

POJAVA I TIPOVI PROLIFERACIJE ŠIŠARICA NA STABLIMA SMRČE, ARIŠA I KRIPTOMERIJE

Vasilije Isajev, Aleksandar Tucović i Mirjana Šijačić-Nikolić

Šumarski fakultet, Beograd

Occurrence and types of cone proliferation on spruce, larch and cryptomeria trees; Proceeding of 6th Symposium on Flora of the Southeastern Serbia, Sokobanja, 2000: 217-225.

Cone proliferation was recorded on the trees of three genera of conifers in two families: *Pinaceae* (subf. *Abietoideae* and *Laricicoideae*) and *Taxodiaceae*. Genetic distance of the species, families, indicates that the genetic basis of proliferation is of ancestral origin and that cone proliferation can be expected in all coniferous species.

UVOD

Morfologija reproduktivnih organa drveća privlači znatnu pažnju istraživača u našoj zemlji, naročito pri sistematskim, taksonomskim istraživanjima kao i pri izučavanju grupnog i individualnog varijabiliteta unutar vrsta. Morfologija cvasti ni do danas nije izgubila svoj značaj jer, npr. uporedna morfološkoanatomska izučavanja cvasti i drugih reproduktivnih organa doprinose rešavanju mnogih aktuelnih pitanja filogenije, kao i objašnjenju abnormalnih (teratoloških) pojava pri obrazovanju ovih organa. U ovom radu iznose se dosadašnji nalazi o raznim tipovima proliferacija šišarica, koja, pored onog što je već rečeno, mogu da doprinesu i boljem poznavanju delatnosti apikalnog meristema šišarica, po pravilu ograničenog rasta (Sinnott, 1963).

OBJEKT I METOD RADA

Proučavanja su obuhvatila gajena stabla četinara u Srbiji, kao deo višegodišnjih analiza domaćih i alohtonih vrsta drveća i žbunja. Evidentirana stabla sa proraslim

šišaricama nađena su u većim ili manjim grupama stabala iste vrste. Pored evidentiranja elemenata rasta (visina, prsnih prečnika, obima kruna, zdravstvenog stanja i drugih osobina) stabala sa proliferacijama, premer je obuhvatio i okolna stabla, uzeta za kontrolu. Uporedna morfološka analiza šišarica obuhvatila je tri karaktera: dužinu, širinu šišarica i broj fertilnih ljuspi u šišaricama, a kod muških cvasti kriptomerije obuhvatila je pet karaktera: dužinu i širinu strobila neposredno pred prašenje, dužinu i širinu resa nakon prašenja kao i broj prašnika u muškim resama. Za svaki od karaktera utvrđivana je granica kolebanja, srednja vrednost (\bar{x}), standardna devijacija (S), varijacioni koeficijent (V), greška srednje vrednosti ($S_{\bar{x}}$), greška standardne devijacije (Ss) i greška varijacionog koeficijenta (Sv). Razvoj muških cvasti na proraslim granama osmatran je radi utvrđivanja razlika između kontrolnih ("tipičnih") i cvasti obrazovanih na proraslim šišaricama (granama).

OPIS I ANALIZA UOČENIH PROLIFERACIJA ŠIŠARICA

Pojava prorastanja šišarica četinara izuzetno je retka kako u prirodnim tako i u gajenim sastojinama u nas. Delovi cveta, šišarica su strukture sa ograničenim ili determinisanim rastom (Sinnott, 1963). Ograničen rast šišarica ostvaruje se preko vršnog i difuznog meristema, a njihov rast je strogo kontrolisan. Problem ove kontrole je složen jer obuhvata dva tipa morfogenetske kontrole. Prekid ograničenog rasta-prorastanje šišarica obuhvata oba tipa morfogenetske kontrole, a sastoji se iz međusobno povezanih a ne izolovanih procesa. Prorastanje šišarica evidentirano je samo na gajenim stablima četiri vrste četinara: smrče, evropskog i japanskog ariša i kriptomerije iz dve podfamilije (*Abietoideae* i *Laricicoideae*) familije *Pinaceae* Lindl. I u familiji *Taxodiaceae* Warming. (tabela 1). Genetička udaljenost podfamilija i familija ukazuje da je prorastanje šišarica potencijalno svojstvo koje se može očekivati kod manje više svih vrsta četinara, kao i druga svojstva čija je genetička osnova drevnog porekla (fascijacija organa, viviparija, radiceflora, gigantizam, nanizam i druga).

Prorastanje šišarica smrče (*Picea abies* (L.) Karst.) evidentirano je samo na jednom od desetak stabala odgajenih u manjoj grupaciji stabala na Goču, na staništu jele i bukve. Kod smrče ovo je izuzetno retka pojava (sl. 1 levo). Zemljište na kome je zasnovana kultura je veoma duboko i vlažno (sl. 2). Stablo je u uzrastu od 36. godina i ima 16,2 m visinu sa prsnim prečnikom od 32,1 cm. Okolna stabla su od 13,0 do 18,3 m visoka sa prsnim prečnicima od 23,0 do 30,1 cm. Na stablu je utvrđena medijalna vegetativna proliferacija na 46 % analiziranih šišarica. Prorasle šišarice karakterišu prorasli medijalni izdanci od 1,2 do 15,6 cm dužine. Obrazovane četine su uočljivo manjih dimenzija.

Tabela 1. Osnovne dendrometrijske odlike analiziranih stabala smrče, ariša i kriptomerije

| Vrsta | Starost | Broj stabla | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|---------|----------------------|-------------------|------|------|------|------|-------------------|-------------------|------|------|------|
| | | Analizirana svojstva | | | | | | | | | | |
| <i>Picea abies</i> Karst. | 36 | Prsni prečnik (cm) | 23,0 | 23,7 | 28,1 | 25,4 | 27,0 | 30,1 | 32,2 ⁺ | 25,7 | 26,9 | 29,1 |
| | | Visina (m) | 14,1 | 15,2 | 16,1 | 15,2 | 17,3 | 16,2 | 18,2 ⁺ | 16,0 | 13,0 | 13,8 |
| <i>Larix decidua</i> Mill. | 41 | Prsni prečnik (cm) | 24,6 ⁺ | 27,0 | 36,2 | 38,1 | 21,6 | 24,0 | 30,2 | 30,0 | 26,8 | 33,0 |
| | | Visina (m) | 14,2 ⁺ | 16,4 | 16,2 | 17,3 | 18,3 | 17,3 | 13,6 | 18,0 | 15,3 | 16,5 |
| <i>Cryptomeria</i> <i>japonica</i> | 14 | Prsni prečnik (cm) | 5,0 | 6,0 | 11,0 | 8,0 | 9,3 | 12,8 ⁺ | 12,6 | 7,3 | 8,1 | 5,5 |
| | | Visina (m) | 3,8 | 3,5 | 5,0 | 4,7 | 4,7 | 6,4 ⁺ | 6,1 | 5,4 | 4,5 | 4,1 |

⁺ Stablo sa proliferacijom šišarica



Slika 1. Šišarice smrče (levo) i evropskog ariša (desno) sa medijalno vegetativnom proliferacijom



Slika 2. Stanište bukve i jele na Goču i karakteristike zemljišnog profila na Goču (cca 900 mnv)

Proliferacije šišarica evropskog ariša evidentirana je i više godina praćena na jednom stablu u Arboretumu Šumarskog fakulteta (sl. 1 desno). Prorastanje šišarica ariša evidentirano je i u kulturama u okolini Kruševca (Veluče). Proliferacija šišarica kod japanskog ariša uočena je samo na jednom stablu u kulturi odgajenoj na Goču u 1998. godini (sl. 3). Pojava proliferacije osmatrana je niz godina samo na stablu evropskog ariša u Arboretumu Šumarskog fakulteta, koje je 1997. godine u starosti od 41. godinu imalo 14,2 m visinu sa prsnim prečnikom od 24,6 cm, dok okolna stabla na istom staništu (*Quercetum frainetto-cerris* s.l.) postižu visine od 13,6 do 18,8 m sa prsnim prečnicima od 24,0 do 38,1 cm (tabela 2). Na analiziranom stablu ariša proraslo je 40% šišarica. Prorastanje pripada, kao i kod smrče, medijalno vegetativnom tipu (sl. 1b). Dužina proraslih izdanaka varira od 4 do 27 cm. Medijalno

prorastajuće izdanke karakteriše naizmenični raspored pupoljaka i primarnih listova, bez pojava kratkorasta sa pramenasto raspoređenim četinama (sl. 1b). Proliferacija šišarica osmatrana je tokom više sukcesivnih godina na istom stablu što upućuje na nasledni karakter ovog svojstva kod ariša.



Slika 3. Šišarica japanskog ariša sa medijalno vegetativnom proliferacijom
Levo: opšti izgled, desno: uzdužni presek

Tabela 2. Pregled tipova proliferacija šišarica analiziranih stabala smrče, ariša i kriptomerije

| Vrsta | Broj šišarica | | Tipične šišarice | | Evidentirani tipovi proliferacija šišarica | | | | | | | | | |
|------------------------------------|---------------|-----|------------------|----|--|----|------------|----|-----------------|---|----------------------------|---|-----------------|---|
| | Kom | % | Kom | % | Med. Veg. | | Med. Flor. | | Med. veg.-flor. | | Med. veg.-flor.-veg.-flor. | | Med. flor.-veg. | |
| | | | | | Kom | % | Kom | % | Kom | % | Kom | % | Kom | % |
| <i>Picea abies</i> (L.) Karst. | 50 | 100 | 27 | 54 | 23 | 46 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Larix decidua</i> Mill. | 200 | 100 | 119 | 60 | 81 | 40 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Cryptomeria japonica</i> D. Don | 166 | 100 | 67 | 40 | 33 | 27 | 45 | 27 | 11 | 7 | 8 | 5 | 2 | 1 |

Pojava proliferacije šišarica kriptomerije zapažena je na jednom stablu 1969. godine, odgajenom na staništu *Quercetum frainetto-cerris* s.l. u Beogradu (Tucović i Stilinović, 1973). Pomenuto stablo je odraslo u skupini sa još devet stabala u Arboretumu Šumarskog fakulteta u Beogradu (tabela 1). Na stablu je evidentirano pet tipova proliferacija zrelih šišarica: (1) medijalno-vegetativna; (2) medijalno-floralna; (3) medijalno-vegetativno-floralna; (4) medijalno-vegetativna-floralno-vegetativno-floralna i (5) medijalno-floralno-vegetativna (sl. 4), što je jedinstvena i izuzetna pojava kod četinara kod nas a i u svetu. Čestina odgovarajućih tipova proliferacija data je u tabeli 2. na analiziranom stablu 40% je tipičnih i 60% proraslih šišarica. Najmanje je zastupljena medijalno-floralno-vegetativna (1%), a najviše medijalno-floralna (27%). Slični tipovi proliferacija kod skrivenosemenica tj. plodnih cvasti poznati su jedino za rodove porodice *Leguminosae*. Tako je npr. medijalno vegetativna i

medijalno-floralna proliferacija plodnih cvasti utvrđena kod rodova *Cytisus*, *Medicago*, *Lotus* i *Wisteria* (Masters, 1886, Penzig, 1921-22), a medijalno vegetativno-floralno-vegetativna i medijalno floralno-vegetativna kod *Lupus polythyllos* Lindl.(Sokolov, 1969).



Slika 4. Šišarice kriptomerije sa medijalno vegetativnom (levo) i medijalno vegetativno-floralno-vegetativno-floralnom proliferacijom

Sposobnost prorastanja šišarica poseduje mali broj genotipova smrče, ariša i kriptomerije. Od analiziranih vrsta pojava proliferacija češća je jedino kod gajenih stabala evropskog ariša u Srbiji. Opisane proliferacije šišarica pripadaju u osnovi medijalnim (osovinskim) proliferacijama, koje imaju svoj novi začetak u osovinskom i difuznom meristemu šišarica sa, po pravilu, ograničenim rastom. Na prvi pogled evidentirani tipovi proliferacija su raznovrsni, ali po načinu obrazovanja imaju zajedničko poreklo. Treba posebno naglasiti da su stabla sa proliferacijama šišarica odrasla pored drugih stabala iste vrste i starosti na kojima nisu uočene proliferacije šišarica. Isti spoljašnji uslovi su, znači, usloveli kod različitih stabala drugojačiju reakciju na aktiviranje osovinskog i difuznog meristema, prorastajućih šišarica.

Tipične i prorastajuće šišarice stabala smrče, ariša i kriptomerije se osetno razlikuju od neprorastajućih u nizu osobina. Uperedno-morfološka analiza šišarica i naknadno obrazovanih muških cvasti na "tipičnim" i prorastajućim šišaricama stabla kriptomerije npr., izneta je u tabeli br. 3. Dobijeni podaci ukazuju da su "tipične" šišarice za 13,55% kraće, za 6,24% uže i sa 8,64% manjim brojem fertilnih ljuspi šišarica sa pomenutim tipovima proliferacija. Na osnovu obračunatih podataka za apsolutnu ($S \pm Ss$) ili relativnu varijabilnost ($V \pm Sv$) uočava se da su tipične šišarice po svim karakteristikama varijabilnije. Nasuprot tome, muške cvasti obrazovane na proraslim izdancima daleko su promenljivije u odnosu na muške cvasti obrazovane na posebnim granama, samo sa muškim strobilama. Neposredno pred prašenje muške strobile su za 29,46% kraće i za 21,30% uže od normalno obrazovanih, a nakon prašenja za 34,84% kraće i 21,72% uže u odnosu na normalno obrazovane muške cvasti. Muške cvasti sa proraslih izdanaka sadrže za 16,36% manje prašnika od obrazovanih na posebnim fertilnim granama. Osemenjavanje proraslih šišarica traje deset dana duže nego kod tipičnih šišarica kriptomerije. Pored toga muške strobile obrazovane na prorastajućim granama oprašuju 10-15 dana kasnije od tipičnih. Pojava medijalno-floralne proliferacije, prema tome, utiče na produženje osemenjavanja i oprašivanja stabala kriptomerije.

Opisani slučajevi proliferacija zrelih šišarica ukazuju da je osovinski i difuzni meristem šišarica sa ograničenim rastenjem zadržao sposobnost aktivnosti tj. da je potencijalno sposoban da naknadno obrazuje vegetativne i cvetne izdanke. U osnovi proliferacija leži aktiviranje osovinskog i difuznog meristema već oformljenih šišarica. Cvasti, delovi cveta, plodovi su strukture sa ograničenim ili determinisani rastom (Wareing et al, 1960). Šišarice dostižu zrelost i prestaju sa rastom. Funkcija aktiviranog osovinskog meristema može se menjati u smislu obrazovanja vegetativnih ili cvetnih organa, a njihova delatnost može biti manje više izražena. Naime, vegetativni izdanci iz šišarica dostižu od nekoliko mm do više decimetara, a slično je i sa fertilnim zonama. Precizni "aparati" osovinskog meristema čito je reaktivan na promene faktora spoljašnje sredine. Aktiviran osovinski meristem šišarica i subepidermalni delovi mogu proizvesti pod uticajem faktora spoljašnje sredine četine, izdanke, cvetove ili cvasti. Pojedine šišarice istog stabla reaguju vrlo različito, što objašnjava pojavu različitih tipova proliferacija na istom stablu kriptomerije. Pojava muških cvasti iz oformljenih šišarica može se dovesti u vezu i sa potencijalnom biseksualnošću svih ćelija (Lobašev, 1967 i drugi). Svaki organizam, kao i svaka ćelija, ima daleko šire mogućnosti razvića od one koju obično ispoljava. Ipak, genetička i fiziološka osnova ove pojava ostaje još nedovoljno istražena.

Tabela 3. Uporedne karakteristike tri svojstva tipičnih (kontrolnih) i kontrolnih šišarica i 5 svojstava muških strobila (cvetova)

| Šišarice odnosno muške strobile | Granice varijabilnosti | $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ | $S \pm S_s$ | $V \pm S_v$ |
|--|------------------------|---------------------------|-------------|--------------|
| Dužina šišarica u mm | | | | |
| Kontrolne | 13 - 19 | 15,78 ± 0,19 | 1,37 ± 0,14 | 8,67 ± 0,87 |
| Prorastajuće | 15 - 21 | 18,26 ± 0,14 | 0,99 ± 0,10 | 5,41 ± 0,54 |
| Širina otvorenih šišarica u mm | | | | |
| Kontrolne | 14 - 22 | 18,98 ± 0,20 | 1,44 ± 0,14 | 7,58 ± 0,76 |
| Prorastajuće | 17 - 24 | 20,24 ± 0,18 | 1,27 ± 0,13 | 6,29 ± 0,63 |
| Broj fertilnih ljuspi u šišaricama | | | | |
| Kontrolne | 19 - 28 | 24,10 ± 0,22 | 1,52 ± 0,15 | 6,31 ± 0,63 |
| Prorastajuće | 22 - 30 | 26,38 ± 0,19 | 1,34 ± 0,13 | 5,08 ± 0,51 |
| Dužina muških strobila pred prašenjem u mm | | | | |
| Kontrolne | 5,0 - 6,3 | 6,60 ± 0,03 | 0,24 ± 0,02 | 4,29 ± 0,43 |
| Prorastajuće | 2,8 - 5,1 | 3,95 ± 0,09 | 0,62 ± 0,06 | 15,69 ± 1,57 |
| Širina muških strobila pred prašenjem u mm | | | | |
| Kontrolne | 2,4 - 3,1 | 2,77 ± 0,02 | 0,15 ± 0,01 | 5,42 ± 0,54 |
| Prorastajuće | 1,5 - 2,6 | 2,18 ± 0,03 | 0,24 ± 0,02 | 11,01 ± 1,10 |
| Dužina muških strobila nakon prašenja u mm | | | | |
| Kontrolne | 6,9 - 8,2 | 7,55 ± 0,05 | 0,34 ± 0,03 | 4,51 ± 0,45 |
| Prorastajuće | 4,1 - 6,3 | 4,92 ± 0,06 | 0,45 ± 0,04 | 9,15 ± 0,91 |
| Širina muških strobila nakon prašenja u mm | | | | |
| Kontrolne | 2,3 - 3,0 | 2,67 ± 0,03 | 0,19 ± 0,02 | 7,12 ± 0,71 |
| Prorastajuće | 1,6 - 2,7 | 2,09 ± 0,04 | 0,25 ± 0,02 | 11,96 ± 1,20 |
| Broj prašnika u muškoj strobili (cvetu) | | | | |
| Kontrolne | 19 - 31 | 23,10 ± 0,31 | 2,21 ± 0,22 | 9,57 ± 0,96 |
| Prorastajuće | 10 - 26 | 19,32 ± 0,42 | 2,97 ± 0,30 | 15,39 ± 1,54 |

Uzroci ekstremne promenljivosti unutar pojedinih vrsta pripisuju se genetičkim faktorima ili faktorima spoljašnje sredine (Sinnott, 1960; Lobašev, 1967; Tutujuk, 1969 i drugi). Looney and Duffild (1958) npr. objašnjavali su redak slučaj masovnog obrazovanja vegetativno proraslih šišarica duglazije (*Pseudotsuga menziensii* Franco) genetičkim faktorima. Kako se analizirana stabla smrče, ariša i kriptomerije nalaze u grupama stabala iste vrste tj. u relativno istim uslovima sredine, umanjena je mogućnost samostalnog delovanja spoljašnjih faktora na prorastanje šišarica. U pitanju je najverovatnije posebna genetička konstitucija stabala sa prorastajućim šišaricama. Na ove retke, ekstremne oblike promenljivosti obraća se posebna pažnja prilikom izučavanja promenljivosti jer one omogućavaju odgonetanje složenih bioekoloških fenomena - svojstava odgovarajućih vrsta drveća. Opisani primeri proliferacija ukazuju na homologiju meristema šišarica i vegetativnih izdanaka.

Postojanje homologije između reproduktivnih i vegetativnih organa nesumnjivo ima filogenetske korene.

ZAKLJUČCI

U radu je opisana i analizirana retka pojava šišarica na stablima smrče, evropskog i japanskog ariša i kriptomerije. Stabla smrče i ariša karakteriše medijalno vegetativna proliferacija, a kriptomerije: (1) medijalno vegetativna; (2) medijalno-floralna; (3) medijalno vegetativno-floralna; (4) medijalno vegetativno-floralno-vegetativno-floralna i (5) medijalno floralno-vegetativna. Opisane proliferacije šišarica pripadaju u osnovi medijalnim (osovinskim) proliferacijama.

Pojava proliferacija šišarica ukazuje da je meristem sa ograničenim rastenjem osa šišarica zadržao sposobnost diferenciranja kako u vegetativne tako i u generativne organe. Funkcija aktiviranog meristema sa ograničenim rastenjem može se menjati višekратно, a njegova delatnost može biti manje više izražena. Precizni "aparati" meristema očito je vrlo reaktivan na slabo primetne faktore spoljašnje sredine. Pojava muških strobila iz zrelih šišarica može se objasniti potencijalnom biseksualnošću somatskih ćelija. Svaki organizam, kao i svaka ćelija, ima daleko šire mogućnosti razvika od one koju ispoljava. Ipak, genetička i fiziološka osnova ove pojave ostaje još nedovoljno izučena.

LITERATURA

1. Jovanović, B. (1967): Fam. Pinaceae i Fam. Taxodiaceae. Dendrologija sa osnovama fitocenologije. Naučna knjiga, Beograd, 70-137.
2. Lobašev, M. E. (1967): Genetika. Izart. Un-ta. Leningrad, 551-602.
3. Looney W. and Duffield L. (1958): Proliferated cones of Douglas fir. Forest sci., 2, 154-155.
4. Masters M.T. (1886): Pflanzen-Teratologie, Leipzig
5. Penzing O. (1921-22): Pflanzen-Teratologie, 2. ed. Jena
6. Sinnott E. (1963): Plant Morphogenesis. Prevod s engl., Moskva, 109-112.
7. Sokolov J. S. (1969): Terati u *Lupinus polyphyllus* Lindl., Formoobraz. I selekcija, Dokt. Disertacija, Leningrad, 28-99.
8. Tucović A. i Stilinović S. (1973): Proliferacija šišarica kriptomerije (*Cryptomeria japonica* D. Don.), Glasnik Prirodjačkog muzeja, Beograd, Ser. B., 28, 81-89.
9. Tutajuk H. V. (1969): Teratologija cvetka. Akademija Nauka Azerb. SSR. Baku, 33-38
10. Wareing P. F., Phillips J. D. I. (1984): Rost rasteinii i diferencirovka. Izdat. Mir. Moskva, 39-77.

