

Александар Туцовић
Василије Исајев
Мирјана Шијачић-Николић

UDK: 630*165.43+174
Прегледни рад

СПОНТАНЕ И ИНДУКОВАНЕ МУТАЦИЈЕ У ДЕНДРОФЛОРИ СРБИЈЕ И ЊИХОВА УПОТРЕБНА ВРЕДНОСТ

Извод: Аутори истичу да мутације осетно увећавају променљивост дрвећа и жбуња. Неке мутације непосредно увећавају економску вредност а друге тек кроз ефекте остварљиве рекомбинацијама. Са издвајањем категорије условно спонтаних мутација друштвени интерес ка даљем изучавању мутација расте. Данас можемо изучавати само сумарни мутациони процес (спонтане+условно-спонтане).

Кључне речи: дендрофлора, мутације, сумарне мутације (спонтане+условно-спонтане), рекомбинације

SPONTANEOUS AND INDUCED MUTATIONS IN THE TREES AND SHRUBS OF SERBIA AND THEIR USABILITY VALUE

Abstract: The authors point out that mutations increase tree and shrub variability considerably. Some mutations elevate the economic value directly, the others only through the effects realised by recombinations. After the singling out of the category of the conditionally spontaneous mutations, the public interest in further study of mutations grows. Today we can study only the summary mutation process (spontaneous+conditionally-spontaneous).

Key words: trees and shrubs, mutations, summary mutations (spontaneous+conditionally-spontaneous), recombinations

1. УВОД

Мутације дрвећа, жбуња и повијуша имају своје корене у променама материјалних основа ћелија тј. гена, структуре хромозома, броја хромозома и ванхромозомске структуре (Dubinin P.N., 1985 и др.). Унутар наследних промена огромно

*др Александар Туцовић, редовни професор, Шумарски факултет Универзитета у Београду
др Василије Исајев, редовни професор, Шумарски факултет Универзитета у Београду
др Мирјана Шијачић-Николић, доцент, Шумарски факултет Универзитета у Београду*

поље променљивости последица је сегрегација и кросинговера. Ипак ова категорија наследне променљивости је секундарна. Примарну наследну променљивост обезбеђују мутације.

Мутације су основно својство живих организама. Условљене су како унутрашњом тако и спољашњом средином, мењајући молекуларну структуру ДНК. Како су мутације последица промена генетичког апарата ћелија, оне се закономерно понављају у sukcesивним генерацијама организама. Мутационе промене обухватају ма коју унутрашњу и спољашњу особину организама (морфолошке, физиолошке, биохемијске). У разним условима средине, мења се функционисање гена, што условљава измене и у особинама организама, које се не предају потомству наследно. Ову ненаследну категорију означавају паратипичном или модификационом променљивишћу. Наследна променљивост врста има закономерни карактер, што је изражено у закону Н.И. Вавилова. Ипак истраживања мутација, ове важне категорије променљивости које имају општи значај, започето је тек након 1900. године, када су и генетичка истраживања постала експериментална.

2. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОД РАДА

Као полазни материјал обухваћена је аутохтона и алохтона дендрофлора Србије, тј. природна и гајена. У раду је коришћена метода упоредно морфо-физиолошке анализе у природи и у огледима, као и метода индуковања мутација екстерним зрачењем сувог семена (Јовановић Б., Туцовић А., 1959, 1960, Туцовић А., Николић Ћ., 1965, 1966, 1967) одабраних врста дрвећа различитим дозама гамма-зрачења и термалним неутронима. Употребљена зрачења поседују различиту способност измена структуре ДНК. Степен мутагености одређује енергија фитона (гама-зраци) или корпускула (неутрони) у сразмери са њиховим таласним дужинама, тј. повезамна је са физичким својствима зрачења (таблица 1).

Током вегетационог периода вршена су редовна периодична осматрања огледа, при чему су регистроване карактеристичне морфолошке и друге особине у одгајеним линијама полусродника. На крају вегетационог периода извршен је детаљан премер одгајених биљака.

Због великог броја произведених биљака, за упоредно морфолошку анализу узимано је по 100 узорака по третману, односно по 50 у сваком понављању. Узорци су узимани из средине одгајених линија, како би се елиминисале бујније ивичне биљке. За анализирани квантитативне карактере израчуната је средња вредност (\bar{X}), стандардна девијација (S), варијациони коефицијент (V), као и грешке ова три статистичка показатеља. Биометријаска обрада података са упоредном морфолошком анализом обухватила је истовремено све одгајане линије након завршетка првог вегетационог периода.

Табела 1. Биолошка активност електромагнетних колебања у зависности од величине енергије и таласних дужина

Table 1. Biological activity of electromagnetic fluctuations, depending on the energy and wave lengths

Енергија Energy	Таласне дужине (λ) Wave length (λ)
Мања од $1eV$	Ултратракоталасно зрачење (инфрацрвено) $\lambda \leq cca 10^{-1} cm$
Од $1-4 eV$	Видљива светлост, ултравиолентно (UV) $\lambda = cca 10^{-4} cm$
Већа од $32eV$	Рендгенско зрачење $\lambda = cca 10^{-5}-10^{-9} cm$
Већа од $3MeV$	Ултратракто зрачење $\lambda = cca 10^{-10} cm$
Већа од $30KeV$	Космичко зрачење $\lambda \geq 10^{-11} cm$

3. РЕЗУЛТАТИ РАДА И ДИСКУСИЈА

Одлике мутација дрвећа, жбуња и повијуша одређиване су: а) на основу података о налазу спонтаних мутација у дендрофлори Србије, б) на основу трајања периода култивисања нових култивара синтетисаних на основу спонтаних мутација и в) путем експерименталних истраживања односно индуковањем мутација.

а) Одлике спонтаних мутација. Током изучавања природе диверзитета дендрофлоре Србије од 1955.год. до данас, евидентиране су и описане ретке спонтане мутације дрвећа и жбуња. У табелици 2 дат је њихов преглед, опис мутације и литературни извор. Спонтане мутације у морфологији вегетативних и генеративних органа, анатомској грађи, физиолошким особинама, утврђене су како код голосеменица тако и код скривеносеменица. Мањи број мутација евидентиран је у локалним популацијама голосеменица, већи у локалним популацијама лишћара док код зимзелених лишћара ова појава није евидентирана све до 2001. године. Тада је уочено химерно стабло шимшира (тј. делимична соматска мутација) са панашираним листовима у једном делу круне, али које није детаљније анализирано. Генетичко-физиолошко испитивање врста почиње увек са истраживањима наследне променљивости. Генетичко-физиолошко изучавање спонтаних мутација има теоријски као и привредни значај у процесима усмерене еволуције појединих врста, односно у наменској производњи садног материјала. Вишеструка и комбинована изучавања спонтаних мутација доприносе картирању гена дрвећа и жбуња. Ретка својства мутаната имају улогу генетичких и физиолошких маркера. При комбинованим цитолошким и генетичким анализама могућно је откривање многих законитости наслеђа и променљивости дрвећа и жбуња. Познато је да је код кукуруза око 500 мутантних

Табела 2. Преглед спонтаних мутација дрвећа и жбуња у дендрофлори Србије, уочених од 1955-2002. године

Table 2. Spontaneous mutations of trees and shrubs in Serbia, detected from 1955-2002

Врста Species	Измењена особина Changed property	Извор Source
<i>Abies alba</i>	Абнор. деб. прирашћивања	Јовановић М. <i>et al.</i> , 1977
<i>Abies alba</i>	Вретенаста крошња	Тошић М., 1999
<i>Cryptomeria japonica</i>	Фертилно-вегетативна пролиферација шишарица	Туцовић А. <i>et al.</i> , 1973
<i>Ginkgo biloba</i>	Факултативно-аутономни апомиксис	Туцовић А. <i>et al.</i> , 1975
<i>Larix decidua</i> , <i>Larix leptolepis</i>	Пролиферација шишарица	Туцовић А. <i>et al.</i> , 2000
<i>Picea omorika</i>	Двополност стробила	Исајев В. <i>et al.</i> , 1987
<i>Picea omorika</i>	Стабалац без бочних грана	Исајев В. <i>et al.</i> , необјављено
<i>Picea abies</i>	Вег. пролиферација шиш.	Туцовић А. <i>et al.</i> , 2000
<i>Pinus halepensis</i>	Серотинија шишарица	Туцовић А. <i>et al.</i> , 1973
<i>Pinus heldreichii</i>	Вивипарија	Туцовић А. <i>et al.</i> , 1972, 1975
<i>Pinus heldreichii</i>	Жбунаст-патуљаст раст	Туцовић А. <i>et al.</i> , необјављено
<i>Juniperus communis</i>	Гранчице типа <i>viminalis</i>	Јовановић Б. <i>et al.</i> , 1969
<i>Acer laetum</i>	Патуљасте биљке	Туцовић А. и др. 1973
<i>Acer saccharinum</i>	Полни мозаици	Туцовић А. и др. 1999
<i>Ailanthus altissima</i>	Неотенија	Туцовић А. 1995
<i>Amorpha fruticosa</i>	Индукована неотенија	Туцовић А. 2001
<i>Amorpha fruticosa</i>	Панашираност листова	Туцовић А., Исајев, В. 2000
<i>Betula pubescens</i>	Партеногенеза	Туцовић А. 1993
<i>Carpinus betulus</i>	Вегетативна химера	Туцовић А. 1966
<i>Chanenom. japonica</i>	Радицифлорија	Туцовић А. <i>et al.</i> , 1975
<i>Corylus colurna</i>	Хетерофилија	Исајев В. <i>et al.</i> , 2000
<i>Fagus moesiaca</i>	Абнормалности коре	Јовановић Б., необјављено
<i>Fagus moesiaca</i>	Висеће гране	Остојић ?, <i>et al.</i> , 1999
<i>Liquidambar styraciflua</i>	Патуљасте саднице	Туцовић А. <i>et al.</i> , 1973
<i>Malus floribunda</i>	Каулифлорија	Туцовић, А. 1971
<i>Populus nigra</i>	Висеће гране типа <i>pendula</i>	Туцовић, А. 1965
<i>Populus nigra</i>	Једнодомост	Јовановић Б. <i>et al.</i> , 1962
<i>Populus nigra</i>	Разгранатост мушких реса	Туцовић, А. 1992
<i>Populus candicans</i>	Рана антокладија	Туцовић, А. 1970
<i>Punica granatum</i>	Спиралан и пршљенаст распоред листова	Туцовић А. <i>et al.</i> , 2001
<i>Salix caprea</i>	Гранате цвасти	Туцовић А. 1982
<i>Salix chrysocoma</i> , <i>S. Blanda</i> , <i>S. sepulcralis</i>	Полигамија цвасти	Ђукић М. <i>et al.</i> , 1993
<i>Sophora japonica</i>	Фасциација грана	Туцовић А. 1979, необјављено

својстава омогућило детерминисање појединих хромозома, утврђивање група корелативно везаних гена, као и њихово картирање у тзв. хромозомске карте, које представљају драгоцену основу за усмерено престојавање популација дрвећа (Тучковић А., 1990). Крајњи циљ генетичко-физиолошког испитивања спонтаних мутација је што боље упознавање природе генетичког апарата и програма физиолошких процеса. Генетичко-физиолошко испитивање врста почиње увек са истраживањима наследне променљивости. Израда генетичких карата није само показатељ степена генетичке изучености врста, већ је и услов за даљу разраду многих фундаменталних истраживања дрвећа и жбуња.

Комбиновање генетичких, биохемијских и физиолошких метода истраживања (хроматографије, електрофореза, дифракције X-зрака, итд.) омогућава детерминацију органских једињења која могу да леже у основи екстремних или абнормалних физиолошких својстава спонтаних мутаната. Истовремена анализа нормалних и „вивипарних“ стабала и њихових клијаваца, нпр. омогућава детерминацију и вештачку синтезу органског једињења, које условљава континуирано клијање једног дела семена мутантних стабала мунике. Познавање природе ове супстанце допринела би савлађивању неких типова дормантности семена, што је од посебног значаја за генеративно размножавање многих врста дрвећа са дормантним семеном. Свакако

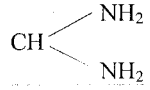

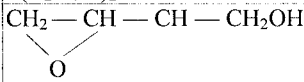
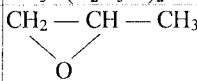

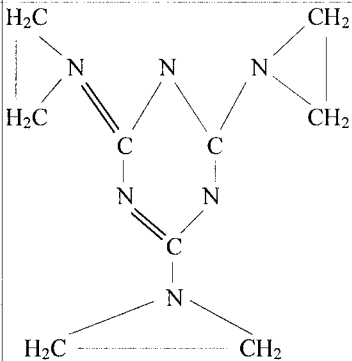
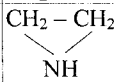
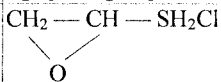
Табела 3. Периоди култивисања спонтаних мутација у групама културних ружа (*Rosa L.*) у трајању од 35 (пернецијанске) до 152 године (хбриди *Rosa rugosa*), модификовано према Saakov G.S., Rieksta P.A. (1973)

Table 3. Periods of cultivation of spontaneous mutations in the groups of cultivated roses (*Rosa L.*) from 35 (pernetian) to 152 years (hybrids of *Rosa rugosa*), modified after Saakov G.S., Rieksta P.A. (1973)

Група културних ружа Group of cultivated roses	Култивисање Cultivation		Полаз. број генотипова Initial № of genotypes	Број нових култивара Number of new cultivars			
	Почетак Beginning	Период Period		Спонтане мутације Spontaneous mutations		Спонт. мутације и хбридизација Spont. mutations and hybridisation	
			год. year	год. years	№	%	№
Чајно-хбридне	1867.	68	3270	127	4	329	10
Пернецијанске	1900.	35	416	93	8	111	27
Ремонтне	1842.	93	2444	42	2	70	3
Чајне	1810.	125	1556	32	2	67	4
Бурбонске	1817.	118	503	7	1	13	3
Бенгалске	1818.	117	322	8	1	11	1
Нуазетовне	1828.	107	217	2	1	3	1
Полианта	1879.	56	441	27	6	133	30
Хбриди <i>wichuriana</i>	1887.	48	271	11	4	18	7
Хбриди <i>rugosa</i>	1784.	151	130	2	1	3	2
Хбриди <i>multiflora</i>	1804.	131	298	6	2	29	10

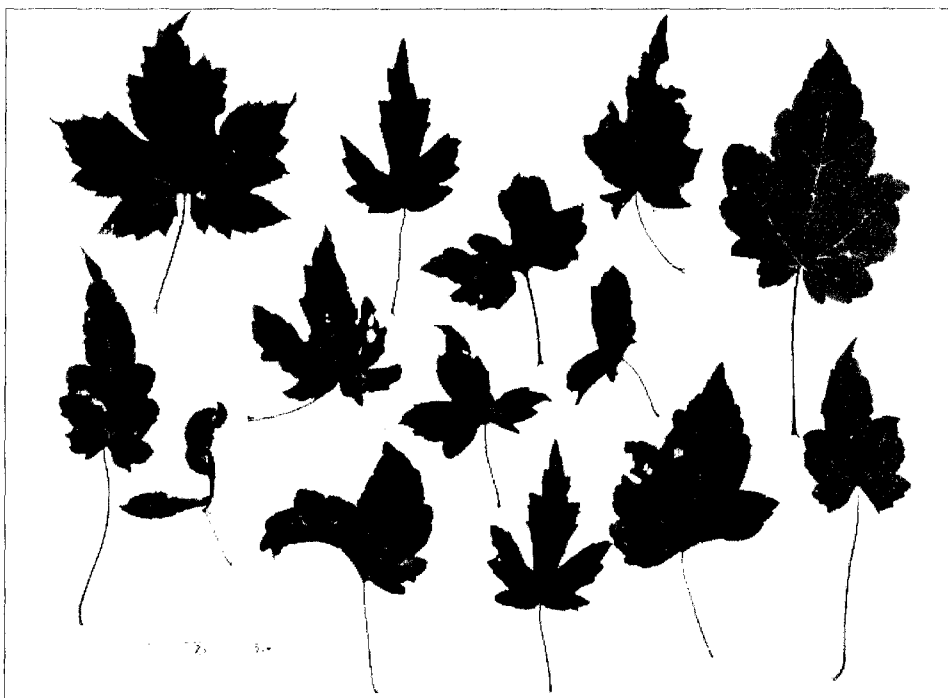
Табела 4. Група веома снажних хемијских мутагених материја из категорије аклирајућих једињења

Table 4. Group of very strong chemical mutagenic substances in the category of acilring compounds

Мутаген Mutagen	Хемијска формула Chemical formula
Азасарин	$N_2CH_2COOCH_2$ 
Бутилхлоретилсулфид	$C_4H_9SC_2H_4Cl$
Диазометан	N_2CH_2
Диметилсулфат	$SO_2(OCH_3)_2$
Диетилсулфат	$SO_2(OC_2H_5)_2$
Диепоксидбутан	
Дисулфид	$S(C_2H_4Cl)_2$
Глицидниалкохол	
Метилметансулфонат	$CH_3OSO_2CH_3$
N-метил-ди-(хлоретил)-амин	$CH_3N(C_2H_5Cl)_2$
Оксид пропилена	
Оксид етилена	
Триетиленмеламин	
Формалдехид	CH_2O
Етиленимин	
Етилметансулфонат	$C_2H_5OSO_2CH_3$
Епихлорхидрин	

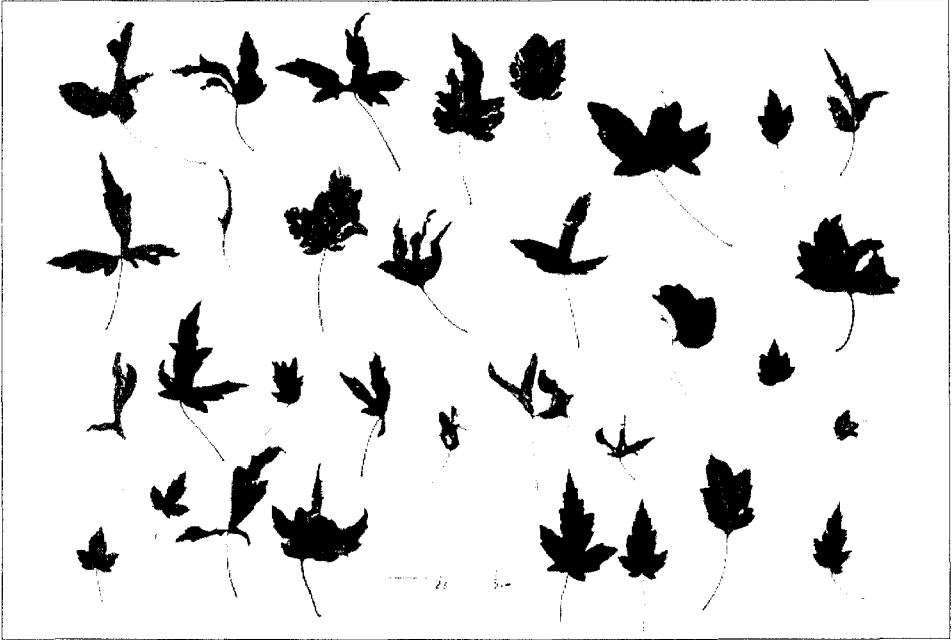
да остваривање таквог подухвата захтева мултидисциплинаран тимски рад, планиран за више деценија. Неопходне су такође, специјализоване лабораторије са стабилним и добро разрађеним програмима.

б) Период култивисања. Спонтане мутације дрвећа и жбуња погодују обогативању асортимана културних сорти (култивара). Оне чине основу за 10-30% до сада синтетисаних културних таксона врста украсних дрвенастих биљака. Спонтане мутације су најчешће сиров (полазни) материјал који разноврсним програмима оплемењивања тек треба да буде уграђен у новосинтетисане култиваре. Вредност спонтаних мутација огледа се управо у томе што омогућавају нове генетичке комбинације путем укрштања чиме се ствара основа за даљи рад на оплемењивању дрвећа, жбуња и повијуша. Период култивисања код брзорастућих врста дрвећа, нпр. врста топола, врба и др., траје најмање 10 година, а знатно дуже код других врста. Погодан пример за приказ одлика периода култивисања дрвенастих врста је синтеза нових



Слика 1. Морфолошки осетно измењени средњи листови (узети од различитих садница) горског јавора настали под утицајем мањих доза (10^{10} и 10^{11}) t. неутрона (лево у горњем углу средњи лист контролне саднице)

Figure 1. Morphologically markedly changed middle leaves (taken from different seedlings) of sycamore resulting from lower doses (10^{10} and 10^{11}) t. neutrons. Left upper corner - middle leaf of control plant



Слика 2. Ситни, деформисани листови различитих садница горског јавора настали под утицајем виших интегралних доза термалних неутрона ($5 \cdot 10^{11}$ и 10^{12} cm^2) (Туцовић А., Николић Ђ., 1965)

Figure 2. Small, deformed leaves of different seedlings of sycamore, resulting from higher integral doses of terminal neutrons ($5 \cdot 10^{11}$ and 10^{12} cm^2) (Tucović A., Nikolić Đ., 1965)

култивара рода ружа (*Rosa* L.), који обухвата 144 врсте и око 25000 култивара. У различитим групама гајених ружа (таблица 3) од 1774-1936 године, оплемењивањем је синтетисано, на бази спонтаних мутација, 1144 култивара, 357 на бази индивидуалне селекције спонтаних мутаната и 787 на бази хибридизације и селекције. При томе, трајање период култивисања варира од 35 год. (за групу пернецијанских ружа) до 152 год. (за групу хибрида *rugosa*). Временски интервали за појаву нових мутација унутар гајених сорти чак и у границама једне групе гајених сорти су веома различити. Као правило, хибридне сорте на бази спонтаних мутаната рекомбинацијама обезбеђују већи број нових мутаната. Незнатан број нових мутаната у размаку од преко 100 година унутар бенгалских, бурбонских и нузетових ружа указује на значај полазног генофонда сорти (од 217-503). Наведена анализа илуструје да спонтане мутације код ружа имају значајну улогу у перманентним процесима више-мање усмерене еволуције од стране човека.

в) Индуковане мутације. Резултати предсетвеног зрачења сувог семена одабраних стабала топола гама зрацима и сувог семена 10 одабраних стабала различитих врста лишћара дозама термалних неутрона, дати су на графикону 1, у табlici 4

и на сликама 1 и 2. Ефекти третмана различитим дозама гама-зрачења и термалних неутрона имају стимулативан, инхибиторан, мутациони и летални ефекат у оба третмана. Ефекти зрачења зависе од бројних чинилаца, а највише од врсте и густине зрачења, интензитета зрачења, врсте биљака-генотипа, органа подвргнутог зрачењу, стања и старости зраченог ткива, стадија и фазе развитка, броја и особина хромозома, физиолошке активности биљака, затим од влажности, температуре, притиска и количине кисеоника, начина чувања и третирања органа. На мутагене ефекте утичу и неке супстанце: радиосензитивност умањују натријум хипосулфат, натријум пиросулфат и др. Познавање фактора који могу да модификују утицај зрачења на живу ћелију од великог значаја је за оплемењивање биљака.

Стимулативан ефекат евидентиран је нпр. на садницама топола при мањим дозама, инхибиторан са повећањем доза, а леталан при највишим (графикон 1). Код топола утврђен је тзв. ефекат одгођених мутација, услед измене само једног од два гена. Појава мутаната остварује се тек путем рекомбинације у наредним генерацијама. Одгођене мутације карактеристичне су и за хемијске мутагене материје, а нарочито за тзв. алкилирајућа једињења (таблица 4). Ова једињења имају високу продорну способност као и гама-зраци, поседују одређени карактер дејства на генетске мутације, а ређе и на хромозомске аберације, па по ефикасности конкуришу гама-зрачењу (Ваџ Р., Аleksander Z., 1961, Dubinin P.N., 1985, Туцовић А., 1990 и др.). Биолошко дејство зрачења тесно је повезано са величином енергије апсорбоване ткивима, због чега, јединице зрачења и радиоактивности имају велики значај*.

Данас је откривено врло много хемијски мутагенних материја које поседују мутагени ефекат на организме. Ове материје припадају разним типовима неорганских и органских једињења и осетно се разликују по хемијској структури.

Стимулативан ефекат евидентиран је и при најслабијим дозама неутрона: 10^{10} (број t -неутрона на cm^2) само код жбунастих врста садница *Caragana arborescens* и *Amorpha fruticosa* (таблица 5). Инхибиторни и мутагени ефекти евидентирани су при дозама 10^{10} , 10^{11} , $5 \cdot 10^{11}$ и 10^{12} (таблица 5, сл. 1 и 2). Удео мутаната се повећава у анализираним потомствима са 10% при слабијим дозама до 100% при највећим дозама.

На слици 1 приказане су деформације листова горског јавора изазване слабијим дозама, а на слици 2 промене под утицајем виших доза. Очигледно је да се мутациона променљивост јавља као последица поремећаја равнотеже између организама и спољашње средине. Бројна истраживања показују да и свака друга материја која изводи организам из оптималне равнотеже може у знатном степену бити мутагена. Различите врсте шумског дрвећа јако се разликују по карактеру индуциране променљивости. Врсте таксономски сродније имају мање више сличан индуковани варијабилитет, што потврђује да ефекат мутагеног фактора зависи од специфичности генотипа третиране врсте.

* Апсорбована енергија од 1000 r (рендгена) одговара енергији од 9,34 greja; 1 grej одговара енергији од 100 rada; 1 rad одговара апсорбованој енергији од 1,07 r.

Таблица 5. Утицај зрачења семена 8 од 10 третираних лишћарских врста терминалним неутронима на промене фенотипских особина и развој једногодишњих садница (Туцовић А., Николић Ђ., 1965)

Table 5. Effect of seed radiation in 8 out of 10 treated broadleaf species by terminal neutrons on the changes of phenotype characteristics and the development of one-year old seedlings (Tucović A., Nikolić Đ., 1965)

Интегр. доза Integral dose $t\text{-neut}\cdot\text{cm}^{-2}$	Преживљавање Survival %	Висина младица Seedling height			Дужина листа Leaf length		
		$X \pm S_x$	$S \pm S_s$	V	$X \pm S_x$	$S \pm S_s$	V
<i>Acer pseudoplatanus</i> L. - јавор							
0	100	46,97±1,5	14,63±1,0	31	8,52±0,1	1,28±0,3	15
10 ¹⁰	90	42,46±1,4	14,38±1,0	33	7,80±0,1	1,31±0,1	16
10 ¹¹	98	42,70±1,4	13,76±1,0	32	8,07±0,2	1,50±0,1	18
5·10 ¹¹	54	23,87±1,3	12,58±0,9	52	6,78±0,2	1,72±0,1	25
10 ¹²	26	21,00±1,0	7,08±0,7	33	5,88±0,3	1,70±0,2	28
<i>Acer platanoides</i> L. - млеч							
0	100	42,96±1,7	16,93±1,2	39	6,66±0,2	1,50±0,1	22
10 ¹⁰	95	40,38±1,2	13,65±1,0	33	6,83±0,2	1,52±0,1	22
10 ¹¹	90	38,91±1,6	15,83±1,1	40	6,38±0,2	1,53±0,1	23
5·10 ¹¹	81	37,91±1,6	16,04±1,1	42	6,38±0,2	1,54±0,1	24
10 ¹²	66	30,73±1,5	14,65±1,0	47	6,23±0,2	1,49±0,1	23
<i>Acer negundo</i> L. – пајавац, јасенолики јавор							
0	100	88,95±2,6	25,87±1,8	29	20,45±0,3	2,76±0,2	13
10 ¹⁰	111	82,16±2,5	25,14±1,8	30	19,52±0,3	3,10±0,3	15
10 ¹¹	117	83,60±2,8	28,35±2,0	33	19,12±0,3	2,76±0,2	14
5·10 ¹¹	117	83,47±2,4	23,50±1,7	28	19,01±0,3	2,83±0,2	14
10 ¹²	93	69,72±2,5	24,59±1,8	35	17,64±0,3	2,77±0,2	15
<i>Fraxinus viridis</i> Michx. (<i>Fraxinus pennsylvanica</i> var. <i>lanceolata</i> Sarg.)							
0	100	48,42±1,0	10,19±0,7	21	16,76±0,3	2,63±0,2	15
10 ¹⁰	114	45,99±1,7	11,61±0,8	25	15,46±0,3	2,87±0,2	18
10 ¹¹	114	43,69±0,6	9,11±0,6	20	15,01±0,3	2,58±1,2	17
5·10 ¹¹	97	41,64±1,0	10,28±0,7	24	16,02±0,3	3,27±0,2	20
10 ¹²	97	38,62±0,9	9,39±0,7	24	15,90±0,3	2,71±0,2	17
<i>Fagus moesiaca</i> (Domin. Maly) Czeczott. - буква							
0	100	14,72±0,4	3,71±0,3	25	4,27±0,1	0,93±0,1	21
10 ¹⁰	105	14,01±0,3	3,06±0,2	21	3,80±0,1	0,84±0,1	22
10 ¹¹	95	13,80±0,3	3,38±0,2	24	4,00±0,01	0,94±0,1	23
5·10 ¹¹	105	13,74±0,3	3,14±0,2	22	4,25±0,01	1,10±0,1	25
10 ¹²	86	13,14±0,3	3,12±0,2	23	3,59±0,1	1,21±0,1	33

Табела 5. Утицај зрачења семена 8 од 10 третираних лишћарских врста терминалним неутронима на промене фенотипских особина и развој једногодишњих садница (Тучовић А., Николић Ђ., 1965) - наставак

Table 5. Effect of seed radiation in 8 out of 10 treated broadleaf species by terminal neutrons on the changes of phenotype characteristics and the development of one-year old seedlings (Tucović A., Nikolić Đ., 1965) - continue

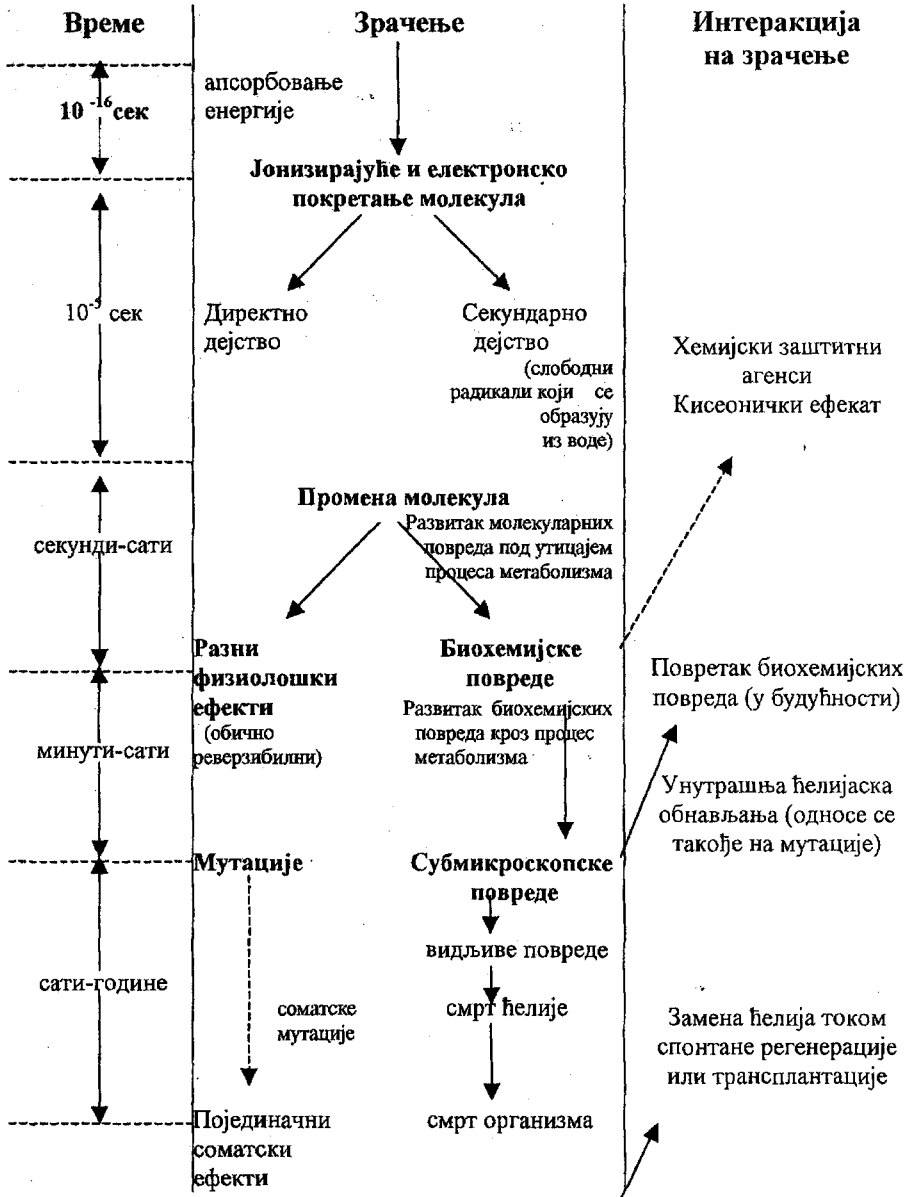
Интегр. доза Integral dose $t \cdot \text{neut} \cdot \text{cm}^{-2}$	Преживљавање Survival %	Висина младица Seedling height			Дужина листа Leaf length		
		$\bar{X} \pm S_x$	$S \pm S_s$	V	$\bar{X} \pm S_x$	$S \pm S_s$	V
<i>Caragana arborescens</i> Lam. - карагана							
0	100	51,20±1,6	15,59±1,1	30	7,92±0,2	1,64±0,1	20
10 ¹⁰	105	55,51±1,7	17,34±1,2	31	7,66±0,2	1,51±0,1	19
10 ¹¹	103	50,32±2,0	19,80±1,4	39	7,86±0,2	1,90±0,1	24
5·10 ¹¹	90	53,53±1,5	15,05±1,1	28	7,81±0,1	1,42±0,1	18
10 ¹²	65	50,73±1,5	14,65±1,0	28	7,65±0,1	1,30±0,1	16
<i>Ailanthus glandulosa</i> Desf. - кисело дрво, пајасен							
0	100	93,38±2,6	18,28±1,8	19	35,20±0,8	5,29±0,5	15
10 ¹⁰	107	94,54±2,8	19,57±2,0	20	34,98±0,7	5,09±0,5	14
10 ¹¹	109	101,02±2,7	19,16±1,9	18	38,48±0,9	6,78±0,7	17
5·10 ¹¹	98	90,16±2,0	13,75±1,4	15	33,38±0,6	4,52±0,5	13
10 ¹²	84	92,22±3,4	23,90±2,4	25	37,84±1,0	6,78±0,7	17
<i>Amorpha fruticosa</i> L. - багремац, чивитњача							
0	100	73,24±2,1	20,74±1,7	28	18,15±0,3	3,09±0,2	17
10 ¹⁰	84	85,43±1,6	15,78±1,1	18	20,12±0,3	2,87±0,2	14
10 ¹¹	98	76,09±1,9	18,73±1,2	24	18,16±0,3	3,43±0,2	18
5·10 ¹¹	102	73,41±1,7	17,35±1,2	23	17,17±0,3	3,06±0,2	17
10 ¹²	89	79,24±2,0	19,98±1,4	25	18,59±0,3	2,67±0,2	14

Одсуство већег броја мутана у потомствима врста након предсетвеног третмана сувог семена гама зрацима (H_0) и појава бројних мутаната у одгајеним садницама по третирању неутронима ($t \cdot h_0$), доводи се у везу: а) са ефектом тзв. „одгођених генских мутација“ и б) са евидентним структурним променама хромозома у ћелијама садница (делеција, инверзија, дупликација, транслокација и сл.), претходно третираним неутронима (Васић Р., Александер З., 1961, Дубинин П.Н., 1985 и др.).

Евидентиране примарне озледе гена и хромозома изазване радијацијом представљају само потенцијалне промене. Трансформација примарних озледа у мутације није тренутни догађај, већ многоетапни (таблица 6). У датој табlici приказан је вишеетапни развитак озледе од апсорбоване енергије до појаве мутације или угињућа третираних организама у односу на време, организам и спољашњу средину. Настале озледе пролазе кроз многоетапни процес фиксације, који се окончава појавом правих мутација. Суштина овог процеса постаје позната тек детаљним изучавањем

Таблица 6. Постепен развитаk радијационих озледа од апсорбције енергије до коначног ефекта или угинућа организама (Ваcq Z., Aleksander P., 1961)

Table 6. Gradual development of radiation injuries from energy absorption to the final effect or death of the organism (Ваcq Z., Aleksander P., 1961)



молекула ДНК. Као и радијација, већина хемијских мутагена поседује универзално деловање тј. изазивања мутација.

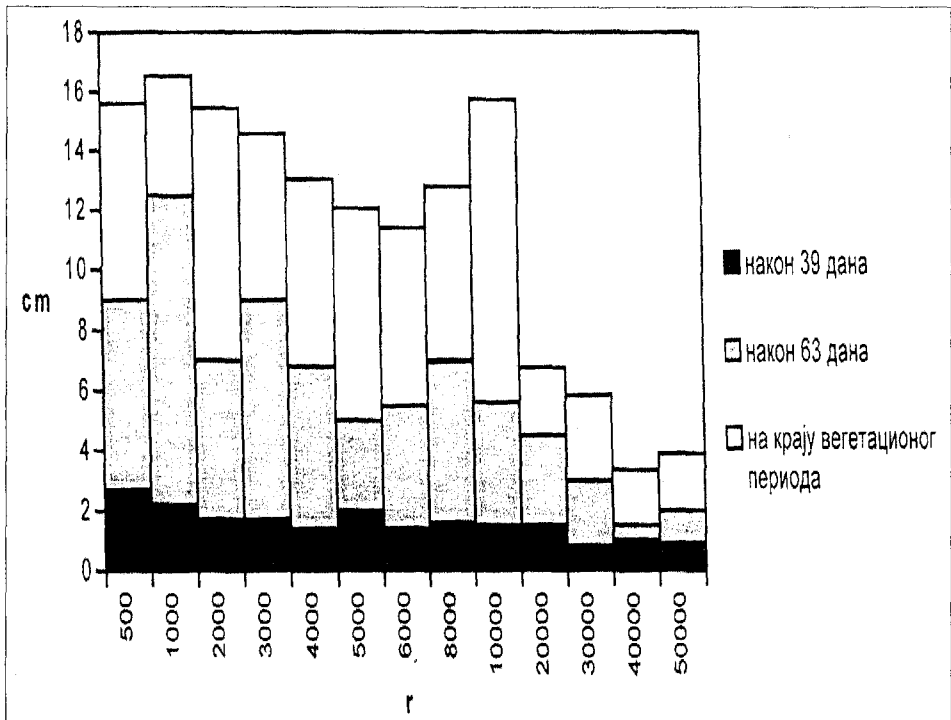
Основни резултат дејства мутагена на атоме зраченог материјала је јонизација (образовање јона и ослобађање електрона из атома и молекула). Ослобођени електрони поседују кинетичку енергију која утиче на зрачену материју. Карактер промена, које се одигравају у озраченој материји, може се сагледати из приказа процеса у табелици 6. образовање јона и и ослобађање електрона означава почетак сложеног ланца физичко-хемијских процеса, који доводе до промена молекула, а затим до измена у биохемијским процесима, услед чега долази до мутације гена и кидања хромозома. Важном кариком овог процеса јавља се радијационо распадање воде, основног саставног дела сваког организма. Јонизујућа зрачења изазивају у води образовање водоник супероксида у мерљивим количинама. Врло велику улогу у индиректном дејству зрачења имају водоник-пероксид и слободни радикали. Вода може образовати радикале ОН или НО₂, који поседују високореакциону способност и због тога могу кидати нуклеинске киселине у присуству кисеоника или без њега, на рачун покретања молекула воде и слободних радикала.

Присуство или одсуство кисеоника у моменту зрачења, има услед тога, велик утицај на частину мутација (кисеонички ефекат). Установљено је да на частину хромозомских аберација јако утиче садржај кисеоника у озраченом материјалу у време третирања. При замени кисеоника нпр. азотом, частина аберација се јако снижава, према томе аноксија може бити ефикасно заштитно средство од радијационих промена (Васц Р., Аleksander Z., 1961). За објашњење факта аноксије предложене су две хипотезе: а) да при одуству О₂ настаје мање аберација, него при његовом присуству и б) у одуству О₂ озледе се обнављају брже него при његовом присуству. Већина истраживача сматра да је друга хипотеза вероватнија.

Коришћени методи индуковања мутација нагло увећавају број насталих мутација, што осетно обогаћује полазни материјал за његово даље оплеменеивање.

Табела 7. Основни типови мутација дрвећа, жбуња и повјуша према „условима“ настанка
Table 7. The basic mutation types of trees, shrubs and climbers, according to the „conditions“ of origin

Типови мутација Mutation types	Услови средине Environment conditions
Спонтане Spontaneous	Природни услови спољашње средине Natural conditions of environment
Индуковане Induced	Експериментални (контролисани) услови Experimental (controlled) conditions
Условно спонтане Conditionally spontaneous	Присуство мутагених материја у ваздуху, води и атмосфери изнад дозвољених граница Presence of mutagenic substances in the air, water and atmosphere, above critical levels



Графикон 1. Утицај предсетвеног зрачења семена на висински прираст хибридних топола (*Populus x marilandica* cv. *regenerata* x *P. euramericana* cv. *serotina*) након 39, односно 63, дана од сетве и на крају вегетационог периода (Јовановић Б., Туцовић А., 1960)

Diagram 1. Effect of pre-sowing radiation on hybrid poplar (*Populus x marilandica* cv. *regenerata* x *P. euramericana* cv. *serotina*) height increment, 39 i.e. 63 days after sowing and at the end of the vegetation period (Jovanović B., Tucović A., 1960)

Док се у природи спонтано развије једна уочљива мутација на 10000 до милион биљака, зрачењем или другим мутагенима се честина мутација увећава од 10-100%, претходно третираних потомака. Комбиновањем селекције мутаната са хибридизацијом и селекцијом обезбеђује се синтеза многих украсних и адаптивних, високорепродуктивних култивара. На основу напред изнете анализе и све већег нагомилавања мутантних материја у ваздуху, води и земљишту, сматрамо да поред спонтаних, индукованих мутација данас треба уочавати и издвајати и трећу категорију мутаната, тзв. „условно спонтане мутације“ (таблица 7). Загађивање животне средине организама има већ глобалан, планетаран карактер. Да би се очувала и унапредила животна средина ОУН се залаже да се параметри животне средине одрже на највишем нивоу. Препоручују се граничне вредности за велики број радијационих и загађујућих хемијских и др. материја, као основа за доношење стандарда за очување

животне средине у појединим земљама, прилагођених њиховим специфичним економским и културним условима.

4. ЗАКЉУЧЦИ

Низ већ објављених радова указује, да образовање мутација фантастично увећава променљивост. Неке мутације непосредно увећавају економску вредност дрвећа, жбуња и повијуша. Друге постају корисне тек кроз ефекте остварљиве рекомбинацијама. Са издвајањем категорије условно спонтаних мутација друштвени интерес ка изучавању мутација расте. Данас можемо само делимично утицати на сумарни мутациони процес (спонтане+условно-спонтане) и његову контролу на нивоу генских и хромозомских мутација. Нама тек предстоји, уз помоћ детаљних експерименталних изучавања сумарних мутација, период много дубљих истраживања, него што је учињено у нас до данашњег времена.

Коришћење евидентираних мутација пружа оплемењивачима могућност да усмеравају специјацију дрвенастих врста односно знатно побољшање биљне производње, првенствено украсних култивара. Практична вредност мутаната код шумског дрвећа нарочито се испољава у појави и коришћењу својстава гигантизма.

ЛИТЕРАТУРА

- Васц Z., Aleksander P. (1961): *Fundamentals of Radiobiology*, London
- Бобинац М., Туцовић А., Исајев В. (2000): *Одлике летњег цветања стабала лужњака (Quercus rubur L.) и крупнолистног медунца (Quercus virgiliana Ten.)*, књига резимеа, VI симпозијуму о флори југоисточне Србије, Сокобања (76)
- Dubin P.N. (1985): *Genetics*, Shtiinsa publishers, Kishinev
- Ђукић М., Туцовић А. (1993): *Варијабилност пола у цвастима жалосних врба и њен таксономски значај*, III Симпозијум о флори југоисточне Србије, Пирот (155-164)
- Исајев В. (1987): *Оплемењивање оморике (Picea omorika /Panč/Purkyně) на генетичко-селективним основама*, докторска дисертација у рукопису, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
- Исајев В., Туцовић А., Матаруга М. (2000): *Прилог екстремној променљивости мечије леске и њен значај*, књига резимеа, VI симпозијум о флори југоисточне Србије, Сокобања (79)
- Исајев В., Туцовић А., Шијачић-Николић М. (1996): *Достигнућа у оплемењивању мунике (Pinus heldreichii Christ.) у Србији*, Шумарство 1-2, СИТШИПДС, Београд (13-21)
- Исајев В., Туцовић А., Шијачић-Николић М. (1997): *Двополност и једнополност приречног јавора (Acer ginnala Maksim.) у Београду*, сажетци, I Симпозијуму популационе и еволуционе генетике, Тара (22)

- Јовановић Б., Туцовић А. (1959): *Запажања о дејству јонизирајућег зрачења на семе и прираст (Populus virgiliana Foug.)*, претходно саопштење, Шумарство 9-10, СИТШИПДС, Београд (451-462)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1960): *Запажања о дејству јонизирајућег зрачења на семе неких еуроамеричких топола*, Радови на истраживању топола, Београд (59-87)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1962): *Редак случај једнодомности (моноеције) код домаће црне тополе (Populus nigra L.)*, Топола 7-8, Удружење шумарских инжењера и техничара - Институт за тополарство, Нови Сад (46-50)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1969): *Нов варијетет клеке (Juniperus communis L.) на Делиблатској пешчари*, Зборник радова Делиблатски песак, Београд (109-112)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1977): *Појава неправилности у дебљинском прирашћивању неких стабала јеле (Abies alba Mill.) на Гочу*, Шумарство 5, СИТШИПДС, Београд (25-30)
- Остојић Д., Димовић Д. (1999): *Балканска буква са висећим гранама на Шар планини*, Заштита природе 51, Завод за заштиту природе Србије, Београд (47-50)
- Saakov G.S., Rieksta P.A. (1973): *Rozi, Zinatne, Riga*
- Тошић М. (1999): *Клонски архиви јеле вретенастог облика круне код Ивањице-пилот објекти за заштиту и даље оплемењивање*, абстракти, II Конгрес генетичара Србије, Сокобања (209-210)
- Туцовић А. (1965): *Систематска и биогеолошка истраживања црне тополе (Populus nigra L) у Србији*, докторска дисертација у рукопису, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
- Туцовић А. (1971): *Образовање цвасти и цветова на деблу и безлисним гранама код Malus floribunda Sieb.*, Шумарство 7-8, СИТШИПДС, Београд (23-28)
- Туцовић А. (1973): *Појава и неке карактеристике патуљастих биљака у самооплодном потомству колхидског јавора*, Гласник Природњачког музеја 7, Природњачки музеј, Београд (57-66)
- Туцовић А. (1982): *Гранате цвасти у иве, анцестрално својство у еволуцији врба*, Гласник Шумарског факултета 59, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (39-49)
- Туцовић А. (1987): *Међуврсна хибридизација црних топола и њен еволуциони стадијум*, Гласник Шумарског факултета 69, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (19-26)
- Туцовић А. (1987): *Појава и значај „вивипарије“ - одсуства мировања семена*, Семенарство 4-6, Друштво за семенарство Југославије, Загреб (189-201)
- Тусовић А. (1989): *Characteristics of syngameon in continental and Mediterranean distribution of Black poplars*, Periodicum Biologorum, Societas scient, Naturalium, Zagreb (156-157)
- Туцовић А. (1990): *Генетика са оплемењивањем биљака*, Научна књига, Београд
- Туцовић А. (1993): *Апомиксис и интерспецијес хибридизација бреза*, Гласник Шумарског факултета 76, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (31-38)
- Туцовић А. (1995): *Неоменија у најасена (Ailanthus altissima Swingle.)*, Acta herbológica, Vol 4, № 2, Унија биолошких научних друштава Југославије, Београд (119-127)
- Туцовић А. (1992): *Прилог проучавању екстремне променљивости домаће црне тополе (Populus nigra L.)*, Шумарство 3-8, СИТШИПДС, Београд

- Туцовић А. (1966): *Вегетативна мутација једног дела стабала граба у Топчидеру*, Гласник Музеја шумарства и лова 6, Музеј шумарства и лова, Београд (125-133)
- Туцовић А., Исајев В. (2000): *Карактеристике и варијабилност клијаваца багремца (Athyra fruticosa L.) - коров врста на плавним стаништима*, Acta herbologica, Vol. 9, № 1, Унија биолошких научних друштава Југославије, Београд (101-111)
- Туцовић А., Исајев В. (2001): *Утицај епигенског система на распоред листова Punica granatum L.*, Гласник Шумарског факултета 84, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (71-84)
- Туцовић А., Исајев В., Шијачић-Николић М. (1999/а): *Типови неотеније код дрвећа и њихов значај*, абстракти, II Конгрес генетичара Србије, Сокобања (214-215)
- Туцовић А., Исајев В., Шијачић-Николић М. (1999/б): *Цветање Acer saccharinum L., појава, учесталост полигамије и полних мозаика*, абстракти, II Конгрес генетичара Србије, Сокобања (213-214)
- Туцовић А., Исајев В., Шијачић-Николић М. (2000): *Појава и типови пролиферације шишарица смрче, ариша и криптомерије*, књига абстракта, VI Симпозијум о флори југоисточне Србије, Сокобања (81)
- Туцовић А., Јовановић Б. (1970): *Ретка појава антокладије код Populus candicans Ait.*, Топола 3-6, Удружење шумарских инжењера и техничара - Институт за тополарство, Нови Сад
- Туцовић А., Јовановић Б. (1971): *Утицај материнских стабала на развој и неке карактеристике хибридне комбинације: Betula pubescens X B. papyrifera Marsh.*, Зборник Института за шумарство и дрвну индустрију 10, Институт за шумарство и дрвну индустрију, Београд (99-107)
- Туцовић А., Николић Ђ. (1965): *Утицај зрачења семена неких лишћара термалним неутронима на промене фенотипских особина и развој једногодишњих садница*, Шумарство 6-8, СИТШИПДС, Београд (211-225)
- Туцовић А., Николић Ђ. (1966): *Прилог методу интерног зрачења шумског дрвећа преко фертилних грана*, Шумарство 7-8, СИТШИПДС, Београд (3-10)
- Туцовић А., Николић Ђ. (1967): *Прилог истраживању радиосензитивности шумског дрвећа*, Шумарство 2, СИТШИПДС, Београд (11-14)
- Туцовић А., Оцокољић М. (2000): *Соматска мутације једног дела стабла пираканте (Pyracantha coccinea Rom.)*, абстракти, VI Симпозијум о флори југоисточне Србије и о суседних подручја, Сокобања (79)
- Тусовић А., Стилиновић С. (1972): *Viviparousness in Pinus heldreichii Christ.*, Genetika, Vol. 4, № 2, Унија биолошких научних друштава Југославије, Београд (193-200)
- Туцовић А., Стилиновић С. (1973/а): *Прилог проучавању унутарпопулационе променљивости аленског бора*, Шумарство 5-6, СИТШИПДС, Београд (3-10)
- Туцовић А., Стилиновић С. (1973/б): *Пролиферација шишарица криптомерије (Cryptomeria japonica Don.)*, Гласник Природњачког музеја, серија Ц, књига 28, Природњачки музеј, Београд (81-89)
- Туцовић А., Стилиновић С. (1975/а): *Честина вивипарије код мунике у зависности од величине популације*, Гласник Природњачког музеја, серија Ц, књига 8, Природњачки музеј, Београд (65-71)
- Туцовић А., Стилиновић С. (1975/б): *Резултати вишегодишњег истраживања факултативно-аутономног апомиксиса код Ginkgo biloba L.*, Гласник Природњачког музеја, серија Ц, књига 8, Природњачки музеј, Београд (53-63)

Туцовић А., Жујовић К. (1973): *Утицај самоопрашивања на унутрашња својства семена и једногодишњих садница ликвидамбара*, Гласник Шумарског факултета 44, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (151-160)

Тусовић А., Жујовић К. (1975): *Radicalflorinen bei den reiche das stammes Chaenomeles Lindl.*, Naučnite trudove na VLTI, Tom XXI, Sofia (75-87)

Aleksandar Tucović

Vasilije Isajev

Mirjana Šijačić-Nikolić

SPONTANEOUS AND INDUCED MUTATIONS IN THE TREES AND SHRUBS OF SERBIA AND THEIR USABILITY VALUE

Summary

Mutations include the changes of the inherited material and they occur naturally, but very rarely. This paper presents the spontaneous and induced mutations, their frequency of occurrence and applicability for the needs of plant production in forestry. The initial material includes the trees and shrubs of Serbia, and the methods are the comparative morpho-physiological analysis, ionising radiation and chemical mutagenic half-sib tests.

Spontaneous mutations in our country have been recorded more frequently since the sixties and the study of intra-specific variability of trees and shrubs in Serbia has been intensified. They include the changes of growth habit, character of increment, abnormalities in the structure of vegetative and generative organs. By selection and vegetative propagation, numerous ornamental tree and shrub varieties have been synthesised over a more or less long period. After the discovery of the vigour of triploid mutants trees, their mass production has been elaborated: by crossing triploid and diploid trees.

By the treatment of the reproductive material by ionising radiation (UV, gamma rays, terminal neutrons), and chemical mutagenic materials, the frequency of mutations increased drastically, especially with higher doses up to 100% in the treated organisms. The mutants have, as a rule, reduced growth elements, reduced adaptation, and when selected and propagated vegetatively, they ensure a rich initial material for the synthesis of numerous ornamental cultivars of trees and shrubs. The method of radiation breeding is the most promising for the improvement of ornamental plants, while mass production of triploid mutants is the only method used in the improvement of forest trees.