

Александар Туцовић  
Василије Исајев  
Мирјана Шијачић-Николић

UDK: 630\*165  
Оригинални научни рад

## ФУНКЦИОНАЛНА ДИПЛОИДИЗАЦИЈА И ПРИРОДНА И УСМЕРЕНА ЕВОЛУЦИЈА ДРВЕЋА

**Извод:** Знања о дрвећу почетком XXI века не могу се поредити са онима почетком 50-тих година XX века. Дрвеће се одликује дуговечношћу, адаптивношћу, великом променљивошћу, веома сложенем организацијом, не само морфолошким, анатомском и физиолошким, већ и на генетичком нивоу. У раду се разматра улога функционалне диплоидизације дрвенастих полиплоида на генетичку организацију садашњих диплоида (секундарних, терцијарних и кватерних). Процес диплоидизације има огроман еволуциони и технолошки потенцијал.

**Кључне речи:** дрвеће, голосеменице, скривеносеменице, диплоидизација, еволуција

### FUNCTIONAL DIPLOIDISATION AND NATURAL AND ARTIFICIAL EVOLUTION OF TREES

**Abstract:** The knowledge of trees at the beginning of the 21<sup>st</sup> century cannot be compared to that in the early fifties of the 20<sup>th</sup> century. Trees are characterised by longevity, adaptation, high variability, very complex organisation, not only morphological, anatomical, physiological, but also at the genetic level. The effect of functional diploidisation of woody polyploids on genetic organisation of actual diploids (secondary, tertiary and quaternary) has been dealt with. The process of diploidisation has a huge evolution and technological potential.

**Key words:** trees, angiosperms, gymnosperms, diploidisation, evolution

## 1. УВОД

Оплемењивање дрвећа у развијеним земљама започето је пре 250 година, а у нас пре 50 година. Наиме, дрвеће је подвргнуто оплемењивању најдоцније у односу

*др Александар Туцовић, редовни професор, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд*

*др Василије Исајев, ред. професор, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд*  
*др Мирјана Шијачић-Николић, доцент, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд*

на друге економски значајне васкуларне биљке. На почетку оплемењивања дрвеће је у односу на друге биљке третирано као организми са дугим јувенилним периодом, односно са касним уласком у репродуктивну фазу, изразитом ксеногамијом (странооплодњом) и униформношћу својстава. Уједначеност особина објашњавала се класичним концептом генетичке структуре њихових састојина. Према овој, тада владајућој, концепцији, својства дрвећа контролишу парови гена размештени дуж хромозома у хомозиготном или хетерозиготном стању. Како у популацијама преовлађују хомозиготи и хетерозиготи са доминантним генима у односу на хомозиготе са рецесивним генима, које природна селекција рано елиминише, униформност је дуго сматрана битном одликом тзв. „дивљих“ састојина шумског дрвећа. Овај рад је прилог новим схватањима о генетичкој структури популација шумског дрвећа и представља прилог теорији о „полазном материјалу“. Опште је прихваћено схватање да карактер оплемењивања: емпиријско или научно - зависи од дубине познавања полазних популација или стабала (Туцовић, 1966, Исајев, 1986, Шијачић-Николић, 2001, итд.).

## 2. МАТЕРИЈАЛ И МЕТОД РАДА

За објекат су одабране врсте дрвећа и жбуња хладног, умереног, медитеранског и једним делом субтропског подручја северне хемисфере. Као метод истраживања коришћена је специјска и интерспецијска цитогенетско-еколошка анализа (Муратова *et al.*, 1988, Volkhovskikh *et al.*, 1969). Компатибилност и инкопатибилност сродних и удаљених врста дрвећа приказана је на основама обављене хибридизације топола у нас (Јовановић, Туцовић, 1957, 1960, 1969, Туцовић, 1987, 1988, 1989), а преглед евидентираних спонтаних мутација дрвећа и жбуња у Србији на основама упоредно морфолошке, ређе и експерименталне анализе полусродника (Туцовић, Исајев, Шијачић-Николић, 2002).

## 3. РЕЗУЛТАТИ АНАЛИЗА И ДИСКУСИЈА

Унутар анализираних врста дрвећа и жбуња диплоидни број хромозома варира од 12-308 (табела 1). Појава сталног увећања основних бројева хромозома ( $n=6$  или 7, према Мауг, 1970 и Grant, 1981) свакако је резултат органске еволуције. Разлике у растућим диплоидним бројевима исказане су условно на четири структурна нивоа: примерном, секундарном, терцијерном и кватерном. Голосеменице карактерише осетно мањи број секундарних диплоида, мали број терцијерних диплоида, од неких аутора третираних као алоплоида, мада су за 100-180 милиона година старији од скривеносеменица. Нагло увећање парних бројева хромозома карактеристично је управо за скривеносеменице, како дикотиле тако и монокотиле и ако њихова еволуција обухвата нешто више од 70 милиона година. Скривеносеменице

**Табела 1.** Квантитативна дистрибуција 3138 врста дрвећа и жбуња по родовима  
**Table 1.** Quantitative distribution of 3138 tree and shrub species per genera

Врста Species	Измењена основна особина Changed basic property
<i>Abies alba</i> Mill., јела	Абнормалност дебљинског прирашћивања
<i>Abies alba</i> Mill., јела	Вретенаста крошња
<i>Cryptomeria japonica</i> Don., криптомерија	Фертилно-вегетат. пролиферација шишарица
<i>Ginkgo biloba</i> L., гинко	Факултативно-аутономни апомиксис
<i>Larix decidua</i> Mill., ариш	Пролиферација шишарица
<i>Larix leptolepis</i> Gord., јапански ариш	Прорастање шишарица
<i>Picea omorika</i> (Panč.) Purk., оморика	Двополност стробила
<i>Picea omorika</i> (Panč.) Purk., оморика	Стабала без бочних грана
<i>Picea abies</i> Karst., смрча	Вегетативна пролиферација шишарица
<i>Pinus halepensis</i> Mill., алепски бор	Серотинија шишарица
<i>Pinus heldreichii</i> Christ., муника	Вивипарија семена
<i>Pinus heldreichii</i> Christ., муника	Жбунасто-патуљаст раст
<i>Juniperus communis</i> L., клека	Гранчице типа <i>viminalis</i>
<i>Acer leatum</i> Mey., колхидски јавор	Патуљасте биљке
<i>Acer saccharinum</i> L., сребрнолисни јавор	Полни мозаици
<i>Ailanthus altissima</i> Sw., пажасен	Неотенија
<i>Amorpha fruticosa</i> L., багренац	Индукована неотенија
<i>Amorpha fruticosa</i> L., багренац	Панашираност листова
<i>Betula pubescens</i> Ehrh., маљава бреза	Партогенеза
<i>Carpinus betulus</i> L., граб	Вегетативна химера
<i>Chaenomeles japonica</i> Lindl., јапанска дуња	Радицифлорија
<i>Corylus colurna</i> L., мечија леска	Хетерофилија
<i>Fagus moesiaca</i> (d. M.), мезијска буква	Абнормалности мртве коре типа <i>tuberculata</i>
<i>Fagus moesiaca</i> (d. M.), мезијска буква	Висеће гране типа <i>pendula</i>
<i>Liquidambar styraciflua</i> L., ликвидамбер	Патуљаст раст садница
<i>Malus floribunda</i> , украсна јабука	Каулифлорија
<i>Populus nigra</i> L., црна топола	Висеће гране типа <i>pendula</i>
<i>Populus nigra</i> L., црна топола	Једнодомост стабала
<i>Populus nigra</i> L., црна топола	Разгранатост мушких реса
<i>P. candicans</i> Aiton., онтаријска топола	Рана антокладија
<i>Punica granatum</i> L., нар, мограњ	Спиралан и пршљенаст распоред листова
<i>Salix caprea</i> L., ива	Гранате плодне цвасти
<i>Salix x chrysocoma</i> Dode	Полигамија цвасти

**Легенда:** (a) примарним, (b) секундарним, (c) терцијерним, (d) кватерним диплоидима према хромозомским бројевима (2n), унутарврским полиплоидима (u.p.) и врстама са различитим бројевима хромозома (b.p.)

**Legend:** (a) primary, (b) secondary, (c) tertiary, (d) quaternary diploids according to chromosome numbers (2n), intraspecific polyploids (u.p.) and species with different chromosome numbers (b.r.)

**Напомена:** + број родова са два и ++ број родова са три сукцесивна нивоа диплоида

**Note:** + number of genera with two and ++ with three successive levels of diploids

**Табела 2.** Однос сегрегација по једном гену (A:a) на ауtotетраплоидном нивоу  
**Table 2.** Ratio of segregation per one gene (A:a) at the autotetraploid level

	$\frac{1}{16} AAaa$ $\frac{1}{8} Aaaa$		$\frac{1}{16} AAAa$ $\frac{1}{8} Aaaa$	
	$\frac{1}{16} AAaa$	$\frac{1}{8} Aaaa$	$\frac{1}{16} AAAa$	$\frac{1}{8} Aaaa$
$\frac{1}{16} AAaa$	$\frac{1}{8} Aaaa$	$\frac{1}{16} AAAa$	$\frac{1}{8} Aaaa$	$\frac{1}{16} AAAa$

карактерише далеко већи број врста категорије примарних, секундарних, терцијерних диплоида, а и појава кватерних диплоида. Код монокотила нема врста из категорије примарних диплоида, као и осетно мањи број врста диплоида осталих категорија. Свако оштро одступање од примарних бројева хромозома врста увећава број и варијабилитет врста скривеносеменица, а самим тим и појаве нових својстава. Еволуција у правцу виших нивоа бројева парних хромозома усложњава биолошку репродукцију и ствара јака ограничења при сегрегацији и рекомбинацијама, па тако нпр. при самоопрашивању ауtotетраплоида генотипа AAaa односи сегрегација у потомству у односу на диплоидни генотип веома се разликују.

Квантитативни односи фенотипова у ауtotетраплоида после самооплодне и анализирајућег укрштања дати су у табели 2. Већину полиплоида карактерише умањена плодност, што условљава велике тешкоће при селекцији полиплоида. У табели 3 наведена је могућност укрштања диплоида и тетраплоида (према више аутора)

**Табела 3.** Образовање триплоида при реципрочним укрштањима диплоида и тетраплоида (према више аутора)  
**Table 3.** Formation of triploids in reciprocal crossings of diploids and tetraploids (after several authors)

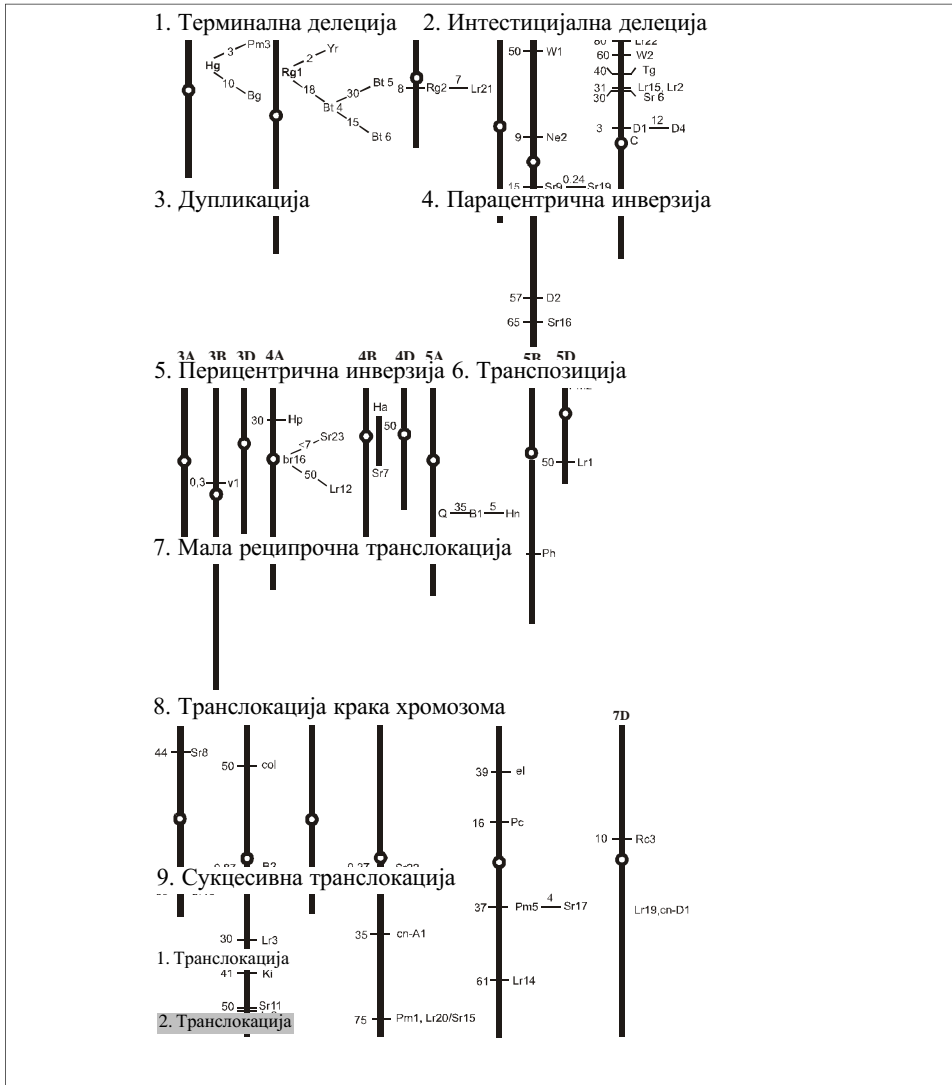
$\frac{1}{2} AA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$
$\frac{1}{2} AA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$
$\frac{1}{2} AA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$	$\frac{1}{4} AAA$

могућност укрштања диплоида и тетраплоида или реципрочно, која обезбеђују: (I) масовно образовање триплоида (II и III) појаву инкопатибилности при једносмерном укрштању - размножавању и (IV)

случај потпуне инкопатибилности, који се може превазићи клонирањем триплоидног стабла. Триплоидија код шумског дрвећа, нарочито код скривеносеменица (бреза, јова, топола, итд.) има еволуциони значај. Код малог броја врста срећу се триплоиди који се одликују брзим растом и отпорношћу на неповољне факторе спољашње средине (Туцовић, Исајев, 1994, 1995, Исајев *et al.*, 1996). Полиплоидија у свим случајевима нарушава историјски настао ниво биолошке репродукције; умањена плодност је један од главних проблема умножавања дрвећа.

Појава нових особина као и елиминисања-отклањања јаким ограничења у плодности врста тј. при сегрегацији и рекомбинацијама гена-означена је као функционална диплоидизација (Дубинин, Глембоцки, 1967, Grant, 1984, Туцовић, Исајев, 1994, итд.). Процес функционалне диплоидизације врста обезбеђује стабилне гентичке механизме при њиховој биолошкој репродукцији идентичне оним код примарних диплоида. Диплоидизација врста обезбеђује сталност развића стабала благодарећи компензационом ефекту једноструко и вишеструко умножених и измењених хромозома и гена. Функционална диплоидизација је имала и данас има значајну улогу у еволуцији дрвећа и жбуња у слободној природи. Може се претпоставити да је процес функционалне диплоидизације кључни фактор, који обезбеђује врстама дрвећа и жбуња да еволуирају до високих нивоа парности бројева хромозома. Значајан пример су дудови (род *Morus* L., основни број хромозома  $2n=28$ ). Од 1000 форми, одгајених у Јапану, 126 су алоплоиди (Дубинин, Глембоцки, 1967), па је експериментална плоидија значајна метода оплемењивања врста дудова. Основни критеријуми, по којима је могућно разликовати диплоиде са високим бројевима парних хромозома и алоплоиде је образовање мултивалената (често са неколико типова валената). У поређењу са алоплоидима, аутоплоидија дудова је изузетно ретка појава. Поред тога, функционална диплоидизација условила је способност старих врста да образују нове врсте са високим бројевима хромозома, нпр. *Morus cathayana* са 56, 84, 112; *Morus tilifolia* са 84, *Morus levigata* Wall. са 56, *Morus nigra* L. са 89-106 односно најчешће 308 (Болховскикх *et al.*, 1969). Наиме, диплоидизација врста удахњује у старе врсте, нову, стартну основу (нов живот) за даљу еволуцију. Уколико је млађа врста дрвећа и жбуња утолико је у њој више унутарврских полиплоида. На почетним етапама образовања шумске вегетације уочава се већи удео полиплоида него доцније, када су већ оформљене климатогене и климазоналне заједнице. Уочљива зависност између растућих парних бројева хромозома и појава нових особина, насељавања нових станишта и др., која колико год уочљива, ретко је схватана као део перманентне еволуције органског света. Благодарећи функционалној диплоидизацији врста, настају широке могућности образовања нових особина врста, као и нових облика интеракција гена који обезбеђују вишеструко увећану животну способност, односно животну виталност врста дрвећа и жбуња, нарочито лишћара.

Процес функционалне диплоидизације дрвећа је више етапан, дуготрајан и веома сложен процес. Он обухвата промене у правцу виших нивоа бројева парних хромозома врста: (1) структурне промене мутације хромозома, (2) мутације гена и (3) уклањање прекобројне променљивости биолошком репродукцијом (Туцовић, Исајев, Матаруга, 2003). Структурне мутације хромозома (слика 1) обезбеђују скраћивање (делеције) или издуживање (дупликације) хромозома као и осетне измене у сукцесивним низовима гена у хромозомима. Овим изменама се елиминише неповољна, неадаптивна променљивост (делеције) или фиксира адаптивна променљивост (дупликације, инверзије, транслокације). Евидентирање гена у хромозоми-



**Слика 1.** Типови структурних измена хромозома  
**Figure 1.** Types of structural changes of chromosomes

**Напомена:** У свим случајевима стандардни хромозом (**st**) пореди се са хромозомом који трпи промену као резултат престојавања (**izm**). Стрелицама су означене тачке кидања на стандардном хромозому на којима може настати дата измена. Центромера је приказана у виду елипсе смештене на средини или скоро на средини хромозома.

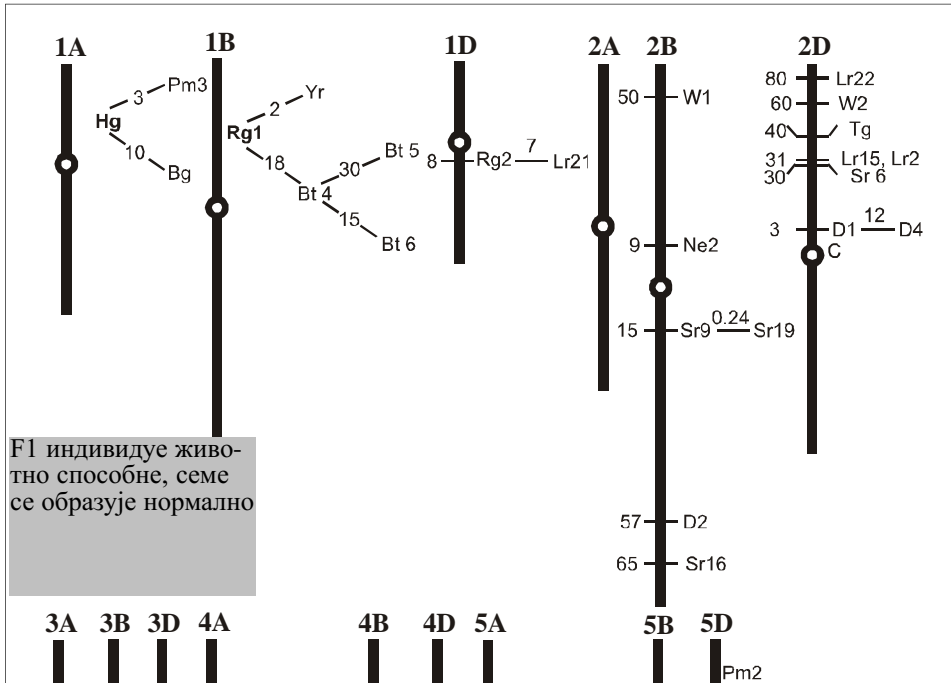
**Note:** In all cases, the standard chromosome (**st**) is compared to the chromosome subject to change as the result of transformation (**izm**). The arrows mark the points on the standard chromosome, where the change can occur. The centromere is presented as an ellipse in the centre or almost in the centre of the chromosome.

ма повезано је са коришћењем генетских мутација путем осмишљених укрштања у експерименталним огледима (табела 4). Оптимални ниво функционалне диплоидизације остварује се преко прилагођености стабала врста дрвећа и жбуња спољашњим условима средине у сукцесивним генерацијама, односно израженој компатибилности која преко леталних и полулеталних потомака уклања прекомерну променљивост и инкопатибилност која преко генетичке изолације обезбеђује заштиту и очување генетичких новина унутар сродних врста (слика 2 и 3). Деловање свих генетичко-еколошких регулаторних фактора рекомбинационог система директно се остварују кроз сукцесивне генерације (Туцовић, Исајевић, 1994). Данас је јасно да функционална диплоидизација представља моћан процес. Тако код дугоживећих врста дрвећа нов ниво диплоидности остварује се преко њихове прилагођености условима средине. Процес диплоидизације супротставља се свим неповољним тенденцијама, обезбеђујући предност врстама са високим парним бројевима хромозома, уз репродуктивну способност на нивоу примарних диплоида.

Инвентаризација екстремне променљивости, спонтаних и других мутаната шумског дрвећа новијег је датума (таб. 5), мада је њихова експериментална генетичка анализа од великог значаја за детерминацију парова хомологих хромозома, за утврђивање локације доминантних и рецесивних гена, као и за генетичку картографију,

**Табела 4.** Генетичка сегрегација зеленкасте боје цвета (ch), рецесивне мутације *Lycopersicon esculentum* при укрштању са биљкама трисомицама по 8. хромозому  
**Table 4.** Genetic segregation of the greenish flower colour (ch), recessive mutation of *Lycopersicon esculentum* in crossing with trisomic plants by 8<sup>th</sup> chromosome

$ch^+ch^+ch^+$ трисомик $2n+1$ (жутицветови) ↓ $ch^+ch^+ch^+$ трисоми $F_1$ (жутицветови) ↓ самогранице ↓	X ↓ :	$chch$ диплоид: $2n$ (зеленасицветови)  $ch^+ch$ диплоид $F_1$ (жутицветови)
Сегрегација биљака у $F_2$ генерацији а) добијена		

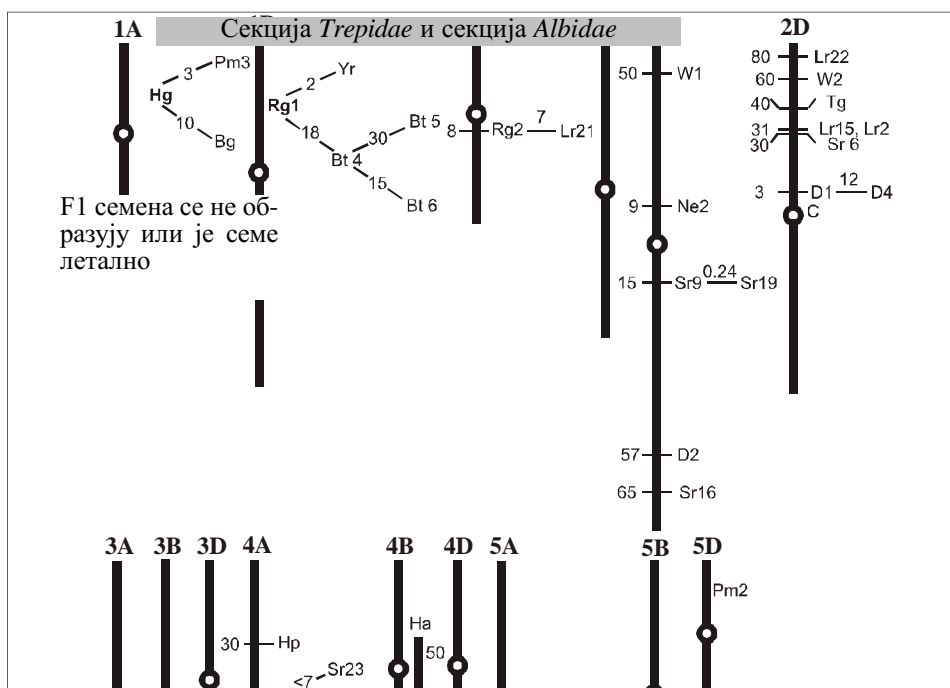


**Слика 2.** Компатибилност при укрштању разних врста секције *Aigeiros* рода *Populus* L.  
**Figure 2.** Compatibility in crossing between different species in the sect. *Aigeiros*, genus *Populus* L.

односно израду генетичких карти (Туцовић, 1990). Ова открића указују на неопходност широког продирања мутационих метода при синтези анфиплоида да би индуковали, како структурну променљивост хромозома тако и елиминисање излишне генетичке пloidности. Спонтане мутације и природна полиплоидија су, такође, једна од основа oplemeњивања украсног дрвећа и жбуња (Туцовић, Исајев, Шијачић-Николић, 2002).

Проблем генетичке контроле вишестепног процеса функционалне диплоидизације дуго је остао нејасан. Објашњење овог процеса откривено је код добро изучених врста полиплоида (слика 4), тј. откривањем гена за контролу понашања хомологих хромозома у ћелијским деобама и гена за обнављање плодности. Наиме, при испитивању меке пшенице (*Triticum aestivum* L.  $2n=42$ , док је основни број рода  $2n=14$ , а хаплоидни 7) утврђено је да је на VB хромозому, односно његовом дужем краку (*L*), лоциран ген Ph-homoeologous pairing, који контролише парну коњугацију хомологих хромозома у ћелијским деобама за сваки од три генома (A, B и D) и 5 гена Rf1 до Rf5, који су смештени на хромозомима 1A, 7D, 1B, 6B и 6D, а који контролишу обнављање плодности (fertility restoration, Zaharov, 1979). Овим открићем постало је јасно да је за нормализацију биолошке репродукције меке пшенице довољно





Слика 3. Инкомпатибилност хибрида при укрштању између чланова секције рода *Populus* L.  
**Figure 3.** Incompatibility of hybrids in crossing between the members of the sect. genus *Populus* L.

6 гена, тј. једна мутација, за нормализацију деоба ћелија и 5 гена за обнављање плодности. Откриће ових гена код меке пшенице илуструје да се свако својство организма, па и функционална диплоидизација генетички контролише. Функционална диплоидизација на овај начин обезбеђује стабилне генетичке механизме за биолошку репродукцију мање више древних полиплоида.

Генетичка контрола еволуционих новина-нових особина није још довољно позната. Претпоставља се да су оне резултат: (1) случајних промена функција гено-типа, (2) интензивирања функција и најчешће (3) промена функција (Maуer, 1963, 1970). За избор полазног материјала у процесу оплемењивања биљака неопходно је поседовати исходне линије, које поседују гене за нормализацију деоба ћелија и гене за обнављање фертилизације. Функционална диплоидизација, услед тога, има значајну улогу у усмереној и спонтаној еволуцији дрвећа и жбуња.

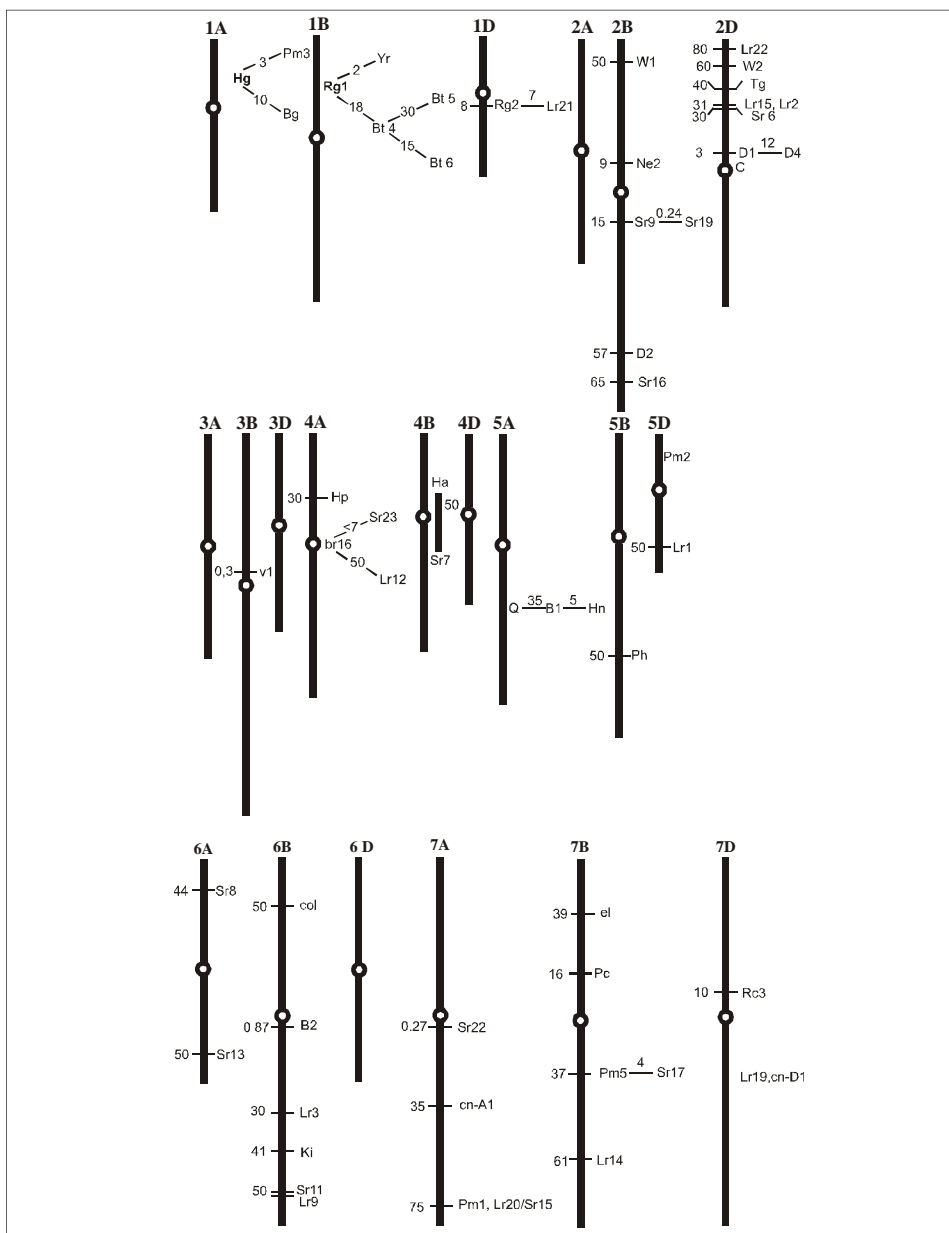
Појава нових особина, освајање нових станишта, образовање нових, више-мање сложених, биљних заједница указује да у процесу диплоидизације стабла, односно организми са новим својствима нису еволуционо неутрални, већ да стварају унутрашњи генетички притисак на еволуционе факторе. У случајевима умањења конкуренције организма са новим особинама и истовременом подршком природне

**Табела 5.** Спонтане мутације дрвећа и жбуња у Србији евидентиране од 1955-2002. год. (Ту - цовић, Исајев, Шијачић-Николић, 2002)

**Table 5.** Spontaneous mutations of trees and shrubs in Serbia recorded 1955-2002 (Туцовић, Исајев, Шијачић-Николић, 2002)

<b>Врста Species</b>	<b>Измењена основна особина Changed basic property</b>
<i>Abies alba</i> Mill., јела	Абнормалност дебљинског прирашћивања
<i>Abies alba</i> Mill., јела	Вретенаста крошња
<i>Cryptomeria japonica</i> Don., криптомерија	Фертилно-вегетат. пролиферација шишарица
<i>Ginkgo biloba</i> L., гинко	Факултативно-аутономни апомиксис
<i>Larix decidua</i> Mill., ариш	Пролиферација шишарица
<i>Larix leptolepis</i> Gord., јапански ариш	Прорастање шишарица
<i>Picea omorika</i> (Panč.) Purk., оморика	Двополност стробила
<i>Picea omorika</i> (Panč.) Purk., оморика	Стабалца без бочних грана
<i>Picea abies</i> Karst., смрча	Вегетативна пролиферација шишарица
<i>Pinus halepensis</i> Mill., алепски бор	Серотинија шишарица
<i>Pinus heldreichii</i> Christ., муника	Вивипарија семена
<i>Pinus heldreichii</i> Christ., муника	Жбунасто-патуљаст раст
<i>Juniperus communis</i> L., клека	Границе типа <i>viminalis</i>
<i>Acer leatum</i> Mey., колхидски јавор	Патуљасте биљке
<i>Acer saccharinum</i> L., сребрнолисни јавор	Полни мозаици
<i>Ailanthus altissima</i> Sw., пажасен	Неотенија
<i>Amorpha fruticosa</i> L., багренац	Индукована неотенија
<i>Amorpha fruticosa</i> L., багренац	Панашираност листова
<i>Betula pubescens</i> Ehrh., маљава бреза	Партогенеза
<i>Carpinus betulus</i> L., граб	Вегетативна химера
<i>Chaenomeles japonica</i> Lindl., јапанска дуња	Радицифлорија
<i>Corylus colurna</i> L., мечија леска	Хетерофилија
<i>Fagus moesiaca</i> (d. M.), мезијска буква	Абнормалности мртве коре типа <i>tuberculata</i>
<i>Fagus moesiaca</i> (d. M.), мезијска буква	Висеће гране типа <i>pendula</i>
<i>Liquidambar styraciflua</i> L., ликвидамбер	Патуљаст раст садница
<i>Malus floribunda</i> , украсна јабука	Каулифлорија
<i>Populus nigra</i> L., црна топола	Висеће гране типа <i>pendula</i>
<i>Populus nigra</i> L., црна топола	Једнодомост стабала
<i>Populus nigra</i> L., црна топола	Разгранатост мушких реса
<i>P. candicans</i> Aiton., онтаријска топола	Рана антокладија
<i>Punica granatum</i> L., нар, мограњ	Спиралан и пршљенаст распоред листова
<i>Salix caprea</i> L., ива	Гранате плодне цвасти
<i>Salix x chrysocoma</i> Dode	Полигамија цвасти
<i>Salix x blanda</i> Anderson	Полигамија цвасти
<i>Salix x sepulcralis</i> Simoncai	Полигамија цвасти
<i>Sophora japonica</i> L., софора	Фасцијација грана

селекције остварује се убрзана функционална диплоидизација. Зато унутрашњи генетички притисак има крупне еволуционе и технолошке могућности (последике), па је, за одабирање врста дрвећа и жбуња као полазног материјала, веома корисно, при полазној класификацији полазног материјала, укључити и генетичке критеријуме



Слика 4. Генетичке карте меке пшенице (*Triticum aestivum* L. 2n=42) положај центромера и дужине хромозома у складу са цитолошким подацима (Захаров А.И., 1979)

Figure 4. Genetic maps of *Triticum aestivum* L. 2n=42 position of centromere and chromosome length in agreement with the cytological data (Захаров А.И., 1979)

**Табела 6.** Основни типови биолошких врста и карактеристике диплоидних врста разних типова (допуњено према Grant, 1981)

**Table 6.** Basic types of biological species and the characteristics of diploid species of various types (updated after Grant, 1981)

Тип Type	Класифицирајуће јединице Classifying units	Област примене Field of application
Таксономски	Таксони; групе морфолошки сличних индивидуа	Групе са морфолошким разликама, користе се у формалној класификацији
Биолошки	Системи популација са полном репродукцијом	Организми са полным размножавањем који припадају једном временском нивоу
Микроврсте	Популације унипаренталних организама	Унипарентални организми односно бесполни и парасексуални организми
Сукцесивне врсте	Филетичке линије	Биолошке врсте и микро врсте у времену
Биосистематске врсте	Групе, плодне при хибридизацији	Групе биљака са полным размножавањем, искуствено укрштане на експерименталним објектима
Генетски	Хромозомски бројеви ( $2n$ ); групе са идентичним хромозомским бројевима	Групе врста са растућим хромозомским бројевима; примарни, секундарни и терцијарни диплоиди

(табела 6), с обзиром да је биолошка врста веома сложена и динамична категорија која је истовремено генетичка, популациона, еколошка, узгојна, систематска, таксономска јединица еволуције (Mayer, 1963, 1970, Grant, 1981). Очигледно је, да је реч „врста“ значила, и још увек значи, разне ствари за разне стручњаке (биологе, шумаре и друге). Нема наде да ће се постићи коначна једнодушност ако не схватимо разноврсне основне појмове на које је примењиван израз врста. Наиме, функционална диплоидизација је важан узрок еволуционе дивергенције врста.

#### 4. ЗАКЉУЧЦИ

Удвостручавање хромозомских парова од врсте до врсте дрвећа и жбуња условљава појаву нових врста са особинама које поседују вишеструко увећану животну способност. Услед тога, дрвеће је веома сложене грађе, дуговечно, адаптивно и веома променљиво унутар врста васкуларне грађе. Ова појава има значајну улогу у спонтаној и усмереној еволуцији дрвећа и жбуња и означена је као функционална диплоидизација. За објекат је одабран узорак од 3138 врста дрвећа и жбуња. Као метод истраживања коришћена је специјска и инфраспецијска цитогенетско-еколошка анализа. Разлике између диплоидних врста су врло велике и исказане су условно на четири нивоа организације, према основним бројевима хромозома: примарни, секундарни (удвостручени), терцијарни и кватерни (многоструки). Нагло умножавање

парних бројева хромозома карактерише скривеносеменнице, како дикотиле тако и монокотиле.

Процес диплоидизације отклања тешкоће и стабилизује биолошку репродукцију новообразованих диплоида, супротстављајући се свим неповољним тенеденцијама, обезбеђујући предност врста са високим хромозомским бројевима. Аутори појаву диплоидизације узимају као вишеступни и дуготрајан еволуциони процес. Интерес ка изучавању диплоидизације порастао је са открићем и описом генетичке контроле над понашањем хромозома у деобама, тј. превођењем парова мултивалентна у биваленте. Изучавање функционалне диплоидизације од посебног је значаја за стратегију, избор метода и технике оплемењивања шумског дрвећа и жбуња.

## ЛИТЕРАТУРА

- Bolkhovskikh Z., Grifit V., Matvejeva T., Zaharijeva O. (1969): *Chromosome numbers of Flowering Plants*, Academy of Science of the USSR, Leningrad
- Дубинин П.Н., Глембоцкии Л.И. (1967): *Генетика популацији и селекција*, Наука, Москва
- Grant V. (1981): *Plant Speciation*, Second Ed., Columbia University Press, New York
- Захаров А.И. (1979): *Пиеница - рог Triticum L.*, „Генетические карти висших организмов“, АНСССР, Ленинград (116-120)
- Исајев В. (1986): *Оплемењивање оморике (Picea omorika /Panč./Purkyně) на генетичко-селекционим основама*, докторска дисертација у рукопису, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
- Isajev V., Tucović A., Šijačić-Nikolić M., Mataruga M. (1996): *Basic number of chromosomes and the process of diploidization of tree and shrub polyploids*, Fifth International Congress of Systematic Evolutionary Biology, Book of abstracts, Budapest (255)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1958/а): *Прејходно саопштење о хибридизацији попола у 1957. години*, Шумство 5-6, СИТШИПДС, Београд (263-277)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1958/б): *Хибридизација попола у 1957. години*, Топола 7, Нови Сад (559-594)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1960/а): *Нови хибриди попола добијени у 1958. години*, Гласник Природњачког музеја, Серија Б, Књига 16, Београд (3-22)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1960/б): *Нови хибриди попола добијени у 1959. години*, Шумарство 3-4, СИТШИПДС, Београд (137-148)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1960/в): *Нека наша искуства са хибридизацијом попола*, Радови на истраживању топола, књига 2, Југословенска национална Комисија за тополу, Београд (39-46)
- Јовановић Б., Туцовић А. (1969): *Ресинџеза сиве пополе (Populus canescens f. Fraxinoides Jov. Et Tuc.)*, Шумарство 11-12, СИТШИПДС, Београд (5-11)
- Муратова Е., Круклис В.М. (1988): *Хромосомне числа пополосених расијених*, Наука, АНССР, Новосибирск
- Mayr E. (1963): *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge
- Mayr E. (1970): *Population, Species and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge
- Туцовић А. (1966): *Генетика са оплемењивањем биљака*, Завод за издавање уџбеника, Београд

- Туцовић А. (1988): *Међуврсна хибридикација црних јојола и њен еволуциони сџадијум*, Гласник Шумарског факултета 68, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
- Туцовић А. (1990): *Генеџика са ојлемењивањем биљака*, Научна књига, Београд (445-485)
- Туцовић А., Исајев В. (1994/а): *Полиилоидни комплекси, дијлоидикација јолиилоида и ојлемењивање дрвећа и жбуња*, књига абстраката, Први конгрес генетичара Србије, Врњачка бања (185-186)
- Туцовић А., Исајев В. (1994/б): *Размножавање, хијерархијски нивои и факјори рекомбинационој сисџема украсној дрвећа и жбуња*, Зборник радова са саветовања „Зеленило у урбанистичком развоју Београда“, Београд (365-372)
- Туцовић А., Исајев В., Матаруга М. (2003): *Проблеми биолошке рејродукције дрвећа у семенским сасџојинама и семенским јланџажама*, Зборник радова Шумарског факултета, Бања Лука
- Туцовић А., Исајев В., Шијачић-Николић М. (2002): *Сјонџане и индукване муџације у гендрофлори Србије и њихова ујојребна вредносџ*, Гласник Шумарског факултета 86, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (31-48)
- Шијачић-Николић М. (2001): *Аналаза јенеџичкој јојенцијала семенске јланџаже оморике (Picea otorika /Pанџ./Pикуне) јрименом конјролисане хибридикације линија јолусродника*, докторска дисертација у рукопису, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд

Aleksandar Tucović  
Vasilije Isajev  
Mirjana Šijačić-Nikolić

## FUNCTIONAL DIPLOIDISATION AND NATURAL AND ARTIFICIAL EVOLUTION OF TREES

### Summary

The duplication of chromosome pairs from tree and shrub species to species brings about the new species with traits of multiply increased vitality. For this reason, the trees are of very complex structure, longevity, adaptive and with highly variable types of vascular structure. This phenomenon has a significant role in the spontaneous and artificial evolution of trees and shrubs and it is designated as functional diploidisation. The study sample consists of 3138 species trees and shrubs. The study method is the specific and infraspecific cyto-genetic-ecological analysis. The differences between diploid species are great and classified conditionally at four levels, depending on the basic chromosome numbers: primary, secondary (duplicated), tertiary and quaternary (multiple). Angiosperms, both dicotyledons and monocotyledons are characterised by sudden multiplication of paired chromosome numbers.

The process of diploidisation removes the difficulties and stabilises biological reproduction of newly formed diploids, opposing all the unfavourable tendencies, ensuring the advantage of the species with high chromosome numbers. The authors interpret diploidisation as a multi-stage and long-term evolution process. The interest in the study of diploidisation has increased with the detection and description of genetic control of chromosome behaviour in meiosis, i.e. change of pairs of multivalents into bivalents. The study of functional diploidisation is of special importance for the strategy, selection of methods and techniques of forest tree and shrub breeding.