

Individualna promenjivost cvasti hrasta lužnjaka u okviru jednog stabla i njen značaj

Aleksandar Tucović, Martin Bobinac, Vasilije Isajev

Šumarski fakultet Univeziteta u Beogradu

Abstract:

Tucović, A., Bobinac, M., Isajev, V.: Individual variability of pedunculate oak inflorescence on the same tree and its significance. Proceeding of the 7th Symposium on Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions, Dimitrovgrad, 2002.

The variability of male catkins and flower-generative branchlets on the same tree was described and its genetic-physiological control was hypothesized. The presented data contribute to a better study of pedunculate oak flower morphology, intra-specific variability, and to the enhancement of the technique of controlled hybridization of the selected pedunculate oak trees.

Key words: *Quercus robur* L., male catkins, flower-generative branchlets, variability, modifiers, epigenotype

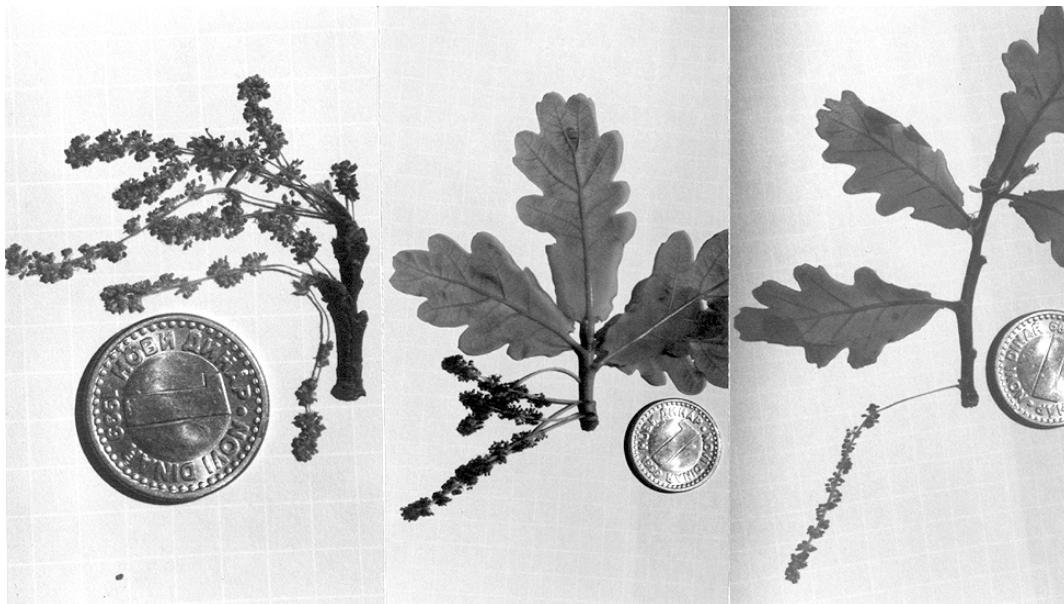
Uvod

Rod hrastova (*Quercus* L.) obuhvata velik broj veoma vrednih vrsta šumskog drveća od kojih u Srbiji i Crnoj Gori autohton raste desetak vrsta (Janković, 1970, Jovanović, 2001, Vukićević, 1996, Cvjetićanin, 1999). Genetičkim oplemenjivanjem hrastova uvećava se njihova vrednost, što se pozitivno odražava na šumsku privredu zemalja u kojima su ove vrste široko rasprostranjene. Od metoda koje se u oplemenjivanju drveća koriste značajno mesto pripada unutarvrsnoj hibridizaciji, koju je mogućno ostvariti u semenskim plantažama drveća (Isajev, 1987, Mataruga, 1997, Šijačić-Nikolić, 2000 i dr.). Kod hrastova, bukve, oraha i drugih vrsta drveća sa krupnim plodovima, kod kojih je broj ženskih cvetova mali, uz to su i rasuti po periferiji kruna, na tankim novoformljenim grančicama, njihova izolacija znatno je otežana i nameće niz tehničkih problema (Jovanović, et al., 1975). Ovome doprinosi i visoka redukcija plodova u procesu njihovog sazrevanja, koja se javlja ne samo pri kontrolisanoj hibridizaciji već je prisutna i kod slobodnog opravšivanja koje se odigrava u prirodi. Ovaj rad predstavlja doprinos

boljem poznavanju prirode biologije cvetanja u okviru jednog stabla hrasta lužnjaka, koje odlikuje poseban oblik promenjivosti cvasti. Rad na upoznavanju biologije cvetanja jednog stabla lužnjaka značajan je za unapređenje sprovodenja planske hibridizacije jer se pri odabiranju roditeljskih stabala često koriste plus stabla, a ne i elitna, čija biološka svojstva se prethodno eksperimentalno utvrđuju (Tucović, et al., 1991). Morfofiziološka varijabilnost cvasti tako postaje komparativna i od interesa za više grana biologije: genetike, fiziologije, ekologije, oplemenjivanja, sistematike, taksonomije hrastova i gajenja šuma.

Materijal i metode

Za objekat istraživanja odabранo je gajeno stablo hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u parku na Banovom Brdu, na kome je evidentirana i po prvi put analizirana pojавa letnjeg cvetanja (Bobinac, et al., 2000 a, 2000 b). Za uporednu analizu muških resa i cvetno-plodnih grančica u momentu prašenja pri proletnjem cvetanju (Sl. 1 i Sl. 2) sakupljano je po 50 cvasti sa bezlisnih



Slika 1. Muške rese: kratkorasta (levo); mezoblasta (u sredini) i dugorasta (desno)



Slika 2. Ženske cvetno-plodne grančice i muške rese mezoblasta (levo i u sredini) i dugorasta (desno)

kratkorasta (*brachyblastes*), olistalih mezoblasta (*mesoblastes*) i olistalih dugorasta (*oxyblastes*).

Analiza muških resa obuhvatila je tri svojstva: dužinu, širinu i broj cvetova u resama, a analiza cvetno-plodnih grančica obuhvatila je dva svojstva: dužinu cvetno-plodnih grančica i broj ženskih cvetova. Merena kvantitativna svojstva biometrijski su analizirana (R o k i c k i, 1967) tj. utvrđivane su srednje vrednosti (\bar{x}), standardne devijacije (S), varijacioni koeficijenti (V %) i njihove greške ($S_{\bar{x}}$, Ss i $Sv\%$). Statistička opravdanost razlike između

utvrđenih srednjih vrednosti određivana je izračunavanjem Studentovog t – pokazatelja.

Rezultati i diskusija

Morfološka analiza muških resa i cvetno plodnih grančica u okviru jednog stabla ukazuje da one imaju različitu formu na različitim tipovima grančica, a ovo heteroblastično razviće odražava se i na kvantitativna svojstva cvasti (tablica 1).

Tabela 1. Kvantitativne odlike muških cvasti i cvetno-plodnih grančica sa različitim grana lužnjaka (*Quercus robur* L.)

Tip grana	$\xi \pm S_\xi$	S \pm Ss	V% \pm Sv%	t – vrednost	
				izračunata	tablična
Dužina muških resa u mm					
Kratkorasti	26,50 \pm 0,97	6,85 \pm 0,68	25,46 \pm 2,55	-	
Mezoblasti	48,20 \pm 0,86	6,10 \pm 0,61	12,65 \pm 1,26	16,69	2,20
Dugorasti	60,00 \pm 0,99	7,02 \pm 0,70	11,70 \pm 1,17	24,10	2,20
Širina muških resa u mm					
Kratkorasti	3,58 \pm 0,05	0,33 \pm 0,03	9,22 \pm 0,92	-	
Mezoblasti	4,22 \pm 0,03	0,20 \pm 0,02	4,74 \pm 0,47	12,80	2,20
Dugorasti	4,55 \pm 0,04	0,27 \pm 0,03	6,07 \pm 0,61	16,70	2,20
Broj cvetova u resama					
Kratkorasti	11,00 \pm 0,34	2,43 \pm 0,24	22,09 \pm 2,21	-	
Mezoblasti	15,00 \pm 0,38	2,70 \pm 0,27	18,00 \pm 1,80	8,00	2,20
Dugorasti	17,00 \pm 0,31	2,20 \pm 0,22	12,94 \pm 1,29	13,04	2,20
Dužina cvetno-plodnih grančica u momentu prašenja u mm					
Mezoblasti	18,20 \pm 0,60	4,24 \pm 0,42	23,30 \pm 2,33	-	
Dugorasti	25,50 \pm 0,52	3,71 \pm 0,37	14,55 \pm 1,45	9,24	2,20
Broj ženskih cvetova na cvetno-plodnim grančicama u momentu prašenja					
Mezoblasti	2,00 \pm 0,12	0,85 \pm 0,08	42,50 \pm 4,25	-	
Dugorasti	3,00 \pm 0,10	0,69 \pm 0,07	23,00 \pm 2,30	7,14	2,20

Evidentirane razlike nisu slučajne (haotične) već se odvijaju zakonomerno od kratkorasta, mezoblasta do dugorasta. Dužina muških resa bezlisnih kratkorasta u proseku iznosi 26,5 mm, mezoblasta 48,2 mm, a dugorasta 60,0 mm. Dvostruko veću dužinu muških resa na dugorastima, u odnosu na njihovu dužinu na kratkorastima, prati i razlika u širini muških resa i broj cvetova u resama. Statistički opravdane razlike između utvrđenih srednjih vrednosti su visoke, statistički veoma opravdane. Varijabilnost na različitim tipovima grana i visoka opravdanost razlika uočena je i za dužinu cvetno-plodnih grančica i broj ženskih cvetova.

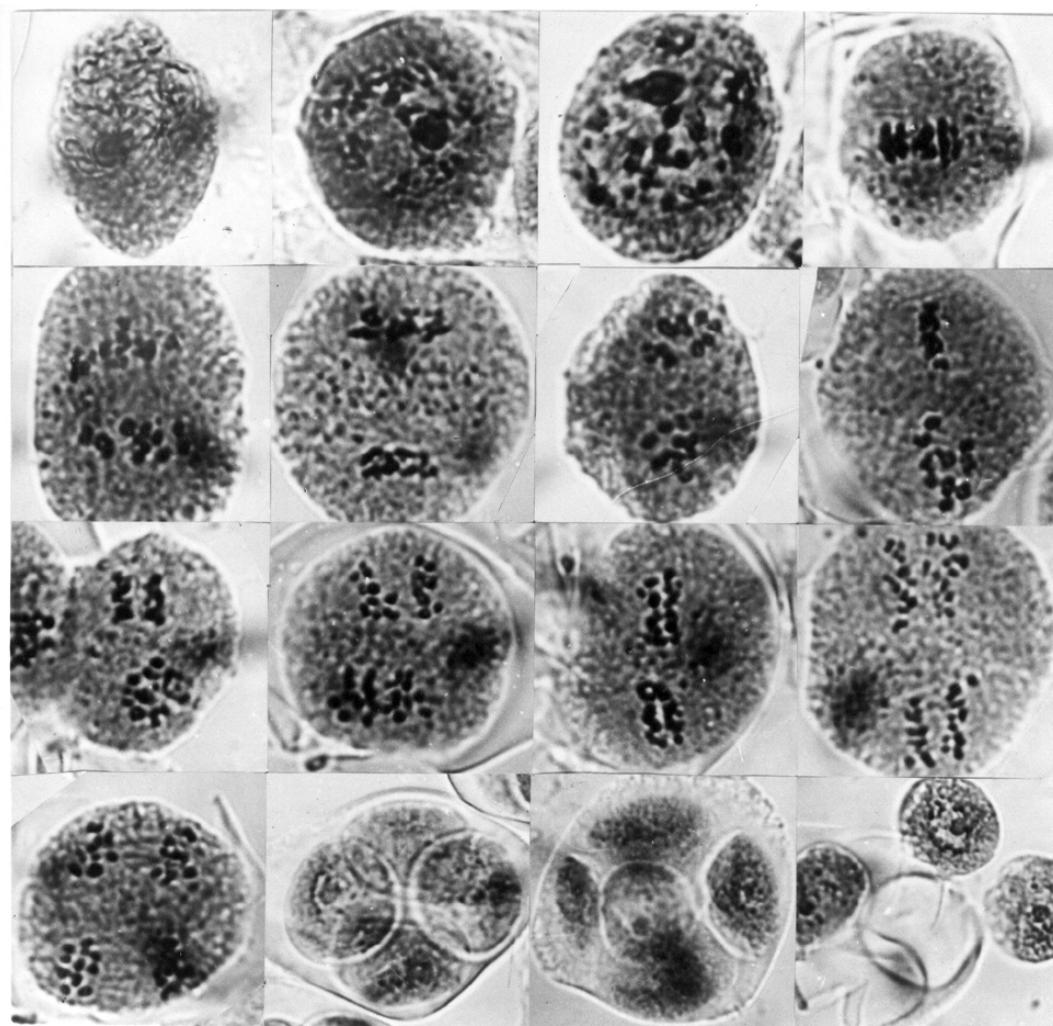
Sazrevanje polena u muškim resama, prema Tucović, et al., (1991), ostvaruje se simultanom mejozom (Sl. 3), koja se postepeno pomera u anterama prašnika od baze ka vršnim delovima resa.

Dinamika oslobođanja mikrospora (polena) iz antera prašnika je svakako u interakciji celog stabla i u funkciji je uspešnog opravšivanja. Polen lužnjaka, prema istraživanjima Vuletić, (1974) karakteriše visoka kljavost, koja varira u zavisnosti od genotipa materinske biljke ili od koncentracije

saharoze (Tabela 2) u supstratima za naključavanje tzv. visećim kapima (Sl. 4); hemijska interakcija između različitih koncentracija saharoze u vodenim rastvorima za naključavanje polena i polena testiranih genotipova otkriva osnove za determinaciju tzv. selektivnog oplodenja ili uzroke prevremenog osipanja nedozrelih plodova lužnjaka.

Evidentirana varijabilnost muških resa i cvetno-plodnih grančica saglasna je sa pretpostavkom da ona ima istu genetičku osnovu bilo da je diskontinuirana ili kontinuirana. Fenotip cvasti i njegova varijabilnost zajednički je proizvod jednog složenog sistema interakcija koji čini skupni epigenotip organizma (Waddington, 1962). Precizne pojedinosti dejstva gena za sada još nisu dovoljno poznate i nihovo temeljno ispitivanje se odvija. Bez obzira na broj gena koji mogu uticati na neki karakter, gotovo uvek postoji nekoliko gena koji daju veći, odnosno manji doprinos fenotipu (Sl. 5).

Tokom ekspresije geni stupaju među sobom u interakcije tokom celog epigenetskog puta na veoma različite načine u zavisnosti od unutrašnje i spoljašnje sredine grančica kratkorasta, mezoblasta i dugorasta. Isti geni uslovjavaju različite karaktere



Slika 3. Osnovne faze simultane mejoze u polenovim kesicama prašnika lužnjaka (T u c o v i č , J o v a n o v i č , 1975)

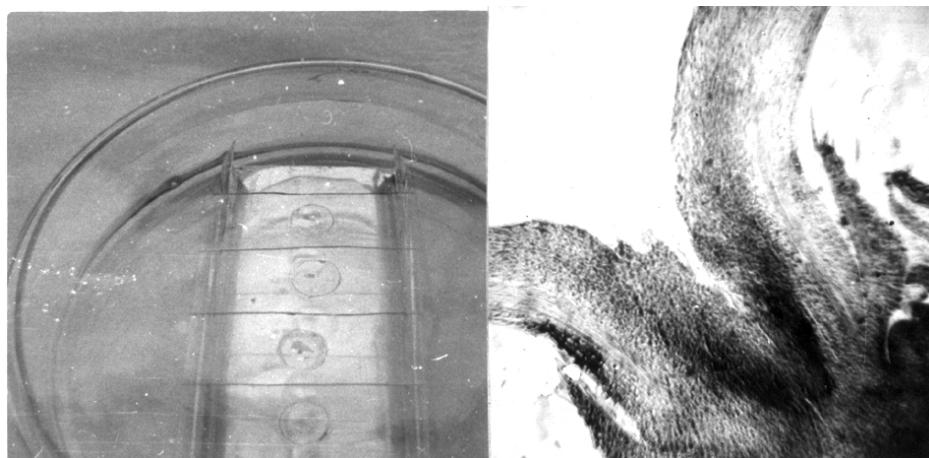
resa na kratkorastima, mezoblastima ili dugorastima. Ova obimna i neprekidna interakcija dovodi do povećanja unutrašnje kohezije genotipa stabla. Ta konstantnost fenotipa cvasti kod različitih grančica nije još potpuno protumačena, ali je, bez sumnje, samo jedan aspekt opšteg fenomena jedinstva genotipa (M a y r , 1970). Što su glavni geni malobrojniji i što su veći njihovi pojedinačni doprinosi, to će nasleđivanje biti više diskontinuirano. Krajnost predstavlja gen "modifikator", koji menja fenotip u novom pravcu; takvi su geni koji uslovljavaju razlike u cvastima kratkorasta, mezoblasta i dugorasta. Kada takav gen modifikator stupa u interakcije sa drugim genima, krajnji proizvod je poligenski – fenotip. I poligenija i plejotropija (sposobnost gena da utiče na nekoliko aspekata fenotipa) doprinose genetičkoj koheziji analiziranih cvasti u okviru jednog stabla lužnjaka; obe vrste interakcije gena pokoravaju se istim

zakonima partikularnog nasleđivanja. Kvantitativni karakteri (dužina, širina i broj cvetova) kontrolisani su genima od kojih neki manje ili više doprinose fenotipu, pa su tako, po definiciji, poligenski s obzirom da ne vrše samo akciju već i interakciju. Ta interakcija definisana je u sledećoj hipotezi: svako svojstvo cvasti je pod uticajem svih gena, a svaki gen utiče na više svojstava. Utvrđena fenotipska varijabilnost cvasti u okviru jednog stabla, nije u suprotnosti sa osnovnim jedinstvom genotipa. Unutrašnja kohezija genskog kompleksa predstavlja ogromnu konzervativnu snagu; ona amortizuje sile koje pokušavaju da promene sadržaj genotipa.

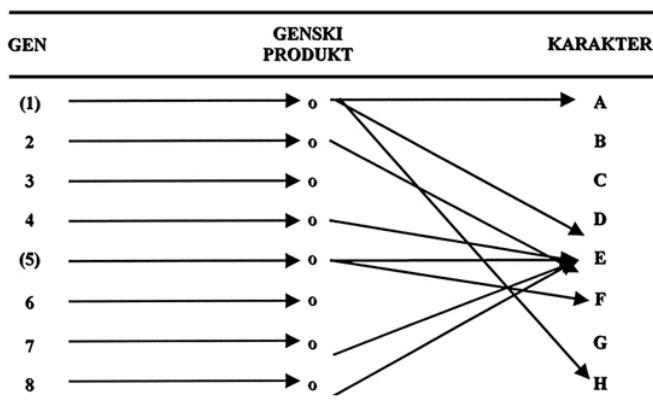
Evidentirana varijabilnost muških resa i cvetno-plodnih grančica u okviru jednog stabla ukazuje na njihovu plastičnost kao i na činjenicu da su još nedovoljno izučeni generativni organi lužnjaka. Po obliku i dimenzijama svaki od ovih

Tabela 2. Srednje vrednosti klijavosti svežeg polena jednog stabla u zavisnosti od koncentracije saharoze (modifikovano prema Vučetić, D., 1974.)

Datum	H ₂ O - kontrola	Koncentracija saharoze u procentima (%)			
		5	10	15	25
17. 05.	21,90 ± 2,15	27,78 ± 0,98	34,67 ± 2,55	47,48 ± 3,24	14,27 ± 1,28



Slika 4. Petri šolje sa predmetnim pločicama sa visećim kapima rastvora saharoze (levo); ženski cvet lužnjaka u momentu opršivanja, najvećim delom sastoji se od razvijenih žigova, prijemčivih za oslobođen polen



Slika 5. Produkt jednog gena može uticati na mnogo karaktera; jedan karakter može biti pod uticajem mnogih gena (M a y r , 1970)

organ je karakterističan za odgovarajuće tipove grančica: bezlisne kratkoraste, olistavajuće mezoblaste i dugoraste. Uporedna morfofiziološka istraživanja unutarvrsne promenljivosti moguća su jedino preko uzoraka sa istih tipova grančica što jedino obezbeđuje ekvivalentan materijal za analizu diverziteta reproduktivnih organa lužnjaka. Evidentirana varijabilnost u okviru jednog stabla doprinosi boljem opisu morfologije reproduktivnih organa lužnjaka, detaljnijem proučavanju unutarvrsne promenljivosti i unapređenju tehnike kontrolisane hibridizacije odabralih stabala lužnjaka s obzirom da je pored emaskulacije resa sa

bezlisnih kratkorasta neophodno i brižljivo ukloniti i rese sa olistavajućih mezoblasta i dugorasta, koje su često malobrojne i teže uočljive.

Zaključci

Evidentirana, statistički visokoopravdana, varijabilnost muških resa i cvetno-plodnih grančica u okviru jednog stabla saglasna je sa prepostavkom da ona ima istu genetičku osnovu, bilo da je diskontinuirana ili kontinuirana. Fenotip cvasti kratkorasta, mezoblasta i dugorasta i njegova

varijabilnost zajednički je proizvod jednog složenog sistema interakcija koji čini skupni epigenotip organizma. Precizne pojedinosti dejstva gena za sada još nisu poznate i sada se podvrgavaju temeljnom ispitivanju. U stvarnosti, geni stupaju među sobom u interakcije u toku celog epigenetskog puta na mnogo posebnih načina, u zavisnosti od unutrašnje i spoljašnje sredine grančica kratkorasta, mezoblasta i dugorasta. Ova obimna i neprekidna interakcija dovodi do povećanja unutrašnje kohezije genotipa stabla. Utvrđena fenotipska varijabilnost muških resa i cvetno-plodnih grančica u okviru jednog stabla, nije u suprotnosti sa osnovnim jedinstvom genotipa.

Literatura

- Bobinac, M., Tucović, A., Isajev, V., 2000 a: Anomalies in inflorescence and flower formation in pedunculate oak (*Quercus robur L.*) summer flowering second. *Proceedings of the second Balkan botanical congres: Plants of the Balkan Peninsula: into the next Millenium*, N. Ozhatay (ed.), Vol. I, Istanbul: 443-446
- Bobinac, M., Tucović, A., Isajev, V., 2000 b: Odlike letnjeg cvetanja stabala lužnjaka i kupnolisnog medunca. *Glasnik Šum. fak.*, 83, Beograd: 55 – 65.
- Cvjetićanin, R., 1999: *Taksonomija i cenologija balkanskog hrasta kitnjaka (*Quercus dalechampii* Ten.) na serpentinitima centralne i zapadne Srbije*, Doktorska disertacija, Šumarski fak., Beograd.
- Isajev, V., 1987: *Oplemenjivanje omorike (*Picea omorica* /Panč./ Purkyne) na genetičko-selektivnim osnovama*. Doktorska disertacija, Šumarski fak., Beograd.
- Janković, M., 1970: Rod *Quercus* L. In: *Flora SR Srbije, II* (M. Sarić (ed.), SANU, Beograd: 77 – 98.
- Jovanović, B., 2001: Rod *Quercus* L. *Dendrologija*. Izdanje naučne knige, Beograd.
- Jovanović, M., Tucović, A., 1975: Genetics of common and sessile oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl.). *Annales forestales*, VII, 2, JAZU-Zagreb: 23 – 53.
- Mataruga, M., 1997: *Međuzavisnost osobina i razvoja sadnica crnog bora (*Pinus nigra* Arn.) u semenskoj plantaži na Jelovoj Gori*. Magistarski rad, Šumarski fak., Beograd.
- Mayr, E., 1970: *Jedinstvo genotipa. Životinjske vrste i evolucija*. Vuk Karadžić, Beograd: 204 – 228.
- Nikolić-Šijačić, M., 2000: *Analiza genetskog potencijala generativne semenske plantaže omorike (*Picea omorica* /Panč./ Purkyne) primenom kontrolisane hibridizacije polusrodnika*. Doktorska disertacija, Šumarski fak., Beograd.
- Rokicki, I. F., 1967: *Biologičeskaja statistika*. Minsk.
- Tucović, A., Jovanović, M., 1991: *Floral Biology and Breeding technics*. Meeting of the IUFRO Working party S2 02 22. Arboretum National des Barres. Genetics of oak Species Program. P. 8.
- Vukićević, E., 1996: Rod *Quercus* L. *Dekorativna dendrologija*. Izdanje IV. Šumarski fak., Beograd.
- Vuletić, D., 1974: *Proučavanje morfo-fizioloških karakteristika polena domaćih hrastova (*Quercus robur* L.) i mogućnost njegove klijavosti*. Magistarski rad, Šumarski fak., Beograd.
- Waddington, A. C., 1962: *New patterns in Genetics and development*. Columbia University Press. New York, London.

Summary

Individual Variability of Pedunculate Oak Inflorescence on the Same Tree and its Significance

Tucović, A., Bobinac, M., Isajev, V.
Faculty of Forestry, University in Belgrade

The variability of male catkins and flower-generative branchlets on the same tree was described and its genetic-physiological control was hypothesized.

The phenotype of short shoot, mesoblast, and long shoot inflorescences, and their variability, are a product of a complex system of interactions of an organism epigenotype (Waddington, 1962). The precise specificities of gene action are still not known and we must make indirect conclusions. Actually, genes interact throughout the epigenetic development in many specific ways, depending on the short shoot, mesoblast and long shoot environment. The abundant and permanent interaction leads to the increased internal cohesion of the genotype. The recorded phenotype variability of male catkins and flower-generative branchlets on the same tree, in the period of pollination, does not contradict the bases of a unique genetic constitution of an organism (Mayr, 1970).

The presented data contribute to a better knowledge of pedunculate oak flower morphology, intra-specific variability, and to the enhancement of the technique of controlled hybridization of the selected pedunculate oak trees.