



УНИВЕРЗИТЕТ У НОВОМ САДУ  
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ  
ДЕПАРТМАН ЗА БИОЛОГИЈУ И ЕКОЛОГИЈУ



**Микроморфолошка и анатомска  
карактеризација биљних органа  
дивљих врста сунцокрета као  
потенцијалног генофонда за  
оплемењивање гајеног сунцокрета  
(*Helianthus* spp., Asteraceae)**

-ДОКТОРСКА ДИСЕРТАЦИЈА-

Ментор: Проф. др Јадранка Луковић      Кандидат: Јелена Јоцковић, мастер

Нови Сад, 2023.

КЉУЧНА ДОКУМЕНТАЦИЈСКА ИНФОРМАЦИЈА<sup>1</sup>

Врста рада:	Докторска дисертација
Име и презиме аутора:	Јелена Јоцковић, мастер професор биологије
Ментор (титула, име, презиме, звање, институција)	др Јадранка Луковић, редовни професор, Природно-математички факултет, Универзитет у Новом Саду.
Наслов рада:	„Микроморфолошка и анатомска карактеризација биљних органа дивљих врста сунцокрета као потенцијалног генофонда за оплемењивање гајеног сунцокрета ( <i>Helianthus</i> spp., Asteraceae)“
Језик публикације (писмо):	Српски (ћирилица)
Физички опис рада:	Унети број: Страница: 227 Поглавља: 8 Референци: 269 Табела: 60 Слика: 59 Графикона: 37 Прилога: 12
Научна област:	Биологија
Ужа научна област (научна дисциплина):	Ботаника
Кључне речи / предметна одредница:	<i>Helianthus</i> , генофонд, микроморфологија, анатомија, <i>n</i> - алкани.
Резиме на језику рада:	Најважнији циљ оплемењивања сунцокрета јесте повећање генетичког капацитета за принос семена, а тиме и уља. Дивље врсте сунцокрета су изузетно важан извор генетичке варијабилности за многе особине значајне са аспекта повећања приноса. Подаци о грађи вегетативних и репродуктивних органа дивљих врста сунцокрета су малобројни или уопште нису доступни. Стога, циљ ове дисертације је да употпуни знање са микроморфолошког и анатомског аспекта вегетативних органа и делова репродуктивне регије дивљих сродника, и тиме омогући њихово интезивније коришћење у оплемењивању гајеног сунцокрета за циљане особине. Истраживањем су обухваћене 4 једногодишње и 19 вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> . У анализи је укључен велики број квантитативних и квалитативних карактера који су анализирани помоћу стереомикроскопа, светлосног и скенинг електронског микроскопа, док су за хемијску карактеризацију епикутикуларног воска перикарпа примењене GC-MS и GC-FID методе. Добијени резултати о покоричном, механичком, проводном и секреторном ткиву представљају нове и до сада непознате податке о интерспецијској варијабилности врста, чији се значај огледа у потпунијем познавању биологије врста рода <i>Helianthus</i> . Запажене разлике, такође представљају значајне смернице у издвајању врста које се карактеришу већим капацитетом за проводљивост и врста потенцијално толерантнијих на сушу. Од посебног значаја су

<sup>1</sup> Аутор докторске дисертације потписао је и приложио следеће Обрасце:

5б – Изјава о ауторству;

5в – Изјава о истоветности штампане и електронске верзије и о личним подацима;

5г – Изјава о коришћењу.

Ове Изјаве се чувају на факултету у штампаном и електронском облику и не кориче се са тезом.

	<p>резултати детаљне карактеризације проводног и секреторног ткива вегетативних органа и делова репродуктивне регије. Идентификовани рангови површина лумена трахејарних елемената и њихова процентуална заступљеност у грађи органа могу бити водич за издвајање високоприносних врста. На основу својстава пожељних са аспекта капацитета проводљивости посебно се истичу врсте <i>H. annuus</i>, <i>H. mollis</i>, <i>H. tuberosus</i>, <i>H. eggertii</i> и <i>H. hirsutus</i>. Испитивани морфо-анатомски карактери цвета међусобно су статистички значајно корелисани, и код већине врста показују високу повезаност са развијеношћу проводног ткива дршке цвасти. Резултати хемијске карактеризације епикутуларног воска заједно са резултатима анатомске анализе перикарпа плода дивљих врста сунцокрета, пружају до сада непознате податке и указују на могућност њихове примене у дефинисању пожељних особина плода са аспекта клијавости и индустријске дораде семена. Применом метода дискриминантне и коресподентне анализе јасно су издојени микроморфолошки, морфолошки и анатомски карактери вегетативних органа и делова репродуктивне регије који највише доприносе раздвајању врста. Резултати ове дисертације представљају вредне смернице о избору особина које могу бити експлоатисане у циљу повећања приноса.</p>
<p>Датум прихватања теме од стране надлежног већа:</p>	<p>20. 12. 2018.</p>
<p>Датум одбране: (Попуњава одговарајућа служба)</p>	
<p>Чланови комисије: (титула, име, презиме, звање, институција)</p>	<p>Председник: др Лана Зорић, редовни професор, Природно-математички факултет, Универзитет у Новом Саду  Члан (ментор): др Јадранка Луковић, редовни професор, Природно-математички факултет, Универзитет у Новом Саду  Члан: др Немања Рајчевић, ванредни професор, Биолошки факултет, Универзитет у Београду  Члан: др Александра Радановић, виши научни сарадник, Одељење за сунцокрет, Институт за ратарство и повртарство, Нови Сад</p>
<p>Напомена:</p>	

KEY WORD DOCUMENTATION<sup>2</sup>

Document type:	Doctoral dissertation
Author:	Jelena Jocković, Msc
Supervisor (title, first name, last name, position, institution)	PhD Jadranka Luković, full professor, Faculty of Sciences, University of Novi Sad
Thesis title:	„Micromorphological and anatomical characterization of plant organs of wild sunflower species as a potential gene pool for breeding cultivated sunflower ( <i>Helianthus</i> spp., Asteraceae)“
Language of text (script):	Serbian language (cyrillic)
Physical description:	Number of: Pages: 227 Chapters: 8 References: 269 Tables: 60 Illustrations: 59 Graphs: 37 Appendices: 12
Scientific field:	Biology
Scientific subfield (scientific discipline):	Botany
Subject, Key words:	<i>Helianthus</i> , gene pool, micromorphology, anatomy, <i>n</i> - alkanes
Abstract in English language:	The most important goal of sunflower breeding is to increase the genetic capacity for seed yield and thus oil yield. The wild sunflower species is an extremely valuable source of genetic variability for many traits important from the aspect of increasing yield. Data on the structure of vegetative and reproductive organs of wild sunflower species are scarce or not available at all. Therefore, the goal of this dissertation is to complete the knowledge from the micromorphological and anatomical aspects of vegetative organs and parts of the reproductive region of wild species, and thus enable their more intensive use in the breeding of cultivated sunflower for targeted traits. The research included 4 annual and 19 perennial species of the genus <i>Helianthus</i> . A large number of quantitative and qualitative characters were included in the analysis, which were analyzed using a stereomicroscope, light and scanning electron microscope, while GC-MS and GC-FID methods were used for the chemical characterization of pericarp epicuticular wax. The obtained results on cortical, mechanical, vascular and secretory tissue represent new and hitherto unknown data on interspecies variability, the importance of which is reflected in a more complete knowledge of the biology in the genus <i>Helianthus</i> . The observed differences also represent significant guidelines in distinguishing species that are characterized by greater capacity for conductivity and species that are potentially more tolerant to drought. The results of detailed characterization of the vascular and secretory tissue of vegetative organs and parts of the reproductive region are of particular importance. Identified ranks of the lumen

<sup>2</sup> The author of doctoral dissertation has signed the following Statements:

5б – Statement on the authority,

5в – Statement that the printed and e-version of doctoral dissertation are identical and about personal data,

5г – Statement on copyright licenses.

The paper and e-versions of Statements are held at the faculty and are not included into the printed thesis.

	<p>surfaces of vassels elements and their percentage representation in the structure of the organ can be a guide for distinguishing high-yielding species. On the basis of desirable properties from the aspect of assimilate transport capacity, the species <i>H. annuus</i>, <i>H. mollis</i>, <i>H. tuberosus</i>, <i>H. eggertii</i> and <i>H. hirsutus</i> stand out. The examined morpho-anatomical characters of the floret are statistically significantly correlated with each other, and in most species they show a high correlation with the development of the vascular tissue of the peduncle. The results of the chemical characterization of the epicuticular wax, together with the results of the anatomical analysis of the pericarp of the fruit of wild sunflower species, provided hitherto unknown data and indicated the possibility of their application in defining the desirable characteristics of the fruit from the aspect of germination and industrial seed processing. Using the methods of discriminant and correspondence analysis, the micromorphological, morphological and anatomical characters of the vegetative organs and parts of the reproductive region, which contribute the most to the separation of species, were clearly revealed. The results of this dissertation represent valuable guidelines on the selection of traits that can be exploited in order to increase yield.</p>
Accepted on Scientific Board on:	20. 12. 2018.
Defended: (Filled by the faculty service)	
Thesis Defend Board: (title, first name, last name, position, institution)	<p>President: PhD Lana Zorić, full professor, Faculty of Sciences, University of Novi Sad  Member (supervisor): PhD Jadranka Luković, full professor, Faculty of Sciences, University of Novi Sad  Member: PhD Nemanja Rajčević, associate professor, Faculty of Biology, University of Belgrade  Member: PhD Aleksandra Radanović, senior research fellow, Sunflower department, Institute of Field and Vegetable Crops</p>
Note:	

\*\*\*

*Истраживања на изради ове докторске дисертације спроведена су на биљном материјалу који је део колекције Института за ратарство и повртарство, Одељења за сунцокрет у Новом Саду, на чему сам веома захвална.*

*Највећи део истраживања обухваћен овом докторском дисертацијом спроведен је у Лабораторији за анатомију и морфологију биљака, Департамента за биологију и екологију, Природно-математичког факултета, Универзитета у Новом Саду. Део истраживања који се односи на хемијску анализу епикутуларног воска плода урађен је у Лабораторији за систематику биљака и фитохемију, Биолошког факултета, Универзитета у Београду. Израда докторске дисертације је реализована у оквиру пројекта Министарства просвете, науке и технолошког развоја Републике Србије, бр. 173002 под руководством проф. др Анте Вујића и пројекта Покрајинског секретаријата за високо образовање и научноистраживачку делатност под руководством проф. др Јадранке Луковић. Део резултата ове дисертације објављен је у међународном часопису изузетних вредности „Industrial Crops & Products: Jocković J., Rajčević N., Terzić S., Zorić L., Jocković M., Miladinović D., Luković J., (2020): Pericarp features of wild perennial Helianthus L. species as a potential source for improvement of technical and technological properties of cultivated sunflower“.*

*Посебну захвалност дугујем менору овог рада проф. др Јадранки Луковић која ме својом посвећеношћу према овој грани ботанике определила за анатомију биљака. Хвала на свим корисним саветима и још кориснијем критичком вођењу током израде дисертације, на пруженом знању и датом поверењу.*

*Најлепше се захваљујем проф. др Лани Зорић на јасним и значајним смерницама које су допринеле коначном облику дисертације. Хвала на мотивацији и разумевању.*

*Искрену захвалност дугујем проф. др Немањи Рајчевићу на увођењу у област фитохемије, на стручној помоћи и радном подстреку.*

*Љубазно се захваљујем др Александри Радановић на помоћи у реализацији експерименталног дела и корисним сугестијама током писања ове докторске дисертације.*

*Велику захвалност на стручности, стрпљењу и уложеном времену у анализи материјала скенинг електронском микроскопијом дугујем Милошу Бокорову.*

*Најљубазније се захваљујем члановима Лабораторије за анатомију и морфологију биљака на заједничком времену и искуству које сам стекла током израде докторске дисертације.*

*Хвала свим мојим колегама чији су стручни савети, техничке смернице и пријатељска подршка допринели реализацији овог рада.*

*Хвала мојим драгим пријатељима што су веровали у мене. Њихова подршка је доста утицала да докторску дисертацију приведем крају.*

*Највећу захвалност дугујем својој породици...*

*Мајци и брату, за безрезервну љубав и животни ослонац;*

*Милану, на свему што делимо и што смо прошли;*

*Вишињи и Огњену што ми сваки дан дају задатак да будем боља.*

Јелена

\*\*\*

# САДРЖАЈ

1. УВОД .....	1
1.1. Значај дивљих врста у оплемењивању сунцокрета .....	6
1.2. Значај морфо-анатомских и микроморфолошких карактеристика са аспекта оплемењивања сунцокрета .....	9
1.2.1. Карактеристике вегетативних органа .....	9
1.2.2. Карактеристике делова репродуктивне регије .....	12
1.2.3. Епикутикуларни восак – функција и састав .....	14
2. ЦИЉЕВИ ИСТРАЖИВАЊА .....	16
3. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ .....	18
3.1. Материјал узоркован за анализу .....	19
3.2. Морфолошка анализа биљног материјала .....	25
3.3. Микроморфолошка анализа биљног материјала .....	26
3.4. Анатомска анализа биљног материјала .....	27
3.5. Изоловање <i>n</i> -алкана из епикутикуларног воска плода .....	31
3.5.1. GC-MS и GC-FID анализа за одређивање <i>n</i> -алкана .....	31
3.6. Статистичка анализа података .....	31
4. РЕЗУЛТАТИ .....	33
4.1. Грађа вегетативних органа анализираних врста рода <i>Helianthus</i> spp. ....	34
4.1.1. Морфолошке карактеристике листа .....	34
4.1.1.1. Дискриминација врста на основу морфолошких карактера листа .....	40
4.1.2. Микроморфолошке карактеристике лиске .....	42
4.1.2.1. Диференцијација врста на основу одабраних микроморфолошких карактеристика епидермиса лиске .....	54
4.1.3. Анатомске карактеристике главног нерва .....	58
4.1.3.1. Дискриминација врста на основу одабраних квантитативних анатомских карактера главног нерва .....	71
4.1.4. Анатомске карактеристике лисне дршке .....	75
4.1.4.1. Дискриминација врста на основу одабраних квантитативних карактера лисне дршке .....	85
4.1.5. Анатомске карактеристике стабла .....	87
4.1.5.1. Дискриминација врста на основу квантитативних анатомских карактера стабла .....	94
4.2. Карактеристике морфоанатомске грађе органа репродуктивне регије анализираних врста рода <i>Helianthus</i> spp. ....	96
4.2.1. Дршка цвасти .....	96
4.2.1.1. Анатомске карактеристике дршке цвасти .....	96
4.2.1.1.1. Дискриминантна анализа анатомских карактера дршке цвасти .....	111

4.2.2.	Брактеје .....	114
4.2.2.1.	Морфолошке карактеристике брактеја .....	114
4.2.2.2.	Микроморфолошке карактеристике брактеја .....	117
4.2.2.2.1.	Коресподентна анализа на основу микроморфолошких карактера брактеја.....	122
4.2.2.3.	Анатомске карактеристике брактеја .....	125
4.2.2.4.	Дискриминација врста на основу квантитативних морфо-анатомских карактера брактеја .....	132
4.2.3.	Цевасти цветови .....	134
4.2.3.1.	Морфолошке и микроморфолошке карактеристике цевастих цветова ..	134
4.2.3.2.	Анатомске карактеристике цевастих цветова у нивоу нектарија .....	139
4.2.3.2.1.	Дискриминација врста на основу анатомских карактера цевастих цветова у зони нектарија .....	143
4.2.4.	Ахеније .....	144
4.2.4.1.	Морфолошке карактеристике ахенија .....	144
4.2.4.1.1.	Коресподентна анализа на основу морфолошких карактера ахенија.	147
4.2.4.2.	Микроморфолошке карактеристике ахенија.....	150
4.2.4.2.1.	Коресподентна анализа на основу одабраних микроморфолошких карактера ахенија.....	153
4.2.4.3.	Хемијска карактеризација и дискриминација врста на основу карактеристика епикутуларног воска перикарпа .....	154
4.2.4.4.	Анатомске карактеристике перикарпа.....	160
4.2.4.4.1.	Дискриминација врста на основу анатомских карактера перикарпа	164
4.3.	Корелациона анализа одабраних анатомских карактера .....	166
5.	ДИСКУСИЈА.....	168
6.	ЗАКЉУЧЦИ .....	182
7.	ЛИТЕРАТУРА.....	188
8.	ПРИЛОЗИ .....	210



<b>8. ПРИЛОЗИ</b> .....	210
1. Прости коефицијенти корелације (Pearson) морфолошких карактера листа.....	211
2. Број трахејарних елемената различитог ранга у главном нерву испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	212
3. Број секреторних канала различитог ранга у главном нерву испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	213
4. Попречни пресек лисне дршке вишегодишњих врста: <i>H. californicus</i> , <i>H. decapetalus</i> , <i>H. divaricatus</i> ,.....	214
5. Број секреторних канала различитог ранга у лисној дршци испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	215
6. Детаљ грађе примарне коре стабла једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> : <i>H. annuus</i> , <i>H. argophyllus</i> , <i>H. petiolaris</i> ,.....	216
7. Детаљ грађе примарне коре стабла вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> : <i>H. californicus</i> , <i>H. decapetalus</i> , <i>H. divaricatus</i> ,.....	217
8. Детаљ грађе примарне коре стабла вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> : <i>H. nuttallii</i> , <i>H. pauciflorus</i> , <i>H. resinosus</i> ,.....	218
9. Приказ попречног пресека дршке цвасти, цео пресек и детаљ грађе <i>H. californicus</i> , <i>H. decapetalus</i> ,.....	219
10. Приказ попречног пресека дршке цвасти, цео пресек и детаљ грађе <i>H. pauciflorus</i> , <i>H. resinosus</i> , <i>H. salicifolius</i> ,.....	220
11. Број трахејарних елемената различитог ранга у дршци цвасти испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	221
12. Број секреторних канала различитог ранга у дршци цвасти испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	222

## Листа илустрација

1. Приказ дистрибуције природних станишта <i>Helianthus</i> секција.....	4
2. Први познат опис сунцокрет под именом <i>Chrysantemun peruvianum</i> .....	5
3. Огледно поље дивљих врста сунцокрета Одељења за сунцокрет, Института за ратарство и повртарство у Новом Саду.....	19
4. Анализирани једногодишње врсте.....	21
5. Анализирани вишегодишње врсте <i>H. californicus</i> , <i>H. decapetalus</i> , <i>H. divaricatus</i> , <i>H. eggertii</i> , <i>H. giganteus</i> , <i>H. glaucophyllus</i> .....	22
6. Анализирани вишегодишње врсте <i>H. grosseserratus</i> , <i>H. hirsutus</i> , <i>H. laevigatus</i> , <i>H. maximiliani</i> , <i>H. microcephalus</i> , <i>H. mollis</i> .....	23
7. Анализирани вишегодишње врсте <i>H. nuttallii</i> , <i>H. pauciflorus</i> , <i>H. resinosus</i> , <i>H. salicifolius</i> , <i>H. smithii</i> , <i>H. strumosus</i> , <i>H. tuberosus</i> .....	24
8. Морфолошке карактеристике листова на позицији трећег нодуса, посматрано од врха биљке, код једногодишњих врста.....	35
9. Морфолошке карактеристике листова на позицији трећег нодуса, посматрано од врха биљке, код вишегодишњих врста.....	36
10. Приказ организације нерватуре листа <i>H. argophyllus</i> .....	39
11. Графички приказ дистрибуције центроида једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	40
12. Графички приказ дистрибуције центроида вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	41
13. Микрографије епидермиса листа, детаљ – епидермис са љуспастим епикутуларним воском.....	43
14. Отисак адаксијалног епидермиса, једногодишње врсте.....	44
15. Микрографије различитих типова трихома лиске код анализираних <i>Helianthus</i> врста.....	49
16. Микрографије адаксијалног епидермиса лиске и абаксијалног епидермиса лиске, једногодишње врсте.....	50
17. Микрографије адаксијалног епидермиса лиске и абаксијалног епидермиса лиске, вишегодишње врсте: <i>H. giganteus</i> , <i>H. glaucophyllus</i> , <i>H. grosseserratus</i> .....	51
18. Микрографије адаксијалног епидермиса лиске и абаксијалног епидермиса лиске, вишегодишње врсте: <i>H. nuttallii</i> , <i>H. pauciflorus</i> , <i>H. resinosus</i> .....	52
19. Графички приказ позиције и стања карактера епидермиса лиске у простору прве две осе коресподентне анализе код испитиваних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	56
20. Графички приказ позиције и стања карактера епидермиса лиске у простору прве две осе коресподентне анализе код испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	57

21.	Попречни пресек лиске у нивоу главног нерва, једногодишње врсте.....	59
21.1.	Попречни пресек лиске у нивоу главног нерва, вишегодишње врсте.....	59
22.	Микрографија пресека лиске у нивоу главног нерва, присуство склеренхима.....	62
23.	Графички приказ процентуалног удела (%) трахејарних елемената, различитих категорија лумена, у ксилему главног нерва лиске код једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	66
24.	Графички приказ процентуалног удела (%) трахејарних елемената, различитих категорија лумена, у ксилему главног нерва лиске код вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	67
25.	Детаљ грађе попречног пресека лиске у нивоу главног нерва, секреторни канали.....	68
26.	Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у главном нерву анализираних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	69
27.	Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у главном нерву анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	70
28.	Графички приказ дистрибуције центроида једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у оквиру прве и дуге дискриминанте осе, на основу квантитативних анатомских карактера главног нерва.....	71
29.	Графички приказ дистрибуције центроида вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у оквиру прве и дуге дискриминанте осе, на основу квантитативних анатомских карактера главног нерва.....	73
30.	Попречни пресек лисне дршке једногодишњих врста.....	77
30.1	Попречни пресек лисне дршке вишегодишњих врста.....	77
31.	Попречни пресек лисне дршке, детаљи грађе.....	79
32.	Попречни пресек лисне дршке, централни проводни снопић.....	80
33.	Попречни пресек лисне дршке, ксилем централног проводног снопоћа.....	81
34.	Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у лисној дршци анализираних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	83
35.	Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у лисној дршци анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	84
36.	Графички приказ позиције центроида анализираних карактера лисне дршке једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве две дискриминанте осе.....	85
37.	Графички приказ позиције анализираних карактера лисне дршке вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве две дискриминанте осе.....	86
38.	Микрографија хиподермиса стабла једногодишњих врста.....	88
38.1.	Микрографија хиподермиса стабла вишегодишњих врста.....	88
39.	Попречни пресека стабла једногодишњих врста.....	89
39.1.	Попречни пресека стабла вишегодишњих врста.....	89
40.	Детаљ грађе стабла, секреторни канали примарне коре.....	92
41.	Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера стабла једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве две дискриминанте осе.....	94
42.	Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера стабла анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> простору прве две дискриминанте осе.....	95
43.	Приказ попречног пресека дршке цвасти једногодишњих врста, цео пресек и детаљ грађе.....	98
44.	Приказ попречног пресека дршке цвасти вишегодишњих врста, цео пресек и детаљ грађе <i>H. eggertii</i> , <i>H. giganteus</i> , <i>H. glaucophyllus</i> , <i>H. hirsutus</i> .....	99
45.	Приказ попречног пресека дршке цвасти вишегодишњих врста, цео пресек и детаљ грађе <i>H. microcephallus</i> , <i>H. mollis</i> , <i>H. nuttalli</i> , <i>H. tuberosus</i> .....	100
46.	Графички приказ процентуалног удела (%) трахејарних елемената, различитих категорија лумена, у ксилему дршке цвасти код једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	106
47.	Графички приказ процентуалног удела (%) трахејарних елемената, различитих категорија лумена, у ксилему дршке цвасти код вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	107
48.	Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површине у дршки цвасти анализираних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	109
49.	Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површине у дршки цвасти анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	110
50.	Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера дршке цвасти анализираних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве две дискриминанте осе.....	111
51.	Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера дршке цвасти анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве две дискриминанте осе.....	113
52.	Инволукралне брактеје једногодишњих врста.....	115
53.	Инволукралне брактеје вишегодишњих врста.....	116

54. Микрографије епидермиса брактеја, детаљ - абаксијални епидермис са епикутуларним воштаним структурама.....	118
55. Микрографије епидермиса брактеја.....	120
56. Микрографија епидермиса брактеја, оштро-длакав индументум.....	121
57. Положај центроида и стање карактера анализираних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> на основу присуства и дистрибуције нежлезданих и жлезданих трихома у простору прве две коресподентне осе.....	122
58. Положај центроида и стање карактера анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> на основу присуства и дистрибуције нежлезданих и жлезданих трихома у простору прве две коресподентне осе.....	124
59. Попречни пресек брактеја: једногодишње.....	127
60. Попречни пресек брактеја, вишегодишње врсте: <i>H. californicus</i> , <i>H. decapetalus</i> , <i>H. divaricatus</i> ,.....	128
60.1. Попречни пресек брактеја, вишегодишње врсте: <i>H. laevigatus</i> , <i>H. maximiliani</i> , <i>H. microcephalus</i> ,.....	129
61. Попречни пресек брактеја, детаљ грађе.....	130
62. Графички приказ позиције центроида анализираних морфо-анатомских карактера брактеја испитиваних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве и друге дискриминантне осе...	132
63. Графички приказ позиције центроида анализираних морфо-анатомских карактера брактеја испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве и друге дискриминантне осе.....	133
64. Графички приказ просечног пречника рецептакулаума цвасти и дужине цевастих цветова.....	134
65. Микрографије цевастих цветова испитиваних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	135
65.1. Микрографије цевастих цветова испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	136
66. Детаљи грађе цевастог цвета.....	137
67. Уздужи пресек цевастог цвета у нивоу нектарије <i>H. annuus</i> .....	140
68. Попречни пресек цевастог цвета у нивоу нектарија <i>H. eggertii</i> .....	140
68.1. Попречни пресек цевастог цвета у нивоу нектарија. Детаљ грађе нектаријског ткива са стубићем у средини .....	140
69. Попречни пресек цевастог цвета у нивоу нектарија једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	141
69.1. Попречни пресек цевастог цвета у нивоу нектарија вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	141
70. Графички приказ позиције центроида на основу анатомских карактера цевастих цветова анализираних врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве и друге дискриминантне осе.....	143
71. Морфологија ахенија једногодишњих дивљих врста.....	146
72. Микрографије ахенија, детаљи грађе.....	146
73. Морфологија ахенија вишегодишњих врста.....	147
74. Три основне форме дистрибуције фитомеланина.....	147
75. Положај центроида испитиваних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве и друге коресподентне осе на основу квантитативних морфолошких карактера ахенија.....	148
76. Положај центроида испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве и друге коресподентне осе на основу квантитативних морфолошких карактера ахенија.....	149
77. СЕМ микрографије трихома једногодишњих дивљих врста.....	150
78. СЕМ микрографије трихома вишегодишњих дивљих врста.....	151
79. Положај центроида испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве и друге коресподентне осе на основу квантитативних микроморфолошких карактера ахенија.....	153
80. Микрографије орнаментике перикарпа анализираних једногодишњих врста.....	154
81. Микрографије орнаментике перикарпа анализираних вишегодишњих врста.....	156
82. РСА графички приказ о садржају <i>n</i> -алкана ( $C_{21}$ - $C_{35}$ ) изолованих из епикутуларног воска перикарпа анализираних <i>Helianthus</i> врста.....	158
83. Графички приказ просечног броја ланаца ( <i>N</i> ) и вредности дисперзије ( <i>d</i> ) анализираних врста рода <i>Helianthus</i> .....	158
84. Графички приказ дискриминантне анализе о садржају <i>n</i> -алкана ( $C_{21}$ - $C_{35}$ ) изолованих из епикутуларног воска перикарпа анализираних <i>Helianthus</i> врста.....	159
85. Попречни пресек перикарпа једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	161
86. Попречни пресек перикарпа вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	161
87. Графички приказ позиције центроида на основу анатомских карактера перикарпа једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве и друге дискриминантне осе .....	164
88. Графички приказ позиције центроида на основу анализираних анатомских карактера перикарпа вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> у простору прве и друге дискриминантне осе.....	165
89. Графички приказ корелационе анализе одабраних анатомских карактера.....	167

## Листа табела

1. Класификација једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	2
2. Класификација вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	3
3. Извори гена отпорности и толерантности пронађени у дивљим врстама сунцокрета.....	8
4. Списак врста коришћен у истраживању.....	20
5. Приказ анализираних квантитативних морфолошких карактера.....	26
6. Приказ анализираних општих анатомских карактера вегетативних органа и делова репродуктивне регије.....	29
7. Приказ анализираних анатомских карактера проводног и секреторног ткива вегетативних органа и делова репродуктивне регије.....	30
8. Квантитативни морфолошки карактери листа анализираних једногодишњих и вишегодишњих врста.....	38
9. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе квантитативних морфолошких карактера листа једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	40
10. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе квантитативних морфолошких карактера листа вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	41
11. Број и величина стома, број и површина основе нежлезданих трихома адаксијалног епидермиса једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	45
12. Број и величина стома, број и површина основе нежлезданих трихома абаксијалног епидермиса једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	45
13. Број и величина стома, број и површина основе нежлезданих трихома адаксијалног епидермиса вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	46
14. Број и величина стома, број и површина основе нежлезданих трихома абаксијалног епидермиса вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	47
15. Типови нежлезданих и жлезданих трихома на епидермису лиске испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	53
16. Карактери епидермиса лиске и њихво стање.....	54
17. Карактери епидермиса лиске и њихово стање код испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	55
17.1. Резултати коресподентне анализе и нивои оптерећења прва две коресподентне осе на основу стања микроморфолошких карактера листа анализираних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	56
17.2. Резултати коресподентне анализе и нивои оптерећења прва две коресподентне осе на основу стања микроморфолошких карактера листа анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	57
18. Анатомске карактеристике главног нерва испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	60
19. Анатомске карактеристике проводног и секреторног ткива главног нерва испитиваних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	63
20. Анатомске карактеристике проводног и секреторног ткива главног нерва испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	64
21. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе одабраних квантитативних анатомских карактера главног нерва једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	72
22. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе квантитативних анатомских карактера главног нерва вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	74
23. Опште анатомске карактеристике лисне дршке једногодишњих и вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	78
24. Анатомске карактеристике проводног и секреторног ткива лисне дршке једногодишњих и вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	82
25. Дискриминантна анализа анатомских карактера лисне дршке анализираних представника једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> и нивои оптерећења прве три дискриминантне осе.....	85
26. Дискриминантна анализа одабраних анатомских карактера лисне дршке анализираних представника вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> и нивои оптерећења прве три дискриминантне осе.....	86
27. Анатомске карактеристике стабла једногодишњих и вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	90
28. Анатомски карактери проводног ткива стабла једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	92
29. Анатомски карактери проводног ткива стабла вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	93
30. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе анатомских квантитативних карактера стабла једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	94
31. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе анатомских квантитативних карактера стабла једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	95

32. Анатомске карактеристике дршке цвасти једногодишњих и вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	102
33. Анатомски карактери проводног ткива дршке цвасти једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	103
34. Анатомски карактери проводног ткива дршке цвасти вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	104
35. Приказ броја, површине и процентуалног удела секреторних канала у дршки цвасти код анализираних врста рода <i>Helianthus</i> .....	108
36. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе анатомских квантинатиних карактера дршке цвасти једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	112
37. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе анатомских квантинатиних карактера дршке цвасти вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	113
38. Морфолошке карактеристике брактеја испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	115
39. Приказ дистрибуције нежлезданих и жлезданих трихома на епидермису брактеја свих анализираних врста рода <i>Helianthus</i> .....	119
40. Стање карактера епидермиса брактеја у простору прве три осе коресподентне анализе код испитиваних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	123
41. Стање карактера епидермиса брактеја у простору прве три осе коресподентне анализе код испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	124
42. Анатомске карактеристике брактеја испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	131
43. Квантитативни морфо-анатомски карактери брактеја и нивои оптерећења прве три дискриминантне осе код испитиваних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	132
44. Квантитативни морфо-анатомски карактери брактеја и нивои оптерећења прве три дискриминантне осе код испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	133
45. Присуство и дистрибуција трихома на три зоне цевастих цветова испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	138
46. Анатомске карактеристике цевастих цветова у нивоу нектарија испитиваних једногодишњих и вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	142
47. Стање анатомских карактера цевастих цветова у простору прве три осе дискриминантне анализе у оквиру испитиваних врста рода <i>Helianthus</i> .....	143
48. Морфолошке карактеристике ахеније анализираних једногодишњих и вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	145
49. Морфолошки карактери ахенија и њихова стања.....	148
50. Резултати коресподентне анализе и нивои оптерећења прва две коресподентне осе на основу стања морфолошких карактера ахенија анализираних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	149
51. Резултати коресподентне анализе и нивои оптерећења прва две коресподентне осе на основу стања морфолошких карактера ахенија анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	149
52. Присуство и дистрибуција трихома ахенија испитиваних једногодишњих и вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	152
53. Резултати коресподентне анализе и нивои оптерећења прве две коресподентне осе на основу стања морфолошких карактера ахенија анализираних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	153
54. Принос <i>n</i> -алкана у епикутикуларном воску (%).....	157
55. Анатомске карактеристике перикарпа анализираних једногодишњих и вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	162
56. Стање анатомских карактера перикарпа у простору прве три осе дискриминантне анализе у оквиру испитиваних једногодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	164
57. Стање анатомских карактера перикарпа у простору прве три осе дискриминантне анализе у оквиру испитиваних вишегодишњих врста рода <i>Helianthus</i> .....	165

## 1. УВОД

Род *Helianthus* припада фамилији Asteraceae (главочика) и обухвата 53 врсте (14 једногодишњих, 39 вишегодишњих) и 19 подврста (Schilling и Heiser, 1981). Једногодишње врсте рода *Helianthus* сврстане су у секције (Таб. 1), док су вишегодишње врсте сврстане у секције и серије (Таб. 2) (Schilling и Heiser, 1981; Schilling, 2006). Све једногодишње врсте имају  $n=17$  број хромозома који је и базичан за овај род (Таб. 1). Међутим, међу вишегодишњим врстама има и диплоидних ( $2n=2x=34$ ), тетраплоидних ( $2n=4x=68$ ), хексаплоидних ( $2n=6x=102$ ) и миксоплоидних врста (Rieseberg и сар., 1995; Schilling, 2006) (Таб. 2). Опис општих морфолошких карактеристика врста рода *Helianthus* у својим студијама дали су Seiler и Rieseberg (1997) и Seiler и Jan (2010).

Табела 1. Класификација једногодишњих врста рода *Helianthus* (Schilling и Heiser, 1981; Rieseberg и сар., 1995; Schilling, 2006).

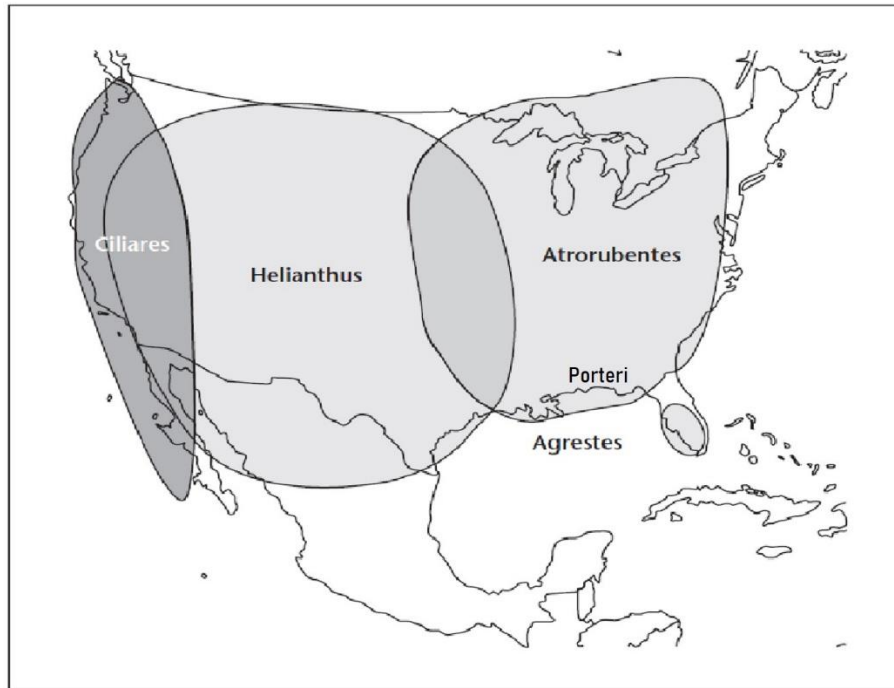
Секција	Врста	Подврста	Број хромозома (n)	
<i>Helianthus</i>	<i>H. annuus</i> L.		17	
	<i>H. anomalus</i> Blake		17	
	<i>H. argophyllus</i> T.&G.		17	
	<i>H. bolanderi</i> A. Gray		17	
	<i>H. debilis</i> Nutt.		ssp. <i>debilis</i> Nutt.	17
			ssp. <i>cucumerifolius</i> (T.&G.) Heiser	17
			ssp. <i>silvestris</i> Heiser	17
			ssp. <i>tardiflorus</i> Heiser	17
			ssp. <i>vestitus</i> (Watson) Heiser	17
	<i>H. deserticola</i> Heiser		17	
	<i>H. exilis</i> A. Gray		17	
	<i>H. neglectus</i> Heiser		17	
	<i>H. niveus</i> (Benth.) Brandegee		ssp. <i>niveus</i> (Benth) Brandegee	17
			ssp. <i>tephrodes</i> (Gray) Heiser	17
	<i>H. paradoxus</i> Heiser		17	
	<i>H. petiolaris</i> (A. Gray) E.E.		ssp. <i>canescens</i> (A. Gray) E.E. Schilling	17
			ssp. <i>fallax</i> Heiser	17
			ssp. <i>petiolaris</i> Nutt.	17
	<i>H. praecox</i> Heiser		ssp. <i>hirtus</i> Heiser	17
			ssp. <i>praecox</i> Engelm.& A. Gray	17
ssp. <i>runyonii</i> Heiser			17	
<i>Agrestes</i>	<i>H. agrestis</i> Pollard		17	
<i>Porteri</i>	<i>H. porteri</i> (A. Gray) J. F. Pruski		17	

Табела 2. Класификација вишегодишњих врста рода *Helianthus* (Schilling и Heiser, 1981; Rieseberg и сар., 1995; Schilling, 2006)

Секција	Серија	Врста	Подврста	Број хромозома (n)
<i>Ciliares</i>	<i>Ciliares</i>	<i>H. arizonensis</i> R. Jackson		17
		<i>H. ciliares</i>		34, 51
		<i>H. laciniatus</i> A. Gray		17
	<i>Pumili</i>	<i>H. cusickii</i> A. Gray		17
		<i>H. gracilentus</i> A. Gray		17
		<i>H. pumilus</i> Nutt.		17
<i>Atrorubens</i>	<i>Corona-solis</i>	<i>H. californicus</i> D. C.		51
		<i>H. decapetalus</i> L.		17, 34
		<i>H. divaricatus</i> L.		17
		<i>H. eggertii</i> Small		51
		<i>H. giganteus</i> L.		17
		<i>H. grosseserratus</i> Martens		17
		<i>H. hirsutus</i> Raf.		34
		<i>H. maximiliani</i> Schrader		17
		<i>H. mollis</i> Lam.		17
		<i>H. nuttallii</i> T.&G.	ssp. <i>nuttallii</i> T.&G.	17
			ssp. <i>rydbergii</i> (Brit.) Long	17
		<i>H. resinisus</i> Small		51
		<i>H. salicifolius</i> Dietr.		17
	<i>H. schweinitzii</i> T.&G.		51	
	<i>H. strumosus</i> L.		34, 51	
	<i>H. tuberosus</i> L.		51	
	<i>H. glaucophyllus</i> Smith		17	
	<i>Microcephali</i>	<i>H. laevigatus</i> T.&G.		34
		<i>H. microcephalus</i> T.&G.		17
		<i>H. smithii</i> Heiser		17, 34
<i>Atrorubentes</i>	<i>H. occidentalis</i> Ridell	ssp. <i>occidentalis</i> Ridell	17	
		ssp. <i>plantagineus</i> (T.&G.)	17	
	<i>H. pauciflorus</i> Nutt.	ssp. <i>pauciflorus</i>	51	
		ssp. <i>subrhomboides</i> (Rydb.) O. Spring	51	
	<i>H. silphioides</i> Nutt.		17	
<i>Angustifolii</i>	<i>H. angustifolius</i> L.		17	
	<i>H. carnosus</i> Small		17	
	<i>H. floridanus</i> A. Gray ex Chapman		17	
	<i>H. heterophyllus</i> Nutt.		17	
	<i>H. longifolius</i> Pursh		17	
	<i>H. radula</i> (Pursh) T.&G.		17	
	<i>H. simulans</i> E.E. Wats.		17	
	<i>H. verticillatus</i> Small		17	



На основу археолошких истраживања за најужи ареал дивљих врста сунцокрета сматра се западни део Северне Америке. Међутим, као дивља биљна врста простире се од јужних делова Канаде до Мексика (Putt, 1997) (Сл.1).



Слика 1. Приказ дистрибуције природних станишта *Helianthus* секција (допуњено, Breton и сар., 2010).

У погледу гео-еколошких услова природна станишта дивљих врста сунцокрета варирају од отворених и осунчаних високотравнатих прерија до тамних високопланинских шума. Дивље врсте из секције *Helianthus* где припада и гајени сунцокрет обично су широко распрострањене и добро прилагођене на сушним чак и песковитим стаништима. Насупрот њима, као једини преставник секције *Agrestis*, врста *H. agrestis* добро је адаптирана на влажна тла централне Флориде и Џорџије. Припадници секција *Ciliares* и *Atrorubens* имају широк ареал распрострањања дуж Сједињених Америчких Држава и Мексика. Међу представницима рода *Helianthus* могу се наћи и стеноендемичне врсте које расту само на одређеним типовима станишта. Па тако, *H. exilis* расте искључиво на серпентинама, *H. californicus* на приобалним стаништима централне и јужне Калифорније. Врста *H. niveus* ssp. *tephrodes* ендемична је на пешчаним динама Калифорније, а врста *H. carnosus* на мочварном подручју Флориде (Heiser и сар., 1969; Seiler и Jan, 2010).

Гајени сунцокрет представља један од варијетета једногодишње, дивље врсте *H. annuus*. Ранија истраживања потврдила су да је долина реке Мисисипи центар порекла гајеног сунцокрета (Blackman и сар., 2011). Последице доместификације сунцокрета огледају се у присуству апикалне доминације, смањењу аутоинкомпатибилности, као и повећању клијавости и приноса семена (Burke и сар., 2005). Археолошка истраживања указују да је семе сунцокрета коришћено у исхрани, перикарп за добијање црне боје, листови у лечењу, а полен у церемонијама код северноамеричких Индијанаца и племенима Маја. У Европу су га пренели шански морепловаци 1510. године првобитно као украсну, а касније и као конзумну и лековиту биљку. Први пут је описан 1568. године од стране Dodonaeus-а као биљка са љубичастим цветовима и варијабилном бојом плода

(бела, црна и пругаста). Dodonaeus је сматрао да је земља порекла сунцокрета Перу те отуда и име врсти *Chrysanthemum peruvianum* (Heiser, 1951; Rosengarten, 2004) (Сл. 2).



Слика 2. Први познат опис сунцокрета под именом *Chrysanthemum peruvianum*.

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chrysanthemum\\_peruvianum\\_264\\_Dodoens\\_1583.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chrysanthemum_peruvianum_264_Dodoens_1583.png)

Након Европе, захваљујући руском цару/императору Петру Великом 1697. године сунцокрет први пут доспева на просторе Русије, где се гаји као уљана биљна врста (Putt, 1997). У нашој земљи, посебно у Војводини, интензивно почиње да се гаји тек од 1930. године. Данас се у Србији површине под сунцокретом крећу до 220 000 ha годишње (Josić и сар., 2012), док је највећа површина под сунцокретом износила око 239 000 ha (Jocković и сар., 2021). Семе сунцокрета користи се у исхрани и за добијање уља високих енергетских и биолошких вредности. Због својих квалитативних особина (дијететских влакана, присуства фитостерола, токоферола и линолне киселине, витамина В, Е, минерала, селена) сунцокретово семе има изузетано позитиван утицај на здравље људи (Ashwini и Vikas, 2014). Осим у исхрани, уље сунцокрета пронашло је своје место у производњи пластификатора, модификоване смоле, козметичкој и фармацеутској индустрији. Сунцокрет се истиче и као значајна сировина у производњи биоетанола, а такође је значајан и у исхрани стоке (Seiler, 2007a).

Да би се искористио биолошки потенцијал сунцокрета, интензивно се ради на оплемењивању у циљу стварања генотипова који се одликују побољшаним приносом семена и уља. Оплемењивање сунцокрета прошло је кроз неколико различитих фаза, од примитивне "народне селекције" северно-америчких индијанаца до најсавременије методе хибридне селекције која се користи данас. Будући да је сунцокрет у многим земљама, укључујући и Србију, најзначајнији извор јестивог уља, важан предуслов за успешну производњу је познавање структурних и функционалних карактеристика на основу којих се могу остварити жељени селекциони циљеви (Marinković и сар., 2003). Главни лимитирајући фактори у гајењу сунцокрета су водни дефицит у кључним фазама развића, висока температура у периоду оплодње, ниска клијавост код појединих генотипова, сужена генетичка варијабилност као последица доместификације гајеног сунцокрета, као и појава болести и инсеката. С обзиром на уску генетичку варијабилност гајеног сунцокрета, у погледу оплемењивања на важне агрономске особине, дивље врсте сунцокрета представљају пожељан и веома значајан извор гена (Seiler и сар., 2017).

## 1.1. Значај дивљих врста у оплемењивању сунцокрета

Дивље врсте сунцокрета су до сада неоспорно имале значајну улогу у побољшању гајеног сунцокрета (Таб. 3). Поседовање детаљних информација о генетичкој разноликости у дивљим врстама је неопходно како би њихово коришћење било могуће у програмима оплемењивања (Kantar и сар., 2015; Seiler и сар., 2017). Узимајући у обзир климатске промене које доводе до глобалног загревања и предвиђања да ће биљне болести и штеточине у пољопривреди постати учесталије и штетније, значај гермплазме огледа се у поседовању одговарајућих особина неопходних за опстанак врсте (Anderson и сар., 2004; Seiler и сар., 2017).

Сунцокрет је једна од ретких биљних врста код које су дивље врсте коришћене још од најранијих почетака оплемењивања на научној основи. Уношење различитих особина дивљих врста сунцокрета се ради интерспецијеском хибридизацијом која најчешће подразумева наношење полена дивље врсте на гајени сунцокрет. Различити нивои плоидности који су присутни у роду *Helianthus* често представљају препреку у добијању интерспецијских хибрида и обично се примењују специјализоване технике као што су спашавање ембриона или фузија протопласта (Friedt, 1992; Кауа и сар., 2012). Значајан напредак у овом погледу омогућиле су цитогенетичке студије помоћу којих је повећан успех добијања интерспецијских хибрида и омогућен унос гена за многе важне особине (Jan и Seiler, 2007).

Революционарно откриће у процесу оплемењивања сунцокрета представља проналазак цитоплазматске мушке стерилности (ЦМС). Сунцокрет је једина врста фамилије Asteraceae код које је пронађена ЦМС. Цитоплазматску мушку стерилност је открио Француз Leclercq, 1969. године укрштањем једногодишњих дивљих врста *H. petiolaris* и *H. annuus*. Открићем стабилног извора цитоплазматске мушке стерилности и проналажењем гена за рестаурацију фертилности омогућено је практично коришћење хетерозиса и стварање хибрида који се карактеришу већом униформношћу, стабилношћу и приносом (Leclercq, 1969; Kinman, 1970; Enns и сар., 1970).

Преко 30 различитих патогена напада сунцокрет и проузрокује болести које наносе економске штете међу којима највише предњаче гљивична обољења. Као први случај коришћења дивљих сродника у оплемењивању сунцокрета наводи се уношење гена отпорности на рђу сунцокрета из *H. argophyllus* 1916. године од стране руског научника Сазиперова (Cockerell, 1929). У предстојећим годинама применом интерспецијске хибридизације створени су генотипови сунцокрета који су се карактерисали отпорношћу на пламењачу, рђу, трулеж, вертицилиум и друге гљивичне болести (Pustovoit и Gubin, 1974).

Гајени сунцокрет је изложен комплексном биотичком стресу, јер га, поред бројних гљивичних обољења, напада велики број инсеката и неколико вируса за које су извори толерантности и отпорности такође пронађени у многим дивљим сродницима (Charlet и сар., 2010; Seiler и сар., 2017). Свакако један од највећих значаја дивљих сродника гајеног сунцокрета огледа се у борби на холопаразитску цветницу воловод (*Orobanche cumana* Wallr.) која представља један од најразорнијих биотских фактора данашњице, са способношћу да константно еволуира у агресивније расе. Велики значај као извор гена отпорности на паразитску цветницу воловод има врста *H. tuberosus* (Marek, 2019; Свејић и сар., 2020).

О значају дивљих врста сунцокрета говори и чињеница да су крајем 20-ог и почетком 21-ог века у популацији *H. annuus* пронађени гени толерантности на хербициде из групе имидазолинона и сулфонилуреа познати под именом инхибитори ацетохидрокси-киселе синтетазе (Јосић и сар., 2015). Уношењем ових гена омогућена је

ефикасна борба против значајних усколисних и широколисних корова у усеvu сунцокрета, док толерантност на хербициде из групе имидазолинона у комбинацији са генима отпорности омогућава интегрисану и успешну борбу против паразитске цветнице воловод (Marek, 2019).

У досадашњим истраживањима установљено је да дивље врсте сунцокрета поседују значајну варијабилност у погледу садржаја и квалитета уља (Seiler и сар., 2017). Висока концентрација линолне масне киселине која је погодна за производњу меког маргарина налази се у врстама *H. porteri*, *H. debilis* ssp. *tardiflorus* и *H. exilis* (Seiler, 2007a). У неким дивљим једногодишњим и вишегодишњим врстама постоје различите концентрације олеинске масне киселине, док се код неких врста попут *H. annuus* и *H. giganteus* налазе смањене концентрације засићених масних киселина као што су палмитинска и стеаринска (Seiler, 1998, 2007a).

Имајући у виду глобалну тенденцију промене климе, толерантност на сушу свакако представља један од значајних изазова у гајењу сунцокрета. Бројне дивље врсте сунцокрета расту у условима сувих, пешчаних станишта, у подручјима дина и пустиња (Škorić, 2016; Seiler и сар., 2017). Међу њима доминантно се истичу једногодишње врсте попут *H. argophyllus*, *H. anomalus*, *H. niveus* ssp. *tephrodes*, *H. niveus* ssp. *niveus*, *H. neglectus*, *H. petiolaris* ssp. *canescens* и *H. petiolaris* ssp. *fallax* (Andrew и сар., 2013). Међутим, постоје наводи да се и неке вишегодишње врсте попут *H. deserticola*, *H. hirsutus*, *H. maximiliani* и *H. tuberosus* могу разматрати као потенцијали извори гена према суши (Škorić, 2016).

Насупрот њима, постоје врсте које опстају, расту и развијају се у условима веома ниских температура. У процесу гајења сунцокрета отпорност на ниске температуре је од посебног значаја у фази клијања семена и у фази формирања првих листова. Ниске температуре значајно повећавају вискозност протоплазме и инхибирају метаболизам и доводе, до разградње протеина. Способност биљке да се прилагоди ниским температурама одређена је пре свега наследном основом врсте. Међутим, садржај хлорофила и специфична површина листа такође су генетички повезани са толеранцијом на хладноћу, тако да се могу користити као критеријуми за селекцију у програмима узгоја сунцокрета (Škorić, 2016). Вишегодишња врста сунцокрета *H. maximiliani*, пореклом из централне Северне Америке, је први кандидат за толеранцију према мразу (Seiler и сар., 2017).

У току развоја биљке висока концентрација соли у земљишту представља значајан стрес за сунцокрет, што за последицу има смањен принос семена. Уочено је да високе концентрације соли доводе до низа промена попут некрозе и опадања листова, инхибиције раста стабла и корена као и смањене клијавости семена сунцокрета. У погледу отпорности на стрес изазван високом концентрацијом соли посебно су интересантне дивље врсте које природно настајују слане мочваре и заслањена тла. Врста *H. paradoxus* представља најзначајнији извор гена за оплемењивање гајеног сунцокрета у циљу повећања толерантности на повишен салинитет (Најџар и Hodgkin, 2007). У истраживању где су различите врсте биле изложене повишеном салинитету, популације *H. paradoxus* показале су се као најтолерантније и успевале су да опстану и при концентрацијума натријум хлорида (NaCl) од 1300 mM (Chandler и Jan, 1984). Врста *H. paradoxus* је вишеструко толерантнија на високу концентрацију соли у земљишту о односу на своје родитеље *H. annuus* и *H. petiolaris* (Welch и Rieseberg, 2002)

Табела 3. Извори гена отпорности и толерантности пронађени у дивљим врстама сунцокрета.

Врста	Толерантност	Отпорност	Референца
<i>H. angustifolius</i>	<i>Sclerotinia</i>		Liu и сар., 2009.
<i>H. annuus</i>	<i>Phomopsis</i>	<i>Verticillium dahliae</i> <i>Macrophomina</i> пламењача рђа сунцокретов мозаични вирус	Putt, 1964. Stafford и Thompson, 1983. Christov, 2008. Hulke и сар., 2010. Qi и Seiler, 2013. Giolitti и Lenardon, 2016. Seiler, 20076.
<i>H. anomalus</i>	суша		Seiler, 20076.
<i>H. argophyllus</i>	суша <i>Sclerotinia</i> <i>Phomopsis</i>	рђа пламењача воловод	Griveau и сар., 1998. Jan и сар., 2004. Block и сар., 2009. Qi и Seiler, 2016. Jocković и сар., 2018. Miladinović и сар., 2019.
<i>H. bolanderi</i>		воловод	Chabaud и сар., 2022.
<i>H. californicus</i>	<i>Sclerotinia</i>		Miller и Gulya, 1999.
<i>H. ciliaris</i>	сунцокретов мољац		Rogers и сар., 1984.
<i>H. debilis</i>	<i>Phomopsis</i> <i>Sclerotinia</i>	пламењача пламењача воловод (раса Г)	Christov, 2008. Christov, 2008. Block и сар., 2009. Velasco и сар., 2012.
<i>H. decapetalus</i>	<i>Sclerotinia</i>	пламењача	Christov, 2008. Block и сар., 2012.
<i>H. deserticola</i>	<i>Phomopsis</i> суша		Degener и сар., 1999. Škorić, 2016.
<i>H. divaricatus</i>	<i>Phomopsis</i> <i>Sclerotinia</i>	воловод (раса Г)	Korrell и сар., 1996. Liu и сар., 2012 Imerovski и сар., 2019.
<i>H. eggertii</i>	<i>Phomopsis</i>		Christov, 2008.
<i>H. giganteus</i>	<i>Sclerotinia</i>		Block и сар., 2012.
<i>H. glaucophyllus</i>	<i>Phomopsis</i>	пламењача	Christov, 2008. Christov, 2008.
<i>H. grosseserratus</i>	<i>Sclerotinia</i>	воловод (раса Ф)	Jan и Fernández-Martínez, 2002. Block и сар., 2012.
<i>H. hirsutus</i>	<i>Phomopsis</i> суша		Dozet, 1990. Škorić, 2016.
<i>H. laevigatus</i>	<i>Phomopsis</i>	пламењача	Christov, 2008. Christov, 2008.
<i>H. laetiflorus</i>	<i>Phomopsis</i>		Degener и сар., 1999.
<i>H. maximiliani</i>	сунцокретов мољац <i>Phomopsis</i> <i>Sclerotinia</i> суша мраз	воловод (раса Ф)	Rogers и сар., 1984. Dozet, 1990. Jan и Fernández-Martínez, 2002. Block и сар., 2012. Škorić, 2016. Seiler и сар., 2017.
<i>H. mollis</i>	<i>Phomopsis</i>		Dozet, 1990.
<i>H. neglectus</i>	<i>Sclerotinia</i>	воловод	Block и сар., 2009. Jocković и сар., 2018.
<i>H. niveus</i>	<i>Sclerotinia</i> суша	воловод	Tikhomirov и Chiryaev, 2005. Bowsher и сар., 2016. Jocković и сар., 2018.
<i>H. nuttallii</i>	<i>Sclerotinia</i>		Rashid и Seiler, 2004.
<i>H. pauciflorus</i>	<i>Sclerotinia</i> <i>Phomopsis</i>		Miller и Gulya, 1999. Christov, 2008.
<i>H. paradoxus</i>	салинитет		Edelist и сар., 2009.
<i>H. petiolaris</i>	сунцокретов мољац	<i>Verticillium dahliae</i> рђа воловод	Hoes и сар., 1973. Rogers и сар., 1984. Jan и сар., 2004. Chabaud и сар., 2022.

## 1.2. Значај морфо-анатомских и микроморфолошких карактеристика са аспекта оплемењивања сунцокрета

Испитивања дивљих врста сунцокрета, са аспекта оплемењивања, углавном су вршена на генетичком и морфолошком нивоу. Анатомске и микроморфолошке анализе вегетативних органа као и делова репродуктивне регије биле су предмет мањег броја истраживања. У ту сврху, од посебног значаја је детаљнија хистолошка анализа појединих биљних органа с посебним освртом на карактеристике покоричног, механичког, васкуларног и секреторног ткива.

### 1.2.1. Карактеристике вегетативних органа

До сада су урађена само фрагментарна микроморфолошка и морфо-анатомска истраживања вегетативних органа у оквиру мањих група или појединачних врста рода *Helianthus*. Узимајући у обзир да је оплемењивање сунцокрета усмерено на повећање приноса, побољшање морфо-анатомских особина вегетативних органа је од велике важности у сврху спречавања губитка приноса услед различитих фактора. С тим у вези, карактеристике епидермиса, као и карактеристике индументума, представљају важан дијагностички податак. Функција примарног покоричног ткива-епидермиса је да штити биљне органе и да омогући комуникацију између спољашње средине и унутрашњих органа (Dickison, 2000; Stenglein и сар., 2005).

Узимајући у обзир важност стома у процесу одржавања статуса воде у биљкама, изван број радова фокусиран је на анализу густине стома и њиховим довођењем у корелацију са степеном отпорности сунцокрета на сушу. Познато је да се дивље и гајене врсте сунцокрета разликују у својој способности да се прилагоде водном дефициту, при чему се дивље врсте због веће густине стома по јединици површине листа лакше прилагођавају на стрес изазван недостатком воде (Sobrado и Turner, 1983). Узимајући у обзир велику густину стома, као најзначајнији извори отпорности на сушу сунцокрета истичу се једногодишње дивље врсте *H. argophyllus*, *H. niveus* и *H. anomalus* (Blanchet и Gelfi, 1980). Поређењем густине стома већег броја дивљих врста сунцокрета откривено је да се и међу вишегодишњим врстама такође могу наћи значајни извори гена који пружају већу отпорност сунцокрета према суши (Seiler, 1983). Поред суше, густина стома доводи се у тесну везу са осетљивошћу гајеног сунцокрета на хербициде (Воџић и сар., 2020). Већа густина стома на абаксијалном епидермису забележена је код хибридних генотипова сунцокрета који су осетљивији на присуство хербицида (Воџић и сар., 2020). На продирање фолијарних хербицида, као и на толерантност према дефициту воде, утичу и особине кутикуле и епидутикуларног воска лиске. Боље развијени воскови и кутикула на епидермису листа могу представљати баријеру за продирање хербицида, а могу бити и одговор биљке на надостатак воде (Seiler, 1985; Lisek и сар., 2002).

Проучавање трихома најчешће је базирано на њиховом функционалном значају, као и на значају метаболита који поједини типови жлезданих трихома луче (Werker, 2000). За фамилију главочика је карактеристично присуство вишећелијских нежлезданих и жлезданих трихома (Metcalfе и Chalk, 1973). Код врста рода *Helianthus*, додатну механичку потпору нежлезданим трихомама обезбеђује присуство розете силицификованих ћелија кружно распоређених при основи трихома (Metcalfе и Chalk, 1973). Такође, присуство нежлезданих трихома повећава резистенцију биљака на утицај абиотичког стреса као што је суша, тако што снижавају температуру листа, задржавају влажност на површини листа и смањују апсорпцију сунчеве енергије и UV зрачења (Benz и Martin, 2006; Galmés и сар., 2007). Присуство нежлезданих трихома на вегетативним органима код врсте *H. annuus* забележено је на стаблу и листу (Aschenbrenner и сар.,

2013). Као врста са најгушћим индументумом у односу на све друге анализиране врсте рода *Helianthus* издваја се врста *H. argophyllus* (Seiler и сар., 2017). Густ индументум одбија светлост, смањују транспирацију и губитак воде што врсту *H. argophyllus* чини главним извором гена за већу отпорност према суши (Blanchet и Gelfi, 1980; Seiler и сар., 2017). Улога нежлезданих трихома листа у заштити биљке од абиотичког стреса огледа се и у заштити листа приликом апликације хербицида јер је установљено да већа густина трихома код гајеног сунцокрета представља баријеру за продирање хербицида до епидермиса листа (Воџић и сар., 2020). Скорије истраживање истиче значај базалног дела трихома у усвајању хранљивих материја неорганског порекла приликом фолијарне апликације цинка код гајеног сунцокрета (Li и сар., 2021). Иако се из свега горе наведеног јасно увиђа вишеструки значај нежлезданих трихома, упоредни подаци о морфологији, дистрибуцији и густини нежлезданих трихома међу представницима дивљих врста сунцокрета рода *Helianthus* нису доступни.

Код врста рода *Helianthus* описана су два типа жлезданих трихома - капитатне и линеарне (Aschenbrenner и сар., 2013).

Капитатне жлездане трихоме које су карактеристичне за главчице се састоје од бисеријатне, вишећелијске дршке и секреторне, једноћелијске главице (Werker и Fahn, 1981). Капитатне жлездане трихоме луче широк спектар секундарних метаболита међу којима су најдоминантнији сесквитерпенски лактони, флавоноиди, терпени и алкалоиди, чија се улога огледа у антимикуробној и цитотоксичној активности. Претходна истраживања утврдила су да су апикалне (секреторне) ћелије капитатних жлезданих трихома у потпуности прекривене кутикулом, не садрже хлоропласт и углавном садрже глатки ендоплазматски ретикулум, а секреција метаболита у субкутикуларни простор започиње када се кутикула вршне ћелије почне одвајати од ћелијског зида (Amrhein и сар., 2014). Анализом дистрибуције капитатних жлезданих трихома у оквиру вегетативних органа код врсте *H. annuus* њихово присуство потврђено је једино на адаксијалном и абаксијалном епидермису листа, док их на стаблу и лисној дршци нема (Aschenbrenner и сар., 2013).

Линеарне жлездане длаке се од капитатних разликују по морфологији, локацији и хемијској саставу њихових метаболита. Податке о присуству линеарних жлезданих трихома у оквиру рода *Helianthus* сумирали су Aschenbrenner и сар. (2013) где наводе да су линеарне жлездане трихоме највише заступљене на стаблу и на лисној дршци, али могу бити ретко дистрибуиране још и на адаксијалном и абаксијалном епидермису, најчешће дуж нерава. Често се овај тип трихома јавља у комбинацији са нежлезданим трихомама. Линеарне жлездане трихоме су најчешће вишећелијске, унисеријатне структуре, дужине од 100 до 266  $\mu\text{m}$ , изграђене од 6 до 11 ћелија цилиндричног облика, а завршавају се једном, сферичном или коничном жлезданом ћелијом. Број ћелија није повезан са старошћу органа на коме се налазе. У погледу морфологије, функције и физиологије, линеарне жлездане трихоме су прилично хомогене. Супстанце које продукују су бисаболни тип сесквитерпена и флуоресцентна фенолна једињења (Spring, 1992). Према ранијим наводима, доминантна улога хемијских компоненти линеарних жлезданих трихома огледа се у одбијању предатора (Mullin и сар., 1991).

Поред жлезданих трихома секреторни систем фамилије Asteraceae чине и два типа секреторних структура - секреторни канали и млечне ћелије (Anderberg и Eldenäs, 2007; Jeffrey, 2007). Секреторни канали фамилије Asteraceae су шизогеног порекла, обложени секреторним епителом и најчешће су локализовани уз флоемске елементе проводних снопића у мезофилу листа и кори стабла (Jeffrey, 2007; Sulborska, 2007). Узимајући у обзир значај индументума као и значај секундарних метаболита секреторног система, акценат на истраживању типа, грађе и дистрибуције нежлезданих, жлезданих трихома и секреторних канала различитих органа дивљих врста сунцокрета чини се оправдан.

Род *Helianthus* се карактерише значајним варијацијама у погледу величине и облика листа (Seiler и Jan, 2010). Такође, морфолошке особине, као што су ширина, дужина и индекс листа, имају директан утицај на висину приноса. С тим у вези, селекција сунцокрета иде у смеру повећања лисне површине и скраћивања лисне дршке (Marinković и сар., 2003). С обзиром на важност листа, као главног асимилационог и транспирационог органа, у остваривању коначног приноса у селекцији су поред микроморфолошких особина важне и његове морфо-анатомске особине.

За одржавање хидрауличке и фотосинтетске активности листа од кључне важности су пре свега организација и густина васкуларног ткива листа (Sack и Scofoni, 2013; Fiorin и сар., 2016). Класификација нерватуре коју је дао Hickey (1973) препознаје шест главних типова (*pinnate*, *parallelodromous*, *campylodromous*, *acrodromous*, *actinodromous*, *palinactinodromous*) и бројне подтипове лисне нерватуре. Нерватура листа је генетички условљена особина (Roth-Nebelsick и сар., 2001). Већина еудикотила има мрежаста тип нерватуре код којих је увек присутан примарни нерв (главни) и секундарни нерви који се протежу од примарног ка рубовима листа (Runions и сар., 2005). Примарни и секундарни нерви су најодговорнији за провођење воде и органских материја у листу (Sack и сар., 2012). Њихова укупна дужина у односу на лисну површину, у литератури чешће позната као густина нерава, може веома варирати између врста. Густина нерватуре листа у позитивној је корелацији са степеном отпорности биљке према суши (Sack и сар., 2008). Гушћа нерватура лиске обезбеђује равномернију расподелу воде и хранљивих материја, као и већу механичку потпору листа током трајања суше.

Поред тога, већа густина нерава обезбеђује већу биомеханичку заштиту од хербивора (Choong и сар., 1992; Read и Stokes, 2006). Такође, тип и дистрибуција проводних снопића у лисним нервима у тесној су корелацији са капацитетом провођења воде и органских материја, а самим тим и са толерантношћу биљке на сушу (Maiti и сар., 2012).

Способност лисне дршке да постави лист у најпогоднији положај како би био фотосинтетички најактивнији у тесној је вези са особинама механичког ткива лисне дршке. Непосредно испод цвасти сунцокрета, листови су ситни и на кратким лисним дршкама, удаљавајући се од цвасти листови постају крупнији а лисна дршка дужа, те угао лисне дршке опада у односу на стабло до постављања у хоризонтални положај, да би при дну стабла лисна дршка у односу на стабло заузимала позицију обрнутог слова U (Palmer и Phillips, 1963). Утврђено је да лисна дршка листова хибрида сунцокрета који се налазе ближе цвасти има већи процентуали удео коленхима и склеренхима у односу на листове са средишњег и доњег дела стабла (Hernandez, 2010). Боље развијено механичко ткиво лисне дршке горњих листова омогућава погоднији положај листа чиме се обезбеђује већа фотосинтетичка активност, што је од посебног значаја у фази наливања семена када је њихова улога доминантна. Такође, развијеност механичког ткива лисне дршке доводи се у корелацију са степеном отпорности на механичка оштећења листа од стране хербивора, као и са толерантношћу на сушу (Maiti и сар., 2012). С тим у вези, организација и развијеност механичког ткива вршних листова представља важан податак приликом одабира жељених генотипова у процесу оплемењивања сунцокрета (Hernandez, 2010). Поред функционалног значаја, анатомска анализа лисне дршке омогућила би целовитије познавање биологије и диверзитета дивљих врста сунцокрета, што може бити значајна смерница у оплемењивачким програмима.

Будући да се гајени сунцокрет сматра средње осетљивом врстом на услове стреса изазваног сушом (Rauf, 2008), анатомске особине стабла, а посебно особине ксилема, врло су значајне у погледу испитивања толерантности биљке према суши (Maiti и сар., 2012). Карактеристике ксилема директно утичу на хидрауличну проводљивост стабла што је од велике важности за преживљавање биљака током екстремних сушних услова.



Генотипска специфичност анатомских карактеристика стабла сунцокрета стога може бити један од значајних индикатора приликом одабира генотипова толерантних на сушу (Ahmad и сар., 2018). С тим у вези, компаративна анатомска анализа стабла дивљих врста сунцокрета представља добру основу за издвајање потенцијално толерантнијих врста које се могу користити у оплемењивачким активностима гајеног сунцокрета на сушу.

### 1.2.2. Карактеристике делова репродуктивне регије

Осим на вегетативним органима, нежлездане и жлездане трихоме (линеарне и капитатне) присутне су и у оквиру делова репродуктивне регије. Aschenbrenner и сар. (2013) наводе нежлездане трихоме код врсте *H. annuus* на дршци цвасти, брактејама, језичастим, цевастим цветовима и плоду. Посебан тип нежлезданих трихома присутан само на плоднику и перикарпу плода код већине представника фамилије Asteraceae у литератури је познат као „zwillingshaare“, „duplex hair“ или „twin hair“ (Metcalfе и Chalk, 1973; Mukherjee и Nordenstam, 2012; Santos-Vicente, 2013). Истакнуто је да су дистрибуција и структура ових трихома константне на нивоу врсте (Mukherjee и Nordenstam, 2012). У региону цвасти, капитатне жлездане трихоме локализоване су на врховима антера цевастих цветова, где су линеарне жлездане трихоме одсутне (Aschenbrenner и сар., 2013). Према ранијим наводима стадијум секреције капитатних жлезданих трихома код цевастих цветова сунцокрета започиње када они достигну величину од око 2 mm (мерено од врха плодника) (Gorfert и сар., 2005). Познато је да се велики број штеточина, у првом реду ларве сунцокретовог мољца *Homoeosoma electellum* (Pyrulidae) хране поленом сунцокрета, што значајно утиче на успешност оплодње. Досадашње *in vitro* студије су показале да секундарни метаболити капитатних жлезданих трихома антера у контакту са ларвом сунцокретовог мољца изазивају високу стопу смртности (Prasifka, 2015). Узимајући у обзир да трихоме, посебно капитатне жлездане трихоме у региону цвасти представљају прву линију одбране од штеточина, те да је њихово присуство у директној вези са висином приноса сунцокрета, опис индументума дивљих врста сунцокрета у деловима репродуктивне регије може представљати значајну смерницу у процесу оплемењивања гајеног сунцокрета.

Инволукралне брактеје поред заштитне улоге органа репродуктивне регије значајно доприносе и фотосинтетској активности током формирања плодова. У том контексту, морфолошке карактеристике брактеја попут њиховог облика, дужине и распореда представљају важан параметар током процеса оплемењивања (Škorić и сар., 2012). О анатомској и микроморфолошкој грађи брактеја фамилије Asteraceae постоје малобројни и непотпуни подаци (Rosetti и Hernandez, 2015). Имајући у виду њихов функционални значај (Hernandez и Rosetti, 2016), оправдано је очекивати да би компаративна микроморфолошка и анатомска анализа брактеја могла указати на степен варијабилности појединих карактера између врста и омогућити примену тих сазнања у процесу оплемењивања сунцокрета.

Посматрано у еволутивном контексту, код сунцокрета је у нивоу цвасти развијено низ морфо-анатомских адаптација како би се повећала успешност оплодње. Повећање величине цвасти и интензитета обојености језичастих цветова у директној су корелацији са степеном оплодње, а самим тим и висином приноса (Wojtaszek и Maier, 2014). Проблеми са ниским приносима могу настати и када сунцокрет није довољно атрактиван за опрашиваче. Страноопрашивање доприноси повећању приноса, а тиме и производњи хране, што представља значајан индикатор квалитета усева (Klein и сар., 2007). Стога, принос сунцокрета као типичне ентомофилне биљке директно зависи од посете

опрашивача. У производњи хибридног семена сунцокрета, медоносна пчела *Apis mellifera* је најзначајнији опрашивач и често показује различите преференције за одређени генотип (Delaplane и Mayer, 2000; Mallinger и Prasifka, 2017). У потрази за нектаром пчеле користе визуелна и олфакторна чула (Reverté и сар., 2016). Атрактивност гајеног сунцокрета је повезана са неколико особина цвасти: величином и бојом цветова, доступношћу полена (Mallinger и Prasifka, 2017), саставом или садржајем нектара и мирисом цвасти (Pham-Delegue и сар., 1994). Осим пружања визуелних знакова, аспекти цветне морфологије могу бити важни у ограничавању приступа нектару. Утврђено је да је величина отвора цвастих цветова у позитивној корелацији са посетом пчела, односно да цветови ширег лумена крунице омогућавају опрашивачима лакши приступ нектаријском ткиву (Courcelles и сар., 2013). Са друге стране, са смањењем дужине крунице цвета и повећањем количине шећера у нектару атрактивност цвета сунцокрета се повећава (Mallinger и Prasifka, 2017). Да је дужина цвета генетички условљена особина у својим истраживањима потврдили су Kamler (1997) и Sammataro и сар. (1985). Међутим, за разлику од њих, постоје наводи да услови животне средине такође имају значајан утицај на експресију дужине крунице код сунцокрета (Atlagić и сар., 2000).

Имајући у виду да је нектар извор хране за опрашиваче, варијације у количини и саставу нектара могу имати значајан утицај на понашање пчела (Balana и сар., 1992; Burkle и Irwin, 2009). Нектарије фамилије Asteraceae су достигле висок ниво еволутивног развоја и у највећем броју случајева се одликују униформношћу у погледу топографије и локације (Frei, 1955; Mani и Saravanan, 1999). Код већег броја врста фамилије Asteraceae нектарије су присутне само у оквиру цвастих цветова, док код језичастих изостају или су ретко забележене. Стога, примарна улога цвастих цветова је у привлачењу опрашивача. Нектарије су најчешће распоређене у виду петоугла, при бази плодника (Sammatrao и сар., 1985). Величина нектарија варира у зависности од врсте (Sulborska и Weryszko-Chmielewska, 2006). У поређењу са гајеним генотиповима, дивље врсте рода *Helianthus* се карактеришу нешто ситнијим нектаријама. Код фамилије Asteraceae нектаријско ткиво је издиференцирано на епидермис и паренхим. Површина нектаријског ткива изграђена је од ситних, густо збијених ћелија задебљалих бочних зидова, прекривених танким слојем кутикуле. Једнослојне ћелије епидермиса карактерише присуство великог броја модификованих стома чија је улога лучење нектара. Модификоване стоме су рапорјеђене на различитим местима у оквиру нектарија, а највише су сконцентрисане у пределу вршног (апикалног) руба (Sammataro и сар., 1985). Код различитих сорти сунцокрета забележена је позитивна корелација између броја стома и посећености опрашивача цвастима (Sammataro и сар., 1985). Квалитативне и квантитативне карактеристике нектарија могу варирати на интерспецијском и интраспецијском нивоу (Sulborska и Weryszko-Chmielewska, 2006). Варијабилност може бити проузрокована низом фактора као што су: величина цвасти, позиција цветова, микроклиматски услови у оквиру цвасти, услови животне средине, активност опрашивача итд. (Davis и сар., 1998; Nicolson и сар., 2007). На основу прегледане литературе запажа се да су квантитативни подаци о упоредној анатомској анализи нектарија рода *Helianthus* веома оскудни. У том смислу би компаративна анатомска анализа цвастих цветова у зони нектарија различитих дивљих врста сунцокрета омогућила додатна сазнања која би се могла довести у везу са биологијом опрашивања.

Поред значаја опрашивача, доступности воде и минералних материја као и хормонског баланса унутар биљке, на висок проценат приноса сунцокрета утиче и функционална васкуларна веза између рецептакулума и плода (Merianne и Eckhard, 2002). Појава неналивених ахенија у централном делу рецептакулума везује се и за лошу васкуларизацију вретена цвасти (Goffner и сар., 1988).

Са аспекта успешности производње сунцокрета важне карактеристике плода су величина и наливеност, као и чврстина перикарпа. Плод сунцокрета-ахенија се састоји од семена и перикарпа. С обзиром на значај који перикарп има у заштити семена од механичких оштећења, а посредно и на укупан принос семена, подаци о особинама и развијености појединих ткива перикарпа значајно доприносе постизању жељеног селекционог циља (Perestova, 1976). Многа истраживања о анатомији перикарпа гајеног сунцокрета указују да су различите карактеристике перикарпа повезане са механичком отпорношћу ахенија (Denis и сар., 1994; Seifi и Alimardani, 2010). Премали процентуални удео перикарпа може довести до различитих проблема током машинске жетве и прераде семена сунцокрета (Marinković и сар., 2003). Дебљина перикарпа као и карактеристике појединачних ткива перикарпа имају директан утицај на способност клијања семена (Hernandez и Gustavo, 1985; Marinković и сар., 2003; Hu и сар., 2009; Aguardo и сар., 2011). Дивље врсте сунцокрета имају чврст перикарп и нижу клијавост у односу на гајене генотипове (Marinković и сар., 2003). Међутим, при селекцији сунцокрета фаворизују се сорте и хибриди који поред високе клијавости, захваљујући танком перикарпу, имају очувану чврстину која ће допринети механичкој отпорности плода. Чврстини перикарпа доприносе добро развијена ткива попут хиподермиса, склеренхима и фитомеланинског слоја. За општу механичку отпорност плода, а самим тим и висину приноса од изузетне су важности развијеност, дистрибуција и орнаментика фитомеланинског слоја у перикарпу (Škogić и сар., 2012). У процесу гајења сунцокрета присуство фитомеланина представља ефикасан механизам заштите плода од оштећења изазваних ларвом сунцокретовог мољца (Seiler и сар., 2017). Фитомеланин је слој перикарпа присутан код скоро свих чланова трибуса Heliantheae, осим код субтрибуса Gaillardinae и Marshallinae, што указује на његову важност у еволутивном и таксономском погледу (Pandey и Dhakal, 2001). Иако су значај и улога перикарпа у процесу клијања семена сунцокрета познати, информације о разликама у његовим анатомским и микроморфолошким карактеристикама између дивљих врста сунцокрета и потенцијалној примени тих сазнања у процесу оплемењивања нису довољно познате.

### 1.2.3. Епикутикуларни восак – функција и састав

Површински липиди наталожени на спољашњу површину кутина називају се епикутикуларни воскови (Jeffree, 1986). Уколико у липидима епикутикуларног воска доминира једна компонента (преко 80%) долази до формирања тродимензионалних површинских кристала. Изглед кристала најчешће је условљен физичко-хемијским карактеристикама доминантне компоненте епикутикуларног воска (Jeffree и сар., 1976; Eigenbrode и Espelie, 1995). Због велике варијабилности у погледу микроморфологије, урађен је детаљни преглед и класификација епикутикуларних воскова доводећи у везу орнаменту кристала са хемијским саставом воска (Barthlott и сар., 1998).

Имајући у виду да восак представља прву баријеру а и контактну површину између биљке и спољашње средине, његова улога у биљном свету је веома битна у функционалном и еколошком аспекту. Епикутикуларни восак штити биљна ткива од оштећења изазваних UV зрачењем, високим или ниским температурама, спречава задржавање воде на површини биљних органа и продирање патогена (Wang и сар., 2016).

Све је више студија које указује на значај воска у одржавању квалитета плода. Присуство епикутикуларног воска представља механичку баријеру плода од оштећења узрокованог од стране патогена и хербиворних инсеката (Glenn и сар., 1990; Chu и сар., 2017; 2018). Микроморфолошке и хемијске карактеристике епикутикуларног воска могу се довести у везу са отпорношћу на патогене и током сазревања плода (Wu и сар., 2017). Одржавање виталности семена сунцокрета условљено је микроморфологијом кристала

перикарпа који учествују у рефлексији сунчеве светлости и на тај начин спречавају дехидратацију плода (Franchini и сар., 2010). Поред пружања механичке отпорности биљкама, хемијски састав воскова може имати и токсичан утицај на инсекте који се хране и полажу јаја на биљкама (Eigenbrode и Espelie, 1995).

У хемијском погледу, епикутуларни восак представља смешу алифатичних угљоводоника и њихових деривата, укључујући примарне и секундарне алкоhole, алкане, масне киселине, кетоне и алдехиде (Kolattukudy, 1996). Најдоминантнија хемијска компонента епикутуларног воска су дуголанчани *n*-алкани познатији као парафини (C25-C35) (Marin, 2003). Алкани представљају засићене угљоводонике чији су молекули повезани ковалентним везама. Величина и облик алкана зависи од броја и расподеле угљеникових атома. У зависности од њихове организације разликујемо линеарне, цик-цак, цикличне и рачвасте алкалне структуре (Nikolić, 2008). Најзаступљенији алкани код већине терестичних биљака су са непарним бројем угљеникових атома, тачније C27, C29 и C31. Због своје неполарности алкани у највећој мери доприносе хидрофобности воска спречавајући губитак воде (Barnes и сар., 1996). Висока температура и ниска влажност представљају главне еколошке факторе који утичу на повећану производњу воска и издуживање ланаца алкана. На тај начин се биљка брани од прекомерног исушивања и дехидратације. Будући да хемијске карактеристике *n*-алкана епикутуларног воска међу дивљим врстама сунцокрета могу бити повезане са њиховим различитим потребама за дорманцијом и клијавошћу семена, као и механичком отпорношћу перикарпа, њихова карактеризација може да представља важну смерницу приликом одабира жељених генотипова. Због свега наведеног, анализа епикутуларног воска перикарпа је веома важна у циљу постизања бољег квалитета производње и смањења губитка приноса сунцокрета.

Узимајући у обзир растуће потребе за производњом гајеног сунцокрета чини се неопходним употпуњавање знања о биологији сунцокрета са више научних аспеката. Самим тим, оправдано је очекивати да би детаљна истраживања која укључују микроморфолошке и анатомске карактеристике вегетативних органа и делова репродуктивне регије, као и податке о својствима епикутуларног воска перикарпа допринела потпунијем сагледавању потенцијала одабраних дивљих врста сунцокрета. Упоредним прегледом добијених резултата морфолошке, анатомске и микроморфолошке анализе вегетативних и репродуктивних органа дивљих врста сунцокрета добија се значајна база морфо-анатомских карактеристика које могу бити од значаја у оплемењивачким програмима при стварању економски значајних генотипова широке отпорности.

## 2. ЦИЉЕВИ ИСТРАЖИВАЊА

Врсте рода *Helianthus* се путем интерспецијског укрштања у програмима оплемењивања углавном користе за унос пожељних гена за отпорност на патогене, али и повећање квалитета приноса гајеног сунцокрета. Стога, узимајући у обзир резултате претходних истраживања и досадашње литературне податке, истраживања у оквиру ове дисертације биће спроведена у циљу:

- Упознавања микроморфолошких и анатомских особина грађе дивљих врста сунцокрета и издвајања оних које су пожељне са аспекта оплемењивања и стварања нових високоприносних хибрида.
- Одабира дивљих врста сунцокрета које су, услед поседовања елемената ксероморфне грађе, толерантни на услове водног дефицита.
- Издвајања анатомских параметара који су важни у одабиру хибрида са већим потенцијалима за транспортом воде и наливањем плода.
- Употпуњавања знања о микроморфолошким и анатомским карактеристикама инволукралних брактеја и нектаријског ткива.
- Дефинисања хистолошких параметара (квалитативних и квантитативних) перикарпа и хемијске карактеризације *n*-алкана епикутикуларног воска перикарпа, који су од значаја за разумевање утицаја анатомске и хемијске грађе перикарпа на формирање и квалитет плода, као и на сам процес клијања семена.

### 3. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ

### 3.1. Материјал узоркован за анализу

Теренски рад на прикупљању биљног материјала спроведен је на огледним пољима Одељења за сунцокрет, Института за ратарство и повртарство у Новом Саду током 2015, 2016. и 2019. године (Сл. 3).



Слика 3. Огледно поље дивљих врста сунцокрета Одељења за сунцокрет, Института за ратарство и повртарство у Новом Саду.

Истраживањем су обухваћене 4 једногодишње и 19 вишегодишњих дивљих врста сунцокрета (Таб. 4; Сл. 4-7). Врсте су узорковане истовремено, у фази цветања за потребе морфо-анатомске анализе и у фази плодоношења за анатомске, микроморфолошке и хемијске анализе перикарпа. Биљни материјал за морфо-анатомску анализу обухватао је надземне органе биљке, од пет до десет случајно одабраних јединки сваке врсте. Материјал сакупљен у пољу конзервиран је у фиксативу (60% етанол) и по један реперезентативан узорак од сваке врсте пресован је за чување у хербаријуму. Зреле ахеније су након сушења на собној температури складиштене у посебне папирне кесе.

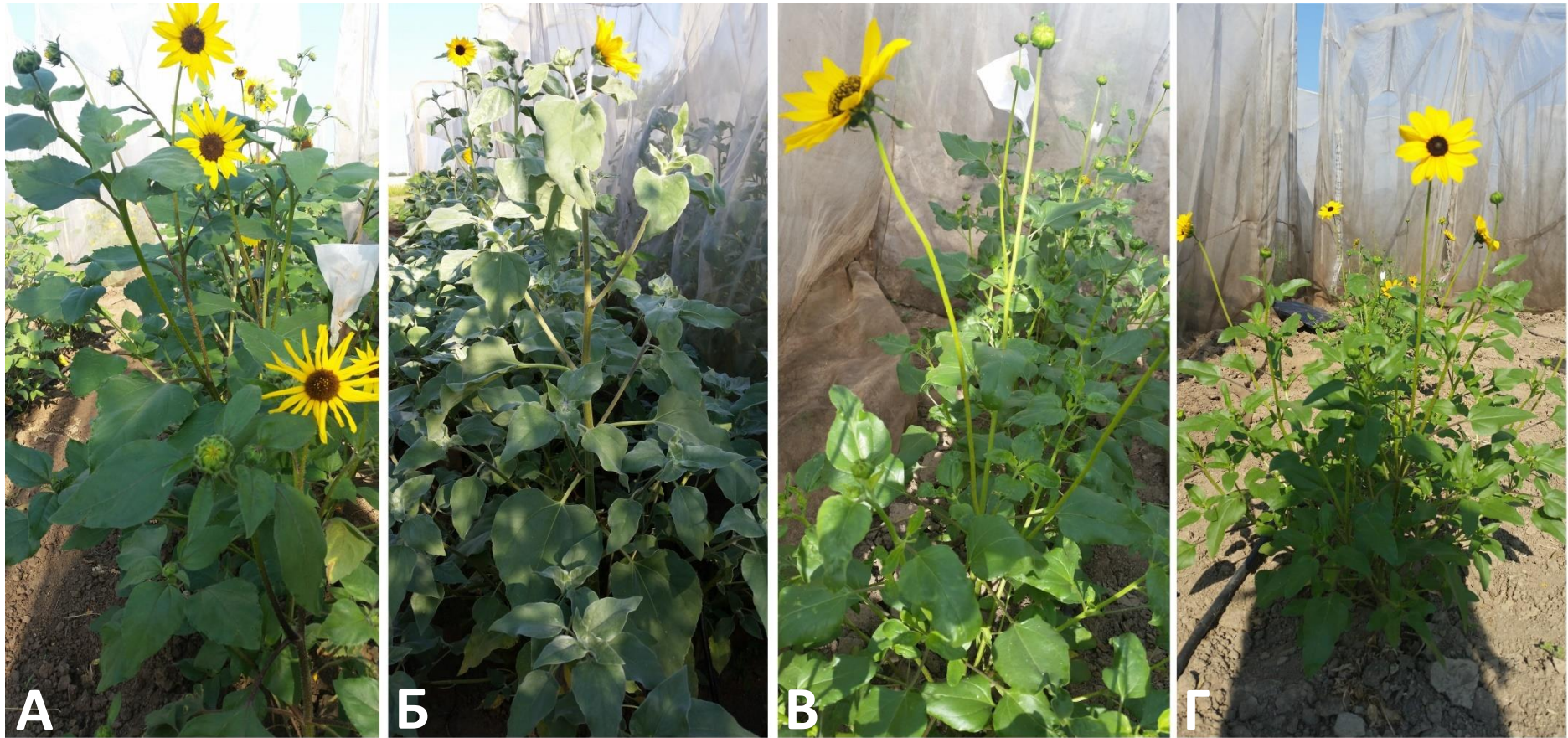


Табела 4. Списак врста коришћен у истраживању.

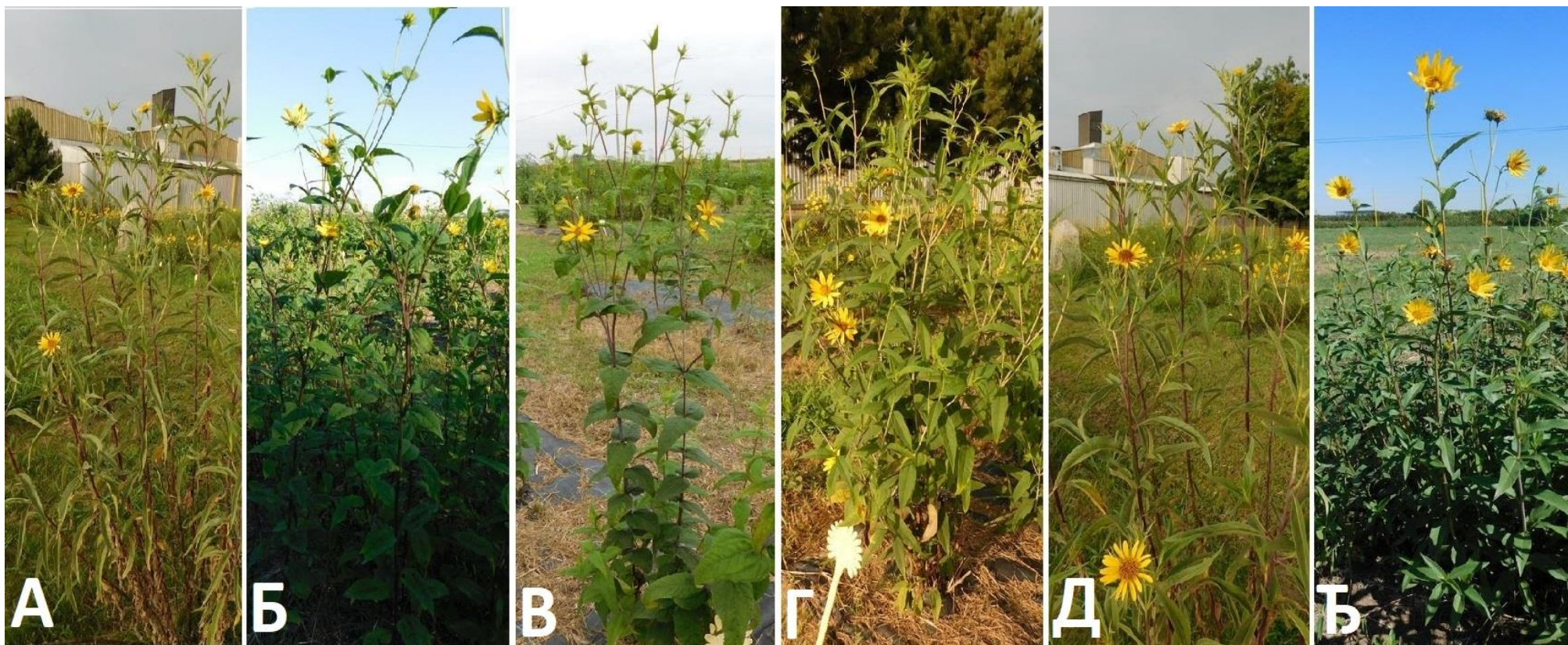
Једногодишње дивље врсте сунцокрета	Секција	Серија	Број хромозома (n)
<i>H. annuus</i> L.	H	-	17
<i>H. argophyllus</i> Torr. et A. Gray	H	-	17
<i>H. petiolaris</i> Nutt.	H	-	17
<i>H. praecox</i> Engelm et A. Gray	H	-	17
Вишегодишње дивље врсте сунцокрета			
<i>H. californicus</i> D.C.	A	C	51
<i>H. decapetalus</i> L.	A	C	17, 34
<i>H. divaricatus</i> L.	A	C	17
<i>H. eggertii</i> Small	A	C	51
<i>H. giganteus</i> L.	A	C	17
<i>H. glaucophyllus</i> D. M. Sm.	A	M	17
<i>H. grosseserratus</i> M. Martens	A	C	17
<i>H. hirsutus</i> Raf.	A	C	34
<i>H. laevigatus</i> Torr. Et A. Gray	A	M	34
<i>H. maximiliani</i> Schrad.	A	C	17
<i>H. microcephalus</i> Torr. Et A. Gray	A	M	17
<i>H. mollis</i> Lam.	A	C	17
<i>H. nuttalli</i> Torr. Et A. Gray	A	C	17
<i>H. pauciflorus</i> O. Spring	A	A	51
<i>H. resinosus</i> Small	A	C	51
<i>H. salicifolius</i> A. Dietr.	A	C	17
<i>H. smithii</i> Heiser.	A	M	17, 34
<i>H. strumosus</i> L.	A	C	34, 35
<i>H. tuberosus</i> L.	A	C	51

\*Секција: H - *Helianthus*, A - *Atrorubens*;

\*Серија: C - *Corona-solis*, M - *Microcephali*, A - *Atrosuabentens*.



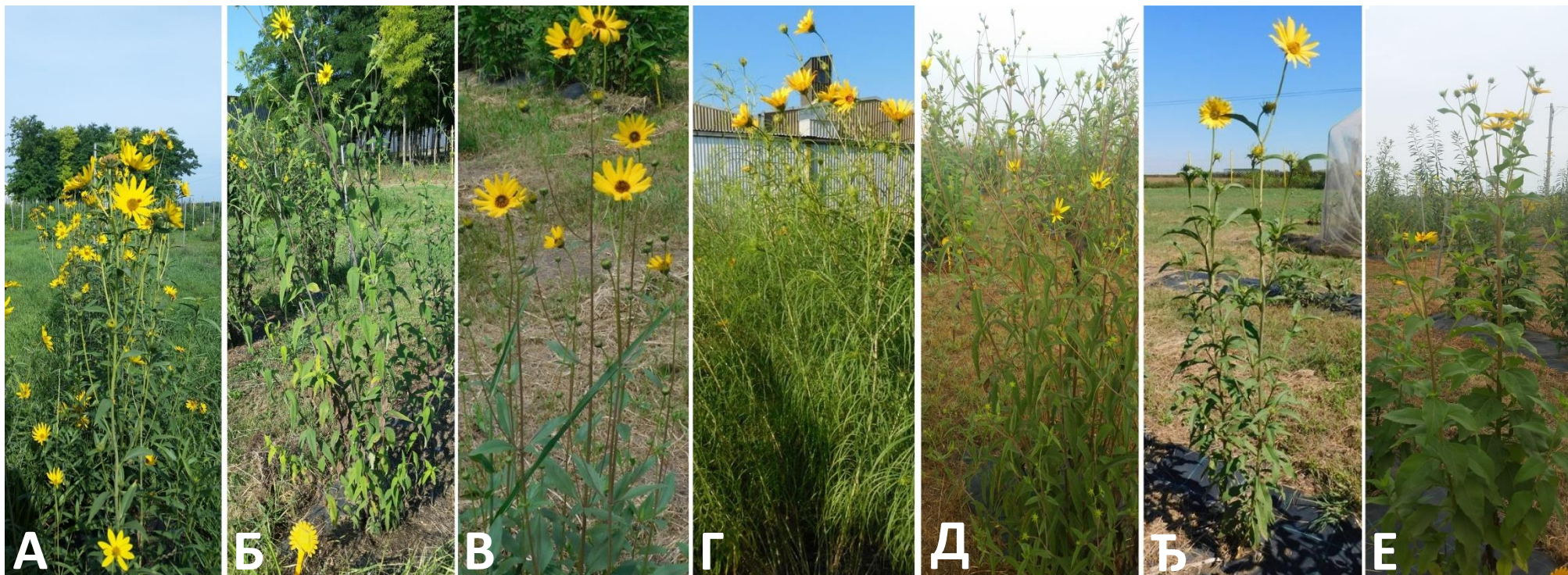
Слика 4. Анализиране једногодишње врсте: *H. annuus* (А), *H. argophyllus* (Б), *H. petiolaris* (В), *H. praecox* (Г).



Слика 5. Анализирани вишегодишње врсте: *H. californicus* (А), *H. decapetalus* (Б), *H. divaricatus* (В), *H. eggertii* (Г), *H. giganteus* (Д), *H. glaucophyllus* (Ѕ).



Слика 6. Анализирани вишегодишње врсте: *H. grosseserratus* (А), *H. hirsutus* (Б), *H. laevigatus* (В), *H. maximiliani* (Г), *H. microcephalus* (Д), *H. mollis* (Ѕ).



Слика 7. Анализирани вишегодишње врсте: *H. nuttallii* (А), *H. pauciflorus* (Б), *H. resinosus* (В), *H. salicifolius* (Г), *H. smithii* (Д), *H. strumosus* (Ђ), *H. tuberosus* (Е).

### 3.2. Морфолошка анализа биљног материјала

Квалитативни и меристички морфолошки карактери анализирани су на листовима и у нивоу цвасти (инволукралне брактеје, пречник рецептакулума цвасти, цвасти цветови и плодови) (Таб. 5).

За потребе морфометријске анализе листова од сваке биљне врсте узорковано је по 10 листова након чега су листови сушени под притиском. Употребљени су листови са трећег нодуса посматрано од врха главице. Након сушења, листови су скенирани помоћу скенера HP officejet Pro 8610 (резолюција 200 dpi).

Биометричке особине скенираног листа анализирани су помоћу софтверског програма Digimizer вер. 4.5.2. На сваком појединачном листу морфометријска анализа обухватила је обраду квантитативних карактера: дужина лиске (cm), ширина лиске у најширем делу (cm), дужина лисне дршке (cm), однос дужине и ширине лиске (индекс лиске), површина лиске (cm<sup>2</sup>) и укупна дужина секундарних нерава (с.н.). На основу укупне дужине секундарних нерава прерачуната је њихова густина по јединици површине лиске (укупна дужина с.н./површина лиске). Због слабе изражености, анализа нерватуре листа није рађена код врсте *H. salicifolius*.

Узимајући у обзир интраспецијску и интерспецијску варијабилност морфологије листа, на основу израчунатог индекса лиске дефинисани су основи облици листа доминантни за врсту.

Облик листа на основу вредности индекса:

- < 2: срцаст до троугласт
- 2-3: широко-ланцетаст
- 3,1-9: уско-ланцетаст
- > 9: линеаран

За морфолошку карактеризацију инволукралних брактеја одвајан је по један листић из спољашњег круга инволукрума са минимум пет јединки од сваке врсте. Анализирани квантитативни карактери су дужина и ширина брактеја (у нивоу најширег дела листића). На основу индекса (дужина/ширина) изведена су три основна облика брактеја доминантна за врсту.

Облици брактеја на основу вредности индекса:

- < 2: овалан (О)
- 2-6: широко-ланцетаст (ШЛ)
- > 6: уско-ланцетаст (УЛ)

За морфолошку анализу рецептакулума (вретена) цвасти сакупљан је биљни материјал свих вишегодишњих и две једногодишње врсте (*H. annuus*, *H. argophyllus*) у пуној фази цветања. У години узорковања материјала за анализу цвасти (2019.), врсте *H. petiolaris* и *H. praecox* нису биле доступне. Пречник рецептакулума цвасти мерен је коришћењем Шублеровог мерача. Из периферног дела цвасти (други попуно отворен прстен), одабрано је по 10 цвастих цветова од сваке врсте на којима је вршено мерење дужине крунице. Дужина крунице је мерена од основе до врха зубаца цвастих цветова.

За морфолошке карактеристике плода сакупљани су плодови (ахеније) у фази плодоношења биљке и чувани у картонским кесама. Од сваке биљне врсте анализирано је по 50 случајно одабраних ахенија. Морфолошке карактеристике ахенија детерминисане су помоћу стерео микроскопа Leica MZ16 са камером Leica DFC 320 (3 MP). Дужина плода мерена је од врха карпоподијума до врха стилоподијума, док је ширина мерена у нивоу најширег дела плода. Израчунат је индекс ахеније (однос дужине и ширине). Такође, изведени су и описани и други квалитативни карактери плода:

Дистрибиција фитомеланина:

- у виду црних пруга: 1
- у виду ситних мрља: 2
- у виду крупних мрља: 3

Облик ахеније изведен на основу индекса:

- < 2: широко-овалан (ШО)
- 2-2,4: уско-овалан (УО)
- 2,5-3: издужен (И)

Због природе материјала и недовољног броја ахенија као последица ниског плодносног капацитета, врста *H. californicus* је изостављена из ове анализе.

Табела 5. Приказ анализираних квантитативних морфолошких карактера.

Лист	Брактеје	Плод	Цваст
Дужина л. (cm)	Дужина брактеја (mm)	Дужина ахеније (mm)	Пречник рецептакулума (mm)
Ширина л. (cm)	Ширина брактеја (mm)	Ширина ахеније (mm)	Дужина крунице (mm)
П. л. (cm <sup>2</sup> )	Индекс брактеја	Индекс плода	
Дужина лисне дршке			
Индекс листа			
Укупна дужина с.н. (cm)			
Густина с. н.			

\*П. - површина; л. - лиске; с. н. - секундарни нерви.

### 3.3. Микроморфолошка анализа биљног материјала

Микроморфолошка анализа спроведена је на листовима, брактејама, цевастим цветовима и плоду.

За анализу стома и индументума узети су свежи листови у раним јутарњим часовима у фази цветања биљке. Узорковани су листови са другог нодуса посматрано од врха главице са 5 различитих јединки сваке врсте. Отисци адаксијалног (епидермис лица) и абаксијалног епидермиса (епидермис наличја) узимани су са средишњег дела лиске методом отиска (Ruzin, 1999; Zorić и Luković, 2018).

Анализа отиска изведена је коришћењем светлосног микроскопа и програма Image Analyzing System Motic 2000. Број и величина стома као и број и површина базе трихома анализирани су на по 5 видних поља по сваком отиску изабраном методом сличајног узорка. Густина стома и трихома добијена је прерачунавањем њиховог броја из видног поља микроскопа по јединици површине. На основу односа дужине и ширине стома, одређен је индекс стома. Због природе материјала, густог индументума и немогућности прављења препарата из ове анализе потпуно су изостављене врсте *H. argophyllus* и *H. mollis*.

За потребе микроморфолошке анализе листа, брактеја, цевастих цветова (хербаризованих) и перикарпа, биљни материјал је постављан на металне носаче, упарен и пресвучен златом (180 секунди) под притиском 30 mA, а затим анализиран на различитим увећањима коришћењем скенинг електронског микроскопа (СЕМ) JEOL JSM-6460 LV. За сваки орган СЕМ анализа спроведена је на 1-3 узорка по свакој биљној врсти. Микроморфолошка анализа листова и брактеја рађена је на хербаризованом, сушеном материјалу, на којем су претходно урађене меристичке анализе. Адаксијални и абаксијални епидермис листа анализиран је на узорку узетом из средишњег дела лиске. За анализу оба епидермиса брактеја узимани су узорци целих листића из спољашњег

круга инволукрума. Микроморфолошка анализа цевастих цветова урађена је на свежем материјалу у фази цветања биљке. Свеж материјал постављен је на металне носаче и без претходно описане припреме материјала, директно анализиран. Узимани су репрезентативни примерци цветова из другог, потпуно формираног прстена цвасти (посматрано од периферије главице). Цевасте цветове су анализирани у три зоне: базална и апикална зона крунице, и апикална зона антера. У циљу додатне потврде типова и дистрибуције трихома цевастих цветова, анализиран је хербаризован материјал. За анализу перикарпа ахенија коришћени су цели плодови сакупљени у фази плодоношења биљке из средишњег дела цвасти, након додатног сушења на собној температури. СЕМ анализа наведених органа обухватила је све једногодишње и вишегодишње врсте, осим код анализе цветова где су поред вишегодишњих врста за анализу одабране и још две једногодишње врсте (*H. annuus* и *H. argophyllus*).

### 3.4. Анатомска анализа биљног материјала

До прављења анатомских препарата, биљни материјал чуван је и фиксиран у 50% етанолу. За потребе анатомских испитивања направљени су препарати средишњих делова: стабла (друга интернодија посматрано од врха биљке), лисне дршке и главног нерва листа (лист са другог нодуса посматрано од врха биљке), вршног дела централне дршке цвасти, инволукралних брактеја и перикарпа плода. Анатомска анализа цевастих цветова спроведена је у зони нектарија. Попречни пресеци дебљине између 30 и 60  $\mu\text{m}$  добијени су коришћењем Leica CM 1850 криостата на  $-20^{\circ}\text{C}$ . Од 5 до 10 попречних пресека анализирано је за сваку врсту. Мерење и анализа великог броја кавантитативних карактера извршена је уз помоћ светлосног микроскопа, камере (5 MP) и програма за анализу слике Image Analyzing System Motic 2000 (Таб. 6 и 7). Доказивање присуства лигнина у пресецима, спроведено је коришћењем смеше флороглуцинола и хлороводоничне киселине (Ruzin, 1999), чијом применом се при позитивној реакцији уочава црвена обојеност ћелијских зидова који садрже лигнин.

Уз мерења, направљене су и фотографије органа, појединачних ткива и структура на различитим увећањима. За дигиталну обраду фотографија користићен је програм PHOTOSHOP верзија 7.1.12.

На основу резултата мерења израчунати су процентуални удели појединачних ткива у односу на укупну површину пресека органа који се мери. Такође, израчунати су и индекс главног нерва листа (дебљина лиске у зони главног нерва/дебљина лиске на  $\frac{1}{4}$  ширине) и индекс главног нерва брактеје (дебљина брактеје у зони главног нерва/дебљина брактеје на  $\frac{1}{4}$  ширине).

У циљу детаљнијег описа проводног и секреторног ткива лисне дршке, главног нерва и дршке цвасти мерењем су обухваћени сви проводни снопићи и секреторни канали. У табелама је приказан њихов број, површина и процентуални удео у односу на површину пресека лисне дршке и дршке цвасти. Код главног нерва приказана је збирна површина ксилема и флоема, као и број и површина секреторних канала, док је процентуални удео проводног ткива и секреторног ткива рачунат у односу на површину пресека главног нерва. У стаблу је одређен број секреторних канала, а за анализу проводног ткива обухваћено је пет најкрупнијих проводних снопића. У табелама је представљена збирна површина проводних снопића, ксилема, флоема и склеренхима, а њихов процентуални удео је рачунат у односу на површину пресека стабла. У ксилему главног нерва и дршке цвасти одређивани су број и површина лумена трахејарних елемената свих проводних снопића. У лисној дршци број и површина трахејарних елемената одређивани су у ксилему централног снопића, а код стабла у ксилему пет најкрупнијих проводних снопића.



Ради добијања прецизнијих података о капацитету проводљивости главног нерва лиске и дршке цвасти, урађена је детаљнија анализа проводних елемената ксилема код свих анализираних врста. Након измерених вредности лумена трахејарних елемената (трахеја и трахеида), дефинисани су различити рангови површина, а затим су изведени њихови процентуални удели у односу на укупан број трахејарних елемената сваког пресека. Резултати за сваку врсту су приказани табеларно и графички.

Трахејарни елементи главног нерва су на основу величине лумена подељени у 4 групе:  $< 100 \mu\text{m}^2$ ,  $100-500 \mu\text{m}^2$ ,  $501-1000 \mu\text{m}^2$  и  $> 1000 \mu\text{m}^2$ .

Трахејарни елементи дршке цвасти су рангиране у 5 група:  $< 150 \mu\text{m}^2$ ,  $150-300 \mu\text{m}^2$ ,  $301-500 \mu\text{m}^2$ ,  $501-1000 \mu\text{m}^2$  и  $> 1000 \mu\text{m}^2$ .

Такође, ради добијања прецизнијег увида о развијености секреторних канала главног нерва, лисне дршке и дршке цвасти мерена је површина свих секреторних канала у оквиру пресека, након чега су дефинисани рангови различитих димензија лумена, а затим су изведени и њихови процентуални удели код сваке врсте. Резултати за сваку врсту су приказани табеларно и графички.

Секреторни канали главног нерва, лисне дршке и дршке цвасти рангирани су у следеће групе:  $< 1000 \mu\text{m}^2$ ,  $1000-3000 \mu\text{m}^2$ ,  $> 3000 \mu\text{m}^2$ .

Табела 6. Приказ анализираних општих анатомских карактера вегетативних органа и делова репродуктивне регије.

Лиска (г. н.)	Лисна дршка	Стабло	Дршка цвасти	Брактеје	Нектарије	Плод
Д. лиске на ¼ ширине (µm)	П. лисне дршке (mm <sup>2</sup> )	П. стабла (mm <sup>2</sup> )	П. дршке цвасти (mm <sup>2</sup> )	Д. брактеје на г. н. (µm)	П. крунице цвастог цвета (mm <sup>2</sup> )	Д. перикарпа (µm)
П. г. н. (mm <sup>2</sup> )	Размак између крилаца (µm)	П. примарне коре и епидермиса (mm <sup>2</sup> )	Д. кутикуле (µm)	Д. брактеје на ¼ ширине (µm)	П. нектарије (mm <sup>2</sup> )	Д. епидермиса са кутикулумом
Д. г. н. (µm)	Дубина усека (µm)	П. централног цилиндра (mm <sup>2</sup> )	П. ћелија епидермиса (µm <sup>2</sup> )	Индекс брактеје	П. стубића (mm <sup>2</sup> )	Д. хиподермиса
Ширина г. н. (µm)	П. коленхима са епидермисом (mm <sup>2</sup> )	П. паренхима сржи (mm <sup>2</sup> )	П. примарне коре и епидермиса (mm <sup>2</sup> )		Д. нектаријског ткива (µm)	Бр. слојева хиподермиса
Индекс г. н.	% коленхима са епидермисом	% примарне коре и епидермиса	П. централног цилиндра (mm <sup>2</sup> )			Д. склерификованог паренхима
П. коленхима са епидермисом г. н. (mm <sup>2</sup> )		% централног цилиндра	П. паренхима сржи (mm <sup>2</sup> )			Бр. слојева склерификованог паренхима
П. хлоренхима г. н. (mm <sup>2</sup> )		% паренхима сржи	% коленхима и епидермиса			Дужина паренхимских зрака (µm)
% коленхима са епидермисом			% паренхима примарне коре			Ширина паренхимских зрака (µm)
% хлоренхима			% централног цилиндра			% епидермиса са кутикулумом
			% паренхима сржи			% хиподермиса
						% склерификованог паренхима
						% паренхима

\*Д. - дебелина, П. - површина, г. н. - главни нерв, Бр. - број.

Табела 7. Приказ анализираних анатомских карактера проводног и секреторног ткива вегетативних органа и делова репродуктивне регије.

Лиска (г. н.)	Лисна дршка	Стабло	Дршка цвасти	Брактеје
П. ксилема г. н. (mm <sup>2</sup> )	П. проводног ткива (mm <sup>2</sup> )	П. к. с. (mm <sup>2</sup> )	Бр. п. с. на пресеку	Бр. п. с. на пресеку
П. флоема г. н. (mm <sup>2</sup> )	Бр. п. с. на пресеку	П. ксилема к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. п. с. (mm <sup>2</sup> )	Бр. секреторних
П. лумена т. е. (μm <sup>2</sup> )	П. лумена т. е. у ц. с. (μm <sup>2</sup> )	П. флоема к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. ксилема (mm <sup>2</sup> )	канала на пресеку
Бр. т. е. на пресеку г. н.	Бр. т. е. у ц. с.	П. склеренхима к.с. (mm <sup>2</sup> )	П. флоема (mm <sup>2</sup> )	
П. секреторних канала на пресеку	П. секреторних канала (μm <sup>2</sup> )	П. т. е. у к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. склеренхима (μm <sup>2</sup> )	
г. н. (μm <sup>2</sup> )	Бр. секреторних канала на	Бр. т. е. у к. с.	П. лумена т. е. (μm <sup>2</sup> )	
Бр. секреторних канала на пресеку	пресеку	Бр. секреторних канала на	Бр. т. е. на пресеку	
г. н.	% проводног ткива	пресеку	Бр. секреторних	
% ксилема	% секреторних канала	% ксилема к. с.	канала на пресеку	
% флоема		% флоема к. с.	П. секреторних канала	
% секреторних канала		% склеренхима к. с.	(μm <sup>2</sup> )	
			% ксилема	
			% флоема	
			% склеренхима	
			% секреторних канала	

\*П. - површина, т. е. - трахејарни елементи, г. н. - главни нерв, Бр. - број, п. с. - проводни снопићи, ц. с. - централни снопић, к. с.- најкрупнији снопићи.

### 3.5. Изоловање *n*-алкана из епикутуларног воска плода

Изоловање *n*-алкана из епикутуларног воска плода урађено је на свим вишегодишњим врстама осим код врсте *H. californicus* због недовољне количине материјала што је последица ниског плодносног капацитета врсте. За потребе карактеризације *n*-алкана епикутуларног воска перикарпа узоркован је 1 грам зрелих, претходно осушених ахенија. За испирање епикутуларних воскова перикарпа коришћено је 10 ml *n*-хексана у трајању од 60 секунди. У циљу уклањања нераствореног материјала, испирци су пропуштени кроз квалитативни филтер папир (70 g/m<sup>2</sup>). Након филтрације, екстракт је концентрисан на собној температури а потом елуиран са 5 ml *n*-хексана кроз мини-колону (Пастерове пипете напуњене флорисолом и анхидрованим натријум-сулфатом) и концентрован на 0,5 ml, те чуван на хладном и тамном месту на температури од +4 °C до хемијске анализе (Dodoš и сар., 2017).

#### 3.5.1. GC-MS и GC-FID анализа за одређивање *n*-алкана

За анализу хемијског састава екстракта коришћена су GC-MS (гасна хроматографија-масена спектрометрија) и GC-FID (гасна хроматографија са пламено јонизујућим детектором). Узорци су снимани применом аналитичког система GC систем Agilent 7890A и MSD Agilent 5975C, FID детектором на температури од 250 °C. Раздвајање је вршено на капиларној колони DB 5 Agilent 19091S-433 (30m x 0,25 mm) чија се температура кретала у распону од 60-300°C. Носећи гас, хелијум (He) био је под константним притиском од 16.255 psi. Инјектовање 1 µL узорка (10:1), вршено је инјектором Agilent 7683B. Детекција компоненти резултата је поређење масеног спектра компоненти са спектрима из базе (NIST, верзија 2005; Wiley, верзија 1996).

Да би се проценили целокупни *n*-алкански профили, израчуната је просечна дужина ланца (*N*) и дисперзија око њега (*d*) (Dodoš и сар., 2017). Прорачуни *N* и *d* укључују само алкане са укупним процентуалним саставом већим од 1% (C25 – C33).

### 3.6. Статистичка анализа података

За статистичку интерпретацију и графички приказ података коришћени су програмски пакети PAST верзија 3.16 и R studio програм верзија 3.3.3 у оквиру којих су примењивани различити тестови. За сваку мерену особину анализирани су основни дескриптивни статистички параметри: аритметичка средина, стандардна грешка и коефицијент варијације. За утврђивање статистички значајних разлика између анализираних врста коришћен је Duncan тест за ниво значајности  $p \leq 0,05$ . Разлике између вредности обележених истим бројем словом нису статистички значајне. Duncan тест је рађен засебно за једногодишње и вишегодишње врсте. Међузависност одабраних особина исказана је Пирсоновим коефицијентима корелације, док је статистичка значајност коефицијената утврђена на нивоу значајности 0,05.

Да би се сагледала општа варијабилност квантитативних карактера и издвојили карактери који највише доприносе варијабилности и дискриминацији врста коришћени су мултивариациони тестови као што су анализе главних компоненти (Principal Component Analysis – PCA) и дискриминантна анализа основних компоненти (Discriminant Analysis – DA). Допринос квалитативних карактера дефинисању и раздвајању врста одређен је коресподентном анализом (CA).

Анализа главних компоненти има за циљ да сирове податке преведе у променљиве - главне компоненте. Применом РСА утврђена је општа структура варијабилности узорка, као и улога појединих карактера у укупној варијабилности узорка. РСА доприноси и разумевању односа између појединих врста у мултидимензионалном простору. Резултати анализе су представљени у виду графикана који је дефинисан првом и другом осом које описују највећи проценат варијабилности узорка. РСА је примењена у приказивању резултата хемијске карактеризације епикутикуларног воска перикарпа плода.

Дискриминантном анализом основних компоненти омогућено је сагледавање добијених група, на основу комбинације карактера који највише доприносе дискриминацији. Анализа је рађена на јединкама груписаним према врстама у оквиру свих органа. Резултати су приказани табеларно (оптерећење квантитативних карактера по осам) и графички (положајем центроида и јединки испитиваних врста у простору прве две дискриминантне осе).

У циљу анализе одабраних квалитативних карактера појединих делова органа примењена је Коресподентна анализа (СА). Коресподентна анализа заснована је на одређивању корелације између претходно кодираних варијабли као и на утврђивању њихове учесталости код сваке врсте. На тај начин могуће је проценити који од анализираних карактера најбоље описују тенденцију груписања врста.

## 4. РЕЗУЛТАТИ

#### 4.1.1. Грађа вегетативних органа анализираних врста рода *Helianthus* spp.

#### 4.1.2. Морфолошке карактеристике листа

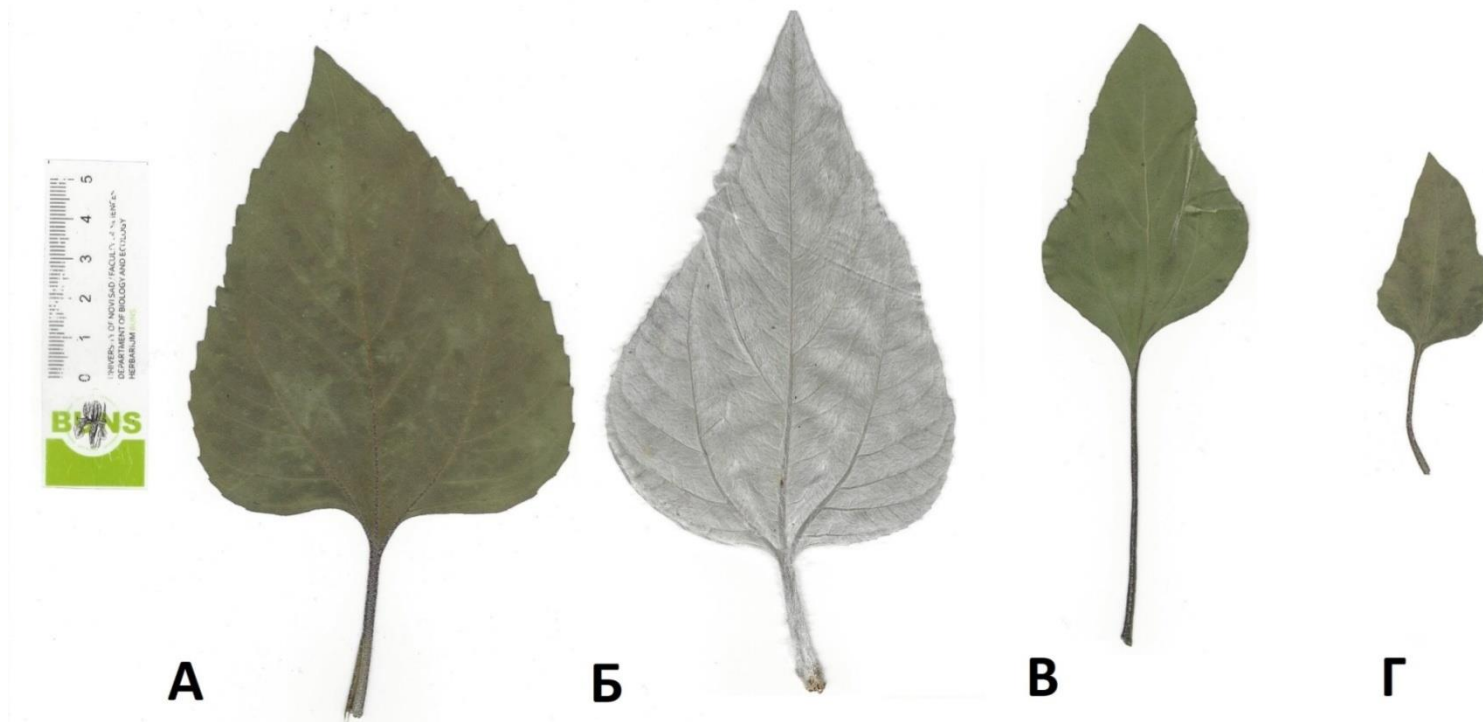
Код анализираних врста уочен је наизменичан и наспраман распоред листова. Код већине врста дуж стабла могу се уочити оба типа распореда у зависности од позиције листа на нодусу. Најчешће су листови при основи стабла наспрамно позиционирани, а идући ка врху наизменично, међутим код већине врста уочена је варијабилност у распореду листова. Листови су прости и варијабилни према облику (Сл. 8 и 9). Код свих анализираних врста обод листа је цео или више-мање назубљен. Узимајући у обзир да назубљеност зависи и од старости листа на основу узорка од десет листова по врсти није било могуће прецизно одредити изглед обода лиске. Изузетак су *H. annuus*, *H. decapetalus* и *H. glaucophyllus* код којих је дубина зубаца нешто израженија него код других анализираних врста (Сл. 8 А; Сл. 9 Б, Ђ). Због присуства варијабилности у погледу морфологије лиске на основу индекса изведени су само доминантни облици за сваку врсту.

Испитиване једногодишње врсте карактеришу се срцастим (*H. annuus*) или троугластим обликом лиске (*H. argophyllus*, *H. petiolaris*, *H. praecox*) (индекс 1,4-1,8) (Таб. 8; Сл. 8 А-Г). Међу вишегодишњим врстама, доминантни облици лиске су широко-ланцетаст и уско-ланцетаст, осим код врсте *H. mollis* која се одликује срцастим (индекс 1,2) (Сл. 9 И) и *H. salicifolius* линеарним обликом лиске (индекс 39,6) (Сл. 9 П). Широко-ланцетаст облик забележен је код *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. eggertii* и *H. tuberosus* (индекс 2,2-2,5) (Сл. 9 Б, В, Г и О). Код осталих врста доминирао је уско-ланцетаст облик лиске (Таб. 8; Сл. 9).

Вршни део лиске код свих анализираних врста је изразито зашиљен, међутим уочава се да код врста које су се карактерисале широко-ланцетастим и уско-ланцетастим обликом листа долази до интензивнијег сужавања лисне плоче у горњој трећини листа што за последицу има већу наглашеност вршног дела у односу на врсте које су се карактерисале срцастим, троугластим или линеарним обликом лиске (Сл. 8 и 9).

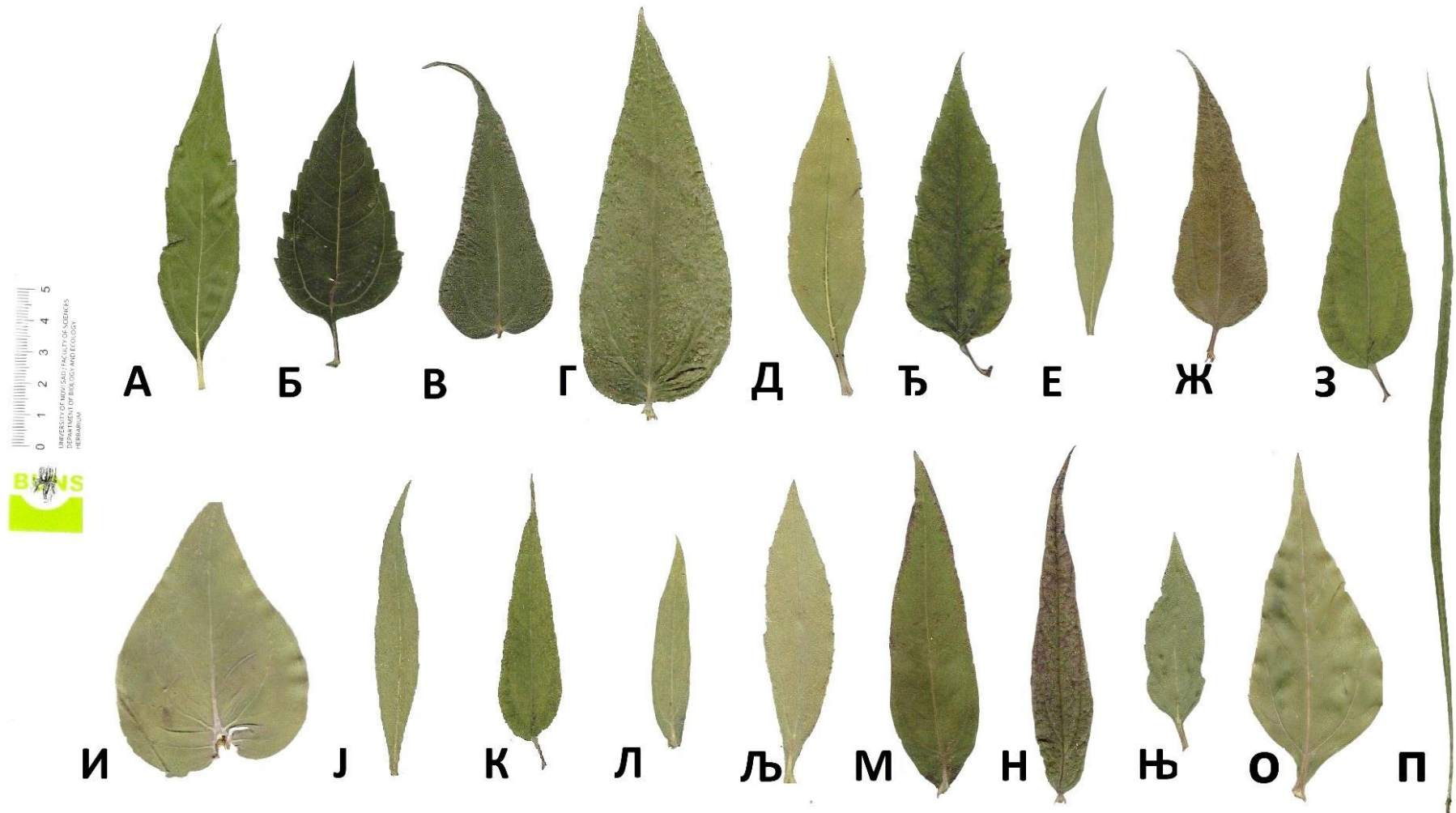
У облику базалног дела лиске постоји и интерспецијска и интраспецијска варијабилност. Код већине анализираних врста доминира срцаста или клинаста форма базалног дела лиске (Сл. 8 и 9). Изузетак су врсте *H. grosseserratus*, *H. maximiliani*, *H. nuttalli* и *H. pauciflours* код којих је лисна дршка благо проширена те је прелаз између лисне дршке и лисне плоче тешко уочљив (Сл. 9 Е, Ј, Л, Љ).

Седећи листови су забележени само код вишегодишњих врста *H. mollis* и *H. salicifolius* (Сл. 9 И и П). Код осталих анализираних врста лисна дршка је различите дужине (Сл. 8 и 9). Уопштено посматрајући, једногодишње врсте имају значајно дужу (3-5,9 cm) лисну дршку у односу на испитиване вишегодишње врсте (0,4-1,4 cm) (Таб. 8; Сл. 8 и 9).



Слика 8. Морфолошке карактеристике лисова на позицији трећег нодуса, посматрано од врха биљке, код једногодишњих врста. *H. annuus* (А), *H. argophyllus* (Б), *H. petiolaris* (В), *H. praecox* (Г).





Слика 9. Морфолошке карактеристике лисова на позицији трећег нодуса, посматрано од врха биљке, код вишегодишњих врста. *H. californicus* (А), *H. decapetalus* (Б), *H. divaricatus* (В), *H. eggertii* (Г), *H. gigantueus* (Д), *H. glaucophyllus* (Ђ), *H. grosseserratus* (Е), *H. hirsutus* (Ж), *H. laevigatus* (З), *H. mollis* (И), *H. maximiliani* (Ј), *H. microcephalus* (К), *H. nuttalli* (Л), *H. pauciflorus* (Љ), *H. resinusus* (М), *H. smithii* (Н), *H. strumosus* (Њ), *H. tuberosus* (О), *H. salicifolius* (П).

Значајно највећа површина лиске забележена је код једногодишњих врста *H. argophyllus* (78,7 cm<sup>2</sup>) и *H. annuus* (65,7 cm<sup>2</sup>) и вишегодишњих врста *H. mollis* (28,1 cm<sup>2</sup>) и *H. eggertii* (26,6 cm<sup>2</sup>). Најмању површину лиске међу једногодишњим има *H. praecox* (9,9 cm<sup>2</sup>), а међу вишегодишњим *H. salicifolius* (2,9 cm<sup>2</sup>) (Таб. 8).

У средишњем делу лиске са абаксијалне стране уочава се јасно изражен примарни (главни) нерв са кога полазе мање изражени бочни нерви (Сл. 10). Према класификацији и опису коју је дао Nickey (1973) показало се да је код свих анализираних врста уочен *brochidodromous* тип нерватуре листа. Код овог типа нерватуре, секундарни нерви који полазе са примарног представљени су у виду наизменичних лукова који у вршним деловима лиске међусобно анастомозирају. Терцијарни нерви који полазе са секундарних су у виду слабије изражених лукова који такође анастомозирају са другим терцијарним и са секундарним нервима. Са терцијарних нерава полазе маргиналне венуле које се не завршавају слободно, већ су повезане ситним анастомозама дуж целог обода листа (Сл. 10).

Секундарни нерви су поред примарног нерва лиске најразвијенији и најбоље уочљиви те су њихове особине анализирани даље у истраживању. Међутим, најчешће код врста које се карактеришу срцастим, троугластим и широко-ланцетастим обликом лиске уочена је правилност у различитој развијености секундарних нерава. Код ових врста, два најразвијенија, доминантна секундарна нерва пружају се лучно од нивоа лисне основе дуж леве и десне стране примарног нерва до 2/3 дужине лиске (Сл. 10). Сви остали секундарни нерви су слабије уочљиви и краћи. Код врста које су се карактерисале уско-ланцетастим обликом лиске, израженост секундарних нерава је прилично уједначена (Сл. 8 и 9).

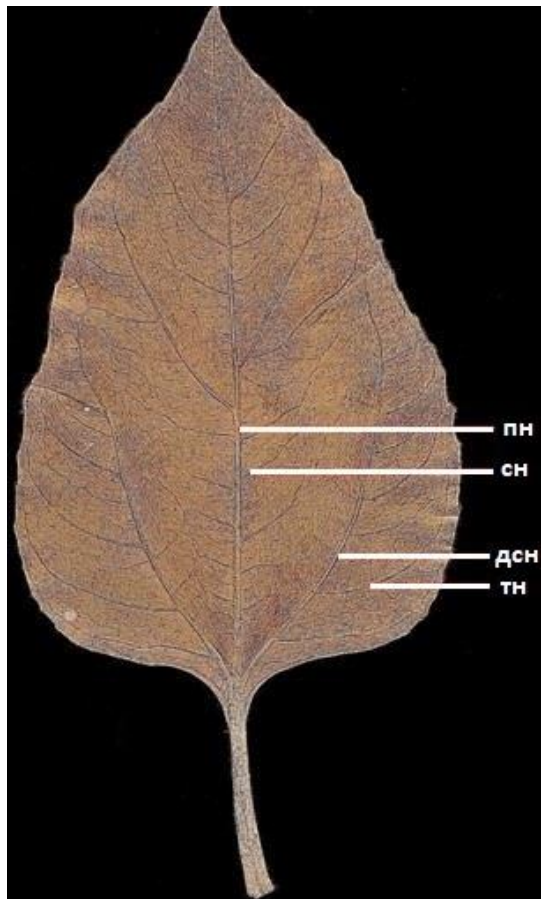
Испитиване врсте се значајно разликују у густини секундарних нерава листа (Таб. 8). Врсте које имају већу површину лиске, најчешће имају мању релативну густину секундарних нерава. Код ових врста секундарни нерви су дужи и јаче развијени те са њих полазе већи број нерава трећег реда, што резултује већом укупном густином васкуларне мреже лиске. На основу тога, може се рећи да једногодишње врсте *H. argophyllus* и *H. annuus*, као и вишегодишње врсте *H. mollis*, *H. tuberosus*, *H. eggertii*, *H. hirsutus* и *H. divaricatus*, које се карактеришу највећом укупном дужином секундарних нерава, имају и најгушће развијену васкуларну мрежу лиске (Таб. 8).

Врсте код којих је забележена мала површина лиске имају и малу укупну дужину секундарних нерава. Међу једногодишњим врстама ту спада *H. praecox*. Међу вишегодишњим врстама поред *H. salicifolius* која несумњиво има најмању лисну површину, ниске вредности површине лиске и ниске вредности укупне дужине секундарних нерава имале су врсте *H. nuttalli*, *H. strumosus*, *H. grosseserratus*, *H. maximiliani* и *H. pauciflorus* (Таб. 8.).

Табела 8. Квантитативни морфолошки карактери листа анализираних једногодишњих и вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност ± стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Дужина л. (cm)	Ширина л. (cm)	П. л. (cm <sup>2</sup> )	Дужина лисне дршке (cm)	Индекс листа	Укупна дужина с.н.	Густина с. н.
<b>једногодишње</b>							
<i>H. annuus</i>	12,9±0,8 <sup>a</sup> (19,8)	8,0±0,7 <sup>a</sup> (26,8)	65,7±7,2 <sup>a</sup> (32,9)	4,9±0,8 <sup>ab</sup> (47,3)	1,6±0,1 <sup>ab</sup> (19,8)	49,8±7,0 <sup>a</sup> (44,4)	0,8±0,007 <sup>b</sup> (32,3)
<i>H. argophyllus</i>	13,2±0,4 <sup>a</sup> (9,5)	9,2±0,5 <sup>a</sup> (18,0)	78,7±4,6 <sup>a</sup> (18,4)	4,1±0,2 <sup>bc</sup> (19,6)	1,4±0,06 <sup>b</sup> (13,6)	53,8±2,0 <sup>a</sup> (11,3)	0,7±0,003 <sup>b</sup> (16,2)
<i>H. petiolaris</i>	7,6±0,2 <sup>b</sup> (10,3)	4,0±0,3 <sup>b</sup> (21,9)	18,8±1,5 <sup>b</sup> (25,8)	5,9±0,5 <sup>a</sup> (28,4)	1,8±0,09 <sup>a</sup> (14,2)	25,7±1,5 <sup>b</sup> (18,9)	1,4±0,008 <sup>b</sup> (18,7)
<i>H. praecox</i>	5,4±0,3 <sup>c</sup> (16,2)	3,3±0,3 <sup>b</sup> (26,5)	9,9±1,0 <sup>b</sup> (31,2)	3,0±0,4 <sup>c</sup> (37,8)	1,6±0,1 <sup>ab</sup> (22,4)	19,5±1,1 <sup>b</sup> (18,3)	2,0±0,2 <sup>a</sup> (23,1)
<b>вишегодишње</b>							
<i>H. californicus</i>	8,7±0,3 <sup>cde</sup> (9,5)	1,1±0,07 <sup>i</sup> (22,6)	6,7±0,5 <sup>gh</sup> (28,4)	1,3±0,2 <sup>ab</sup> (38,8)	8±0,4 <sup>b</sup> (14,3)	17,5±1,0 <sup>de</sup> (18,8)	2,6±0,2 <sup>a</sup> (20,6)
<i>H. decapetalus</i>	7,3±0,5 <sup>gh</sup> (19,5)	3,4±0,3 <sup>cd</sup> (27,6)	15,8±2,3 <sup>cde</sup> (45,8)	0,9±0,08 <sup>cdef</sup> (29,7)	2,2±0,1 <sup>fg</sup> (19,5)	24±2,1 <sup>bc</sup> (27,3)	1,6±0,1 <sup>defg</sup> (21,8)
<i>H. divaricatus</i>	9,0±0,6 <sup>cd</sup> (22,8)	3,8±0,2 <sup>bc</sup> (16,1)	20,9±2,1 <sup>bc</sup> (32,5)	0,4±0,04 <sup>i</sup> (36,1)	2,4±1,1 <sup>defg</sup> (15,0)	24,8±1,0 <sup>bc</sup> (13,4)	1,2±0,09 <sup>hi</sup> (24,7)
<i>H. eggertii</i>	9,4±0,8 <sup>bcd</sup> (28,4)	4,2±0,2 <sup>b</sup> (14,9)	26,6±3,0 <sup>a</sup> (36,2)	0,5±0,06 <sup>ghi</sup> (40,1)	2,2±0,1 <sup>fg</sup> (20,9)	26,6±1,6 <sup>b</sup> (18,7)	1,0±0,1 <sup>i</sup> (32,0)
<i>H. giganteus</i>	7,8±0,3 <sup>efg</sup> (12,3)	2,0±0,1 <sup>fgh</sup> (22,3)	10,1±0,9 <sup>fg</sup> (29,0)	1,4±0,1 <sup>a</sup> (29,7)	3,9±0,2 <sup>cdefg</sup> (16,8)	17,8±1,1 <sup>de</sup> (19,8)	1,8±0,1 <sup>de</sup> (21,4)
<i>H. glaucophyllus</i>	9,3±0,2 <sup>bcd</sup> (7,3)	3,1±0,1 <sup>de</sup> (11,3)	17±0,4 <sup>cd</sup> (15,0)	1,1±0,1 <sup>bc</sup> (35,1)	3,0±0,09 <sup>cdefg</sup> (9,8)	23,0±0,9 <sup>bc</sup> (12,6)	1,3±0,5 <sup>hi</sup> (13,0)
<i>H. grosseserratus</i>	6,6±0,1 <sup>ghi</sup> (6,6)	1,3±0,09 <sup>fg</sup> (22,9)	5,5±0,4 <sup>h</sup> (25,5)	1,0±0,1 <sup>bcd</sup> (46,5)	5,3±0,2 <sup>c</sup> (15,5)	14,5±0,7 <sup>ef</sup> (16,4)	2,6±0,1 <sup>a</sup> (12,4)
<i>H. hirsutus</i>	9,8±0,3 <sup>bc</sup> (10,4)	3,1±0,1 <sup>de</sup> (11,2)	18,2±1,2 <sup>c</sup> (21,8)	0,9±0,1 <sup>def</sup> (53,1)	3,1±0,05 <sup>cdefg</sup> (5,0)	26,5±1,2 <sup>b</sup> (14,9)	1,5±0,08 <sup>efgh</sup> (16,5)
<i>H. laevigatus</i>	9,0±0,4 <sup>cde</sup> (14,3)	2,4±0,1 <sup>f</sup> (20,5)	12,5±1,4 <sup>ef</sup> (35,6)	0,5±0,03 <sup>ghi</sup> (24,5)	3,8±0,2 <sup>cdefg</sup> (17,7)	23,3±2,6 <sup>bc</sup> (35,6)	1,9±0,2 <sup>d</sup> (27,3)
<i>H. maximiliani</i>	6,6±0,3 <sup>ghi</sup> (15,6)	1,3±0,05 <sup>i</sup> (12,9)	5,7±0,4 <sup>gh</sup> (25,1)	0,7±0,06 <sup>efgh</sup> (27,9)	5,1±0,2 <sup>cde</sup> (11,7)	14,2±0,8 <sup>ef</sup> (17,4)	2,5±0,04 <sup>b</sup> (13,6)
<i>H. microcephalus</i>	8,3±0,2 <sup>def</sup> (8,7)	2,6±0,1 <sup>ef</sup> (15,6)	11,9±0,7 <sup>ef</sup> (19,4)	1,0±0,05 <sup>bcd</sup> (17,0)	3,2±0,1 <sup>cdefg</sup> (14,6)	23,7±1,0 <sup>bc</sup> (16,6)	2±0,02 <sup>c</sup> (8,5)
<i>H. mollis</i>	8,0±0,4 <sup>def</sup> (17,1)	6,9±0,6 <sup>a</sup> (27,7)	28,1±2,9 <sup>a</sup> (32,8)	-	1,2±0,09 <sup>g</sup> (23,8)	35,5±2,0 <sup>a</sup> (18,1)	1,3±0,07 <sup>efgh</sup> (15,4)
<i>H. nuttalli</i>	5,6±0,3 <sup>ij</sup> (10,4)	1,1±0,05 <sup>i</sup> (15,0)	4,2±0,4 <sup>h</sup> (33,8)	0,4±0,04 <sup>i</sup> (39,0)	5,0±0,3 <sup>cdef</sup> (16,4)	9,3±0,6 <sup>g</sup> (21,8)	2,2±0,1 <sup>bc</sup> (17,7)
<i>H. pauciflorus</i>	6,3±0,3 <sup>hi</sup> (14,3)	1,4±0,1 <sup>hi</sup> (35,2)	6,2±0,8 <sup>gh</sup> (36,0)	0,8±0,05 <sup>cdef</sup> (20,2)	4,8±0,4 <sup>cdef</sup> (25,0)	11,9±0,8 <sup>fg</sup> (22,2)	1,9±0,1 <sup>cd</sup> (19,2)
<i>H. resinusus</i>	9,0±0,5 <sup>cde</sup> (16,9)	2,2±0,2 <sup>fg</sup> (23,0)	12,9±1,8 <sup>def</sup> (36,1)	0,5±0,05 <sup>hi</sup> (33,3)	4±0,1 <sup>def</sup> (14,5)	21,5±1,5 <sup>cd</sup> (22,4)	1,7±0,1 <sup>def</sup> (20,0)
<i>H. salicifolius</i>	11,7±0,7 <sup>a</sup> (19,7)	0,3±0,04 <sup>i</sup> (45,2)	2,9±0,4 <sup>h</sup> (47,3)	-	39,6±3,7 <sup>a</sup> (29,4)	-	-
<i>H. smithii</i>	10,7±0,4 <sup>ab</sup> (12,0)	2,0±0,08 <sup>fg</sup> (12,9)	12,4±0,9 <sup>ef</sup> (24,8)	0,6±0,07 <sup>ghi</sup> (35,8)	5,2±0,07 <sup>cd</sup> (4,6)	14,2±1,4 <sup>ef</sup> (31,9)	1,1±0,1 <sup>i</sup> (33,4)
<i>H. strumosus</i>	4,9±0,3 <sup>j</sup> (19,9)	1,6±0,1 <sup>ghi</sup> (19,4)	5,5±0,5 <sup>gh</sup> (30,9)	0,8±0,08 <sup>defg</sup> (32,4)	3,0±0,2 <sup>cdefg</sup> (16,9)	11,6±0,7 <sup>fg</sup> (18,5)	2,1±0,2 <sup>bc</sup> (26,1)
<i>H. tuberosus</i>	9,3±0,2 <sup>cd</sup> (7,7)	3,8±0,2 <sup>bcd</sup> (14,4)	21±1,3 <sup>b</sup> (21,0)	0,9±1,2 <sup>cdef</sup> (42,5)	2,5±0,08 <sup>cdefg</sup> (10,9)	26,9±0,7 <sup>b</sup> (7,8)	1,3±0,08 <sup>efgh</sup> (18,4)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест ≤ 0,05). П. - површина, л. - лиске, с.н. - секундарни нерв, - - карактер није анализиран.

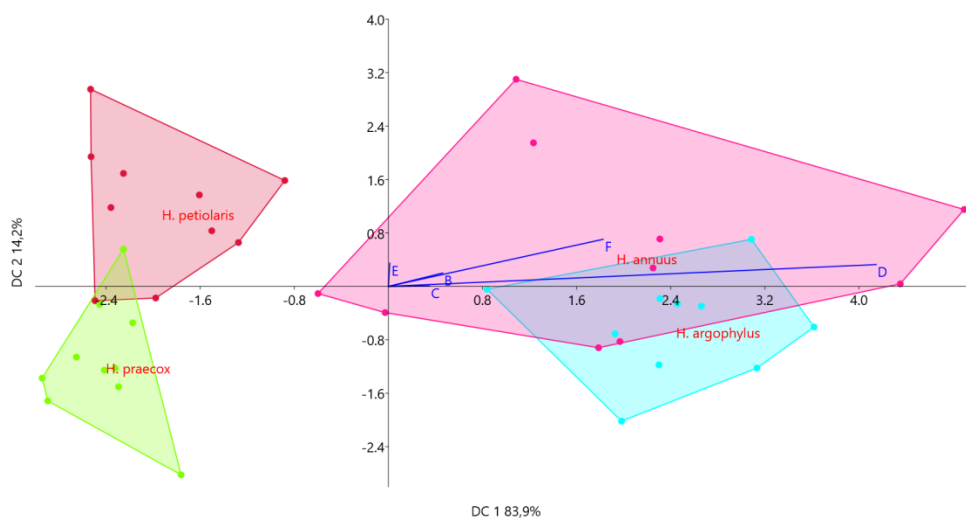


Слика 10. Приказ организације нерватуре листа *H. argophyllus*.

\*пн - примарни нерв (главни), сн - секундарни нерв, дсн - доминантни секундарни нерв, тн - терцијарни нерв.

#### 4.1.1.1. Дискриминација врста на основу морфолошких карактера листа

Резултати дискриминантне анализе испитиваних морфолошких карактера листа једногодишњих врста рода *Helianthus* указују да је утицај површине лиске изузетно јак, као и да је у позитивној корелацији са укупном дужином секундарних нерава (Прилог 1). Карактери као што су дужина, ширина, површина лиске и укупна дужина секундарних нерава су највише допринели дискриминацији врста у нивоу прве (83,9%) дискриминантне осе. У том смислу, *H. argophyllus* и *H. annuus* се јасно издвајају на основу дискриминишућих карактера узимајући у обзир да су највише вредности наведених параметара управо измерене код ове две врсте. На основу карактера дужина лисне дршке, у простору друге осе (14,2%) издваја се врста *H. petiolaris*, која се карактерише статистички значајно најдужом лисном дршком, док се са најкраћом лисном дршком издваја врста *H. praecox* (Сл. 11; Таб. 9).



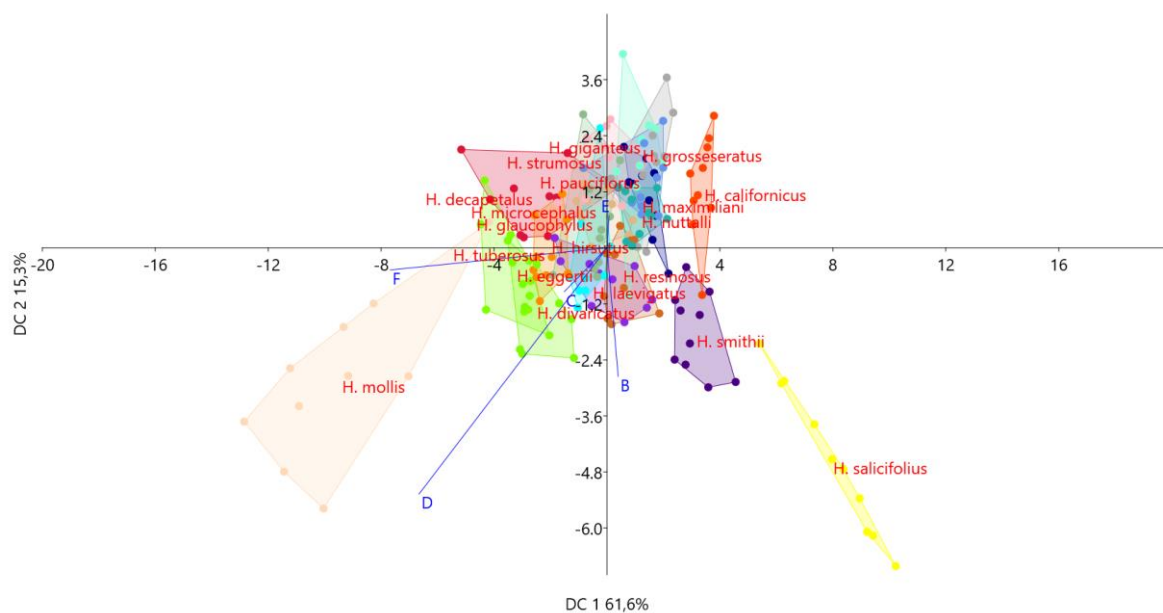
Слика 11. Графички приказ дистрибуције центроида једногодишњих врста рода *Helianthus*, на основу дискриминантне анализе квантитативних морфолошких карактера листа. \* Дужина лиске (B), Ширина лиске (C), Површина лиске (D), Дужина лисне дршке (E), Укупна дужина секундарних нерава (F).

Табела 9. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе квантитативних морфолошких карактера листа једногодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери	DC 1	DC 2	DC 3
Дужина лиске	<b>1,580</b>	0,688	0,663
Ширина лиске	<b>1,200</b>	0,023	-0,242
Површина лиске	<b>14,184</b>	<b>1,119</b>	<b>1,289</b>
Дужина лисне дршке	0,039	<b>1,188</b>	-0,617
Укупна дужина секундарних нерава	<b>6,245</b>	<b>2,414</b>	<b>-4,725</b>

\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

Дискриминантном анализом морфометријских параметара листа вишегодишњих врста рода *Helianthus* утврђено је да су квантитативни карактери који највише доприносе дискриминацији врста на првој и дугој оси укупна дужина секундарних нерава, површина и дужина лиске (61,6% и 15,3%) (Сл. 12; Таб. 10). У простору прве две осе, због статистички значајно најмање површине листа *H. salicifolius* показује одвајање од осталих врста. Дуж прве осе, на основу највеће укупне дужине секундарних нерава, издваја се врста *H. mollis*. На основу квантитативних параметара листа остале врсте се не могу јасно раздвојити.



Слика 12. Графички приказ дистрибуције центроида вишегодишњих врста рода *Helianthus*, на основу дискриминантне анализе квантитативних морфолошких карактера листа. \* Дужина лиске (B), Ширина лиске (C), Површина лиске (D), Дужина лисне дршке (E), Укупна дужина секундарних нерава (F).

Табела 10. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе квантитативних морфолошких карактера листа вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери	DC 1	DC 2	DC 3
Дужина лиске	0,107	<b>-0,746</b>	0,629
Ширина лиске	-0,410	-0,254	0,174
Површина лиске	<b>-1,805</b>	<b>-1,429</b>	<b>0,973</b>
Дужина лисне дршке	0,019	0,185	0,139
Укупна дужина секундарних нерава	<b>-2,081</b>	-0,128	<b>2,595</b>

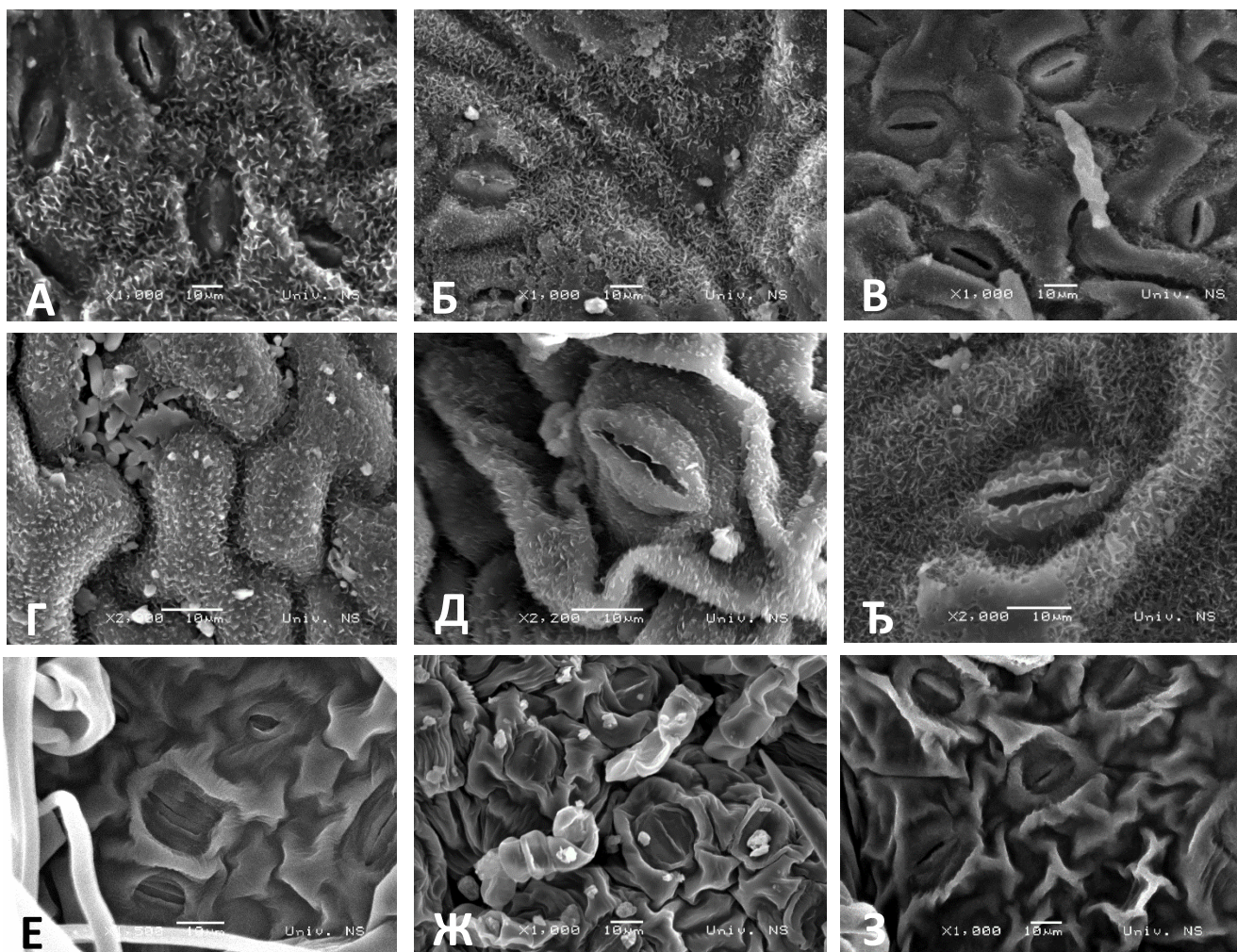
\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

#### 4.1.2. Микроморфолошке карактеристике лиске

Код свих анализираних врста једнослојан епидермис лица и наличја сачињен је од ћелија различите величине, полигоналног до неправилног облика. Антиклини зидови ћелија оба епидермиса су углавном благо таласасте (Сл. 13 и 14). Периклини, спољашњи зидови ћелија епидермиса већине анализираних врста прекривени су мање или више развијеним епикутуларним воском (Сл. 13). Између адаксијалног и абаксијалног епидермиса нису уочене значајније разлике у типу епикутуларног воска. Изузетно развијени епикутуларни восак у виду љуспица на оба епидермиса забележен је код врста *H. decapetalus*, *H. eggertii*, *H. glaucophyllus*, *H. hirsutus*, *H. laevigatus*, *H. microcephalus*, *H. resinusus*, *H. salicifolius* и *H. smithii* (Сл. 13 А-Ђ). Једногодишње врсте *H. argophyllus* и *H. petiolaris* и вишегодишње врсте *H. grosseserratus*, *H. maximiliani* и *H. tuberosus* карактеришу се одсуством епикутуларних воштаних структура (Сл. 13 Е, Ж, З).

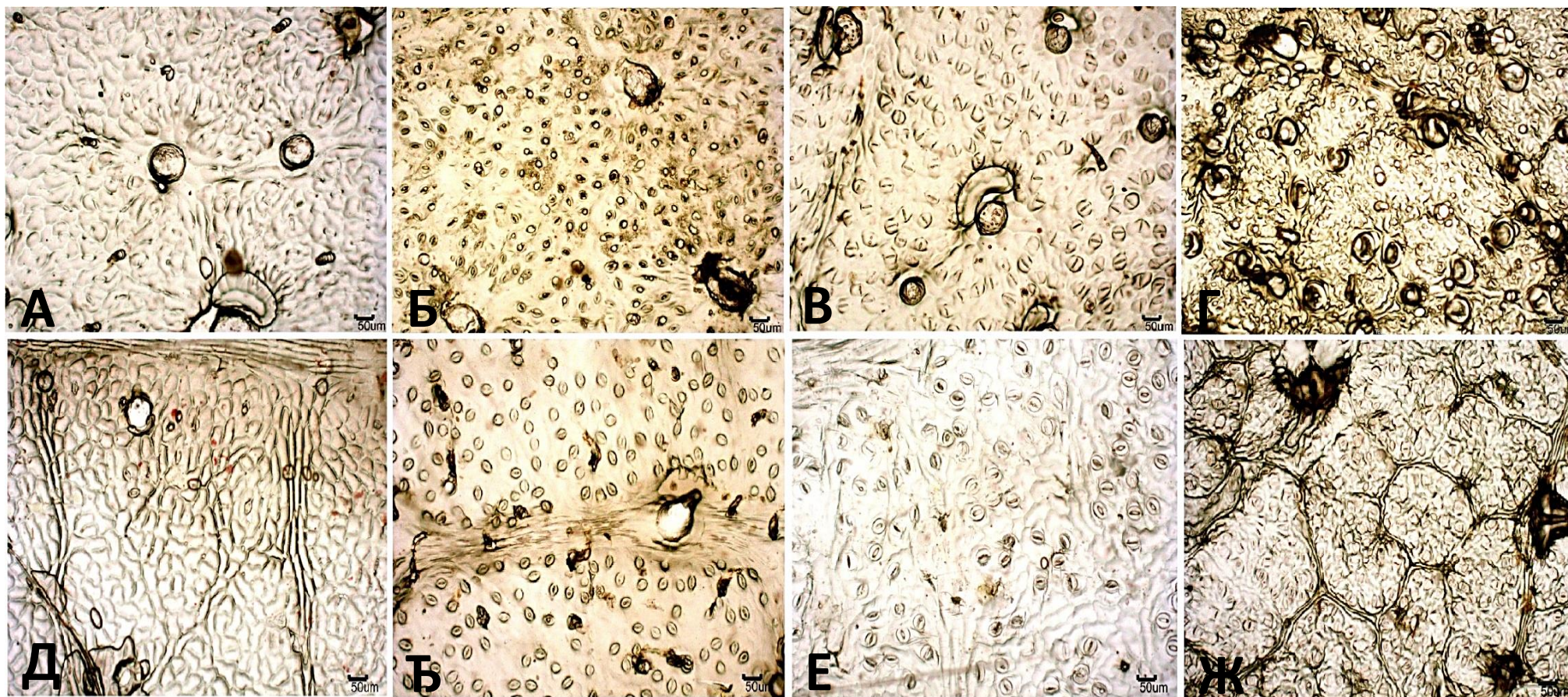
Стомине ћелије су *Амарилис* типа (Сл. 14). Листови свих анализираних врста су амфистоматични, са већом густином стома на абаксијалном епидермису, изузев код врсте *H. californicus* код које је забележена већа густина стома на адаксијалном епидермису. Вредности коефицијента варијације анализираних карактера стома су веома ниске код свих анализираних врста. Резултати Duncan теста указују на статистички значајне разлике у величини и густини стома између анализираних врста. (Таб. 11-14).

Код једногодишњих врста просечан број стома по  $\text{mm}^2$  адаксијалног епидермиса лиске кретао се између 73 (*H. petiolaris*) и 157 (*H. praecox*) (Таб. 11; Сл. 14 А, Б) док се код абаксијалног епидермиса кретао између 159 (*H. petiolaris*) и 201 (*H. argophyllus*) (Таб. 12; Сл. 14 В, Г). Међу вишегодишњим врстама распон у броју стома између врста је већи. Просечан број стома на адаксијалном епидермису кретао се у већем опсегу од 9 (*H. glaucophyllus*) до 146 (*H. californicus*) (Таб. 13; Сл. 14 Д, Ђ), а на абаксијалном епидермису од 116 (*H. pauciflorus*) до 387 (*H. divaricatus*) (Таб. 14; Сл. 14 Е, Ж). Врста *H. argophyllus* има статистички значајно најситније стоме на оба епидермиса у односу на друге једногодишње врсте, док се међу вишегодишњим врстама у том погледу издваја *H. divaricatus*. Индекс стома на оба епидермиса код једногодишњих врста кретао се између 1,3 и 2,0, а код вишегодишњих између 1,2 и 1,9 (Таб. 11, 12, 13, 14). Дупло дуже стоме у односу на њихову ширину (индекс 1,8-2) забележене су на епидермису лица врста *H. petiolaris*, *H. divaricatus* и *H. maximiliani* и на епидермису наличја врсте *H. microcephalus*.



Слика 13. Микрографије епидермиса листа, детаљ – епидермис са љуспастим епикутуларним воском: *H. eggertii* (А), *H. glaucophyllus* (Б), *H. hirsutus* (В), *H. microcephalus* (Г), *H. resinosus* (Д), *H. smithii* (Ђ); детаљ – епидермис без воска: *H. argophyllus* (Е), *H. grosseserratus* (Ж), *H. tuberosus* (З).





Слика 14. Отисак адаксијалног епидермиса, једногодишње врсте: *H. petiolaris* (А), *H. praecox* (Б), отисак абаксијалног епидермиса, једногодишње врсте: *H. petiolaris* (В), *H. argophyllus* (Г); Отисак адаксијалног епидермиса, вишегодишње врсте: *H. glaucophyllus* (Д), *H. californicus* (Ђ), отисак абаксијалног епидермиса, вишегодишње врсте: *H. pauciflorus* (Е), *H. divaricatus* (Ж).

Табела 11. Број и величина стома, број и површина основе нежлезданих трихома адаксијалног епидермиса једногодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност  $\pm$  стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Број стома по $\text{mm}^2$	Дужина стома ( $\mu\text{m}$ )	Ширина стома ( $\mu\text{m}$ )	Индекс стома	Број трихома по $\text{mm}^2$	Површина основе трихома ( $\text{mm}^2$ )
<i>H. annuus</i>	122 $\pm$ 2,3 <sup>b</sup> (4,2)	32,4 $\pm$ 0,8 <sup>ab</sup> (5,7)	19,5 $\pm$ 1,3 <sup>ab</sup> (14,6)	1,7 $\pm$ 0,07 <sup>b</sup> (10,1)	33 $\pm$ 1,0 <sup>a</sup> (7,2)	0,01 $\pm$ 0,0007 <sup>a</sup> (13,8)
<i>H. argophyllus</i>	112 $\pm$ 3,4 <sup>b</sup> (6,8)	26,5 $\pm$ 1,0 <sup>c</sup> (9,0)	15,9 $\pm$ 0,6 <sup>c</sup> (8,4)	1,7 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup> (13,7)	/	/
<i>H. petiolaris</i>	73 $\pm$ 3,8 <sup>c</sup> (11,5)	34,4 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup> (6,3)	16,9 $\pm$ 0,5 <sup>bc</sup> (7,1)	2,0 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup> (15,6)	29 $\pm$ 0,06 <sup>b</sup> (4,8)	0,006 $\pm$ 0,0007 <sup>b</sup> (23,6)
<i>H. praecox</i>	157 $\pm$ 8,8 <sup>a</sup> (12,5)	30,8 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup> (6,9)	21,7 $\pm$ 0,8 <sup>a</sup> (7,9)	1,4 $\pm$ 0,04 <sup>b</sup> (6,6)	28 $\pm$ 1,4 <sup>b</sup> (11,3)	0,01 $\pm$ 0,002 <sup>a</sup> (26,5)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест  $\leq$  0,05). / - карактер није анализиран.

Табела 12. Број и величина стома, број и површина основе нежлезданих трихома абаксијалног епидермиса једногодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност  $\pm$  стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Број стома по $\text{mm}^2$	Дужина стома ( $\mu\text{m}$ )	Ширина стома ( $\mu\text{m}$ )	Индекс стома	Број трихома по $\text{mm}^2$	Површина основе трихома ( $\text{mm}^2$ )
<i>H. annuus</i>	183 $\pm$ 5,2 <sup>b</sup> (6,2)	34,2 $\pm$ 1,2 <sup>a</sup> (7,9)	26,4 $\pm$ 2,2 <sup>a</sup> (18,6)	1,3 $\pm$ 0,09 <sup>ab</sup> (16,4)	38 $\pm$ 0,05 <sup>c</sup> (3,2)	0,05 $\pm$ 0,004 <sup>a</sup> (18,3)
<i>H. argophyllus</i>	201 $\pm$ 2,5 <sup>a</sup> (2,5)	28,3 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup> (7,7)	16,8 $\pm$ 0,7 <sup>c</sup> (9,3)	1,7 $\pm$ 0,09 <sup>a</sup> (11,8)	/	/
<i>H. petiolaris</i>	159 $\pm$ 4,6 <sup>c</sup> (6,5)	34,2 $\pm$ 0,5 <sup>a</sup> (3,4)	21,8 $\pm$ 0,4 <sup>b</sup> (3,9)	1,6 $\pm$ 0,03 <sup>a</sup> (4,5)	48 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup> (6,9)	0,05 $\pm$ 0,006 <sup>a</sup> (27,2)
<i>H. praecox</i>	187 $\pm$ 3,3 <sup>b</sup> (3,9)	35 $\pm$ 1,6 <sup>a</sup> (10,1)	20,5 $\pm$ 0,9 <sup>bc</sup> (10,1)	1,7 $\pm$ 0,09 <sup>a</sup> (12,5)	59 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup> (6,0)	0,01 $\pm$ 0,0005 <sup>b</sup> (9,8)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест  $\leq$  0,05). / - карактер није анализиран.

Табела 13. Број и величина стома, број и површина основе нежлезданих трихома адаксијалног епидермисавишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност  $\pm$  стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Број стома по mm <sup>2</sup>	Дужина стома ( $\mu$ m)	Ширина стома ( $\mu$ m)	Индекс стома	Број трихома по mm <sup>2</sup>	Површина основе трихома (mm <sup>2</sup> )
<i>H. californicus</i>	146 $\pm$ 16,3 <sup>a</sup> (24,9)	30,7 $\pm$ 1,8 <sup>de</sup> (12,8)	21,2 $\pm$ 0,6 <sup>bcdef</sup> (6,1)	1,5 $\pm$ 0,05 <sup>de</sup> (8,1)	20 $\pm$ 1,9 <sup>gh</sup> (20,9)	0,01 $\pm$ 0,0008 <sup>fgh</sup> (15,0)
<i>H. decapetalus</i>	15 $\pm$ 0,7 <sup>hi</sup> (10,3)	29,3 $\pm$ 1,6 <sup>ef</sup> (12,3)	16,9 $\pm$ 0,4 <sup>ghi</sup> (5,2)	1,7 $\pm$ 0,09 <sup>abc</sup> (11,2)	8 $\pm$ 0,7 <sup>i</sup> (18,3)	0,04 $\pm$ 0,004 <sup>bc</sup> (22,6)
<i>H. divaricatus</i>	63 $\pm$ 2,7 <sup>ef</sup> (37,6)	21,6 $\pm$ 0,9 <sup>h</sup> (9,05)	12,7 $\pm$ 0,6 <sup>i</sup> (11,4)	1,8 $\pm$ 0,08 <sup>ab</sup> (10,1)	33 $\pm$ 1,21 <sup>bcd</sup> (7,6)	0,03 $\pm$ 0,004 <sup>bc</sup> (24,6)
<i>H. eggertii</i>	26 $\pm$ 4,5 <sup>gh</sup> (38,5)	22,9 $\pm$ 0,4 <sup>gh</sup> (4,1)	15,2 $\pm$ 0,8 <sup>hi</sup> (12,4)	1,5 $\pm$ 0,09 <sup>cd</sup> (14,3)	15 $\pm$ 2,0 <sup>i</sup> (29,6)	0,03 $\pm$ 0,004 <sup>bc</sup> (30,9)
<i>H. giganteus</i>	88 $\pm$ 3,4 <sup>cd</sup> (8,7)	32,6 $\pm$ 0,7 <sup>cde</sup> (5,1)	24,4 $\pm$ 1,9 <sup>bc</sup> (17,1)	1,4 $\pm$ 0,06 <sup>de</sup> (9,9)	24 $\pm$ 1,01 <sup>fg</sup> (9,6)	0,02 $\pm$ 0,001 <sup>de</sup> (11,7)
<i>H. glaucophyllus</i>	9 $\pm$ 0,3 <sup>i</sup> (7,4)	25,7 $\pm$ 1,0 <sup>fg</sup> (9,3)	17,2 $\pm$ 0,6 <sup>fgh</sup> (8,6)	1,6 $\pm$ 0,1 <sup>bcd</sup> (14,5)	2 $\pm$ 0,2 <sup>kl</sup> (19,9)	0,006 $\pm$ 0,0009 <sup>h</sup> (33,1)
<i>H. grosseserratus</i>	100 $\pm$ 6,1 <sup>bc</sup> (13,7)	25,9 $\pm$ 2,1 <sup>fg</sup> (18,6)	17,9 $\pm$ 1,1 <sup>defgh</sup> (14,0)	1,5 $\pm$ 0,1 <sup>cd</sup> (15,8)	31 $\pm$ 2,5 <sup>cde</sup> (18,2)	0,01 $\pm$ 0,006 <sup>fgh</sup> (94,5)
<i>H. hirsutus</i>	55 $\pm$ 2,4 <sup>f</sup> (9,7)	24,5 $\pm$ 0,6 <sup>gh</sup> (5,6)	17,4 $\pm$ 0,5 <sup>efgh</sup> (6,6)	1,5 $\pm$ 0,04 <sup>de</sup> (6,6)	19 $\pm$ 0,9 <sup>hi</sup> (10,9)	0,04 $\pm$ 0,0009 <sup>b</sup> (5,3)
<i>H. laevigatus</i>	72 $\pm$ 5,1 <sup>de</sup> (15,9)	36,6 $\pm$ 1,0 <sup>ab</sup> (6,6)	25,0 $\pm$ 1,4 <sup>b</sup> (12,5)	1,5 $\pm$ 0,04 <sup>cde</sup> (7,3)	-	-
<i>H. maximiliani</i>	100 $\pm$ 4,5 <sup>bc</sup> (10,0)	33,9 $\pm$ 2,3 <sup>bcd</sup> (14,9)	21,9 $\pm$ 1,8 <sup>bcd</sup> (18,9)	1,9 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup> (22,8)	27 $\pm$ 0,6 <sup>ef</sup> (5,2)	0,03 $\pm$ 0,0009 <sup>cd</sup> (7,2)
<i>H. microcephalus</i>	60 $\pm$ 2,8 <sup>ef</sup> (10,3)	24,9 $\pm$ 1,1 <sup>gh</sup> (10,5)	17,5 $\pm$ 1,3 <sup>efgh</sup> (17,2)	1,5 $\pm$ 0,07 <sup>cde</sup> (10,9)	23 $\pm$ 1,8 <sup>g</sup> (17,8)	0,008 $\pm$ 0,001 <sup>gh</sup> (33,6)
<i>H. nuttalli</i>	101 $\pm$ 5,9 <sup>bc</sup> (13,0)	31,4 $\pm$ 0,6 <sup>de</sup> (4,5)	20,5 $\pm$ 0,3 <sup>cdefg</sup> (3,5)	1,5 $\pm$ 0,04 <sup>cd</sup> (6,4)	36 $\pm$ 2,2 <sup>ab</sup> (13,8)	0,02 $\pm$ 0,001 <sup>efg</sup> (16,4)
<i>H. pauciflorus</i>	102 $\pm$ 1,4 <sup>bc</sup> (3,05)	38,3 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup> (2,6)	33,6 $\pm$ 3,5 <sup>a</sup> (23,3)	1,2 $\pm$ 0,04 <sup>e</sup> (6,9)	4 $\pm$ 0,2 <sup>jk</sup> (9,9)	0,02 $\pm$ 0,002 <sup>def</sup> (22,3)
<i>H. resinusus</i>	53 $\pm$ 1,5 <sup>f</sup> (6,4)	36,1 $\pm$ 1,05 <sup>abc</sup> (6,5)	23,8 $\pm$ 1,2 <sup>bc</sup> (11,7)	1,5 $\pm$ 0,03 <sup>cd</sup> (4,9)	39 $\pm$ 0,8 <sup>a</sup> (4,6)	0,08 $\pm$ 0,004 <sup>a</sup> (10,7)
<i>H. salicifolius</i>	111 $\pm$ 6,7 <sup>b</sup> (13,6)	24,5 $\pm$ 1,5 <sup>gh</sup> (14,0)	16,9 $\pm$ 0,7 <sup>fghi</sup> (9,5)	1,5 $\pm$ 0,1 <sup>cde</sup> (15,7)	7 $\pm$ 0,7 <sup>j</sup> (20,4)	0,01 $\pm$ 0,002 <sup>gh</sup> (37,4)
<i>H. smithii</i>	52 $\pm$ 2,1 <sup>f</sup> (9,2)	33,0 $\pm$ 0,8 <sup>bcde</sup> (5,2)	24,0 $\pm$ 1,9 <sup>bc</sup> (18,9)	1,5 $\pm$ 0,03 <sup>cde</sup> (4,7)	1 $\pm$ 0,3 <sup>kl</sup> (57,3)	0,02 $\pm$ 0,004 <sup>efg</sup> (33,7)
<i>H. strumosus</i>	116 $\pm$ 5,5 <sup>b</sup> (10,5)	33,5 $\pm$ 0,2 <sup>bcde</sup> (1,2)	24,1 $\pm$ 1,2 <sup>bc</sup> (10,8)	1,5 $\pm$ 0,1 <sup>cde</sup> (20,6)	34 $\pm$ 0,8 <sup>bc</sup> (5,1)	0,03 $\pm$ 0,005 <sup>cd</sup> (42,2)
<i>H. tuberosus</i>	45 $\pm$ 1,5 <sup>fg</sup> (7,7)	30,1 $\pm$ 1,0 <sup>de</sup> (7,6)	21,9 $\pm$ 0,5 <sup>bcde</sup> (5,0)	1,4 $\pm$ 0,04 <sup>de</sup> (5,8)	28 $\pm$ 1,8 <sup>de</sup> (13,9)	0,04 $\pm$ 0,005 <sup>bc</sup> (31,6)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест  $\leq$  0,05). - - врста не поседује анализиран карактер.

Табела 14. Број и величина стома, број и површина основе нежлезданих трихома абаксијалног епидермиса вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност  $\pm$  стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Број стома по mm <sup>2</sup>	Дужина стома ( $\mu$ m)	Ширина стома ( $\mu$ m)	Индекс стома	Број трихома по mm <sup>2</sup>	Површина основе трихома (mm <sup>2</sup> )
<i>H. californicus</i>	121 $\pm$ 15,1 <sup>i</sup> (27,8)	31,3 $\pm$ 0,6 <sup>c</sup> (4,3)	20,3 $\pm$ 0,6 <sup>cdefg</sup> (6,6)	1,6 $\pm$ 0,05 <sup>bc</sup> (7,7)	14 $\pm$ 1,1 <sup>g</sup> (17,6)	0,008 $\pm$ 0,0009 <sup>de</sup> (24,3)
<i>H. decapetalus</i>	155 $\pm$ 2,3 <sup>fgh</sup> (3,3)	24,3 $\pm$ 0,6 <sup>e</sup> (5,7)	16,7 $\pm$ 0,4 <sup>ghij</sup> (5,6)	1,5 $\pm$ 0,05 <sup>bcde</sup> (8,4)	5 $\pm$ 0,3 <sup>h</sup> (13,7)	0,02 $\pm$ 0,002 <sup>bc</sup> (21,4)
<i>H. divaricatus</i>	387 $\pm$ 3,1 <sup>a</sup> (1,8)	20,0 $\pm$ 0,8 <sup>g</sup> (9,5)	15,0 $\pm$ 0,9 <sup>ij</sup> (13,5)	1,4 $\pm$ 0,04 <sup>bcdeg</sup> (7,5)	5 $\pm$ 0,2 <sup>h</sup> (9,1)	0,03 $\pm$ 0,003 <sup>b</sup> (22,6)
<i>H. eggertii</i>	283 $\pm$ 3,7 <sup>b</sup> (2,9)	23,2 $\pm$ 0,3 <sup>ef</sup> (3,4)	15,8 $\pm$ 0,4 <sup>hij</sup> (6,2)	1,6 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup> (17,9)	5 $\pm$ 0,5 <sup>h</sup> (20,2)	0,01 $\pm$ 0,0009 <sup>cde</sup> (17,8)
<i>H. giganteus</i>	157 $\pm$ 2,2 <sup>fgh</sup> (3,2)	31,8 $\pm$ 0,2 <sup>c</sup> (1,8)	21,3 $\pm$ 0,8 <sup>cdef</sup> (8,4)	1,5 $\pm$ 0,05 <sup>bcde</sup> (7,7)	30 $\pm$ 2,0 <sup>e</sup> (15,2)	0,01 $\pm$ 0,0007 <sup>cd</sup> (13,3)
<i>H. glaucophyllus</i>	215 $\pm$ 4,2 <sup>d</sup> (4,4)	22,6 $\pm$ 1,3 <sup>efg</sup> (12,6)	19,4 $\pm$ 2,3 <sup>defgh</sup> (26,3)	1,3 $\pm$ 0,02 <sup>fg</sup> (3,5)	1 $\pm$ 0,2 <sup>hi</sup> (49,1)	0,004 $\pm$ 0,0006 <sup>de</sup> (31,9)
<i>H. grosseserratus</i>	265 $\pm$ 2,9 <sup>c</sup> (2,4)	24,2 $\pm$ 1,3 <sup>e</sup> (12,5)	16,4 $\pm$ 0,8 <sup>ghij</sup> (10,7)	1,5 $\pm$ 0,06 <sup>bcde</sup> (9,2)	52 $\pm$ 4,0 <sup>b</sup> (17,3)	0,003 $\pm$ 0,0001 <sup>de</sup> (13,8)
<i>H. hirsutus</i>	217 $\pm$ 4,3 <sup>d</sup> (4,4)	23,9 $\pm$ 0,4 <sup>ef</sup> (3,4)	19,2 $\pm$ 1,2 <sup>efghi</sup> (13,6)	1,4 $\pm$ 0,05 <sup>cdefg</sup> (8,7)	2 $\pm$ 0,1 <sup>hi</sup> (13,9)	0,02 $\pm$ 0,003 <sup>b</sup> (32,9)
<i>H. laevigatus</i>	144 $\pm$ 4,2 <sup>h</sup> (6,6)	33,4 $\pm$ 1,1 <sup>bc</sup> (7,4)	23,9 $\pm$ 1,4 <sup>c</sup> (13,5)	1,4 $\pm$ 0,05 <sup>bcdefg</sup> (7,7)	-	-
<i>H. maximiliani</i>	148 $\pm$ 1,1 <sup>fgh</sup> (1,7)	31,1 $\pm$ 1,2 <sup>cd</sup> (8,6)	23,2 $\pm$ 1,7 <sup>cd</sup> (16,9)	1,4 $\pm$ 0,1 <sup>bcdefg</sup> (18,6)	25 $\pm$ 1,0 <sup>f</sup> (9,9)	0,02 $\pm$ 0,001 <sup>bc</sup> (16,5)
<i>H. microcephalus</i>	179 $\pm$ 1,2 <sup>e</sup> (1,5)	20,9 $\pm$ 0,5 <sup>fg</sup> (5,7)	12,8 $\pm$ 0,9 <sup>i</sup> (15,4)	1,8 $\pm$ 0,08 <sup>a</sup> (10,4)	62 $\pm$ 1,6 <sup>a</sup> (5,9)	0,002 $\pm$ 7,2 <sup>e</sup> (6,6)
<i>H. nuttalli</i>	159 $\pm$ 1,9 <sup>fg</sup> (2,7)	30,9 $\pm$ 0,4 <sup>cd</sup> (3,2)	21,9 $\pm$ 0,4 <sup>cde</sup> (3,9)	1,4 $\pm$ 0,03 <sup>bcdefg</sup> (4,7)	37 $\pm$ 2,5 <sup>d</sup> (15,5)	0,009 $\pm$ 0,001 <sup>de</sup> (23,4)
<i>H. pauciflorus</i>	116 $\pm$ 5,0 <sup>i</sup> (9,8)	40,9 $\pm$ 0,7 <sup>a</sup> (3,7)	34,8 $\pm$ 2,4 <sup>a</sup> (15,2)	1,3 $\pm$ 0,09 <sup>defg</sup> (14,9)	4 $\pm$ 0,1 <sup>hi</sup> (7,0)	0,01 $\pm$ 0,003 <sup>cd</sup> (66,5)
<i>H. resinosus</i>	153 $\pm$ 2,4 <sup>fgh</sup> (3,5)	35,0 $\pm$ 1,9 <sup>b</sup> (12,0)	28,2 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup> (13,6)	1,2 $\pm$ 0,03 <sup>g</sup> (4,6)	41 $\pm$ 1,0 <sup>c</sup> (5,9)	0,074 $\pm$ 0,009 <sup>a</sup> (29,3)
<i>H. salicifolius</i>	122 $\pm$ 6,3 <sup>i</sup> (11,5)	22,7 $\pm$ 0,7 <sup>efg</sup> (6,8)	17,4 $\pm$ 1,7 <sup>fghi</sup> (22,6)	1,4 $\pm$ 0,03 <sup>bcdef</sup> (4,4)	22 $\pm$ 1,3 <sup>f</sup> (12,6)	0,01 $\pm$ 0,001 <sup>de</sup> (40,7)
<i>H. smithii</i>	162 $\pm$ 4,7 <sup>f</sup> (6,5)	31,4 $\pm$ 1,6 <sup>c</sup> (11,1)	24,5 $\pm$ 1,9 <sup>bc</sup> (17,0)	1,3 $\pm$ 0,04 <sup>efg</sup> (6,8)	1 $\pm$ 0,3 <sup>hi</sup> (57,0)	0,009 $\pm$ 0,001 <sup>de</sup> (30,1)
<i>H. strumosus</i>	144 $\pm$ 2,7 <sup>gh</sup> (4,1)	30,9 $\pm$ 0,9 <sup>cd</sup> (6,6)	20,8 $\pm$ 0,8 <sup>cdefg</sup> (9,0)	1,5 $\pm$ 0,05 <sup>bcd</sup> (7,4)	43 $\pm$ 1,5 <sup>e</sup> (8,1)	0,009 $\pm$ 0,002 <sup>de</sup> (34,7)
<i>H. tuberosus</i>	184 $\pm$ 4,3 <sup>e</sup> (5,2)	28,0 $\pm$ 0,9 <sup>d</sup> (7,3)	21,5 $\pm$ 0,8 <sup>cdef</sup> (8,4)	1,3 $\pm$ 0,03 <sup>efg</sup> (4,5)	39 $\pm$ 0,5 <sup>cd</sup> (1,5)	0,007 $\pm$ 0,0009 <sup>de</sup> (29,8)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест  $\leq$  0,05). - - врста не поседује анализиран карактер.

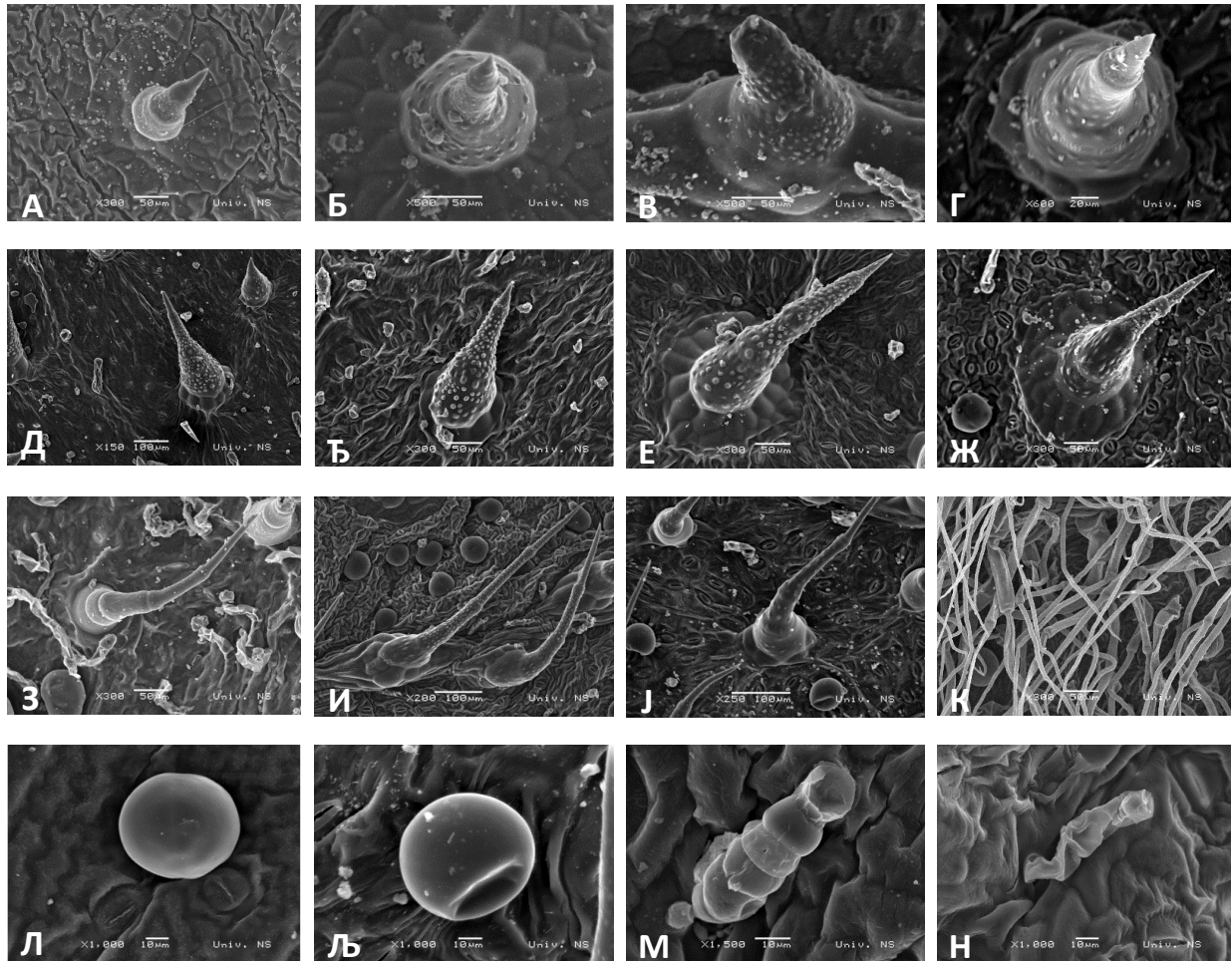
Индументум адаксијалног и абаксијалног епидермиса листа анализиран је на узорку узетом из средишњег дела лиске. Епидермис без нежелезданих трихома прекривен воском забележен је једино код врсте *H. laevigatus* (Сл. 17 Д, Д1). Епидермис са изузето ретким трихомама ( $1-2/\text{mm}^2$ ) присутан је код *H. glaucophyllus* и *H. smithii* (Таб. 13, 14; Сл. 17 Б, Б1; Сл. 18 Д, Д1). Код свих осталих анализираних врста нежлездане трихоме присутне су у мањем или већем броју на оба епидермиса. Интересанто је да код анализираних једногодишњих врста индументум наличја боље развијен од индументума лица, док су код вишегодишњих представника присутне варијације у зависности од врсте (Таб. 11-14). У зависности од доминантног типа нежелезданих трихома на анализираној регији лиске у оквиру испитиваних врста рода *Helianthus* разликују се четири типа индументума: вунаст, храпав, круто-длакав и оштро-длакав. Код појединих врста индументум лица и наличја се разликује (Таб. 15).

*Вунаст* индументум грађен је од густо дистрибуираних кончастих трихома, уских базалних ћелија и већег броја изузетно дугих, танких и на додир свиленастих вршних ћелија (Сл. 15 К). Овај тип индументума присутан је на оба епидермиса само код једногодишње врсте *H. argophyllus* (Таб. 15; Сл. 16 Б, Б1).

*Храпав* индументум граде нежлездане трихоме карактеристичног купастог изгледа, где је базална ћелија широка ( $0,03-0,08 \text{ mm}^2$ ) и висока, а на њу се настављају две кратке, усправне и врхом зашиљене вршне ћелије (Сл. 15 А-Г). Индументум овог типа уочава се само на адаксијалном епидермису *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. eggertii* и *H. resinosus* (Сл. 16 Ђ, Е, Ж; Сл. 18 В; Таб. 15). Купасте трихоме могу бити ретко дистрибуиране ( $8-15$  трихома/ $\text{mm}^2$ ) или могу формирати густ индументум, као што је то код *H. divaricatus* и *H. resinosus* ( $33-39$  трихома/ $\text{mm}^2$ ) (Таб. 13).

*Круто-длакав* индументум чине трихоме чекињастог изгледа, са средишњим и вршним ћелијама паралелно оријентисаним у односу на површину листа. Трихоме су грађене од цилиндричних базалних ћелија розетасто распоређених у 1-3 круга око основе длаке варијабилне површине ( $0,006-0,05 \text{ mm}^2$ ; Таб. 12, 13, 14) на коју се настављају две или више косо постављене терминалне ћелије зашиљене врхом. Прелаз између основе длаке и вршних ћелија није наглашен (Сл. 15 Д-Ж). Код једногодишњих *H. annuus*, *H. petiolaris*, *H. praecox* (Сл. 16 А, А1, В, В1, Г, Г1) и вишегодишњих врста *H. giganteus*, *H. grosseserratus*, *H. nuttalli*, *H. strumosus* чекињасте трихоме формирају густ, круто-длакав индументум на оба епидермиса (Сл. 17 А, А1, В, В1; Сл. 18 А, А1, Ђ, Ђ1), изузев код *H. salicifolius* где су трихоме на епидермису лица нешто ређе, а код *H. glaucophyllus* и *H. smithii* изузетно ретке (Сл. 18 Г, Г1; Сл. 17 Б, Б1; Сл. 18 Д, Д1). На адаксијалном епидермису релативно густо дистрибуиране чекињасте трихоме забележене су код *H. californicus*, *H. hirsutus*, *H. microcephalus*, *H. tuberosus* и код врсте *H. pauciflorus* али у доста мањем броју ( $4/\text{mm}^2$ ) (Таб. 13, 14; Сл. 16 Д; Сл. 17 Г, Е; Сл. 18 Е, Б).

*Оштро-длакав* индументум граде дуге унисеријатне трихоме уских и кратких базалних ћелија варијабилног броја и цилиндричног облика, розетасто распоређених око основе длаке ( $0,002-0,03 \text{ mm}^2$ ), на коју се настављају две или три изразито танке и издужене вршне ћелије. Прелаз између основе длаке и вршних ћелија је веома изражен (Слика 15 З, И, Ј, К). Овај тип индументума је ређе присутан на адаксијалном епидермису лиске анализираних врста. На оба епидермиса забележен је једино код *H. maximiliani* и *H. mollis*, (Сл. 17 Ђ, Ђ1, Ж, Ж1), док је на абаксијалном епидермису присутан код *H. californicus*, *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. eggertii* (доминантно дуж нерава), *H. hirsutus* (доминантно дуж нерава), *H. microcephalus*, *H. pauciflorus*, *H. resinosus* и *H. tuberosus* (Сл. 16 Д1, Ђ1, Е1, Ж1; Сл. 17 Г1, Е1; Сл. 18, Б1, В1, Е1) (Таб. 13, 14).



Слика 15. Микрографије различитих типова трихома лиске код анализираних *Helianthus* врста: унисеријатне нежлездане - **купасте** *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. eggertii*, *H. resinosus* (А, Б, В, Г); - **чекњасте** *H. annuus*, *H. petiolaris*, *H. praecox*, *H. giganteus* (Д, Ђ, Е, Ж); **дуге** *H. californicus*, *H. maximiliani*, *H. mollis* (З, И, Ј); **кончасте** *H. argophyllus* (К); жлездане: **капитатне** *H. decapetalus*, *H. maximiliani* (Л, Љ); **линеарне** *H. nuttalli*, *H. strumosus* (М, Н).

Слика 16.

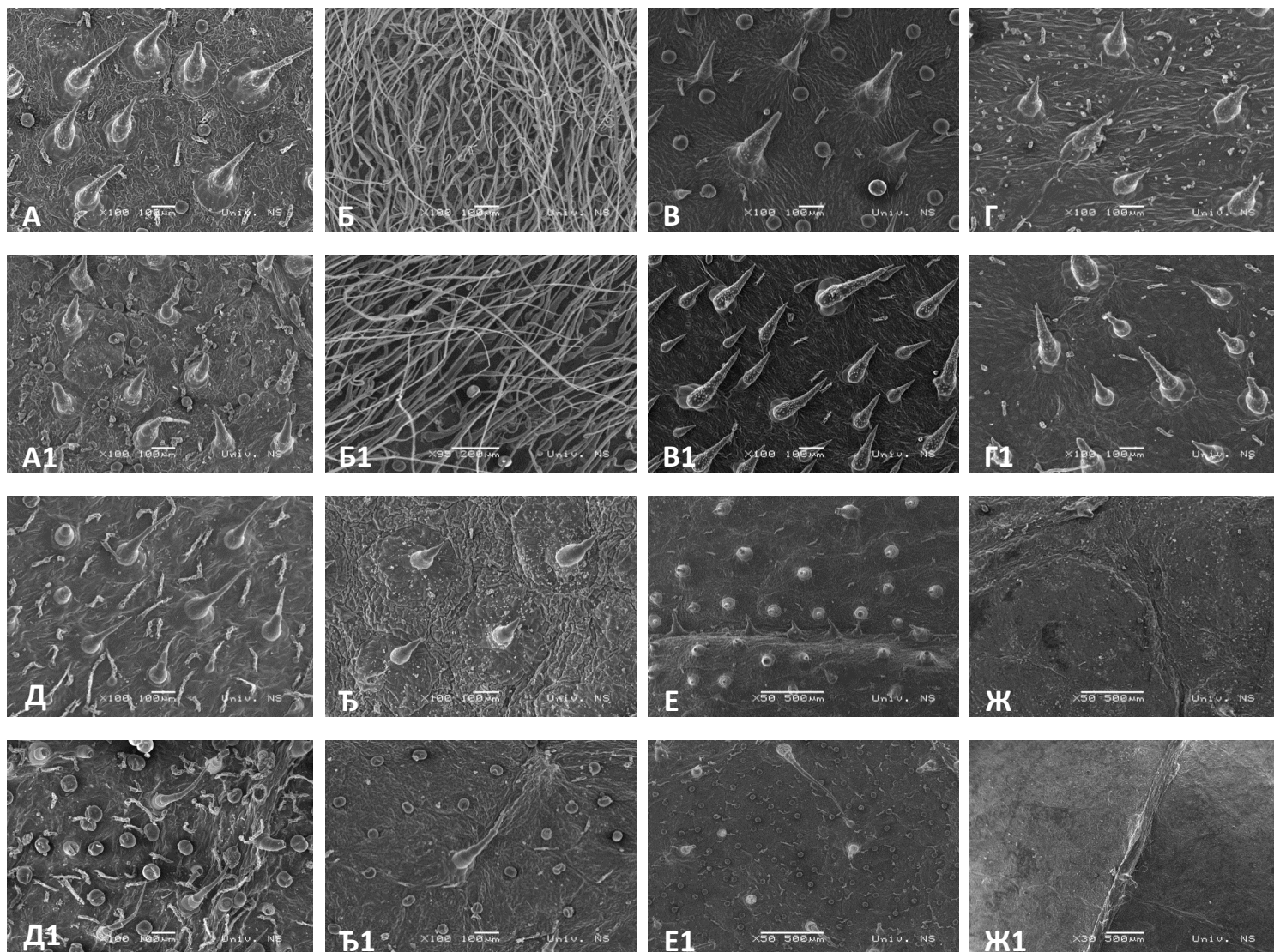
Микрографије  
адаксијалног епидермиса  
лиске (А-Г, Д-Ж) и  
абаксијалног епидермиса  
лиске (А1-Г1, Д1-Ж1)

**Једногодишње врсте:**

*H. annuus* (А, А1);  
*H. argophyllus* (Б, Б1);  
*H. petiolaris* (В, В1);  
*H. praecox* (Г, Г1).

**Вишегодишње врсте:**

*H. californicus* (Д, Д1);  
*H. decapetalus* (Ђ, Ђ1);  
*H. divaricatus* (Е, Е1);  
*H. eggertii* (Ж, Ж1).



Слика 17.

Микрографије  
адаксијалног епидермиса  
лиске (А-Г, Д-Ж) и  
абаксијалног епидермиса  
лиске (А1-Г1, Д1-Ж1).

**Вишегодишње врсте:**

*H. giganteus* (А, А1);

*H. glaucophyllus* (Б, Б1);

*H. grosseserratus* (В, В1);

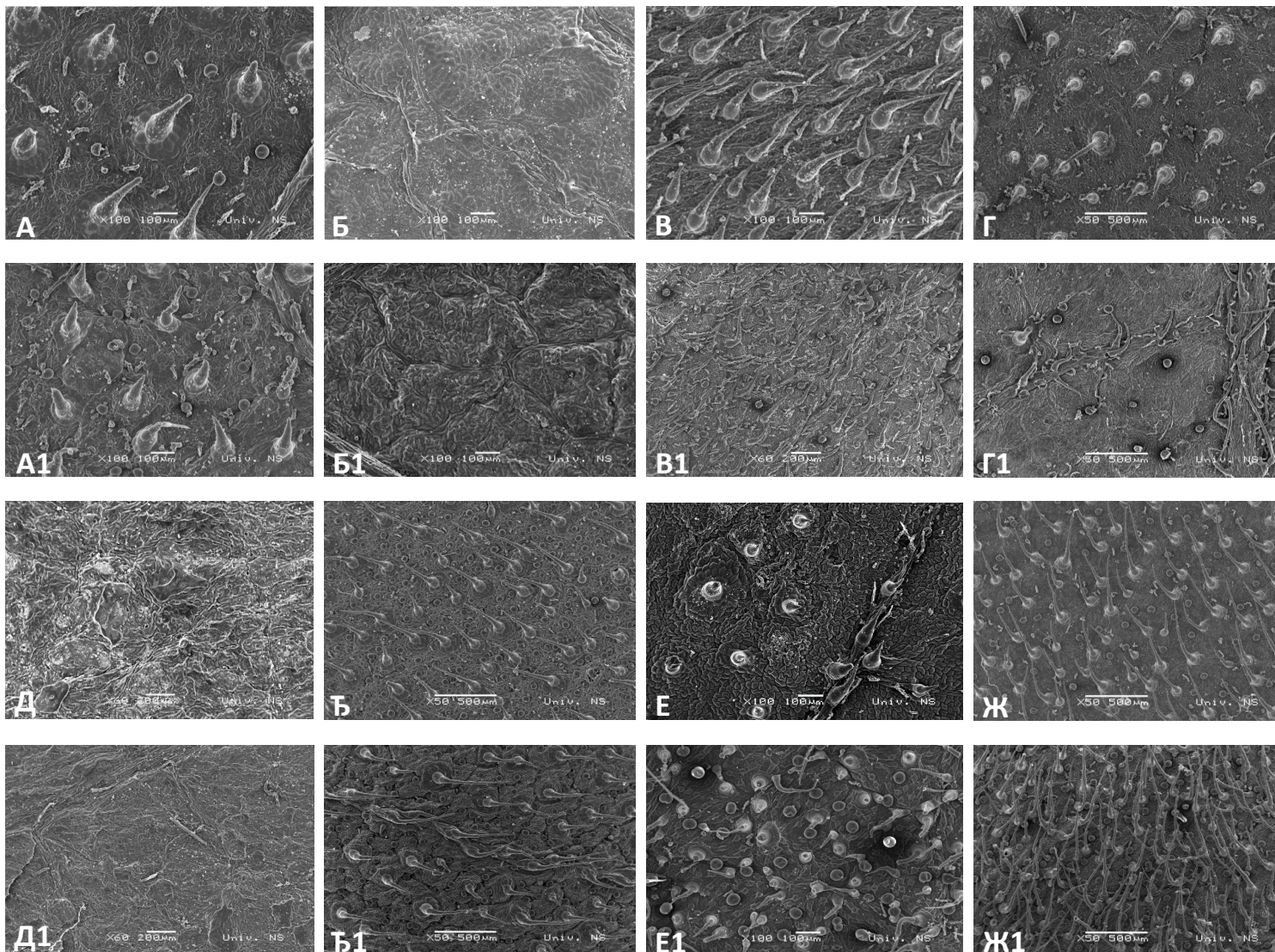
*H. hirsutus* (Г, Г1).

*H. laevigatus* (Д, Д1);

*H. maximiliani* (Ђ, Ђ1);

*H. microcephalus* (Е, Е1);

*H. mollis* (Ж, Ж1).



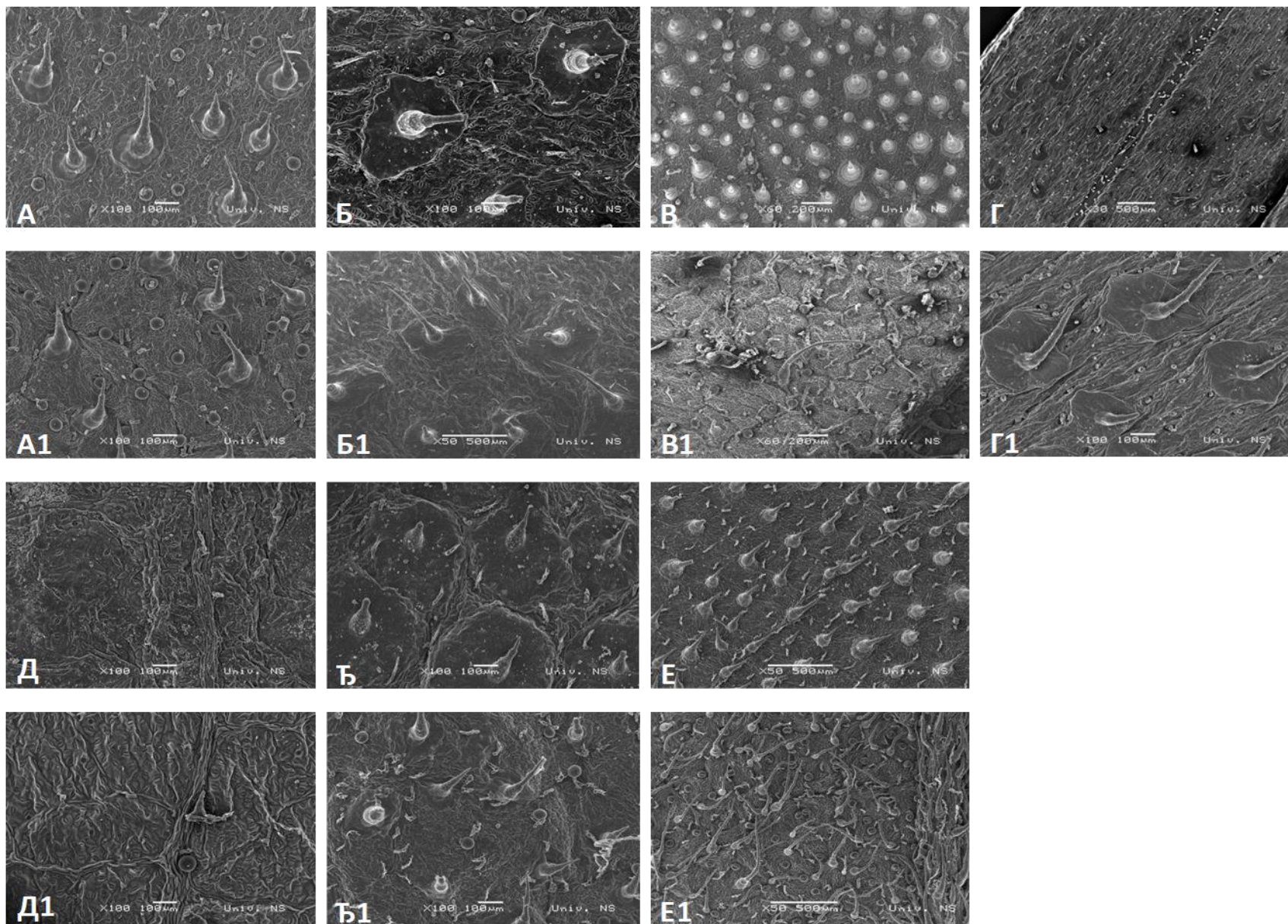


Слика 18.

Микрографије адоксијалног епидермиса лиске (А-Г, Д-Е) и абоксијалног епидермиса лиске (А1-Г1, Д1-Е1).

**Вишегодишње врсте:**

- H. nuttallii* (А, А1);
- H. pauciflorus* (Б, Б1);
- H. resinusus* (В, В1);
- H. salicifolius* (Г, Г1);
- H. smithii* (Д, Д1);
- H. strumosus* (Ђ, Ђ1);
- H. tuberosus* (Е, Е1).



Код свих типова индументума, осим код вунастог, ћелије које граде нежлездане трихоме су изразито дебелозидне, са мање или више израженим округластим протуберанцама на спољашњим зидовима. Протуберанце су дистрибуиране дуж целе длаке, крупније и гушће распоређене у базалном и средишњем делу длаке. Изузетно развијене протуберанце забележене су код врста *H. annuus*, *H. petiolaris*, *H. praecox*, *H. divaricatus*, *H. decapetalus*, *H. eggertii*, *H. giganteus*, *H. resinosus* и *H. strumosus* (Сл. 15 А-Ж). Једино се нежлездане трихоме врсте *H. californicus* и *H. argophyllus* карактеришу одсуством протуберанци.

Поред нежлезданих трихома, индументум епидермиса већине анализираних врста чине и жлездане трихоме, линеарне и капитатне (Таб. 15). Капитатне жлездане длаке су са кратком бисеријатном дршком и крупном једноћелијском главицом, док су линеарне сачињене од већег броја сферичних ћелија распоређених у једном низу (Сл. 15 Л-Н). Капитатне жлездане трихоме су чешће и гушће распоређене на абаксијалном епидермису. Код мањег броја врста забележене су на оба епидермиса (*H. annuus*, *H. argophyllus*, *H. californicus*, *H. giganteus*, *H. maximiliani*, *H. mollis*, *H. nuttalli* и *H. pauciflorus*) (Таб. 15).

Линеарне жлездане трихоме присутне су код свих врста и најчешће се јављају у комбинацији са унисеријатним нежлезданим трихомама. Па тако, врсте које имају густ индументум нежлезданих трихома најчешће имају и густо распоређене линеарне жлездане трихоме.

Табела 15. Типови нежлезданих и жлезданих трихома на епидермису лиске испитиваних врста рода *Helianthus*.

Врсте Тип трихома/индументум	Адаксијални епидермис						Абаксијални епидермис					
	Л1	Л2	Л3	Л4	Л5	Л6	Л1	Л2	Л3	Л4	Л5	Л6
<b>једногодишње</b>												
<i>H. annuus</i>	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+
<i>H. argophyllus</i>	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+
<i>H. petiolaris</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+
<i>H. praecox</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+
<b>вишегодишње</b>												
<i>H. californicus</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. decapetalus</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. divaricatus</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. eggertii</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. giganteus</i>	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+
<i>H. glaucophyllus</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+
<i>H. grosseserratus</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>H. hirsuthus</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. laevigatus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>H. maximiliani</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. microcephalus</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. mollis</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. nuttalli</i>	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+
<i>H. pauciflorus</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. resinosus</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. salicifolius</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>H. smithii</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>H. strumosus</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>H. tuberosus</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+

Унисеријатне нежлездане Л1: купасте, индументум - хрпав; Л2: чекињасте, индументум – круто-длакав; Л3: дуге, индументум – оштро-длакав; Л4: кончасте, индументум - вунаст; Жлездане Л5: капитатне; Л6: линеарне; + карактер детектован; - карактер није детектован (\* густо дистрибуиране капитатне жлездане трихоме).

#### 4.1.2.1. Диференцијација врста на основу одабраних микроморфолошких карактеристика епидермиса лиске

У циљу диференцијације испитиваних врста на основу микроморфолошких карактеристика епидермиса лиске примењена је коресподентна анализа. Карактери и њихово стање су кодирани (Таб. 16), а затим одређени за сваку врсту (Таб. 17).

Табела 16. Карактери епидермиса лиске и њихова стања.

Карактер		Стање	Ознака
Присуство воштаних структура	аде	није детектован	C1: 1
		слабо развијен	C1: 2
		добро развијен	C1: 3
		изузетно развијен	C1: 4
	абе	није детектован	C2: 1
		слабо развијен	C2: 2
		добро развијен	C2: 3
		изузетно развијен	C2: 4
Број нежлезаних трихома	аде	1-2	C3: 1
		3-10	C3: 2
		11-20	C3: 3
		21-30	C3: 4
		> 30	C3: 5
	абе	1-2	C4: 1
		3-10	C4: 2
		11-20	C4: 3
		21-30	C4: 4
		> 30	C4: 5
Површина основе нежлезданих трихома	аде	до 0,02 $\mu\text{m}^2$	C5: 1
		0,03-0,08 $\mu\text{m}^2$	C5: 2
	абе	до 0,02 $\mu\text{m}^2$	C6: 1
		0,03-0,08 $\mu\text{m}^2$	C6: 2
Протуберанце на нежлезданим трихомама	аде	одсутне	C7: 1
		слабо развијене	C7: 2
		веома развијене	C7: 3
	абе	одсутне	C8: 1
		слабо развијене	C8: 2
		веома развијене	C8: 3
Капитатне жлездане трихоме	аде	одсутне	C9: 1
		присутне	C9: 2
	абе	одсутне	C10: 1
		присутне	C10: 2
Индументум	аде	вунаст	C11: 1
		храпав	C11: 2
		круто-длакав	C11: 3
		оштро-длакав	C11: 4
	абе	вунаст	C12: 1
		храпаво	C12: 2
		круто-длакав	C12: 3
		оштро-длакав	C12: 4
Број стома	аде	< 100	C13: 1
		100-200	C13: 2
		201-300	C13: 3
		> 300	C13: 4
		абе	< 100
	100-200	C14: 2	
	201-300	C14: 3	
	> 300	C14: 4	

\*аде - адаксијални епидермис, абе - абаксијални епидермис.

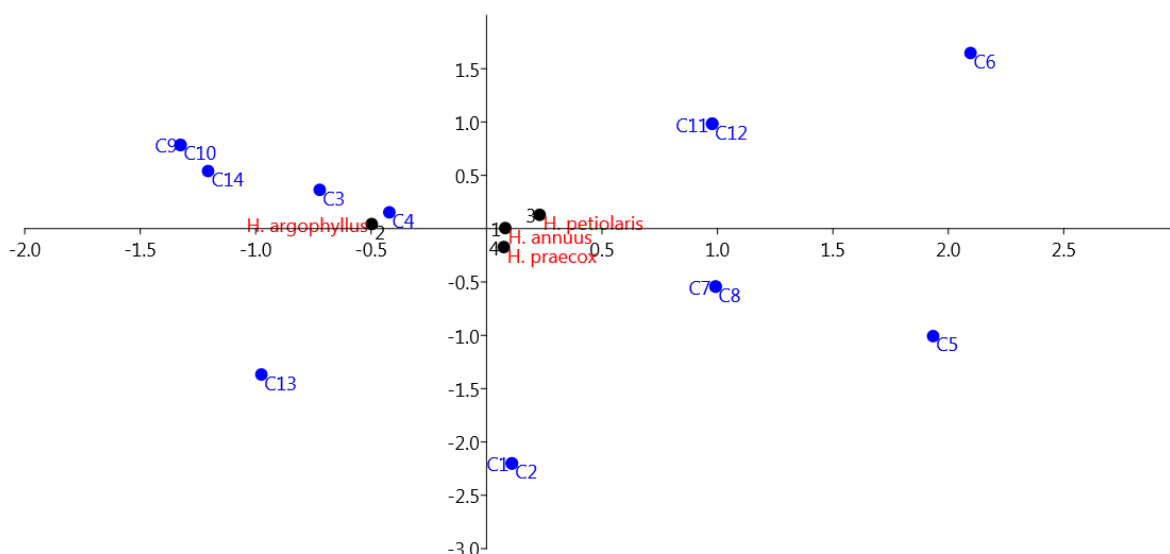
Табела 17. Карактери епидермиса лиске и њихово стање код испитиваних врста рода *Helianthus*.

Врста	СТАЊА КАРАКТЕРА +														
	једногодишње	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13	C14
<i>H. annuus</i>	2	2	5	5	1	2	3	3	2	2	3	3	2	2	
<i>H. argophyllus</i>	1	1	**	**	*	*	1	1	2	2	1	1	2	3	
<i>H. petiolaris</i>	1	1	4	5	1	2	3	3	1	1	3	3	1	2	
<i>H. praecox</i>	2	2	4	5	1	1	3	3	1	1	3	3	2	2	
<b>вишегодишње</b>															
<i>H. californicus</i>	2	2	3	3	1	1	1	1	2	2	3	4	2	2	
<i>H. decapetalus</i>	4	4	2	2	2	1	3	2	1	2	2	4	1	2	
<i>H. divaricatus</i>	3	2	5	2	2	2	3	3	1	2	2	4	1	4	
<i>H. eggertii</i>	4	4	3	2	2	1	3	3	1	2	2	4	1	3	
<i>H. giganteus</i>	2	1	4	4	1	1	3	2	2	2	3	3	1	2	
<i>H. glaucophyllus</i>	4	4	1	1	1	1	0	0	1	1	3	3	1	3	
<i>H. grosseserratus</i>	1	1	5	5	1	1	2	2	1	2	3	3	2	3	
<i>H. hirsutus</i>	4	4	3	1	2	1	2	2	1	2	3	4	1	3	
<i>H. laevigatus</i>	4	4	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	
<i>H. maximilani</i>	1	1	4	4	2	1	2	2	2	2	4	4	2	2	
<i>H. microcephalus</i>	4	4	4	5	1	1	2	2	1	2	3	4	1	2	
<i>H. mollis</i>	2	2	**	**	*	*	2	2	2	2	4	4	*	*	
<i>H. nuttalli</i>	2	2	5	5	1	1	2	2	2	2	3	3	2	2	
<i>H. pauciflorus</i>	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	3	4	2	2	
<i>H. resinusus</i>	4	4	5	5	2	2	3	2	1	2	2	4	1	2	
<i>H. salicifolius</i>	4	3	2	4	1	1	2	2	1	2	3	3	2	2	
<i>H. smithii</i>	4	4	1	1	1	1	0	0	1	2	3	3	1	2	
<i>H. strumosus</i>	2	2	5	5	2	1	3	2	1	2	3	3	2	2	
<i>H. tuberosus</i>	1	1	4	5	2	1	2	2	1	2	3	4	1	2	

+ Ознака карактера дата је у табели 16. 0 - карактер није детектован, \* - нема података, \*\* - изузетно густ индументум.

Посматрајући позиције испитиваних једногодишњих врста у простору прве две коресподентне осе уочава се јасна сепарација врсте *H. argophyllus* у односу на преостале три анализиране врсте (Сл. 19). Специфична стања карактера епидермиса која су највише допринела дискриминацији су: највећа густина стома на абаксијалном епидермису, као и изузетно густ вунаст индументум карактеристичан само за ову врсту, на чијим трихомама протуберанце нису уочене (Таб. 17; Таб. 17.1).

Резултати коресподентне анализе испитиваних вишегодишњих врста показују да стање специфичних карактера, као што је одсуство развијеног индументума, издваја врсту *H. laevigatus*, а блиско позиционирана уз њу је врста *H. glaucophyllus* која има изузетно ретке трихоме на оба епидермиса, те се на графикону уочава њихова блага сепарација од осталих анализираних врста (Сл. 20). Као посебна група, али са врло слабом издвојеношћу, издвајају се врсте *H. divaricatus*, *H. decapetalus*, *H. eggertii*, *H. hirsutus* и *H. resinusus* које дефинише присуства трихома купастог изгледа на чијим ћелијским зидовима су веома развијене протуберанце, које граде храпав индументум присутан само на абаксијалном епидермису (Таб. 17; Таб. 17.2; Сл. 20). Заједнички карактер за обе групе, укључујући још и врсте *H. salicifolius* и *H. microcephalus*, је присуство изузетно развијеног епидутикуларног воска на оба епидермиса.

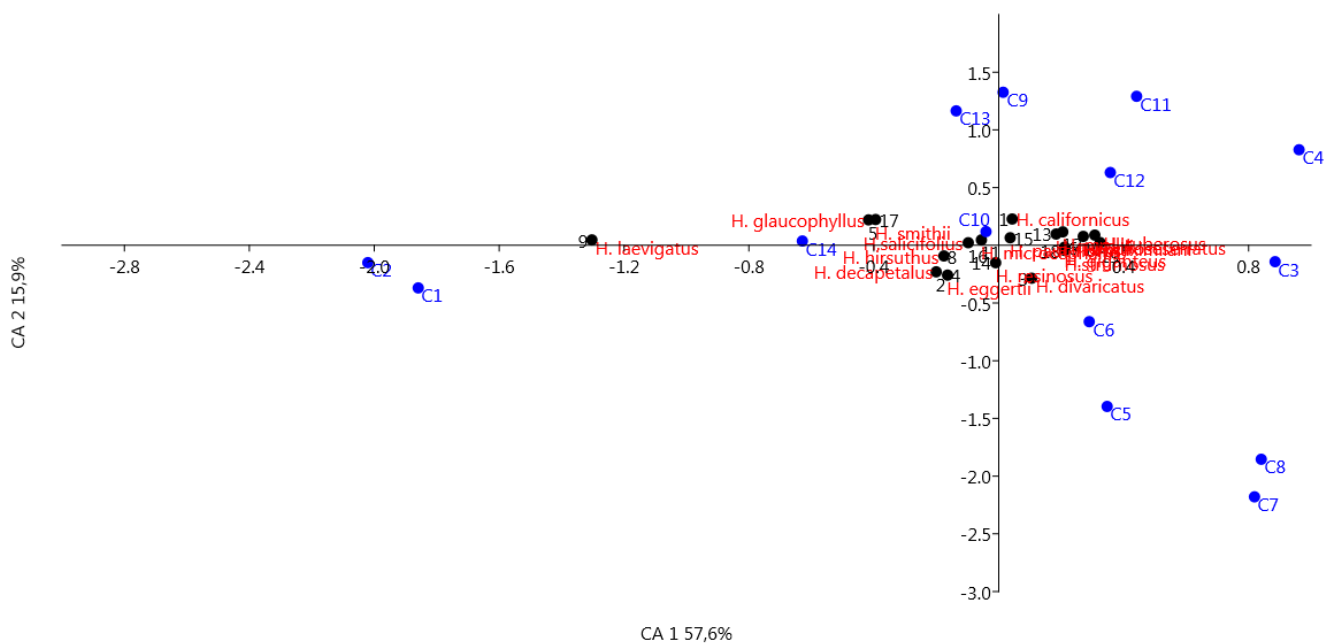


Слика 19. Графички приказ позиције и стања карактера епидермиса лиске у простору прве две осе коресподентне анализе код испитиваних једногодишњих врста рода *Helianthus*. Присуство воштаних структура (аде C1, абе C2), Број нежлезаних трихома (аде C3, абе C4), Површина основе нежлезаних трихома (аде C5, абе C6), Протуберанце на нежлезаним трихомама (аде C7, абе C8), Капитатне жлездане трихоме (аде C9, абе C10), Индументум (аде C11, абе C12), Број стома (аде C13, абе C14).

Табела 17.1. Резултати коресподентне анализе и нивои оптерећења прва две коресподентне осе на основу стања микроморфолошких карактера листа анализираних једногодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери		СА 1	СА 2
Присуство воштаних структура	аде	-0,606	<b>-2,300</b>
	абе	-0,606	<b>-2,300</b>
Број нежлезаних трихома	аде	<b>0,898</b>	0,141
	абе	0,521	0,474
Површина основе нежлезаних трихома	аде	0,162	0,459
	абе	0,661	0,570
Протуберанце на нежлезаним трихомама	аде	<b>-1,348</b>	0,395
	абе	<b>-1,348</b>	0,395
Капитатне жлездане трихоме	аде	<b>1,234</b>	-0,601
	абе	<b>1,234</b>	-0,601
Индументум	аде	<b>-1,348</b>	0,395
	абе	<b>-1,348</b>	0,395
Број стома	аде	0,581	0,256
	абе	-0,606	<b>-2,300</b>

\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.



Слика 20. Графички приказ позиције и стања карактера епидермиса лиске у простору прве две осе коресподентне анализе код испитиваних вишегодишњих врста рода *Helianthus*. Присуство воштаних структура (аде C1, абе C2), Број нежлезаних трихома (аде C3, абе C4), Површина основе нежлезданих трихома (аде C5, абе C6), Протуберанце на нежлезданим трихомама (аде C7, абе C8), Капитатне жлездане трихоме (аде C9, абе C10), Индументум (аде C11, абе C12), Број стома (аде C13, абе C14).

Табела 17.2. Резултати коресподентне анализе и нивои оптерећења прва две коресподентне осе на основу стања микроморфолошких карактера листа анализираних вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери		CA 1	CA 2
Присуство воштаних структура	аде	<b>-1,808</b>	0,216
	абе	<b>-1,958</b>	0,029
Број нежлезаних трихома	аде	<b>1,043</b>	0,094
	абе	<b>1,171</b>	<b>-0,962</b>
Површина основе нежлезданих трихома	аде	0,213	<b>1,497</b>
	абе	0,141	0,695
Протуберанце на нежлезданим трихомама	аде	<b>0,780</b>	<b>1,970</b>
	абе	<b>0,783</b>	<b>1,699</b>
Капитатне жлездане трихоме	аде	-0,013	<b>-1,643</b>
	абе	-0,097	-0,234
Индументум	аде	0,288	<b>-1,210</b>
	абе	0,156	0,155
Број стома	аде	0,073	<b>-1,720</b>
	абе	-0,643	0,169

\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

### 4.1.3. Анатомске карактеристике главног нерва

Анализиране врсте рода *Helianthus* показују значајну варијабилност облика и величине главног нерва, као и учешћа појединих ткива. У главном нерву присутан је већи број снопића, по типу су колатерални затворени, док величином доминира снопић присутан у централном делу главног нерва.

Испупченост главног нерва код свих анализираних врста доминантно је израженија са абаксијалне стране лиске (Сл. 21, 21.1). Изузетак је *H. mollis* где је испупченост главног нерва приближно исто изражена са обе стране лиске (Сл. 21.1 В). Код свих једногодишњих врста (Сл. 21) и већине вишегодишњих (Сл. 21.1 Б, В, Г) испупченост главног нерва била је већа, са индексом изнад 2 (Таб. 18). Код мањег броја врста главни нерв је мање изражен (*H. californicus*, *H. laevigatus*, *H. maximiliani*, *H. nuttalli*, *H. salicifolius*, *H. smithii* и *H. pauciflorus*) и вредности индекса кретале су се у опсегу од 1,3 до 2 (Таб. 18; Сл. 21.1 Д, Ђ). У том смислу посебно се издваја врста *H. pauciflorus* код које је лиска сличне дебљине на  $\frac{1}{4}$  ширине и у зони главног нерва (Сл. 21.1 Д).

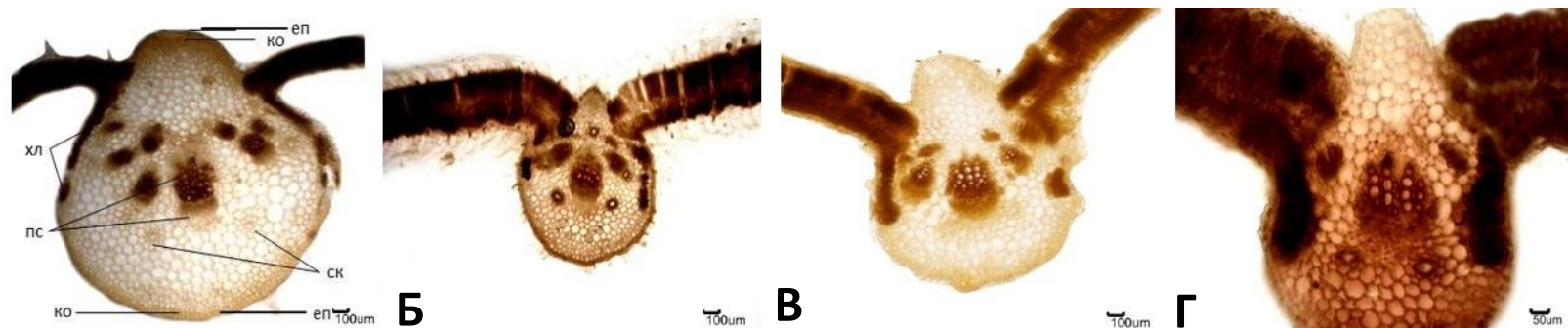
Вредности површине пресека главног нерва су значајно варирале између врста. Највећом површином главног нерва издваја се једногодишња врста *H. annuus*, површина главног нерва ове врсте је  $3,5 \text{ mm}^2$ , док је најмања површина међу једногодишњим врстама измерена код *H. praecox* ( $0,45 \text{ mm}^2$ ). Највећа површина главног нерва међу вишегодишњим врстама је код *H. mollis* ( $1,2 \text{ mm}^2$ ), затим код *H. tuberosus* ( $0,92 \text{ mm}^2$ ), а статистички значајно најнижа код *H. salicifolius* ( $0,13 \text{ mm}^2$ ) (Таб. 18).

Једнослојни епидермис у зони главног нерва граде ситне ћелије прекривене кутикулом. На адаксијалном и абаксијалном епидермису у зони главног нерва присутне су жлездане и нежлездане трихоме (истог типа као на осталом епидермису лиске), формирајући индументум различите густине.

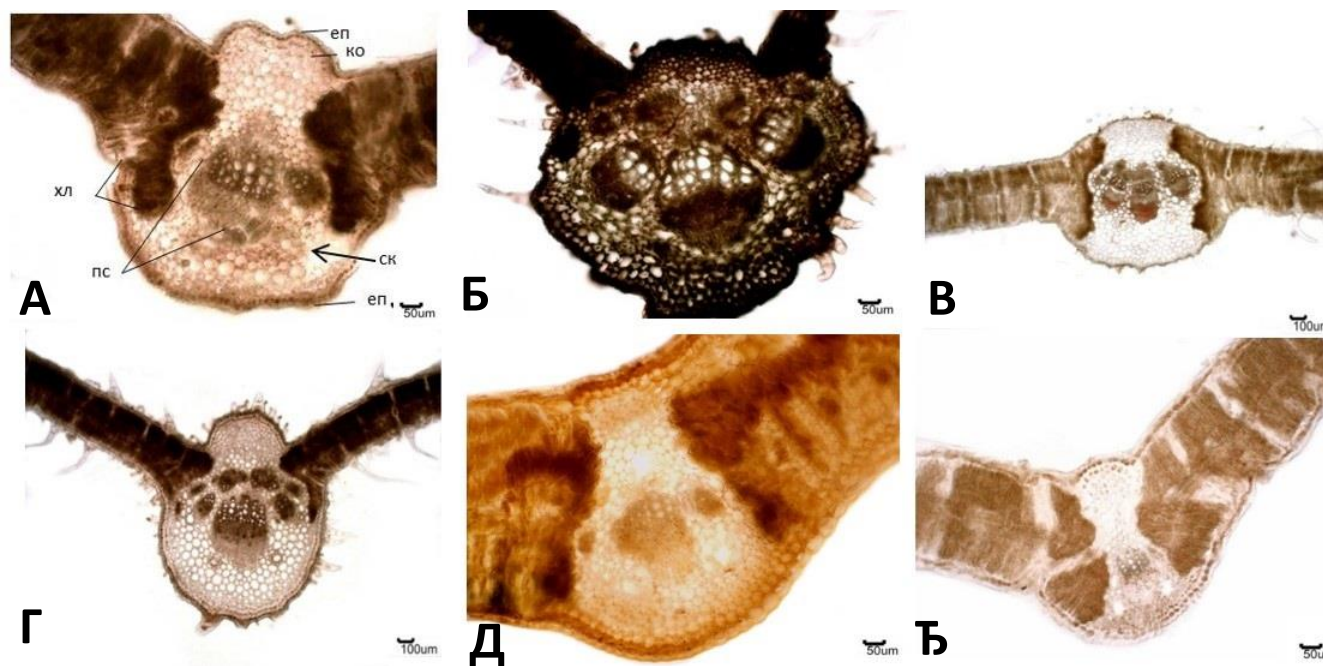
Механичко ткиво коленхим присутно је субепидермално, доминантно са адаксијалне стране у више слојева и у једном до два слоја са абаксијалне стране (Сл. 21, 21.1). Између представника једногодишњих врста, нису забележене статистички значајне разлике у развијености коленхима. Са највећим процентуалним уделом коленхима са епидермисом, међу једногодишњим врстама издваја се *H. annuus* (8,7%). Процентуални удео коленхима са епидермисом у површини пресека главног нерва је доминантно већи код вишегодишњих врста међу којима се посебно издвајају *H. divaricatus* и *H. pauciflorus* (32% и 30%). Код преосталих анализираних вишегодишњих врста вредности процентуалног удела коленхима са епидермисом су се кретале у распону од 15% (*H. mollis*) до 28% (*H. nuttalli*) (Таб. 18).

Хлоренхим, присутан субепидемално код неких врста залази дубље у зону главног нерва, спуштајући се латерално ка абаксијалном епидермису (Сл. 21 А-Г, Сл. 21.1 А, В, Д, Ђ). Посебно се издваја *H. annuus*, код кога је површина хлоренхима износила  $0,22 \text{ mm}^2$  (Таб. 18; Сл. 21 А). Међутим, процентуално учешће хлоренхима је код ове врсте статистички значајно најниже и износи само 7,21%. Највиша процентуална заступљеност хлоренхима у главном нерву међу једногодишњим врстама израчуната је код *H. praecox* (25%) (Таб. 18; Сл. 21 Г). Највише хлоренхима међу вишегодишњим врстама, који се пружа латерално ка адаксијалном и ка абаксијалном епидермису, има *H. mollis* ( $0,3 \text{ mm}^2$ ), али процентално гледано, хлоренхим је најбоље развијен код *H. salicifolius* и *H. pauciflorus* (39,9% и 29,7%) (Таб. 18; Сл. 21.1 В, Ђ, Д).

Статистички значајно најмањи процентуални удео хлоренхима, у односу на све анализиране врсте, имала је врста *H. microcephalus* (4,5%) (Таб. 18; Сл. 21.1 Б).



Слика 21. Попречни пресек лиске у нивоу главног нерва, једногодишњих врста. *H. annuus* (А), *H. argophyllus* (Б), *H. petiolaris* (В), *H. praecox* (Г). \*еп - епидермис, ко - коленхим, хл - хлоренхим, пс - проводни снопић, ск - секреторни канал.



Слика 21.1. Попречни пресек лиске у нивоу главног нерва, вишегодишњих врста. *H. giganteus* (А), *H. microcephalus* (Б), *H. mollis* (В), *H. tuberosus* (Г), *H. pauciflorus* (Д), *H. salicifolius* (Ѕ). \*еп - епидермис, ко - коленхим, хл - хлоренхим, пс - проводни снопић, ск - секреторни канал.



Табела 18. Анатомске карактеристике главног нерва испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност  $\pm$  стандардна грешка (кофицијент варијације у %).

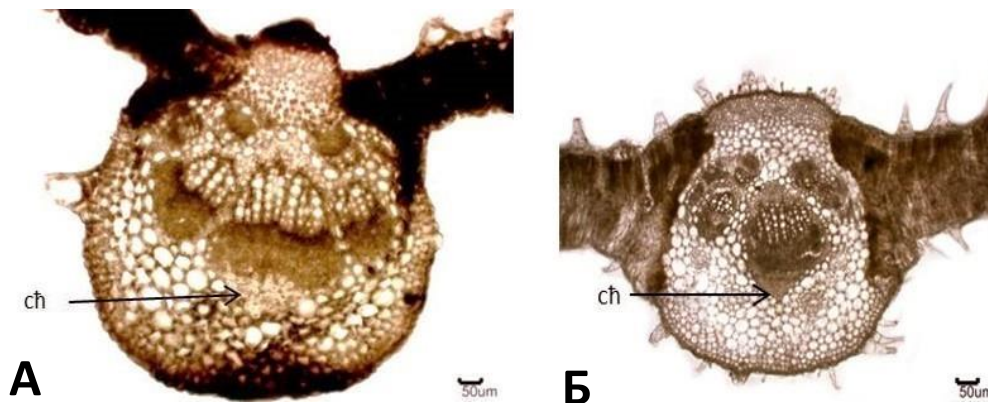
Врста	Д. лиске на ¼ ширине ( $\mu\text{m}$ )	П. г. н. ( $\text{mm}^2$ )	Д. г. н. ( $\mu\text{m}$ )	Ширина г. н. ( $\mu\text{m}$ )	Индекс г. н.	П. коленхима са епидермисом г. н. ( $\text{mm}^2$ )	П. хлоренхима г. н. ( $\text{mm}^2$ )	% коленхима са епидермисом	% хлоренхима
<b>једногодишње</b>									
<i>H. annuus</i>	333,4 $\pm$ 23,6 <sup>a</sup> (15,8)	3,47 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup> (20,0)	2275,6 $\pm$ 147,1 <sup>a</sup> (14,4)	2147,3 $\pm$ 55,3 <sup>a</sup> (5,7)	6,9 $\pm$ 0,5 <sup>a</sup> (17,8)	0,29 $\pm$ 0,05 <sup>a</sup> (38,8)	0,25 $\pm$ 0,03 <sup>a</sup> (26,0)	8,7 $\pm$ 1,7 <sup>a</sup> (45,5)	7,21 $\pm$ 0,7 <sup>c</sup> (23,4)
<i>H. argophyllus</i>	393,7 $\pm$ 29,7 <sup>a</sup> (16,8)	0,95 $\pm$ 0,06 <sup>b</sup> (14,7)	1246,6 $\pm$ 31,1 <sup>b</sup> (5,6)	1022 $\pm$ 49,6 <sup>b</sup> (10,8)	3,2 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup> (10,9)	0,06 $\pm$ 0,003 <sup>b</sup> (13,6)	0,16 $\pm$ 0,02 <sup>b</sup> (24,1)	6,9 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup> (12,8)	17,76 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup> (21,3)
<i>H. petiolaris</i>	355,9 $\pm$ 29,4 <sup>a</sup> (18,5)	0,82 $\pm$ 0,09 <sup>b</sup> (26,6)	1194,8 $\pm$ 75,1 <sup>b</sup> (14,0)	810,3 $\pm$ 92,8 <sup>c</sup> (25,6)	3,4 $\pm$ 0,4 <sup>b</sup> (27,7)	0,06 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (52,1)	0,17 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (21,6)	7,6 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup> (46,9)	21,8 $\pm$ 1,8 <sup>ab</sup> (18,9)
<i>H. praecox</i>	402,2 $\pm$ 23,1 <sup>a</sup> (12,9)	0,45 $\pm$ 0,04 <sup>b</sup> (18,3)	974,1 $\pm$ 34,0 <sup>c</sup> (7,8)	816,4 $\pm$ 53,8 <sup>c</sup> (14,7)	2,4 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup> (13,7)	0,035 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (76,0)	0,11 $\pm$ 0,02 <sup>b</sup> (18,2)	7,6 $\pm$ 2,6 <sup>a</sup> (77,0)	25,0 $\pm$ 2,7 <sup>a</sup> (24,1)
<b>вишегодишње</b>									
<i>H. californicus</i>	496,3 $\pm$ 24,5 <sup>b</sup> (11,0)	0,64 $\pm$ 0,04 <sup>cd</sup> (14,2)	1009,4 $\pm$ 35,7 <sup>abc</sup> (7,9)	846,9 $\pm$ 36,6 <sup>cd</sup> (9,6)	2,0 $\pm$ 0,1 <sup>ghij</sup> (12,3)	0,13 $\pm$ 0,01 <sup>abcde</sup> (21,0)	0,14 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (21,9)	21,8 $\pm$ 0,9 <sup>abc</sup> (8,9)	21,6 $\pm$ 1,0 <sup>bcdef</sup> (10,9)
<i>H. decapetalus</i>	315,8 $\pm$ 12,5 <sup>efgh</sup> (8,9)	0,54 $\pm$ 0,06 <sup>cdef</sup> (28,6)	922,9 $\pm$ 33,5 <sup>bcde</sup> (8,1)	813,2 $\pm$ 55,5 <sup>cd</sup> (15,2)	2,9 $\pm$ 0,07 <sup>de</sup> (6,0)	0,09 $\pm$ 0,02 <sup>efg</sup> (45,4)	0,05 $\pm$ 0,004 <sup>fgh</sup> (18,6)	16,1 $\pm$ 1,7 <sup>bc</sup> (23,4)	10,1 $\pm$ 0,9 <sup>hijk</sup> (21,6)
<i>H. divaricatus</i>	206,9 $\pm$ 10,3 <sup>ij</sup> (11,1)	0,52 $\pm$ 0,04 <sup>cdefg</sup> (18,7)	819,3 $\pm$ 58,9 <sup>defg</sup> (16,0)	788,7 $\pm$ 36,4 <sup>cde</sup> (10,3)	3,9 $\pm$ 0,2 <sup>ab</sup> (19,2)	0,16 $\pm$ 0,06 <sup>abcd</sup> (85,4)	0,05 $\pm$ 0,007 <sup>fgh</sup> (33,8)	31,7 $\pm$ 12,0 <sup>a</sup> (84,7)	9,5 $\pm$ 1,3 <sup>ijk</sup> (30,9)
<i>H. eggertii</i>	356,5 $\pm$ 15,1 <sup>def</sup> (9,5)	0,56 $\pm$ 0,04 <sup>cde</sup> (19,7)	916,2 $\pm$ 27,6 <sup>bcde</sup> (6,7)	855,1 $\pm$ 42,8 <sup>cd</sup> (11,2)	2,6 $\pm$ 0,1 <sup>ef</sup> (9,7)	0,12 $\pm$ 0,02 <sup>bcde</sup> (31,0)	0,06 $\pm$ 0,004 <sup>defgh</sup> (15,2)	20,3 $\pm$ 1,8 <sup>abc</sup> (19,9)	11,7 $\pm$ 1,2 <sup>ghijk</sup> (23,8)
<i>H. giganteus</i>	365,3 $\pm$ 17,2 <sup>cdef</sup> (10,5)	0,40 $\pm$ 0,03 <sup>efghi</sup> (21,2)	781,8 $\pm$ 28,6 <sup>defgh</sup> (8,0)	675,3 $\pm$ 38,5 <sup>def</sup> (12,7)	2,2 $\pm$ 0,1 <sup>fgh</sup> (11,3)	0,07 $\pm$ 0,005 <sup>efg</sup> (17,4)	0,09 $\pm$ 0,01 <sup>cdef</sup> (25,0)	17,7 $\pm$ 1,3 <sup>bc</sup> (15,9)	22,0 $\pm$ 1,6 <sup>bcde</sup> (15,8)
<i>H. glaucophyllus</i>	242 $\pm$ 8,9 <sup>hij</sup> (8,2)	0,50 $\pm$ 0,03 <sup>cdefg</sup> (17,0)	841,5 $\pm$ 36,6 <sup>cdef</sup> (9,7)	713,3 $\pm$ 29,5 <sup>cd</sup> (9,2)	3,5 $\pm$ 0,2 <sup>bc</sup> (16,1)	0,10 $\pm$ 0,005 <sup>cdef</sup> (12,6)	0,04 $\pm$ 0,005 <sup>gh</sup> (34,9)	20,9 $\pm$ 0,6 <sup>abc</sup> (6,4)	7,5 $\pm$ 0,7 <sup>jk</sup> (23,2)
<i>H. grosseserratus</i>	260,6 $\pm$ 6,7 <sup>ghij</sup> (5,7)	0,32 $\pm$ 0,02 <sup>fghij</sup> (14,5)	643,4 $\pm$ 25,9 <sup>h</sup> (9,0)	713,3 $\pm$ 29,5 <sup>cdef</sup> (9,2)	2,5 $\pm$ 0,3 <sup>efg</sup> (3,5)	0,07 $\pm$ 0,004 <sup>efg</sup> (11,8)	0,05 $\pm$ 0,004 <sup>efgh</sup> (18,7)	23,8 $\pm$ 0,6 <sup>abc</sup> (5,9)	16,6 $\pm$ 1,0 <sup>defghi</sup> (13,6)
<i>H. hirsutus</i>	324,6 $\pm$ 17,9 <sup>efgh</sup> (12,3)	0,68 $\pm$ 0,04 <sup>c</sup> (13,5)	1053,6 $\pm$ 31,0 <sup>ab</sup> (6,6)	874,6 $\pm$ 46,2 <sup>bc</sup> (11,8)	3,2 $\pm$ 0,2 <sup>cd</sup> (13,5)	0,17 $\pm$ 0,01 <sup>abc</sup> (19,0)	0,10 $\pm$ 0,007 <sup>bcd</sup> (15,1)	24,3 $\pm$ 0,9 <sup>abc</sup> (8,0)	15,3 $\pm$ 1,7 <sup>defghi</sup> (24,9)
<i>H. laevigatus</i>	495,6 $\pm$ 15,3 <sup>b</sup> (6,9)	0,44 $\pm$ 0,03 <sup>defgh</sup> (13,2)	801,4 $\pm$ 35,6 <sup>defgh</sup> (9,9)	725,1 $\pm$ 43,3 <sup>cde</sup> (13,3)	1,6 $\pm$ 0,1 <sup>ijk</sup> (14,6)	0,09 $\pm$ 0,007 <sup>efg</sup> (18,4)	0,09 $\pm$ 0,004 <sup>cdef</sup> (12,3)	20,2 $\pm$ 0,8 <sup>abc</sup> (8,7)	20,4 $\pm$ 1,9 <sup>cdef</sup> (21,5)
<i>H. maximiliani</i>	355,7 $\pm$ 7,7 <sup>def</sup> (4,8)	0,21 $\pm$ 0,02 <sup>ij</sup> (22,6)	649,0 $\pm$ 28,6 <sup>gh</sup> (9,8)	444,6 $\pm$ 44,9 <sup>gh</sup> (22,6)	1,8 $\pm$ 0,08 <sup>hij</sup> (10,1)	0,04 $\pm$ 0,003 <sup>fg</sup> (19,0)	0,05 $\pm$ 0,009 <sup>fgh</sup> (43,5)	20,3 $\pm$ 2,1 <sup>abc</sup> (23,8)	22,2 $\pm$ 2,6 <sup>bcd</sup> (25,8)

Наставак Табеле 18.

Врста	Д. лиске на ¼ ширине (µm)	П. г. н. (mm²)	Д. г. н. (µm)	Ширина г. н. (µm)	Индекс г. н.	П. коленхима са епидермисом г. н. (mm²)	П. хлоренхима г. н. (mm²)	% коленхима са епидермисом	% хлоренхима
<i>H. microcephalus</i>	178,5±6,4 <sup>j</sup> (8,0)	0,40±0,04 <sup>efghi</sup> (18,0)	728,3±35,4 <sup>fgh</sup> (10,8)	711,2±43,8 <sup>cdef</sup> (13,8)	4,1±0,3 <sup>a</sup> (16,0)	0,09±0,006 <sup>defg</sup> (15,7)	0,02±0,003 <sup>h</sup> (44,7)	22,6±1,2 <sup>abc</sup> (11,7)	4,5±0,8 <sup>k</sup> (37,8)
<i>H. mollis</i>	455,6±26,9 <sup>bc</sup> (13,2)	1,22±0,2 <sup>a</sup> (36,4)	1186,2±100,1 <sup>a</sup> (18,9)	1285,3±94,6 <sup>a</sup> (16,4)	2,6±0,09 <sup>ef</sup> (8,1)	0,18±0,02 <sup>ab</sup> (29,9)	0,32±0,04 <sup>a</sup> (30,1)	15,0±1,0 <sup>c</sup> (15,4)	27,3±1,6 <sup>bc</sup> (13,0)
<i>H. nuttalli</i>	343,0±75,6 <sup>efg</sup> (49,3)	0,27±0,06 <sup>hij</sup> (55,5)	647,7±124,5 <sup>gh</sup> (43,0)	535,1±107,4 <sup>fgh</sup> (44,9)	1,9±0,2 <sup>fghi</sup> (19,0)	0,08±0,03 <sup>efg</sup> (97,4)	0,08±0,03 <sup>cdefg</sup> (91,5)	28,4±8,4 <sup>ab</sup> (66,5)	28,9±8,1 <sup>b</sup> (63,2)
<i>H. pauciflorus</i>	593,5±15,7 <sup>a</sup> (5,9)	0,40±0,02 <sup>efghi</sup> (13,0)	750,9±19,2 <sup>efgh</sup> (5,7)	752,0±25,0 <sup>cde</sup> (7,5)	1,3±0,02 <sup>k</sup> (3,3)	0,12±0,03 <sup>bcd</sup> (65,6)	0,12±0,007 <sup>bc</sup> (14,3)	30,2±9,8 <sup>ab</sup> (73,1)	29,7±1,6 <sup>b</sup> (12,0)
<i>H. resinusus</i>	430,5±16,5 <sup>bed</sup> (8,6)	0,54±0,05 <sup>cdef</sup> (22,6)	948,9±52,0 <sup>bcd</sup> (12,3)	836,6±55,4 <sup>cd</sup> (14,8)	2,2±0,2 <sup>fgh</sup> (16,6)	0,10±0,01 <sup>cdef</sup> (20,8)	0,09±0,01 <sup>bcd</sup> (36,8)	19,9±1,4 <sup>abc</sup> (15,6)	17,9±1,5 <sup>defgh</sup> (18,3)
<i>H. salicifolius</i>	290±16,3 <sup>fghi</sup> (12,6)	0,13±0,08 <sup>i</sup> (14,5)	447,4±16,2 <sup>i</sup> (8,1)	411,2±23,1 <sup>h</sup> (12,6)	1,5±0,08 <sup>jk</sup> (11,)	0,03±0,002 <sup>g</sup> (20,9)	0,05±0,006 <sup>fgh</sup> (26,7)	20,1±1,2 <sup>abc</sup> (13,4)	39,9±2,6 <sup>a</sup> (14,8)
<i>H. smithii</i>	380,3±71,1 <sup>cde</sup> (41,8)	0,39±0,09 <sup>efghi</sup> (56,5)	676,8±120,7 <sup>fgh</sup> (39,8)	722,8±132,8 <sup>cde</sup> (41,0)	1,8±0,03 <sup>hij</sup> (4,8)	0,07±0,02 <sup>efg</sup> (54,3)	0,05±0,01 <sup>efgh</sup> (62,9)	19,5±2,4 <sup>abc</sup> (27,3)	13,9±1,2 <sup>fghij</sup> (19,7)
<i>H. strumosus</i>	335,6±10,5 <sup>efg</sup> (7,0)	0,29±0,02 <sup>ghij</sup> (11,6)	716,8±15,5 <sup>fgh</sup> (4,8)	592,7±25,9 <sup>efg</sup> (9,8)	2,2±0,04 <sup>fghi</sup> (3,9)	0,06±0,005 <sup>fg</sup> (19,2)	0,05±0,003 <sup>efgh</sup> (11,3)	20,8±1,3 <sup>abc</sup> (14,4)	18,4±1,4 <sup>defg</sup> (16,7)
<i>H. tuberosus</i>	306,5±15,4 <sup>efgh</sup> (11,2)	0,92±0,1 <sup>b</sup> (25,3)	1194,2±59,0 <sup>a</sup> (11,0)	1059,2±69,3 <sup>b</sup> (14,7)	3,9±0,1 <sup>ab</sup> (6,4)	0,21±0,03 <sup>a</sup> (40,5)	0,13±0,01 <sup>bc</sup> (21,8)	22,3±1,7 <sup>abc</sup> (17,5)	14,2±1,0 <sup>efghij</sup> (16,4)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест ≤ 0,05). Д. - дебљина, П. - површина, г. н. - главни нерв.

У паренхимском ткиву средишњег дела главног нерва су проводни снопићи, по типу колатерални затворени. Латерално од централног проводног снопића који је значајно најкрупнији, проводни систем главног нерва чине и ситнији проводни снопићи. Распоред ситнијих проводних снопића може бити у истој равни са централним снопићем (Сл. 21.1 В, Д, Ђ; Сл. 22 А), а могу бити рапореджени ближе адаксијалној страни главног нерва (Сл. 21.1 А, Б, Г; Сл. 22 Б). Присуство снопића у једном низу најчешће се јавља код врста које су се карактерисале генерално слабо развијеним проводним ткивом (*H. salicifolius*, *H. pauciflorus*, *H. strumosus*, *H. maximiliani*, *H. nuttalli*, *H. grosseserratus*, *H. giganteus*, *H. laevigatus*). Број проводних снопића значајно варира између врста и у оквиру саме врсте услед високе морфолошке варијабилности лиске. Проводни снопићи су са јасно уочљивим ксилемом у виду низова трахејарних елемената и флоемским ткивом. Код врста *H. divaricatus* и *H. mollis* са флоемске стране проводног снопића истичу се групе перцикличних склерификованих ћелија (Сл. 22 А, Б).



Слика 22. Микрографија пресека лиске у нивоу главног нерва: *H. divaricatus* (А), *H. mollis* (Б).\* ch - перцикличне склерификоване ћелије.

Врсте које имају највећу површину главног нерва *H. annuus*, *H. tuberosus* и *H. mollis* имају и високе вредности: укупне површине ксилема (0,2 mm<sup>2</sup>; 0,09 mm<sup>2</sup>; 0,07 mm<sup>2</sup>), укупне површине флоема (0,18 mm<sup>2</sup>; 0,05 mm<sup>2</sup>; 0,06 mm<sup>2</sup>), површине лумена трахејарних судова (529,2 μm<sup>2</sup>; 169,9 μm<sup>2</sup>; 167,6 μm<sup>2</sup>) и броја трахејарних судова по пресеку (82; 80; 75) редоследом. Најмање вредности ових параметара међу једногодишњим врстама забележене су код *H. praecox*, а међу вишегодишњим код *H. salicifolius* и *H. pauciflorus* (Таб. 19 и 20). Велики број трахејарних судова малог лумена забележен је код врсте *H. divaricatus*.

Код већине анализираних врста процентуално учешће флоема и ксилема у укупној површини главног нерва лиске је приближно једнако заступљено, са благом предношћу у развијености ксилемског ткива (Таб. 19 и 20). Код једногодишњих врста највећи проценат удео ксилема и флоема у главном нерву лиске има врста *H. argophyllus*, док се код вишегодишњих врста у том погледу издвајају врсте *H. divaricatus* и *H. microcephalus*.

Табела 19. Анатомске карактеристике проводног и секреторног ткива главног нерва лиске испитиваних једногодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност  $\pm$  стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	П. ксилема г. н. (mm <sup>2</sup> )	П. флоема г. н. (mm <sup>2</sup> )	П. лумена т. е. (μm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. на пресеку г. н.	П. секреторних канала г. н. (μm <sup>2</sup> )	Бр. секреторних канала на пресеку г. н.	% ксилема	% флоема	% секреторних канала
<i>H. annuus</i>	0,20 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup> (18,3)	0,18 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup> (22,9)	529,2 $\pm$ 30,8 <sup>a</sup> (13,0)	82 $\pm$ 4,5 <sup>a</sup> (12,5)	1523,2 $\pm$ 200,0 <sup>a</sup> (29,4)	3 $\pm$ 0 <sup>ab</sup> (0,0)	5,8 $\pm$ 0,3 <sup>b</sup> (9,9)	5,2 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup> (19,7)	0,1 $\pm$ 0,008 <sup>b</sup> (14,3)
<i>H. argophyllus</i>	0,08 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (53,4)	0,05 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (44,6)	410,1 $\pm$ 38,6 <sup>b</sup> (21,0)	37 $\pm$ 1,4 <sup>b</sup> (8,4)	2001,7 $\pm$ 222,2 <sup>a</sup> (24,8)	3 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup> (15,9)	8,4 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup> (54,0)	5,2 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup> (26,7)	0,6 $\pm$ 0,08 <sup>a</sup> (32,5)
<i>H. petiolaris</i>	0,05 $\pm$ 0,006 <sup>b</sup> (30,8)	0,04 $\pm$ 0,006 <sup>bc</sup> (28,2)	308,7 $\pm$ 21,2 <sup>c</sup> (15,4)	40 $\pm$ 2,4 <sup>b</sup> (13,4)	181,3 $\pm$ 14,4 <sup>c</sup> (39,7)	3 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup> (16,1)	6,0 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup> (28,1)	4,9 $\pm$ 0,6 <sup>b</sup> (23,6)	0,03 $\pm$ 0,008 <sup>b</sup> (48,9)
<i>H. praecox</i>	0,03 $\pm$ 0,006 <sup>b</sup> (27,8)	0,02 $\pm$ 0,003 <sup>c</sup> (22,9)	275,4 $\pm$ 33,0 <sup>c</sup> (26,8)	32 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup> (11,2)	917,9 $\pm$ 159,6 <sup>b</sup> (38,9)	3 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup> (21,0)	6,7 $\pm$ 0,6 <sup>b</sup> (22,3)	4,4 $\pm$ 0,6 <sup>c</sup> (21,0)	0,4 $\pm$ 0,09 <sup>a</sup> (50,2)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест  $\leq$  0,05). П. - површина г. н. - главни нерв, т. е. - трахејарни елементи, Бр. - број.

Табела 20. Анатомске карактеристике проводног и секреторног ткива главног нерва лиске испитиваних вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност ± стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	П. ксилема г. н. (mm <sup>2</sup> )	П. флоема г. н. (mm <sup>2</sup> )	П. лумена т. е. (μm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. на пресеку г. н.	П. секреторних канала г. н. (μm <sup>2</sup> )	Бр. секреторних канала на пресеку г. н.	% ксилема	% флоема	% секреторних канала
<i>H. californicus</i>	0,04±0,005 <sup>de</sup> (25,1)	0,03±0,001 <sup>efghi</sup> (11,3)	95,0±7,3 <sup>de</sup> (17,1)	47±2,8 <sup>bcd</sup> (13,5)	420,2±85,7 <sup>fgh</sup> (45,61)	3±0,25 <sup>cde</sup> (18,2)	7,1±0,5 <sup>def</sup> (15,3)	4,4±0,2 <sup>ef</sup> (9,0)	0,2±0,04 <sup>defgh</sup> (51,3)
<i>H. decapetalus</i>	0,06±0,004 <sup>bcd</sup> (16,2)	0,03±0,007 <sup>cdef</sup> (43,2)	120,1±6,0 <sup>bcd</sup> (11,2)	70±4,3 <sup>a</sup> (13,5)	138,0±22,4 <sup>i</sup> (36,34)	2±0 <sup>fg</sup> (0)	10,9±0,8 <sup>ab</sup> (16,7)	6,9±1,3 <sup>abcd</sup> (41,9)	0,1±0,01 <sup>h</sup> (42,6)
<i>H. divaricatus</i>	0,06±0,005 <sup>bcd</sup> (18,0)	0,04±0,003 <sup>bcde</sup> (16,5)	107,5±8,7 <sup>cde</sup> (18,2)	80±2,5 <sup>a</sup> (7,1)	277,9±82,2 <sup>hi</sup> (66,2)	2±0,2 <sup>g</sup> (24,8)	12,0±0,3 <sup>a</sup> (5,5)	7,5±0,3 <sup>ab</sup> (9,0)	0,1±0,02 <sup>h</sup> (62,4)
<i>H. eggertii</i>	0,05±0,007 <sup>cd</sup> (31,8)	0,04±0,003 <sup>bcd</sup> (19,2)	136,9±6,8 <sup>abc</sup> (11,0)	72±3,8 <sup>a</sup> (11,7)	460,9±50,5 <sup>efgh</sup> (24,5)	2±0,2 <sup>defg</sup> (22,8)	9,5±1,0 <sup>bc</sup> (24,3)	7,4±0,4 <sup>ab</sup> (10,8)	0,2±0,1 <sup>h</sup> (92,6)
<i>H. giganteus</i>	0,03±0,004 <sup>efg</sup> (36,7)	0,02±0,003 <sup>efghi</sup> (23,5)	142,9±13,1 <sup>ab</sup> (20,5)	38±2,0 <sup>e</sup> (12,2)	728,4±136,9 <sup>de</sup> (42,0)	2±0 <sup>fg</sup> (0)	7,4±0,9 <sup>cde</sup> (29,8)	6,4±0,6 <sup>abcd</sup> (22,9)	0,4±0,1 <sup>cdefgh</sup> (33,7)
<i>H. glaucophyllus</i>	0,05±0,005 <sup>bcd</sup> (22,4)	0,04±0,003 <sup>cdef</sup> (19,3)	139,4±15,2 <sup>abc</sup> (24,4)	55±5,3 <sup>bc</sup> (21,4)	342,6±17,5 <sup>hi</sup> (11,4)	8±0,2 <sup>a</sup> (5,7)	10,9±0,4 <sup>ab</sup> (8,9)	7,5±0,6 <sup>ab</sup> (18,6)	0,6±0,1 <sup>bcd</sup> (25,9)
<i>H. grosseserratus</i>	0,02±0,002 <sup>fgh</sup> (22,2)	0,02±0,001 <sup>ghij</sup> (12,5)	109,3±8,8 <sup>cde</sup> (18,0)	36±2,3 <sup>ef</sup> (14,3)	646,4±142,8 <sup>def</sup> (49,4)	4±0,6 <sup>b</sup> (26,0)	6,2±0,4 <sup>defg</sup> (16,3)	5,7±0,3 <sup>cde</sup> (10,9)	0,8±0,1 <sup>b</sup> (33,9)
<i>H. hirsutus</i>	0,06±0,007 <sup>b</sup> (21,1)	0,05±0,005 <sup>abc</sup> (26,6)	147,0±5,7 <sup>ab</sup> (8,7)	70±5,3 <sup>a</sup> (16,9)	436,1±83,9 <sup>fgh</sup> (43,0)	3±0,2 <sup>cde</sup> (13,9)	10,4±0,5 <sup>ab</sup> (11,2)	6,8±0,5 <sup>abcd</sup> (16,2)	0,5±0,2 <sup>bcd</sup> (77,00)
<i>H. laevigatus</i>	0,03±0,006 <sup>ef</sup> (42,3)	0,03±0,003 <sup>efghi</sup> (28,6)	145,5±21,4 <sup>ab</sup> (32,9)	38±3,9 <sup>e</sup> (22,7)	1063,8±75,1 <sup>ab</sup> (15,8)	3±0,2 <sup>defg</sup> (21,0)	7,1±1,1 <sup>def</sup> (35,6)	6,8±0,5 <sup>bcde</sup> (20,0)	0,7±0,1 <sup>b</sup> (35,6)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест ≤ 0,05). П. – површина, г. н. - главни нерв, т. е. - трахејарни елементи, Бр. - број.

Наставак Табеле 20.

Врста	П. ксилема г. н. (mm <sup>2</sup> )	П. флоема г. н. (mm <sup>2</sup> )	П. лумена т. е. (μm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. на пресеку г. н.	П. секреторних канала г. н. (μm <sup>2</sup> )	Бр. секреторних канала на пресеку г. н.	% ксилема	% флоема	% секреторних канала
<i>H. maximiliani</i>	0,01±0,003 <sup>sh</sup> (45,1)	0,02±0,002 <sup>ij</sup> (33,9)	114,3±21,4 <sup>bcd</sup> (41,0)	36±0,8 <sup>ef</sup> (4,9)	117,2±8,9 <sup>i</sup> (17,1)	2±0 <sup>fg</sup> (0)	6,1±0,9 <sup>defg</sup> (36,4)	7,4±0,9 <sup>abc</sup> (27,7)	0,1±0,01 <sup>gh</sup> (24,1)
<i>H. microcephalus</i>	0,05±0,004 <sup>de</sup> (22,7)	0,03±0,005 <sup>defg</sup> (36,6)	107,5±8,7 <sup>cde</sup> (18,2)	55±7,2 <sup>bcd</sup> (28,9)	110,3±12,5 <sup>i</sup> (25,4)	3±0,2 <sup>cdef</sup> (15,9)	11,5±0,6 <sup>ab</sup> (11,0)	7,8±0,8 <sup>a</sup> (22,6)	0,1±0,01 <sup>h</sup> (27,1)
<i>H. mollis</i>	0,07±0,01 <sup>a</sup> (41,8)	0,06±0,01 <sup>a</sup> (47,3)	167,6±19,1 <sup>a</sup> (25,5)	75±9,0 <sup>a</sup> (27,0)	488,3±78,9 <sup>efgh</sup> (36,2)	3±0,2 <sup>cdef</sup> (15,9)	5,3±0,4 <sup>efg</sup> (15,6)	4,5±0,5 <sup>ef</sup> (25,2)	0,1±0,02 <sup>fgh</sup> (34,9)
<i>H. nuttalli</i>	0,02±0,002 <sup>fgh</sup> (30,5)	0,02±0,002 <sup>hij</sup> (27,3)	96,8±10,2 <sup>de</sup> (23,6)	41±3,4 <sup>cde</sup> (18,4)	377,9±49,7 <sup>ghi</sup> (29,4)	2±0,2 <sup>g</sup> (24,8)	5,2±0,6 <sup>efg</sup> (26,3)	5,0±0,5 <sup>def</sup> (22,8)	0,5±0,3 <sup>bcd</sup> (135,2)
<i>H. pauciflorus</i>	0,02±0,001 <sup>fgh</sup> (14,7)	0,01±0,0009 <sup>ij</sup> (15,5)	78,1±4,9 <sup>e</sup> (14,2)	33±2,4 <sup>ef</sup> (16,5)	1299,0±180,8 <sup>a</sup> (23,0)	4±0,2 <sup>bc</sup> (15,2)	5,0±0,5 <sup>efg</sup> (20,7)	3,8±0,4 <sup>f</sup> (24,5)	1,16±0,2 <sup>a</sup> (35,7)
<i>H. resinosis</i>	0,04±0,005 <sup>de</sup> (26,4)	0,03±0,002 <sup>defg</sup> (17,5)	163,6±7,1 <sup>a</sup> (9,3)	41±3,0 <sup>de</sup> (16,6)	111,3±14,0 <sup>i</sup> (28,2)	2±0 <sup>fg</sup> (0)	7,9±0,9 <sup>cd</sup> (25,3)	5,5±0,2 <sup>de</sup> (8,9)	0,04±0,01 <sup>h</sup> (45,8)
<i>H. salicifolius</i>	0,005±0,0007 <sup>h</sup> (31,3)	0,004±0,0003 <sup>j</sup> (16,5)	37,3±2,9 <sup>f</sup> (17,5)	23±1,9 <sup>f</sup> (18,1)	523,5±84,7 <sup>efgh</sup> (36,2)	2±0 <sup>fg</sup> (0)	3,8±0,6 <sup>g</sup> (35,2)	3,1±0,2 <sup>f</sup> (14,4)	0,8±0,1 <sup>ab</sup> (36,9)
<i>H. smithii</i>	0,04±0,005 <sup>de</sup> (25,3)	0,02±0,003 <sup>fghi</sup> (25,3)	109,8±3,7 <sup>bcd</sup> (7,6)	54±5,2 <sup>bcd</sup> (21,7)	793,5±82,3 <sup>cd</sup> (23,2)	3±0,2 <sup>cde</sup> (13,9)	9,7±0,7 <sup>abc</sup> (17,3)	5,4±0,6 <sup>de</sup> (23,8)	0,6±0,1 <sup>bc</sup> (44,7)
<i>H. strumosus</i>	0,01±0,0008 <sup>fgh</sup> (11,7)	0,02±0,001 <sup>ghi</sup> (18,8)	110,0±8,1 <sup>bcd</sup> (16,54)	41±3,6 <sup>ce</sup> (19,6)	623,1±190,8 <sup>defg</sup> (68,5)	2±0,2 <sup>efg</sup> (22,8)	4,9±0,3 <sup>fg</sup> (16,9)	6,2±0,4 <sup>abcde</sup> (15,6)	0,5±0,2 <sup>bcd</sup> (90,2)
<i>H. tuberosus</i>	0,09±0,01 <sup>a</sup> (28,5)	0,05±0,007 <sup>ab</sup> (28,1)	169,9±16,7 <sup>a</sup> (22,0)	80±6,3 <sup>a</sup> (17,7)	1023,2±70,9 <sup>bc</sup> (15,5)	3±0,9 <sup>bcd</sup> (35,7)	10,2±0,8 <sup>ab</sup> (16,7)	5,8±0,3 <sup>bcd</sup> (12,1)	0,5±0,2 <sup>bcd</sup> (87,3)

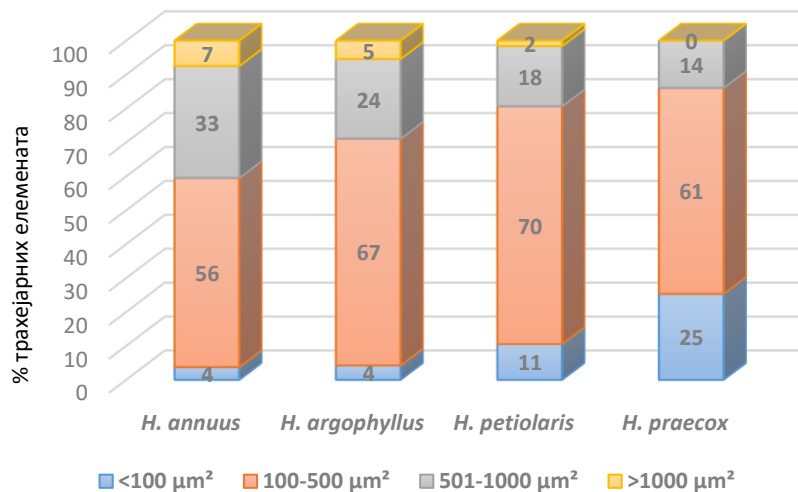
\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест ≤ 0,05). \* П. - површина г. н. - главни нерв, т. е. - трахејарни елементи, Бр. - број.

Ксилемски део чине дебелозидни трахејарни елементи распоређени у правилним нивовима у виду густо збијених ксилемских трака. Најдуже ксилемске траке су постављене централно у ксилему, идући ка периферији њихова дужина се скраћује. Ксилемске траке граде углавном трахеје различите површине лумена. Судови већег лумена најчешће су позиционирани централно, идући ка периферији њихов лумен се смањује.

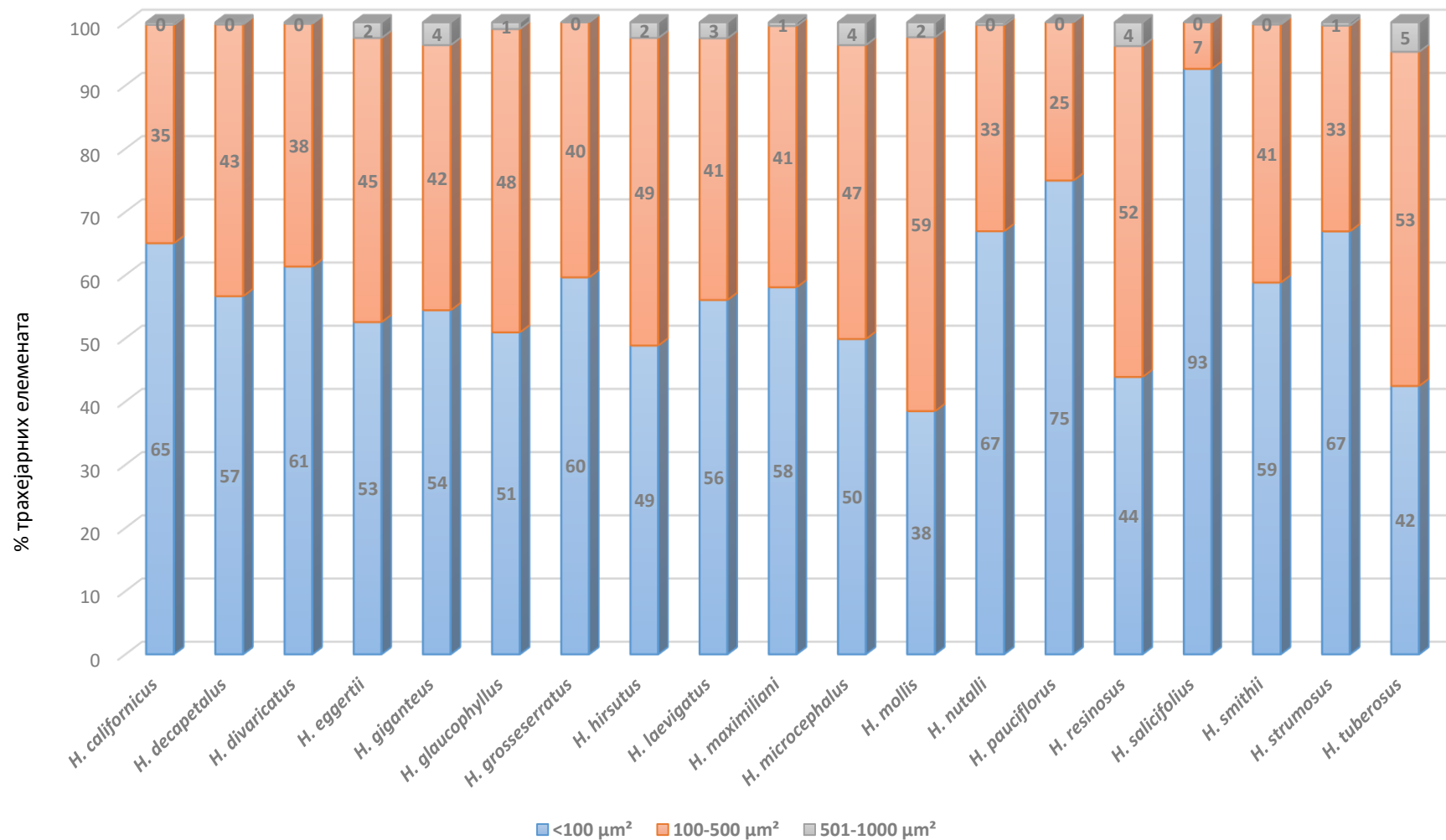
Међу већином анализираних врста присутне су статистички значајне разлике у броју трахејарних елемената различитих рангова површине лумена (Прилог 2).

Кад се погледају графикони на којима је приказана процентуална заступљеност трахејарних елемената у оквиру једногодишњих и вишегодишњих врста могу се уочити одређене правилности (Сл. 23, 24). Код свих једногодишњих врста процентуално најзаступљенији трахејарни елементи (56%-70%) су површине лумена од  $100 \mu\text{m}^2$  до  $500 \mu\text{m}^2$ , а затим од  $501 \mu\text{m}^2$  до  $1000 \mu\text{m}^2$ , док су код већине вишегодишњих врста доминирали трахејарни елементи површине лумена  $< 100 \mu\text{m}^2$ . Изузетак су врсте *H. mollis*, *H. resinusus* и *H. tuberosus* које су се истицале са нешто већом заступљеношћу трахејарних елемената веће површине лумена  $100 \mu\text{m}^2 - 500 \mu\text{m}^2$ . Са изузетно ниском процентуалном заступљеношћу (1%-5%), код неких вишегодишњих врста (*H. eggertii*, *H. galucophyllus*, *H. giganteus*, *H. hirsutus*, *H. laevigatus*, *H. maximiliani*, *H. microcephallus*, *H. mollis*, *H. resinusus* и *H. tuberosus*) забележено је присуство трахејарних елемената површине лумена од  $501 \mu\text{m}^2$  до  $1000 \mu\text{m}^2$ . Код преосталих вишегодишњих врста њихово присуство није забележено.

Такође, код једногодишњих врста *H. annuus* (7%), *H. argophyllus* (5%) и *H. petiolaris* (2%) иако у изузетном малом проценту забележено је присуство трахеја чија је површина лумена била већа од  $1000 \mu\text{m}^2$ . Ова категорија судова није забележена ни код једне анализиране вишегодишње врсте (Сл. 23, 24).



Слика 23. Графички приказ процентуалног удела (%) трахејарних елемената, различитих категорија лумена, у ксилему главног нерва лиске код једногодишњих врста рода *Helianthus*.



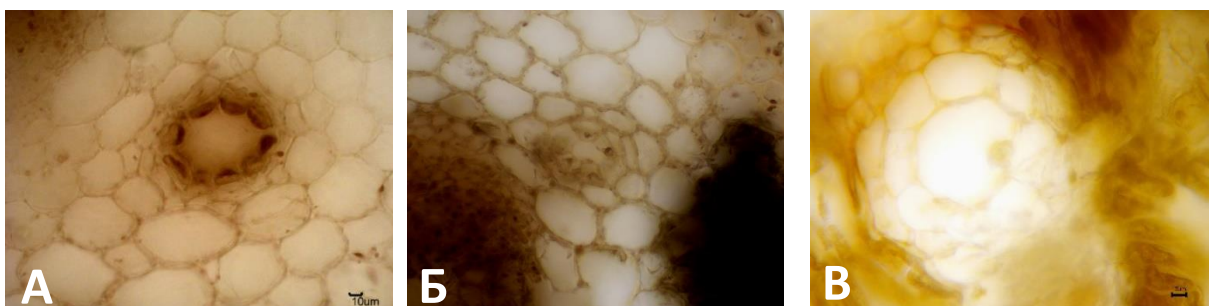
Слика 24. Графички приказ процентуалног удела (%) трахејарних елемената, различитих категорија лумена, у ксилему главног нерва лиске код вишегодишњих врста рода *Helianthus*.



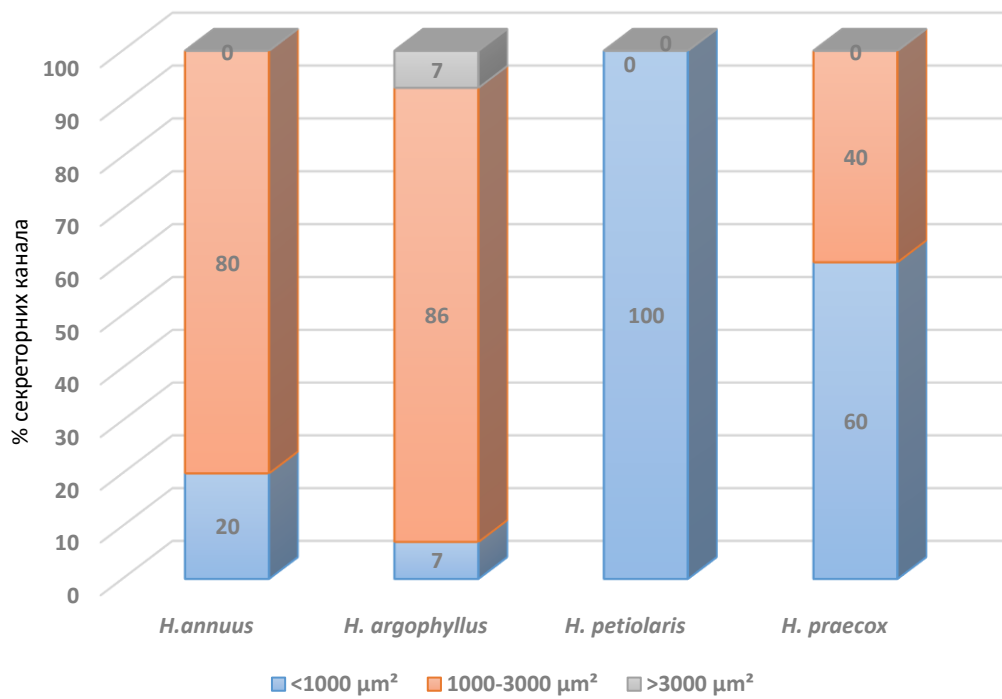
У региону главног нерва присутни су различито развијени секреторни канали код свих испитиваних врста. Два најкрупнија секреторна канала увек се налазе латерално са флоемске стране централно постављеног, најкрупнијег снопића. По један канал нешто мањег лумена присутан је и са флоемске стране ситнијих снопића. Веома често је са ксилемске стране проводних снопића позициониран по један крупнији или ситнији секреторни канал (Сл. 21. Б).

Просечна површина лумена секреторних канала и процентуална заступљеност у главном нерву је статистички значајно варијала између врста (Таб. 19 и 20) те је дата процентуална заступљеност и број различитих рангова лумена секреторних канала (Сл. 26, 27; Прилог 3). Међу једногодишњим врстама издвајају се *H. argophyllus* и *H. annuus* са високом процентуалном заступљеношћу (86% и 80%) секреторних канала лумена од 1000 до 3000  $\mu\text{m}^2$ . Такође, уочено је да се *H. argophyllus* издваја, иако у малом проценту (7%) присуством канала чији је лумен био већи од 3000  $\mu\text{m}^2$  (Сл. 26; Сл. 25 А). Насупрот, врста *H. petiolaris* се карактерише искључиво (100%) секреторним каналима веома малог лумена (< 1000  $\mu\text{m}^2$ ) просечне површине од 181  $\mu\text{m}^2$  (Сл. 26; Сл. 25 Б). Највећа просечна површина канала (2001  $\mu\text{m}^2$ ) и највећи процентуални удео секреторних канала у главном неру лиске (0,6%) забележена је код врсте *H. argophyllus* (Таб. 19).

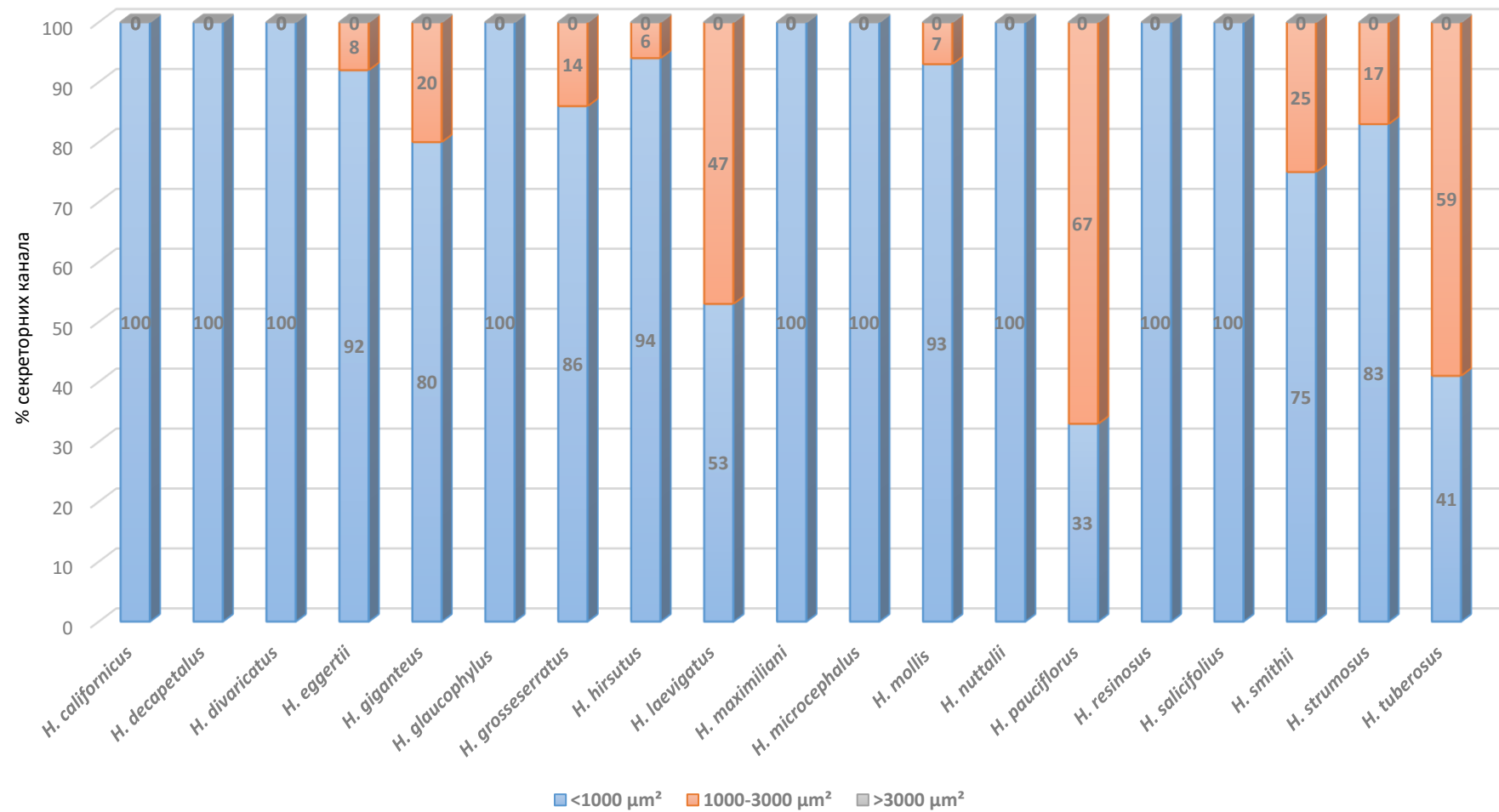
Највећи број анализираних вишегодишњих врста је имао секреторне канале чије је површина лумена била мања од 1000  $\mu\text{m}^2$  (Сл. 27). Статистички значајно најмања просечна површина секреторних канала измерена је код врста *H. microcephalus* (110  $\mu\text{m}^2$ ) и *H. resinusus* (111  $\mu\text{m}^2$ ). Код мањег броја врста у различитим процентима (од 6 до 67) забележено је присуство канала површине лумена од 1000 до 3000  $\mu\text{m}^2$ . Највећи процентуални удео секреторних канала овог ранга израчунат је код врста *H. pauciflorus* (67%), *H. tuberosus* (59%) и *H. laevigatus* (47%) које су се уједно карактерисале највећом просечном површином секреторних канала у главном нерву (1063  $\mu\text{m}^2$ , 1023  $\mu\text{m}^2$ , 1299  $\mu\text{m}^2$ ) (Таб. 20; Сл. 25 В; Сл. 27). За разлику од једногодишњих врста где су секреторни канали површине лумена изнад 3000  $\mu\text{m}^2$  присутни само код *H. argophyllus*, код вишегодишњих врста њихово присуство није забележено (Таб. 20; Сл. 27). Статистички значајно највећи процентуални удео секреторних канала у главном нерву лиске (1,16%) има врста *H. pauciflorus* (Таб. 20).



Слика 25. Детаљ грађе попречног пресека лиске у нивоу главног нерва, секреторни канали: *H. argophyllus* (А), *H. petiolaris* (Б), *H. pauciflorus* (В).



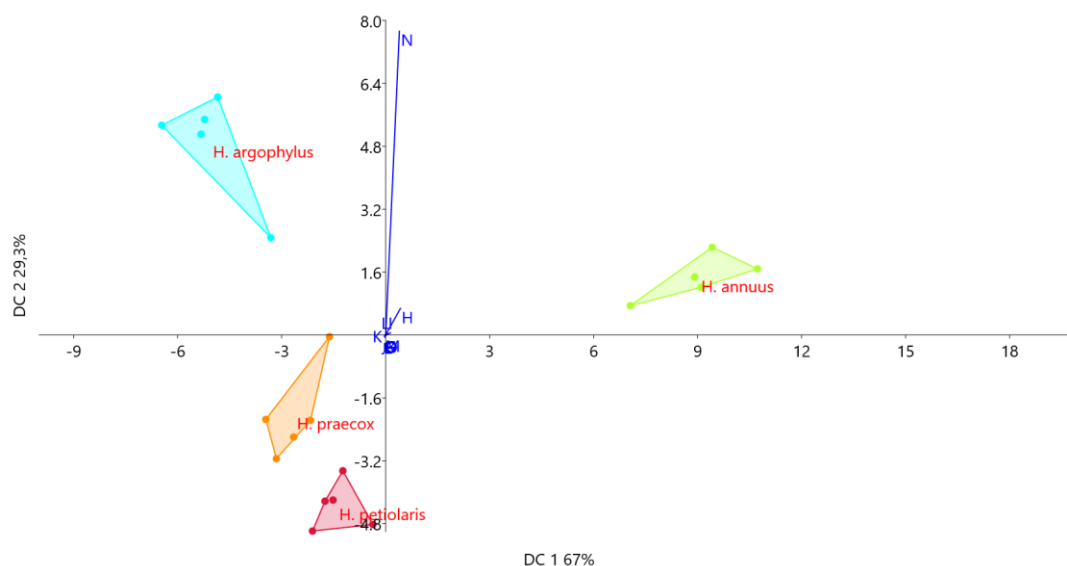
Слика 26. Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала различитих рангова површина, у главном нерву анализираних једногодишњих врста рода *Helianthus*.



Слика 27. Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у главном нерву анализираних вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

#### 4.1.3.1. Дискриминација врста на основу одабраних квантитативних анатомских карактера главног нерва

Дискриминантна анализа одабраних квантитативних анатомских карактера главног нерва једногодишњих врста рода *Helianthus* показала је да прве две осе дефинишу око 96,3% узорка. Карактери који су значајно допринели дискриминацији су површина лумена и број трахејарних елемената, по чему се врста *H. annuus* издваја од преосталих анализираних врста са статистички највишим вредностима ових карактера (Таб. 21; Сл. 28). Дискриминацији врсте *H. annuus* доприноси и карактер проценат трахејарних елемената чија се површина лумена кретала од 500 до 1000  $\mu\text{m}^2$ , чија је заступљеност код ове врсте најдоминантија. Уз врсту *H. annuus*, статистички значајно највећа површина лумена секреторних канала, у односу на све три осе, издваја и врсту *H. argophyllus*. У негативној зони прве и друге осе врсте *H. petiolaris* и *H. praecox* блиско су позициониране на основу карактера проценат трахејарних елемената површине лумена  $< 100 \mu\text{m}^2$  и од 100 до 500  $\mu\text{m}^2$  чија је највећа заступљеност израчуната код ове две врсте. Издвајању врсте *H. praecox* доприноси и највећи процентуални удео хлоренхима.



Слика 28. Графички приказ дистрибуције центроида једногодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве и друге дискриминанте осе, на основу квантитативних анатомских карактера главног нерва. \* Површина главног нерва (B), Индекс (C), % коленхима са епидермисом (D), % хлоренхима (E), % ксилема (F), % флоема (G), Површина трахејарних елемената (H), Број трахејарних елемената на пресеку главног нерва (I), % трахејарних елемената  $< 100 \mu\text{m}^2$  (J), % трахејарних елемената 100-500  $\mu\text{m}^2$  (K), % трахејарних елемената 501-1000  $\mu\text{m}^2$  (L), % трахејарних елемената  $> 1000 \mu\text{m}^2$  (M), Површина секреторних канала (N), Број секреторних канала на пресеку главног нерва (O).

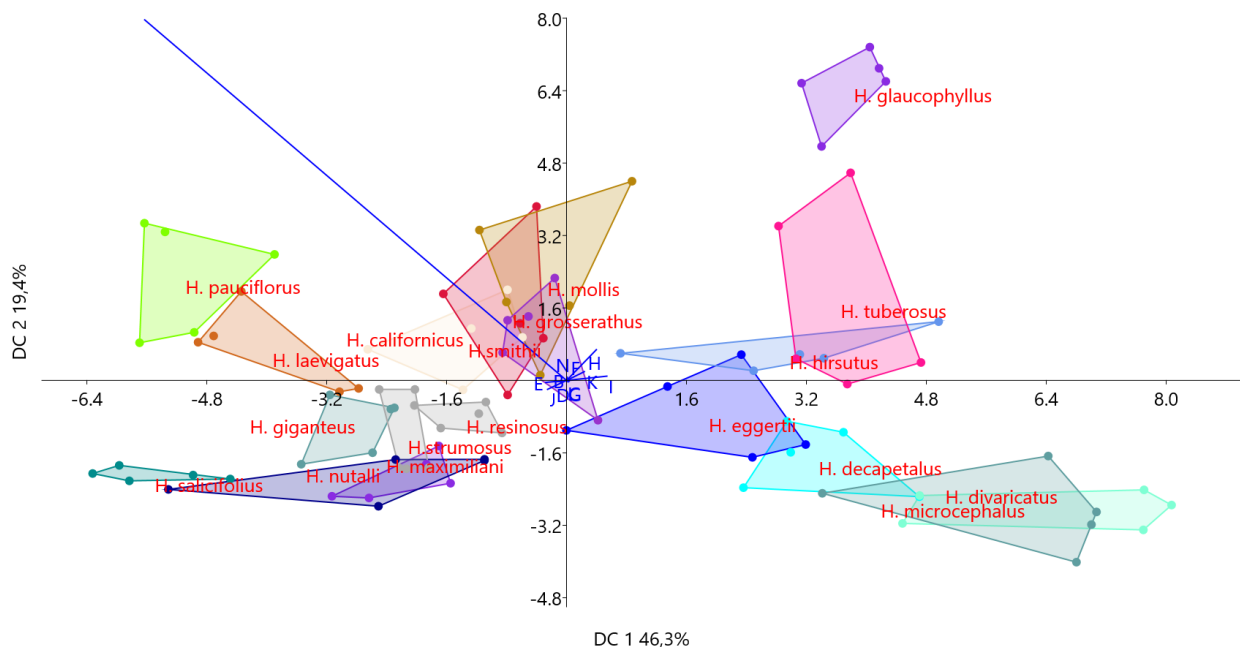
Табела 21. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе одабраних квантитативних анатомских карактера главног нерва једногодишњих врста рода *Helianthus*.

<b>Карактери</b>	<b>DC 1</b>	<b>DC 2</b>	<b>DC 3</b>
Површина главног нерва	0,206	0,102	-0,065
Индекс	0,303	0,119	-0,237
% коленхима са епидермисом	0,119	-0,036	0,054
% хлоренхима	<b>-0,943</b>	<b>-0,805</b>	-0,033
% ксилема	-0,130	0,185	-0,336
% флоема	-0,020	0,015	0,198
Површина трахејарних елемената	<b>11,048</b>	<b>17,552</b>	<b>-18,609</b>
Број трахејарних елемената на пресеку главног нерва	<b>3,543</b>	<b>1,317</b>	<b>-1,524</b>
% трахејарних елемената < 100 $\mu\text{m}^2$	-0,589	<b>-1,443</b>	<b>4,459</b>
% трахејарних елемената 100-500 $\mu\text{m}^2$	<b>-0,765</b>	-0,369	<b>-2,419</b>
% трахејарних елемената 501-1000 $\mu\text{m}^2$	<b>1,025</b>	<b>1,190</b>	<b>-1,365</b>
% трахејарних елемената > 1000 $\mu\text{m}^2$	0,329	0,622	-0,674
Површина секреторних канала	<b>10,238</b>	<b>200,49</b>	<b>98,537</b>
Број секреторних канала на пресеку главног нерва	0,012	-0,038	-0,177

\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

На основу одабраних анатомских карактера главног нерва, дискриминацији вишегодишњих врста у највећој мери допринели су карактери: површина секреторних канала, површина лумена и број трахејарних елемената, као и процентуални удели хлоренхима, трахејарних елемената површине лумена мање од  $100 \mu\text{m}^2$  и површине лумена од  $100$  до  $500 \mu\text{m}^2$ . Површина секреторних канала издваја се као карактер са најјачим дискриминишућим утицајем на све три осе, те се на графикону у простору прве две осе уочава издвајање врста код којих је вредност овог карактера била највећа (*H. pauciflorus* и *H. laevigatus*) док је на супротној страни графикана позиционирана врста *H. microcephalus* код које је површина секреторних канала статистички значајно најмања. Велики број трахејарних елемената велике површине лумена издваја врсту *H. tuberosus*. У негативној зони прве и друге осе висок процентуални удео хлоренхима и трахејарних елемената површине лумена мање од  $100 \mu\text{m}^2$  блиско позиционира врсте *H. salicifolius* и *H. nuttalli*. На супротној страни графикана, мали проценат хлоренхима главног нерва лиске јасно издваја врсту *H. glaucophyllus*. У односу на проценат трахејарних елемената површине лумена мање од  $100 \mu\text{m}^2$  издваја се и врста *H. pauciflorus*. Статистички значајно највећи проценат трахејарних елемената чија се површина лумена кретала од  $100$  до  $500 \mu\text{m}^2$  израчунат је код врста *H. tuberosus* и *H. mollis* (Таб. 22; Сл. 29).

Процентуално учешће појединих ткива, као ни величина ни облика главног нерва лиске, не доприносе раздвајању врста, за разлику од особина трахејарних елемената и секреторних канала који су се показали статистички значајни у дискриминацији испитиваних врста.



Слика 29. Графички приказ дистрибуције центроида вишегодишњих врста рода *Helianthus* у оквиру прве и друге дуге дискриминанте осе, на основу квантитативних анатомских карактера главног нерва. \* Површина главног нерва (B), Индекс (C), % коленхима са епидермисом (D), % хлоренхима (E), % ксилема (F), % флоема (G), Површина трахејарних елемената (H), Број трахејарних елемената на пресеку главног нерва (I), % трахејарних елемената  $< 100 \mu\text{m}^2$  (J), % трахејарних елемената  $100-500 \mu\text{m}^2$  (K), % трахејарних елемената  $501-1000 \mu\text{m}^2$  (L), Површина секреторних канала (M), Број секреторних канала на пресеку главног нерва (N).

Табела 22. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе квантитативних анатомских карактера главног нерва вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

<b>Карактери</b>	<b>DC 1</b>	<b>DC 2</b>	<b>DC 3</b>
Површина главног нерва	0,026	0,0444	-0,118
Индекс	0,230	0,0123	-0,034
% коленхима са епидермисом	0,153	-0,238	0,377
% хлоренхима	<b>-2,083</b>	-0,326	-1,396
% ксилема	0,634	0,051	0,195
% флоема	0,269	-0,110	0,307
Површина трахејарних елемената	<b>2,995</b>	<b>5,116</b>	<b>-7,263</b>
Број трахејарних елемената на пресеку главног нерва	<b>4,045</b>	<b>0,711</b>	<b>-5,066</b>
% трахејарних елемената < 100 $\mu\text{m}^2$	<b>-1,905</b>	<b>-1,475</b>	<b>2,405</b>
% трахејарних елемената 100-500 $\mu\text{m}^2$	<b>1,785</b>	<b>1,458</b>	<b>-2,073</b>
% трахејарних елемената 501-1000 $\mu\text{m}^2$	0,120	0,016	-0,332
Површина секреторних канала	<b>-42,382</b>	<b>59,965</b>	<b>-54,68</b>
Број секреторних канала на пресеку главног нерва	0,072	0,535	0,286

\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста

#### 4.1.4. Анатомске карактеристике лисне дршке

Облик попречног пресека лисне дршке варира од потковичастог до српастог (Сл. 30, Сл. 30.1; Прилог 4). Облик пресека најчешће је дефинисан размаком између крилаца лисне дршке. Навећи број вишегодишњих врста карактерише се српастим обликом пресека лисне дршке (Сл. 30.1 Б, Г, Д, Ђ). Потковичаст облик пресека лисне дршке забележен је код свих једногодишњих врста (Сл. 30) и вишегодишњих врста *H. glaucophyllus* (Сл. 30.1 А), *H. eggertii*, *H. decapetalus*, *H. resinusus* и *H. hirsutus* које се уједно карактеришу најмањим размаком између крилаца (Таб. 23; Прилог 4 Б, Г, Ђ, И). Код врста *H. annuus* и *H. argophyllus* лисна дршка је окриљена (Сл. 30 А, Б). Код ове две врсте крилаца лисне дршке су нешто дуже и већом површином налажу на стабло. Једино се вишегодишња врста *H. microcephalus* издвајала са типичним српастим обликом пресека лисне дршке (Сл. 30.1 В). Између анализираних врста, а код већине и унутар врсте (на шта указује висок коефицијент веријације) дубина усека са адаксијалне стране пресека лисне дршке статистички значајно варира (Таб. 23). Вредности дубине усека код анализираних једногодишњих врста су статистички значајно веће у односу на анализирание вишегодишње врсте. Посебно високе вредности има врста *H. argophyllus* (2164,2  $\mu\text{m}$ ), док се код вишегодишњих врста дубина усека кретала од 159,9  $\mu\text{m}$  (*H. strumosus*) до 744,1  $\mu\text{m}$  (*H. divaricatus*) (Таб. 23).

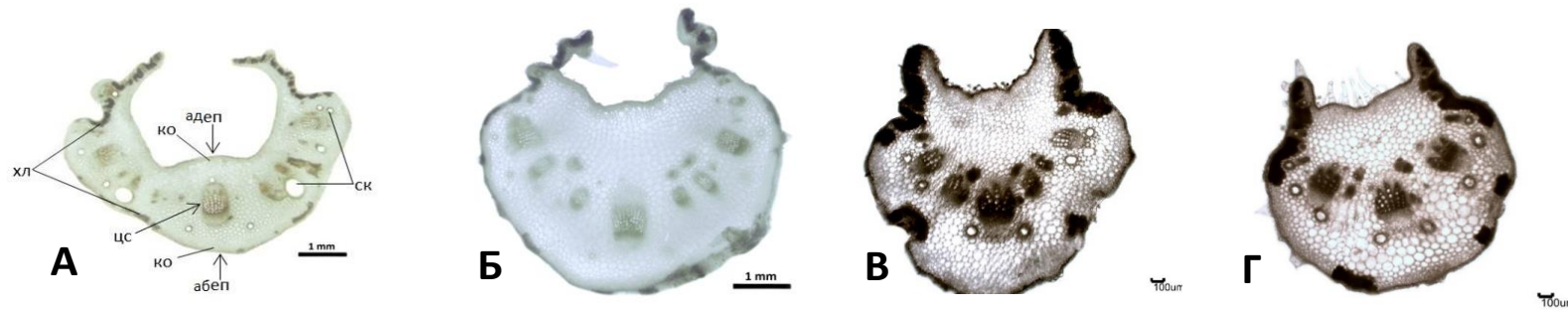
Статистички значајно највећа површина пресека код једногодишњих врста забележена је код *H. annuus* (18,6  $\text{mm}^2$ ), а најнижа код *H. praecox* (2,1  $\text{mm}^2$ ) (Таб. 23; Сл. 30 Б, Д). Међу вишегодишњим врстама највеће површине измерене су код *H. tuberosus* (3,3  $\text{mm}^2$ ) и *H. hirsutus* (2,8  $\text{mm}^2$ ), а најмање код *H. maximiliani* и *H. strumosus* (1,1  $\text{mm}^2$ ) (Таб. 23; Сл. 30.1 Г, Д, Ђ). Код преосталих анализираних вишегодишњих врста површине пресека кретале су се од 1,3 до 2,7  $\text{mm}^2$  (Таб. 23). На абаксијалној страни пресека, у нивоу три најразвијенија проводна снопића (централног и два латерална), уочавају се више или мање изражена ребра (Сл. 30; Сл. 30.1). У највећем броју случајева код врста које су се карактеришу српастим обликом пресека лисне дршке, адаксијална страна пресека је равна (Сл. 30.1 Б, Г, Д), док је код врста које се карактеришу потковичастим обликом пресека лисне дршке, благо таласаста (Сл. 30; Сл. 30.1 А). У једнослојном епидермису присутне су вишећелијске нежлездане и жлездане трихоме истог типа као и на лиски, гушће дистрибуиране на адаксијалном епидермису. Субепидермално у крилцима лисне дршке, код већине испитиваних врста уочава се присуство хлоренхима. Његово присуство је израженије код врста чији је пресек потковичастог облика, где хлоренхим дубље залази у паренхим лисне дршке (Сл. 30 А-Г; Сл. 31 Д). Код ових врста, осим у крилцима, хлоренхим је дисконтинуирано распоређен субепидермално дуж абаксијалног епидермиса (Сл. 31 Ђ).

Код свих анализираних врста субепидермално, адаксијално и абаксијално уочава се присуство хиподермиса изграђеног од угластог коленхима. Коленхим је најразвијенији са абаксијалне стране у нивоу централног, најкрупнијег снопића (Сл. 31 А-Г). Највећим процентуалним уделом коленхима са епидермисом у лисној дршци издвајају се једногодишња врста *H. argophyllus* (42,6%) и вишегодишње врсте *H. grosseserratus* (42%) и *H. divaricatus* (40,6%). Мали проценат коленхима са епидермисом (око 26%) забележен је код једногодишње врсте *H. petiolaris* и код вишегодишњих врста *H. tuberosus* и *H. maximiliani*, али са високим коефицијеном варијације (Таб. 23).

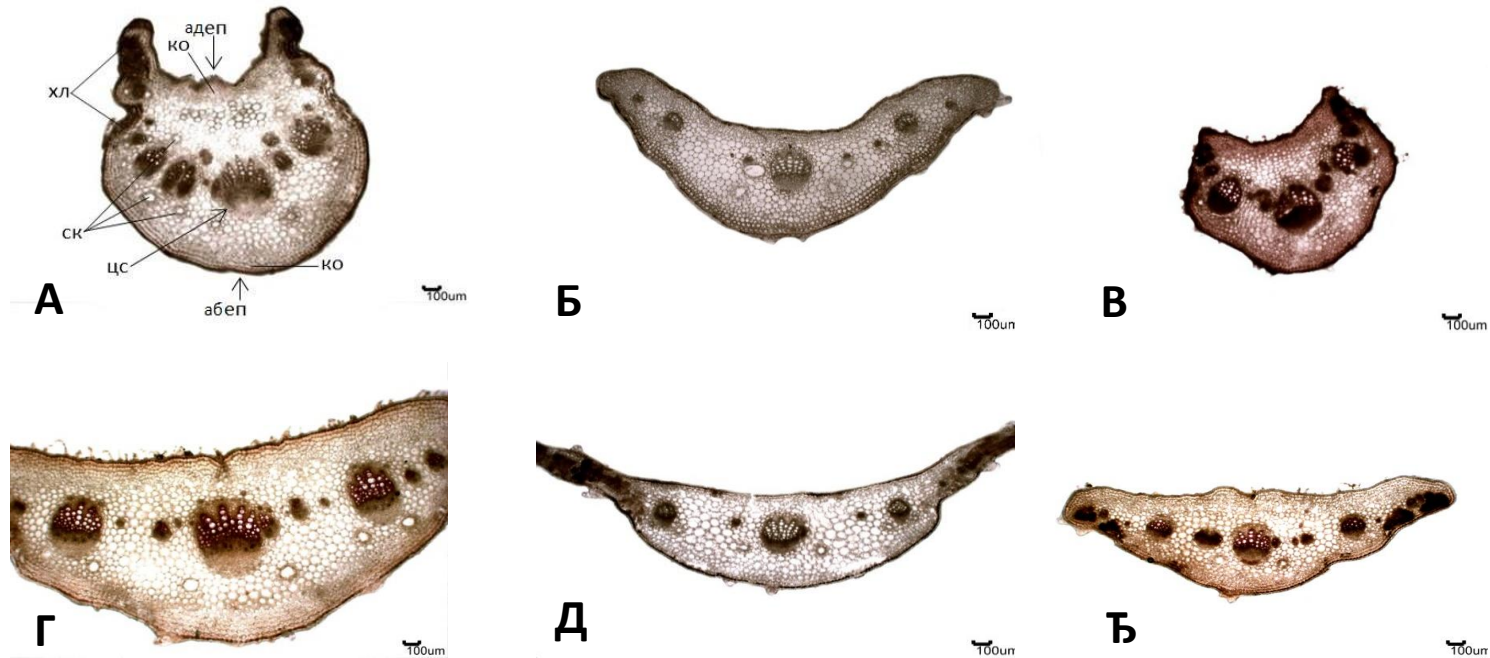
Средишњи део пресека лисне дршке испуњава претежно паренхимско ткиво сачињено од крупних ћелија (Сл. 30). У средишњој равни лисне дршке уочавају се колатерални затворени проводни снопићи, лучно распоређени. Најразвијенији проводни



снопић је увек централно постављен, затим се уочавају још два латерална боље развијена, а између њих присутни су у различитом броју (1 до 3) значајно ситнији проводни снопићи. Код највећег броја врста које се карактеришу потковичастим обликом пресека лисне дршке, уз јасно изражене проводне снопиће распоређене у једном низу могу се уочити и додатни ситни, ретки проводни снопићи позиционирани уз ксилеме крупних снопића (Сл. 30 Б; Сл. 30.1 А).



Слика 30. Попречни пресек лисне дршке једногодишњих врста: *H. argophyllus* (А), *H. annuus* (Б), *H. petiolaris* (В), *H. praecox* (Г).\*).\*абеп - абаксијални епидермис, адеп - адаксијални епидермис, ко - колекхим, хл - хлоренхим, ск - секреторни канал, цс - централни снопић.

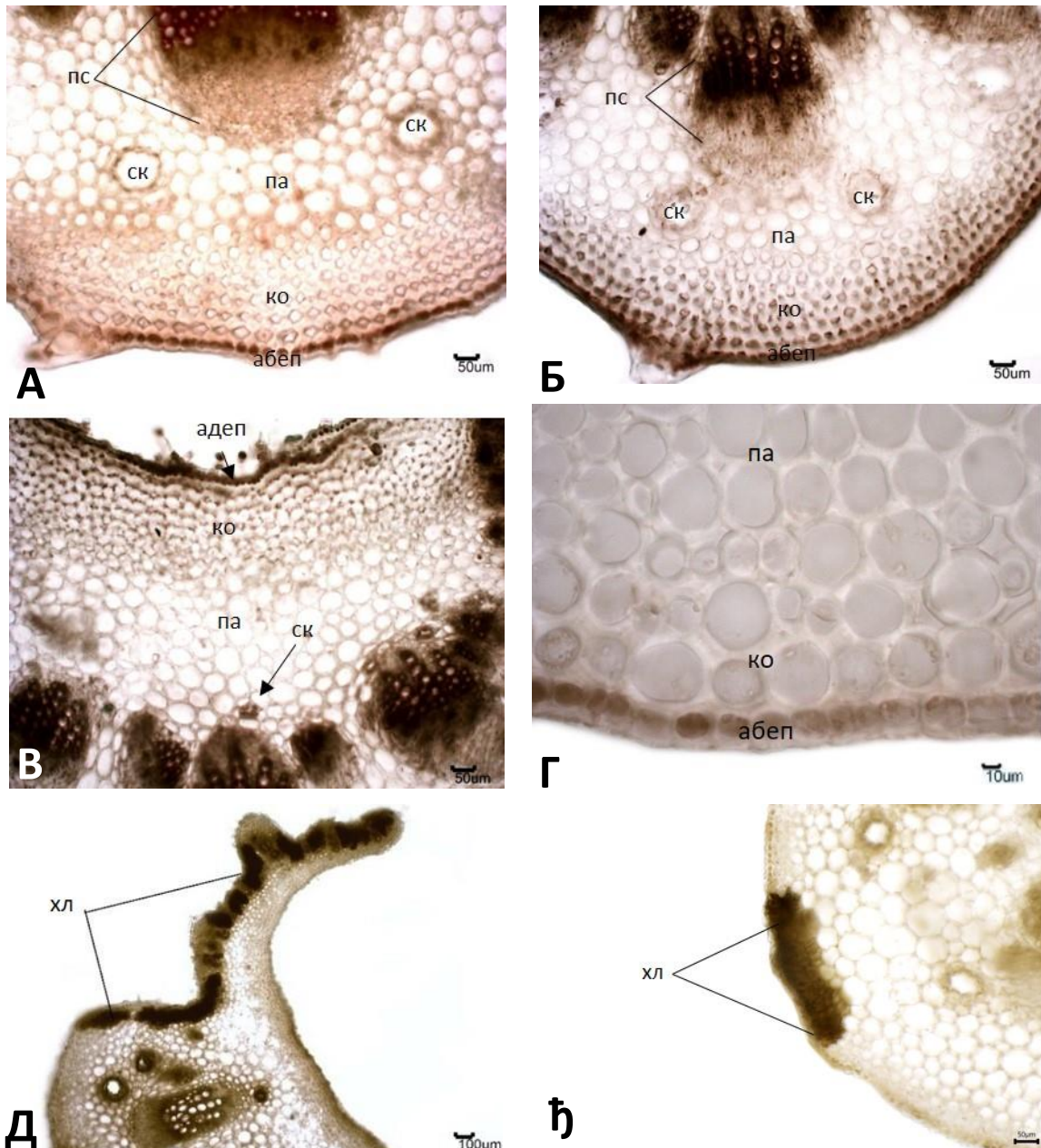


Слика 30.1. Попречни пресек лисне дршке вишегодишњих врста: *H. glaucophyllus* (А), *H. grosseserratus* (Б), *H. microcephalus* (В), *H. tuberosus* (Г), *H. maximiliani* (Д), *H. strumosus* (Ђ). \*абеп - абаксијални епидермис, адеп - адаксијални епидермис, ко - колекхим, хл - хлоренхим, ск - секреторни канал, цс - централни снопић.

Табела 23. Опште анатомске карактеристике лисне дршке једногодишњих и вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност ± стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	П. лисне дршке (mm <sup>2</sup> )	Размак између крилаца (μm)	Дубина усека (μm)	П. коленхима са епидермисом (mm <sup>2</sup> )	% коленхима са епидермисом
<b>Једногодишње врсте</b>					
<i>H. annuus</i>	18,6±2,6 <sup>a</sup> (30,8)	2384,2±415 <sup>a</sup> (38,9)	765±195,7 <sup>b</sup> (57,2)	4,9±0,5 <sup>a</sup> (21,6)	27, 6±2,3 <sup>b</sup> (18,3)
<i>H. argophyllus</i>	10,4±0,6 <sup>b</sup> (13,3)	1554,2±181,6 <sup>b</sup> (16,2)	2164,2±203,7 <sup>a</sup> (21)	4,4±0,4 <sup>a</sup> (20,3)	42,6±4,3 <sup>a</sup> (22,8)
<i>H. petiolaris</i>	4±0,3 <sup>c</sup> (17,3)	1308,9±136,3 <sup>b</sup> (23,3)	422,6±17,8 <sup>b</sup> (9,4)	1±0,04 <sup>b</sup> (9,3)	26,5±1,7 <sup>b</sup> (14,3)
<i>H. praecox</i>	2,1±0,3 <sup>c</sup> (26,3)	1098±148,7 <sup>b</sup> (30,3)	398,2±65,4 <sup>b</sup> (36,7)	0,7±0,07 <sup>b</sup> (25,2)	32,3±1,2 <sup>b</sup> (8,1)
<b>Вишегодишње врсте</b>					
<i>H. californicus</i>	2,5±0,2 <sup>bc</sup> (18)	2926,1±159,9 <sup>bc</sup> (12,2)	222±13,4 <sup>ef</sup> (13,5)	0,9±0,09 <sup>ab</sup> (22,7)	37,7±1,5 <sup>abc</sup> (8,9)
<i>H. decapetalus</i>	1,9±0,2 <sup>def</sup> (27,7)	1215,9±131,3 <sup>ghi</sup> (24,1)	314,8±96,8 <sup>cdef</sup> (68,7)	0,6±0,04 <sup>efgh</sup> (16)	29,8±2,1 <sup>de</sup> (16,4)
<i>H. divaricatus</i>	2,4±0,2 <sup>bcd</sup> (18,9)	2914,5±246,3 <sup>bc</sup> (18,9)	744,1±175,8 <sup>a</sup> (52,8)	0,9±0,04 <sup>ab</sup> (9,4)	40,6±2,0 <sup>ab</sup> (11,5)
<i>H. eggertii</i>	2,6±0,1 <sup>bc</sup> (13,1)	971,8±206,4 <sup>hij</sup> (47,8)	471±53,8 <sup>bc</sup> (25,5)	1±0,03 <sup>ab</sup> (6,0)	36,7±1,7 <sup>abcd</sup> (10,2)
<i>H. giganteus</i>	1,7±0,1 <sup>efg</sup> (13,3)	2500,8±144,7 <sup>cd</sup> (12,9)	353±25,5 <sup>cdef</sup> (16,1)	0,7±0,04 <sup>def</sup> (15,3)	37,9±0,9 <sup>abc</sup> (5,4)
<i>H. glaucophyllus</i>	2,1±0,03 <sup>cde</sup> (3,7)	645,4±13,8 <sup>j</sup> (4,8)	417±64,7 <sup>cde</sup> (34,7)	0,7±0,03 <sup>cde</sup> (9,4)	33,4±1,0 <sup>cde</sup> (7,3)
<i>H. grosseserratus</i>	1,45±0,08 <sup>fgh</sup> (13,4)	2442,2±130,2 <sup>cd</sup> (11,9)	327,2±45,9 <sup>cdef</sup> (31,4)	0,6±0,04 <sup>defg</sup> (15,6)	42±1,0 <sup>a</sup> (5,8)
<i>H. hirsutus</i>	2,8±0,2 <sup>ab</sup> (15,9)	1426,6±165,3 <sup>fg</sup> (22,7)	428,9±36,3 <sup>cd</sup> (18,9)	1,09±0,08 <sup>a</sup> (15,7)	38,9±2,2 <sup>ab</sup> (12,3)
<i>H. laevigatus</i>	2,2±0,09 <sup>cde</sup> (10,2)	2570,6±67,7 <sup>cd</sup> (5,8)	414,4±32,8 <sup>cde</sup> (17,7)	0,8±0,04 <sup>bcd</sup> (12)	36±0,6 <sup>abcd</sup> (3,5)
<i>H. maximiliani</i>	1,1±0,1 <sup>h</sup> (21,4)	2235,6±126,7 <sup>de</sup> (12,7)	353,8±23,9 <sup>cdef</sup> (15,1)	0,3±0,07 <sup>i</sup> (54,1)	26,6±5,5 <sup>e</sup> (46,2)
<i>H. microcephalus</i>	1,3±0,1 <sup>gh</sup> (19,3)	835,7±32,7 <sup>ij</sup> (8,7)	227,1±27,5 <sup>ef</sup> (27)	0,4±0,04 <sup>ghi</sup> (20,6)	34,5±2,2 <sup>bcd</sup> (14,4)
<i>H. nuttalli</i>	1,3±0,1 <sup>gh</sup> (19,9)	2422,7±212,5 <sup>cd</sup> (19,6)	295,9±42,9 <sup>cdef</sup> (32,4)	0,5±0,05 <sup>fghi</sup> (24,5)	34,5±2,7 <sup>bcd</sup> (17,6)
<i>H. pauciflorus</i>	2,3±0,2 <sup>bcd</sup> (17,9)	3700,9±229,5 <sup>a</sup> (13,8)	239,5±61,8 <sup>def</sup> (57,8)	0,8±0,04 <sup>bcd</sup> (13,8)	34,6±1,2 <sup>abcd</sup> (8,3)
<i>H. resinus</i>	2,5±0,1 <sup>bcd</sup> (12,3)	1376,9±197,4 <sup>fgh</sup> (23,6)	297,1±31,4 <sup>cdef</sup> (23,6)	0,9±0,03 <sup>abc</sup> (8,7)	36,9±1,0 <sup>abcd</sup> (6,2)
<i>H. smithii</i>	2,7±0,2 <sup>bc</sup> (16,7)	2184,2±98,2 <sup>de</sup> (10)	664,6±63,4 <sup>ab</sup> (21,3)	0,9±0,03 <sup>a</sup> (8,8)	36,9±1,0 <sup>abc</sup> (6,2)
<i>H. strumosus</i>	1,1±0,06 <sup>h</sup> (12,3)	1764,3±135,8 <sup>ef</sup> (17,2)	159,9±22,6 <sup>f</sup> (31,5)	0,4±0,02 <sup>hi</sup> (12,1)	34,6±2,4 <sup>abcd</sup> (15,8)
<i>H. tuberosus</i>	3,3±0,4 <sup>a</sup> (25,5)	3398,3±68,2 <sup>ab</sup> (4,5)	352,7±72,9 <sup>cdef</sup> (46,2)	0,8±0,1 <sup>bcd</sup> (36,7)	26,2±4,1 <sup>e</sup> (35,4)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест ≤ 0,05). П. - површина.

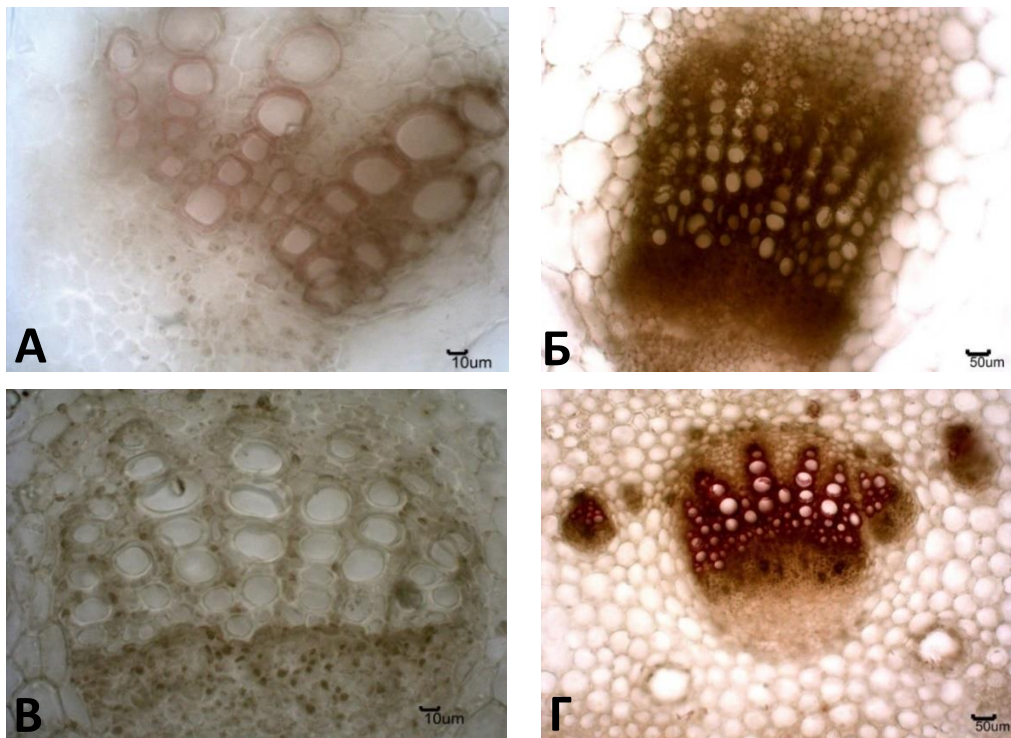


Слика 31. Попречни пресек лисне дршке, детаљи грађе: *H. argophyllus* (А), *H. hirsutus* (Б, В), *H. maximiliani* (Г), *H. argophyllus* (Д), *H. praecox* (Ђ). \*абеп - абаксијални епидермис, адеп - адаксијални епидермис, ко - колекхим, хл - хлоренхим, па - паренхим, ск - секреторни канал, пс - проводни снопић.

Код већег броја врста са повећањем површине пресека лисне дршке повећава се и број снопића. Међу једногодишњим врстама статистички значајно највећи број проводних снопића, као и највећа просечна површина и процентуални удео проводног ткива, забележени су код врсте *H. annuus* (19; 0,1 mm<sup>2</sup>; 10,7%), док су најмањи број снопића и најмања површина проводног ткива измерени код врсте *H. praecox* (10; 0,02 mm<sup>2</sup>) (Таб. 24). Статистички најмањи процентуални удео проводног ткива у односу на површину пресека лисне дршке једногодишњих врста забележен је код *H. argophyllus* (7,5%). Код анализираних вишегодишњих врста број проводних снопића се креће од 7 (*H. giganteus*) до 13 (*H. eggertii*). Велики број проводних снопића уочен је још и код *H. tuberosus* и *H. hirsutus* (12). Висок процентуални удео проводног ткива лисне дршке међу

вишегодишњим врстама имају врсте *H. microcephallus* (18%), *H. divaricatus* (17%) и *H. glaucophyllus* (16%). По значајно најмањим вредностима процентуалног удела проводног ткива у површини лисне дршке издвајају се *H. nuttalli* (6%) и *H. grosseserratus* (7%).

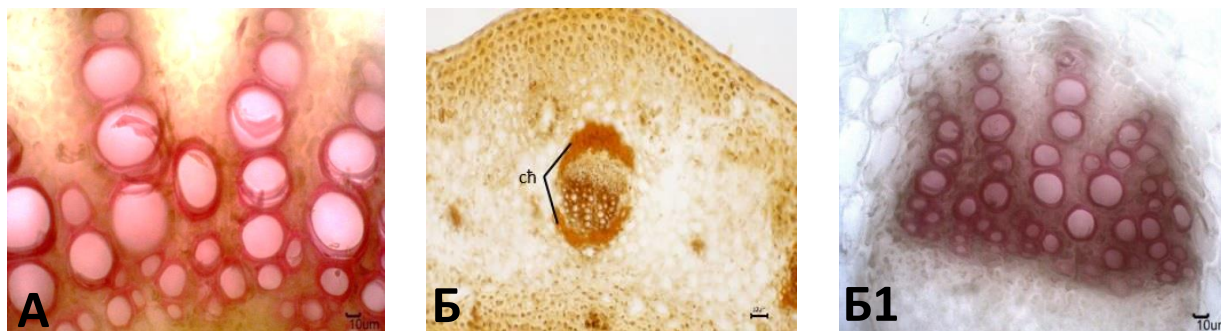
Ксилемски проводни елементи лисне дршке, изразито задебљалих ћелијских зидова, су код свих испитиваних врста углавном организовани у правилне низове у виду ксилемских трака (Сл. 32 А-Г). Број ксилемских трака централног снопића код једногодишњих врста и просеку се кретао између 5 (*H. praecox*) и 10 (*H. annuus*) (Сл. 32 А, Б). Код представника вишегодишњих врста број ксилемских трака централног снопића није значајно варирао (8 или 9). Изузетак су врсте *H. divaricatus*, *H. eggertii*, *H. laevigatus*, *H. smithii* и *H. tuberosus* где је просечан број ксилемских трака нешто већи (11-12) (Сл. 32 Г). Код свих анализираних врста уочена је разлика у броју и величини лумена трахејарних елемената (Таб. 24). Као и код главног нерва, трахејарни судови централно постављених ксилемских трака проводног снопића су најчешће најбројнији и нешто већег лумена у односу на трахејарне судове латералних ксилемских трака проводног снопића (Сл. 32).



Слика 32. Попречни пресек лисне дршке, централни проводни снопић: *H. praecox* (А), *H. annuus* (Б), *H. grosseserratus* (В), *H. tuberosus* (Г).

Ксилем централног снопића лисне дршке код једногодишњих врста граде бројнији трахејарни елементи веће површине лумена у поређењу са вишегодишњим врстама. У том смислу посебно се издвајају једногодишње врсте *H. annuus* (70; 990  $\mu\text{m}^2$ ) и *H. argophyllus* (41; 688  $\mu\text{m}^2$ ) што је очекивано с обзиром да имају најкрупније проводне снопиће. Врсте *H. decapetalus* (357  $\mu\text{m}^2$ ) и *H. eggertii* (326  $\mu\text{m}^2$ ) издвајају се по највећим површинама лумена трахејарних елемената међу вишегодишњим врстама. Велики број трахејарних елемената (39) нешто мањег лумена (307  $\mu\text{m}^2$ ) има врста *H. tuberosus* (Сл. 33 А), док је велики број трахејарних елемената малог лумена измерен код врста *H.*

*divaricatus* (40; 128,7  $\mu\text{m}^2$ ) и *H. pauciflorus* (38; 96  $\mu\text{m}^2$ ), *H. strumosus* (37; 162  $\mu\text{m}^2$ ), *H. nuttalli* (36; 142  $\mu\text{m}^2$ ) (Сл. 33 Б, Б1). Код врсте *H. pauciflorus* уочава се присуство перицикличних група склерификованих ћелија и са ксилемске и са флоемске стране снопића (Сл. 33 Б).



Слика 33. Попречни пресек лисне дршке, ксилем централног проводног снопоћа: *H. tuberosus* (А), *H. pauciflorus* (Б, Б1). \* ch - перицикличне склерификоване ћелије.

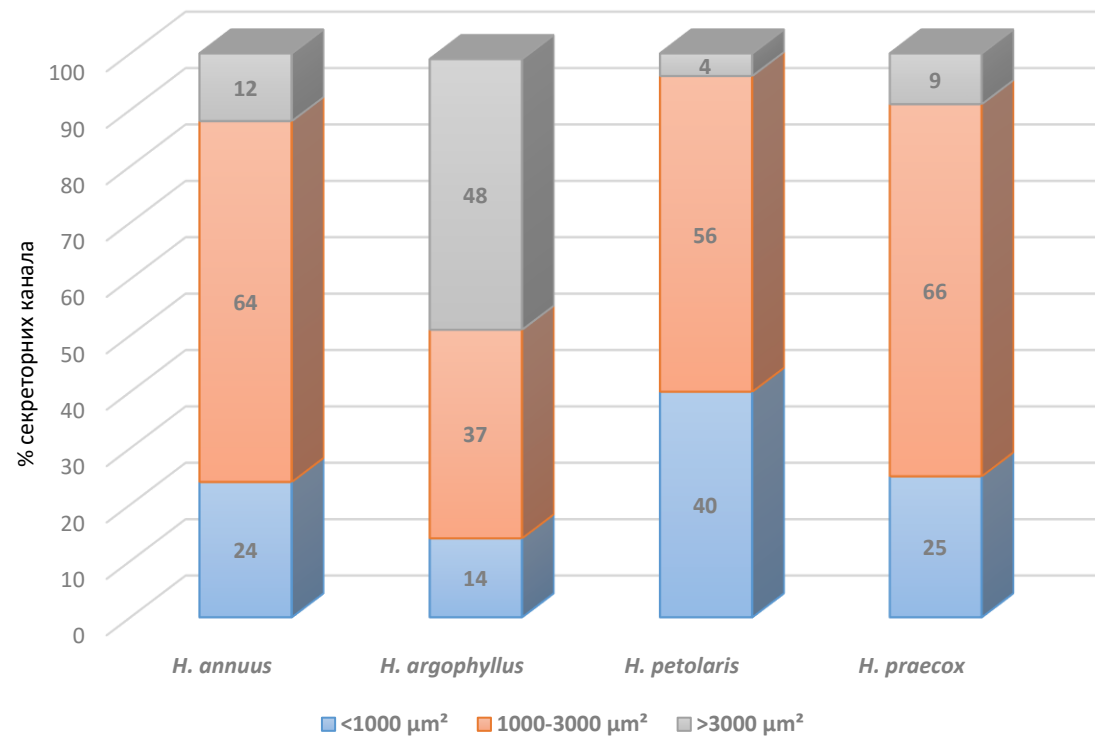
Код свих анализираних врста изнад проводних снопића, уз флоемске елементе уочава се присуство секреторних канала различите величине. Уз централни, најбоље развијени проводни снопић, увек су постављена два најкрупнија секреторна канала, док су латерални нешто ситнији. Присуство значајно ситнијих секреторних канала уочено је и уз ксилемске елементе проводних снопића, међутим, код појединих врста због изразито малог лумена ови секреторни канали нису били мерљиви (Сл. 31 В). Број, површина и процентуални удео секреторних канала је значајно варирао међу анализираним врстама (Таб. 24). На основу категоризације броја секреторних канала различитог лумена лисне дршке, резултати Дункан теста указују на постојање статистички значајних разлика између врста (Прилог 5).

У лисној дршци процентуални удео секреторних канала површине лумена мање од 1000  $\mu\text{m}^2$  код свих анализираних врста је низак (од 0 до 40%) (Сл. 34 и 35). Сигнификантна доминација секреторних канала овог ранга је једино забележена код вишегодишњих врста *H. decapetalus* (100%), *H. microcephalus* (96%) и *H. maximiliani* (88%) које су се уједно карактерисале и најмањим просечним вредностима површине лумена канала (277,9  $\mu\text{m}^2$ , 283,4  $\mu\text{m}^2$ , 601,6  $\mu\text{m}^2$  редоследом), као и најмањим процентуалним уделом секреторних канала у лисној дршци (0,1-0,3%). Секреторно ткиво лисне дршке већине једногодишњих и вишегодишњих врста чине претежно канали површине лумена од 1000 до 3000  $\mu\text{m}^2$ . Код једногодишњих врста, изузетак је врста *H. argophyllus* код које је процентуална заступљеност канала већих од 3000  $\mu\text{m}^2$  (48%) (Сл. 34). С тим у вези, међу једногодишњим врстама, *H. argophyllus* се карактерисала највећом просечном површином лумена (3750,4  $\mu\text{m}^2$ ) и највећим бројем и процентуалним уделом (0,5%) секреторних канала у лисној дршци. Код вишегодишњих врста у различитом проценту (4-69%), забележено је присуство секреторних канала површине лумена веће од 3000  $\mu\text{m}^2$ . Код врста *H. laevigatus* (69%), *H. californicus* (58%), *H. tuberosus* (54%), вредности процентуалног учешћа секреторних канала овог ранга су биле највеће. Код мањег броја врста, у малим процентима (*H. laevigatus*, *H. tuberosus*, *H. californicus*, *H. pauciflorus*, *H. giganteus*, *H. divaricatus*, *H. nuttalli*, *H. grosseratus*) забележено је присуство секреторних канала површине лумена веће од 3000  $\mu\text{m}^2$  (Таб. 24).

Табела 24. Анатомске карактеристике проводног и секреторног ткива лисне дршке једногодишњих и вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност ± стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

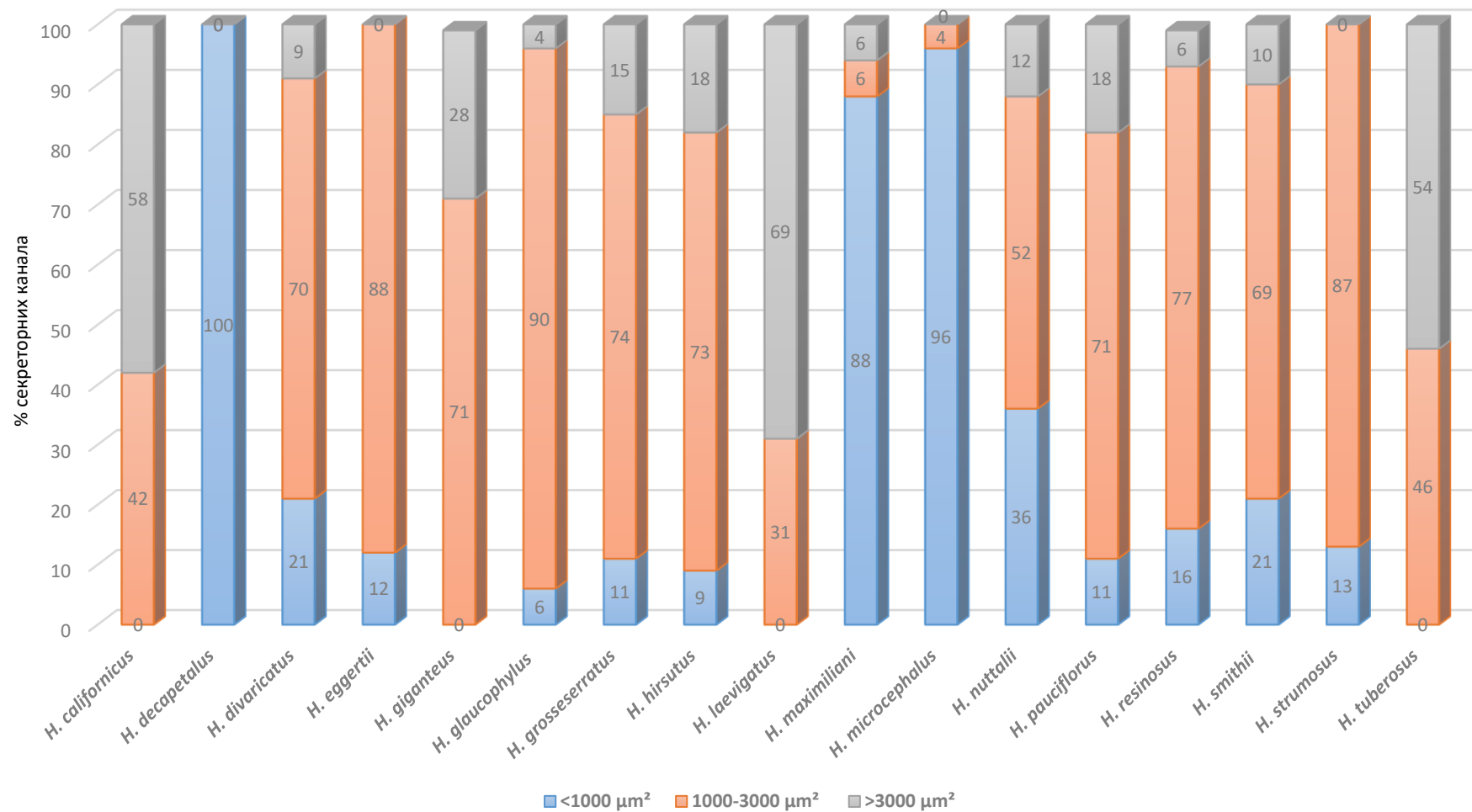
Врста	П. проводног ткива (mm <sup>2</sup> )	Бр. п. с. на пресеку	П. лумена т. е. у ц. с. (μm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. у ц.с	П. секреторних канала (μm <sup>2</sup> )	Бр. секреторних канала на пресеку	% проводног ткива	% секреторних канала
<b>Једногодишње</b>								
<i>H. annuus</i>	0,1±0,01 <sup>a</sup> (30,1)	19±0,7 <sup>a</sup> (7,9)	990,7±66,4 <sup>a</sup> (14,9)	70±4,0 <sup>a</sup> (13,1)	1698,0±138,8 <sup>b</sup> (18,3)	12±0,4 <sup>b</sup> (7,7)	10,7±0,9 <sup>a</sup> (19,4)	0,12±0,03 <sup>c</sup> (57,8)
<i>H. argophyllus</i>	0,04±0,007 <sup>b</sup> (33,5)	16±0,2 <sup>b</sup> (2,8)	688,4±27,6 <sup>b</sup> (8,9)	41±1,3 <sup>b</sup> (7,1)	3750,4±889,0 <sup>a</sup> (53,0)	14±0,2 <sup>a</sup> (7,4)	7,5±0,9 <sup>b</sup> (26,6)	0,5±0,10 <sup>a</sup> (44,8)
<i>H. petiolaris</i>	0,04±0,003 <sup>bc</sup> (19,6)	13±0,3 <sup>c</sup> (4,3)	419,0±25,3 <sup>c</sup> (13,5)	29±0,6 <sup>c</sup> (4,9)	1317,8±155,1 <sup>b</sup> (26,3)	9±0,2 <sup>c</sup> (9,7)	10,4±0,7 <sup>a</sup> (15,3)	0,3±0,04 <sup>bc</sup> (33,1)
<i>H. praecox</i>	0,02±0,003 <sup>c</sup> (33,7)	10±0,3 <sup>d</sup> (7,0)	397,4±29,9 <sup>c</sup> (16,8)	22±1,4 <sup>c</sup> (14,0)	1581,4±231,9 <sup>b</sup> (32,8)	6±0,2 <sup>c</sup> (6,3)	10,1±0,8 <sup>a</sup> (17,9)	0,48±0,06 <sup>ab</sup> (29,9)
<b>Вишегодишње</b>								
<i>H. californicus</i>	0,02±0,002 <sup>bcd</sup> (20,2)	9±0,4 <sup>ef</sup> (10,4)	194,0±12,8 <sup>cdefg</sup> (14,8)	36±1,9 <sup>bcd</sup> (12,0)	3084,3±380,4 <sup>cd</sup> (27,5)	7±0,7 <sup>e</sup> (22,9)	8,0±0,4 <sup>fghi</sup> (9,2)	0,8±0,1 <sup>bcd</sup> (32,3)
<i>H. decapetalus</i>	0,02±0,003 <sup>bcd</sup> (25,9)	11±0,2 <sup>c</sup> (4,5)	356,7±53,3 <sup>a</sup> (33,4)	30±1,5 <sup>ef</sup> (11,0)	277,9±41,7 <sup>e</sup> (33,5)	4±0,2 <sup>b</sup> (10,6)	13,9±0,5 <sup>abcde</sup> (7,8)	0,1±0,01 <sup>e</sup> (42,0)
<i>H. divaricatus</i>	0,04±0,004 <sup>a</sup> (22,5)	10±0,3 <sup>d</sup> (7,2)	128,7±8,6 <sup>gh</sup> (14,9)	41±1,9 <sup>a</sup> (10,9)	1606,5±180,9 <sup>ef</sup> (25,2)	8±0,3 <sup>d</sup> (8,8)	16,8±1,5 <sup>ab</sup> (20,5)	0,8±0,2 <sup>bcd</sup> (53,5)
<i>H. eggertii</i>	0,03±0,002 <sup>bc</sup> (14,1)	13±0,2 <sup>a</sup> (4,3)	325,8±49,3 <sup>ab</sup> (33,8)	34±1,2 <sup>bcd</sup> (8,0)	1474,9±122,2 <sup>ef</sup> (18,5)	8±0,2 <sup>d</sup> (5,4)	13,9±0,5 <sup>bcd</sup> (8,1)	0,5±0,05 <sup>defg</sup> (27,9)
<i>H. giganteus</i>	0,02±0,002 <sup>def</sup> (21,8)	7±0,2 <sup>e</sup> (7,4)	218,7±30,3 <sup>defg</sup> (31,0)	31±0,4 <sup>cdef</sup> (2,8)	2571,1±281,9 <sup>bcd</sup> (24,5)	6±0,2 <sup>efg</sup> (9,7)	8,4±0,5 <sup>ghi</sup> (13,9)	0,9±0,1 <sup>bcd</sup> (37,1)
<i>H. glaucophyllus</i>	0,03±0,003 <sup>abc</sup> (23,9)	11±0,5 <sup>c</sup> (9,7)	275,4±20,2 <sup>abc</sup> (16,5)	35±1,3 <sup>bcd</sup> (8,4)	1798,5±90,2 <sup>de</sup> (11,2)	14±0,2 <sup>a</sup> (2,1)	15,7±1,0 <sup>abc</sup> (14,5)	0,9±0,2 <sup>bc</sup> (53,2)
<i>H. grosseserratus</i>	0,01±0,001 <sup>ef</sup> (17,0)	8±0,2 <sup>f</sup> (5,4)	175,2±14,7 <sup>efgh</sup> (18,8)	29±1,7 <sup>f</sup> (13,2)	2049,3±180,1 <sup>cde</sup> (19,6)	6±0,4 <sup>efg</sup> (15,9)	7,3±0,3 <sup>hi</sup> (10,5)	0,8±0,1 <sup>bcd</sup> (30,4)
<i>H. hirsutus</i>	0,03±0,003 <sup>abc</sup> (18,2)	12±0,5 <sup>ab</sup> (9,4)	266,4±11,4 <sup>bcd</sup> (9,5)	31±1,7 <sup>cdef</sup> (12,7)	2271,7±127,2 <sup>bcd</sup> (12,5)	9±0,4 <sup>cd</sup> (3,1)	14,4±0,6 <sup>abcd</sup> (8,8)	0,7±0,1 <sup>bcd</sup> (20,9)
<i>H. laevigatus</i>	0,03±0,003 <sup>bcd</sup> (22,7)	10±0,2 <sup>d</sup> (4,6)	244,8±23,2 <sup>bcd</sup> (21,2)	30±6,7 <sup>ab</sup> (50,6)	4820,3±881,6 <sup>a</sup> (40,9)	6±0,2 <sup>ef</sup> (8,5)	12,3±0,8 <sup>cdef</sup> (15,9)	1,4±0,3 <sup>a</sup> (35,2)
<i>H. maximiliani</i>	0,01±0,0007 <sup>f</sup> (14,8)	8±0,2 <sup>f</sup> (5,4)	145,4±10,7 <sup>gh</sup> (16,4)	27±2,1 <sup>f</sup> (17,2)	601,6±70,2 <sup>fg</sup> (26,1)	6±0,1 <sup>ef</sup> (6,7)	8,7±1,2 <sup>fghi</sup> (29,8)	0,3±0,04 <sup>fg</sup> (35,1)
<i>H. microcephalus</i>	0,03±0,0003 <sup>bcd</sup> (27,3)	9±0,2 <sup>e</sup> (9,4)	246,9±26,8 <sup>bcd</sup> (24,2)	29±0,9 <sup>f</sup> (7,1)	283,4±56,7 <sup>e</sup> (44,8)	6±0,2 <sup>fg</sup> (9,7)	18,0±1,5 <sup>a</sup> (18,1)	0,1±0,03 <sup>e</sup> (60,6)
<i>H. nuttalli</i>	0,009±0,002 <sup>f</sup> (56,5)	9±0,4 <sup>e</sup> (9,5)	142,0±27,3 <sup>gh</sup> (42,9)	36±1,2 <sup>abc</sup> (7,2)	1831,1±453,7 <sup>de</sup> (55,4)	5±0,4 <sup>gh</sup> (16,5)	6,3±1,4 <sup>i</sup> (51,4)	0,7±0,2 <sup>cdef</sup> (53,4)
<i>H. pauciflorus</i>	0,02±0,007 <sup>bcd</sup> (69,6)	9±0,5 <sup>e</sup> (4,8)	96,2±9,7 <sup>h</sup> (22,7)	38±1,9 <sup>ab</sup> (11,5)	2245,0±408,7 <sup>bcd</sup> (40,7)	4±0,2 <sup>b</sup> (10,6)	9,8±3,0 <sup>efghi</sup> (70,0)	1,2±0,3 <sup>ab</sup> (63,3)
<i>H. resinosus</i>	0,03±0,001 <sup>bcd</sup> (8,8)	9±0,4 <sup>e</sup> (9,5)	278,6±17,4 <sup>abc</sup> (13,9)	31±0,6 <sup>def</sup> (4,2)	1796,7±218,1 <sup>de</sup> (27,1)	7±0,7 <sup>ef</sup> (22,9)	9,9±0,5 <sup>efgh</sup> (11,0)	0,4±0,04 <sup>efg</sup> (25,0)
<i>H. smithii</i>	0,02±0,005 <sup>cde</sup> (50,6)	11±0,3 <sup>bc</sup> (4,8)	240,4±6,5 <sup>bcd</sup> (9,3)	38±2,9 <sup>ab</sup> (16,8)	1755,1±239,1 <sup>de</sup> (30,5)	8±0,3 <sup>b</sup> (8,8)	9,7±1,7 <sup>fghi</sup> (46,0)	0,8±0,1 <sup>bcd</sup> (34,9)
<i>H. strumosus</i>	0,01±0,0001 <sup>f</sup> (3,6)	10±0,4 <sup>d</sup> (4,7)	161,7±6,9 <sup>fgh</sup> (9,5)	37±1,7 <sup>ab</sup> (10,6)	1492,7±87,7 <sup>ef</sup> (13,1)	8±0,2 <sup>efg</sup> (5,4)	11,5±0,6 <sup>defg</sup> (11,0)	0,8±0,1 <sup>bcd</sup> (32,7)
<i>H. tuberosus</i>	0,03±0,005 <sup>ab</sup> (34,6)	12±0,4 <sup>a</sup> (7,2)	307,0±57,0 <sup>ab</sup> (47,5)	39±0,4 <sup>ab</sup> (2,1)	3094,3±149,4 <sup>b</sup> (10,8)	10±0,2 <sup>c</sup> (2,1)	9,0±2,3 <sup>bcd</sup> (57,3)	0,9±0,1 <sup>bcd</sup> (15,8)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно за једногодишње и вишегодишње врсте (Duncan тест ≤ 0,05). П. - површина, Бр. - број, т. е. - трахејарни елементи, ц. с. - централни снопић.



Слика 34. Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у лисној дршци анализираних једногодишњих врста рода *Helianthus*.

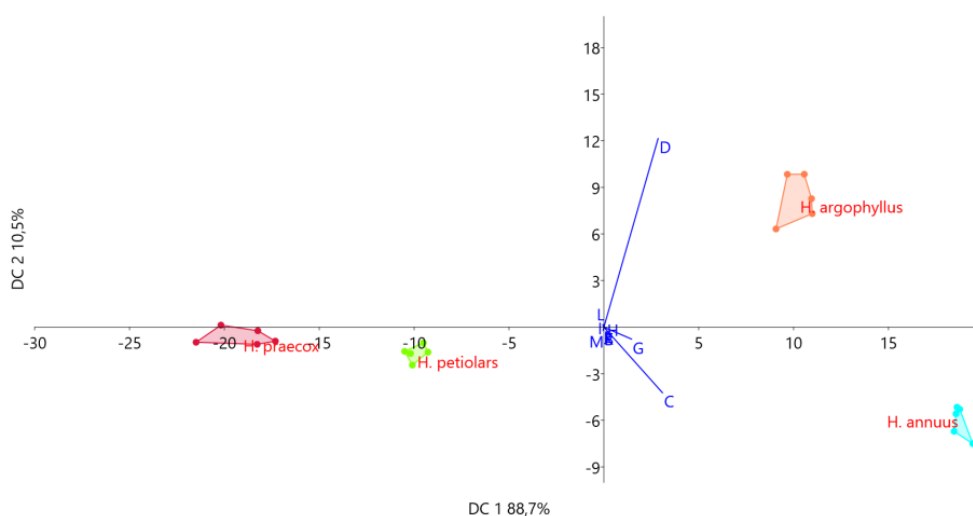




Слика 35. Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у лисној дршци анализираних вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

#### 4.1.4.1. Дискриминација врста на основу одабраних квантитативних карактера лисне дршке

Дискриминантна анализа заснована на квантитативним анатомским карактерима лисне дршке једногодишњих врста рода *Helianthus* указује да се на првој и другој оси (88,7% и 10,5%) све врсте јасно раздвајају. Под утицајем карактера размак између крилаца, дубина усека, површина лумена и броја трахејарних елемената јасно издвајају врсте *H. argophyllus* и *H. annuus* по највећим вредностима за ове особине. Поред наведених карактера, у позитивној зони друге осе дискриминацији *H. argophyllus* доприноси и карактер проценат коленхима, чије су статистички значајно највеће вредности израчунате код ове врсте, док врсту *H. annuus* издваја највећа процентуална затупљеност секреторних канала површина лумена од 1000 до 3000  $\mu\text{m}^2$ . У негативној зони друге осе, спрам сигнификанто малог процентуалног удела секреторних канала > 3000  $\mu\text{m}^2$  позициониране су врсте *H. petiolaris* и *H. praecox* (Таб. 25; Сл. 36).



Слика 36. Графички приказ позиције центроида анализираних карактера лисне дршке једногодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве две дискриминанте осе.\* Површина пресека (B), Размак између крилаца (C), Дубина усека (D), % коленхима са епидермисом (E), Број снопића на пресеку (F), Површина лумена трахејарних елемената у централном снопићу (G), Број трахејарних елемената у централном снопићу (H), % проводног ткива (I), Број секреторних канала на пресеку (J), % секреторних канала < 1000  $\mu\text{m}^2$  (K), % секреторних канала 1000-3000  $\mu\text{m}^2$ , % секреторних канала > 3000  $\mu\text{m}^2$ .

Табела 25. Дискриминантна анализа анатомских карактера лисне дршке анализираних представника једногодишњих врста рода *Helianthus* и нивои оптерећења прве три дискриминантне осе.

Карактери	DC1	DC 2	DC3
Површина пресека	0,408	-0,309	0,552
Размак између крилаца	<b>29,062</b>	<b>-39,723</b>	<b>25,745</b>
Дубина усека	<b>26,879</b>	<b>114,21</b>	<b>26,262</b>
% коленхима са епидермисом	0,081	<b>1,144</b>	<b>1,383</b>
Број снопића на пресеку	0,216	-0,085	-0,134
Површина лумена трахејарних елемената у централном снопићу	<b>13,696</b>	<b>-7,197</b>	<b>28,471</b>
Број трахејарних елемената у централном снопићу	<b>1,106</b>	<b>-1,309</b>	<b>1,208</b>
% проводног ткива	-0,020	-0,238	-0,056
Број секреторних канала на пресеку	0,162	0,252	-0,34
% секреторних канала < 1000 $\mu\text{m}^2$	0,097	0,064	0,209
% секреторних канала 1000-3000 $\mu\text{m}^2$	-0,53	<b>1,498</b>	<b>4,813</b>
% секреторних канала > 3000 $\mu\text{m}^2$	-0,3809	<b>-2,01</b>	<b>-0,570</b>

\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.



#### 4.1.5. Анатомске карактеристике стабла

Код највећег броја врста попречни пресек стабла је неправилно-округлог облика, по ободу раван (Сл. 39; Сл. 39.1). Попречни пресек са мање-више израженим ребрима уочен је код врсте *H. decapetalus* (Сл. 39.1 Б).

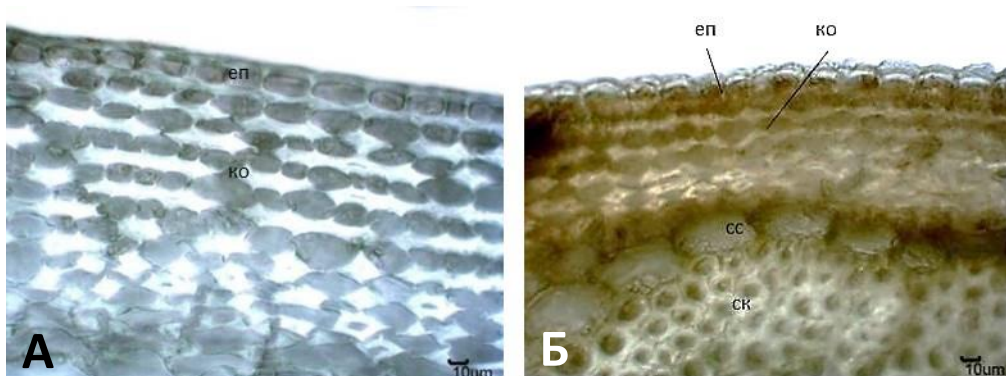
На самој површини стабла једнослојни епидермис изграђују издужене, ситне ћелије задебљалих зидова, прекривених кутикулом различите развијености (Сл. 38, Сл. 38.1). Индументум епидермиса стабла чине ретке вишећелијске нежлездане и линеарне жлездане трихоме истог типа као на листу, али приметно мање густине, док присуство капитатних трихома на стаблу није забележено.

Непосредно испод епидермиса, присутан је хиподермис чија развијеност варира између врста, али и у оквиру саме врсте. Хиподермис граде правилно организоване ћелије коленхима изразито задебљалих ћелијских зидова (4 до 10 слојева), распоређене у виду континуираног прстена (Прилог 6-8). У погледу развијености хиподермиса, међу једногодишњим врстама посебно се изваја врста *H. annuus* (око 9 слојева крупних ћелија коленхима), док је код других представника број слојева коленхима најчешће око  $4 \pm 1$  значајно ситнијих ћелија (Сл. 38 А, Б). Код већине анализираних вишегодишњих врста број слојева коленхима кретао се такође око  $4 \pm 1$  (Сл. 38.1 А). Боље развијен хиподермис (6-10 слојева) забележен је код врста *H. laevigatus*, *H. glaucophyllus*, *H. mollis*, *H. nuttalli*, *H. pauciflorus*, *H. resinusus*, *H. salicifolius* и *H. tuberosus* (Сл. 38.1 Б, Прилог 7, 8)

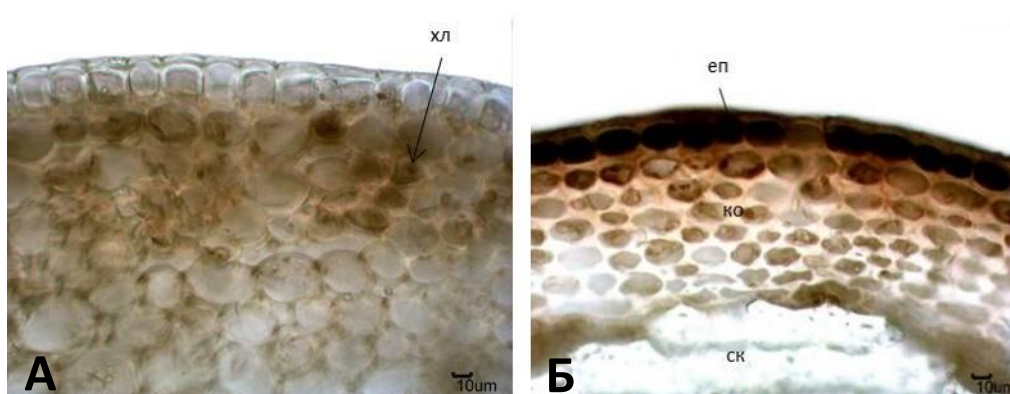
Изузев хиподермиса, примарну кору стабла чине пет до десет слојева паренхимских ћелија. Први слојеви паренхимских ћелија примарне коре су са хлоропластима (Сл. 38.1 А). Паренхимске ћелије су најчешће правилно округластог или изодијаметричног облика, и њихове димензије се повећавају идући ка скробној сари. Ћелије скробне саре су елипсасти облика и нису једнако уочљиве код свих анализираних врста. (Сл. 38 Б).

У паренхиму примарне коре присутни су ситнији секреторни канали. Крупнији секреторни канали су позиционирани изнад или између проводних снопића, код свих анализираних врста (Сл. 39, Сл. 39.1 А, Г) осим код врста *H. decapetalus* и *H. hirsutus* где су изразито ситни и тешко уочљиви (Сл. 39.1. Б, В).

Централни цилиндар, кога чине проводни снопићи и паренхимско ткиво, је значајно развијенији у односу на примарну кору. Колатерални проводни снопићи различите развијености распоређени су правилно у једном кругу. Ксилемски део је значајно боље развијен од флоемског и представљен је у виду правилно организованих трахејарних елемената. Изнад флоема присутне су перицикличне групе, са изразито лигнификованим ћелијским зидовима. Испод ксилема, код већине испитиваних врста, мањи број ћелија паренхима је са склерификованим зидовима. Централни цилиндар стабла испуњен је компактно организованим ћелијама паренхима, чија се величина повећава од периферије ка центру стабла (Сл. 39, Сл. 39.1).



Слика 38. Микрографија хиподермиса стабла једногодишњих врста: *H. annuus* (А), *H. praecox* (Б).



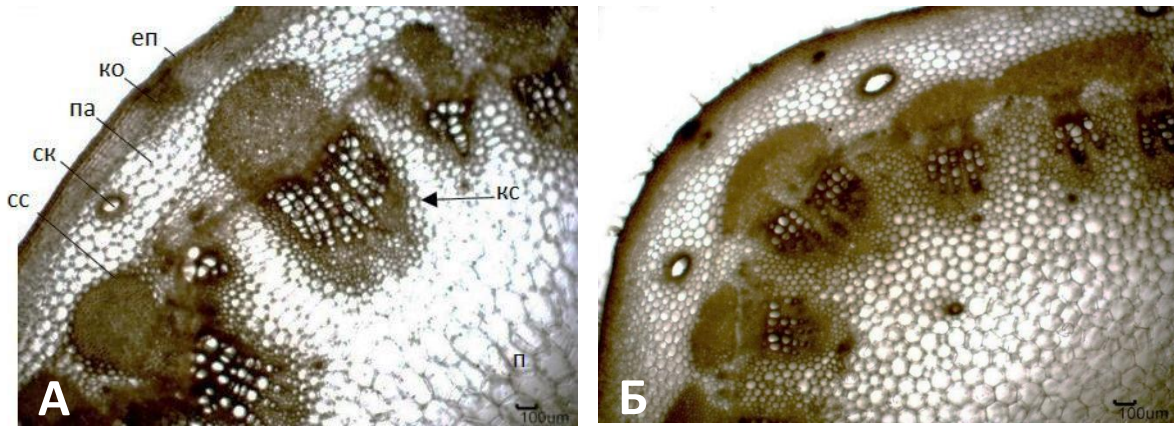
Слика 38.1. Микрографија хиподермиса стабла вишегодишњих врста: *H. californicus* (А), *H. laevigatus* (Б).\*  
еп - епидермис, ко - коленхим, сс - скробна сара, хл - хлоренхим.

Поред значајно крупнијих секреторних канала примарне коре, секреторни систем стабла већине анализираних врста чине и доста ситнији секреторни канали централног цилиндра, распоређени одмах испод ксилемског дела проводних снопића. Све једногодишње врсте и четири вишегодишње врсте (*H. mollis*, *H. nuttalli*, *H. resinusus* и *H. smithii*) имају и секреторне канале дифузно распоређене у паренхиму сржи (Сл. 40 Д, Ђ).

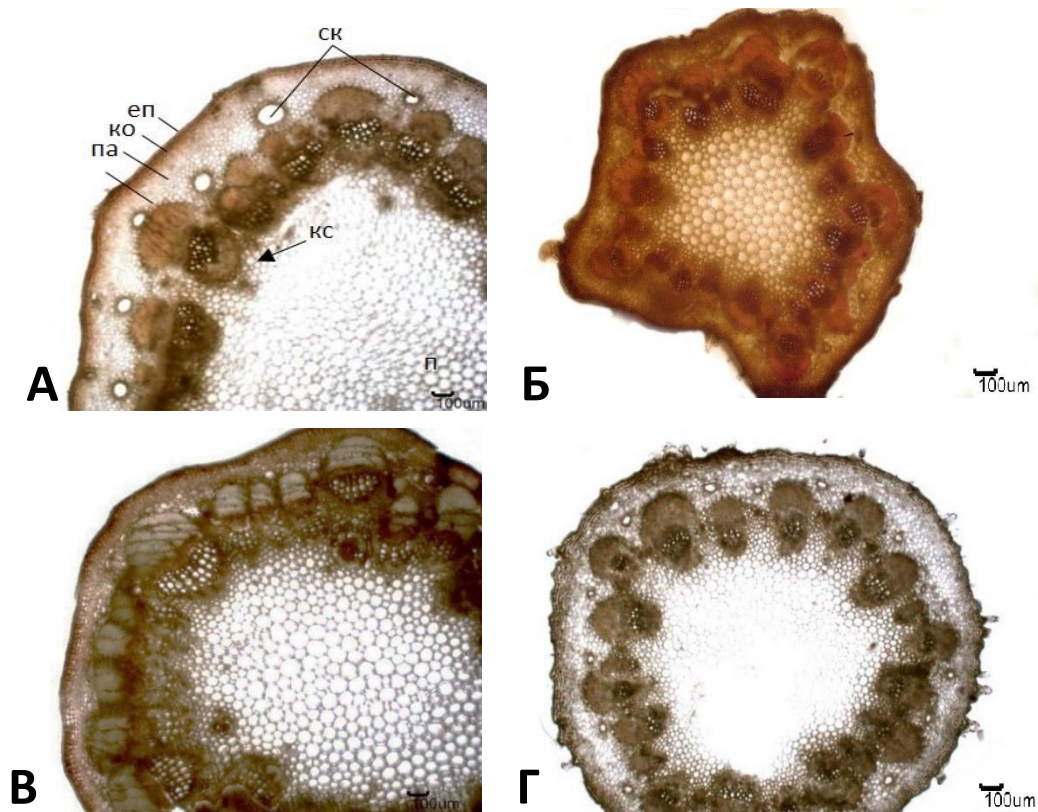
Испитиване једногодишње врсте имају статистички значајно веће вредности за већину анализираних параметара стабла у односу на вишегодишње врсте. У том погледу посебно се идваја *H. annuus* (Таб. 27; Сл. 39 А), док је *H. praecox* једногодишња врста код које су измерене најниже вредности површине пресека стабла, примарне коре, централног цилиндра и паренхима сржи. Статистички значајно велики процентуални удео примарне коре и сржи, а најмањи преоцентуални удео централног цилиндра израчунат је код врсте *H. argophyllus*. Врсту *H. petiolaris* карактерише велики проценат централног цилиндра, мали проценат примарне коре и статистички значајно најмањи проценат сржи стабла.

Duncan тестом утврђене су статистички значајне разлике међу вишегодишњим врстама (Таб. 27). Поред врсте *H. tuberosus*, која се статистички значајно издваја са највећим измереним вредностима површине попречног пресека стабла, примарне коре и централног цилиндра, високе вредности ових параметара измерене су и код *H. grosseserratus*, *H. resinusus* и *H. mollis* (Таб. 27; Сл. 39.1 А). Најмање површине стабла, централног цилиндра и паренхима сржи забележене су код *H. decapetalus* (Таб. 27; Сл. 39 Б).

Највећи процентуални удео централног цилиндра, односно најмањи процентуални удели примарне коре и епидермиса стабла израчунати су код *H. nuttalli*, *H. microcephalus* и *H. laevigatus*.



Слика 39. Попречни пресек стабла једногодишњих врста: *H. annuus* (А), *H. argophyllus* (Б). \*еп - епидермис, ко - коленим, па - пареним, ск - секреторни канал, сс - скробна сара, кс - крупни снопић, п - пареним сржи.



Слика 39.1. Попречни пресек стабла вишегодишњих врста: *H. grosseserratus* (А), *H. decapetalus* (Б), *H. hirsutus* (В), *H. maximiliani* (Г). \*еп - епидермис, ко - коленим, па - пареним, ск - секреторни канал, сс - скробна сара, кс - крупни снопић; п - пареним сржи.

Табела 27. Анатомске карактеристике стабла једногодишњих и вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност ± стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	П. стабла (mm <sup>2</sup> )	П. примарне коре и епидермиса (mm <sup>2</sup> )	П. централног цилиндра (mm <sup>2</sup> )	П. паренхима сржи (mm <sup>2</sup> )	% примарне коре и епидермиса	% централног цилиндра	% паренхима сржи
<b>једногодишње</b>							
<i>H. annuus</i>	76,5 ± 2,8 <sup>a</sup> (8,2)	11,2 ± 0,7 <sup>a</sup> (13,6)	65,3 ± 3,0 <sup>a</sup> (10,5)	42,2 ± 2,9 <sup>a</sup> (15,8)	14,7 ± 1,1 <sup>b</sup> (17,3)	85,2 ± 1,1 <sup>a</sup> (3,0)	54,9 ± 2,2 <sup>a</sup> (8,9)
<i>H. argophyllus</i>	28,3 ± 1,6 <sup>bc</sup> (13,1)	6,1 ± 0,6 <sup>b</sup> (23,5)	22,1 ± 1,1 <sup>b</sup> (11,5)	13,3 ± 1,0 <sup>b</sup> (16,9)	21,4 ± 1,4 <sup>a</sup> (14,3)	78,5 ± 1,4 <sup>b</sup> (3,9)	45,9 ± 1,5 <sup>a</sup> (6,7)
<i>H. petilolaris</i>	28,8 ± 2,6 <sup>b</sup> (20,4)	3,1 ± 0,2 <sup>c</sup> (13,3)	25,7 ± 2,5 <sup>b</sup> (22,5)	9,7 ± 0,8 <sup>b</sup> (19,1)	11,2 ± 1,3 <sup>b</sup> (26,8)	88,7 ± 1,3 <sup>a</sup> (3,4)	33,9 ± 0,6 <sup>c</sup> (4,1)
<i>H. praecox</i>	21,8 ± 2,0 <sup>c</sup> (20,9)	2,4 ± 0,3 <sup>c</sup> (31,1)	19,4 ± 1,8 <sup>b</sup> (21,3)	9,2 ± 0,9 <sup>b</sup> (22,8)	10,8 ± 1,1 <sup>b</sup> (23,6)	89,1 ± 1,1 <sup>a</sup> (2,9)	42,2 ± 1,3 <sup>b</sup> (7,6)
<b>вишегодишње</b>							
<i>H. californicus</i>	6,2 ± 0,2 <sup>ghi</sup> (8,2)	0,9 ± 0,06 <sup>ghi</sup> (15,9)	5,2 ± 0,2 <sup>fghi</sup> (7,7)	1,9 ± 0,1 <sup>efg</sup> (15,8)	15,4 ± 0,8 <sup>ghi</sup> (11,6)	84,6 ± 0,8 <sup>bcd</sup> (2,1)	30,6 ± 2,0 <sup>fghij</sup> (12,6)
<i>H. decapetalus</i>	3,0 ± 0,2 <sup>i</sup> (14,4)	0,9 ± 0,08 <sup>ghi</sup> (19,2)	2,1 ± 0,2 <sup>l</sup> (17,5)	0,8 ± 0,06 <sup>h</sup> (18,9)	31,0 ± 2,0 <sup>b</sup> (14,5)	68,9 ± 2,0 <sup>i</sup> (6,5)	25,3 ± 0,9 <sup>k</sup> (5,8)
<i>H. divaricatus</i>	8,2 ± 0,8 <sup>ef</sup> (22,9)	1,8 ± 0,4 <sup>cde</sup> (48,3)	6,5 ± 0,6 <sup>def</sup> (19,9)	2,2 ± 0,1 <sup>defg</sup> (11,4)	20,7 ± 2,7 <sup>cdefg</sup> (29,4)	79,3 ± 2,7 <sup>cdefg</sup> (7,6)	27,6 ± 2,3 <sup>ijk</sup> (15,1)
<i>H. eggertii</i>	6,0 ± 0,4 <sup>ghi</sup> (14,9)	1,0 ± 0,1 <sup>fghi</sup> (26,4)	5,0 ± 0,3 <sup>ghij</sup> (13,2)	1,8 ± 0,1 <sup>efg</sup> (18,5)	17,6 ± 1,0 <sup>defghi</sup> (13,8)	82,3 ± 1,0 <sup>bcddefg</sup> (2,9)	29,2 ± 1,7 <sup>ghijk</sup> (11,0)
<i>H. giganteus</i>	7,0 ± 0,6 <sup>fg</sup> (21,1)	1,3 ± 0,09 <sup>defg</sup> (17,0)	5,7 ± 0,6 <sup>fgh</sup> (22,1)	2,3 ± 0,3 <sup>def</sup> (28,6)	18,8 ± 0,4 <sup>defghi</sup> (4,9)	81,1 ± 0,4 <sup>bcddefg</sup> (1,1)	32,9 ± 1,7 <sup>defgh</sup> (10,6)
<i>H. glaucophyllus</i>	4,9 ± 0,5 <sup>hi</sup> (25,5)	1,2 ± 0,04 <sup>efgh</sup> (8,7)	3,7 ± 0,5 <sup>jk</sup> (32,3)	1,7 ± 0,2 <sup>g</sup> (33,4)	25,9 ± 2,3 <sup>bc</sup> (19,8)	74,0 ± 2,3 <sup>hi</sup> (6,9)	34,3 ± 3,0 <sup>bcddef</sup> (23,3)
<i>H. grosseserratus</i>	12,0 ± 0,2 <sup>ab</sup> (4,0)	2,6 ± 0,2 <sup>ab</sup> (15,4)	9,4 ± 0,4 <sup>ab</sup> (9,2)	5,2 ± 0,1 <sup>a</sup> (6,1)	21,7 ± 1,8 <sup>cdef</sup> (18,9)	78,3 ± 1,8 <sup>efgh</sup> (5,2)	42,7 ± 0,7 <sup>a</sup> (3,8)
<i>H. hirsutus</i>	8,7 ± 0,6 <sup>de</sup> (15,9)	1,3 ± 0,09 <sup>defg</sup> (15,9)	7,3 ± 0,6 <sup>cd</sup> (18,9)	2,4 ± 0,2 <sup>de</sup> (20,0)	15,8 ± 1,5 <sup>ghi</sup> (21,0)	84,1 ± 1,5 <sup>bcd</sup> (3,9)	27,8 ± 0,7 <sup>hijk</sup> (4,9)
<i>H. laevigatus</i>	5,8 ± 0,5 <sup>ghi</sup> (19,0)	0,8 ± 0,1 <sup>ghi</sup> (27,0)	4,9 ± 0,4 <sup>ghij</sup> (19,4)	1,8 ± 0,2 <sup>efg</sup> (27,9)	15,3 ± 1,2 <sup>hi</sup> (18,2)	84,7 ± 1,2 <sup>bc</sup> (3,3)	31,4,0 ± 1,5 <sup>efghi</sup> (8,2)
<i>H. maximiliani</i>	5,5 ± 0,5 <sup>ghi</sup> (18,9)	1,2 ± 0,04 <sup>efgh</sup> (8,5)	4,3 ± 0,5 <sup>ij</sup> (24,7)	2,2 ± 0,2 <sup>defg</sup> (26,9)	22,7 ± 2,3 <sup>cde</sup> (23,7)	77,3 ± 2,3 <sup>fgh</sup> (6,8)	39,0 ± 1,8 <sup>ab</sup> (4,4)
<i>H. microcephalus</i>	4,9 ± 0,2 <sup>i</sup> (11,7)	0,6 ± 0,04 <sup>hi</sup> (15,3)	4,2 ± 0,3 <sup>ij</sup> (15,3)	1,7 ± 0,2 <sup>fg</sup> (28,0)	13,7 ± 1,5 <sup>i</sup> (24,8)	86,3 ± 1,5 <sup>b</sup> (3,9)	34,1 ± 2,3 <sup>cdefg</sup> (13,0)
<i>H. mollis</i>	10,2 ± 0,7 <sup>cd</sup> (16,1)	2,9 ± 0,2 <sup>a</sup> (16,3)	7,3 ± 0,7 <sup>cd</sup> (23,1)	2,6 ± 0,3 <sup>d</sup> (28,7)	28,4 ± 2,8 <sup>b</sup> (20,4)	71,6 ± 2,8 <sup>i</sup> (8,9)	25,7 ± 2,1 <sup>jk</sup> (13,6)
<i>H. nuttalli</i>	6,4 ± 0,3 <sup>gh</sup> (11,6)	0,5 ± 0,03 <sup>i</sup> (15,3)	5,9 ± 0,3 <sup>efg</sup> (11,6)	2,4 ± 0,2 <sup>de</sup> (18,8)	7,9 ± 0,3 <sup>i</sup> (10,0)	92,0 ± 0,3 <sup>a</sup> (0,9)	37,0 ± 1,7 <sup>bcd</sup> (9,3)
<i>H. pauciflorus</i>	10,4 ± 0,3 <sup>c</sup> (6,6)	1,6 ± 0,4 <sup>cdef</sup> (56,2)	8,4 ± 0,3 <sup>bc</sup> (7,9)	4,0 ± 0,3 <sup>c</sup> (17,0)	19,7 ± 0,6 <sup>defgh</sup> (7,3)	80,2 ± 0,6 <sup>cdefg</sup> (1,8)	38,4 ± 2,7 <sup>abcd</sup> (16,3)
<i>H. resinusus</i>	11,4 ± 0,9 <sup>bc</sup> (17,0)	1,9 ± 0,3 <sup>cd</sup> (32,0)	9,5 ± 0,6 <sup>ab</sup> (15,3)	4,4 ± 0,3 <sup>bc</sup> (15,3)	16,4 ± 1,4 <sup>fghi</sup> (18,7)	83,6 ± 1,4 <sup>bcd</sup> (3,7)	38,9 ± 0,9 <sup>abc</sup> (3,8)
<i>H. salicifolius</i>	4,7 ± 0,3 <sup>ij</sup> (15,9)	2,0 ± 0,3 <sup>bc</sup> (30,6)	2,7 ± 0,2 <sup>kl</sup> (16,3)	1,7 ± 0,2 <sup>g</sup> (21,8)	42,9 ± 3,8 <sup>a</sup> (20,0)	57,0 ± 3,8 <sup>i</sup> (15,0)	35,2 ± 1,7 <sup>bcd</sup> (22,0)
<i>H. smithii</i>	6,1 ± 0,2 <sup>ghi</sup> (8,9)	1,0 ± 0,05 <sup>ghi</sup> (12,8)	5,0 ± 0,3 <sup>fghij</sup> (11,4)	2,2 ± 0,1 <sup>defg</sup> (13,8)	16,9 ± 1,3 <sup>efghi</sup> (17,3)	83,0 ± 1,3 <sup>bcd</sup> (3,5)	36,6 ± 0,9 <sup>bcd</sup> (5,3)
<i>H. strumosus</i>	5,9 ± 0,2 <sup>ghi</sup> (9,3)	1,4 ± 0,05 <sup>defg</sup> (8,2)	4,5 ± 0,2 <sup>hij</sup> (12,1)	2,3 ± 0,1 <sup>defg</sup> (11,7)	23,2 ± 1,3 <sup>cd</sup> (12,3)	76,8 ± 1,3 <sup>gh</sup> (3,7)	38,7 ± 0,9 <sup>abc</sup> (4,3)
<i>H. tuberosus</i>	13,5 ± 0,5 <sup>a</sup> (8,0)	3,0 ± 0,2 <sup>a</sup> (16,4)	10,5 ± 0,3 <sup>a</sup> (6,5)	4,7 ± 0,1 <sup>ab</sup> (6,6)	22,2 ± 0,9 <sup>cdefg</sup> (10,2)	77,7 ± 0,9 <sup>defgh</sup> (2,8)	35,0 ± 0,8 <sup>bcd</sup> (5,0)

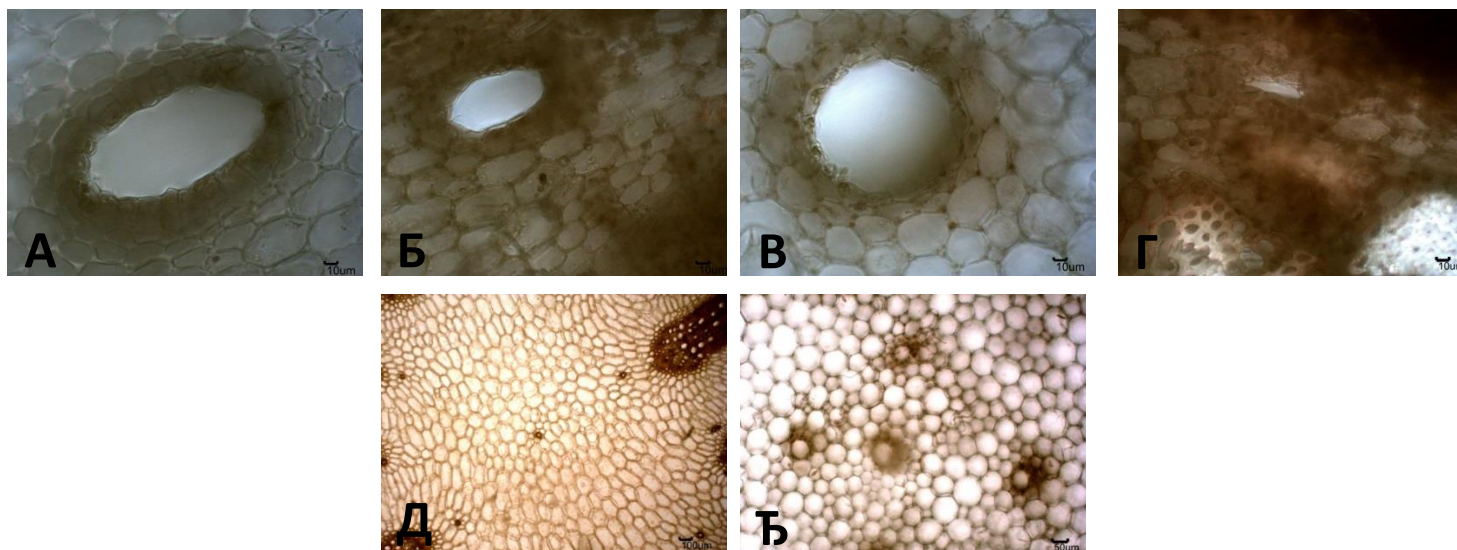
\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест ≤ 0,05). П. - површина.

Највећа укупна површина крупних снопића стабла код једногодишњих врста измерена је код *H. petiolaris* (2,98 mm<sup>2</sup>) и *H. annuus* (2,45 mm<sup>2</sup>). *H. petiolaris* се карактерише и добро развијеним ксилемом, кога чини мањи број (97,6) трахејарних елемената статистички значајно највећег лумена (2715,3 μm<sup>2</sup>). У односу на преостале представнике једногодишњих врста, *H. argophyllus* упркос измереним високим вредностима општих анатомских карактера стабла, поседује статистички значајно најниже вредности укупне површине крупних проводних снопића. Осим склеренхима који је изузетно развијен (1,49%), ксилем стабла врсте *H. argophyllus* чине мали број трахејарних елемената (81) малог лумена (1029,3 μm<sup>2</sup>) (Таб. 28; Сл. 39 Б).

У целини посматрано, сигнификанто највећа укупна површина крупних проводних снопића међу вишегодишњим врстама забележена је код *H. hirsutus* (1,13 mm<sup>2</sup>), *H. tuberosus* (1,12 mm<sup>2</sup>) и *H. divaricatus* (1,05 mm<sup>2</sup>) (Таб. 29). Код врсте *H. hirsutus* ксилем крупних снопића граде статистички значајно најбројнији трахејарни елементи (129) највећег лумена (670,4 μm<sup>2</sup>). Врста *H. hirsutus* се уједно карактерише највећим процентуалним уделом ксилема (6,52%) и флоема (2,62%) у односу на преостале анализарене врсте. Најмањи процентуални удео ксилема и флоема израчунат је код врста *H. pauciflorus* и *H. resinosa*. Велики број трахејарних елемената велике површине лумена имају и врсте *H. divaricatus* и *H. tuberosus* (Таб. 29). Узимајући у обзир све анализирани параметре проводног ткива, са изузетно ниским вредностима за већину параметара, али и са релативно високим процентуалним уделом склеренхима издваја се врста *H. decapetalus* (Таб. 29). Највећи процентуални удео склеренхима израчунат је код *H. divaricatus*.

У развијености секреторних канала примарне коре стабла присутне су значајне разлике између анализираних врста. Код једногодишњих врста број секреторних канала кретао се од 15 (*H. petiolaris*, *H. praecox*) до 28 (*H. annuus*) (Таб. 28). Као и код листа, секреторни канали стабла врста *H. petiolaris* и *H. praecox*, иако нису мерени, видно су ситнији у односу на секреторне канале врста *H. annuus* и *H. argophyllus* (Сл. 40 А, Б). Статистички значајно највећи број секреторних канала код вишегодишњих врста забележен је код *H. grosseserratus* и *H. pauciflorus* (23) (Таб. 29). Опажањем је уочено да су код ове две врсте као и код *H. mollis* доминантно присутни крупни секреторни канали (Сл. 40 В). Насупрот њима, најмањи број секреторних канала има врста *H. eggertii* (11) (Таб. 29). Поред *H. eggertii* и *H. decapetalus*, *H. microcephalus* и *H. nuttalli* су врсте код којих је уочено присуство секреторних канала мањег лумена.





Слика 40. Деталј грађе стабла, секреторни канали примарне коре: *H. argophyllus* (А), *H. petiolaris* (Б), *H. mollis* (В), *H. eggertii* (Г); секреторни канали сржи: *H. petiolaris* (Д), *H. mollis* (Ђ).

Табела 28. Анатомски карактери проводног ткива стабла једногодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност  $\pm$  стандардна грешка (кофицијент варијације у %).

Врста	П. к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. ксилема к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. флоема к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. склеренхима к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. т. е. у к. с. (µm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. у к. с.	Бр. секреторних канала	% ксилема к. с.	% флоема к. с.	% склеренхима к. с.
<i>H. annuus</i>	2,45 $\pm$ 0,2 <sup>ab</sup> (15,6)	1,47 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup> (25,9)	0,34 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup> (16,1)	0,63 $\pm$ 0,06 <sup>a</sup> (23,4)	1932,0 $\pm$ 195,1 <sup>b</sup> (22,6)	136 $\pm$ 2,0 <sup>a</sup> (3,4)	28 $\pm$ 1,4 <sup>a</sup> (10,9)	1,93 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup> (28,4)	0,45 $\pm$ 0,05 <sup>b</sup> (22,8)	0,84 $\pm$ 0,1 <sup>c</sup> (28,9)
<i>H. argophyllus</i>	1,1 $\pm$ 0,08 <sup>c</sup> (15,9)	0,51 $\pm$ 0,04 <sup>c</sup> (18,9)	0,17 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (14,6)	0,42 $\pm$ 0,03 <sup>b</sup> (16,9)	1029,3 $\pm$ 67,7 <sup>c</sup> (14,7)	81 $\pm$ 5,4 <sup>b</sup> (14,8)	20 $\pm$ 0,4 <sup>b</sup> (5,0)	1,82 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup> (15,1)	0,6 $\pm$ 0,04 <sup>b</sup> (15,4)	1,49 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup> (16,6)
<i>H. petiolaris</i>	2,98 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup> (24,7)	2,25 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup> (24,9)	0,28 $\pm$ 0,03 <sup>a</sup> (22,1)	0,37 $\pm$ 0,04 <sup>b</sup> (21,8)	2715,3 $\pm$ 353,1 <sup>a</sup> (29,0)	98 $\pm$ 7,3 <sup>b</sup> (16,8)	15 $\pm$ 0,5 <sup>c</sup> (14,9)	7,77 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup> (8,8)	0,99 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup> (22,7)	1,32 $\pm$ 0,2 <sup>ab</sup> (26,9)
<i>H. praecox</i>	1,99 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup> (17,9)	1,59 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup> (18,8)	0,2 $\pm$ 0,03 <sup>b</sup> (28,2)	0,21 $\pm$ 0,01 <sup>c</sup> (11,9)	2213,7 $\pm$ 204,0 <sup>ab</sup> (20,6)	123 $\pm$ 13,8 <sup>a</sup> (25,2)	15 $\pm$ 0,4 <sup>c</sup> (5,4)	0,97 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup> (43,9)	0,97 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup> (43,9)	0,98 $\pm$ 0,1 <sup>bc</sup> (27,5)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест  $\leq$  0,05). \* П - површина, к. с. - најкрупни снопић, Бр. - број, т. е. - трахејарни елементи.

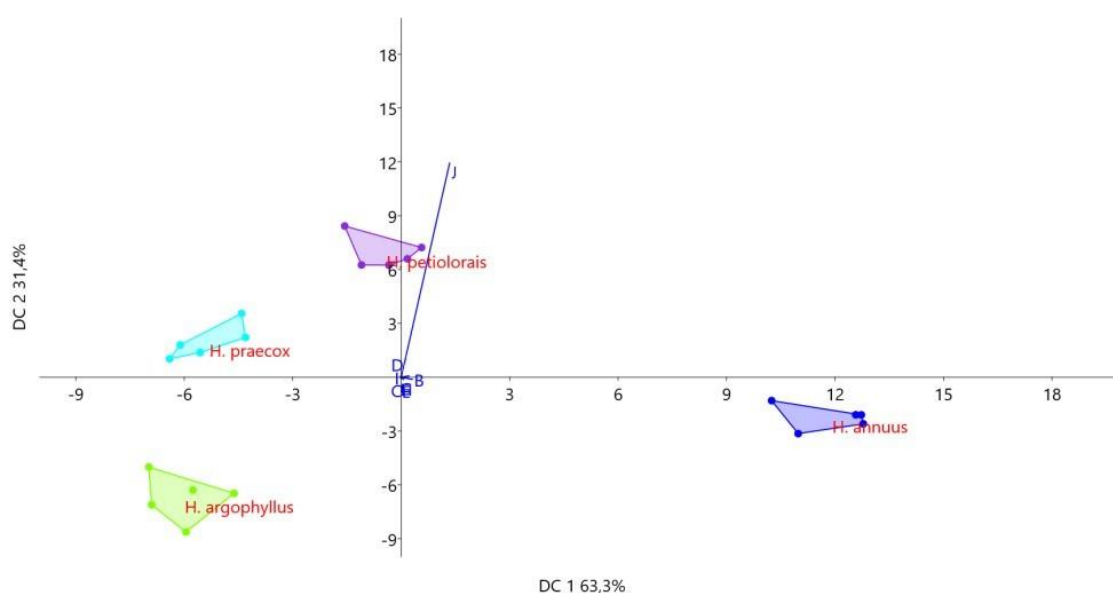
Табела 29. Анатомски карактери проводног ткива стабла вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност ± стандардна грешка (кофицијент варијације у %).

Врста	П. к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. ксилема к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. флоема к.с. (mm <sup>2</sup> )	П. склеренхима к. с. (mm <sup>2</sup> )	П. т. е. у к. с. (μm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. у к. с.	Бр. секреторних канала	% ксилема к. с.	% флоема к. с.	% склеренхима к. с.
<i>H. californicus</i>	0,43±0,03 <sup>cdefg</sup> (13,5)	0,22±0,01 <sup>efgh</sup> (14,6)	0,08±0,01 <sup>c</sup> (15,7)	0,14±0,01 <sup>f</sup> (13,4)	330,2±42,0 <sup>cde</sup> (28,5)	96±4,7 <sup>cdef</sup> (11,2)	17±0,2 <sup>de</sup> (3,1)	3,51±0,3 <sup>efgh</sup> (19,9)	1,32±0,12 <sup>defg</sup> (19,6)	2,29±0,18 <sup>fg</sup> (17,92)
<i>H. decapetalus</i>	0,28±0,03 <sup>b</sup> (19,9)	0,11±0,01 <sup>i</sup> (15,9)	0,04±0,004 <sup>e</sup> (25,0)	0,13±0,02 <sup>f</sup> (27,5)	195,5±14,3 <sup>f</sup> (16,4)	67±4,9 <sup>h</sup> (16,4)	14±0,2 <sup>hi</sup> (3,2)	3,79±0,2 <sup>efg</sup> (14,0)	1,18±0,1 <sup>ghij</sup> (17,3)	4,31±0,3 <sup>b</sup> (14,7)
<i>H. divaricatus</i>	1,05±0,1 <sup>a</sup> (24,6)	0,44±0,07 <sup>b</sup> (33,1)	0,18±0,02 <sup>b</sup> (25,3)	0,42±0,04 <sup>a</sup> (19,4)	483,7±37,9 <sup>b</sup> (17,5)	1234,3 <sup>ab</sup> (7,9)	15±0,3 <sup>gh</sup> (4,7)	5,35±0,5 <sup>de</sup> (22,1)	2,24±0,2 <sup>ab</sup> (15,8)	5,18±0,2 <sup>a</sup> (8,3)
<i>H. eggertii</i>	0,56±0,01 <sup>bcd</sup> (2,9)	0,25±0,01 <sup>cde</sup> (5,5)	0,08±0,01 <sup>cd</sup> (23,1)	0,23±0,01 <sup>e</sup> (8,3)	466,4±20,5 <sup>b</sup> (9,8)	83±2,3 <sup>defgh</sup> (6,1)	11±0,6 <sup>j</sup> (11,8)	4,26±0,4 <sup>cd</sup> (20,7)	1,31±0,1 <sup>bcd</sup> (17,7)	3,78±0,2 <sup>bc</sup> (11,1)
<i>H. giganteus</i>	0,57±0,02 <sup>bcd</sup> (9,0)	0,26±0,02 <sup>cdefg</sup> (15,1)	0,06±0,01 <sup>cde</sup> (28,3)	0,25±0,01 <sup>de</sup> (12,9)	509,4±42,3 <sup>b</sup> (18,6)	76±2,6 <sup>fgh</sup> (7,6)	17±0,7 <sup>ef</sup> (9,4)	3,81±0,3 <sup>efg</sup> (18,7)	0,92±0,2 <sup>ghijk</sup> (42,1)	3,6±0,2 <sup>de</sup> (15,1)
<i>H. glaucophyllus</i>	0,43±0,04 <sup>dfigh</sup> (18,8)	0,23±0,02 <sup>efgh</sup> (19,9)	0,06±0,004 <sup>cde</sup> (15,8)	0,14±0,02 <sup>f</sup> (34,3)	423,6±42,8 <sup>bc</sup> (22,6)	96±3,3 <sup>cde</sup> (7,7)	16±0,2 <sup>fg</sup> (2,7)	4,78±0,5 <sup>cd</sup> (22,0)	1,31±0,12 <sup>defg</sup> (21,1)	2,94±0,2 <sup>defg</sup> (16,9)
<i>H. grosseserratus</i>	0,57±0,01 <sup>bc</sup> (4,3)	0,32±0,01 <sup>cd</sup> (10,4)	0,09±0,01 <sup>c</sup> (14,7)	0,16±0,01 <sup>f</sup> (11,6)	294,8±31,2 <sup>def</sup> (23,6)	117±1,6 <sup>ab</sup> (3,0)	23±0,4 <sup>a</sup> (3,7)	2,65±0,1 <sup>hi</sup> (12,5)	0,78±0,1 <sup>hijk</sup> (15,1)	1,34±0,1 <sup>h</sup> (13,4)
<i>H. hirsutus</i>	1,13±0,05 <sup>a</sup> (10,65)	0,57±0,04 <sup>hi</sup> (17,5)	0,23±0,03 <sup>a</sup> (27,3)	0,34±0,02 <sup>bc</sup> (12,7)	670,4±64,6 <sup>a</sup> (21,7)	129±6,2 <sup>a</sup> (10,9)	15±0,4 <sup>gh</sup> (5,5)	6,52±0,3 <sup>a</sup> (10,7)	2,62±0,2 <sup>a</sup> (17,3)	4,04±0,5 <sup>b</sup> (29,6)
<i>H. laevigatus</i>	0,64±0,05 <sup>b</sup> (15,9)	0,33±0,04 <sup>c</sup> (29,7)	0,09±0,01 <sup>c</sup> (21,5)	0,22±0,02 <sup>e</sup> (16,3)	334,6±22,6 <sup>cde</sup> (15,1)	127±6,5 <sup>s</sup> (11,4)	14±0,5 <sup>hi</sup> (7,9)	5,67±0,3 <sup>abc</sup> (13,2)	1,68±0,3 <sup>cd</sup> (34,6)	3,89±0,5 <sup>b</sup> (26,2)
<i>H. maximiliani</i>	0,34±0,01 <sup>gh</sup> (9,6)	0,16±0,01 <sup>e</sup> (13,0)	0,04±0,005 <sup>de</sup> (26,3)	0,14±0,01 <sup>f</sup> (10,8)	255,5±30,7 <sup>ef</sup> (26,8)	73±2,2 <sup>gh</sup> (6,9)	18±0,9 <sup>cde</sup> (11,1)	2,90±0,1 <sup>fgh</sup> (8,2)	0,76±0,1 <sup>ijk</sup> (24,9)	2,60±0,3 <sup>fg</sup> (25,5)
<i>H. microcephalus</i>	0,54±0,03 <sup>cdef</sup> (13,1)	0,31±0,03 <sup>cde</sup> (18,6)	0,09±0,01 <sup>c</sup> (21,2)	0,14±0,01 <sup>f</sup> (12,3)	666,9±63,2 <sup>a</sup> (21,0)	92±4,0 <sup>defg</sup> (9,8)	14±0,4 <sup>ij</sup> (9,8)	6,28±0,5 <sup>ab</sup> (17,96)	1,91±0,14 <sup>bc</sup> (16,1)	2,97±0,23 <sup>j</sup> (17,3)
<i>H. mollis</i>	0,6±0,08 <sup>b</sup> (30,7)	0,30±0,05 <sup>cdef</sup> (36,9)	0,09±0,02 <sup>c</sup> (44,6)	0,22±0,03 <sup>e</sup> (26,0)	409,1±47,3 <sup>bcd</sup> (25,8)	90±16,2 <sup>defgh</sup> (40,2)	19±0,4 <sup>bc</sup> (4,6)	2,88±0,3 <sup>gh</sup> (24,7)	0,88±0,1 <sup>ghijk</sup> (29,8)	2,16±0,2 <sup>cdef</sup> (19,2)
<i>H. nuttalli</i>	0,43±0,05 <sup>cefg</sup> (23,2)	0,23±0,02 <sup>defgh</sup> (18,7)	0,07±0,01 <sup>cde</sup> (23,4)	0,14±0,02 <sup>f</sup> (35,7)	222,4±36,9 <sup>ef</sup> (37,1)	103±7,9 <sup>bcd</sup> (12,3)	19±0,3 <sup>bcd</sup> (3,7)	3,59±0,3 <sup>efgh</sup> (19,05)	1,04±0,1 <sup>ghij</sup> (24,2)	2,11±0,3 <sup>gh</sup> (33,9)
<i>H. pauciflorus</i>	0,57±0,02 <sup>bcd</sup> (6,2)	0,19±0,004 <sup>ghi</sup> (5,1)	0,08±0,01 <sup>cd</sup> (22,2)	0,30±0,01 <sup>cd</sup> (7,5)	255,4±14,0 <sup>ef</sup> (12,3)	79±2,4 <sup>efgh</sup> (6,9)	23±0,9 <sup>a</sup> (8,7)	1,83±0,02 <sup>i</sup> (3,2)	0,75±0,1 <sup>jk</sup> (16,9)	2,85±0,1 <sup>efg</sup> (8,9)
<i>H. resinosus</i>	0,62±0,03 <sup>b</sup> (10,1)	0,21±0,01 <sup>fgh</sup> (12,6)	0,08±0,01 <sup>cd</sup> (18,6)	0,32±0,02 <sup>c</sup> (13,3)	236,2±18,7 <sup>ef</sup> (17,7)	85±4,0 <sup>defgh</sup> (10,6)	17±0,4 <sup>ef</sup> (5,9)	1,88±0,1 <sup>i</sup> (12,2)	0,68±0,03 <sup>k</sup> (10,3)	2,87±0,2 <sup>efg</sup> (15,2)
<i>H. salicifolius</i>	0,36±0,01 <sup>gh</sup> (4,9)	0,18±0,01 <sup>ghi</sup> (10,6)	0,06±0,002 <sup>cde</sup> (9,3)	0,12±0,01 <sup>f</sup> (13,1)	237,2±16,6 <sup>ef</sup> (15,6)	115±8,0 <sup>abc</sup> (15,6)	20±0,8 <sup>b</sup> (8,8)	3,93±0,2 <sup>def</sup> (12,3)	1,21±0,1 <sup>efgh</sup> (17,1)	2,62±0,3 <sup>fg</sup> (22,1)
<i>H. smithii</i>	0,56±0,02 <sup>bcd</sup> (7,8)	0,25±0,01 <sup>cdefgh</sup> (12,3)	0,09±0,004 <sup>c</sup> (10,6)	0,23±0,01 <sup>e</sup> (7,7)	529,5±43,3 <sup>b</sup> (18,3)	89±3,1 <sup>defgh</sup> (7,8)	19±0,2 <sup>cd</sup> (2,9)	4,03±0,2 <sup>de</sup> (9,1)	1,43±0,05 <sup>def</sup> (7,6)	3,78±0,2 <sup>bcd</sup> (13,3)
<i>H. strumosus</i>	0,45±0,03 <sup>cdefg</sup> (15,4)	0,25±0,02 <sup>cdefgh</sup> (15,0)	0,07±0,01 <sup>cde</sup> (19,3)	0,13±0,01 <sup>f</sup> (19,5)	223,5±39,7 <sup>ef</sup> (39,4)	72±15,1 <sup>gh</sup> (47,2)	16±0,7 <sup>efg</sup> (9,2)	4,21±0,4 <sup>de</sup> (28,2)	1,18±0,1 <sup>fghi</sup> (28,2)	2,31±0,3 <sup>fg</sup> (29,4)
<i>H. tuberosus</i>	1,12±0,06 <sup>a</sup> (12,4)	0,52±0,03 <sup>ab</sup> (14,5)	0,21±0,02 <sup>b</sup> (25,2)	0,38±0,01 <sup>ab</sup> (8,0)	488,0±52,7 <sup>b</sup> (24,1)	123±4,8 <sup>ab</sup> (8,7)	13±0,4 <sup>ij</sup> (7,0)	3,87±0,2 <sup>defg</sup> (13,3)	1,57±0,2 <sup>de</sup> (21,9)	2,86±0,2 <sup>efg</sup> (12,4)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест ≤ 0,05). П. - површина, к. с. - најкрупни снопић, Бр. - број, т. е. - трахејарни елементи.

#### 4.1.5.1. Дискриминација врста на основу квантитативних анатомских карактера стабла

Дискриминантна анализа једногодишњих врста базирана на анатомским карактерима стабла показује да прве две осе дефинишу 94,7% дискриминације. Карактери који јасно одвајају све врсте су површина пресека стабла, површина лумена и број трахејарних елемената у крупним снопићима, док учешће појединих ткива нема значаја у дискриминацији. Статистички значајно највеће вредности површине пресека стабла и броја трахејарних елемената крупних снопића су забележене код врсте *H. annuus*. Док се врста *H. petiolaris* издваја по највећим површинама лумена трахејарних елемената у односу на друге анализирание врсте. Такође, дискриминацији на другој и трећој оси доприносе и процентуални удели примарне коре са епидермисом и централног цилиндра (Таб. 32; Сл. 41).



Слика 41. Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера стабла једногодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве две дискриминанте осе \* Површина стабла (B), % примарне коре и епидермиса (C), % централног цилиндра (D), Површина крупних снопића (E), % ксилема (F), % флоема (G), % склеренхима (H), Површина трахејарних елемената у крупним снопићима (I), Број трахејарних елемената у крупним снопићима (J).

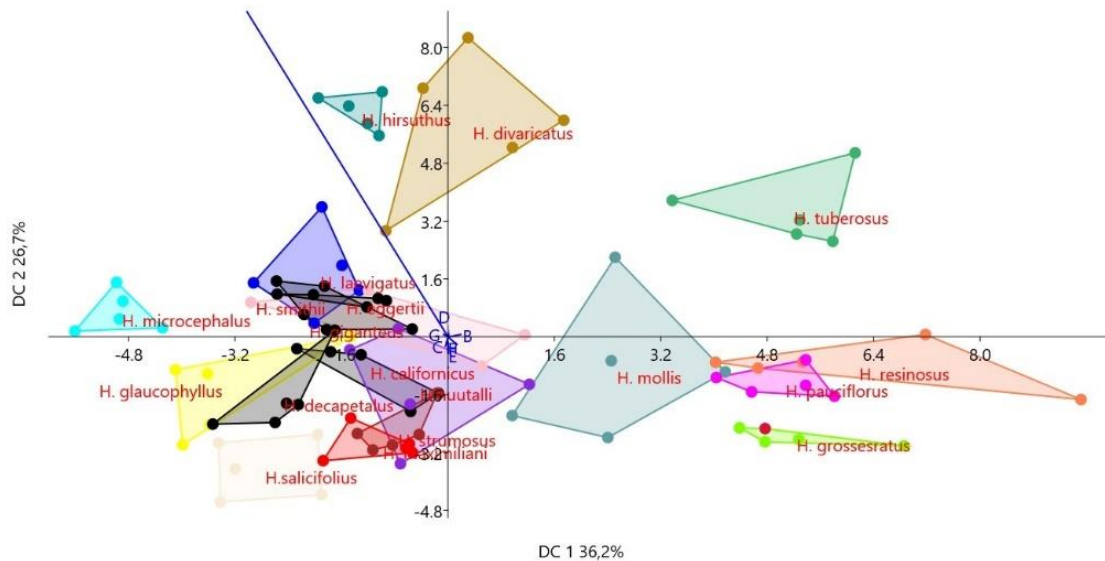
Табела 30. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе анатомских квантитативних карактера стабла једногодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери	DC 1	DC 2	DC 3
Површина стабла	<b>2,946</b>	<b>-1,153</b>	<b>-0,325</b>
% примарне коре и епидермиса	-0,087	<b>-0,754</b>	<b>-0,852</b>
% централног цилиндра	0,087	<b>0,754</b>	<b>-0,852</b>
Површина крупних снопића	0,049	0,115	0,031
% ксилема	-0,158	0,515	-0,313
% флоема	-0,019	0,036	-0,013
% склеренхима	-0,024	-0,007	0,092
Површина трахејарних елемената у крупним снопићима	<b>12,916</b>	<b>115,17</b>	<b>-32,636</b>
Број трахејарних елемената у крупним снопићима	<b>2,022</b>	<b>0,740</b>	<b>-7,260</b>

\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

Дискриминантна анализа вишегодишњих врста базирана на анатомским карактерима стабла показала је да прве две осе обухватају 62,9% укупне варијабилности. У позитивној зони прве осе, види се сепарација врста које су се карактеришу највећом површином пресека стабла, *H. tuberosus*, *H. grosseserratus*, *H. resinosus*, *H. pauciflorus* и *H. mollis*. У позитивној зони друге осе, на основу великог процентуалног удела централног цилиндра издвоја се врста *H. hirsutus* (Таб. 31; Сл. 42).

Дискриминанацији вишегодишњих врста такође доприносе и карактеристике трахејарних елемената, као што су површина лумена и број трахејарних елемената стабла, али не и процентуална заступљеност проводног ткива. Највише вредности ових карактера издвајају врсту *H. hirsutus* што је и приказано на Слици 42 (Таб. 31).



Слика 42. Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера стабла вишегодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве две дискриминанте осе. \* Површина стабла (B), % примарне коре и епидермиса (C), % централног цилиндра (D), Површина крупних снопића (E), % ксилема (F), % флоема (G), % склеренхима (H), Површина трахејарних елемената у крупним снопићима (I), Број трахејарних елемената у крупним снопићима (J).

Табела 31. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе анатомских квантитативних карактера стабла вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери	DC 1	DC 2	DC 3
Површина стабла	<b>0,815</b>	0,273	0,148
% примарне коре и епидермиса	-0,155	<b>-1,090</b>	<b>3,526</b>
% централног цилиндра	0,155	<b>1,090</b>	<b>-3,526</b>
Површина крупних снопића	0,026	0,079	0,022
% ксилема	-0,278	0,290	0,064
% флоема	-0,068	0,155	0,039
% склеренхима	-0,096	0,229	0,022
Површина трахејарних елемената у крупним снопићима	<b>-12,919</b>	<b>38,441</b>	<b>8,506</b>
Број трахејарних елемената у крупним снопићима	<b>0,720</b>	<b>3,937</b>	<b>3,003</b>

\*Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

## 4.2. Карактеристике морфоанатомске грађе органа репродуктивне регије анализираних врста рода *Helianthus* spp.

### 4.2.1. Дршка цвасти

#### 4.2.1.1. Анатомске карактеристике дршке цвасти

Код свих анализираних врста попречни пресек дршке цвасти је полигоналног или округлог облика. На ободу пресека, у зависности од врсте, називу се више или мање изражена ребра као последица развијености и распореда проводних снопића (Сл. 43-45). Израженост ребара уочљивија је код представника вишегодишњих врста, попут *H. decapetalus*, *H. glaucophyllus*, *H. grosseserratus*, *H. hirsutus*, *H. microcephalus*, *H. resinusus*, *H. salicifolius* и *H. smithii*, који се карактеришу доминантно полигоналним обликом пресека (Сл. 44 В, Г; Сл. 45 А). Код осталих анализираних врста доминира неправилно округли облик пресека дршке цвасти, равног или таласастог обода (Сл. 43-45; Прилог 9-10).

Анатомска грађа дршке цвасти од стабла се разликује приметно гушћим индументумом. Епидермис је сачињен од једног слоја сферичних ћелија, прекривених кутикулом дебљине од 3 до 7  $\mu\text{m}$ . Величина епидермалних ћелија статистички је значајно варијала између свих анализираних врста. Најситније епидермалне ћелије у оквиру једногодишњих врста забележене су код *H. argophyllus* (107,7  $\mu\text{m}^2$ ) и *H. praecox* (110,3  $\mu\text{m}^2$ ) (Таб. 32), а међу вишегодишњим врстама код *H. mollis* (51,1  $\mu\text{m}^2$ ) и одмах затим код *H. decapetalus*, *H. strumosus*, *H. maximiliani* и *H. microcephalus*. Статистички значајно најкрупније епидермалне ћелије у оквиру свих анализираних врста измерене су код *H. smithii* (269,9  $\mu\text{m}^2$ ). (Таб. 32).

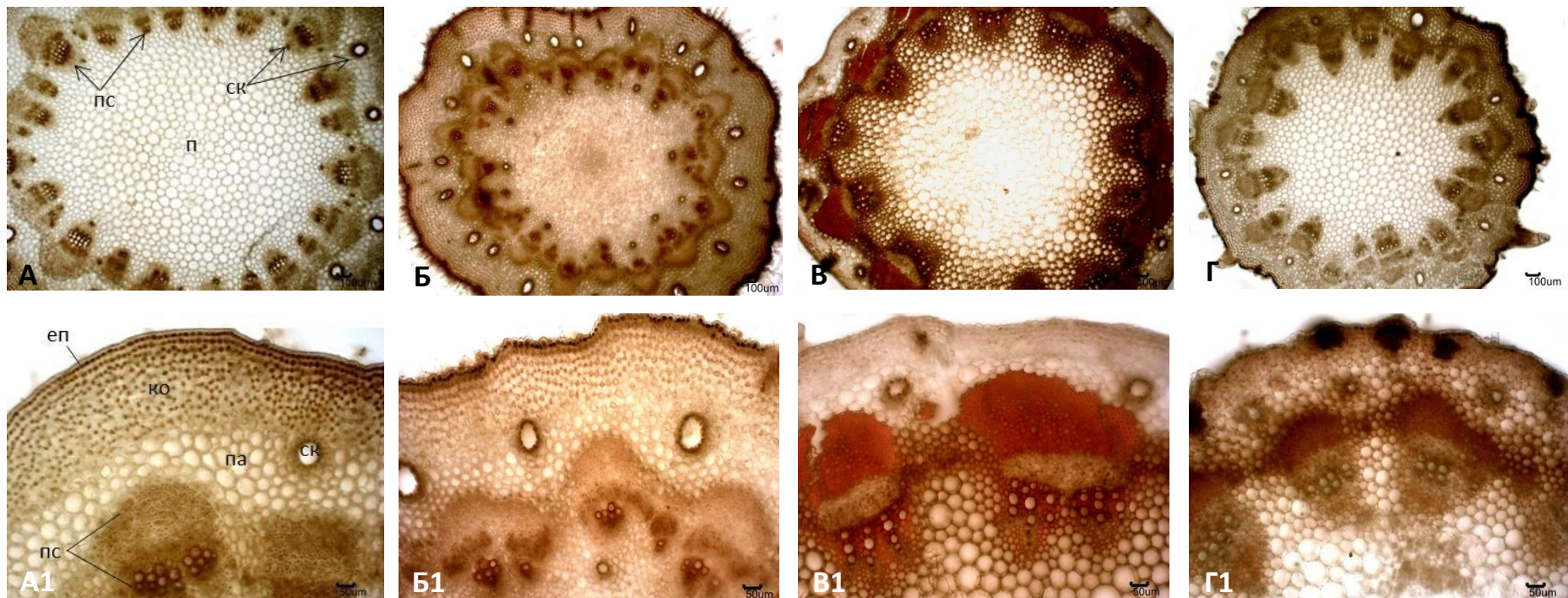
Непосредно испод епидермиса, код свих анализираних врста уочава се присуство хиподермиса изграђеног од угластог коленхима. Присутна је интраспецијска и интерспецијска варијабилност у развијености коленхима дршке цвасти. Највећи процентуални удео коленхима са епидермисом од 26,4% у укупној површини дршке цвасти код једногодишњих врста израчунат је код *H. argophyllus* (Таб. 32; Сл. 43 В1). Код највећег броја вишегодишњих врста процентуални удео коленхима креће се од 15 до 20% док је већа процентуална заступљеност уочена пре свега код *H. nuttalli* и *H. giganteus* (око 30%), а затим код *H. smithii*, *H. mollis*, *H. pauciflorus* и *H. tuberosus* (Таб. 32; Сл. 44 В1; Сл. 45 В1). Најмањи процентуални удео коленхима са епидермисом (10-13%) уочен је код врста *H. petiolaris*, *H. resinusus* и *H. eggertii* (Таб. 32; Сл. 43 В1; Сл. 44 А1). Примарну кору дршке цвасти, осим коленхимских ћелија чине и ситне, округласте паренхимске ћелије, компактно распоређене. Код врста које имају слабије развијен коленхим, уочава се боље развијено паренхимско ткиво примарне коре, чије су димензије ћелија нешто крупније у поређењу са врстама где је коленхим боље развијен. Изузетак је једногодишња врста *H. argophyllus* код које су вредности процентуалног удела коленхима и паренхима примарне коре приближно исте. Висок проценат паренхима примарне коре израчунат је код вишегодишњих врста *H. hirsutus* и *H. salicifolius*. Први слојеви паренхимских ћелија позиционирани непосредно испод хиподермиса у себи садрже хлоропласте (Сл. 43-45).

Као и код стабла, у близини скробне саре, а изнад склеренхимских влакана централног цилиндра, код свих испитиваних врста уочавају се слабије или јаче развијени секреторни канали. Ћелије скробне саре нису једнако развијене код свих анализираних врста (Сл. 43-45).

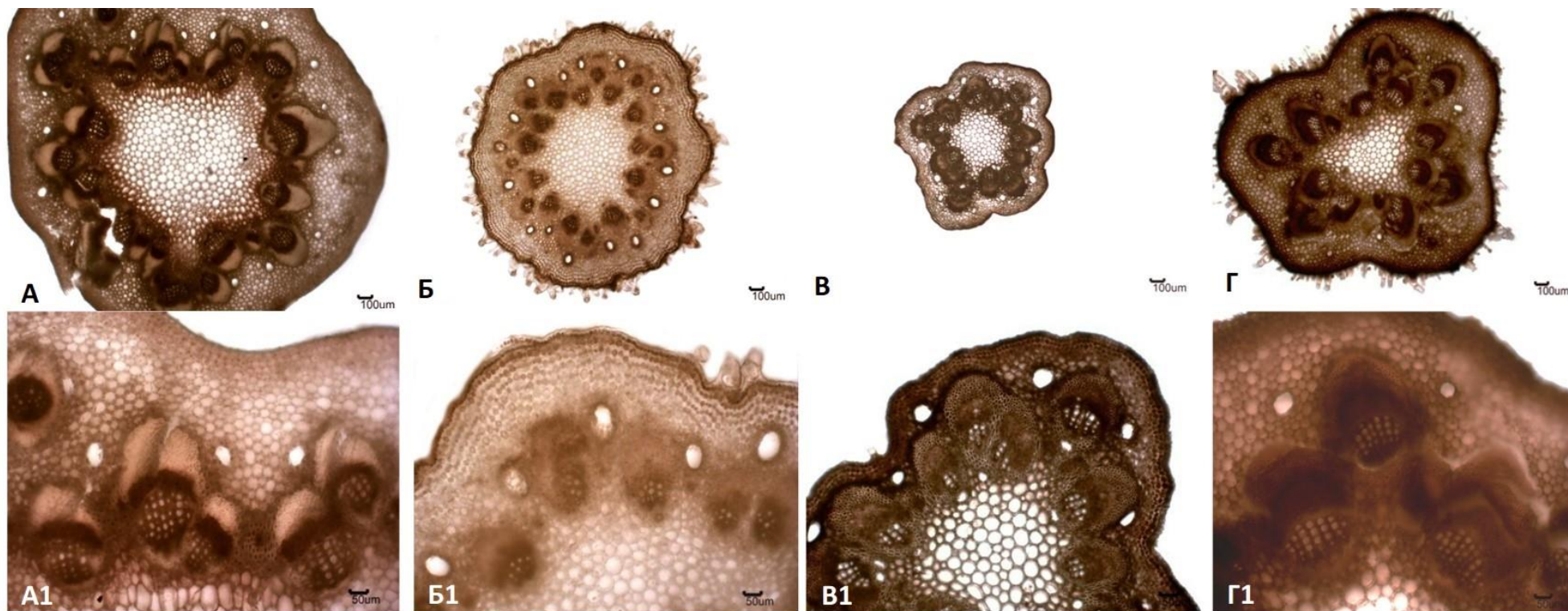
Централни цилиндар чине колатерални затворени проводни снопићи, најчешће распоређени у једном кругу. Међутим, код неких анализираних врста изнад првобитно

формираних проводних снопића уочава се присуство јаче или слабије развијених секундарних снопића. Захваљујући њиховом присуству, долази до формирања изражених ребара, а самим тим и до промене у морфологији пресека (Сл. 43-45).

Перицикличне групе склерификованих ћелија различите развијености присутне су увек изнад флоема (Сл. 43-45) и испод ксилема, нарочито код крупнијих снопића (Сл. 44 А). Ксилем је представљен правилно распоређеним трахејарним елементима у виду ксилемских трака. Код свих једногодишњих врста и неких вишегодишњих врста као што су *H. decapetalus*, *H. glaucophyllus*, *H. giganteus*, *H. grosseserratus*, *H. laevigatus*, *H. maximiliani*, *H. mollis*, *H. nuttalli*, *H. pauciflorus*, *H. strumosus* и *H. tuberosus* уз ксилемски део снопића забележени су и додатни, значајно ситнији секреторни канали (Сл. 43-45). Остатак централног цилиндра дршке цвасти испуњен је густо збијеним ћелијама паренхима. За разлику од других испитиваних врста, *H. mollis* је једина врста са додатним секреторним каналом који је смештен у средишњем делу паренхима сржи дршке цвасти (Сл. 45 Б).

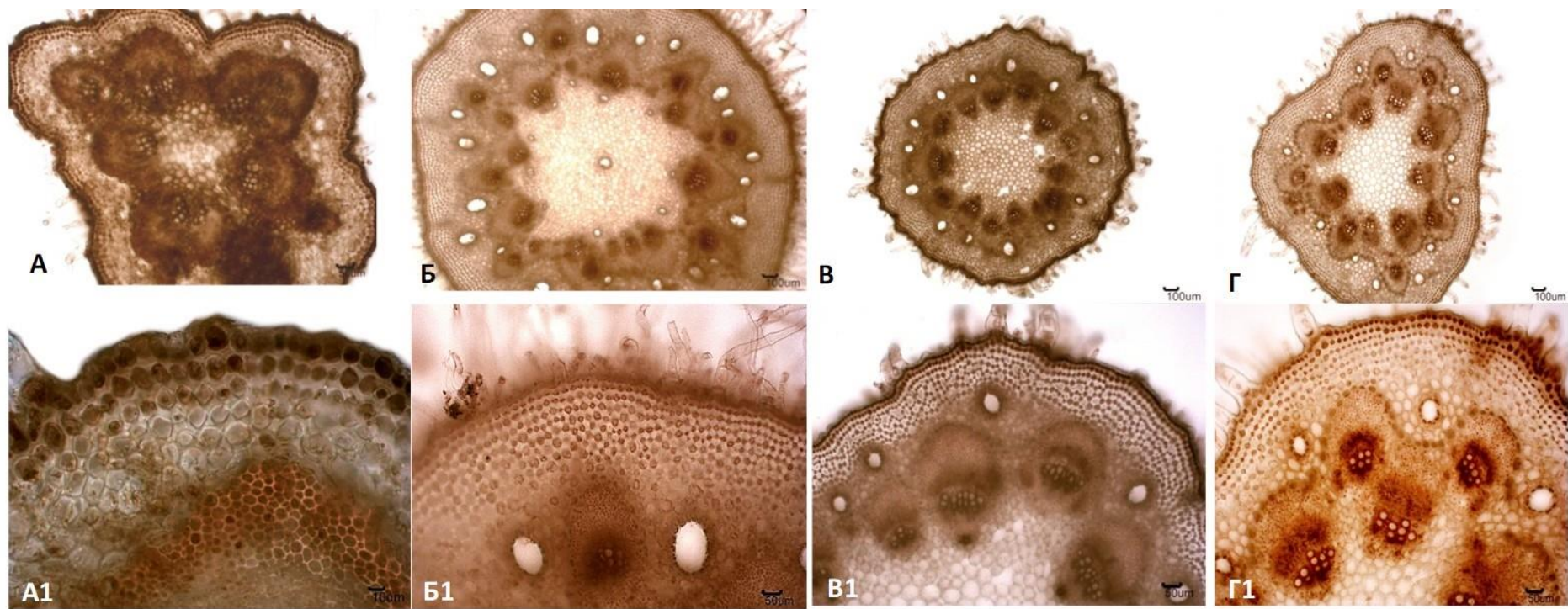


Слика 43. Приказ попречног пресека дршке цвасти једногодишњих врста, цео пресек и детаљ грађе: *H. annuus* (А, А1), *H. argophyllus* (Б, Б1), *H. petiolaris* (В, В1), *H. praecox* (Г, Г1). \*еп - епидермис, ко - коленхим, па - паренхим, пс - проводни снопић, ск - секреторни канал.



Слика 44. Приказ попречног пресека дршке цвасти вишегодишњих врста, цео пресек и детаљ грађе: *H. eggertii* (A, A1), *H. giganteus* (B, B1), *H. glaucophyllus* (B, B1), *H. hirsutus* (Г, Г1).





Слика 45. Приказ попречног пресека дршке цвасти вишегодишњих врста, цео пресек и детаљ грађе: *H. microcephalus* (А, А1), *H. mollis* (Б, Б1), *H. nuttalli* (В, В1), *H. tuberosus* (Г, Г1).

Међу једногодишњим врстама највећа површина пресека и највећи проценат централног цилиндра и сржи забележене су код врста *H. annuus* и *H. petiolaris*. Статистички значајно мање вредности горе наведених параметара забележени су код преостале две анализиране врсте, *H. argophyllus* и *H. praecox* (Таб. 32; Сл. 43).

У целини гледано, представници вишегодишњих врста се карактеришу нижим вредностима површине пресека, примарне коре са епидермисом, централног цилиндра и сржи дршке цвасти у односу на анализиране једногодишње врсте. Површина пресека код највећег броја врста се креће од 2 до 5 mm<sup>2</sup>. Статистички значајно највеће површине пресека, примарне коре и сржи има врста *H. mollis* (Сл. 45 Б). Велика површина дршке цвасти и велики проценат централног цилиндра измерени су код врста *H. resinusus*, *H. eggertii* (Сл. 44 А). Мању површину пресека дршке цвасти а велики процентуални удео централног цилиндра има врста *H. divaricatus*. Статистички значајно најниже вредности површине пресека стабла имају врсте *H. microcephalus* и *H. glaucophyllus*, док је највећи процентуални удео коленхима са епидермисом примарне коре израчунат код врста *H. nuttalli* и *H. giganteus*. Код врсте *H. hirsutus* примарну кору у статистички значајно на већем проценту (35%) гради паренхимско ткиво (Таб. 32; Сл. 45 А; Сл. 44 В).

Број проводних снопића код свих анализираних врста креће се од 8 (*H. microcephalus*) до 23 (*H. annuus*) (Таб. 33-34; Сл. 45 А; Сл. 43 А). Врсте код којих је забележена највећа површина пресека дршке цвасти имају и највеће површине проводних снопића. Једногодишње врсте *H. petiolaris* и *H. annuus* се издвајају по статистички значајно највећој површини проводних снопића, површини и проценту ксилема, флоема, склеренхима, површини лумена трахејарних елемената и броју трахејарних елемената (Таб. 33; Сл. 43 А, В). Велики број ситних проводних снопића, чији ксилем граде мали број трахејарних елемената уског лумена, као и најмањи проценат проводног ткива у дршки цвасти забележен је код једногодишње врсте *H. argophyllus* (Таб. 34; Сл. 43 Б, Б1). Међу вишегодишњим врстама у погледу развијености проводног ткива дршке цвасти значајно се издвајају врсте *H. eggertii*, *H. resinusus*, *H. mollis*, *H. tuberosus* и *H. hirsutus*. Код ових врста поред велике површине проводних снопића (0,05 mm<sup>2</sup> и 0,04 mm<sup>2</sup>), измерене су и велика површина лумена (163 μm<sup>2</sup>, 199 μm<sup>2</sup>, 152 μm<sup>2</sup>, 163, 133 μm<sup>2</sup> редоследом) и броја трахејарних елемената (осим код *H. tuberosus* 128) (261, 181, 156, 255 редоследом). Поред добро развијеног ксилема, врсте *H. hirsutus*, *H. eggertii*, *H. resinusus* и *H. tuberosus* имају и најбоље развијено флоемско и склеренхимско ткиво (Таб. 34).

Процентуални удео ксилема, флоема и склеренхима је у просеку већи код испитиваних вишегодишњих врста у односу на једногодишње и у том погледу се посебно издвајају врсте *H. glaucophyllus* и *H. microcephalus* (Таб. 34; Сл. 44 В, 45 А).

Табела 32. Анатомске карактеристике дршке цвасти једногодишњих и вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врсте	П. дршке цвасти (mm <sup>2</sup> )	Д. кутикуле (μm)	П. ћелија епидермиса (μm <sup>2</sup> )	П. примарне коре и епидермиса (mm <sup>2</sup> )	П. централног цилиндра (mm <sup>2</sup> )	П. паренхима сржи (mm <sup>2</sup> )	примарна кора и епидермис		% централног цилиндра	% паренхима сржи
							% коленхима и епидермиса	% паренхима примарне коре		
<b>једногодишње</b>										
<i>H. annuus</i>	8,7±0,1 <sup>a</sup> (3,4)	6,7±0,2 <sup>a</sup> (23,7)	135,8±7,1 <sup>b</sup> (36,6)	1,9±0,2 <sup>b</sup> (27,4)	6,8±0,3 <sup>a</sup> (9,1)	4,0±0,4 <sup>a</sup> (22,6)	12±1,3 <sup>c</sup> (24,6)	9,5±1,7 <sup>c</sup> (40,2)	78,4±2,7 <sup>ab</sup> (7,8)	45,9±4,3 <sup>a</sup> (21,0)
<i>H. argophyllus</i>	6,0±0,5 <sup>c</sup> (18,9)	4,4±0,2 <sup>b</sup> (27,3)	107,7±4,0 <sup>b</sup> (26,7)	3±0,4 <sup>a</sup> (21,1)	3±0,6 <sup>b</sup> (60,5)	1,5±0,2 <sup>b</sup> (35,5)	26,4±2,1 <sup>a</sup> (8,1)	24,8±2,2 <sup>a</sup> (20,0)	48,8±9,4 <sup>c</sup> (52,3)	23,9±2,4 <sup>bc</sup> (23,0)
<i>H. petiolaris</i>	7,5±0,5 <sup>b</sup> (14,9)	3,3±0,1 <sup>b</sup> (23,7)	224,4±13,6 <sup>a</sup> (42,9)	1,3±0,5 <sup>b</sup> (15,7)	6,2±0,4 <sup>a</sup> (16,6)	3,7±0,4 <sup>a</sup> (22,5)	10,8±1 <sup>c</sup> (21,2)	6,3±0,9 <sup>c</sup> (31,5)	82,9±1,7 <sup>a</sup> (4,5)	48,8±2,2 <sup>a</sup> (10,0)
<i>H. praecox</i>	5,1±0,5 <sup>c</sup> (20,9)	4,5±0,1 <sup>b</sup> (20,2)	110,3±6,7 <sup>b</sup> (42,9)	1,6±0,4 <sup>b</sup> (22,8)	3,5±3,4 <sup>b</sup> (23,7)	1,9±0,2 <sup>b</sup> (28,8)	16±0,8 <sup>b</sup> (11,7)	17,0±0,5 <sup>b</sup> (6,0)	66,9±1,1 <sup>b</sup> (3,7)	37,5±1,6 <sup>ab</sup> (9,0)
<b>вишегодишње</b>										
<i>H. californicus</i>	3,6±0,01 <sup>ef</sup> (4,2)	5,0±0,2 <sup>cde</sup> (25,2)	230,5±8,6 <sup>b</sup> (26,6)	1,8±0,03 <sup>cde</sup> (4)	1,8±0,09 <sup>defg</sup> (11,7)	0,7±0,06 <sup>efg</sup> (20,8)	19,5±1,4 <sup>cde</sup> (16,2)	31,0±0,7 <sup>abc</sup> (5,0)	49,4±1,7 <sup>c</sup> (7,8)	20,4±1,6 <sup>de</sup> (17,8)
<i>H. decapetalus</i>	2,8±0,1 <sup>gh</sup> (8,1)	2,8±0,1 <sup>i</sup> (29,1)	57±3,5 <sup>ij</sup> (40,3)	1,2±0,09 <sup>gh</sup> (17,3)	1,6±0,08 <sup>efgh</sup> (11,7)	0,5±0,02 <sup>gh</sup> (10,4)	18,5±0,7 <sup>cdef</sup> (8,5)	24,4±2,2 <sup>efg</sup> (20,6)	57,1±2,7 <sup>ab</sup> (10,6)	16,8±1,3 <sup>fg</sup> (13,6)
<i>H. divaricatus</i>	2,1±0,1 <sup>i</sup> (14,6)	4,0±0,1 <sup>defgh</sup> (24,4)	87,7±3,9 <sup>ghij</sup> (31,8)	0,8±0,07 <sup>i</sup> (20)	1,3±0,06 <sup>ghi</sup> (11,7)	0,4±0,01 <sup>hi</sup> (10)	15,8±1,4 <sup>defg</sup> (19,9)	22,0±1,7 <sup>fg</sup> (17,5)	62,2±0,9 <sup>a</sup> (3,4)	18,0±1,0 <sup>ef</sup> (13,5)
<i>H. eggertii</i>	4,9±0,4 <sup>bc</sup> (18,6)	3,6±0,1 <sup>fghi</sup> (29,7)	176,4±6,4 <sup>c</sup> (25,8)	2,1±0,2 <sup>bcd</sup> (21)	2,8±0,2 <sup>b</sup> (17)	1,0±0,09 <sup>bcd</sup> (21)	13,4±1,2 <sup>fg</sup> (19,5)	29,5±1,2 <sup>abcd</sup> (9,2)	57,0±0,7 <sup>abc</sup> (2,9)	21,3±0,7 <sup>de</sup> (7,3)
<i>H. giganteus</i>	2,6±0,1 <sup>ghi</sup> (6,8)	5,5±0,1 <sup>bc</sup> (20,4)	97,8±6 <sup>fgh</sup> (43)	1,2±0,04 <sup>gh</sup> (8,2)	1,5±0,08 <sup>fgh</sup> (12,4)	0,6±0,03 <sup>fgh</sup> (13,8)	28,2±1 <sup>ab</sup> (8,2)	15,8±1,3 <sup>h</sup> (17,8)	56±1,9 <sup>abc</sup> (7,7)	22,4±1,2 <sup>cd</sup> (12,9)
<i>H. glaucophyllus</i>	0,9±0,07 <sup>j</sup> (16,7)	3,5±0,1 <sup>ghi</sup> (22,2)	120,3±3,2 <sup>efg</sup> (19,2)	0,4±0,02 <sup>j</sup> (14,9)	0,5±0,04 <sup>j</sup> (20,7)	0,1±0,02 <sup>ij</sup> (32,5)	21,1±1,6 <sup>cde</sup> (16,8)	24,7±1,3 <sup>def</sup> (11,9)	54,1±1,98 <sup>abc</sup> (7,5)	13,9±1,3 <sup>gh</sup> (14,8)
<i>H. grosseserratus</i>	3,2±0,2 <sup>efg</sup> (17,8)	4,7±0,2 <sup>defg</sup> (29)	66,1±2,7 <sup>hij</sup> (29,4)	1,5±0,09 <sup>efg</sup> (13,9)	1,7±0,2 <sup>defg</sup> (24,9)	0,8±0,01 <sup>def</sup> (32,8)	17,3±2,7 <sup>cdefg</sup> (35,4)	29,0±1,7 <sup>bcde</sup> (13,1)	53,7±2,5 <sup>abc</sup> (10,3)	25,1±1,8 <sup>ab</sup> (8,9)
<i>H. hirsutus</i>	4,4±0,4 <sup>cd</sup> (21,4)	6,5±0,2 <sup>ab</sup> (21,3)	168,7±8,3 <sup>c</sup> (35)	2,2±0,2 <sup>b</sup> (19,6)	2,2±0,2 <sup>cd</sup> (26)	0,7±0,08 <sup>fgh</sup> (27,8)	15,8±0,8 <sup>defg</sup> (10,3)	35,0±1,9 <sup>a</sup> (12,2)	49,2±2,0 <sup>c</sup> (9,5)	15,6±1,6 <sup>fg</sup> (11,3)
<i>H. laevihatus</i>	2,5±0,03 <sup>hi</sup> (3,4)	5,8±0,3 <sup>bc</sup> (33,4)	185,8±6,6 <sup>bc</sup> (25,3)	1,2±0,03 <sup>gh</sup> (6,9)	1,3±0,06 <sup>gh</sup> (7,2)	0,4±0,02 <sup>hi</sup> (14,4)	20,6±0,8 <sup>cde</sup> (9)	26,2±1,6 <sup>cdef</sup> (13,9)	53,2±1,4 <sup>bc</sup> (5,8)	15,6±0,9 <sup>fg</sup> (13,3)
<i>H. maximiliani</i>	4,6±0,3 <sup>c</sup> (13,5)	5,5±0,2 <sup>bc</sup> (21,8)	64,2±4,2 <sup>hij</sup> (5,5)	2,2±0,01 <sup>bc</sup> (12,3)	2,4±0,2 <sup>bc</sup> (15)	1,2±0,1 <sup>abc</sup> (20,2)	15,3±1,8 <sup>efg</sup> (26,1)	31,7±1,4 <sup>ab</sup> (9,9)	52,9±0,7 <sup>bc</sup> (2,9)	26,2±1,3 <sup>ab</sup> (11,3)
<i>H. microcephalus</i>	0,8±0,08 <sup>i</sup> (25,2)	4,7±0,1 <sup>cdefg</sup> (21,2)	81,7±3,8 <sup>ghij</sup> (32,8)	0,4±0,05 <sup>j</sup> (30,0)	0,4±0,04 <sup>j</sup> (15)	0,08±0,007 <sup>j</sup> (20,2)	21,9±0,5 <sup>cd</sup> (5,2)	25,9±1,9 <sup>cdef</sup> (16,3)	52,9±0,7 <sup>bc</sup> (2,9)	27±2,5 <sup>a</sup> (11,3)
<i>H. mollis</i>	6,2±0,3 <sup>a</sup> (10,2)	3,9±0,1 <sup>efghi</sup> (25,3)	51,1±2,4 <sup>i</sup> (32,7)	3,4±0,5 <sup>a</sup> (34,2)	2,7±0,6 <sup>a</sup> (52,3)	1,3±0,1 <sup>a</sup> (18,9)	22,6±2,2 <sup>bc</sup> (21,6)	29,4±2,6 <sup>abcde</sup> (19,5)	50,5±3,0 <sup>abc</sup> (13,5)	21,7±0,9 <sup>cd</sup> (9,7)
<i>H. nuttalli</i>	2,9±0,2 <sup>fgh</sup> (16,7)	5,2±0,2 <sup>bcd</sup> (22,6)	94,4±4,4 <sup>fghi</sup> (33,1)	1,4±0,05 <sup>fg</sup> (2,8)	1,5±0,2 <sup>fgh</sup> (30,9)	0,7±0,1 <sup>efg</sup> (39,4)	30,2±2,3 <sup>a</sup> (17,3)	18,4±1,6 <sup>gh</sup> (19,9)	51,3±3,1 <sup>bc</sup> (13,6)	25,0±2,7 <sup>cd</sup> (9,7)
<i>H. pauciflorus</i>	3,7±0,1 <sup>de</sup> (7,5)	7,4±0,2 <sup>a</sup> (23,9)	160,7±8 <sup>cd</sup> (35,5)	1,8±0,09 <sup>de</sup> (11,7)	1,9±0,07 <sup>cdef</sup> (9)	0,9±0,06 <sup>def</sup> (17,6)	22,2±2 <sup>bc</sup> (20,9)	25,3±1,0 <sup>cdef</sup> (9,1)	52,5±1,6 <sup>bc</sup> (7,1)	23,0±1,0 <sup>abc</sup> (10,4)
<i>H. resinosus</i>	5,6±0,3 <sup>ab</sup> (13,2)	3,5±0,1 <sup>ghi</sup> (28,2)	123,7±5 <sup>ef</sup> (28,7)	1,6±0,1 <sup>bcd</sup> (15,1)	3,5±0,3 <sup>a</sup> (17)	1,3±0,2 <sup>ab</sup> (29,8)	11,9±1,5 <sup>g</sup> (28,2)	25,8±2,0 <sup>cdef</sup> (18,2)	62,4±2,3 <sup>a</sup> (8,1)	23,5±2,7 <sup>cd</sup> (25,7)
<i>H. salicifolius</i>	2,0±0,1 <sup>i</sup> (13,6)	4,9±0,1 <sup>cdef</sup> (21,4)	158,3±6,3 <sup>cde</sup> (29,8)	1,3±0,1 <sup>gh</sup> (21,4)	0,7±0,2 <sup>ij</sup> (55,3)	0,3±0,04 <sup>hij</sup> (33,0)	20,5±1,1 <sup>cde</sup> (12)	34,1±2,6 <sup>ab</sup> (16,8)	37,2±8,4 <sup>d</sup> (50,3)	15,8±1,6 <sup>fg</sup> (15,5)
<i>H. smithii</i>	2,1±0,1 <sup>i</sup> (15,5)	3,1±0,1 <sup>hi</sup> (23,4)	269,9±11,3 <sup>a</sup> (26,8)	1,0±0,08 <sup>hi</sup> (19,2)	1,1±0,06 <sup>hi</sup> (13,4)	0,4±0,02 <sup>hi</sup> (18,1)	22,9±4,5 <sup>bc</sup> (44,4)	24,4±4,0 <sup>def</sup> (37,4)	52,6±1,2 <sup>bc</sup> (5,0)	17,0±0,5 <sup>ef</sup> (6,7)
<i>H. strumosus</i>	3,6±0,3 <sup>a</sup> (8,2)	4,6±0,2 <sup>cdefg</sup> (25,6)	59,9±2,9 <sup>ij</sup> (35,2)	2,0±0,1 <sup>ef</sup> (16,7)	2,0±0,2 <sup>cde</sup> (27,1)	0,9±0,1 <sup>cde</sup> (31,3)	21,4±2,8 <sup>cde</sup> (29,7)	22,4±1,6 <sup>fg</sup> (15,8)	56,1±2,6 <sup>bc</sup> (8,2)	26,7±1,4 <sup>d</sup> (12,2)
<i>H. tuberosus</i>	3,1±0,1 <sup>efgh</sup> (8,2)	4,9±0,1 <sup>cdef</sup> (22)	126,8±6,4 <sup>def</sup> (35,5)	1,5±0,06 <sup>efg</sup> (9,9)	1,7±0,05 <sup>defg</sup> (7,7)	0,5±0,04 <sup>gh</sup> (22,7)	22±1,2 <sup>bcd</sup> (12,4)	25,0±1,0 <sup>cdef</sup> (8,7)	52,8±0,7 <sup>bc</sup> (2,9)	15,2±1,2 <sup>fg</sup> (17,3)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих врста (Duncan тест ≤ 0,05). П. - површна, Д. - дебљина

Табела 33. Анатомски карактери проводног ткива дршке цвасти једногодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Бр. п. с. на пресеку	П. п. с. (mm <sup>2</sup> )	П. ксилема (mm <sup>2</sup> )	П. флоема (mm <sup>2</sup> )	П. склеренхима (mm <sup>2</sup> )	П. лумена т. е. (µm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. на пресеку	% ксилема	% флоема	% склеренхима
<i>H. annuus</i>	24±1,3 <sup>a</sup> (12,2)	0,07±0,009 <sup>b</sup> (31,3)	0,013±0,002 <sup>b</sup> (33,4)	0,008±0,001 <sup>b</sup> (45,1)	0,045±0,007 <sup>b</sup> (36,2)	264,5±7,5 <sup>b</sup> (6,5)	188±6,9 <sup>a</sup> (8,3)	3,1±0,6 <sup>b</sup> (38,2)	2,4±0,4 <sup>b</sup> (34,9)	12,4±2,0 <sup>a</sup> (37,4)
<i>H. argophyllus</i>	21±2,4 <sup>ab</sup> (25,3)	0,03±0,002 <sup>c</sup> (18,1)	0,006±0,0005 <sup>c</sup> (20,4)	0,005±0,0005 <sup>b</sup> (22,8)	0,022±0,002 <sup>c</sup> (22,7)	142,4±15,4 <sup>c</sup> (24,1)	106±7,9 <sup>c</sup> (16,8)	2,3±0,2 <sup>c</sup> (18,9)	1,8±0,1 <sup>bc</sup> (19)	7,9±1,0 <sup>b</sup> (29)
<i>H. petiolaris</i>	14±0,4 <sup>c</sup> (7,1)	0,12±0,01 <sup>a</sup> (24,9)	0,028±0,003 <sup>a</sup> (28,8)	0,02±0,001 <sup>a</sup> (20,8)	0,07±0,008 <sup>a</sup> (28,7)	529,6±69,9 <sup>a</sup> (29,5)	152±8,7 <sup>b</sup> (12,9)	5,6±0,4 <sup>a</sup> (16,7)	3,3±0,1 <sup>a</sup> (9,9)	12,8±0,9 <sup>a</sup> (15,2)
<i>H. praecox</i>	18±0,5 <sup>bc</sup> (6,5)	0,04±0,005 <sup>bc</sup> (31)	0,007±0,001 <sup>bc</sup> (41,4)	0,004±0,0008 <sup>b</sup> (39,9)	0,028±0,003 <sup>bc</sup> (30,8)	204,9±29,3 <sup>bc</sup> (31,9)	122±5,0 <sup>c</sup> (5,3)	2,4±0,2 <sup>bc</sup> (23,9)	1,5±0,1 <sup>c</sup> (20,0)	9,4±0,9 <sup>ab</sup> (21,1)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест ≤ 0,05). П. - површина, п. с. - проводни снопић, Бр. - број, т. е. - трахејарни елементи.

Табела 34. Анатомски карактери проводног ткива дршке цвасти вишегодишњих врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Бр. п. с. на пресеку	П. п.с. (mm <sup>2</sup> )	П. ксилема (mm <sup>2</sup> )	П. флоема (mm <sup>2</sup> )	П. склеренхима (mm <sup>2</sup> )	П. лумена т. е. (μm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. на пресеку	% ксилема	% флоема	% склеренхима
<i>H. californicus</i>	20±1,1 <sup>ab</sup> (12,3)	0,02±0,001 <sup>g</sup> (12,8)	0,004±0,0003 <sup>fgh</sup> (147,6)	0,004±0,0001 <sup>f</sup> (8,4)	0,014±0,0001 <sup>f</sup> (8,4)	82,1±4,7 <sup>fgh</sup> (12,7)	162±10,4 <sup>bc</sup> (14,2)	2,7±0,2 <sup>bc</sup> (18,4)	2,0±0,1 <sup>hij</sup> (12)	7,9±0,1 <sup>d</sup> (5,5)
<i>H. decapetalus</i>	16±0,9 <sup>cdef</sup> (11,9)	0,03±0,0009 <sup>efg</sup> (6,6)	0,006±0,0004 <sup>defg</sup> (15,6)	0,005±0,0004 <sup>ef</sup> (18,8)	0,019±0,0002 <sup>def</sup> (11,5)	103,4±8,5 <sup>def</sup> (18,6)	162±10,4 <sup>bc</sup> (14,3)	3,8±0,2 <sup>bc</sup> (12,3)	2,9±0,2 <sup>fgh</sup> (14,3)	13,1±1,7 <sup>abc</sup> (30,4)
<i>H. divaricatus</i>	18±1,5 <sup>bcd</sup> (18,4)	0,03±0,003 <sup>g</sup> (31,7)	0,004±0,0002 <sup>gh</sup> (11,6)	0,004±0,0004 <sup>ef</sup> (21,6)	0,018±0,0004 <sup>ef</sup> (20,6)	78,9±6 <sup>fgh</sup> (17,2)	163±10,2 <sup>bc</sup> (13,96)	3,7±0,2 <sup>bc</sup> (15,5)	4±0,5 <sup>bcd</sup> (26)	14,7±1,4 <sup>ab</sup> (21,5)
<i>H. eggertii</i>	18±0,8 <sup>cdef</sup> (10,3)	0,04±0,004 <sup>abc</sup> (16,5)	0,01±0,001 <sup>a</sup> (17,6)	0,009±0,0007 <sup>b</sup> (15,9)	0,031±0,0007 <sup>b</sup> (15,9)	163,4±7,9 <sup>b</sup> (10,9)	262±19,6 <sup>a</sup> (16,7)	4,7±0,2 <sup>bc</sup> (10,3)	3,4±0,09 <sup>defg</sup> (5,9)	11,4±0,8 <sup>bcd</sup> (15,1)
<i>H. giganteus</i>	16±1,1 <sup>defg</sup> (15,3)	0,02±0,001 <sup>g</sup> (16,3)	0,005±0,0006 <sup>fgh</sup> (25,6)	0,004±0,0005 <sup>ef</sup> (22,4)	0,015±0,0005 <sup>f</sup> (22,4)	117,6±6,7 <sup>cde</sup> (11,7)	137±9,7 <sup>cd</sup> (15,96)	2,8±0,6 <sup>bc</sup> (51,3)	2,4±0,6 <sup>hij</sup> (53)	7,9±1,8 <sup>d</sup> (51,6)
<i>H. glaucophyllus</i>	12±1,09 <sup>hi</sup> (20,4)	0,02±0,003 <sup>g</sup> (29,1)	0,004±0,0004 <sup>h</sup> (26,9)	0,004±0,0005 <sup>ef</sup> (25,1)	0,014±0,0004 <sup>f</sup> (24,8)	62,9±5,9 <sup>gh</sup> (20,9)	102±6,9 <sup>d</sup> (15,2)	4,8±0,4 <sup>bc</sup> (20,6)	5,4±0,3 <sup>a</sup> (11,9)	17,1±1,8 <sup>a</sup> (22,9)
<i>H. grosseserratus</i>	18±0,9 <sup>bcd</sup> (11,9)	0,03±0,003 <sup>g</sup> (22,2)	0,006±0,0003 <sup>defgh</sup> (10,2)	0,004±0,0002 <sup>f</sup> (11,5)	0,018±0,0004 <sup>def</sup> (18,8)	91,0±14 <sup>efg</sup> (34,6)	150±9,6 <sup>bc</sup> (14,2)	3,7±0,3 <sup>bc</sup> (18,4)	2,2±0,2 <sup>hij</sup> (18,2)	10,6±1,6 <sup>bcd</sup> (33,2)
<i>H. hirsutus</i>	15±0,7 <sup>efg</sup> (9,8)	0,05±0,002 <sup>a</sup> (12,7)	0,01±0,001 <sup>a</sup> (25,4)	0,01±0,001 <sup>a</sup> (17,5)	0,03±0,001 <sup>b</sup> (17,5)	133,6±8.7 <sup>bc</sup> (18,5)	256±27,9 <sup>a</sup> (24,4)	5,4±0,4 <sup>ab</sup> (17,4)	4,9±0,5 <sup>ab</sup> (22,6)	12,6±0,8 <sup>abcd</sup> (14,6)
<i>H. laevigatus</i>	14±0,8 <sup>ghi</sup> (12,9)	0,04±0,003 <sup>cdef</sup> (17,8)	0,007±0,0009 <sup>bcd</sup> (26,7)	0,008±0,0006 <sup>bc</sup> (16,7)	0,025±0,0006 <sup>bc</sup> (16,7)	71,0±3 <sup>sh</sup> (9,6)	159±10 <sup>bc</sup> (14,1)	4±0,3 <sup>bc</sup> (18,8)	4,3±0,2 <sup>abcd</sup> (10)	13,7±1,3 <sup>abc</sup> (21,1)
<i>H. maximiliani</i>	19±1,4 <sup>bcd</sup> (17,2)	0,04±0,002 <sup>abcd</sup> (12,6)	0,005±0,0004 <sup>fgh</sup> (19,7)	0,003±0,0004 <sup>f</sup> (27,8)	0,035±0,0004 <sup>ab</sup> (27,8)	77,5±4,1 <sup>fgh</sup> (12)	159±17,7 <sup>bc</sup> (25,7)	2,0±0,1 <sup>c</sup> (15,5)	1,4±0,2 <sup>j</sup> (30,2)	14,1±1,0 <sup>abc</sup> (16,1)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест ≤ 0,05). \*П. - површина, п. с. - проводни снопић, Бр. - број, т. е. - трахејарни елементи.

Наставак Табеле 34.

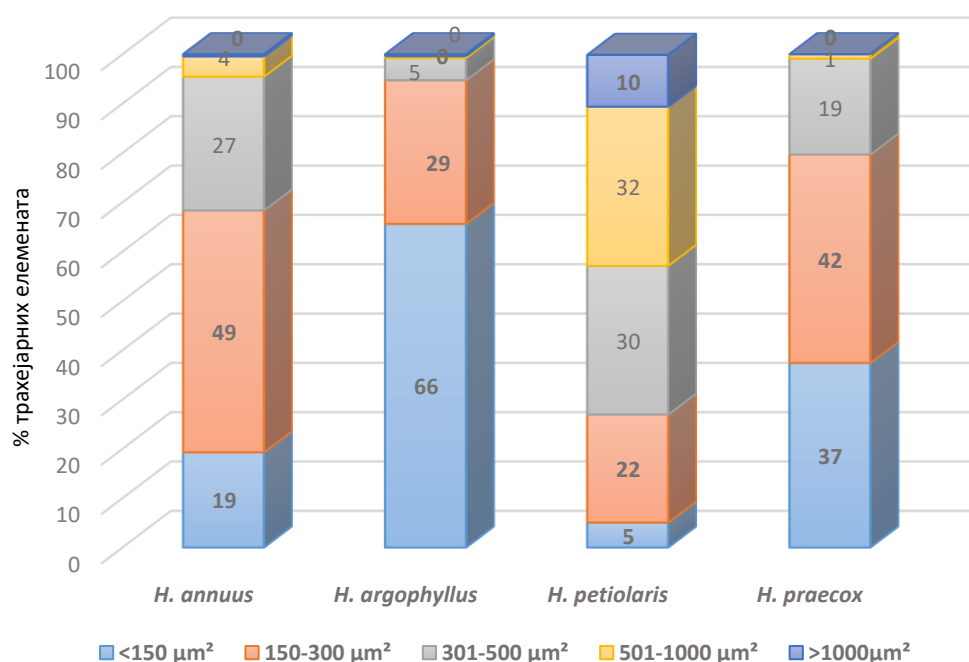
Врста	Бр. п. с. на пресеку	П. п. с. (mm <sup>2</sup> )	П. ксилема (mm <sup>2</sup> )	П. флоема (mm <sup>2</sup> )	П. склеренхима (mm <sup>2</sup> )	П. лумена т. е. (µm <sup>2</sup> )	Бр. т. е. на пресеку	% ксилема	% флоема	% склеренхима
<i>H. microcephalus</i>	8±0,2 <sup>j</sup> (6,5)	0,02±0,003 <sup>g</sup> (31,2)	0,005±0,0003 <sup>fgh</sup> (13,9)	0,004±0,0006 <sup>ef</sup> (28,6)	0,015±0,002 <sup>f</sup> (67,0)	120,8±7,7 <sup>cd</sup> (14,3)	60±5,7 <sup>e</sup> (21,1)	5,8±0,4 <sup>a</sup> (15,8)	5,0±0,6 <sup>ab</sup> (25,3)	16,6±2,0 <sup>bcd</sup> (27,6)
<i>H. mollis</i>	20±0,5 <sup>abc</sup> (6,1)	0,04±0,008 <sup>abcd</sup> (44)	0,006±0,0004 <sup>bcd</sup> (13,3)	0,005±0,0003 <sup>ef</sup> (13,0)	0,032±0,0002 <sup>b</sup> (13,0)	152,4±9,3 <sup>b</sup> (13,6)	165±10,9 <sup>bc</sup> (15,7)	2,3±0,2 <sup>c</sup> (20)	1,6±0,2 <sup>ij</sup> (21,9)	17±0,7 <sup>a</sup> (9,8)
<i>H. nuttalli</i>	15±0,7 <sup>fg</sup> (10,8)	0,03±0,004 <sup>defg</sup> (26,2)	0,006±0,0006 <sup>cdefg</sup> (21)	0,004±0,0004 <sup>ef</sup> (20,4)	0,022±0,0004 <sup>def</sup> (20,4)	116,6±2,6 <sup>cde</sup> (5)	126±14,2 <sup>cd</sup> (25,2)	3,6±0,3 <sup>bc</sup> (21,6)	2,5±0,1 <sup>ghi</sup> (12)	11,8±1,6 <sup>bcd</sup> (31,6)
<i>H. pauciflorus</i>	16±0,7 <sup>defg</sup> (10,8)	0,04±0,002 <sup>cde</sup> (16)	0,006±0,0004 <sup>cdef</sup> (12,2)	0,007±0,0004 <sup>cd</sup> (12,4)	0,027±0,0004 <sup>bc</sup> (12,4)	91,6±4,1 <sup>efg</sup> (10,2)	162±7,5 <sup>bc</sup> (10,4)	3,1±0,3 <sup>bc</sup> (23,7)	3,3±0,3 <sup>efgh</sup> (18,3)	11,7±0,6 <sup>bcd</sup> (11,2)
<i>H. resinusus</i>	22±0,4 <sup>a</sup> (3,7)	0,05±0,004 <sup>ab</sup> (35,3)	0,008±0,0007 <sup>b</sup> (19,0)	0,009±0,0007 <sup>b</sup> (15,5)	0,04±666 <sup>a</sup> (15,4)	199,4±22 <sup>a</sup> (24,7)	181±12,9 <sup>b</sup> (15,9)	3,8±0,5 <sup>bc</sup> (28)	3,9±0,4 <sup>cdef</sup> (25,6)	13,3±1,0 <sup>abc</sup> (17,7)
<i>H. salicifolius</i>	12±0,7 <sup>i</sup> (13,9)	0,03±0,001 <sup>defg</sup> (12,9)	0,006±0,0001 <sup>efgh</sup> (4,0)	0,006±0,0003 <sup>de</sup> (13,6)	0,022±0,0004 <sup>cde</sup> (13,6)	57,2±4,7 <sup>h</sup> (18,3)	135±6,2 <sup>cd</sup> (10,3)	3,3±0,2 <sup>bc</sup> (12,7)	3,5±0,2 <sup>def</sup> (12,2)	12,8±0,8 <sup>abcd</sup> (13,4)
<i>H. smithii</i>	12±0,6 <sup>i</sup> (11,8)	0,04±0,002 <sup>bcd</sup> (13,4)	0,007±0,0005 <sup>bcd</sup> (14,4)	0,007±0,0005 <sup>cd</sup> (16,4)	0,027±0,0005 <sup>cd</sup> (16,4)	111,8±5,8 <sup>cde</sup> (10,2)	140±12,3 <sup>cd</sup> (19,8)	4,3±0,2 <sup>bc</sup> (13,1)	3,8±0,4 <sup>cdef</sup> (22,6)	15,5±2,5 <sup>ab</sup> (36,7)
<i>H. strumosus</i>	18±1,3 <sup>bcd</sup> (16,5)	0,03±0,004 <sup>fg</sup> (21,3)	0,005±0,0009 <sup>efgh</sup> (36,8)	0,004±0,0008 <sup>f</sup> (44,9)	0,019±0,0008 <sup>def</sup> (44,9)	84,7±7,3 <sup>fgh</sup> (19,5)	144±5 <sup>bcd</sup> (7,9)	2,7±0,3 <sup>bc</sup> (23,2)	1,8±0,3 <sup>ij</sup> (28,3)	9,0±0,7 <sup>cd</sup> (16,8)
<i>H. tuberosus</i>	15±0,5 <sup>fgh</sup> (8,1)	0,05±0,002 <sup>abc</sup> (11,3)	0,008±0,0003 <sup>bc</sup> (10,1)	0,009±0,0005 <sup>b</sup> (10,8)	0,031±0,0005 <sup>b</sup> (10,8)	163,3±12,5 <sup>b</sup> (17,2)	128±4,8 <sup>cd</sup> (8,3)	4,2±4 <sup>bc</sup> (108,8)	4,6±0,2 <sup>abc</sup> (9,7)	14,5±0,9 <sup>ab</sup> (14,3)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест ≤ 0,05). \*П. - површина, п. с. - проводни снопић, Бр. - број, т. е. - трахејарни елементи.

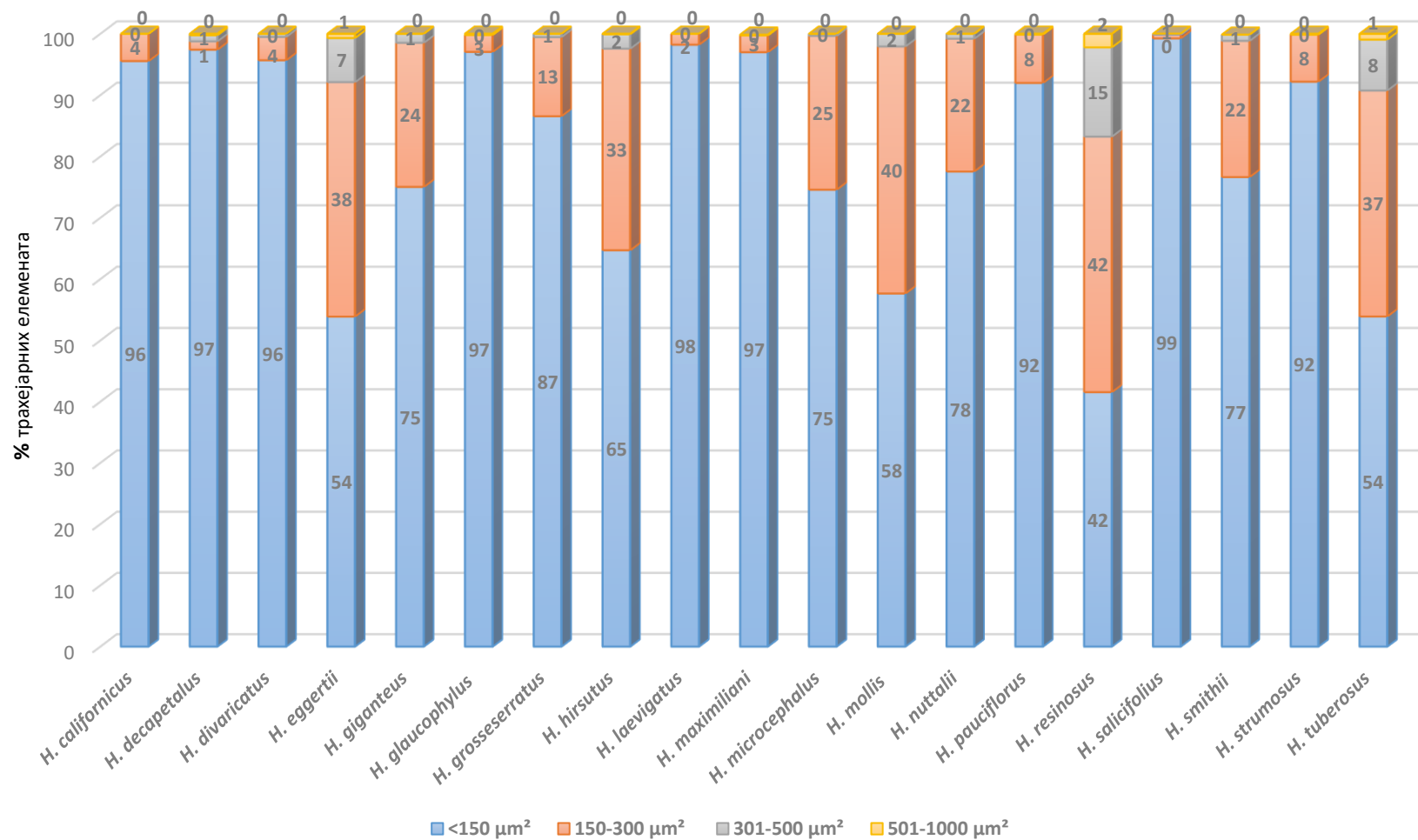
На основу категоризације броја трахејарних елемената различитог лумена дршке цвасти, резултати Duncan теста указују на постојање статистички значајних разлика између врста (Прилог 11.) Кад се погледају графикони на којима је приказана њихова процентуална заступљеност по категоријама одређеним према величини лумена код једногодишњих и вишегодишњих врста могу се уочити одређене правилности. Код већине једногодишњих врста доминирају трахејарни елементи чији се лумен кретао од 150 до 300  $\mu\text{m}^2$ , док је код вишегодишњих врста највећи удео трахејарних елементима лумена мањег од 150  $\mu\text{m}^2$  (Сл. 46 и 47). Међу свим анализираним врстама изузетак је врста *H. petiolaris*, код које су процентуално заступљенији трахејарни елементи већег лумена (Сл. 46).

На Слици 49 се види да код једног броја вишегодишњих врста ксилем чине скоро само трахејарни елементи чији је лумен мањи од 150  $\mu\text{m}^2$ , са преко 95% учешћа (*H. salicifolius* - 99%, *H. laevigatus*, *H. decapetalus*, *H. glaucophilus*, *H. maximiliani*, *H. divaricatus* и *H. californicus*). На основу процентуалне заступљености код вишегодишњих врста, други по реду трахејарни елементи су они чији се лумен кретао од 150  $\mu\text{m}^2$  до 300  $\mu\text{m}^2$  (најчешће од 2% до 30% у зависности од врсте). У нешто већем проценту (40±2%) трахејарни елементи лумена 150-300  $\mu\text{m}^2$  присутни су код врста *H. resinusus*, *H. mollis* и *H. eggertii* (Сл. 47).

Код мањег броја врста, иако у значајно мањем проценту, ксилем чине и трахејарни елементи нешто већег лумена (300-500  $\mu\text{m}^2$  и 501-1000  $\mu\text{m}^2$ ). Међу њима са највишим процентима истичу врсте *H. resinusus*, *H. tuberosus* и *H. eggertii* (Сл. 47).



Слика 46. Графички приказ процентуалног удела (%) трахејарних елемената различитих категорија лумена, у ксилему дршке цвасти код једногодишњих врста рода *Helianthus*.



Слика 47. Графички приказ процентуалног удела (%) трахејарних елемената различитих категорија лумена, у ксилему дршке цвасти код вишегодишњих врста рода *Helianthus*.



Генерално посматрано, секреторни канали дршке цвасти свих испитиваних врста рода *Helianthus* су веома добро развијени. Лумен секреторних канала обложен је секреторним епителом кога чине елипсасте ћелије распоређене у једном слоју. Број и површина секреторних канала варира између врста, али и у оквиру саме врсте (Таб. 35). Такође, на истом пресеку дршке цвасти могу се уочити разлике у развијености појединачних секреторних канала. На основу категоризације броја секреторних канала различитог лумена дршке цвасти, резултати Duncan теста указују на постојање статистички значајних разлика између врста (Прилог 12.)

Табела 35. Приказ броја, површине и процентуалног удела секреторних канала у дршки цвасти код анализираних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

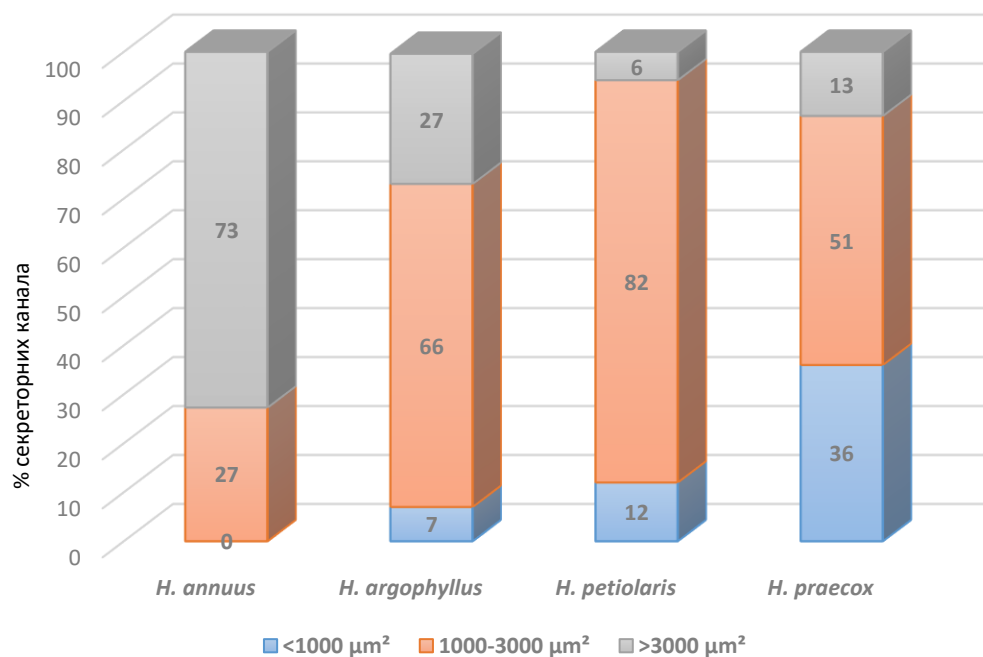
Врста	Бр. секреторних канала на пресеку	П. секреторних канала ( $\mu\text{m}^2$ )	% секреторних канала
<b>Једногодишње</b>			
<i>H. annuus</i>	13±0,7 <sup>b</sup> (11,2)	4413,3±399,8 <sup>a</sup> (20,2)	0,6±0,09 <sup>a</sup> (35,4)
<i>H. argophyllus</i>	19±0,6 <sup>a</sup> (7,8)	2458,9±482,7 <sup>b</sup> (43,9)	0,8±0,2 <sup>a</sup> (47,7)
<i>H. petiolaris</i>	10±0,2 <sup>c</sup> (5,3)	1773,6±225 <sup>b</sup> (28,4)	0,2±0,01 <sup>ab</sup> (19,9)
<i>H. praecox</i>	11±0,4 <sup>b</sup> (8,4)	2139,1±807,8 <sup>b</sup> (84,4)	0,4±0,1 <sup>ab</sup> (74)
<b>Вишегодишње</b>			
<i>H. californicus</i>	15±0,2 <sup>bcde</sup> (2)	1561,8±167,3 <sup>def</sup> (23,9)	0,6±0,03 <sup>defg</sup> (26,6)
<i>H. decapetalus</i>	13±0,9 <sup>cde</sup> (5,7)	441,4±32,7 <sup>gh</sup> (16,2)	0,2±0,03 <sup>g</sup> (27,2)
<i>H. divaricatus</i>	13±0,9 <sup>cdf</sup> (15,4)	1226,4±137,5 <sup>efgh</sup> (25,1)	0,7±0,08 <sup>defg</sup> (26,8)
<i>H. eggertii</i>	11±0,9 <sup>fg</sup> (20,0)	1295,3±166,3 <sup>efgh</sup> (28,7)	0,2±0,06 <sup>g</sup> (55,6)
<i>H. giganteus</i>	15±0,7 <sup>cde</sup> (10,4)	2626,8±324,3 <sup>cd</sup> (27,6)	1,2±0,3 <sup>bcdef</sup> (54)
<i>H. glaucophyllus</i>	13±0,5 <sup>ef</sup> (12,1)	1283,9±114,1 <sup>efgh</sup> (19,9)	1,6±0,2 <sup>abc</sup> (28,4)
<i>H. grosseserratus</i>	16±0,8 <sup>bcd</sup> (11,3)	4325,4±1108,2 <sup>b</sup> (57,2)	2,2±0,6 <sup>a</sup> (58,4)
<i>H. hirsutus</i>	11±0,7 <sup>fg</sup> (15,2)	2380±484,1 <sup>cd</sup> (45,5)	0,6±0,07 <sup>fg</sup> (31,9)
<i>H. laevigatus</i>	12±1,1 <sup>ef</sup> (20,5)	2896,3±386,8 <sup>c</sup> (29,8)	1,4±0,2 <sup>bcd</sup> (32,3)
<i>H. maximiliani</i>	18±1,2 <sup>ab</sup> (15,3)	1606,6±216,3 <sup>def</sup> (30,1)	0,6±0,06 <sup>efg</sup> (23,5)
<i>H. microcephalus</i>	8±0,5 <sup>g</sup> (13,6)	393,9±67,1 <sup>h</sup> (38,1)	0,4±0,04 <sup>fg</sup> (23,5)
<i>H. mollis</i>	20±1,4 <sup>a</sup> (15,3)	5901,4±718,5 <sup>a</sup> (12,1)	2,0±0,06 <sup>ab</sup> (12,5)
<i>H. nuttalli</i>	14±0,23 <sup>cde</sup> (3,8)	2667,3±328,5 <sup>c</sup> (27,5)	1,4±0,23 <sup>bcde</sup> (35,4)
<i>H. pauciflorus</i>	15±0,4 <sup>bcde</sup> (5,6)	4365,5±660,9 <sup>b</sup> (33,8)	1,7±0,2 <sup>abc</sup> (30,8)
<i>H. resinusus</i>	15±1,7 <sup>cde</sup> (25,9)	1538,1±219,1 <sup>defg</sup> (31,9)	0,4±0,05 <sup>fg</sup> (33,6)
<i>H. salicifolius</i>	16±1,1 <sup>bc</sup> (9,1)	2858,8±150,4 <sup>c</sup> (11,7)	2,3±0,1 <sup>a</sup> (13,9)
<i>H. smithii</i>	12±1,1 <sup>ef</sup> (21)	1183,6±87,9 <sup>efgh</sup> (16,6)	1,4±1,7 <sup>bcde</sup> (111,2)
<i>H. strumosus</i>	16±0,7 <sup>bc</sup> (10,2)	2135,4±236,2 <sup>defg</sup> (24,8)	1,0±0,1 <sup>cdefg</sup> (30,9)
<i>H. tuberosus</i>	14±1,0 <sup>cde</sup> (17,5)	2265,1±153,2 <sup>cde</sup> (15,2)	1,0±0,09 <sup>bcdef</sup> (19,3)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засевно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест  $\leq 0,05$ ). \*Бр. - број, П. - површина.

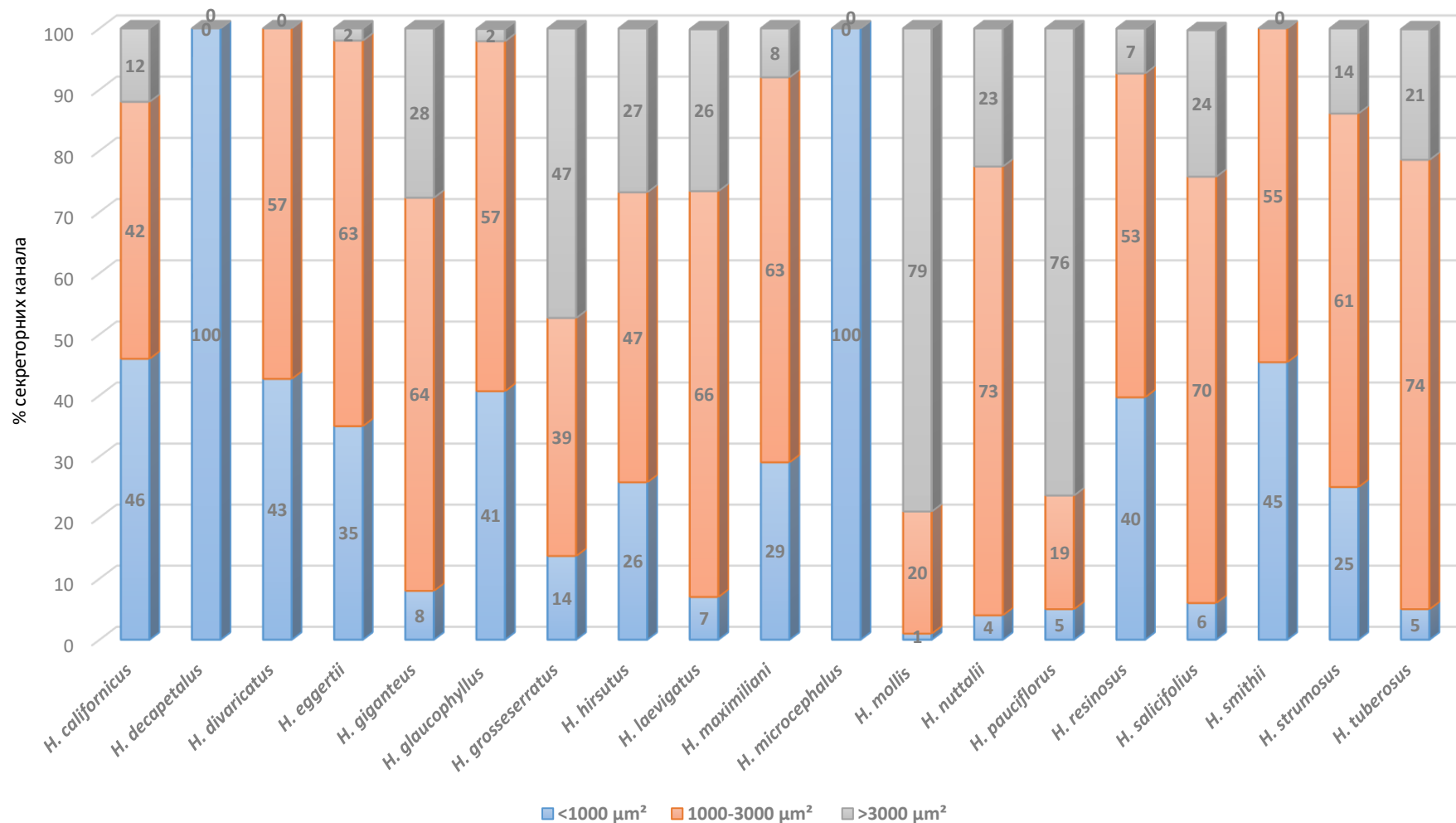
Број секреторних канала на попречном пресеку дршке цвасти код једногодишњих врста креће се између 10 (*H. petiolaris*) и 19 (*H. argophyllus*). Врста *H. petiolaris* има и најмању површину лумена секреторних канала, док се врста *H. annuus* истиче највећом (Таб. 35; Сл. 43). Када се погледа процентуална заступљеност различитих рангова секреторних канала у површини пресека дршке цвасти, уочава се да код већине једногодишњих врста доминирају канали чија се површина кретала између 1000 и 3000  $\mu\text{m}^2$  (51-82%), осим код *H. annuus* где су доминантни (73%) секреторни канали чија је површина износила више од 3000  $\mu\text{m}^2$ , док канали лумена мањег од 1000  $\mu\text{m}^2$  једино код ове врсте нису забележени (Сл. 48). Најразвијеније секреторно ткиво са највећим

процентуалним уделом у површини пресека међу вишегодишњим врстама је код врсте *H. mollis*, која се поред специфичне дистрибуције истиче и по највећим вредностима површине лумена ( $5901 \mu\text{m}^2$ ) и броја (20) секреторних канала (Таб. 35). Статистички значајно велика површина секреторних канала забележене је и код врста *H. pauciflorus* ( $4365 \mu\text{m}^2$ ) и *H. grosseserratus* ( $4325 \mu\text{m}^2$ ), док су најниже вредности имале врсте *H. microcephalus* ( $394 \mu\text{m}^2$ ) и *H. decapetalus* ( $441 \mu\text{m}^2$ ) (Таб. 35).

Као и код једногодишњих врста, и код већине анализираних вишегодишњих врста, доминирају канали (преко 50%) чија се површина лумена кретала између 1000 и  $3000 \mu\text{m}^2$ , изузев код *H. mollis* и *H. pauciflorus* где је присуство канала већих од  $3000 \mu\text{m}^2$  износило 79% и 76% (Сл. 49; Сл. 45 Б). За разлику од једногодишњих врста, процентална заступљеност секреторних канала чији је лумен мањи од  $1000 \mu\text{m}^2$  код вишегодишњих врста је већа. Заступљеност од 100% је једино забележена код врста *H. decapetalus* и *H. microcephalus* (Сл. 49; Сл. 45 А).



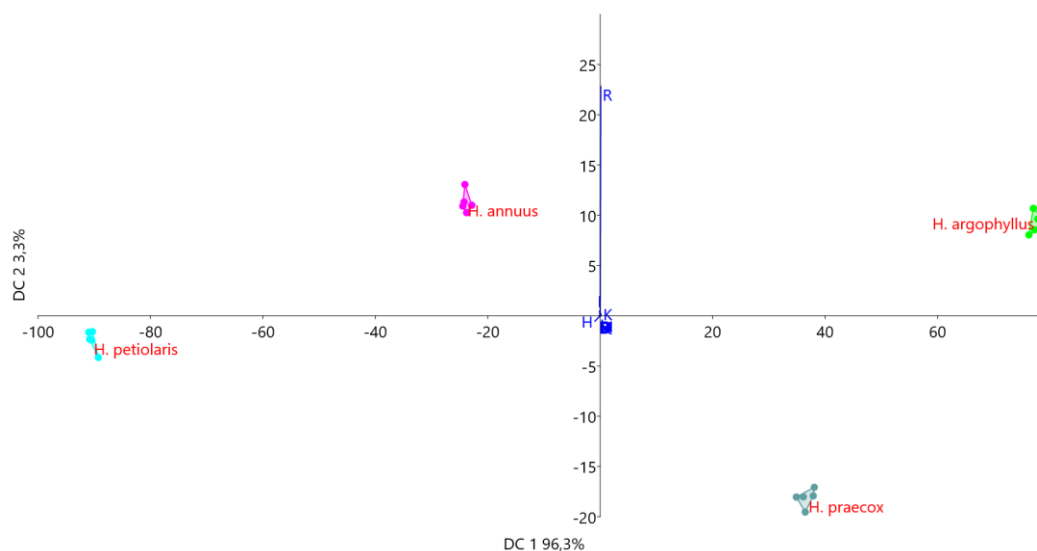
Слика 48. Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у дршки цвасти анализираних једногодишњих врста рода *Helianthus*.



Слика 49. Графички приказ процентуалне заступљености (%) секреторних канала, различитих рангова површина, у дршки цвасти анализираних вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

#### 4.2.1.1.1. Дискриминантна анализа анатомских карактера дршке цвасти

Резултати дискриминантне анализе дршке цвасти једногодишњих врста рода *Helianthus*, показују да се све врсте јасно раздвајају и да прве две осе доприносе 99,6% укупној дискриминацији узорка (Сл. 50). Карактер који највише доприноси дискриминацији на све три осе је површина лумена трахејарних елемената (Таб. 36). На другој и трећој оси забележена је и статистичка значајност карактера површина лумена секреторних канала и број трахејарних елемената. Врсте које се издвајају по великом броју и великој површини трахејарних елемената су *H. petiolaris* и *H. annuus*, док највећа површина лумена секреторних канала издваја врсту *H. annuus* у односу на преостале анализирани врсте.



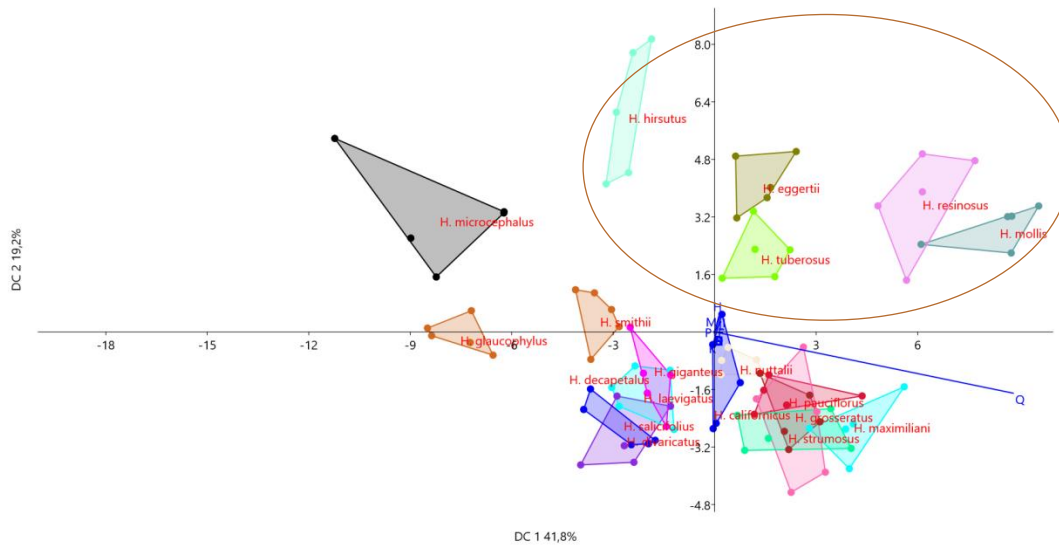
Слика 50. Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера дршке цвасти анализираних једногодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве две дискриминанте осе.\* Површина дршке цвасти (B), % коленима са епидермисом примарне коре (C), % паренхима примарне коре (D), % централног цилиндра (E), Број проводних снопића на пресеку (F), Површина проводних снопића (G), Површина лумена трахејарних елемената (H), Број трахејарних елемената на пресеку (I), % ксилема (J), % трахејарних елемената <math>< 150 \mu\text{m}^2</math> (K), % трахејарних елемената <math>150-300 \mu\text{m}^2</math> (L), % трахејарних елемената <math>301-500 \mu\text{m}^2</math> (M) % трахејарних елемената <math>501-1000 \mu\text{m}^2</math> (N), % трахејарних елемената <math>> 1000 \mu\text{m}^2</math> (O), % флоема (P), % склеренхима (Q), Површина секреторних канала (R), Број секреторних канала на пресеку (S).

Табела 36. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе анатомских квантитативних карактера дршке цвасти једногодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери	DC 1	DC 2	DC 3
Површина дршке цвасти	-0,013	0,080	-0,110
% коленима са епидермисом примарне коре	0,10	0,022	0,431
% паренхима примарне коре	0,085	0,117	0,602
% централног цилиндра	-0,193	-0,139	<b>-1,034</b>
Број проводних снопића на пресеку	0,029	0,187	-0,506
Површина проводних снопића	0,003	-0,002	0,001
Површина лумена трахејарних елемената	<b>-2,212</b>	<b>-1,261</b>	<b>10,082</b>
Број трахејарних елемената на пресеку	-0,339	<b>1,087</b>	<b>-3,337</b>
% ксилема	-0,019	-0,003	0,100
% трахејарних елемената < 150 $\mu\text{m}^2$	0,336	0,470	0,252
% трахејарних елемената 150-300 $\mu\text{m}^2$	-0,058	0,607	<b>-2,893</b>
% трахејарних елемената 301-500 $\mu\text{m}^2$	-0,254	0,153	<b>-1,717</b>
% трахејарних елемената 501-1000 $\mu\text{m}^2$	-0,280	-0,091	<b>2,159</b>
% трахејарних елемената > 1000 $\mu\text{m}^2$	-0,089	-0,052	<b>0,846</b>
% флоема	-0,010	0,017	0,045
% склеренхима	-0,030	0,024	-0,130
Површина секреторних канала	0,222	<b>53,995</b>	<b>-188,67</b>
Број секреторних канала на пресеку	0,036	0,19	0,229

\* Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

Дискриминантном анализом вишегодишњих врста такође се показало да су површина лумена и број трахејарних елемената, као и површина лумена секреторних канала карактери који највише доприносе дискриминацији врста на прве две дискриминантне осе. Врсте које описују бројни трахејарни елементи великог лумена су *H. eggertii*, *H. resinusus*, *H. mollis*, *H. tuberosus* и *H. hirsutus* и њихово издвајање од преосталих анализираних врста је јасно уочљиво на гарфикону (Сл. 51). Такође, врсте *H. microcephalus* и *H. glaucophyllus* се јасно одвајају од преосталих анализираних врста на основу малог броја трахејарних елемената. У Табели 37, на другој и трећој оси забележена је и сигнификантност карактера процентуалних удела трахејарних елемената раличитих рангова површине (<150  $\mu\text{m}^2$ , 150-300  $\mu\text{m}^2$ , 301-500  $\mu\text{m}^2$ ), док се трахејарни елементи површине лумена од 501 до 1000  $\mu\text{m}^2$  нису показали сигнификантни за дискриминацију анализираних вишегодишњих врста. Спрам добијених резултата, на графикону се уочава јасно издвајање врста (*H. eggertii*, *H. resinusus*, *H. mollis*, *H. tuberosus* и *H. hirsutus*) код којих је израчунат највећи проценат трахејарних елемената већег лумена (150-300  $\mu\text{m}^2$ , 301-500  $\mu\text{m}^2$ ) код преосталих анализираних врста у грађи ксилема доминирају трахејарни елементи површине лумена <150  $\mu\text{m}^2$ .



Слика 51. Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера дршке цвасти анализираних вишегодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве две дискриминанте осе. \* Површина дршке цвасти (B), % коленхима са епидермисом примарне коре (C), % паренхима примарне коре (D), % централног цилиндра (E), Број проводних снопића на пресеку (F), Површина проводних снопића (G), Површина лумена трахејарних елемената (H), Број трахејарних елемената на пресеку (I), % ксилема (J), % трахејарних елемената < 150  $\mu\text{m}^2$  (K), % трахејарних елемената 150-300  $\mu\text{m}^2$  (L), % трахејарних елемената 301-500  $\mu\text{m}^2$  (M) % трахејарних елемената 501-1000  $\mu\text{m}^2$  (N) % флоема (O), % склеренхима (P), Површина секреторних канала (Q), Број секреторних канала на пресеку (R).

Табела 37. Нивои оптерећења прве три канонијске осе у оквиру дискриминантне анализе анатомских квантитативних карактера дршке цвасти вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери	DC 1	DC 2	DC 3
Површина дршке цвасти	0,304	0,176	0,160
% коленхима са епидермисом примарне коре	-0,242	-0,458	-0,429
% паренхима примарне коре	0,127	0,447	<b>1,440</b>
% централног цилиндра	0,232	0,100	<b>-1,030</b>
Број проводних снопића на пресеку	0,681	-0,063	0,011
Површина проводних снопића	0,001	0,001	0,000
Површина лумена трахејарних елемената	<b>3,850</b>	<b>10,781</b>	<b>-5,749</b>
Број трахејарних елемената на пресеку	<b>3,908</b>	<b>6,031</b>	<b>14,305</b>
% ксилема	-0,178	0,184	-0,051
% трахејарних елемената < 150 $\mu\text{m}^2$	0,278	<b>-4,731</b>	<b>12,881</b>
% трахејарних елемената 150-300 $\mu\text{m}^2$	2,57	<b>9,074</b>	<b>2,062</b>
% трахејарних елемената 301-500 $\mu\text{m}^2$	0,646	<b>1,638</b>	<b>-0,762</b>
% трахејарних елемената 501-1000 $\mu\text{m}^2$	0,087	0,167	-0,171
% флоема	-0,204	0,200	-0,101
% склеренхима	-0,376	0,199	-0,389
Површина секреторних канала	<b>189,31</b>	<b>-36,549</b>	<b>118,27</b>
Број секреторних канала на пресеку	0,484	-0,399	0,004

\* Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

## 4.2.2. Брактеје

### 4.2.2.1. Морфолошке карактеристике брактеја

Код анализираних врста, листићи инволукрума (брактеје) распоређени су наизменично у три до четири круга. Брактеје су савијене према вретену цвасти тако да је њихова абаксијална страна окренута ка споља, а адаксијална према унутра. При основи су најшире, а ка врху се сужавају. Брактеје већине анализираних врста густо су распоређене и са  $\frac{1}{3}$  дужине налажу једна на другу док код *H. pauciflorus*, листићи иволукрума међусобно налажу једни на друге целом дужином брактеја. Изузетак су *H. annuus* и *H. mollis* које се уједно карактеришу најкрупнијим цвастима, где брактеје међусобно налажу само у базалом делу, те је између кругова цела површина листића слободна.

Дужина и ширина брактеја веома варирају између анализираних врста. Код једногодишњих врста, најдуже и најшире брактеје измерене су код *H. annuus*, док се најситнијим брактејама карактерише *H. praecox* (Таб. 38).

Значајно најдуже брактеје код вишегодишњих врста забележене су код *H. californicus* (21,8 mm) и *H. resinusus* (20,4 mm), а значајно најкраће код *H. pauciflorus* (6,8 mm). Врсте *H. mollis* (4,6 mm) и *H. eggertii* (4,5 mm) карактеришу се најширим брактејама, док *H. salicifolius* (2 mm) и *H. microcephalus* (2,1 mm) имају најуже брактеје (Таб. 38).

На основу индекса изведена су три основна облика брактеја: овалан (< 2), широко-ланцетаст (2-6) и уско-ланцетаст (> 6). Једногодишње врсте *H. annuus* (индекс 1,9) и *H. argophyllus* (индекс 2) имају овалан облик, док врсте *H. petiolaris* (индекс 2,3) и *H. praecox* (индекс 2,8) имају широко-ланцетаст облик брактеја (Таб. 38; Сл. 52). Код вишегодишњих врста, доминантан облик брактеја је широко-ланцетаст. Изузетак су *H. pauciflorus* са овалним обликом брактеја (1,9) и врсте *H. salicifolius* (8,5), *H. californicus* (6,9) и *H. decapetalus* (6,5) са уско-ланцетастим обликом брактеја (Таб. 38; Сл. 53).

Табела 38. Морфолошке карактеристике брактеја испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Дужина брактеја (mm)	Ширина брактеја(mm)	Индекс брактеја	Облик
<b>једногодишње</b>				
<i>H. annuus</i>	23,6±0,2 <sup>a</sup> (2,3)	12,2±0,2 <sup>a</sup> (3,7)	1,9±0,02 <sup>cd</sup> (3,3)	О
<i>H. argophyllus</i>	17,7±0,4 <sup>b</sup> (4,7)	8,5±0,2 <sup>b</sup> (5,9)	2,0±0,02 <sup>c</sup> (2,7)	О
<i>H. petiolaris</i>	13,4±0,2 <sup>c</sup> (3,4)	5,8±0,1 <sup>c</sup> (4,7)	2,3±0,03 <sup>b</sup> (3,6)	ШЛ
<i>H. praecox</i>	13,3±0,4 <sup>c</sup> (6,1)	4,7±0,2 <sup>d</sup> (9,5)	2,8±0,06 <sup>a</sup> (4,7)	ШЛ
<b>вишегодишње</b>				
<i>H. californicus</i>	21,8±0,4 <sup>a</sup> (2,0)	3,2±0,4 <sup>bc</sup> (14)	6,9±0,4 <sup>b</sup> (11,5)	УЛ
<i>H. decapetalus</i>	17,1±0,3 <sup>d</sup> (4,3)	2,7±0,1 <sup>def</sup> (16,6)	6,5±0,6 <sup>bc</sup> (19,7)	УЛ
<i>H. divaricatus</i>	15,6±0,4 <sup>e</sup> (5,3)	2,8±0,4 <sup>def</sup> (16,0)	5,7±0,6 <sup>cde</sup> (22,6)	ШЛ
<i>H. eggertii</i>	18,9±0,3 <sup>c</sup> (2,9)	4,5±0,2 <sup>a</sup> (11,1)	4,2±0,2 <sup>fghi</sup> (9,4)	ШЛ
<i>H. giganteus</i>	12,5±1,3 <sup>ij</sup> (26,0)	2,6±0,3 <sup>fgh</sup> (28,5)	4,9±0,1 <sup>defg</sup> (6,9)	ШЛ
<i>H. glaucophyllus</i>	11,6±0,3 <sup>i</sup> (4,7)	2,7±0,2 <sup>def</sup> (16,5)	4,4±0,4 <sup>fgh</sup> (22,4)	ШЛ
<i>H. grosseserratus</i>	14,5±0,2 <sup>fg</sup> (3,4)	2,6±0,2 <sup>efg</sup> (16,0)	5,7±0,5 <sup>cde</sup> (20,4)	ШЛ
<i>H. hirsuthus</i>	16,9±0,3 <sup>d</sup> (3,9)	3,1±0,1 <sup>bcd</sup> (7,2)	5,5±0,2 <sup>de</sup> (7,4)	ШЛ
<i>H. laevigatus</i>	14±0,3 <sup>g</sup> (5,0)	3,5±0,2 <sup>b</sup> (14,3)	4,0±0,3 <sup>ghi</sup> (15,1)	ШЛ
<i>H. maximilani</i>	12,6±0,2 <sup>h</sup> (4,3)	3,0±0,2 <sup>cde</sup> (16,7)	4,3±0,3 <sup>fgh</sup> (15,8)	ШЛ
<i>H. microcephalus</i>	10,4±0,3 <sup>j</sup> (6,3)	2,1±0,1 <sup>gh</sup> (10,6)	5,0±2,4 <sup>def</sup> (10,9)	ШЛ
<i>H. mollis</i>	14,9±0,2 <sup>ef</sup> (3,7)	4,6±0,2 <sup>a</sup> (9,0)	3,3±0,1 <sup>i</sup> (10,7)	ШЛ
<i>H. nuttalli</i>	12,7±0,2 <sup>h</sup> (3,5)	3,3±0,2 <sup>bc</sup> (13,5)	3,9±0,2 <sup>ghi</sup> (14,5)	ШЛ
<i>H. pauciflorus</i>	6,8±0,1 <sup>k</sup> (4,0)	3,6±0,1 <sup>b</sup> (6,2)	1,9±0,04 <sup>j</sup> (5,7)	О
<i>H. resinusus</i>	20,4±0,2 <sup>b</sup> (2,7)	4,2±0,1 <sup>a</sup> (6,5)	4,9±0,1 <sup>efg</sup> (6,5)	ШЛ
<i>H. salicifolius</i>	17,1±0,3 <sup>d</sup> (4,3)	2±0,2 <sup>h</sup> (15,6)	8,5±0,2 <sup>a</sup> (4,3)	УЛ
<i>H. smithii</i>	10,6±0,2 <sup>j</sup> (5,2)	3±0,2 <sup>cde</sup> (16,7)	3,5±0,08 <sup>hi</sup> (5,2)	ШЛ
<i>H. strumosus</i>	16,8±0,4 <sup>d</sup> (4,9)	2,9±0,2 <sup>cde</sup> (14,4)	5,9±0,7 <sup>bcd</sup> (10,2)	ШЛ
<i>H. tuberosus</i>	14,4±0,3 <sup>fg</sup> (4,5)	3,6±0,2 <sup>b</sup> (11,6)	4,0±0,2 <sup>ghi</sup> (9,0)	ШЛ

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест  $\leq 0,05$ ). Облик брактеја: О - овалан; ШЛ - широко-ланцетаст; УЛ - уско-ланцетаст.



Слика 52. Инволукралне брактеје једногодишњих врста: овалан облик - *H. annuus* (А, А1); широко-ланцетаст облик - *H. petiolaris* (Б, Б1).





Слика 53. Инволукралне брактеје вишегодишњих врста: овалан облик - *H. pauciflorus* (А, А1); широко-ланцетаст облик - *H. mollis* (Б, Б1), *H. smithii* (В, В1); уско-ланцетаст облик - *H. salicifolius* (Г, Г1), *H. californicus* (Д, Д1).

#### 4.2.2.2. Микроморфолошке карактеристике брактеја

Код свих анализираних врста једанослојни епидермис изграђен је од ћелија полигоналног облика, прекривених кутикулом. Код неких врста, најчешће на абаксијалном епидермису, може се уочити и присуство воска. У поређењу са епидермисом лиске, развијеност воска на епидермису брактеја је значајно мања. Врсте које су се у микроморфолошкој анализи брактеја издвојиле од других анализираних врста са нешто боље развијеним восковима су *H. glaucophyllus*, *H. smithii*, *H. microcephalus* и *H. resinosus* (Сл. 54). На епидермису брактеја јављају се стоме истог типа као на епидермису лиске. Код свих анализираних врста, као последица распореда листића у инволукруму, у базалом региону адаксијалног епидермиса брактеја присуство стома није забележено.

Микроморфолошким анализом брактеја потврђено је и присуство истог типа трихома као и на епидермису лиске, нежлездане и оба типа жлезданих трихома, линеарне и капитатне, различите густине и дистрибуције. Код врста где се трихоме јављају и абаксијално и адаксијално увек је већа густина трихома на абаксијалној страни листића.

Код анализираних врста дуге нежлездане трихоме најчешће су локализоване на рубовима базалног дела и/или дуж главног нерва брактеја (Таб. 39; Сл. 55 А, Б). Као и код листа, оштро-длакав индументум на оба епидермиса уочава се само код врста *H. mollis* и *H. maximiliani* са очигледном разликом у њиховој густини између ове две врсте (Сл. 56 А, Б). Изузетно густ, оштро-длакав индументум забележен је код врсте *H. mollis* (Сл. 56 А). Код мањег броја врста присуство овог типа индументума забележено је само на абаксијалном епидермису. Врста *H. argophyllus* се једина издваја по специфичном, густом, вунастом индументуму, што се поклапа са описом датим за епидермис листа (Таб. 39; Сл. 55 Г).

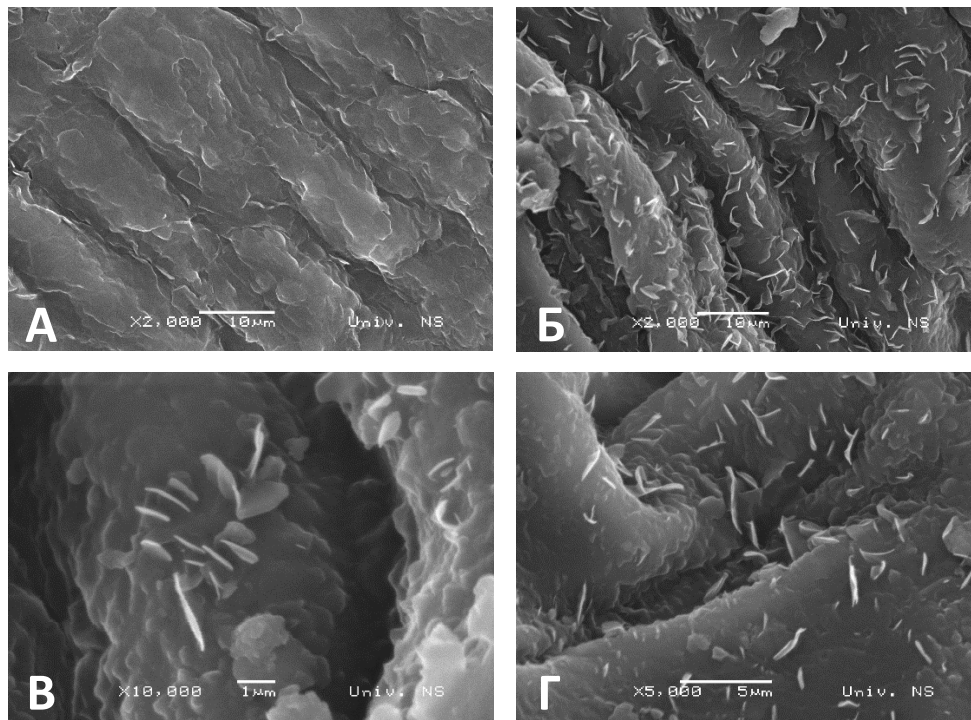
Кратке нежлездане трихоме могу бити присутне дуж целе површине брактеје, адаксијално или абаксијално или на рубу, или само у горњој половини. (Таб. 39; Сл. 55 Д-Е). Код *H. annuus*, *H. petiolaris*, *H. praecox*, *H. giganteus*, *H. grosseserratus*, *H. nuttalli*, *H. strumosus* кратке нежлездане трихоме су присутне на оба епидермиса и формирају круто-длакав индументум различите густине. За разлику од епидермиса листа где су трихоме, које граде круто-длакав индументум, изузетно дебелеозидне, на епидермису брактеја често су код овог типа трихома ћелије спљоштене, што упућује на тање ћелијске зидове (Сл. 55 Ђ, Ћ1). Храпав индументум брактеја грађен од кратких нежлезданих трихома купастог изгледа, забележен је код врста *H. eggertii*, *H. decapetalus*, *H. divaricatus* и *H. resinosus* (Сл. 55 Ж).

На зидовима нежлезданих трихома уочавају се округласте протуберанце, више или мање изражене (Сл. 56 В-Ђ).

Присуство жлезданих, капитатних и линеарних трихома забележено је код већине анализираних врста. Капитатне жлездане трихоме најчешће су дистрибуиране само на наличју (*H. annuus*, *H. californicus*, *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. hirsutus*, *H. maximiliani*, *H. microcephalus*, *H. resinosus*, *H. smithii* и *H. tuberosus*). Присуство капитатних жлезданих трихома на оба епидермиса забележено је једино код врста *H. mollis* и *H. nuttalli* (Таб. 39). Изузетно густо дистрибуиране капитатне жлездане трихоме уочене су код *H. annuus*, *H. californicus*, *H. mollis*, *H. nuttalli* и *H. resinosus*, док су код *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. hirsutus*, *H. maximiliani*, *H. smithii* и *H. tuberosus* присутне у мањем броју.

Линеарне жлездане трихоме присутне су код свих врста и најчешће се јављају у комбинацији са унисеријатним нежлезданим трихомама. Па тако, врсте које имају густ индументум нежлезданих трихома најчешће имају и густо распоређене линеарне трихоме. Код већине врста њихово присуство је забележено на оба епидермиса, међутим,

могу бити локализоване и само дуж нерва (Таб. 39). Код врста *H. argophyllus*, *H. californicus*, *H. giganteus*, *H. hirsuthus*, *H. mollis*, *H. microcephalus*, *H. nuttalli*, *H. resinosus* и *H. tuberosus* присутне су веома густо дистрибуиране линеарне жлездане трихоме.

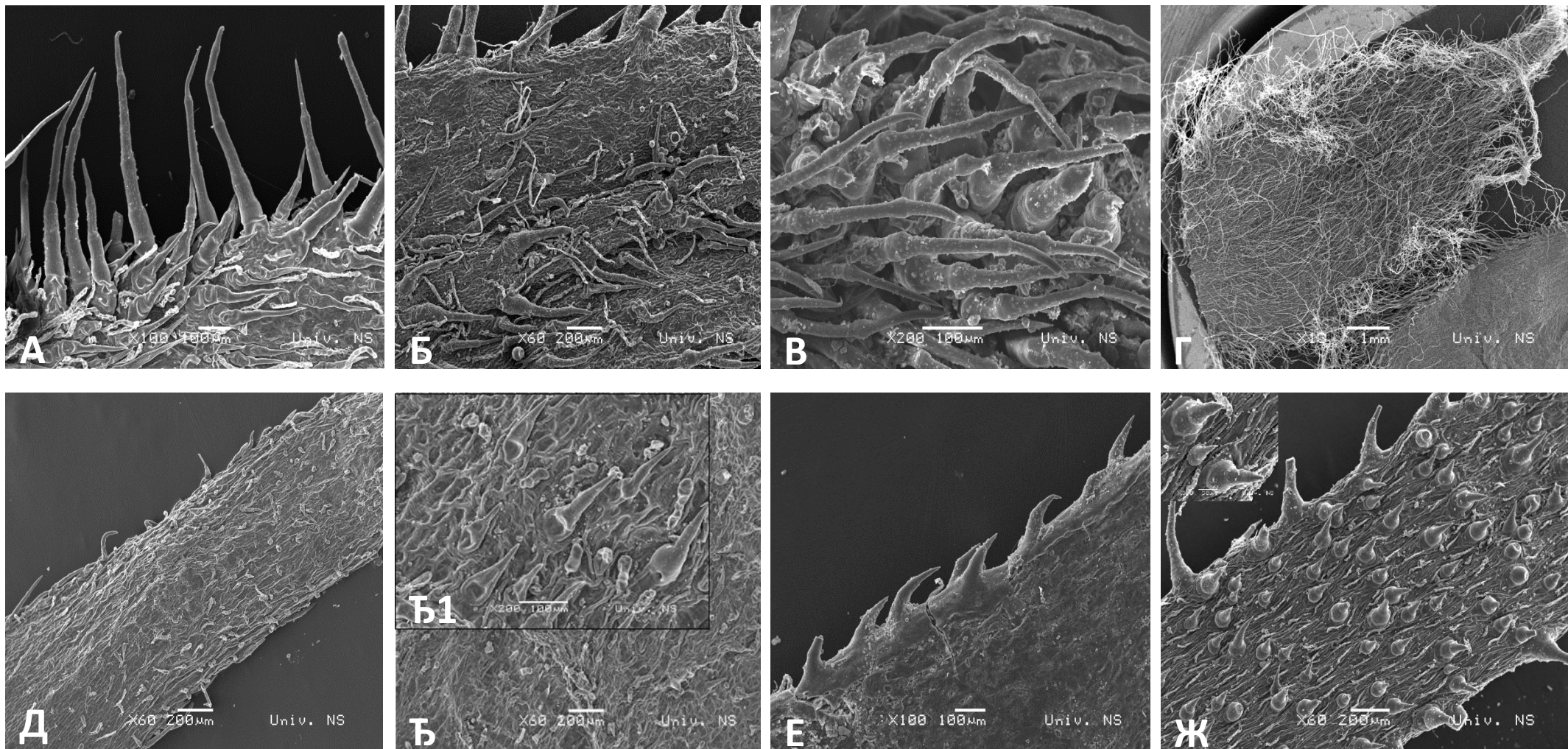


Слика 54. Микрографије епидермиса брактеја, детаљ - абаксијални епидермис са епикутикуларним воштеним структурама: *H. glaucophyllus* (А), *H. smithii* (Б), *H. microcephalus* (В), *H. resinosus* (Г).

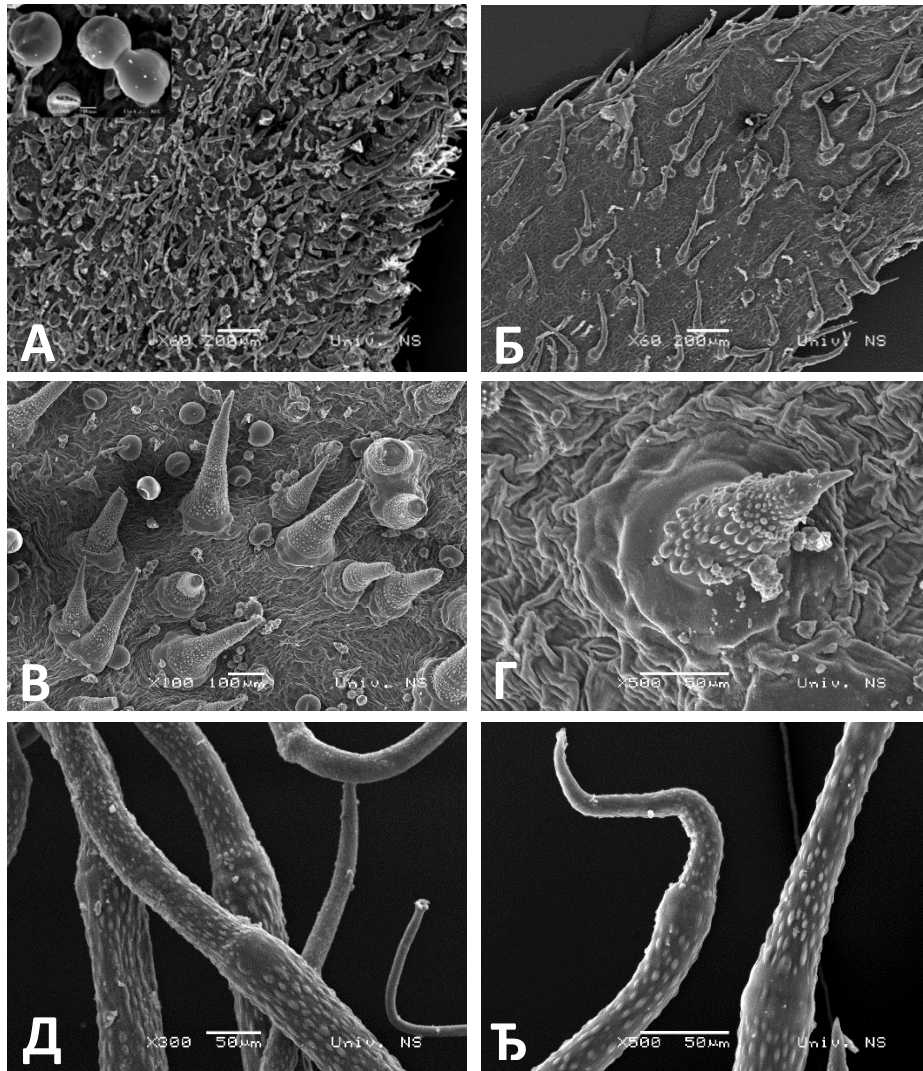
Табела 39. Приказ дистрибуције нежлезданих и жлезданих трихома на епидермису брактеја свих анализираних врста рода *Helianthus*.

Врсте тип трихома/индументум	Адаксијални епидермис						Абаксијални епидермис					
	Л1	Л2	Л3	Л4	Л5	Л6	Л1	Л2	Л3	Л4	Л5	Л6
<b>једногодишње</b>												
<i>H. annuus</i>	-	+	#	-	-	+	-	+	#*	-	+	+
<i>H. argophyllus</i>	-	-	-	•	-	#•	-	-	-	+	-	+
<i>H. petiolaris</i>	-	•	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+
<i>H. praecox</i>	-	+	#	-	-	#	-	+	#	-	-	+
<b>вишегодишње</b>												
<i>H. californicus</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. decapetalus</i>	+	*	#	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. divaricatus</i>	+	-	#	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. eggertii</i>	#	#	-	-	-	+	#	#	-	-	-	#
<i>H. giganteus</i>	-	+	#	-	-	+	-	+	#*	-	-	+
<i>H. glaucophyllus</i>	-	#	#	-	-	+	-	#	#	-	-	#
<i>H. grosseserratus</i>	-	+	#	-	-	+	-	+	#*	-	-	+
<i>H. hirsuthus</i>	-	+	#	-	-	+	-	+	+	-	+	+
<i>H. laevigatus</i>	-	#	#	-	-	+	-	#	#	-	-	#
<i>H. maximilani</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. microcephalus</i>	-	+	#	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. mollis</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. nuttalli</i>	-	+	#	-	+	+	-	+	#	-	+	+
<i>H. pauciflorus</i>	-	+	#	-	-	+	-	-	#	-	-	#
<i>H. resinusus</i>	+	-	#	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>H. salicifolius</i>	-	#	#	-	-	+	-	#•	#	-	-	+
<i>H. smithii</i>	-	#	-	-	-	+	-	#	-	-	+	+
<i>H. strumosus</i>	-	+	#	-	-	+	-	+	#	-	-	+
<i>H. tuberosus</i>	-	+	#	-	-	+	-	-	+	-	+	+

Л1: унисеријатне нежлездане купасте, индументум - храпав; Л2: чекињасте, индументум - круто-длакав; Л3: дуге, индументум - оштро-длакав; Л4: кончасте трихома, индументум - вунаст; Л5: жлездане капитатне; Л6: жлездане линеарне. + карактер присутан, - карактер није присутан, \* карактер присутан само дуж главног нерва, # карактер присутан само на ободу листа, • карактер присутан само у горњој половини листа.



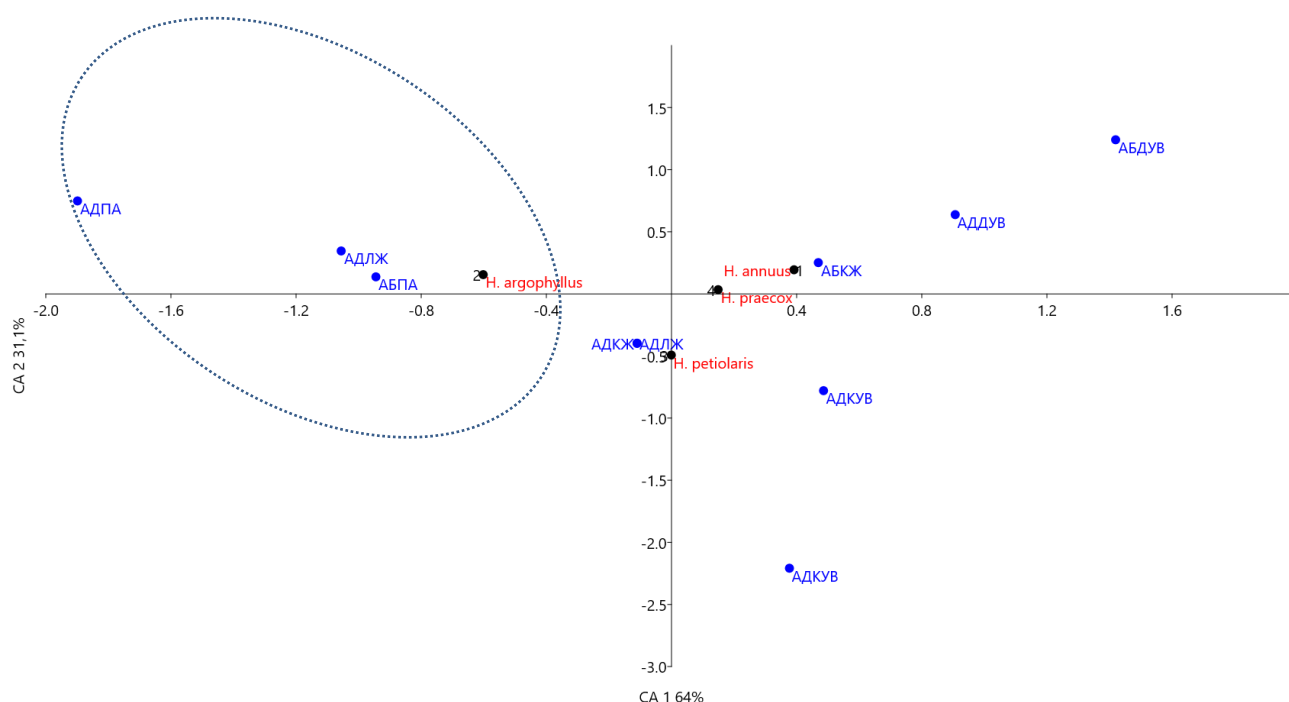
Слика 55. Микрографије епидермиса брактеја. Дуге унисеријатне нежлездне трихоме: *H. nuttalli* (А), *H. hirsutus* (Б), *H. mollis* (В); Кончасте нежлездане трихоме, вунаст идументум: *H. argophyllus* (Г); Кратке унисеријатне нежлездане чекињасте трихоме, круто-длакав идументум: *H. salicifolius* (Д), *H. annuus* (Ђ, Ђ1), *H. smithii* (Е); Кратке унисеријатне купасте нежлездане, храпав идументум: *H. divaricatus* (Ж).



Слика 56. Микрографија епидермиса бракејеја. Различита густина дугих унисеријатних нежлездних и капитатних жлездане трихома: *H. mollis* (А), *H. maximiliani* (Б); протуберанце: *H. annuus* (В), *H. petiolaris* (Г), *H. hirsutus* (Д), *H. maximiliani* (Ђ).

#### 4.2.2.2.1. Коресподентна анализа на основу микроморфолошких карактера брактеја

Резултати коресподентне анализе једногодишњих врста рода *Helianthus* показују да се у односу на прву и другу осу *H. argophyllus* издваја по присуству кончастих нежлезданих трихома које граде специфичан, вунаст индументум, како адаксијално тако и абаксијално, као и по присуству линеарних жлезданих трихома само у вршном делу адаксијалног епидермиса. Такође, иста дистрибуција дугих унисеријатних нежлезданих трихома дуж обода листића, блиско позиционира врсте *H. annuus* и *H. praecox*. Врсту *H. annuus* описује и присуство капитатних жлезданих трихома на абаксијалном епидермису брактеја, чије присуство није забележено код преосталих анализираних врста (Таб. 40; Сл. 57). Присуство чекињастих трихома на оба епидермиса, као заједнички карактер за врсте *H. annuus*, *H. praecox* и *H. petiolaris*, статистички значајно се издваја на другој оси.



Слика 57. Положај центроида и стање карактера анализираних једногодишњих врста рода *Helianthus* на основу присуства и дистрибуције нежлезданих и жлезданих трихома у простору прве две коресподентне осе. \* Чекињасте унисеријатне нежлездане трихоме (АДКУВ, АБКУВ), Дуге унисеријатне нежлездане трихоме (АДДУВ, АБДУВ), Кончаст нежлездане трихоме (АДПА, АБПА), Капитатне жлездане трихоме (АДКЖ, АБКТ), Линеарне жлездане трихоме (АДЛЖ, АБЛЖ).

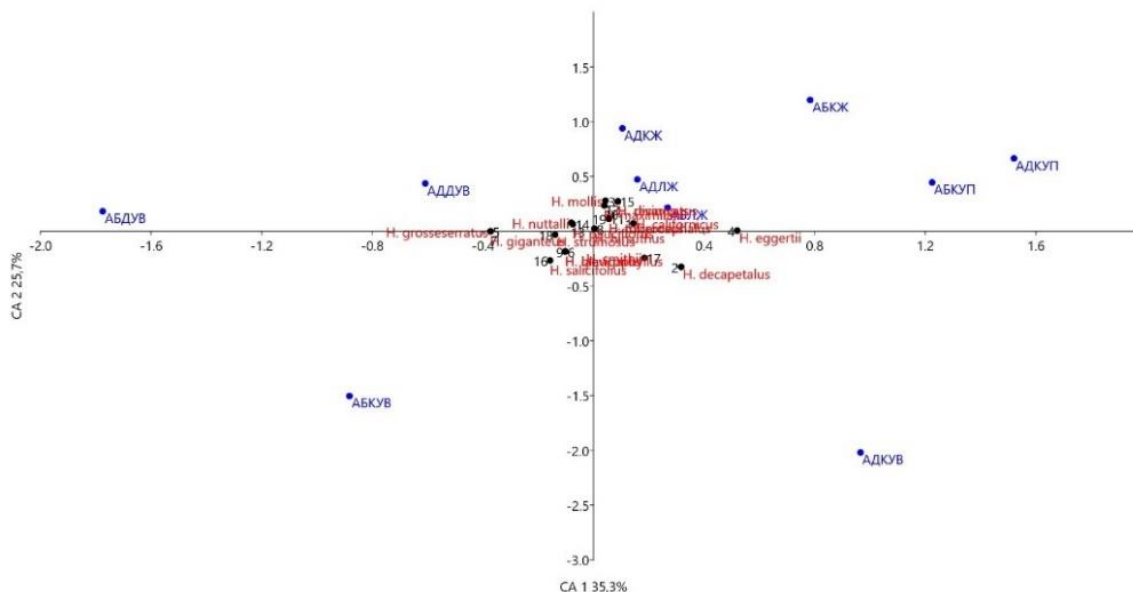
Табела 40. Стање карактера епидермиса брактеја у простору прве три осе коресподентне анализе код испитиваних једногодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактер	СА 1	СА 2	СА 3
<b>Адаксијални епидермис</b>			
Нежлездане унисеријатне трихоме			
Чекињасте	0,037	<b>-2,208</b>	0,534
Дуге	<b>0,906</b>	0,638	<b>-1,992</b>
Кончасте	<b>-1,898</b>	<b>0,748</b>	<b>0,993</b>
Жлездане трихоме			
Капитатне	0,101	-0,397	-0,173
Линеарне жлездане трихоме	<b>-1,055</b>	0,345	<b>-0,845</b>
<b>Абаксијални епидермис</b>			
Нежлездане унисеријатне трихоме			
Чекињасте	0,485	<b>-0,778</b>	-0,562
Дуге	<b>1,419</b>	<b>1,240</b>	<b>0,945</b>
Кончасте	<b>-0,944</b>	0,137	0,370
Жлездане трихоме			
Капитатне	0,469	0,251	<b>1,617</b>
Линеарне	-0,110	-0,397	-0,173

\* Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

На графикону коресподентне анализе микроморфолошких карактера брактеја вишегодишњих представника рода *Helianthus* видимо да анализирани врсте чине релативно хомогену групу у односу на анализирани карактере. Варијабле које су највише допринеле сепарацији су дистрибуција купастих и чекињастих трихома, као и дистрибуција дугих нежлезданих и капитатних жлезданих трихома на епидермису наличја брактеја (Таб. 41; Сл. 58). Дистрибуција купастих трихома само на рубу листића доприноси издвајању врсте *H. eggertii* на првој оси. Код већина врста забележено је присуство дугих унисеријатних нежлезданих трихома на абаксијалном епидермису, што доводи до њиховог груписања у централном делу графикона. Дистрибуција овог типа трихома дуж главног нерва доприноси благом одвајању врста *H. grosseserratus* и *H. giganteus*.





Слика 58. Положај центроида и стање карактера анализаних вишегодишњих врста рода *Helianthus* на основу присуства и дистрибуције нежлезданих и жлезданих трихома у простору прве две коресподентне осе. \*Купасте унисеријатне нежлездане трихоме (АДКУП, АБКУП), Чекињасте унисеријатне нежлездане трихоме (АДКУВ, АБКУВ), Дуге унисеријатне нежлездане трихоме (АДДУВ, АБДУВ), Капитатне жлездане трихоме (АДКЖ, АБКЖ), Линеарне жлездане трихоме (АДЛЖ, АБЛЖ).

Табела 41. Стање карактера епидермиса брактеја у простору прве три осе коресподентне анализе код испитиваних вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактер	СА 1	СА 2	СА 3
<b>Адаксијални епидермис</b>			
Нежлездане унисеријатне трихоме			
Купасте	<b>-1,520</b>	0,665	-1,205
Чекињасте	<b>0,965</b>	<b>-2,019</b>	-0,619
Дуге	-0,608	0,436	0,010
Жлездане трихоме			
Капитатне	0,104	<b>0,940</b>	<b>0,949</b>
Линеарне	0,158	0,473	0,473
<b>Абаксијални епидермис</b>			
Нежлездане унисеријатне трихоме			
Купасте	<b>1,224</b>	0,445	<b>0,937</b>
Чекињасте	<b>-0,882</b>	<b>-1,504</b>	<b>1,874</b>
Дуге	<b>-1,775</b>	0,182	<b>-1,253</b>
Жлездане трихоме			
Капитатне	<b>0,783</b>	1,198	<b>1,451</b>
Линеарне	0,268	0,214	-0,002

\* Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

### 4.2.2.3. Анатомске карактеристике брактеја

У анатомском погледу брактеје анализираних врста су дорзивентралне грађе. Облик попречног пресека одређен је карактеристикама главног нерва и дебљином брактеје на  $\frac{1}{4}$  ширине. Код свих испитиваних врста маргине ламине су заобљене (Сл. 59-60.1.). На попречним пресецима уочавају се разлике у изгледу адаксијалне стране, која може бити конкавна или равна. Абаксијална страна може бити конвексна или равна, при чему је средишњи део услед развијености главног нерва код већине врста изражен. Испупченост главног нерва са абаксијалне стране може бити мање или више изражена.

Највише вредности дебљине пресека брактеја у зони главног нерва имају једногодишња врста *H. annuus* (1109  $\mu\text{m}$ ) и вишегодишње врсте *H. resinusus* (947  $\mu\text{m}$ ) и *H. pauciflorus* (868  $\mu\text{m}$ ). Са најнижим вредностима издвајају се *H. praecox* (922  $\mu\text{m}$ ), *H. glaucophyllus* (395  $\mu\text{m}$ ), *H. microcephalus* (404  $\mu\text{m}$ ) и *H. divaricatus* (410  $\mu\text{m}$ ) (Таб. 42). Испупченост главног нерва дефинисана је индексом брактеја (однос дебљине брактеја у зони главног нерва и дебљине на  $\frac{1}{4}$  листића). Што је већа разлика у њиховом односу то је уочљивост главног нерва на абаксијалној страни листића јаснија. Индекс брактеја код већине анализираних врста износио је у просеку око 1,5. Међу једногодишњим врстама није забележена статистички значајна разлика у вредностима индекса брактеја (1,4-1,5) за разлику од вишегодишњих где су уочене сигнификантне разлике. Високе вредности индекса брактеја уочене су код вишегодишњих врста *H. microcephalus* (2), *H. decapetalus* и *H. divaricatus* (1,9), те је и истакнутост главног нерва код ових врста најуочљивија (Сл. 60.1. В; Сл. 60 Б, В). Најниже вредности индекса забележене су код *H. maximiliani* (1,1) (Таб 42; Сл. 60.1. Б). Епидермис је изграђен од једног слоја ситних, округлих епидермалних ћелија приближно исте величине прекривених кутикулом. Код свих анализираних врста, испод епидермиса адаксијално и абаксијално уочава се коленхим. Коленхим са абаксијалне стране у нивоу главног нерва је најбоље развијен (2 до 4 слоја) у односу на адаксијалну (1 до 2 слоја) (Сл. 59-60.1.). Боље развијен коленхим имају врсте *H. argophyllus*, *H. divaricatus* (4 слоја) и *H. microcephalus* (3 слоја) (Сл. 61 А).

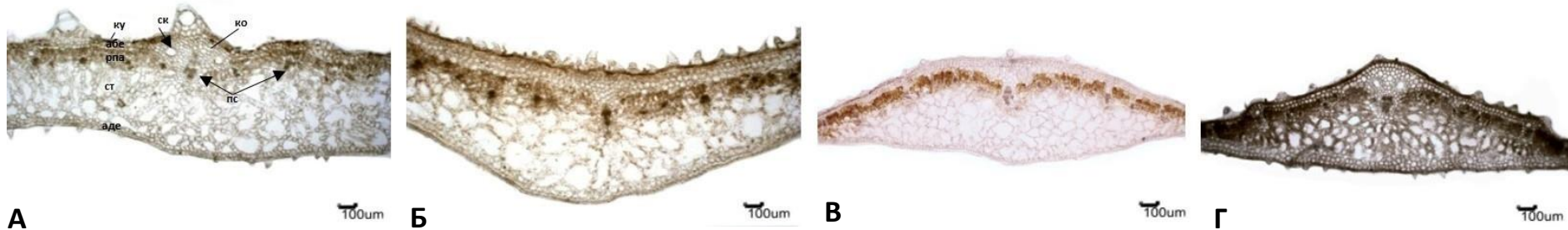
Хлоренхимско ткиво брактеја издиференцирано је на палисадно и сунђерасто. Ћелије палисадног ткива су ситне, рудиментиране, правоугаоне, богате хлоропластима (Сл. 61 Ж). Код свих анализираних једногодишњих врста, палисадно ткиво се протеже дуж абаксијалне стране листа (Сл. 59 А-Г; Сл. 61 Б). Палисадно ткиво већине вишегодишњих врста је најчешће је уочљиво само на ободу лиске (Сл. 61 Г). Код врста *H. divaricatus*, *H. pauciflorus* и *H. mollis* дистрибуција палисадног ткива је дисконтинуирана, долази до прекида у нивоу главног нерва (Сл. 61 В, Д, Ђ, Е).

Сунђерасто ткиво је боље развијено у односу на палисадно, карактерише се присуством интерцелулара различите величине. Код већине испитиваних врста сунђерасто ткиво је испуњено крупним интерцелуларима, осим код врста *H. divaricatus*, *H. eggertii* и *H. salicifolius* где је сунђерасто ткиво компактније са присуством ситних интерцелулара (Сл. 60 В и Г; Сл. 60.1. Ж). Код врста где је палисадно ткиво присутно само на ободу лиске, сунђерасто ткиво испуњава простор између адаксијалног и абаксијалног коленхима. Код врста где се палисадно ткиво пружа дуж брактеја, сунђерасто ткиво је присутно испод палисадног ткива. Сунђерасто ткиво је вишеслојно и најбоље развијене у нивоу главног нерва, с тим да се број слојева смањује ка ободу (Сл. 59-60.1.).

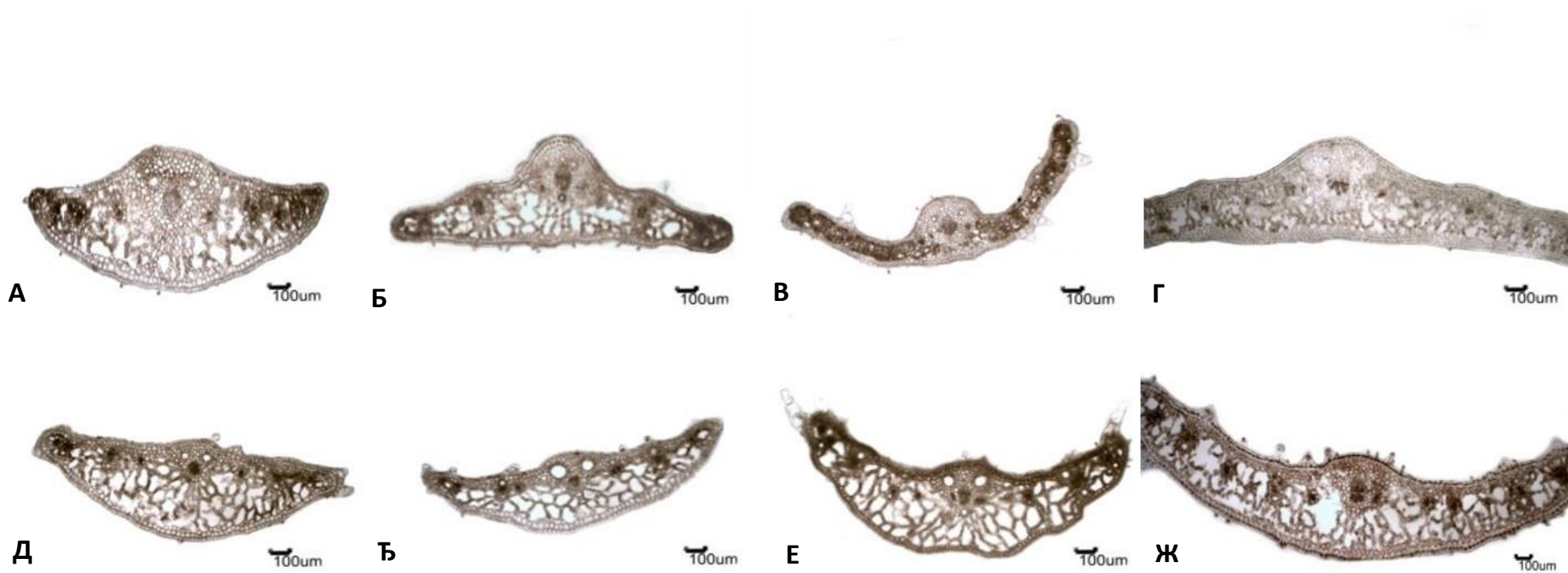
Проводни систем чине ситни, колатерални затворени проводни снопићи, при чему је централно постављен крупнији снопић главног нерва (Сл. 61 Б). Проводни снопићи распоређени су у једном низу, ближе абаксијалној страни листа. Са повећањем ширине брактеје, повећава се и број латералних проводних снопића. Највећи број проводних снопића међу једногодишњим врстама има *H. annuus* (41) а најмањи *H.*

*praecox* (15). Највећи број проводних снопића међу вишегодишњим врстама имају *H. mollis* и *H. eggertii*, просечно 16 а најмањи *H. salicifolius* и *H. giganteus*, просечно 8 (Таб. 42).

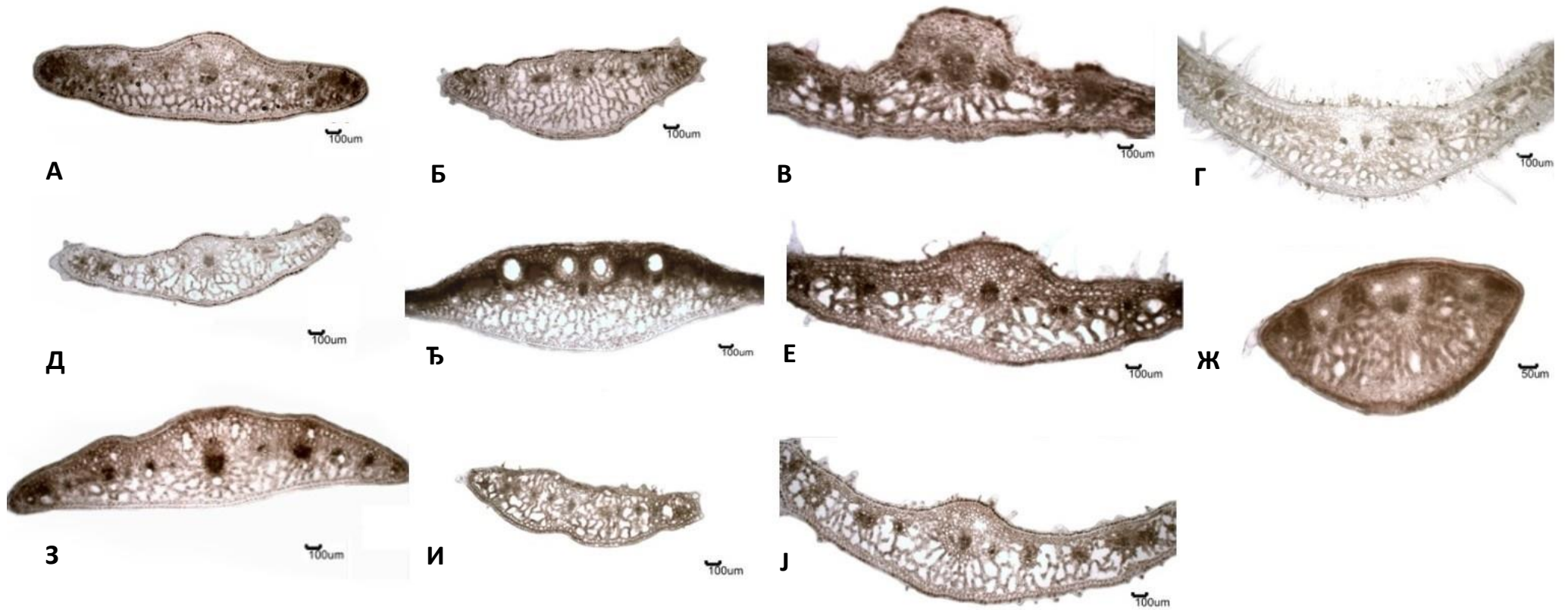
Код свих анализирани врста уз флоемске елементе проводних снопића уочавају се секреторни канали различите величине. Уз главни нерв, увек су постављена два најкрупнија секреторна канала, док су латерални нешто ситнији (Сл. 59-60.1). Број секреторних канала варира између врста. У односу на све анализиране врсте, статистички значајно најкрупнији секреторни канали, као и њихов највећи број (17 у просеку) забележен је код вишегодишње врсте *H. pauciflorus* (Таб. 42; Сл. 61 Д, Ђ). Врсте са најмањим бројем секреторних канала су једногодишња *H. praecox* (7) и вишегодишње *H. californicus* и *H. tuberosus* (5 у просеку) (Таб. 42).



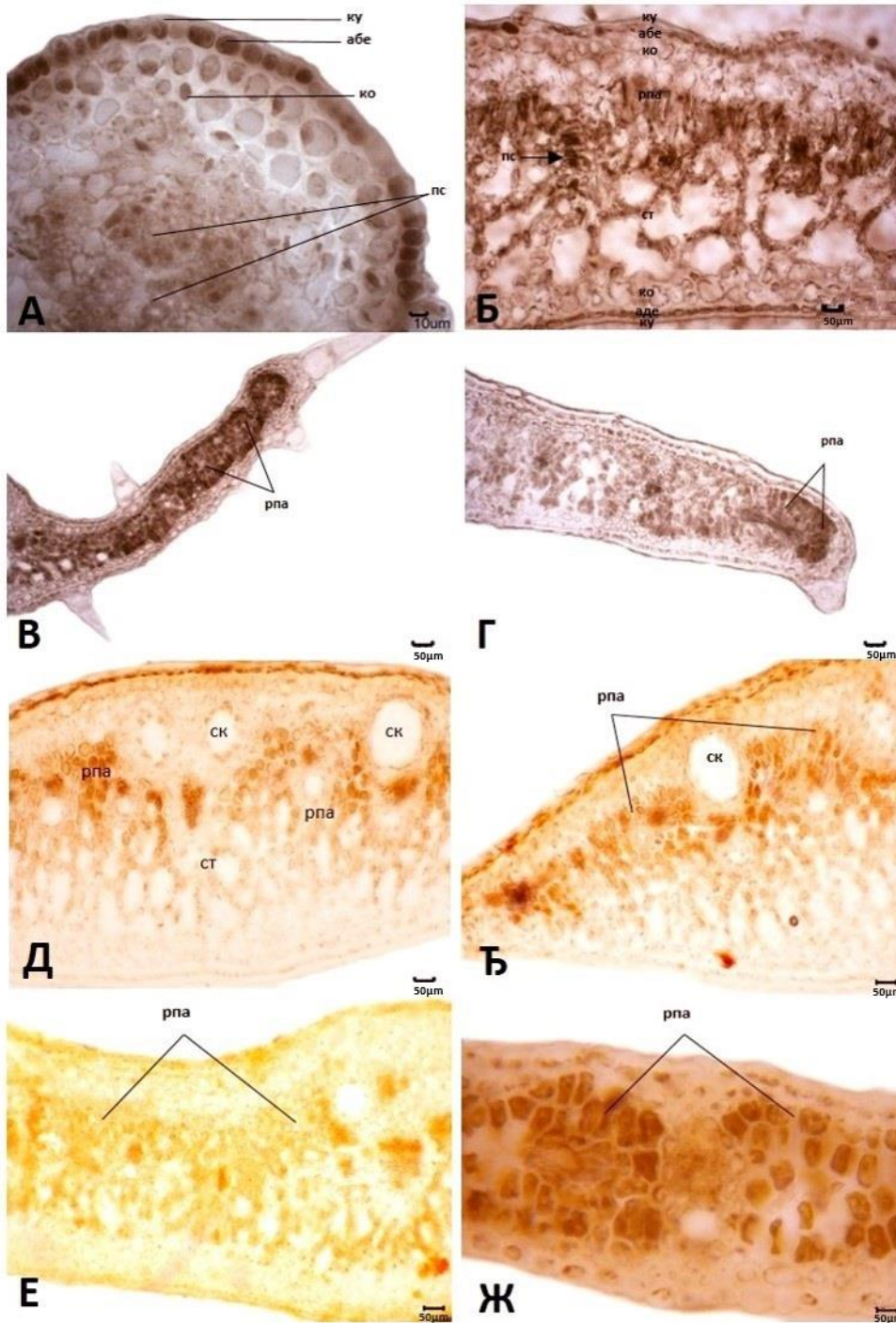
Слика 59. Попречни пресек брактеја: **Једногодишње врсте:** *H. annuus* (А), *H. argophyllus* (Б), *H. petiolaris* (В), *H.praecox* (Г).\* ку - кутикула, абе - абаксијални епидермис, ко - коленхим, пс - проводни снопић, рпа - рудиментирани палисад, ст - сунђерасто ткиво, ск - секреторни канал.



Слика 60. Попречни пресек брактеја, **Вишегодишње врсте:** *H. californicus* (А), *H. decapetalus* (Б), *H. divaricatus* (В), *H. egerii* (Г), *H. giganteus* (Д), *H. glaucophyllus* (Ё), *H. grosseserratus* (Е), *H. hirsutus* (Ж).



Слика 60.1. Попречни пресек брактеја, **Вишегодишње врсте:** *H. laevigatus* (A), *H. maximiliani* (Б), *H. microcephalus* (B), *H. mollis* (Г), *H. nuttalli* (Д), *H. pauciflorus* (Ђ), *H. resinosus* (E), *H. salicifolius* (Ж), *H. smithii* (З), *H. strumosus* (И), *H. tuberosus* (J).



Слика 61. Попречини пресек брактеја, детаљ грађе: *H. microcephalus* (А), *H. argophyllus* (Б), *H. divaricatus* (В), *H. eggertii* (Г), *H. rauciflorus* (Д, Ђ), *H. mollis* (Е), *H. divaricatus* (Ж) \* ку - кутикула, абе - абаксијални епидермис, ко - коленим, пс - проводни снопић, рпа - рудиментирани палисад, ст - сунђерасто ткиво, ск - секреторни канал.

Табела 42. Анатомске карактеристике брактеја испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

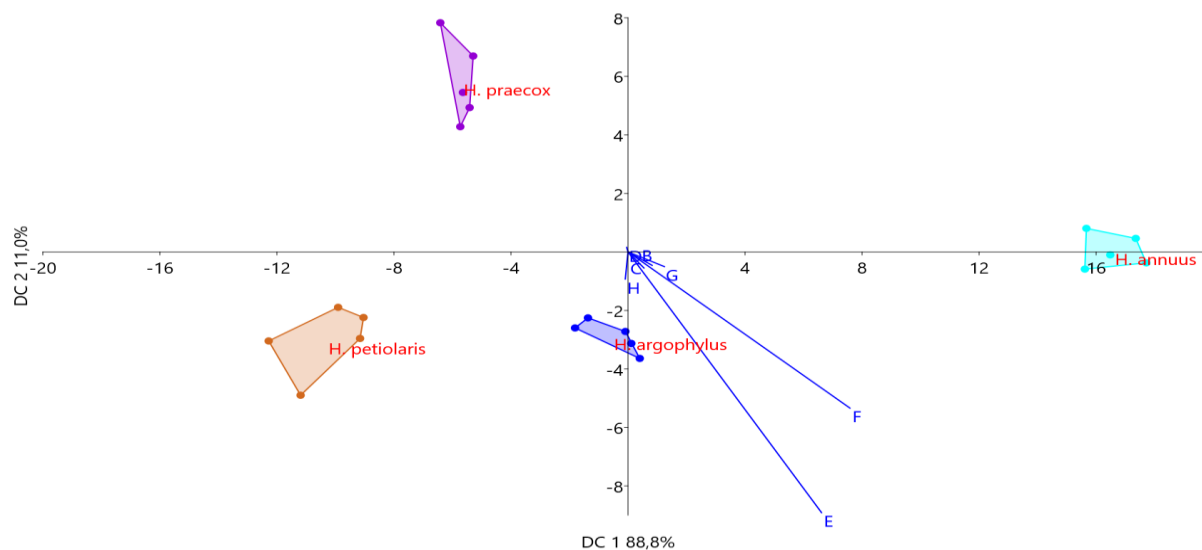
Врста	Д. брактеја на г. н. (µм)	Д. брактеја на ¼ ширине (µм)	Индекс	Бр. секреторних канала на пресеку	Бр. п. с. на пресеку
<b>Једногодишње</b>					
<i>H. annuus</i>	1109±50,3 <sup>a</sup> (7,8)	808±52,3 <sup>a</sup> (11,2)	1,4±0,02 <sup>a</sup> (3,7)	10±0,06 <sup>b</sup> (10,0)	41±0,9 <sup>a</sup> (3,7)
<i>H. argophyllus</i>	971±18,9 <sup>b</sup> (3,4)	656±30,2 <sup>b</sup> (7,9)	1,5±0,06 <sup>a</sup> (7,4)	14±0,3 <sup>a</sup> (4,2)	21±0,3 <sup>b</sup> (2,8)
<i>H. petiolaris</i>	1003±55,9 <sup>ab</sup> (9,7)	669±42,8 <sup>ab</sup> (11)	1,5±0,01 <sup>a</sup> (2,3)	14±0,3 <sup>a</sup> (4,0)	16±0,3 <sup>c</sup> (3,5)
<i>H. praecox</i>	922±24,2 <sup>b</sup> (4,5)	623±41,8 <sup>b</sup> (11,6)	1,5±0,07 <sup>a</sup> (8,4)	7±0,3 <sup>c</sup> (7,9)	15±0,3 <sup>c</sup> (3,9)
<b>Вишегодишње</b>					
<i>H. californicus</i>	817 ±32,4 <sup>bc</sup> (6,9)	482±37,4 <sup>bc</sup> (13,4)	1,7±0,2 <sup>cde</sup> (16,7)	5±0,3 <sup>i</sup> (6,7)	8±0,3 <sup>hi</sup> (6,9)
<i>H. decapetalus</i>	702±1,9 <sup>ef</sup> (0,5)	373±30 <sup>efg</sup> (13,9)	1,9±0,1 <sup>abc</sup> (13,7)	9±0,3 <sup>de</sup> (6,7)	9±0,3 <sup>ghi</sup> (6,7)
<i>H. divaricatus</i>	410±6,9 <sup>k</sup> (2,9)	206±9 <sup>i</sup> (7,6)	1,9±0,09 <sup>ab</sup> (8,5)	7±0,3 <sup>ghi</sup> (8,7)	12±0,3 <sup>bc</sup> (4,7)
<i>H. eggertii</i>	668±1,2 <sup>fg</sup> (0,3)	389±19,3 <sup>def</sup> (8,6)	1,7±0,08 <sup>cde</sup> (8,9)	12±0,3 <sup>b</sup> (4,7)	15±0,3 <sup>a</sup> (3,7)
<i>H. giganteus</i>	599±18 <sup>gh</sup> (5,2)	442±28,9 <sup>cd</sup> (11,3)	1,4±0,05 <sup>gh</sup> (7,2)	6±0,7 <sup>hij</sup> (5,9)	8±0,3 <sup>ij</sup> (7,5)
<i>H. glaucophyllus</i>	395±21,7 <sup>k</sup> (9,5)	261±11,2 <sup>hi</sup> (7,5)	1,5±0,03 <sup>efg</sup> (4,0)	7±0,3 <sup>fg</sup> (7,8)	8±0,3 <sup>hi</sup> (6,9)
<i>H. grosseserratus</i>	495±22,6 <sup>ij</sup> (5,6)	311±21,5 <sup>gh</sup> (12)	1,6±0,04 <sup>def</sup> (5,08)	11±0,3 <sup>c</sup> (5,4)	10±0,3 <sup>fg</sup> (5,9)
<i>H. hirsutus</i>	585±16,2 <sup>h</sup> (4,8)	399±14,9 <sup>de</sup> (6,5)	1,5±0,04 <sup>efg</sup> (5,5)	10±0,3 <sup>cd</sup> (5,6)	12±0,3 <sup>bcd</sup> (4,9)
<i>H. laevigatus</i>	775±25,3 <sup>cde</sup> (5,6)	516±5,3 <sup>b</sup> (2,8)	1,5±0,06 <sup>efg</sup> (7,5)	9±0,3 <sup>de</sup> (6,7)	12±0,7 <sup>bc</sup> (9,4)
<i>H. maximiliani</i>	594±31,8 <sup>gh</sup> (9,3)	518±17,9 <sup>b</sup> (6)	1,1±0,02 <sup>h</sup> (3,5)	6±0,3 <sup>ij</sup> (10,1)	9±0,2 <sup>gh</sup> (16,5)
<i>H. microcephalus</i>	404±9,3 <sup>k</sup> (3,9)	194±4,2 <sup>i</sup> (3,8)	2±0,09 <sup>a</sup> (7,9)	8±0,3 <sup>efg</sup> (7,5)	10±0,3 <sup>fg</sup> (5,9)
<i>H. mollis</i>	791±20 <sup>cd</sup> (4,4)	518±25,4 <sup>b</sup> (8,5)	1,5±0,02 <sup>efg</sup> (9,8)	8±0,5 <sup>ef</sup> (6,2)	16±0,3 <sup>a</sup> (3,7)
<i>H. nuttallii</i>	565±7,1 <sup>hi</sup> (2,2)	391±22,6 <sup>def</sup> (10)	1,5±0,1 <sup>efg</sup> (3,5)	7±0,3 <sup>fg</sup> (7,8)	10±0,3 <sup>ef</sup> (5,6)
<i>H. pauciflorus</i>	868±49,7 <sup>b</sup> (9,9)	593±10,8 <sup>a</sup> (3,2)	1,5±0,06 <sup>efg</sup> (8,2)	17±0,9 <sup>a</sup> (10,6)	13±0,3 <sup>b</sup> (4,6)
<i>H. resinusus</i>	947±29,4 <sup>a</sup> (5,4)	529±21,1 <sup>b</sup> (6,9)	1,8±0,05 <sup>bcd</sup> (4,8)	6± 0,2 <sup>hij</sup> (8,7)	12±0,3 <sup>cd</sup> (4,9)
<i>H. salicifolius</i>	422±3,6 <sup>k</sup> (1,5)	329±11,1 <sup>fg</sup> (5,8)	1,3±0,03 <sup>gh</sup> (4,4)	7±0,3 <sup>fg</sup> (7,9)	8±0,3 <sup>i</sup> (7,5)
<i>H. smithii</i>	713±44,6 <sup>def</sup> (10,8)	538±36,9 <sup>ab</sup> (11,9)	1,3±0,008 <sup>gh</sup> (1,2)	11±0,6 <sup>c</sup> (10,8)	11±0,7 <sup>de</sup> (7,5)
<i>H. strumosus</i>	458±28,5 <sup>jk</sup> (10,8)	329±18,2 <sup>efgh</sup> (9,6)	1,4±0,06 <sup>fgh</sup> (7,8)	7±0,3 <sup>fgh</sup> (7,5)	10±0,3 <sup>fg</sup> (5,9)
<i>H. tuberosus</i>	732±18,8 <sup>def</sup> (4,5)	481±13,5 <sup>bc</sup> (4,9)	1,5±0,07 <sup>efg</sup> (8,8)	5±0,3 <sup>i</sup> (10,8)	11±0,3 <sup>cde</sup> (5,0)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест ≤ 0,05). Д. - дебљина, Бр. - број, п. с. - проводни снопић, г. н. - главни нерв.



#### 4.2.2.4. Дискриминација врста на основу квантитативних морфо-анатомских карактера брактеја

Резултати дискриминантне анализе морфо-анатомских карактеристика брактеја у оквиру једногодишњих врста указују да одређени карактери прве две осе дискриминације са скоро стопроцентним учешћем доприносе сепарацији врста. Дебљина брактеја у зони главног нерва као и на  $1/4$  ширине и број проводних снопића су карактери који највише доприносе дискриминацији врста (Таб. 43; Сл. 62). Морфолошки карактери брактеја се нису показали као статистички значајни за раздвајање испитиваних једногодишњих врста.



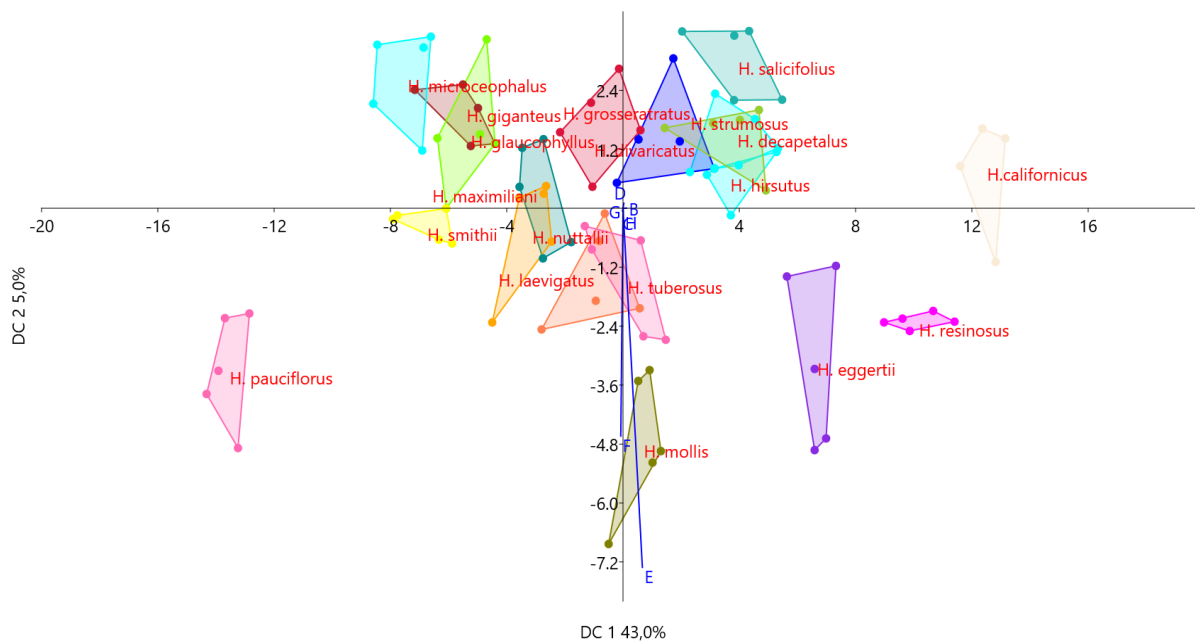
Слика 62. Графички приказ позиције центроида анализираних морфо-анатомских карактера брактеја испитиваних једногодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве и друге дискриминантне осе. \*Дужина брактеја (А), Ширина брактеја (В), Облик брактеја (С), Дебљина брактеје на главном нерву (D), Дебљина брактеје на  $1/4$  ширине (E), Број проводних снопића на пресеку (F), Број секреторних канала на пресеку (G) .

Табела 43. Квантитативни морфо-анатомски карактери брактеја и нивои оптерећења прве три дискриминантне осе код испитиваних једногодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактер	DC1	DC2	DC3
Дужина брактеје	0,405	-0,226	-0,396
Ширина брактеје	0,267	-0,270	-0,101
Облик брактеје	-0,021	0,075	0,004
Дебљина брактеје на главном нерву	<b>3,254</b>	<b>-4,385</b>	<b>41,761</b>
Дебљина брактеје на $1/4$ ширине	<b>3,733</b>	<b>-2,627</b>	<b>36,249</b>
Број проводних снопића на пресеку	0,611	-0,247	<b>2,782</b>
Број секреторних канала на пресеку	-0,045	-0,457	-0,091

\* Карактери који су болдовани највише доприносе раздвајању врста.

Дискриминацији вишегодишњих врста у односу на прве две осе највише доприносе карактери дебљина брактеја у зони главног нерва и дебљина на  $1/4$  ширине (Таб. 44). У односу на карактере прве две осе (43,0% и 5,0%) издвајају се врсте *H. pauciflorus* и *H. resinosus* (Таб. 44; Сл. 63). Морфолошки карактери брактеја, не доприносе значајно дискриминацији вишегодишњих врста.



Слика 63. Графички приказ позиције центроида анализираних морфо-анатомских карактера брактеја испитиваних вишегодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве и друге дискриминантне осе. \*Дужина брактеја (А), Ширина брактеја (В), Облик брактеје (С), Дебљина брактеје на главном нерву (D), Дебљина брактеје на ¼ ширине (E), Број проводних снопића на пресеку (F) Број секреторних канала на пресеку (G) .

Табела 44. Квантитативни морфо-анатомски карактери брактеја и нивои оптерећења прве три дискриминантне осе код испитиваних вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактер	DC1	DC2	DC3
Дужина брактеје	0,587	0,016	0,029
Ширина брактеје	0,031	-0,318	-0,068
Облик брактеје	0,142	0,490	0,356
Дебљина брактеје на главном нерву	<b>3,182</b>	<b>-34,967</b>	<b>-4,480</b>
Дебљина брактеје на ¼ ширине	-0,366	<b>-22,181</b>	<b>4,183</b>
Број проводних снопића на пресеку	0,007	-0,562	-0,122
Број секреторних канала на пресеку	-0,090	-0,247	0,166

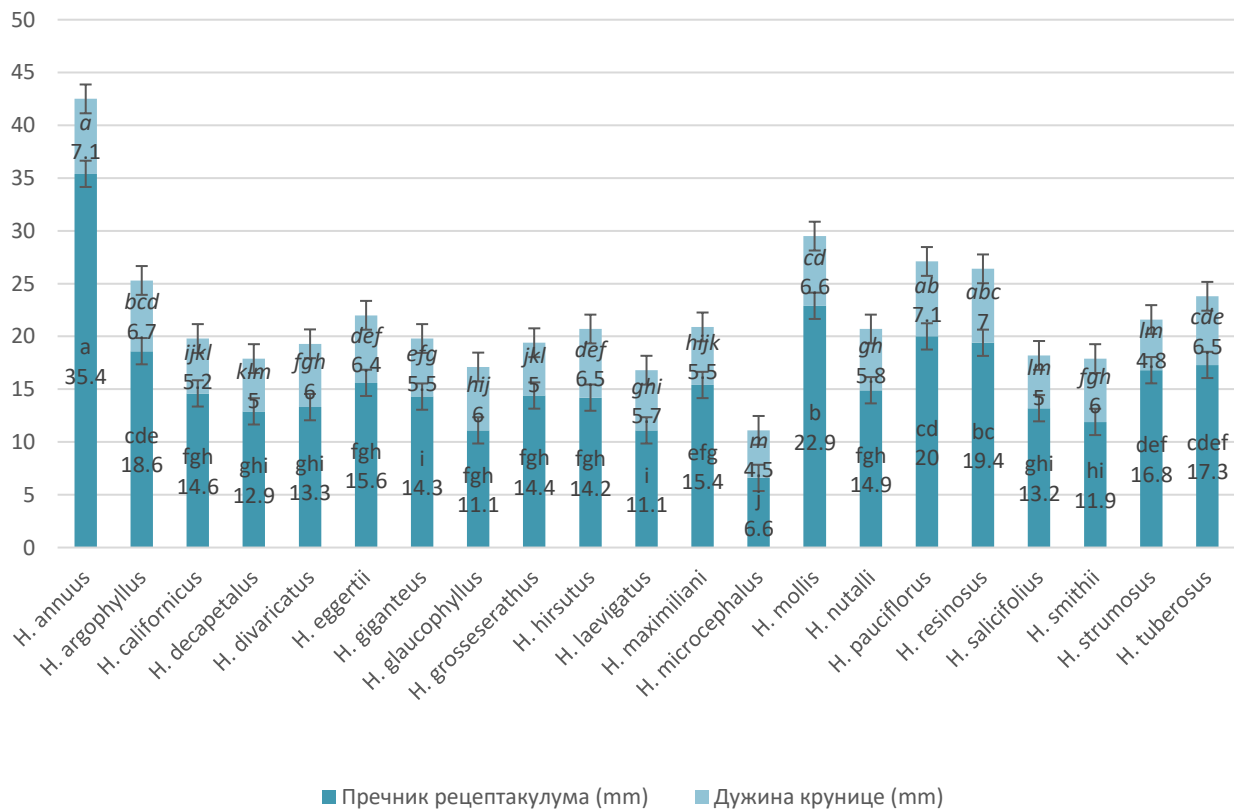
\* Карактери који су болдовани највише доприносе раздвајању врста.

### 4.2.3. Цевести цветови

#### 4.2.3.1. Морфолошке и микроморфолошке карактеристике цевстих цветова

Код свих анализираних врста круницу цевстих цветова граде пет међусобно сраслих листића, слободних само у њеном вршном делу, у виду зубаца. Унутар крунице налази се пет прашника, са слободним филаментима причвршћеним за цев крунице у њеном базалном делу. Стубић се у почетним фазама развоја цвета налази унутар цеви прашника, а након сазревања прораста са двокраким жигом, (Сл. 65 Б1). Абаксијални епидермис жига прекривен је кратким папилама, док су дуге папиле локализоване са адаксијалне стране (Сл. 65 А).

Значајна хетерогеност између врста присутна је у дужини крунице и пречнику рецептакулума цвасти (Сл. 64). Код највећег броја анализираних врста пречник рецептакулума кретао се од 11 до 16 mm, а дужина крунице од 5 до 6,5 mm. Највећа дужина крунице цевстих цветова забележена је код врста које се уједно карактеришу и највећим пречником рецептакулума *H. annuus*, *H. mollis*, *H. pauciflorus*, *H. resinusus*, *H. argophyllus* и *H. tuberosus*. Статистички значајно најкраћа круница и најниже вредности пречника рецептакулума измерене су код врсте *H. microcephalus* (Сл. 64).

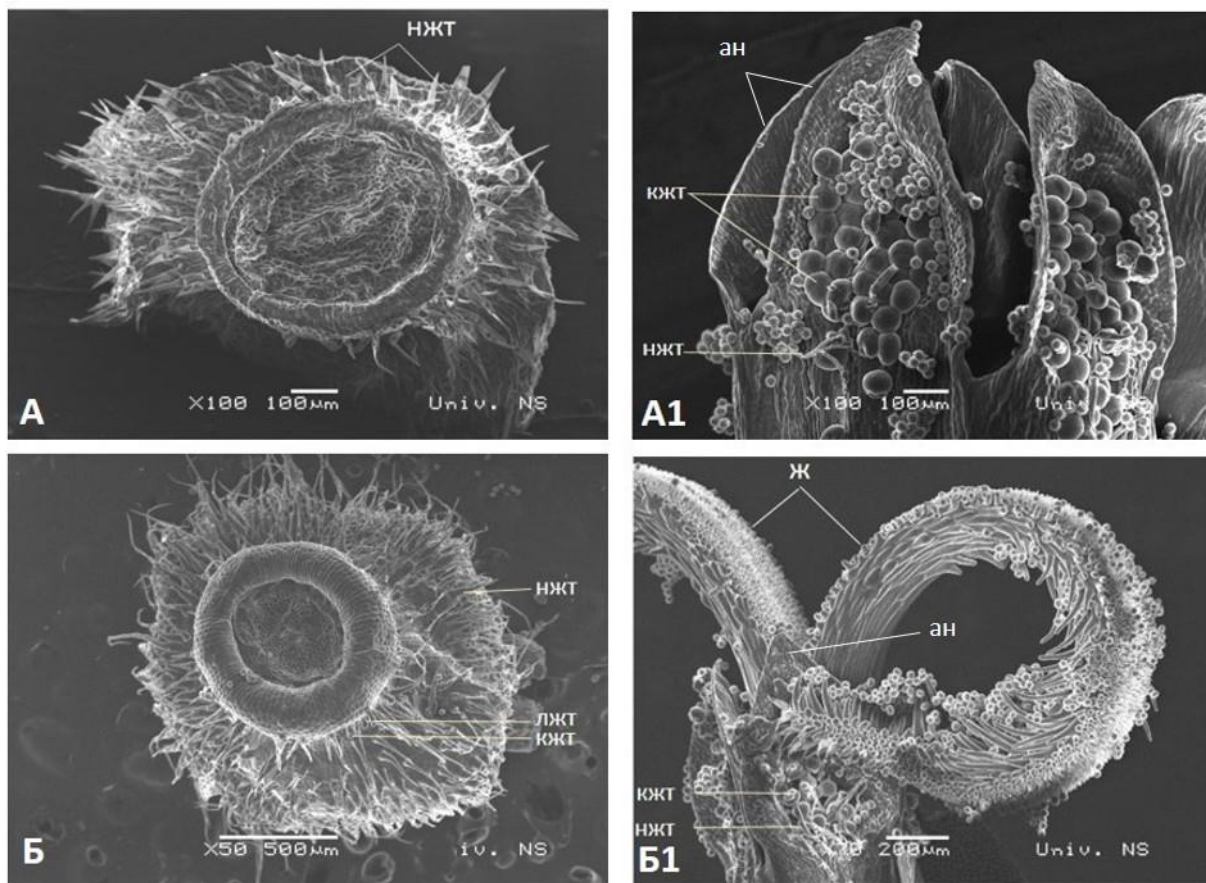


Слика 64. Графички приказ просечног пречника рецептакулума цвасти и дужине крунице цевстих цветова. \* Duncan тест: вредности означене истим словом се не разликују статистички значајно (ниво значајности  $p \leq 0,05$ ).

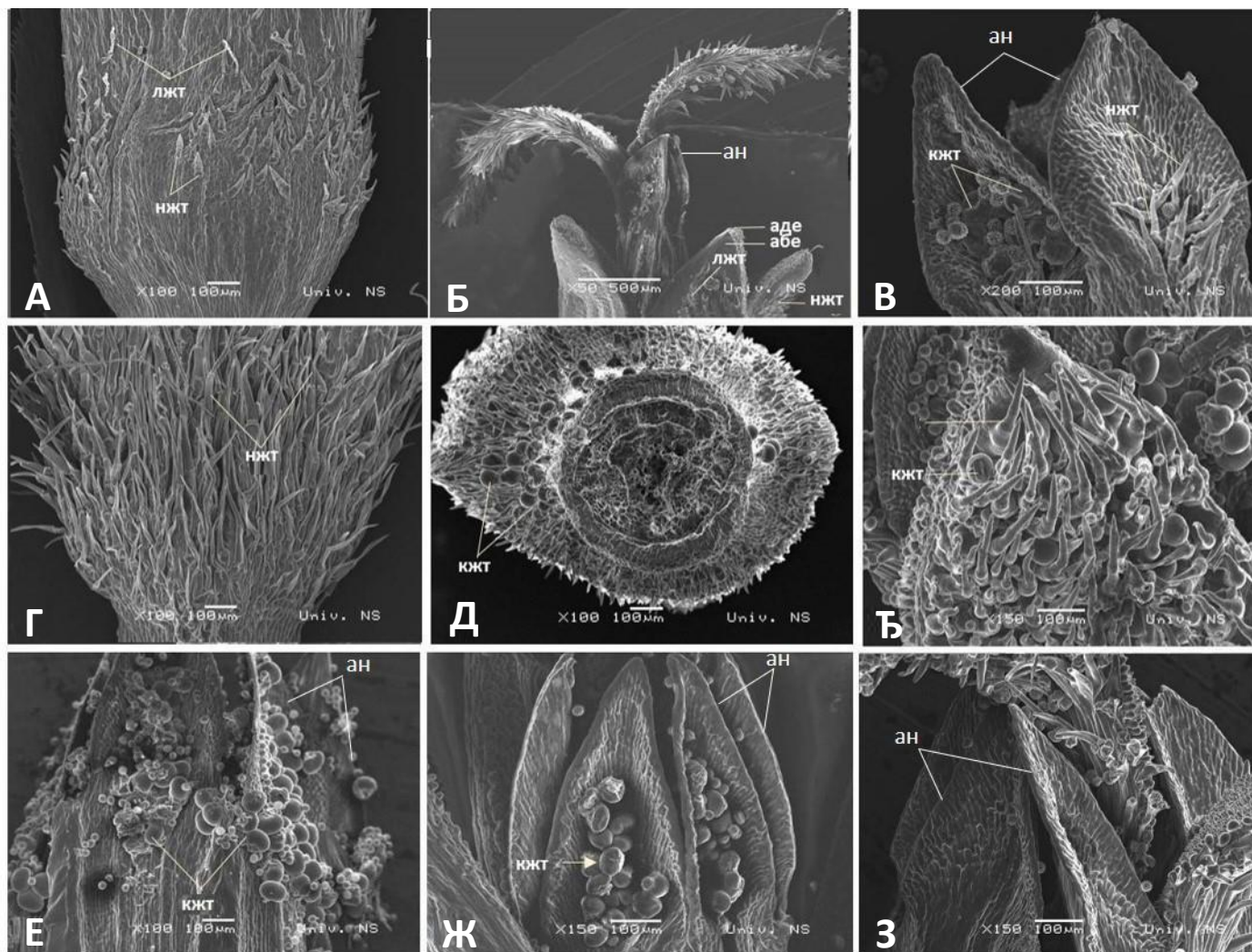
Микроморфолошка карактеризација цевстих цветова спроведена је у три различите зоне: базална и апикална зона крунице, као и зона антера. Спољашњи епидермис крунице цевстих цветова свих анализираних врста је грађен од тесно збијених ћелија правоугаоног облика, глатке орнаментике (Сл. 66 В). За разлику од спољашњег, унутршњи епидермис вршног дела круничних листића у нивоу зубаца је изразито папилозне природе код свих анализираних врста (Сл. 66 Б).

У епидермису цевастих цветова присутне су унисеријатне нежлездане и жлездане трихоме (линеарне и капитатне, истог типа као и на листу) (Сл. 66 Г, Д). Дистрибуција трихома у испитиваним зонама цевастих цветова и зони антере разликује се између врста (Таб. 45). Унисеријатне нежлездане трихоме састоје се од базалних ћелија и 1-3 издужене вршне ћелије различите дужине (Сл. 66 Г). Најгушће су распоређене у базалној зони цвета, затим у апикалној, док су најређе дистрибуиране у зони антера (Таб. 45; Сл 65.1 А-В). Код *H. salicifolius* њихово присуство није забележено у зони антера (Таб. 45). Густ индументум сачињен од нешто дужих нежлезданих унисеријатних трихома забележен је само у базалном региону крунице код врста *H. annuus*, *H. argophyllus* и *H. tuberosus* (Сл. 65 А, Б; Сл. 65.1. Г).

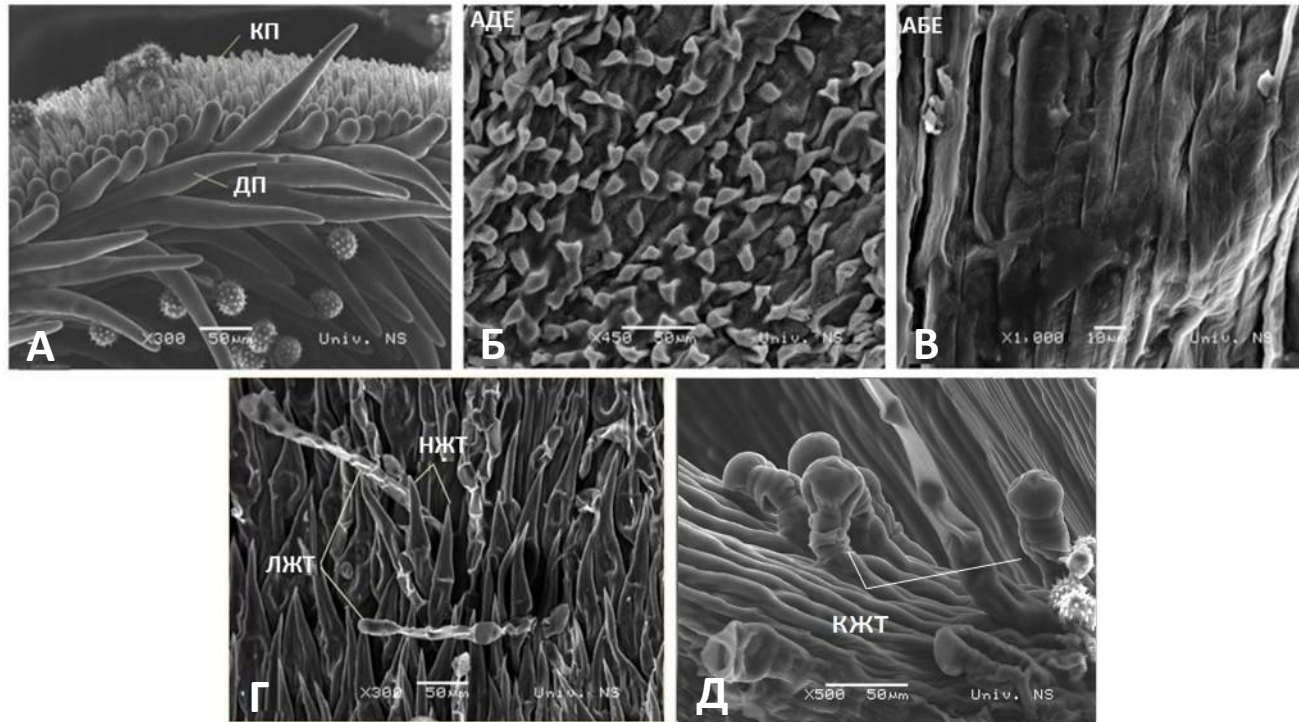
Код свих анализираних врста у базалној и апикалној зони цвета уз нежлездане трихоме уочавају се и линеарне жлездане трихоме, међутим, у зони антера их нема (Таб. 45; Сл. 65.1. В). За разлику од линеарних, капитатне жлездане трихоме присутне су у вршним деловима антера код свих анализираних врста, осим код *H. laevigatus*, где нису забележене и *H. tuberosus* и *H. grosseserratus* где су веома ретке (1 до 2) (Сл. 65.1. 3). Капитатне жлездане трихоме су код већине анализираних врста релативно густо дистрибуиране у зони антера (Сл. 65.1. Ж), међутим, код *H. annuus*, *H. californicus*, *H. mollis* и *H. rauciflorus* њихова густина је нешто већа (Сл. 65 А1; Сл. 65.1 Е). У базалној зони крунице капитатне трихоме присутне су код *H. annuus*, *H. argophyllus*, *H. maximiliani*, *H. mollis* и *H. resinusus*. Једино се код врсте *H. mollis* капитатне жлездане трихоме уочавају и на спољашњем епидермису вршног дела крунице цевастих цветова (Сл. 65.1. Д, Ђ).



Слика 65. Микрографије цевастих цветова испитиваних једногодишњих врста рода *Helianthus*. *H. annuus* (базални део цвета А, зона антера А1), *H. argophyllus* (базални део цвета Б, зона антера Б1). \* нжт - нежлездане трихоме, лжт - линеарне жлездане трихоме, ан - антере, кжт - капитатне жлездане трихома, ж - жиг.



Слика 65.1. Микрографије цевастих цветова испитиваних вишегодишњих врста рода *Helianthus*. Нежлездане трихоме у базалној (А) , апикалној зони крунице (Б) и зони антера (В) - *H. microcephalus*; Нежлездане трихоме у базалној зони (Г) - *H. tuberosus*. Капитатне жлездане трихоме у базалној зони (Д), апикалној зони (Ђ) - *H. mollis*; зона антера (Е, Ж, З) - *H. mollis*, *H. maximiliani* и *H. laevigatus*. \* нжт - нежлездане трихоме, ан - антере, аде - адаксијални епидермис, абс - абаксијални епидермис, лжт - линеарне жлездане трихоме, кжт - капитатне жлездане трихоме.



Слика бб. Детаљи грађе цевастог цвета: жиг (дп-дуге папиле, кп-кратке папиле) - *H. microcephalus* (А), Адаксијални епидермис крунице (аде) - *H. microcephalus* (Б), Абаксијални епидермис крунице (абе) - *H. microcephalus* (В), нежлездане трихоме (нжт), линеарне жлездане трихоме (лжт) (Г), капитатне жлездане трихоме (кжт) (Д).

Табела 45. Присуство и дистрибуција трихома на три зоне цевастих цветова испитиваних врста рода *Helianthus*.

Врста	АБАКСИЈАЛНИ ЕПИДЕРМИС КРУНИЦЕ						АПИКАЛНИ ДЕО АНТЕРА		
	БАЗАЛНА ЗОНА			АПИКАЛНА ЗОНА			Унисеријатне нежлездане трихоме	Линеарне трихоме	Капитатне трихоме
	Унисеријатне нежлездане трихоме	Линеарне трихоме	Капитатне трихоме	Унисеријатне нежлездане трихоме	Линеарне трихоме	Капитатне трихоме			
<i>H. annuus</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>H. argophyllus</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>H. californicus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. decapetalus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. divaricatus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. eggertii</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. giganteus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. glaucophyllus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. grosseserratus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. hirsutus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. laevigatus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	-
<i>H. maximiliani</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>H. microcephalus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. mollis</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>H. nuttalli</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. pauciflorus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. resinosus</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>H. salicifolius</i>	+	+	-	+	+	-	-	-	+
<i>H. smithii</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. strumosus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+
<i>H. tuberosus</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	+

+: карактер је присутан; -: карактер није забележен

#### 4.2.3.2. Анатомске карактеристике цевастих цветова у нивоу нектарија

У стилоподијалној регији плода, подцветног плодника цевастих цветова свих анализираних врста присутне су нектарије. Код свих анализираних врста круница цевастих цветова у зони нектарија је срасла са филаментима и гради цветну цев (Сл. 68). Облик попречног пресека цевастих цветова у зони нектарија је округао или благо таласаст. Један слој ћелија спољашњег епидермиса цветне цеви прекривен је кутикулом. Ћелије спољашњег епидермиса цветне цеви су крупније од ћелија унутрашњег епидермиса. Између два епидермиса уочава се паренхимско ткиво изграђено од ситних, округлих паренхимских ћелија распоређених у 10-15 слојева. У средишњем делу паренхимског ткива, ближе нектаријском ткиву, присутно је пет колатералних затворених проводних снопића филамената, распоређених правилно у круг. Изнад проводних снопића филамената, у цветној цеви су проводни снопићи круничних листића. Уз флоемске елементе круничних листића присутни су ситни секреторни канали (Сл. 68). Нешто крупнији секреторни канали уочени су код *H. mollis* и *H. pauciflorus*.

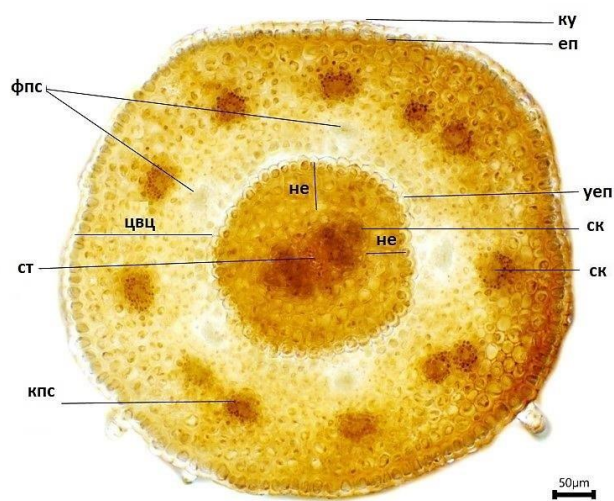
Нектарије пехарастог изгледа су симетричног, кружног облика, благо удубљене у средишњем делу тако да вршним делом обавијају основу стубића тучка (Сл. 67). Нектаријско ткиво издиферанцирано је на епидермис и секреторни паренхим. Епидермис чини један слој округластих, густо збијених ћелија прекривених кутикулом различите дебљине на којима се уочавају стоме (Сл. 72 Б). Секреторни паренхим нектаријског ткива састоји се од 5-8 слојева секторних ћелија. У паренхиму нектарија нису присутни проводни снопићи (Сл. 68; Сл. 68.1.).

На попречном пресеку стубића, код свих анализираних врста јасно се уочавају два централно постављена проводна снопића и уз проводне снопиће по два ситна секреторна канала (Сл. 68). Највећа површина основе крунице цевастих цветова забележена је код *H. eggertii* (1,04 mm<sup>2</sup>) и *H. resinusus* (0,95 mm<sup>2</sup>), а затим код *H. decapetalus*, *H. hirsutus* (0,82 mm<sup>2</sup>) и *H. tuberosus* (0,84 mm<sup>2</sup>), док су најмање вредности имале *H. giganteus* (0,31 mm<sup>2</sup>) и *H. salicifolius* (0,34 mm<sup>2</sup>). Значајне разлике између врста у погледу развијености нектаријског ткива потврђују резултати *Duncan* теста. Највећа површина и дебљина нектаријског ткива забележена је код врста *H. eggertii*, *H. decapetalus* и *H. resinusus*. Високе вредности дебљине нектаријског ткива измерене су још и код *H. hirsutus*, *H. tuberosus* и *H. argophyllus*. Са друге стране, мала површина нектарије и најмања дебљина нектаријског ткива добијена је код врста *H. microcephalus* и *H. nuttalli*. Међутим, у површини основе стубића тучка није забележена статистички значајна разлика између врста. По највећим вредностима овог параметра у односу на остале врсте једино се издваја врста *H. eggertii* (0,04 mm<sup>2</sup>) (Таб. 46).

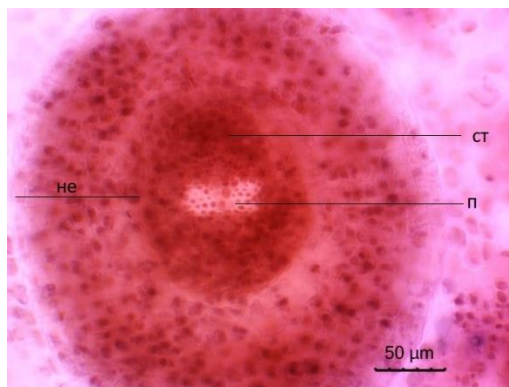




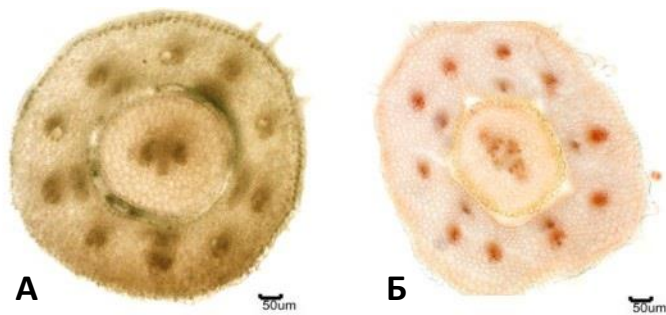
Слика 67. Уздужни пресек цвастог цвета у нивоу нектарије *H. antius*. \*не: нектарија.



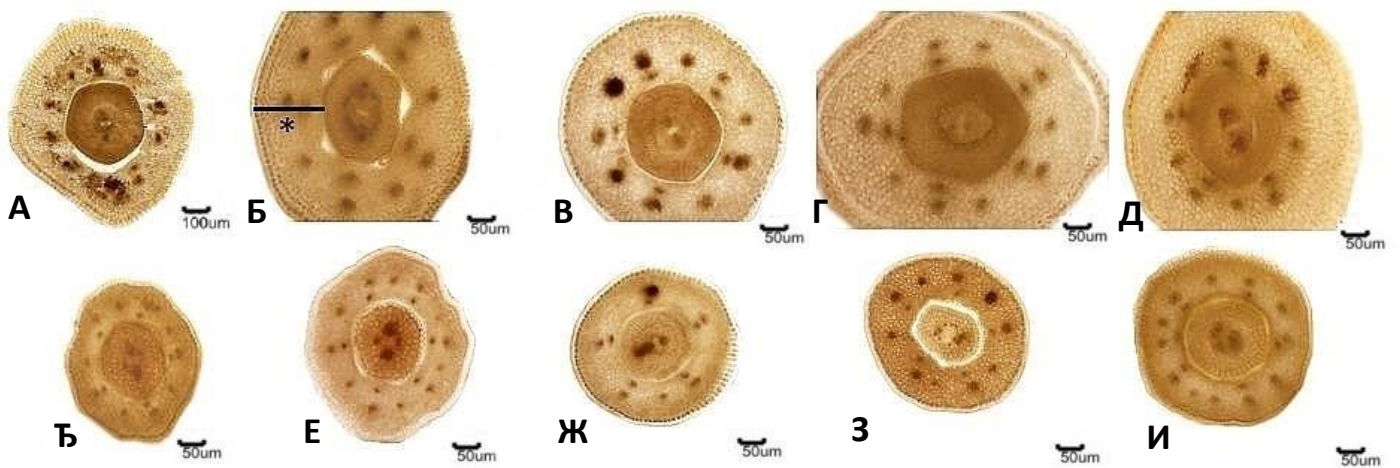
Слика 68. Попречни пресек цвастог цвета у нивоу нектарија (*H. eggertii*). \*ку - кутикула, еп - епидермис, па - паренхим, уеп - унутрашњи епидермис, не - нектарија, ск - секреторни канал, фпс - проводни снопић филимената, кпс - проводни снопић крунице, цвц - цветна цев, ст - стубић.



Слика 68.1. Попречни пресек цвастог цвета у нивоу нектарија. Детаљ грађе нектаријског ткива са стубићем у средини (*H. mollis*). \* не - нектарија, ст - стубић, п - проводни снопић.



Слика 69. Попречни пресек цевастог цвета у нивоу нектарија једногодишњих врста рода *Helianthus*. *H. annuus* (А) *H. argophyllus* (Б).



Слика 69.1. Попречни пресек цевастог цвета у нивоу нектарија вишегодишњих врста рода *Helianthus*. *H. eggertii* (А), *H. hirsutus* (Б), *H. mollis* (В), *H. resinosus* (Г), *H. tuberosus* (Д), *H. giganteus* (Ђ), *H. nuttalli* (Е), *H. maximiliani* (Ж), *H. microcephallus* (З), *H. salicifolius* (И). \* круница срасла са филаментима - цветна цев.

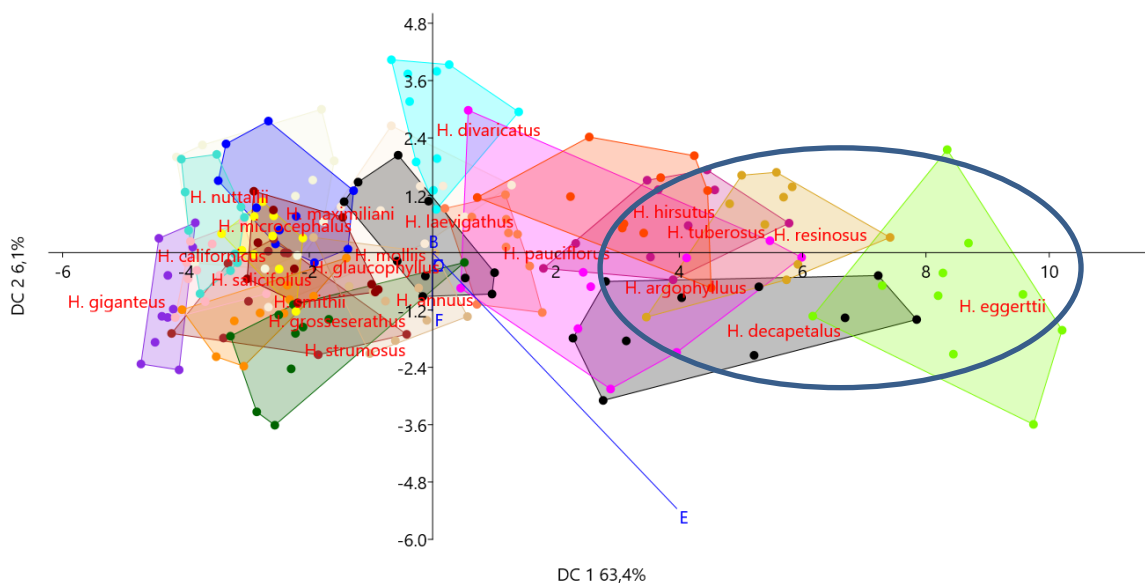
Табела 46. Анатомске карактеристике цевастих цветова у нивоу нектарија испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (кофицијент варијације у %).

Врста	П. крунице цевастог цвета (mm <sup>2</sup> )	П. нектарије (mm <sup>2</sup> )	П. стубића (mm <sup>2</sup> )	Д. нектаријског ткива (µm)
<b>једногодишње</b>				
<i>H. annuus</i>	0,51 ± 0,01 <sup>fg</sup> (7,2)	0,10 ± 0,004 <sup>c</sup> (13,3)	0,02 ± 0,001 <sup>fgh</sup> (28,3)	102,9 ± 1,8 <sup>defg</sup> (5,5)
<i>H. argophyllus</i>	0,73 ± 0,04 <sup>d</sup> (16,9)	0,14 ± 0,006 <sup>c</sup> (16,0)	0,03 ± 0,002 <sup>cd</sup> (26,8)	108,9 ± 11,4 <sup>def</sup> (32,0)
<b>вишегодишње</b>				
<i>H. californicus</i>	0,40 ± 0,005 <sup>hij</sup> (4,6)	0,07 ± 0,003 <sup>gh</sup> (12,9)	0,02 ± 0,0008 <sup>fgh</sup> (15,1)	85,1 ± 2,1 <sup>hij</sup> (7,8)
<i>H. decapetalus</i>	0,78 ± 0,05 <sup>c</sup> (18,4)	0,16 ± 0,006 <sup>b</sup> (11,7)	0,03 ± 0,002 <sup>bc</sup> (24,6)	139,0 ± 1,9 <sup>b</sup> (4,5)
<i>H. divaricatus</i>	0,63 ± 0,01 <sup>e</sup> (9,6)	0,09 ± 0,003 <sup>ef</sup> (9,8)	0,03 ± 0,002 <sup>bcd</sup> (20,2)	79,2 ± 2,5 <sup>ij</sup> (9,1)
<i>H. eggertii</i>	1,04 ± 0,02 <sup>a</sup> (7,4)	0,19 ± 0,006 <sup>a</sup> (9,7)	0,04 ± 0,003 <sup>a</sup> (26,2)	150,9 ± 4,4 <sup>a</sup> (9,3)
<i>H. giganteus</i>	0,31 ± 0,005 <sup>k</sup> (5,4)	0,07 ± 0,001 <sup>hi</sup> (7,4)	0,01 ± 0,0007 <sup>gh</sup> (15,8)	75,3 ± 1,9 <sup>j</sup> (8,4)
<i>H. glaucophyllus</i>	0,44 ± 0,01 <sup>gh</sup> (10,7)	0,08 ± 0,004 <sup>fh</sup> (17,1)	0,02 ± 0,0009 <sup>fgh</sup> (17,4)	88,7 ± 2,4 <sup>ghi</sup> (7,6)
<i>H. grosseserratus</i>	0,39 ± 0,01 <sup>hi</sup> (13,4)	0,08 ± 0,002 <sup>gh</sup> (7,4)	0,01 ± 0,0005 <sup>gh</sup> (12,1)	96,8 ± 1,6 <sup>efgh</sup> (5,3)
<i>H. hirsutus</i>	0,82 ± 0,03 <sup>c</sup> (11,0)	0,13 ± 0,004 <sup>c</sup> (10,9)	0,03 ± 0,001 <sup>bcd</sup> (13,8)	111,2 ± 4,2 <sup>d</sup> (11,9)
<i>H. laevigatus</i>	0,56 ± 0,02 <sup>ef</sup> (12,9)	0,09 ± 0,004 <sup>ef</sup> (15,6)	0,02 ± 0,002 <sup>ef</sup> (32,9)	90,6 ± 6,4 <sup>ghi</sup> (22,2)
<i>H. maximiliani</i>	0,42 ± 0,01 <sup>h</sup> (10,1)	0,07 ± 0,005 <sup>gh</sup> (20,8)	0,02 ± 0,001 <sup>fgh</sup> (25,1)	77,2 ± 2,0 <sup>j</sup> (8,3)
<i>H. microcephalus</i>	0,36 ± 0,009 <sup>ijk</sup> (8,0)	0,06 ± 0,003 <sup>i</sup> (19,3)	0,01 ± 0,001 <sup>gh</sup> (25,9)	74,3 ± 2,6 <sup>j</sup> (11,1)
<i>H. mollis</i>	0,58 ± 0,008 <sup>ef</sup> (4,4)	0,09 ± 0,005 <sup>c</sup> (17,5)	0,02 ± 0,001 <sup>fg</sup> (25,2)	97,3 ± 3,4 <sup>efgh</sup> (11,1)
<i>H. nuttalli</i>	0,42 ± 0,02 <sup>hi</sup> (16,5)	0,07 ± 0,004 <sup>ghi</sup> (19,7)	0,02 ± 0,001 <sup>fgh</sup> (27,0)	72,9 ± 3,5 <sup>j</sup> (15,2)
<i>H. pauciflorus</i>	0,63 ± 0,009 <sup>e</sup> (4,8)	0,13 ± 0,002 <sup>d</sup> (6,6)	0,02 ± 0,001 <sup>de</sup> (19,5)	102,4 ± 3,3 <sup>defg</sup> (10,2)
<i>H. resinusus</i>	0,95 ± 0,04 <sup>b</sup> (12,5)	0,15 ± 0,002 <sup>b</sup> (4,7)	0,03 ± 0,001 <sup>ab</sup> (10,8)	124,6 ± 3,8 <sup>c</sup> (9,6)
<i>H. salicifolius</i>	0,34 ± 0,009 <sup>jk</sup> (8,5)	0,06 ± 0,002 <sup>hi</sup> (8,7)	0,01 ± 0,0003 <sup>h</sup> (6,6)	82,9 ± 2,3 <sup>ij</sup> (8,8)
<i>H. smithii</i>	0,40 ± 0,002 <sup>hij</sup> (15,7)	0,07 ± 0,004 <sup>ghi</sup> (19,4)	0,01 ± 0,001 <sup>gh</sup> (28,9)	98,7 ± 1,8 <sup>defg</sup> (5,7)
<i>H. strumosus</i>	0,42 ± 0,02 <sup>hi</sup> (15,5)	0,09 ± 0,002 <sup>ef</sup> (8,0)	0,02 ± 0,001 <sup>fgh</sup> (17,3)	96,2 ± 3,2 <sup>fgh</sup> (10,6)
<i>H. tuberosus</i>	0,84 ± 0,3 <sup>c</sup> (12,1)	0,14 ± 0,004 <sup>c</sup> (10,7)	0,03 ± 0,001 <sup>cd</sup> (20,7)	109,1 ± 2,3 <sup>de</sup> (6,7)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест ≤ 0,05). Д. - дебљина, П. - површина.

#### 4.2.3.2.1. Дискриминација врста на основу анатомских карактера цевастих цветова у зони нектарија

Дискриминантна анализа заснована на четири квантитативна анатомска карактера цевастих цветова у зони нектарија обухватила је 19 вишегодишњих и 2 једногодишње врсте (*H. annuus* и *H. argophyllus*). Допринос прве две осе у дискриминацији врста је 69,5%. У односу на све три осе дебелина нектаријског ткива издваја се као једини карактер који статистички значајно утиче на дискриминацију врста (Таб. 47). На основу високих вредности овог карактера врсте *H. eggertii*, *H. decapetalus*, *H. resinusus*, *H. hirsutus*, *H. tuberosus* и *H. argophyllus* су сконцентрисане у позитивној зони графикана, док се у негативној зони графикана уочавају врсте са најнижим вредностима дебелине нектаријског ткива (Сл. 70).



Слика 70. Графички приказ позиције центроида на основу анатомских карактера цевастих цветова анализираних врста рода *Helianthus* у простору прве и друге дискриминантне осе.\* Површина основе крунице цевастог цвета (B), Површина нектарије (C), Површина основе стубића (D), Дебелина нектаријског ткива (E).

Табела 47. Стање анатомских карактера цевастих цветова у простору прве три осе дискриминантне анализе у оквиру испитиваних врста рода *Helianthus*.

Карактер	DC 1	DC 2	DC 3
Површина основе крунице цевастог цвета	0,060	0,023	0,021
Површина нектарије	0,010	-0,004	0,000
Површина основе стубића	0,001	0,001	0,000
Дебелина нектаријског ткива	<b>5,339</b>	<b>-7,221</b>	<b>-1,315</b>

\* Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

#### 4.2.4. Ахеније

##### 4.2.4.1. Морфолошке карактеристике ахенија

Морфолошка анализа ахенија указује на варијабилност карактера као што су обојеност, дистрибуција фитомеланина, величина и облик плода (Таб. 48). Резултати су показали да је код испитиваних врста доминантна боја плода браон, али варијације у обојености ипак постоје од жуте, жуто-браон, тамносмеђе, црвенкасто-смеђе до сивкасто-браон боје (Сл. 71, 73).

На перикарпу плода поред основне боје, код свих анализираних врста јасно је уочљиво и присуство црног пигмента - фитомеланина. Дистрибуција фитомеланина је релативно стабилан карактер, са малим варијацијама унутар врсте (Таб. 48, Сл. 71, Сл. 73). Код врста *H. annuus* и *H. gigantetus* фитомеланин је присутан у виду тамних пруга које се пружају дуж плода (од карпоподијума до стилоподијума) (Сл. 71 А; Сл. 74 А). Код преосталих анализираних врста фитомеланин најчешће има форму ситних или крупних мрља (Сл. 74 Б и В; Таб. 48).

Такође, постоје значајне разлике у погледу димензија ахеније (Таб. 48). Најкрупније ахеније међу једногодишњим врстама забележене су код *H. argophyllus* док су најситније код *H. praecox*. Најдужи плод међу вишегодишњим врстама измерен је код *H. salicifolius* (6 mm), а затим код *H. eggertii* (5,5 mm) и *H. tuberosus* (5,4 mm), док је најкраћи плод забележен код *H. microcephalus* (3,2 mm), а затим код *H. maximiliani* и *H. nuttalli* (3,3 mm). Ширина плода вишегодишњих врста креће се између 1,2 и 2,5 mm (Таб. 48).

Три основна облика плода изведена су на основу индекса (однос дужине и ширине): < 2 широко-овални (ШО); 2-2,4 уско-овални (УО); 2,5-3 издужени (И) (Таб. 48). Код једногодишњих врста доминантни облици плода су широко-овални и уско-овални. (Таб. 48; Сл. 71). Међутим, већина испитиваних вишегодишњих врста има издужени облика ахенија (Сл. 73 А, Б). док је мањи број врста окарактерисан са уско-овалним (Сл. 73 Ц, Д) или широко-овалним обликом плода (Сл. 73 Е, Ф) (Таб. 48).

У морфологији стилоподијума и карпоподијума није било значајних разлика између врста. У стилоподијалној зони присутни су остаци нектаријског ткива (Сл. 72 А). Остаци нектаријског ткива свих анализираних врста су у виду прстенасте форме, са јасно изражених пет ребара. Излучивање нектара спроводи се кроз модификоване стоме (Сл. 72 Б). У средишњем делу стилоподијума уочавају се остаци стубића са централно постављеним елементима проводног ткива. У подручју стилоподијума није забележено присуство редукованих чашичних листића - папуса.

На месту одвајања плода од рецептакулума, зона у базалном делу тела плода је карпоподијум. У морфолошком погледу карпоподијум је изразито асиметричан, кратак и заобљен. Асиметричност се најпре огледа у присуству два лобуса, мањег и већег, који су позиционирани један наспрам другог. Између два лобуса карпоподијума у виду пукотине јасно се уочава зона абцисије (Сл. 72 В).

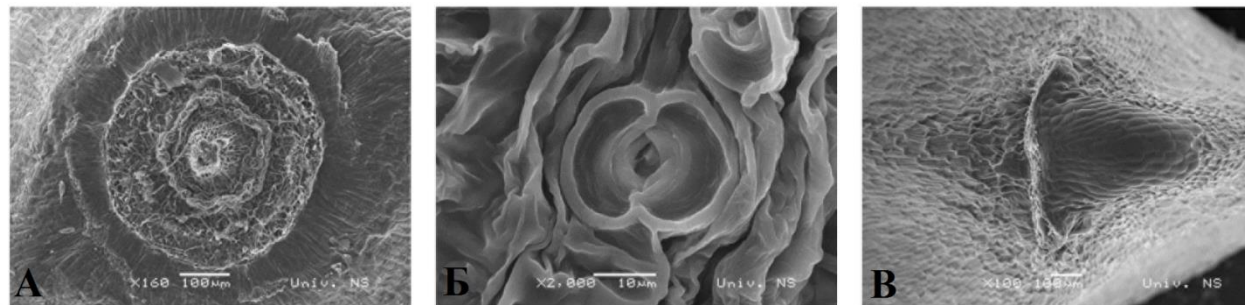
Табела 48. Морфолошке карактеристике ахеније анализираних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Облик	Дужина ахеније (mm)	Ширина ахеније (mm)	Индекс плода	Дистрибуција фитомеланина
<b>Једногодишње</b>					
<i>H. annuus</i>	ШО	4,5±0,05 <sup>b</sup> (9,2)	2,3±0,04 <sup>a</sup> (12,4)	1,9±0,03 <sup>c</sup> (12)	1
<i>H. argophyllus</i>	УО	4,9±0,06 <sup>a</sup> (9,4)	2,4±0,03 <sup>a</sup> (11,5)	2±0,03 <sup>b</sup> (13,2)	3
<i>H. petiolaris</i>	УО	4,7±0,07 <sup>a</sup> (11)	2,1±0,03 <sup>b</sup> (10,4)	2,3±0,04 <sup>a</sup> (14)	3
<i>H. praecox</i>	УО	3,7±0,03 <sup>c</sup> (7,2)	1,9±0,02 <sup>c</sup> (10)	2±0,03 <sup>c</sup> (12,0)	3
<b>Вишегодишње</b>					
<i>H. decapetalus</i>	ШО	3,6±0,05 <sup>i</sup> (9,3)	2,1±0,04 <sup>cd</sup> (12,5)	1,7±0,04 <sup>gh</sup> (17,5)	2
<i>H. divaricatus</i>	УО	4,1±0,04 <sup>f</sup> (7,2)	2,0±0,03 <sup>e</sup> (12,0)	2,1±0,04 <sup>ef</sup> (14,3)	2
<i>H. eggertii</i>	УО	5,5±0,05 <sup>b</sup> (6,5)	2,5±0,03 <sup>a</sup> (7,8)	2,2±0,03 <sup>de</sup> (10,4)	2
<i>H. giganteus</i>	И	4,0±0,03 <sup>gh</sup> (5,7)	1,4±0,01 <sup>i</sup> (7,0)	2,9±0,01 <sup>a</sup> (10,1)	1
<i>H. glaucophyllus</i>	ШО	3,7±0,04 <sup>i</sup> (7,6)	2,3±0,03 <sup>b</sup> (8,3)	1,6±0,02 <sup>h</sup> (10,2)	2
<i>H. grosseserratus</i>	УО	4,6±0,03 <sup>e</sup> (4,7)	2,2±0,02 <sup>b</sup> (7,8)	2,0±0,03 <sup>f</sup> (9,5)	2
<i>H. hirsutus</i>	И	5,0±0,04 <sup>c</sup> (6,2)	2,0±0,03 <sup>de</sup> (9,3)	2,5±0,04 <sup>c</sup> (12,5)	3
<i>H. laevigatus</i>	И	4,9±0,04 <sup>d</sup> (5,8)	2,0±0,03 <sup>ef</sup> (9,8)	2,5±0,05 <sup>c</sup> (13,7)	2
<i>H. maximiliani</i>	И	3,3±0,05 <sup>j</sup> (10,5)	1,3±0,02 <sup>i</sup> (9,0)	2,6±0,04 <sup>bc</sup> (11,5)	2
<i>H. microcephalus</i>	ШО	3,2±0,03 <sup>j</sup> (6,7)	1,7±0,03 <sup>g</sup> (10,8)	1,9±0,04 <sup>g</sup> (14,3)	2
<i>H. mollis</i>	УО	4,1±0,04 <sup>fg</sup> (6,8)	1,9±0,02 <sup>f</sup> (8,0)	2,2±0,03 <sup>def</sup> (9,4)	2
<i>H. nuttalli</i>	И	3,3±0,04 <sup>j</sup> (7,9)	1,3±0,02 <sup>i</sup> (10,0)	2,5±0,04 <sup>c</sup> (11,0)	2
<i>H. pauciflorus</i>	И	3,6±0,04 <sup>i</sup> (7,8)	1,2±0,02 <sup>j</sup> (11,6)	3,0±0,09 <sup>a</sup> (23,0)	2
<i>H. resinusus</i>	УО	4,8±0,06 <sup>d</sup> (8,2)	2,1±0,03 <sup>c</sup> (9,0)	2,3±0,04 <sup>de</sup> (13,4)	3
<i>H. salicifolius</i>	И	6,0±0,04 <sup>a</sup> (5,3)	2,2±0,06 <sup>b</sup> (19,0)	2,7±0,03 <sup>b</sup> (8,1)	3
<i>H. smithii</i>	И	3,8±0,04 <sup>h</sup> (8,5)	1,5±0,02 <sup>h</sup> (10,8)	2,5±0,06 <sup>c</sup> (16,6)	2
<i>H. strumosus</i>	И	3,9±0,05 <sup>h</sup> (9,0)	1,5±0,02 <sup>h</sup> (11,4)	2,6±0,05 <sup>bc</sup> (14,1)	2
<i>H. tuberosus</i>	И	5,4±0,1 <sup>b</sup> (14,0)	2,0±0,03 <sup>cd</sup> (10,5)	2,6±0,06 <sup>bc</sup> (16,6)	3

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест ≤ 0,05). **Облик:** И: издужен, УО: уско-овалан, ШО: широко-овалан; **Дистрибуција фитомеланина:** 1: црне пруге, 2: ситне мрље, 3: крупне мрље.



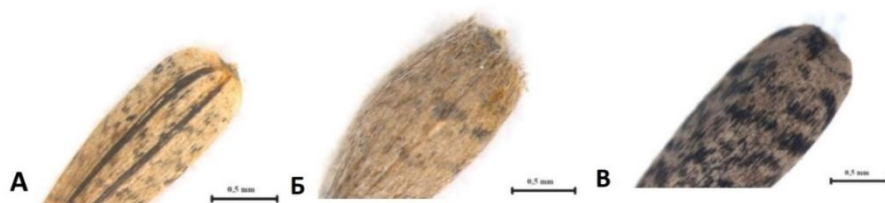
Слика 71. Морфологија ахенија једногодишњих дивљих врста. Широко-овалан облик: *H. annuus* (А), Уско-овалан облик: *H. argophyllus* (Б), *H. petiolaris* (В), *H. praecox* (Г). \* ст - стилоподијум, ка - карпоподијум.



Слика 72. Микрографије ахенија, детаљи грађе. Стилоподијум са нектаријским ткивом *H. salicifolius* (А); Модификоване стоме на епидермису нектарија *H. salicifolius* (Б); Асиметрични карпоподијум *H. resinosa* (В).



Слика 73. Морфологија ахенија вишегодишњих врста: Издужен облик: *H. smithii* (А), *H. strumosus* (Б); Уско-овалн облик: *H. resinosa* (В), *H. eggertii* (Г); Широко-овалан облик: *H. decapetalus* (Д), *H. glaucophyllus* (Ђ).



Слика 74. Три основне форме дистрибуције фитомеланина: црне пруге *H. giganteus* (А); ситне мрље *H. pauciflorus* (Б); крупне мрље *H. hirsutus* (В).

#### 4.2.4.1.1. Коресподентна анализа на основу морфолошких карактера ахенија

У циљу диференцијације испитиваних врста на основу морфолошких карактера ахенија урађена је коресподентна анализа у коју су укључени квантитативни и квалитативни карактери плода. Карактери су кодирани и њихова стања су приказана у Табели 49. Код једногодишњих врста, у простору прве осе карактери као што су дужина плода и дистрибуција фитомеланина су се показали као статистички значајани за раздвајање врста. На другој осци поред дужине плода као статистички значајан карактер издваја се и ширина плода (Таб. 50; Сл. 75). По вредностима дужине и ширине плода, од преосталих анализираних врста јасно се издваја врста *H. praecox* која се карактерише најситнијим ахенијама, док специфична дистрибуција фитомеланина у виду линија издваја врсту *H. annuus*. Као и код једногодишњих врста, на графикону коресподентне анализе вишегодишњих врста на првој осци као сигнификантни карактери издвојили су се дужина плода и дистрибуција фитомеланина. У негативној зони прве осе, сличне вредности дужине ахеније блиско позиционирну врсте *H. eggertii* и *H. tuberosus*. Поред дужине плода на првој и другој осци, као заједнички карактер врста *H. hirsutus*, *H. salicifolius* и *H. tuberosus* издваја се и дистрибуција фитомеланина у виду крупних мрља.

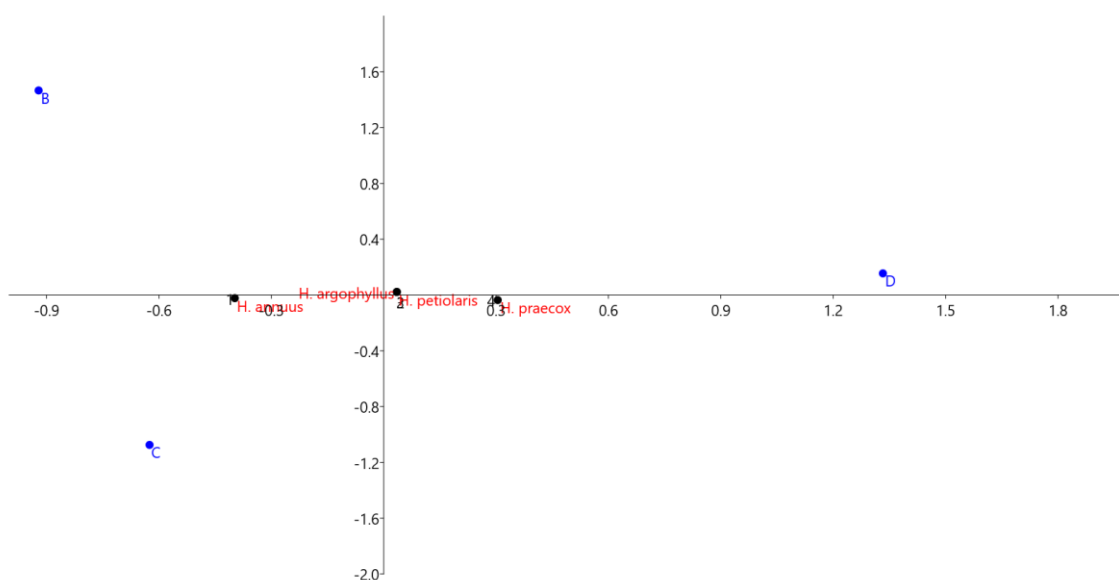


На другој оси поред дистрибуције фитомеланина и ширина плода доприноси раздвајању врста. Најмање вредности ширине плода групишу врсте *H. giganteus*, *H. maximiliani*, *H. nittalli* и *H. pauciflorus*. (Таб. 51; Сл. 76).

Табела 49. Мофолошки карактери ахенија и њихова стања.

Врсте	B	C	D
<b>Једногодишње</b>			
<i>H. annuus</i>	2	3	1
<i>H. argophyllus</i>	2	3	3
<i>H. petiolaris</i>	2	3	3
<i>H. praecox</i>	1	2	3
<b>Вишегодишње</b>			
<i>H. decapetalus</i>	1	3	2
<i>H. divaricatus</i>	2	3	2
<i>H. eggertii</i>	3	3	2
<i>H. giganteus</i>	1	1	1
<i>H. glaucophyllus</i>	1	3	2
<i>H. grosseserratus</i>	2	3	2
<i>H. hirsutus</i>	3	3	3
<i>H. laevigatus</i>	2	3	2
<i>H. maximiliani</i>	1	1	2
<i>H. microcephalus</i>	1	2	2
<i>H. mollis</i>	2	2	2
<i>H. nuttalli</i>	1	1	2
<i>H. pauciflorus</i>	1	1	2
<i>H. resinusus</i>	2	3	3
<i>H. salicifolius</i>	3	3	3
<i>H. smithii</i>	1	2	2
<i>H. strumosus</i>	1	2	2
<i>H. tuberosus</i>	3	3	3

Кодирани морфолошки карактери ахенија: дужина (B) 3-4 mm: 1, 4,1-4,9 mm: 2, 5-6 mm: 3; ширина (C) < 1,5 mm: 1, 1,5-1,9 mm: 2, 2-2,5 mm: 3; дистрибуција фитомеланина (D) линије: 1, ситне мрље: 2, крупне мрље: 3.



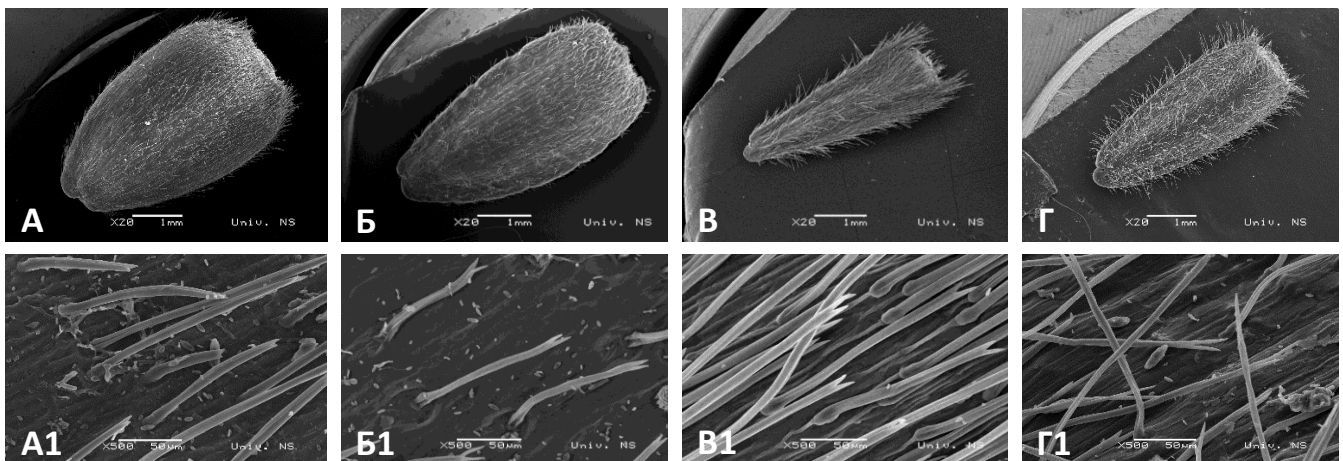
Слика 75. Положај центроида испитиваних једногодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве и друге коресподентне осе на основу морфолошких карактера ахенија. \*Дужина ахеније (B), Ширина ахеније (C), Фитомеланин (D).



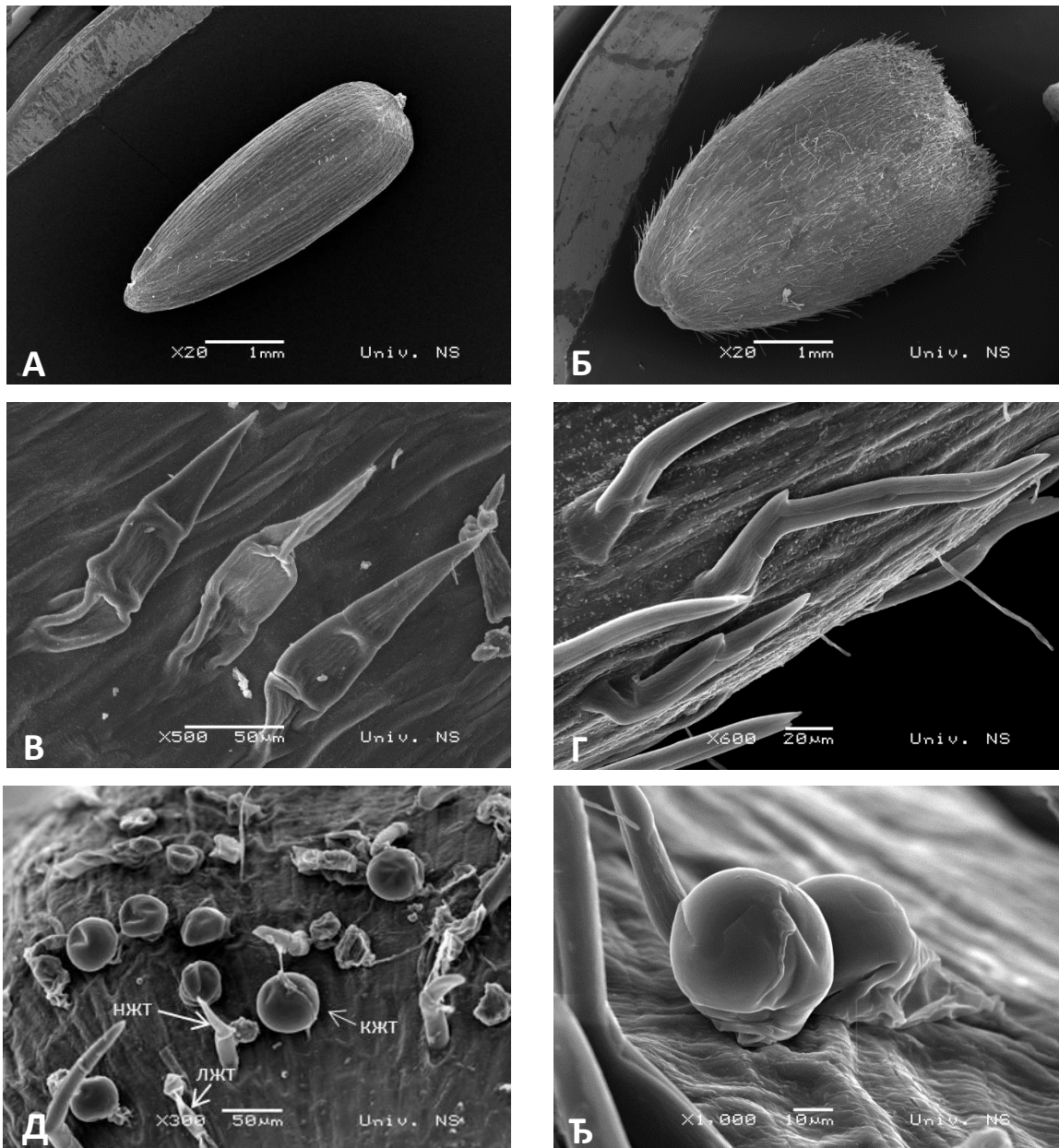
#### 4.2.4.2. Микроморфолошке карактеристике ахенија

На површини перикарпа је егзокарп изграђен од ћелија епидермиса правоугаоног облика које се пружају паралелно дуж централне осе плода. СЕМ анализом јасно се уочава на површини ћелија присуство глатке до наборане кутикуле, као и воска различите развијености. Код већине анализираних врста на површини перикарпа присутне су трихоме различите морфологије и дистрибуције између врста (Сл. 77 и 78).

Установљено је и присуство нежлезданих унисеријатних вишећелијских и *twin* трихома, као и присуство жлезданих, капитатних и линеарних трихома (Таб. 52). Егзокарп без трихома забележен је код врста: *H. giganteus* (Сл. 78 А), *H. grosseserratus*, *H. maximilani*, *H. nuttalli*, *H. salicifolius* и *H. strumosus*. У морфолошком смислу, *twin* трихоме су бисеријатне, благо увијене, са асиметричним и зашиљеним апикалним делом (Сл. 77 А1-Г1). Овај тип трихома, код већине анализираних једногодишњих врста формира веома густ индументум дуж плода, осим код врсте *H. argophyllus* где су забележене у мањем броју (Сл 77 А- Г). Интересантно је приметити да се *twin* трихоме ређе јављају међу анализираним вишегодишњим врстама, а њихово присуство је потврђено само код *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. glaucophyllus*, *H. mollis* и *H. tuberosus*, са јасним разликама у дистрибуцији и густини између врста. *Twin* трихоме варијабилне дужине формирају густ индументум дуж целог плода код врсте *H. tuberosus*. Присуство веома ретких, свега 1 до 3, краћих *twin* трихома распоређених искључиво у горњој половини плода забележено је код *H. decapetalus*, *H. divaricatus* и *H. glaucophyllus* (Таб. 52). Међутим, код *H. mollis* утврђено је одступање од типичне грађе *twin* трихома. Врста *H. mollis* има јединствен тип *twin* трихома чланковитог изгледа. Код овог типа трихома, базални део длаке граде две ћелије различите дужине на које се надовезују две спојене, вршне ћелије повијене у односу на правац раста базалних ћелија наглашавајући чланковит изглед ових *twin* трихома (Сл 78 Г). Најчешћи број ћелија који гради овај тип трихома је четири.



Слика 77. СЕМ микрографије ахенија једногодишњих врста: *H. annuus* (А, А1), *H. argophyllus* (Б, Б1), *H. petiolaris* (Б, Б1), *H. praecox* (Г, Г1).



Слика 78. СЕМ микрографије ахенија вишегодишњих врста: *H. giganteus* (А), *H. tuberosus* (Б), *H. decarpetalus* (В), *H. mollis* (Г), *H. mollis* (Д, Ђ). \* нжт - нежлездане трихоме, кжт - капитатне жлездане трихоме, лжт - линеарне жлездане трихоме.

Нежлездане унисеријатне трихоме састоје се из базалне ћелије и из две или више вршних ћелија са изразито зашиљеним врхом. Нешто дуже нежлездане трихоме дистрибуиране дуж целог плода забележене су једино код врста *H. pauciflorus* и *H. tuberosus* (Таб. 52; Сл. 78 Б). Нешто краће трихоме овог типа, код појединих врста, локализоване су само у горњој половини тела ахеније (Таб. 52; Сл. 78 В). Капитатне и линеарне жлездане трихоме, рапоређене по ободу у зони стилоподијума, забележене су само код врсте *H. mollis* (Сл. 78 Д, Ђ).

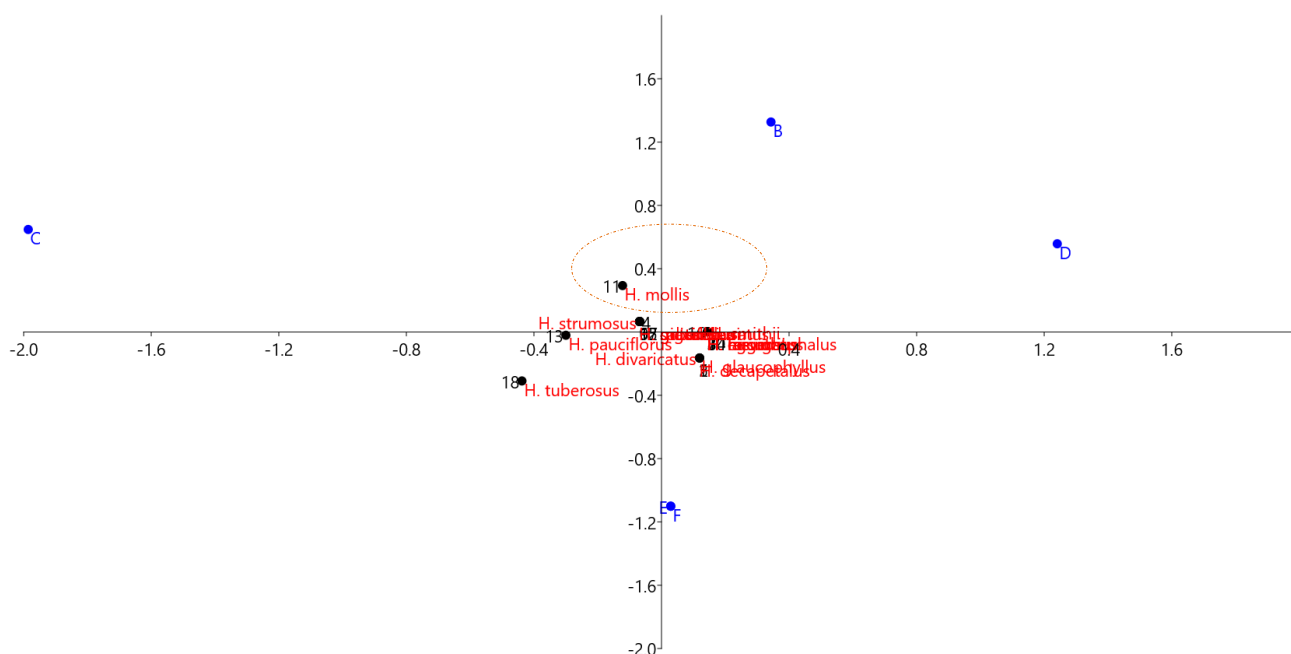
Табела 52. Присуство и дистрибуција трихома на ахенијама испитиваних врста рода *Helianthus*.

Врста	<i>twin</i> трихоме	Нежлездане унисеријатне		Жлездане трихоме	
		краће	дуже	капитанте	линеарне
<b>Једногодишње</b>					
<i>H. annuus</i>	+	-	-	-	-
<i>H. argophyllus</i>	+	-	-	-	-
<i>H. praecox</i>	+	-	-	-	-
<i>H. petiolaris</i>	+	-	-	-	-
<b>Вишегодишње</b>					
<i>H. decapetalus</i>	#	#	-	-	-
<i>H. divaricatus</i>	#	#	-	-	-
<i>H. eggertii</i>	-	#	-	-	-
<i>H. giganteus</i>	-	-	-	-	-
<i>H. glaucophyllus</i>	#	#	-	-	-
<i>H. grosseserratus</i>	-	-	-	-	-
<i>H. hirsuthus</i>	-	#	-	-	-
<i>H. laevigatus</i>	-	#	-	-	-
<i>H. maximilani</i>	-	-	-	-	-
<i>H. microcephalus</i>	-	#	-	-	-
<i>H. mollis</i>	*	-	-	#	#
<i>H. nuttalli</i>	-	-	-	-	-
<i>H. pauciflorus</i>	-	-	+	-	-
<i>H. resinusus</i>	-	#	-	-	-
<i>H. salicifolius</i>	-	-	-	-	-
<i>H. smithii</i>	-	#	-	-	-
<i>H. strumosus</i>	-	-	-	-	-
<i>H. tuberosus</i>	+	-	+	-	-

+: карактер присутан, -: карактер није присутан, #: карактер присутан само у апикалног регији плода, \*: чланковите *twin* трихоме.

#### 4.2.4.2.1. Коресподентна анализа на основу одабраних микроморфолошких карактера ахенија

Узимајући у обзир да СЕМ анализа перикарпа плода није указала на разлике у типу и дистрибуцији трихома између представника једногодишњих врста, коресподентном анализом одабраних микроморфолошких карактера плода обухваћени су само представници вишегодишњих врста. Стање анализираних карактера је дато у Табели 52. Једини карактер који се издваја као статистички значајна на обе осе је присуство *twin* трихома чланковитог изгледа забележених код врсте *H. mollis* (Таб. 53; Сл. 79). Статистички значајан карактер на првој оси је и присуство краћих, унисеријатних нежлезданих трихома. Све врсте које су имале краће нежлездане трихома у горњој половини плода груписане су у негативној зони графикана у односу на прву осу (Сл. 79). Спрам статистички значајних карактера на другој оси, као што су присуство линеарних и капитатних жлезданих трихома у региону стилоподијума плода, издваја се врсте *H. mollis* од преосталих анализираних врста (Сл. 79).



Слика 79. Положај центроида испитиваних вишегодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве и друге коресподентне осе на основу квантитативних микроморфолошких карактера ахенија. *Twin* трихома (B), Краће унисеријатне нежлездане (C), Дуже унисеријатне нежлездане (D), Капитатне жлездане трихома (E), Линеарне жлездане трихома (F)

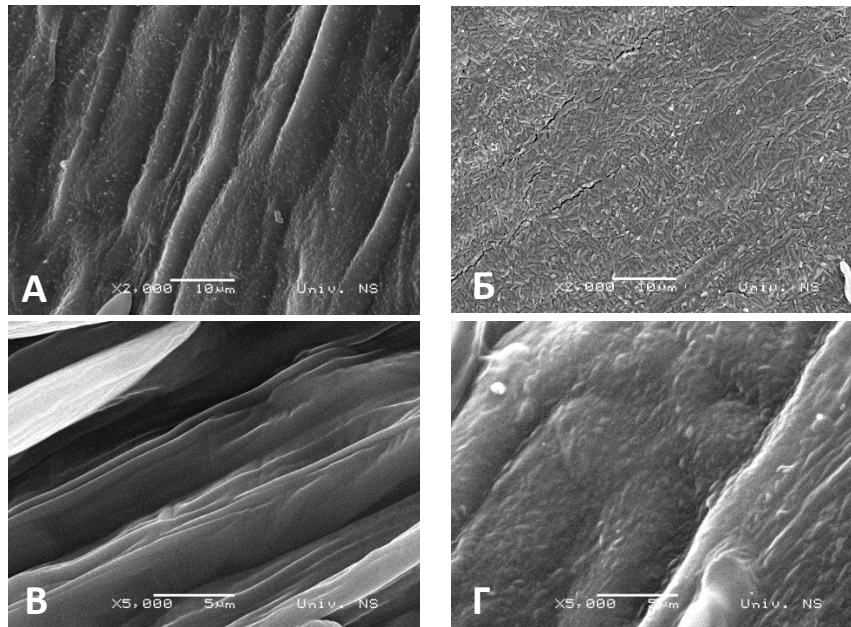
Табела 53. Резултати коресподентне анализе и нивои оптерећења прве две коресподентне осе на основу стања морфолошких карактера ахенија анализираних вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактер	СА 1	СА 2
<i>Twin</i> трихома	<b>-3,433</b>	<b>1,327</b>
Краће унисеријатне нежлездане	<b>-1,985</b>	0,647
Дуже унисеријатне нежлездане	<b>1,241</b>	0,557
Капитатне жлездане трихома	0,028	<b>-1,100</b>
Линеарне жлездане трихома	0,028	<b>-1,100</b>

\* Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

#### 4.2.4.3. Хемијска карактеризација и дискриминација врста на основу карактеристика епикутуларног воска перикарпа

Иако хемијска карактеризација епикутуларног воска перикарпа једногодишњих врста није рађена, разлике у његовој развијености између врста су очигледне. Веома развијен епикутуларни восак уочен је на ахенијама *H. argophyllus* (Сл. 80 Б), нешто мање развијен епикутуларни восак имале су *H. annuus* и *H. praecox* (Сл. 80 А, Г). Најслабије развијен епикутуларни восак забележен код *H. petiolaris* (Сл. 80 В).



Слика 80. Микрографије орнаментике перикарпа анализираних једногодишњих врста: *H. annuus* (А), *H. argophyllus* (Б), *H. petiolaris* (В), *H. praecox* (Г).

Код вишегодишњих врста, ћелије епидермиса ахенија прекривене су мање или више развијеним епикутуларним воском љуспастог типа. Епикутуларни восак дистрибуиран је дуж целог плода, са највећом концентрацијом у апикалном делу ахеније (Сл. 81).

Хемијском анализом испитиван је релативни удео појединачних *n*-алкана у епикутуларним восковима перикарпа вишегодишњих врста (Таб. 54). Резултати указују на присуство *n*-алкана од 21 до 35 С атома при чему су најдоминантнији  $C_{29}$  ( $50,0 \pm 10,6\%$ ) у распону од 37,2% (*H. strumosus*) до 73,3% (*H. mollis*). Међутим, детектована је и разлика између узорака у профилу *n*-алкана. Врсте *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. eggertii*, *H. glaucophyllus*, *H. giganteus* и *H. smithii* имају *n*-алкане дуже од  $C_{33}$ . Такође код врста *H. decapetalus*, *H. glaucophyllus*, *H. hirsutus* и *H. laevigatus*  $C_{29}$  је кодоминантан са  $C_{27}$ , док код *H. eggertii*, *H. pauciflorus* и *H. salicifolius*  $C_{31}$  је кодоминантан са  $C_{29}$  (Таб. 54).

Резултати анализе главних компоненти указују на груписање врста на основу профила *n*-алкана. Прве две осе описују 95,6% укупне варијабилности узорка. Варијабилност узорка је базирана на три *n*-алкана ( $C_{27}$ ,  $C_{29}$  и  $C_{31}$ ). Све врсте груписане у централном делу графикона имале су глатку орнаменту епикутуларног воска, док су код других врста изражене епикутуларне микроструктуре.

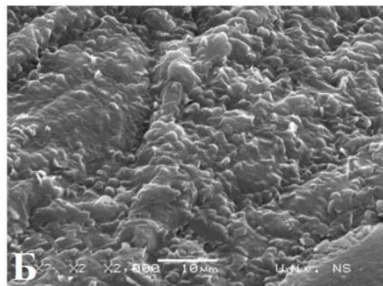
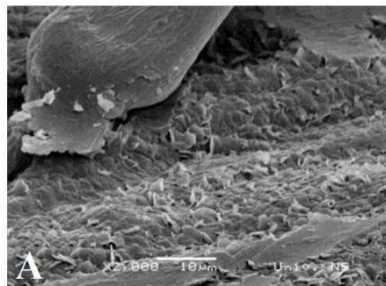
Резултати РСА указују и на груписање врста у четири велике групе на основу *N* и *d* вредности које су у корелацији са површинским микроструктурама воска (Сл. 82, 83). Група А, са високом *N* вредношћу (29,2) и прилично ниском *d* вредношћу (1,9)

карактерише се веома добро развијеним и густо дистрибуираним љуспицама воска (*H. pauciflorus* и *H. salicifolius*, Сл. 81 А, Б). Група В, којој припада највећи број испитиваних врста, карактерише се нешто ситнијим љуспицама воска, нижим вредностима  $N$  (27,7-29) и сличним вредностима  $d$  (1,0-2,6) у односу на групу А (Сл. 81 В, Г). Микроструктуре на површини перикарпа тешко су уочљиве, а вредности  $N$  су у интервалу 27-28, код групе С (*H. microcephalus*, *H. maximilliani*, *H. nutalii* и *H. eggertii*) (Сл. 81 Д, Ђ) и групе Д (*H. strumosus*, *H. giganteus*, *H. smithii* и *H. grosseserratus*) (Сл. 81 Е, Ж).

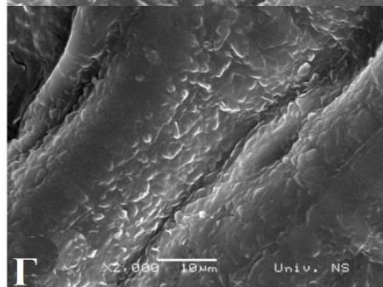
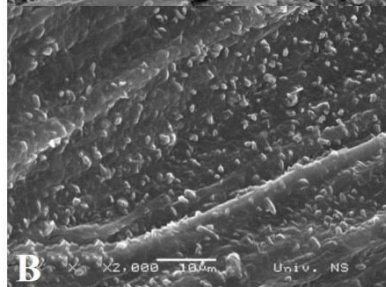
Једино се врста *H. tuberosus* издваја од осталих анализираних врста и не припада ни једној од горе наведених група. Ова врста се карактерише изузетно високим  $N$  вредностима (28,5) и најнижим вредностима  $d$  (1,1) и на површини ахенија није забележено присуство видљивих воштаних микроструктура. Специфичност ове врсте огледа се у веома ниском садржају  $n$ -алкана и добро развијеном индументуму (Група Е, Сл. 81 З, И).



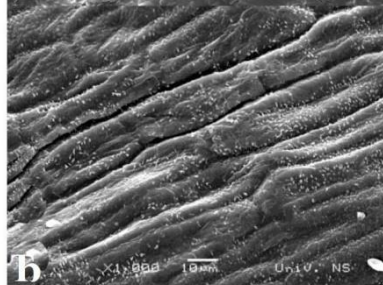
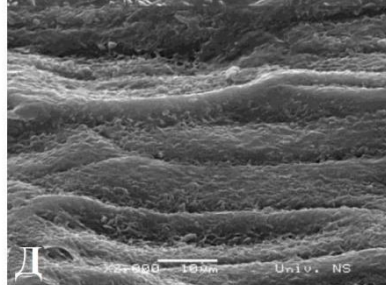
Группа А



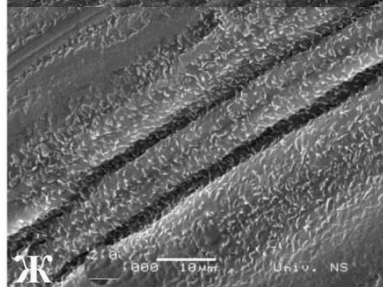
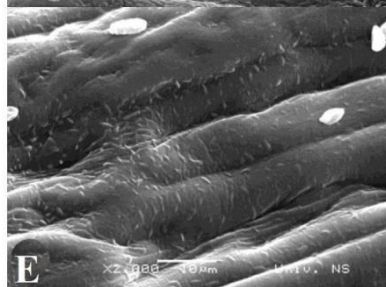
Группа В



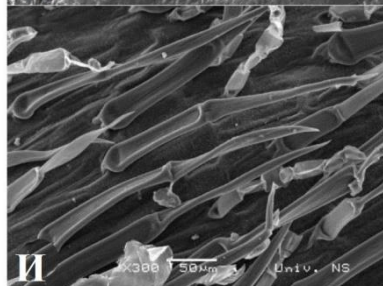
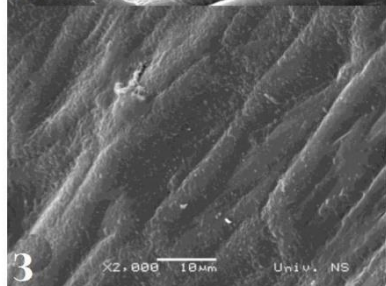
Группа С



Группа D



Группа Е

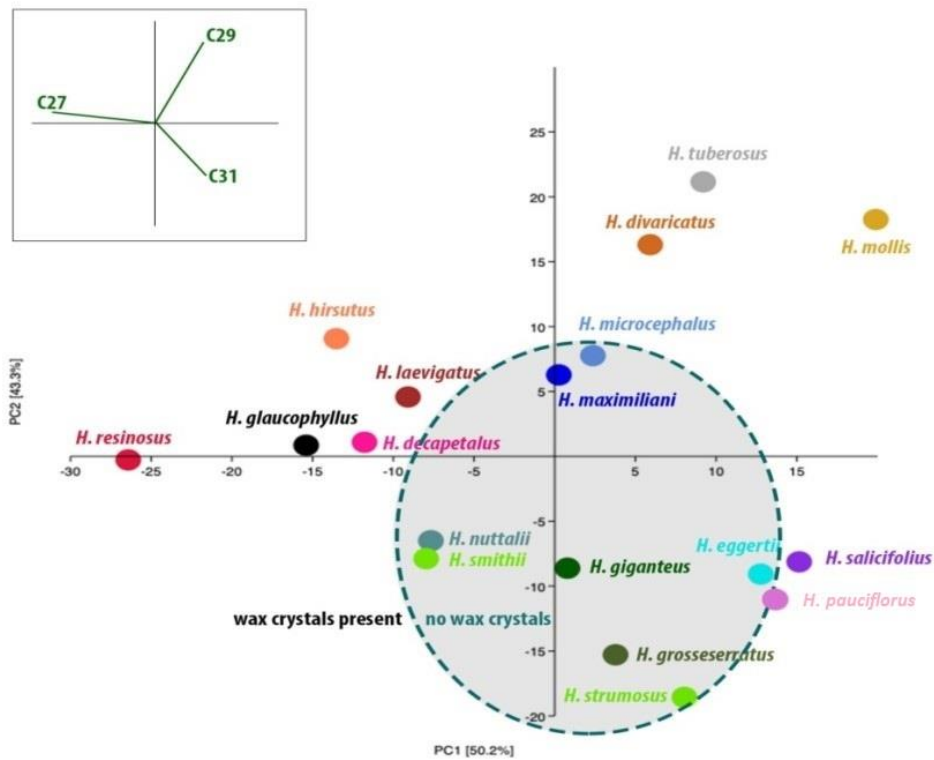


Слика 81. Микрографије орнаментике перикарпа анализираних вишегодишњих врста: **Група А:** *H. pauciflorus* (А) и *H. salicifolius* (Б); **Група В:** *H. mollis* (В) и *H. resinusus* (Г); **Група С:** *H. microcephalus* (Д) и *H. maximiliani* (Б); **Група D:** *H. strumosus* (Е) и *H. giganteus* (Ж); **Група Е:** *H. tuberosus* (З, И).

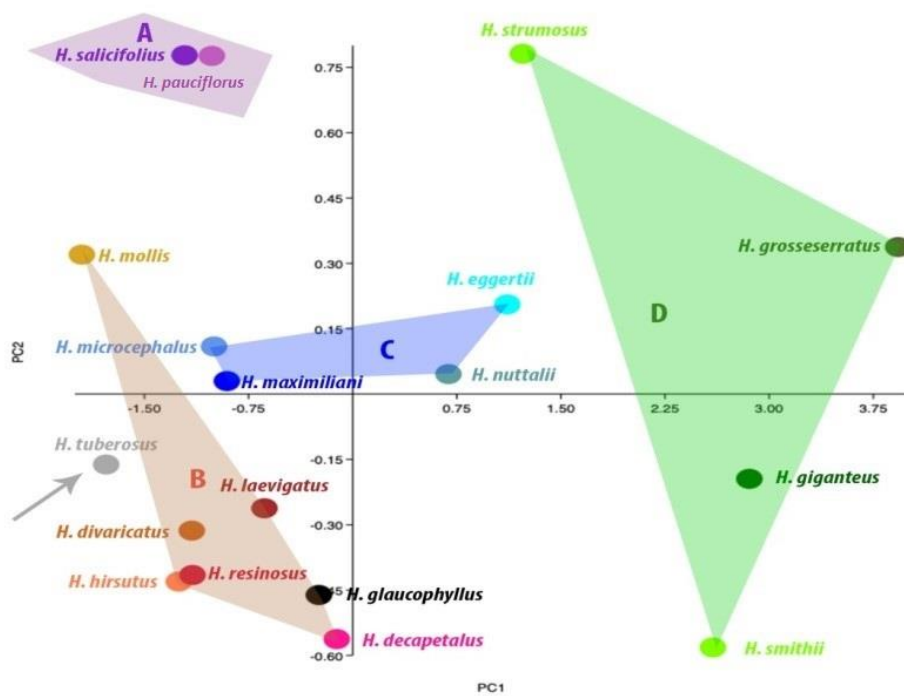
Табела 54. Принос *n*-алкана у епикутикуларном воску (%). Балансирана средња дужина угљоводоничног ланца (*N*) и дисперзија око ње (*d*).

	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>	<i>12</i>	<i>13</i>	<i>14</i>	<i>15</i>	<i>16</i>	<i>17</i>	<i>18</i>
C21	0,2	0,2	0,5	0,2	0,2	0,9	0,1	0,1	0,1	0,1	-	0,4	-	-	0,1	0,4	0,4	0,1
C22	0,4	0,2	0,9	0,3	0,3	1,6	0,1	0,1	0,1	0,1	-	0,5	-	-	0,1	0,5	0,9	0,1
C23	0,5	0,4	1,2	0,4	0,3	0,8	0,2	0,2	0,1	0,2	0,1	0,6	0,1	0,1	0,1	1,0	1,0	0,2
C24	0,5	0,4	1,1	0,4	0,4	1,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,8	0,1	0,1	0,1	1,1	0,8	0,2
C25	2,6	3,7	4,4	2,7	1,6	2,8	1,6	2,1	3,7	1,9	0,6	3,1	0,5	1,6	0,5	7,1	2,8	1,8
C26	0,9	0,6	0,9	0,8	0,8	0,8	0,6	0,6	0,8	0,5	0,2	1,3	0,3	0,3	0,2	1,3	1,1	0,5
<b>C27</b>	<b>32,5</b>	<b>18,0</b>	11,0	<b>35,4</b>	<b>19,5</b>	<b>16,1</b>	<b>35,1</b>	<b>31,0</b>	<b>23,2</b>	<b>22,1</b>	8,1	<b>27,3</b>	<b>47,2</b>	14,2	12,7	<b>26,4</b>	12,7	<b>16,8</b>
C28	4,8	5,6	2,8	5,0	4,8	2,9	5,5	4,6	3,8	3,9	3,3	4,7	3,7	2,1	2,8	4,6	3,2	4,5
<b>C29</b>	<b>46,2</b>	<b>64,5</b>	<b>47,3</b>	<b>44,7</b>	<b>42,1</b>	<b>38,3</b>	<b>52,3</b>	<b>50,4</b>	<b>55,0</b>	<b>57,5</b>	<b>72,3</b>	<b>41,1</b>	<b>41,2</b>	<b>48,4</b>	<b>51,1</b>	<b>39,2</b>	<b>37,2</b>	<b>70,3</b>
C30	1,5	1,6	3,6	1,3	4,4	2,9	0,9	1,3	3,4	2,2	4,8	3,3	1,1	3,3	3,4	1,7	6,4	2,1
C31	6,8	3,7	<b>21,8</b>	5,3	<b>14,7</b>	<b>18,8</b>	2,2	6,3	8,7	9,4	9,6	10,7	5	<b>29,4</b>	<b>27,5</b>	10,6	<b>22,6</b>	3,5
C32	0,3	0,2	-	0,3	0,9	1,0	0,1	0,3	-	0,4	0,3	0,6	0,1	0,4	0,6	-	1,6	-
C33	1,8	0,7	4,3	2,7	5,0	10,1	1,0	2,2	0,8	1,6	0,7	5,6	0,7	-	0,9	3,9	9,5	-
C34	0,1	-	-	0,2	2,2	-	-	0,1	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-
C35	0,8	-	-	0,4	2,7	1,8	-	0,6	-	-	-	-	-	-	-	1,7	-	-
<i>N</i>	27,7	28,2	28,1	27,8	27,3	27,5	28,1	28,1	28,4	28,5	29,0	28,1	28,1	29,2	29,2	27,0	28,6	28,5
<i>d</i>	2,6	1,6	4,0	2,5	5,6	6,7	1,5	2,2	2,0	1,9	1,0	3,5	1,6	2,1	1,9	5,2	4,2	1,1

1 - *H. decapetalus*, 2 - *H. divaricatus*, 3 - *H. eggertii*, 4 - *H. glaucophyllus*, 5 - *H. giganteus*, 6 - *H. grosseserratus*, 7 - *H. hirsutus*, 8 - *H. laevigatus*, 9 - *H. maximiliani*, 10 - *H. microcephalus*, 11 - *H. mollis*, 12 - *H. nuttallii*, 13 - *H. resinus*, 14 - *H. pauciflorus*, 15 - *H. salicifolius*, 16 - *H. smithii*, 17 - *H. strumosus*, 18 - *H. tuberosus*.

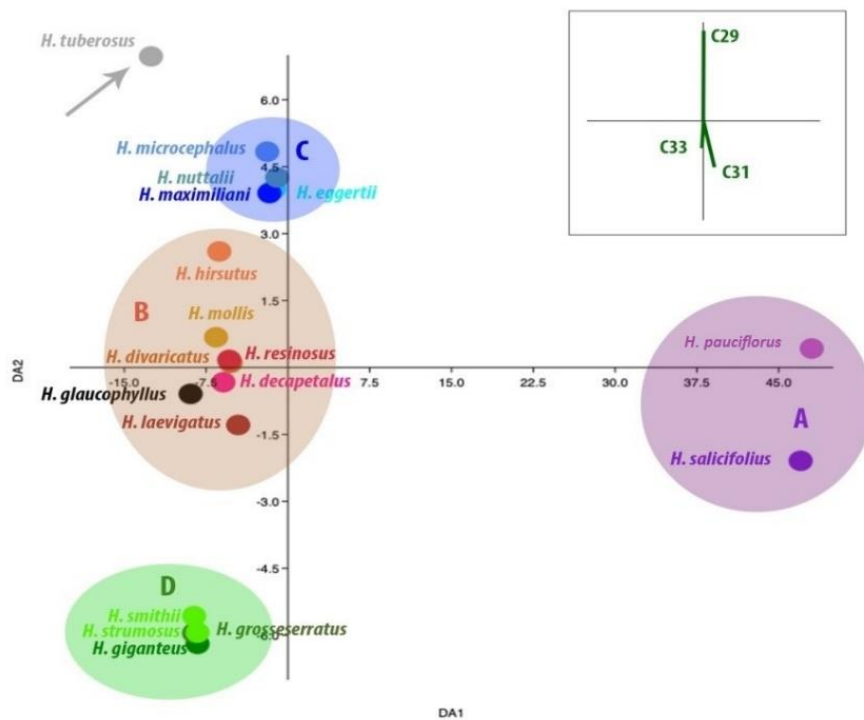


Слика 82. PCA графички приказ о садржају *n*-алкана (C<sub>21</sub> - C<sub>35</sub>) изолованих из епикутуларног воска перикарпа анализираних *Helianthus* врста.



Слика 83. Графички приказ просечног броја ланаца (*N*) и вредности дисперзије (*d*) анализираних врста рода *Helianthus*.

Дискриминантна анализа, такође, потврђује раздвајање врста на претходно наведене групе. Прва оса дискриминације одваја групу А, а друга групе С и D. На графикону се уочава да се врста *H. tuberosus* налази у близини групе С, где би могла да припада на основу својих микроструктурних карактеристика воска (Сл. 84).



Слика 84. Графички приказ дискриминантне анализе о садржају *n*-алкана (C<sub>21</sub> - C<sub>35</sub>) изолованих из епикутуларног воска перикарпа анализираних *Helianthus* врста.

#### 4.2.4.4. Анатомске карактеристике перикарпа

Код свих анализираних врста општа анатомска грађа перикарпа је иста (Сл. 85, 86). Перикарп је диференциран на епидермис (егзокарп), хиподермис, склерификовани паренхим и паренхим. Забележена су значајна варирања у развијености перикарпа. Најдебљи перикарп међу једногодишњим врстама измерен је код *H. annuus* (259  $\mu\text{m}$ ), док је статистички значајно најтањи перикарп измерен код *H. petiolaris* (140  $\mu\text{m}$ ). Врсте *H. resinosus* (304  $\mu\text{m}$ ) и *H. giganteus* (294  $\mu\text{m}$ ) карактеришу се најдебљим перикарпом, а врсте *H. maximiliani* (105  $\mu\text{m}$ ) и *H. grosseserratus* (116  $\mu\text{m}$ ) најтањим перикарпом код анализираних вишегодишњих врста (Таб. 55).

На површини перикарпа је једнослојни епидермис, изграђен од правоугаоних ћелија благо задебљалих ћелијских зидова, прекривених кутикулом различите дебљине. Код неких врста присутан је пигмент у ћелијама епидермиса (Сл. 85 А). У просеку гледано, процентуални удео епидермиса са кутикулом је већи код представника вишегодишњих врста и најчешће је износио око  $10\pm 2\%$ . Највећи проценат удео епидермиса са кутикулом израчунат је код вишегодишње врсте *H. glaucophyllus* (14,5%), а најмањи код једногодишње врсте *H. argophyllus* (2,7%) (Таб. 55).

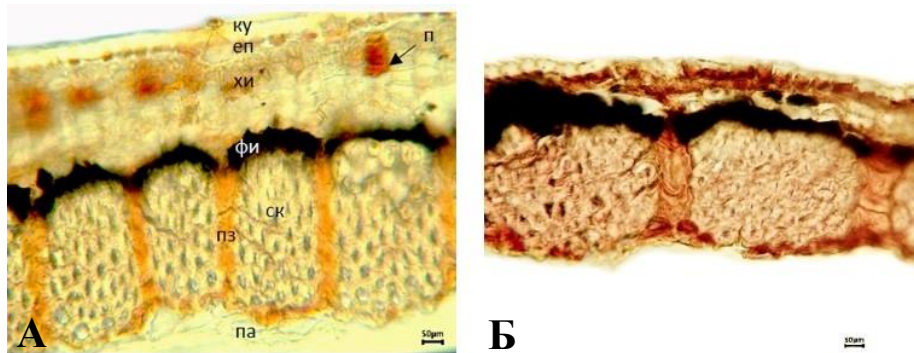
Непосредно испод епидермиса присутан је хиподермис изграђен од густо и правилно распоређених ћелија правоугаоног облика, умерено задебљалих ћелијских зидова (Сл. 85, 86). За разлику од епидермиса, хиподермис је вишеслојан, а број слојева ћелија варира између 2 (*H. grosseserratus*) и 9 (*H. glaucophyllus*). У ћелијама хиподермиса неких врста уочава се присуство пигмента. Код већине анализираних једногодишњих врста удео хиподермиса у укупној дебљини перикарпа износи скоро 20%, осим код врсте *H. petiolaris* где је процентуално учешће значајно мање (11,7%) (Таб. 55; Сл. 85). Вишегодишње врсте *H. smithii* (27,6%), *H. pauciflorus* (27%) и *H. laevigatus* (25,9%) карактеришу се највећим процентуалним уделом хиподермиса, док најмањи проценат има врста *H. grosseserratus* (12,4%) (Таб. 55).

Испод хиподермиса је вишеслојан склерификовани паренхим (3-9 слојева) са ћелијама изузетно задебљалих ћелијских зидова. Дебљина зидова ћелија склерификованог паренхима смањује се посматрано од егзокарпа ка ендокарпу. Уопштено посматрано, процентуални удео склерификованог паренхима у укупној дебљини перикарпа је значајно већи код представника једногодишњих врста (изнад 60%, осим код *H. praecox*) у односу на вишегодишње. Вишегодишња врста *H. laevigatus* истиче се посебно ниском вредношћу процентуалног удела склеренхима у односу на све друге анализираних врста (31,6%).

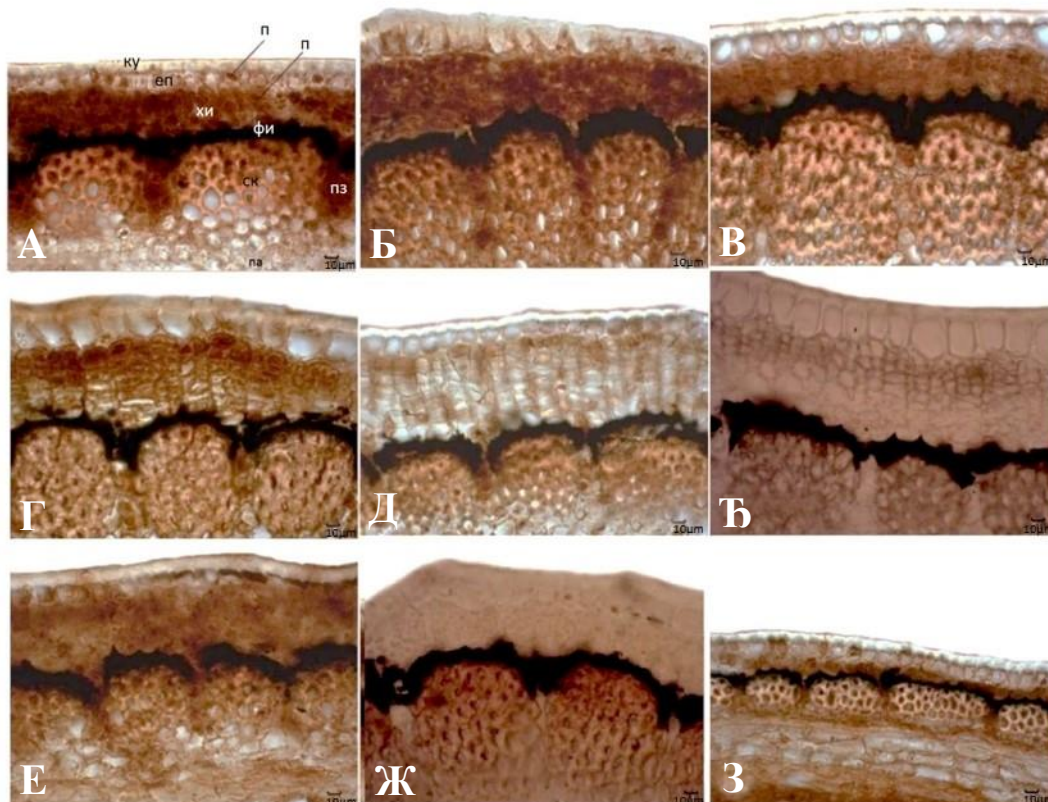
Захваљујући радијално издуженим ћелијама паренхима истичу се траке паренхимских зрака који се протежу од хиподермиса до ендокарпа организирајући склерификовани паренхим у виду уздужних снопова (Сл. 85, 86). Код највећег броја анализираних врста паренхимски зраци су трапезастог облика (у вршном делу најшири и постепено се сужавају ка паренхиму ендокарпа) док су код мањег броја врста представљени у виду танких трака (једнаке ширине целом дужином зрака). Дужина и ширина паренхимских зрака је статистички значајно варијала између анализираних врста. Вредности дужине кретале су се између 37,4  $\mu\text{m}$  (*H. maximiliani*) до 139,5  $\mu\text{m}$  (*H. resinosus*) а вредности ширине од 9,8  $\mu\text{m}$  (*H. giganteus*, *H. annuus*) до 28,6  $\mu\text{m}$  (*H. salicifolius*). Врсте које су се карактерисале веома добро развијеним склерификованим паренхимом имале су и најдуже паренхимске зраке тракастог изгледа (*H. annuus*, *H. giganteus*, *H. resinosus* и *H. hirsutus*) (Таб. 55; Сл. 85, 86).

Између хиподермиса и склерификованог паренхима, код свих испитиваних врста уочава се присуство пигмента црне боје – фитомеланина (Сл. 85, 86).

Последњи слој перикарпа – ендокарп чине паренхимске ћелије, веома танких ћелијских зидова распоређених у неколико слојева које приликом раста семена лако пуцају и постају спљоштене и компактно организоване. За разлику од процентуалног учешћа склерификованог паренхима, процентуални удео паренхимског ткива је значајно нижи код анализираних једногодишњих врста у односу на вишегодишње (у просеку 9%, осим код врсте *H. petiolaris* где износи 26,4%). Код вишегодишњих врста вредности су се кретале од 16,5 % (*H. pauciflorus*) до 32% (*H. salicifolius*) (Таб. 55).



Слика 85. Попречни пресек перикарпа једногодишњих врста рода *Helianthus*. *H. annuus* (А), *H. petiolaris* (Б). \*ку - кутикула, еп - епидермис, хи - хиподермис, фи - фитомеланин, ск - склерификовани паренхим, па - паренхим, пз - паренхимски зраци, п - пигмент.



Слика 86. Попречни пресек перикарпа вишегодишњих врста рода *Helianthus*. *H. salicifolius* (А), *H. hirsutus* (Б); *H. resinusus* (В), *H. pauciflorus* (Г), *H. smithii* (Д), *H. glaucophyllus* (Ђ), *H. laevigatus* (Е), *H. giganteus* (Ж), *H. grosseserratus* (З). \*ку - кутикула, еп - епидермис, хи - хиподермис, фи - фитомеланин, ск - склерификовани паренхим, па - паренхим, пз - паренхимски зраци, п - пигмент.

Табела 55. Анатомске карактеристике перикарпа анализираних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врста	Д. перикарпа (μm)	Бр. слојева хиподермиса	Бр. слојева склерификованог паренхима	Дужина паренхимских зрака (μm)	Ширина паренхимских зрака (μm)	% епидермиса са кутикулом	% хиподермиса	% склерификованог паренхима	% паренхима
<b>једногодишње</b>									
<i>H. annuus</i>	259±5,8 <sup>a</sup> (8,7)	6±0,09 <sup>a</sup> (5,9)	9±0,06 <sup>a</sup> (2,8)	123±7,1 <sup>a</sup> (13,1)	9,8±1,1 <sup>b</sup> (25,6)	3,8±0,1 <sup>b</sup> (14,1)	19,4±0,7 <sup>a</sup> (14)	61,4±0,8 <sup>a</sup> (5,6)	8,8±1,1 <sup>b</sup> (48,5)
<i>H. argophyllus</i>	175±2,9 <sup>b</sup> (6,5)	6±0,07 <sup>a</sup> (5,4)	8±0,06 <sup>b</sup> (3,2)	81,5±3,4 <sup>b</sup> (9,4)	14,2±0,9 <sup>ab</sup> (13,6)	2,7±0,2 <sup>c</sup> (28,7)	19,2±1,06 <sup>a</sup> (20,6)	64,9±1,06 <sup>a</sup> (6,2)	9,5±0,7 <sup>b</sup> (28,9)
<i>H. petiolaris</i>	140±3,7 <sup>c</sup> (10,3)	3±0,05 <sup>c</sup> (5,3)	5±0,1 <sup>c</sup> (7,1)	66,1±5,3 <sup>b</sup> (17,4)	12,5±0,8 <sup>a</sup> (15,4)	7,8±0,4 <sup>a</sup> (18,5)	11,7±0,7 <sup>b</sup> (23,3)	67,1±1,4 <sup>a</sup> (8,5)	8,7±0,9 <sup>b</sup> (39,5)
<i>H. praecox</i>	172±3,6 <sup>b</sup> (8,1)	4±0,1 <sup>b</sup> (15,9)	6±0,7 <sup>c</sup> (11,6)	68,4±2,7 <sup>b</sup> (17,9)	10,3±0,8 <sup>b</sup> (17,9)	7,8±0,3 <sup>a</sup> (13,5)	19,5±1,06 <sup>a</sup> (21,3)	41,5±1,4 <sup>b</sup> (13,2)	26,4±1,9 <sup>a</sup> (27,7)
<b>вишегодишње</b>									
<i>H. decapetalus</i>	275±4,8 <sup>b</sup> (6,8)	7±0,1 <sup>cd</sup> (7,7)	5±0,2 <sup>gh</sup> (13,0)	79,4±2,9 <sup>d</sup> (20,4)	24,8±1,2 <sup>b</sup> (26,8)	10,4±0,7 <sup>def</sup> (27,1)	23,0±0,9 <sup>bcd</sup> (15,0)	36,7±1,3 <sup>cd</sup> (13,9)	25,4±1,0 <sup>bcd</sup> (14,8)
<i>H. divaricatus</i>	130±2,5 <sup>f</sup> (7,4)	5±0,1 <sup>hi</sup> (11,4)	4±0,1 <sup>i</sup> (10,7)	55,4±2,1 <sup>e</sup> (21,0)	16,9±0,7 <sup>de</sup> (24,4)	11±0,8 <sup>bcd</sup> (28,1)	21,5±1,01 <sup>cde</sup> (18,2)	43,9±1,5 <sup>b</sup> (13,3)	19,1±1,3 <sup>gh</sup> (25,8)
<i>H. eggertii</i>	230±5,8 <sup>cd</sup> (9,8)	6±0,2 <sup>ef</sup> (15,4)	6±0,2 <sup>d</sup> (15,3)	77,8±3,7 <sup>d</sup> (26,0)	13,9±0,6 <sup>fg</sup> (22,8)	12,4±0,4 <sup>bc</sup> (7,6)	19,7±1,1 <sup>efg</sup> (21,9)	35,3±2,1 <sup>cde</sup> (23,4)	27,3±2,0 <sup>abcd</sup> (29,6)
<i>H. giganteus</i>	294±10,8 <sup>a</sup> (14,2)	5±0,3 <sup>hi</sup> (22,4)	9±0,3 <sup>a</sup> (12,0)	134,8±5,4 <sup>a</sup> (22,0)	9,8±0,5 <sup>i</sup> (28,0)	10,5±0,7 <sup>def</sup> (24,7)	14,9±0,9 <sup>ij</sup> (23,2)	51,1±1,0 <sup>a</sup> (7,7)	19,3±1,0 <sup>gh</sup> (19,1)
<i>H. glaucophyllus</i>	241±3,0 <sup>c</sup> (4,9)	9±0,2 <sup>a</sup> (8,6)	5±0,0 <sup>gh</sup> (7,0)	76,0±1,4 <sup>d</sup> (9,8)	21,0±1,2 <sup>c</sup> (31,7)	14,5±0,6 <sup>a</sup> (16,2)	25,4±1,2 <sup>ab</sup> (17,8)	33,6±1,1 <sup>de</sup> (13,2)	22,8±1,5 <sup>efg</sup> (25,4)
<i>H. grosseserratus</i>	116±2,0 <sup>fg</sup> (6,7)	2±0,2 <sup>k</sup> (38,7)	4±0,1 <sup>i</sup> (10,7)	37,9±1,0 <sup>f</sup> (15,2)	10,4±0,7 <sup>i</sup> (35,1)	14,1±0,7 <sup>a</sup> (20,3)	12,4±1,0 <sup>j</sup> (30,5)	38,0±1,0 <sup>c</sup> (10,3)	30,0±1,1 <sup>a</sup> (14,6)
<i>H. hirsuthus</i>	273±9,2 <sup>b</sup> (13,0)	6±0,2 <sup>fg</sup> (11,6)	7±0,2 <sup>b</sup> (10,0)	99,1±1,9 <sup>b</sup> (10,5)	15,4±0,9 <sup>ef</sup> (35,5)	11,7±0,6 <sup>bcd</sup> (19,9)	18±0,7 <sup>gh</sup> (15,1)	46,1±0,8 <sup>b</sup> (6,5)	23,3±1,0 <sup>defg</sup> (16,1)
<i>H. laevigatus</i>	182±2,0 <sup>e</sup> (4,3)	6±0,1 <sup>fg</sup> (9,0)	4±0,0 <sup>i</sup> (9,0)	62,8±2,3 <sup>e</sup> (20,1)	11,3±0,8 <sup>ghi</sup> (40,5)	10,8±0,6 <sup>cde</sup> (20,8)	25,9±1,0 <sup>ab</sup> (15,6)	31,6±2,0 <sup>e</sup> (25,2)	27,6±1,9 <sup>abc</sup> (26,4)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест ≤ 0,05) .

\*Д - дебелина, Бр. - број.

Наставак Табеле 55.

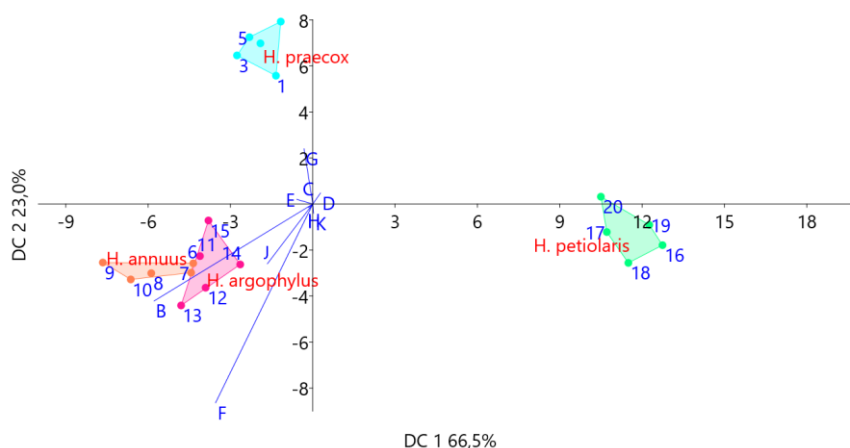
Врста	Д. перикарпа ( $\mu\text{m}$ )	Бр. слојева хиподермиса	Бр. слојева склерификованог паренхима	Дужина паренхимских зрака ( $\mu\text{m}$ )	Ширина паренхимских зрака ( $\mu\text{m}$ )	% епидермиса са кутикулом	% хиподермиса	% склерификованог паренхима	% паренхима
<i>H. maximilani</i>	105 $\pm$ 1,9 <sup>g</sup> (6,9)	3 $\pm$ 0,1 <sup>j</sup> (14,0)	3 $\pm$ 0,1 <sup>j</sup> (14,0)	37,4 $\pm$ 0,9 <sup>f</sup> (12,6)	15,4 $\pm$ 0,5 <sup>ef</sup> (30,5)	12,8 $\pm$ 10,2 <sup>ab</sup> (25,3)	19,5 $\pm$ 1,0 <sup>efg</sup> (19,9)	37,9 $\pm$ 1,0 <sup>c</sup> (10,3)	22,9 $\pm$ 1,4 <sup>defg</sup> (24,4)
<i>H. microcephalus</i>	189 $\pm$ 2,9 <sup>c</sup> (5,9)	3 $\pm$ 0,09 <sup>j</sup> (11,2)	6 $\pm$ 0,2 <sup>ef</sup> (12,3)	73,2 $\pm$ 3,2 <sup>d</sup> (24,3)	12,0 $\pm$ 0,6 <sup>ghi</sup> (27,4)	11,8 $\pm$ 0,5 <sup>bcd</sup> (17)	13,4 $\pm$ 0,7 <sup>ij</sup> (19,1)	39,3 $\pm$ 1,6 <sup>c</sup> (15,5)	30,3 $\pm$ 1,7 <sup>a</sup> (22,3)
<i>H. mollis</i>	183 $\pm$ 1,3 <sup>c</sup> (2,8)	6 $\pm$ 0,1 <sup>fg</sup> (9,3)	6 $\pm$ 0,0 <sup>de</sup> (10,2)	63,3 $\pm$ 1,4 <sup>c</sup> (12,2)	14,1 $\pm$ 0,8 <sup>efg</sup> (30,5)	11,5 $\pm$ 0,4 <sup>bcd</sup> (13,1)	20,3 $\pm$ 1,3 <sup>def</sup> (24,0)	36,8 $\pm$ 1,3 <sup>cd</sup> (13,2)	28,5 $\pm$ 1,7 <sup>ab</sup> (22,9)
<i>H. nuttalli</i>	124 $\pm$ 2,0 <sup>f</sup> (6,3)	5 $\pm$ 0,1 <sup>fg</sup> (8,7)	5 $\pm$ 0,1 <sup>h</sup> (9,3)	40,7 $\pm$ 0,7 <sup>f</sup> (10,0)	10,9 $\pm$ 0,9 <sup>hi</sup> (42,7)	10 $\pm$ 0,5 <sup>ef</sup> (18,5)	23,7 $\pm$ 0,6 <sup>bc</sup> (10,0)	38,0 $\pm$ 0,7 <sup>c</sup> (7,3)	21,4 $\pm$ 0,7 <sup>efg</sup> (12,4)
<i>H. pauciflorus</i>	259 $\pm$ 4,6 <sup>b</sup> (6,9)	7 $\pm$ 0,2 <sup>c</sup> (12,7)	6 $\pm$ 0,1 <sup>d</sup> (7,3)	106,0 $\pm$ 3,3 <sup>b</sup> (17,0)	22,8 $\pm$ 1,2 <sup>bc</sup> (28,4)	9,9 $\pm$ 0,5 <sup>ef</sup> (11,5)	27,0 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup> (21,5)	43,8 $\pm$ 1,5 <sup>b</sup> (13,3)	16,5 $\pm$ 1,1 <sup>h</sup> (26,4)
<i>H. resinusus</i>	304 $\pm$ 3,7 <sup>a</sup> (4,7)	6 $\pm$ 0,2 <sup>de</sup> (10,9)	9 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup> (6,4)	139,5 $\pm$ 2,4 <sup>a</sup> (9,4)	11,5 $\pm$ 0,5 <sup>ghi</sup> (26,3)	8,8 $\pm$ 0,4 <sup>fg</sup> (17,8)	15,2 $\pm$ 0,8 <sup>hij</sup> (20,8)	51,3 $\pm$ 0,8 <sup>a</sup> (6,2)	21,6 $\pm$ 1,3 <sup>efg</sup> (24,0)
<i>H. salicifolius</i>	229 $\pm$ 4,2 <sup>cd</sup> (7,0)	5 $\pm$ 0,2 <sup>i</sup> (18,7)	5 $\pm$ 0,2 <sup>gh</sup> (11,7)	75,9 $\pm$ 1,5 <sup>d</sup> (11,2)	28,6 $\pm$ 1,8 <sup>a</sup> (34,3)	11,7 $\pm$ 0,5 <sup>bcd</sup> (17,9)	18,4 $\pm$ 0,8 <sup>efg</sup> (17,2)	36,4 $\pm$ 1,1 <sup>cd</sup> (11,9)	32,0 $\pm$ 1,6 <sup>a</sup> (19,6)
<i>H. smithii</i>	217 $\pm$ 4,7 <sup>d</sup> (8,4)	8 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup> (9,7)	6 $\pm$ 0,2 <sup>fg</sup> (15,3)	61,5 $\pm$ 1,6 <sup>c</sup> (14,0)	19,6 $\pm$ 1,0 <sup>cd</sup> (29,8)	10 $\pm$ 0,5 <sup>def</sup> (19,7)	27,6 $\pm$ 1,0 <sup>a</sup> (13,9)	35,5 $\pm$ 0,6 <sup>cde</sup> (7,0)	23,4 $\pm$ 1,2 <sup>cdefg</sup> (20,3)
<i>H. strumosus</i>	119 $\pm$ 4,0 <sup>fg</sup> (12,9)	5 $\pm$ 0,2 <sup>i</sup> (14,1)	4 $\pm$ 0,1 <sup>i</sup> (10,7)	37,6 $\pm$ 0,8 <sup>f</sup> (11,6)	14,3 $\pm$ 0,7 <sup>efg</sup> (27,5)	9,8 $\pm$ 0,6 <sup>ef</sup> (22,4)	23,5 $\pm$ 1,2 <sup>bcd</sup> (19,4)	37,9 $\pm$ 1,6 <sup>cd</sup> (16,8)	21,7 $\pm$ 1,7 <sup>efg</sup> (30,1)
<i>H. tuberosus</i>	214 $\pm$ 4,7 <sup>d</sup> (8,4)	5 $\pm$ 0,2 <sup>gh</sup> (17,4)	7 $\pm$ 0,1 <sup>c</sup> (6,0)	89,9 $\pm$ 4,3 <sup>c</sup> (26,5)	13,6 $\pm$ 0,6 <sup>fgh</sup> (26,2)	7,6 $\pm$ 0,5 <sup>g</sup> (25,6)	16,2 $\pm$ 0,8 <sup>ghi</sup> (20,3)	46,5 $\pm$ 0,9 <sup>b</sup> (7,8)	24,0 $\pm$ 1,2 <sup>bcd</sup> (18,7)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно код једногодишњих и вишегодишњих (Duncan тест  $\leq 0,05$ ). \*Д - дебелина, Бр. - број.



#### 4.2.4.4.1. Дискриминација врста на основу анатомских карактера перикарпа

Посматрајући позиције центроида у простору прве три дискриминантне осе доминантан је ефекат утицаја карактера дебљина перикарпа, проценат склерификованог паренхима и дужина паренхимских зрака са скоро стопроцентним уделом. Статистички значајно највише вредности дебљине перикарпа и дужине паренхимских зрака, описују врсту *H. annuus* док се на супротој страни графикона, јасно издваја врста *H. petiolaris*, код које су ове вредности биле најниже, а вредност процентуалног удела склерификованог паренхима највиша. На дугој оси, поред дебљине перикарпа, процентуалног удела склерификованог паренхима и дужине паренхимских зрака дискриминацији доприноси и карактер процентуални удео паренхима на основу кога се издваја врста *H. praecox* по статистички значајно највишим вредностима од преостале три анализираних једногодишње врсте (Таб. 56; Сл. 87).



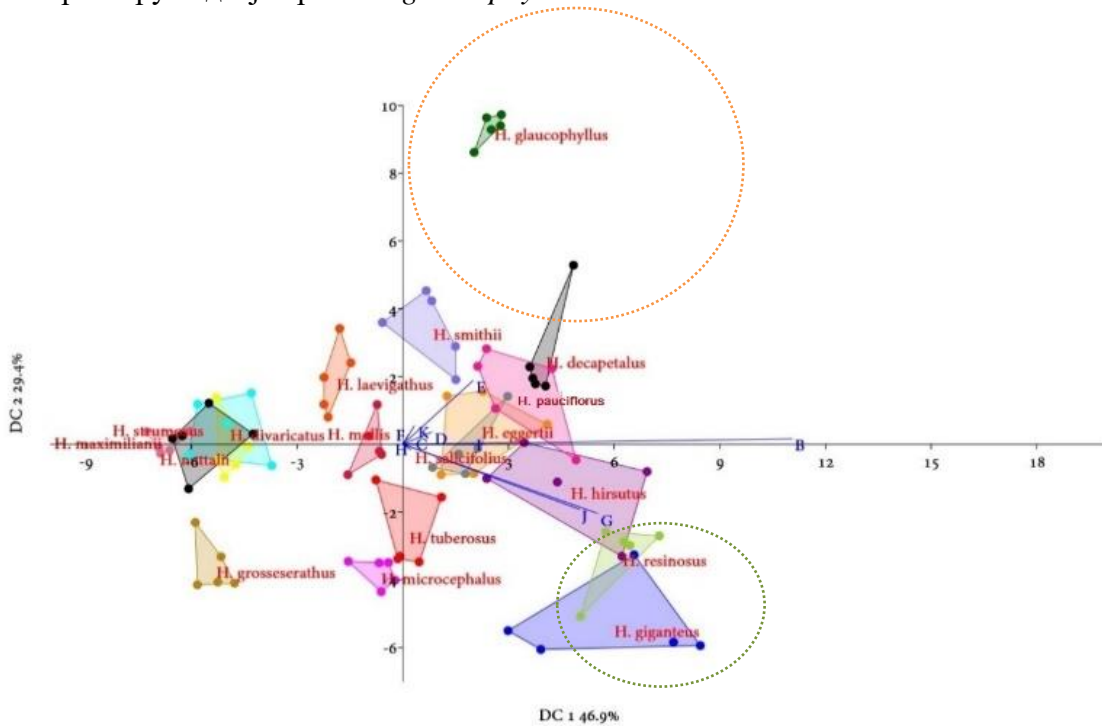
Слика 87. Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера перикарпа једногодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве и друге дискриминантне осе. \* Дебљина перикарпа (B), % епидермиса са кутикулом (D), % хиподермиса (E), % склерификованог паренхима (F), % паренхима (G), Број слојева хиподермиса (H), Број слојева склерификованог паренхима (I), Дужина паренхимских зрака (J), Ширина паренхимских зрака (K).

Табела 56. Стање анатомских карактера перикарпа у простору прве три осе дискриминантне анализе у оквиру испитиваних једногодишњих врста рода *Helianthus*.

Карактери	DA 1	DA 2	DA 3
Дебљина перикарпа	<b>-4,753</b>	<b>-3,462</b>	<b>9,724</b>
% епидермиса са кутикулом	0,228	0,390	0,219
% хиподермиса	-0,477	0,163	-0,083
% склерификованог паренхима	<b>-2,910</b>	<b>-7,097</b>	<b>12,683</b>
% паренхима	-0,260	<b>1,972</b>	-0,142
Број слојева хиподермиса	-0,133	-0,122	0,0422
Број слојева склерификованог паренхима	-0,102	-0,165	0,1456
Дужина паренхимских зрака	<b>-1,359</b>	<b>-2,133</b>	<b>4,911</b>
Ширина паренхимских зрака	0,022	-0,331	-0,165

\* Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

Дискриминантном анализом анатомских карактера перикарпа вишегодишњих врста установљено је да су као и код једногодишњих врста дебљина перикарпа, проценат хиподермиса, проценат склерификованог паренхима и дужина паренхимских зрака карактери са највећим дискриминишућим потенцијалом (Таб. 57; Сл. 88). На основу карактера прве дискриминантне осе, врста *H. giganteus* и *H. resinosus* се благо одвајају од других анализираних врста. На другој дискриминантној оси поред наведених карактера дискриминацији доприноси и процентуални удео хиподермиса, где се према том карактеру издваја врста *H. glaucophyllus*.



Слика 88. Графички приказ позиције центроида анализираних анатомских карактера перикарпа вишегодишњих врста рода *Helianthus* у простору прве и друге дискриминантне осе. \* Дебљина перикарпа (В), % епидермиса са кутикулом (D), % хиподермиса (Е), % склерификованог паренхима (F), % паренхима (G), Број слојева хиподермиса (H), Број слојева склерификованог паренхима (I), Дужина паренхимских зрака (J), Ширина паренхимских зрака (K).

Табела 57. Стање анатомских карактера перикарпа у простору прве три осе дискриминантне анализе у оквиру испитиваних вишегодишњих врста рода *Helianthus*.

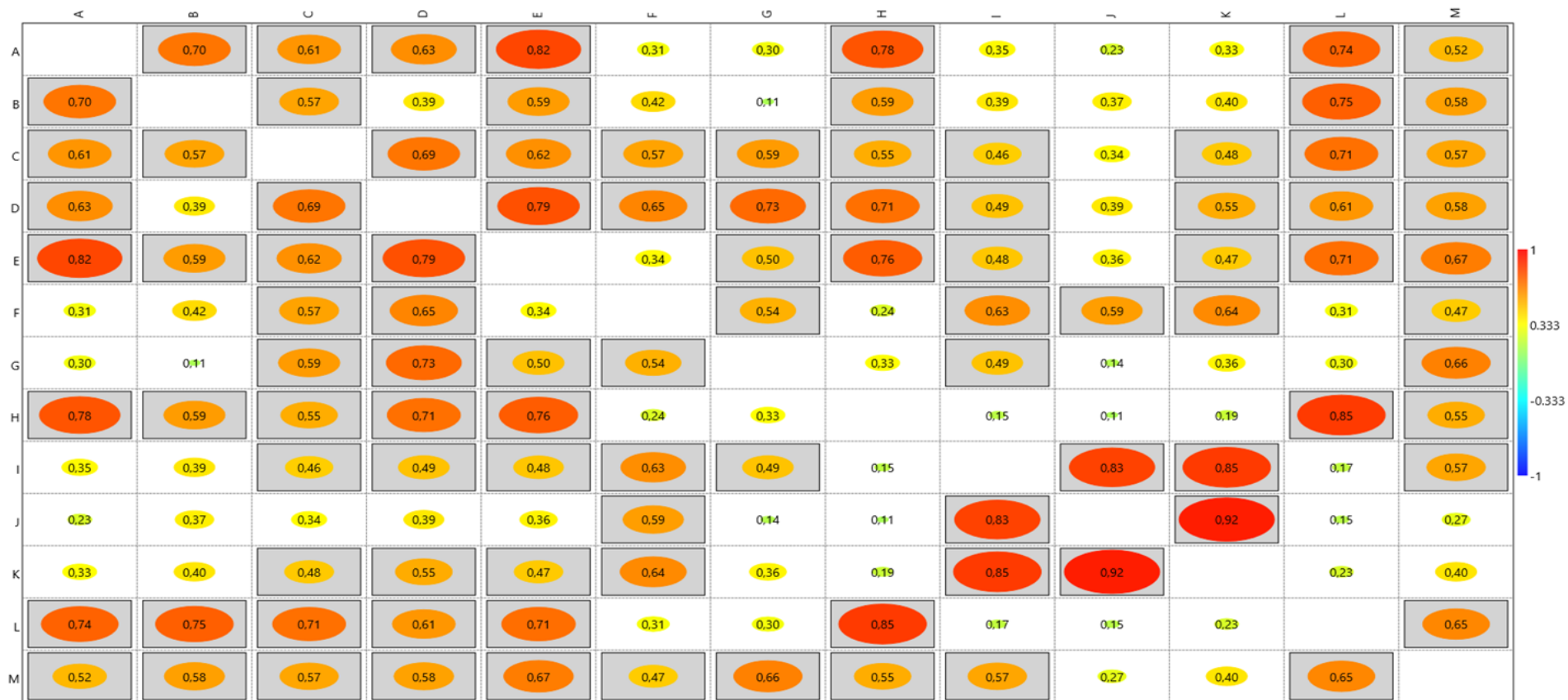
Карактери	DA 1	DA2	DA 3
Дебљина перикарпа	<b>17,296</b>	<b>2,796</b>	<b>-2,648</b>
% епидермиса са кутикулом	-0,129	0,142	-0,265
% хиподермиса	-0,181	<b>1,592</b>	0,111
% склерификованог паренхима	<b>0,794</b>	<b>-1,377</b>	<b>0,933</b>
% паренхима	-0,186	-0,239	<b>-0,921</b>
Број слојева хиподермиса	0,217	0,555	0,289
Број слојева склерификованог паренхима	0,373	-0,239	0,371
Дужина паренхимских зрака	<b>2,727</b>	<b>-0,859</b>	0,443
Ширина паренхимских зрака	0,142	0,345	-0,449

\* Карактери који су болдовани значајно доприносе раздвајању врста.

### 4.3. Корелациона анализа одабраних анатомских карактера

Корелационом анализом поређени су карактери проводног ткива дршке цвасти са појединим квантитативним карактерима цвасти. Поређењем Пирсонових коефицијента корелације са табличним вредностима, утврђене су статистички значајно позитивни коефицијенти између појединих анатомских карактера делова репродуктивне регије (Сл. 89). Како за врсте *H. praecox* и *H. petiolaris* није рађена морфо-анатомска и микроморфолошка анализа цевастих цветова, из ове анализе су изостављене.

Карактеристике дршке цвасти, као што су површина проводних снопића (С), површина ксилема (D) и површина лумена трахејарних елемената (Е) су испољиле статистички значајне корелације са већином поређених особина осталих делова репродуктивне регије, што указује на њихов утицај на њихове квантитативне вредности. Број проводних снопића брактеја (Н) је статистички значајно корелисан са већином карактеристика дршке цвасти, док су корелације са карактеристикама нектарија, иако позитивне, биле без статистичке значајности. Такође, дужина крунице цевастих цветова је статистички значајно позитивно корелисана са већином испитиваних карактера репродуктивне регије (површина пресека дршке цвасти, површина и број проводних снопића, површина ксилема и флоема, површина лумена трахејарних елемената, број проводних снопића брактеја, пречник рецептакулума и површина основе крунице цевастих цветова).



Дршка цвасти: А – површина, В – број проводних снопића, С – површина проводних снопића, Д – површина ксилема, Е – површина лумена трахејарних елемената, F – број трахејарних елемената, G – површина флоема  
 Брактеје: H – број проводних снопића  
 Нектарије: I – површина основе крунице, J – површина нектарија, K – дебелина нектаријског ткива  
 Цваст: L – пречник рецептакулума, M – дужина крунице

 Статистичка значајност

Слика 89. Графички приказ корелационе анализе одабраних анатомских карактера.

## 5. ДИСКУСИЈА

У процесу оплемењивања сунцокрета неопходно је јасно одредити смернице за остваривање постављеног циља. Оплемењивачи су пред бројним изазовима који значајно могу утицати на ефикасност у селекцији сунцокрета. Генетички фонд дивљих врста сунцокрета представља значајан материјал за примену у различитим оплемењивачким програмима гајеног сунцокрета као значајне индустријске биљне врсте. Због постојања интерспецијског укрштања у природним условима честа је појава настанака прелазних, хибридних форми између различитих врста. Како су врсте рода *Helianthus* географски врло распрострањене долази до изражаја изразито велика фенотипска пластичност и варијабилност унутар врсте (Seiler и Rieseberg, 1997). Полазећи од чињенице да су подаци о морфо-анатомским и микроморфолошким карактеристикама појединих органа врста рода *Helianthus* фрагментарни, и могло би се рећи непотпуни, у овој тези дата је компаративна микроморфолошка и анатомска анализа надземних вегетативних органа и делова репродуктивне регије за 19 вишегодишњих и 4 једногодишње врсте рода *Helianthus*.

Главни правци селекције сунцокрета су усмерени ка повећању приноса и клијавости семена али и ка повећању толерантност према суши и отпорности према болестима.

Како је проблем суше на глобалном нивоу врло актуелан, оплемењивачки програми иду у смеру стварања хибрида толерантних на недостатак воде (Kalyar и сар., 2014; Varshney и сар., 2021; Vegna, 2022; Cooper и Messina, 2023). Током суше, уз недостатак воде, биљке су најчешће изложене и интензивном зрачењу и високој температури због чега је неопходно да формирају различите структуре како би заштитиле осетљива ткива мезофила (Stevanović и Janković, 2001). Са аспекта толерантности на сушу, површина листа и дужина лисне дршке представљају једне од кључних критеријума приликом одабира гајених генотипова сунцокрета (Merrien и сар., 1982; Blum, 1996). Дефицит воде у пољским условима доводи до смањења лисне површине како код гајених тако и код дивљих врста сунцокрета. С тим у вези, боља адаптираност дивљих сродника огледа се и у томе што однос суве и свеже масе, и осмотског потенцијала листа у условима суше код њих остаје исти, док код гајених генотипова те вредности опадају (Sobrado и Turner, 1983). Резултати ове тезе указују да су листови код свих анализираних врста прости, варијабилни по облику и величини, са лисним дршкама различите дужине. Листове без лисне дршке имају врсте *H. mollis* и *H. salicifolius*. У поређењу са вишегодишњим врстама, статистички значајно дуже лисне дршке забележене су међу једногодишњим врстама (3-5,9 cm). Најкраћу лисну дршку међу једногодишњим представницима има врста *H. praecox* а међу вишегодишњим *H. nuttalli*. Тип нерватуре листа је индентичан код свих анализираних врста са израженим варијацијама у густини и укупној дужини секундарних нерава. Већа укупна густина лисних нерава карактерише листове веће површине и веће укупне дужине лисних нерава, а обезбеђује већу ефикасност транспорта хранљивих материја и биомеханичку потпору, што је у директној корелацији са висином приноса (Read и Stokes, 2006; Feild и сар., 2011). Код гајеног сунцокрета постоји јака позитивна корелација између површине листа и висине приноса семена (Merrien и сар., 1982). Према добијеним резултатима са аспекта морфолошких карактеристика лиске за наведене особине издвајају се једногодишње врсте *H. annuus* и *H. argophyllus* и вишегодишње врсте *H. mollis*, *H. eggertii*, *H. tuberosus* и *H. divaricatus*. Нешто мања површина листа и високе вредности укупне дужине секундарних нерава израчунате су и код *H. hirsutus*. Листови мале површине, чак и ако су у већем броју, усмеравају ка стаблу мању количину фотоасимилата у односу на листове веће површине (Smith и сар., 2017). Смањењем површине листа смањује се и транспирациона површина чиме се побољшава ефикасно коришћење воде (Blum, 1996; Leigh и сар., 2017; Mangena, 2018; Wang и сар., 2019). Стога, мала површина лиске код

једногодишње врсте *H. praecox* и вишегодишњих врста *H. salicifolius*, *H. nuttalli*, *H. strumosus*, *H. grosseserratus*, *H. maximiliani* и *H. pauciflorus* указује на већи потенцијал ових врста да толеришу сушу.

Особине ћелија епидермиса, димензије и густина стома, развијеност кутикуле, воска и индументума могу бити значајни индикатори капацитета толерантности врсте према суши (Merkulov и сар., 1997; Roy и сар., 1999; Cameron и сар., 2002; Adamski и сар., 2013; Wang и сар., 2014; Osakabe и сар., 2014; Amada и сар., 2017). Микроморфолошка анализа епидермиса листа доприноси бољем разумевању разлика између анализираних дивљих врста рода *Helianthus*, као и потенцијалну примену добијених знања у процесу оплемењивања гајеног сунцокрета. Ћелије епидермиса лиске свих анализираних врста су варијабилне у облику и величини, благо таласастих антиклинаних зидова. Изглед антиклинаних зидова условљен је факторима спољашње средине, као што су влажност ваздуха и интензитет осветљености (Metcalfе и Chalk, 1973). Практични значај таласастих антиклинаних зидова епидермиса огледа се у додатној механичкој потпори приликом излагања листа високим температурама (Thadeo и сар., 2014). Код већине анализираних врста на епидермису листа поред кутикуле присутан је епикутуларни восак љуспастог типа и различите развијености. Код *H. argophyllus*, *H. petiolaris*, *H. grosseserratus*, *H. maximiliani* и *H. tuberosus* присуство епикутуларних воштаних кристала није забележено. Изузетно развијен епикутуларни воштани слој са микроструктурама присутан је код врста *H. decapetalus*, *H. eggertii*, *H. glaucophyllus*, *H. hirsutus*, *H. laevigatus*, *H. microcephalus*, *H. resinusus*, *H. salicifolius* и *H. smithii*. Узимајући у обзир резултате претходних истраживања на другим гајеним врстама, где се показало да током суше долази до стварања епикутуларног воска (Cameron и сар., 2006; Islam и сар., 2009; Adamski и сар., 2013), као и чињеницу да су врсте анализирание у овом истраживању гајене у пољским, уједначеним условима, разлике у развијености епикутуларног воска могу указати на различити капацитет врста да регулишу одавање воде, тј. ниво транспирације у условима суше. У том смислу, врсте које имају више воска могу се сматрати боље адаптираним на сушне услове. Такође, присуство епикутуларних микрокристала спречава задржавање воде на листу (Barthlott и Neinhuis, 1997), што може указати да су листови врста *H. decapetalus*, *H. eggertii*, *H. glaucophyllus*, *H. hirsutus*, *H. laevigatus*, *H. microcephalus*, *H. resinusus*, *H. salicifolius* и *H. smithii* генерално отпорнији на фолијарну примену хербицида. Осим што су наведене врсте потенцијално оторније на сушне услове и на оштећења изазвана применом хербицида, присуство микрокристала епикутуларног воска, може повећати отпорност и према гљивичним и бактеријским инфекцијама листа.

Између анализираних врста није уочена правилност у развијености епикутуларних воштаних структура и развијености индументума. Слична запажања забележена су у оквиру врста рода *Trifolium* (Bumerl и сар., 1985). На анализираним делу епидермиса листа, добијени резултати указују на присуство нежлезданих и жлезданих трихома (линеарних и капитатних), што се подудара са описом који су дали Aschenbrenner и сар. (2013). Анализа нежлезданих трихома, према доступним литературним подацима, дивљих врста рода *Helianthus*, до сада није била предмет истраживања. Епидермис без трихома забележен је код *H. laevigatus*. Изузетно ретке трихоме имају врсте *H. glaucophyllus* и *H. smithii*. На основу овог истраживања, у оквиру анализираних врста изведена су четири основна типа индументума: вунаст, храпав, круто-длакав и оштаро-длакав. Код одређеног броја врста јављају се различити типови индументума на лицу и на наличју листа. Густ, вунаст индументум изграђен од изразито дугих, танких, нежлезданих, кончастих трихома, без протуберанци забележен је једино код врсте *H. argophyllus*. Храпав индументум граде ретке или густе трихоме специфичног купастог изгледа, изразито дебелозидне и са веома израженим

протуберанцама. Овај тип индументума карактеристичан је само за адаксијални епидермис листа код врста *H. decapetalus*, *H. divaricartus*, *H. eggertii* и *H. resinusus*. Густ, круто-длакав индументум кога граде чекињасте трихоме са изразито развијеним протуберанцама доминантан је код анализираних представника једногодишњих врста *H. annuus*, *H. petiolaris* и *H. praecox*. Осим код једногодишњих, круто-длакав индументум је широко распрострањен и међу представницима вишегодишњих врста, различите густине и дистрибуције. Оштро-длакав индументум чине нешто дуже и тање трихоме, различите густине. Овај тип индументума најчешће је локализован абаксијално, ретко адаксијално, изузев код врста *H. mollis* и *H. maximiliani* где је забележен на оба епидермиса.

Код врста које се карактеришу великом површином лиске у највећем броју случајева на абаксијалном епидермису присутан је оштро-длакавог индументум, док код врста са малом површином лиске на оба епидермиса најчешће доминира круто-длакав индументум. Независно од типа, несумњиво најгушћи индументум међу једногодишњим врстама присутан је код *H. argophyllus*, а међу вишегодишњим код *H. mollis*. Густе нежлездане трихоме на оба епидермиса имају врсте *H. nuttalli*, *H. strumosus* и *H. grosseserratus*. Густо дистрибуиране нежлездане трихоме на епидермису лица имају *H. annuus*, *H. resinusus* и *H. divaricatus*, а на епидермису наличја *H. petiolaris*, *H. praecox*, *H. microcephallus* и *H. tuberosus*. Пример коришћења дивљих сродника у оплемењивачким процесима за одређене намере у својим студијама дали су Galdon-Armero и сар. (2018) и Kortbeek и сар. (2023). Према резултатима истраживања Galdon-Armero и сар. (2018), преношење гена за већу маљавост са дивљих на гајене генотипове парадајза повећало је ниво толерантности на сушу. Врсте анализираних у овој дисертацији, а код којих је забележен густ индументум на оба епидермиса листа (*H. argophyllus*, *H. mollis*, *H. nuttalli*, *H. strumosus* и *H. grosseserratus*) могу бити потенцијални извори гена у оплемењивачким програмима гајеног сунцокрета на толерантност према суши. Осим толерантности на сушу, познато је да густе нежлездане трихоме представљају прву, механичку баријеру и заштиту од инсеката (Lambert и сар., 1992; Kariyat и сар., 2017). Због њиховог неоспорног великог значаја, повећање броја нежлезданих трихома, је стални циљ у оплемењивачким активностима (Simmons и Gurr, 2005). Што се тиче жлезданих трихома, за разлику од линеарних које су присутне на оба епидермиса код свих анализираних врста, капитатне жлездане трихоме се чешће јављају на епидермису наличја листа. Код врста код којих се јављају на оба епидермиса увек су гушће дистрибуиране абаксијално. Улога метаболита жлезданих трихома дивљег и гајеног сунцокрета највише се огледа у њиховом токсичном ефекту према штеточинама (Prasifka, 2015). Код дивље врсте парадајза (*Solanum habrochaites*) утврђено је да жлездане трихоме производе високу концентрацију сесквитерпена (7-епизингиберен) и његових деривата који служе као одбрамбени механизам против неколико врста инсеката и патогена, а висок ниво продуката жлезданих трихома је констатован и код одабраних биљака из интерспецијес укрштања са гајеним парадајзом (Kortbeek и сар., 2023). Како је у ранијим студијама показано да се гајени сунцокрет карактерише дефицитом капитатних жлезданих трихома (Rossiter и сар., 1986; Rogers и сар., 1987), велики искорак у оплемењивању представља проналазак гена који контролишу њихову густину (Gao и сар., 2018). Знање о броју и ефекту гена који контролишу густину капитатних трихома код дивљих врста сунцокрета може имати практичну примену у оплемењивању гајеног сунцокрета. Изузетно густе капитатне жлездане трихоме на оба епидермиса имају врсте *H. mollis* и *H. maximiliani*.

Биљне врсте имају различите одговоре на стрес изазван сушом који се одражавају на број стома и најчешће су условљени променом површине лиске или морфогенезом стома (Gan и сар., 2010; Li и сар., 2017; Lertngim и сар., 2023; Driesen и сар., 2023). Најчешће, код биљака адаптираних на сушу, листови се карактеришу већим бројем ситнијих стома (Zhang и сар., 2006; Martinez и сар., 2007). Врсте анализираних у овом раду



биле су раније предмет анализе са аспекта густине стома (Seiler, 1983). Резултати ове тезе се поклапају са резултатима наведеног истраживања, изузев код врсте *H. californicus*, код које су стоме на епидермису лица биле гушће дистрибуиране. Такође, у поменутом истраживању се врста *H. resinusus* карактерише са најмањом густином стома на оба епидермиса, док резултати ове дисертације истичу неке друге врсте. Међу једногодишњим врстама на оба епидермиса најређе стоме имала је врста *H. petiolaris*, док је међу вишегодишњим врстама најмању густину стома на адаксијалном епидермису имала врста *H. glaucophyllus*, а на абаксијалном епидермису *H. californicus* и *H. salicifolius*. У истраживању спроведеном од стране Drake и сар. (2013) установљен је бржи стоматални одговор листова који се одликују мањим стомама, чиме се обезбеђује ефикасније постизање водног баланса биљке. Да се веће стоме спорије затварају и отварају у својој студији потврдили су Lawson и Blatt (2014). Најситније стоме на оба епидермиса и највећу густину на абаксијалном епидермису имају врсте *H. argophyllus* и *H. divaricatus*, што може указивати на њихову бољу адаптираност на сушна станишта. Велика густина не тако ситних стома на адаксијалном епидермису издваја врсте *H. praecox* и *H. californicus*. Велика варијабилност у густини и димензијама стома у оквиру дивљих врста сунцокрета може бити од изузетне користи у оплемењивачким активностима приликом креирања генотипова толерантних на водни дефицит (Seiler, 1983).

За раздвајање врста на микроморфолошком нивоу лиске, према резултатима коресподентне анализе, као најважнији карактери издвојиле су се особине индументума. Врсту *H. argophyllus* карактерише присуство изузетно густог вунастог индументума грађеног од кончастих трихома без присуства протуберанци. Међу вишегодишњим врстама издвајају се две групе. Прва група су врсте без или са изузетно ретким трихомама (*H. laevigathus* и *H. glaucophyllus*) и група коју карактерише присуство храпавог типа индументума на адаксијалном епидермису (*H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. eggertii* и *H. resinusus*). Код обе групе забележен је изузетно или добро развијен епикутикуларни восак.

Анатомске карактеристике **главног нерва** анализираних једногодишњих и вишегодишњих врста не разликују се од грађе главног нерва гајених генотипова коју је у својој студији дала Gostin (2009). Према досадашњој литератури Geetha и сар. (2012) и Maiti и сар. (2012) развијеност коленхима може указати на степен толерантности биљке према суши. Добро развијен коленхим може указивати на бољу адаптираност биљке на недостатак воде. У том погледу, највише вредности процентуалног удела коленхима са епидермисом међу једногодишњим представницима издвојили су врсту *H. annuus*. Вишегодишње врсте, генерално су се карактерисале већим процентуалним уделом коленхима са епидермисом у главном нерву од анализираних једногодишњих врста, а посебно високе вредности израчунате су код *H. divaricatus*, *H. pauciflorus* и *H. nuttalli*. Карактеристике периферних ткива листа као што су густ индументум адаксијалног епидермиса и висок проценат коленхима у главном нерву код врста *H. annuus*, *H. divaricatus* и *H. nuttalli* могу указати на већу толерантност ових врста према суши.

Код свих анализираних врста, у нивоу главног нерва уочава се присуство хлоренхима различите развијености. Средишњи део пресека главног нерва испуњава паренхим са утиснутим проводним снопићима колатерално затвореног типа. Најкрупнији проводни снопић позициониран је централно, док се латерално од њега уочавају ситнији проводни снопићи распоређени у једном или два низа. Sidhu и Saini (2011) сугеришу да појава додатних проводних снопића, распоређених у два низа може бити последица већих захтева биљке према хранљивим материјама. Проводни снопићи распоређени само у једном низу уочени су код врста које су се генерално карактерисале мањом укупном површином проводног ткива. Карактеристике проводног ткива као што

су број и површина лумена трахејарних елемената су у дикректој корелацији са висином приноса биљке, као и са степеном толерантности на сушу. Већи лумен трахејарних елемената обезбеђује биљци виши ниво транспорта воде и минералних материја (Rodríguez-Gamir и сар., 2010; Zorić и сар., 2012). Насупрот, већи број судова мањег лумена ограничава хидрауличну проводљивост, али повећава ниво толеранције према суши (Cochard, 2002; Vaas и сар., 2004). Међу анализираним врстама, у складу са вредностима површине главног нерва, велика укупна површина проводног ткива, површина лумена и број трахејарних елемената измерени су код једногодишњих врста *H. annuus* и *H. argophyllus*, док су се код вишегодишњих врста у том погледу истичу *H. mollis* и *H. tuberosus*. Најниже вредности ових карактера забележене су код једногодишње врсте *H. praecox* и вишегодишњих врста *H. salicifolius* и *H. pauciflorus*. Сигнификантно велики број трахејарних елемената малог лумена уочен је код врсте *H. divaricatus*. Код свих анализираних једногодишњих врста доминирају трахејарни елементи чија је површина лумена од 100 до 500  $\mu\text{m}^2$ . Нешто већи проценат трахејарних елемената већег лумена (500-1000  $\mu\text{m}^2$ ) присутан је код врсте *H. annuus*, док је највећи процентуални удео трахејарних елемената површине лумена мање од 100  $\mu\text{m}^2$  израчунат код врсте *H. praecox*. Статистичка значајност наведених рангова површине лумена трахејарних елемената у раздвајању једногодишњих врста потврђена је и резултатима дискриминантне анализе. Ксилем већине вишегодишњих врста претежно чине трахејарни елементи нешто мањег лумена (< 100  $\mu\text{m}^2$ ), изузетак је код врста *H. mollis*, *H. resinosus* и *H. tuberosus* код којих су доминантно присутни трахејарни елементи већег лумена (100-500  $\mu\text{m}^2$ ), што је у складу са резултатима дискриминанте анализе који указују на сигнификантност трахејарних елемената овог ранга. С обзиром на малу развијеност проводног ткива очекивано је да код врста *H. salicifolius* и *H. pauciflorus* ксилем скоро искључиво граде трахејарни елементи површине лумена мање од 100  $\mu\text{m}^2$  што их спрам резултата дискриминанте анализе издваја од других анализираних врста. Имајући у виду да се код сунцокрета 75-85% фотоасимилата усмерених према цвасти формира управо у листовима (McWilliam и сар., 1974; Hall и сар., 1990), различита развијеност проводног ткива главног нерва врста анализираних у овом раду указује на различити капацитет проводљивости која се може довести у везу са висином приноса. Стога, на основу особина проводног ткива главног нерва лиске, врсте *H. annuus*, *H. mollis* и *H. tuberosus* могу бити значајне са аспекта повећања приноса, док се у погледу толерантности на сушу издвајају врсте *H. praecox*, *H. salicifolius* и *H. pauciflorus*.

Све анализиране врсте у главном нерву, у регији проводних снопића, имају секреторне канале различите развијености. Присуство секреторних канала у главном нерву потврђено је ранијим истраживањима и код гајеног сунцокрета (Gostin, 2009). Велики проценат секреторних канала чија је површина лумена од 1000 до 3000  $\mu\text{m}^2$  забележени су код једногодишњих врста *H. annuus* и *H. argophyllus*. Код вишегодишњих врста ова категорија канала је ретка, изузев код врста *H. pauciflorus*, *H. laevigatus* и *H. tuberosus*. Међу преосталим вишегодишњих врстама најчешће су присутни канали површине лумена мање од 1000  $\mu\text{m}^2$ . Статистички значајно најмања површина секреторних канала главног нерва измерена је код врста *H. petiolaris*, *H. microcephalus* и *H. resinosus*.

Већина анализираних вишегодишњих врста карактерише се српастим обликом попречног пресека лисне дршке док је потковичаст облик доминирао код једногодишњих врста и код вишегодишњих врста (*H. glaucophyllus*, *H. eggertii*, *H. decapetalus*, *H. resinosus* и *H. hirsustus*). Врста *H. microcephalus* издваја се српастим обликом попречног пресека. Према резултатима, није утврђена веза између дужине лисне дршке и њене површине на попречном пресеку. Статистички значајно највећа површина пресека лисне дршке међу једногодишњим врстама измерена је код *H. annuus*,

а најмања код *H. praecox*. Код вишегодишњих врста највеће површине пресека лисне дршке су код врста *H. tuberosus*, *H. hirsutus* и *H. eggertii*. Најниже вредности површине измерене су код *H. maximiliani* и *H. strumosus*. Развијеност механичког ткива лисне дршке условљена је позицијом листа на стаблу (King, 1997; Smith и сар., 1997, 1998). Код сунцокрета, листови позиционирани у вршним нодијима стабла карактеришу се боље развијеним коленхимом (Hernandez, 2010). Већи удео механичког ткива лисне дршке омогућава јачу механичку потпору и мањи угао лисне дршке у односу на стабло (Niklas, 1992). Већи угао лисне дршке у односу на стабло омогућава нижу транспирацију и већу стоматалну проводљивост листа, што је значајно са аспекта толерантности на сушу (Niinemets и Fleck, 2002; Valiente-Banuet и сар., 2009). Према добијеним резултатима највећи процентуални удео коленхима израчунат је код једногодишње врсте *H. argophyllus*, а затим код *H. praecox*, и вишегодишњих врста *H. grosseserratus*, *H. divaricatus* и *H. hirsutus*. За разлику од главног нерва, код лисне дршке примећено је да је развијеност хлоренхима условљена обликом пресека, те је код врста које су се карактеришу потковичастим обликом пресека боље развијено хлоренхимско ткиво, посебно у нивоу крилаца. Проводно ткиво увек чине три крупна проводна снопића и између њих различит број значајно ситнијих проводних снопића. Организација проводног ткива лисне дршке дивљих врста сунцокрета, који су били предмет анализе овог рада, подудар се са описом датим за гајене генотипове сунцокрета (Pljevaljčić, 2022). Узимајући у обзир резултате претходних истраживања (Sack и сар., 2003; Rodríguez-Gamir и сар., 2010), капацитет транспорта ксилема лисне дршке у позитивној је корелацији са величином листа и са површином лумена судова. На основу наведеног, може се претпоставити да врсте које су се у овом истраживању издвојиле са крупним листовима и већим бројем трахејарних елемената великог лумена, тј. присуством већег броја трахеја у лисног дршци имају потенцијало висок капацитет провољивости који се може одразити на висину приноса. Од испитиваних једногодишњих врста издвајају се *H. argophyllus* и *H. annuus*. Код вишегодишњих представника, интересантно је нагласити да су статистички значајно највећа и најмања површина лиске управо измерене код врста чији су листови седећи (*H. mollis* и *H. salicifolius*). Велика површина лиске и велики број трахејарних елемената велике површине лумена лисне дршке уочени су код *H. tuberosus* и *H. eggertii*. Са друге стране, велики број трахејарних елемената мале површине лумена лисне дршке указује на ксероморфну грађу биљке (Mistriková и Vaverková, 2007; Luković и сар., 2009; Cohen и сар., 2022). У овој тези, врсте *H. divaricatus* и *H. pauciflorus* се карактеришу великим бројем трахејарних елемената малог лумена што може указати на њихову већу толерантност на сушу. Код једногодишњих врста, најмањи број трахејарних елемената малог лумена има врста *H. praecox*. Уз проводне снопиће, код свих анализираних врста, присутни су секреторни канали различите развијености, што се подудара са резултатима анализе гајених врста сунцокрета (Gostin, 2009; Pljevaljčić, 2022). Два најкрупнија секреторна канала увек су позиционирана уз најразвијенији, централно позициониран проводни снопић, док су уз латералне проводне снопиће присутни секреторни канали мањег лумена. Највећи проценат изузетно крупних секреторних канала ( $> 3000 \mu\text{m}^2$ ) израчунат је код једногодишњих врста *H. argophyllus* и *H. annuus* које су се истичу и крупнијим секреторним каналима и у главном нерву. Код вишегодишњих врста, као и код главног нерва, са највећом површином крупних секреторних канала ( $> 3000 \mu\text{m}^2$ ) издвајају се врсте *H. laevigatus* и *H. tuberosus*. Најситнијим секреторним каналима у лисној дршци карактеришу се једногодишње врсте *H. petiolaris* и вишегодишње *H. decapetalus*, *H. microcephalus*, *H. maximiliani*. Дистрибуција и морфологија секреторних канала фамилије Asteraceae је доминантно анализирана са таксономског аспекта (Metcalfе и Chalk, 1973; Konowalik и Kreitschitz,

2012; da Silva и сар., 2014; Ivănescu и сар., 2015), док су подаци о њиховом апликативном аспекту у литератури веома оскудни. Узимајући у обзир да се у секреторним каналима синтетишу биоактивни секундарни метаболити (Duke, 1994), јача развијеност секреторних канала листа може указати на бољи одбрамбени механизам једногодишњих врста *H. argophyllus* и *H. annuus* и вишегодишњих врста *H. laevigatus* и *H. tuberosus*.

Општа анатомска примарна грађа стабла одговара опису које су за Asteraceae дали Metcalfe и Chalk (1973) и подудара са грађом стабла гајених генотипова коју су у својој студији описали Fauguel и сар. (2008). Епидермис је једослојан, прекривен кутикулом као и вишећелијским нежлезданим и линеарним жлезданим трихомама. Присуство капитатних жлезданих трихома на епидермису стабла, у делу који је био предмет анализе, није забележено. Грађа трихома на стаблу одговарају опису који је дат за лист. Субепидермално присутан је коленхим различите развијености. Већи број слојева коленхима (6-10) забележен је код једногодишње врсте *H. annuus* и вишегодишњих врста *H. laevigatus*, *H. glaucophyllus*, *H. mollis*, *H. nuttalli*, *H. pauciflorus*, *H. resinusus*, *H. salicifolius* и *H. tuberosus*. Узимајући у обзир сушу која постаје главни проблем данашњице у производњи усева, биљке су приморане да константно прилагођавају и развијају толерантност како би опстале у изазовним условима животне средине (Fournier и сар., 2013). Поред механичке потпоре, већи број слојева коленхима може указати на већу толерантност наведених врста на сушу. Fahn (1964) сугерише да се биљке које расту у условима водног дефицита карактеришу боље развијеном примарном кором стабла. Статистички значајно највећи процентуални удео примарне коре са епидермисом, израчунат је код једногодишње врсте *H. argophyllus* и вишегодишњих врста *H. salicifolius*, *H. decapetalus* и *H. mollis*. У примарној кори стабла свих анализираних врста осим коленхима и паренхима уочава се присуство секреторних канала различитог броја и развијености. Највећи број секреторних канала који су се на основу великог броја опсервација показали и најкрупнијим, забележен је код једногодишњих врста *H. annuus* и *H. argophyllus* и вишегодишњих *H. grosseserratus* и *H. resinusus*. Код већине анализираних врста уз ксилемске елементе снопића присутни су и ситни секреторни канали. Њихова присуство посебно доминира код свих једногодишњих и вишегодишњих врста *H. mollis*, *H. nuttalli*, *H. resinusus* и *H. smithii* где се уочавају додатни секреторни канали дифузно распоређени у паренхиму сржи. Канали у централном цилиндру до сада нису описани код гајеног сунцокрета (Gostin, 2009). У стаблу гајеног сунцокрета, колатерални проводни снопићи различите развијености су распоређени правилно у једном низу (Wang и сар., 2021), што је утврђено и код анализираних дивљих врста у овом истраживању. Код једногодишњих врста, највећа површина крупних проводних снопића измерена је код *H. annuus*, а затим код *H. petiolaris*. Врста *H. petiolaris* се уједно карактерише највећим процентуалним уделом ксилема, кога гради релативно велики број трахејарних елемената највећег лумена. Код вишегодишњих врста, највећа укупна површина пет крупних проводних снопића измерена је код врста *H. tuberosus* и *H. hirsutus*. Статистички значајно највећи процентуални удео проводног ткива, као и најбројнији трахејарни елементи великог лумена, забележени су код врсте *H. hirsutus*. Sibounheuang и сар. (2006) наводе да је одржавање високог водног потенцијала листа пиринча у позитивној корелацији са пречником судова стабла. Да су пречник судова стабла и листа позитивно корелисане особине, установили су и Ouyang и сар. (2021) код различитих сорти пиринча и пшенице. Стога, ови аутори истичу значај судова ширег лумена за одржавање водног потенцијала биљке. С тим у вези, можемо претпоставити да врсте које су се карактерисале великим процентуалним уделом ксилема, као и трахејарним елементима великог лумена, могу обезбедити већи капацитет проводљивости стабла, који се може одразити на висину приноса биљке. Са друге стране, најмања укупна површина крупних проводних снопића,

малобројни трахејарни елементи мале површине лумена и висок процентуални удео склеренхима измерени су код једногодишње врсте *H. argophyllus* и вишегодишње *H. decapetalus*. Сигнификанто највиши проценат склеренхима израчунат је код врста *H. pauciflorus* и *H. resinusus*. Добро развијено склеренхимско ткиво је одлика ксероморфне грађе биљака (Zorić, 2008; Mangena, 2018), а трахејарни елементи мањег лумена присутни у грађи стабла карактеристика су биљака отпорних на сушу (Bass и сар., 2004; Liu и сар., 2020; Zhang и сар., 2022). Смањењем површине судова, умањује се ефекат емболије (Comas и сар., 2013; Boughalleb и сар., 2014; Kisman и сар., 2022).

Вршна интернодија стабла сунцокрета која носи главицу - **дршка цвасти** према доступној литератури није била до сада предмет истраживања. Узимајући у обзир важност дршке цвасти сунцокрета са аспекта наливања семена, приказ интерспецијске варијабилности дивљих врста сунцокрета у анатомској грађи дршке цвасти, посебно у особинама проводног ткива може указати на врсте значајне са аспекта оплемењивања гајеног сунцокрета на висину приноса, као и на врсте потенцијално толерантије на сушу. Висок процентуални удео коленхима, заједно са ситним епидермалним ћелијама, су индикатори толерантности биљке према суши (Fahn и Cutler, 1992). Према резултатима ове дисертације, највећи процентуални удео коленхима са епидермисом израчунат код једногодишњих врста *H. argophyllus* и *H. praecox* и вишегодишњих врста *H. nuttalli* и *H. giganteus* што може указати на бољу адаптираност ових врста на недостатак воде. Код једногодишњих врста по највећем проценту централног цилиндра и сржи дршке цвасти издвајају су врсте *H. annuus* и *H. petiolaris*, док су статистички значајно ниже вредности наведених параметара израчунате код врста *H. argophyllus* и *H. praecox*. Међу вишегодишњим представницима, код врсте *H. mollis* измерена је највећа површина пресека, велики проценат централног цилиндра, као и сигнификанто најситније ћелије епидермиса и најбоље развијени секреторни канали (највећи број и површина) дршке цвасти. Најмањи број, ситних секреторних канала има врста *H. microcephallus*. Код једногодишњих врста најкрупнији секреторни канали присутни су код врсте *H. annuus*, а најситнији код врсте *H. petiolaris*.

Ранија истраживања на пшеници и ражи истичу да постоји значајна корелација између особина проводног ткива дршке цвасти и висине приноса усева (Evans и сар., 1970; Nátrová, 1991; Chang и сар., 2022). Код сунцокрета, појава неналивених ахенија у централом делу рецептакулума условљена је лошом васкуларном везом у нивоу дршке цвасти (Morozov, 1959; Alkio и Grimm, 2003). Merfert (1961) истиче да је последица неналивености ахенија недостатак простора и конкуренција за хранљивим материјама у нивоу рецептакулума. Резултати корелационе анализе у оквиру ове тезе указују на високу позитивну корелацију између пречника рецептакулума и броја проводних снопића дршке цвасти (0,75). Такође, утврђено је да је површина дршке цвасти у позитивној корелацији са бројем (0,70) и површином проводних снопића (0,61), али и са површином ксилема (0,63) и површином лумена трахејарних елемената (0,82). Једногодишње врсте *H. annuus* и *H. petiolaris* и вишегодишње *H. mollis*, *H. resinusus*, *H. eggertii* и *H. hirsustus* имају значајно већу површину проводних снопића, као и површину лумена и броја трахејарних елемената у поређењу са другима анализираним врстама. Код ових врста укључујући и *H. tuberosus*, у грађи ксилема у значајнијем проценту присутни су елементи већег лумена (једногодишње 301-500  $\mu\text{m}^2$ , 501-1000  $\mu\text{m}^2$ ; вишегодишње 150-300  $\mu\text{m}^2$ ; 301-500  $\mu\text{m}^2$ ) чија је сигнификантност потврђена резултатима дискриминантне анализе. Поред развијенијег ксилема, наведене врсте (осим *H. mollis*) имају најразвијенија ткива флоем и склеренхим. С друге стране, код врста *H. salicifolius*, *H. laevigatus*, *H. decapetalus*, *H. glaucophilus*, *H. maximiliani*, *H. divaricatus* и *H. californicus* у изузетно великом проценту (преко 95%) ксилем граде трахејарни елементи чији је лумен мањи од 150  $\mu\text{m}^2$ . Значајност трахејарних елемената овог ранга у раздвајању врста потврђена је и

дискриминантном анализом. Иако се сунцокрет генерално сматра усевом који је релативно толерантан на сушу (Connor и Hall, 1997), недостатак воде у фази цветања смањује ниво приноса чак и до 29% (Velue и Palanisami, 2001). Једна од последица изложености биљака на стресне услове изазване сушом јесте смањење хидрауличке проводљивости изазване кавитацијом ксилема (Brodribb и сар., 2021). У одговору на стрес изазван сушом, веома је важан редослед кавитације ксилемских елемената између биљних органа (Harrison Day и Brodribb, 2023). У детаљно спроведеном истраживању хидрауличке динамике проводног ткива пшенице у условима суше, утврђено је да ксилем у дршки цвасти испољава већу отпорност на кавитацију у односу на ксилем у листу, дајући приоритет репродуктивним органима у снабдевању водом (Harrison Day и Brodribb, 2023). У истраживању међузависности пречника ксилемских судова и кавитације код дрвенастих биљака утврђено је да су врсте са пречником судова ксилема > 40 μм биле скоро потпуно кавитиране, у поређењу са оним које су се одликовале мањим пречником судова ксилема (Davis и сар., 1999). Испитивањем интраспецијес варијабилности различитих генотипова сунцокрета (*Helianthus annuus* L.) узгајаних у условима добре заливености Ahmad и сар. (2018) су установили да је број судова ксилема стабла значајан индикатор толерантности на емболију, док дијаметар судова нема значај. Наиме, генотипови који су се показали толерантијим на сушу имали су бројније судове. С тим у вези, већи број трахејарних елемената велике површине лумена код једногодишњих врста *H. annuus* и *H. petiolaris* и вишегодишњих врста *H. mollis*, *H. resinusus*, *H. eggertii* и *H. hirsustus* потенцијално обезбеђују ефикасније функционисање проводног ткива и већи капацитет проводљивости дршке цвасти што може резултирати постизањем већег приноса семена код ових врста. У том погледу, једногодишње врсте *H. annuus* и *H. petiolaris* и вишегодишњих врсте *H. mollis*, *H. resinusus*, *H. eggertii* и *H. hirsustus* поседују пожељне карактеристике проводног ткива, те се потенцијално могу користити у сврху повећања капацитета проводљивости хранљивих материја дршке цвасти гајеног сунцокрета, а тиме и повећање приноса. С обзиром да у доступној литератури нема података о утицају величине и броја трахејарних елемената на појаву кавитације и емболије у нивоу репродуктивне регије код дивљих врста сунцокрета, за укључивање наведених врста у програмима опемењивања неопходна су даља истраживања у овом правцу.

Да су **брактеје** важан део укупне фотосинтетички активне површине биљке, са значајним уделом у висини приноса гајеног сунцокрета потврђено је истраживањем које је спровео Weisheng (1991). Уклањање брактеја у фази наливања семена резултовало је смањењем броја и масе хиљаду семена и повећањем броја неналивених ахенија по главици. У доступној литератури за дивље врсте сунцокрета не постоје подаци о морфолошким, микроморфолошким и анатомским карактеристикама брактеја. Резултати овог истраживања потврђују да су код свих анализираних врста, брактеје црепасто распоређене у три до четири круга. Код већине анализираних врста, листићи инволукрума су оријентисани ка цвасти и између кругова једним делом налажу једни на друге, док су код *H. pauciflorus* налажу целом површином листића. Изузетак су *H. annuus* и *H. mollis* где инволукрум граде потпуно отворене брактеје. *H. annuus* се издваја по најкрупнијим брактејама међу једногодишњим врстама, док су брактеје *H. mollis*, иако не најдуже, али статистички значајно најшире у групи анализираних вишегодишњих врста. Узимајући у обзир специфичан рапоред брактеја код ове две врсте, као и њихове димензије, може се претпоставити да се код ових врста у зони инволукрума потенцијално обезбеђује већа фотосинтетички активна површина у поређењу са преосталим анализираним врстама. На основу односа дужине и ширине брактеја у најширој зони, изведена су три доминантна облика. Највећи број врста карактерише се широко-ланцетастим обликом брактеја. Овалан облик имају *H. annuus*, *H. argophyllus* и *H.*

*pauciflorus*, док је уско-ланцетаст забележен код *H. californicus*, *H. decapetalus* и *H. salicifolius*.

Скенинг електронском микроскопијом потврђено је да се опис индументума брактеја код већине анализираних врста поклапа са описом индументума лиске. Општа анатомска грађа брактеја дивљих врста које су биле предмет овог рада поклапа се са описом добијеним испитивањем анатомије инволукралних брактеја код два примитивна и два гајена генотипа сунцокрета (Rosetti и Hernandez, 2015). Испод једнослојног епидермиса присутни су један до два слоја ћелија хиподермиса. Присуство хиподермиса посебно је изражено у нивоу главног нерва са абаксијалне стране листића. Нешто развијенији хиподермис уочен је код врста *H. argophyllus*, *H. divaricatus* и *H. microcephalus*. Хлоренхим је изграђен од ћелија сунђерастог ткива са присутним крупним интерцелуларима. Значајно мање уочљив рудиментирани палисад, са абаксијалне стране генерално је боље развијен код једногодишњих врста, док је код вишегодишњих врста његово присуство најизраженије на ободу брактеја. Изузетак су врсте *H. divaricatus*, *H. mollis* и *H. pauciflorus* које се карактеришу сличном дистрибуцијом палисадног ткива, као и једногодишње врсте. Упоредном анализом анатомских особина примитивног и гајеног сунцокрета Rosetti и Hernandez (2015) указали су на постојање разлика у развијености палисадног ткива, а последично и што се одражава и на разлике у фотосинтетском капацитету. Присуство рудиментираног палисадног ткива код примитивних генотипова може представљати важну предност у процесу фотосинтезе у поређењу са хомогеним мезофилом који је присутан код гајених генотипова (Laxman и Srivastava, 2000; Rosetti и Hernandez, 2015; Hernandez и Rosetti, 2016). Такође, познато је да је присуство добро развијеног палисадног ткива карактеристика биљака боље адаптираних на сушу (Fahn и Cutler, 1992). Кроз хлоренхим брактеја протежу се ситни проводни снопићи. Број проводних снопића повећава се са ширином брактеја, те је њихов највећи број измерен код једногодишње врсте *H. annuus* и вишегодишње врсте *H. mollis*. Резултати корелационе анализе спроведене у овом раду указују на јаку позитивну корелацију између броја проводних снопића брактеја и површине дршке цвасти (0,78), развијености проводног ткива дршке цвасти и пречника рецептакулума цвасти. Уз флоемске елементе проводних снопића уочавају се секреторни канали различите развијености. Статистички значајно највећи број канала, изузетно широког лумена уочен је код врсте *H. pauciflorus*. Ова врста се издваја и по компактно збијеним брактејама инволукрума.

Морфолошке карактеристике цвасти имају важну улогу у привлачењу опрашивача. У истраживањима Teuber и сар. (1983) и Campbell и Ayers (1989) утврђена је значајна позитивна корелација између пречника рецептакулума и приноса нектара. Резултати овог истраживања указују да је пречник рецептакулума у високој позитивној корелацији са дужином крунице (0,65), као и са карактеристикама проводног ткива дршке цвасти (бројем 0,75 и површином проводних снопића 0,71, површином ксилема 0,61 и луменом трахејарних елемената 0,71). Врсте које су се издвојиле са највећим пречником рецептакулума и најдужим цевастим цветовима су *H. annuus*, *H. mollis*, *H. pauciflorus*, *H. resinusus*, *H. argophyllus* и *H. tuberosus*. Статистички значајно најниже вредности наведених карактера забележене су код врсте *H. microcephalus*. Резултати указују на позитивну корелацију између површине проводног ткива дршке цвасти и дужине крунице (0,52). Узимајући у обзир да су дивље пчеле најзначајнији опрашивачи сунцокрета, у ранијем истраживању утврђено је да смањење дужине крунице цевастих цветова код сунцокрета може дуплирати број посета чиме се побољшава интеракција између биљке и опрашивача Sammataro и сар. (1983). Из тог разлога, морфолошки карактери цевастих цветова у цвасти сунцокрета су важан параметар јер утичу на активност пчела, а тиме и на успешност оплодње и висину приноса (Reinert и сар., 2020).

Скенинг електронском микроскопијом цевастих цветова у базалној и апикалној зони адаксијалног епидермиса цевастих цветова, као и апикалној зони антера, утврђено је присуство нежлезданих и жлезданих трихома. Нежлездане трихоме су присутне у свим зонама цвета код свих анализираних врста, изузев код *H. salicifolius* где одсуствују у зони антера. Линеарне жлездане трихоме су присутне код свих врста у апикалној и базалној зони адаксијалног епидермиса цевастих цветова. У зони антера линеарних трихома нема ни код једне врсте. Највеће варијације између анализираних врста уочене су у дистрибуцији и густини капитатних жлезданих трихома. Већина анализираних врста има релативно густе капитатне жлездане трихоме у нивоу вршног дела антера. Код врста *H. tuberosus* и *H. grosseserratus* капитатне жлездане трихоме у овој регији цвета су ретке, док код врсте *H. laevigatus* нису забележене. Код мањег броја врста (*H. annuus*, *H. argophyllus*, *H. maximiliani*, *H. mollis* и *H. resinus*) њихово присуство се уочава и у базалном делу крунице. Врсту *H. mollis* издваја и присуство капитатних жлезданих трихома у зони зубаца крунице што није забележено код осталих анализираних врста. Како је регија цвета главни извор хране већег броја штеточина сунцокрета, у првом реду сунцокретовог мољца (*Homoeosoma electellum* Hulst.), заштитна улога метаболита капитатних жлезданих трихома у нивоу антера је од изузетног значаја (Gopfert и сар., 2005). Ранија истраживања су показала да хибриди сунцокрета имају 20% мање капитатних жлезданих трихома у односу на дивље врсте сунцокрета (Prasifka, 2015). Према добијеним резултатима густо дистрибуиране капитатне жлездане трихоме у нивоу антера забележене су код врста *H. annuus*, *H. californicus*, *H. mollis* и *H. pauciflorus*. Како је у претходном истраживању (Prasifka и сар., 2015) документована позитивна корелација између броја капитатних жлезданих трихома и количине метаболита (сесквитерпена), повећање густине трихома може бити једна од главних стратегија у заштити од фитофагних инсеката који доводе до губитка приноса гајеног сунцокрета (Gao и сар., 2018).

Генотипови који се карактеришу крупним нектаријама и већим бројем модификованих стома су привлачнији за опрашиваче (Sammataro и сар., 1983; 1985). Према резултатима овог истраживања дивље вишегодишње врсте рода *Helianthus* имају кружне или петоугаоне нектарије са присутним многобројним модификованим стомама, што је типично и за друге представнике фамилије Asteraceae (Wist и Davis, 2006; Karanović, 2018). Резултати добијени истраживањем у овој дисертацији указују да је међу анализираним врстама приметна разлика у површини попречног пресека нектаријског ткива и дебљини нектарије, што је у високој корелацији са површином попречног пресека крунице. Врсте *H. eggertii*, *H. decapetalus*, *H. resinus*, *H. hirsutus*, *H. tuberosus* и *H. argophyllus* одликује боље развијено нектаријско ткиво у односу на друге анализиране врсте. Према резултатима корелационе анализе у нивоу репродуктивне регије утврђена је статистички значајна, позитивна корелација између броја трахејарних елемената дршке цвасти и анализираних особина цевастих цветова, као што су површина попречног пресека (0,63), површина нектарија (0,59), дебљина нектаријског ткива (0,64). Ови резултати могу указати да врсте са боље развијеним проводним ткивом дршке цвасти могу имати већу продуктивност нектара од других анализираних врста. До сличних закључака упућују и резултати Murrell и сар. (1982) код лотоса (*Lotus corniculatus* L.)

Дивергентност испитиваних врста рода *Helianthus* манифестују се и у облику, боји, дистрибуцији фитомеланина и димензији ахенија. Претходна истраживања у оквиру фамилије Asteraceae сугеришу да је облик ахеније условљен физичким простором у оквиру цвасти (Cron и сар., 1993), а боја перикарпа са зрелошћу плода (Jana и Mukherjee, 2012). На основу резултата овог истраживања утврђено је да је основна боја плода браон уз постојање варијација од жуте до тамне браон, док облик ахеније варира од широко-овалног, уско-овалног до издуженог. На основу разлика у дистрибуцији



фитомеланина врсте *Helianthus* су класификоване у три групе. У првој групи налазе се *H. giganteus* и *H. annuus* где је фитомеланин дистрибуиран у виду једне до две тамне пруге. Код највећег броја вишегодишњих врста фитомеланин се појављује у виду ситних мрља. Трећу групу чине врсте код којих је фитомеланин дистрибуиран у виду крупних мрља које се доминантно срећу код једногодишњих врста и вишегодишњих *H. hirsutus*, *H. resinusus*, *H. salicifolius* и *H. tuberosus*. У хемијској структури фитомеланина доминирају једињења угљеника (70%), док су остатак поливинил алкохол и хромна киселина (Pandey и Dhakal, 2001). Главна улога ових супстанци је механичка заштита семена, али обезбеђују и потенцијални хемијски механизам заштите од штеточина, што је у случају сунцокрета најчешће ларва врсте *Homeosoma* (Seiler и сар., 1984). Врсте које имају гушћи фитомеланински слој, поседују бољу отпорност на инсекте и механичка оштећења. На површини перикарпа код већег броја анализираних дивљих врста уочавају се трихоме различитог типа и дистрибуције. Перикарп без трихома забележен је код врста: *H. giganteus*, *H. grosseserratus*, *H. maximiliani*, *H. nuttalli*, *H. salicifolius* и *H. strumosus*. Нежлездане трихоме присутне на перикарпу су: *twin*, унисеријатне дуге и унисеријатне кратке трихоме. *Twin* тип трихома је типичне бисеријатне, асиметричне грађе која се уочава и код других представника фамилије Asteraceae (Andrés-Sánchez и сар., 2015; Karanović, 2018; Marques и сар., 2022; Sugier и сар., 2022). Овај тип трихома најчешће формира густ индументум дуж целог плода свих испитиваних једногодишњих врста, док се код вишегодишњих врста ређе среће. Код вишегодишњих врста, ретке *twin* трихоме сконцентрисане само у апикалној регији плода, присутне су код *H. decapetalus*, *H. divaricatus* и *H. glaucophyllus*, док се дуж целог плода присутне једино код врсте *H. tuberosus*. Код врста *H. mollis* забележена је атипична грађа *twin* трихома чланковитог изгледа која није описана код других анализираних врста. У претходним истраживањима Hess (1938) и Freire и Katinas (1995) наводе да упркос великој дивергентности у морфолошком погледу, различити типова *twin* трихома деле исто онтогенетско порекло. У апикалној регији плода, најчешће у комбинацији са *twin* трихомама, а код неких врста појединачно (*H. eggertii*, *H. hirsutus*, *H. laevigatus*, *H. microcephalus*, *H. resinusus* и *H. smithii*) јављају се кратке унисеријатне нежлездане трихоме. Дуге унисеријатне трихоме присутне код врста *H. pauciflorus* и *H. tuberosus* (у комбинацији са *twin*) чине густ индументум дуж целе површине плода. Врста *H. mollis* је једина врста код које су у зони стилоподијума забележне и жлездане трихоме капитатног и линеарног типа. Густ индументум на површини перикарпа једногодишњих врста као и вишегодишњих *H. pauciflorus* и *H. tuberosus* може указивати на већу отпорност ових врста према механичким оштећењима изазваним од стране инсеката. Према наводима Hess-а (1938) основни функционални аспект *twin* трихома огледа се у задржавању влаге и равномерној апсорпцији воде, што је од изузетног значаја посебно код биљака које расту у условима водног дефицита.

Приликом оплемењивања сунцокрета предност се даје генотиповима који поред високе клијавости имају очувану механичку отпорност перикарпа (Marinković, 2003). У ранијим истраживањима утврђено је да су развијеност и структура епикутукуларног воска у корелацији са степеном заштите плода од гљивичних инфекција (Schwab и сар., 1995; Aguardo и сар., 2011). Према резултатима овог истраживања, најбоље развијен епикутукуларни восак присутан је у апикалном делу ахеније (зона стилоподијума), док се његова развијеност смањује идући ка базалном делу плода (зона карпоподијума). Апикални део ахеније, који је слободан, вероватно је осетљивији на услове спољашње средине те је из тог разлога восак у тој регији најразвијенији. Неправилна дистрибуција епикутукуларног воска наведена је, такође, код неких комерцијалних хибрида сунцокрета (Franchini и сар., 2010). Хемијска композиција воска одражава се на микроморфолошку структуру воска Barthlott и сар. (1998). Да би се кристалне структуре

епикутикуларног воска формирале, једна класа једињења мора бити присутна више од 40% (Eigenbrode и Espelie, 1995). Задржавање воде на површини некада може бити у корелацији са тродимезионалном микроструктуром епикутикуларног воска (Barthlott и Neinhuis, 1997). На основу микроморфолошке анализе егзокарпа плода, установљено је да се међу једногодишњим врстама са најразвијенијим епикутикуларним воском љуспасте форме карактерише врста *H. argophyllus*, док је епикутикуларни воштани слој најмање орнаментисан код врсте *H. petiolaris*. Изузетно развијене епикутикуларне воштане структуре имају и вишегодишње врсте *H. divaricatus*, *H. pauciflorus*, *H. resinusus* и *H. salicifolius*. Такође, резултати нашег истраживања хемијског састава епикутикуларног воска вишегодишњих врста рода *Helianthus* указују на приметне разлике у профилима *n*-алкана у распону од 21 до 35 C-атома. C29 је доминантан алкан, али неколико врста има *n*-алкане дуже од C33 (*H. decapetulus*, *H. divaricatus*, *H. eggertii*, *H. glaucophyllus*, *H. giganteus* и *H. smithii*). Дуголанчани *n*-алкани (C > 31) су веома ретки у биљкама, њихово присуство потврђено је код неколико ксероморфних таксона (нпр. *Juniperus*, Рајчевић и сар., 2014), везујући се за раст биљака у аридним условима. Ово имплицира да се плодови наведених врсте рода *Helianthus*, могу окарактерисати као потенцијално толерантни на сушу.

С обзиром да је више од 90% производње сунцокрета усмерено ка циљу екстракције уља, морфолошке особине плода као што су величина семена и дебљина перикарпа су важне карактеристике у погледу садржаја уља, а и љуштивости перикарпа. Као што је истакнуто у ранијим истраживањима, уљани тип сунцокрета има ситнији плод и танак перикарп, али и крупније семе са већим садржајем уља (Pereira и сар., 2000; Lindström и сар., 2006; Gonzales-Perez, 2015; Rauf и сар., 2017). Љуштивост перикарпа је генетички условљена особина (Dauguet и сар., 2016). Како Baldini и Vannozzi (1996) наводе, развијеност појединих ткива перикарпа варира у зависности од генотипа, а љуштивост посебно зависи од развијености склеренхима. Hernanadez и Gustavo (1985) истичу да је дебљина перикарпа углавном корелисана са дебљином склерификованог паренхима, али не и са бројем његових слојева. Резултати добијени анализом дивљих врста рода *Helianthus* у овом раду нису у потпуности усаглашени са резултатима Hernanadez и Gustavo (1985). Међу једногодишњим врстама најдебљи перикарп, као и највећи број слојева склерификованог паренхима, установљен је код врсте *H. annuus*, док су најниже вредности ових параметра биле присутне код *H. petiolaris*. Надаље, међу вишегодишњим врстама најдебљи перикарп, највећи процентуални удео и број слојева склерификованог паренхима присутни су код врста *H. giganteus*, *H. resinusus*, и *H. hirsutus*. Већа дебљина и већи број слојева склерификованог паренхима перикарпа, може утицати на смањење клијавости семена код сунцокрета (Andrade и сар., 2014). Међутим, значај склерификованог ткива перикарпа огледа се у обезбеђивању механичке отпорности на болести, инсекте, ниске температуре и друге стресове (Routh, 1977). У том смислу дебљина перикарпа, као и развијеност склерификованог паренхима, могу бити предиктор механичке отпорности на биотичке и абиотичке факторе код поменутих врста. Насупрот томе, имајући у виду да анатомска структура перикарпа утиче и на ефикасност индустријске прераде ахенија, смањење садржаја механичког ткива у перикарпу је један од најважнијих циљева у програмима оплемењивања за побољшање њихове љуштивости. Стога једногодишња врста *H. petiolaris* и вишегодишње врсте *H. grosseserratus*, *H. maximiliani* и *H. strumosus* које се одликују танким перикарпом, слабо развијеном епикутикуларним воском, као и малим бројем слојева хиподермиса могу бити потенцијално корисни генетички ресурси за унапређење процеса дораде семена сунцокрета.

## 6. ЗАКЉУЧЦИ

На основу морфо-анатомске и микроморфолошке анализе вегетативних органа и делова репродуктивне регије, као и на основу хемијске карактеризације епикутуларног воска перикарпа у оквиру врста рода *Helianthus* могуће је извести следеће закључке.

- Добијени резултати употпуњују знање о интерспецијској варијабилности испитиваних врста рода *Helianthus* на морфо-анатомском и микроморфолошком нивоу, те се практични значај ове дисертације огледа у потенцијалној примени добијених сазнања у процесу оплемењивања сунцокрета на жељене особине.
- Резултати морфолошке анализе листа указују на велику варијабилност у облику и димензијама лиске, као и у развијености нерватуре листа између анализираних врста. Листови без лисне дршке забележени су код врста *H. mollis* и *H. salicifolius*. Врста *H. salicifolius* се уједно карактерише најмањом површином, највећим индексом, као и линеарним обликом лиске који није забележен код других анализираних врста. Врсту *H. mollis* карактерише срцаст облик лиске највеће површине међу вишегодишњим врстама. Једногодишње врсте имају значајно дужу лисну дршку у поређењу са вишегодишњим врстама. Највећа површина лиске измерена код врста *H. annuus* и *H. argophyllus*, а најмања код *H. praecox*. Дискриминантна анализа базирана на морфолошким карактерима листа јасно издваја као значајне карактере површину лиске и укупну дужину секундарних нерава. Са аспекта ефикасности транспорта асимилата, у оплемењивачким активностима пожељни су генотипови са што краћом лисном дршком, у том смислу, врста *H. mollis* због велике површине лиске и укупне дужине секундарних нерава, као и одсуства лисне дршке, представља значајан извор гена за циљану особину.
- Иако је за дивље врсте рода *Helianthus* познато да релативно добро подносе сушу, према добијеним резултатима евидентиране су разлике које упућују на потенцијално различите стратегије адаптација на микроморфолошком нивоу лиске. Врсте *H. argophyllus*, *H. mollis*, *H. annuus*, *H. petiolaris*, *H. praecox*, *H. nuttalli*, *H. strumosus*, *H. grosseserratus*, *H. resinosus*, *H. divaricatus*, *H. microcephalus*, *H. tuberosus* и *H. giganteus* карактеришу се густим индументумом различитог типа и дистрибуције. Врсте *H. laevigatus*, *H. glaucophyllus* и *H. smithii* имају епидермис без трихома или изузетно ретке трихоме, али моћно развијен епикутуларни восак. Изузетно развијен епикутуларни восак присутан је још и код врста *H. decapetalus*, *H. eggertii*, *H. resinosus*, *H. salicifolius* и *H. microcephalus*. Врсте *H. argophyllus*, *H. divaricatus*, *H. californicus* и *H. praecox* одликују се великим бројем стома по јединици површине. Густ индументум, велики број стома по јединици површине и добро развијен епикутуларни восак код наведених врста могу одражавати бољу ефикасност чувања воде у сушним условима. Такође, врсте које карактерише густ индументум и добро развијени микрокристали епикутуларног воска потенцијално су отпорније на гљивична и бактеријска оштећења листа. У будућем истраживању било би значајно утврдити генетску основу густине стома и индументума лиске дивљих врста сунцокрета како би се омогућила практична примена ових резултата у оплемењивању гајеног сунцокрета.
- Велика хетерогеност у развијености главног нерва између анализираних врста је очигледна, међутим уочавају се одређене тенденције у грађи где се могу издвојити врсте које се карактеришу већим потенцијалом за транспорт асимилата

и врсте потенцијално толерантније на сушу. У погледу развијености главног нерва и капацитета проводљивости, у првом реду издвајају се врсте *H. annuus*, *H. mollis* и *H. tuberosus* код којих је измерена и статистички значајно већа површина ксилема, флоема, површина лумена и броја трахејарних елемената. Мале површине главног нерва и проводног ткива присутне су код једногодишње врсте *H. praecox* и код вишегодишњих врста *H. salicifolius* и *H. pauciflorus*. Сличним вредностима ових карактера одликују се и врсте *H. nuttalli*, *H. strumosus*, *H. grosseserratus* и *H. maximiliani*. Код врста *H. pauciflorus*, *H. divaricatus* заједно са *H. nuttalli* забележен је и највећи процентуални удео коленхима у главном нерву. Резултати дискриминантне анализе потврђују значај процентуалног удела трахејарних елемената различитих категорија лумена у раздвајању наведених врста. Мала површина листа, мали лумен трахејарних елемената, као и моћно развијено механичко ткиво могу бити значајни у одабиру генотипова толерантних на сушу.

- Облик попречног пресека лисне дршке варира од српастог до потковичастог, изузетек је врста *H. microcephalus*, која се карактерише срцастим обликом пресека. Врсте *H. argophyllus*, *H. annuus*, *H. tuberosus* и *H. eggertii* које имају крупне листове и бројне трахејарне елементе великог лумена у лисној дршци могу бити значајне са аспекта оплемењивања сунцокрета на висину приноса. Са друге стране, висок проценат механичког ткива лисне дршке код врста *H. argophyllus*, *H. praecox*, *H. grosseserratus*, *H. divaricatus* и *H. hirsutus* и бројни трахејарни елементи малог лумена код врста *H. divaricatus*, *H. pauciflorus* указују на потенцијално бољу адаптираност ових врста на сушне услове.
- Секреторни канали листа, различите развијености, присутни су код свих анализираних врста, како у лисној дршци, где је њихова развијеност већа, тако и у региону главног нерва лиске. Најбоље развијене секреторне канале листа имају једногодишње врсте *H. annuus* и *H. argophyllus* и вишегодишње *H. laevigatus* и *H. tuberosus*. Имајући у виду да је гајени сунцокрет изложен великом броју фитофагних инсеката, што за последицу има смањење приноса семена, оправдано је очекивати да дивље врсте сунцокрета са добро развијеним секреторним ткивом могу бити значајан извор гена у циљу стварања резистентнијих генотипова гајеног сунцокрета.
- Резултати дискриминанте анализе су показали да се испитиване врсте разликују у погледу варијабилности анатомских карактера стабла. Карактери који највише доприносе дискриминацији код једногодишњих и вишегодишњих врста су површина пресека стабла, као и површина лумена и број трахејарних елемената крупних снопића. Највећа површина пресека стабла издваја једногодишњу врсту *H. annuus* и вишегодишње врсте *H. tuberosus*, *H. grosseserratus*, *H. resinusus*, *H. pauciflorus* и *H. mollis*. Највећа површина лумена трахејарних елемената карактерише једногодишњу врсту *H. petiolaris* и вишегодишњу *H. hirusutus*. Трахејарни елементи већег лумена могу бити одраз већег капацитета хидрауличне проводљивости ове две врсте. Статистички значајно највећи процентуални удео примарне коре и склеренхима, најмања површина крупних проводних снопића чији ксилем гради мали број трахејарних елемената мале површине лумена, карактеристични су за врсту *H. argophyllus*, што указује на њену ксероморфну грађу у поређењу са другим анализираним једногодишњим врстама. Слична

варијабилност наведених карактера међу вишегодишњим врстама у погледу ксероморфне грађе издваја врсту *H. decapetalus*.

- Код дршке цвасти забележена је значајна варијабилност у развијености проводног, секреторног и механичког ткива код свих анализираних врста. Као и код стабла, особине проводног ткива дршке цвасти, као што су површина и број трахејарних елемената, али и процентуална заступљеност различитих рангова лумена трахејарних елемената, имају највећи дискриминишући утицај. Једногодишње врсте *H. annuus* и *H. petiolaris* и вишегодишње *H. mollis*, *H. resinus*, *H. eggertii* и *H. hirsustus* се карактеришу највећом површином пресека, као и најбоље развијеним проводним ткивом дршке цвасти, те се могу разматрати као потенцијални извори гена за оплемењивање сунцокрета на висину приноса. Поред проводног ткива, дискриминацији врста на нивоу дршке цвасти доприносе и секреторни канали. Као и код листа, најмање развијени секреторни канали забележени су код једногодишње врсте *H. petiolaris* и вишегодишње врсте *H. microcephalus*. Најразвијенији секреторни канали дршке цвасти карактеришу једногодишње врсте *H. annuus* и *H. argophyllus*, док се код вишегодишњих врста у погледу развијености и специфичне дистрибуције канала издвојила врста *H. mollis*.
- Брактеје анализираних врста рода *Helianthus* се разликују обликом и димензијама. Посебно се истичу врсте *H. annuus* и *H. mollis* са највећим димензијама брактеја спојених само базалним делом чиме се обезбеђује већа фотосинтетичка површина. Ове две врсте карактеришу се и добро развијеним палисадним ткивом и највећим бројем проводних снопића. Боље развијен рудиментирани палисад присутан је код једногодишњих *H. argophyllus*, *H. petiolaris*, *H. praecox* и вишегодишњих врста *H. divaricatus* и *H. pauciflorus*. Код преосталих анализираних врста, у хлоренхиму доминира сунђерасто ткиво са јасно уочљивим интерцелуларима, док је палисадно ткиво најчешће позиционирано само на ободу листића. Компактно приљубљене, ситне брактеје са изузетно крупним и бројним секреторним каналима забележене су код врсте *H. pauciflorus*. Морфо-анатомски опис брактеја врсте *H. pauciflorus* упућује на ксероморфну грађу. Иако је густина трихома и развијеност епикутикларног воска на нивоу брактеја знато мања у поређењу са епидермисом листа, опис индументума брактеја одговара опису индументума листа код свих анализираних врста. Боља развијеност проводног ткива дршке цвасти, велики пречник рецептакулума цвасти као и димензије, организација, број проводних снопића и развијеност фотосинтетског ткива брактеја код врста *H. annuus* и *H. mollis* могу указати на њихов већи капацитет за синтезу и транспорт асимилата у фазама наливања плода. С обзиром на важност брактеја са функционалног аспекта, у будућем истраживању било би значајно утврдити везу између морфо-анатомских особина и фотосинтетске активности брактеја као и корелацију добијених резултата са висином приноса.
- Резултати корелационе анализе указују на снажну позитивну корелацију пречника рецептакулума цвасти са дужином крунице, као и са развијеношћу проводног ткива дршке цвасти. Врсте *H. annuus*, *H. mollis*, *H. pauciflorus*, *H. resinus*, *H. argophyllus* и *H. tuberosus* карактеришу се највећим вредностима пречника рецептакулума и са најдужим цевастим цветовима док су статистички значајно најниже вредности за ове карактере забележене код *H. microcephalus*. Добијени резултати такође указују да врсте које се карактеришу већом

површином крунице цевастих цветова на попречном пресеку имају и боље развијено нектаријско ткиво. Такве су врсте *H. eggertii*, *H. decapetalus*, *H. resinusus*, *H. hirsutus*, *H. tuberosus* и *H. argophyllus* што може бити показатељ значаја ових врста са аспекта атрактивности за опрашиваче. У процесу узгоја сунцокрета, фаворизују се генотипови који су, поред високе атрактивности сачували високу отпорност на штеточине. Нежелездане и линеарне жлездане трихоме присутне су у базалној и апикалној зони крунице код свих анализираних врста. Осим на круници, нежелездане трихоме забележене су и у вршном делу антера изузев код врсте *H. salicifolius*. За разлику од линеарних трихома којих у зони антера нема, капитатне жлездане трихоме различите густине забележене су код свих анализираних врста, осим код врсте *H. laevigatus*. Густе капитатне жлездане трихоме у свим зонама цевастих цветова има врста *H. mollis*. У базалној зони крунице, капитатне трихоме присутне су још и код *H. annuus*, *H. argophyllus*, *H. maximiliani* и *H. resinusus*. Њихова велика густина у зони антера забележена је и код *H. annuus*, *H. californicus* и *H. pauciflorus*. Повећање густине капитатних жлезданих трихома у зони антера може довести до смањења губитка приноса сунцокрета. На основу добијених резултата, наглашава се потреба за детаљнијим истаживањем које би обухватило већи број узорака и укључило анализу квалитативних и квантитативних карактеристика нектара, као и висине приноса семена код ових врста.

- Код свих анализираних врста основна боја плода је браон, док облик плода варира од широко-овалног, уско-овалног до елипсастиг. Код анализираних врста фитомеланин је присутан у виду крупних, ситних мрља или тамних пруга. Код највећег броја врста присутан је фитомеланин у виду крупних или ситних мрља. Код *H. giganteus* и *H. annuus* фитомеланин се јавља у виду тамних пруга. Код свих једногодишњих врста и вишегодишње врсте *H. tuberosus*, густ индументум дуж целог плода граде *twinn* трихоме, док је код преосталих анализираних вишегодишњих врста овај тип трихома ређе присутан. Осим *twinn* трихома, на перикарпу плода присутне су дуже или краће унисеријатне трихоме различите дистрибуције и густине. Жлездане трихоме у региону стилоподијума има једино врсте *H. mollis* за коју је карактеристичан и специфичан тип *twinn* трихома чланковитог изгледа. Овај тип *twinn* трихома није забележен ни код једне друге анализираних врста. Перикарп без трихома имају врсте *H. giganteus*, *H. grosseserratus*, *H. maximiliani*, *H. nuttalli*, *H. salicifolius* и *H. strumosus*. Код свих анализираних врста на површини плода присутан је различито развијен епикутуларни восак. Хемијском анализом епикутуларног воска добијено је да су *n*-алкани од 29 C-атома доминантни код свих анализираних врста. Код мањег броја врста (*H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. eggertii*, *H. glaucophyllus*, *H. giganteus* и *H. smithii*) у хемијској композицији епикутуларног воска присутни су *n*-алкани дугих ланаца (C33) што је карактеристика врста које боље подносе услове суше.

Са аспекта ефикасности индустријске обраде семена сунцокрета од изузетне важности су и анатомске особине перикарпа плода. У том смислу, једногодишња врста *H. petiolaris* и вишегодишње врсте *H. grosseserratus*, *H. maximiliani* и *H. strumosus* које карактерише танак перикарп, слабо развијен епикутуларни восак и мали број слојева хиподермиса могу бити потенцијално корисни генетички ресурси за унапређење процеса дораде семена сунцокрета. Са друге стране, већа чврстина плода карактеристика је врста које се карактеришу дебљим перикарпом и

боље развијеним склерификованим паренхимом. Стога, највећи процентуални удео и број слојева склерификованог паренхима код једногодишње врсте *H. annuus* и вишегодишњих врста *H. giganteus*, *H. resinosus*, и *H. hirsutus* може указати на већу отпорност ових врста на механичка оштећења што је важна особина са аспекта очувања клијавости семена.

Значај ове дисертације огледа се у презентовању првих компаративних података о микроморфолошкој и анатомској грађи дивљих врста сунцокрета (4 једногодишње и 19 вишегодишњих), а тиме представља полазну тачку за њихово интензивније коришћење у оплемењивању гајеног сунцокрета. Како су последњих година суша и велики диверзитет болести најистакнутији проблеми са којима се произвођачи сунцокрета сусрећу, велика интерспецијска варијабилност потврђена овом дисертацијом нуди нове могућности у превазилажењу актуелних изазова. Најважнији циљ у оплемењивању сунцокрета је повећање генетичког капацитета за принос. Стога, добијени резултати о морфо-анатомским и микроморфолошким карактеристикама вегетативних органа, нарочито детаљни подаци о проводном и секреторном ткиву делова репродуктивне регије, представљају значајане и вредне податке о генетичкој разноврсности особина које могу бити експлоатисане у циљу повећања приноса. Да би се омогућио практични значај резултата ове дисертације у будућим истраживањима неопходно је утврдити генетску основу испитиваних карактера, како би се добили потпунији подаци о броју и функцији гена за одређену особину. Такође, како је примена ових сазнања делимично ограничена интерспецијским разликама у геному, пожељно је пронаћи адекватне биотехнолошке методе које ће олакшати трансфер гена за жељене особине, у гајени сунцокрет.



## 7. ЛИТЕРАТУРА

- Adamski, N.M., Bush, M.S., Simmonds, J., Tumer, A.S., Mugford, S.G., Jones, A., Findlay, K., Pedentchouk, N., Von Wettstein-Knowles, P. and Uauy, C. 2013. The inhibitor of wax 1 locus (*Iw1*) prevents formation of  $\beta$ - and OH- $\beta$ -diketones in wheat cuticular waxes and maps to a sub-cM on chromosome arm 2BS. *Plant J.* 74: 989-1002. 10.1111/tpj.12185.
- Aguardo, M., Martinez-Sanchez, J.J., Reig-Arminana, J., Garcia-Breijo, F.J., Franco, J.A. and Vicente, M.J. 2011. Morphology, anatomy and germination response of heteromorphic achenes of *Anthemis chrysantha* J. Gay (Asteraceae), a critically endangered species. *Seed Science Research*, 21: 283-294. doi.10.1017/S0960258511000183.
- Ahmad, H.B., Lens, F., Capdeville, G., Burlett, R., Lamarque, L.J. and Delzon, S. 2018. Intraspecific variation in embolism resistance and stem anatomy across four sunflower (*Helianthus annuus* L.) accessions. *Physiologia Plantarum*, 163(1): 59-72. doi: 10.1111/ppl.12654.
- Alkio, M. and Grimm, E. 2003. Vascular connections *between* the receptacle and empty achenes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 54(381): 345-8 DOI: 10.1093/jxb/54.381.345.
- Amada, G., Onoda, Y., Ichie, T. and Kitayama, K. 2017. Influence of leaf trichomes on boundary layer conductance and gas-exchange characteristics in *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Biotropica*, 49:482-492.
- Amrehn, E., Heller, A. and Spring, O. 2014. Capitulate glandular trichomes of *Helianthus annuus* (Asteraceae): ultrastructure and cytological development. *Protoplasma*, 251: 161-167. doi.org/10.1007/s00709-013-0534-7.
- Anderberg, A. and Eldenäs, P. 2007. Tribe Inuleae Cass. 1819. U: Kadereit, J.W., Jeffrey, C. (ur.), *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 8., Flowering Plants: Eudicots, Asterales, Springer, Berlin, Germany, 374-391.
- Anderson, P.K., Cunningham, A.A., Patel, N.G., Morales, F.J., Epstein, P.R. and Daszak, P. 2004. Emerging infectious diseases of plants: pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 535-544.
- Andrew, R.L., Kane, N.C., Baute, G.J., Grassa, C.J. and Rieseberg, L.H. 2013. Recent nonhybrid origin of sunflower ecotypes in a novel habitat. *Molecular Ecology*, 22: 799-813.
- Andrade, A., Riera, N., Lindstrom, L., Alemano, S., Alvarez, D., Abdala, G., Vigliocco, A. 2015. Pericarp anatomy and hormone profiles of cypselas in dormant and non-dormant inbred sunflower lines. *Plant Biol (Stuttg)*. 17(2):351-60. doi: 10.1111/plb.12244. Epub 2014 Oct 1. PMID: 25272333.
- Andrés-Sánchez, S., Galbany-Casals, M., Bergmeier, E., Rico, E. and Martínez-Ortega, M.M. 2015. Systematic significance and evolutionary dynamics of the achene twin hairs in *Filago* (Asteraceae, Gnaphalieae) and related genera: further evidence of morphological homoplasy. *Plant Systematics and Evolution*, 301(6): 1653-1668. <http://www.jstor.org/stable/43498511>

- Ashwini, T. and Vikas, L. 2014. Effect of moisture content on the physical properties of sunflower seeds (*Helianthus annuus* L.) for development of power operated sunflower seed decorticator. *International Journal of Science and Research*, 3: 2298-2302.
- Aschenbrenner, A., Horakh S. and Spring, O. 2013. Linear glandular trichomes of *Helianthus* (Asteraceae): morphology, localization, metabolite activitz and occurrence. *AoB Plants*, 5: plt028.
- Atlagić, J., Joksimović, J., Miklič, V. and Škorić, D. 2000. Influence of some inflorescence characteristics on seed yield of sunflower inbred lines. *Proc. of the 15th Int. Sunflower Conf*, 12-16 June, Toulouse, France, pp 140-144.
- Baas, P., Ewers, F.W., Davis S.D. and Wheeler, E.A. 2004. Evolution of xylem physiology. In: *The evolution of plant physiology* (eds. Hemsley A.R., Poole, I.), Elsevier Academic Press, London, UK. pp 273-295.
- Boughalleb, F., Abdellaoui R.R., Ben-Brahim, N. and Neffati, M. 2014. Anatomical adaptations of *Astragalus gombiformis* Pomel. under drought stress. *Cent. Eur. J. Biol.* 9(12): 1215-1225.
- Balana, I., Vranceanu, V. and Craiciu, S. 1992. Meliferous value of sunflower hybrids (*Helianthus annuus*) in Romania. *Proc. of the 13<sup>th</sup> Int. Sunflower Conf.* 7-11 Sept. Pise, Italy, pp 52-56.
- Baldini, M. and Vannozzi, G.P. 1996. Crop management practices and environmental effects on hullability in sunflower hybrids. *Helia*, 19: 47-62.
- Barnes, J.D., Percy, K.E., Paul, N.D., Jones, P., McLaughlin, C.K., Mullineaux, P.M., Creissen, G. and Wellburn, A.R. 1996. The influence of UV-B radiation on the physicochemical nature of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaf surfaces. *Journal of Experimental Botany*, 47: 99-109.
- Barthlott, W. and Neinhuis, C. 1997. Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta*, 202: 1-8.
- Barthlott, W., Neinhuis, C., Cutler, D., Ditsch, F., Meusel, I., Theisen, I. and Wilhelmi, H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126: 237-260. doi/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02529.x.
- Begna, T. 2022. Breeding Strategies for Improvement of Drought Tolerant in Crops. *World Journal of Agricultural Sciences*, 18(3): 177-184. DOI: 10.5829/idosi.wjas.2022.177.184.
- Benz, B.W. and Martin, C.E. 2006. Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in the species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Journal of Plant Physiology*, 163: 648-656.
- Blackman, B.K., Scascitelli, M.N., Kane, M.C., Luton, H.H., Rasmussen, D.A. and Bye, R.A. 2011. Sunflower domestication alleles support single domestication center in eastern North America. *PNAS*, 108: 14360-14365. doi:10.1073/pnas.1104853108.
- Blanchet, R., and Gelfi, N. 1980. Physiologie vegetale: Caracteres xerophytiques de quelques especes d'*Helianthus* susceptibles d'etre utilises pour ameliorer l'adaptation aux conditions

- seches du tournesol cultivate (*Helianthus annuus* L.). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series, 290: 279-282.
- Block, C., Gulya, T.J. and Marek, L.F. 2009. Evaluation of wild sunflower species for resistance to Sclerotinia stalk rot. *Phytopathology*, 99: S13.
- Block, C., Gulya, T.J. and Marek, L.F. 2012. Identifying resistance to Sclerotinia stalk and root rot in perennial germplasm. In: Proceedings of the APS Annual Meeting, Providence, RI. 4–8 August. American Phytopathological Society Press, St. Paul, MN. pp 269-P.
- Blum, A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*, 20: 135-148.
- Božić, D., Rančić, D., Sarić-Krsmanović, M. and Vrbničanin, S. 2020. Usporedna mikro-morfološka i anatomska analiza listova gajenog i hibridne forme korovskog suncokreta (*Helianthus annuus*). *Acta herbologica*, 29(1): 43-54. doi: 10.5937/ActaHerb2001043B.
- Bowsher, A.W., Milton, E.F. and Donovan, L.A. 2016. Comparison of desert-adapted *Helianthus niveus* (Benth.) Brandegees ssp. tephrodes (A. Gray) Heiser to cultivated *H. annuus* L. for putative drought avoidance traits at two ontogenetic stages. *Helia*, 39 (64): 1-19. doi:10.1515/helia-2016-0003.
- Breton C., Serieys, H. and Bervillé, A. 2010. Gene transfer from wild *Helianthus* to sunflower: topicalities and limits. *Oil seeds and fats, Crops and Lipids (OCL)*, 17(2):104-114.
- Brodribb, T., Brodersen, C.R., Carriqui, M., Tonet, V., Domiguez, C.R. and McAdam, S. 2021. Linking xylem network failure with leaf tissue death. *New Phytologist*, 232: 68-79. <https://doi.org/10.1111/nph.17577>.
- Bumerl, J., Hofbauer, J. and Mika, V. 1985. Research into occurrence and composition of epicuticular waxes in species of genus *Trifolium*. *Sbornik Vedeckych Praci*, 9: 113-121.
- Burke, J.M., Knapp, S.J. and Rieseberg, L.H. 2005. Genetic consequences of selection during the evolution of cultivated sunflower. *Genetics*, 171: 1933-1940.
- Burkle, L. and Irwin, R. 2009. Nectar sugar limits larval growth of solitary bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Environmental Entomology*, 38: 1293-1300. [doi.org/ 10.1603/022.038.0441](https://doi.org/10.1603/022.038.0441).
- Cameron, K.D., Teece, M.A., Bevilacqua, E. and Smart, L.B. 2002. Diversity of cuticular wax among *Salix* species and *Populus* species hybrids. *Phytochemistry*, 60: 715-725.
- Cameron, K.D., Teece, M.A. and Smart, L.B. 2006. Increased accumulation of cuticular wax and expression of lipid transfer protein in response to periodic drying events in leaves of tree tobacco. *Plant Physiol.* 140(1): 176-83. doi: 10.1104/pp.105.069724.
- Campbell, N.J. and Ayers, G.S. 1989. Selecting for high carbohydrate production in birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus* L.) through direct and indirect evaluation. *Journal of Apicultural Research*, 28(3): 121-125.

- Chabaud, M., Auriac, M-C., Boniface, M-C., Delgrange, S., Folletti, T., Jardinaud, M-F., Legendre, A., Perez-Vich, B., Pouvreau, J-B., Velasco, L., Delavault, P. and Muñoz, S. 2022. Wild *Helianthus species*: A reservoir of resistance genes for sustainable pyramidal resistance to broomrape in sunflower. *Frontiers in Plant Science*, 13: 1038684. doi: 10.3389/fpls.2022.1038684.
- Chang, W., Chen, H., Jiao, G., Dou, Y., Liu, L., Qu, C., Li, J. and Lu, K. 2022. Biomolecular Strategies for Vascular Bundle Development to Improve Crop Yield. *Biomolecules*, 12(12): 1772. doi: 10.3390/biom12121772. PMID: 36551200; PMCID: PMC9775962.
- Chandler, J.M. and Jan, C.C. 1984. Identification of salt-tolerant germplasm sources in the *Helianthus* species. *Agron. Abstr., Am. Soc. Agron., Madison, WI, USA*. p. 61.
- Charlet, L.D., Seiler, G.J., Grady, K.A., Hulke, B.S., and Chirumamilla, A. 2010. Resistance in cultivated sunflower germplasm to the red sunflower seed weevil (Coleoptera: Curculionidae) in the northern Great Plains. *J. Kans. Entomol. Soc.* 83:51-57. doi:10.2317/0022-8567-83.1.51.
- Choong, M.F., Lucas, P.W., Ong J.S.Y., Pereira, B.,H. Tan, H.T.W. and Turner, I.M. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New phytologist*, 121: 597-610.
- Christov, M. 2008. *Helianthus* species in breeding research in sunflower. In: Velasco, L. (ed.), *Proceedings of the 17th International Sunflower Conference*, 8-12 June, Cordoba, Spain, pp 709-714.
- Chu, W., Gao, H., Cao, S., Fang, X., Chen, H. and Xiao, S. 2017. Composition and morphology of cuticular wax in blueberry (*Vaccinium* spp.) fruits. *Food Chemistry*, 219: 436-442. doi: 10.1016/j.foodchem.2016.09.186.
- Chu, W., Gao, H., Chen, H., Fang, X. and Zheng, Y. 2018. Effects of cuticular wax on the postharvest quality of blueberry fruit. *Food Chemistry*, 239: 68-74. doi:10.1016/j.foodchem.2017.06.024.
- Cockerell, T.D.A. 1929. Hybrid sunflowers. *The American Naturalist*, 63: 470-475. doi:10.1086/280279.
- Comas, L.H., Becker, S.R., Cruz, V.M.V., Byrne, P.F. and Dierig, D.A. 2013. Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science. Functional Plant Ecology*. 4 (442): 1-16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00442>.
- Connor, D.J. and Hall, A.J. 1997. Sunflower physiology. In: Schneiter AA (ed) *Sunflower Science and Technology*. The American Society of Agronomy, Madison, WI, pp 113-182.
- Cooper, M. and Messina, C.D. 2023. Breeding crops for drought-affected environments and improved climate resilience. *The Plant Cell*, 35(1): 162-186.
- Cohen, I., Lichston, J.E., de Macêdo, C.E.C. and Rachmilevitch, S. 2022. Leaf coordination between petiole vascular development and water demand in response to elevated CO<sub>2</sub> in tomato plants. *Plant Direct*. 9:6(1):e371. doi: 10.1002/pld3.371.

- Cochard, H. 2002. Xylem embolism and drought-induced stomatal closure in maize. *Planta*, 215, 466-471. [10.1007/s00425-002-0766-9](https://doi.org/10.1007/s00425-002-0766-9).
- Courcelles, D.M.M., Button, L. and Elle, E. 2013. Bee visit rates vary with floral morphology among highbush blueberry cultivars (*Vaccinium corymbosum* L.). *Journal of Applied Entomology*, 137: 693-701. [doi.org/10.1111/jen.12059](https://doi.org/10.1111/jen.12059).
- Cron, G.V., Robbertse, P.J. and Vincent, P.L.D. 1993. The anatomy of the cypselae of species of *Cineraria* L. (Asteraceae-Senecioneae) and its taxonomic significance. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 112: 319-334.
- Cvejić, S., Radanović, A., Dedić, B., Jocković, M., Jocić, S. and Miladinović, D. 2020. Genetic and Genomic Tools in Sunflower Breeding for Broomrape Resistance. *Genes*, 11(2): 152. [doi.org/10.3390/genes11020152](https://doi.org/10.3390/genes11020152).
- da Silva, E.M.S., Hayashi, A.H. and Appezzato-da-Glória, B. 2014. Anatomy of vegetative organs in *Aldama tenuifolia* and *A. kunthiana* (Asteraceae: Heliantheae). *Braz. J. Bot.* 37: 505-517.
- Dauguet, S., Labalette, F., Fine, F., Carré, P., Merrien, A. and Palleau, J.P. 2016. Genetic impact on protein content and hullability of sunflower seeds, and on the quality of sunflower meal. *Oilseeds & fats Crops and Lipids (OCL)*, 23(2): D205. [doi.org/10.1051/ocl/2016003](https://doi.org/10.1051/ocl/2016003).
- Davis, A.R., Pylatuik, J.D., Paradis, J.C. and Low, N.H. 1998. Nectar-carbohydrate production and composition vary in relation to nectary anatomy and location within individual flowers of several species of Brassicaceae. *Planta*, 205: 305-318.
- Davis, S.D., Sperry, J.S. and Hacke, U.G. 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany*, 86 (10): 1367-1372.
- Delaplane, K.S. and Mayer, D.F. 2000. Crop Pollination by Bees. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99(1): 127-129. [doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00810.x](https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00810.x).
- Degener, J., Melchinger, A.E. and Hahn, V. 1999. Interspecific hybrids as sources of resistance to *Sclerotinia* and *Phomopsis* in sunflower breeding. *Helia*, 22: 49-60.
- Denis, L., Coelho, V. and Vear, F., 1994. Pericarp structure and hullability in sunflower inbred lines and hybrids. *Agronomie*, 14: 453-461. doi: hal-00885650.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*, 1st Edition. Academic Press, San Diego, pp 560.
- Dodoš, T., Rajčević, N., Tešević, V. and Marin, P.D. 2017. Chemodiversity of epicuticular nalkanes and morphological traits of natural populations of *Satureja subspicata* bart. *Ex Vis. along Dinaric Alps - ecological and taxonomic aspects. Chemistry & Biodiversity*, 14(2): 1600201.

- Dozet, B.M. 1990. Resistance to *Diaporthe/Phomopsis helianthi* Munt.-Cvet. et al. wild sunflower species. In: Proceedings of the 12th Sunflower Research Workshop, 9–10 January, Fargo, National Sunflower Association, Bismarck, ND. pp 86-88.
- Drake, P.L., Froend, R.H. and Franks, P.J. 2013. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 64(2): 495-505. DOI:10.1093/jxb/ers347.
- Driesen, E., De Proft, M. and Saeys, W. 2023. Drought stress triggers alterations of adaxial and abaxial stomatal development in basil leaves increasing water-use efficiency. *Horticulture Research*, 10(6):uhad075. <https://doi.org/10.1093/hr/uhad075>.
- Duke, S.O. 1994. Commentary on glandular trichomes - a focal point of chemical and structural interactions. *International Journal of Plant Sciences*, 155: 617-620.
- Edelist, C., Raffoux, X., Falque, M., Dillmann, C., Sicard, D., Rieseberg, L.H. and Karrenberg, S. 2009. Differential expression of candidate salt-tolerance genes in the halophyte *Helianthus paradoxus* and its glycophyte progenitors *H. annuus* and *H. petiolaris* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 96: 1830-1838. doi:10.3732/ajb.0900067.
- Eigenbrode, S.D. and Espelie, K.E. 1995. Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. *Annual Review of Entomology*, 40(1): 171-194. [doi.org/10.1146/annurev.en.40.010195.001131](https://doi.org/10.1146/annurev.en.40.010195.001131).
- Enns, H., Dorrell, D.G., Hoes, J.A. and Chubb, W.O. 1970. Sunflower research, a progress report. In: Proceedings of the 4th international sunflower conference, 23-25 June, Memphis, TN, pp 162-167.
- Evans, B.L.T., Dunstone, R.L., Rawson, H.M. and Williams, R.F. 1970. The phloem of the wheat stem in relation to requirements for assimilate by the ear. *Australian Journal of Biological Sciences*, 23: 743-752.
- Fahn, A. 1964. Some anatomical adaptations of desert plants. *Phytomorphology*, 14(1): 93-103.
- Fahn, A. and Cutler, D.F. 1992. Xerophytes. *Encyclopedia of Plant Anatomy XIII* (3). Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- Fauguel, C.M., Vega, T.A., Nestares, G., Zorzoli, R. and Picardi, L.A. 2008. Anatomy of normal and hyperhydric sunflower shoots regenerated *In vitro*. *Helia*, 31(48): 17-26. DOI: 10.2298/HEL0848017F.
- Feild, T.S., Brodribb, T.J., Iglesias, A., Chatelet, D.S., Baresch, A., Upchurch, G.R., Gomez, B., Mohr, B.A.R., Coiffard, C., Kvacsek J. and Jaramillo, C. 2011. Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. *PNAS*, 108(20): 8363-8366. doi.org/10.1073/pnas.101445610.
- Fiorin, L., Brodribb, T. J. and Anfodillo, T. 2016. Transport efficiency through uniformity: organization of veins and stomata in angiosperm leaves. *New Phytologist*, 209: 216-227.

- Fournier, M., Dlouhá, J., Jaouen, G. and Almeras, T. 2013. Integrative biomechanics for tree ecology: Beyond wood density and strength. *Journal of Experimental Botany*, 64: 4793-4815. doi: 10.1093/jxb/ert279.
- Franchini, M.C., Hernández, L.F. and Lindström, L.I. 2010. Cuticle and cuticular wax development in the sunflower (*Helianthus annuus* L.) pericarp grown at the field under a moderate water deficit. *Phyton*, 79: 153-161.
- Frei, E. 1955. Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien. *Berichteder Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, 65: 60-114.
- Friedt, W. 1992. Present state and future prospects of biotechnology in sunflower breeding. *Field Crops Research*, 30 (3-4), pp.425-442.
- Freire, S.E. and Katinas, L. 1995. Morphology and ontogeny of the cypsela hairs of Nassauviinae (Asteraceae, Mutisieae). In: Hind, D.J.N., Jeffrey, C. and Pope, G.V. (eds.), *Advances in Compositae Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew: 107-143.
- Galdon-Armero, J., Fullana-Pericas, M., Mulet, P.A., Conesa, M.A., Martin, C. and Galmes, J. 2018. The ratio of trichomes to stomata is associated with water use efficiency in *Solanum lycopersicum* (tomato). *The Plant Journal*, 96(3): 607-619. doi: 10.1111/tpj.14055.
- Galmés, J., Medrano, H. and Flexas, J. 2007. Photosynthesis and photoinhibition in response to drought in a pubescent (var. minor) and a glabrous (var. palauí) variety of *Digitalis minor*. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 105-111.
- Gan, Y., Zhou, L., Shen, Z.-J., Shen, Z.-X., Zhang, Y.-Q. and Wang, G.-X. 2010. Stomatal clustering, a new marker for environmental perception and adaptation in terrestrial plants. *Botanical Studies*, 51(3): 325-336.
- Gao, Q.-M., Kane, N.C., Hulke, B.S., Reinert, S. Pogoda, C.S., Tittes, S. and Prasifka, J.R. 2018. Genetic Architecture of Capitulate Glandular Trichome Density in Florets of Domesticated Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Frontiers in Plant Science*, 8: 2227. doi: 10.3389/fpls.2017.02227.
- Geetha, A., Saidaiah, P., Sivasankar, A., Suresh, J., Prayaga, L. and Anuradha, G. 2012. Screening of Sunflower Genotypes for Drought Tolerance Based on Certain MorphoPhysiological Parameters. *Madras Agriculture Journal*, 99(1-3): 26-33.
- Giolitti, F. and Lenardon, S.L. 2016. Sunflower mosaic virus. In: Harveson, R.M., Markell.S.G., Block, C.C. and Gulya, T.J. (eds.), *Compendium of sunflower disease and insect pests*. American Phytopathological Society Press, St. Paul, MN. 73-74.
- Glenn, G., Rom, C., Rasmussen, H. and Poovaiah, B. 1990. Influence of cuticular structure on the appearance of artificially waxed 'Delicious' apple fruit. *Scientia Horticulturae*, 42: 289-297. doi: 10.1016/0304-4238(90)90052-G.
- Goffner, D., Cazalis, R., Percie du Sert, C., Calmes, J. and Cavalie, G. 1988. <sup>14</sup>C photoassimilate partitioning in developing sunflower seeds. *Journal of Experimental Botany*, 39: 1411-1420.



- Gonzales-Perez, S. 2015. Sunflower proteins. In: Martinez-Force, E., Dunford, N.T., Salas, J.J. (Eds.), *Sunflower Chemistry, Production, Processing and Utilization*. AOCS press, Urbana, Illinois, pp. 331-393.
- Gopfert, J.C., Heil, N., Conrad, J. and Spring, O. 2005. Cytological development and sesquiterpene lactone secretion in caitate glandular trichomes of sunflower. *Plant Biology*, 7: 148-155. doi: 10.1055/s-2005-837575.
- Gostin, I. 2009. Morphogenetical aspects in *Helianthus annuus* L. during the ontogenesis. *Lucrări Științifice*, 52 – seria Agronomie.
- Griveau, Y., Serieys, H., Cleomene, J. and Belhassen, E. 1998. Field evaluation of sunflower genetic resources in relation to water supply. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 34:11-16.
- Hajjar, R. and Hodgkin, T. 2007. The use of wild relatives in crop improvement: A survey of developments over the last 20 years. *Euphytica*, 156: 1-13. doi:10.1007/s10681-007-9363-0.
- Hall, A.J., Whitfield, D.M. and Connor, D.J. 1990. Contribution of pre-anthesis assimilates to grain-filling in irrigated and water-stressed sunflower crops II. Estimates from a carbon budget. *Field Crops Research*, 24: 273-294.
- Harrison Day, B.L. and Brodribb, T. 2023. Resistant xylem from roots to peduncles sustains reproductive water supply after drought-induced cavitation of wheat leaves. *Annals of Botany*, 131(5): 839-850. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad048>.
- Heiser, C.B. 1951. The Sunflower Among the North American Indians. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 95: 432-448.
- Heiser, C.B., Smith, D.M., Clevenger, S.B. and Martin, W.C. 1969. The North American sunflowers (*Helianthus*). *Memoirs of the Torrey Botanical Club*, 22: 1-218.
- Hernandez, L.F. and Gustavo, A.O. 1985. Imbibition and germination rates of sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds according to fruit size. *Field Crops Research*, 10: 355-360. doi.org/10.1016/0378-4290(85)90041-3.
- Hernandez, L.F. 2010. Leaf angle and light interception in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Role of the petiole's mechanical and anatomical properties. *Phyton*, 79: 109-115.
- Hernandez, L.F. and Rosetti M.V. 2016. Is the abaxial palisade parenchyma in phyllaries of the sunflower (*Helianthus annuus* L.) capitulum a missing trait in modern genotypes? *Phyton*, 85: 291-296.
- Hess, R. 1938. Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Kompositen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. Leipzig. 68: 435-496.
- Hickey, L. 1973. Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves. *American Journal of Botany*, 60(1) : 17-33.

Hoes, J.A., Putt, E.D. and Enns, H. 1973. Resistance to *Verticillium* wilt in collections of wild *Helianthus* in North America. *Phytopathology*, 63: 1517-1520. doi:10.1094/Phyto-63-1517.

Hu, X.W., Wang, Y.R. and Wu, Y.P. 2009. Effects of the pericarp on imbibition, seed germination, and seedling establishment in seeds of *Hedysarum scoparium* Fisch. et Mey. *Ecological Research*, 24: 559-564.

Hulke, B.S., Miller, J.F., Gulya, T.J. and Vick. B.A. 2010. Registration of the oilseed sunflower genetic stocks HA 458, HA 459, and HA 460 possessing genes for resistance to downy mildew. *Journal of Plant Growth Regulation*, 4: 1-5.

Imerovski, I., Dedić, B., Cvejić, S., Miladinović, D., Jocić, S., Owens, G.L., Kočić-Tubić, N. and Rieseberg, L.H. 2019. BSA-seq mapping reveals major QTL for broomrape resistance in four sunflower lines. *Molecular Breeding*, 39:41.

Islam, M.A., Du, H., Ning, J., Ye, H. and Xiong, L. 2009. Characterization of Glossy1-homologous genes in rice involved in leaf wax accumulation and drought resistance. *Plant Mol Biol*. 70(4): 443-56. doi: 10.1007/s11103-009-9483.

Ivănescu, B., Miron, A. and Lungu, C. 2015. Histo-anatomy of vegetative organs of some *Artemisia* species. *Med-Surg. J.* 119: 917-924.

Jana, B.K. and Mukherjee, S.K. 2012. Diversity of cypselar features of seven species of the genus *Crepis* L. in Compositae. *Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences*, 2: 51-58.

Jan, C.C. and Fernández-Martínez, J.M. 2002. Interspecific hybridization, gene transfer, and the development of resistance to broomrape race F in Spain. *Helia*, 25: 123-135. doi:10.2298/HEL0236123J.

Jan, C.C., Quresh, Z. and Gulya, T.J. 2004. Registration of seven rust resistant sunflower germplasm. *Crop Science*. 44: 1887-1888. doi:10.2135/cropsci2004.1887.

Jan, C.C., and Seiler, G.J. 2007. Sunflower. In: R.J. Singh, editor, Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement. Vol. 4. Oilseed crops. CRC Press, New York. pp 103-165.

Jeffrey, C.E., Baker, E.A. and Holloway, P.J. 1976. Origins of the fine structure of plant epicuticular waxes. In: Dickinson CH, Preece TF, eds. *Microbiology of aerial plant surfaces*. London, Academic Press, pp 119-158.

Jeffrey, C.E. 1986. The cuticle, epicuticular waxes and trichomes of plants, with reference to their structure, functions and evolution. In: Juniper BE, Southwood Sir R, eds. *Insects and the plant surface*. London: Edward Arnold.

Jeffrey, C. 2007. Compositae. U: Kadereit, J.W., Jeffrey, C. (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants: Eudicots, Asterales, Flowering Plants*, Springer, Berlin, Germany, 8: 61-87.

Jocić, S., Cvejić, S., Hladni, N., Marinković, R., Miladinović, D., Miklič, V., Dedić, B., Imerovski, I., Dimitrijević A., Ćirić M. i Jocković, M. 2012. Dosadašnja dostignuća u oplemenjivanju suncokreta. Zbornik referata sa 46. Savetovanja agronoma Srbije, Zlatibor, 29-40.

Jocić, S., Miladinović, D. and Yalcin, K. 2015. Breeding and Genetics of Sunflower. In Sunflower: chemistry, production, processing, and utilization. (eds.) Martínez-Force, E., Dunford, N.T. and Salas, J.J. Elsevier AOCS Press. pp 1-26.

Jocković, M., Jocić, S., Cvejić, S., Miladinović, D., Dedić, B., Terzić, S., Marjanović-Jeromela, A. and Miklič, V. 2018. *Helianthus* species as a sources for broomrape resistance. Proceedings of 4th International Symposium on Broomrape in Sunflower, 2-4 July, Bucharest, Romania, pp 178-186.

Jocković, M., Jocić, S., Cvejić, S., Balalić, I., Hladni, N., Miladinović, D., Klisurić, N. i Miklič, V. 2021. Produktivnost NS hibrida suncokreta u mikroogledima i preporuka za uspešnu proizvodnju u 2021. Godini. Zbornik referata sa 55. Savetovanja agronoma Srbije, 40-48.

Kalyar, T., Rauf, S., Teixeira Da Silva, J.A. and Shahzad, M. 2014. Handling sunflower (*Helianthus annuus* L.) populations under heat stress. Archives of Agronomy and Soil Science 60(5): 655-672.

Kamler, F. 1997. Sunflower pollination in Czech Republic. Acta Horticulturae, 437: 407-411. [doi.org/10.17660/ActaHortic.1997.437.53](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1997.437.53).

Kantar, M.B., Sosa C.C., Khoury, C.K., Castañeda-Álvarez, N.P., Achicanoy, H.A., Bernau V., Kane, N.C., Marek, L., Seiler, G. and Rieseberg, L.H. 2015. Ecogeography and utility to plant breeding of the crop wild relatives of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Frontiers in Plant Science, 6: 841. doi:10.3389/fpls.2015.00841.

Karanović, D. 2018. Uporedni pregled morfo-anatomskih karakteristika biljnih organa i analiza etarskih ulja sa njihovom primenom u taksonomiji odabranih rodova tribusa Inuleae Cass. (Compositae). Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Srbija. Doktorska disertacija.

Kariyat, R.R., Smith, J.D., Stephenson, A.G., De Moraes, C.M. and Mescher, M.C. 2017. Data from: Non-glandular trichomes of *Solanum carolinense* deter feeding by *Manduca sexta* caterpillars and cause damage to the gut peritrophic matrix. Dryad Digital Repository. (10.5061/dryad.jd417).

Kaya, Y., Jocić, S. and Miladinović, D. 2012. Sunflower. Technological Innovations in Major World Oil Crops, Volume 1: Breeding, pp.85-129.

King, D.A. 1997. The functional significance of leaf angle in Eucalyptus. Australian Journal of Botany, 45: 619-639.

Kinman, M.L. 1970. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs. In: Proceeding of the 4th international sunflower conference, 25–23 June Memphis, TN, pp 181-183.

- Kisman, Sumarjan, A., Hemon, F., Martia Dewi, S., Endang Susilowati, L. and Gunawan, B.W. 2022. IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science, 1107: 012031. doi: 10.1088/1755-1315/1107/1/012031.
- Klein, A.M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 303-313. [doi.org/10.1098/rspb.2006.3721](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721).
- Kolattukudy, P. 1996. "Biosynthetic pathways of cutin and waxes, and their sensitivity to environmental stresses," in *Plant Cuticles: An Integrated Functional Approach*, ed. G. Kerstiens (Oxford: BIOS Scientific Publishers Ltd), 83-108. doi: 10.1016/j.micron.2007.11.010.
- Konowalik, K. and Kreitschitz, A. 2012. Morphological and anatomical characteristics of *Artemisia absinthium* var. *absinthium* and its Polish endemic variety *A. absinthium* var. *calcigena*. *Plant Syst Evol* 298:1325–1336.
- Korrell, M., Brahm, L., Friedt, W. and Horn, R. 1996. Interspecific and intergeneric hybridization in sunflower breeding. II. Specific uses of wild germplasm. *Plant Breeding Abstracts*, 66: 1081-1091.
- Kortbeek, R.W.J., Galland, M.D., Muras, A., Therezan, R., Maia, S., Haring, M.A., Schuurink, R.C. and Bleeker, P.M. 2023. Genetic and physiological requirements for high-level sesquiterpene-production in tomato glandular trichomes. *Front. Plant Sci.* 14:1139274. doi: 10.3389/fpls.2023.1139274.
- Lambert, L., Beach, R.M., Kilen, T.C. and Todd, J.W. 1992. Soybean pubescence and its influence on larval development and oviposition preference of lepidopterous insects. *Crop Science*, 32: 463-466.
- Laxman, R.H. and Srivastava, G.C. 2000. Photosynthetic characteristics of sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaves and bracts. *Indian Journal of Plant Physiology*, 5:150-153.
- Lawson, T., and Blatt, M.R. 2014. Stomatal Size, Speed, and Responsiveness Impact on Photosynthesis and Water Use Efficiency. *Plant Physiology*, 164(4)1556–1570. <https://doi.org/10.1104/pp.114.237107>
- Leclercq, P. 1969. Cytoplasmic male sterility in sunflower. *Annals Amelior Plantes*, 19: 99-106.
- Leigh, A., Sevanto, S.A., Close, J.D., and Nicotra, A.B. 2017. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? *Plant, cell & environment*, 40 2, 237-248.
- Lertngim, N., Ruangsiri, M., Klinsawang, S., Raksatikan, P., Thunnom, B., Siangliw, M., Toojinda, T. and Siangliw, J.L. 2023. Photosynthetic Plasticity and Stomata Adjustment in Chromosome Segment Substitution Lines of Rice Cultivar KDML105 under Drought Stress. *Plants*, 12(1): 94. <https://doi.org/10.3390/plants12010094>.

- Li, Y., Li, H., Li, Y. and Zhang, S. 2017. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *Crop Journal*, 5(3): 231-239.
- Li, C., Wu, J., Blamey, F.P.C, Wang, L., Zhou, L., Paterson, D.J., van der Ent, A., Fernández, V., Lombi, E., Wang, Y. and Kopittke, P.M. 2021. Non-glandular trichomes of sunflower are important in the absorption and translocation of foliar-applied Zn. *Journal of Experimental Botany*, 72(13): 5079-5092. doi.org/10.1093/jxb/erab180.
- Lindström, L.I., Pellegrini, C.N., Aguirrezábal, L.A.N. and Hernández, L.F. 2006. Growth and development of sunflower fruits under shade during pre and early post-anthesis period. *Field Crops Research*, 96: 151-159. doi.org/10.1016/j.fcr.2005.06.006.
- Lisek, J., Habdas, H. and Gawronski, W.S. 2002. Relationship between selected morphological, anatomical and cytological characteristics of leaves and the level of tolerance to herbicides in strawberry cultivars. *Acta Physiologiae Plantarum*, 24: 371-378.
- Liu, Z., Feng, J. and Jan, C.C. 2009. Genomic in situ hybridization (GISH) as a tool to identify chromosomes of parental species in sunflower interspecific hybrids. In: *Proceedings of the 31st Sunflower Research Workshop*, 13-14 Jan. National Sunflower Association, Bismarck, ND.
- Liu, Z., Wei, F., Cai, X., Seiler, G.J., Rashid, K.Y. and Jan, C.C. 2012. Progress in transferring *Sclerotinia* resistance genes from wild perennial *Helianthus* species into cultivated sunflower. In: *Proceedings of the 37th Sunflower Research Workshop*, 7-8 January, National Sunflower Association, Bismarck, ND.
- Liu, J., Kang, S., Davies, W.J. and Ding, R. 2020. Elevated [CO<sub>2</sub>] alleviates the impacts of water deficit on xylem anatomy and hydraulic properties of maize stems. *Plant, Cell & Environment*, 43, 563-578. 10.1111/pce.13677.
- Luković, J., Maksimović, I., Zorić, L., Nagl, N., Perčić, M., Polić, D. and Putnik-Delić, M. 2009. Histological characteristics of sugar beet leaves potentially linked to drought tolerance. *Industrial Crops and Products*, 30: 281-286.
- Marques, D., Franca, R.O., Farco, G.E. and Marzinek, J. 2022. Comparative cypsela morphology in *Campuloclinium* DC. and contributions to Eupatorieae tribe (Asteraceae) systematics. *An Acad Bras Cienc.* 27;94(3):e20210100. doi: 10.1590/0001-3765202220210100. PMID: 35766597.
- Martinez, J.P., Silva, H., Ledent, J.F., Pinto, M. 2007. Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *European Journal of Agronomy*, vol. 26 ( 30-38).
- Mani, M.S. and Saravanan, J.M. 1999. *Pollination ecology and evolution in Compositae (Asteraceae)*. Enfield, NH: Science Publishers, pp 166.
- Mangena, P. 2018. Water Stress: Morphological and Anatomical Changes in Soybean (*Glycine max* L.) Plants. InTech. doi: 10.5772/intechopen.72899.

Maiti, R., Satya, P., Rajkumar, D. and Ramaswamy, A. 2012. Crop Plant Anatomy. Vibha Seeds, Hyderabad, Andhra Pradesh, India.

Mallinger, E. and Prasifka, J.R. 2017. Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase with the amount and accessibility of nectar sugars. *Journal of Applied Entomology*, 141(7): 561-573. [doi.org/10.1111/jen.12375](https://doi.org/10.1111/jen.12375).

Marek, L.F. 2019. Crop wild relatives of sunflower in North America. In: North American Crop Wild Relatives, Volume 2. S. L. Greene SL, Williams KA, Khoury CK, Kantar MB, Marek LF (eds.). Springer nature Switzerland, pp 453-483.

Marinković, R., Dozet, B. i Vasić, D. 2003. Oplemenjivanje suncokreta (monografija). DOO' 'Školska knjiga'', Novi Sad. Oplemenjivanje suncokreta (monografija). DOO' 'Školska knjiga'', Novi Sad.

Marin, P. 2003. Biohemijska i molekularna sistematika. NNK International, Beograd, Srbija.

MCWilliam, J.R., English, S.D. and MCDougall, G.N. 1974. The effect of age and position on photosynthesis and the supply of assimilates during development in sunflower. *Proc. Of the 6th Inter. Sunfl. Conf.*, 22-24 July, Bucharest, Romania, pp 173-179.

Merfert, V. 1961. Hollow -grainness and inferiority of sunflower seeds. (Rus) *Agrobiologiya*, 2:199-205. Ref. Mar. /Apr. 20 Ag822 Nutritional deficiencies.

Merkulov, Lj., Ivezić, J., Krstić, B., Kovačev, L. and Pajević, S. 1997. Structural characteristics of leaf blade of differentially drought-tolerant sugar beet genotypes. In: *Proceedings: Drought and Plant Production, Agricultural Research Institute "Serbia"*, pp. 487-492.

Merianne, A. and Eckhard, G. 2002. Vascular connections between the receptacle and empty achenes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 54:345-348.

Merrien, A., Blanchet, R., Gelfi, N., Rellier, j.P. and Rollier, M. 1982. Pathways of yield elaboration in sunflower under various water stresses. *Proc. of the 10th International Sunflower Conference, Surfers Paradise, Australia, March 14-18, Vol. 1*, pp 11-14.

Metcalf, C.R. and Chalk, L. 1973. Metcalf and Chalk's Anatomy of the Dicotyledons and It's Revision. In: *Taxon*, Wiley, 22(5/6): 659-668. <https://doi.org/10.2307/1218643>.

Miladinović, D., Hladni, N., Radanović, A., Jocić, S. and Cvejić, S. 2019. Sunflower and climate change: possibilities of adaptation through breeding and genomic selection. In: Kole C (ed) *Genomic designing of climate-smart oilseed crops*. Springer, Cham, pp 173-238.

Miller, J.F. and Gulya, T.J. 1999. Registration of eight Sclerotinia-tolerant sunflower germplasm lines. *Crop Science*, 39: 301-302. doi:10.2135/cropsci1999.0011183X003900010075x.

Morozov, V. K. 1959. *Podsolnečnik, saratovskoje knjižnoje izdateljstvo*. Saratov.

- Mistríková, I. and Vaverková, Š. 2007. Morphology and anatomy of *Echinacea purpurea*, *E. angustifolia*, *E. pallida* and *Parthenium integrifolium*, *Biologia*, 62 (1): 2-5. <https://doi.org/10.2478/s11756-007-0006-7>.
- Mukherjee, S.K. and Nordenstam B. 2012. Diversity of trichomes from mature cypselar surface of some taxa from the basal tribes of Compositae. *Compositae Newsletter*, 50: 78-125.
- Mullin, C.A., Alfatafta, A.A., Harman, J.L., Everett, S.L. and Serino, A.A. 1991. Feeding and toxic effects of floral sesquiterpene lactones, diterpenes, and phenolics from sunflower (*Helianthus annuus* L.) on western corn rootworm. *J. Agric. Food Chem.* 39:2293-2299.
- Murrell, D.C., Shuel, R.W. and Tomes, D.T. 1982. Nectar production and floral characteristics in birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus* L.). *Canadian Journal of Plant Science*, 62: 361-371.
- Nátrová, Z. 1991. Anatomical characteristics of the uppermost internode of winter wheat genotypes differing in stem length. *Biologia Plantarum*, 33: 491-494.
- Nicolson, S.W., Nepi, M. and Pacini, E. 2007. *Nectaries and Nectar*. Springer, 170.
- Niinemets, Ü. and Fleck, S. 2002. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia*, 132(1):21-33. doi: 10.1007/s00442-002-0902-z.
- Niklas, K.J. 1992. *Plant Biomechanics*. Univ. Chicago Press, pp 607.
- Nikolić B. 2008. Varijabilnost sastava terpena i alkana u četinama omorike (*Picea omorica*), munike (*Pinus heldreichii* Christ.) i molike (*Pinus peuce* Griseb.). Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Beograd.
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K. and Tran, L.S.P. 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*. 5(86): 1-8.
- Ouyang, W., Yin, X., Yang, J. and Struik, P.C. 2021. Do shoot anatomical characteristics allow rice to grow well under water deficit? *Journal of agronomy and Crop Science*, 208: 763-776.
- Palmer, J.H. and Phillips, T.D.J. 1963. The effect of the terminal bud, indoleacetic acid, and nitrogen supply on the growth and orientation of the petiole of *Helianthus annuus*. *Physiologia Plantarum*, 16: 572-584.
- Pandey, A.K. and Dhakal, M.R. 2001. Phytomelanin in Compositae. *Current Science*, 80: 933-940.
- Pereira, M.L., Trapani, N. and Sadras, V.O. 2000. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. Part III Dry matter partitioning and grain composition. *Field Crops Research*, 67(3): 215-221.
- Perestova, T.A. 1976. Morphological and anatomical traits of fruits of *Helianthus* species utilized in breeding. 7th International Sunflower Conference, June 27 – July 3, Krasnodar, Russia, 316-322.

- Pham-Delègue, M.-H., Loublier, Y., Ducruet, V., Douault, P., Marilleau, R. and Etiévant, P. 1994. Characterisation de signaux chimiques impliqués dans les relations plantes-abeilles domestiques. *Grana*, 33: 184-190. doi.org/10.1080/00173139409428999.
- Pljevaljčić, T. 2022. Anatomska karakterizacija lisne drške gajenih genotipova suncokreta, Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Srbija. Master rad.
- Prasifka, J. 2015. Variation in the number of capitate glandular trichomes in wild and cultivated sunflower germplasm and its potential for use in host plant resistance. *Plant Genetic Resources*, 13(1): 68-74. doi:10.1017/S1479262114000653.
- Prasifka, J.R., Spring, O., Conrad, J., Cook, L.W., Palmquist, D.E. and Foley, M.E. 2015. Sesquiterpene Lactone Composition of Wild and Cultivated Sunflowers and Biological Activity against an Insect Pest. *J Agric Food Chem*. 29;63(16): 4042-9. doi: 10.1021/acs.jafc.5b0036.
- Pustovoit, G.V. and Gubin, I.A. 1974. Results and prospects in sunflower breeding for group immunity by using the interspecific hybridization method. In: *Proceedings 6th international sunflower conference, 22–24 July, Bucharest, Romania*, pp 373-381.
- Putt, E.D. 1997. Early history of sunflower. In: *Schneiter, A.A. (ed.), Sunflower technology and production. Agron. Monogr. 35. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI*. pp 1-20.
- Putt, E.D. 1964. Breeding behavior of resistance to leaf mottle or *Verticillium* in sunflowers. *Crop Science*, 4: 177-179. doi:10.2135/cropsci1964.0011183X000400020016x.
- Qi, L.L. and Seiler, G.J. 2013. Registration of male-fertility restorer oilseed sunflower germplasm HA-R9 resistant to sunflower rust. *Journal of Plant Growth Regulation*, 7: 353-357. doi:10.3198/jpr2013.04.0016crg.
- Qi, L.L. and Seiler, G.J. 2016. Registration of an oilseed sunflower germplasm HA-DM1 resistant to sunflower downy mildew. *Journal of Plant Growth Regulation*, 10: 195-199. doi:10.3198/jpr2015.12.0072crg.
- Rajčević, N., Janačković, P., Dodoš, T., Tešević, V. and Marin, P.D. 2014. Biogeographic variation of foliar n-Alkanes of *Juniperus communis* var. *saxatilis* Pallas from the Balkans. *Chemistry & Biodiversity*, 11(12): 1923-1938. doi.org/10.1002/cbdv.201400048.
- Rashid, K.Y. and Seiler, G.J. 2004. Epidemiology and resistance to *Sclerotinia* head rot in wild sunflower species. In: *G.J. Seiler (ed.), Proceedings of the 16th International Sunflower Conference, 29 Aug.–4 Sept. International Sunflower Association, Paris*, pp 751-754.
- Rauf, S. 2008. Breeding sunflower (*Helianthus annuus* L.) for drought tolerance. *Communications in Biometry and Crop Science*, 3(1): 29-44.
- Rauf, S., Jamil, N., Tariq, S.A., Khan, M., Kausar, M. and Kaya, Y. 2017. Progress in modification of sunflower oil to expand its industrial value. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 97: 1997-2006. <https://doi.org/10.1002/jsfa.8214>.
- Read, J. and Stokes, A. 2006. Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany*, 93(10): 1546-1565.



- Reinert, S., Gao, Q., Ferguson, B., Portlas, Z., Prasifka, J. and Hulke, B. 2020. Seed and fruit size parameters of sunflower are determined by partially overlapping sets of quantitative trait loci with epistatic interactions. *Molecular Genetics and Genomics*, 295(1): 143-154. doi: 10.1007/s00438-019-01610-7.
- Reverté, S., Retana, J., Gómez, J.M. and Bosch, J. 2016. Pollinators show flower colour preferences but flowers with similar colours do not attract similar pollinators. *Annals of Botany*, 118: 249-257. [doi.org/10.1093/aob/mcw103](https://doi.org/10.1093/aob/mcw103).
- Rieseberg, L.H., Linder, C.R. and Seiler, G.J. 1995. Chromosomal and genic barriers to introgression in *Helianthus*. *Genetics*, 141: 1163-71.
- Rogers, C.E., Thompson, T.E. and Seiler, G.J. 1984. Registration of three *Helianthus* germplasms for resistance to the sunflower moth. *Crop Science*, 24: 212-213. doi:10.2135/cropsci1984.0011183X002400010058x.
- Rogers, C.E., Gershenzon, J., Ohno, N., Mabry, T.J., Stipanovic, R.D. and Kreitner, G.L. 1987. Terpenes of wild sunflowers (*Helianthus*): an effective mechanism against seed predation by larvae of the sunflower moth, *Homoeosoma electellum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Environmental Entomology*, 16: 586-592.
- Rodríguez-Gamir, J., Intrigliolo, D.S., Primo-Millo, E. and Forner-Giner, M.A. 2010. Relationships between xylem anatomy, root hydraulic conductivity, leaf/root ratio and transpiration in citrus trees on different rootstocks. *Physiologia Plantarum*, 139: 159–169. 10.1111/j.1399-3054.2010.01351.x.
- Rosengarten, F.Jr. 2004. *The book of edible nuts*. Courier Dover publications, New York, USA, 384.
- Rosetti, M.V. and Hernandez, F.H. 2015. Involucral Bracts Anatomy in the Capitulum of Primitive Strains and Modern Genotypes of Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Helia*, 62:141-147.
- Rossiter, M., Gershenzon, J. and Mabry, T.J. 1986. Behavioral and growth responses of specialist herbivore, *Homoeosoma electellum*, to major terpenoid of its host, *Helianthus* SPP. *Journal of Chemical Ecology*, 12: 1505-1521.
- Roth-Nebelsick, A., Uh, D., Mosbrugger, V. and Kerp, H. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: A Review. *Annals of Botany*, 87: 553-566.
- Routh, I. 1977. Fruits of Angiosperms, Gebrüder Borntraeger. *Encyclopedia of plant anatomy*, Berlin, pp. 175-361.
- Roy, B.A., Stanton, M.A. and Eppley, S.M. 1999. Effects of environmental stress on leaf hair density and consequences for selection, *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 1089-1103.
- Ruzin, E.S. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press, London.

- Runions, A., Fuhrer, M., Lane, B., Federl, P., Rolland-Lagan, A. and Prusinkiewicz, P. 2005. Modeling and visualization of leaf venation patterns. *ACM Trans. Graph.*, 24: 702-711.
- Sack, L., Cowan, P.D., Jaikumar, N. and Holbrook, N.M. 2003. The 'hydrology' of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell Environ.* 26: 1343-1356.
- Sack, L., Dietrich, E.M., Streeter, C.M., Sanchez-Gomez, D. and Holbrook, N.M. 2008. Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption. *PNAS*, 105: 1567-1572. doi:10.1073/pnas.0709333105.
- Sack, L., Scoffoni, C., McKown, A.D., Frole, K., Rawls, M., Havran, J.C., Tran, H and Tran, T. 2012. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nature Communications*, 3: 837. doi: 10.1038/ncomms1835.
- Sack, L. and Scoffoni, C. 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198: 983-1000.
- Santos-Vicente, M. 2013. Estudio Biosistemático del Género *Inula* L. (Asteraceae) en el Mediterraneo Occidental. University of Salamanca, Salamanca. Doktorska disertacija.
- Sammataro, D., Erickson, E.H. and Garment, M.B. 1983. Intervarietal structural differences of sunflower (*Helianthus annuus*) florets their importance to honey bee visitation. Proc. of the 5th Sunflower Res. Workshop, Minot, ND. Natl. Sunflower Assoc., Bismarck, ND. pp 4-6.
- Sammataro, D., Ericson, E.H. and Garment, M.B. 1985. Ultrastructure of the sunflower nectar. *Journal of Apicultural Research*, 24:150-160.
- Schilling, E.E. and Heiser, C.B., 1981. Infrageneric classification of *Helianthus*. *Taxon* 30: 393-403
- Schilling, E.E. 2006. *Helianthus*. In: Flora of North America, Editorial Committee (eds), Flora of North America North of Mexico. Oxford University Press, New York and Oxford, Vol. 21, pp 141-169.
- Schwab, M., Noga, G. and Barthlott, W. 1995. The significance of epicuticular waxes for defence of pathogens as shown for *Botrytis cinerea* infections of kohlrabi and pea plants. *Die Gartenbauwissenschaft*, 160: 102-109.
- Seifi, M.R. and Alimardani, R. 2010. Moisture-dependent physical properties of sunflower seed (SHF8190). *Modern Applied Science*, 4: 135-143. [doi.org/10.5539/mas.v4n7p135](https://doi.org/10.5539/mas.v4n7p135)
- Seiler, GJ. 1983. Evaluation of wild sunflower species for potential drought tolerance: In Proc. Sunflower Res. Workshop, Minot, NO. 26 January. Nat. Sunflower Assoc., Bismarck, NO, pp 13.
- Seiler, G.J., Stafford, R.E. and Rogers, C.E. 1984. Prevalence of phytomelanin in pericarps of sunflower parental lines and wild species. *Crop Science*. 24: 1202-1204. [doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400060045x](https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400060045x).

Seiler, J. 1985. Morphological and physiological changes in black alder induced by water stress. *Plant, Cell & Environment*, 8: 219-222.

Seiler, G.J. and Rieseberg, L.H. 1997. Systematics, origine and germoplas resources of the Wild and domestificated sunflower. *Sunflower technology and production. Monog, No 35. CSSA, Medison, WI.* pp 21-65.

Seiler, G.J. 1998. The potential use of wild *Helianthus* species for selection of low saturated fatty acids in sunflower oil. In: *Proceedings of the International Symposium on Breeding of Protein and Oil Crops. 1-4 April, EUCARPIA, Pontevedra, Spain,* pp. 109-110.

Seiler, G.J. 2007a. The potential of wild sunflower species for industrial uses. *Helia*, 30(46): 175-198.

Seiler, G.J. 2007b. Wild annual *Helianthus anomalus* and *H. deserticola* for improving oil content and quality in sunflower. *Industrial Crops and Products*, 25: 95-100. doi:10.1016/j.indcrop.2006.07.007.

Seiler, G. and Jan, C. 2010. *Basic Information in Genetics, Genomics and Breeding of Crop Plants.* Science Publishers, 1: 11-19.

Seiler, G.J., Qi, L.L. and Marek, L.F. 2017. Utilization of Sunflower Crop Wild Relatives for Cultivated Sunflower Improvement. *Crop Science*, 57: 1083-1101. doi: 10.2135/cropsci2016.10.0856.

Sibounheuang, V., Basnayake, J. and Fukai, S. 2006. Genotypic consistency in the expression of leaf water potential in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Research*, 97: 142– 154.

Sidhu, M.C. and Saini, P. 2011. Anatomical investigations in *Silybum marianum* (L.) Gaertn. *Journal of Biological Research*, 8: 603-608.

Simmons, A.T. and Gurr, G.M. 2005. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology*, 7: 265-276.

Smith, W.K., Vogelmann, T.C., Delucia, E.H., Bell, D.T. and Shepherd, K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis. *Bioscience*, 47: 785-793.

Smith, W.K., Bell, D.T. and Shepherd, K.A. 1998. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities. *American Journal of Botany*, 85: 56-63.

Smith, D.D., Sperry, J.S. and Adler, F.R. 2017. Convergence in leaf size versus twig leaf area scaling: do plants optimize leaf area partitioning? *Ann Bot.* 119(3):447-456. doi: 10.1093/aob/mcw23.

Sobrado, M.A. and Turner, N.C. 1983. Influence of water deficits on the water relations characteristics and productivity of wild and cultivated sunflowers. *Australian Journal of Plant Physiology*, 10:195-203.

Spring, O., Rodon, U. and Macias, F.A. 1992. Sesquiterpenes from noncapitate glandular trichomes of *Helianthus annuus* L. *Phytochemistry*, 31: 1541-1544.

Stafford, R.E. and Thompson, T.E. 1983. Registration of sunflower parental line HA 207. *Crop Science*, 23(1): 195. doi:10.2135/cropsci1983.0011183X002300010091x

Stenglein, S.A., Arambarri, A.M., Menendez Sevillano, M.C. and Balatti, P.A. 2005. Leaf epidermal characters related with plant's passive resistance to pathogens vary among accessions of wild beans *Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus* (Leguminosae-Phaseoleae). *Flora*, 200: 285-295.

Stevanović, B.M. i Janković, M.M. 2001. *Ekologija biljaka sa osnovama fiziološke ekologije biljaka*. NNK, International Beograd.

Sulborska, A. and Weryszko-Chmielewska, E. 2006. Morphology, anatomy and ultrastructure of yarrow (*Achillea millefolium*) floral nectaries. *Acta Agrobotanica*, 59:17-28.

Sulborska, A. 2007. Distribution and structure of internal secretory reservoirs on the vegetative organs of *Inula helenium* L. (Asteraceae). *Acta Agrobotanica*, 60 (1): 1-12.

Sugier, P., Rysiak, A., Sugier, D., Winiarczyk, K., Wołkowycki, D. and Kołos, A. 2022. Differentiation and Propagation Potential of *Arnica montana* L. Achenes as a Consequence of the Morphological Diversity of Flowers and the Position of Flower Heads on the Plant. *Plants*. 11(24): 3424. <https://doi.org/10.3390/plants11243424>.

Škorić, D., Seiler, G., Liu, Z., Jan, C., Miller, J. and Charlet, L. 2012. Sunflower genetics and breeding. Serbian Academy of Sciences and Arts Branch in Novi Sad.

Škorić, D. 2016. Sunflower breeding for resistance to abiotic and biotic stresses. In: Shanker, A.K. and Shanker, C. (eds), *Abiotic and biotic stress in plants – recent advances and future perspectives*. IntechOpen, pp 585-635. [doi.org/10.5772/62159](https://doi.org/10.5772/62159).

Teuber, L.R., Barnes, D.K. and Rincker, C.M. 1983. Effectiveness of selection for nectar volume, receptacle diameter, and seed yield characteristics in alfalfa. *Crop Science*, 23(2): 283-289. doi.org/10.2135/cropsci1983.0011183X002300020025x.

Thadeo, M., Azevedo, A.A. and Meira, R.M.S.A. 2014. Foliar anatomy of neotropical *Salicaceae*: potentially useful characters for taxonomy. *Plant Systematics and Evolution*, 300: 2073–2089.

Tikhomirov, V.T. and Chiryaev, P.V. 2005. Sources of resistance to diseases in original material of sunflower. *Helia*, 28: 101-106. doi:10.2298/HEL0542101T.

Varshney, R.K., Barmukh, R., Roorkiwal, M., Qi, Y., Kholova, J., Tuberosa, R., Reynolds, M.P., Tardieu, F. and Siddique, K.H.M. 2021. Breeding custom-designed crops for improved drought adaptation. in: *Advanced Genetics* 2(3), Livingstone, C. (ed), Wiley-VCH GmbH, p 15. doi:10.1002/ggn2.202100017.

- Valiente-Banuet, A., Verdu, M., Valladares, F. and Garcia-Fayos, P. 2009. Functional and evolutionary correlations of steep leaf angles in the mexical shrubland. *Oecologia*, 163(1): 25-33. DOI: 10.1007/s00442-009-1520-9.
- Velasco, L., Pérez-Vich, B., Yassein, A.A., Jan, C.C. and Fernández-Martínez, J.M. 2012. Inheritance of resistance to sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr) in an interspecific cross between *Helianthus annuus* and *Helianthus debilis* subsp *tardiflorus*. *Plant Breeding*, 131: 220-221.
- Velue, G. and Palanisami, K. 2001. Impact of moisture stress and ameliorants on growth and yield of sunflower. *Madras Agricultural Journal*, 88: 660-665.
- Wang, J., Li, W. and Wang, W. 2014. Fine mapping and metabolic and physiological characterization of the glume glaucousness inhibitor locus *Iw3* derived from wild wheat. *Theor Appl Genet.* 127(4): 831-41. doi: 10.1007/s00122-014-2260-8.
- Wang, J., Sun, L., Xie, L., He, Y., Luo, T., Sheng, L., Luo, Y., Zeng, Y., Xu, J., Deng, X. and Cheng, Y. 2016. Regulation of cuticle formation during fruit development and ripening in ‘Newhall’ navel orange (*Citrus sinensis* Osbeck) revealed by transcriptomic and metabolomic profiling. *Plant Science*, 243: 131–144. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.12.010.
- Wang, C., He, J., Zhao, T-H., Cao, Y., Wang, G., Sun, B., Yan, X., Guo, W. and Li, M-H. 2019. The smaller the leaf is, the faster the leaf water loses in atemperate forest. *Front Plant Sci* 10: 58. DOI:10.3389/fpls.2019.00058.
- Wang, L., Ren, H., Zhai, S. and Zhai S. 2021. Anatomy and cell wall ultrastructure of sunflower stalk rind. *J. Wood. Sci.* 67, 67 <https://doi.org/10.1186/s10086-021-02001-6>.
- Weisheng, D. 1991. Effect of the bracteal leaf an yield of grain in sunflower. *Helia*, 14(14): 73-78.
- Welch, M.E. and Rieseberg, L.H. 2002. Habitat divergence between a homoploid hybrid sunflower species, *Helianthus paradoxus* (*Asteraceae*), and its progenitors. *American Journal of Botany*, 89(3): 472-478.
- Werker, E. and Fahn, A. 1981. Secretory hairs of *Inula viscosa* (L.) AIT. Development, ultrastructure, and secretion. *Botanical Gazette*, 142(4): 461-476.
- Werker, E. 2000. Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research*, 31:1-35.
- Wist, T.J. and Davis, A.R. 2006. Floral nectar production and nectary anatomy and ultrastructure of *Echinacea purpurea* (*Asteraceae*). *Annals of Botany.* 97(2):177-93. doi: 10.1093/aob/mcj027.
- Wojtaszek, J.W. and Maier, C. 2014. A Microscopic Review of the Sunflower and Honeybee Mutualistic Relationship. *International Journal of Agri Science*, 4(5): 272-282.

Wu, X., Yin, H., Chen, Y., Li, L., Wang, Y. and Hao, P. 2017. Chemical composition, crystal morphology and key gene expression of cuticular waxes of Asian pears at harvest and after storage. *Postharvest Biology and Technology*, 132: 71-80. doi: 10.1016/j.postharvbio.2017.05.007.

Zhang, Y.P, Wang, Z.M, Wu, Y.C., Zhang, X. 2006. Stomatal characteristics of different green organs in wheat under different irrigation regimes , *Acta Agronomica Sinica*, vol. 32 (pg. 70-75)

Zhang, Y., Liu, J.B. and Zhang, X.X. 2022. A More Drought Resistant Stem Xylem of Southern Highbush Than Rabbiteye Blueberry Is Linked to Its Anatomy. *Agronomy*, 12(5): 1244. <https://doi.org/10.3390/agronomy12051244>.

Zorić, L. 2008. Komparativna morfo-anatomska analiza roda *Trifolium* L. (Fabales, Fabaceae). Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu, Srbija. Doktorska disertacija.

Zorić, L., Ljubojević, M., Merkulov, Lj., Luković, J. and Ognjanov, V. 2012. Anatomical characteristics of cherry rootstocks as possible preselecting tools for prediction of tree vigor. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31(3): 320-331.

Zorić, L. i Luković, J. 2018. Osnovi botaničke mikrotehnike. Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad, Srbija.

## 8. ПРИЛОЗИ

Прилог 1. Прости коефицијенти корелације (Pearson) морфолошких карактера листа.

Особине	Дужина л.	Ширина л.	Површина л.	Индекс	Дужина лисне дршке	Укупна дужина с.н.
Дужина л.	1,00					
Ширина л.	0,50	1,00				
Површина л.	<b>0,65</b>	<b>0,94</b>	1,00			
Индекс	0,22	-0,42	-0,29	1,00		
Дужина лисне дршке	-0,02	<b>0,55</b>	0,47	-0,40	1,00	
Укупна дужина с.н.	<b>0,79</b>	<b>0,95</b>	<b>0,95</b>	<b>-0,63</b>	0,40	1,00
Густина с.н. по јединици површине	<b>-0,75</b>	-0,38	-0,43	0,32	0,27	<b>-0,54</b>

\* л. - лиске, с.н. - секундарни нерви.



Прилог 2. Број трахејарних елемената различитог ранга у главном нерву испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (кофицијент варијације у %).

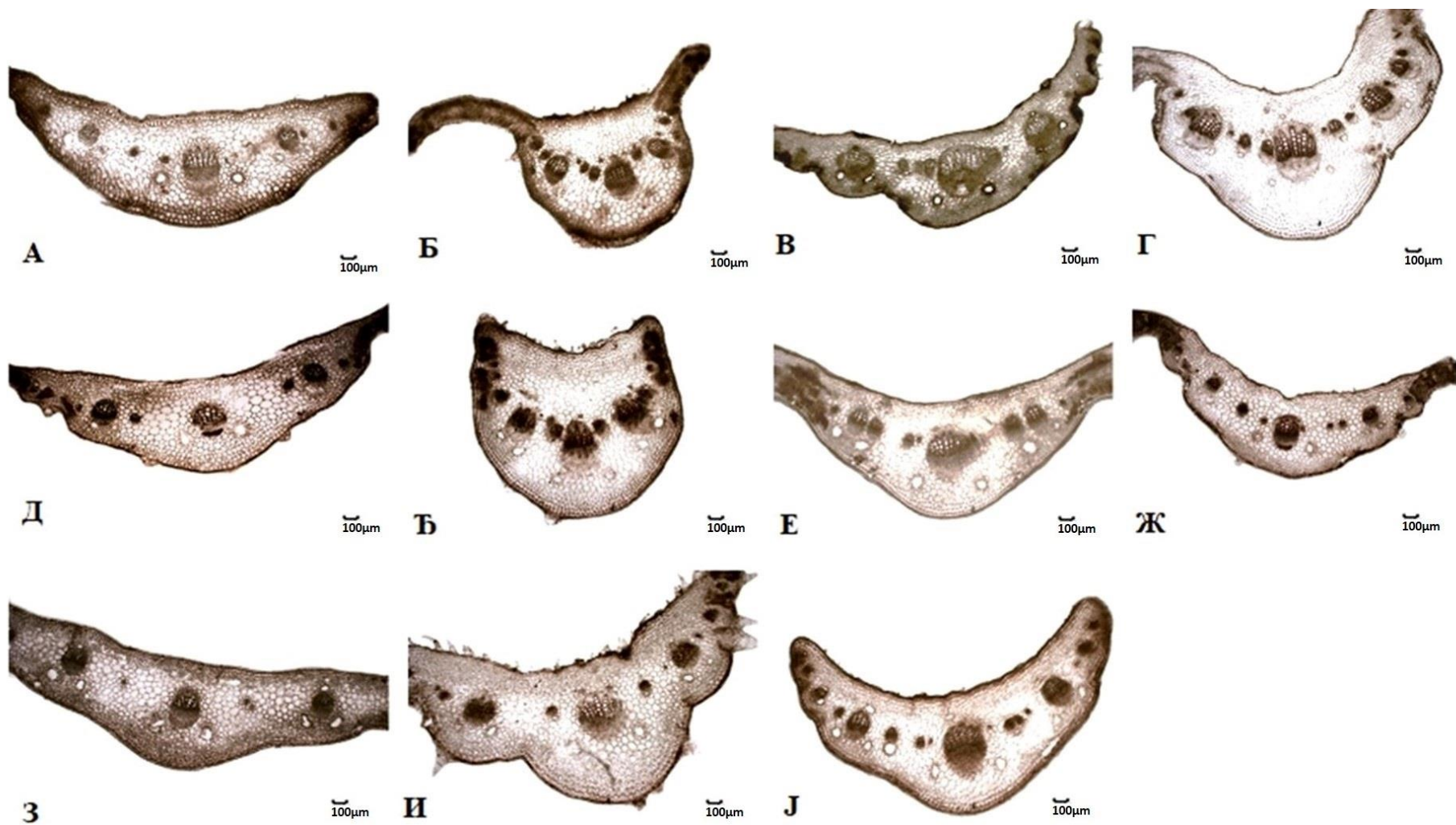
Врсте	< 100 $\mu\text{m}^2$	100-500 $\mu\text{m}^2$	501-1000 $\mu\text{m}^2$	>1000 $\mu\text{m}^2$	Бр. трахејарних елемената на пресеку
<b>Једногодишње</b>					
<i>H. annuus</i>	3±0,4 <sup>b</sup> (33,3)	45,6±3,5 <sup>a</sup> (17,0)	27±1,9 <sup>a</sup> (15,9)	6,0±1,3 <sup>a</sup> (18,6)	82±4,5 <sup>a</sup> (12,5)
<i>H. argophylus</i>	1,6±0,7 <sup>b</sup> (94,8)	24,8±2,0 <sup>bc</sup> (18,3)	8,8±2,0 <sup>b</sup> (51,7)	2±0,8 <sup>ab</sup> (93,5)	37±1,4 <sup>b</sup> (8,4)
<i>H. petiolaris</i>	4,2±1,0 <sup>ab</sup> (56,8)	27,8±1,9 <sup>b</sup> (15,8)	7±0,8 <sup>b</sup> (24,7)	0,6±0,4 <sup>b</sup> (149)	40±2,4 <sup>b</sup> (13,4)
<i>H. praecox</i>	8,2±2,5 <sup>a</sup> (67,4)	19,6±2,1 <sup>c</sup> (24,0)	4,6±1,0 <sup>b</sup> (50,2)	-	32±1,6 <sup>b</sup> (11,2)
<b>Вишегодишње</b>					
<i>H. californicus</i>	30,8±3,4 <sup>bcdef</sup> (24,7)	15,8±0,9 <sup>efgh</sup> (12,9)	0,2±0,2 <sup>b</sup> (223,6)	-	47±2,8 <sup>bcde</sup> (13,5)
<i>H. decapetalus</i>	40±3,8 <sup>ab</sup> (21,1)	30,2±2,6 <sup>cd</sup> (19,6)	0,2±0,2 <sup>b</sup> (223,6)	-	70±4,3 <sup>a</sup> (13,5)
<i>H. divaricatus</i>	49,4±4,4 <sup>a</sup> (20,1)	30,4±2,5 <sup>cd</sup> (18,2)	0,2±0,2 <sup>b</sup> (223,6)	-	80±2,5 <sup>a</sup> (7,1)
<i>H. eggertii</i>	37,6±2,0 <sup>bc</sup> (12,3)	32,6±3,4 <sup>c</sup> (23,4)	1,8±0,6 <sup>ab</sup> (72,4)	-	72±3,8 <sup>a</sup> (11,7)
<i>H. glaucophyllus</i>	28,6±4,5 <sup>cdefg</sup> (35,0)	25,8±1,9 <sup>cd</sup> (16,3)	0,6±0,4 <sup>ab</sup> (149,0)	-	55±5,3 <sup>bc</sup> (21,4)
<i>H. giganteus</i>	20,6±1,7 <sup>fg</sup> (18,3)	16±1,9 <sup>efgh</sup> (26,5)	1,4±0,6 <sup>ab</sup> (95,8)	-	38±2,0 <sup>e</sup> (12,2)
<i>H. grosseserratus</i>	21,8±2,8 <sup>efg</sup> (28,3)	14,6±2,1 <sup>fgh</sup> (32,7)	-	-	36±2,3 <sup>ef</sup> (14,3)
<i>H. hirsutus</i>	34,4±2,8 <sup>bcd</sup> (18,4)	34,2±2,8 <sup>bc</sup> (18,2)	1,8±0,4 <sup>ab</sup> (46,8)	-	70±5,3 <sup>a</sup> (16,9)
<i>H. laevigatus</i>	22,2±4,2 <sup>efg</sup> (42,4)	15,2±1,6 <sup>fgh</sup> (23,4)	0,8±0,5 <sup>ab</sup> (136,9)	-	38±3,9 <sup>e</sup> (22,7)
<i>H. maximiliani</i>	20,8±2,9 <sup>fg</sup> (31,2)	15,2±3,5 <sup>fgh</sup> (52,3)	0,2±0,2 <sup>b</sup> (200,0)	-	36±0,8 <sup>ef</sup> (4,9)
<i>H. microcephalus</i>	27,8±4,6 <sup>cdefg</sup> (37,0)	25,8±3,9 <sup>cde</sup> (33,7)	2,0±0,9 <sup>ab</sup> (106,1)	-	56±7,2 <sup>bcd</sup> (28,9)
<i>H. mollis</i>	28,4±3,6 <sup>cdefg</sup> (28,4)	44,4±6,0 <sup>a</sup> (30,5)	2,2±1,1 <sup>a</sup> (145,1)	-	75±9,0 <sup>a</sup> (27,0)
<i>H. nuttalli</i>	27,4±2,4 <sup>cdefg</sup> (19,7)	13,6±2,2 <sup>fgh</sup> (36,6)	0,2±0,2 <sup>b</sup> (223,6)	-	41±3,4 <sup>cde</sup> (18,4)
<i>H. resinusus</i>	18±2,5 <sup>g</sup> (30,9)	19,0±17,7 <sup>defg</sup> (19,8)	1,6±0,7 <sup>ab</sup> (94,8)	-	41±3,0 <sup>de</sup> (16,6)
<i>H. pauciflorus</i>	24,6±2,5 <sup>defg</sup> (22,6)	8±1,0 <sup>hi</sup> (27,9)	-	-	33±2,4 <sup>ef</sup> (16,5)
<i>H. salicifolius</i>	21,4±2,0 <sup>fg</sup> (21,6)	1,6±0,2 <sup>i</sup> (34,2)	-	-	23±1,9 <sup>f</sup> (18,1)
<i>H. smithii</i>	32±3,8 <sup>bcde</sup> (26,4)	21,8±2,0 <sup>def</sup> (20,9)	0,2±0,2 <sup>b</sup> (223,6)	-	54±5,2 <sup>bcd</sup> (21,7)
<i>H. strumosus</i>	27,8±2,7 <sup>cdefg</sup> (29,6)	13±0,9 <sup>gh</sup> (13,4)	0,2±0,2 <sup>b</sup> (223,6)	-	41±3,6 <sup>ce</sup> (19,6)
<i>H. tuberosus</i>	32,8±3,7 <sup>bcde</sup> (25,4)	43,2±7,3 <sup>ab</sup> (37,6)	1,3±8 <sup>ab</sup> (70,7)	-	80±6,3 <sup>a</sup> (17,7)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно за једногодишње и вишегодишње врсте. Бр. - број, - - карактер није присутан.

Прилог 3. Број секреторних канала различитог ранга у главном нерву испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врсте	< 1000 $\mu\text{m}^2$	1000-3000 $\mu\text{m}^2$	>3000 $\mu\text{m}^2$	Бр. секреторних канала на пресеку
<b>Једногодишње</b>				
<i>H. annuus</i>	0,6±0,2 <sup>c</sup> (91,3)	2,4±0,2 <sup>a</sup> (22,8)	-	3±0 <sup>a</sup> (0)
<i>H. argophyllus</i>	0,2±0,2 <sup>c</sup> (223,6)	2,4±0,2 <sup>a</sup> (22,8)	0,2±0,2 (223,6)	3±0,2 <sup>a</sup> (15,9)
<i>H. petiolaris</i>	3,4±0,2 <sup>a</sup> (16,1)	-	-	3±0,2 <sup>a</sup> (16,1)
<i>H. praecox</i>	1,6±0,4 <sup>b</sup> (55,9)	1±0,3 <sup>b</sup> (70,7)	-	3±0,2 <sup>a</sup> (21,1)
<b>Вишегодишње</b>				
<i>H. californicus</i>	3±0,3 <sup>bc</sup> (23,6)	-	-	3±0,3 <sup>cde</sup> (23,6)
<i>H. decapetalus</i>	2±0,0 <sup>defg</sup> (0)	-	-	2±0 <sup>f</sup> (0)
<i>H. divaricatus</i>	1,8±0,2 <sup>defg</sup> (24,8)	-	-	2±0,2 <sup>f</sup> (24,8)
<i>H. eggertii</i>	2,2±0,2 <sup>cdef</sup> (20,3)	0,2±0,2 <sup>c</sup> (223,6)	-	2±0,2 <sup>ef</sup> (24,8)
<i>H. giganteus</i>	1,6±0,2 <sup>efg</sup> (34,2)	0,4±0,2 <sup>bc</sup> (136,9)	-	2±0 <sup>f</sup> (0)
<i>H. glaucophyllus</i>	7,8±0,2 <sup>a</sup> (5,73)	-	-	8±0,2 <sup>a</sup> (5,7)
<i>H. grosseserratus</i>	3,6±0,7 <sup>b</sup> (42,1)	0,6±0,4 <sup>bc</sup> (149,1)	-	4±0,5 <sup>b</sup> (26,1)
<i>H. hirsutus</i>	3±0,3 <sup>bc</sup> (23,6)	0,2±0,2 <sup>c</sup> (223,6)	-	3±0,2 <sup>cd</sup> (13,9)
<i>H. laevigatus</i>	1,6±0,5 <sup>efg</sup> (71,3)	1,4±0,5 <sup>ab</sup> (81,4)	-	3±0 <sup>cde</sup> (0)
<i>H. maximiliani</i>	2±0,0 <sup>defg</sup> (0)	-	-	2±0 <sup>f</sup> (0)
<i>H. microcephalus</i>	2,8±0,4 <sup>bcd</sup> (46,5)	-	-	3±0,2 <sup>de</sup> (15,9)
<i>H. mollis</i>	2,6±0,2 <sup>cd</sup> (21,1)	0,2±0,2 <sup>c</sup> (223,6)	-	3±0,2 <sup>de</sup> (15,9)
<i>H. nuttalli</i>	1,8±0,2 <sup>defg</sup> (24,8)	-	-	2±0,2 <sup>f</sup> (24,8)
<i>H. pauciflorus</i>	1,2±0,4 <sup>g</sup> (69,7)	2,4±0,5 <sup>a</sup> (47,5)	-	4±0,2 <sup>bc</sup> (5,2)
<i>H. resinus</i>	2±0,0 <sup>defg</sup> (100)	-	-	2±0 <sup>f</sup> (0)
<i>H. salicifolius</i>	2±0,0 <sup>defg</sup> (0)	-	-	2±0 <sup>f</sup> (0)
<i>H. smithii</i>	2,4±0,2 <sup>cde</sup> (22,8)	0,8±0,4 <sup>bc</sup> (104,6)	-	3±0,2 <sup>cd</sup> (13,9)
<i>H. strumosus</i>	2±0,3 <sup>defg</sup> (35,35)	0,4±0,4 <sup>bc</sup> (223,6)	-	2±0,2 <sup>ef</sup> (22,8)
<i>H. tuberosus</i>	1,4±0,5 <sup>fg</sup> (81,4)	2±0,4 <sup>a</sup> (50,0)	-	3±0,9 <sup>cd</sup> (57,3)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста, засебно за једногодишње и вишегодишње врсте (Duncan тест  $\leq 0,05$ ). Бр. - број, - - карактер није присутан.

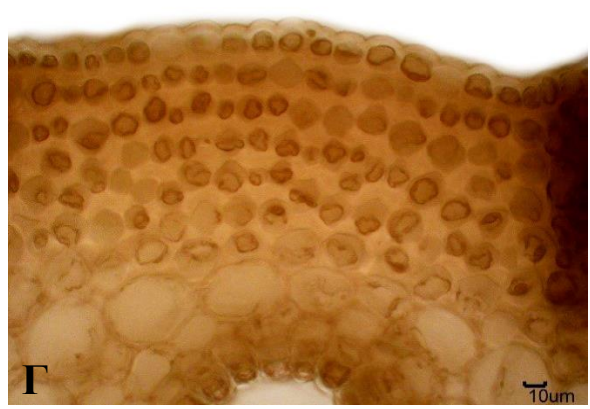
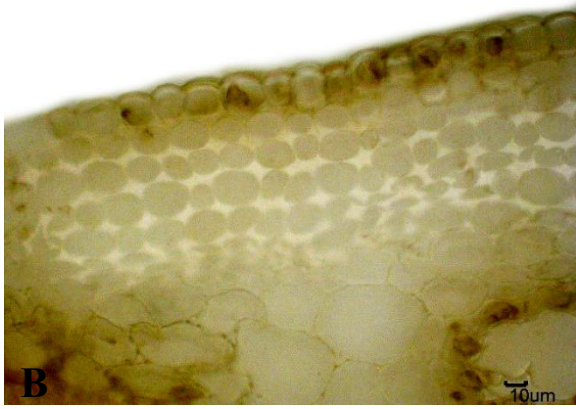
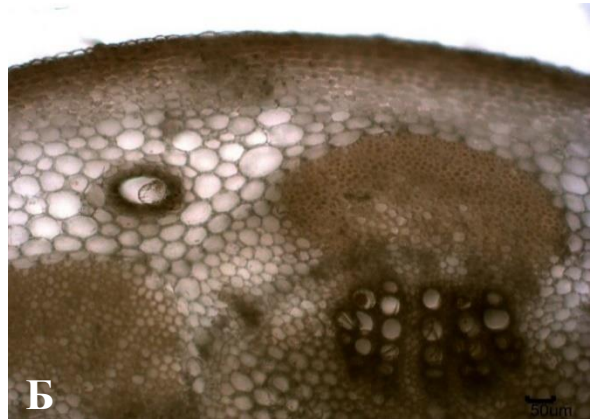
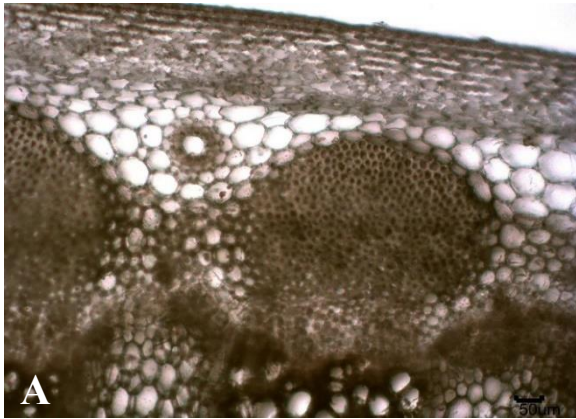


Прилог 4. Попречни пресек лисне дршке вишегодишњих врста: *H. californicus* (A), *H. decapetalus* (Б), *H. divaricatus* (В), *H. eggertii* (Г), *H. giganteus* (Д), *H. hirsutus* (Ё), *H. laevigatus* (E), *H. nuttalli* (Ж), *H. pauciflorus* (З), *H. resinusus* (И), *H. smithii* (J).

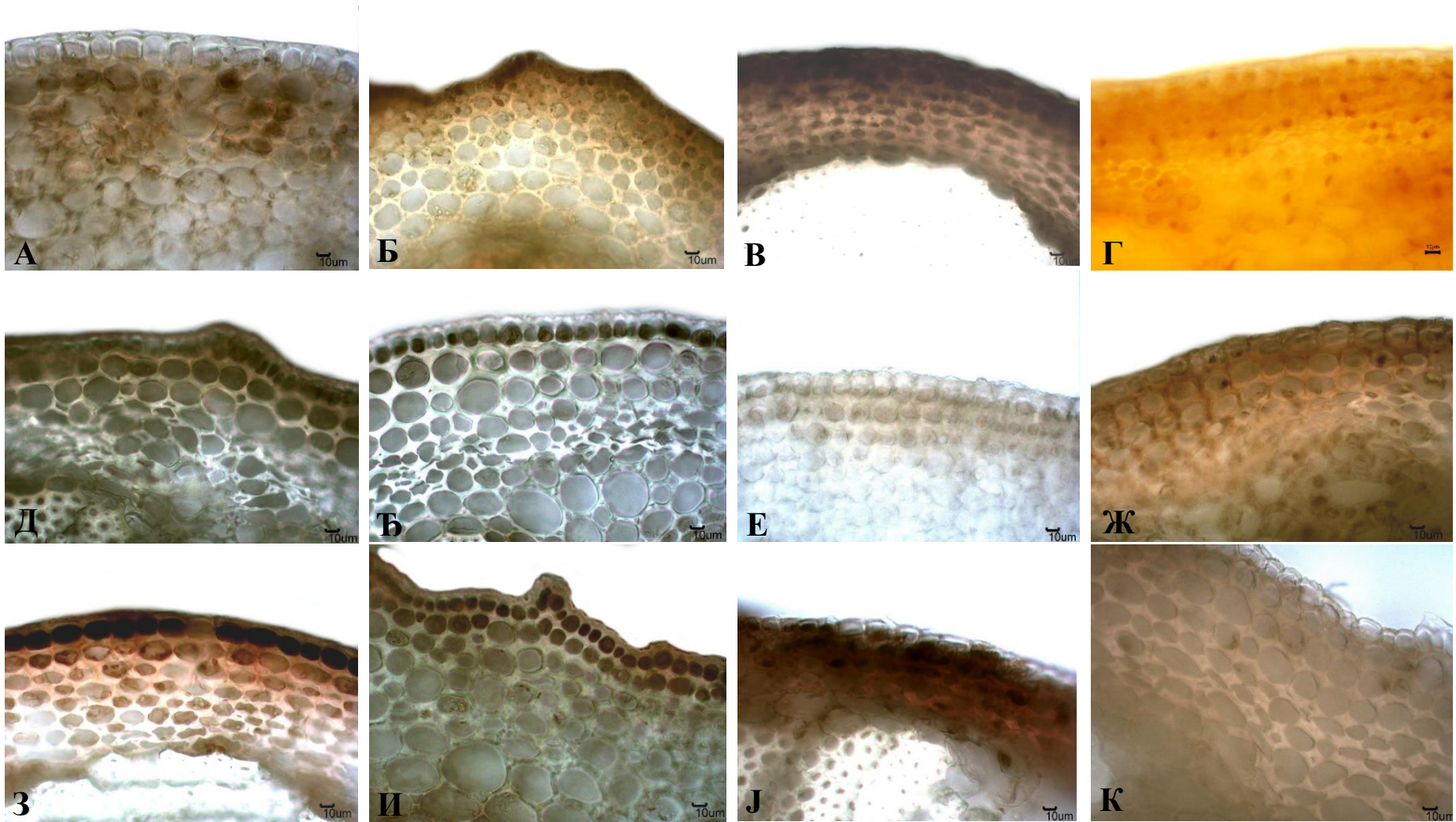
Прилог 5. Број секреторних канала различитог ранга у лисној дршци испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врсте	< 1000 $\mu\text{m}^2$	1000 - 3000 $\mu\text{m}^2$	>3000 $\mu\text{m}^2$	Бр. секреторних канала на пресеку
<b>Једногодишње</b>				
<i>H. annuus</i>	2,8±1,4 <sup>a</sup> (111,2)	7,4±1,5 <sup>a</sup> (46,4)	1,4±0,5 <sup>b</sup> (81,4)	12±0,4 <sup>b</sup> (7,7)
<i>H. argophyllus</i>	2±0,9 <sup>a</sup> (100)	5,2±1,1 <sup>a</sup> (45,9)	6,8±1,1 <sup>a</sup> (35,1)	14±0,9 <sup>a</sup> (14,3)
<i>H. petiolaris</i>	3,6±1,2 <sup>a</sup> (72,4)	5±1,14 <sup>a</sup> (50,9)	0,4±0,2 <sup>b</sup> (136,9)	9±0,8 <sup>c</sup> (20,8)
<i>H. praecox</i>	1,6±0,9 <sup>a</sup> (136,9)	4,2±0,4 <sup>a</sup> (19,9)	0,6±0,4 <sup>b</sup> (149,1)	6±0,7 <sup>d</sup> (23,7)
<b>Вишегодишње</b>				
<i>H. californicus</i>	-	2,8±0,6 <sup>fg</sup> (46,6)	3,8±1,2 <sup>a</sup> (68,1)	7±0,7 <sup>fg</sup> (22,9)
<i>H. decapetalus</i>	4,2±0,2 <sup>a</sup> (10,6)	-	-	4±0,2 <sup>j</sup> (10,6)
<i>H. divaricatus</i>	1,6±0,2 <sup>bc</sup> (34,2)	5,4±0,4 <sup>cde</sup> (16,6)	0,6±0,4 <sup>b</sup> (149,1)	8±0,4 <sup>ef</sup> (11,8)
<i>H. eggertii</i>	1,0±0,8 <sup>bc</sup> (173,2)	7,2±0,6 <sup>bc</sup> (18,1)	-	8±0,2 <sup>de</sup> (5,5)
<i>H. giganteus</i>	-	4±0,5 <sup>ef</sup> (30,6)	1,6±0,7 <sup>b</sup> (94,8)	6±0,2 <sup>ghi</sup> (9,8)
<i>H. glaucophyllus</i>	0,8±0,2 <sup>c</sup> (55,0)	12,4±0,7 <sup>a</sup> (12,23)	0,6±0,6 <sup>b</sup> (223,6)	14±0,2 <sup>a</sup> (3,2)
<i>H. grosseserratus</i>	0,6±0,4 <sup>c</sup> (149,1)	4,2±0,5 <sup>ef</sup> (26,1)	0,8±0,4 <sup>b</sup> (104,6)	6±0,4 <sup>ghi</sup> (15,9)
<i>H. hirsutus</i>	0,8±0,2 <sup>c</sup> (55,9)	6,4±0,5 <sup>bcd</sup> (17,8)	1,6±0,5 <sup>b</sup> (71,3)	9±0,2 <sup>cd</sup> (5,1)
<i>H. laevigatus</i>	-	2,0±0,7 <sup>gh</sup> (79,1)	4,4±0,7 <sup>a</sup> (38,3)	6±0,2 <sup>gh</sup> (8,6)
<i>H. maximiliani</i>	5,4±0,2 <sup>a</sup> (10,14)	0,4±0,2 <sup>h</sup> (136,9)	0,4±0,2 <sup>b</sup> (136,9)	6±0,2 <sup>gh</sup> (7,2)
<i>H. microcephalus</i>	5,2±0,2 <sup>a</sup> (8,6)	0,2±0,2 <sup>h</sup> (223,6)	-	5±0,2 <sup>hi</sup> (10,14)
<i>H. nuttalli</i>	1,8±0,5 <sup>bc</sup> (60,9)	2,6±0,9 <sup>fg</sup> (74,9)	0,6±0,2 <sup>b</sup> (91,3)	5±0,4 <sup>ij</sup> (20,0)
<i>H. pauciflorus</i>	1,2±0,6 <sup>bc</sup> (108,7)	8,2±0,9 <sup>b</sup> (23,5)	2±1,0 <sup>b</sup> (117,3)	11±0,2 <sup>b</sup> (4,8)
<i>H. resinosus</i>	1,0±0,4 <sup>bc</sup> (100,0)	4,8±0,4 <sup>de</sup> (17,4)	0,4±0,2 <sup>b</sup> (136,9)	6±0,2 <sup>gh</sup> (7,2)
<i>H. smithii</i>	2,4±1,4 <sup>b</sup> (133,7)	8,0±1,4 <sup>b</sup> (38,5)	1,2±0,4 <sup>b</sup> (69,72)	12±0,5 <sup>b</sup> (9,8)
<i>H. strumosus</i>	0,8±0,4 <sup>c</sup> (104,6)	5,2±0,7 <sup>de</sup> (31,6)	-	6±0,4 <sup>ghi</sup> (16,7)
<i>H. tuberosus</i>	-	4,4±0,5 <sup>ef</sup> (25,9)	5,2±0,6 <sup>a</sup> (25,1)	10±0,4 <sup>c</sup> (9,3)

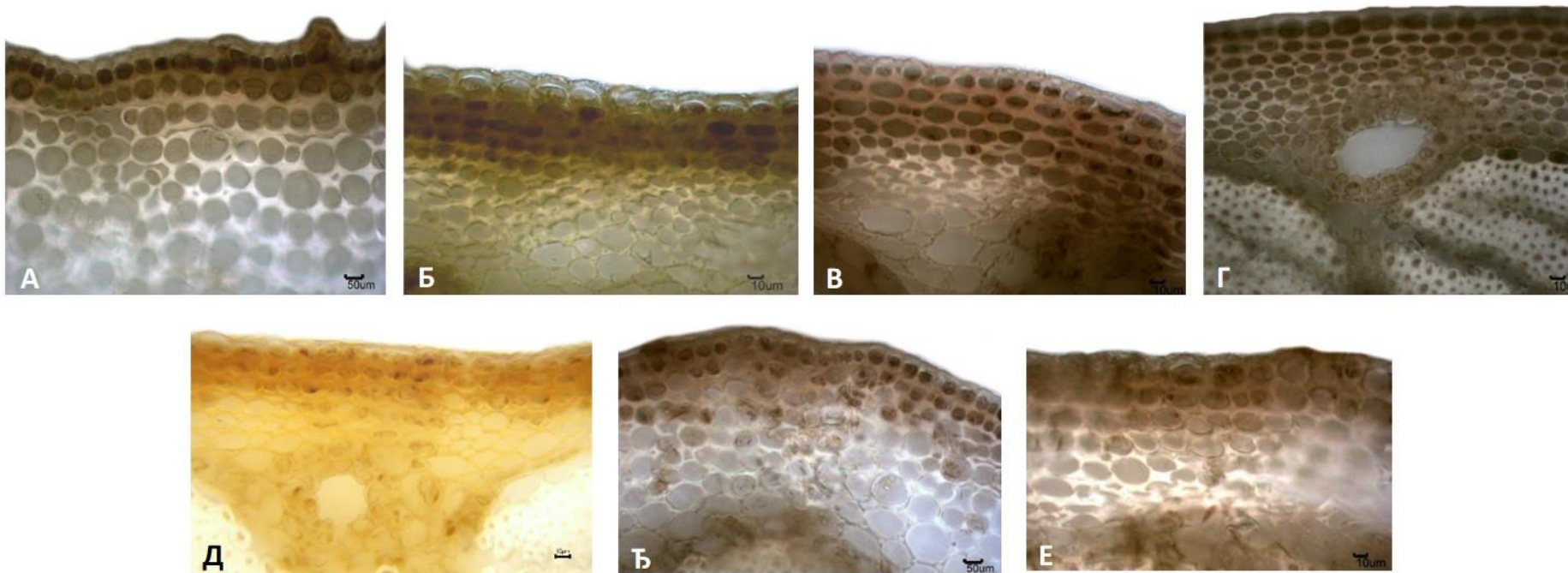
\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста засебно за једногодишње и вишегодишње врсте (Duncan тест  $\leq 0,05$ ). Бр. - број, - - карактер није присутан.



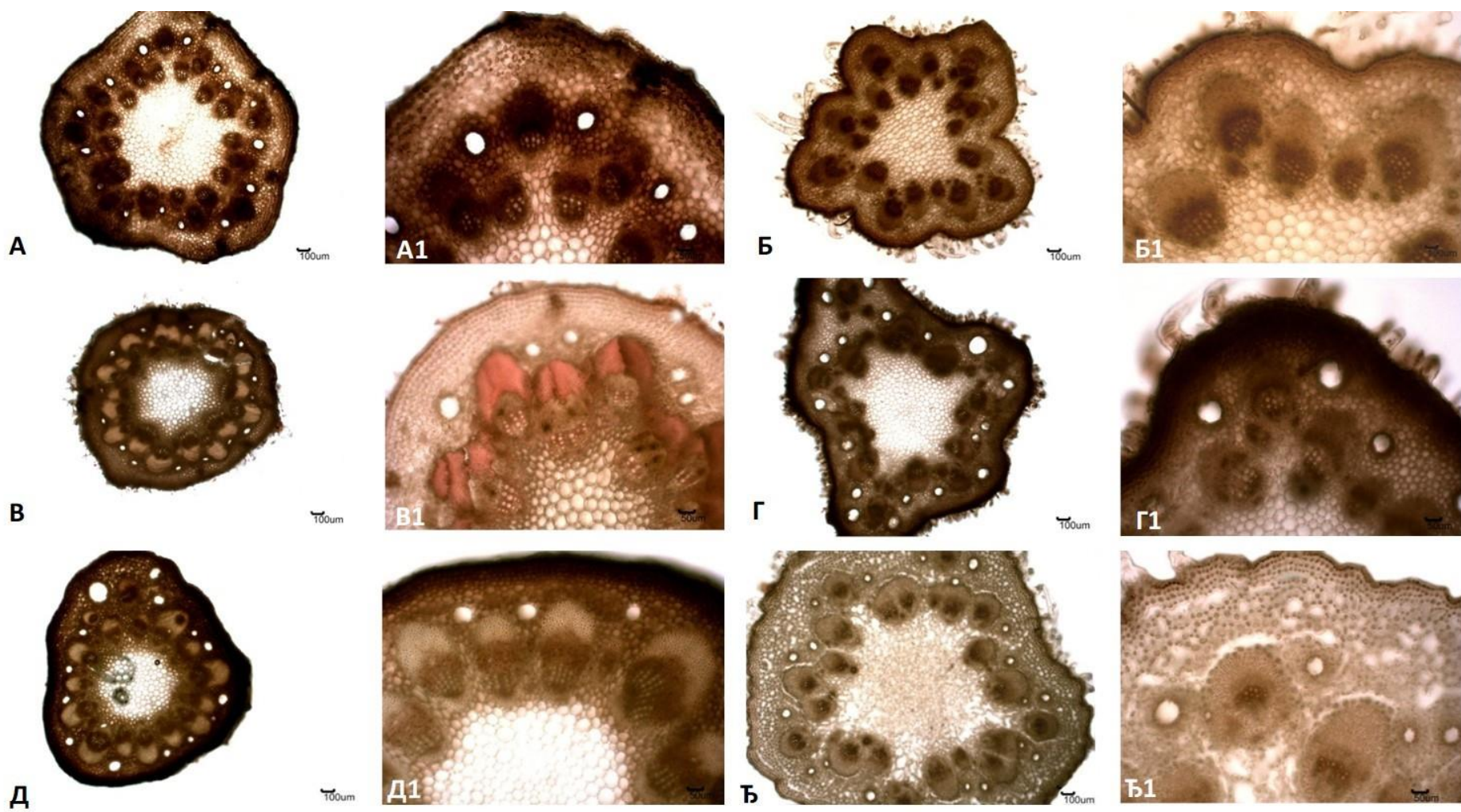
Прилог 6. Деталъ грађе примарне коре стабла једногодишњих врста рода *Helianthus*. *H. annuus* (А), *H. argophyllus* (Б), *H. petiolaris* (В), *H. praecox* (Г).



Прилог 7. Деталј грађе примарне коре стабла вишегодишњих врста рода *Helianthus*. *H. californicus* (A), *H. decapetalus* (Б), *H. divaricatus* (B), *H. eggertii* (Г), *H. giganteus* (Д), *H. glaucophylus* (Ђ), *H. grosseserratus* (E), *H. hirsutus* (Ж), *H. laevigatus* (З), *H. maximiliani* (И), *H. microcephalus* (J), *H. mollis* (K).

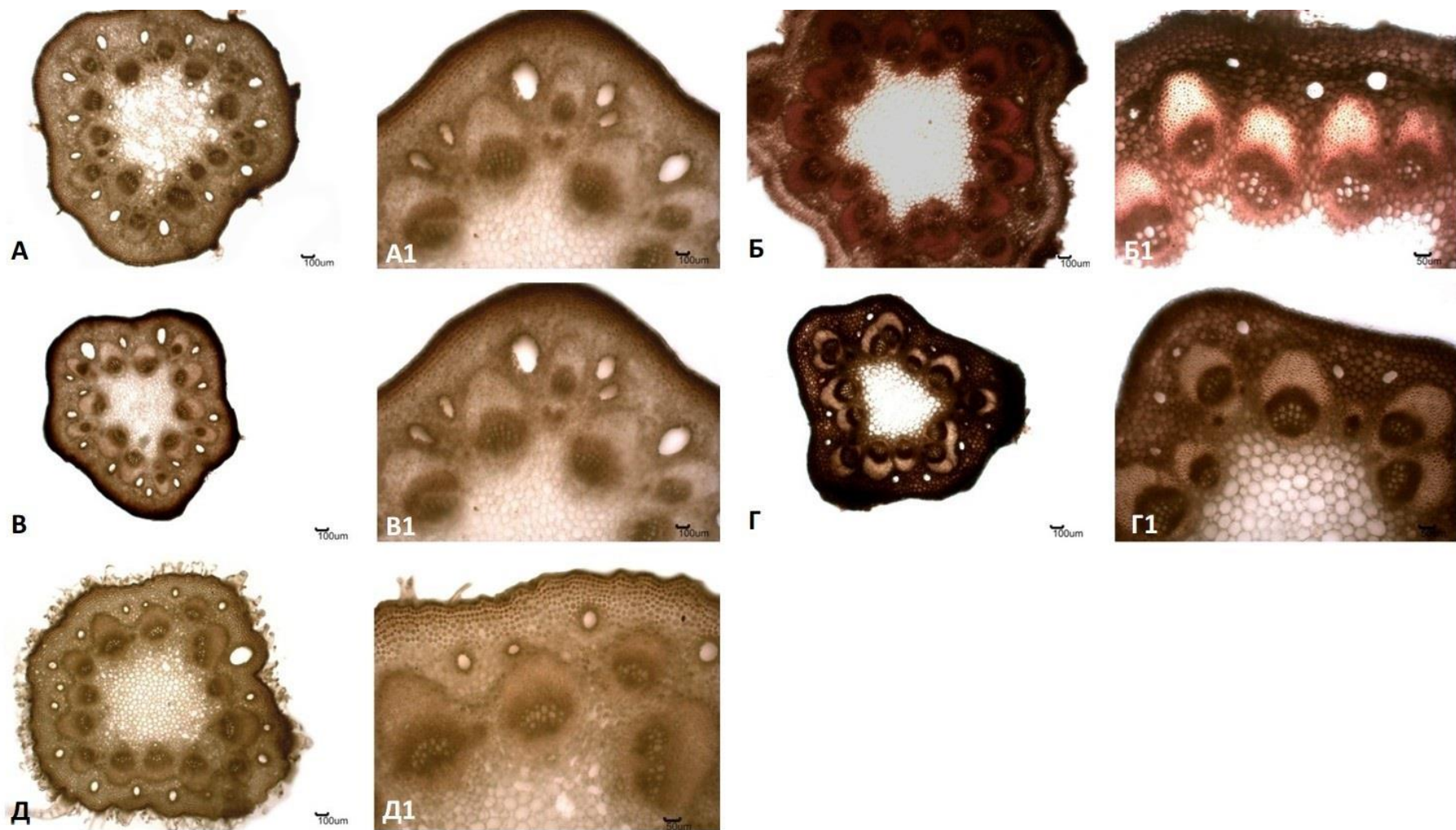


Прилог 8. Деталъ грађе примарне коре стабла вишегодишњих врста рода *Helianthus*. *H. nuttallii* (A), *H. pauciflorus* (Б), *H. resinusus* (B), *H. salicifolius* (Г), *H. smithii* (Д), *H. strumosus* (Ђ), *H. tuberosus* (E).



Прилог 9. Приказ попречног пресека дршке цвасти, цео пресек и детаљ грађе *H. californicus* (A, A1), *H. decapetalus* (Б, Б1), *H. divaricatus* (B, B1), *H. grosseserratus* (Г, Г1), *H. levigatus* (Д, Д1), *H. maximiliani* (Ђ, Ђ1).





Прилог 10. Приказ попречног пресека дршке цвасти, цео пресек и детаљ грађе *H. pauciflorus* (A, A1), *H. resinosa* (Б, Б1), *H. salicifolius* (B, B1), *H. smithii* (Г, Г1), *H. strumosus* (Д, Д1).

Прилог 11. Број трахејарних елемената различитог ранга у дршки цвасти испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност ± стандардна грешка (коефицијент варијације у %).

Врсте	< 150 μm <sup>2</sup>	150-300 μm <sup>2</sup>	301-500 μm <sup>2</sup>	501-1000 μm <sup>2</sup>	>1000 μm <sup>2</sup>	Бр. трахејарних елемената на пресеку
<b>Једногодишње</b>						
<i>H. annuus</i>	34±4,6 <sup>bc</sup> (32,3)	86,4±14,5 <sup>a</sup> (37,6)	47,8±3,9 <sup>a</sup> (18,6)	7,2±3,3 <sup>b</sup> (103,7)	0,8±0,4 (104,6)	176±11,9 <sup>a</sup> (15,1)
<i>H. argophylus</i>	69,8±8,8 <sup>a</sup> (28,1)	31±8,2 <sup>b</sup> (59,1)	4,8±2,6 <sup>b</sup> (121,8)	0,4±0,4 <sup>b</sup> (223,6)	0,4±0,4 (223,6)	106±7, 8 <sup>c</sup> (16,4)
<i>H. petiolaris</i>	7,6±2,6 <sup>c</sup> (77,6)	33±6,1 <sup>b</sup> (41,3)	45,4±7,5 <sup>a</sup> (37,1)	48,6±8,2 <sup>a</sup> (37,7)	15,8±6,9 (97,8)	150±9,4 <sup>b</sup> (13,9)
<i>H. praecox</i>	41,6±13,9 <sup>b</sup> (75,1)	47±11,6 <sup>b</sup> (55,1)	21,6±9,6 <sup>ab</sup> (99,5)	1±0,8 <sup>b</sup> (173,2)	0,2±0,2 (223,6)	111±10,1 <sup>c</sup> (20,3)
<b>Вишегодишње</b>						
<i>H. californicus</i>	155,2±9,6 <sup>ab</sup> (13,8)	7,2±1,9 <sup>gh</sup> (60,1)	-	-	-	162±10,4 <sup>bc</sup> (14,3)
<i>H. decapetalus</i>	157,8±24,6 <sup>ab</sup> (34,7)	22,2±4,3 <sup>defgh</sup> (43,6)	1,6±0,9 <sup>c</sup> (129,6)	0,4±0,2 <sup>a</sup> (136,9)	-	162±10,4 <sup>bc</sup> (14,3)
<i>H. divaricatus</i>	155,6±11,8 <sup>ab</sup> (16,1)	6,2±3,7 <sup>gh</sup> (110,8)	0,8±3,4 <sup>c</sup> (104,6)	-	-	163±10,2 <sup>bc</sup> (13,9)
<i>H. eggertii</i>	141,0±17,0 <sup>abc</sup> (26,9)	100,0±3,5 <sup>a</sup> (7,8)	18,8±3,3 <sup>ab</sup> (38,9)	1,8±0,9 <sup>a</sup> (120,4)	-	262±19,6 <sup>a</sup> (16,7)
<i>H. glaucophyllus</i>	98,8±7,0 <sup>defg</sup> (15,9)	2,8±1,3 <sup>h</sup> (105,3)	-	0,2±0,2 <sup>a</sup> (223,6)	-	102±6,9 <sup>cd</sup> (15,2)
<i>H. giganteus</i>	102,8±10,9 <sup>defg</sup> (23,8)	32,2±4,9 <sup>de</sup> (34,2)	2±1,3 <sup>c</sup> (141,4)	-	-	137±9,7 <sup>d</sup> (15,9)
<i>H. grosseserratus</i>	130,2±5,6 <sup>bcd</sup> (9,6)	19,4±8,2 <sup>efgh</sup> (94,2)	0,8±0,6 <sup>c</sup> (162,9)	-	-	150±9,6 <sup>bc</sup> (14,2)
<i>H. hirsutus</i>	165,4±11,7 <sup>a</sup> (15,8)	84±20,3 <sup>ab</sup> (54,1)	6±2,5 <sup>bc</sup> (92,0)	0,2±0,2 <sup>a</sup> (223,6)	-	256±27,9 <sup>a</sup> (24,4)
<i>H. laevigatus</i>	155,8±10,6 <sup>ab</sup> (15,2)	2,8±0,9 <sup>h</sup> (73,2)	-	-	-	159±10,0 <sup>bc</sup> (14,1)
<i>H. maximiliani</i>	133,6±13,5 <sup>abcd</sup> (22,6)	4,2±1,4 <sup>gh</sup> (74,2)	-	0,2±0,2 <sup>a</sup> (223,6)	-	154±17,7 <sup>bc</sup> (25,7)
<i>H. microcephalus</i>	45,2±5,3 <sup>h</sup> (26,3)	15,2±2,4 <sup>efgh</sup> (35,2)	0,2±0,2 <sup>c</sup> (223,6)	-	-	61±5,7 <sup>e</sup> (21,2)
<i>H. mollis</i>	89,6±14,8 <sup>fg</sup> (37,0)	62,9±3,4 <sup>bc</sup> (14,1)	3,2±0,8 <sup>c</sup> (55,9)	-	-	155±10,9 <sup>bc</sup> (15,7)
<i>H. nuttalli</i>	97,4±11,3 <sup>efg</sup> (25,9)	27,2±3,5 <sup>defg</sup> (28,6)	1±0 <sup>c</sup> (0)	-	-	126±14,2 <sup>cd</sup> (25,2)
<i>H. resinusus</i>	75,4±11,9 <sup>fgh</sup> (35,5)	75,6±11,7 <sup>ab</sup> (34,5)	26,4±7,6 <sup>a</sup> (64,8)	4±3,0 <sup>a</sup> (170,5)	-	181±12,9 <sup>bc</sup> (15,9)
<i>H. pauciflorus</i>	149,4±5,6 <sup>ab</sup> (8,4)	12,8±3,3 <sup>efgh</sup> (58,0)	-	0,2±0,2 <sup>a</sup> (223,6)	-	162±7,6 <sup>b</sup> (10,4)
<i>H. salicifolius</i>	133,8±5,9 <sup>abcd</sup> (9,9)	0,8±0,8 <sup>h</sup> (223,6)	0,2±0,2 <sup>c</sup> (223,6)	-	-	135±6,2 <sup>cd</sup> (10,3)
<i>H. smithii</i>	107,0±13,1 <sup>def</sup> (27,4)	31±1,1 <sup>def</sup> (7,9)	1,4±0,5 <sup>c</sup> (81,4)	-	-	140±12,4 <sup>cd</sup> (19,8)
<i>H. strumosus</i>	132,4±6,9 <sup>abcde</sup> (17,5)	11±3,6 <sup>efgh</sup> (72,7)	-	0,2±0,2 <sup>a</sup> (223,6)	-	144±5,1 <sup>bcd</sup> (7,9)
<i>H. tuberosus</i>	68,8±9,4 <sup>gh</sup> (30,7)	47±4,9 <sup>cd</sup> (23,3)	10,6±2,6 <sup>bc</sup> (55,3)	1,2±0,7 <sup>a</sup> (136,9)	-	128±4,8 <sup>cd</sup> (8,3)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест ≤ 0,05). Бр. - број, - - карактер није присутан.

Прилог 12. Број секреторних канала различитог ранга у дршки цвасти испитиваних врста рода *Helianthus*: средња вредност±стандардна грешка (коэффициент варијације у %).

Врсте	< 1000 $\mu\text{m}^2$	1000 - 3000 $\mu\text{m}^2$	> 3000 $\mu\text{m}^2$	Бр. секреторних канала на преску
<b>Једногодишње</b>				
<i>H. annuus</i>	-	3,6 ± 0,8 <sup>v</sup> (50,5)	9,6 ± 1,0 <sup>a</sup> (23,9)	13 ± 0,7 <sup>b</sup> (11,2)
<i>H. argophyllus</i>	1,4 ± 0,4 <sup>a</sup> (63,9)	12,4 ± 0,9 <sup>a</sup> (16,7)	5 ± 1,1 <sup>b</sup> (50,9)	19 ± 0,7 <sup>a</sup> (7,9)
<i>H. petiolaris</i>	1,2 ± 0,5 <sup>a</sup> (91,3)	8,6 ± 0,8 <sup>b</sup> (21,1)	0,6 ± 0,6 <sup>c</sup> (223,6)	10 ± 0,2 <sup>c</sup> (5,3)
<i>H. praecox</i>	3,8 ± 1,7 <sup>a</sup> (102,6)	5,4 ± 1,3 <sup>c</sup> (54,9)	1,4 ± 0,9 <sup>c</sup> (148,1)	11 ± 0,4 <sup>c</sup> (8,4)
<b>Вишегодишње</b>				
<i>H. californicus</i>	6,8 ± 1,7 <sup>bc</sup> (54,4)	6,2 ± 1,8 <sup>defg</sup> (65,9)	1,8 ± 0,6 <sup>def</sup> (72,4)	15 ± 0,2 <sup>cd</sup> (3,0)
<i>H. decapetalus</i>	13,8 ± 0,9 <sup>a</sup> (15,7)	-	-	14 ± 0,9 <sup>cde</sup> (15,7)
<i>H. divaricatus</i>	5,6 ± 1,2 <sup>bcd</sup> (48,2)	7,4 ± 1,1 <sup>bcdef</sup> (33,9)	-	13 ± 0,8 <sup>def</sup> (15,4)
<i>H. eggertii</i>	3,6 ± 1,4 <sup>defgh</sup> (84,7)	7 ± 1,8 <sup>cdef</sup> (58,0)	0,2 ± 0,2 <sup>f</sup> (223,6)	11 ± 0,9 <sup>fg</sup> (20,1)
<i>H. giganteus</i>	1,2 ± 0,5 <sup>ghi</sup> (91,3)	9,6 ± 1,8 <sup>abcd</sup> (42,7)	3,8 ± 1,6 <sup>d</sup> (91,9)	15 ± 0,7 <sup>cd</sup> (10,4)
<i>H. glaucophyllus</i>	5 ± 0,9 <sup>cdef</sup> (40)	7 ± 0,9 <sup>cdef</sup> (28,6)	0,2 ± 0,2 <sup>f</sup> (223,6)	12 ± 0,7 <sup>def</sup> (12,2)
<i>H. grosseserratus</i>	2,2 ± 1,3 <sup>fghi</sup> (134,1)	6,2 ± 0,6 <sup>defg</sup> (21,0)	7,4 ± 1,4 <sup>c</sup> (41,2)	16 ± 0,8 <sup>bc</sup> (11,3)
<i>H. hirsutus</i>	2,6 ± 0,9 <sup>efghi</sup> (74,9)	5,2 ± 0,7 <sup>efg</sup> (31,6)	3 ± 1,1 <sup>de</sup> (81,6)	11 ± 0,7 <sup>fg</sup> (15,2)
<i>H. laevigatus</i>	1 ± 0,4 <sup>hi</sup> (100)	8,2 ± 1,5 <sup>abcde</sup> (39,9)	3 ± 1 <sup>de</sup> (74,5)	12 ± 1,1 <sup>def</sup> (20,4)
<i>H. maximiliani</i>	5 ± 1,7 <sup>cdef</sup> (76,2)	11,2 ± 1,8 <sup>a</sup> (36,5)	1,4 ± 0,5 <sup>def</sup> (81,4)	18 ± 7,3 <sup>ab</sup> (15,4)
<i>H. microcephalus</i>	8,4 ± 0,5 <sup>b</sup> (13,6)	-	-	8 ± 0,5 <sup>g</sup> (13,6)
<i>H. mollis</i>	0,2 ± 0,2 <sup>i</sup> (223,6)	4 ± 0,8 <sup>fg</sup> (46,8)	15,6 ± 1,3 <sup>a</sup> (19,0)	20 ± 1,3 <sup>a</sup> (15,3)
<i>H. nuttalli</i>	0,6 ± 0,4 <sup>hi</sup> (149,1)	10,6 ± 0,9 <sup>ab</sup> (19,6)	3,2 ± 1,1 <sup>de</sup> (74,6)	14 ± 0,2 <sup>cde</sup> (3,8)
<i>H. pauciflorus</i>	0,8 ± 0,8 <sup>hi</sup> (223,6)	2,8 ± 0,9 <sup>g</sup> (77,4)	11,2 ± 1,2 <sup>b</sup> (23,1)	15 ± 0,4 <sup>cd</sup> (5,7)
<i>H. resinusus</i>	6,4 ± 2,2 <sup>bcd</sup> (84,6)	7,2 ± 0,6 <sup>bcdef</sup> (18,1)	1 ± 0,4 <sup>ef</sup> (100)	15 ± 1,7 <sup>cd</sup> (25,9)
<i>H. salicifolius</i>	1 ± 0,3 <sup>hi</sup> (70,7)	11,2 ± 0,7 <sup>a</sup> (13,2)	4 ± 1,0 <sup>d</sup> (58,6)	16 ± 0,7 <sup>bc</sup> (9,2)
<i>H. smithii</i>	5,4 ± 0,9 <sup>bcd</sup> (36,1)	6,4 ± 0,7 <sup>def</sup> (26,1)	-	12 ± 1,1 <sup>ef</sup> (21,1)
<i>H. strumosus</i>	4,2 ± 1,7 <sup>cdefg</sup> (88,1)	10 ± 1,1 <sup>abc</sup> (25,5)	2,2 ± 0,6 <sup>def</sup> (59,3)	16 ± 0,7 <sup>bc</sup> (10,2)
<i>H. tuberosus</i>	0,6 ± 0,4 <sup>hi</sup> (149,1)	10,4 ± 1,2 <sup>abc</sup> (25,1)	3 ± 0,5 <sup>de</sup> (40,8)	14 ± 1,1 <sup>cde</sup> (17,5)

\*Просечне вредности означене различитим словима указују на постојање статистички значајних разлика између анализираних врста (Duncan тест  $\leq 0,05$ ). Бр. - број, - - карактер није присутан.

## БИОГРАФИЈА



Јелена (Лазаревић) Јоцковић рођена је 6. 2. 1990. у Ваљевоу где је завршила основну и средњу школу са одличним успехом. Природно-математички факултет у Новом Саду, смер дипломирани еколог уписала је 2009. године. Све испите на основним студијама положила је до јуна месеца 2013. године са просечном оценом 9,43. Школске 2013/2014 уписала је дипломске академске студије-мастер, на Природно-математичком факултету, Департман за биологију и екологију, модул-професор биологије. Све испите у току мастер студија положила је са просечном оценом 9,78. У септембру 2014. године одбранила је са највишом оценом мастер рад из области Ботаника под насловом: “Анатомска анализа семењаче генотипова грашка (*Pisum sativum* L.)”. Током основних и мастер студија била је стипендиста Министарства просвете као и стипендиста Фондације за талентоване ученике и студенте општине Ваљево. Такође је од стране Природно-математичког факултета и Универзитета у Новом Саду награђивана за постигнуте успехе током 2010/2011, 2011/2012, 2012/2013 и 2013/2014 школске године. Докторске студије, студијски програм Доктор наука – биолошке науке уписала је 2014. године, и у року положила све предмете предвиђене планом и програмом студија. Прве три године докторских студија била је стипендиста Министарства просвете, науке и технолошког развоја. Од новембра 2018. године запошљава се као истраживач приправник на Департаману за биологију и екологију, ужа научна област Ботаника где у оквиру исте научне области 2019. године прелази у звање истраживач сарадник. Као истраживач, на Департаману за биологију и екологију учествовала је у извођењу практичног дела наставе из предмета Општа ботаника, Морфологија биљака и Морфологија и анатомија биљака. Тренутно је у истраживачком звању запослена у Институту за ратарство и повртарство, на Одељењу за сунцокрет где руководи одржавањем генетичких ресурса дивљих врста сунцокрета. Учесник је текућег националног пројекта Идеја „SmartSun“ и међународног пројекта „Cropinno“. Као члан пројекта „Cropinno“ током јула месеца 2023. године била је учесник летње школе „Bioinformatics, SNP-based markers and application in breeding“, Универзитета у Ростоку. Као коаутор објавила је 4 рада у међународним часописима, 2 рада у домаћим часописима и 19 саопштења на домаћим и међународним скуповима. Члан је Друштва генетичара и Друштва за физиологију биљака Србије као и Центра изузетних вредности Climate Crops. Удата је и мајка двоје деце.

## План третмана података

Назив пројекта/истраживања
Министарство просвете, науке и технолошког развоја, ев. бр. 173002, руководилац проф. др Анте Вујић. Покрајински секретаријат за високо образовање и научноистраживачку делатност, пројектни циклус 2016-2019, руководилац проф. др Јадранка Луковић.
Назив институције/институција у оквиру којих се спроводи истраживање
а) Природно-математички факултет, Универзитет у Новом Саду б) Биолошки факултет, Универзитет у Београду
Назив програма у оквиру ког се реализује истраживање
Докторске академске студије, Доктор наука - биолошке науке
1. Опис података
<p>1.1 Врста студије</p> <p>1.2 Врсте података</p> <p>а) <b>квантитативни</b></p> <p>б) <b>квалитативни</b></p> <p>1.3. Начин прикупљања података</p> <p>а) анкете, упитници, тестови</p> <p>б) клиничке процене, медицински записи, електронски здравствени записи</p> <p><b>в) генотипови: навести врсту:</b> <u>Једногодишње врсте рода <i>Helianthus</i> (<i>H. annuus</i>, <i>H. argophyllus</i>, <i>H. petiolaris</i>, <i>H. praecox</i>) и вишегодишње врсте рода <i>Helianthus</i> (<i>H. californicus</i>, <i>H. decapetalus</i>, <i>H. divaricatus</i>, <i>H. eggertii</i>, <i>H. giganteus</i>, <i>H. glaucophyllus</i>, <i>H. grosseserratus</i>, <i>H. hirsutus</i>, <i>H. laevigatus</i>, <i>H. maximiliani</i>, <i>H. microcephallus</i>, <i>H. mollis</i>, <i>H. nuttalli</i>, <i>H. pauciflorus</i>, <i>H. resinusus</i>, <i>H. salicifolius</i>, <i>H. smithii</i>, <i>H. strumosus</i>, <i>H. tuberosus</i>).</u></p> <p>г) административни подаци: навести врсту _____</p> <p>д) узорци ткива: навести врсту _____</p> <p>ђ) снимци, фотографије: навести врсту _____</p> <p>е) текст, навести врсту _____</p> <p>ж) мапа, навести врсту _____</p> <p>з) остало: описати _____</p> <p>1.3 Формат података, употребљене скале, количина података</p> <p>1.3.1 Употребљени софтвер и формат датотеке:</p> <p>а) <b>Excel фајл, датотека</b> _____</p> <p>б) <b>SPSS фајл, датотека</b> _____</p> <p>с) <b>PDF фајл, датотека</b> _____</p> <p>д) <b>Текст фајл, датотека</b> _____</p> <p>е) <b>JPG фајл, датотека</b> _____</p> <p>ф) Остало, датотека _____</p> <p>1.3.2. Број записа (код квантитативних података)</p> <p>а) број варијабли: <u>велики број.</u></p> <p>б) број мерења: <u>За морфолошку анализу број узорака по врсти варирао је од 10 (листови, цевасте цветови) до 50 (плодови). За анатомску анализу вегетативних органа и делова репродуктивне регије од сваке врсте у зависности од органа анализирано је од 5 до 10 биљака. За микроморфолошку анализу биљног материјала у зависности од органа анализрано је од 3</u></p>

(листови, брактеје, цевасте цветови, плодови) до 10 (густина стома и индументума) узорака. За хемијску карактеризацију епикутуларног воска плода анализиран је 1 грам ахенија по врсти.

1.3.3. Поновљена мерења

а) да

б) не

Да ли формати и софтвер омогућавају дељење и дугорочну валидност података?

Да

## 2. Прикупљање података

2.1 Методологија за прикупљање/генерисање података

2.1.1. У оквиру ког истраживачког нацрта су подаци прикупљени?

а) експеримент, навести тип: анализа микроморфолошких и анатомских карактера вегетативних органа и делова репродуктивне регије код четири једногодишње и деветнаест вишегодишњих врста рода *Helianthus*. За прављене анатомских препарата примењена је метода криотехнике. За хемијску анализу епикутуларног воска перикарпа примењена је GC-MS (гасна хроматографија-масена спектрометрија) и GC-FID (гасна хроматографија са пламено јонизујућим детектором) метода.

б) корелационо истраживање, навести тип:

ц) анализа текста, навести тип:

д) остало, навести шта

2.1.2 Навести врсте мерних инструмената или стандарде података специфичних за одређену научну дисциплину (ако постоје). Криостат Leica CM 1850 (Leica Microsystems, Nussloch, Germany), светлосни микроскоп (Motic) и програма за анализу слике (Image Analyzing System Motic 2000), стерео микроскоп (Leica MZ16) са камером (Leica DFC 320 HD), скенинг електронски микроскоп (JEOL JSM-6460 LV), нонијус (помично мерило, прецизност 0,01 mm), FTIR спектрофотометар.

2.2 Квалитет података и стандарди

2.2.1. Третман недостајућих података

а) Да ли матрица садржи недостајуће податке? Да **Не**

Ако је одговор да, одговорити на следећа питања:

а) Колики је број недостајућих података? \_\_\_\_\_

б) Да ли се кориснику матрице препоручује замена недостајућих података? Да **Не**

в) Ако је одговор да, навести сугестије за третман замене недостајућих података

2.2.2. На који начин је контролисан квалитет података? Описати

Анатомски карактери су мерени на микроскопу који је предходно баждарен стандардизованом методом. Контрола добијених података је извршена статистичким анализама у софтверу PAST 3.16 верзија и R studio програму 3.3.3 верзија.

2.2.3. На који начин је извршена контрола уноса података у матрицу?

Није било уноса података у матрицу.

## 3. Третман података и пратећа документација

3.1. Третман и чување података

3.1.1. Подаци ће бити депоновани у Репозиторијуму докторских дисертација на Универзитету у Новом Саду и заједничком порталу свих докторских дисертација и извештаја комисија о њиховој оцени на универзитетима у Србији (NARDUS).

3.1.2. URL адреса <https://cris.uns.ac.rs/searchDissertation.jsf>

3.1.3. DOI није додељен.

3.1.4. Да ли ће подаци бити у отвореном приступу?

а) **Да**

б) Да, али после ембарга који ће трајати до \_\_\_\_\_

в) **Не**

Ако је одговор не, навести разлог \_\_\_\_\_

3.1.5. Подаци неће бити депоновани у репозиторијум, али ће бити чувани.

Образложење

3.2 Метаподаци и документација података

3.2.1. Који стандард за метаподатке ће бити примењен? Описани.

3.2.1. Навести метаподатке на основу којих су подаци депоновани у репозиторијум.

Дисертација – Јелена Јоцковић, Универзитет у Новом Саду, Природно-математички факултет.

*Ако је потребно, навести методе које се користе за преузимање података, аналитичке и процедуралне информације, њихово кодирање, детаљне описе варијабли, записа итд.*

3.3 Стратегија и стандарди за чување података

3.3.1. До ког периода ће подаци бити чувани у репозиторијуму? Неограничено

3.3.2. Да ли ће подаци бити депоновани под шифром? Да **Не**

3.3.3. Да ли ће шифра бити доступна одређеном кругу истраживача? Да **Не**

3.3.4. Да ли се подаци морају уклонити из отвореног приступа после извесног времена?

Да **Не**

Образложити

#### 4. Безбедност података и заштита поверљивих информација

Овај одељак МОРА бити попуњен ако ваши подаци укључују личне податке који се односе на учеснике у истраживању. За друга истраживања треба такође размотрити заштиту и сигурност података.

4.1 Формални стандарди за сигурност информација/података

Истраживачи који спроводе испитивања с људима морају да се придржавају Закона о заштити података о личности ([https://www.paragraf.rs/propisi/zakon\\_o\\_zastiti\\_podataka\\_o\\_licnosti.html](https://www.paragraf.rs/propisi/zakon_o_zastiti_podataka_o_licnosti.html)) и одговарајућег институционалног кодекса о академском интегритету.

4.1.2. Да ли је истраживање одобрено од стране етичке комисије? Да **Не**

Ако је одговор Да, навести датум и назив етичке комисије која је одобрила истраживање

4.1.2. Да ли подаци укључују личне податке учесника у истраживању? Да **Не**

Ако је одговор да, наведите на који начин сте осигурали поверљивост и сигурност информација везаних за испитанике:

- а) Подаци нису у отвореном приступу
- б) Подаци су анонимизирани
- ц) Остало, навести шта

#### 5. Доступност података

5.1. Подаци ће бити

а) јавно доступни

б) доступни само уском кругу истраживача у одређеној научној области

ц) затворени

Ако су подаци доступни само уском кругу истраживача, навести под којим условима могу да их користе:

Уз претходну комуникацију и писмено одобрење власника података.

Ако су подаци доступни само уском кругу истраживача, навести на који начин могу приступити подацима:

По захтеву ће заинтересованим истраживачима материјал бити послат електронским путем.

5.4. Навести лиценцу под којом ће прикупљени подаци бити архивирани.

Ауторство - некомерцијално - без прераде.

#### 6. Улоге и одговорност

*6.1. Навести име и презиме и мејл адресу власника (аутора) података*

Јелена Јоцковић, мејл адреса: [j.jockovic06@gmail.com](mailto:j.jockovic06@gmail.com)

*6.2. Навести име и презиме и мејл адресу особе која одржава матрицу с подацима*

Јелена Јоцковић, мејл адреса: [j.jockovic06@gmail.com](mailto:j.jockovic06@gmail.com)

*6.3. Навести име и презиме и мејл адресу особе која омогућује приступ подацима другим истраживачима*

Јелена Јоцковић, мејл адреса: [j.jockovic06@gmail.com](mailto:j.jockovic06@gmail.com)