

ЗНАЧАЈ МЕХАНИЗМА ГЕНЕРАТИВНОГ РАЗМНОЖАВАЊА У ОПЛЕМЕЊИВАЊУ ДРВЕЋА

ВАСИЛИЈЕ ИСАЈЕВ¹
ВЛАДАН ПОПОВИЋ²
АЛЕКСАНДАР ЛУЧИЋ²
ЉУБИНКО РАКОЊАЦ²

Извод: Репродуктивни органи дрвећа (скривеносеменице – цветнице) разноврснији су од еквивалентне структуре било које друге групе организама. Због ове варијације, интересовање за сексуалну разноврсност биљака има дугу и значајну историју у биологији. Аутор Лине користио је варијације у полним структурама биљака, као основу за своју класификацију; Фишер је дао популацијске генетичке принципе за разумевање еволуције система размножавања биљака. Међутим, и поред ове пажње, још увек нису довољно упознати узроци развића, тако разноликих механизма генеративног размножавања код шумских дрвенастих врста. Дрвенасте биљке показују изузетну еколошку и еволуциону способност и одговорност у системима полног размножавања. Присуство овог природног извора варијабилности, у комбинацији са знањем о генетској основи полних особина дрвећа, пружа изузетне могућности за развој селекције и хибридизације дрвенастих биљака. У раду су представљени резултати новијих истраживања варијабилности и функционалног значаја полног диверзитета дрвећа, као основе унапређења оплемењивања дрвенастих биљака.

Кључне речи: генеративна репродукција, шумско дрвеће, унапређење

SIGNIFICANCE OF GENERATIVE REPRODUCTION IN TREE IMPROVEMENT

Abstract: The reproductive organs of trees (angiosperms – flowering plants) are more varied than the equivalent structures of any other group of organisms. Because of this variation, interest in plant sexual diversity has had a long and venerable history in biology. Linnaeus used variation in sexual structures of plants as the basis for his classification; Fisher provided the population genetic principles for understanding the evolution of plant mating systems. However, despite this attention, it is still not obvious why forest trees have evolved such extraordinarily diverse means to achieve only one primary function – mating success. Woody plants show remarkable ecological and evolutionary liability in their sexual systems. The presence of this natural source of variation, combined with knowledge of the genetic basis of trees' sexual traits, provides us with outstanding opportunities to enhance the selection and hybridization of woody plants. Recent developments in the understanding of the evolution and functional significance of sexual diversity in trees, as a base of woody plants improvement, are presented in this paper.

Keywords: generative reproduction, forest trees, improvement

1 др Василије Исајев, ред. проф. у пензији, Универзитет у Београду Шумарски факултет, Београд

2 др Владан Поповић, виши научни сарадник; др Александар Лучић, виши научни сарадник; др Љубинко Ракоњац, научни савешњик, Институт за шумарство Београд

1. УВОД

Репродуктивни органи дрвећа (скривеносеменице – цветнице) разноврснији су од еквивалентних структура било које друге групе организама. Интересовање за сексуалну разноврсност биљака има дугу и значајну историју у биологији. Лине је користио варијације у полним структурама биљака, као основу за своју класификацију, Чарлс Дарвин је препознао да цветнице имају ненадмашну разноликост полних система, Фишер је дао генетске принципе популације за разумевање еволуције система размножавања биљака (Barrett Spencer, C.H., 2002).

Без обзира на резултате бројних истраживања, није у потпуности упозната основа узрока зашто је шумско дрвеће развило такав и толики обим варијабилности генетски, физиолошки и морфолошки карактеристика у циљу постизања успеха при генеративном размножавању.

Истраживања у генетици одређивања пола и диференцијације репродуктивних органа код дрвенастих биљака актуелна су тема последњих деценија. Разумевање генетских и молекуларних механизма, који контролишу одређивање пола код дрвенастих биљака, базира на детаљним проучавањима диференцијације полних органа. До сада су приказани различити системи и компонента генеративног размножавања, укључујући цитогенетске одлике родитељских индивидуа, значај, однос и функционалну интеракцију стабала у популацији, детерминаторе пола и потенцијалне ефекте као и зиготне детерминаторе пола (Werren, J.H. *et al.*, 1998). Актуелне теорије о полним хромозомима доприносе даљем развоју проучавања и усмереном коришћењу механизма одређивања и функционалности пола код дрвећа.

Онтогенеза дрвећа обухвата два различита циклуса: (1) вегетативни циклус растења и репродукције, и (2) сексуални циклус фузије и реституције.

Код комплексних вишећелијских форми, као што је већина биљака и животиња, ти циклуси обично су спојени због, по правилу, постојања повезаности секса и репродукције (Andjelković, M. *et al.*, 1995). Постојање полног размножавања, као еволутивно млађег облика репродукције, још увек представља, у одређеном степену, контроверзу еволуционе биологије, из разлога што је сексуална репродукција једина карактеристика живих организама која пре фаворизује преживљавања групе, него јединке. Стога разматрање генетичке основе и еволутивног смисла секса представља врло актуелну тему с различитих фундаменталних и апликативних аспеката. Генетичка основа детерминације пола може се сагледати на функционалном и организационом нивоу. У хетерогаметном полу Y хромозом нема хомолог пара па је морао да егзистира у хемизиготној форми. Једини X хромозом код хетерогаметног пола је у активном стању, док се код хомеогапетног пола, један X хромозом рандом инактивише. У току рекомбинације у мејози X и Y хромозом размењују одређену количину генетских инфомација, јер је дистални део Y скоро потпуно хомолог са кратким краком X хромозома. Ови региони не подлежу инактивацији, а у току мејозе изврше **crossing-over** и до 20-30 пута

чешће него нормални - аутосоми хромозоми. Према томе, сексуални идентитет једне индивидуе је завршни продукт целог ланца догађаја, од генетског статуса, преко хормонског и морфолошког пола, па све до утицаја околине у којој индивидуа живи.

Испитивања честине распрострањења појединих типова полних механизма код цветница, показала су да се дводомост (**diecija**) среће ретко и да обухвата око 5% удаљених Фамилија, док је код 75% породица евидентирана по која дводома врста (Andjelković, M. *et al.*, 1995). Морфолошка и функционална варијабилност полова код биљака је велика, тако да су општи биолошки и еволутивни механизми који се остварују путем генеративног размножавања у сличном обиму променљиви као што су то морфолошке и физиолошке карактеристике индивидуе. Унутар и међуиндивидуална променљивост у грађи и распореду репродуктивних органа код биљака условили су сексуалну репродукцију путени аутбридинга, инбридинга и уни-парентално, као и велики број механизма адаптација који стимулишу или инхибирају један од ових типова полног размножавања. При генеративној репродукцији евидентирана је изражена варијабилност у грађи, функцији и распореду репродуктивних органа, што је од битног значаја при унапређењу метода оплемењивања биљака селекцијом и хибридизацијом.

2. МЕТОД РАДА

Вишедеценијским истраживањима, како у природним популацијама дрвећа - семенским објектима, тако и, паралелно, у лабораторијама за биотехнологију, проучавана је интеракција еколошких и генетских фактора, који управљају сексуалном диверзитетом и генеративним размножавањем дрвећа. Изабране популације, својим просторним распоредом, могу се сматрати репрезентом еколошког потенцијала врсте. У селекционаним популацијама већег броја лишћарских и четинарских врста дрвећа, теренска проучавања међу- и унутарпопулационе генетичко-еколошке варијабилности, обављена су применом мултидисциплинарних метода рада. Анализе су спровођене на минималном узорку од 50 тест стабала. Теренске етапе истраживања обухватале су: типолошке анализе станишта и методе оплемењивања биљака - селекцијом и хибридизацијом. Праћењем редовности и обилности плодоношења, односно семеношења и одвијање фенофаза, посебно оних које се односе на цветање и урод тест-стабала, ближе смо упознати са резултатима интеракције еколошких карактеристика станишта са природом сексуалног диверзитета при генеративном размножавању дрвећа. Лабораторијским истраживањима, применом стандардних цитогенетских и биотехнолошких метода рада, анализиран је опсег варирања квантитивних и квалитативних својстава полена и урода, а применом молекуларних маркера степен интериндивидуалне генетичке блискости, односно удаљености тест стабала, као репрезентата проучаваних популација.

Морфолошке карактеристике често могу бити подложне утицају фактора спољашње средине, што умањује експресију самог генотипа. Из тих разлога, за прецизнију процену коришћени су молекуларни маркери, помоћу којих се утицај фактора спољашње средине знатно редукује, а посматра се променљивост, која је под директном генетском контролом. Проучавањем групног и индивидуалног варијабилитета, као и структуре генома популација изабраних врста, применом протеинских маркера, као најчешће коришћених полиморфних маркера на нивоу продуката гена и молекуларних-ДНК маркера заснованим на феномену PCR, ближе је упозната природа међусобног односа еколошких одлика, које карактеришу станишта на којима се оне налазе и добијених резултата у лабораторијским анализама.

3. РЕЗУЛТАТИ ИСТРАЖИВАЊА И ДИСКУСИЈА

Одређивање еколошких и генетских фактора, који управљају сексуалном диверзитетом код биљака, представља данас централни проблем у еволуционој биологији. Интеграција филогенетских, еколошких и популационих генетичких студија пружила је нови увид у селективне механизме који су одговорни за главне еволуционе прелазе између оба типа – генеративн и вегетативног размножавања организама (Barrett Spencer, C.H., 2002).

Највећа варијабилност полног диморфизма је код виших биљака, а генеративна репродукција је условљена полном диференцијацијом која је у већини породица по типу 2А+ХУ и обухвата дводомне биљке, једнодомне, где реродуктивни орагни могу бити са: хермафродитним цветовима или са одвојеним мушким и женским цветовима, код четинара стробилама, или цвастима код лишћара.

Дуга еволуција и развој дрвенастих врста условили су да се генеративна репродукција: а) одвија кроз неколико узастопних појава – спорангиогенеза, спорогенеза, гаметогенеза, оплодња, развој шишарица, семена и плодова и сазревање урода и б) карактерише се системом прилагођених промена – формирање гамета, спајање са гаметом супротног пола, спајање језгра гамете, упаривање хомологних хромозома и рекомбинација гена, формирање нових гамета.

Познавање сексуалних процеса помаже да се схвати образац генетске варијације током времена и простора. Термин „сексуална репродукција“ укључује сексуалне системе, образац опрашивања, механизме некомпатибилности, полен и екологију семена. Циљ овог рада није детаљан преглед полне репродукције шумског дрвећа, већ су само истакнуте биолошке појаве и њиховие последице, битне у спровођењу контролисане хибридизације при оплемењивању дрвенастих биљака

Врсте шумског дрвећа, у току онтогенезе, прво пролазе кроз одређени период вегетативног развоја, чије време трајања може бити од једне до више деценија (Исајев, В. *et al.*, 2001). Почетак репродуктивне фазе код дрвећа

детерминисан је генетским одликама врсте, а почетак ове фазе развоја покрећу фактори средине. Он почиње стимулацијом физиолошких процеса за формирање репродуктивних органа – стробила, цветова и (или) цвасти и гамета. Међу факторима животне средине који утичу и имају примарну улогу на почетак и трајање репродуктивне фазе су фотопериодизам – трајање, интензитет и квалитет светлости, као и температура ваздуха и земљишта.

У проучавању репродуктивне фазе дрвећа као и његово усмерено коришћење у процесу оплемењивања, неопходно је понавање биологије генеративног размножавања. Сексуални систем је важан подсистем генетског система врсте и односи се на појаву једног или више сексуалних типова у популацији. Опште познате врсте шумског дрвећа се генерално могу поделити у следеће групе (Geburek, Th., 2005):

- дводоме ($\text{♀} \text{♂}$) - стабла су функционално женска или мушка;
- гинодиодомне ($\text{♀} \text{♀} \text{♂}$) - стабла су или женска или бисексуална;
- андродиоециске ($\text{♂} \text{♀} \text{♂}$) - стабла су или мушка или бисексуална;
- бисексуалне, хермафродитне ($\text{♀} \text{♂}$) - стабла производе мушке или женске полне ћелије на истој јединки било у истом (истовремена бисексуалност) или различитим периодима животног циклуса (узастопна бисексуалност);
- тродомне ($\text{♀} \text{♀} \text{♂} \text{♂}$) - стабла су женска, мушка или двополна.

Код врста дрвећа пол се одређује после образовања зигота, од момента оплођења и зависи од типа гамета који учествује у оплођењу. Такав тип детерминације пола назива се **singamnim**.

Теоретски, полна структура бисексуалних врста дрвећа је једноставна, јер свако појединачно стабло производи мушке и женске полне ћелије. Међутим, бисексуалност не значи да појединачна стабла функционишу подједнако као мушко и женско, већ да полна функција може варирати од године до године и од стабла до стабла (Owens, J.N., Hardev, V., Eckenwalder, J.E., 1990). Да би се направила разлика између морфологије и функционалности, полна функција - (**Si**) стабала може се проценити бројем ефективних женских гамета - ($N_{\text{♀}}i$) у односу на укупан број ефективних гамета - ($N_{\text{♀}}+N_{\text{♂}}i$).

$$Si = N_{\text{♀}}i / (N_{\text{♀}} + N_{\text{♂}}i).$$

Diecija (двodomост) искључује самоопрашивање и тиме смањује самооплодњу међу потомцима. Механизми пре и постзиготске некомпатибилности, избегавање самоопрашивања одвајањем мушких и женских цветова, појаве као што су протогинија или протандрија могу ефикасно да минимизирају самоопрашивање.

Основни тип полних механизма шумског дрвећа приказан је у табели 1.

Табела 1. Истраживање породица шумског дрвећа са основним типом полних механизма (Тусовић, А., Исajeв, V., 1995)

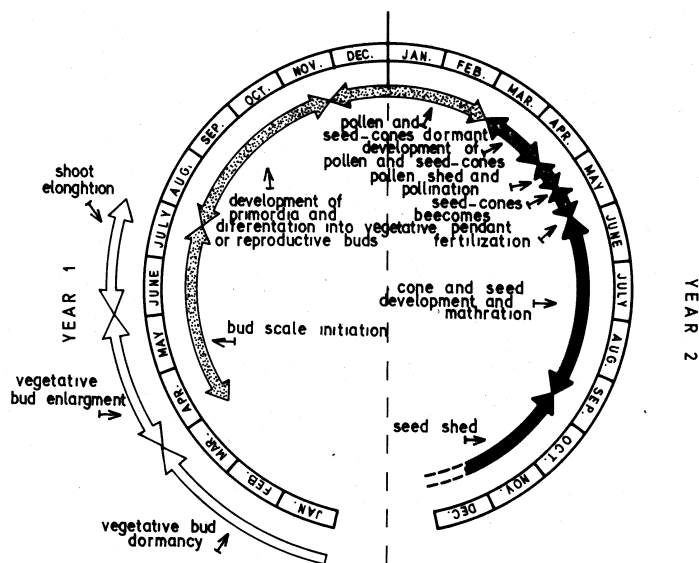
Table 1 Research of forest tree families with the basic type of sexual mechanisms (Tucović, A., Isajev, V., 1995)

Дводомост / Dioecy	Дводомост Бисексуалност / Dioecy Bisexuality	Једнодомост Дводомост / Monoecy Dioecy	Бисексуалност Једнодомост Дводомост / Bisexuality Monoecy Dioecy
GINKOACEAE TAXACEAE SALICACEAE	CRASSULACEAE FABACEAE RUTACEAE VALERIANACEAE	CUPRESSACEAE CANABIACEAE EUPHORBIACEAE LAMINACEAE GILTRINACEAE DIOSCORACEAE	MORACEAE URTICACEAE EMPETRACEAE SPIRAEACEAE ELEAGNACEAE HIPURIDACEAE ANACARDIACEAE ACERACEAE APIACEAE VITACEAE LORANTHACEAE OLEACEAE HYDROCHARITACEAE ASTERACEAE NAJADACEAE CYPERACEAE

Циклус цветања, развоја шишарица, плодова и семена код шумских врста дрвећа је од примарног значаја за и природну обнову шума, као и за реализацију програма опламењивање. Примарна проучавања варијабилитета генеративног размножавања код оморике (слика 1), применом ген - еколошких метода рада (Isajev, V. 1987, 1989; Šijačić-Nikolić, M., Isajev, V., 2003), белог бора (Даничић, В. *et al.*, 2011; Lučić, A. *et al.*, 2011), основа су за даља оплемењивања ових врста. Анализе редовности, обилности, правилности и распрострањености образовања микро и макростробила, цветова и цвасти, на стаблима дрвећа указује на већу варијабилност ових карактеристика у односу на варијабилности других фенотипских особина. Број стабала која су цветала сваке године, као и број формираних репродуктивних органа је променљив и на индивидуалном и на популационом нивоу. Ова појава је у основи периодичитета цветања и урода, чије познавање је од битног значаја за планирање и реализацију узгојних радова при природној обнови шума, а посебно за селекцију стабала и (или) популација у оплемењивању дрвећа, применом селекције и контролисане хибридизације.

3.1. Опрашивање и кретање полена

Полинација је наношење поленових зрна на семене заметке односно на жигове. Разликују се два биолошка типа полинације: самоопрашивање (аутогамија) и страноопрашивање (алогамија). Приликом аутогамије опрашивање се врши између цветова исте индивидуе односно сопственим поленом. Разликује се самоопрашивање у истом хермафродитном цвету, самоопрашивање између цветова исте индивидуе (геитоногамија), клеистогамија и адељфогамија. Са биолошког становишта за еволуцију врста много је погоднија алогамија, те је она по правилу у природи уобичајен начин опрашивања при генеративном размножавању. Аутогамија је много ређа и присутна је искључиво код културних пољопривредних биљака, а и код њих није апсолутна већ је могућа и странооплодна у већем или мањем степену. Код дрвећа постоје различита прилагођавања која искључују аутогамију.



Слика 1. Циклус развоја цветова и шишарица код оморике (Isajev, V., 1987; 1989)
Figure 1 The cycle of development of spruce flowers and cones (Isajev, V., 1987; 1989)

Постоје различити облици прилагођавања код лишћарских и четинарских врста дрвећа који осигуравају **alogamiju** и којима се искључују или знатно редукује **autogamija**. Наведена прилагођавања огледају се у: размештању цветова на стаблима, чиме се осигурава њихова просторна изолација - **herkogamija**; појавом временске изолације, која може бити и неколико недеља између почетка цветања мушких, односно женских репродуктивних органа - дозревањем прашника и тучкова у различито време - **dihogamija** (сазревање је у две етапе). Кад прашници sazревају пре семених заметака

ова појава се означавамо као **protandrija**, а кад семени заметак пре сазри - **protoginija**. **Хетеростилија** је такође један од механизма којима се стимулише алогамија. Под хетеростилијом подразумева се појава да неке индивидуе исте врсте имају цветове са дугим стубићом (макростили), а друге са кратким стубићем (микростили цвцтови). Хетеростилија може бити диморфна и триморфна; диморфну хетеростилију показују врсте рода јаворова (*Acer*) и брестова (*Ulmus*).

3.2. Опрашивање (полинација)

Већину европских шумских врста дрвећа опрашује ветар. Овај процес се назива **anemofilija**. Сви аутохтони четинари као и врсте родова *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Castanea*, *Fagus*, *Quercus*, *Fraxinus*, *Ulmus* опрашују се ветром.

Опрашивање код анемофилних врста дрвећа није примитивно. Фасцинантни механизми унутар ове групе су еволуирали како би се побољшао успех опрашивања, као што је појава капи за опрашивања, које се излучују из плодника за хватање полена, а модификацијом врха интегумента олакшава се и усмерава полен у овулу.

Поред количине полена, значајан је и образац дистрибуције, као и начин ослобађања полена из антера, распрострањење и начин таложења полевних зрна на жигове тучка или семене заметке (табела 2).

3.3. Природно расипање семена (расејавање)

Природно ширење семена углавном зависи од карактеристика врсте и услова средине. Слично дистрибуцији полена, врсте шумског дрвећа развиле су различите стратегије у циљу побољшања и проширење природног осемењавања у популацијама. На расејавање семена и (или) плодова утиче више фактора као што су обилност урода, морфологије плода и семена, укус семена и плодова, спонтано очување клијавости, фактори средине - ветар, падавине и актовности животиња у времену зрелости и осипање плодова и семена (Isајев, V. *et al.*, 2001). Ове појаве су од значаја за шумско семенарство, јер одређују време и динамику сакупљања урода у семенским објектима, као и за процену успеха у природном обнављању шума. Семе неких врста дрвећа са тешким плодовима, као што су храст, кестен и буква, под утицајем гравитације се осипа око материнских стабала, ретко ван обима пројекције крошње, је гравитационо (барокорија) и дисперзовано у животињама (зоохорија), Урод већег броја лишћарских врста расејава се ветром, док се семе из плодова врсте дивљег воћа - родоци *Prunus*, *Pyrus*, *Malus* и *Sorbus* дистрибуира, највећим делом, преко животиња. Код већине четинарских врста семе се расејава ветром - хоризонтална дисперзија. Хоризонтална дисперзија (м) семена ветром код неких европских шумских дрвенастих врста, дата је у табели 3.

Табела 2. Брзина седиментације полена неких одабраних врста дрвећа (Eisenhut, G., 1961)

Table 2. Pollen sedimentation rate of some selected tree species (Eisenhut, G., 1961)

Врста дрвећа / Tree species	Брзина таложења / Sedimentation velocity cm/s	Врста дрвећа / Tree species	Брзина таложења / Sedimentation velocity cm/s
<i>Abies alba</i>	12,0	<i>Alnus glutinosa</i>	2,0
<i>Abies cephalonica</i>	11,9	<i>Alnus incana</i>	2,1
<i>Abies nordmanniana</i>	11,3	<i>Betula maximowicziana</i>	2,3
<i>Larix decidua</i>	12,6	<i>Betula pubescens</i>	2,2
<i>Larix gmelinii</i>	5,6	<i>Carpinus betulus</i>	4,2
<i>Picea abies</i>	5,6	<i>Betula pendula</i>	2,6
<i>Picea omorika</i>	5,2	<i>Fagus sylvatica</i>	6,0
<i>Picea orientalis</i>	6,1	<i>Fraxinus excelsior</i>	2,2
<i>Pinus cembra</i>	4,5	<i>Populus tremula</i>	2,5
<i>Pinus mugo</i>	3,3	<i>Quercus rubor</i>	3,5
<i>Pinus nigra</i>	3,3	<i>Taxus baccata</i>	1,6
<i>Pinus sylvestris</i>	3,7	<i>Ulmus minor</i>	3,2
<i>Pseudotsuga menziensis</i>	12,7		

Табела 3. Хоризонтална дисперзија (м) семена ветром код неких европских шумских дрвенастих врста (Greene, D.F., Johnson, E.A., 1989).

Table 3. Horizontal dispersion (m) of seeds by the wind in some European forest woody species (Greene, D.F., Johnson, E.A., 1989).

Врста дрвећа / Tree species	Брзина ветра / Wind speed (1.7 cm/s)	Брзина ветра / Wind speed (2.7 cm/s)	Брзина ветра / Wind speed (5.9 cm/s)
<i>Abies alba</i>	26	34	72
<i>Larix decidua</i>	29	38	-
<i>Picea abies</i>	35	51	-
<i>Pinus sylvestris</i>	29	50	-
<i>Acer platanoides</i>	-	-	83
<i>Acer pseudoplatanus</i>	26	33	69
<i>Carpinus betulus</i>	24	35	73
<i>Fraxinus excelsior</i>	18	26	53
<i>Tilia cordata</i>	22	32	64
<i>Tilia platyphyllos</i>	19	25	58

3.4. Значај репродуктивних циклуса у оплемењивању шумског дрвећа

Репродуктивни циклуси цветања шумског дрвећа почињу покретањем репродуктивних пупољака и завршавају сазревањем семена. Постоје 3 типа репродуктивних циклуса који су препознати у дрвећу умереног појаса (Owens, J.N., Blake, M.D., 1985). Двогодишњи циклус је најчешћи тип (Isajev, V. *et al.*, 1991; Даничић, В. *et al.*, 2011). Репродуктивни пупољци формирају се касно у сезони раста прве године, опрашивање се дешава следећег пролећа, након чега следи оплођење. Ембрион брзо расте, а семе сазрева до лета или ране јесени друге године. Ово је циклус већине голосеменица и скривеносеменица северне хемисфере. Детаљна проучавања појединих врста дају добре описе циклуса код брезе (Macdonald, A.D., Mothersill, D.N., 1987), ариша (Owens, J.N., Molder, M., 1979), смрче (Owens, J.N. *et al.*, 1987), (Owens, J.N., Smith, F.H. 1964; Owens, J.N. *et al.*, 1991a), туја (Owens, J.N., Molder, M., 1984a) и јела (Owens, J.N., Molder, M., 1977b). Други тип репродуктивног циклуса је трогодишњи циклус, који је уобичајен за већину врста борова (Owens, J.N., Blake, M.D., 1985). Пупољци се формирају крајем лета или почетком јесени као и раније, након чега следи опрашивање следећег пролећа. Развој поленове цеви и овуле затим престаје средином или крајем лета и наставља се следећег пролећа. Оплодња се дешава тог пролећа, а семе сазрева у јесен. Описни рад на боровима обухвата западни бели бор (Owens, J.N., Molder, M., 1977a) и усукани бор (Owens, J.N., Molder, M., 1984b). Остале голосеменице у овој књизи које показују ову врсту репродуктивног циклуса укључују араукарију и сциадопитис. Међу скривеносеменицама Северне Америке, трогодишњи репродуктивни циклус се јавља само код црног храста (Mogensen, H.L., 1965). Као код бора, до оплодње код црног храста долази тек 13 месеци након опрашивања. Трећи тип репродуктивног циклуса који се налази код врста породице *Cupressaceae*, донекле је сличан другом типу. Основна разлика је у томе што се оплодња дешава у року од неколико недеља од опрашивања током друге године, при чему развој ембриона прелази у фазу мировања у касно лето или рану јесен (Owens, J.N., Blake, M.D., 1985). Овај тип циклуса је описан за аљаски кедр (Owens, J.N., Molder, M., 1984a) и вероватно се јавља код неких врста клеке.

Полност шумског и украсног дрвећа и других биљака заслужује пуну пажњу шумарских стручњака, не само зато што је та особина значајна са теоријског гледишта, него што има практичну примену у оплемењивању и гајењу шума. Тешко је и замислити селекцију, издвајање, уређивање и газдовање семенским састојинама без детаљног студирања и познавања полности стабала дотичне врсте. Родност и рађање стабала, који су у директној вези са полношћу основни су предуслов и циљ семенских састојина. Они су и главна полуга преко које се одвија оплемењивање шумског и украсног дрвећа. Поред познатих техничких и биолошких особина одабрана стабла морају имати и још једну врло важну физиолошку одлику: да наследно поседују, често и редовно цветање, односно, плодоношење или семеношење.

Осим тога, међу родним стаблима мора се одржавати најповољнији однос мушких и женских полова када се ради о дводомим врстама тј. изводити селекција и нега стабала првенствено на бази њихове полности. Да је раст и прираст шумског и украсног дрвећа повезан са полношћу потврђује чињеница што код свих врста обилније рађање наступа редовно после кулминације висинских прираста. Сматра се, наиме, да до тог периода органске материје, створене процесом асимилације, дрвеће користи највише за изградњу и развој организма, а после тога један део те материје троши и за образовање цветова и плодова. Постоји мишљење да одређени унутрашњи механизми утичу на дрвеће тако да оно троши акумулирану резервну материју за фруктификацију, због које долази до опадањ прираста. Без обзира које је од ова два мишљења исправније, остаје непобитна чињеница да између плодоношења, на једној страни и прираста, на другој страни, постоји корелација. Међутим, у шумским састојинама никада и нигде сва стабла не рађају редовно и подједнако. Код типично дводомих врста рађају, редовно, само женска стабла. Код једнодомих врста рађају само она стабла код којих је „женскост“ јаче или бар довољно изражена. Доказано је да код букве (Isajev, V., 2005) само та роднија стабла, после сваког обилнијег плодоношења, имају скоро потпуно испражњене сржне зраке, да умањују прираст за 1,5 до 2,5 пута и да се последице тога умањења испољавају у току најмање две наредне године.

4. ЗАКЉУЧЦИ

Врсте шумског дрвећа показују изузетну еколошку и еволуциону разноликост у сексуалним - репродуктивним системима. Присуство овог природног извора варијације, у комбинацији са познавањем генетичке основе полних особина дрвећа и еколошких карактеристика станишта пружа изванредне могућности за развој селекције и хибридизације дрвенастих биљака.

Прелазак са спонтане генеративне репродукције на планирану репродукцију дрвећа усмерио је пажњу истраживача на природу и узроке полне варијабилности дрвећа.

Полност шумског и украсног дрвећа и других биљака заслужује пуну пажњу шумарских стручњака не само зато што је та особина значајна са теоријског гледишта него што има, практичну примену у оплемењивању и гајењу шума. Недавни напредак у разумевању еволуције и функционалног значаја сексуалне разноврсности код дрвећа, треба да послужи као основа за унапређење и даљи развој метода селекције и хибридизације шумског дрвећа.

У предстојећем периоду, генерисање и ширу примену молекуларних маркера за поређење развојних програма мушких, женских и хермафродитних цветова код врста шумског дрвећа треба динамичније примењивати.

Функционални значај генеративне репродукције код шумског дрвећа важан је за: развој стратегија и метода рада, које промовишу унакрсно дија-

лелно опрашивање; детаљније проучавање еволуције одвојених полова; усмерено коришћење самооплодне у синтези чистих линија и будући општи развој оплеменивања врста дрвећа са побољшаном продукцијом квалитета и квантитета дрвне масе и са толеранцијом на неповољне климатске промене, поремећен режим и количина падавина - односно, на сушу.

ЛИТЕРАТУРА

- Andjelković, M., Isajev, V., Barjaktarević Vučinić, N. (1995): The genetic basis and the evolutionary sense of sexual reproduction. Genetika, First symposium on breeding of organisms, Supplementum IV. pp. 1-15.
- Barrett Spencer, CH. (2002): The evolution of plant sexual diversity. Nature reviews genetics 3.4 pp. 274-284.
- De Jong, T.J., Klinkhamer, P.G.L. (2005): Evolutionary ecology of plant reproductive strategies. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Даничић, В., Исајев, В., Матаруга, М., Лучић, А. (2011): Варијабилност морфолошких и физиолошких одлика полена рамета у клонској семенској плантажи белог бора (*Pinus sylvestris* L.) на локалитету Станови код Добоја. Шумарство 1-2. Стр. 13-27.
- Eisenhut, G. (1961): "Investigations on the Morphology and Ecology of Pollen Grains of Native and Introduced Forest Trees," Paul Parey, Hamburg.
- Geburek, Th. (2005): Genetic diversity in forest trees - its importance and potential human impact. In Geburek, T., Turok, J. (ed.). Conservation and management of forest genetic resources in Europe. Arpora, Zvolen. Slovakia. pp. 437-463
- Greene, D.F., Johnson, E.A. (1989): A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. Ecology, 70(2), pp. 339-347.
- Isajev, V. (1987): Oplemenjivanje omorike (*Picea omorica* /Panč./ Purkyne.) na genetsko selekcionim osnovama. Doktorka disertacija. Šumarski fakultet. Beograd.1-321.
- Isajev, V. (1991): Serbian spruce (*Picea omorika* /Panč./Purkyne) flowering and seed bearing in seed plantations of Western Serbia (Yugoslavia). L Arbore. Biologie oe Development. Naturalia Monspeliensis n. h. s. pp. 616-618.
- Isajev, V., Tucović, A., Guzina, V., Orlović, S. (1997): Conservation and utilization of forest genetic resources in Yugoslavia. XI World Forestry Congress, 13-22. X, Antalya. Proceedings of the XI World Forestry Congress.
- Isajev, V., Šijačić-Nikolić, M., Mataruga, M. (1999): Conservation. Testing and Utilisation of Tree Species Gene Pool in Specialised Plantations. Proceeding of the 4th International Conference on the Development of Wood Science, Wood Technology and Forestry. Missenden Abbey. pp. 225-235.
- Isajev, V., Mančić A. (2001): Šumsko semenarstvo. Banja Luka Beograd. pp. 1-198.
- Isajev, V. (2005): Varijabilnost i oplemenjivanje bukve u Srbiji. Poglavlje u monografiji Bukva (*Fagus moesiaca* /Domin, Mally/Czczcott.) u Srbiji. Udruženje šumarskih inženjera i tehničara Srbije, Šumarski fakultet. Beograd. pp. 139-177
- Lucic, A., Isajev, V., Cvjeticanin, R., Rakonjac, Lj., Novakovic, M., Nikolic, A., Mladenovic Drinic, S. (2011): Interpopulation geneticecological variation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Serbia. Genetika, 43(1). pp. 1 - 18
- Macdonald, A.D., Mothersill, D.H. (1987): Shoot development in *Betula papyrifera*: 6. Development of the reproductive structures. Canadian Journal of Botany 65: pp. 466-475.
- Mogensen, H.L. (1965): A contribution to the anatomical development of the acorn in *Quercus* L. Iowa State Journal of Science 40(3): pp. 221-255.

- Owens, J.N., Smith, F.H. (1964): The initiation and early development of the seed cone of Douglas fir. *Canadian Journal of Botany* 42: pp. 1031–1047.
- Owens, J.N., Molder, M. (1974): Bud development in western hemlock: 2. Initiation and early development of pollen cones and seed cones. *Canadian Journal of Botany* 52: pp. 283–294.
- Owens, J.N., Molder, M. (1977a): Seed-cone differentiation and sexual reproduction in western white pine (*Pinus monticola*). *Canadian Journal of Botany* 55: 2574–2590.
- Owens, J.N., Molder, M. (1977b): Sexual reproduction of *Abies amabilis*. *Canadian Journal of Botany* 55: pp. 2653–2667.
- Owens, J.N., Molder, M. (1979): Bud development in *Larix occidentalis*: 2. Cone differentiation and early development. *Canadian Journal of Botany* 57: pp. 1557–1572.
- Owens, J.N., Molder, M. (1984a): The reproductive cycles of western red cedar and yellow cedar. Info. Serv. Br. Victoria: British Columbia Ministry of Forests. 28 p.
- Owens, J.N., Molder, M. (1984b): The reproductive cycle of lodgepole pine. Info. Serv. Br. Victoria: British Columbia Ministry of Forests. pp.29
- Owens, J.N., Blake, M.D. (1985) Forest tree seed production. Info. Rep. PI-X-53. Ottawa: Canadian Forestry Service, Petawawa National Forestry Institute. pp. 161
- Owens, J.N., Simpson, S.J., Caron, G.E. (1987): The pollination mechanism of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*). *Canadian Journal of Botany* 65: pp. 1439–1450.
- Owens, J.N., Hardev, v., Eckenwalder, J.E. (1990): Sex expression in gymnosperms. *Critical Reviews in Plant Sciences*. Vol. 9. pp. 281-294
- Owens, J.N., Sornsathapornkul, P, Tangmitchareon, S. (1991): Manual: studying flowering and seed ontogeny in tropical forest trees. Muak-Lek, Saraburi, Thailand: ASEAN-Canada Forest Tree Seed Centre Project. pp.134
- Owens, S.A., Ewers, F.W. (1991) The development of cauliflory in redbud, *Cercis canadensis* (Fabaceae). *Canadian Journal of Botany* 69: 1956–1963.
- Owens, J.N., Colangeli, A.M., Morris, S.J. (1991a): Factors affecting seed set in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Canadian Journal of Botany* 69: 229–238.
- Renner, S.S. (2014): The relative and absolute frequencies of angiosperm Sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany*, 101, pp. 1588–1596.
- Schmidting, R.C., (1983): Genetic variation in fruitfulness in a Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) Seed orchard, *Silvae Genetica* 32, pp. 3-4.
- Spencer C. H. Barrett (2002): The evolution of plant sexual diversity. *Nature reviews genetics*, 3(4), 274-284.
- Tucović, A., Isajev, V. (1995): Evolutionary potential of polyploid complexes in the process of tree and shrub breeding. *Genetika* vol.27 No2. Beograd.
- Šijačić Nikolić, M., Isajev, V. (2003): Genetic distance between parent genotypes of Serbian spruce (*Picea omorica* /Panc./ Purkyne) and their hybrids using protein markers. *Proceedings of scientific papers 2. Bulgarian Academy of Sciences – Forest Research Institute, Sofia*. pp. 49 – 60.
- Werren, J.H., Beukeboom, L.W. (1998): Sex determination, sex ratios and genetic conflict. *Ann. Rev. Ecol. & Systematics* 29. pp. 233-261.

SIGNIFICANCE OF GENERATIVE REPRODUCTION IN TREE IMPROVEMENT

*Vasilije Isajev
Vladan Popović
Aleksandar Lučić
Ljubinko Rakonjac*

Summary

Determining the ecological and genetic factors that drive sexual diversity in plants is a central problem in evolutionary biology today. The integration of phylogenetic, ecological, and population genetic studies has provided new insights into the selective mechanisms responsible for the main evolutionary transitions within both types of organism reproduction – generative and vegetative. Knowledge of sexual processes helps to understand the pattern of genetic variation over time and space. The term “sexual reproduction” includes sexual systems, pollination patterns, incompatibility mechanisms, pollen, and seed ecology. The aim of this paper is not to give a detailed review of the sexual reproduction of forest trees, but only highlight biological phenomena and their consequences that are important in the implementation of controlled hybridization in the breeding of forest tree species. The transition from spontaneous generative reproduction to planned tree reproduction has focused researchers’ attention on the nature and causes of sexual tree variability. Forest tree species show exceptional ecological and evolutionary diversity in sexual - reproductive systems. The presence of this natural source of variation, combined with knowledge of the genetic basis of tree sexual characteristics, and ecological characteristics of habitats provides excellent opportunities for the development of selection and hybridization of woody plants. The functional significance of generative reproduction in forest trees is important for the following: the development of strategies and work methods that promote cross-diallelic pollination; a more detailed study of the evolution of separate sexes; directed use of self-fertilization in the synthesis of clean families and future general development of tree species breeding with improved production of the quality timber, and with tolerance to unfavorable climate change, disturbed regime, and amount of precipitation, i.e. drought. The sexuality of forest and ornamental trees and other plants deserves the full attention of forestry experts, not only because this characteristic is important from a theoretical point of view, but it also has practical application in forest breeding and cultivation. Recent improvements in understanding the evolution and functional significance of sexual diversity in trees should serve as a basis for further development of selection methods and hybridization of forest trees.