

Parazitske i poluparazitske vrste iz porodice Scrophulariaceae s.l. u flori Hrvatske

Šumanović, Marina

Undergraduate thesis / Završni rad

2015

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:598314>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-12-30**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

PARAZITSKE I POLUPARAZITSKE VRSTE IZ PORODICE
Scrophulariaceae s.l. U FLORI HRVATSKE

PARASITIC AND HEMIPARASITIC SPECIES FROM
FAMILY Scrophulariaceae s.l. IN FLORA OF CROATIA

SEMINARSKI RAD

Marina Šumanović
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: izv. prof. dr. sc. Antun Alegro

Zagreb, 2015.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	3
2. PARAZITIZAM U BILJAKA.....	4
3. (POLU)PARAZITSKE ZIJEVALICE U FLORI HRVATSKE.....	5
3.1. Rod <i>Euphrasia</i>	5
3.2. Rod <i>Melampyrum</i>	7
3.3. Rod <i>Rhinanthus</i>	8
3.4. Rod <i>Odontites</i>	9
3.5. Rod <i>Bartsia</i>	10
3.6. Rod <i>Lathraea</i>	11
4. LITERATURA.....	12
5. SAŽETAK.....	13
6. SUMMARY.....	13

1. UVOD

Parazitizam, kao nerijetka pojava u živom svijetu, podrazumijeva oblik simbiotskog odnosa između organizama različitih vrsta u kojemu jedan organizam ima koristi na štetu drugog organizma koji je domaćin. Uobičajena su obilježja parazitskih organizama da su mnogo manji od svojih domaćina, da su na različite načine visoko specijalizirani za svoj način života te da se razmnožavaju brže i u većem broju u odnosu na svoje domaćine. Parazitizam je prisutan kako u životinjskom, tako i u biljnom svijetu.

Biljni parazitizam uključuje odnos u kojem jedna biljka koristi vodu i hranjive tvari na štetu biljke domaćina. S obzirom na anatomiju i način života tijekom svih životnih stadija, razlikuju se fakultativni paraziti ili polu/hemiparaziti te obligatorni paraziti ili (holo)paraziti. Parazitski ili djelomično parazitski način života razvija se u dvosupnica iz 20 različitih biljnih porodica kao što su Orobanchaceae, Santalaceae, Convolvulaceae, Rafflesiaceae, Hydnoraceae, Balanophoraceae, Scrophulariaceae te je poznato više od 3000 biljnih parazitskih vrsta. (Pevalek-Kozlina, 2004.)

Jedna od poznatijih biljnih porodica s parazitskim i poluparazitskim vrstama, često zastupljena i u hrvatskoj flori, jest porodica Scrophulariaceae ili zijevalice. Porodica Scrophulariaceae kozmopolitska je porodica, obuhvaća oko 180 rodova dvosupnica s približno 3000 vrsta, jednogodišnjih ili višegodišnjih, rjeđe grmova ili drveća. Karakteristične su po dvospolnim, ponekad jednosimetričnim cvjetovima građenim od 5 sraslih latica te lapova dok su izmjenični ili nasuprotni listovi bez palistića. Iz plodnice koja je nadrasla i dvogradna razvit će se tobolac s uglavnom mnogo sjemenki. Prašnici su često dvomoćni. Mnoge zijevalice uzgajaju se kao ukrasne biljke i ljekovite biljke, ali također, postoje i otrovne vrste. Parazitizam je u zijevalica najčešće prisutan kroz poluparazitske rodove dok su pravi paraziti malobrojniji. (Domac, Radovan, 1994.)

Hrvatska flora broji 25 rodova zijevalica sa 179 vrsta, a redom su to rodovi: *Antirrhinum*, *Bartsia*, *Bellardia*, *Chaenorhinum*, *Cymbalaria*, *Digitalis*, *Euphrasia*, *Gratiola*, *Kickxia*, *Lathraea*, *Limosella*, *Linaria*, *Lindernia*, *Melampyrum*, *Mimulus*, *Misopates*, *Odontites*, *Parentucellia*, *Paulownia*, *Pedicularis*, *Pseudolysimachion*, *Rhinanthus*, *Scrophularia*, *Verbascum*, *Veronica*. Od navedenih su rodova parazitski ili poluparazitski: *Euphrasia*, *Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Odontites*, *Bartsia*, *Lathraea*. (hirc.botanic.hr/fcd)

2. PARAZITIZAM U BILJAKA

Parazitizam kao iskorištavanje resursa biljke domaćina od strane druge biljke uvjetovan je specijalizacijom anatomije i na planu stanice i na planu organa. Jedna od osnovnih karakteristika biljnog parazitizma jest odsustvo klorofila te stoga nemogućnost provođenja fotosinteze. Tako će obligatorne parazite i definirati odsustvo klorofila tijekom čitavog životnog ciklusa te će takvi organizmi morati izgraditi visoko efikasnu kompenzaciju hranjivih tvari preko domadara. Doći će do smanjenja i redukcije listova koji zato što ne vrše fotosintezu postaju suvišni, a čak će i korijen u nekih slučajeva biti reduciran jer je zbog gubitka listova transpiracija smanjena. S druge strane, u fakultativnih parazita ili poluparazita, klorofil će biti prisutan barem tijekom jednog stadija životnog ciklusa te će fotosinteza biti moguća. Međutim, kod poluparazita sadržaj enzima RUBISCO-a koji služi fiksaciji ugljikovog dioksida za stvaranje ugljikohidrata prilikom fotosinteze bit će znatno smanjen, pa će produktivnost fotosinteze biti vrlo ograničena. Dakle, oba slučaja, koji uključuju potpuno odsustvo fotosinteze ili njenu tek djelomičnu aktivnost, zahtijevaju izgradnju posebnih organa kojima će se crpiti iz domadara sve što ovim organizmima nedostaje.

Parazitski organ specijaliziran za upijanje hranjivih tvari i vode iz domadara naziva se haustorij (lat. haustor = onaj koji pije). U morfološkom smislu, haustorij je modificirani korijen koji može biti primaran ili sekundaran. Haustorij je primaran ukoliko se razvije iz vrška korijena parazitske biljke dok će sekundaran biti ukoliko nastaje iz lateralnih dijelova korijena. Haustorij fiziološki povezuje parazitsku biljku s sitastim cijevima floema i trahejama ksilema domadara. Rast i razvoj haustorija potaknut će se kemijskim tvarima koje ispušta domaćin poput terpena, kinona i citokinina, bez kojih ne bi došlo do klijanja haustorija jer su biljni paraziti uglavnom usko vezani uz određenu vrstu domadara koji se “odaju” kemijskim signalima svojstvenim pojedinoj vrsti. Haustorij se može razviti ispod ili iznad površine tla, ovisno o tome parazitira li određena vrsta na korijenu ili stabljici. Ukoliko se haustorij razvija na stabljici, parazitska će biljka potaknuta kemijskim signalima cirkumnutacijskim gibanjima “putovati” do domaćina i obavijti ga viticama te ujedno tako rasti i povećavati svoju površinu, ali i štetu nad domaćinom. (Pevalek-Kozlina, 2004.)

3. (POLU)PARAZITSKE ZIJEVALICE U FLORI HRVATSKE

U Hrvatskoj su paraziti i poluparaziti iz porodice Scrophulariaceae zabilježeni u ukupno 42 vrste iz 6 različitih rodova: *Euphrasia*, *Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Odontites*, *Bartsia*, *Lathraea*. Od tih 6 rodova samo je jedan rod obligatornih parazita, potajnica ili *Lathraea* te je u hrvatskoj flori predstavljen sa samo jednom vrstom, ljuskavom potajnicom ili *Lathraea squamaria* L. Ostalih 5 rodova raspoređenih u 41 vrstu su fakultativni paraziti. Rod poluparazita s daleko najvećim brojem vrsta je očanica ili *Euphrasia*, koji je u hrvatskoj flori prisutan sa 16 vrsta. U kasnijem će se tekstu opisati opće karakteristike pojedinog (polu)parazitskog roda.

3.1. Rod *Euphrasia*

Rod *Euphrasia* ili očanica kozmopolitski je rod sa 450 vrsta dok u hrvatskoj flori obuhvaća 16 vrsta. Redom su to jednogodišnje, rijetko višegodišnje zeljaste biljke, koje najčešće nastanjuju planinske ili poluplaninske predjele s često prisutnim snijegom. Ovaj rod poznat je po ljekovitom učinku, naime, dijelovi listova, stabljike i cvjetova vrste *Euphrasia nemorosa* (Pers.) Wallr. (sl.1.) efikasni su u liječenju različitih tipova infekcija oka. (www.wikipedia.com)

Nazubljeni, šiljasti listovi raspoređeni su nasuprotno. Cvjetovi su zigomorfni, tj. jednosimetrični, dvospolni i postavljeni terminalno, dolaze u braktejama koje su velike i nalikuju listu. Čaška je cjevasta ili zvonolika, građena od četiri do pola sraslih lapova. Vjenčić je bijelo ili ljubičasto obojen, s tamnoljubičastim linijama. Vjenčić grade dvije usne od kojih je gornja kraća, građena od dvije nesrasle latice dok je donja usna plosnata i duža, građena od tri do pola srasle latice. Nerijetko su na laticama donje usne žute mrlje čime se zavaravaju kukci koji vrše oprašivanje. Andrecej je sastavljen od četiri prašnika koji su dvomoćni, tj. dužina prašničke niti dvaju vanjskih prašnika bitno je duža od dužine prašničke niti dvaju unutarnjih prašnika. Iz plodnice koja je višegradna i nadržala razvit će se plod tobolac s brojnim sjemenkama. (Tutin, Heywood, 1972.)

Euphrasia ili očanica je u prirodi poluparazit uglavnom na travama (Poaceae) dok će se u laboratorijskim uvjetima pokazati da može parazitirati na velikom broju različitih biljaka ukoliko ima priliku. S obzirom na to da je poluparazit, a ne obligatni

parazit, očanica stvara klorofil te čak može živjeti bez parazitiranja, ali će tada izrasti slaba i malena. (www.indefenseofplant.com)

Vrste roda *Euphrasia* su vrlo varijabilne i teško se determiniraju jer se često međusobno križaju. Stoga je izrazito teško postaviti čvrste i jednoznačne dijagnostičke osobine pojedine vrste, no u osnovnim se okvirima taksonomija vrsta ovog roda bazira na dužini internodija, ogranaka; obliku i veličini listova, vjenčića i ploda tobolca. (Tutin, Heywood, 1972.)

U hrvatskoj je flori zastupljeno čak 16 vrsta očanica: *E. dinarica* (Beck) Murb., *E. frigida* Pugsley, *E. hirtella* Jord. ex Reut., *E. illyrica* Wettst., *E. kernerii* Wettst., *E. liburnica* Wettst., *E. marchesettii* Wettst., *E. micrantha* Rchb., *E. minima* Jacq. ex DC., *E. nemorosa* (Pers.) Wallr., *E. pectinata* Ten., *E. rostkoviana* Hayne, *E. salisburgensis* Funck, *E. simonkaiana* Degen et Lengyei ex Jav., *E. stricta* Wolff ex J.F.Lehm., *E. tricuspidata* L. (hirc.botanic.hr/fcd)



Slika 1. *Euphrasia nemorosa* (Pers.) Wallr.

3.2. Rod *Melampyrum*

Rod *Melampyrum* ili urodica obuhvaća ukupno 20 vrsta zeljastih biljaka koja nastanjuju umjerena područja sjeverne hemisfere. U hrvatskoj flori broji 9 vrsta uglavnom jednogodišnjih biljaka. Urodica se koristi u medicini jer pomaže kod reume, ali s druge strane, sjemenke su otrovne jer sadrže glikozid aukubin. (www.wikipedia.com)

Biljke uglavnom narastu do oko pola metra. Nasuprotno raspoređeni listovi najčešće su cjeloviti te lancetastog oblika. Cvjetovi rastu terminalno, u braktejama. Čaška je cjevasta, izdužena s četiri oštra zubića na vrhu. Vjenčić je građen od gornje i donje usne. Rubovi gornje usne su više ili manje povinuti prema dolje dok se donja usna sastoji od tri cjelovite latice. Vjenčić može biti obojan od svijetložute do ružičaste ili tamnoljubičaste, a na donjoj su usni često prisutne i mrlje različitih boja. Prvotno zelene brakteje s vremenom i rastom biljke postaju sve ružičastije i sličnije boji cvijeta (sl.2.). Andrecej je građen od četiri prašnika koji su dvomoćni te srasli s gornjom usnom vjenčića. Plod je tobolac s 1-4 glatke sjemenke. Unutar pojedine vrste dolazi do različitih ekotipskih varijanti ovisno o dobu godine ili staništu. (Tutin, Heywood, 1972.)

Biljke su poluparaziti na travama (Poaceae), krstašicama (Brassicaceae) ili mahunarkama (Fabaceae) iz kojih crpe hranjive tvari te bez kojih ne mogu cvjetati. Prije nego li se haustorijem poveže s korijenom domadara, može živjeti autotrofno nekoliko tjedana, ali će slabo rasti zbog niskog udjela bitnih kemijskih elemenata poput fosfora. (www.tandfonline.com)

U hrvatskoj flori prisutno je 9 vrsta roda *Melampyrum*: *M. arvense* L., *M. barbatum* Waldst. et Kit., *M. bihariense* A.Kern., *M. cristatum* L., *M. fimbriatum* Vandas, *M. nemorosum* L., *M. pratense* L., *M. sylvaticum* L., *M. velebiticum* Borbas. (hirc.botanic.hr/fcd)



Slika 2. *Melampyrum bihariense* A.Kern.

3.3. Rod *Rhinanthus*

Rod *Rhinanthus* ili šuškvac obuhvaća oko 30 vrsta nađenih većinom u umjerenim predjelima sjeverne hemisfere, a u hrvatskoj flori prisutno je 12 vrsta ovih jednogodišnjih zeljastih biljaka. (www.wikipedia.com)

Stabljika je visoka 15-50 cm. Listovi su nasuprotni, cjeloviti ili nazubljeni. Cvjetovi rastu terminalno u braktejama, u cvatovima. Čaška je bočno spljoštena, jajolika do skoro okrugla, kratka s četiri zubića. Vjenčić uglavnom žute boje, izdužen i cjevast, građen od gornje i donje usne; gornja usna je bočno spljoštena s dva zubića koja blago vire iz nje, dok je donja usna građena od tri latice te blago kraća od gornje usne (sl.3.). Prašnika ima 4, nalaze se ispod gornje usne te su dvomoćni, a prašnice su dlakave. Plod je suhi tobolac, a sjemenke su malobrojne, diskoidalnog oblika s krilcem koje pomaže pri rasprostranjivanju (sl.4.). Pri otvaranju tobolca radi izbacivanja sjemenki stvara se šuškvav zvuk po kojemu je ovaj rod i dobio ime. Osim samih razlika među vrstama ovog roda, kao i kod roda *Melampyrum*, postoje i ekotipske varijante unutar iste vrste koje zavise o godišnjem dobu ili o tipu staništa; u tom slučaju, dolazi do različitog broja bočnih ogranaka, brojnosti i veličine internodija te broju interkalarnih listova. (Tutin, Heywood, 1972.)

Šuškvac je poluparazit, crpi nutrijente uglavnom iz trava (Poaceae) kojih ima u izobilju na livadama i sličnim staništima na kojima ovaj rod najbolje uspijeva. Šuškvac time što parazitira na travama pospješuje raznolikost biljnih vrsta na tom području jer se pri slabijem širenju sveprisutnih trava, otvaraju potencijalni životni prostori za druge biljne porodice. (www.wikipedia.com)

U hrvatskoj flori prisutno je 12 vrsta roda *Rhinanthus*: *R. alectorolophus* (Scop.) Pollich, *R. alpinus* Baumg., *R. angustifolius* C.C.Gmel., *R. aristatus* Čelak., *R. asperulus* (Murb.) Soo, *R. burnatii* (Chabert) Soo, *R. carinthiacus* Widder, *R. freynii* (A.Kern. ex Sterneck) Fiori, *R. mediterraneus* (Sterneck) Adamović, *R. minor* L., *R. ovifugus* Chabert, *R. rumelicus* Velen. (hirc.botanic.hr/fcd)



Slika 4. Tobolac i sjemenke vrste *Rhinanthus minor* L.



Slika 3. *Rhinanthus angustifolius* C.C.Gmel.

3.4. Rod *Odontites*

Rod *Odontites* ili crnica izvorno je zastupljen na umjerenim područjima Europe i Azije, ali su neke vrste ovog roda naknadno prenesene i u Sjevernu Ameriku. Broji 15 vrsta jednogodišnjih biljaka od kojih su 3 vrste zastupljene u hrvatskoj flori.

Karakteristični listovi su nasuprotni, uglavnom uski, cjeloviti ili blago nazubljenog ruba. Zigomorfni cvjetovi su u braktejama postavljeni u terminalne cvatove. Čaška je cjevasto-zvonolika s četiri zubića. Vjenčić je cjevast i sastoji se od gornje i donje usne; gornja usna građena je od dvije latice, a donja od tri latice koje su cjelovite ili blago valovite. Vjenčić može biti ružičaste, ljubičaste ili bijele boje (sl.5.). Andrecej građen od četiri prašnika koji su dvomoćni. Plod je lokulicidni tobolac sa malobrojn timerkama, velikih 1-2 mm s relativno hrapavom površinom. (Tutin, Heywood, 1972.)

Crnica je poluparazit koji često raste na razmjerno neplodnim tlima i preferira suhe uvjete i veliku izloženost suncu, a nutrijente koji joj nedostaju crpi iz korijena trava ili patuljastih grmova. Cvjeta od lipnja do rujna, a oprašivanje vrše pčele i ose. (www.wikipedia.com)

U hrvatskoj flori prisutno je 3 vrste roda *Odontites*: *O. lutea* (L.) Clairv., *O. vernus* (Bellardi) Dumort., *O. vulgaris* Moench. (hirc.botanic.hr/fcd)



Slika 5. *Odontites vernus* (Bellardi) Dumort

3.5. Rod *Bartsia*

Rod *Bartsia* ili vidac uključuje 49 vrsta od kojih su njih čak 45 endemi na planinskom lancu Anda. U Europi su prisutne samo 3 vrste ovog roda, dok je u hrvatskoj flori samo jedna vrsta; planinski vidac ili *Bartsia alpina* L. (sl.7.). Svi pripadnici ovog roda su zeljaste trajnice koje nastanjuju planinske predjele.

Podzemna stabljika je kratka i gomoljasta, a listovi su nasuprotni i nazubljeni. Cvjetovi su zigomorfni, u terminalnim cvatovima, položeni u jajolikim braktejama. Čaška je cjevasto-zvonolika, s četiri zubića. Vjenčić je cilindričan i građen od gornje i donje usne; gornja je cjelovita i duža od donje usne koja je građena od tri latice. Vjenčić je najčešće obojan tamnoljubičasto. Andrecej je građen od četiri prašnika koji su dvomoćni (sl.6.). Plod je suhi tobolac, a sjemenke su malobrojne, velike oko 2 mm te imaju jedno uzdužno, membranozno krilce ili više njih koja služe pri rasprostranjivanju. (Tutin, Heywood, 1972.)

Vidac je poluparazit te nužnu količinu makroelemenata poput dušika i fosfora crpi iz korijena drugih biljaka, najčešće iz porodice Cyperaceae ili Polygonaceae. (www.nature.ca/aaflora.com)



Slika 6. građa cvijeta vrste *Bartsia alpina* L.



Slika 7. *Bartsia alpina* L.

3.6. Rod *Lathraea*

Rod *Lathraea* ili potajnica nastanjuje umjerena područja Europe i Azije te ukupno obuhvaća samo pet vrsta višegodišnjih zeljastih biljaka, dok je u Hrvatskoj prisutna samo jedna vrsta ovog roda, ljuskava potajnica ili *Lathraea squamaria* L. (www.enciklopedija.hr)

Ljuskava i debela stabljika visoka je 20 cm. Listovi su izmjenični, ljuskavi i mesnati te zbog odsustva klorofila nisu zeleni kao niti stabljika (sl.8). Zigomorfni cvjetovi su u terminalnim cvatovima ili u gronji, imaju brakteju. Čaška je zvonolika te jednako ili nejednako podijeljena u 4 lapa. Vjenčić je cilindričan, cjevastog oblika te podijeljen u gornju i donju usnu. Gornja je usna cjelovita i konveksna, a donja je ili cjelovita ili podijeljena u tri režnja. Vjenčić je, kao i stabljika, najčešće nježno roskaste do bijele boje. Prašnika je četiri i dvomoćni su, a nalaze se ispod gornje usne vjenčića ili blago vire iz nje; antere prašnika su dlakave. Plodnicu grade dva plodna lista. Plod je tobolac koji se otvara duž srednjeg rebra, a sjemenki je puno. (Tutin, Heywood, 1972.)

Potajnica je, za razliku od prethodno opisanih rodova iz porodice Scrophulariaceae, obligatorni parazit, tj. parazit tijekom cijelog života. Sama boja njenog izdanka ukazuje da klorofila nema te tako nije sposobna fotosintetizirati niti u jednoj životnoj fazi, što je osnovno svojstvo holoparazitizma u biljnom svijetu. Haustorijem crpi ksilemske i floemske sokove iz korijena biljke domaćina; parazitira u šumama ili parkovima na drveću ili grmlju, najčešće na listopadnom drveću iz porodica bukvi (Fagaceae), brijestova (Ulmaceae), breza (Betulaceae), te vrba (Salicaceae). Osim što ne stvaraju klorofil, listovi potajnice se razlikuju od listova drugih biljaka po tome što imaju debeli sloj parenhimskih stanica ispod epiderme koja skladište škrobna zrnca te nemaju stomatalni aparat.

(<http://www.kew.org/science-conservation>)



Slika 8. *Lathraea squamaria* L.

4. LITERATURA

Botanika; Denffer, Ziegler; Školska Knjiga, Zagreb, 1998.

Sistematska botanika; Nikolić, Toni; Alfa, Zagreb, 2013.

Flora Hrvatske; Domac, Radovan; Školska knjiga, Zagreb, 1994.

Fiziologija bilja; Pevalek-Kozlina, Branka; Profil, Zagreb, 2004.

Flora Europaea; Tutin, Heywood; At the University Press, Cambridge, 1972.

www.hirc.botanic.hr/fcd

www.kew.org/science-conservation

www.enciklopedija.hr

www.nature.ca/aaflora.com

www.indefenseofplant.com

www.tandfonline.com

www.wikipedia.com

5. SAŽETAK

Parazitizam se pokazao kao efikasna metoda ne samo u životinjskom, već i biljnom svijetu. Ovisno o tome hoće li organizam biti obligatorni ili fakultativni parazit, doći će do različitih prilagodbi i stupnja redukcije određenih organa ili funkcija. U biljnom svijetu to podrazumijeva razvitak haustorija, tj. izmijenjenog korijena kojima i obligatorni i fakultativni paraziti crpe hranjive tvari biljke domaćina, ali i potpuni gubitak klorofila te stoga nemogućnost provođenja fotosinteze što je karakteristično isključivo za obligatorne parazite.

U ovom radu ukratko je objašnjen mehanizam pronalaska i odabira biljke domaćina te načina na koji paraziti dobivaju ono što im je potrebno, s time da se pobliže opisuju (polu)parazitski rodovi porodice Scrophulariaceae koji žive u Hrvatskoj.

6. SUMMARY

Parasitism is shown as an effective method not only in the animal, but also in the plant world. Depending on whether an organism is obligate or facultative parasite, the adaptations and the reduction step of particular organs and functions would be different. In plant world, this includes development of the haustorium, i.e. a modified root used both by obligate and facultative parasites to derive nutritonal requirements from the host plant, but also a complete loss of chlorophyll and therefore impossibility to fotosynthesize what is typical only for obligate parasites.

In this work, mechanism of finding and selection of plant host as well as the way in which parasites get what they need is shortly explained, as much as the (hemi)parasitic genera of family Scrophulariaceae distributed in Croatia are described more detailed.