voštana prevlaka dolazi na točno određenim mjestima pojedinih organa. Kao tipični primjer takve ograničene pojave voštane prevlake su dvije bijele pruge s donje strane iglice kod jele (*Abies*).

Voštana prevlaka može biti izgrađena od zrnaca, štapića, pločica ili biti homogena poput glazure. Takvu homogenu, glazurastu prevlaku nalazimo npr. kod iglica tise (*Taxus baccata*). Vosak je ekstrakt epiderme i štiti organe od prevelikog navlaživanja vodom.

Epidermalne stanice nemaju intercelulara, već čvrsto priležu jedna uz drugu, a međusobno su povezane posredstvom jednostavnih jažica. Njihove su stijenke, osim toga, često inkrustirane silicijskim dioksidom (kremičnom kiselinom) koja im povećava zaštitnu funkciju, naročito protiv životinja biljojeda. Za stanice epiderme dalje je karakteristično da su žive, ali sadrže vrlo malo citoplazme. One nemaju kloroplaste, ali mogu imati leukoplaste pa su zato bezbojne. Veći dio stanice ispunjen je staničnim sokom koji često može sadržavati antocijan tvar crvene (u kiseloj reakciji), odnosno plave boje (u bazičnoj reakciji). Tada stanice epiderme nisu bezbojne, već u pravilu crveno obojene, jer je reakcija staničnog soka skoro uvijek kisela.

### Pući ili stomata

U epidermalnim se stanicama često nalaze, na pojedinim mjestima po dvije stanice koje između sebe tvore otvor, posredstvom kojega se uspostavlja veza između unutrašnjosti biljke i vanjske atmosfere. Navedene dvije stanice, zajedno s otvorom nazivaju se pući ili stomata (jedn. puč ili stoma).

Svaka se takva puč sastoji od dviju stanica zapornica, ispod kojih se nalazi veliki intercelularni prostor. Stanice zapornice su obično kratke, cjevastog ili polumjesečastog oblika, one u sebi sadrže kloroplaste i time se bitno razlikuju od ostalih stanica epiderme.

Stijenke stanica zapornica su vrlo karakteristično građene. Vanjska i unutarnja stanica zapornica je vrlo debela, dok su dvije bočne tanke. Stanice zapornice često su opkoljene stanicama pomoćnicama koje se po svom obliku, također, razlikuju od ostalih stanica epiderme.

Za pući je značajno da se otvor između stanica zapornica može povećavati i sužavati, a po potrebi i potpuno zatvoriti. Puč se otvara i zatvara mijenjanjem oblika stanica zapornica, a njihov se oblik mijenja u zavisnosti od tlaka koji vlada u stanicama i zove se turgor. Kod mehanizma otvaranja i zatvaranja puči, tj. kod mijenjanja oblika stanica zapornica važnu ulogu ima klorofil u stanicama zapornicama. Pod utjecajem sunčane energije i u prisustvu klorofila dolazi u stanicama zapornicama do fotosinteze i do stvaranja šećera koji je osmotski vrlo aktivran i djeluje na povećanje turgora. Turgor tlači na sve stijenke podjednako, ali se to djelovanje ispoljava samo na bočnim, tankim stijenkama i one se rastežu. Stanice postaju uže i puč se otvara. Noću, kad fotosinteze nema, prelazi stvoreni šećer u netopivi škrob, turgor pada, bočne se stijenke vraćaju u svoj prvobitni položaj i puč se zatvara. Smatra se da djelovanjem tog mehanizma dolazi do pravilnog otvaranja puči tokom dana i zatvaranja tijekom noći. Međutim, osim navedenog mehanizma zatvaranja i otvaranja puči mora postojati još jedan drugi, koji zasada još nije objašnjen. Naime, po lijepom vremenu puči su otvorene, ali ako dođe do pojave oluje, koja se obično javlja naglo, puči se zatvaraju već nakon prvog naleta jačeg

vjetra. To zatvaranje je mnogu puta brže, nego li je proces pretvaranja šećera u škrob i proces pada tlaka pomoću osmoze.

Puči su regulatori izmjene plinova u biljci i između ostalog uvjetuju transpiraciju (Transpiracija je izlaženje vode iz biljke kroz puči u obliku vodene pare). Puči su tako malene da voda u tekućem stanju ne može prolaziti kroz njih, već može prolaziti samo u obliku vodene pare.

Položaj puči u epidermi može biti različit. One se mogu nalaziti na površini, mogu biti potisnute ispod razine organa ili istaknute iznad razine organa. Kod biljaka koje oskudijevaju vodom i njome moraju štedjeti, puči su utonule i na različite druge načine zaštićene od prevelikog izdavanja vode. Takve biljke zovemo kserofiti. Kod biljaka koje na raspolažanju imaju onoliko vode, koliko im je potrebno, puči su paralelno s površinom organa i takve se biljke zovu mezofiti. Biljke koje imaju na raspolažanju više vode, nego li im je potrebno, imaju puči jako istaknute, da bi se povećala promaja i ubrzala transpiracija. Takve biljke zovu se higrofiti. Neki higrofiti imaju sposobnost isparavanja velikih količina vode, pa isušuju vlažno tlo na kom rastu, pa se koriste za isušivanje tla.

Puči se razvijaju samo na nadzemnim organima (listovima, stabljici), a na listovima se mogu nalaziti s gornje i donje strane ili samo s donje strane. Izuzetak čine vodene biljke s plivajućim listovima kod kojih se puči, izuzetno, nalaze samo na gornjoj strani.

Broj puči može biti vrlo različit. Najčešće ih ima 40-300 na  $1\text{ mm}^2$ , ali ih može biti i do 1.000 na  $1\text{ mm}^2$ .

### Puči vodenice ili hidatode

Puči vodenice su takve puči pomoću kojih se voda izlučuje u obliku kapljica, dakle u tekućem obliku. One se od pravih puči razlikuju po tome da su stalno otvorene, a nalaze se samo na određenim dijelovima lista tamo gdje završavaju žile, kao npr. na vrhu i na rubovima lista. Puči vodenice razvijaju se kod onih biljaka koje imaju na raspolažanju dovoljne količine vode (higrofiti). Voda se preko hidatoda izlučuje u obliku kapljica i tu pojavu zovemo gutacija. Količina vode izlučena gutacijom je vrlo malena, pa ne igra neku važniju ulogu. Zanimljivo je naglasiti da ta voda sadrži često i mineralne tvari koje se kod nekih biljaka mogu oko puči vodenice nataložiti. Ta je pojava naročito karakteristična za neke vrste roda *Saxifraga* (kamenika) kod kojih se na rubu lista nalaze redovi bijelih točkica istaloženoga kalcijskog karbonata.

Broj takvih točkica zavisi od broja hidatoda na listu, a taj broj je karakterističan za svaku pojedinu vrstu.

### Dlake ili trihomii

Dlake su, također, epidermalne tvorevine i dolaze kod skoro svih biljaka. To su u stvari epidermalne izrasline, a mogu biti jednostanične i višestanične, jednostavne ili razgranjene i vrlo različitih oblika, kao npr. glavičaste, pločaste, etažne, zvjezdaste itd. Dlake nastaju od jedne stanice ili od skupine mladih epidermalnih stanica, koje se već vrlo rano u razvitku izdignu iznad razine susjednih stanica i izrastu u različite oblike.

Najjednostavnije dlake su papile koje su čunjasta oblika. Često izgledaju dlake kao dugački stožac ili valjak, pa imaju izgled niti. Tako dlake na sjemenci pamuka mogu

biti duge i do 60 mm i od njih se dobiva predivo (pamuk-vata). Višestanične dlake izlaze također iz mlađih epidermalnih stanica. Dijeljenjem inicijalne stanice narastu višestanične dlake do određene veličine.

Stijenke stanica dlake su obično nježne, ali mogu biti i odebljale, pa lumen stanice potpuno nestane i dlake tada većinom odrvene.

Funkcija dlaka može biti različita. Najčešća im je zadaća da štite biljne organe na kojima se razvijaju od prevelike insolacije, naglog zagrijavanja, kao i od prevelike transpiracije, odnosno gubitka vode ili naglog hlađenja, dakle sudjeluju u regulaciji termičkih i hidričkih prilika same biljke. Osim toga mogu dlake služiti i kao zaštita protiv ujeda životinja, kao npr. različite žaoke, žljezdaste dlake koje luče različite tvari, što izazivaju različite utjecaje na koži životinja. Isto tako mogu dlake izlučivati različite tvari, pa govorimo o sekrecijskim dlakama, a mogu služiti i za upijanje različitih tvari, pa govorimo o apsorpcijskim dlakama.

### Epiblem ili rizoderm

Epiblem je primarno kožno staničje koje pokriva korijen biljaka: razlikuje se od epiderme po tome što nema kutikule ni pući. Isto tako epiblem ne sadrži klorofilna zrnca ni intercelularne. Na epiblemu se, međutim, razvijaju naročite jednostanične dlake koje se nazivaju korijenove dlačice. Za njih je vrlo karakteristično da se pojavljuju u strogo određenoj i ograničenoj zoni koja se naziva zona korijenovih dlačica. Ta se zona nalazi na određenoj i uvijek stalnoj udaljenosti od vegetacijskoga vrha korijena, a kako korijen neprestano raste, stvaraju se u smjeru prema vrhu korijena nove korijenove dlačice, dok one koje se sve više udaljuju postepeno propadaju. Korijenove dlačice su jednostanične dlake ispunjene citoplazmom, imaju tanku celuloznu stijenku i veliku jezgru. Stanični sok u vakuoli igra važnu ulogu u procesu upijanja vode iz tla. Upijanje vode i u njoj otopljenih mineralnih tvari iz tla najvažnija je funkcija korijenovih dlačica. Da bi tu funkciju što bolje izvršile, korijenove dlačice poprimaju oblik u zavisnosti od mogućnosti u tlu i dolaze u vrlo bliski kontakt sa česticama tla. Korijenove dlačice su, prema tome, po svojoj funkciji apsorpcijske dlake.

### Epitel

Epitel je vrlo nježno, primarno kožno staničje koje pokriva živo obojene cvjetne dijelove latice i prašnike. Epitel nema kutikulu, intercelularne, pući ni klorofil. Na njemu se mogu nalaziti posebne kratke dlake papile koje laticama daju posebni izgled. Isto tako mogu stanice epitela sadržavati antocijan, od čega potječe crvena ili plava boja cvijeta. Kod bijelih cvjetova epitel je bezbojan.

Često pojedine stanice epitela imaju sposobnost izlučivanja slatkog soka koji se naziva nektar, pa takve stanice ili skupine stanica nazivamo nektariji ili mednici. Nektar služi za primamljivanje kukaca koji igraju važnu ulogu u oprašivanju cvjetova cvjetnica. Ta se pojava zove entomogamija. Nektariji koji se razvijaju unutar cvijeta nazivaju se floralni nektariji, za razliku od onih koji se pojavljuju na drugim biljnim organima, a zovu se ekstrafloralni nektariji.

## Sekundarno kožno staničje

Sekundarno kožno staničje razvija se kod stabljike i korijena golosjemenjača, a među kritosjemenjačama kod dvosupnica, vrlo rijetko i kod jednosupnica. Ono se razvija kod onih biljnih vrsta kod kojih i stabljika i korijen žive više godina i za to vrijeme znatno narastu u debljinu, a epiderma i epiblem nisu u stanju duže pratiti njihov debljinski rast i pružiti im trajniju i efikasniju zaštitu, naročito pred nastupajućim zimskim razdobljem. Zbog toga već tijekom prvoga vegetacijskoga razdoblja dolazi do pojave novog kvalitetno drugačijeg, sekundarnog kožnog staničja koje se naziva periderm. Potpuno razvijeni periderm sastoji se od tri dijela i to od felogena ili plutnoga kambija, pluta ili felema i feloderma.

Felogen je, kao što je već istaknuto, sekundarni meristem djelovanjem kojega dolazi do stvaranja sekundarnog kožnog staničja. Felogen nastaje na taj način da se određenom sloju živih stanica, na određenom mjestu u stabljici ili korijenu povrate meristemska svojstva, pa one ponovno dobivaju sposobnost diobe. Felogen se sastoji od jednog sloja stanica. On može imati sposobnost stvaranja novih elemenata u smjeru prema van i u smjeru prema unutra, pa kažemo da felogen ima dva inicijalna sloja. Tada felogen prema van stvara pluto, a prema unutra feloderm. Kad felogen ima samo jedan inicijalni sloj, stvara on nove elemente samo prema van i to pluto.

Felogen se u stabljici može pojaviti u epidermi, neposredno ispod epiderme □ u subepidermalnom sloju temeljnog staničja (primarne kore), pa govorimo o vanjskom felogenu, te na nekom mjestu dublje u primarnoj kori ili sekundarnim staničjima, pa govorimo o unutrašnjem felogenu.

U korijenu se felogen može pojaviti u endodermi, ako se ona nalazi u celuloznoj fazi, ili u periciklu, ako se endoderra nalazi u suberinskoj fazi.

Djelovanje sloja felogena vremenski je ograničeno, pa nakon nekog vremena prelazi on u trajno staničje. Izuzetno može felogen svoju funkciju zadržati duže.

Pluto je vanjski dio periderma, nastao djelovanjem felogena prema van. Stjenke stanice pluta su suberinske, pa su stanice mrtve i njihova je funkcija prvenstveno zaštitna. Suberin je nepropustan za vodu i štiti biljku od prevelikog navlaživanja ili isušivanja, a zrak koji se nalazi u mrvim stanicama pluta štiti biljku od prevelike i nagle promjene temperature (zime, odnosno žege).

Stanice pluta su vrlo pravilno građene, raspoređene u vertikalne nizove i horizontalne slojeve od 5-20 stanica u nizu, a međusobno su čvrsto povezane, pa u platu ne susrećemo intercelulare. Do pravilne građe pluta dolazi zbog toga, što se stanice felogena dijele strogo periklinski, pa se uvijek iznad jedne stanice felogena nalazi jedan niz stanica pluta. Međutim, kako stanice pluta nisu žive, ne mogu one pratiti rast organa u debljinu, a da nebi došlo do njihova pucanja, dolazi u felogenu, od vremena do vremena i do pojave antiklinskih dioba, pa se tako pluta povremeno proširuje i prilagođava rastu u debljinu.

Pluto se u stabljici drvenastih biljaka pojavljuje, u pravilu, već tijekom prvoga vegetacijskoga razdoblja, a do završetka vegetacije stabljika je već potpuno pokrivena plutom i pripremljena za prezimljavanje. Pojava i stvaranje pluta može se uočiti i prostim okom, jer je stabljika sve dok je pokrivena epidermom, zelene boje, a kad je pokrivena plutom, ima sivu boju. Već po mjestu promjene boje (od zelene u sivu) može se uočiti na izbojku vrijeme i mjesto gdje nastupa stvaranje pluta i kako to stvaranje napreduje (Pojava pluta je u vezi s odrvenjavanjem izbojka, a jedino su odrvenjeli izbojci upotrebljivi za ukorijenjivanje kod vrsta koje se razmnažaju reznicama, pa nam promjena

boje od zelene u sivu služi kao orijentacija do kojeg je dijela izbojka nastupilo odrvenjavanje i njegova upotrebljivost za proizvodnju reznica).

Nakon većega broja vegetacijskih razdoblja platu, kao sekundarnom kožnom staničju pridružuju se u zaštitnoj funkciji i neka druga staničja, tvoreći tako koru (ritidomu) kojom su pokrivena debla, debele grane i jače korijenje, o čemu će biti govora kasnije.

U procesu razvoja zaštitnoga tkiva (epiderma-pluto-kora) nalazimo uglavnom tri karakteristična slučaja.

U prvom slučaju felogen i pluto počinju se stvarati već tijekom prvoga vegetacijskoga razdoblja, a sloj felogena obično funkcioniра jednu vegetacijsku periodu. Slijedeće vegetacijske periode stvara se novi sloj felogena, dublje u temeljnem staničju i taj sloj proizvede novo pluto. To se ponavlja svake godine. Novi slojevi pluta se stalno proizvode u unutrašnjosti, a u smjeru prema periferiji zbog nemogućnosti praćenja rasta pucaju, dok se na površini ljušte.

U drugom slučaju (npr. kod rođova *Rosa*-ruža, *Citrus*-agrums, *Cornus*-svib, *Euonymus*-kurika i dr.) pluto se ne stvara tijekom prvoga vegetacijskoga razdoblja, već zaštitnu funkciju i dalje vrši epiderma, tokom nekoliko ili čak i više godina. Da bi ona mogla pratiti rast stabljike u debljинu, u njoj se od vremena do vremena pojedine stanice podijele antiklino, pa se plašt epiderme proširuje i slijedi povećanje volumena stabljike. Pojava pluta kod takvih biljaka zapaža se pri dnu grančice, izuzev kod roda *Euonymus*, gdje se pluto počinje stvarati u nekoliko uzdužnih linija, pa stabljika izgleda kao da je uglasta, a ne valjkasta.

U trećem slučaju jednom stvoreni felogen zadržava svoju funkciju tokom čitavog života, a jednom stvoreni sloj pluta vrši svoju funkciju tokom čitavoga života biljke. Takve biljke imaju obično glatku i tanku koru, kao npr. *Fagus*-bukva, *Carpinus*-grab, *Abies*-jela i druge. Nasuprot takvima, gdje je sloj pluta vrlo tanak, kod hrasta plutnjaka (*Quercus suber*) sloj pluta je vrlo debelo (2-4 cm), pa se i tehnički iskorištava. Pluto hrasta plutnjaka stvara se na taj način, da felogen svake godine proizvodi znatne količine pluta i tako stvoreni slojevi prislanjaju se na prije nastale slojeve. Pojava tako debelog sloja pluta je u vezi s ekstremnim životnim uvjetima u kojima plutnjak živi, gdje pluto štiti biljku od naglih promjena temperature.

Lenticelle su rahla mjesta na platu, gdje stanice pluta ne priležu tijesno jedna uz drugu, već stvaraju splet intercelulara, koji služe za izmjenu plinova kroz pluto. Naime, pluto je nepropusno, pa bi takva totalna izolacija biljke bila štetna. Lenticelle su lećaste ili polukuglaste izbočine ili duže odnosno kraće pruge. One se obično počnu stvarati na mjestu, gdje je u epidermi bila puč, ali se ne stvaraju iznad svake puči, jer su mnogo veće, 1-2 mm<sup>2</sup>. Oblik, veličina i raspored lenticela vrlo su karakteristični za svaku pojedinu vrstu i služe za prepoznavanje drvenastih vrsta u bezlisnom stanju.

U onim slučajevima, kad felogen ima dva inicijalna sloja (stabljika), stvara on, u smjeru prema unutra posebni sloj sekundarnog kožnog staničja koji se naziva feloderm. Feloderm se od pluta razlikuje, u prvom redu po tome, što su stanice feloderma žive, a njihove stijenke celulozne. Isto je tako značajna karakteristika stanica feloderma da sadrže kloroplaste, pa je feloderm zelene boje. Zbog svih tih karakteristika feloderm je vrlo sličan vanjskom sloju primarne kore stabljike, a od njega se razlikuje samo po tome, što su stanice feloderma pravilno nanizane, zbog karakterističnog djelovanja felogena (periklinski tok stvaranja poprečnih stijenki kod diobe stanica felogena).

Funkcija feloderma je asimilacijska, pa se zato i ne razvija kod korijena, jer se korijen normalno razvija u uvjetima bez prisustva svjetla, jednog od neophodnih čimbenika u procesu fotosinteze. Baš se po prisustvu feloderma, između ostalog, mogu podzemne stabljike (gomoljji, podanci) i razlikovati od korijena, jer se kod podzemne stabljike stvara feloderm, ali u tami tla u njemu ne dolazi do sinteze klorofila. Kad takva stabljika dođe na svjetlo (što se često dešava npr. s gomoljima krumpira), feloderm pozeleni, dok u slučajevima kad korijen dolazi na svjetlo, on neće pozeleniti.

#### 4.2.2. Žiljno staničje

Provodnu funkciju u biljnom tijelu preuzele je posebno, kompleksno građeno staničje, izgrađeno prvenstveno od produženih stanica, a označujemo ga kao žiljno staničje ili provodni snopovi.

U biljnom tijelu odigravaju se dva, po svom smjeru suprotna toka i to jedan u smjeru od korijena prema listu (odozdo prema gore), a naziva se uzlazni tok, a drugi od lista prema korijenu (odozgo prema dolje) i naziva se silazni tok. Uzlaznim tokom putuje voda i u njoj otopljene mineralne tvari, a silaznim tokom putuju produkti asimilacije. U biljnom su tijelu ta dva toka strogo odijeljena, pa se svaka provodna žila ili provodni snopovi sastoje od dva kontinuirana dijela koji se nazivaju **floem** i **ksilem**.

U novije se vrijeme, u deskriptivnoj anatomiji, floem i ksilem opisuju i proučavaju kao samostalna provodna tkiva. Mi ćemo za naše potrebe, a i zbog toga, što se floem nikad ne pojavljuje neovisno od ksilema i obratno, shvatiti ta staničja kao dijelove jedinstvenoga provodnog sustava biljnog tijela. To ima svoje opravdanje i u filogenetskom razvoju provodnog sustava, iako to jedinstvo, na visokom stupnju filogenetskoga razvoja, kakav susrećemo kod viših biljaka, a pogotovo kod kritosjemenjača-jednosupnica, nije u svakom konkretnom slučaju dovoljno jasno uočljivo (npr. pojava bikolateralnih žila ili koncentričnih žila s floemom u središtu).

Na nižem stupnju filogenetskoga razvoja u žilnjom staničju nalazimo samo elemente koji vrše isključivo provodnu funkciju, ali kasnije unutar žila dolazi do razvoja i elemenata koji vrše samo mehaničku funkciju, ili su provodni elementi građeni tako da mogu, uz provodnu, vršiti i mehaničku funkciju.

##### Razvoj provodnih žila

Do razvoja i diferencijacije žilnjoga staničja dolazi neposredno ispod vegetacijskoga vrha na taj način da jedan sloj stanica poput prstena zadržava i dalje meristemska svojstva, iako su mu stanice već produžene, a nazivamo ih prokambij. Taj sloj u smjeru prema van i prema unutra proizvodi nove stanične elemente. Te se novonastale stanice nakon nekoga vremena diferenciraju u provodne elemente i to oni izvan prokambija u protofloem, a oni unutar prokambija u protoksilem. Protofloem i protoksilem imaju samo ograničenu moć provođenja, pa nedugo iza toga dolazi do stvaranja tipičnih provodnih elemenata floema i ksilema, koje za razliku od protofloema i protoksilema, nazivamo metafloemi i metaksilemi. Proto- i meta-floemi, te proto- i metaksilemi zajedno su karakteristični za žiljno staničje biljnih organa u primarnoj građi. pa ih označavamo kao primarni floemi i primarni ksilemi.

Ako se sve stanice prokambija diferenciraju u stanice floema i ksilema, dolazi do pojave zatvorenih žila, a ako i u razvijenoj žili, na dodiru floema i ksilema ostaje sloj nediferenciranih stanica prokambija, govorimo o otvorenoj žili. Taj sloj prokambija može u određenom momentu ponovno dobiti sposobnost stvaranja novih elemenata, pa od njega nastaje sekundarni meristem kambij. Budući da se taj kambij nalazi između floema i ksilema, dakle unutar provodnog snopića, nazvan je fascikularni kambij.

### Floem, neodrvenjeli dio žile

Floem vrši funkciju provođenja asimilata u smjeru od lista prema korijenu. On se sastoji uvijek od sitastih cijevi i floemskog parenhima, a može se na njegovom rubu prema van nalaziti i sloj mehaničkih stanica lika ili sklerenhimskih vlakanaca. Stijenke svih elemenata floema izgrađene su u pravilu od celuloze, pa se floem često označava i kao neodrvenjeli dio žile.

Sitaste cijevi su višestruko produžene žive stanice ili djelomične fuzije stanica, tankih celuloznih stijenki. One sadrže citoplazmu i jezgru, a od plastida leukoplaste. Svoje ime sitaste cijevi te su stanice dobile po tome, što su im poprečne stijenke, tj. stijenke koje dijele dvije susjedne stanice što se međusobno nadovezuju u uzdužnom smjeru, perforirane. Naime, te poprečne stijenke sitastih cijevi imaju na sebi veliki broj otvora i nalikuju na sito. Ako je stijenka položena okomito na uzdužnu os, obično se u stijenci nalazi jedan sitasti dio (sitasta ploča), a ako je stijenka položena koso, sitastih dijelova može biti više.

Posredstvom otvora u porečnim stijenkama stoje protoplasti sitastih cijevi, pomoću plazmodezmija, u međusobnom kontaktu, tvoreći tako jedan kontinuirani provodni mehanizam. Tim provodnim putem, kako je već istaknuto, ide tok asimilata od lista prema korijenu. Taj se tok sastoji najčešće od škrobnih zrnaca (tranzitorni škrob).

Kako su sitaste cijevi žive, vlada u njima određeni tlak (turgor), pa su one napete (turgescence) i to im daje čvrstoću. Međutim, između sitastih se cijevi pojavljuju i naročite stanice koje pridonose njihovoј čvrstoći, a nazivamo ih stanicama pratilecama. Stanice pratilece i sitaste cijevi nastaju diobom od jedne zajedničke stanice majke, samo što stanice pratilece zaostaju u rastu, a mogu se još i poprečno dijeliti, pa su kraće od stanice sitaste cijevi, odnosno uz jednu sitastu cijev, gledajući na uzdužnom presjeku, nalazimo nekoliko, jednu iznad druge, nanizanih stanica pratileca. Stanice pratilece su osim toga manjih lumena, ali su žive i ispunjene protoplastom. One se razvijaju samo kod savršenijih stablašica *Magnoliophyta*.

Sitaste cijevi obavljaju svoju funkciju razmjerno kratko vrijeme, najčešće samo jedno vegetacijsko razdoblje. Na kraju vegeacije njihova se "sita" obično zatvore posebnom tvari (kalozom) i njihova funkcija tada prestaje. U slijedećem vegetacijskom razdoblju stvorí se novi sloj sitastih cijevi koji vrši provodnu funkciju te godine.

U procesu stvaranja elemenata floema, pojedine stanice i dalje zadrže svoj nediferencirani oblik, pa imaju karakter parenhimskih stanica. Prema tome pod floemskim parenhimom možemo podrazumijevati skup nediferenciranih parenhimskih stanica koje susrećemo u floemu, gdje vrše uglavnom funkciju provođenja na kraće udaljenosti i služe kao spremište rezervnih tvari, pa imaju hranidbenu funkciju. Tako stanice floemskoga parenhima sadrže škrobna zrnca, a mogu sadržavati i tanine ili smole.

Vrlo se često na vanjskom rubu floema razvijaju produljene, vretenaste stanice debelih celuloznih (vrlo rijetko ligninskih) stijenki koje vrše isključivo mehaničku

funkciju, a nazivaju se sklerenhimska vlakanca ili liko. Kod nekih drvenastih vrsta (npr. *Alnus*-joha, *Betula*-breza) nalazimo sklerenhimska vlakanca samo u primarnoj građi (primarni floem), kod drugih nalazimo liko i u sekundarnoj građi (sekundarni floem), bilo u manjoj (*Ulmus*-brijest) ili većoj količini (*Juglans*-orah, *Quercus*-hrast, *Tilia*-lipa, *Robinia*-bagrem).

Pojava celuloznih sklerenhimskih vlakanaca u bilnjom tijelu važna je za tekstilnu industriju, jer sva biljna vlakna, izuzev pamučnoga, koja se upotrebljavaju u tekstilnoj industriji npr. lan, konoplja, juta, sisal) dobivaju se baš od sklerenhimskih vlakanaca.

### Ksilem - odrvenjeli dio žile

Ksilem obavlja funkciju provođenja vode i u njoj otopljenih mineralnih tvari u smjeru od korijena prema listu. Ksilem se općenito sastoji od traheida, traheja, ksilemskog parenhima i libriforma, ali u jednoj te istoj žili svi ti elementi ne moraju biti zastupljeni. Stijenke svih elemenata ksilema, izuzev ksilemskog parenhma, inkrustirane su ligninom, pa se, zbog toga ksilem označava i kao odrvenjeli dio žile.

Traheide su produžene stanice s debelom ligninskom stijenkama. One su mrtve i bez sadržaja, a služe za provođenje vode i mineralnih tvari. Susjedne traheide stoje u međusobnoj vezi posredstvom ogradenih jažica. Dužina traheida iznosi i do 1,5 cm, a kako nastaju od razmjerno malenih stanica prokambija, traheide u procesu diferencijacije znatno narastu u dužinu.

Kod kritosjemenjača traheide susrećemo samo u početnoj fazi stvaranja ksilema (protoksilem, rjeđe metaksilem), dok kod golosjemenjača traheide nalazimo i u sekundarnom ksilemu.

U procesu evolucije provodnih elemenata, na višem stupnju filogenetskoga razvoja (*Magnoliophyta*) dolazi između produljenih stanica (traheida) koje se nalaze u vertikalnom nizu, do nestanka (resorpcije) poprečnih stijenki, pa umjesto samostalnih stanica dobivamo fuzije stanica, odnosno umjesto provodnih stanica, nastaju provodne cijevi. Te provodne cijevi nazivaju se traheje. Traheje su znatno duže od traheida, mogu biti duge i po nekoliko metara, pa je provođenje vode omogućeno dovoljno brzo i na veće udaljenosti.

Da bi traheje izdržale pritisak susjednih stanica, a isto tako i pottlak koji se u njima, zbog transpiracije u procesu njihova funkcioniranja, stijenke su traheja na različite načine pojačane pomoću odebljanja. Odebljanja mogu biti prstenasta, spiralna ljestvičasta, mrežasta ili kombinacije nekih od njih (npr. spiralno-prstenaste). Ta su odebljanja karakteristična za traheje jednosupnica, dok kod traheja dvosupnica možemo uočiti mjesta gdje su bile poprečne stijenke, pa one izgledaju kao da su člankovite, a svaki članak odgovara pojedinoj stanici od koje je traheja nastala. To u znatnome pojačava njihovu čvrstoću. Kod traheja jednosupnica "člankovitost" se je izgubila, pa njihove traheje u pravom smislu predstavljaju provodne cijevi.

U ksilemu nalazimo, između traheja i pojedine nediferencirane parenhimske stanice koje su nazvane ksilemski parenhim. Pojava parenhima u vezi je s pojmom traheja, jer ubrzanjem provođenja kroz cijevi dolazi do smanjenja broja traheja, a dio se stanica dalje ne diferencira, pa se time uštedjuje na materijalu. Što je žila na višem stupnju filogenetskoga razvoja to ima više ksilemskoga parenhma. Ksilemski parenhim služi kao spremište rezervnih tvari (škroba), pa mu je uloga hranidbena.

Pojedine stanice ksilema, na višem stupnju razvoja ne preuzimaju provodnu funkciju, već mehaničku, pa im stijenke znatno odebljaju. To su stanice drvenčice ili libriform. To su sklerenhimski snopići ksilema i po svojoj funkciji odgovaraju sklerenhimskim snopićima floema. Oni vrše isključivo mehaničku funkciju, koja je smanjenjem broja traheja i pojavom ksilemskoga parenhima znatno oslabljena. Libriform je karakterističan za žile dvosupnica (npr. drvo listača).

### Ovoji oko žila

Da bi provodne žile mogle što bolje izvršiti svoju provodnu funkciju, obavijene su one često naročitim slojem sklerenhimskih stanica, poput nekog ovoja. Taj ovoj daje pojedinoj žili čvrstoću i javlja se kod onih žila koje ne sadrže liko i libriform, pa bi zbog toga bile preslabe i mogle se prekinuti.

Ovoj oko žile nastaje od stanica temeljnoga staničja koje okružuju žilu, na taj način da stijenke tih stanica sklerenimatiziraju (odebljaju).

Na poprečnom presjeku praktički je nemoguće razlikovati mehaničke elemente žile od ovoja žile, ali se te dvije vrste stanica mogu lagano razlikovati na uzdužnom presjeku. Mehanički elementi žile (liko, libriform) su prozenhimatski, dakle produženi, dok su elementi mehaničkoga ovoja i na poprečnom i na uzdužnom presjeku istoga oblika, jer su više manje izodijametrični.

### Tipovi provodnih žila

S obzirom na smještaj i odnos floema prema ksilemu, te s obzirom na broj floema i ksilema u pojedinoj žili, možemo razlikovati kolateralne, bikolateralne, radijalne i koncentrične žile.

**Kolateralna žila** je žila sastavljena od jednog floema i jednog ksilema koji se jednom svojom stranom dotiču. Ako se kolateralna žila nalazi u stabljici, floem je orijentiran prema van, a ksilem prema unutra. Kad se kolateralna žila nalazi u listu, floem je okrenut prema dolje, a ksilem prema gore.

Kad se između floema i ksilema u kolateralnoj žili nalazi kambij, govorimo o otvorenoj kolateralnoj žili (golosjemenjače i dvosupnice), a kad nema kambija, žila je zatvorena (jednosupnice).

**Bikolateralna žila** sastoji se od dva floema, između kojih se nalazi jedan ksilem. Takva je žila orijentirana u stabljici tako da je jedan floem okrenut prema van, a drugi prema unutra. Bikolateralne žile pojavljuju se razmjerno rijetko i to skoro isključivo kod zeljastih biljaka.

**Radijalna žila** je takva žila kod koje je ksilem zrakasto razvijen i na poprečnom presjeku ima oblik zvijezde, a floemi su raspoređeni između krakova ksilema. Prema broju floema i krakova ksilema razlikujemo više oblika radijalnih žila. Ako žila ima dva floema i dva kraka ksilema, naziva se diarhna. Takve radijalne žile nalazimo kod četinjača (*Pinidae*). Kad radijalna žila ima tri floema i tri kraka ksilema, zove se triarhna, kad ima četiri floema i četiri kraka ksilema, naziva se tetrarhna, a kad ima pet floema i pet krakova ksilema, zove se pentarhna radijalna žila. Triarhnu, tetrarhnu i pentarhnu radijalnu žilu susrećemo u korijenu dvosupnica. Žile s 2-5 krakova ksilema označavamo kao oligarhne radijalne žile. Kad žila ima više od 5 krakova ksilema i više od 5 floema,

zove se poliarhna radijalna žila. Poliarhne radijalne žile karakteristične su za korijen jednosupnica. Radijalne žile su općenito karakteristične za korijen.

**Koncentrična žila** je takva žila kod koje je floem opkoljen ksilemom ili obratno, ksilem s floemom. Ako se u središtu koncentrične žile nalazi ksilem, a opkoljen je floemom, to je hadrocentrična žila, a kad je floem u središtu i opkoljen ksilemom, žila se zove leptocentrična.

Hadrocentrična žila je najprimitivniji tip žile stablašica i karakteristična je za stabljiku najstarijih i najprimitivnijih stablašica odjeljka *Rhyniophyta*. Hadrocentrična žila poslužila je vrlo vjerojatno, tijekom evolucije provodnog sustava kao ishodište svih ostalih oblika i tipova žila.

Leptocentrična žila je uglavnom rijetka, a susrećemo je npr. kod nekih jednosupnica (*Convallaria majalis*-đurđica, *Paris quadrifolia*-petrov križ).

#### 4.2.3. Temeljno staničje

Temeljno staničje ili tkivo ispunjava u biljnom tijelu sav prostor što se nalazi između kožnog i žiljnog staničja. Stanice temeljnog staničja su u pravilu parenhimske, ali mogu biti i sklerenhimske, izodijametrične, ali i neznatno produžene. Na perifernim dijelovima organa mogu stanice temeljnog staničja sadržavati kloroplaste, pa je taj dio temeljnog staničja zelene boje. Zbog toga što su stanice temeljnoga staničja u pravilu žive, mogu se njima povratiti meristemska svojstva, pa tada pojedini slojevi temeljnoga staničja postaju meristemi.

Iako je temeljno staničje, po svojoj građi, najjednostavnije i najmanje je diferencirano, odnosno mnogo puta nediferencirano, može ono u biljci poprimiti najrazličitije funkcije. Tako u listu vrši asimilacijsku i transpiracijsku funkciju, u stabljici može vršiti provodnu i hranidbenu funkciju, a može poslužiti i kao spremište rezervnih tvari, vode ili služiti za prozračivanje. Subepidermalni slojevi temeljnoga staničja često preuzimaju i zaštitnu funkciju (hipoderma).

## 5. ANATOMIJA VEGETATIVNIH BILJNIH ORGANA

Biljno tijelo stablašica razlikuje se od tijela nižih biljaka, u prvom redu po tome, što je ono u pravilu, diferencirano na osnovne organe korijen, stabljiku i list, a kod najsavršenijih stablašica (*Magnoliophyta*) razvijeni se još i generativni organi cvijet i plod.

Mi ćemo se u Anatomiji bilja upoznati samo s anatomskom građom vegetativnih organa i to viših stablašica *Pinophyta* i *Magnoliophyta*.

U toku progresivne evolucije stablašica, najprije se je razvijala stabljika, pa je ona i filogenetski najstarija; zatim se je razvio korijen, a najkasnije se je razvio list, pa je on i filogenetski najmlađi vegetativni biljni organ.

Anatomskom građom vegetativnih organa upoznati ćemo se slijedećim redoslijedom: list, stabljika, korijen.

### 5.1. Anatomska građa lista

List je u pravilu plošni organ koji vrši asimilacijsku i transpiracijsku funkciju. List se razvija u atmosferi, pa se je tijekom evolucije diferencirao u velikom broju najrazličitijih oblika. Proučavanjem vanjskoga oblika lista bavi se "Organografija bilja".

U anatomskom pogledu list nije tako jako diferenciran, kao u morfološkom, ali je diferenciraniji i od stabljkice i od korijena. Isto je tako za list značajno da se on uvijek nalazi u primarnoj građi, za razliku od stabljkice i korijena, koji redovito prelaze u sekundarnu građu.

Razvoj sekundarnih staničja u listu patološka je pojava i u vezi je s nekom poremetnjom funkcije (npr. zacijeljivanje rana na listu izazvanih tučom ili kukcima).

U anatomiji možemo razlikovati više tipova anatomske građe lista, a mi ćemo spomenuti samo izolateralni, unifacialni, dorziventralni i koncentrični list, a detaljnije ćemo se upoznati s dorziventralnim listom (bifacialni tip) koji je značajan za bjelogorično drveće (listače) i koncentričnim listom (ekvifacialni tip) koji je značajan za crnogorično drveće (četinjače).

#### 5.1.1. Dorziventralni list

Za dorziventralni list značajno je da kod njega možemo razlikovati dvije strane: gornju i donju, pa se još označava i kao bifacialni tip lista. Gornja strana lista okrenuta je prema stabljici (osi), pa se označava i kao adaksijalna strana, a donja je okrenuta od stabljkice, pa se označava kao abaksijalna strana.

Epiderma dorziventralnoga lista je u pravilu diferencirana na gornju i donju epidermu. Gornja epiderma redovito ne nosi puči, a ako ih ima, tada ih je uvijek znatno manje, nego na donjoj epidermi. Donja epiderma unijek nosi veći ili manji broj puči (izuzeak su plivajući listovi vodenih biljaka koji imaju puči isključivo na gornjoj strani).

Žiljno staničje dorziventralnoga lista građeno je od zatvorenih kolateralnih žila, kod kojih je floem orijentiran prema dolje, a ksilem prema gore.

Temeljno staničje ili mezofil dorziventralnoga lista diferencirano je na dva dijela. Dio mezofila ispod gornje epiderma izgrađen je od nešto produženih, pravilno poput stupova (palisada) nanizanih stanica bez intercelulara, pa se zove stubasti ili palisadni parenhim. On sadrži mnogo klorofila, pa je intenzivno zelene boje, a vrši prvenstveno asimilacijsku funkciju. Zbog toga se stubasti parenhim označava, prema svojoj funkciji i kao asimilacijski parenhim.

Stanice stubastoga parenhima poredane su uglavnom u jednom nizu rjeđe u nekoliko paralelnih nizova (kao npr. u listu oleandra *Nerium oleander*).

Između stubastoga parenhima i donje epiderme nalazi se dio mezofila, izgrađen od poligonalnih stanica koje između sebe stvaraju mnogo intercelulara, pa to staničje nalikuje na spužvu i naziva se spužvasti parenhim. Intercelulari spužvastog parenhima međusobno su povezani i tvore jedan jedinstveni sustav koji je posredstvom puči u kontaktu s vanjskom epidermom. Zbog toga je funkcija spužvastog parenhima prvenstveno transpiracijska, pa ga još nazivamo transpiracijski parenhim. U stanicama spužvastoga parenhima ima manje klorofila, pa je donja strana lista obično blijedozelena, ili bar svijetlija od gornje strane.

Ima mnogo biljaka kod čijih je listova jednako razvijen i asimilacijski i transpiracijski parenhim, dok ima listova kod kojih je jače razvijen jedan od njih. Kad je jače razvijen asimilacijski parenhim radi se o listovima svjetla, a kad je jače razvijen transpiracijski parenhim, radi se o listovima sjene. Listovi sjene i listovi svjetla mogu se nalaziti na istoj biljci, već prema položaju u odnosu na svjetlo.

### 5.1.2. Koncentrični list

Iglica, list četinjača anatomske je vrlo karakteristično građena. Tu su pojedini elementi, gledano na poprečnom presjeku, raspoređeni koncentrično, pa se takav list naziva koncentrični list, a kako su sve njegove strane građene na isti način, naziva se još i ekvifacialni tip lista.

Naročito je karakteristično građena iglica bora (rod *Pinus*). Na površini toga lista nalazimo sklerenhimatiziranu epidermu, koja u sebi, na čitavoj površini, sadrži puči. Ispod epiderme nalazi se 2-5 slojeva temeljnoga staničja koje potpomaže funkciju epiderme, a nazivamo ga hipoderma. Stanice hipoderme su također sklerenhimatizirale.

Unutar hipoderme nalazi se zeleno obojeni asimilacijski parenhim za koji je značajno da su mu stijenke stanica, radi povećanja površine, naborane prema unutra, pa se taj parenhim naziva još i borani parenhim.

U središtu koncentričnog lista nalazi se 1-2 kolateralne žile, koje su obavijene naročitim transfuzijskim staničjem, izgrađenim od izodijametričnih traheida. U stijenkama tih stanica nalaze se orgađene jažice. Transfuzijsko staničje obavijeno je jednim slojem debelostijenih stanica, a taj sloj naziva se endoderm.

List nekih drugih četinjača, npr. jele i smreke, građen je drugačije, pa se kod njih mezofil može diferencirati, slično dorziventralnom listu, na palisadni i spužvasti parenhim.

Za provodne žile koncentričnoga lista značajno je da nisu razgranjene, pa se tok asimilata i vode u čitavoj dužini lista kreće od periferije prema središtu i obratno kroz parenhimske stanice, dakle okomito na uzdužnu os, dok se tok u uzdužnom smjeru vrši samo pomoću žila.

Koncentrični list, po čitavoj svojoj građi, prilagođen je suhim uvjetima, pa je to kserofitski tip lista. Najvažnija je njegova značajka, da mu je vanjska (transpiracijska) površina maksimalno smanjena, što je s obzirom na suhe uvjete, povoljno, ali da ne bi došlo do redukcije asimilacijske površine (što bi bilo nepovoljno), ta se je površina razvila prema unutra (borani parenhim).

### 5.1.3. Otpadanje listova

Listopadno drveće odbacuje na svršetku vegetacijskoga razdoblja, pred nastupom zime, svoje listove. I vazdzelene biljke odbacuju svoje listove, ali ne istovremeno, pa su čitavog života obrasle listovima.

Budući da su listovi organski povezani sa stabljikom na kojoj se razvijaju, posredstvom peteljke, da kod otpadanja listova ne bi došlo do povrede biljnog tijela, mehanizam otpadanja listova mora biti takav, da ne šteti biljci.

Pri dnu peteljke nalazi se jedna zona koja se po svojoj anatomskoj građi razlikuje od ostalog dijela peteljke, a zovemo je zona odijeljivanja. U zoni odijeljivanja svi su elementi uglavnom parenhimski, dakle tankostjeni, s celuloznim stijenkama, izuzev provodnih elemenata ksilema (traheja i traheida) koji su lignizirani.

Unutar parenhimskih stanica u zoni odijeljivanja mogu se razlikovati dva sloja, od kojih je jedan sloj odijeljivanja, a drugi, bliže stabljici, zaštitni sloj. Sloj odijeljivanja se sastoji od dva dijela (sloja) koji su nastali kod nekih drvenastih biljaka, određenim brojem dioba parenhimskih stanica.

Sam mehanizam odijeljivanja uvjetovan je kemijskim procesima koji prouzrokuju promjene u staničnim stijenkama što izgrađuju sloj odijeljivanja. U procesu tih kemijskih promjena mogu se razgraditi samo središnje lamele, ili središnje lamele i primarni celulozni sloj ili čitave stanice. Kao posljedica toga list ostaje pričvršćen za biljku samo posredstvom slabo ligniziranih traheja i traheida. Kako su i ti elementi u zoni odijeljivanja vrlo kratki, već i slabii mehanički utjecaji, npr. vjetar, dovoljni su da bi listovi otpali.

Prije samoga otpadanja, tj. razgradnje pektinskih i celuloznih staničnih elemenata odijeljivanja, u zaštitnom sloju dolazi do pojave plutastih stijenki koje parenhimski dio buduće rane potpuno zaštite. Provodni elementi koji će biti prekinuti, zatvore se pomoću karakterističnih uraslini u njihov lumen, a te urasline zovemo tile.

Trag koji na izbojku ostaje poslije otpadanja listova vrlo je karakteristična oblika kod svake pojedine vrste i služi u dendrologiji za prepoznavanje vrsta u bezlisnom stanju.

Normalni proces otpadanja listova može biti zaustavljen ili naglo prekinut, npr. djelovanjem ranoga jesenskog mraza ili otkidanjem lisnatih grana još tijekom vegetacije, pa čitav list naglo ugine, a ne otpadne, a biljka zadrži svoje suho lišće, često i do nove vegetacije. Neke drvenaste vrste, npr. neke vrste hrastova, skoro u pravilu ne odbacuju svoje lišće, već se ono nalazi na biljci tijekom čitave zime, uginulo i suho.

Pojavu odijeljivanja peteljke od stabljike upotrebljava se u rasadničarstvu, prilikom transplantacije, kod uzgoja biljaka okuliranjem, kao mjerilo uspješnosti provedenoga okuliranja. Kod okuliranja na tzv. "spavajući pup" koje se vrši u ljetu, već nakon 15-20 dana (često još i prije) poslije izvedbe može se izvršiti kontrola primanja pupova, tj. srašćivanja kambija podloge i plemeke. Ako na dodir prstom ostatak peteljke ispod pupa plemke lagano otpadne, znak je da se je pup primio, a to je ujedno znak da je transplantacija uspjela. Naime, ako je pup živ, tj. ako se je primio, na donjem dijelu

peteljke dolazi do pojave sloja odijeljivanja i peteljka će na dodir otpasti. Kad peteljka na dodir ne otpada, pup se nije primio, već je poslije transplantacije uginuo, pa se sloj odijeljivanja nije mogao razviti.

## 5.2. Anatomska građa stabljike

Stabljika je filogenetski najstariji biljni, vegetativni organ. Ona je u pravilu cilindrični organ i kod viših biljaka (*Pinophyta, Magnoliophyta*) diferencirana je u dva osnovna oblika. Kod golosjemenjača (*Pinophyta*) i dvosupnica (*Magnoliophyta-Magnoliatae*) susrećemo jedan tip stabljike dikotilsko-gimnospermsku stabljiku, a kod jednosupnica (*Magnoliophyta-Liliatae*) drugi tip monokotilsku stabljiku.

Stabljika se može nalaziti u primarnoj i sekundarnoj građi.

### 5.2.1. Primarna građa dikotilsko-gimnospermske stabljike

Primarna je dikotilsko-gimnospermska stabljika pokrivena na površini epidermom koja može imati pući i na sebi nositi dlake, isto kao i na listu.

Žiljno staniče dikotilsko-gimnospermske stabljike tvori ili jedan skelet nalik na rešetku, građen od kolaterarnih žila, a na poprečnom presjeku izgleda kao vijenac radikalno raspoređenih kolateralnih žila, uronjenih u temeljno staniče, s floemom orientiranim prema van, a ksilemom prema unutra, ili, rjeđe, žiljno staniče tvori više manje suvisli šuplji cilindar izgrađen od dva dijela: floema okrenutog prema van i ksilema, okrenutog prema unutra, tako da se kolateralne žile nalaze zbiti jedna uz drugu i ne ističu se dovoljno jasno.

Kolateralne žile dikotilsko-gimnospermske stabljike su skoro u pravilu otvorene (kod drvenastih biljaka uvijek, kod zeljastih rijedko), tj. između floema i ksilema razvijen je sloj fascikularnoga kambija.

Zbog toga, što sve kolateralne žile tvore jedan šuplji, rešetkasti valjak, čitavo se temeljno staniče primarne dikotilsko-gimnospermske stabljike može topografski diferencirati na tri osnovna dijela: primarnu koru, primarne zrake srčike i srčiku. Kao što ćemo malo kasnije vidjeti, evolucija tih dijelova tekla je tokom filogenetskog razvoja postepeno.

**Primarna kora** se u najširem smislu pruža od epiderme, pa do vanjskog ruba žiljnog kompleksa. Ona se morfološki i topografski diferencira u tri sloja i to vanjski, građen od kolenhimske stanice - kolenhimske ovoj, središnji, izgrađen od parenhimske stanice parenhimske ovoj, a njegov se jedan sloj na granici prema sljedećem ovoju diferencira po svojoj prehrambenoj funkciji i sadrži škrob škrobnii ovoj, te napokon unutarnji sloj, građen od sklerenhimske stanice sklerenhimske ovoj.

**Primarne zrake srčike** dio su temeljnoga staniča između dviju susjednih kolateralnih žila.

**Srčika** je središnji dio temeljnoga staniča i nalazi se unutar biljnoga kompleksa, ograničena prema van unutarnjim njegovim rubom.

## Centralni cilindar dikotilsko-gimnospermske stabljike

U komparativnoj i evolucionarnoj anatomiji, kad se želi upoznati odnos građe stabljike prema građi i strukturama korijena, uspoređuje se žiljni kompleks stabljike sa žilnjim kompleksom korijena.

Kao što ćemo vidjeti u poglavlju o korijenu, centralni cilindar je jedan vrlo uočljivi i značajni kompleks koji predstavlja jednu više manje jasno uočljivu i ograničenu organsku cjelinu. On se sastoji od jedne radijalne žile, pericikla i endoderme kao omotača centralnoga cilindra.

Centralni cilindar dikotilsko-gimnospermske stabljike nije tako jasan. Najveću poteškoću predstavlja utvrđivanje granice između centralnog cilindra i primarne kore (u užem smislu), jer endoderma kod stabljike nije onako markantno razvijena kao kod korijena. U najvećem broju slučajeva endoderma u stabljici nema mehanički karakter, već hranidbeni, pa se endodermom smatra granični sloj između parenhimskog i sklerenhimskog ovoja, a to je škrobnji ovoj. U tom slučaju, kad je endoderma razvijena u obliku škrobnog ovoja, sklerenhimski ovoj koji se nalazi unutar njega, odgovarao bi homologno periciklu i za razliku od korijena, gdje je pericikl jednoslojan, ovdje je pericikl višeslojan.

Prema tome centralni cilindar dikotilsko-gimnospermske stabljike bio bi izgrađen od žiljnog kompleksa radijalno poredanih kolateralnih žila srčike, primarnih zraka srčike, sklerenhimskoga ovoja i napokon škrobnoga ovoja kao omotača centralnog cilindra.

Ostali slojevi temeljnog staničja primarne kore kolenhimske i parenhimske ovoj bili bi homologni s primarnom korom korijena koju tvore ektoderma i mezoderma.

### 5.2.2. Primarna građa monokotilske stabljike

Promatramo li na poprečnom presjeku monokotilsku stabljiku u primarnoj građi, vidjeti ćemo da je ona na površini također pokrivena epidermom. I ovdje je epiderma izgrađena iz samo jednoga sloja stanica. Unutrašnjost stabljike ispunjava temeljno staničje koje je redovito parenhimsko, ali može biti, np. oko žila ili u subepidermalnom sloju, također, i sklerenhimsko. U temeljno staničje uklopljene su kolateralne žile. U rasporedu žila ne vidimo neke pravilnosti, koju smo mogli uočiti kod dikotilsko-gimnospermske stabljike. Žila ima vrlo mnogo i možemo uočiti da su u perifernom dijelu stabljike manje i vrlo gusto raspoređene, dok su u središnjem dijelu stabljike razmjerno rijetke i vrlo velike. Periferne žile su žile stabljike i one monokotilskoj stabljici daju čvrstoću, pa su zbog toga na svojim polovima u radijalnom smjeru, pojačane mehaničkim elementima (stanicama mehaničkog ovoja, nastalim od stanica temeljnoga staničja koje opkoljava žile). Raspored mehaničkih elemenata je takav da oni djeluju poput traverza "I" profila, čime je otpornost stabljike na savijanje vrlo velika i uz maksimalnu štednju na materijalu.

Žile u središnjem dijelu stabljike su žile listova. One, gledano na uzdužnom presjeku, najprije savijaju u luku prema unutra, a zatim u luku izlaze iz stabljike i ulaze u listove.

Za monokotilsku stabljiku skoro je u pravilu karakteristično da ne prelazi u sekundarnu građu, a ako i prelazi, elementi sekundarne građe nemaju primjene, kao što npr. ima drvo sekundarna stabljika golosjemenjača i dvosupnica. Mi se zbog toga

nećemo detaljnije upoznavati s načinima prijelaza monokotilske stabljike u sekundarnu građu, a niti strukturama koje izgrađuju sekundarnu monokotilsku stabljiku.

### 5.2.3. Sekundarna građa dikotilsko-gimnospermske stabljike

Stabljika golosjemenjača i drvenastih kritosjemenjača-dvosupnica prelazi redovito u sekundarnu građu pomoću dva sekundarna meristema felogena i kambija.

Djelovanjem felogena nastaje sekundarno kožno staničje pluto ili felem, koje nalazimo, kako je to već istaknuto, na površini sekundarne stabljike i vrši tamo zaštitnu funkciju. Isto tako nastaje i feloderm koji sadrži klorofil i uglavnom ne sudjeluje u zaštitnoj funkciji.

Djelovanjem kambija nastaju prema unutra sekundarni ksilemi ispresijecani sekundarnim zrakama srčike, a prema van sekundarni floemi i temeljno staničje. Nakon višegodišnjeg uzastopnog djelovanja kambija prema unutra stvori se više koncentričnih slojeva ksilema koji izgrađuju vrlo karakterističnu anatomsко-morfološku strukturu, a nazivamo je drvo.

Sve ono staničje koje se nalazi i tijekom vremena razvija izvan kambijskog sloja, a nastalo je kao rezultat djelovanja kambija prema van i rezultat djelovanja felogena, nazivamo kora.

Prema tome kod sekundarne dikotilsko-gimnospermske stabljike razlikujemo tri jasno istaknuta dijela i to drvo, kambij i koru.

#### Anatomska građa drva

Pod drvom, u anatomskom pogledu, podrazumijevamo proizvod kambija prema unutra kroz više vegetacijskih razdoblja. Drvo se sastoji od srčike, primarnoga ksilema (proto- i metaksilema), primarnih zraka srčike i sekundarnoga ksilema, ispresjecanog sekundarnim zrakama srčike.

Anatomska građa drva predmet je posebne primijenjene botaničko-tehničke discipline Anatomije drva. Mi ćemo se zbog toga sa anatomskom građom drva upoznati samo orijentaciono, koliko je to potrebno za uspješno praćenje i razumijevanje pojedinih poglavlja drugih botaničkih disciplina, s kojima ćemo se upoznati.

#### Karakteristični presjeci drva

Građa se drva promatra i proučava makroskopski (prostim okom) i mikroskopski (pomoću mikroskopa) na tri karakteristična presjeka. To su poprečni presjek, te uzdužni radikalni i uzdužni tangentni presjek.

Poprečni presjek je okomit na uzdužnu os i za njega je značajno da svi elementi izgledaju kao izodijametrični.

Uzdužni radikalni presjek paralelan je s uzdužnom osi i prolazi kroz središte, u smjeru radijusa. Na uzdužnom radikalnom presjeku izodijametrični elementi vide se kao izodijametrični, a produženi (prozenhimatski) kao produženi.

Uzdužni tangentski presjek također je paralelan s uzdužnom osi, a zamišljena je ravnina koja dodiruje (praktički siječe) plašt valjka stabla ili korijena.

## Godovi

Gledamo li drvo već i prostim okom, na bilo kojem presjeku, ne izgleda ono kao jednolična i homogena masa, već na poprečnom i uzdužnom radijalnom presjeku pokazuje značajnu slojevitost. Pogledamo li pod mikroskopom razlog te slojevitosti, opažamo da se u smjeru od centra prema periferiji pravilno izmjenjuju dijelovi drva građeni od elemenata velikih lumena i relativno tankih stijenki i elemenata malenih lumena i relativno debelih stijenki.

Uzrok takvoj pojavi nalazi se u djelovanju kambija. Iako kambij drvenastih vrsta ima sposobnost stvaranja novih elemenata tijekom čitavog života biljke, ipak on ne djeluje tokom čitavog svog rada jednolično. Ustanovljeno je da je aktivnost kambija najveća na početku vegetacijskoga razdoblja i tada on stvara elemente s relativno velikim lumenima i tankim stijenkama. Kako vegetacija napreduje, djelovanje kambija se smanjuje i elementi su sve manji i manji, a njihove stijenke relativno sve deblje i deblje. Nastupom nepovoljnih prilika (hladnoće, suše) vegetacijsko razdoblje završava, a kambij prestaje, privremeno, svojim radom.

Na početku slijedećega vegetacijskoga razdoblja kambij ne nastavlja, kvalitativno tamo gdje je stao, tj. ne nastavlja stvarati elemente malih lumena i debelih stijenki, već počinje kao i na početku prethodne vegetacijske periode. Kambij, dakle, ne djeluje kontinuirano, već periodički, da se uvijek može ograničiti dio drvene tvari proizведен u jednome vegetacijskome razdoblju. Budući da se u umjerenoj zoni sjeverne hemisfere, gdje je ta pojava uočena i proučena, jedno vegetacijsko razdoblje poklapa se s jednom kalendarskom godinom, produkcija drva tijekom jednoga vegetacijskoga razdoblja, odnosno jedne godine, naziva se god.

Pogledamo li sada jedan poprečni presjek drva, vidjeti ćemo, da se godovi međusobno odnose kao koncentrični kružni vijenci, a linije koje dijele (razgraničuju) pojedine godove (granice godova) odnose se međusobno kao koncentrične kružnice.

Baš zahvaljujući činjenici da produkcija drva ograničena granicama godova, odgovara jednoj kalendarskoj godini, zbroj godova jednog poprečnog presjeka daje nam broj godina života odnosno starost debla na dotičnom presjeku. Ta spoznaja se praktički koristi u šumarstvu za određivanje starosti stabla. Ta je metoda brojenja godina uglavnom vrlo pouzdana i općenito prihvaćena i služi kao osnovica za dobivanje velikog broja različitih parametara u dendrometriji.

Međutim, često puta potrebna je opreznost, jer se u drvu mogu javiti i tzv. lažni godovi. Ako na početku vegetacije, kad je kambij već počeo snažnim radom, dođe zbog vanjskih utjecaja, do poremetnje tog rada, kambij će prestati radom ili ga kroz izvjesno vrijeme usporiti, te proizvoditi elemente karakteristične za kraj vegetacijskoga razdoblja. Poremetnju rada kambija može izazvati npr. kasni proljetni mraz ili golobrst nekog štetnika. U oba navedena slučaja dolazi do propadanja listova, dakle do smanjenja ili potpunog uništenja lisne površine. Biljka se protiv toga brani tako da stvara novu lisnu površinu iz rezervnih lislnih pupova. Tada se za stvaranje novih listova troše znatne količine rezervnih tvari. Prema tome biljka jedno vrijeme, ne samo da ne proizvodi nove tvari, već troši svoje rezerve, što usporava ili potpuno zaustavlja rad kambija. U drvu se to ispoljava kao pojava debljeg ili tanjeg sloja "kasnog" drva unutar "mladog" drva, pa unutar jednoga vegetacijskoga razdoblja (godine) dobivamo dva goda. Tada takva dva

goda imaju obično debljinu jednoga normalnog susjednog goda, pa se baš zahvaljujući razlici u debljini, može lažni god uočiti i prepoznati.

Potrebno je naglasiti da i kod najvećega broja tropskih drvenastih vrsta kambij djeluje periodički, iako to ne bi morao s obzirom na vrlo povoljne recentne (sadašnje) klimatske prilike koje vladaju u tropskoj kišnoj šumi.

Zahvaljujući činjenici da i u vlažnim tropskim šumama kambij djeluje periodički, zaključujemo, uz druge dokaze, da su se današnje drvenaste vrste tijekom evolucije razvile izvan tropa, u područjima s izrazitim prekidom vegetacije i da su područje današnjih tropa tek naknadno osvojile.

Na uzdužnom radijalnom presjeku vide se granice godova kao paralelne linije, a na tangentnom presjeku granica godova nema, jer je tangentni presjek "tangenta" na god, pa se nalazi unutar samo jednoga jedinog goda.

#### Anatomska građa drva golosjemenjača drvo četinjača

Općenito je karakteristika drva četinjača da je vrlo jednostavno građeno. Sekundarni ksilem u drvu četinjača izgrađen je samo od traheida koje su i u radijalnom i u tangentnom smjeru vrlo pravilno poredane. Traheide, naročito one u ranom drvu, nose, na svojim radijalnim stijenkama, nose, jednu do druge, u vertikalnom nizu poredane ograđene jažice.

Sekundarne zrake srčike u drvu četinjača debele su obično jedan sloj stanica, visoke nekoliko, a u uzdužnom smjeru prolaze kroz nekoliko godova. Da bi zrake srčike, kao parenhimski elementi, izdržale pritisak susjednih traheida, rubne stanice zraka srčike imaju naročito, valovito odebljale stijenke, pa služe kao klin koji štiti ostale nježne stanice od prignjećenja.

Za drvo četinjača često su karakteristične smolenice i smolni kanali.

#### Anatomska građa drva dvosupnica

Viši stupanj filogenetskoga razvoja i niz prilagodbi na nepovoljne životne uvjete, u odnosu na golosjemenjače, doživjelo je drvo dvosupnica u nizu poboljšanja pogotovo provodne i mehaničke funkcije, te uštede materijala. Zbog toga je drvo listača mnogo komplikiranje građeno, a i kao rezultat ekonomizacije i štednje, nalazimo u njemu znatno više parenhimskih elemenata, nego kod drva četinjača. Naime, pojavom traheja tok vode je brži, pa je, na jedinicu površine potreban manji broj provodnih sudova. Mehaničku ulogu preuzimaju posebno specijalizirane stanice - libriform ili sklerenhimska vlakanca, a ostali je dio, radi uštede na materijalu, parenhimatizirano. Time se je ujedno povećala moć provođenja u horizontalnom smjeru, a također osigurao i prostor za uskladištenje rezervnih tvari.

Ako, dakle, izuzmemmo razmjerno malene količine primarnoga ksilema koji može biti većim ili manjim dijelom izgrađen od traheida, drvo listača je građeno od traheja, sklerenhimskih vlakanaca (libriforma) i ksilemskoga parenhima. Ono po svojoj teksturi može biti vrlo različito, ali nikada tako pravilno i jednolično građeno, kao drvo četinjača, pa je i njegova upotrebljivost uglavnom drugačija.

Kvantitativni odnosi, međusobni raspored i oblik pojedinih elemenata drva listača karakteristični su za svaku pojedinu vrstu, pa se sve te karakteristike upotrebljavaju u

anatomiji drva za determinaciju, prepoznavanje i utvrđivanje vrijednosti i upotrebljivosti pojedinih vrsta drva.

#### Anatomska građa kore

Pod korom u najširem smislu podrazumijevamo sve ono staničje, koje se kod drvenastih golosjemenjača i dvosupnica razvija izvan kambijskog sloja. U izgradnji kore sudjeluju svi produkti felogena i produkti kambija prema van. Funkcija kore je zaštitna i provodna. Zaštitnu funkciju vrši vanjski dio kore koji se naziva lila, lub ili ritidoma, a provodnu funkciju vrše sekundarni floemi.

Kod većine drvenastih golosjemenjača i dvosupnica, površinski felogen nakon izvjesnog vremena prestaje s radom i prelazi u trajno staničje, a u dubljim slojevima, u prvo vrijeme primarne kore, a kasnije u slojevima sekundarnih staničja, razvija se unutarnji felogen koji stvara nove slojeve pluta. Budući da je sloj tako nastalog pluta nepropustan za vodu, sve ono staničje koje se je našlo izvan plutastog sloja, odumire. Nakon izvjesnog vremena (slijedeće vegetacijske periode) ponovno se stvara, još dublje, novi sloj unutarnjeg felogena i proizvede ponovno novi sloj pluta, a staničje izvan njega također odumire. Tokom vremena, kad obujam drvenog dijela znatno naraste, mrtvi periferni slojevi kore ne mogu više pratiti to povećanje volumena, pa pucaju, a nakon nekog vremena se i ljušte otpadaju. U međuvremenu su se već stvorili novi slojevi pluta, pa kao posljedica toga dolazi na starijim dijelovima stabla i korijena do pojave razmjerno debelog zaštitnog sloja koji se naziva **lila**, **lub** ili **ritidoma**. Vanjski dijelovi toga sloja karakteristično se ljušte, a način ljuštenja i sama tekstura ritidome karakteristični su za svaku pojedinu vrstu i služe, također, za prepoznavanje drvenastih vrsta u bezlisnom stanju.

Lila se može ljuštiti u obliku vlakana, kao kod vinove loze (*Vitis vinifera*) ili pavitine (*Clematis vitalba*), krpa, kao kod platane (*Platanus*), prstenova kao kod trešnje (*Prunus avium*), breze (*Betula pendula*) ili pločica kao npr. kod mnogih borova (rod *Pinus*). Najčešća je lila u obliku krasta (npr. hrast, brijest, kesten, jasen, javor i dr.).

Zahvaljujući površinskom ljuštenju ritidome kora je drvenastih vrsta za vrijeme čitavog njihovog života po prilici jednake debljine, dok se za sve to vrijeme volumen drva višestruko poveća.

#### 5.3. Anatomska građa korijena

U životu biljke korijen vrši uglavnom dvojaku funkciju. Pomoću korijena biljke se snabdijevaju vodom i mineralnim tvarima, otopljenim u vodi i to je apsorpcijska funkcija korijena. Korijen osim toga učvršćuje biljku na podlogu i to je njegova mehanička funkcija.

Zbog razmjerno stalnih uvjeta koji vladaju u tlu, u kojem se korijen normalno razvija, korijen nije u anatomskom pogledu doživio tijekom evolucije veću diferencijaciju, pa se još i danas nalazi na relativno niskom stupnju filogenetskog razvoja. Kod svih stablašica koje imaju korijen, korijen je građen na isti način, iako se i u njegovoj anatomskoj građi, naročito kod viših biljaka (*Pinophyta*, *Magnoliophyta*) mogu uočiti izvjesne razlike, naročito između golosjemenjača, dvosupnica i jednosupnica.

Korijen se isto tako kao i stabljika može nalaziti u primarnoj i sekundarnoj građi.

## Primarna građa korijena

Na određenoj udaljenosti od vegetacijskoga vrha korijena dolazi do diferencijacije stanica na osnovne grupe staničja: **kožno, žiljno i temeljno**.

Primarni je korijen pokriven na površini jednoslojnim epiblom ili rizodermom. Najvažnija je njegova karakteristika, da na određenoj udaljenosti od vegetacijskog vrha nosi zonu korijenovih dlačica.

U središtu primarnog korijena razvija se jedna radijalna žila. Ona može imati 2-5 krakova ksilema (oligrahna radijalna žila), kod golosjemenjača i dvosupnica ili više od 5 krakova ksilema (poliarhra radijalna žila) koja je karakteristična za jednosupnice.

Radijalna je žila korijena obavijena jednoslojnim ovojem periciklom ili perikembijem koji ponekad ima značajnu ulogu kod prijelaza korijena u sekundarnu građu. Isto tako postrano korijenje počinje se razvijati u periciklu.

Čitav prostor između epibla i pericikla zauzima u korijenu temeljno staničje. Po svom položaju, u usporedbi sa stabljikom, odgovara to staničje primarnoj kori, u širem smislu, pa ga možemo također označiti kao primarna kora korijena.

Primarna se kora korijena (isto tako kao i kod stabljike) sastoji od tri dijela i to vanjskog ili ektoderma, srednjeg ili mezoderma i unutarnjeg ili endoderma.

**Ektoderm** ima nekoliko slojeva stanica i on potpomaže zaštitnu funkciju epibla.

**Mezoderm** je najdeblji sloj. Izgrađen je od parenhimskih stanica koje imaju intercelulare i vrši uglavnom prehrambenu funkciju.

**Endoderm** je izgrađen od samo jednoga sloja stanica. Kod vrlo mladoga korijena (kod nekih biljaka i kod starog korijena) stijenke endoderma su tanke i izgrađene su od celuloze, pa kažemo da se endoderma nalazi u celuloznoj fazi. Tada se na radijalnim (antiklinalnim) stijenkama endoderme mogu uočiti zadebljanja, nazvana kasparijeve točke. To u stvari nisu zadebljanja, već velovitost stijenke koja ima značajnu ulogu u procesu provođenja tvari kroz endoderm.

Kod starijeg korijena stijenke endoderme često sklerenhimatiziraju, postaju plutaste, pa kažemo da se endoderma nalazi u suberinskoj fazi. Za stanice endoderme u suberinskoj fazi značajno je da od mogućih šest stijenki do suberinizacije dolazi kod svih osim kod vanjske tangentne stijenke, koja i dalje ostaje tanka, pa tada stanice endoderme nalikuju slovu "V" ili "U".

Budući da je pluto nepropusno, pojava suberinskoga sloja dovela bi do prekida komunikacija iz periferije prema središtu korijena, tj. do nemogućnosti ulazeњa vode u biljku. Da se to ne dogodi, pojedine stanice endoderma ostaju i dalje u celuloznoj fazi, pa imaju funkciju propuštanja vode i zovu se stanice propusnice. One se u endodermi nalaze na određenim mjestima iznad kraka ksilema, jer voda putuje po biljci elementima ksilema (trahejama i traheidama).

Endoderm u suberinskoj fazi preuzima zaštitnu funkciju i štiti unutrašnjost korijena od vanjskih nepogoda.

Promatramo li građu korijena razvojno, tada dio korijena obavljen endodermom, dakle radijalna žila i pericikl tvore jednu značajnu cjelinu koja se naziva centralni cilindar korijena. Centralni cilindar je onaj dio korijena koji će, kao korijen prijeđe u sekundarnu građu, dalje nastaviti razvoj, dok sve ono staničje izvan endoderme (mezoderm, ektoderm, epibl), nakon izvjesnog vremena propadaju.

## Sekundarna građa korijena

Korijen može, kao i stabljika, prijeći u sekundarnu građu, pomoću sekundarnih meristema felogena i kambija. Treba naglasiti da korijen jednosupnica nikada ne prelazi u sekundarnu građu, pa ćemo kod prikaza sekundarne građe korijena, proučavati samo korijen golosjemenjača i dvosupnica.

Felogen se kod korijena može stvoriti ili u endodermi ili u periciklu. Ako je endoderma u celuloznoj fazi, felogen se stvara u njoj, a ako je u suberinskoj fazi, felogen se stvara u periciklu. Felogen ima u korijenu samo jedan inicijalni sloj i stvara samo prema van pluto ili felem. Vrlo rijetko može felogen u korijenu imati i dva inicijalna sloja, pa tada prema unutra stvara feloderm. Kako je pluto nepropusno, sve staniče izvan njega ugine i propada, a u usporedbi sa stabljikom, taj sloj pluta odgovara unutarnjem peridermu. Kako vidimo, kod toga otpada epiblem, ektoderm i mezoderm, a u određenim slučajevima i endoderm (kad se je felogen stvorio u periciklu), dakle čitava primarna kora korijena.

Kambij se u primarnom korijenu ne stvara odjednom, nego postepeno. Najprije se stvara u lukovima (glezano prostorno to su žlebovi) s unutarnje strane floema i taj kambij odgovara fascikularnom kambiju kod stabljike. Taj kambij stvara prema van sekundarne floeme i temeljno staniče. Ti floemi se prislanaju na primarne floeme radijalne žile, tj. na floeme koji su već prije postojali u korijenu. Primarni i sekundarni floemi kasnije se praktički ne mogu međusobno razlikovati.

Prema unutra fascikularni kambij stvara sekundarne ksileme, ispresjecane sekundarnim zrakama srčike. I tu možemo razlikovati primarne ksileme koji pripadaju radijalnoj žili korijena i sekundarne ksileme koje je stvorio kambij. Do izvjesne starosti korijena može se uočiti razlika između primarnih i sekundarnih ksilema, a kasnije se ta razlika gubi i nestaje.

Kad je fascikularni kambij izvjesno vrijeme djelovao i pomaknuo se, istisnuvši floeme izvan kraka ksilema, do zone do koje više ne dopiru primarni ksilemi, stvara se na vanjskoj strani kraka ksilema dalji dio kambija koji odgovara interfascikularnom kambiju. Jedan interfascikularni kambij spaja se u dva fascikularna koji su već otprije stvoreni i na taj način nastaje zatvoreni kambijski prsten (plašt). Taj kambijski plašt djeluje sada potpuno homogeno, jer i interfascikularni kambij stvara prema unutra sekundarne ksileme ispresjecane sekundarnim zrakama srčike, a prema van sekundarne floeme i temeljno staniče, isto onako kao i kod tipične dikotilsko-gimnospermatske stabljike. Zbog toga se nakon nekog vremena ne može više razlikovati sekundarno stablo od sekundarnoga korijena.

Kod sekundarnoga korijena razlikujemo također, kao i kod sekundarne stabljike dva kompleksa, međusobno razdvojena kambijem, a to su kora i drvo.

## Prijelaz korijena u stabljiku

Uspoređujemo li anatomsku građu cilindričnih organa, korijena i stabljike, opaziti ćemo da se ta dva organa međusobno razlikuju uglavnom po žilnjom staničju. Kod korijena nalazimo jednu radijalnu žilu, a kod stabljike više kolateralnih žila koje mogu biti radijalno raspoređene (dikotilsko-gimnospermatski tip stabljike) ili biti, u velikom broju pomaknute prema rubu stabljike (monokotilski tip stabljike).

Budući da se stabljika nastavlja neposredno na korijen, zanimati će nas, na kojem mjestu i na koji način dolazi do prijelaza korijena u stabljiku, tj. radijalne žile u više kolateralnih.

Između prave stabljike i pravoga korijena u anatomskom pogledu postoji jedna prijelazna zona koja je jasno vidljiva kod mlade, tek iznikle biljke i naziva se hipokotil. Proučavamo li tu zonu opaziti ćemo u smjeru od korijena prema stabljici, da do stvaranja kolateralnih žila može doći na nekoliko načina.

Kod jednoga tipa zaokreću se ksilemi za  $180^\circ$ , ali kroz prijelaznu zonu prolaze u ravnoj liniji. Svaki se floem radijalne žile radijalno raspolovi na dva dijela i njihove se polovice u tangentnom smjeru udalje jedna od druge i kad stignu iznad ksilema, spoje se pod dvije susjedne polovine floema.

Kod drugoga tipa umjesto floema podijeli se na dva dijela ksilem, polovine se okrenu za  $180^\circ$ , tangencijalno se udalje i dvije se susjedne polovine ksilema spoje kad se nađu na unutarnjoj strani floema. Tu se floemi ne dijele, već u ravnoj liniji prolaze kroz prijelaznu zonu. Na taj način, npr. od tetrarhne radijalne žile korijena nastaju četiri kolateralne žile stabljike.

## 5.4. Filogenija stele

Uspoređujući gradu pojedinih vegetativnih organa međusobno, a isto tako i danas živućih (recentnih) s davno izumrlim (fosilnim), mogu se uočiti određene strukture koje se pojavljuju i razvijaju s velikom pravilnošću. Tako je ustanovljeno da čitav žiljni sustav, uz prisustvo nekih dijelova temeljnoga staničja tvori jednu cjelinu koja se je tijekom filogenetskoga razvoja, u zavisnosti od vanjskih uvjeta postepeno mijenjala i sve više usavršavala.

Taj kompleks žiljnoga i temeljnoga staničja nazvan je stela ili stup, a anatomski sustav koji se osniva na građi stele označava se kao stelarni ili filogenetski sustav. Začetnik toga gledišta bio je francuski botaničar Van Tieghem. Taj sustav je prilično kompliciran, jer kod nekih organa osnovna stelarna građa doživljava znatne modifikacije (npr. dorziventralni list).

Pod stelom ili stupom podrazumijeva se jedan ili više žiljnih kompleksa s ili bez temeljnoga staničja i obavijenih nekim ovojem. Ovoj može biti mehanički ili hranidbeni. Budući da se stela nalazi u središtu organa, a naročito je karakteristična za valjkaste (cilindrične) organe, a i u prostoru ima oblik valjka ili cilindra, označava se stela još i kao centralni cilindar.

Ako promatramo razvoj stablašica kod kojih nalazimo stelu, možemo uočiti da se kao prva stela, odnosno prvi mehaničko-provodni stup pojavljuje jedna koncentrična žila s ksilemom u središtu (hadrocentrična žila). Takav stup razvija se kod najprimitivnijih stablašica obuhvaćenih odjeljkom *Rhyniophyta*, koje su živjele tijekom paleozoika (u devonu) i nedugo iza pojave izumrle. Taj tip stele nazvan je protostela ili prvotni stup. Protostela je izgrađena od vrlo kvalitetnog ligninskog materijala.

Tijekom razvoja dolazi do parenhimatizacije središnjega dijela ksilema kod onih organa koji su opterećeni na savijenje. To je stabljika, jer se ona razvija u atmosferi i pod utjecajem sila koje je savijaju, toj se sili odupiru samo rubni dijelovi ksilema, dok oni središnji, prema zakonima dinamike uopće nisu opterećeni. Zbog toga ti središnji dijelovi ksilema ne moraju biti izgrađeni od drvenaste tvari, već mogu biti u nediferenciranom celuloznom stadiju, a da se čvrstoća takve stabljike ne umanji. Tu je došlo do povećanja ekonomičnosti, a temeljno staničje nije ništa drugo nego srčika. Sada ksilem ima oblik cijevi, pa se taj tip stele zove sifonostela.

Tijekom daljeg filogenetskoga razvoja dolazi do dalje parenhimatizacije, a šuplji valjak sifonostelete dobiva postrane perforacije ispunjene parenhimskim staničjima. U dinamičkom pogledu žiljni kompleks djeluje tu kao rešetkasti nosač, a na poprečnom presjeku izgleda kao skup kolateralnih žila raspoređenih radikalno. Temeljno staničje koje ispunjava perforacije u mehaničkom šupljem valjku su primarne zrake srčike. Taj oblik stele danas je najrasprostranjeniji i nalazimo ga kod golosjemenjača i dvosupnica, a nazivamo je prava stela ili eustela.

S vremenom pojedini kompleksi kolateralnih žila u rešetki dobivaju potpunu samostalnost, tj. dolazi do potpune parenhimatizacije i pojedine kolateralne žile postaju neovisne jedna od druge. One se unutar stabljike raspoređuju tako da mogu najbolje vršiti mehaničku funkciju, najvećim se dijelom pomiču prema rubu stabljike. Broj žila je velik i neodređen, a konture centralnog cilindra eustele se gube. Taj tip stele naziva se ataktostela.

U korijenu je razvoj od protostelete tekao nešto drugačije. Kako je korijen opterećen na vlak, morali su se mehanički elementi koncentrirati u centru, tj. i dalje ostaju u centru kao i kod protostelete. Da bi se povećala površina otporna na vlak, ksilem se na periferiji izvlači u krakove i ima oblik zvijezde, a između krakova ksilema nalaze se floemi. Taj tip stele nazivamo aktinostela. Tu je došlo do izvjesne redukcije floema, zbog toga što floemom ide silazni tok asimilata, a korijen je njihov zadnji cilj u smjeru prema dolje.

## **6. LITERATURA**

- BERG, L. R. 2008: Introductory botany. Plants, people, and the environment. 2nd ed. Thompson Brooks/Cole.
- DENFER, D., H. ZIEGLER, 1988: Botanika (morfologija i fiziologija). Školska knjiga. Zagreb.
- GRAHAM, L. E., J. M. GRAHAM, L. W. WILCOX, 2006: Plant biology. 2nd ed. Pearson education, Inc. Upper Saddle River.
- MAUSETH, J. D. 2003: Botany: An introduction to plant biology. 3rd ed. Jones and Bartlett Publishers, Inc., Sudbury.
- PAZOUREK, J., O. VOTRUBOVÁ, 1997: Atlas of Plant Anatomy. PERES Company.
- PEVALEK-KOZLINA, B. 2003: Fiziologija bilja. Profil international d.d., Zagreb.
- SITTE, P., H. ZIEGLER, F. EHRENDORFER, A. BRESINSKY, 1998: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.
- TRINAJSTIĆ, I., 1978: Anatomija bilja (interna skripta), Šumarski fakultet, 1-64. Zagreb.