

Александар Туцовић  
Мирјана Шијачић-Николић  
Драгица Вилотић

UDK: 630\*165.42+174.7  
Оригинални научни рад

## ПРОМЕНЉИВОСТ БРОЈА И МОРФОЛОГИЈЕ ХРОМОЗОМА И ОПЛЕМЕЊИВАЊЕ ГОЛОСЕМЕНИЦА

**Извод:** Разматрају се узроци монотипске и политипске променљивости хромозомских комплекса голосеменица. Подвлачи се актуелност израде кариограма и идиограма врста за унапређење метода и технике њиховог оплемењивања. На праћење променљивости хромозома утиче пораст знања о функционисању гена на нивоу хромозома и на нивоу генома тј. надхромозомском нивоу.

**Кључне речи:** голосеменице, променљивост, хромозоми, кариотип, идиограм, оплемењивање

### VARIABILITY OF CHROMOSOME NUMBER AND MORPHOLOGY AND GYMNASPERM IMPROVEMENT

**Abstract:** The causes of monotypic and polytypic variability of the gymnosperm chromosome complex were studied. The development of karyogram and idiograms of the species should be applied in the aim of upgrading the breeding method and technique. The study of the chromosome variability depends on the knowledge on gene function at the level of chromosome and at the level of genome, i.e. at the supra-chromosome level.

**Key words:** gymnosperms, variability, chromosomes, karyotype, idiogram, breeding

## 1. УВОД

Савремене голосеменице (*Coniferophytina* или *Gymnospermae*) заступљене су са више од 80 родова и са 600 до 800 врста дрвећа, ређе жбунова (Видковић,

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

*др Мирјана Шијачић-Николић, доценти, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд*

*др Драгица Вилотић, редовни професор, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд*

Туцовић А., Шијачић-Николић М., Вилотић Д.

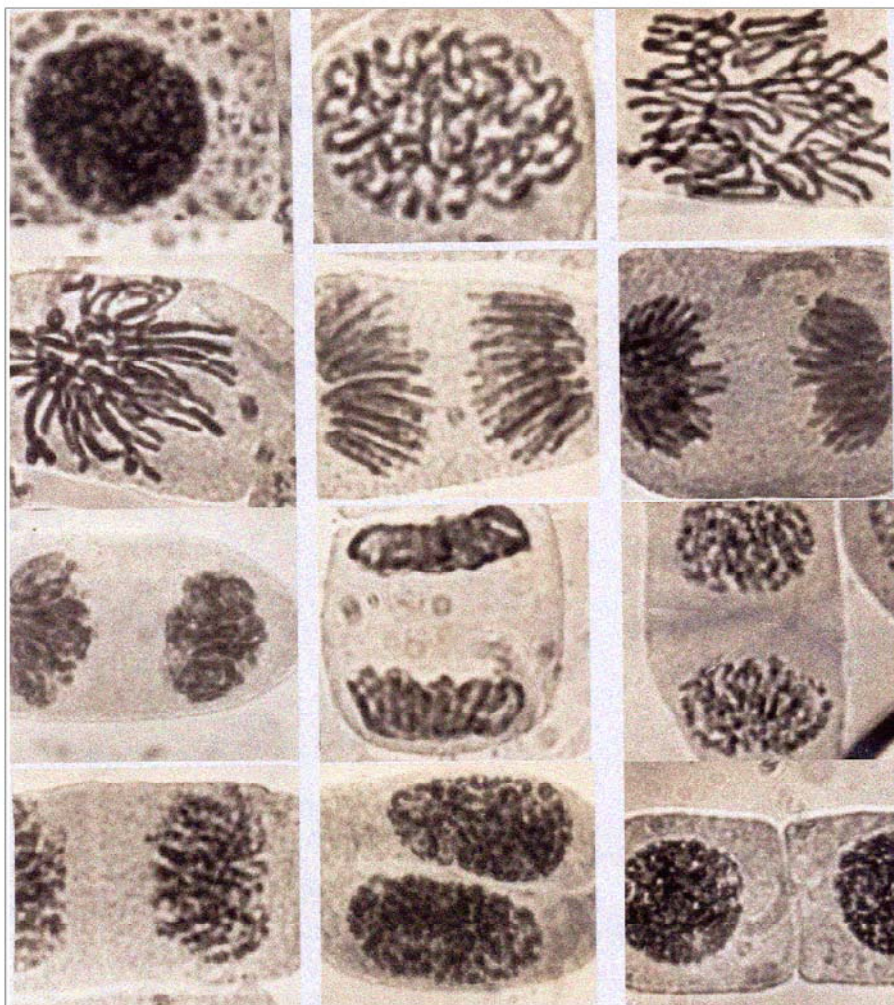
1982, Јовановић, 2000, Вилотић, 2000, итд.). У поређењу са скривеносеменицама, које обухватају око 230 000 врста, број голосеменица је веома мали, али су широко распрострањене по читавој планети. Многе врсте голосеменица, посебно четинари, су едификатори шумских заједница северне и јужне хемисфере и имају велики еколошки и привредни значај. Голосеменице су издржале дуготрајну еволуцију: појавиле су се пре 300 милиона година, готово 100 милиона раније од скривеносеменица. Неке врсте обухватају огромна пространства. Одређивање броја и морфологије хромозома голосеменица је од интереса као дијагностичко својство, а и од великог значаја за одгонетање многих проблема еволуције, оплемењивања и систематике. Кариолошка истраживања су неопходна за унапређење оплемењивања, за разраду научних основа интродукције и заштите и унапређења генофонда појединих врста (Туцовић, Исајев, Шијачић-Николић, 1997, 1998, 2003, Шијачић-Николић, 2000, итд.).

## 2. ОБЈЕКАТ И МЕТОД ИСТРАЖИВАЊА

Са развојем кариолошких, цитогенетских и цитоембриолошких истраживања и усавршавања микроскопске технике, сакупљен је богат фактички материјал о хромозомским бројевима и морфологији хромозома бројних врста голосеменица у свету и у нас (Рiсе *et al.*, 1994, Муратова *et al.*, 1988, итд.). Прилаже се синтетска информација о 359 врста из 28 родова односно 9 фамилија, а такође и о спонтаним међуврсним и међуродовским хибридима, разврстаним по опште признатој систематици и класификацији голосеменица (Видковић, 1992 и други). Називи родова усклађени су са Међународним кодексом ботаничке номенклатуре (1974). За сваки род утврђивани су бројеви хромозома ( $2n$ ), независно од тога да ли су евидентирани на соматским или генеративним ћелијама. Уколико родови поседују неколико бројева они су изложени од мањих ка већим. Уколико врсте у родовима поседују неколико основних бројева, промене у појединим хромозомима за тзв. полиморфне (политипске) врсте дати су подаци о различитим бројевима хромозома (а), приближним бројевима (б), о допунским тзв. Б-хромозомима и са појединачном појавом полиплоида (д) претсжно огледном или гајеном потомству одабраних стабала врста.

## 3. РЕЗУЛТАТИ УПОРЕДНО ЦИТОГЕНЕТСКЕ АНАЛИЗЕ ХРОМОЗОМА ГОЛОСЕМЕНИЦА СА ДИСКУСИЈОМ

Променљивост основног броја хромозома родова и врста голосеменица анализирана је углавном на алфа и бета нивоу тј. утврђиван је број, приближне димензије и форма хромозома (положај центромере). Како алфа и бета кариолошка истраживања преовлађују у упоредној цитогенетици родова и врста голосеменица,



Слика 1. Фазе митозе у ћелијама мунике (*Pinus peuce* Gris.) (Стаменков, 1970)

Figure 1. Phases of mitosis in white-bark pine (*Pinus peuce* Gris.) cells (Stamenkov, 1970)

много системи унутарврсне променљивости су остали још нерегистровани. Према синтетским подацима за 359 врста, изнетим у табели 1, огроман број анализираних врста (312, тј. 87%) је практично цитогенетски монотипски (мономорфан). Истина, број анализираних узорака (стабала) је мали, најчешће једно стабло по врсти. За утврђивање хромозомског мономорфизма свакако је потребан много већи број

**Табела 1.** Квантитативни распоред врста голосеменца - *Coniferophytina* (N) по родовима, према диплоидним бројевима хромозома (2n), врста са различитим бројевима (р.б.), појавом унутарврских полиплоида (у.п.), анеуплоида ( $\pm A$  тј. са приближним бројевима) и појавом Б-хромозома (Б), синтетисано према подацима Муратова и Круклика (1968)

**Table 1.** Quantitative distribution of gymnosperm species - *Coniferophytina* (N) by genera, according to diploid numbers of chromosomes (2n), species with different numbers (r.b.), intraspecific polyploids (u.p.), aneuploids ( $\pm A$  with approximate numbers) and with B-chromosomes (B), synthesised after Muratov and Kruklik (1968)

Род Genus	Монотипске вр. Monotypic species			Политипске врсте Polytypic species				Укупан № врста Total № of species
	№	Основни № хромозома Basic № of chromos. (2n)	№	р.б. r.b.	у.п. u.p.	А	Доп. Б хром.	
<i>Cycas</i> L.	4	22	2	22 и 24	-	-	-	6
<i>Ginkgo</i> L.	0	-	1	16,24 и 32	-	-	-	1
<i>Araucaria</i> Juss.	9	26	2	16	-	-	-	11
<i>Abies</i> Mill.	28	24	3	36 и 48	-	-	-	31
<i>Picea</i> A.D.	22	24	3	36 и 48	-	24	-	25
<i>Cedrus</i> Tre.	3	24	-	-	-	-	-	3
<i>Larix</i> Mill.	17	24	3	36 и 48	-	24	-	20
<i>Picea</i> Dietr.	22	24	3	36 и 48	-	-	+	25
<i>Pinus</i> L.	105	24	3	36, 48 и 96	-	24	+	108
<i>Pseudotsuga</i> Carr.	5	24	3	24 и 26	-	24	-	8
<i>Pseudolarix</i> Gord.	1	44	-	-	-	-	-	1
<i>Tsuga</i> Carr.	7	24	-	-	-	-	-	7
<i>Cryptomeria</i> D.Don.	1	22	1	22 и 23	-	-	-	2
<i>Cunninghamia</i> R.Br.	1	22	1	22, 33 и 44	-	24	-	2
<i>Sequoia</i> Torr.	0	66	1	22, 44 и 66	-	22	+	1
<i>Metasequoia</i> Miki ex Cheng	1	22	-	-	-	-	-	1
<i>Sequoiadendron</i> Buchh.	1	22	-	-	-	-	-	1
<i>Taxodium</i> L.C.M.Rich.	1	22	1	22 и 33	-	-	-	2
<i>Calocedrus</i> Kurz.	2	22	-	-	-	-	-	2
<i>Chamaecyparis</i> Spach.	5	22	1	22 и 33	+	-	-	6
<i>Cupressocyparis</i> Dall.	1	22	-	-	-	-	-	1
<i>Cupressus</i> L.	19	22	2	22	1	-	-	21
<i>Juniperus</i> L.	30	22	5	22, 33 и 44	+	-	+	35
<i>Thuja</i> L.	3	22	1	22 и 33	-	-	-	4

ПРОМЕНЉИВОСТ БРОЈА И МОРФОЛОГИЈЕ ХРОМОЗОМА И ОПЛЕМЕЊИВАЊЕ...

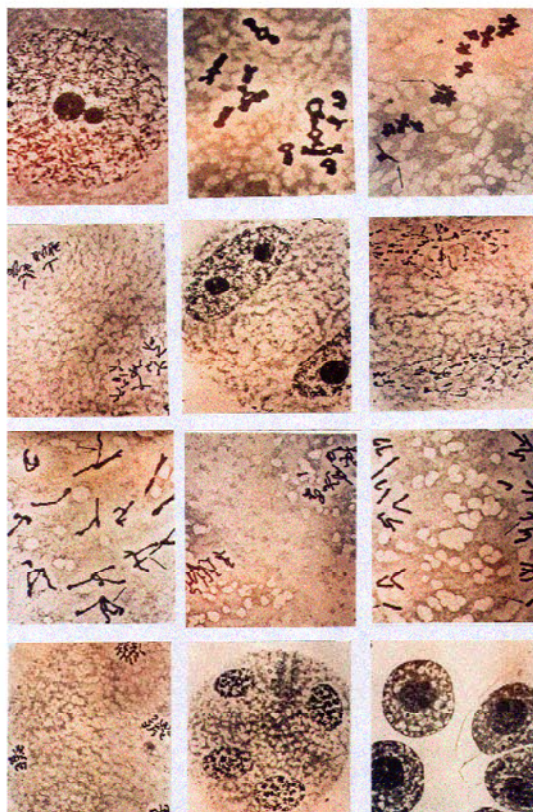
**Табела 1.** Квантитативни распоред врста голосеменица - *Coniferophytina* (N) по родовима, према диплоидним бројевима хромозома (2n), врста са различитим бројевима (р.б.), појавом унутарврских полиплоида (у.п.), анеуплоида (+А тј. са приближним бројевима) и појавом Б-хромозома (Б), синтетисано према подацима Муратова и Крулика (1968) (наставак)

**Table 1.** Quantitative distribution of gymnosperm species - *Coniferophytina* (N) by genera, according to diploid numbers of chromosomes (2n), species with different numbers (r.b.), intraspecific polyploids (u.p.), aneuploids ( $\pm A$  with approximate numbers) and with B-chromosomes (B), synthesised after Muratov and Kruklik (1968) (continue)

Род Genus	Монотипске вр. Monotypic species		№	Политипске врсте Polytypic species				Укупан № врста Total № of species
	№	Основни № хромозома Basic № of chromos. (2n)		р.б. r.b.	у.п. u.p.	А	Доп. Б хром.	
<i>Thuja</i> Sieb. et Zucc.	1	22	-	-	-	-	-	1
<i>Cephalotaxus</i> S. et Z.	5	24	1	20 и 24	-	-	-	6
<i>Taxus</i> L.	6	24	2	16 и 24	-	24, 26	-	8
<i>Ephedra</i> L.	12	14	6	14, 28, 30, 56	-	14, 24	-	18
28 родова (9 фам.)	312		47					359

узорака. Ипак, данас се сматра да је основни број хромозома једна од најстабилнијих особина врста голосеменица. Како показују синтетски подаци по родовима и врстама, изнетим у табели 1, четинарска карактеристика природна и усмерена сволуција од стране човека, на диплоидном нивоу, што сведочи о стабилности кариотипова врста ове групе дрвећа, ређе жбуња. Код голосеменица висок основни број хромозома познат је само код три врсте, некада природних, древних полиплоида (*Sequoia sempervirens*,  $2n=66$ ; *Juniperus chinensis* var. *Phizeriana*,  $2n=44$  и *Pseudolarix amabilis*,  $2n=44$ ). Ове врсте се веома разликују у темпу раста, спољашњим морфолошким и анатомским особинама, отпорности ка ниским температурама и способности ка вегетативном размножавању.

Голосеменице представљају групу дрвећа са релативно крупним хромозомама (слика 1 и слика 2), сличним кариотиповима (слика 3), идиограмима (слика 4), често са малим разликама у основним бројевима хромозома. У метафази хромозоми, нпр. борова, имају од 8-13  $\mu$  дужину и од 1,5-2  $\mu$  дебљину. У метафази митозе (слика 2) они су пешто дужи и дебљи него у ћелијама женског гаметофита. Сваки хромозом има изглед неразгранатог, издуженог штапића са центромером у средини хромозома. Кариотипове (слика 3) и идиограме (слика 4) карактеристичне потпуни скуп хромозома. Најбоље су изучени кариотипови и идиограми смрча и борова, с обзиром да су то економски најзначајније врсте четинара. Ради детерминације и погодности хромозоми се нумеришу од I (најдужи) до XII (најкраћи). Хромозоми црног



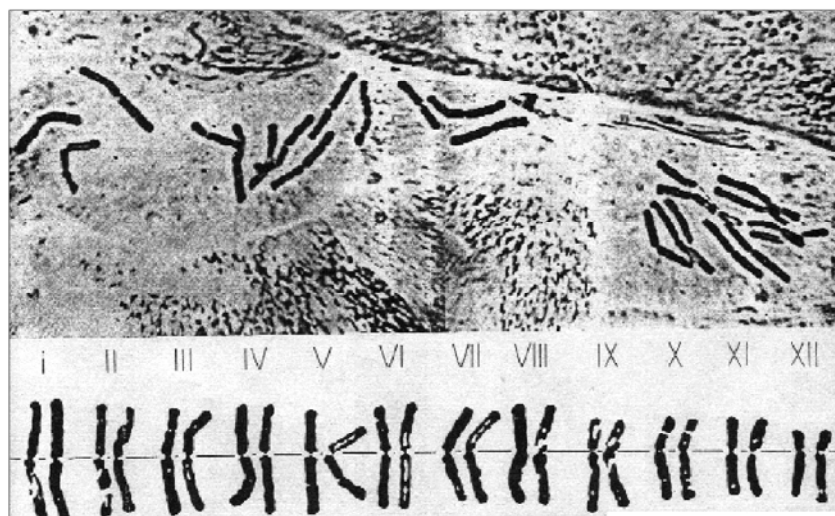
Слика 2. Стадијуми и основне фазе микроспорогенезе у археспоријарним ћелијама дуглазије (*Pseudotsuga menziesii* /Mirb./Franco)

Figure 2. Stages and main phases of microsporogenesis in archesporial cells of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* /Mirb./Franco)

остаје још слабо позната. Наиме, унутарврсни хромозомски полиморфизам често још није евидентиран с обзиром да се цитогенетска анализа обављала на једном или два стабла. Ипак, данас се на ову појаву обраћа посебна пажња јер олакшава бржу детерминацију хомологих хромозома, бржу израду кариотипова, идиограма и картирање гена у комбинацијама са различитим типовима укрштања одабраних стабала голосеменица. На западу САД дуглазија (*Pseudotsuga menziesii*) има два основна броја хромозома ( $2n=24$  и  $2n=26$ ), а недавно су уочене и анеуплоидне форме дуглазије ( $2n=27$ ), које су по правилу патуљасте. Тетраплоидне индивидуе голосеменица најчешће су евидентирани у огледним популацијама, оне се издвајају

бора (*Pinus nigra* Arn.) означени у табели 2., римским бројевима од I до XI су скоро исте дужине. Варирају у дужини не више од 15%. Дужина њихових кракова (делови са оне стране центромере) су готово исти, тј. од 5-15% краћи. Хромозом XII се осетно разликује од осталих, он је краћи од хромозома I за *cca* 40% од дужег крака. Однос дугог ка краћком краку је 2:1. Утврђивање основног броја хромозома, израда кариотипа, идиограма врста голосеменица су неопходан услов за картирање гена и израду хромозомских карти (Туцовић, 1990), односно за њихово више или мање научно засновано oplemeњивање.

Хромозомска полиморфност, односно појава политипских врста по основним бројевима хромозома голосеменица, евидентирана је код 47 врста односно код 13% анализираних врста (шема 1). Унутарврсни полиморфизам основних бројева уочава се практично код свих добро цитогенетски изучених група врста. Истина, њихова честина



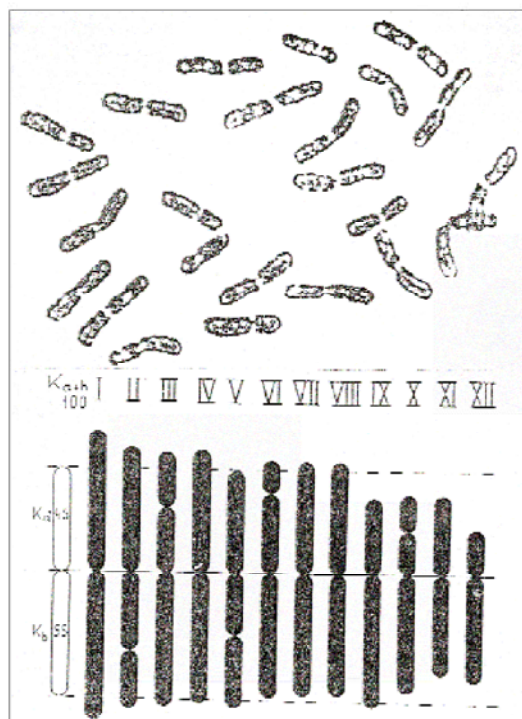
Слика 3. Екваторијална метафаза и кариотип смрче (*Picea abies* /L./Karst.) (Тe r a s m a, 1966)

Figure 3. Equatorial metaphase and karyotype of spruce (*Picea abies* /L./Karst.) (T e r a s m a, 1966)

успореним растом и представљају посебан интерес за узгој у урбаним условима. Нису све патуљасте индивидуе голосеменица полиплоиди, али су сви полиплоиди патуљастог раста. Код представника 5 родова уочени су допунски, тзв. Б-хромозоми, што сведочи о њиховој улози у цитогенетској еволуцији појединих врста. Уверењу о еволуционој стабилности основних бројева хромозома код врста голосеменица донекле противрече цитогенетске карактеристике 13% анализираних врста.

Полиморфне одлике ових врста нису уникалне јер су описане код веома удаљених врста голосеменица. Еволуциона трансформација полиморфних врста обавља се помоћу функционалне диплоидизације и обухвата не само организацију хромозома, већ и њихове кариотипове и идиограме (Ту ц о в и ћ, И с а ј е в, Ш и ј а ч и ћ-Н и к о л и ћ, 2003).

Према евидентираним типовима врста голосеменица у односу на основни број хромозома, променљивост основних бројева унутар анализираних родова карактерише древна (спора) еволуција хромозома, за разлику од врста скривеносеменица коју карактерише брза еволуција, која је за 5-10 и више пута динамичнија. Доказе о неравномерности еволуције хромозома семеница пружа и неравномерност еволуције нуклеотидних понављања добијених методом молекуларне хибридизације ДНК-ДНК, која обезбеђује утврђивање нивоа дивергенција за уникалне фракције и понављајућих фракција нуклеотида у целини (G i l e v a, 1990, и др.).



Слика 4. Поларна метафаза и идиограм смрче (*Picea abies* L./Karst.) (Terasma, 1966)

Figure 4. Polar metaphase and idiogram of spruce (*Picea abies* L./Karst.) (Terasma, 1966)

Допринос изучавања политипских врста по броју хромозома огледа се на унапређење теорије о специјацијама, теорије, данас веома, актуелне (Туцовић, 1979, итд.). У овим анализама користе се резултати не само алфа, бета већ и гама нивоа цитогенетских анализа, а такође и резултати изучавања динамике популационих структура у природним и гајеним популацијама. Први показатељ репродуктивне изолације јавља се као одступања у броју хромозома, појава Б-хромозома, као и пратећих структурних промена хромозома (инверзије, транслокације, дупликације, делеције и др.). Често само једна измена у структури хромозома снижава плодност хетерозиготних стабала. Генетичка и фенотипска диференцијација следи тек након ових измена, најчешће у виду пауљастих генотипова. Фактори, који стимулишу фиксацију цитогенетских промена су инбридинг, генетички

дрифт, мејотички и митотички дрифт, а у случајевима повећане адаптивности и природна селекција (Туцовић, 1994). Између географски удаљених популација, у којима су фиксирани варијанте са различитим хромозомским бројевима, као нпр. код географски удаљених састојина зелене дуглазије, настаје и репродуктивна изолација, а уколико се јавља унутар популације стварају се услови за симпатричку специјацију. Евидентно је да хетерозиготност по многим структурним изменама хромозома води до појаве хромозома са структурним аномалијама и нарушавањима сегрегације хомологих хромозома у мејози, па се образују хромозоми са дисбалансом, тј. са сувишним или недовољним генетичким материјалом, мада су недовољно познати механизми који онемогућавају учешће небалансираних хромозома у оплођењу. Интеракција између генетичких и цитогенетских фактора представља широко распрострањену појаву код политипских врста по основним бројевима хромозома. Несумњиво да ова хипотеза заслужује пажљиво проверу на бројнијим узорцима.



ПРОМЕНЉИВОСТ БРОЈА И МОРФОЛОГИЈЕ ХРОМОЗОМА И ОПЛЕМЕЊИВАЊЕ...

Табела 2. Компаративна анализа дужина хромозома црног бора (*Pinus nigra* Arn.) од I до XII и одговарајући статистички параметри (Borzan, Papeš, 1978)

Table 2. Comparative analysis Austrian pine (*Pinus nigra* Arn.) chromosome lengths from I to XII and the corresponding statistical parameters (Borzan, Papeš, 1978)

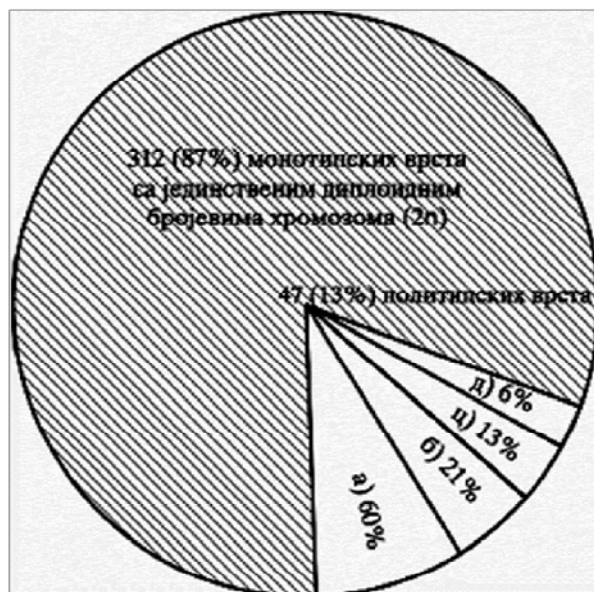
Параметри хромозома Chromosome parameters	№ стаб. № of trees	Хромозомски бројеви Chromosome numbers											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Укупна (релативна) дужина хромозома	ni 47	125,4	118,0	112,8	109,0	106,4	103,9	101,7	98,2	93,8	86,5	79,0	65,1
	ni 221	125,2	115,4	111,1	107,8	105,4	103,2	99,9	97,4	93,8	89,4	82,0	69,4
Стандардна девијација $S$	ni 47	8,6	4,3	4,5	3,6	3,4	2,4	2,8	3,0	3,8	6,3	5,9	5,9
	ni 221	8,7	3,6	2,9	2,6	2,2	2,3	2,9	2,9	3,4	4,9	4,2	6,2
Стандардна грешка $S_x$	ni 47	2,0	1,0	1,1	0,8	0,8	0,6	0,7	0,7	0,9	1,5	1,4	1,4
	ni 221	2,1	0,8	0,7	0,6	0,5	0,5	0,7	0,7	0,8	1,2	1,0	1,5
Коефицијент варијаб. $C.V.$	ni 47	6,8	3,6	4,0	3,3	3,2	2,3	2,7	3,0	4,0	7,3	7,5	9,0
	ni 221	6,00	3,1	2,7	2,4	2,1	2,2	2,9	3,0	3,6	5,5	5,2	8,9

Знатан број истраживача на аналитичким моделима, семенским плантажама економски значајних врста четинара утврдио је да фактори повећане вероватноће фиксације хромозомских варијанти са штетним ефектом у хетерозиготном стању је мала димензија састојина, њихова просторна изолација, а у мањем степену селективна предност хомозигота са структурним променама. Евидентирани су и еколошки механизми који умањују укрштања у сродству унутар семенских плантажа, а самим тим и снижавање инбридинга (Исајев, Туцовић, 1994, итд.). Погодни модели за оцену везе еколошко-популационих специфичности јављају се семенске плантаже црног бора са метаноупулационом структуром (Туцовић, Исајев, 1991, Исајев, Туцовић, 1994, 1998, 1999, Матаруга, 1997, 2003 и др.). Неопходно је знатно проширити број истраживаних објеката. Само тада, са довољно сигурности, можемо судити о еволуционом значају уочених ефеката.

#### 4. ЗАКЉУЧЦИ

Основни број хромозома је једна од најстабилнијих особина голосеменица. Како приказује резултат обављених упоредно цитогенетских анализа 359 врста голосеменица, четинаре карактерише еволуција на диплоидном нивоу, што сведочи о стабилности кариотипова и идиограма ове групе дрвећа и жбуња. Наиме, голосеменице имају стабилан број хромозома (монотипски или мономорфан) у границама целих родова.

Закључак о цитогенетском мономорфизму треба смаграти доказаним само након анализе по неколико десетина стабала из различитих популација. За уочавање



**Шема I.** Сфера 312 (87%) монотипских врста ( $2n=14, 22, 24$  или 26) и 47 (13%) политипских врста, тј. а) са различитим бројевима хромозома, б) са приближним бројевима хромозома ( $\pm A$ ), в) са појавом допунских б) хромозома и д) са појединачном појавом полиплоида

**Scheme I.** Sphere of 312 (87%) monotypic species ( $2n=14, 22, 24$  or 26) and 47 (13%) polytypic species, i.e. a) with different numbers of chromosomes, b) with approximate numbers of chromosomes ( $\pm A$ ), c) with the additional b) chromosomes, d) with individual occurrence of polyploids

значајне врсте четинара. Основна пажња усмерена је на унутарврсту цитогенетску диференцијацију политипских врста у односу на основни број као основу за бржу детерминацију хомологих хромозома, израду кариотинова, идиограма и картирање гена у комбинацији са различитим типовима укрштања одабраних индивидуа.

Уочене специфичне карактеристике нису уникалне, јер су описане код веома удаљених родова. Уверење о еволуционој стабилности основних диплоидних бројева хромозома противрече специфичне цитогенетске карактеристике 13% тзв. политипских (полиморфних) врста голосеменица. Еволуциона трансформација обухвата не само организацију хромозома, већ и кариотинова и идиограма.

Према евидентираним типовима врста голосеменица у односу на основни број хромозома, променљивост основних бројева унутар анализираних родова -

географске променљивости основног броја хромозома врста неопходно је истраживања спроводити у неколико популација. У већини случајева анализи је подвргнут представник само једне популације.

Голосеменице представљају групу дрвећа, ређе жбуња са релативно крупним хромозомима, сличним кариотиповима и идиограмима, често са малим разликама у основним бројевима хромозома. Код голосеменица природно висок основни број познат је само за 3 врсте. Кариотипове и идиограме карактерише потпуни скуп хромозома.

Шематски приказ обухвата број, дужину, детаље грађе индивидуалних хромозома. Најбоље су изучени кариотипови смрча и борова с обзиром да су то економски

голосеменице карактерише древна (спора) еволуција хромозома, кариограма и идиограма, за разлику од врста скривеносеменица које карактерише брза цитогенетска еволуција. Доказе о неравномерности еволуције нуклеотидних понављања добијених методом молекуларне хибридизације ДНК-ДНК, утврђивањем нивоа диференцијације за уникалне фракције и понављајућих фракција нуклеотида у целини.

Цитогенетска, кариолошка и друга истраживања родова и врста осетно олакшавају оплемењивање економски значајних врста голосеменица.

### ЛИТЕРАТУРА

- Borzan Ž., Papcš D. (1978): *Karyotype analysis in Pinus: A contribution to the standardization of the Karyotype analysis and review of some applied techniques*, Silvica genetica 27, heft 3-4 (144)
- Видаковић М. (1982): *Четињаче: морфологија и варијабилност*, Свеучилишна паклада „Либер“, Загреб
- Вилотић Д. (2000): *Упоредна анализија дрвећа*, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
- Вилотић Д. (2004): *Гинко (Ginkgo biloba L.): живи фосил, изазов, украс и лек*, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
- Гилева А.Е. (1990): *Хромосомнаја изменчивост и еволуција*, Наука, Москва
- Исајев В., Туцовић А. (1994): *Генетичко-еколошки аспекти оснивања семенских плантација шумској дрвећа*, „Делиблатски песак“ - зборник радова VI, Папчево (323-332)
- Isajev V., Tucović A. (1998): *Models of seed orchard establishment of tree recombination system*, 18<sup>th</sup> International Congress of Genetics, Beijing, China, Proceeding of abstracts, ID 8P8 (139)
- Исајев В., Туцовић А. (1999): *Конзервација генофонда и оплемењивање дрвећа*, II Конгрес генетичара Србије, Пленарна предавања, Сокобања (17-19)
- Исајев В., Туцовић А., Шијачић-Николић М. (1997): *Популациона структура и карактеристике семенских плантација шумској дрвећа*, I Симпозијум популационе и еволуционе генетике, Златибор (изводи) (16)
- Јовановић Б. (2000): *Дендрологија*, Научна књига, Београд
- Матаруга М. (1997): *Међузависност особина и развоја садница црној бора (Pinus nigra Arn.) у семенској плантацији на Јелој Гори*, магистарски рад у рукопису, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (1-122)
- Матаруга М. (2003): *Генетичко-селекционе основе унапређења производње садница црној бора (Pinus nigra Arn.) различитих нивоенијенција*, докторска дисертација у рукопису, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (1-264)
- Матаруга М., Исајев В., Туцовић А. (2003): *Први типолошки објекти црној бора (Pinus nigra Arn.) међапопулационе структуре у Републици Српској*, Зборник позивних реферата и абстраката, Бања Лука (140-141)
- Матаруга А.Е., Круклис Б.М. (1988): *Хромосомне числа голосемених расипеница*, Наука, Москва
- Price H.J., Sparrow A.H., Nauman A.F. (1994): *Evolutionary and development consideration of the variability of nuclear parameters in higher plants*, Basic mechanisms in plant morphogenesis, New York (390-421)

Туцовић А., Шијачић-Николић М., Вилотић Д.

- Стаменков М. (1970): *Селекција и биогеолошка својства молике на Пелишери (Pinus peuce Gris.)*, магистарски рад у рукопису, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд
- Тегасма Т. (1966): *Karyotyp Analysis of Norway spruce (Picea abies L. Karst)*, Sylvae Genetica 20, Heft 5-6 (179-182)
- Туцовић А. (1979): *Генетика са ошлењивањем биљака*, Грађевинска књига, Београд
- Туцовић А. (1990): *Картирање гена и значај генетичке картиграфије за усмерену еволуцију биљака*, Генетика са оплењивањем биљака, Научна књига, Београд (445-485)
- Туцовић А. (1994): *Природна селекција: дефиниција, типови и механизми деловања и оплењивање дрвећа*, Шумарство 3-4, СИТШИПДС, Београд (3-10)
- Туцовић А., Исајев В. (1991): *Митохондријална циркуларна оснивања генеративних семенских ћелија дрвећа*, „Прошлост, садашњост и будућност српског шумарства као чиниоца развоја Србије“, СИТШИПДС, Београд (313-322)
- Туцовић А., Исајев В., Шијачић-Николић М. (2003): *Функционална диплоидизација и природна и усмерена еволуција дрвећа*, Гласник Шумарског факултета 88, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (157-170)
- Шијачић-Николић М. (2000): *Анализа генетског потенцијала генеративне семенске ћелије оморике (Picea otorika /Panč./Purkute) применом методе контролисане хибридизације линија полусродника*, докторска дисертација у рукопису, Шумарски факултет Универзитета у Београду, Београд (1-166)

Aleksandar Tucović  
Mirjana Šijačić-Nikolić  
Dragica Vilotić

#### VARIABILITY OF CHROMOSOME NUMBER AND MORPHOLOGY AND GYMNOSPERM IMPROVEMENT

##### Summary

The identifying of chromosome number and morphology of gymnosperms is interesting as a diagnostic property, and also it is very significant for the solving of many problems of evolution, breeding and systematics. Karyology studies are necessary for the advancement of breeding, for the working out of the scientific bases of introduction, protection and improvement of the species gene pool.

A rich factual material of gymnosperms has been collected in our country and in the world. There is more or less complete information from literature and our sources on 359 species in 28 genera and 9 families and also on spontaneous interspecific and inter-genera hybrids, classified by generally accepted systematics and classification of gymnosperm genera.

The results of the published cytogenetic analyses of gymnosperm species show that conifers are characterised by the evolution at a diploid level, which proves the stability of karyotypes and idiograms of this tree and shrub group. In gymnosperms, the naturally high basic number of chromosomes is known only in three of 359 species. Gymnosperms are groups of trees, more rarely shrubs, with relatively large chromosomes similar to karyotypes and idiograms. The attention is focused to intraspecific cytogenetic differentiation of polytypic species (13%) compared to the basic number. This is a significant base of a faster determination of homologous chromosomes, development of karyotypes, idiograms and gene mapping in combination with different types of crossing of the selected individuals. The specific intraspecific characteristics (different basic number of chromosomes, aneuploidy, accessory B-chromosomes, individual occurrence of polyploidy, primarily in

#### ПРОМЕНЉИВОСТ БРОЈА И МОРФОЛОГИЈЕ ХРОМОЗОМА И ОПЛЕМЕЊИВАЊЕ...

younger test plants) are not unique since they are described in very distant genera. The belief on evolution stability of the basic diploid chromosome numbers is contradicted by the specific cytogenetic characteristics of 47 so-called polytypic (polymorphic) species of gymnosperms.

Based on the recorded types, gymnosperm species (monotype and polytypic by the basic numbers of chromosomes) are characterised by the ancestral (slow) evolution of chromosomes, karyotypes, idiograms, while angiosperm species are characterised by more or less fast cytogenetic evolution. The cytogenetic, karyologic and other study of genera and species support the breeding of economically significant species of gymnosperms.